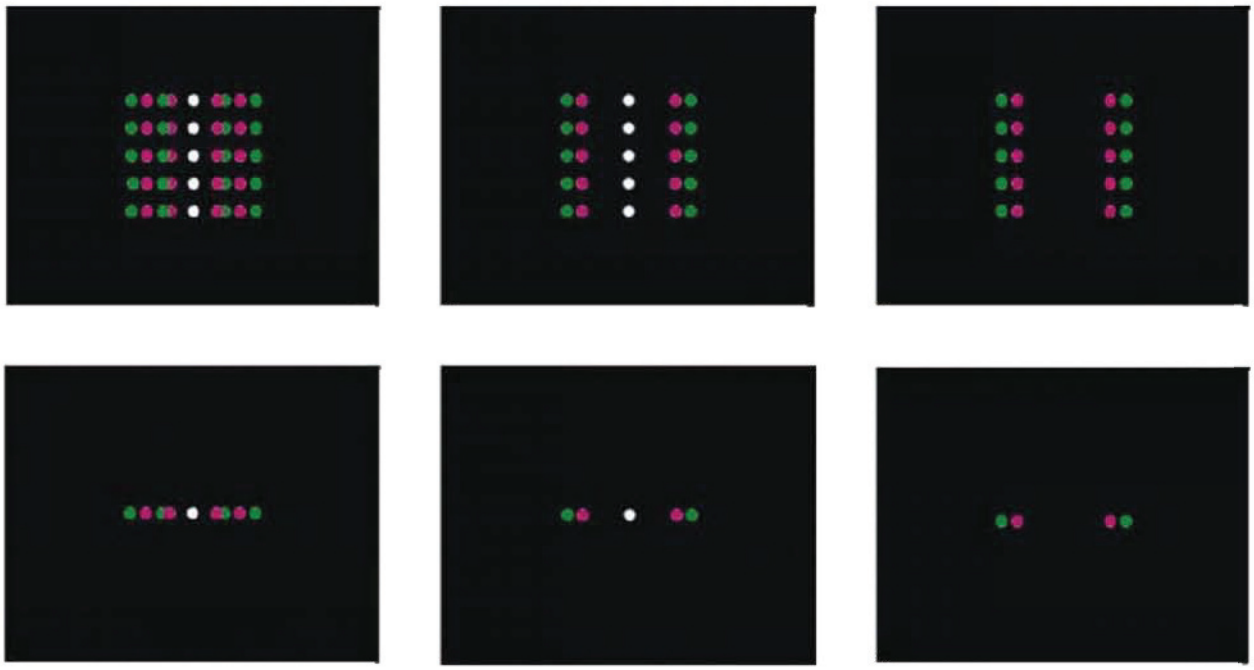
UNIVERSITÄT BREMEN

Wahrnehmungskonflikte
Binokulare Rivalität, Stereopsis und Aufmerksamkeit



Dissertation
Diplom Biologe Torsten Stemmler

Wahrnehmungskonflikte
Binokulare Rivalität, Stereopsis und Aufmerksamkeit

Perceptual Conflict
Binocular Rivalry, Stereopsis and Attention

Kombinierte psychophysikalische, okkulomotorische und kernspintomographische Untersuchungen.

Torsten Stemmler
Diplom Biologe

Dissertation

Zur Erlangung des akademischen Grades

DOKTOR DER NATURWISSENSCHAFTEN

(Dr.rer.nat.)

Vorgelegt dem Fachbereich 2

Biologie/Chemie

Bremen 2011

INHALTSVERZEICHNIS

KAPITEL 1 EINLEITUNG 6

KAPITEL 2 BINOKULARE RIVALITÄT UND PUPILLENSPIEL 9

Anatomie und Physiologie der Pupille 9
Pupillenlichtreflex und Pupillendunkelreflex 11
Physiologische Einflüsse auf die Pupillengröße 13

Binokulare Rivalität 15
Bottom-Up Modell zur Entstehung der Rivalität 16
Top-Down Modell zur Entstehung der Rivalität 18

Einfluss perzeptiver Wechsel auf den Pupillendurchmesser 19

Studie zur Einflussgröße der wahrgenommenen Helligkeit auf den Pupillenlichtreflex 20
Experiment 1 Pupillenmodulation durch binokulare Rivalität 20
Material and Methoden 22
Ergebnisse 25
Diskussion 27
Experiment 2 Perzeptive Pupillenreaktion 28
Material und Methoden 29
Ergebnisse 31
Diskussion 36
Experiment 3 Einfluss der Hintergrundluminanz auf die perzeptive Pupillenreaktion 37
Material und Methoden 39
Ergebnisse 41
Diskussion 44
Experiment 4 Die motorisch-kognitive Pupillenreaktion 44
Material und Methoden 45
Ergebnisse 47
Diskussion 50
Allgemeine Diskussion 51
Lineare Amplitudensummation 52
Zusammenfassung der Studie 53

Libet-Experiment und Bedeutung 54

Studie zur zeitlichen Dynamik von Entscheidungs- und Wahrnehmungsänderungen am Beispiel der perzeptiven Pupillenreaktion 55
Zeitliche Dynamik der Pupillenreaktion mit kontinuierlicher und diskreter Antwortmöglichkeit 56
Material und Methoden 58
Ergebnisse 63
Diskussion 66

Aussagekraft von perzeptiven Pupillenreaktionen zur Vorhersage von binokularer Rivalität 69
Vorhersage von Wahrnehmungszuständen unter binokularer Rivalität anhand von Pupillenmerkmalen 70
Material und Methoden 71
Ergebnisse 76
Diskussion 79

Ursprung der perzeptiven Pupillenreaktion 82
Lateralisierung der Präsentation und ihre Auswirkung auf die Pupillenreaktion 82
Material und Methoden 83
Ergebnisse 85
Diskussion 87

KAPITEL 3 REIZKOMBINATION BEI STEREOOPSIS 90

Visuelle Verarbeitung 91

Tiefenwahrnehmung 94
Monokulare Tiefenhinweise 95
Verdeckung 95
Bewegungsparallaxe 96
Perspektive 97
Binokulare Tiefenhinweise 98
Vergenz 98
Binokulare Disparität 99

Psychophysik 101

Unabhängige Summation 103

Optimale Reizintegration 104
Schwache Beobachter 105
Starke Beobachter 106

Optimale Reizintegration innerhalb eines Reizmusters 107

Studie zur Reizkombination in Kolumnen und Reihen von Punkten 111
Experiment 1 Disparitätsbasierte Kippung entlang einer vertikalen Achse 111
Material und Methoden 113
Ergebnisse 117
Diskussion 119
Experiment 2 Disparitätsbasierte Kippung entlang einer horizontalen Achse 120
Material und Methoden 120
Ergebnisse 123
Diskussion 124
Experiment 3 Perspektivenbasierte Kippung entlang einer vertikalen Achse 124
Material und Methoden 125
Ergebnisse 128
Diskussion 130
Experiment 4 Herleitung der Standardabweichung für die Perspektivenschwelle und für die Disparitätsschwelle 131
Material und Methoden 132
Ergebnisse 134
Diskussion 134
Experiment 5 Reizkombination von Disparität und Perspektive 135
Material und Methoden 136
Ergebnisse 138
Diskussion 140
Experiment 6 Binokulare Summation für Perspektive 141
Material und Methoden 141
Ergebnisse 142
Diskussion 143
Allgemeine Diskussion 144

KAPITEL 4 KORTIKALE AUFMERKSAMKEITSNETZE 147

Aufmerksamkeit 148

Kartierung visueller Areale 149

Funktionelle Kernspintomographie 150
Entwicklung eines Eye-Tracking Gerätes für kernspintomographische Untersuchungen 154

Neuronale Organisation und Aufmerksamkeit **157**
Rezeptives Feld 157
Visuelle Areale 160
V1,V2 und V3 (visuelle Areale 1 bis 3) 160
V4 (visuelles Areal 4) 162
hMT/V5 („human Middle Temporal“ oder Visuelles Areal 5) 163
LOC („Lateral Occipital Complex“) 164
FEF (“Frontal Eye Field“) 165

Studie von kortikalen Aufmerksamkeitsnetzwerken **165**
Psychophysikalisches Training 168
Material und Methoden 168
Ergebnisse 171
Diskussion 173
Kartierung visueller Areale 173
Material und Methoden 174
Ergebnisse 179
Bewegungsdiskrimination 184
Material und Methoden 185
Ergebnisse 188
Diskussion 192

KAPITEL 5 ABSCHLUSS **195**

LITERATUR **197**

EIGENSTÄNDIGKEITSERKLÄRUNG **216**

DANKSAGUNG **217**

"Thesis est omnis divisa in partes tres, quarum una nominatur pupilla, alia attentio, tertia, quae lingua populi visus altus, nostra stereopsis apellatur.” *frei nach Caesar*

Kapitel 1 Einleitung

Laganum mendacium est - Internet meme

Nur ein Umstand kann gewiss sein, das Ungewisse. Alles, was lebt und mit seiner Umwelt interagiert, muss Entscheidungen treffen. Entscheidungen basieren dabei auf Wissen und Annahmen. Im einfachsten Organismus liegen alle möglichen Verhaltensweisen und Reaktionen im Rahmen fester, genetisch verankerter Anweisungen vor. Je komplexer Organismen werden, bis hin zum Menschen und anderen hochentwickelten Arten, desto mehr kommt ergänzend individuelle Erfahrung hinzu. Hochentwickelte Organismen haben die Möglichkeit, mit unterschiedlichem Verhalten auf scheinbar gleiche Situationen zu reagieren; einen wesentlichen Beitrag hierzu liefert das Gedächtnis oder die Erfahrung.

Doch wie gelangt man über Erfahrung zur Veränderung von Verhalten? Eine Bedingung hierzu ist Erkenntnis. Die Begriffe „Erkenntnis“ und „Erkenntnisgewinn“ sind in der Philosophie, wie überhaupt alle wesentlichen Begriffe, umstritten; daher werden sie in dieser Arbeit pragmatisch gebraucht. Es wird all das Erkenntnis genannt, was die Aktion zwischen einem Objekt und Subjekt beschreibt und wobei das Subjekt Aufschluss über das gewinnt. Dabei stehen dem Erkenntnisgewinn des Subjektes nur die physiologischen Eigenschaften des eigenen Körpers zur Verfügung, die hochentwickelt, aber letztendlich unvollkommen sind. Somit kann auch der Erkenntnisgewinn nur ein unvollkommener sein. Jegliche Unvollkommenheit in den gewonnenen Erkenntnissen kann schwere Folgen haben, so ist ein fälschlicherweise als Baumstamm erkanntes Krokodil vielleicht die vorletzte „Erkenntnis“. Wiederholung oder zusätzliche Eindrücke anderer Sinnesorgane führen zum Anstieg des Wahrheitsgehaltes im Erkenntnisgewinn.

Allerdings bringen mehrere Eingänge meist eine zusätzliche Erfahrung und damit verbunden einen erhöhten Wahrheitsgehalt, doch können sie gemäß des Bonmots „drei Ärzte, fünf Meinungen“ die Sicherheit des Wahrheitsgehaltes ebenso reduzieren, insbesondere wenn sie miteinander konkurrieren, sich zu widersprechen oder gar gegenseitig auszuschließen scheinen. Für alle drei Fälle wird hier der

Begriff Konflikt verwendet. Der Konflikt (lat.: confligere = zusammentreffen, kämpfen) ist definiert als Widerspruch zweier oder mehrerer Standpunkte, die nicht gleichzeitig erfüllt werden können.

Auch wenn der Begriff des Konflikts negativ besetzt zu sein scheint, so stellt er konzeptionell eine Möglichkeit des Erkenntnisgewinns dar. Im visuellen System des Menschen kann eine besonders deutliche Form des Konflikts gefunden und selbst erlebt werden. Sobald die beiden Augen eines Beobachters unterschiedliche, nicht vereinbare Bilder gezeigt bekommen, gelangt der Beobachter zum Eindruck, nur eines der beiden Bilder existiere, das andere sei verschwunden. Nach wenigen Sekunden taucht das andere Bild wieder auf, wohingegen das vormals deutlich gesehene verschwindet. Hier zeigt sich ein sich immer wiederholender Vorgang, der als binokulare Rivalität in die Literatur eingegangen ist. In dem Begriff Rivalität kommt das Konflikthafte an diesem Wettstreit zweier Eindrücke zum Ausdruck. Im Kapitel 2 „Binokulare Rivalität und Pupillenspiel“ werden in zwei Studien neue Elemente der Rivalität und ihre Wechselwirkung mit der Physiologie vorgestellt. In der ersten Studie liegt der Schwerpunkt auf den tiefgreifenden Einflüssen kognitiver Prozesse auf die Physiologie des Auges selbst. Im Verlauf der Studie werden selbst als aufgeklärt angesehene Verarbeitungswege von Informationen im visuellen System in Frage gestellt (Pupillenlichtreflex). In der zweiten Studie zieht die gefundene Wechselwirkung von binokularer Rivalität und der Physiologie des Auges selbst bestehendes Wissen über den menschlichen Entscheidungsprozess in Zweifel (Libet-Experimente).

Weniger eindrücklich, dafür bestimmender für das alltägliche Leben, ist die Kombination von unterschiedlichen Eindrücken, die voneinander abweichende oder widersprüchliche Eindrücke liefern. Hier wechselt die Wahrnehmung nicht zwischen den beiden Eindrücken, sondern führt zu einem Eindruck, der zur Erkenntnis über das Objekt führt. Dieser neue Eindruck kann über Eigenschaften verfügen, die über die rein physikalischen Eigenschaften hinauszugehen scheinen. Eine Kombination visueller, leicht unterschiedlicher Eindrücke beider Augen führt zum Eindruck von Tiefe. Die Eindrücke beider Augen, jedes für sich genommen, sind hingegen zweidimensional. Erst die Kombination erzeugt eine neue Eigenschaft, die empfundene Tiefe. Im Kapitel 3 „Reizkombination und Stereopsis“ wird in einer

Studie auf die Wechselwirkung monokularer Eindrücke und binokularer Eindrücke eingegangen, insbesondere, wenn beide im Konflikt zueinander stehen. Erstaunlicherweise entsteht immer ein Eindruck, selbst wenn sich beide im Widerspruch befinden, der gleich viel von beiden Eindrücken in sich trägt. Durch diese Feststellung konnte eine wesentliche Lücke im Verständnis der Tiefenwahrnehmung geschlossen werden.

Die dritte Form des Konfliktes ist nicht bestimmt durch einen Widerspruch innerhalb eines Objektes, sondern durch umgebende Objekte. Nur eine begrenzte Anzahl von Eindrücken kann zu einem beliebigen Zeitpunkt verarbeitet werden. Die Fähigkeit, verschiedene Eindrücke unterschiedlich genau zu analysieren, erlaubt es, dieser Limitation zu entgehen. Objekte bevorzugt wahrzunehmen, wird als Aufmerksamkeit bezeichnet. Im Kapitel 4 „Kortikale Aufmerksamkeitsnetzwerke“ wird eine Studie zur Lenkung von Aufmerksamkeit vorgestellt. Mit Hilfe moderner Bildgebung (fMRT) lassen sich die beteiligten Strukturen im Gehirn aufzeigen und Rückschlüsse auf die beteiligten neuronalen Netzwerke ziehen. Zusammen mit einer auf gleiche Weise durchgeführten Studie an Makaken ist der direkte Vergleich zwischen Mensch und Tier möglich für endogen gelenkte Aufmerksamkeit.

Auch wenn der Mensch nach Konfliktfreiheit strebt, so zeigt sich, dass der Konflikt eine Triebfeder des Erkenntnisgewinns ist. Nur wenn das als sicher Geglaubte stets hinterfragt und abgewogen wird und niemals eine potentielle Quelle für Informationen, mag sie noch so widersprüchlich erscheinen, ignoriert wird, nur dann kann die Wahrheit erkannt werden. Im Kern leistet das sensorische System nichts Geringeres, als in jedem Moment Hypothesen zu entwickeln, aus These und Antithese über die Synthese den Weg zu beschreiten, der ein immer neues Wissen erbringt. Forschung selbst ist Teil dieses grundlegenden Prozesses, der es nicht nur erlaubt, einen Menschen wiederzuerkennen, sondern auch das menschliche Bewusstsein zu verstehen.

Kapitel 2 Binokulare Rivalität und Pupillenspiel

Die Studien zur binokularen Rivalität und Pupillenbewegung dienen zum einen dem Nachweis einer physiologischen Verbindung zwischen Wahrnehmung und Pupillenweite und zum anderen dem Aufzeigen von Artefakten, die durch diskontinuierliches Messen entlang eines stetigen Prozesses, wie Wahrnehmung und Entscheidungen, entstehen müssen. Hieraus erwächst insbesondere die Gefahr von Fehlinterpretationen eben dieser Messartefakte. Zur Einordnung der Experimente und zum besseren Verständnis soll zunächst der Aufbau und die Funktion der Pupille erläutert werden, gefolgt von der Dynamik und der Bedeutung von binokularer Rivalität, und zuletzt werden die bereits erwähnten Wechselwirkungen von Pupillengröße und Wahrnehmungsinhalten aufgezeigt.

Anatomie und Physiologie der Pupille

Das menschliche Auge ist ein komplexes Sinnesorgan, dessen optischer Anteil in der Literatur manchmal mit dem Aufbau und der Funktion einer „Loch“-Kamera verglichen wird. Zwar lassen sich am Auge zur Kamera analoge Strukturen identifizieren, jedoch ist es im Aufbau und in der Funktion weitaus komplexer (Abbildung 2-1). Zu den analogen Strukturen zählen vor allem die optischen Eigenschaften des Auges. So trifft einfallendes Licht zunächst auf die Hornhaut (Kornea) und wird hier teilweise reflektiert und teilweise gebrochen. Nach der Hornhaut trifft das Licht auf das vordere Kammerwasser, passiert die ringförmig umgrenzte Pupille und wird wiederum gebrochen an der Linse. Die wiederholten Lichtbrechungen (Kornea und Linse) bündeln das Licht, bevor es dann auf der Netzhaut ein mehr oder weniger scharfes zweidimensionales Bild der Außenwelt abbildet. Die Linse kann über die Änderung der Form ihre Brechkraft ändern und erlaubt es somit, nach Bedarf ferne oder nahe Objekte scharf auf der Netzhaut abzubilden (Akkommodation) (Bouma, H. & Baghuis, L. C. J., 1971; Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M., 2000).

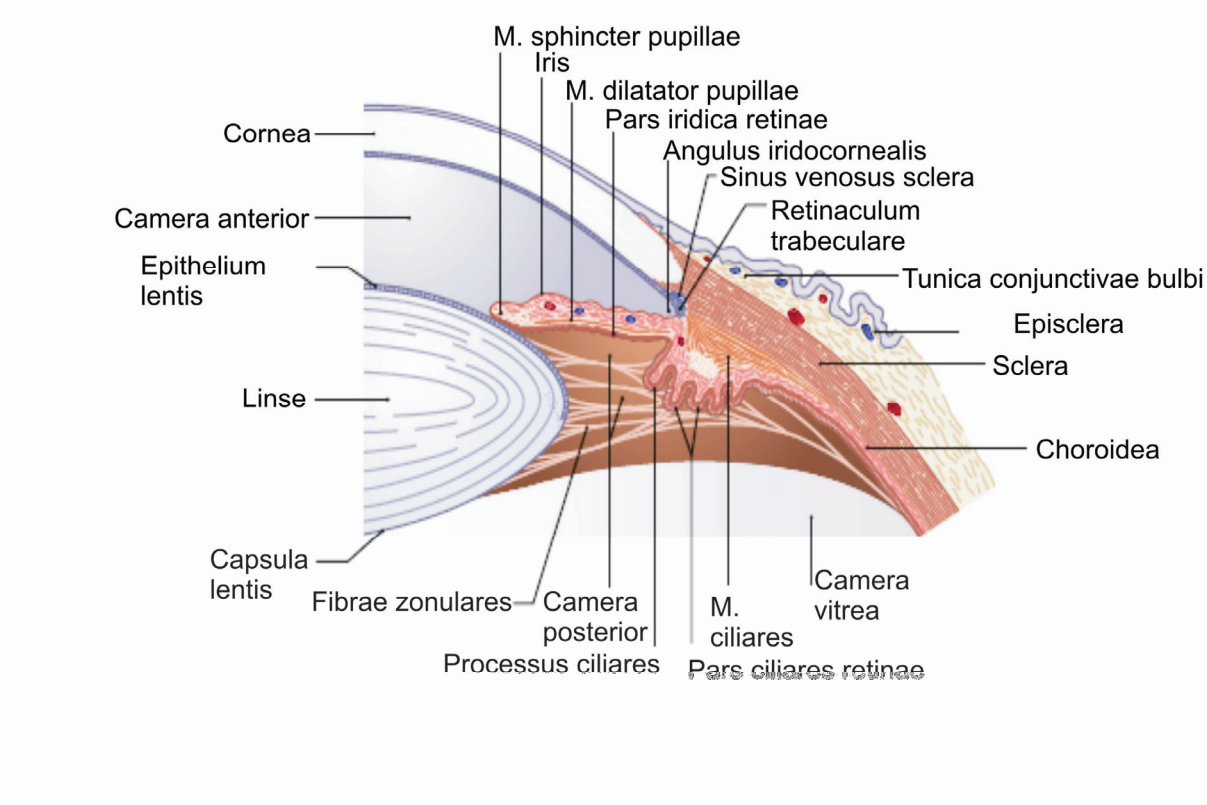


Abbildung 2-1 [illegible] 2010

In der Iris liegende Muskeln steuern den Lichteinfall ins Auge über eine Weitung (Dilatation) oder eine Verengung (Konstriktion) der Pupille. Die beiden Muskeln, der Dilatator (*Musculus dilatator pupillae*) und der Sphinkter *(Musculus sphincter pupillae*) sind antagonistisch organisiert. Der Dilatator ist ein glatter, radiär angeordneter Muskel, der unter der Kontrolle des vegetativen Nervensystems steht (Sympathikus). Durch Freisetzung des Neurotransmitters Noradrenalin an α1-Rezeptoren kommt es zur Kontraktion und Weitung der Pupille (Szabadi, E. & Bradshaw, C. M., 1996). Eine spontane Weitung der Pupille tritt unter normalen Bedingungen bei Schreck, Angst oder Erregung auf (Oka, S. et al., 2007; Hofle, M., Kenntner-Mabiala, R., Pauli, P., & Alpers, G. W., 2008). Dem Dilatator entgegengesetzt ist der Sphinkter, ein ebenfalls glatter, zirkulär angeordneter Muskel, der über den parasympathischen Anteil des vegetativen Nervensystems gesteuert wird. Am Muskel freigesetztes Acetylcholin an muskarinergen Acetylcholin-Rezeptoren bewirkt eine Konstriktion des Muskels, die zu einer Verengung der Pupille führt (Klinke, R. & Silbernagl, S., 2003). Eine spontane Verengung der Pupille kann unmittelbar vor dem Einschlafen beobachtet werden (Miller, N. R., Newman, N.

J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004). Die Spannung beider Muskeln gibt vor, wie weit die Pupille geöffnet ist.

Pupillenlichtreflex und Pupillendunkelreflex

Für die optimale Funktionsweise der Netzhaut (Retina) ist eine gleichbleibende Beleuchtung bzw. Adaptation an sich ändernde Lichtverhältnisse notwendig. Als Schutz vor übermäßigem Lichteinfall schließen die Pupillen reflexhaft (Pupillenlichtreflex) oder weiten sich bei zu schwachem Lichteintritt (Pupillendunkelreflex) (Woodhouse, J. M. & Campbell, F. W., 1975). Die Verarbeitung der Lichtintensität und die Steuerung des Lichtreflexes erfolgen subkortikal, wie es in der klassischen Literatur beschrieben ist (Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M., 2000; Klinke, R. & Silbernagl, S., 2003; Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004). So projizieren die Neurone der jeweiligen Retina nicht nur auf den seitlichen Kniehöcker des Thalamus, der im Englischen als „Lateral Geniculate Nucleus“, kurz LGN, bezeichnet wird (90% der Axone aus den retinalen Ganglienzellen), sondern zusätzlich auf ein weiteres Kerngebiet im Zwischenhirn (Diencephalon), den Nucleus suprachiasmaticus (NS) (Hypothalamus) und Bereiche im Mittelhirn (Mesencephalon), den superioren Colliculus (SC) und die Area praetectalis (AP) (Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004).

Nur die Area praetectalis spielt eine entscheidende Rolle im Pupillenlichtreflexbogen (Abbildung 2-2). So verschaltet sie eine eingegangene Erregung, hervorgerufen durch eine Zunahme im Lichteinfall, auf die contra-laterale Area praetectalis und projiziert darüber hinaus sowohl auf den ipsi-lateralen als auch auf den contra-lateralen Edinger-Westphal Kern (Nucleus accessorius nervi occulomotorii). Efferenzen des Edinger-Westphal Kerns führen zum Ganglion ciliare, werden hier umgeschaltet, und schließlich endet die Erregungsleitung am Sphinkter (Musculus sphincter pupillae). Eine Zunahme an Erregung in diesem Kreislauf führt zu einer raschen Konstriktion der Pupille, wohingegen eine Abnahme zu einer Dilatation der Pupille führt. Ergänzend gesteuert wird die Weite des Pupillenspiels über die Aktivität des Sympathikus (Klinke, R. & Silbernagl, S., 2003; Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004).

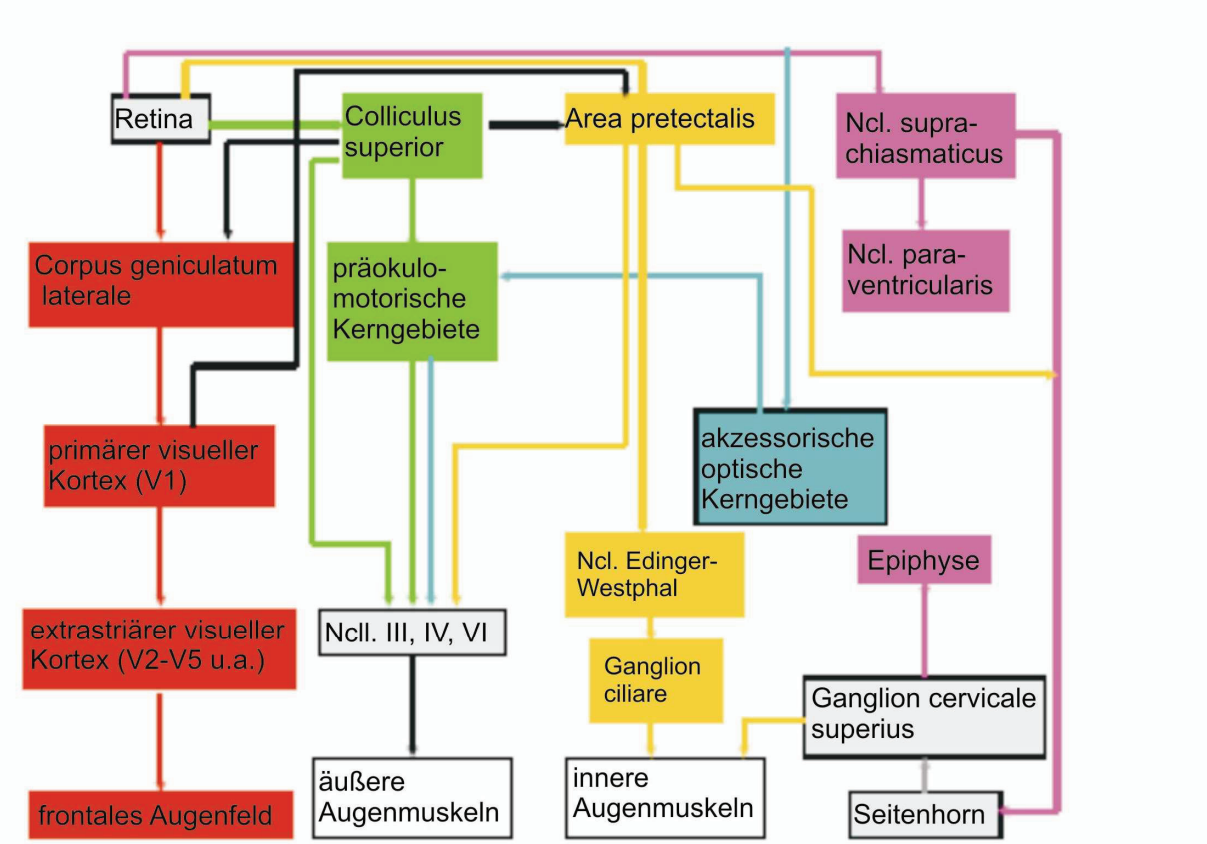


Abbildung 2-2 [illegible] 2010

Ausgehend vom Hypothalamus ziehen Nervenfasern über das ziliospinale Zentrum bis zum ersten Thorakalsegment, verlassen hier das Thorakalmark am Seitenhorn bzw. Vorderwurzel und werden umgeschaltet am Ganglion cervicale superius. Von hier verlaufen sie postganglionär über den Plexus caroticus weiter zum Ganglion ciliare und terminieren ohne weitere Umschaltung am Dilatator (Musculus dilatator pupillae). Ebenfalls vom Hypothalamus gehen inhibitorische Fasern direkt zum Edinger-Westphal Kern (Zilles, K & Tillmann, B, 2010). Inwieweit die retinalen Eingänge im Hypothalamus, die zum Erhalt des Tag-Nacht-Rhythmus dienen, zur Aktivierung der sympathischen Pupilleninnervation beitragen, ist dem Autor unbekannt. Eine starke Erregung entlang der sympathischen Leitung führt bei schwacher oder ausbleibender Erregung im Edinger-Westphal Kern zu einer Pupillendilatation (Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004).

Physiologische Einflüsse auf die Pupillengröße

Die Pupille ist mehr als nur das Loch einer Blende, das bei Bedarf auf- und zugezogen werden kann. Schon in der Antike war man sich der Pupille als Kommunikationsmittel bewusst. So soll Königin Kleopatra (erstes Jahrhundert vor Christus) die pupillenweitende Wirkung des Atropin genutzt haben (Antagonist für muskarinerge Acetylcholin-Rezeptoren), um Caesar zu verführen. Die Pupille unterliegt somit nicht nur der Steuerung durch einen Helligkeitsgradienten, sondern ist auch anderen Wechselwirkungen offen. Schon in den 60er Jahren des letzten Jahrhunderts zeigte Hess, dass die Pupille im Falle von Sympathie und insbesondere bei potentiellen Sexualpartnern mit einer Dilatation reagiert (Hess, E. H., Seltzer, A. L., & Shlien, J. M, 1965; Metalis, S. A. & Hess, E. H., 1982). Aus diesem Grund spricht man stark geweiteten Pupillen eine verführerische Wirkung zu. Im Weiteren konnte Hess zeigen, dass die Pupillengröße des Gegenübers auch die eigene Pupillengröße beeinflusst. Aber auch Schmerz, Angst und Furcht führen zu einer Erweiterung der Pupille, ebenso Belohnung. Nicht nur im Anblick von affektiven Reizen, sondern auch bei kognitiven Prozessen reagiert die Pupille mit einer Dilatation (Hess, E. H. & Polt, J. M., 1964). Dazu gehört neben Informationsverarbeitung (Hyona, J., Tommola, J., & Alaja, A. M., 1995), Entscheidungsfindung (Einhäuser, W., Koch, C., & Carter, O. L., 2010) auch Aufgabenschwierigkeit (Hess, E. H. & Polt, J. M., 1964; Peavler, W. S., 1974); letztlich spiegelt sich die mentale Anstrengung in den Pupillen wieder. Eine Konstriktion hingegen ist im Rahmen mentaler Vorgänge oder affektiver Stimuli nur selten beschrieben.

Kognitive und emotionale Einflüsse auf die Pupillengröße beim Menschen sind bis jetzt nicht im Detail erforscht. So kann eine Weitung der Pupille durch zwei mögliche Systeme erfolgen: zum einen direkt durch sympathische Innervation des Dilatatormuskels, wie weiter oben beschrieben, zum anderen indirekt über eine Abnahme exzitatorischer Eingänge auf die Area praetectalis bzw. inhibtorischer Eingänge auf den Edinger-Westphal Nukleus. Es gibt mehrere Areale und Kerne, die direkt hemmend auf den Edinger-Westphal Nukleus einwirken. Dazu zählen sowohl visuelle kortikale Areale (V1, V2, V3, V4 und MT) als auch subkortikale Strukturen wie zum Beispiel der Locus coeroleus, die Formatio reticularis und, verschaltet über

den Hypothalamus, Stammhirnkerne A1 und A5 (Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004; Barbur, J. L., 2004). Abschließende Untersuchungen inwiefern alle oder einzelne Areale für die Pupillenweitung verantwortlich sind, stehen noch aus. Relativ selten untersucht ist der Anteil kortikaler Prozesse am Pupillenlichtreflex beim Menschen (Kimura, E., Abe, S., & Goryo, K., 2010).

Das Parinaud-Syndrom, zuerst beschrieben von H. Parinaud (1883), stellt hier eine Besonderheit dar. Es handelt sich dabei um eine relativ seltene Zerstörung von subkortikalen Strukturen, einschließlich des Untergangs der Area praetectalis unter Aussparung des Edinger-Westphal Kerns (Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004). Patienten leiden unter Einschränkungen der Okulomotorik und, in diesem Zusammenhang wichtig, unter einem weitestgehenden Ausfall des Pupillenlichtreflexes. Scheinbar stützt dieser Befund eine ausschließlich subkortikale Verarbeitung der Lichtinformation. Der Lichtreflex verschwindet jedoch nicht vollends, sondern ein kleiner Anteil besteht fort. Bei sorgfältiger Betrachtung der veröffentlichen Daten finden sich Restamplituden in der Größenordnung von ca. 10% – 30% (Wilhelm, B. J., Wilhelm, H., Moro, S., & Barbur, J. L., 2002).

Im Gegensatz hierzu findet sich bei kortikal geschädigten Patienten eine deutliche Reduktion des Pupillenlichtreflexes. Laut J. Barbur (Barbur, J. L., 2004) lässt sich dieser Befund nicht mit der klassischen Sicht vereinbaren, dass der Pupillenlichtreflex nur über den subkortikalen Verarbeitungspfad abläuft unter Aussparung der genikulaten-striatären Verarbeitung. Wäre dies der Fall, dürfte sich keine Änderung im Ablauf des „Reflexes“ zeigen.

Ein wesentliches Problem beider Studien ist jedoch, dass es sich um Läsionsstudien handelt. Studien an Probanden und Patienten, die eine Schädigung erlitten haben, bergen stets die Gefahr, nicht mehr die normalen Prozesse im gesunden Gehirn abzubilden. So kommt es kurz nach der Schädigung zu Reorganisationsprozessen, um Teile der Schädigung zu kompensieren. Des Weiteren kann eine Beschädigung von naheliegenden Nervenbahnen erfolgt sein, die noch weit entfernte Areale mit betreffen können. Zusätzlich erfolgt eine fortschreitende Reorganisation

angrenzender Areale, die selbst beschädigt sein können bzw. durch ausfallende Afferenzen betroffen sind.

Wünschenswert erscheint eine Möglichkeit, physikalische und wahrgenommene Helligkeitsänderung bei Gesunden zu entkoppeln, um die Lücke zu den Läsionsstudien zu schließen. Eine nicht invasive Möglichkeit bietet der binokulare Wettstreit (binokulare Rivalität). Für den Betrachter ändert sich der Wahrnehmungsinhalt fortlaufend trotz gleichbleibender physikalischer Stimulation. Ist der Rivalitätsreiz nun so beschaffen, dass sich ein heller Inhalt mit einem dunklen immer wiederkehrend ablöst, so erwartet man aus klassischer Sicht eines rein subkortikalen Regelkreises keine Änderungen der Pupillenweite. Zeigen sich jedoch wahrnehmungsabhängige Änderungen, dann ist von einer Beteiligung des Kortex auszugehen.

Binokulare Rivalität

Werden beiden Augen unterschiedliche Bildinhalte präsentiert, die sich hinreichend unterscheiden, so erfolgt eine abwechselnde Wahrnehmung dieser Inhalte für den Betrachter (Alais, D. & Blake, R., 2005). Dieses Phänomen wurde zum ersten Mal im 16. Jahrhundert beschrieben und fälschlicherweise als Rivalität zweier Augen benannt (binokulare Rivalität). In Wirklichkeit handelt es sich nicht um die Rivalität beider Augen, wobei zum Beispiel die Wahrnehmung eines Auges komplett unterdrückt wird, sondern um eine regionale, auf den Bereich des Konflikts beschränkte, abwechselnde Unterdrückung (Suppression) und Hervorhebung (Dominanz). In späteren Abschnitten werden die gängigen Modelle für das Phänomen behandelt. Die Wechsel der Wahrnehmungsinhalte erfolgen für den unerfahrenen Beobachter zufällig und sind stark unterschiedlich für die einzelnen Versuchspersonen. Im Alter nimmt die Anzahl der durchschnittlichen Wechsel pro Sekunde ab (Ukai, K., Ando, H., & Kuze, J., 2003), ebenfalls bei Müdigkeit (Nagamine, M., Yoshino, A., Miyazaki, M., Takahashi, Y., & Nomura, S., 2008) und Trunkenheit (Donnelly, M. & Miller, R. J., 1995). Erfahrene Beobachter, die auch im Alltag mit binokularer Rivalität umgehen, sind in der Lage, einen Wechsel lange zu verzögern und im Extremfall fast zu unterbinden. Es konnte gezeigt werden, dass intensive Meditation ebenfalls zum Ausbleiben von Wahrnehmungswechseln führt

(Carter, O. L. et al., 2005; van Ee, R., van Dam, L. C. J., & Brouwer, G. J., 2005b). Ein wesentlicher Aspekt ist jedoch, dass es nicht zur Überlagerung beider Bildinhalte kommt sobald die Präsentationszeit über 200 ms liegt (Wolfe, J. M., 1983; Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004). Das ausschließlich wahrgenommene Perzept wird als dominant bezeichnet und, sobald es aus der Wahrnehmung entschwindet und durch sein Gegenstück ersetzt wird, als supprimiert. In Phasen des Wechsels kann es auch zum sogenannten Luster kommen, einer zeitweiligen Mosaikwahrnehmung beider Bilder. Aber auch hier findet keine zeitgleiche Wahrnehmung beider Bildelemente am selben Ort statt (Bhardwaj, R., O'Shea, R. P., Alais, D., & Parker, A., 2008).

Nicht alle diskrepanten Stimuli sind in der Lage, binokulare Rivalität hervorzurufen. So können Stimuli mit geringem Kontrast (Liu, L., Tyler, C. W., & Schor, C. M., 1992) oder unter bestimmten Bedingungen geflackerte Stimuli (O'Shea, R. P. & Blake, R., 1986) keine binokulare Rivalität auslösen. Stimuli, die sich hinreichend unterscheiden in Orientierung (Fahle, M., 1982), Bewegung und Ortsfrequenz (Tong, F. & Engel, S. A., 2001), sowie komplexe Bildinhalte erlauben es binokulare Rivalität auszulösen (Tong, F., Nakayama, K., Vaughan, J. T., & Kanwisher, N., 1998). Die Dominanzzeiten des stärkeren Stimulus lassen sich mit Hilfe einer Weibull-Statistik beschreiben, wohingegen die Dominanzzeiten des schwächeren Stimulus von der Stärke des überwiegend dominanten Stimulus abhängig zu sein scheinen (Blake, R. R., Fox, R., & Mcintyre, C., 1971; Moreno-Bote, R., Shpiro, A., Rinzel, J., & Rubin, N., 2010). Inwieweit die Dominanz eines Stimulus aufgebaut wird, dazu finden sich in der Literatur im Wesentlichen zwei Modellvorstellungen: das Bottom-Up Modell (Blake, R., 1989) und das Top-Down Modell (Dayan, P., 1998). Beide Modelle werden im Hinblick auf ihre Auswirkungen auf subkortikale Regionen betrachtet.

Bottom-Up Modell zur Entstehung der Rivalität

Das Bottom-Up Modell, im Englischen auch „interocular competition model“ genannt, steht für die zentrale Vermutung, dass der neuronale Wettkampf auf einer frühen Ebene zwischen monokularen Kanälen stattfindet. Hierfür kommen frühe visuelle Strukturen in Frage, die von beiden Augen Eingänge erhalten, wobei jedoch noch getrennte Verarbeitung stattfindet. Im visuellen System erfüllen zwei Strukturen diese

Voraussetzung: zum einen der seitliche Kniehöcker (LGN) und zum anderen das erste visuelle Areal (V1) (Tong, F., 2003; Alais, D. & Blake, R., 2005). Es wird weiter davon ausgegangen, dass Neurone der monokularen Kanäle beim Auftreten von diskrepanten Informationen inhibitorisch auf Neurone des anderen Kanals einwirken können. Der Kanal, der den stärkeren Eingang durch die jeweilige Retina erhält, unterdrückt in der Folge den Kanal mit dem schwächeren Eingang. Der Wahrnehmungsinhalt im stärkeren Kanal setzt sich durch und wird in den höheren Ebenen ausschließlich verarbeitet. Die Hemmung wird jedoch nicht nur in V1 aufgebaut, sondern erstreckt sich bis auf den LGN (Wunderlich, K., Schneider, K. A., & Kastner, S., 2005). Erst durch hinreichende Adaptation und Abschwächung der Inhibition kann der vormals gehemmte Kanal seinerseits eine Hemmung aufbauen, die, wenn stark genug, den dominanten Kanal supprimiert. In der Folge wird der zweite Inhalt ausschließlich von höheren Ebenen verarbeitet und gelangt in die Wahrnehmung. Die interokulare Hemmung durch monokulare Kanäle erlaubt es auch, den immer wiederkehrenden Auftritt von Luster zu erklären. Lokale, nicht synchronisierte Hemmung zwischen den Kanälen erklärt den Gewinn einzelner Regionen mit unterschiedlicher Dominanz. Ebenfalls unter Rivalität häufig beobachtet ist das Wechseln der Dominanz von einem Ort aus, welche sich in Form einer Welle über den gesamten Stimulus ausbreitet (Wilson, H. R., Blake, R., & Lee, S. H., 2001). Im Rahmen des Modells kann dies erklärt werden durch laterale inhibitorische Projektionen, die Hemmung von einer Zelle zur nächsten vermitteln. In fMRT-Studien konnte gezeigt werden, dass beim Menschen eine Modulation von Erregung im LGN stattfindet (Haynes, J. D., Deichmann, R., & Rees, G., 2005; Wunderlich, K., Schneider, K. A., & Kastner, S., 2005; Buckthought, A., Jessula, S., & Mendola, J. D., 2011). Somit kann der LGN als früheste Struktur angesehen werden, in der Rivalität einen Einfluss hat. Dieser Befund stützt die Annahme einer frühen Verarbeitung bzw. einer auf der Ebene von monokularen Kanälen auftretenden Hemmung. Im Gegensatz hierzu steht allerdings der Befund, dass sich in Einzelzellableitungen am Makaken eine solche frühe Inhibition von Neuronen im LGN nicht nachweisen ließ (Lehky, S. R. & Maunsell, J. H. R., 1996).

Top-Down Modell zur Entstehung der Rivalität

Im Gegensatz zum Bottom-Up Modell steht die Annahme, dass binokulare Rivalität erst auf später Ebene entschieden wird. Hierzu muss die visuelle Verarbeitung fortgeschritten sein, bevor eine Hemmung zwischen Perzepten aufgebaut werden kann. Die Dynamik des Hemmmechanismus ist hier ähnlich der des Bottom-Up Modells. Ausgehend von höheren Arealen wird über retrograde Verbindungen in der früheren Arealen das Verhalten der Neurone moduliert (Alais, D. & Blake, R., 2005). Dieses Modell deckt sich mit Befunden, dass komplexe Stimuli, die erst ab einer späteren Verarbeitungsebene wahrgenommen werden können, länger in der Dominanz verweilen als Objekte und Muster, die keine Bedeutung haben (Yu, K. & Blake, R., 1992). Des Weiteren zeigt sich in fMRT-Studien, dass nicht wahrgenommene Inhalte sehr wohl auf höheren Ebenen verarbeitet werden (Lin, Z. C. & He, S., 2009). Bei früher absoluter oder weitestgehender Hemmung sollte nur eine geringe oder keine Informationsverarbeitung für den unterdrückten Stimulus stattfinden.

Noch ist die Entscheidung zwischen beiden Modellen nicht gefallen. Beide Modelle sind in der Lage, weite Teile der mit binokularer Rivalität beschriebenen Befunde zu erklären. Inzwischen wird zunehmend davon ausgegangen, dass es sich wohl um eine Mischung von lokalen (frühen) und globalen (späten) Mechanismen handelt, die zusammenwirken und zur beobachteten Dynamik der Rivalität führen (Freeman, A. W., 2005; Tong, F., Meng, M., & Blake, R., 2006).

Weder das Bottom-Up Modell noch das Top-Down Modell beschreiben eine weitere Beteiligung von subkortikalen Strukturen, die am Pupillenlichtreflex direkt partizipieren. Die binokulare Dynamik sollte somit wahrscheinlich keinen Einfluss nehmen auf die Größe der Pupille. Die im Rahmen der Dynamik auftretenden Perzeptänderungen sind davon abzugrenzen. Eine Perzeptänderung geht auch mit einer Aktivitätsänderung einher, die ihrerseits einen Einfluss auf die Pupille ausüben kann.

Einfluss perzeptiver Wechsel auf den Pupillendurchmesser

In der Literatur finden sich nur wenige Studien, die sich mit dem Pupillenverhalten unter Rivalitätsbedingungen auseinandersetzen. In den späten 60er Jahren fanden Lowe und Ogle (Lowe, S. W. & Ogle, K. N., 1966) eine Pupillenkonstriktion für Rivalitätswechsel von einem dunkleren zu einem helleren Perzept unter binokularen Rivalitätsbedingungen. Eine Verbindung zum Pupillenlichtreflex konnte nicht gezogen werden, da eine Kontrolle für den Wechsel von hell nach dunkel unterblieb. Ebenfalls ununtersucht blieb die Pupillendunkelreaktion. So können die bei Lowe und Ogle gefundenen Konstriktionen, die zwar durch Helligkeit moduliert zu sein scheinen, nicht abgegrenzt werden von anderen möglichen Ursachen (Lowe, S. W. & Ogle, K. N., 1966). Zur Überprüfung, ob die Leuchtdichte einen Einfluss auf die Pupillenreaktion hat, haben Lowe und Ogle systematisch die Helligkeit des helleren Reizes erhöht. Dabei ändern sich jedoch nicht nur die beteiligten Helligkeiten, sondern auch die Stärke des helleren Perzeptes gegenüber dem dunklen Perzept, dessen Helligkeit konstant blieb. Ein Änderung in den Dominanzzeiten wäre zu erwarten gewesen (Wolfe, J. M., 1983), diese wurden jedoch nicht beschrieben. Es kann weder ausgeschlossen werden, dass Konstriktionen nur durch den reinen Perzeptwechsel auftreten, noch dass die Dominanzzeit mit der Konstriktionsamplitude korreliert. Andere Untersuchungen zum Pupillenverhalten unter Rivalitätsbedingungen beschränken sich auf perzeptuelle Wechsel bei bi-stabilen oder multistabilen Bildern (Einhäuser, W., Stout, J., Koch, C., & Carter, O., 2008), im Deutschen auch Kippbilder genannt. In diesen Kippbildern können keine Helligkeitsunterschiede eingeführt werden, somit finden sich lediglich die reinen Perzeptwechsel in der Pupillenspur, ein weiterer Hinweis dafür, dass die Pupille nicht nur durch Lichtintensität und Emotion beeinflusst wird. Ein reiner Perzeptwechsel führt zu einer Dilatation der Pupille (Einhäuser, W., Stout, J., Koch, C., & Carter, O., 2008); auch hier konnten andere Beiträge zur Pupillenreaktion nicht ausgeschlossen werden (Hupe, J. M., Lamirel, C., & Lorenceau, J., 2008). So können die Aufforderung zum Antworten, die Entscheidung, eine Antwort zu geben, oder das alleinige „Auftauchen“ des neuen isoluminanten Perzeptes zu einer Dilatation führen (Einhäuser, W., Koch, C., & Carter, O. L., 2010). Wie weiter oben beschrieben, ist bereits bekannt, dass Entscheidungsfindung und mentale Beanspruchung zu Pupillendilatationen führen. In der Literatur findet sich bis jetzt keine schlüssige

Studie, die abschließend klärt, ob wahrgenommene Helligkeit den Pupillendurchmesser beeinflusst oder nicht.

Studie zur Einflussgröße der wahrgenommenen Helligkeit auf den Pupillenlichtreflex

Um das fehlende Puzzlestück zu finden, wird in der ersten Studie untersucht, ob und inwieweit die wahrgenommene Helligkeit die Pupillengröße beeinflusst. Studien zum Parinaud-Syndrom und zu kortikaler Blindheit lassen, wie oben erwähnt, einen Einfluss vermuten, und Studien zur binokularen Rivalität zeigen, dass die Pupille beeinflusst wird (Einhäuser, W., Stout, J., Koch, C., & Carter, O., 2008; Fahle, M., Stemmler, T, & Spang, K., 2010; Naber, M., Frassle, S., & Einhauser, W., 2011). Dieser Einfluss sollte selbst dann noch beobachtbar sein, wenn der eigentliche Pupillenlichtreflex durch physikalische Stimulation unterbleibt. Ein binokularer Rivalitätsstimulus, der sich aus zwei unterschiedlich orientierten und verschieden hellen Gittermustern zusammensetzt, sollte im Wechsel Pupillenlichtreaktionen und Pupillendunkelreaktionen auslösen. Beim spontanen Perzeptwechsel von dunkel nach hell sollte sich die Pupille zusammenziehen und beim spontanen Wechsel in die Gegenrichtung weiten. In einer Serie von Experimenten soll dieser Zusammenhang deutlich gezeigt werden.

Experiment 1 Pupillenmodulation durch binokulare Rivalität

Ziel des ersten Experimentes ist es nachzuweisen, dass es eine Modulation des Pupillendurchmessers entsprechend der wahrgenommenen Helligkeit gibt. Hierzu wurde ein binokularer Rivalitätsreiz dargeboten, der zu zwei unterschiedlich hellen Wahrnehmungen führt. Wie oben beschrieben sollte sich eine spontane Pupillenbewegung zeigen, wenn die Wahrnehmung wechselt. Um sicherzustellen, dass sowohl das dunkle Perzept als auch das helle Perzept gleich lang wahrgenommen werden, hat der helle Reiz denselben Kontrast zum Hintergrund wie der Hintergrund zum dunklen Reiz. Die Kanten beider Stimulusanteile sollten daher die gleiche Stärke haben und somit zu einer Angleichung der Dominanzzeiten führen (Siehe Abbildung 2-3).

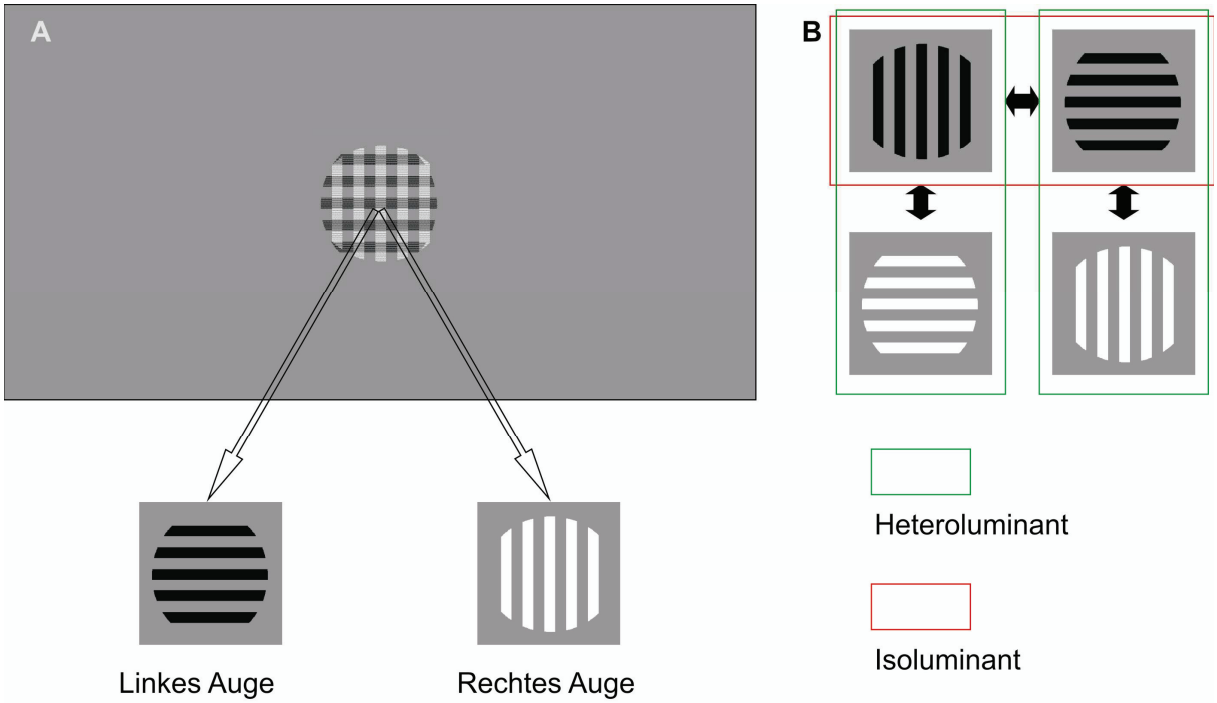


Abbildung 2-3 [illegible] **A** [illegible] **B** [illegible]

Ein weiterer Faktor, der zu einer Pupillenbewegung führen kann, ist die Nah-Akkommodation (Mays, L. E. & Gamlin, P. D. R., 1995). Nah-Akkommodation des Auges führt zu einer Pupillenverengung. Die Wahrscheinlichkeit für eine Änderung der Akkommodation lässt sich durch eine größere Entfernung verringern. Findet sich im Experiment 1 eine klare helligkeitsabhängige Pupillenbewegung, im Fall von dunkel zu hell eine Konstriktion und im Fall von hell nach dunkel eine Dilatation, ist nicht von einem Einfluss der Akkommodation auszugehen (Hunter, J. D., Milton, J. G., Ludtke, H., Wilhelm, B., & Wilhelm, H., 2000). Finden sich nur Dilatation oder nur Konstriktionen, spricht dies für eine psychosensorische Wechselwirkung, die nicht direkt an die Helligkeitswahrnehmung gekoppelt ist.

Material and Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment 1 nahmen sechs Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 26 Jahren +/- 3 Jahre (S.A.). Zwei der Versuchspersonen waren männlich und vier weiblich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 Euro pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Keine der Versuchspersonen hatte Erfahrung mit binokularer Rivalität, die über den normalen Alltag hinausging. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Die Versuchspersonen saßen in einem abgedunkelten Raum, mit ihrem Kopf auf einer Kinnstütze stabilisiert. Vor ihnen befand sich in einer Entfernung von 350 cm ein Monitor (Zalman Trimon 2D/3D 22“) mit einer Auflösung von 1680 x 1050 Pixel und einer Bildschirmdiagonalen von ca. 55 cm. Die Monitoroberfläche ist werksmäßig mit einer speziellen Polarisationsfolie beklebt, die das Licht ungerader und gerader Pixelzeilen unterschiedlich polarisiert. Es handelt sich um eine zirkuläre Polarisation des Lichtes, die entweder im oder gegen den Uhrzeigersinn erfolgt. Mit Hilfe einer entsprechenden Polarisationsbrille gelangt jeweils nur Licht von geraden oder ungeraden Pixelzeilen in das Auge der Versuchsperson. So gelangt zum Beispiel nur Licht von ungeraden Pixelzeilen in das rechte und nur Licht von geraden Pixelzeilen in das linke Auge. Das rechte Auge der Versuchsperson wurde zusätzlich über eine Kamera (WATEC H3-Supreme) gefilmt. Die Kamera hat eine Bildwiederholungsrate von 50 Hz und eine Auflösung von 752 x 582 Pixel. Es handelt sich um eine spezielle Überwachungskamera, die besonders im infraroten Lichtbereich sensitiv ist. Vor dem Objektiv der Kamera ist zusätzlich ein Infrarotfilter angebracht, so dass nur Licht mit einer Wellenlänge im Infrarotbereich auf den Kamerasensor fallen kann. Zur Ausleuchtung befanden sich links und rechts neben der Versuchsperson in einer

Entfernung von 40 cm Infrarotscheinwerfer (Leuchtdioden). Der gesamte Versuchsaufbau war zusätzlich umgeben von einer Tunnelkonstruktion, die Lichteinfall von der Seite ausschloss (Abbildung 2-4).

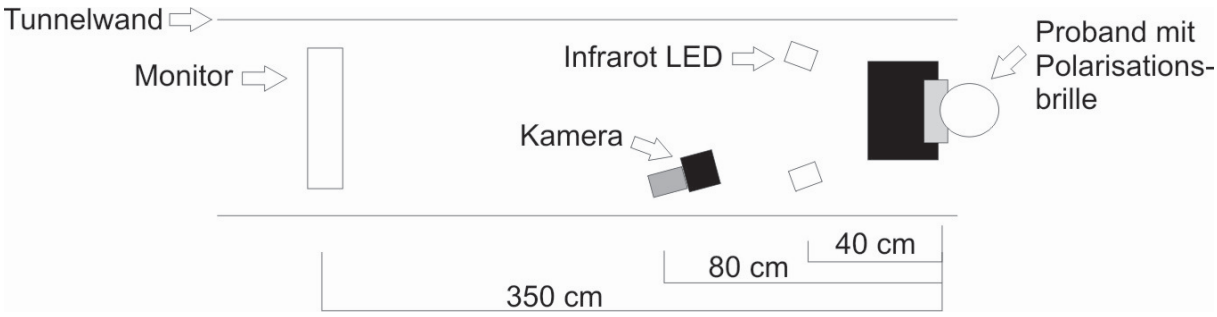


Abbildung 2-4 [illegible]

Für Verhaltensantworten erhielt die Versuchsperson zwei Drucktaster oder auch Druckknöpfe, mit denen sie signalisieren konnte, sobald eine Änderung im Perzept eintrat. Die Kamera war verbunden mit einem Eye-Tracking Rechner, der die Rohdaten der Kamera analysierte und die Position und die Größe der Pupille fortlaufend aufzeichnete. Etwaige Kopfbewegungen konnten über die Spiegelungen der Scheinwerfer auf der Kornea korrigiert werden (Purkinjereflexe). Das hierfür verwendete Programm ist in der Arbeitsgemeinschaft Fahle von Marc Repnow, Dennis Trenner, Sven Eberhard und Nicola Kalchev entwickelt und verbessert worden. Die Druckknöpfe ihrerseits waren an einen separaten Rechner angeschlossen, der auch die Bildpräsentation über ein von Dennis Trenner entwickeltes Programm steuerte. Bei erfolgtem Knopfdruck oder einer Änderung der Stimuluspräsentation sendete der Reizrechner ein Signal (Trigger) über eine Netzwerkschnittstelle an den Pupillenrechner, der wiederum diesen Zeitpunkt oder Zeitabschnitt in der Pupillenspur entsprechend markierte.

Versuchsreiz

Jedem Auge (getrennt über gerade und ungerade Pixelzeilen) wurde ein kreisförmiger Stimulus gezeigt mit einem Durchmesser von 2 Grad Sehwinkel. Im Reiz wechselten sich entweder helle oder dunkle Linien mit Linien ab, die der Hintergrundshelligkeit entsprachen (14,5 cd/m^2), in Form einer Rechteckschwingung

mit einer Ortsfrequenz von 4 Zyklen pro Grad. Beide Linienmuster waren orthogonal zueinander orientiert (0° bzw. 90°). In der Mitte b eider Muster wurde ein kleiner roter Fixationspunkt (0,25°) dargeboten.

Heteroluminant

Damit für beide Versuchsreize gleich starke Kantenkontraste gewährleistet waren, entsprach die Helligkeitsdifferenz zwischen hellen bzw. dunklen Linien gegenüber dem Hintergrund einem Weber-Kontrast von acht. Der Weber-Kontrast ist definiert über folgende Formel:

$$K_W = \frac{Lum_{\square\square}}{Lum_{\square\square}} - 1 \qquad \text{(Gl.1)}$$

Wobei K_w der Kontrast und Lum_{max} und Lum_{min} die jeweiligen Luminanzen bezeichnen.

Isoluminant

Beide Reizmuster hatten einen Kantenkontrast von 8 nach Weber und waren gleich dunkel.

Versuchsdurchführung

Die Versuchspersonen (VP) war instruiert, nach erfolgter Dunkeladaption den kleinen roten Punkt zu fixieren. Sobald das horizontale Muster in der Wahrnehmung dominierte, galt es den linken Knopf und beim vertikalen Muster den rechten Knopf zu drücken bzw. umgekehrt bei der Hälfte der Versuchspersonen. Die VPs waren angewiesen, so schnell wie möglich zu antworten. Bei unvollständigen Wechseln und anschließendem Wiedererscheinen des vorher wahrgenommenen Musters war es gestattet, wieder mit Knopfdruck zu antworten. Eine Messung dauerte ca. 5 min, und es galt sechs Messungen abzuschließen. Davon waren zwei Messungen isoluminant und vier heteroluminant, bei denen in zwei Fällen das horizontale und in den anderen zwei Fällen das vertikale Muster hell war. Die Reihenfolge der einzelnen Messungen war für jede Versuchsperson verschieden, um etwaige Reihenfolgeeffekte zu kompensieren.

Datenanalyse der Pupillenspur

Datenpunkte, die aufgrund von Blinzeln oder Ähnlichem verloren gingen, wurden mittels einer polynominalen Funktion extrapoliert. Keine Datenpunkte sind von der Untersuchung ausgeschlossen worden. Anschließend ist das gesamte Datenset mittels einer Sieben-Punkte-Median-Filterung geglättet worden. Die Pupillenspur (Pupillendurchmesser) wurde entsprechend der Knopfdrücke in einzelne „Epochen" unterteilt (5000 ms vor und nach dem Drucktastersignal). Diese Epochen wurden entsprechend der Knopfdrücke gemittelt und anschließend über eine z-Transformation normalisiert (z-Wert). Abschließend wurden diese Daten wiederum entsprechend der Knopfdrücke mittels einer polynominalen Funktion gefittet. Diese gefitteten Werte der einzelnen Messungen sind entsprechend dem Versuch für die einzelnen Versuchspersonen zusammengeführt worden, jedoch getrennt nach der jeweiligen Antwort für einen Wechsel von hell nach dunkel, für einen Wechsel von dunkel zu hell und für einen Wechsel von dunkel zu dunkel. Die resultierende Mittlung lieferte den jeweiligen Mittelwert zum entsprechenden Zeitpunkt und den dazugehörigen Standardfehler.

Ergebnisse

Versuchspersonen, die keine Erfahrung mit binokularer Rivalität hatten, waren zunächst überrascht, wie schnell und deutlich sich die Wechsel vollzogen. Nach einigen Sekunden waren sie jedoch in der Lage, die Knöpfe entsprechend ihrer Wahrnehmung zu drücken. In der Bedingung mit Luminanz-Unterschied zwischen beiden Perzepten zeigte sich ein deutlicher Unterschied in den Pupillenbewegungen (Abbildung 2-5). Wechselte die Wahrnehmung von hell nach dunkel, so erfolgte eine Dilatation. Die Start-, Maximum- und Endzeitpunkte wurden graphisch abgeschätzt. Die Dilatation setzte dabei zum selben Zeitpunkt ein wie der Knopfdruck (-40 ms bis 0 ms) und erreichte ihr Maximum rund 540 ms später. Die Dilatation klang nach weiteren 820 ms ab. Die Konstriktion hingegen setzte schon ca. 460 ms bis 400 ms vor dem Knopfdruck ein, erreichte ihr Maximum 60 ms nach dem Knopfdruck und kehrte erst nach weiteren 800 ms zu ihrem Ausgangswert zurück. Beide Reaktionen, gemeinsam aufgetragen, zeigen eine signifikante Auftrennung (unkorrigierter zweiseitig gepaarter t-Test $p<0,01$) im Bereich von -1380 ms bis -900 ms, das heißt vor dem Knopfdruck und eine weitere Auftrennung beginnend -60 ms bis 960 ms. Die

Auftrennung erfolgt entsprechend der wahrgenommenen Helligkeit: in der ersten Auftrennungsphase ist die Pupille größer im Falle eines aufkommenden Wechsels nach hell und in der zweiten Phase kleiner. In der isoluminanten Bedingung zeigt sich kein Unterschied, ob auf das horizontale oder vertikale Muster geantwortet wurde, daher sind die Ergebnisse zusammengefasst. Im Fall eines Wechsels findet sich eine rund 180 ms nach dem Knopfdruck einsetzende Dilatation, die ihr Maximum bei 1040 ms erreicht und schließlich nach 1900 ms auf den Ausgangswert zurückkehrt. Ein statistischer Test gegen die Baseline vor dem Knopfdruck ergibt eine signifikante Auftrennung im Bereich von 560 ms bis 1100 ms. Die Amplitude der Dilatation bei einem Wechsel zwischen zwei gleich hellen Bedingungen fällt dabei geringer aus (0,22 +/- 0,05 SF) als die Amplitude bei einem Wechsel von hell nach dunkel (0,34 +/- 0,03 SF).

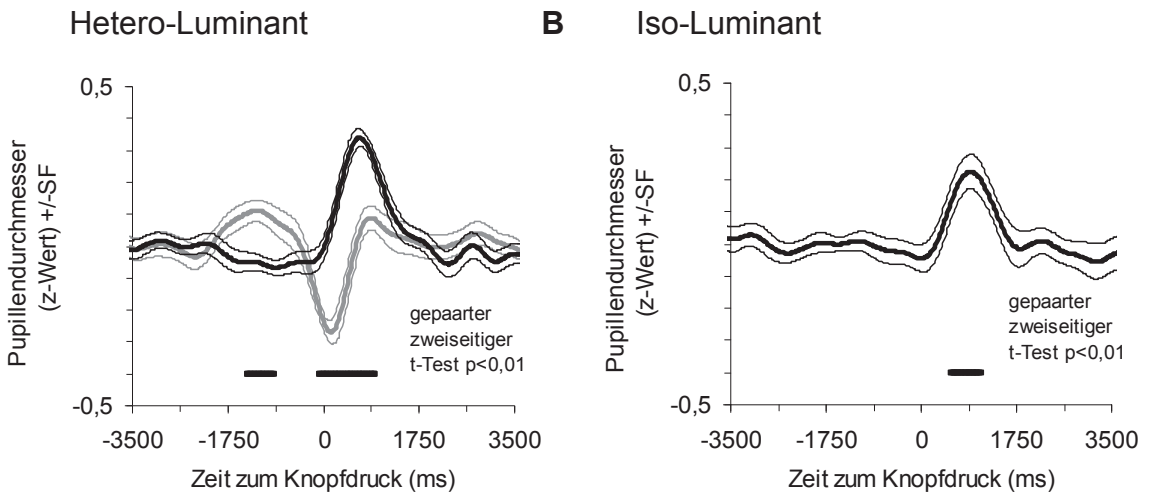


Abbildung 2-5 **A** [illegible] **B** [illegible]

Eine Analyse der Dominanzzeiten ergibt, dass das hellere Muster signifikant (zweitseitiger gepaarter t-Test; p<0,05) länger in der Wahrnehmung verbleibt als das dunklere Muster. Die beiden gleich hellen Muster hingegen zeigen keinen signifikanten Unterschied zwischen den jeweiligen Dominanzzeiten. Ein möglicher

Einfluss von Horizontal gegenüber Vertikal kann jedoch auch nicht ausgeschlossen werden, daher werden in späteren Experimenten die Muster um 45° gedreht (Abbildung 2-6).

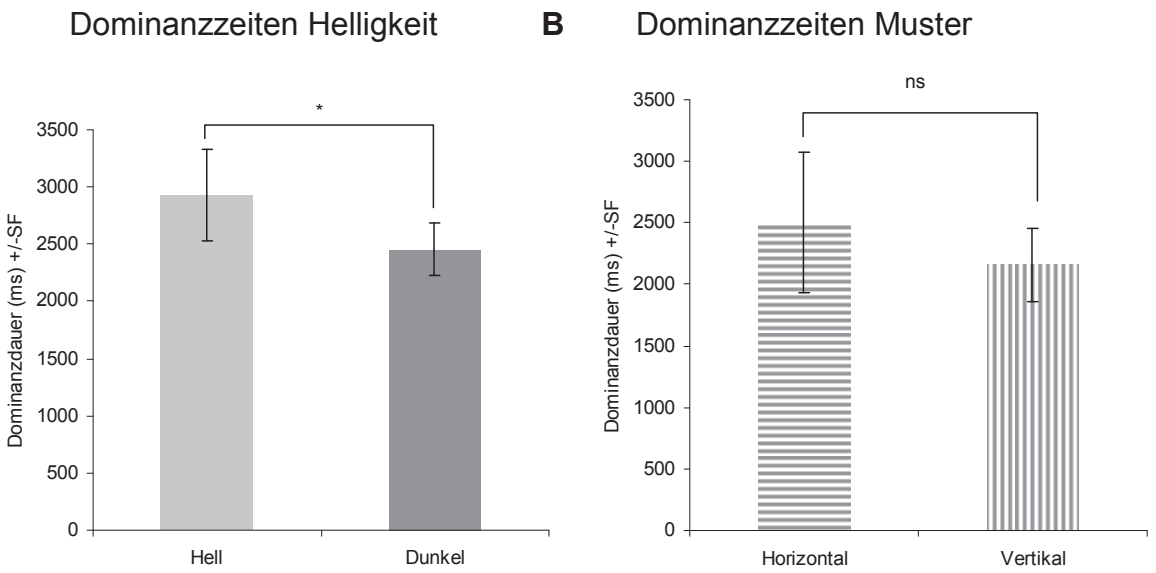


Abbildung 2-6 A 5 B

Diskussion

Sobald Versuchspersonen einen Reiz fixieren, der binokulare Rivalität hervorrufen kann, und die beiden resultierenden Wahrnehmungszustände unterschiedlich hell erscheinen, tritt eine deutliche Modulation der Pupille auf. Bei einem Übergang von dunkel nach hell resultiert eine Konstriktion und beim Übergang von dunkel nach hell eine Dilatation. Akkommodation scheint als mögliche Ursache unwahrscheinlich zu sein, zum einen aus dem oben genannten Grund der großen Entfernung (3,5 m), und zum anderen müsste bei jedem Wechsel von dunkel nach hell eine Nah-Akkommodation erfolgt sein und bei jedem Wechsel von hell nach dunkel eine Fern-Akkommodation. Es gibt keinen plausiblen Grund, beim Wechsel im Perzept auf hell eine andere Akkomodationsanstrengung zu unternehmen als bei einem Wechsel auf dunkel. Beide Bilder sind nicht definiert durch eine unterschiedliche Bildschärfe,

daher wird im Weiteren eine Beteiligung der Akkomodation an der Pupillenreaktion ausgeschlossen. Sowohl vor dem Knopfdruck als auch um den Zeitpunkt des Knopfdruckes herum und nachfolgend findet sich ein Unterschied in der durchschnittlichen Pupillengröße. Der Wechsel im Perzept nach hell beginnt ca. 400 ms vor dem entsprechenden Knopfdruck, er scheint der bewussten Erkennung vorzugreifen. Der Wechsel nach dunkel hingegen beginnt zum Zeitpunkt des Knopfdruckes. Dieser Zusammenhang wird in der folgenden Studie untersucht. Wenn beide Reizanteile isoluminant, also gleich hell erschienen, fanden sich nur Dilatationen, die ein wenig geringer ausfielen als für den Perzeptwechsel von hell nach dunkel. Es kann sich hierbei um eine Komponente handeln, die im Antwortverhalten, der Entscheidungsfindung oder der Aufgabenschwierigkeit ihren Ursprung nimmt (Hyona, J., Tommola, J., & Alaja, A. M., 1995; Einhäuser, W., Koch, C., & Carter, O. L., 2010).

Sowohl Konstriktion als auch Dilatation sind klassische Merkmale des Pupillenlicht- bzw. Pupillendunkelreflexes (Bergamin, O. & Kardon, R. H., 2003). Hierfür spricht auch die zeitliche Differenz zwischen den beiden Reaktionen. Wie auch bei physikalisch bedingten Pupillenlichtreaktionen findet die Konstriktion früher und schneller statt als die Dilatation. Allerdings findet sich normalerweise eine deutlich größere Amplitude für die Konstriktion als für die Dilatation, die hier annährend gleich erscheinen. Die in der isoluminanten Kontrollbedingung gefundene Dilatation deutet darauf hin, dass die lichtabhängige Pupillenreaktion zusätzlich überlagert wird von einer motorischen oder kognitiven Komponente. Eine Überlagerung mit einer zusätzlichen Dilatationsamplitude könnte die Amplitude einer Konstriktion teilweise aufheben und eine Dilatation verstärken

Experiment 2 Perzeptive Pupillenreaktion

Die im Experiment 1 gezeigte Pupillenreaktion auf wahrgenommene Helligkeitsänderungen ist nicht zwingend der Beleg für eine kognitive Komponente an der Puppillenlichtreaktion. Hierfür muss zusätzlich erfüllt sein, dass ein direkter Zusammenhang zur Differenz im Helligkeitsunterschied besteht. Unterschiedliche Differenzen sollten entsprechend starke Pupillenlichtreaktionen hervorrufen. Eine geringe Differenz in der Helligkeit sollte nur zu geringen Pupillenreaktionen führen,

eine große Differenz zu starken Reaktionen. Im Experiment 2 wurde zusätzlich eine weitere Kontrollbedingung hinzugefügt, in der eine echte physikalische Stimulation erfolgte. Diese Kontrolle erlaubt es abzuschätzen, in welchem Verhältnis die perzeptive Pupillenreaktion zur normalen Pupillenlichtreaktion steht.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment 2 nahmen sieben Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 25 Jahren +/- 2 Jahre (S.A.). Vier der Versuchspersonen waren weiblich und drei männlich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 Euro pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle Versuchspersonen verfügten über einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Zwei der Versuchspersonen hatten bereits Erfahrung mit binokularer Rivalität gesammelt und waren mit dem Versuchsablauf im Experiment 1 vertraut. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurden im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Der Monitor (Zalman Trimon 2D/3D 22“) stand in diesem Versuch in einem Abstand von 60 cm vor den Versuchspersonen. Zusätzlich wurde der Monitor mit einer Abdeckung aus Pappe verkleidet, die eine quadratische Aussparung um den eigentlichen Stimulationsort aufwies. Die Aussparung hatte eine Seitenlänge von 20 cm. Ansonsten gab es keine Änderung am Versuchsaufbau.

Versuchsreiz

Im Rahmen der Untersuchung sind sechs verschiedene Versuchsreize verwandt worden, von denen jeweils zwei entweder über die unterschiedlichen Pixellinien simultan dargeboten wurden (Rivalitätsbedingung) oder zeitlich abfolgend (physikalische Bedingung) (Abbildung 2-7). Der einzelne Versuchsreiz glich dem

Versuchsreiz aus Experiment 1, hatte jedoch einen Durchmesser von 4 Grad und eine Ortsfrequenz von 2 Zyklen pro Grad. Zwei aufeinanderfolgende oder simultan gezeigte Versuchsreize waren wieder orthogonal zueinander orientiert (45° und 135°). Die Helligkeitsdifferenz innerhalb der Reize gegenüber dem Hintergrund konnte entsprechend dem Weber-Kontrast einen Wert von zwei, vier oder acht betragen, wobei in drei Fällen das Reizmuster heller als der Hintergrund und in drei Fällen dunkler als der Hintergrund war. Nur Versuchsreize gleichen Kontrastes wurden kombiniert um sicherzustellen, dass der Kantenkontrast gleich stark war.

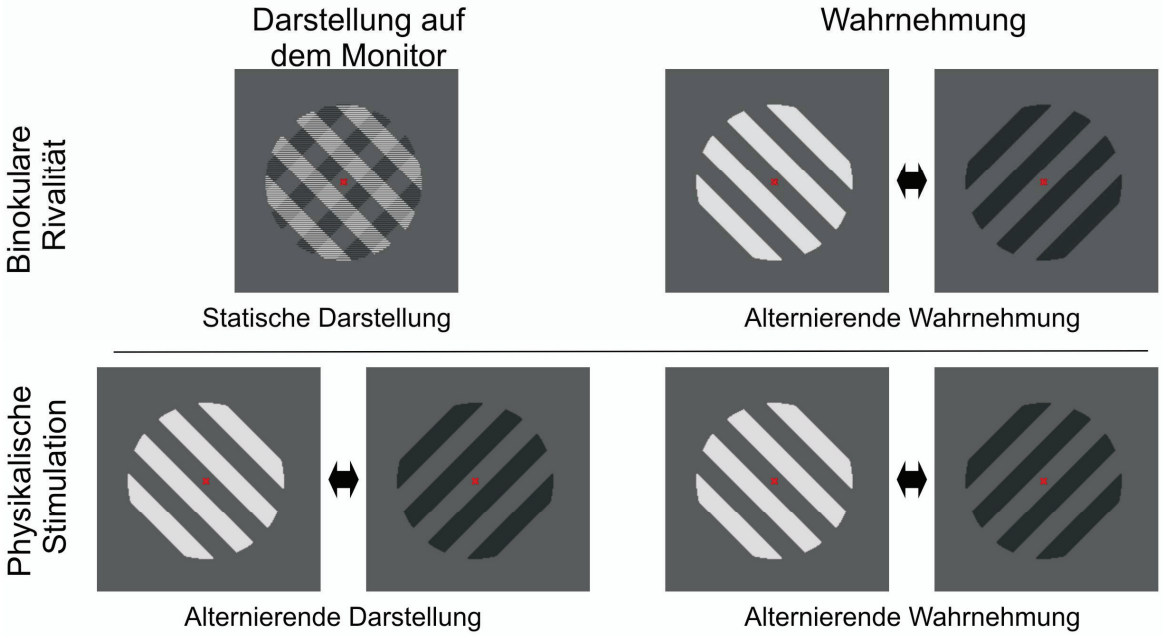


Abbildung 2-7 [illegible]

Binokulare Stimulation

In der binokularen Stimulation gab es drei Stimulusbedingungen, in denen das helle Reizmuster linksgeneigt und über die Kontraste von zwei, vier oder acht definiert war und das rechtsgeneigte Reizmuster entsprechende dunkle Kontraste aufwies. In drei weiteren Stimulusbedingungen war dies vertauscht, somit war nun rechtsgeneigt heller als linksgeneigt. In einer zusätzlichen Bedingung waren beide Muster isoluminant und hatten einen Weber-Kontrast von 8 gegenüber dem Hintergrund.

Physikalische Stimulation

Beide Versuchsreize hatten einen Kontrast von acht gegenüber dem Hintergrund, einer hell und der andere entsprechend dunkel. Beide Muster wechselten sich innerhalb von 2 s bis 4 s unregelmäßig und zufällig ab.

Versuchdurchführung

Die Versuche fanden verteilt auf zwei Tage statt. Der jeweilige Tag begann immer mit der physikalischen Stimulation. Dabei wurde stets das linke Auge mit Hilfe einer weiß-diffusen Augenklappe abgedeckt. Die Versuchsperson wurde instruiert nach erfolgter Dunkeladaptation, den kleinen roten Punkt in der Mitte des Reizmusters zu fixieren, und so schnell wie möglich, den linken Knopf zu drücken, sobald sie das linksgeneigte Reizmuster wahrnahm, und so schnell es ging den rechten Knopf zu drücken, wenn sie das rechtsgeneigte wahrnahm. Die einzelne Messung dauerte ca. 10 Minuten. Bei allen Versuchspersonen war stets das linksgeneigte Muster hell. Die Reihenfolge der anschließenden vier Messungen (Weber-Kontrast zwei, vier und acht sowie isoluminant) ohne Augenklappe war zufällig. Drei Versuchspersonen begannen am ersten Tag innerhalb dieser Messungen mit dem linksgeneigten Muster hell und vier mit dunkel. Am zweiten Tag wurden die Muster für die jeweiligen Versuchspersonen getauscht. Die einzelne Messung dauerte auch hier ca. 10 Minuten. Die beiden Versuchstage lagen dabei im Schnitt nicht mehr als drei Tage auseinander.

Datenanalyse

Die Datenanalyse erfolgte, wie im Experiment 1 beschrieben, für die entsprechenden Bedingungen getrennt.

Ergebnisse

Die Ergebnisse sind in einer vom Autor betreuten Bachelor Arbeit von Katrin Hanken erhoben worden. Bei einem physikalischen Wechsel von hell nach dunkel und einem Wechsel von dunkel nach hell verhält sich die Pupille entsprechend des Pupillenlichtreflexes. Wechselt das Perzept nach hell, erfolgt eine schnell einsetzende Konstriktion, und wechselt es nach dunkel, eine später einsetzende Dilatation (Abbildung 2-8). Die Konstriktion beginnt dabei ca. 190 ms bevor der Knopf gedrückt wird, wohingegen die Dilatation erst ca. 200 ms nach dem Knopfdruck einsetzt. Abweichend von früheren Befunden (Campbell, F. W. & Woodhouse, J. M.,

1975; Bergamin, O. & Kardon, R. H., 2003; Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004) findet eine kurze Konstriktion vor der eigentlichen Dilatation statt. Diese geht wahrscheinlich auf einen lokalen Adaptationsprozess zurück, wobei zunächst der Eingang der jetzt helleren Bereiche (Hintergrund) den Eingang der dunkleren Bereiche (früheres Reizmuster und Hintergrund) überwiegt. Die Amplitude der Konstriktion beträgt 2,75 +/- 0,13 z-Wert und die der Dilatation ist deutlich kleiner mit 1,17 +/-0,05 z-Wert.

Wie im vorangegangenen Experiment finden sich bei Wechseln infolge der binokularen Rivalität wieder eine Konstriktion und eine Dilatation für die entsprechenden Wahrnehmungswechsel. Die Konstriktion setzt dabei im Falle des stärksten Kontrastes ca. 478 ms (-478 ms +/- 60 ms) vor dem Knopfdruck ein und die Dilatation mit dem Knopfdruck (5 ms +/- 37 ms). Die Amplituden der beiden Reaktionen fallen geringer aus als bei einem physikalischen Wechsel und betragen hier für eine Konstriktion lediglich 0,44 +/- 0,02 z-Wert und bei einer Dilatation 0,43 +/- 0,02 z-Wert. Somit ist der Betrag beider Amplituden annährend gleich groß.

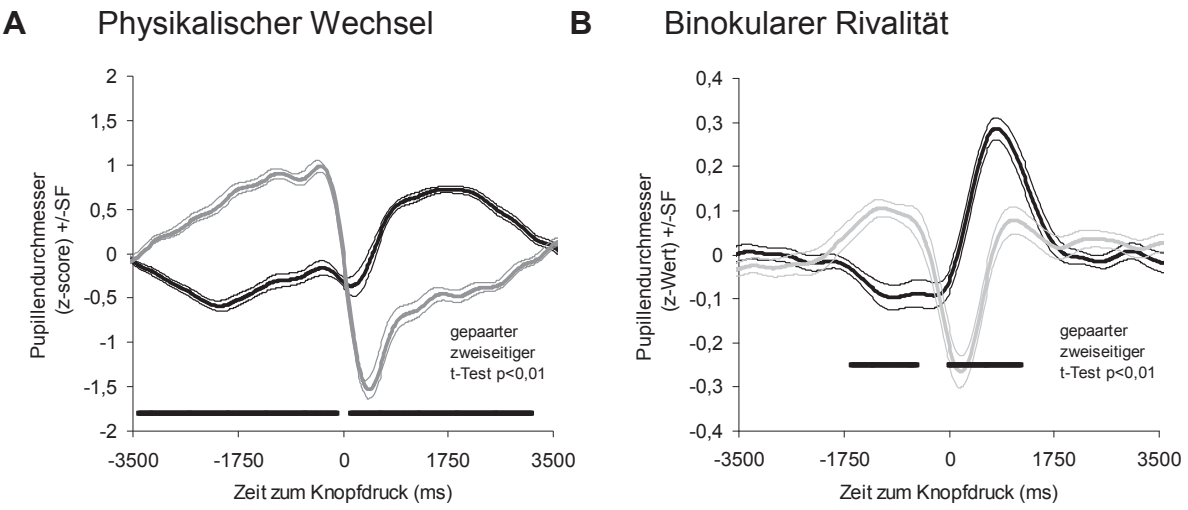


Abbildung 2-8 **A**

2 **B**

Im Gegensatz zu den Ergebnissen in Experiment 1 ist für die Pupillenreaktion bei einem isoluminanten Wechsel unter binokularer Rivalität eine Konstriktion festzustellen, die in eine Dilatation übergeht. Die Amplitude der Konstriktion, die 537 ms +/-35 ms vor dem Knopfdruck einsetzt, ist dabei gleich der Amplitude, die beim physikalischen Wechsel der Dilatation vorangegangen ist (0,17 z-Wert gegen 0,19 z-Wert). Die Dilatation setzt erst zum Zeitpunkt des Knopfdruckes ein (12 ms +/- 34 ms) und hat eine Amplitude von 0,16 z-Wert +/- 0,02 z-Wert (Abbildung 2-9).

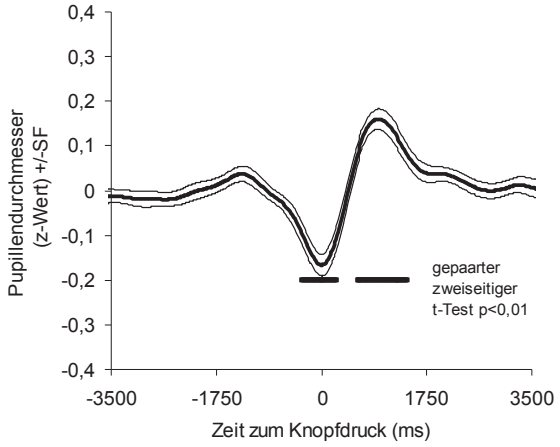


Abbildung 2-9: [illegible]

In den einzelnen Helligkeitsbedingungen zeigt sich ein deutlicher Einfluss des Kontrastunterschiedes zwischen Reiz und Hintergrund auf die Amplituden der Pupillenreaktionen (Abbildung 2-10). So resultiert bei einem schwachen Kontrast von zwei (Weber-Kontrast) bei einem Wechsel von hell nach dunkel eine Dilatationsamplitude von 0,36 z-Wert +/- 0,02 z-Wert, bei einem Kontrast von vier eine Amplitude von 0,38 z-Wert +/- 0,02 z-Wert und bei einem Kontrast von acht eine Amplitude von 0,43 z-Wert +/- 0,02 z-Wert. Ändert sich die Wahrnehmung von dunkel nach hell, so beträgt die Amplitude bei einem Kontrast von zwei 0,23 z-Wert +/- 0,02 z-Wert, bei einem Kontrast von vier 0,34 z-Wert +/- 0,02 z-Wert und bei einem Kontrast von acht 0,44 z-Wert +/- 0,03 z-Wert. Dabei ist der Anstieg der Amplitude zwischen allen Helligkeitsstufen für die Konstriktion signifikant (zweiseitig gepaarter t-Test; $p<0,05$ Bonferroni korrigiert für multiples Testen) und im Falle der Dilatationsamplitude nur bei einem Vergleich zwischen dem schwächsten und stärksten Kontrast (zweiseitig gepaarter t-Test; $p<0,05$ Bonferroni korrigiert für multiples Testen). Der Anstieg in den Amplituden entsprechend des zunehmenden Kontrastes und damit des Helligkeitsunterschiedes fällt für die Dilatation geringer aus als für die Konstriktion.

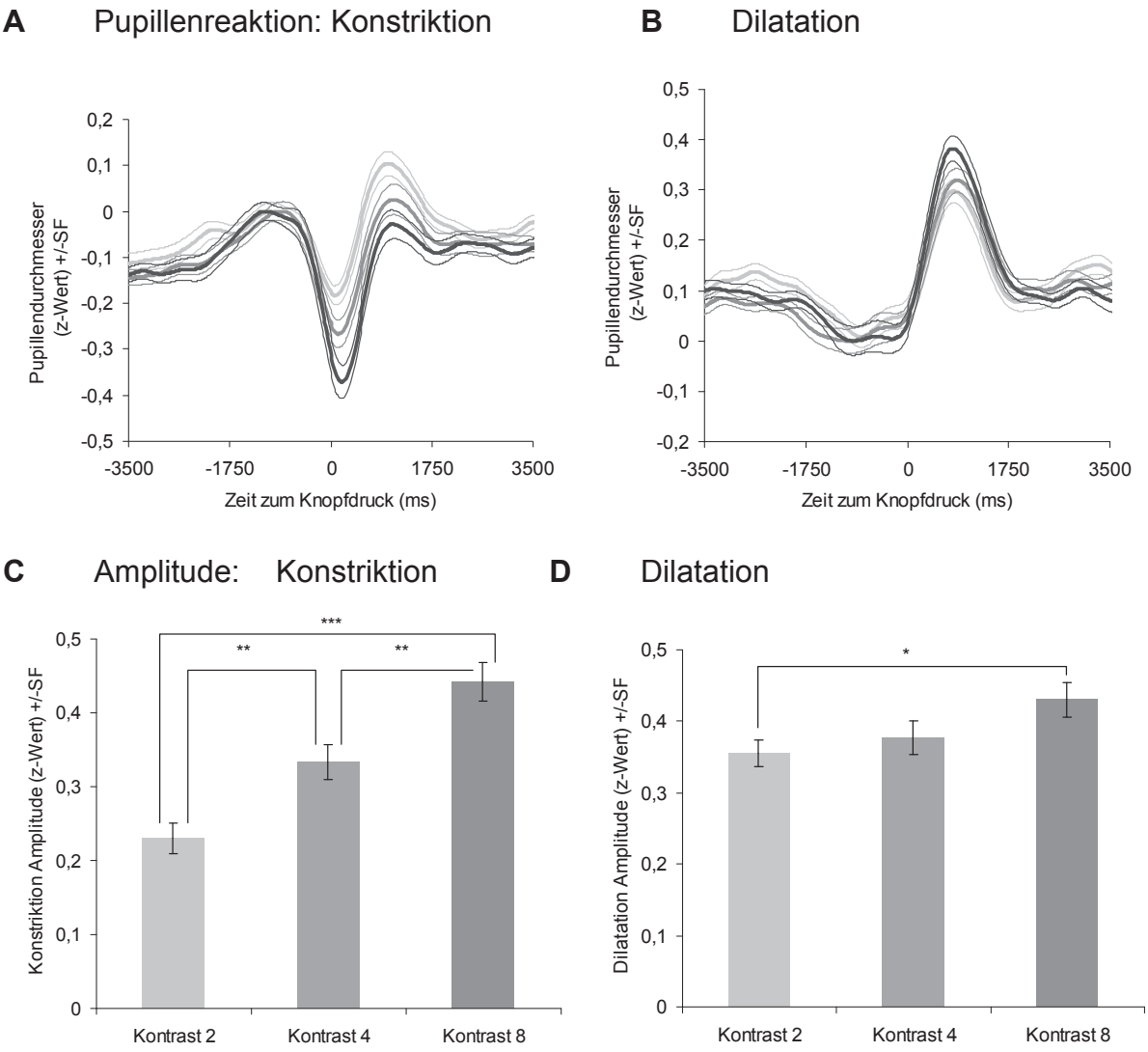


Abbildung 2-10 A B C D 5

Ein Vergleich der Dominanzzeiten zeigt auf, dass der hellere Reiz immer länger in der Wahrnehmung verbleibt als der dunklere Reiz, obwohl alle Reizpaare denselben Kantenkontrast aufweisen (Abbildung 2-11). Im Mittel verbleiben die dunklen Reize ca. 2300 ms in der Wahrnehmung, wohingegen die helleren Reize ca. 2700 ms wahrgenommen werden. Somit sinkt der Unterschied zwischen der Verweildauer in der Wahrnehmung gegenüber Experiment 1, bleibt jedoch für alle Kontraste signifikant (gepaarter zweiseitiger t-Test; $p<0,05$ Bonferroni korrigiert). Sind beide Reize gleich hell, so ergibt sich kein Unterschied in der Dominanz. Es zeigt sich

weiterhin für physikalische Wechsel, dass der Übergang von dunkel nach hell schneller erkannt wird als der Übergang in Gegenrichtung (gepaarter zweiseitiger t-Test; $p<0,05$).

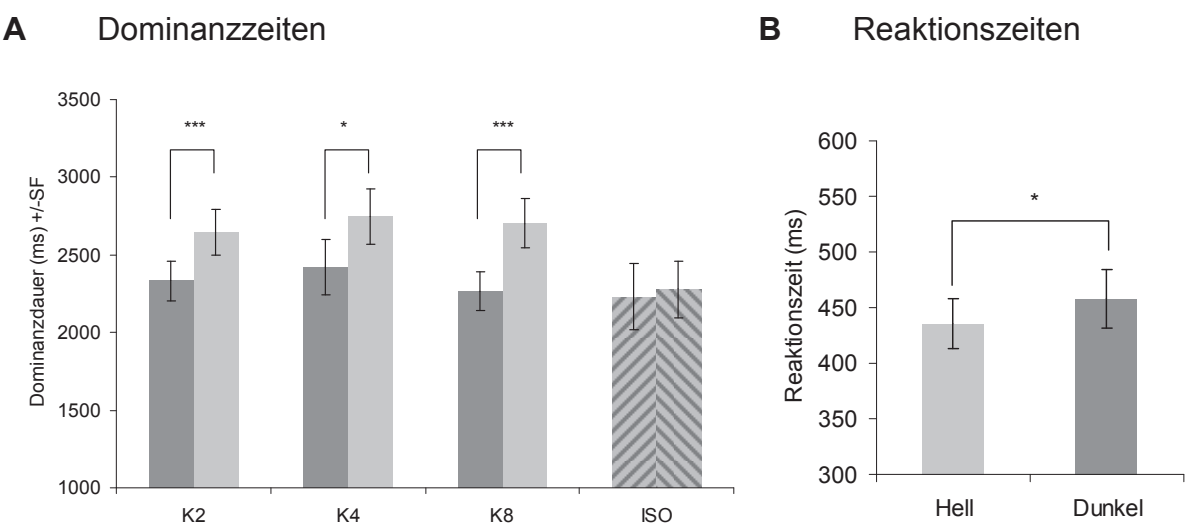


Abbildung 2-11: A [illegible] **B** [illegible]

Diskussion

Bei physikalischer Stimulation treten der Pupillenlichtreflex und der Pupillendunkelreflex auf, wie in der Literatur beschrieben (Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M., 2000; Klinke, R. & Silbernagl, S., 2003; Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004). Die Konstriktion setzt vor der Dilatation ein und weist eine deutlich größere Amplitude auf. Im Gegensatz zum reinen Pupillenlichtreflex ohne Verhaltensantwort, wie er zumeist beschrieben wird, ergibt sich eine früh und stark einsetzende Redilatation. Wie im Experiment 1 erwähnt, hängt diese Änderung höchstwahrscheinlich mit der Verwendung von Knopfdrücken als Antwort auf den Wechsel ab. Unter Rivalitätsbedingungen sind bei einem Wechsel zwischen zwei isoluminanten Reizanteilen eine früh einsetzende Konstriktion und eine Dilatation nachweisbar. Die Abweichung von der isoluminanten

Kontrolle im Experiment 1 kann verschiedene Ursachen haben. Die Versuchsdauer ist nahezu verdoppelt, die Orientierung der Reizmuster ist um 45° gedreht, und es handelt sich um die Daten anderer Versuchspersonen. Inwieweit die Änderung der Versuchsparameter zu den unterschiedlichen Pupillenreaktionen unter isoluminanten Bedingungen beiträgt, ist ungewiss. Auffällig ist, dass einige Versuchspersonen auch bei einem physikalischen Wechsel von hell nach dunkel zunächst mit einer Konstriktion reagieren, bevor eine starke Dilatation einsetzt. Diese physiologische Abweichung ist in der Literatur beschrieben (Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004). Es kann sein, dass diese physiologische Abweichung für den Unterschied in den Ergebnissen der beiden Experimente verantwortlich ist. Die unter heteroluminanter Rivalität gefundenen Pupillenreaktionen entsprechen wieder dem Befund von Experiment 1. Es zeigt sich überdies eine deutliche Modulation der Amplitude für Dilatation und Konstriktion, die mit zunehmender Leuchtdichtedifferenz zwischen beiden Stimulusanteilen anwächst. Dabei ist der Zugewinn bei der Dilatation deutlich geringer als bei der Konstriktion. Dies entspricht wiederum dem bekannten Pupillenlichtreflexverhalten (Bergamin, O. & Kardon, R. H., 2003). Die absoluten Beträge der Amplitude für Dilatation bleiben jedoch, abgesehen von der Bedingung mit dem stärksten Leuchtdichteunterschied, deutlich größer als die Amplitude bei der Konstriktion. Die Abweichung innerhalb der physikalischen Stimulation von den Normdaten für den Pupillenlichtreflex ohne Knopfdruckantwort und das Auftreten einer Dilatation in der Kontrolle lassen einen Anteil der Motorik vermuten. Ohne diesen Anteil folgen die Amplituden, wenn auch stark reduziert, dem Verhalten einer physikalischen Pupillenlichtreaktion.

Experiment 3 Einfluss der Hintergrundluminanz auf die perzeptive Pupillenreaktion

In den beiden vorangegangenen Experimenten konnte gezeigt werden, dass eine Pupillenlichtreaktion ähnlich dem Pupillenlichtreflex für bestimmte Stimuli existiert. Diese Reaktion muss jedoch nicht zwangsläufig einem „echten“ Pupillenlichtreflex entsprechen. Die Bedeutung der verhaltensbasierten Antwort ist bis jetzt unklar, reicht die Betätigung des Knopfes aus um eine Dilatation zu bewirken oder spielt die Aufgabe eine zentrale Rolle (Hupe, J. M., Lamirel, C., & Lorenceau, J., 2009)? Des Weiteren nimmt die Leuchtdichte (beide Reizmuster zusammen) mit zunehmender

Luminanzdifferenz zwischen den beiden Reizmustern im Experiment 2 zu. (beide Reizmuster zusammen). Letzteres ist ein Problem, da bei der Betrachtung konstant luminanter Flächen ein bekanntes Pupillenphänomen einsetzt, der Hippus (Bouma, H. & Baghuis, L. C. J., 1971). Der Hippus ist ein nicht ganz rhythmisches Verengen und Weiten der Pupille unabhängig von Luminanzänderungen in der Außenwelt. Der Luminanzbetrag im Gesamtbild trägt jedoch wesentlich zu der Frequenz und den Amplituden des Hippus bei (Warga, M., Ludtke, H., Wilhelm, H., & Wilhelm, B., 2009). Helle Bedingungen führen zu starken und häufigen Schwingungen in der Größe der Pupille. Treffen nun Wahrnehmungswechsel und Pupillenänderungen, die auf einen etwaigen Hippus zurückzuführen sind, zusammen, so haben die beobachteten Pupillenreaktionen nichts mit der wahrgenommenen Helligkeit zu tun. Die rhythmische Bewegung wird über einen wechselnden Tonus zwischen sympathischer und parasympathischer Erregung erklärt (Warga, M., Ludtke, H., Wilhelm, H., & Wilhelm, B., 2009). Da die Natur der sogenannten binokularen Rivalität nicht vollends aufgeklärt ist, kann nicht ausgeschlossen werden, dass Hippus und rivalitätsinduzierte Pupillenreaktionen miteinander zusammenhängen. Ein solcher Zusammenhang, auch wenn er noch so unwahrscheinlich erscheinen mag, muss ausgeräumt sein, bevor der vermutete Zusammenhang zwischen Pupillengröße und wahrgenommener Helligkeit angenommen werden darf.

Sollte der Hippus einen Einfluss auf die beobachteten Bewegungsamplituden haben, müssten sich bei Anhebung der Gesamtleuchtdichte eine verstärkte Pupillenreaktion und zeitgleich eine Reduktion der Dominanzzeiten nachweisen lassen. Eine Anhebung oder Absenkung der Gesamthelligkeit würde im Falle des Lichtreflexes jedoch zu einer veränderten Pupillenreaktion führen. Im Dunkeln kehrt die Pupille nach einer Konstriktion wieder zu ihrer Ausgangsweite zurück, in der Literatur auch als Pupillen-Flucht (pupil escape) bezeichnet (Sun, F. & Stark, L., 1983); im Hellen jedoch bleibt die Pupille nach Auslenkung auf geringerem Niveau, auch als Pupillen-Fang (pupil capture) bezeichnet (Sun, F., Tauchi, P., & Stark, L., 1983). Findet sich das in der Literatur beschriebene Verhalten entsprechend dem Pupillenlichtreflex, so ist eine kognitive Komponente anstelle des Hippus anzunehmen.

Zusätzlich wird untersucht, inwieweit sich der reine Knopfdruck auf die Pupille auswirkt. In den vorangegangenen Experimenten wurde dies nicht berücksichtigt. Im

Gegensatz zu der „normalen“ Pupillenlichtreaktion fand sich in den Daten eine ungewöhnlich starke Dilatation und Redilatation. Dieser charakteristische Unterschied kann womöglich auf den Knopfdruck zurückgeführt werden. In mehreren Studien ist gezeigt worden, dass eine Antwort zumeist mit einer Weitung der Pupille einhergeht (Einhäuser, W., Stout, J., Koch, C., & Carter, O., 2008; Hupe, J. M., Lamirel, C., & Lorenceau, J., 2009; Einhäuser, W., Koch, C., & Carter, O. L., 2010), wobei nicht unterschieden werden kann, welchen Anteil die Aufgabenschwierigkeit, die Aufmerksamkeit, die Entscheidungsfindung oder die Motorik spielen.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment 3 nahmen sechs Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 24 Jahren +/- 3 Jahre (S.A). Fünf der Versuchspersonen waren weiblich und eine männlich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 Euro pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Fünf der Versuchspersonen hatten bereits Erfahrung mit binokularer Rivalität und dem Versuchsablauf in den Experimenten 1 und 2 gesammelt. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau war gegenüber Experiment 2 unverändert.

Versuchsreiz

Der Versuchsreiz entsprach dem Versuchsreiz aus Experiment 2 mit einem Weber-Kontrast von acht. Der Reiz wurde innerhalb eines Präsentationsfeldes von 6° mal 6° Sehwinkel mit einer Hintergrundhelligkeit von 14,5 cd/m^2 dargeboten. Das Präsentationsfeld selbst konnte umgeben sein von einer isoluminanten Fläche mit

einer Leuchtdichte von 0,5 cd/m^2, 16 cd/m^2, 63 cd/m^2 oder 197 cd/m^2 (Abbildung 2-12). Insgesamt ergeben sich vier Bedingungen mit unterschiedlichen Umgebungsbeleuchtungen. Innerhalb der Bedingungen konnte entweder das linksgeneigte Reizmuster hell sein und das rechtsgeneigte dunkel oder umgekehrt. In der Bedingung, in der nur Reaktionen ohne Rivalität oder physikalischen Wechsel aufgezeichnet wurden, waren die Umgebung und der Reizhintergrund gleich hell.

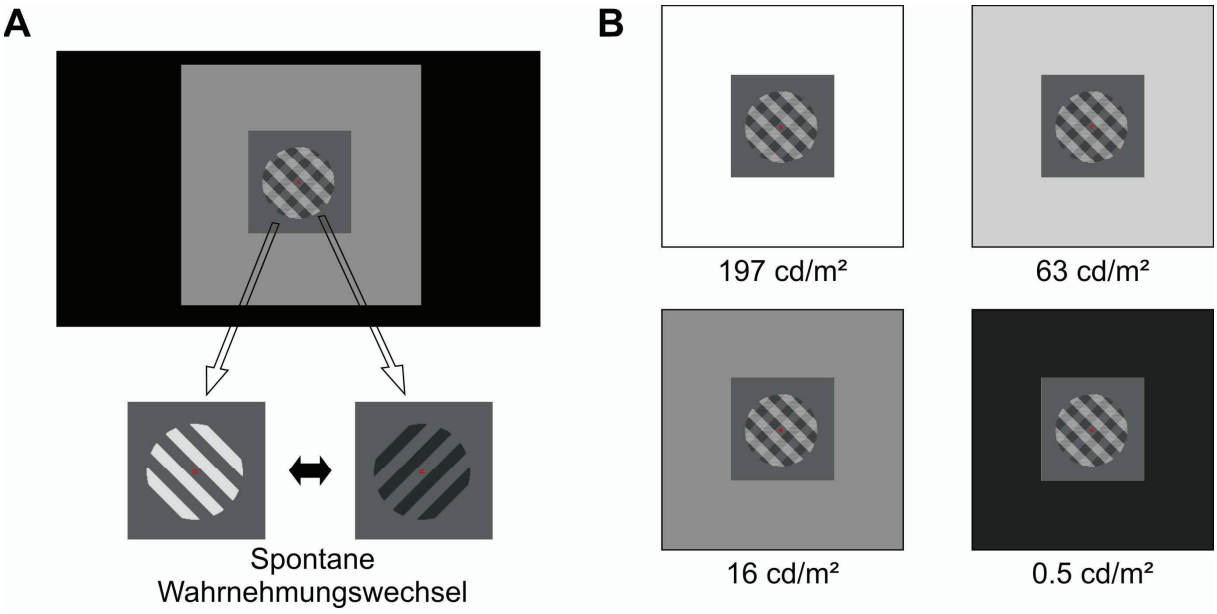


Abbildung 2-12 [illegible] **A** [illegible] **B** [illegible]

Versuchsdurchführung

Die Untersuchungen fanden an zwei getrennten Tagen statt. Die Versuchsperson war instruiert, nach erfolgter Dunkeladaptation, den kleinen roten Punkt in der Mitte des Reizmusters zu fixieren und so schnell wie möglich den linken Knopf zu drücken, sobald sie das linksgeneigte Reizmuster wahrnahm und so schnell es ging den rechten Knopf zu drücken, wenn sie das rechtsgeneigte wahrnahm. Am ersten Tag wurden vier Bedingungen gemessen, mit den jeweiligen zwei Unterbedingungen in zufälliger Reihenfolge. Am zweiten Tag wurden die Messungen in geänderter Reihenfolge wiederholt. Jede Messung dauerte ca. 5 Minuten. Insgesamt gab es 16 Messungen. Im Anschluss wurden zwei zusätzliche Messungen durchgeführt, in denen die Versuchspersonen ohne Polarisationsbrille das statische Bild

betrachteten. Die Versuchspersonen waren aufgefordert, wann immer es ihnen angebracht erschien, einen der beiden Knöpfe zu drücken. Sie sollten lediglich darauf achten, beide Knöpfe gleich häufig zu drücken, aber nicht im Wechsel, um einem automatisierten Antworten vorzubeugen. Die Versuchstage lagen im Schnitt nicht mehr als drei Tage auseinander.

Datenanalyse

Die Datenanalyse entsprach auch in Experiment 3 der Datenanalyse aus den Experimenten 1 und 2.

Ergebnisse

Unterschiedliche Hintergrundhelligkeit hat einen Einfluss auf die Pupillenreaktionen, die bei binokularer Rivalität zwischen zwei verschieden Mustern (Orientierung und Leuchtdichte) auftreten. Dabei ändert sich im Wesentlichen die Verlaufsform der einzelnen Reaktionen. Die auch schon früher erwähnte signifikante Trennung zwischen den Reaktionen auf ein helleres und ein dunkleres Muster bleibt dabei bestehen (siehe Abbildung 2-13). Es findet sich keine Zunahme in der Amplitudenhöhe für die einzelnen Pupillenreaktionen entsprechend der Hintergrundleuchtdichte.

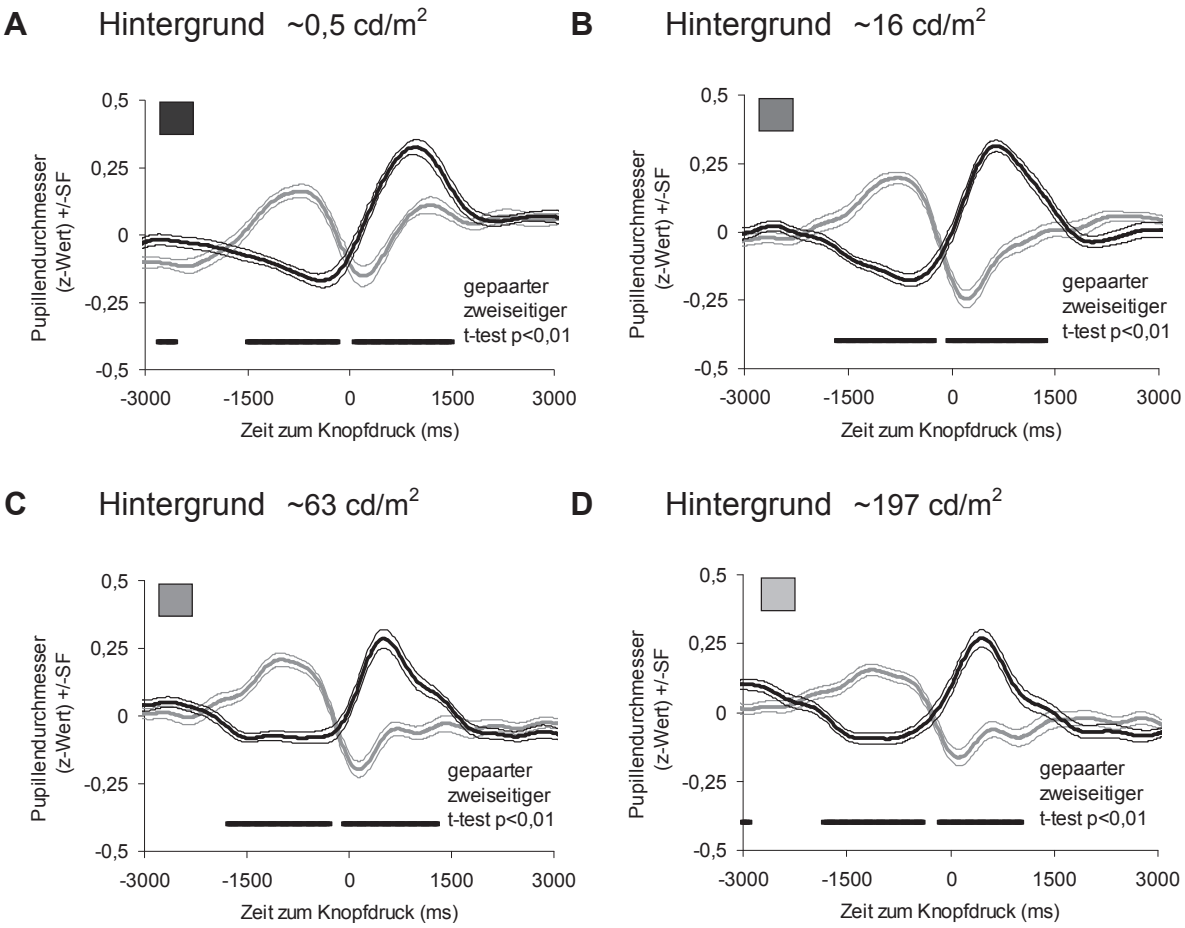


Abbildung 2-13 A D

Bei den Übergängen von dunkel nach hell findet zwar keine Änderung in der Amplitudenhöhe der eigentlichen Konstriktion statt, jedoch verändert sich die anschließende Redilatation. Entspricht die Redilatationsamplitude bei einem dunklen Hintergrund noch ca. 73% der vorangegangenen Konstriktionsamplitude, so fällt sie mit zunehmender Leuchtdichte im Hintergrund rasch ab auf ca. 47%, dann ca. 36% und bleibt bei ca. 37% für die höchste Leuchtdichte (Abbildung 2-14). Der Abfall der Amplitude von der schwächsten Hintergrundbeleuchtung gegenüber allen anderen ist dabei signifikant (zweiseitig gepaarter t-Test; $p<0,05$ Bonferroni korrigiert).

A Dominanzzeiten **B** Re-Dilatation

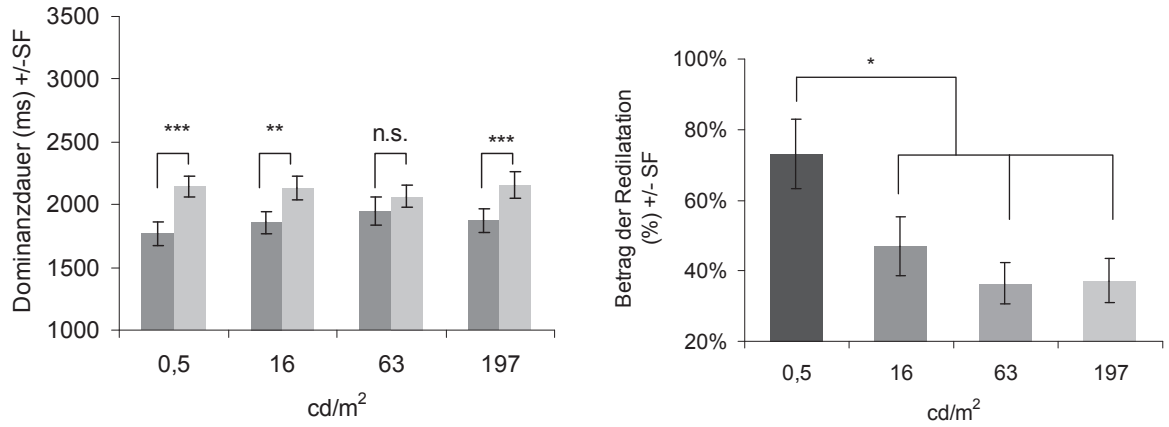


Abbildung 2-14 **A** [illegible] ^{2} [illegible] 5 **B** [illegible] 5 [illegible]

In der zufälligen Knopfdruckbedingung, in der Versuchspersonen instruiert waren, trotz gleichbleibender Stimulation (weder physikalische Wechsel noch binokulare Rivalität) beliebig Knöpfe zu drücken, findet sich eine Pupillendilatation, die zum Zeitpunkt des Knopfdruckes einsetzt, ihr Maximum nach ca. 740 ms erreicht und nach weiteren 1000 ms wieder auf das Grundniveau abfällt (Baselinie) (Abbildung 2-15).

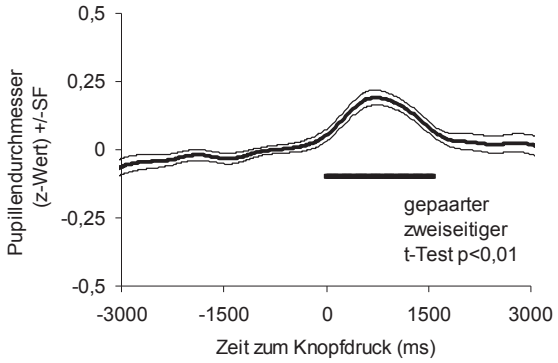


Abbildung 2-15 [illegible]

Diskussion

Ein Anteil des Hippus an der Pupillenreaktion bei wahrgenommenen Helligkeitsänderungen unter binokularer Rivalität ist auszuschließen. Es lässt sich keine Amplitudenzunahme der Pupillenänderung bei der Rivalität mit erhöhter Leuchtdichte im Hintergrund nachweisen. Stattdessen zeigt sich in den unterschiedlichen Bedingungen mit zunehmender Leuchtdichte ein Pupillenverhalten, das den Vorhersagen aus „pupil-escape“ und „pupil-capture“ folgt also dem üblichen Verhalten der Pupille bei einer Leuchtdichtenänderungen (Sun, F. & Stark, L., 1983; Sun, F., Tauchi, P., & Stark, L., 1983). Nach erfolgter Konstriktion kehrt die Pupillengröße bei schwacher Hintergrundbeleuchtung beinahe auf das Ausgangsniveau zurück, und mit zunehmender Helligkeit fällt die Redilatation zunehmend schwächer aus. Die Pupillenreaktionen unter binokularer Rivalität folgen daher im Wesentlichen wieder dem Verhalten der Pupille bei physikalischen Leuchtdichteänderungen. Die in den vorangegangenen Experimenten gefundenen stärkeren Dilatationen sind auf die Planung und Durchführung des Knopfdrucks zurückzuführen. Wenn die Versuchsperson ohne Aufforderung oder Hinweis selbst entscheiden kann, wann und ob sie einen Knopf drückt, finden sich Dilatationsbewegungen der Pupille als Korrelat des Knopfdrucks. Es kann nicht unterschieden werden, ob diese Dilatation auf die motorische Komponente oder auf die Entscheidung (kognitive Komponente), den Knopf zu drücken, zurückzuführen ist (Einhäuser, W., Koch, C., & Carter, O. L., 2010). Dies ist im Rahmen der Versuche aber nicht bedeutsam, da hier immer beide Komponenten bei einer Antwort gegeben waren.

Experiment 4 Die motorisch-kognitive Pupillenreaktion

Inwieweit beeinflusst die motorisch-kognitive Komponente die Pupillenreaktion? In den vorangegangenen Experimenten wurde deutlich, dass bereits das Antworten mittels eines Knopfdrucks ausreicht, um eine Pupillendilatation auszulösen. Dabei vermengen sich motorische und kognitive Einflüsse wie zum Beispiel die Entscheidung (decision making), den Knopf zu drücken. In diesem Fall handelt es sich bei dem Knopfdruck um einen unverzichtbaren Teil der Experimente, da es bis zu diesem Zeitpunkt keine objektiven Indikatoren zur Vorhersage von

Rivalitätszuständen in einer Versuchsperson gibt. Da aber der direkte Vergleich zwischen der unter Rivalitätsbedingungen stattfindenden Pupillenreaktion und dem Pupillenlichtreflex gesucht wird, ist es notwendig, die motorisch-kognitive Komponente aus den Reaktionsfunktionen zu entfernen. Dies ist aber nur unter der Voraussetzung möglich, dass davon ausgegangen werden darf, dass die motorisch-kognitive Komponente im Testbereich des Pupillenspiels ein konstanter additiver Anteil der Gesamtreaktion ist. Ein konstanter Anteil ist zu erwarten, da sowohl die Aufgabenschwierigkeit als auch die motorische Komponente in den einzelnen Experimenten gleich bleiben (Peavler, W. S., 1974; Metalis, S. A. & Hess, E. H., 1982; Hyona, J., Tommola, J., & Alaja, A. M., 1995). Im folgenden Experiment soll dieser Zusammenhang zwischen Knopfdruck und Pupillenweitung untersucht werden, bei zeitgleichem Auftreten von unterschiedlich starken Konstriktions- und Dilatationsamplituden. Hierzu werden verschiedene Reize mit unterschiedlicher Orientierung und Leuchtdichte (für drei verschiedene Kontraste K2, K4 und K8) abwechselnd präsentiert. Die Aufgabe für die Versuchsperson besteht darin in der Hälfte der Präsentation eine verhaltensbasierte Antwort zugeben und in der anderen Hälfte nicht. Anschließend werden die Differenzen in der Pupillenreaktion für die verschiedenen Übergänge (hell nach dunkel und dunkel nach hell) und die Kontraste verglichen. Sind die Differenz der Pupillenreaktionen für alle Wechsel gleich, so ist von einem konstanten additiven Anteil der motorisch-kognitiven Komponente an der Pupillenlichtreaktion auszugehen.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment 4 nahmen vier Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 22 Jahren +/- 2 Jahre (S.A.). Zwei der Versuchspersonen waren weiblich und zwei männlich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 Euro pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) überprüft wurden. Alle Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Keine der Versuchspersonen hatte Erfahrung mit binokularer Rivalität

und dem Versuchsablauf in den Experimenten 1 und 2 gesammelt. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau war derselbe wie in den beiden vorangegangenen Experimenten.

Versuchsreiz

In dieser Untersuchung wurden abwechselnd linksgeneigte und rechtsgeneigte Reizmuster gezeigt. Die Versuchsreize hatten die gleiche Größe und Ortsfrequenz wie im Experiment 2 und einen Weber-Kontrast zum Hintergrund von zwei, vier oder acht. In den einzelnen Messungen wechselte entweder ein helles linksgeneigtes mit einem dunklen rechtsgeneigten Muster oder ein helles rechtsgeneigtes mit einem linksgeneigten dunklen Muster desselben Kontrastwertes. Die Präsentationsdauer der Reizmuster folgte einer Poisson-Verteilung, die Hälfte aller Wechsel erfolgte bis zur dritten Sekunde, ein weiteres Viertel in weiteren drei Sekunden und so weiter. Die kürzestmögliche Präsentationsdauer betrug 20 ms.

Versuchsdurchführung

Die Messungen erfolgten an zwei verschiedenen Versuchstagen. Die Versuchsperson war instruiert, nach erfolgter Dunkeladaptation, den kleinen roten Punkt in der Mitte des Reizmusters zu fixieren. Bei der einen Hälfte der Messungen galt es, bei einer Änderung so schnell wie möglich, den linken Knopf zu drücken, sobald das linksgeneigte Muster zu erkennen war, und rechts zu drücken, sobald das rechtsgeneigte Muster zu erkennen war. Bei der anderen Hälfte galt es lediglich, den roten Punkt zu fixieren. Die Versuchsperson sollte, sofern sie einen Wechsel verpasst hat, diesen ignorieren und mit dem nächsten Wechsel fortfahren. In Zufallsreihenfolge wurden am ersten Tag vier Bedingungen mit und ohne Antwort (Weber-Kontrast zwei, vier und acht, sowie eine isoluminante Bedingung) mit ihren jeweils zwei Unterbedingungen gemessen. Die einzelne Messung dauerte ca. 4,5 Minuten. Am zweiten Versuchstag wurden die Messungen in geänderter Reihenfolge

wiederholt. Die beiden Versuchstage lagen im Schnitt nicht mehr als drei Tage auseinander.

Ergebnisse

Die Ergebnisse sind im Rahmen einer vom Autor betreuten Projektarbeit von Merle-Marie Ahrens erhoben worden. Die Pupille reagiert unterschiedlich auf die Veränderung in einem Reizmuster, je nach dem ob mit der Änderung eine Aufgabe verbunden ist oder nicht. Im Falle, dass ein rechtsgeneigtes Muster durch ein gleich helles linksgeneigtes Muster ersetzt wird, verändert sich die Größe der Pupille kaum (nicht signifikant). Fordert man die Versuchsperson auf, immer mit Knopfdruck auf den Bildwechsel zu antworten, so findet sich eine deutliche Dilatation, die ca. 400 ms nach dem Wechsel einsetzt. Die Pupillenreaktion ohne Antwort und mit Antwortverhalten unterscheidet sich dabei signifikant im Bereich von 620 ms bis 4220 ms nach der Reizänderung (zweiseitig gepaarter t-Test: $p<0,01$)(Abbildung 2-16).

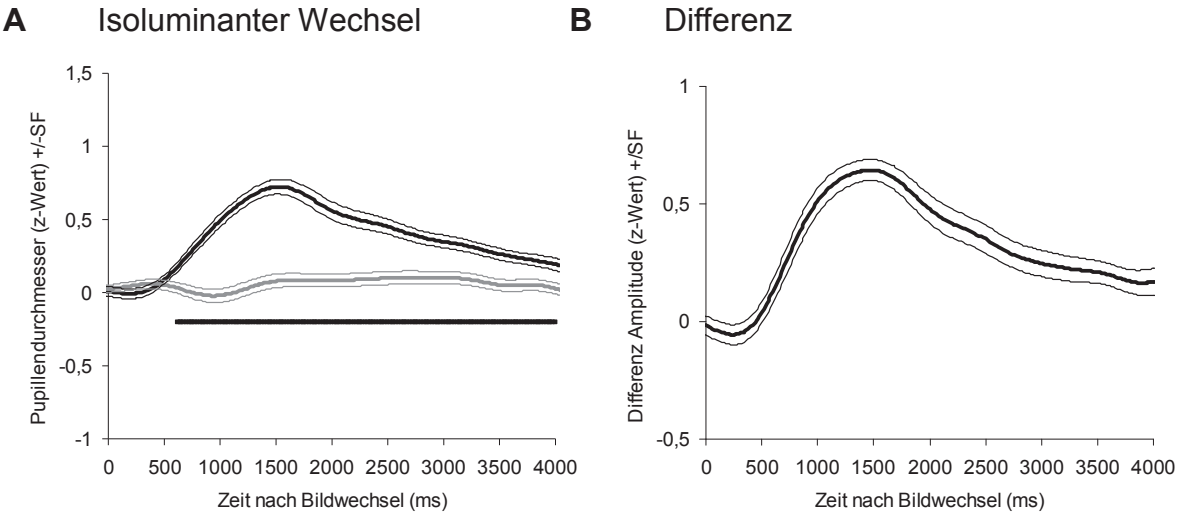


Abbildung 2-16 A [illegible] 5 B [illegible]

In der weiteren Untersuchung ergibt sich, dass die Pupillenreaktion auf eine Änderung der Leuchtdichte mit einem entsprechenden Wechsel des Musters,

ebenfalls stark unterschiedlich ausfällt. Dies geschieht wieder in Abhängigkeit davon, ob die Versuchsperson auf einen Wechsel mit Knopfdruck reagieren sollte oder nicht. So ist die Konstriktion deutlich ausgeprägter ohne die Notwendigkeit, eine Antwort zu geben, als wenn eine gegeben wird (Abbildung 2-17). Des Weiteren verändert sich die Redilatation charakteristisch. So findet eine langsame Redilatation nach der Konstriktion ohne Antwort statt, jedoch bei einer gegebenen Antwort eine deutlich schnellere, die sogar zu einer vorübergehenden Dilatation führt. Dieses Verhalten tritt für alle drei Weber-Kontraste (zwei, vier und acht) auf. Die Amplituden der Dilatationen hingegen sind nahezu halbiert, wenn keine Antwort gefordert ist, gegenüber den Amplituden mit Antwortverhalten.

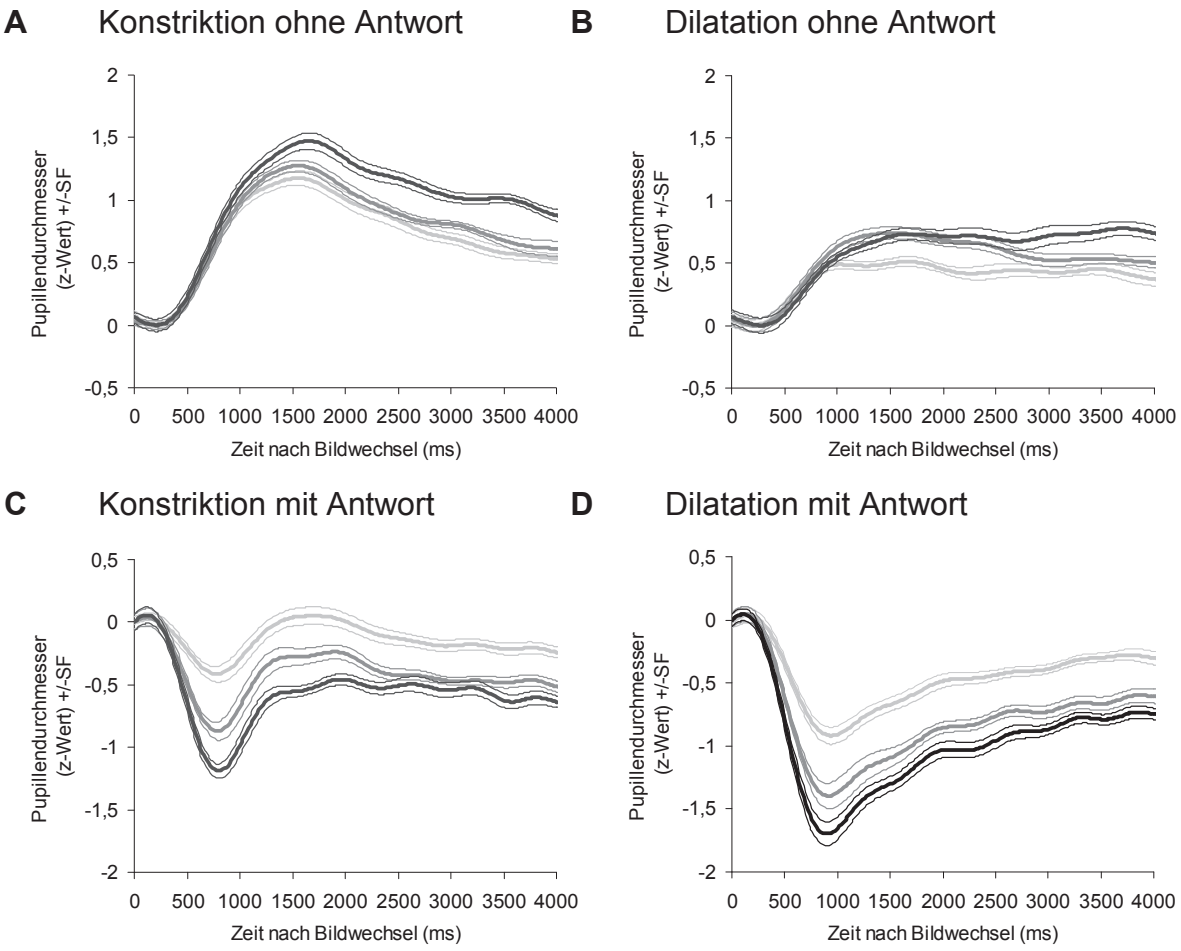


Abbildung 2-17 **A** **B** **C** **D**

Weder die verschiedenen Leuchtdichten noch die verschiedenen Pupillenreaktionen zeigen einen Einfluss auf die Differenz zwischen den Pupillenreaktionen mit bzw.

ohne Antwortverhalten. Es scheint sich bei dieser „Knopf-Antwort“-Reaktion um eine eigene Komponente der Pupillenreaktion zu handeln, die die Pupillenlichtreaktion ohne Interaktion überlagert (Abbildung 2-18). Gestützt wird die Annahme, dass sich die Reaktionen ohne Interaktionen überlagern, durch die nahezu konstanten Reaktionszeiten (schwacher Anstieg mit Kontrast). Eine Änderung der Reaktionszeiten ließe eine geänderte Aufgabenschwierigkeit vermuten, die ihrerseits zu einer anderen Reaktion der motorisch-kognitiven Komponente führt.

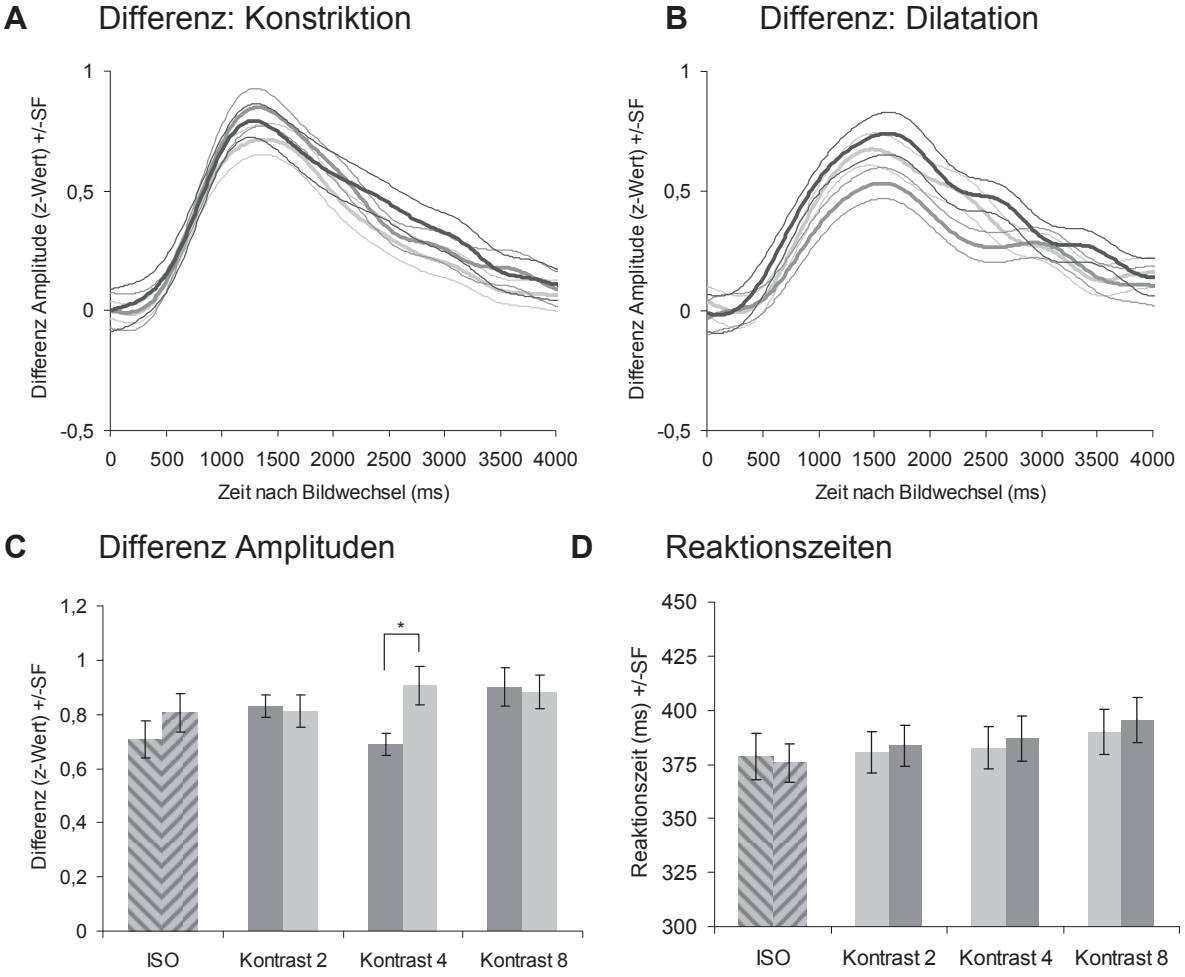


Abbildung 2-18 **A** **B** **C** 5 **D**

Diskussion

Der Knopfdruck alleine reicht aus, um eine Dilatation auszulösen, die immer einen konstanten Beitrag zur Pupillenreaktion liefert, weitestgehend unabhängig von zeitgleich auftretenden Pupillenbewegungen. Dies spricht für eine lineare Summation verschiedener Eingänge an einer der zentralen Stellen des Pupillenreflexbogens. In Frage kommen zwei Strukturen, an denen die Informationen aus subkortikaler Verarbeitung und kognitive Einflüsse zusammenkommen können: zum einen die Area praetectalis und zum anderen der Edinger-Westphal Kern. Im Folgenden wird nur auf den Edinger-Westphal Kern eingegangen, da er, wie oben erwähnt neben anderen Eingängen sowohl von der Area praetectalis, als auch vom Locus coeruleus erhält (Hampson, R. E., Opris, I., & Deadwyler, S. A., 2010). Vom Locus coeruleus ausgehend, ziehen in das gesamte Gehirn noradrinerge Projektionen (Aston-Jones, G., Rajkowski, J., & Cohen, J., 1999). In Studien konnte gezeigt werden, dass die Aktivität im Locus coeruleus sich direkt auf die Pupillenweite auswirkt und die Aktivität wiederum von der gestellten Aufgabe abhängt (Nieuwenhuis, S., Aston-Jones, G., & Cohen, J. D., 2005; Hampson, R. E., Opris, I., & Deadwyler, S. A., 2010). Inzwischen wird zunehmend diskutiert, ob die Pupillengröße aufgrund dieser, teilweise vermuteten, Zusammenhänge ein guter Indikator für diese Aktivität im Locus coeruleus ist. Weitere Strukturen wie die Formatio reticularis, Stammhirnkerne A1 und A5, verschaltet über den Hypothalamus und kortikale Areale kommen in Frage, da sie ebenfalls auf den Edinger-Wesphal Kern inhibitorisch projizieren (Barbur, J. L., 2004). Der Edinger-Westphal Kern übernimmt wahrscheinlich die Rolle, unterschiedliche Signale zu integrieren, die eine Auswirkung auf die Pupillengröße haben. Eine inhibitorische Steuerung der Aktivität im Edinger-Westphal Kern ist plausibel, da er ohne Eingänge stark selbsterregend ist (Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004). Für die Pupillenfunktionen bedeutet der Befund, dass es einen festen Amplitudenbeitrag zur Pupillenbewegung gibt und dass eine entsprechende Korrektur der bei Versuchen mit Knopfdruck erhobenen Daten zulässig ist, auch dann, wenn die Amplitudengröße der Pupillenreaktion ohne „Knopdruck“- Antwort nicht bekannt ist. Die Amplituden unter Rivalitätsbedingungen sind kleiner als die im Experiment 4 hervorgerufenen Testamplituden und unterliegen daher auch nicht einem möglichen Decken-Effekt (ceiling-effect).

Allgemeine Diskussion

Im ersten Experiment gelang es, Akkommodation als wesentlichen Einflussfaktor in der beobachteten Pupillenreaktion auszuschließen (Hunter, J. D., Milton, J. G., Ludtke, H., Wilhelm, B., & Wilhelm, H., 2000), da Akkommodation auf großer Entfernung weniger starke Effekte hervorruft und die Präsentation rund 3,5 m von der Versuchsperson entfernt war. Im Weiteren konnte nachgewiesen werden, dass die binokulare Rivalität alleine nicht ausreicht, um eine unterschiedliche Pupillenweite zu erzeugen. Dieser Befund zeigt sich auch im Experiment 2, wo sich unter isoluminanten Bedingungen keine unterschiedliche Reaktion der Pupille zeigte. Die gefundene Dilatation bei beiden isoluminanten Messungen (Experiment 1 und 2) geht wohl auf eine motorisch-kognitive Komponente zurück (Einhäuser, W., Koch, C., & Carter, O. L., 2010), die mit der Aufgabe verbunden ist, Knopfdrücke auszuführen (Hupe, J. M., Lamirel, C., & Lorenceau, J., 2009). In den Experimenten 1 und 2 war eine Konstriktion der Pupille bei einem Wechsel von dunkel nach hell zu beobachten und bei einem Wechsel von hell nach dunkel eine Dilatation. Im Weiteren konnte in Experiment 2 belegt werden, dass die Amplitude direkt von dem Leuchtdichteunterschied beider subjektiven Perzepte abhängt.

In Experiment 3 konnte die alternative Erklärung widerlegt werden, dass die Amplitudenzunahme in den Pupillenreaktionen mit zunehmender Leuchtdichte, aufgrund der geänderten Gesamtleuchtdichte bei höheren Kontrasten zwischen beiden Mustern mit dem Hippus zusammenhängt (Warga, M., Ludtke, H., Wilhelm, H., & Wilhelm, B., 2009), da sich keine Amplitudenzunahme mit Leuchtdichtezunahme im Hintergrund fand. Des Weiteren zeigte sich im selben Experiment ein Pupillenverhalten, das wieder dem beim Pupillenlichtreflex entsprach. Es traten „pupil-escape“ und „pupil-capture“ auf, das heißt Verhaltensweisen, die von der Pupillengröße abhängen (Sun, F. & Stark, L., 1983; Sun, F., Tauchi, P., & Stark, L., 1983). Die Pupille wiederum wird ihrerseits von der durchschnittlichen Beleuchtungsstärke beeinflusst. Der Zusammenhang zwischen der motorischen Antwort und der Pupille konnte verdeutlicht werden, indem man die Versuchspersonen zufällig einen Knopf drücken ließ, ohne dass der Zeitpunkt durch einen Hinweis in der Umgebung oder ein zeitliches Muster vorgegeben war. Die hier auftretende Dilatation ist maßgeblich dafür verantwortlich, dass die einzelnen

Reaktionsamplituden beispielsweise bei binokularer Rivalität vom Verhalten beim normalen Pupillenlichtreflex abweichen.

Dass der Knopfdruck auch bei physikalischen Wechseln des Reizes eine Rolle spielt, konnte in Experiment 4 nachgewiesen werden. Hier wurde anhand unterschiedlicher Helligkeitswechsel verglichen, inwieweit die motorisch-kognitive Komponente nachweisbar ist. Erstaunlicherweise ist die motorisch-kognitive Komponente unter nahezu allen Bedingungen gleich groß, unabhängig von der Stärke des Lichtstimulus und der Richtung eines Wechsels. Die Beantwortung der verschiedenen Wechsel war jedoch annähernd gleich schwer, somit ist eine kognitive Komponente, die mit der Schwierigkeit der Aufgabe verbunden ist, ebenfalls konstant (Hampson, R. E., Opris, I., & Deadwyler, S. A., 2010). Die Pupillenreaktion stellt, abhängig von den an sie geknüpften Aufgaben, eine Überlagerung von bis zu drei Funktionen dar: zum einen der subkortikale Verarbeitungsweg, der die Pupillengröße bei Lichteinfall variiert, zum zweiten ein kognitiver Verarbeitungsweg, der die Vorgabe für die Pupille entsprechend der wahrgenommen Helligkeit moduliert, und zum dritten eine motorisch-kognitive Komponente. Unter diesen Voraussetzungen lässt sich das nachfolgend beschriebene Modell entwickeln.

Lineare Amplitudensummation

Motorisch-kognitive und leuchtdichteabhängige Verarbeitung werden in der Modellannahme linear kombiniert; Die Linearität der Kombination erlaubt es, die einzelnen Komponenten zu trennen. Somit kann der motorisch-kognitive Beitrag unter Rivalitätsbedingungen einfach subtrahiert werden, um die Pupillenreaktion entsprechend der wahrgenommenen Helligkeit zu erhalten. Wiederholt man dieses Verfahren mit Daten aus physikalischen Wechseln, die sowohl perzeptive Helligkeitswahrnehmung als auch subkortikale Verarbeitung enthalten, können die Amplituden miteinander verglichen werden. Der direkte Vergleich zeigt, dass sowohl für die Reaktion von einem Wechsel von hell nach dunkel als auch bei einem Wechsel von dunkel zu hell die Amplituden einer physikalischen Leuchtdichteänderung und binokular rivalitätsbedingter Änderung, in einem festen Verhältnis zu stehen scheinen (Abbildung 2-19). Durchschnittlich führt die empfundene Helligkeitsänderung zu einer Amplitude, die 25% (+/-1%) für einen

physikalischen Wechsel der Luminanzen ausmacht. Da diese Verhältnismäßigkeit für unterschiedlich große Luminanzänderungen gewahrt zu bleiben scheint, spricht dies für eine unabhängige lineare Kombination von subkortikaler und kortikaler Verarbeitung.

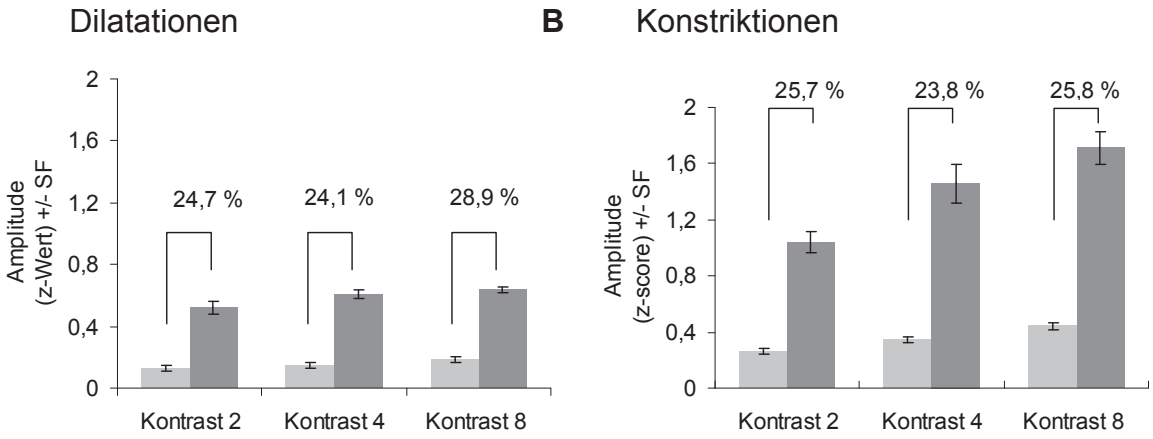


Abbildung 2-19: **A** Amplitude der Pupillenreaktion für einen plötzlichen Wechsel von hell nach dunkel unter binokularer Rivalität (hellgrau) und bei einem physikalischen Wechsel (dunkelgrau), korrigiert für den Betrag der kognitiven/motorischen Komponente. Für alle drei Kontraste erfolgt die Angabe des Verhältnisses in Prozent. **B** Angabe der Werte in gleicher Weise für einen plötzlichen Wechsel nach hell.

Zusammenfassung der Studie

Die Pupillenreaktion bei einer wahrgenommen Luminanzänderung bei binokularer Rivalität, trotz statischer Stimulation, zeigt eine erstaunliche Ähnlichkeit zum Pupillenlichtreflex und zum Pupillendunkelreflex auf (Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004). Bei einer Änderung der subjektiven Wahrnehmung von dunkel zu hell und umgekehrt finden sich die entsprechende Konstriktion und Dilatation. Die Amplitude beider Reaktionen wird entsprechend der Leuchtdichte zwischen den unterschiedlichen Reizanteilen und der Hintergrundluminanz beeinflusst, analog zum Pupillenlichtreflex und Pupillendunkelreflex. Die Amplitudengröße steht in einem relativ konstanten Verhältnis von 1 zu 4 gegenüber der entsprechenden physikalischen Pupillenreaktion. Dies steht im Einklang mit den Befunden im Parinaud-Syndrom, in denen bei subkortikaler Zerstörung der Area praetectalis sich eine auf 10% bis 30% geminderte Lichtreaktion fand (Wilhelm, B. J., Wilhelm, H., Moro, S., & Barbur, J. L., 2002). Es ist anzunehmen, dass beide Pupillenreaktionen, sowohl bei binokularer Rivalität als auch beim Parinaud-Syndrom denselben Ursprung in der kortikalen

Verarbeitung haben. Die bis heute in der Literatur zu findende Darstellung, der Pupillenlichtreflex sei ein rein subkortikaler Reflexbogen, ist nicht mehr aufrechtzuerhalten. So konnte zwar in anderen Studien dieses Bild ebenfalls ins Wanken gebracht werden (Weiskrantz, L., Cowey, A., & Barbur, J. L., 1999; Barbur, J. L., 2004), aber hier konnte konkret die Pupillenlichtreaktion in ihre Anteile getrennt werden, wohlgemerkt beim gesunden Probanden. Dabei zeigte sich, dass ein reflexhafter Anteil, kortikale Verarbeitung von Helligkeit und eine kognitive Komponente die gesamte Lichtreaktion beschreiben. Der Ausdruck Pupillenreflex hingegen sollte nur noch im Rahmen der reflexhaften Komponente Verwendung finden neben der perzeptiven Lichtreaktion und der motorisch-kognitiven Pupillenreaktion.

Libet-Experiment und Bedeutung

Kaum ein neurobiologisches Experiment hat eine solche Diskussion in der philosophischen Gemeinde ausgelöst wie das sogenannte Libet-Experiment (Libet, B., 1985). In den frühen 80er Jahren des letzten Jahrhunderts konnte gezeigt werden, dass elektrophysiologische Korrelate (Bereitschaftspotentiale) für bewusst eingeleitete Bewegungen vor der eigentlichen Bewusstwerdung über die getroffene Entscheidung auftreten (Libet, B., Wright, E. W., & Gleason, C. A., 1982). Wenn unterbewusstes Auftreten elektrophysiologischer Korrelate eine Handlung einleitet und die Bewusstwerdung über eine willentlich getroffene Entscheidung später erfolgt, so ist die eingeleitete Handlung nicht länger Teil einer willentlichen Entscheidung im Sinne des freien Willens. Freier Wille setzt im Wesentlichen drei Aspekte voraus: Kausalität, Alternativen, Willkürlichkeit. Der Handlung muss eine bewusste Entscheidung vorausgehen, eine andere Handlung hätte ausgeführt werden können, und Nicht-Handeln muss möglich sein. Die Ergebnisse Libets stellen besonders die Kausalität in Frage und somit ein Kernkonzept des freien Willens (Libet, B., 1985). Inzwischen haben mehrere Studien die Ergebnisse reproduziert (Haggard, P. & Eimer, M., 1999; Haggard, P., 2005; Soon, C. S., Brass, M., Heinze, H. J., & Haynes, J. D., 2008) und stehen immer noch in starker Diskussion (Levy, N., 2005; Roth, G., 2009). Ein Kritikpunkt ist die Datenaufnahme und Mittelung des EEG-Signals bei einer verhaltensbasierten Antwort. Eine zeitliche Verlegung des wahrgenommenen Entscheidungszeitpunktes kann durch den Knopfdruck erfolgen, wie es auch bei der

zeitlichen und räumlichen Zusammenführung anderer Modalitäten beobachtbar ist (Trevena, J. A. & Miller, J., 2002). Versuchspersonen variieren dabei in ihrer Reaktionsgeschwindigkeit. Ein zweiter Kritikpunkt ist die Art der Antwort selbst: Im Nachhinein sollte einen diskreten Zeitpunkt angeben werden, an dem eine Entscheidung getroffen wurde. Sollte die Entscheidungsfindung einen Prozess widerspiegeln, der erst bei Erreichen eines bestimmten Wertes zu einer Auslösung von Verhalten führt, dann ist das Bereitschaftspotential nicht mehr als eine elektrophysiologische Abbildung dieses Prozesses, die in einem diskreten, wahrgenommenen Zeitpunkt kumuliert (Haggard, P. & Eimer, M., 1999). Abschließend sei darauf hingewiesen, dass sowohl in der neurowissenschaftlichen Gemeinde als auch in der philosophischen Gemeinde kein Konsens darüber besteht, ob der Mensch einen freien Willen hat oder nicht.

Studie zur zeitlichen Dynamik von Entscheidungs- und Wahrnehmungsänderungen am Beispiel der perzeptiven Pupillenreaktion

In der vorangegangenen Studie konnte gezeigt werden, dass die perzeptive Pupillenreaktion im direkten Zusammenhang mit der wahrgenommenen Helligkeit steht, wobei die perzeptive Reaktion auf einen Wechsel von dunkel zu hell rund 500 ms vor dem Knopfdruck einsetzte. Dieser Effekt ist vergleichbar in seiner Größenordnung mit dem von Libet gefundenen und beschriebenen Auftreten des Bereitschaftspotentials vor der bewussten Entscheidung, einen Knopf zu drücken (Libet, B., 1985). Überspitzt könnte man jetzt formulieren, dass die Pupille eher „weiß“, wann ein Perzeptwechsel einsetzt, als der Beobachter selbst (Fahle, M., Stemmler, T, & Spang, K., 2010). Diese Annahme ist allerdings verfrüht. Ob die perzeptive Pupillenreaktion tatsächlich vor der Entscheidung bzw. vor der Bewusstwerdung einsetzt, soll anhand dieser Studie geklärt werden. Hierfür werden kontinuierliche und diskrete Antwortmöglichkeiten mit der kontinuierlichen Pupillenreaktion verglichen.

Zeitliche Dynamik der Pupillenreaktion mit kontinuierlicher und diskreter Antwortmöglichkeit

In diesem Experiment werden den beiden Augen zwei unterschiedlich orientierte und unterschiedlich helle Reizmuster gezeigt. Die unterschiedlichen Reizmuster lösen binokulare Rivalität aus, wohingegen die unterschiedlichen Helligkeiten zu einer Pupillenreaktion beim spontanen Perzeptwechsel führen. Die Pupille reagiert mit einer Konstriktion bei einem Perzeptwechsel nach hell, und sie reagiert mit einer Dilatation bei einem Wechsel nach dunkel. Diese beiden Reaktionen stehen in enger Verbindung sowohl zu der Wahrnehmung innerhalb der Versuchsperson wie auch mit der Entscheidung, eine Antwort mittels Knopfdruck zu geben. Die Pupillenbewegung in Form von Konstriktionen fand statt, wie in vorangegangenen Teil gezeigt, bevor der Knopf gedrückt werden konnte. Diese zeitliche Differenz zwischen Pupillenreaktion und Angabe eines Wechsels mit einem Knopfdruck konnte mehr als 500 ms betragen.

Der zeitliche Unterschied zwischen Knopfdruck und Pupillenreaktion kann verschiedene Ursachen haben. So kann der aufkommende Perzeptwechsel, schon bevor er bewusst wahrgenommen wird, zu einer physiologischen Reaktion führen. In diesem Fall folgt das Bewusstsein der Wahrnehmung nach und wäre lediglich eine Reflektion des eigentlichen Wahrnehmungsprozesses. Dies wäre eine Interpretation der Ergebnisse, wie sie auch anhand der Daten aus Libets Experimenten stattgefunden hat (Haggard, P. & Eimer, M., 1999). Aber wie es für die Daten aus diesen Experimenten alternative Erklärungen gab, gibt es auch für die früher einsetzende Pupillenreaktion mögliche andere Ursachen, die im Wesentlichen auf dem Unterschied zwischen einem graduellen Prozess, wie zum Beispiel dem Einsetzen eines Perzeptes oder einer sich aufbauenden Bereitschaft, eine Entscheidung zu treffen, und einem konkreten Zeitpunkt, zu dem ein Knopf gedrückt wird, beruhen. Hier werden also eine stetige Messung und eine diskrete Messmethode kombiniert. Gehen wir davon aus, dass der Wechsel in einem Perzept oder die Bereitschaft, eine Entscheidung zu treffen, tatsächlich graduell sind und erst ab einem bestimmten Schwellwert der eigentliche Wechsel erkannt bzw. die Entscheidung getroffen wurde, dann wäre der Beginn der Pupillenbewegung und der eines Bereitschaftspotentials immer vor dem diskreten Ereignis zu finden. Selbst eine

verbale Abschätzung könnte nur den Schwellwert detektieren, jedoch nicht Prozesse, die sich der Schwelle lediglich annähren. EEG und Pupillometrie sind jedoch aufgrund der Mittelung über viele Durchgänge sensitiv genug, diese frühen Anteile des Entscheidungsprozesses zu detektieren. Selbst wenn es sich um ein stetiges kortikales Signal handeln würde, das zeitgleich mit der Wahrnehmung und der Entscheidung einherginge, würde sich sicher ein zeitlicher Versatz finden lassen, der auf die Reaktionszeitverteilung zurückzuführen ist. Nicht zu jedem Zeitpunkt kann im motorischen System gleich schnell eine Bewegung induziert werden (Ratcliff, R., 2006). Reaktionszeitverteilungen tendieren darüber hinaus dazu, rechtsschief zu sein (Van, Zandt T., 2000). Verzögerte Reaktionszeiten sind häufiger als frühe, somit wird das Signal systematisch nach vorne verschoben, wenn es anhand der Knopfdrücke korreliert wird. Letzteres geht mit dem Umstand einher, dass schon wenige frühe Signale in Referenz zu den Knopfdrücken im EEG zu einer signifikanten Vorverlegung führen können, dem sogenannten „Smearing-Artifact“ (Trevena, J. A. & Miller, J., 2002). Das sogenannte „Smearing-Artifact“ lässt sich nur schwer erfassen und stellt damit eher eine theoretische Quelle für eine Vorverlegung des Signals dar und kann laut Literatur auch nicht die Größe der beschriebenen Vorverlegung in den Daten von Libet erklären.

Ist die Vorverlegung jedoch auf einen internen Prozess zurückzuführen, bei dem zuerst eine Schwelle überschritten werden muss, für ein rauschbehaftetes Signal, dann kann der graduelle Aufbau mittels einer analogen Antwort nachvollzogen werden. Eine analoge Antwort wird hier geschaffen durch die Verwendung eines „Joysticks“. Mittels des „Joysticks“ kann über eine entsprechende Auslenkung eine graduelle Änderung der Wahrnehmung abgebildet werden.

In einer Folge von Messungen wird zunächst die in dem vorangegangenen Teil beschriebene perzeptuelle Pupillenlichtreaktion reproduziert, sowohl mit diskreter Antwortmöglichkeit als auch mit gradueller Antwortmöglichkeit. Der Vergleich von gradueller Antwort und Pupillenreaktion soll aufzeigen, inwieweit eine graduelle Wahrnehmungsänderung mit einer graduellen Antwort nachvollzogen werden kann. Zusätzlich findet eine Kontrolle mit Wechsel des physikalischen Reizes statt, in der also echte Orientierungswechsel mit entsprechendem Helligkeitswechsel zu detektieren sind; dies erfolgt wieder sowohl über eine diskrete Antwortmöglichkeit als

auch eine graduelle. Daraufhin soll ein Vergleich der Reaktionszeiten stattfinden, um etwaige Unterschiede im Antwortverhalten detektieren zu können.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment nahmen vier Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 24 Jahren +/- 2 Jahre. Zwei der Versuchspersonen waren weiblich und zwei männlich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 Euro pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Alle Versuchspersonen hatten Erfahrung mit binokularer Rivalität und dem Versuchsablauf in der vorangegangenen Studie gesammelt. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Die Versuchspersonen saßen in einem abgedunkelten Raum, mit ihrem Kopf auf einer Kinnstütze stabilisiert. Vor ihnen befand sich in einer Entfernung von 60 cm ein Monitor (Zalman Trimon 2D/3D 22“) mit einer Auflösung von 1680 x 1050 Pixel und einer Bildschirmdiagonalen von ca. 55 cm. Die Monitoroberfläche ist werksmäßig mit einer speziellen Polarisationsfolie beklebt, die das Licht ungerader und gerader Pixelzeilen unterschiedlich polarisiert. Es handelt sich um eine zirkuläre Polarisation des Lichtes, die entweder im oder gegen den Uhrzeigersinn erfolgt. Mithilfe einer entsprechenden Polarisationsbrille gelangt jeweils nur Licht von geraden oder ungeraden Pixelzeilen in das Auge der Versuchsperson. Eine Kamera (WATEC H3-Supreme) filmte das rechte Auge. Die Bildwiederholungsrate der Kamera betrug 50 Hz und sie hat eine Auflösung von 752 x 582 Pixel. Es handelt sich um eine spezielle Überwachungskamera, die besonders im infraroten Lichtbereich empfindlich ist. Vor dem Objektiv der Kamera ist zusätzlich ein Infrarotfilter angebracht, so dass nur Licht mit einer Wellenlänge im Infrarotbereich auf den

Kamerasensor fallen kann. Zur Ausleuchtung befanden sich links und rechts neben der Versuchsperson in einer Entfernung von 40 cm Infrarotscheinwerfer (Leuchtdioden). Der gesamte Versuchsaufbau war zusätzlich umgeben von einer Tunnelkonstruktion, die Lichteinfall von der Seite ausschloss. Für Verhaltensantworten erhielt die Versuchsperson entweder zwei Drucktaster oder einen „Joystick“, mit denen sie signalisieren konnte, sobald eine Änderung im Perzept eintrat. Der eingesetzte „Joystick“ (Standard USB-Joystick) verfügte über einen Gashebel „Throttle“, der verwendet wurde, da er im Gegensatz zum eigentlichen „Joystick“-Hebel die mittlere Position nicht bevorzugt. Die Kamera und der „Joystick“ waren verbunden mit einem „Eye-Tracking“ Rechner, der die Rohdaten der Kamera und des „Joysticks“ analysierte und die Position und die Größe der Pupille sowie die Position des „Joysticks“ fortlaufend aufzeichnete (Auflösung der Position in 256 Stufen, eine Auslenkung von 100% entspricht dabei der Bewegung von Anschlag links (Stufe 0) zum Anschlag rechts (Stufe 256)). Etwaige Kopfbewegungen können über die Spiegelungen der Scheinwerfer auf der Kornea korrigiert werden (Purkinjereflexe). Das hierfür verwendete Programm ist in der Arbeitsgemeinschaft Fahle von Marc Repnow, Dennis Trenner, Sven Eberhard und Nicola Kalchev entwickelt und verbessert worden. Die Druckknöpfe hingegen waren an einen separaten Rechner angeschlossen, der auch die Bildpräsentation steuerte über ein Programm, entwickelt von Dennis Trenner. Bei erfolgtem Knopfdruck oder einer Änderung der Stimuluspräsentation sendete der Reizrechner ein Signal (Trigger) über eine Netzwerkschnittstelle an den Pupillenrechner, der wiederum diesen Zeitpunkt/abschnitt in der Pupillenspur entsprechend markierte.

Versuchsreiz

Jedem Auge (getrennt über gerade und ungerade Pixelzeilen) wurde ein kreisförmiger Stimulus gezeigt mit einem Durchmesser von 4 Grad Sehwinkel. Im Reiz wechselten sich entweder helle oder dunkle Linien mit Linien ab, die der Hintergrundleuchtdichte entsprachen (14,5 cd/m2) in Form einer Rechteckschwingung und einer Ortsfrequenz von 2 Zyklen pro Grad. Beide Linienmuster waren orthogonal zueinander orientiert (45° bzw. 135°). In der Mitte beider Muster wurde ein kleiner roter Fixationspunkt (0,25°) dargeboten (Abbildung 2-20). Die sichtbare Fläche des Monitors war mittels einer Abdeckung auf 20x20 cm reduziert. Damit für beide Versuchsreize gleich starke Kantenkontraste gewährleistet,

entsprach die Helligkeitsdifferenz zwischen hellen bzw. dunklen Linien gegenüber dem Hintergrund einem Weber-Kontrast von acht. Der physikalische Wechsel folgte einer Poisson-Verteilung, in der die Hälfte aller Wechsel nach 3 s erfolgte, nach weiteren 3 s ein weiteres Viertel und so weiter. Die kürzeste Präsentationszeit betrug 20 ms.

Abbildung 2-20: Versuchsreiz. □argestellt ist auf der linken □eite der überlagerte Versuchsreiz, der über die Polarisationsbrille für die beiden Augen getrennt □ird. □n der □itte □ird das Reizmuster für das linke Auge gezeigt und rechts für das rechte Auge. □n Wahrnehmung □echselt das erkennbare Reizmuster spontan hin und her.

Versuchsdurchführung

Es wurden vier verschiedene Bedingungen zweimal in zufälliger Reihenfolge gemessen. Jede Messung dauerte ca. 10 min. In der ersten Bedingung galt es, unter binokularen Rivalitätsbedingungen immer dann den linken Knopf zu drücken, wenn das linksgeneigte Perzept dominierte, und immer den rechten Knopf zu drücken, wenn das rechtsgeneigte dominierte. Die Versuchsperson war dahingehend instruiert, immer so schnell wie möglich zu drücken und nicht darauf zu warten, dass sich ein vollständiges Perzept herausbildete. Sollte sich ein nicht-vollständiges Perzept bilden und wieder zum Ausgangsperzept zurückkehren, durfte der entsprechende Knopf erneut gedrückt werden. In der zweiten Bedingung, ebenfalls unter binokularer Rivalität, galt es, den Gashebel am „Joystick“ der eigenen Wahrnehmung nachzuführen. Bei einem graduellen Wechsel von überwiegend linksgeneigt zu überwiegend rechtsgeneigt war der Gashebel entsprechend auszulenken, wobei die Bewegungsendpunkte des Gashebels nach links für vollständig linksgeneigte Wahrnehmung und nach rechts für vollständig rechtsgeneigte Wahrnehmung standen. Bei schnellen Wechseln war der Gashebel schnell nachzuführen und bei langsamen entsprechend langsam. Unvollständige Wechsel waren über eine Stellung entsprechend den wahrgenommenen Anteilen

einzustellen. Die Versuchspersonen empfanden diese Art des Antwortens als sehr intuitiv. In den beiden Bedingungen mit physikalischen Wechseln sollte die Versuchsperson so schnell wie möglich den entsprechenden Knopf drücken oder den Gashebel so schnell wie möglich zwischen den beiden Endpunkten zu bewegen. Sollte sie einen Wechsel verpassen, galt es, den nächsten abzuwarten. Kam der nächste Wechsel noch während der Auslenkungsbewegung, so war der Gashebel in der Bewegung in die Gegenrichtung auszulenken.

Datenanalyse Pupillenspur

Datenpunkte, die aufgrund von Blinzeln oder Ähnlichem verloren gingen, wurden mittels einer polynominalen Funktion extrapoliert. Keine Datenpunkte wurden von der Analyse ausgeschlossen. Anschließend ist das gesamte Datenset mittels einer Sieben-Punkte-Median-Filterung geglättet worden. Die Pupillenspur (Pupillendurchmesser) wurde daraufhin entsprechend den Knopfdrücken oder dem zeitlichen Mittelpunkt in der Gashebelauslenkung in einzelne „Epochen“ unterteilt (5000 ms vor und nach dem Drucktastersignal). Diese Epochen wurden entsprechend den Knopfdrücken oder der Richtung der Gashebelauslenkung gemittelt und anschließend über eine z-Transformation normalisiert (z-Wert). Abschließend wurden diese Daten wiederum entsprechend den Knopfdrücken oder der Bewegungsrichtung mittels einer polynominalen Funktion gefittet. Diese gefitteten Werte der einzelnen Messungen wurden gemäß den Bedingungen des Versuches für die einzelnen Versuchspersonen zusammengeführt, jedoch getrennt nach der Antwort für einen Wechsel von hell nach dunkel und einen Wechsel von dunkel zu hell. Die resultierende Mittlung liefert den jeweiligen Mittelwert zum entsprechenden Zeitpunkt und den dazugehörigen Standardfehler.

Datenanalyse „Joystick“-Spur

Die Daten der „Joystick“-Spur wurden eingangs mit einem Gaussfilter (Halbwertweite von 120 ms) gefiltert. Die Start- und Endpunkte der Bewegung wurden definiert über die negativen und positiven Maxima der zweiten Ableitung. Dies gewährleistet eine objektive Abschätzung des Bewegungsbeginns und des Bewegungsendes. Der Mittelpunkt wird definiert als halbe Dauer des gesamten Bewegungsvorganges vom Beginn bis zum Ende. Dieser Mittelpunkt entspricht relativ genau dem Zeitpunkt des Knopfdruckes bei physikalischen Wechseln. Gashebelauslenkungen, die weniger als 50% der insgesamt möglichen Bewegungsamplitude entsprachen, wurden als

unvollständige oder abgebrochene Bewegungen angesehen, wie auch Bewegungen, die weniger als 60% der möglichen Gesamtamplitude aufwiesen. Sie wurden von der weiteren Analyse ausgenommen. Bewegungen mit kleineren Abweichungen im Bewegungsablauf, aber ohne Änderung der Bewegungsrichtung wurden als langsame (unsichere) Bewegungen interpretiert. Die Daten wurden anschließend entsprechend der oben beschriebenen Epochen zuerst z-transfomiert und anschließend entsprechend der Bewegungsrichtung gemittelt, wobei die mittlere Zeit der Bewegung als Referenzwert diente. Die folgende Analyse entsprach der Datenauswertung für die Pupillendaten.

Bestimmung des Bewegungsbeginns über die zweite Ableitung

Muskeln entfalten bei einem Bewegungsablauf bereits zu Beginn die größte Konstriktionsspannung (Schmidt, R. F., 1999). Daraus folgt, dass beim Bewegungsbeginn (Auslenken des Gashebels) mit nur geringem Trägheitswiderstand die schnellste Beschleunigung einsetzt. Die zweite Ableitung der Position erscheint daher ein verlässliches Maß, um den Startpunkt einer biomechanischen Bewegung festzulegen. Dies ist in der Pupillometrie ein etabliertes Verfahren, so wird bei Bergamin der Startzeitpunkt über die zweite Ableitung festgelegt (Abbildung 2-21) (Bergamin, O. & Kardon, R. H., 2003).

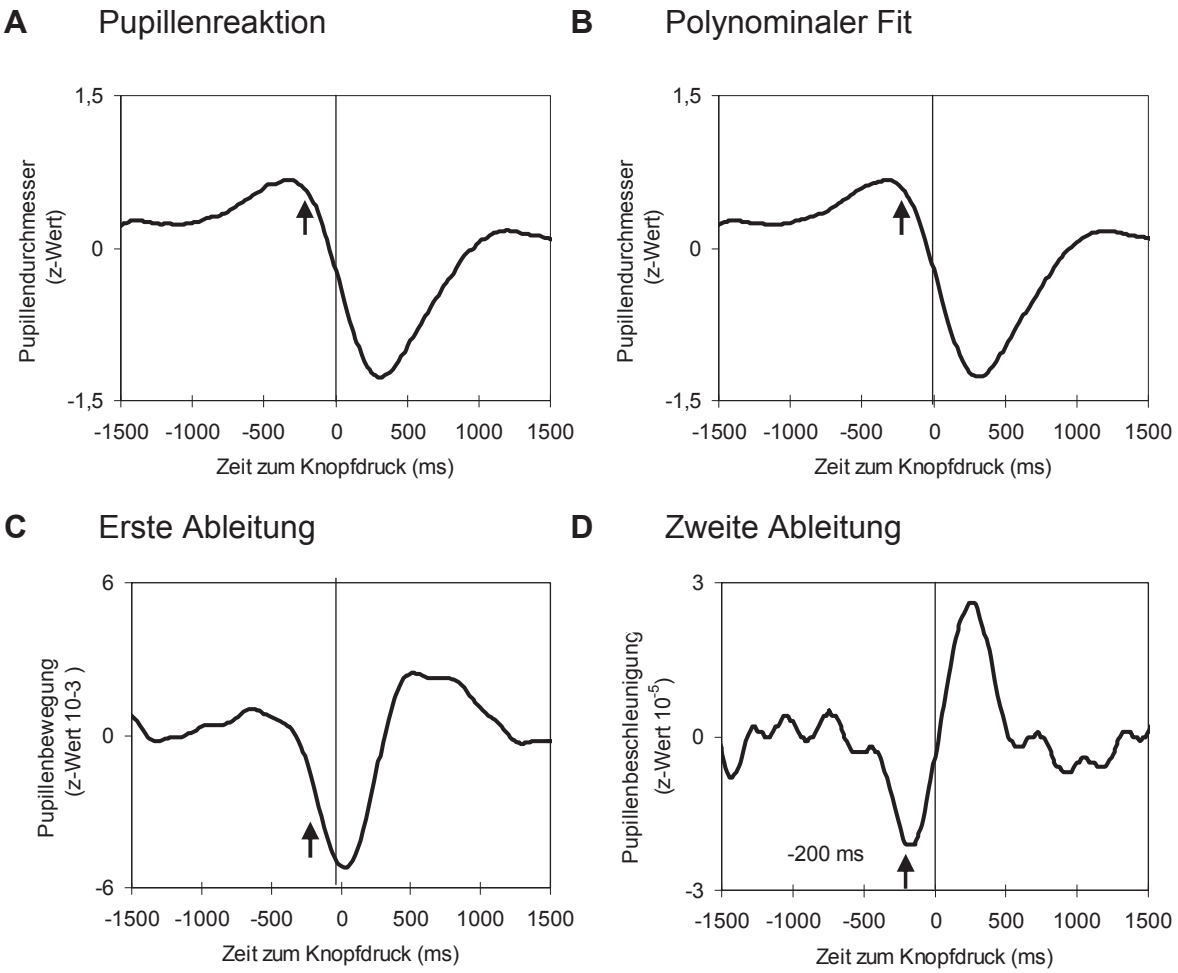


Abbildung 2-21: Berechnung des □tartzeitpunktes für die Pupillenreaktion. **A** Beispiel für eine reizinduzierte Konstriktion der Pupille in Relation zum Knopfdruck. □ie sch□arze □inie (links oben) gibt dem □ ittel□ert der Pupillenreaktion eines Beobachters □ieder. □er kleine sch□arze Pfeil deutet auf den Beginn der Pupillenreaktion (□□□□ms). **B** □ine □lättung der □aten durch einen polynominalen Fit □urde durchgeführt. **C** □tellt die erste Ableitung der polynominalen Funktion aus (B) dar. **D** □s folgt die z□eite Ableitung der polynominalen Funktion. □er □tartpunkt der Be□egung ist definiert über das lokale □ inimum (Konstriktion) oder das □ a□imum (□ilatation)(nicht gezeigt).

Ergebnisse

Bei Wahrnehmungswechseln unter binokularer Rivalität zeigt sich, dass die Konstriktion ca. 590 ms (+/- 30 ms) vor dem Knopfdruck einsetzt, hingegen die Dilatation nur ca. 140 ms (+/- 60 ms) vor dem Knopfdruck startet. Im Gegensatz hierzu beginnen die Konstriktion und die Dilatation bei einem physikalischen Wechsel ca. 140 ms (+/-8 ms) und 50 ms (+/- 30 ms) vor dem Knopfdruck (Abbildungen 2-22).

A Binokulare Rivalität **B** Physikalischer Reizwechsel

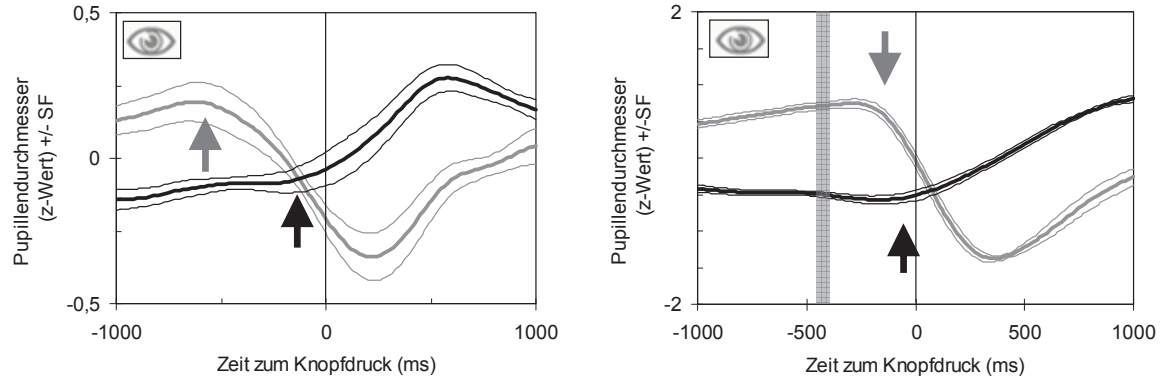


Abbildung 2-22: **A** Pupillenreaktionen (□ittel□ert und □tandardfehler □F für vier Beobachter) für einen Wahrnehmungs□echsel z□ischen z□ei □ustern in Referenz zum Knopfdruck □ährend binokularer Rivalität. □ie dunkle □inie zeigt die Pupillenreaktion bei einem □bergang von hell nach dunkel und die graue □inie den □bergang von dunkel nach hell. □er graue Pfeil zeigt auf den □tartzeitpunkt der Konstriktion (□5□□ms □/□3□ms) und der dunkle Pfeil auf den □tartpunkt der □ilatation (□□□□ms □/□□□ms). **B** Pupillenreaktionen für einen Wechsel der physikalischen Reizeigenschaften von dunkel nach hell und in □egenrichtung. □er graue Balken gibt den Bereich an, in dem der Wechsel in Referenz zum Knopfdruck eingetreten ist. □er Bereich ergibt sich aus der Reaktionszeitenverteilung der Versuchspersonen. □ie Konstriktion setzt hier bei □□□□ms ein und die □ilatation bei □5□ms.

Gibt die Versuchsperson hingegen ihren Wahrnehmungszustand graduell in Form der Joystick-Auslenkung an, so beginnt unter Rivalitätsbedingungen die Konstriktion der Pupille ca. 400 ms +/- 34 ms bevor die Joystick-Bewegung zur Hälfte abgeschlossen ist (Abbildung 2-23). Die eigentliche Joystick-Bewegung dauert ca. 920 ms, somit liegt der Beginn der Bewegung ca. 460 ms +/- 38 ms vor dem definierten Referenzpunkt, der halben Bewegungsdauer. Die Dilatation der Pupille setzt hingegen ca. 115 ms +/-30 ms und der Beginn der Joystick-Bewegung ca. 462 ms +/- 47 ms vor Erreichen der halben Bewegungsdauer ein. Findet ein physikalischer Wechsel der Mustereigenschaften statt, verkürzen sich die Zeiten deutlich. So setzt die Konstriktion nun bei ca. -70 ms +/-16 ms ein und die Dilatation bei ca. 40 ms +/- 20 ms. Die Bewegungsdauer der Joystick-Auslenkung verringert sich auf 250 ms, und der Beginn der Auslenkung liegt somit 125 ms +/-3 ms vor dem definierten Referenzpunkt. Der Referenzpunkt und der Knopfdruck korrespondieren zum physikalischen Bildwechsel, beide erfolgen ca. 400 ms nach dem Wechsel.

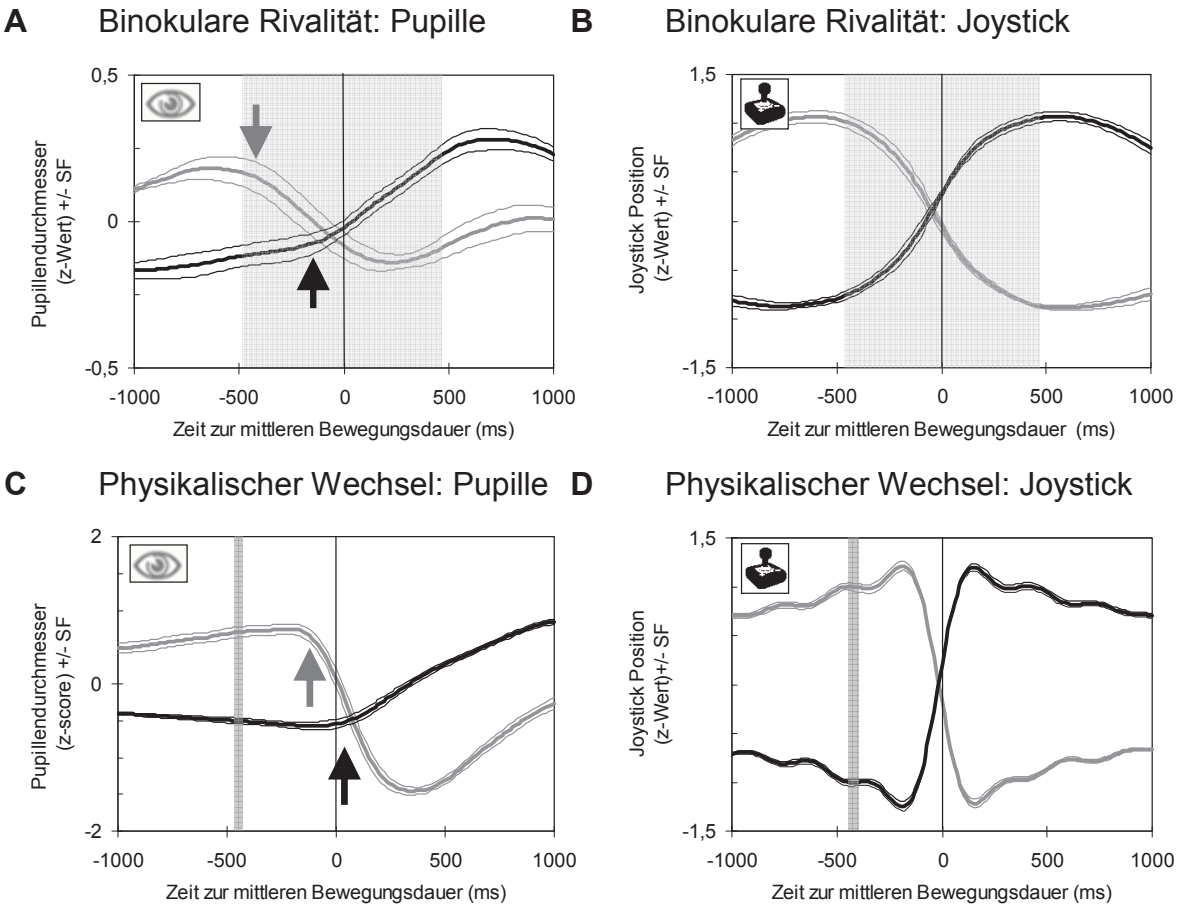
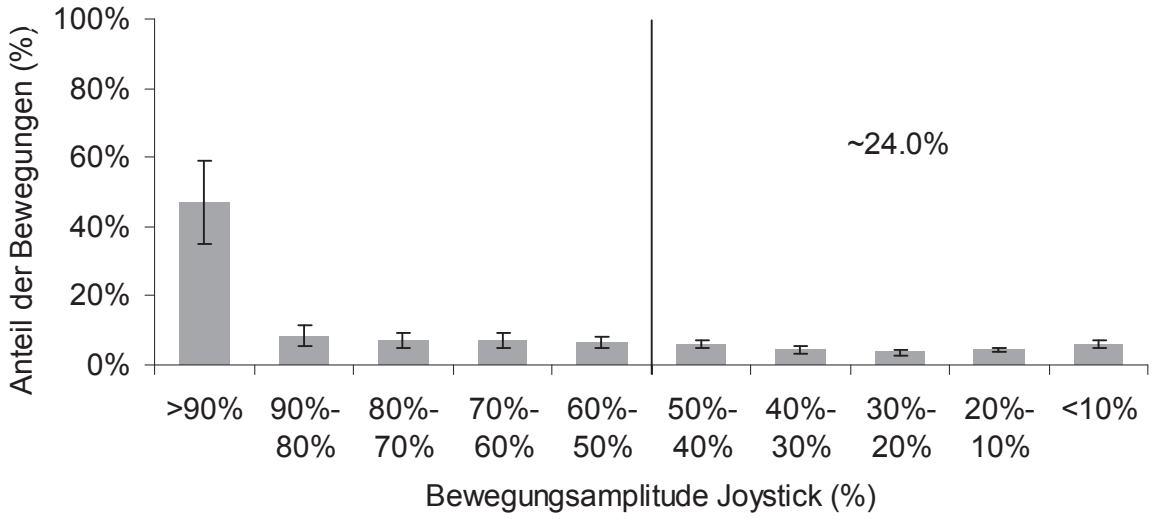


Abbildung 2-23: □oystick Position und Pupillenreaktionen für eine sub□ektive □nderung des □ahrgenommenen □usters in Relation zu der □oystick□Be□egung. □er □eitpunkt null ist definiert als halbe Be□egungsdauer (nicht die □älfte des Be□egungs□eges). □ieser Punkt entspricht in et□a dem □eitpunkt des Knopfdruckes bei physikalischen Wechseln. **A** □ie Pupillenkonstriktion (graue □inie) setzt ungefähr zur selben □eit ein (grauer Pfeil) □ie die □oystick□Be□egung (grau hinterlegte Fläche). □er scheinbare Vorsprung der Pupille gegenüber dem Knopfdruck versch□indet bei einem Vergleich mit einer analogen Ant□ort. **B** □ie □oystick□Position ist aufgetragen für die beiden Perzept□echsel von dunkel nach hell (graue □inie) und umgekehrt (dunkle □inie). □er durchschnittliche □bergang von einem Perzept zum anderen dauert ca. □□□ms an und beginnt somit □□□ms, bevor der mittlere Punkt der Be□egungsdauer erreicht ist□der Bereich der □oystick□Be□egung ist grau hinterlegt. **C** □ie Konstriktion der Pupille (graue □inie) bei einem physikalischen Wechsel der □ustereigenschaften beginnt rund □□ms vor dem Referenzpunkt (grauer Pfeil). □rau hinterlegt ist das □eitintervall, in dem sich die physikalischen □igenschaften ändern. **D** □oystick□Be□egungen für Reiz□echsel sind deutlich schneller (□5□ms) als in B.

In den Joystick-Bewegungen bilden sich nicht nur die vollständigen Übergänge der beiden möglichen Perzepte ab, sondern auch die unvollständigen Übergänge, die ansonsten unentdeckt blieben. So ergibt sich im Falle der binokularen Rivalität, dass rund 24% aller Übergänge weniger als 50% der möglichen Wechselamplitude Erreichen. Im Gegensatz dazu werden bei der physikalischen Stimulation nur ca. 6% der Bewegungen vor Erreichen der 50%-Position abgebrochen (Abbildung 2-24).

A Binokulare Rivalität



B Physikalischer Wechsel

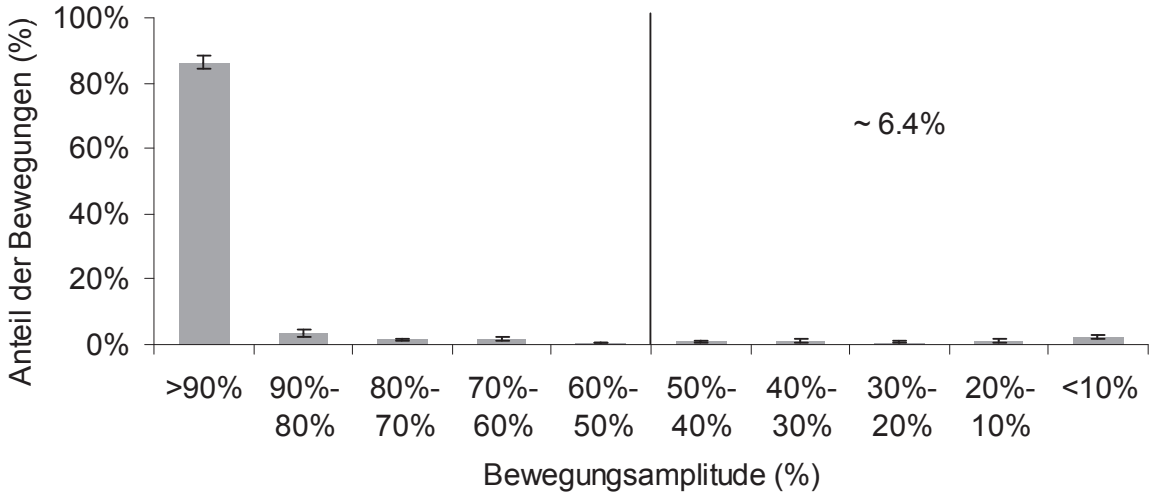


Abbildung 2-24: Prozent□ert von vollständigen und unvollständigen □oystick□Be□egungen für binokulare Rivalitäts□echsel (**A**) und physikalische Wechsel (**B**). Be□egungen, die eine geringere Amplitude hatten als die □älfte der vollständigen Be□egungsamplitude, □urden als unvollständig aufgefasst, da nur ein □eil der Wahrnehmung □echselte oder der □bergang zu kurz □ar, um eine vollständige Ant□ort geben zu können. □m Falle der physikalischen □timulation muss beachtet □erden, dass die kürzest mögliche Präsentationszeit □□ms beträgt und dass zu kurze Präsentationszeiten nur unvollständige Be□egungen formen, bevor □ieder in die □egenrichtung gelenkt □erden muss.

Diskussion

Die Pupillenreaktion auf wahrgenommene Helligkeitswechsel innerhalb binokularer Rivalität bei gleichbleibender Stimulation zeigt auf, dass bei einem Wechsel nach Hell eine Verengung und bei einem Wechsel nach Dunkel eine Erweiterung auftritt.

Die Pupille ist somit ein zuverlässiger Indikator, und erlaubt es die Wahrnehmung von Hell und Dunkel über ihre Größe abzubilden. Bei einer Mittlung über die Knopfdrücke setzte die Pupillenbewegung ca. 590 ms vor dem Knopfdruck ein (im Falle einer Konstriktion). Dieser Befund steht im Einklang mit der vorangegangenen Studie, wo der Knopfdruck bis zu 500 ms später erfolgte als die Pupillenkonstriktion. Die weiteren Experimente zeigen jedoch auf, dass diese Zeitdifferenz nicht das Resultat einer vorbewussten Wahrnehmung ist, sondern vielmehr ein Resultat des Vergleichs einer graduellen Reaktion mit einer diskreten Antwortmöglichkeit ist. Lässt man die Versuchspersonen mit einem „Joystick“ anzeigen, welches Perzept gerade in der Wahrnehmung dominiert und erlaubt darüber hinaus, auch unvollständige Perzepte über eine entsprechend anteilige Auslenkung abzubilden, so beginnt die Auslenkung des Joysticks zum selben Zeitpunkt wie die eigentliche Pupillenreaktion (Konstriktion). Warum gelingt es den Versuchspersonen nicht, den Startpunkt des Wechsels mit dem Knopfdruck abzubilden, wie es doch bei der graduellen Auslenkung des „Joysticks“ der Fall ist? Versuchspersonen neigen dazu, bei diskreten Entscheidungen einer inneren Statistik zu folgen (Ratcliff, R., 2006), in diesem Fall erst zu signalisieren, wenn sich mehr als die Hälfte des Perzeptes eingestellt hat, bevor sie dieses als neues Perzept akzeptieren. Der eigentliche Prozess hat also schon mindestens zur Hälfte stattgefunden, bevor die Entscheidung für eine Antwort getroffen wird. In Abhängigkeit von dem Zeitpunkt, ab wann die Versuchsperson eine Änderung von mehr als 50% detektiert, treten erst ab hier Reaktionen auf, die wiederum der Reaktionszeitenverteilung folgen (Van, Zandt T., 2000). Der Nutzen einer 50% Schwelle für die Versuchsperson kann in der graduellen Antwort gefunden werden. Es zeigt sich, dass rund 24 % (+/- 3%) der Wechsel unvollständig sind und nicht mehr als die Hälfte einer vollständigen Änderung erreichen: Unter Knopfdruckbedingungen würde eine Versuchsperson keine Antwort generieren und der unvollständige Prozess ist nicht detektierbar. Die Versuchsperson kann also beim Einsetzen des Übergangs von einer Wahrnehmung zur nächsten nicht antizipieren, ob dieser vollständig sein wird. Neben der inneren Schwelle - mehr als 50% der Wahrnehmung müssen sich geändert haben - bevor die Antwort erfolgt, kommt es durch die Reaktionszeitverteilung zu einer weiteren Verfälschung der Daten: „Smearing-Artifact“ (Trevena, J. A. & Miller, J., 2002). Beide Charakteristika führen zu einer systematischen Vorverlegung der graduellen Pupillenreaktion gegenüber dem Knopfdruck. Die graduelle Antwort mittels des

„Joystick“ unterliegt nicht diesen Prozessen. Zwar kann auch hier der mittlere Zeitpunkt der Bewegungsdauer systematisch mit der Reaktionszeitverteilung verschoben werden, jedoch gehen alle berichteten Bewegungen mit in die Mittlung ein und werden analog zur Pupillenbewegung „verschmiert“. Da für die graduelle Antwort eine wesentlich niedrigere interne Schwelle überschritten werden muss, ist das Entscheidungskriterium der Versuchsperson verändert. Sie muss nur den Joystick entsprechend ihrer eigenen Wahrnehmung nachführen; hierfür braucht nur die Schwelle für eine noch gerade erkennbare Änderung überschritten zu werden, was gleich zu Beginn des Wechsels der Fall ist. Damit im Falle des Knopfdruckes die angenommene Schwellüberschreitung plausibel ist, sollten der mittlere Zeitpunkt der Bewegungsdauer, der einer Änderung von 50% entspricht, und der Knopfdruck zeitlich korrelieren. Wie die „physikalischen Experimente“ deutlich zeigen, ist dies der Fall. Sowohl die mittlere Reaktionszeit für Knopfdrücke als auch der mittlere Zeitpunkt der Bewegungsdauer erfolgen rund 400 ms nach einem physikalischen Wechsel. Bedenkt man weiter, dass die Versuchspersonen im Schnitt 928 ms (+/- 51 ms SF) benötigten, um einen vollständigen Wechsel mittels „Joystick“-Auslenkung abzubilden, ist auch beim Knopfdruck von einem graduellen Wahrnehmungswechsel ähnlicher Dauer auszugehen. Daher vergehen mindestens 464 ms beim graduellen Wechsel (50% Schwelle), bevor die Entscheidung zum Knopfdruck folgt, und entsprechend der Motorik und der Reaktionszeitverteilung vergeht zusätzlich Zeit, bis der Knopfdruck erfolgt.

Es kann also deutlich gezeigt werden, dass die Mittelung eines graduellen Prozesses anhand eines diskreten Ereignisses viele Gefahren birgt. Zum einen das beschriebene „Smearing-Artifact“ (Trevena, J. A. & Miller, J., 2002) und zum anderen eine unterliegende Schwellenfunktion können bei nicht Beachtung zu falschen Interpretationen führen (Haggard, P. & Eimer, M., 1999). Beide Probleme haben weitreichende Konsequenzen für die Interpretation der Daten von Libet (Libet, B., 1985) und ähnlichen Experimenten. In den Experimenten (Libet, B., Wright, E. W., & Gleason, C. A., 1982; Libet, B., 1985) von Libet sollten die Versuchspersonen einen auf einer Kreisbahn bewegten Punkt beobachten und sich die Position entsprechend einer Uhr merken, wenn sie sich der Entscheidung bewusst wurden, einen Finger zu bewegen. Dabei zeigte sich, dass sich ein Bereitschaftspotential rund 300 ms bis 500 ms vor der Bewusstwerdung herausbildete. Die gängige Interpretation lautet,

dass das Gehirn die Entscheidung, den Knopf zu drücken, fällt, bevor es sich dessen bewusst wird (Roth, G., 2009). Diese Interpretation hat nicht nur Implikationen für den Entscheidungsprozess an sich, sondern für einige Wissenschaftler auch für das Konzept des freien Willens. Basierend auf den Befunden in dieser Studie kann ein solcher Schluss nicht gezogen werden. Sollten die im EEG bei Libet gefundenen Potentiale nur einen graduellen Entscheidungsprozess abbilden, der erst eine Schwelle überschreiten muss, so ist auch hier zwangsläufig zu erwarten, dass das Bereitschaftspotential vor dem Knopfdruck und dem wahrgenommenen Zeitpunkt für die Entscheidung auftreten muss. Dabei korrespondiert der Zeitpunkt für die Entscheidung mit dem Überschreiten der internen Schwelle, und die zeitliche Differenz zwischen Antwort und Empfindung ist auf die durchschnittliche Reaktionszeit zurückzuführen.

Abschließend kann einerseits festgehalten werden, dass sich hier wieder zeigte, dass die Pupille als ein verlässliches Merkmal angesehen werden kann, um binokulare Rivalitätsprozesse abzubilden. Der andere Befund beinhaltet, dass die Pupillenbewegung für Konstriktionen bis zu 590 ms vor dem Signalisieren des Wechsels durch Knopfdruck erfolgt. Dieser zeitliche Versatz hat seinen Ursprung im Mitteln von graduellen Reaktionen anhand eines diskreten Zeitpunktes einer Alles-oder-Nichts-Entscheidung, die ihrerseits von einer internen Schwelle abhängig ist. Es gilt höchste Vorsicht walten zu lassen, wenn man Daten interpretiert, bei denen ein gradueller Prozess über ein diskretes Signal ausgewertet wird. Es wird sich zeigen, inwiefern die Pupille als objektives Maß für binokulare Rivalität dienen kann.

Aussagekraft von perzeptiven Pupillenreaktionen zur Vorhersage von binokularer Rivalität

In den vorangegangenen Studien konnte gezeigt werden, dass die Pupillenreaktion die wahrgenommene Helligkeit gut widerspiegelt. Dies führte in der ersten Studie zur Schlussfolgerung, dass der Pupillenlichtreflex durch zwei Komponenten beschrieben werden kann, einer reflexhaften und einer perzeptiven. In der zweiten Studie zeigte sich, dass die graduelle Änderung in der Pupillengröße gut korreliert ist mit einer graduellen Verhaltensantwort mittels eines „Joysticks“. Dabei blieb jedoch die Frage

außer acht, ob die Pupillenreaktion alleine ausreicht, um einen Wechsel in der Wahrnehmung vorherzusagen.

Im Rahmen einer Kooperation mit dem Institut „Brown Institute for Brain Science“ an der Brown University, Providence, Rhode Island, Vereinigte Staaten von Amerika wurde der Frage nachgegangen, inwieweit die Pupillenreaktion geeignet ist, um einen Wechsel in der Wahrnehmung während binokularer Rivalität vorherzusagen. Die Arbeit wurde von Prof. Thomas Serre, vom Autor, sowie Sebastien Crouzet und Madison Capps durchgeführt. Der Autor plante das Experiment in Abstimmung mit Thomas Serre, etablierte ein neues „Eye-Tracking“ System und führte die Versuche selbständig durch, wohingegen die Datenanalyse und Programmierung Sebastien Crouzet und Madison Capps oblagen.

Vorhersage von Wahrnehmungszuständen unter binokularer Rivalität anhand von Pupillenmerkmalen

Die Messung der Pupillengröße und der Augenbewegungen enthalten ein erstaunliches Maß an Informationen über visuelle und kognitive Prozesse (Partala, T. & Surakka, V., 2003; Moresi, S. et al., 2008; Hampson, R. E., Opris, I., & Deadwyler, S. A., 2010; Moresi, S. et al., 2011). So konnte für Mikrosakkaden gezeigt werden, dass ihre Häufigkeit zunimmt, wenn die Aufmerksamkeit von einem Ort auf einen anderen gerichtet wird (Hafed, Z. M. & Clark, J. J., 2002; Pastukhov, A. & Braun, J., 2010). Dasselbe gilt, wenn sich die Wahrnehmung bei perzeptueller und binokularer Rivalität ändert (van Ee, R., van Dam, L. C. J., & Brouwer, G. J., 2005b; van Ee, R., 2005). Mikrosakkaden blieben in den vorangegangenen Studien außer acht, da sich bei einem „Eye-Tracker“ mit einer zeitlichen Auflösung von 50 Hz und einer räumlichen Auflösung von 0,5° nur schwer Mikrosakka den detektieren lassen. Neben den Mikrosakkaden korrespondieren Pupillenänderungen, wie im Abschnitt „physiologische Einflüsse auf die Pupillengröße“ und im Abschnitt „Einfluss perzeptiver Wechsel auf den Pupillendurchmesser“ behandelt, mit kognitiver und visueller Verarbeitung. Die Pupillengröße ändert sich bei einem Wechsel während perzeptuellem Rivalität, beim Erkennen eines Ziels (Privitera, CM Privitera, Renninger, L. W., Carney, T., Klein, S., & Aguilar, M., 2010), beim Treffen einer Entscheidung (Einhäuser, W., Koch, C., & Carter, O. L., 2010), jeweils abhängig von

der kognitiven Belastung (Jainta, S. & Baccino, T., 2010) und, wie in den vorangegangen Studien aufgezeigt, entsprechend der wahrgenommenen Helligkeit. Sofern alle oder ein Teil der Informationen, die aus Augenposition, Pupillengröße, Augenbewegung, Bewegungsrichtung und dem Auftreten von kleinen Augenbewegungen (Mikrosakkaden) und ihre Orientierung gewonnen werden können, in einem festen Zusammenhang mit dem Wahrnehmungswechsel stehen, kann ein Wechsel auch ohne das Drücken eines Knopfes detektiert werden. Bisher war es notwendig, immer eine subjektive Antwort der Versuchsperson zu erhalten, um Rivalitätsprozesse nachvollziehen zu können. Damit einher geht aber auch immer eine aktiv zu bearbeitende Verhaltensaufgabe der Versuchsperson, die wiederum die Rivalitätsprozesse beeinflussen (Mishra, J. & Hillyard, S. A., 2009) und maskieren kann. Bei einer Messung im EEG oder bei einer funktionellen Kernspintomographie führt die aktive Bearbeitung zu einer Co-Aktivierung von Aufmerksamkeitsnetzwerken und motorischen Arealen und maskiert somit möglicherweise die Signale, die vom Rivalitätsprozess herrühren. Zwar können über entsprechende Differenzbildung zwischen geeigneten Aufgaben und Stimulation wieder entfernt werden, da aber die genaue Aktivierungsstärke des Aufmerksamkeitsnetzwerkes nicht bekannt ist, können Unterschiede herbeigeführt werden oder verloren gehen. Eine Trennung von Verhalten und Empfinden ist also von hohem Interesse für die Forschung an sich. Eine rechnergestützte Analyse wird im Anschluss an die Experimente anhand der Daten durchgeführt, um mittels einer Multi-Variaten-Muster-Analyse vorherzusagen, wann sich die wahrgenommene Orientierung und Helligkeit in den Reizen geändert hat. Im Weiteren lässt sich über die Ergebnisse einer Multi-Variaten-Muster-Analyse nachvollziehen, welche Merkmale besonders häufig mit einer Änderung in der Wahrnehmung einhergehen.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment nahmen sieben Studenten der Brown University teil im mittleren Alter von 24 Jahren +/- 2 Jahre. Fünf der Versuchspersonen waren weiblich und zwei männlich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 US-Dollar pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle

Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Keine Versuchsperson hatte Erfahrung mit binokularer Rivalität und dem Versuchsablauf. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien der Brown University und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Die Versuchspersonen saßen in einem abgedunkelten Raum, mit ihrem Kopf auf einer Kinnstütze stabilisiert. Vor ihnen befand sich in einer Entfernung von 60 cm ein Monitor (Zalman Trimon 2D/3D 22“) mit einer Auflösung von 1920 x 1080 Pixel und einer Bildschirmdiagonalen von ca. 55 cm. Die Monitoroberfläche war werksmäßig mit einer speziellen Polarisationsfolie beklebt, die das Licht ungerader und gerader Pixelzeilen unterschiedlich polarisierte. Es handelte sich um eine zirkuläre Polarisation des Lichtes, die entweder im oder gegen den Uhrzeigersinn erfolgte. Mit Hilfe einer entsprechenden Polarisationsbrille gelangte jeweils nur Licht von geraden oder ungeraden Pixelzeilen in das Auge der Versuchsperson. Die Messung der Augenposition und der Pupillengröße erfolgte über den Eye-Link 1000 (SR-Research) „Eye-Tracker“ für beide Augen. Das Kamerasystem befand sich ca. 40 cm vor der Versuchsperson unterhalb des Monitors. Bei der zeitgleichen Analyse beider Augen hatte der Eye-Link 1000 eine zeitliche Auflösung von 1000 Hz und eine räumliche Auflösung von 0,25° bis 0,5°. Bei sorgfäl tiger Kalibrierung und einer disziplinierten Versuchsperson konnte auch eine räumliche Auflösung von 0,1° erreicht werden. Die Ausleuchtung fand über am Kamerasystem angebrachte Infrarotdioden statt. Die Kamera war verbunden mit einem Rechner zur Pupillenanalyse, der ein spezielles Betriebssystem bereitstellte (Abbildung 2-25). Die Versuchsperson erhielt zwei Drucktaster, mit denen sie Wahrnehmungswechsel signalisieren sollte. Die Taster wurden direkt am Eye-Link 1000 Rechner angeschlossen. Ein Reizrechner war verbunden mit dem Eye-Link zur Übertragung von Reizänderungen und steuerte die Reizpräsentation. Das Programm zur Reizpräsentation wurde entwickelt von Madison Capps.

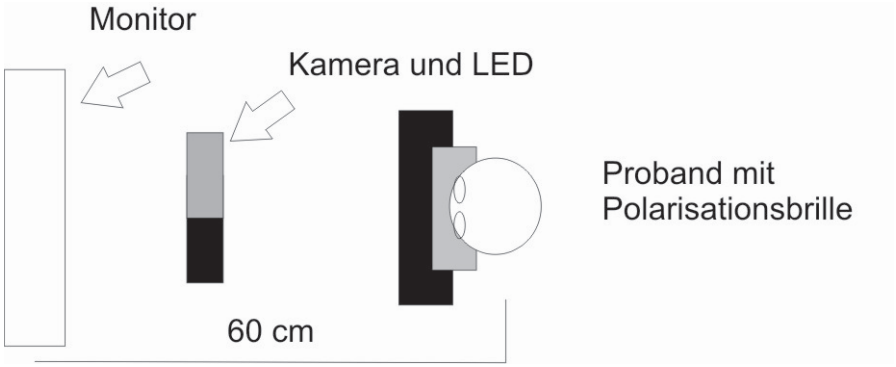


Abbildung 2-25: Versuchsaufbau. □er Proband befindet sich mit seinen Kopf auf einer Kinnstütze stabilisiert in einer □ntfernung von □□cm vor dem □onitor. □□ischen □onitor und Proband befindet sich die Kamera mit eingebauter □nfrarot□□icht□uelle, in einer □ntfernung von □□cm zum Probanden.

Versuchsreiz

Jedem Auge wurde ein quadratischer Stimulus gezeigt mit einer Kantenlänge von 5° Sehwinkel. Im Reizmuster wechselten sich entweder helle oder dunkle Linien mit Linien ab, die der Hintergrundhelligkeit entsprachen (14,5 cd/m^2), in Form einer Rechteckschwingung und einer Ortsfrequenz von 2 Zyklen pro Grad. Beide Linienmuster waren orthogonal zueinander orientiert (0° bzw. 90°). In der Mitte beider Muster wurde ein kleiner roter Fixationspunkt (0,35°) dargeboten (Abbildung 2-26). Die beiden Versuchsreize umgaben ein innerer heller Kreis (Luminanz 120 cd/m^2, Durchmesser 7,5° und Breite 1,6° Sehwinkel) und ein äußerer dunkler Kreis (Luminanz 1,6 cd/m^2, Durchmesser 9,1° und Breite 1,6° Sehwinkel). Dies e dienten dazu, die Fusion beider Bilder zu unterstützen.

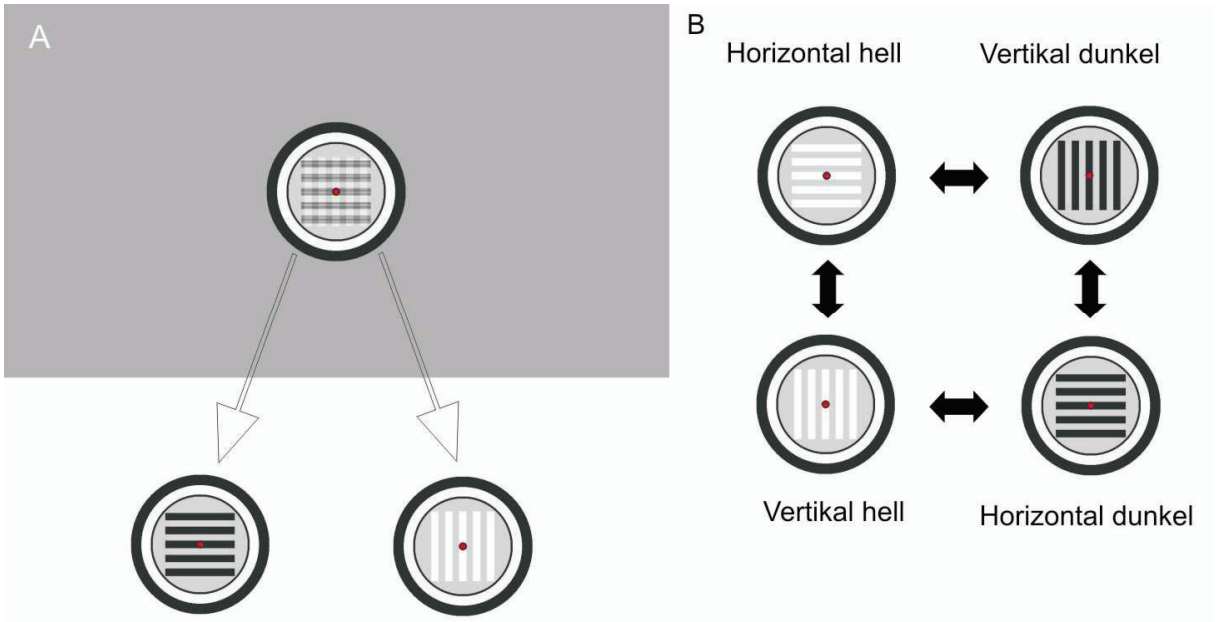


Abbildung 2-26: Versuchsreiz. **A** Der Versuchsreiz ist umgeben von einem hellen und dunklen Ring, die eine verbesserte Fusion ermöglichen sollen. Zentral dargeboten ist der eigentliche Versuchsreiz, der über die Polarisationsbrille für die beiden Augen getrennt wird. **B** Abgebildet sind die vier möglichen Reizmuster, von denen die horizontal benachbarten (hetroluminant Bedingung) oder die vertikal benachbarten (isoluminant Bedingung) kombiniert werden können.

Heteroluminant

Damit gleich starke Kantenkontraste für beide Versuchsreize gewährleistet waren, entsprach die Helligkeitsdifferenz zwischen hellen bzw. dunklen Linien gegenüber dem Hintergrund einem Weber-Kontrast von acht.

Isoluminant

Beide Reizmuster hatten einen Kantenkontrast von 8 nach Weber und hatten eine gleich geringe oder hohe Luminanz.

Versuchsanweisungen

Nach erfolgter Dunkeladaptation waren die Versuchspersonen instruiert den kleinen roten Punkt zu fixieren. Sobald das horizontale Muster in der Wahrnehmung dominierte, galt es, den linken Knopf und für das vertikalen Muster den rechten Knopf zu drücken (umgekehrt für die Hälfte der Versuchspersonen). Die Versuchspersonen waren angewiesen, so schnell wie möglich zu antworten. Bei unvollständigen Wechseln und anschließendem Wiedererscheinen des vorher wahrgenommenen Musters war es gestattet, wieder mit Knopfdruck zu antworten. Eine Messung dauerte ca. 5 min, und es galt, 12 Messungen abzuschließen. Davon

waren vier Messungen isoluminant, zwei mit geringer Leuchtdichte und zwei mit hoher, und acht heteroluminant, bei denen in vier Fällen das horizontale und in den anderen vier Fällen das vertikale Muster eine höhere Leuchtdichte aufwies. Die Reihenfolge der einzelnen Messungen war für jede Versuchsperson verschieden, um etwaige Reihenfolgeeffekte zu kompensieren.

Datenanalyse

Für jede der Messungen wurden die Auswirkungen des sporadisch auftretende Blinzeln dadurch neutralisiert, dass die Messdaten rund 150 ms (Vorbeugung eines unvollständigen Lidschlusses) vor bis 2000 ms nach jeden Auftreten entfernt wurden. Während des Blinzelns kam es zu einer kurzen Konstriktion und anschließenden Redilatation der Pupille, deren Dauer konservativ auf bis zu 2 s geschätzt wurde. Daraufhin wurden Epochen um jeden einzelnen Knopfdruck herum definiert, 1000 ms vor bis 500 ms nach jedem Knopfdruck. Von der späteren Datenanalyse wurden alle Epochen ausgeschlossen, die einen weiteren Knopfdruck innerhalb der Epoche enthielten, sowie Epochen, in denen ein Blinzler oder ein kurzzeitiger Signalverlust vorlag. Im Anschluss fand für jede Epoche eine z-Transformation statt.

Klassifizierung

Zur Klassifizierung wurde ein linearer SVM-Klassifizierer eingesetzt (Support-Vektor-Machine), eine Beschreibung des sogenannten „Klassifizierers“ findet sich bei Fan et al. (Fan, R., Chang, K., Hsieh, C., Wang, X., & Lin, C., 2008). Ziel der Klassifikation war es für jede einzelne Epoche die Richtung eines Wechsels (hell nach dunkel und dunkel nach hell) anhand der verschiedenen Eye-Tracker Signale (Augenposition, Blickbewegung (Makrosakkaden), Pupillengröße, Mikrosakkaden etc.) zu bestimmen. Hierzu wurde in einem komplizierten Verfahren zuerst die Klassifikation an einer zufällig aus den Daten gezogenen Stichprobe für die einzelnen Signale trainiert und anschließend die „gelernten“ Muster auf den restlichen Datensatz angewandt. Dabei entschied der Klassifizierungsalgorithmus für jede einzelne Epoche, ob ein Wechsel in die eine oder andere Richtung stattgefunden hat. Abschließend wurde dieser Wert verglichen mit der berichteten Wechselrichtung (Antwort für links nach rechts oder Antwort für rechts nach links). Stimmen die Vorhersagen des Klassifizierers und die berichteten Antworten überein, so wurde das Ergebnis als Erfolg gezählt und wenn nicht als Misserfolg. Ein Ergebnis von 50% Klassifizierungserfolg entsprach dabei der Zufallswahrscheinlichkeit; keine Zuordnung der Epochen war möglich. Diese

Prozedur wiederholte sich 50mal, um eine bessere Abschätzung der Klassifizierungsleistung zu ermöglichen. Am Ende wurden die Ergebnisse aller 50 Durchgänge für die verschiedenen Signale gemittelt und die Fehlerbereiche bestimmt.

Ergebnisse

Die Ergebnisse und Abbildungen, die hier präsentiert werden, wurden ausgewertet und erstellt von Sebastien Courzet (mit freundlicher Genehmigung). Die einzelnen Versuchspersonen zeigen bisweilen eine stark abweichende Pupillenreaktion bei einem wahrgenommenen Übergang von dunkel nach hell und umgekehrt im Rahmen der binokularen Rivalität. Dabei unterscheidet sich die Dominanzstatistik der Wahrnehmungswechsel nicht zwischen Reizen verschiedener Luminanz und gleicher Luminanz (Abbildungen 2-27).

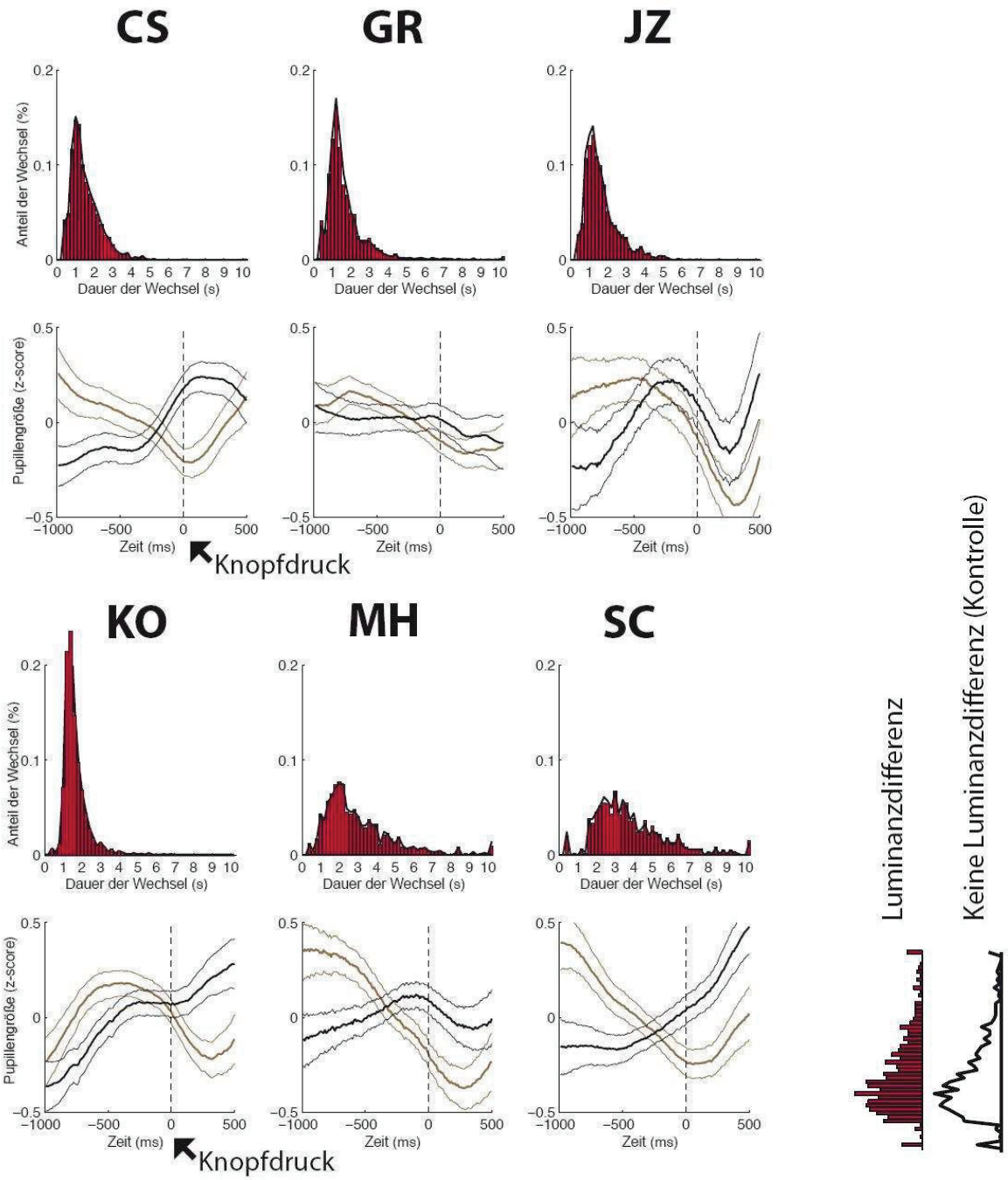


Abbildung 2-27

Eine Klassifikation, welcher Wechsel in der jeweiligen Einzelmessung erfolgen wird, ist nur möglich anhand der Pupillengröße, nicht jedoch für die anderen erhobenen Charakteristika der Augenstellung und Bewegung (Pupillenbewegung, Pupillenbeschleunigung, Blickposition X und Y-Achse, Blickbewegung,

Blickbeschleunigung, Auftreten von Mikrosakkaden und Richtung von Mikrosakkaden) (Abbildung 2-28).

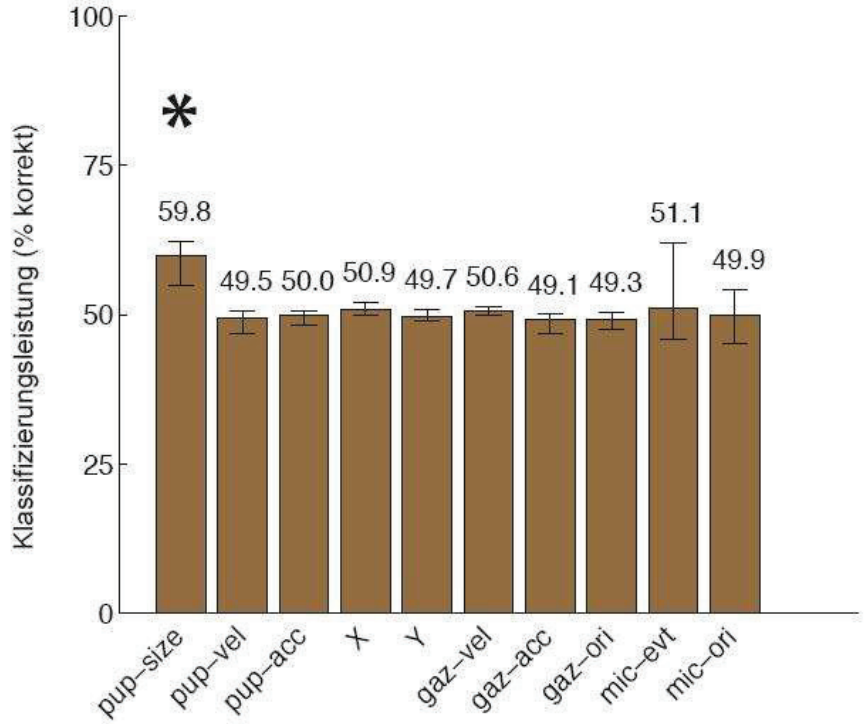


Abbildung 2-28

5

Im Einzelnen zeigt sich, dass die Klassifizierung für die einzelnen Versuchspersonen - auf Einzelmessung basierend - stark unterschiedliche Ergebnisse liefert. So ist die Klassifizierung bei allen Versuchspersonen über der Ratewahrscheinlichkeit, jedoch liegt die Leistung zwischen ca. 53% und ca. 65% (Abbildung 2-29). Eine sichere Vorhersage, die ohne Knopfdruck auskommt, ist nicht möglich.

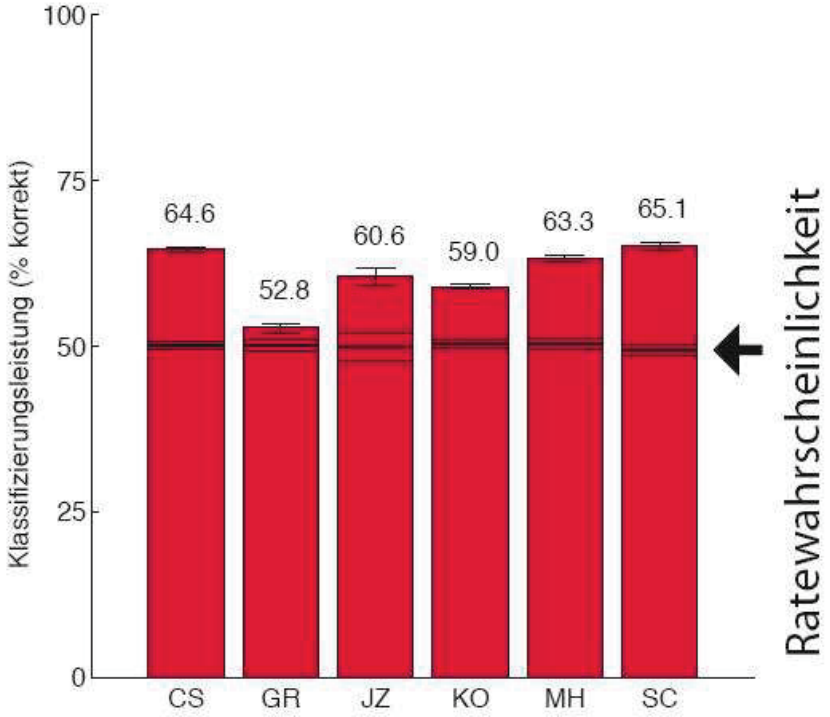


Abbildung 2-29

Diskussion

Eine erfolgreiche Klassifikation konnte nur anhand der Pupillengröße durchgeführt werden. Somit erscheint eine Beteiligung von Mikrosakkaden weitestgehend ausgeschlossen, außer für eine Versuchsperson, bei der Mikrosakkaden eine Klassifikation ermöglichten. Dieser Befund steht im Widerspruch zu den Arbeiten von van Ee (van Ee, R., van Dam, L. C. J., & Brouwer, G. J., 2005b; van Ee, R., 2005), in denen von einer deutlichen Häufung von Mikrosakkaden berichtet wird, bevor ein Perzept wechselt. Das Verschieben des Abbildes auf der Retina durch Mikrosakkaden ist in dieser Arbeit bisher nicht berücksichtigt worden. Wenn die Retina aufgrund des langen statischen Abbildes adaptiert, kann eine Verschiebung des Abbildes durch Mikrosakkaden, eine Pupillenreaktion auslösen. Jedoch aufgrund der Symmetrie des Versuchsreizes hätte dies nur zu einer Form der Pupillenbewegung führen können, da sich sowohl das Abbild der dunkeln Linien im gleichem Maße verschiebt wie das der hellen. Da Signale aus den vormals dunkel adaptierten Bereichen mit den Signalen aus dem vormals hell beschienen zusammen

eingehen, sollte nur eine Pupillenreaktion auftreten. Da sich aber beide Reaktionen, Weitung und Verengung, gleichermaßen finden lassen und beide durch die Helligkeitskontraste moduliert werden, ist diese Annahme vom Autor bisher nicht diskutiert worden. Wie lassen sich nun die Ergebnisse unserer Klassifizierung und die Arbeit von van Ee (van Ee, R., van Dam, L. C. J., & Brouwer, G. J., 2005a) vereinbaren? Die Klassifikation trifft keine Aussagen über die Häufigkeit von Mikrosakkaden, sondern entscheidet, wenn Mikrosakkaden erfolgen, ob ein Perzeptwechsel stattfindet oder nicht. Mikrosakkaden, die eine Verschiebung des Reizes auf der Retina hervorrufen, können in ihrer Größe und Richtung unterschiedlich sein. Eine Verschiebung des Abbildes entsprechend der Frequenz relativ zur Gitter-Orientierung führt nur in der Peripherie des Reizes zu einer Änderung der Eingänge; diese sind höchstwahrscheinlich nicht stark genug, um einen Perzeptwechsel auszulösen. Verschiebungen der halben Frequenz führen zu einer kompletten Verschiebung eines der beiden Muster auf vormals adaptierte Bereiche. Abhängig davon ob es vorher in der Wahrnehmung war, verlängert sich die Dominanzphase, oder ein Wechsel wird aufgrund des stärkeren Signals wahrscheinlich. Ändern sich beide Eingänge (diagonale Mikrosakkaden) konkurrieren sie wieder in Rahmen der Rivalität, somit kann das Perzept, dasselbe bleiben oder sich ändern. In den Untersuchungen von van Ee (van Ee, R., van Dam, L. C. J., & Brouwer, G. J., 2005b; van Ee, R., 2005) finden sich jedoch nur die korrelierten Mikrosakkaden, die zu einer Änderung beitragen, wobei die anderen, nicht „erfolgreichen“ Mikrosakkaden, aufgrund ihres zufälligen Auftretens im Hintergrund untergehen. Es handelt sich also nur um einen scheinbaren Widerspruch.

Obwohl eine Klassifikation signifikant über Rateniveau möglich war, ist die Klassifikationsleistung eher schwach (>60%). Zwar ist sie ein weiteres deutliches Zeichen für die Existenz einer perzeptiven Pupillenreaktion, aber sie reicht nicht aus, um den Knopfdruck auf absehbare Zeit als objektives Korrelat der Wahrnehmung zu ersetzen. Wie kann die schlechte Leistung erklärt werden? Zum einen handelt es sich hier um unerfahrene Versuchspersonen, die weder Erfahrung mit psychophysikalischen Versuchsaufbauten noch mit binokularer Rivalität hatten. Es ist daher zu erwarten, dass gerade in der Anfangszeit des Versuches das Entscheidungskriterium, wann drücke ich einen Knopf, noch nicht gefestigt war. Eine Folge hiervon ist, dass die Versuchspersonen möglicherweise eine höhere Varianz in

ihren Antworten aufwiesen. Eine Verschiebung der relativen Knopfdruckreaktion führt dazu, dass das Muster, an dem eine Klassifizierung durchgeführt wird, verwischt und weniger konkret ist. Mit dem Knopfdruck wird allerdings, wie in der ersten Studie deutlich aufgezeigt, noch ein zusätzliches Pupillensignal eingeführt, eine Dilatation. Diese Dilatation führt zu einer Erhöhung der Variabilität in der Pupillenweite. Beiden Faktoren kann durch Erfahrung der Versuchsperson entgegengewirkt werden. Zum anderen ist der hier verwandte binokulare Rivalitätsreiz nicht optimal geeignet. Im Bestreben, eine große und leuchtstarke Fläche zu generieren, um möglichst deutliche Pupillenreaktionen hervorzurufen, kam es immer wieder zu dem Phänomen der unvollständigen oder graduellen Wechsel (Norman, H. F., Norman, J. F., & Bilotta, J., 2000). Anstelle einer sich abrupt ändernden Wahrnehmung, konnte der eigentliche Wechsel unterschiedlich schnell ablaufen oder unvollständig sein. Somit ändert sich auch die Pupille graduell und nicht entsprechend einer plötzlichen Lichtänderung. Sowohl die zeitlichen Positionierungen der Antworten als auch die unterschiedlichen Übergänge reduzieren die Leistungsfähigkeit einer Klassifizierung. In Zukunft kann diesen Effekten entgegengewirkt werden durch die Einführung einer graduellen (intuitiven) Antwortmöglichkeit und durch die Gestaltung eines Rivalitätsreizes, der zu weniger „Luster“ (unvollständige Wechsel) neigt (Lowe, S. W. & Ogle, K. N., 1966).

Abschließend kann Folgendes festgehalten werden: Einzig die Pupillenänderungen erlauben eine Klassifizierung der Wahrnehmungsänderungen signifikant über der Ratewahrscheinlichkeit für alle Versuchspersonen. Für das Auftreten von Mikrosakkaden, ihre Orientierung oder Amplitude kann bei fünf von sechs Versuchspersonen keinen Wahrnehmungswechsel vorhersagen. Dies widerspricht jedoch nicht der Möglichkeit, dass Mikrosakkaden eine bedeutende Rolle bei Wahrnehmungswechseln spielen. Eine Ablösung der bisherigen subjektiven Antworten mittels eines Verhaltens kann erst erfolgen, wenn das Entscheidungskriterium der Versuchsperson gefestigt oder eine graduelle Antwort möglich ist und der binokulare Rivalitätsreiz eine schnelle Wahrnehmungsänderung ohne partielle Änderungen auslöst.

Ursprung der perzeptiven Pupillenreaktion

Bisher konnte nicht geklärt werden, welche neuronale Struktur verantwortlich ist für die Zusammenführung der reflexhaften und der perzeptiven Pupillenlichtreaktion. Wie in der ersten Studie argumentiert, erscheint der Edinger-Westphal Kern als vielversprechender Kandidat, da die reduzierte Pupillenreaktion beim Parinaud-Syndrom über den Edinger-Westpahl Kern erfolgt (Wilhelm, B. J., Wilhelm, H., Moro, S., & Barbur, J. L., 2002). Da die Untersuchungen in dieser Arbeit jedoch an gesunden Probanden durchgeführt wurden, kommt zusätzlich die Area praetectalis in Betracht (Zilles, K & Tillmann, B, 2010). Beide Strukturen erhalten kortikale Eingänge. Eine anatomische Besonderheit erlaubt es jedoch, beide Strukturen zu trennen. So erhält die Area praetectalis neben kortikalen Eingängen nur Eingänge aus einer Gesichtsfeldhälfte und projiziert dann auf beide Edinger-Westphal Kerne. Die jeweiligen Edinger-Westphal Kerne sind nicht miteinander verbunden und projizieren jeweils nur auf eines der beiden Ganglien ciliare (Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004). Findet eine einseitige Projektion aus der entsprechenden Hirnhälfte auf eine der beiden Strukturen statt, sollte bei einer Projektion auf die Area praetectalis in beiden Pupillen eine Reaktion erfolgen, bei einer einseitigen Projektion auf den Edinger-Westphal Kern nur in einer Pupille. Beide Pupillen wären dann für einen Zeitraum unterschiedlich groß (Anisocoria) (Ettinger, E. R., Wyatt, H. J., & London, R., 1991).

Lateralisierung der Präsentation und ihre Auswirkung auf die Pupillenreaktion

In allen bisher durchgeführten Messungen wurde der Reiz immer zentral am Ort der Fixation dargeboten. Somit erhielten immer beide Hemisphären Eingänge, und in beiden Hemisphären fand binokulare Rivalität statt. Bei einer Änderung der Fixation, infolge derer der Rivalitätsreiz nur in einer Hemisphäre verarbeitet wird, sollte nur innerhalb des entsprechenden Gesichtsfeldes eine wahrgenommene Helligkeitsänderung induzieren. Projizieren nun die Neurone des entsprechenden Gesichtsfeldes nur auf den Edinger-Westphal Kern der gleichen Hirnhälfte, findet nur eine perzeptiv erzeugte Pupillenreaktion in einem Auge statt. Bei einer bilateralen

Projektion, einer vorangegangen Verarbeitung in beiden Hemisphären oder einer Projektion auf die Area praetectalis findet die perzeptive Pupillenlichtreaktion dagegen in beiden Augen statt. Im Rahmen des hier durchgeführten Experimentes wird systematisch der Ort der Fixation verschoben, um eine etwaige unilaterale Projektion auf den Edinger-Westphal Kern aufzuzeigen.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment nahmen neun Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 25 Jahren +/- 2 Jahre. Drei der Versuchspersonen waren männlich und sechs weiblich. Die Untersuchungen waren für acht Versuchspersonen Teil eines Hochschulkurses im Rahmen des Masters of Neuroscience 2011, und eine Versuchsperson nahm freiwillig ohne Entschädigung teil. Eine Teilnahme am Experiment war nicht erforderlich, um den Kurs erfolgreich abzuschließen. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Keine der Versuchspersonen hatte Erfahrung mit binokularer Rivalität. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Die Beschreibung des Versuchsaufbaus kann der ersten Studie aus Experiment 2 entnommen werden.

Versuchsreiz

Der Versuchsreiz glich dem aus der ersten Studie aus Experiment 2 mit einem Weber-Kontrast von acht gegenüber dem Hintergrund. Der kreisförmige Stimulus hatte mit einem Durchmesser von 4 Grad Sehwinkel. Dabei war eines der Muster heller als der Hintergrund und das andere dunkler. Der Fixationspunkt konnte entweder links, mittig oder rechts des Musters angezeigt werden, mit einer

Exzentrizität von 140 arcmin links, zentral oder 140 arcmin rechts (Abbildung 2-30). In den Bedingungen mit physikalischem Wechsel erfolgte der Reizwechsel entsprechend eines Poisson-Prozesses, bei dem die Hälfte aller Wechsel nach 3 Sekunden erfolgte. Die kürzeste Zeit zwischen zwei Wechseln konnte 20 ms betragen.

Abbildung 2-30

Versuchsdurchführung

Die Versuchspersonen waren instruiert den kleinen roten Punkt zu fixieren und auf das Reizmuster, das sich links, an derselben Position oder rechts befinden konnte, zu achten. Bei einem Wechsel von linksgeneigt nach rechtsgeneigt galt es, so schnell wie möglich den rechten Drucktaster zu drücken und im umgekehrten Fall den linken Drucktaster. Es fanden insgesamt 12 Messungen statt, davon beinhalteten sechs einen physikalischen Wechsel des Reizes und sechs eine binokulare Rivalität. Die sechs Messungen untergliederten sich in jeweils zwei Messungen mit der Fixation links des Reizmusters, auf dem Reizmuster und rechts des Reizmusters, wobei einmal das linksgeneigte Muster hell (rechtsgeneigt dunkel) und einmal das rechtsgeneigte Muster hell (linksgeneigt dunkel) war. Bei allen Messungen wurde die Polarisationsbrille getragen. Somit herrschten vergleichbare Luminanzbedingungen zwischen echten Wechseln und subjektiven Wechseln. Die einzelne Messung dauerte ca. 4 Minuten, und die Reihenfolge der Messungen war pseudorandomisiert über die Versuchspersonen, um etwaige Reihenfolgeeffekte zu vermeiden.

Datenanalyse

Die Datenanalyse entsprach der aus der ersten Studie, siehe erstes Experiment.

Ergebnisse

Bei zentraler Fixation findet beim spontanen Wechsel von hell nach dunkel und von dunkel nach hell bei binokularer Rivalität eine deutliche Trennung zwischen den Pupillenreaktionen statt. Die Trennung erfolgt im Bereich von 2020 ms bis 660 ms vor dem Knopfdruck und im Bereich von 20 ms vor dem Knopfdruck bis 1620 ms nach dem Knopfdruck. Der physikalische Wechsel erzeugt wieder eine deutlich größere Amplitude und als deren Folge eine deutlich längere Auftrennung vor und nach dem Knopfdruck (<-3500 ms bis -40 ms, 160 ms bis 2240 ms und 3060 ms bis >3500 ms) (Abbildung 2-31).

A Binokulare Rivalität **B** Physikalischer Wechsel

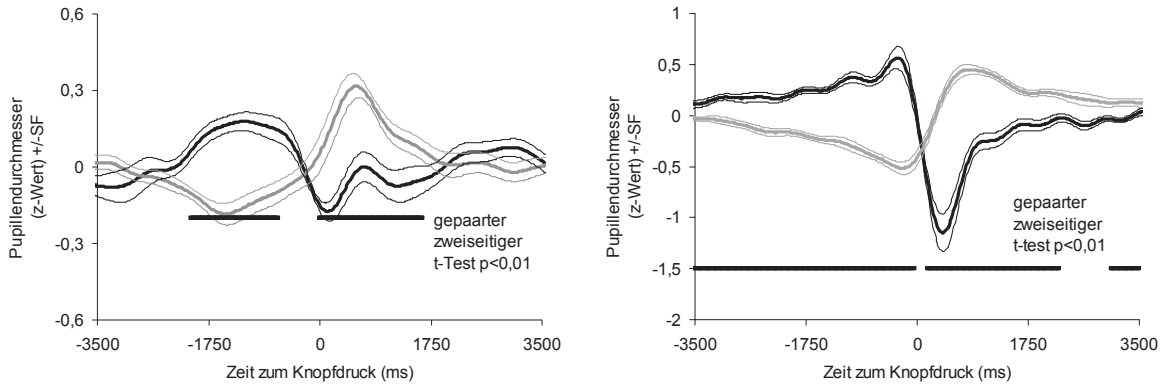


Abbildung 2-31 **A** [illegible] **B** [illegible]

Eine Fixation links oder rechts vom Präsentationsort führt bei der binokularen Rivalität nur bei der Konstriktion zu einer signifikanten Trennung zwischen den beiden Bedingungen. Die Auftrennung erfolgt jedoch spät, 1400 ms bis 2100 ms nach dem Knopfdruck (zweiseitiger gepaarter t-Test; $p<0.05$). Es finden sich weder

ein signifikanter Unterschied bei der Dilatation noch bei den Reaktionen, die auf einen physikalischen Wechsel zurückzuführen sind (Abbildung 2-32).

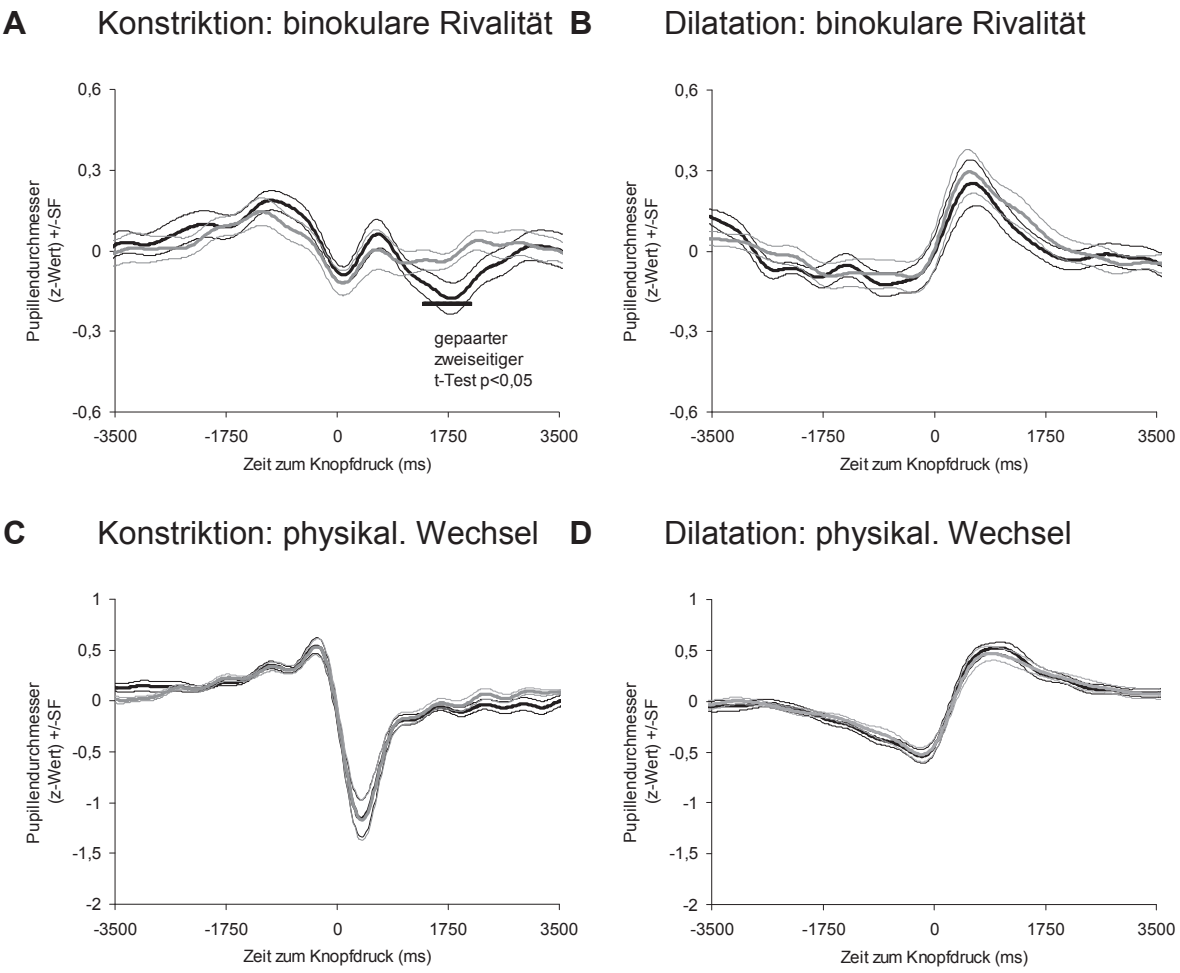


Abbildung 2-32 [illegible] **A** [illegible] 5 [illegible] **B** [illegible] **C** **D**

Die Dominanzzeiten unterscheiden sich in Abhängigkeit vom Fixationsort. Bei der Fixation links vom Reiz bleiben die Muster länger in der Wahrnehmung als bei zentraler Fixation oder rechtsseitiger Fixation (zweiseitiger gepaarter t-Test; $p<0.05$ Bonferroni korrigiert). Das hellere Muster weist wieder durchgängig eine längere Dominanzdauer auf als das dunklere Muster (ca. 400 ms) (Abbildung 2-33).

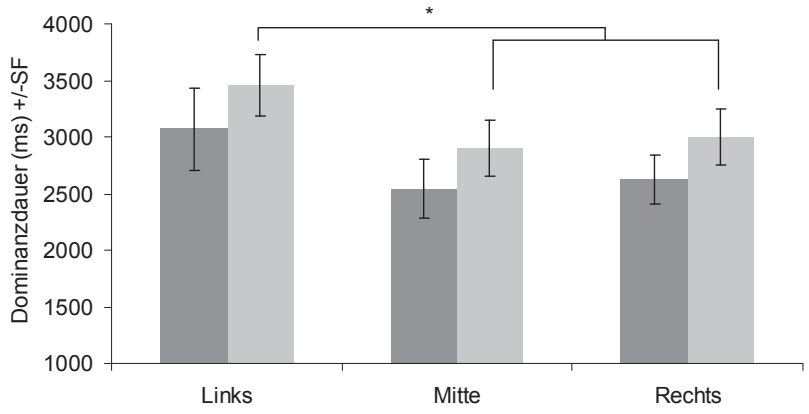


Abbildung 2-33 [illegible]

Diskussion

Es findet sich kein deutlicher Unterschied in den Amplituden der perzeptiven Pupillenreaktion für eine Reizung im rechten Gesichtsfeld gegenüber einer im linken Gesichtsfeld in der Pupille des rechten Auges. In beiden Fällen findet im gleichen Maße eine Dilatation für einen Wechsel von hell nach dunkel und eine Konstriktion für einen Wechsel in Gegenrichtung statt. Die Dauer der Konstriktion für eine Fixation 140 arcmin neben dem Reizmittelpunkt war länger, dies aber kann über eine verlängerte Dominanzphase für das hellere Reiszmuster erklärt werden. Es handelt sich also um ein Messartefakt. Dieser Befund schließt lediglich eine mögliche unilaterale Projektion ohne vorherige interhemisphärische Verarbeitung auf den Edinger-Westphal Kern aus und reicht nicht aus, darüber hinausgehend Rückschlüsse auf die Verschaltung zu ziehen. Hierfür werden weitergehende Studien benötigt; so wäre eine Analyse bei Split-Brain Patienten aufschlussreich, da hier eine interhemisphärische Verarbeitung ausgeschlossen werden kann (O'Shea, R. P. & Corballis, P. M., 2005).

Die unterschiedlichen Dominanzzeiten sind abhängig von dem Ort der Fixation und können entsprechend einer hemisphärischen Asymmetrie erklärt werden. Die Wechselrate in der binokularen Rivalität hängt von der Fähigkeit ab, Aufmerksamkeit auf eines der beiden Gesichtsfelder zu lenken. So zeigt sich, dass mit

Aufmerksamkeit die Rivalitätsrate zunimmt, sofern die Aufmerksamkeit nicht auf eines der beiden möglichen Perzepte gerichtet wird; hierdurch verlängert sich die Dominanzphase des attendierten Stimulus (Alais, D., van Boxtel, J. J., Parker, A., & van Ee, R., 2010). Die linke Hemisphäre lenkt in der Modellannahme Aufmerksamkeit nur in das rechte Gesichtsfeld, wohingegen die rechte Hemisphäre in der Lage ist, Aufmerksamkeit in beide Gesichtsfelder zu lenken. Das Modell stützt sich dabei auf die Beobachtung, dass Infarkt-Patienten, die im rechten partialen Kortex einen Schlaganfall erlitten, einen linksseitigen Neglect entwickeln, wohingegen die Ausbildung eines rechtseitigen Neglects bei einem linksseitigen Infarkt viel seltener zu beobachten ist (Behrmann, M., Ebert, P., & Black, S. E., 2004). Ein Neglect ist eine Vernachlässigung einer Hälfte des Raumes in der Wahrnehmung. Zusätzliche Stützung erhält das Modell durch die funktionelle Kernspintomographie, die bei räumlicher Aufmerksamkeitslenkung eine stärkere Aktivierung im rechten parietalen Kortex aufzeigt als im linken (Kim, Y. H. et al., 1999; Evert, D. L., Glinchey-Berroth, R., Verfaellie, M., & Milberg, W. P., 2003). In Kapitel 4 wird näher auf Aufmerksamkeitsprozesse eingegangen. Die Aufmerksamkeitslenkung ist somit schwerer für das linke Gesichtsfeld als für das rechte Gesichtsfeld, wobei weniger Aufmerksamkeit bedeutet, dass es auch zu einer Verlangsamung im Wechsel zwischen beiden Reizmustern kommt (Alais, D., van Boxtel, J. J., Parker, A., & van Ee, R., 2010). Der hier gezogene Zusammenhang steht im Widerspruch zu der Literatur über binokulare Rivalität, die eine Asymmetrie in Gegenrichtung fordert und dieses auf verschieden schnelle Verarbeitung zwischen den beiden Hemisphären zurückführt (Chen, X. C. & He, S., 2003). Dabei wird davon ausgegangen, dass die linke Hemisphäre die schnellere Hemisphäre ist und daher im rechten Gesichtsfeld kürzere Dominanzzeiten zu beobachten seien. Dieser Effekt kehrt sich aber um, wenn anstelle rechtshändiger Probanden linkshändige gemessen werden. In unserer Untersuchung war die Mehrzahl der Versuchspersonen (sieben von neun) Rechtshänder. Ein zentraler Unterschied zwischen der hier durchgeführten Studie und anderen ist aber darin zu suchen, dass hier ein gleich starkes diagonales Muster verwandt wurde, in der Studie von Chen et al. (Chen, X. C. & He, S., 2003) hingegen ein radiärer und zirkulärer Reiz. Unterschiedliche Reizmuster können in der Peripherie durchaus unterschiedlichen Effekten unterliegen. So konnte unlängst gezeigt werden, dass es bei einem binokularen Rivalitätsreiz aus Häusern und angstvollen Gesichtern zu keiner Änderung in der Rivalitätsrate zwischen den beiden

Reizmustern kommt, mit zunehmender Peripherie sehr wohl aber für neutrale Gesichter gegenüber Häusern (Ritchie, K, Bannerman, R., & Sahraie, A., 2010). Ein solches Problem stellt sich hingegen nicht für gleiche Muster, und diese können damit sehr wohl die Aufmerksamkeits-Asymmetrie der Hemisphären widerspiegeln.

Kapitel 3 Reizkombination bei Stereoopsis

Unter natürlichen Bedingungen sehen wir unsere Umwelt dreidimensional. Dabei werden verschiedene Tiefenhinweise in den Eingängen beider Retinae und der Augenmuskelstellung verwendet, die zusammen eine relativ gute Schätzung von Entfernung und Lagebeziehung erlauben. Verschiedene Hinweise können allerdings verschiedene, sich bisweilen direkt widersprechende Lagebeziehungen vermitteln. Das Gehirn muss daher einen Mechanismus entwickelt haben, um mit widersprüchlicher Information eine bestmögliche Abbildung der Außenwelt zu generieren. Manchmal allerdings, gerade unter unnatürlichen Bedingungen wie zum Beispiel im Kino oder im Labor, führt die Verbindung von verschiedenen Tiefenhinweisen zu überraschenden Wahrnehmungseffekten. In der Studie wird ein bisher ungeklärter Spezialfall der Tiefenwahrnehmung (stereoskopische Tiefeninformation) behandelt, der aufzeigt, dass man mit zunehmender Anzahl von Bildelementen in einer bestimmten Konfiguration keine Tiefenwahrnehmung mehr leisten kann (Fahle, M. & Westheimer, G., 1988). Im Rahmen der Studie konnte dieser Effekt reproduziert und gezeigt werden, dass die Verschlechterung der Tiefenwahrnehmung eine direkte Folge einer Verbindung des untersuchten Tiefenhinweises (stereoskopische Tiefeninformation) mit einem unbemerkten anderen Tiefenhinweis (perspektivische Tiefeninformation) ist. Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass die hier beschriebene Kombination der beiden Tiefenhinweise nicht das Ergebnis einer unabhängigen Summation ist, sondern einer optimalen Reizintegration. Obwohl die optimale Reizintegration für perspektivische und stereoskopische Tiefeninformation schon nachgewiesen wurde (Knill, D. C. & Saunders, J. A., 2003), ist dies nach Kenntnis des Autors die erste Studie, die beide Parameter für die optimale Reizkombination aus demselben Reizmuster abschätzt, ohne eine komplizierte Abschätzung beider Größen in separierten Reizmustern vorzunehmen. Letztere Methode ist angreifbar, da sie eine Übertragbarkeit voraussetzt, die nicht erwiesen ist.

Zur besseren Verständlichkeit soll an dieser Stelle nun auf das visuelle System eingegangen werden, gefolgt von einer kurzen Beschreibung unterschiedlicher Tiefenhinweise, wobei sowohl Disparität, als auch Vergenz und Perspektive im Detail behandelt werden, gefolgt von einer kurzen Zusammenfassung der

psychophysikalischen Methode und zuletzt einer Erläuterung zur unabhängigen Summation und optimalen Reizintegration.

Visuelle Verarbeitung

Nachdem das Licht durch die Hornhaut und die Linse getreten und gebündelt wurde, trifft es hinter dem Glaskörper auf die ersten Schichten der Retina. Aufgrund des inversen Aufbaus des Auges trifft es zuerst auf die Axone der Ganglienzellen, darauf auf die Ganglienzellen selbst, gefolgt von den Amakrinzellen, den Bipolarzellen, den Horizontalzellen und erst dann auf die Photorezeptoren. Der inverse Aufbau hat zur Folge, dass das Licht zum einen abgeschwächt und zum anderen schwach gestreut wird. Blutgefäße, die ebenfalls über den Photorezeptoren liegen, werfen zusätzlich Schatten, der durch Lokaladaptation kompensiert wird. In der Retina wird nur an zwei Stellen von diesem Aufbau abgewichen. So treten die Axone der Ganglienzellen gebündelt an einer Stelle aus dem Auge aus und unterbrechen die Schichtung. An dieser Stelle finden sich weder Photorezeptoren noch andere der oben beschriebenen Zellen bzw. Zellkörper. Da hier kein „Sehen“ möglich ist, wird diese Stelle als blinder Fleck bezeichnet. Zusätzlich hierzu findet sich im Primatenauge eine Stelle, in der die Photorezeptoren aufgrund einer Verschiebung der oberen Zellschichten weiter an die Oberfläche der Retina gelangen. Zusätzlich sind die Rezeptoren dort dichter gepackt. An dieser Stelle findet das schärfste „Sehen“ (Fovea centralis) statt, und daher wird bei der Fixation das Auge in eine Position bewegt, in der die Abbildung des interessierenden Objektes auf der Fovea erfolgt (Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B., 2004; Zilles, K & Tillmann, B, 2010).

Auf der Retina lassen sich zwei Kategorien von Photorezeptoren finden, Stäbchen (ca. 120 Millionen) und Zapfen (ca. 6 Millionen). Während Stäbchen schon von schwachem Licht stimuliert werden können und mit zunehmender Dichte (unter Aussparung der Fovea) in der Peripherie der Retina angeordnet sind, befinden sich die erst bei stärkerer Lichteinstrahlung stimulierbaren Zapfen im Zentrum (Fovea) mit abnehmender Dichte zur Peripherie hin. Zapfen unterteilen sich zusätzlich in drei Unterklassen mit unterschiedlicher Sensitivität für verschiedene Wellenlängen des

Lichtes (Spektralfarben: Rot, Grün und seltener Blau). In den auf die Photorezeptorschicht folgenden Schichten lassen sich neben den genannten ca. 50 weitere verschiedene Zelltypen nachweisen, die eine komplexe Vorverarbeitung des visuellen Signals vornehmen (Gollisch, T. & Meister, M., 2010). Die meisten von ihnen sind noch nicht vollends verstanden. Die neuere Forschung zeigt, dass entgegen der klassische Sicht die Retina bei Säugetieren von der Maus bis hin zum Menschen mehr Funktionen wahrnimmt als die bis dahin angenommene Signalschärfung und Kontrastverarbeitung (Farb- und Helligkeitskontrast). Die Verarbeitung umfasst zusätzlich auch Adaptionsvorgänge, Bewegungssignale (Texturbewegung, Objektbewegung und Annäherung) wie auch zeitliche Signale (Fortsetzung von Bewegung, Ausbleiben eines antizipierten Stimulus). All diese Signale werden dann über 17 verschiedene Ganglionzelltypen über den Sehnerv zu 10 Zentren des Gehirns übertragen (Gollisch, T. & Meister, M., 2010), zu denen hauptsächlich der LGN und im Weiteren die Area praetectalis, der Colliculus Superior und auch der Hypothalamus gehören (Zilles, K & Tillmann, B, 2010). Für die Verarbeitung von Tiefenwahrnehmung wird im Folgenden nur auf die Verarbeitung in der genicular-kortikalen Projektion eingegangen.

Die Projektionen der Ganglienzellen des Sehnervs werden am Chiasma opticum zur Hälfte getrennt; so gelangen die Projektionen vom nasalen Teil der Retina zur kontralateralen Seite, wohingegen die Projektionen vom temporalen Teil auf derselben Seite (ipsilateral) verbleiben. Jeder LGN erhält nur Eingänge vom gegenüberliegenden Gesichtsfeld. Die beiden Augen projizieren auf sechs verschiedene Schichten (drei linkes Auge und drei rechtes Auge) im LGN, deren Neurone aufgrund der Zellgröße und anhand physiologischer Eigenschaften unterschieden werden. Zwei Schichten sind charakterisiert durch große Zellkörper (magnozellulär) und vier Schichten durch kleine Zellkörper (parvozellulär). Zwischen den Schichten liegen spezialisierte Neurone (koniozellulär oder interlaminar), die ebenfalls Eingänge von der Retina erhalten (Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M., 2000). Inwieweit der LGN binokulare Information verarbeitet, ist unklar. So zeigen Arbeiten einen Zusammenhang in der Aktivierung verschiedener Schichten (korrespondierende Kolumnen verschiedener Augen) sowohl in parovozellulären als auch in magnozellulären Schichten des LGN bei ungleicher Stimulation der beiden Augen (Pape, H. C. & Eysel, U. T., 1986; Schroeder, C. E.,

Tenke, C. E., Arezzo, J. C., & Vaughan, H. G., 1990). Auch ist strittig, inwieweit die verschiedenen Zelltypen überhaupt zur Stereoopsis beitragen. War zuerst vermutet worden, dass ausschließlich die magnozellulären Projektionen zur Tiefenverarbeitung beitragen (Livingstone, M. S. & Hubel, D. H., 1987), so zeigen andere Forschungsarbeiten eine starke Beteiligung parvozelluärer Projektionen unter Ausschluss der magnozellulären Verarbeitung (Gonzalez, F. & Perez, R., 1998; Kontsevich, L. L. & Tyler, C. W., 2000). Wesentlich erschwert wird die Aufklärung der Verarbeitung innerhalb des LGN dadurch, dass massive Rückprojektionen von höheren visuellen Arealen erfolgen und somit binokulare Effekte, die kortikal entstanden, auf den LGN übertragen werden könnten (Gonzalez, F. & Perez, R., 1998).

Das erste visuelle Areal V1 ist unterteilt in sechs verschiedene Schichten: beginnend mit der an die Kortexoberfläche grenzenden ersten bis zu tiefsten sechsten Schicht. Schicht 4 ihrerseits in 3 Schichten unterteilt werden: 4 A, 4 B und 4 C. Die letzte, 4 C, unterteilt sich weiter in zwei Unterteilungen (4 C α und 4C β). Die magnozellulären Schichten des LGN projizieren in die Schicht 4 C α. Von 4 C α über die Schicht 4 B projizieren diese auf das zweite visuelle Areal (V2). Räumlich getrennt innervieren die parvozellulären Schichten des LGN Schicht 4 C β, von dort verläuft der Signalfluss weiter in die Schichten 2 und 3 und von dort aus ebenfalls in das zweite visuelle Areal (V2)(Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M., 2000; Zilles, K & Tillmann, B, 2010). In V1 finden sich die ersten binokularen Zellen, die Eingänge von beiden Augen erhalten. Nach unterschiedlichen Befunden sind in V1 und V2 bis zu 60% der Neurone disparitätssensitiv (siehe Abschnitt Disparität), wobei in Schicht 4B von V1 bis zu 87% der Zellen exzitatorisch auf Disparität reagierten (Gonzalez, F. & Perez, R., 1998). Hingegen fanden sich keine disparitätssensitiven Zellen in den Schichten 2 und 3. Die Einzelzellstudien werden dahingehend interpretiert, dass Stereopsis maßgeblich ein magnozelluläres Phänomen ist, jedoch ist, wie oben erwähnt, diese Frage nicht abschließend geklärt (Gonzalez, F. & Perez, R., 1998).

Auch in höheren visuellen Arealen bleibt die Sensitivität der Neurone für Disparität erhalten und nimmt im Fall von V2 auf V3 sogar zu. Weitere disparitätssensitive Areale sind V4, V8 und der laterale okkzipitale Komplex (LOC) (Welchman, A. E., Deubelius, A., Conrad, V., Bulthoff, H. H., & Kourtzi, Z., 2005; Brouwer, G. J., van Ee,

R., & Schwarzbach, J., 2005) sowie V3a, MT(V5) und MST (Tsao, D. Y. et al., 2003). Somit bleibt nicht nur entlang des ventralen Pfades (V4 bis LOC), sondern auch entlang des dorsalen Pfades (V3a, hMT und MST) die Disparitätsinformation konserviert(Gonzalez, F. & Perez, R., 1998). Die Informationsverarbeitung beider Pfade ist durchaus miteinander verbunden und kann sich gegenseitig beeinflussen.

Kombinationen verschiedener Tiefenhinweise zeigen auf, dass sowohl Areale im ventralen Pfad (LOC) als auch entlang des dorsalen Pfades (hMT+/V5) die räumliche Kippung einer Fläche verarbeiten (Welchman, A. E., Deubelius, A., Conrad, V., Bulthoff, H. H., & Kourtzi, Z., 2005). Frühere visuelle Areale (V1, V2 und V3, V3a) zeigen eine bevorzugte Verarbeitung von disparitätsbasierter Tiefeninformation und reagieren kaum auf eine Kombination mit anderen Tiefeninformationen (Brouwer, G. J., van Ee, R., & Schwarzbach, J., 2005). Dies legt den Schluss nahe, dass die einzelnen Tiefenhinweise getrennt voneinander verarbeitet und erst auf höherer Ebene kombiniert werden. Im Rahmen der hier vorgestellten Studie ist die Annahme für eine getrennte Verarbeitung einzelner Tiefenhinweise grundlegend, da, wie in späteren Abschnitten erläutert, davon ausgegangen wird, dass die Bedingungen für einen schwachen Beobachter (siehe Abschnitt Schwacher Beobachter) vorliegen (Landy, M. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., & Young, M., 1995). Dieser Beobachter verwendet eine gewichtete Kombination unabhängiger Eingänge. Da im Versuch keine motorische Angabe der Raum-Lage–Beziehung, sondern eine bewusste verbale Beurteilung über die Lagebeziehung erfragt wird, ist vor allem von einer Beteiligung des ventralen Pfades auszugehen.

Tiefenwahrnehmung

Innerhalb natürlicher Szenen stehen dem Beobachter zwei Arten von Tiefeninformation zur Verfügung, zum einen monokulare und zum anderen binokulare Tiefeninformationen (Ostnes, R., Abbott, V., & Lavender, S., 2004). Monokulare Tiefeninformationen sind, wie der Name schon sagt, Tiefenhinweise, die auch mit nur einem Auge erlebt werden können. Zu ihnen zählen sowohl statisch bildhafte Elemente als auch Bewegungs- und Flussfeldinformationen. Binokulare Tiefeninformationen setzen zwingend zwei Augen voraus, die zusammen zum

Entstehen des Tiefenhinweises beitragen (Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M., 2000).

Monokulare Tiefenhinweise

Monokulare Tiefenhinweise haben in unserem Alltag meist eine größere Bedeutung, als sich die meisten Menschen bewusst sind. Selbst wenn ein Auge beschädigt sein sollte, sind Menschen und Tiere in der Lage, sich sicher in drei Dimensionen zu bewegen; auch das spontane Schließen eines Auges führt nicht zu einer sofortigen Verflachung der wahrgenommenen Außenwelt. In Kunst, Film und Fernsehen, klassisch zweidimensionalen Medien, ist man sich dieser Tatsache seit langem bewusst. So lebt die Tricktechnik in vielen Filmen davon, perspektivische Informationen zu generieren, um verschiedene Entfernungen und damit auch Größen vorzugaukeln, aber auch, um das Leben und die Gesundheit der Schauspieler nicht zu gefährden. Eine aufgemalte Treppe ist nicht unterscheidbar von einer echten, betrachtet man sie aus dem richtigen Blickwinkel; fällt man von ihr herab, ist der Unterschied spürbar. Die Täuschungen sind vor allem deshalb so effektiv, da das Abbild selbst zweidimensional ist und nur einen indirekten Tiefeneindruck erzeugt.

Verdeckung

Woher wussten die frühen Menschen, dass der Mond näher an der Erde sein musste als die Sonne? Die Antwort liegt im Phänomen der Verdeckung. Da der Mond in der Lage ist, die Sonne zu verdecken, muss er sich vor dieser befinden. Diese Lage- und Abbildungsbeziehung scheint trivial, jedoch gibt es Szenarien, in denen sie nicht zutrifft. So können zwei Objekte eine gemeinsame Kante ausbilden und als teilweise verdeckt interpretiert werden. Eine solche Kante wird für das als verdeckt angenommene Objekt zur extrinsischen Kante des vermeintlichen Verdeckers. Somit gelangt das visuelle System zu einem Fehlschluss in der Tiefenerkennung (Finkel, L. H. & Sajda, P., 1992). Die Verdeckungsthese der Wahrnehmung erlaubt es, ein Objekt innerhalb der Kanten anderer Objekte anzunehmen, obwohl es gar kein Objekt gibt. Hier werden aufgrund der vermuteten Verdeckung illusionäre Konturen gebildet, die in einer wahrnehmbaren Tiefe liegen (Schumann, F., 1900).

Bewegungsparallaxe

Sobald sich die Lage der Augen im Raum verändert, verschiebt sich die abgebildete Außenwelt entsprechend ihrer räumlichen Lage. Objekte in der Nähe werden stärker verschoben dagegen Objekte in der Ferne kaum oder scheinbar gar nicht (Ferris, S. H., 1972). In der Natur wie auch in der Technik findet diese Methode zur Tiefenlokalisation und Ortslokalisation Anwendung. Mit dem Wissen, inwieweit sich die Sterne am Firmament scheinbar verschieben, gelang es frühen Seefahrern, zunächst den Breitengrad und nach der Erfindung von seebeständigen Uhren auch den Längengrad zu bestimmen. Im Alltag können wir dieses Phänomen am ehesten beim Blick aus dem Fenster eines fahrenden Wagens erleben. Objekte in der Nähe ziehen schnell vorüber, weiter entfernte scheinen der Bewegungsrichtung des Wagens zu folgen. Schon auf der Ebene der Netzhaut können Bewegungsinformationen als solche verstärkt und weitergeleitet werden (Gollisch, T. & Meister, M., 2010). Die eigentliche kortikale Bewegungsverarbeitung beginnt beim Menschen im ersten visuellen Areal (V1), das spezielle bewegungssensitive Zellen aufweist, und führt zum Mittel-Temporalen Areal (MT), das weitestgehend bewegungsspezialisiert ist (Nadler, J. W., Nawrot, M., Angelaki, D. E., & DeAngelis, G. C., 2009). Obwohl Bewegung ein starker Tiefenhinweis ist, reicht er alleine nicht aus, da die Bewegung von Objekten auf der Retina durch verschiedene Größen beeinflusst wird. Zum einen kann Bewegung eines Abbildes auf der Retina durch Augenbewegung, aktive Eigenbewegung (Gehen), passive Eigenbewegung (Fahren) und durch Bewegung des abgebildeten Objektes erfolgen (Ujike, H. & Ono, H., 2001; Ono, H. & Ujike, H., 2005). Des Weiteren haben Oberflächenmerkmale (Blakemore, M. R. & Snowden, R. J., 2000) und Größe einen Einfluss auf die wahrgenommene Geschwindigkeit (Edwards, M. & Grainger, L., 2006).

Perspektive

Die Abbildung der Außenwelt auf der Retina erfolgt nach bestimmten perspektivischen Regeln, die ihrerseits wiederum erlauben, auf die Tiefe in der Szene zurückzuschließen. Objekte gleicher physikalischer Größe werden entsprechend ihrer Entfernung verschieden groß abgebildet (Ostnes, R., Abbott, V., & Lavender, S., 2004). Ist die Größe eines Objektes bekannt, kann auch die Entfernung abgeschätzt werden. Dieser Zusammenhang findet sich auch im Emmertschen Gesetz wieder, das reale Größe, wahrgenommene Größe und Entfernung verbindet (Emmert, E., 1881).

Dieser Zusammenhang zwischen Größe und Entfernung kommt entsprechend auch beim Betrachten von einfachen geometrischen Figuren oder Linien zum Ausdruck. Der Abstand zweier paralleler Linien (Eisenbahnschienen, Straßenränder etc.) scheint sich mit zunehmender Entfernung zu verkürzen, die beiden Linien laufen scheinbar zusammen. Betrachtet man nun zwei Linien, die tatsächlich zusammenlaufen, sich jedoch nicht kreuzen, so entsteht der Eindruck, es handle sich um zwei in die Tiefe führende parallele Linien, die so genannte lineare Perspektive. Die Verwendung von Perspektive zur Tiefen- und Größenskalierung liegt auch weiteren optischen Wahrnehmungstäuschungen zugrunde (Leibowit, H., Brislin, R., Perlmutt, L., & Hennessy, R., 1969). Die Größen- und die Lagebeziehung auf der Retina ändern sich in Abhängigkeit von Entfernung und Blickrichtung. Perspektiven Abschätzungen von Entfernungen basieren jedoch zumeist auf Vorannahmen, da sie anderenfalls uneindeutig sind. Eine zentrale Rolle scheint hierbei das angenommene Objekt selbst zu spielen. So kann eine rechteckige Fläche, je nach Neigung im Raum, verschiedene monokulare Gestalten annehmen; sie kann als Rechteck erscheinen, als Trapezoid oder als Linie. Im Falle der Trapezoiderscheinung wird die vergrößerte Seite als näher und die kleinere Seite als weiter entfernt gesehen, wohingegen die verbindenden Seiten aufeinander zuzulaufen scheinen. Genau denselben optischen Eindruck kann ein echtes Trapezoid hervorrufen, ohne dass es in der Tiefe gekippt ist. Entweder Vorannahmen oder weitere Tiefenhinweise werden benötigt, bevor der perspektivische Hinweisreiz adäquat interpretiert werden kann (Humphrey, G. K. & Jolicoeur, P., 1993).

Binokulare Tiefenhinweise

Zwei Augen erlauben es auf unterschiedliche Art und Weise, die visuelle Wahrnehmung zu verbessern. So erweitern zwei Augen das visuelle Gesichtsfeld, tragen durch sich überlappende Gesichtsfelder zur besseren Wahrnehmung bei (binokulare Summation) (Blake, R., Sloane, M., & Fox, R., 1981) und erlauben es auf unterschiedliche Weise, Tiefe zu erleben. Dabei ist ein komplexes Zusammenspiel beider Augen erforderlich. Unterschieden werden muss hier zwischen der okulomotrischen Tiefenabschätzung (Konvergenz und Akkommodation) und der bildhaften Tiefenabschätzung über Bildunterscheide zwischen beiden Augen (Disparitäten) (Ostnes, R., Abbott, V., & Lavender, S., 2004).

Vergenz

Im Gegensatz zum Auge bei Raubvögeln ist das Auge bei Primaten in der Augenhöhle beweglich. Es ist also möglich, ohne Neigung des Kopfes ein Objekt nur mit den Augen zu verfolgen. Dabei muss ein komplexes System von 6 Muskeln an jedem Auge die Fovea beider Augen auf dasselbe Ziel ausrichten. Die genaue Muskelstellung kann über propriozeptive Rezeptoren in den Muskeln überprüft werden (Zilles, K & Tillmann, B, 2010). Aus Erfahrung und nach Maßgabe der Erregungszustände kann nun die Entfernung zum Ziel geschätzt werden. Diese Art der Objektlokalisation fand ebenfalls in der Technik Anwendung und wird auch als Zwei-Punkt-Peilung bezeichnet. Es ist eine sichere Methode, mit der sehr exakt die genaue Entfernung zu einem Objekt ermittelt werden kann, nur limitiert durch die Genauigkeit der Muskelpropriozeptionsrezeptoren und den Erfahrungswert für den eigenen Augenabstand, der sich gerade in der Wachstumsphase oder durch künstliche Stimulation verändern kann. Die Genauigkeit verringert sich mit zunehmender Entfernung, da die Winkelabstände für eine Entfernungsänderung auf großer Distanz gegen null laufen (Das, S. & Ahuja, N., 1995). Obwohl es das einzige exakte Verfahren darstellt, um Entfernungen zu ermitteln, das nicht Opfer von Wahrnehmungstäuschungen werden kann (es sei denn durch absichtliche Manipulation), ist es im biologischen Kontext nicht sinnvoll, sich ausschließlich darauf zu verlassen, da einzelne Objekte hierbei nacheinander (seriell) erfasst werden müssen (Das, S. & Ahuja, N., 1995). Denn auch die Fixation beider Augen selbst

benötigt eine ungefähre Lagebeziehung, um zielgerichtete Blickwechsel einleiten zu können. Zusammen mit der Vergenz ändert sich zusätzlich die Akkommodation des Auges, dabei wird die Linse entsprechend des Vergenzwinkels gestreckt oder entspannt. Die Linsenänderung erlaubt es, das fixierte Objekt in Fixationsdistanz scharf auf der Retina abzubilden (Mays, L. E. & Gamlin, P. D. R., 1995). Der sich ändernde Spannungszustand in den Linsenmuskeln mag auch eine Tiefenwahrnehmung ermöglichen, dieser Frage wird hier aber nicht nachgegangen. Die Pupillengröße wird ebenfalls mit variiert, so verengt sich die Öffnung der Iris bei Nah-Fixation und vergrößert sich bei Fern-Fixation. Eine kleine Öffnung im Nahbereich erhöht die Tiefenschärfe und reduziert den Anteil der nur verschwommen wahrgenommenen Außenwelt (Ostnes, R., Abbott, V., & Lavender, S., 2004).

Binokulare Disparität

Binokulare Disparität beschreibt den Abbildungsabstand eines beliebigen Punktes der Außenwelt auf beiden Retinae. Bei der Betrachtung eines Punktes fallen die Abbildungen in beiden Augen auf die jeweilige Fovea beider Augen. Ein gleichzeitig gezeigter Punkt links oder rechts in gleicher Entfernung vom Beobachter wird auf beiden Retinae gleichweit horizontal von der Fovea versetzt abgebildet. Sobald Punkte jedoch vor oder hinter dem fixierten Punkt erscheinen, erfolgt die Abbildung auf nicht korrespondierenden Stellen, also Orten, die nicht gleichweit und in gleicher Richtung von der jeweiligen Fovea liegen. Dieser Versatz zwischen beiden Abbildungsorten wird als Querdisparation bezeichnet (Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M., 2000), sofern er horizontal erfolgt, bei vertikalem Versatz handelt es sich um die Längsdisparation (Sobel, E. C. & Collett, T. S., 1991). Der Versatz von Punkten, die vor der Fixationsebene liegen, wird als gekreuzte Disparation bezeichnet und der Versatz von Punkten hinter der Fixation als ungekreuzte Disparation (Abbildung 3-1) (Ostnes, R., Abbott, V., & Lavender, S., 2004). Disparitätsinformationen sind starke Tiefenhinweise, die jedoch nur relative Tiefeninformation liefern können, da die Entfernung zum Fixationsziel bekannt sein muss. Wie im vorangegangenen Teil dargelegt, ist das visuelle System jedoch über die Muskelstellung der Augen in der Lage, den absoluten Tiefenwert zu erhalten. In Verbindung von Disparität und Vergenz erhält das visuelle System eine relativ

robuste Tiefenkarte für das gesamte binokulare Gesichtsfeld zumindest innerhalb des Greifraumes (Das, S. & Ahuja, N., 1995). Querdisparität alleine genügt, um den Eindruck echter Tiefe zu erzeugen. Allerdings ist sie nicht absolut, so kann selbst bei vorhandener Querdisparation ein Tiefenempfinden ausbleiben. Der Bereich indem die Disparation zu einer fusionierten Wahrnehmung führt, wird auch als Panum-Areal bezeichnet. Disparationen die über das Panum-Areal hinausgehen, führen zum Eindruck von Doppelbildern (Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M., 2000).

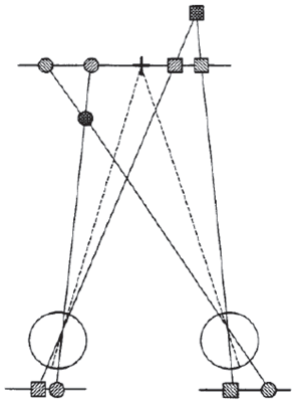


Abbildung 3-1 [illegible] 99

In voneinander unabhängigen Studien ist gezeigt worden, dass bestimmte Reizmuster nicht in der Lage sind, selbst bei großen Disparitäten einen Eindruck von Tiefe zu erzeugen, und das, obwohl die Probanden sehr sensitiv gegenüber Disparitätsinformationen waren (Westheimer, G., 1979; Fahle, M. & Westheimer, G., 1988; Fahle, M. & Westheimer, G., 1995). In weiteren Fällen konnte gezeigt werden, dass ein Vertauschen der Disparitätsinformation, so dass vorne hinten und hinten vorne wird, innerhalb komplexer Bilder zwar zu einer Verringerung des Tiefeneindrucks führte, jedoch nicht zu einem Ausbleiben (Johnston, E. B., Cumming, B. G., & Landy, M. S., 1994). Der zuletzt genannte Sachverhalt ist besonders leicht nachvollziehbar, wenn man im 3D-Film die Brillengläser tauscht. Anscheinend ist das visuelle System flexibler bei der Interpretation von Disparitätsinformationen, als es zunächst sinnvoll erscheint. Auch wenn die Abbildungsregeln bezogen auf die Tiefe eindeutig erscheinen, können sie allerdings auch mehrdeutig sein. So können durchaus verschiedene Objekte unterschiedlicher Orientierung und Form übereinstimmende Abbildungen auf den beiden Retinae liefern. Somit ist auch die Disparitätsinformation unterbestimmt (Backus, B. T., Banks, M. S., van Ee, R., Crowell, J. A., & Crowell, D., 1999). Ein weiteres, wenn

nicht sogar noch größeres Problem ist die Zuordnung verschiedener Bildelemente zueinander. So können zwei Kanten zusammengezogen werden und einen Tiefeneindruck generieren, obwohl sie zu zwei verschiedenen Objekten gehören, von denen vielleicht Teile verdeckt sind. Ohne absolute Kenntnis über die wahren Lage-Raum-Beziehungen ist das visuelle System gezwungen, verschiedene bildhafte Tiefenhinweise, die zudem abhängig sind von der Stellung der Augenmuskeln, zu einem Konzept zusammenzuformen (Tsirlin, I., Wilcox, L. M., & Allison, R. S., 2010; Tsirlin, I., Wilcox, L. M., & Allison, R. S., 2011). Eine Verbindung von unterschiedlichen Hinweisen kann auf unterschiedliche Weise erfolgen. Um jedoch eine solche Wechselwirkung vorhersagen zu können, muss man sich über die Reizstärke und Bedeutung im Klaren sein. Im nächsten Abschnitt wird daher auf die Methode der Psychophysik eingegangen, bevor zwei Ansätze zur Reizkombination behandelt werden.

Psychophysik

In welcher Beziehung Wahrnehmung und physikalischer Stimulus stehen, ist eine schwer zu beantwortende Frage, da die Qualia eines Menschen, die erlebte Qualität einer Empfindung, nicht zugänglich oder mit Worten beschreibbar sind. Im 19. Jahrhundert gelang es zum ersten Mal, phänomenale Erlebnisse in Beziehung zu setzen zu physikalischen Teststimuli. Ziel dieser Untersuchungen war es herauszufinden, welchen naturwissenschaftlichen Gesetzen die Wahrnehmung folgt, und diese möglichst akkurat zu beschreiben (Fechner, G. T., 1889).

Eine Frage, die auch heute noch Gegenstand vieler Studien ist, stand schon damals im Vordergrund der Untersuchungen: Ab wann können wir etwas wahrnehmen, und ab wann bringt eine physikalische Intensitätssteigerung keine Vorteile mehr? Hierzu wird ein physikalischer Stimulus, zum Beispiel Licht oder ein Ton, in verschiedenen Intensitäten dargeboten, und die Versuchspersonen haben anzuzeigen, ob sie den Ton hören oder das Licht sehen können. Mit zunehmender Intensität verbessert sich die Erkennung eines Reizes in der Regel, bis er immer erkannt wird. Werden die Daten nun durch eine Funktion gefittet, erhält man die psychometrische Funktion, die es einem erlaubt, zwischen gemessenen Werten zu interpolieren oder Vermutungen über den gemessenen Bereich hinaus anzustellen (Extrapolation). Der Vergleich

zwischen verschiedenen Beobachtern und Reizmustern erfolgt über den Schwellenbegriff. So liegt die Wahrnehmungsschwelle auf halbem Wege zwischen keiner Erkennung (oder Raten) und vollständiger Erkennung. Vergleicht man nun zwei Reize, die beide an ihrer jeweiligen Wahrnehmungsschwelle liegen, so geht man davon aus, dass beide gleich stark sind bzw. gleich gut wahrgenommen werden, also die gleiche „psychodynamische Energie“ entfalten (Gescheider, G. A., 1997). Gleichermaßen geht man davon aus, dass zwei Beobachter, die einen bestimmten Reiz entsprechend ihrer Schwelle präsentiert bekommen, zu einem gleich starken Sinneseindruck gelangen. Wichtig an dieser Stelle ist zu sagen, dass unterschwellige Reize (Reize, die eine schwächere Intensität aufweisen als der Schwellwert) nicht vollständig aus der Wahrnehmung entschwinden, sie werden bisweilen durchaus noch wahrgenommen, nur seltener, und sie werden im Zuge der visuellen/auditiven Wahrnehmung verarbeitet (Tsushima, Y., Seitz, A. R., & Watanabe, T., 2008).

Leider kann man die oben beschriebenen Daten oft nicht miteinander vergleichen, da Menschen sich nicht nur in der Art und Weise unterscheiden, wie sie Dinge wahrnehmen, sondern auch in der Art und Weise, wie sie Aufgaben lösen. Selbst vermeintlich einfache Aufgaben, wie die Detektion eines Punktes, liefern je nach persönlicher Strategie stark unterschiedliche Ergebnisse. Beobachter mit einer wagemutigen Grundeinstellung signalisieren das Erkennen eines Punktes, selbst wenn sie sich nicht sicher sind, und Zaghafte signalisieren nur, wenn sie sich weitestgehend sicher sind. Ein Weg, diese innere Strategie der Versuchspersonen zu erfassen, ist es, die Daten entsprechend der Signal-Detektions-Theorie zu interpretieren und entsprechend für das „Kriterium“ der jeweiligen Person zu korrigieren (Macmillan, Neil A. & Creelman, C. Douglas, 2005). Einfacher lässt sich einer Strategie vorbeugen, indem man die Versuchsperson zwingt, sich nach jeder Reizdarbietung zwischen zwei oder mehr Optionen zu entscheiden. Aber bei der erzwungenen Wahl muss darauf geachtet werden, dass die Versuchsperson keine seitenbasierte Strategie entwickelt, zum Beispiel immer links zu drücken, wenn sie sich unsicher ist.

Bei der Zusammenführung von zwei oder mehr Hinweisreizen können nun Aussagen abgeleitet werden, inwieweit zwei Stimuli zusammenwirken. Hierzu müssen

allerdings Vorannahmen getroffen werden, die bisweilen nicht im Detail untersucht sind oder bekannt sind. Eine Vorannahme ist, dass die Breite der psychometrischen Funktion durch Rauschen (internes Rauschmodell) verursacht wird und dieses Rauschen einer Gauß-Verteilung folgt (Macmillan, Neil A. & Creelman, C. Douglas, 2005). Gerechtfertigt wird diese Annahme durch die Erfahrung, dass die beobachteten Rauschquellen häufig einer Gauß-Verteilung folgen und dass die Verbindung von mehreren Rauschquellen, selbst wenn die einzelnen nicht Gauß-verteilt sind, wieder einer Gauß-Verteilung entspricht. In diesem Fall ist davon auszugehen, dass je mehr Rauschquellen vorliegen, desto wahrscheinlicher eine daraus resultierende Gauß-Verteilung ist. Eine weitere Vorannahme besteht darin, dass die Rauschquellen der unterschiedlichen Hinweisreize unabhängig voneinander sein müssen. Als letzte Vorannahme ist zu berücksichtigen, dass beide Reize in der Verarbeitung zusammengeführt werden. Die letzte Vorannahme ist entscheidend für die Art des zu erwartenden Effektes, da unterschiedliche Zusammenführungen auch zu sehr unterschiedlichen Vorhersagen führen, wie sich zwei Hinweisreize in einem Stimulus gegenseitig ergänzen. Im Rahmen der Studie werden zwei Annahmen miteinander verglichen: zum einen die unabhängige lineare Summation - Perspektive und Disparität werden unabhängig verarbeitet (Green, David M. & Swets, John Arthur, 1974; Shimozaki, S. S., Eckstein, M. P., & Abbey, C. K., 2002) - und zum anderen die optimale Reizintegration (Geisler, W. S., 2011).

Unabhängige Summation

Bei der unabhängigen linearen Summation handelt es sich um eine Modellannahme, die auf der unabhängigen Verarbeitung zweier Stimuluseigenschaften beruht. Sie sagt eine Kombinationsverbesserung auch bei einer unabhängigen Verarbeitung voraus (Meinhardt, G. & Persike, M., 2003; Macmillan, Neil A. & Creelman, C. Douglas, 2005). Im Falle einer Verbesserung entsprechend der Summation ist die Unabhängigkeitsannahme nicht erwiesen, hingegen kann sie bei Übersummation ausgeschlossen werden (Ashby, F. G. & Townsend, J. T., 1986). Im Kern leitet sich die unabhängige Summation aus der Signal-Detektions-Theorie ab, wobei die Erkennbarkeit eines Stimulus in d-prime (d') angegeben wird. Man erhält d-prime

über die z-Transformation der Häufigkeiten (z(%)). Der Wert der Erkennbarkeit ist bereinigt für das „Kriterium“.

$$d = z(korrekteErkennungen) - z(falschPositive)$$

Vereinfacht wird die Herleitung von d-prime im „two-alternative-forced-choice Task“ durch das schon eliminierte „Kriterium“.

$$d = \sqrt{2} \cdot z(ProzentKorrekt)$$

Die von beiden Hinweisreizen gelieferten d-prime Werte können, unter der Annahme von Unabhängigkeit, wie folgt kombiniert werden (Macmillan, Neil A. & Creelman, C. Douglas, 2005):

$$d'_G = \sqrt{d'^2_{H1} + d'^2_{H2}}$$

Der resultierende d-prime Wert (d'_G) ist größer als die beiden einzelnen d-prime Werte der Hinweisreize (H1 und H2). Da der Wert von d-prime die Entfernung zwischen Rauschverteilung und Signalverteilung angibt, leitet sich eine höhere Detektierbarkeit ab. Die hier geometrisch zugrunde gelegte Orthogonalität beider Hinweisreize zueinander reflektiert die erwartete Unabhängigkeit. Die somit beschriebene Leistungsverbesserung in der Detektion durch lineare Summation ist in der Literatur umstritten (Ashby, F. G. & Townsend, J. T., 1986). Sie soll in dieser Studie nur als Grundannahme fungieren, also ein Minimum an Verbesserung liefern, die es im Rahmen einer abhängig kombinierten Reizwahrnehmung zu übertreffen gilt.

Optimale Reizintegration

Auf der anderen Seite des Spektrums steht die Annahme, dass es sich beim Menschen um einen idealen Beobachter handelt. Ein idealer Beobachter ist ein hypothetischer Betrachter eines Reizes oder eine Szene, der gemäß der verfügbaren Information und der gesetzten Einschränkungen zur besten Antwortstrategie gelangt, mit der er in der Regel nur ein Minimum an Fehlern macht (Geisler, W. S., 2011).

Stimmen die Antworten des idealen Beobachters mit den Ergebnissen eines echten Beobachters überein, kann dies wertvolle Rückschlüsse liefern. Im Falle der oben erwähnten Reizkombination für Perspektive und Disparität wird erwartet, dass die optimale Kombination erhalten wird, wenn beide Hinweisreize gewichtet linear kombiniert werden und ihre Gewichtung entsprechend ihrer Zuverlässigkeit erfolgt (Knill, D. C. & Saunders, J. A., 2003). Die Hinweisreize werden hierfür getrennt voneinander evaluiert, und ihre Zuverlässigkeit wird durch das Maß ihrer jeweiligen Streuung bestimmt (σ). Für die Verbindung von Perspektive und Disparität gilt dann:

$$S_G = \left(\frac{\sigma_P^{-2}}{\sigma_D^{-2} + \sigma_P^{-2}} \right) \cdot S_D + \left(\frac{\sigma_D^{-2}}{\sigma_D^{-2} + \sigma_P^{-2}} \right) \cdot S_P , \qquad \text{(Gl.4)}$$

wobei S_P, S_D die einzelnen Schätzungen des Tiefenversatzes von Perspektive und Disparität und σ_P, σ_D die Standardabweichungen der jeweiligen Einzelschätzung bezeichnen (Knill, D. C. & Saunders, J. A., 2003; Oruc, I., Maloney, L. T., & Landy, M. S., 2003). Inwieweit die Annahmen und die Vorhersagen des idealen Beobachters geeignet sind, Aussagen über das visuelle System zuzulassen, hängt im Wesentlichen vom verwendeten Modell der Reizkombination ab. Im Folgenden werden zwei Modelle vorgestellt, das Modell des schwachen und das des starken Beobachters.

Schwache Beobachter

Der schwache Beobachter verarbeitet alle unterschiedlichen Tiefenhinweise getrennt und erhält somit verschiedene Tiefenkarten der einzelnen Eingänge. All diese Karten werden gemittelt und repräsentieren dann die erlebte Außenwelt. Ein solcher Ansatz geht von voneinander unabhängigen Modulen aus, die auch einzeln, also getrennt voneinander, studiert werden können. Jedoch sind, bis auf wenige Ausnahmen, Tiefenhinweise nicht in der Lage, verlässlich Entfernungsinformationen für verschiedene Objekte zu liefern. Es werden immer andere Hinweisreize, im Beispiel der Disparität die Vergenz, benötigt, um einen absoluten Tiefeneindruck zu erhalten. Wie können nun die relativen Tiefenkarten gemittelt werden? Hierauf kann das Modell keine Antwort geben, hierzu müssen Neuroanatomie und -physiologie die

entsprechenden Erkenntnisse liefern. Ein weiterer Einwand stellt sich gegen den modularen Aufbau. So müssen für jedes Bildelement getrennt die besten Gewichte bestimmt werden, um anschließend diese in einer nachfolgenden Reizkombination zusammenzuführen. Aber nicht in allen Bildelementen finden sich zur derselben Zeit immer gleich viele Eingänge. Eine Gewichtung verschiedener Tiefenhinweise muss demzufolge ortsspezifisch erfolgen und hoch dynamisch sein, so dass eine plötzliche Veränderung nicht zu einer Fehlbeurteilung der Tiefe führt (Landy, M. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., & Young, M., 1995).

Starke Beobachter

Der starke Beobachter steht auf der anderen Seite des Spektrums. Hier werden alle oder zumindest ein Teil der Eingänge von Anfang an zusammen verarbeitet, um die wahrscheinlichste Annahme für die gesamte Szene abzuleiten. Die Annahme des starken Beobachters geht auch von nicht linearen Zusammenhängen zwischen den Reizen aus, so dass eine sinnvolle Untersuchung von einzelnen Reizhinweisen nur mäßig erfolgreich erscheint. Auf den ersten Blick scheint es plausibler zu sein, den starken Beobachter anzunehmen; man erlebt die Wahrnehmung von Objekten in der Tiefe in der Regel als einheitliche Objekte und nicht getrennt nach einzelnen Komponenten (Landy, M. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., & Young, M., 1995).

Der schwache Beobachter erscheint jedoch aufgrund seiner testbaren Voraussetzung als geeigneter Gegenentwurf zur unabhängigen Summation, zumal es sich hierbei auch um ein lineares Modell handelt und somit eine bessere Vergleichbarkeit gewährleistet ist. Des Weiteren haben mehrere Studien gezeigt, dass die Modellannahmen der optimalen linear gewichteten Reizkombination zu korrekten Vorhersagen führen (Jacobs, R. A., 1999; Landy, M. S. & Kojima, H., 2001; Hillis, J. M., Watt, S. J., Landy, M. S., & Banks, M. S., 2004; Alais, D. & Burr, D., 2004; Michel, M. M. & Jacobs, R. A., 2008). Im Falle, dass der ideale schwache Beobachter unterliegt, auf Grund der erhobenen Messwerte, ist von einem starken Beobachter als Alternative auszugehen. In dem Fall, dass die Annahme des idealen schwachen Beobachters auf Grund der erhobenen Messwerte zurückgewiesen werden muss, ist von einem starken Beobachter als Alternative auszugehen.

Optimale Reizintegration innerhalb eines Reizmusters

Um zu richtigen Vorhersagen für die optimale Reizintegration zu gelangen, müssen die einzelnen Hinweisreize klar voneinander getrennt sein (Hillis, J. M., Watt, S. J., Landy, M. S., & Banks, M. S., 2004). Dies ist in vielen Fällen nicht möglich, ohne gänzlich verschiedene Reizmuster zu schaffen. Im konkreten Fall bedeutet dies, dass ein separates Muster, das außer Disparität keine weitere Tiefeninformation trägt, und ein weiteres Muster, das außer Perspektive keine weitere Tiefeninformation enthält, geschaffen werden müssen. So lässt sich die reine Disparität nur in einem Muster testen, das durch ein zufälliges Punktmuster definiert ist, und bei der Perspektive müsste ein Auge geschlossen sein, um Disparitätsfreiheit zu garantieren. Beide Muster oder die Wahrnehmung der Muster wären aber gänzlich verschieden von dem eigentlich zu testenden Muster. Aus den theoretischen Annahmen, auf denen die optimale Reizintegration fußt, lässt sich jedoch eine Trennung innerhalb desselben Reizmusters herstellen. Dazu muss allerdings eine Reihe von Bedingungen erfüllt sein. Die erste und wesentlichste Bedingung ist, dass die wahrgenommene Kippung des Reizes (Perspektive und Disparität) bei jeder Messung einer Gauß-Verteilung folgt und dass die wahrnehmbare Kippung der Perspektive und der Disparität ebenfalls Gauß-verteilt sein müssen. Als zweite Bedingung gilt, dass die Standardabweichung nicht vom wahrgenommenen Kippwinkel im Testbereich abhängen darf. Beide Bedingungen sind laut Literatur erfüllt (Knill, D. C. & Saunders, J. A., 2003; Hillis, J. M., Watt, S. J., Landy, M. S., & Banks, M. S., 2004; Geisler, W. S., 2011). Zur Trennung beider Tiefenhinweise müssen zwei Schwellmessungen durchgeführt werden, wobei einer der Tiefenhinweise entsprechend der Schwellstrategie variiert wird und der andere konstant bleibt. Die Berechnung der Kippung erfolgt getrennt für beide Tiefenhinweise, da sich die Perspektive aus der Geometrie berechnen lässt (Knill, D. C. & Saunders, J. A., 2003) und die Disparität aus der Querdisparation (Collett, T. S., Schwarz, U., & Sobel, E. C., 1991). Da der konstante Wert frei gewählt werden kann, macht es Sinn, dafür eine fronto-parallele Orientierung zu wählen, so dass er die Wahrnehmung nicht in eine Richtung beeinflusst.

Die Berechnung der einzelnen Tiefenhinweise erfolgt entsprechend der Voraussetzung, dass die wahrgenommene Kippung (S_G) im Reiz immer eine Summe aus beiden Einzelkippungen (Kippung Disparität S_P und Perspektive S_D) ist, wobei die Gewichtung (w_P und w_D) beider Einzelhinweise zusammen eins ergibt.

$$S_G = w_P \cdot S_P + (1 - w_P) \cdot S_D \qquad \text{(Gl.5)}$$

Die wahrgenommene Kippung (S_{GD}) eines disparitätsbasierten Tiefenhinweises zusammen mit einer perspektivischen Kippung von 0 Grad (fronto-parallel) ist dann:

$$S_{GD} = w_P \cdot 0 + (1 - w_P) \cdot S_D \qquad \text{(Gl.6)}$$

und für eine Kippung (S_{GP}) entsprechend der Perspektive bei einer Null-Disparität (fronto-prallel) folglich:

$$S_{GP} = w_P \cdot S_P + (1 - w_P) \cdot 0. \qquad \text{(Gl.7)}$$

Wenn beide Kippungen (S_{GD} und S_{GP}) die gleiche Erkennbarkeit haben, wird vorausgesetzt, dass in beiden Fällen die gleiche Kippung wahrgenommen werden kann.

$$S_{GD} = S_{GP} \qquad \text{und} \qquad (1 - w_P) \cdot S_D = w_P \cdot S_P \qquad \text{(Gl.8 und Gl.9)}$$

Unter der Gleichsetzung können die Gewichte für Perspektive (w_P) und Disparität (w_D) berechnet werden.

$$w_P = \frac{S_P}{S_D + S_P} \qquad \text{und} \qquad w_D = 1 - w_P \qquad \text{(Gl.10 und Gl.11)}$$

Unter der Verwendung der Gleichung 5 kann die wahrgenommene Kippung für beide Tiefenhinweise zusammen berechnet werden, da die Gewichte für Perspektive und Disparität bekannt sind. Mittels der wahrgenommenen Tiefe des Versuchsreizes als Kombination zweier Tiefenhinweise muss nun die Standardabweichung (σ_G) abgeschätzt werden. Die Erkennbarkeit des Reizmusters geht bei dieser Annahme

auf die Standardabweichung der wahrgenommenen Kippung zurück. Eine physikalische Kippung kann dabei in der Wahrnehmung als unterschiedlich stark geneigt erscheinen. Da sich in einer erzwungenen Wahl-Aufgabe die Standardabweichung nicht von der wahrgenommenen Kippung herleiten lässt, muss die Standardabweichung unabhängig für beide Reizmuster gemessen werden. Dabei muss die Voraussetzung erfüllt sein, dass die Standardabweichung in beiden Fällen im gleichen Verhältnis (k_G) zum Messwert für eine 75% Erkennbarkeit steht.

$\sigma_{GP}^{\square} = k_{GP} \square S_G$ und $\sigma_{GD}^{\square} = k_{GD} \square S_G$ (Gl.12 und Gl.13)

Unter der Voraussetzung, dass

$k_{GP} = k_{GD} = k_G$ ist, gilt $\sigma_{GP}^{\square} = \sigma_{GD}^{\square} = \sigma_G^{\square}$. (Gl.14 und Gl.15)

Die Gesamtstandardabweichung (σ_G) in der optimalen Reizkombination, gegeben durch die Standardabweichungen für die beiden einzelnen Tiefenhinweise (σ_P und σ_D), lautet (Knill, D. C. & Saunders, J. A., 2003; Muller, C. M. P., Brenner, E., & Smeets, J. B. J., 2009):

$$\sigma_G^{\square} = \left(\frac{\sigma_P^{\square} \square \sigma_D^{\square}}{\sigma_P^{\square} + \sigma_D^{\square}} \right). \quad \text{(Gl.16)}$$

Gleichung 16 lässt sich umstellen nach (σ_G):

$$\sigma_G^{\square} = \sigma_D^{\square} - \frac{\sigma_G^{\square} \square \sigma_D^{\square}}{\sigma_P^{\square}}. \quad \text{(Gl.17)}$$

Um Gleichung 17 zu lösen, müssen die aus Gleichung 10 erhaltenen Gewichte in Beziehung zu den einzelnen Standardabweichungen gesetzt werden. Diese Beziehung ist in der optimalen Reizintegration gegeben als:

$$w_P = \left(\frac{\frac{\square}{\sigma_P^{\square}}}{\frac{\square}{\sigma_D^{\square}} + \frac{\square}{\sigma_P^{\square}}} \right) \qquad \text{(Gl.18)}$$

Dabei kann durch Umformen aus Gleichung 18 die Standardabweichung für Perspektive ausgedrückt werden durch die Standardabweichung für Disparität und das Gewicht für Perspektive:

$$\sigma_P^{\square} = \sigma_D^{\square} \square \left(\frac{w_P - \square}{-w_P} \right). \qquad \text{(Gl.19)}$$

Durch Einsetzen der Gleichung 19 in Gleichung 17 und anschließendes Umformen ergibt sich, dass die Standardabweichung für Disparität ausgedrückt werden kann über die Gesamtstandardabweichung und das Gewicht für Perspektive:

$$\sigma_D = \sqrt{\sigma_G^{\square} + \left(\frac{\sigma_G^{\square}}{\frac{(w_P - \square)}{(-w_P)}} \right)}. \qquad \text{(Gl.20)}$$

In gleicher Weise kann die Standardabweichung für Perspektive in Form der Gesamtstandardabweichung und des Gewichts der Disparität ausgedrückt werden:

$$\sigma_P = \sqrt{\sigma_G^{\square} + \left(\frac{\sigma_G^{\square}}{\frac{(w_D - \square)}{(-w_D)}} \right)}. \qquad \text{(Gl.21)}$$

Unter der Voraussetzung, dass alle getroffenen Annahmen stimmen, können durch das Messen zweier Schwellen und die anschließende Abschätzung der Standardabweichungen die beiden tiefenhinweisspezifischen Standardabweichungen und die Gewichte in der Kombination berechnet werden. Eine theoretische Trennung zwischen zwei Tiefenhinweisen, die nicht unabhängig vorliegen, ist somit möglich.

Studie zur Reizkombination in Kolumnen und Reihen von Punkten

Bei der Betrachtung von zwei Punkten, die horizontal voneinander getrennt sind, ist eine Versuchsperson in der Lage, die relative Tiefe beider Punkte zueinander zu bestimmen, wenn sie unterschiedliche Disparität besitzen. Sobald jedoch Punkte dargeboten werden, die auf einer gedachten Linie zwischen diesen liegen, so verschlechtert sich für die Endpunkte die Tiefenunterscheidung stark (Mitchison, G. J. & Westheimer, G., 1984; Fahle, M. & Westheimer, G., 1988; Fahle, M. & Westheimer, G., 1995). Dieser dramatische Effekt ist bisher nicht hinreichend erklärt worden. In der vorliegenden Studie wird davon ausgegangen, dass es sich bei der Darbietung zusätzlicher Punkte um einen Zusatz von perspektivischer Information handelt, die entsprechend der Reizhinweiskombination zusammengeführt, mit der Disparität zu einer verflachten Wahrnehmung führt. In einer Serie von Experimenten wird dieser Zusammenhang verdeutlicht. Des Weiteren kann gezeigt werden, dass die Wahrnehmung der Reize den Regeln der optimalen Reizkombination folgt und sich die Parameter für die Reizkombination aus einem Reizmuster abschätzen lassen, ohne diese Reizhinweise davor trennen zu müssen.

Experiment 1 Disparitätsbasierte Kippung entlang einer vertikalen Achse

Die Geometrie eines Objektes kann möglicherweise dem durch Disparitäten induziertem Tiefeneindruck entgegenwirken. In dieser Studie widerspricht der Perspektivenhinweis dem Disparitätshinweis. Das ist insbesondere dann der Fall, wenn die Form eines Objektes ein regelmäßiges, rechtwinkliges Objekt vermuten lässt, das fronto-parallel zum Beobachter orientiert ist, anstelle eines verzerrten Objektes, das in der Tiefe geneigt erscheint (Knill, D. C. & Saunders, J. A., 2003). Je besser die Regelmäßigkeit innerhalb eines Objektes erkannt werden kann, desto stärker wird der entstehende Konflikt zwischen einem aufrechten fronto-parallelen oder geneigten Objekt und einer verzerrten Wahrnehmung, welche zufällig ein regelmäßiges Abbild auf der Retina erzeugt. Zusätzlich wird die Wahrnehmung von rein disparitätsbasierter Tiefe durch Verzerrungen behindert, die dadurch enstehen, dass die Wahrnehmung des Objektes dem Größen-Konstanz-Paradox folgt (Mon-

Williams, M. & Tresilian, J. R., 1999): Eine Seite des Objektes, die näher erscheint, wird als kürzer gesehen und die andere Seite als verlängert. Die wahrgenommenen Kantenlängen wiederum führen zu einem gegenläufigen Tiefeneindruck: Die kurze Seite wird als fern und die lange Seite als nah interpretiert (Kaufman, L. & Kaufman, J. H., 2000).

In früheren Studien ist häufig argumentiert worden, dass zusätzliche Punkte, platziert auf einer gedachten Linie zwischen zwei Endpunkten, eine Art inhibitorischen Effekt bewirken (Fahle, M. & Westheimer, G., 1988; Fahle, M. & Westheimer, G., 1995). Da die Natur eines solchen Effektes eher vage formuliert wurde, kann er bei den Experimenten 1 und 2 nicht ausgeschlossen werden. In Experiment 3 wendet man sich dem Einfluss von Perspektive zu. Hier wird in einer Serie von Messungen gezeigt, dass die Perspektive eines Musters mit Zunahme der Punktanzahl, aus denen es besteht, zunehmend besser erkannt wird. Experiment 4 erklärt den Zusammenhang zwischen dem Schwellwert und der Standardabweichung, die im Rahmen der optimalen Reizintegration notwendig sind, um Vorhersagen berechnen zu können. Dies ist aufgrund der verkürzten Schwellmessung erforderlich, da diese zwar sehr verlässlich den Schwellwert abzuschätzen vermag, jedoch nicht in der Lage ist, eine verlässliche Standardabweichung zu liefern. In Experiment 5 werden definierte Reizintensitäten von Perspektive und Disparität kombiniert, entweder additiv (im Sinn) oder gegenläufig (im Gegensinn). Additiv bedeutet hier, dass beide Hinweisreize eine Kippung vermitteln, dabei befindet sich die gekreuzte Disparität auf der Seite mit der perspektivischen Vergrößerung. Gegenläufig kombiniert, deuten die beiden Reize in gegenläufige Tiefenrichtungen. Experiment 6 schließlich befasst sich mit der binokularer Summation von Perspektive und dem Ausbleiben einer Verbesserung der Wahrnehmungsleistungen, die auf das Auftreten von Disparität durch die Verwendung beider Augen zurückzuführen ist. Alle Befunde zusammen werden dahingehend interpretiert, dass der Effekt von zwischengelagerten Punkten keine zentrale Inhibition darstellt, sondern ein globaler Effekt der perspektivischen Eigenschaften der Figur ist.

Material und Methoden

Versuchspersonen

An Experiment 1 und 2 nahmen zehn Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 24 Jahren +/- 2 Jahre. Fünf der Versuchspersonen waren weiblich und fünf männlich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 Euro pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Acht der Versuchspersonen hatten bereits Erfahrung mit stereoskopischer Tiefe und dem Versuchsablauf in früheren Experimenten gesammelt. Fünf der Versuchspersonen begannen mit Experiment 1 und fünf mit Experiment 2. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau befand sich in einem abgedunkelten Raum. Die Darbietung der Reizmuster erfolgte über zwei getrennte Analogmonitore (Tektronix 608). Analogmonitore oder Oszilloskope bestehen aus einer Kathodenstrahlröhre, in der ein oder mehrere Elektrodenstrahlen auf einen mit Phosphor beschichteten Bildschirm projiziert werden. Die Phosphorbeschichtung entscheidet darüber, welche Farbe der dargestellte Punkt hat, hier erschien er grün. Der durchgängig angelegte Strahl kann mittels elektrischer Felder auf jeden beliebigen Punkt auf dem Bildschirm abgelenkt werden. Im Gegensatz zu CRT-Monitoren oder Fernsehgeräten fährt der Elektronenstrahl kein Raster ab, und somit hat die Bilderzeugung eine hohe zeitliche und räumliche Auflösung. Beide Monitore wurden über speziell angefertigte Schnittstellen von einem Rechner gesteuert. Direkt vor den beiden Bildschirmen befanden sich für die zwei Monitore unterschiedliche Polarisationsfolien, die nur Lichtwellen einer bestimmten Orientierung (0° bzw. 90°) passieren ließen. Beide Monitore projizierten das Licht auf eine semipermeable Spiegelmembran, so dass die

Hälfte des Lichtes die Membran passierte und die Hälfte durch den 45° orientierten Spiegel reflektiert wurde. Für den Betrachter erschienen beide Bilder überlagert auf der Position des in gerader Linie zur Versuchsperson aufgestellten Monitors. Der Abstand zwischen Beobachter und dieser Position betrug ca. 2 m. Der Kopf der Versuchsperson war durch eine Kinnstütze stabilisiert (Abbildung 3-2). Die Versuchsperson trug eine entsprechende Polarisationsbrille, die das überlagerte Bild wieder für die einzelnen Augen trennte. Das linke Auge sah nur das Bild eines Monitors und das rechte Auge nur das Bild vom anderen. Am Reizrechner waren zusätzlich zwei Drucktaster/Druckknöpfe angeschlossen, über die die Versuchsperson signalisieren konnte, welche Antwort sie geben wollte.

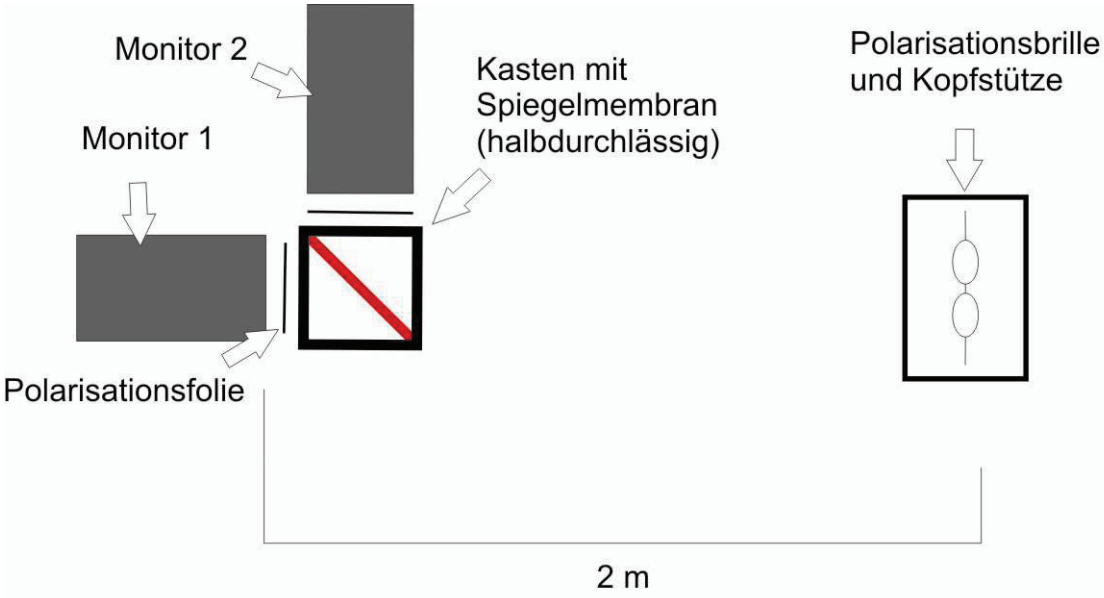


Abbildung 3-2 [illegible]

Versuchsreiz

Es wurden sechs verschiedene Reizmuster getestet (Abbildung 3-3). Dabei konnte der Stimulus entweder aus Punkten auf einer gedachten horizontalen Linie oder aus Kolumnen in einer gedachten quadratischen Matrix bestehen. Der einzelne Punkt hatte einen Durchmesser von ca. 1,5 Bogenminuten und eine Leuchtdichte von ca. 150 cd/m^2. Eine Kolumne besteht aus fünf vertikal orientierten Punkten mit einem

Punktabstand von 15 Bogenminuten und einem Endpunktabstand von 60 Bogenminuten. Drei Reizmuster bestanden aus zwei, drei oder fünf Punkten und drei Reizmuster aus zwei, drei oder fünf Kolumnen. Der horizontale Abstand zwischen den Endelementen (Punkte oder Kolumnen) betrug 60 Bogenminuten. Der Abstand bei drei Reizelementen zwischen den Punkten betrug 30 Bogenminuten und bei fünf Elementen 15 Bogenminuten. Tiefe wurde über gekreuzte und ungekreuzte Querdisparation an den Endpunkten eingeführt. Dabei wurde der Punkt eines Monitors nach rechts verschoben und der Punkt des anderen Monitors um denselben Betrag nach links. Der Abstand zwischen beiden Punkten ergab den Betrag der Querdisparation. Die Punkte auf entweder der linken Seite oder rechten Seite des Stimulusmusters konnten eine ungekreuzte Querdisparation (fern) aufweisen, wobei die Punkte auf der gegenüberliegenden Seite eine gekreuzte Querdisparation (nah) hatten. Dabei war der Betrag der ungekreuzten oder gekreuzten Querdisparation auf beiden Seiten gleich. Bei Mustern mit mehr als zwei Elementen hatten die zwischengelagerten Elemente eine Querdisparation entsprechend ihrer Position: Die Punkte oder die Elemente lagen dabei auf einer gedachten Linie zwischen den Endpunkten in der Tiefe.

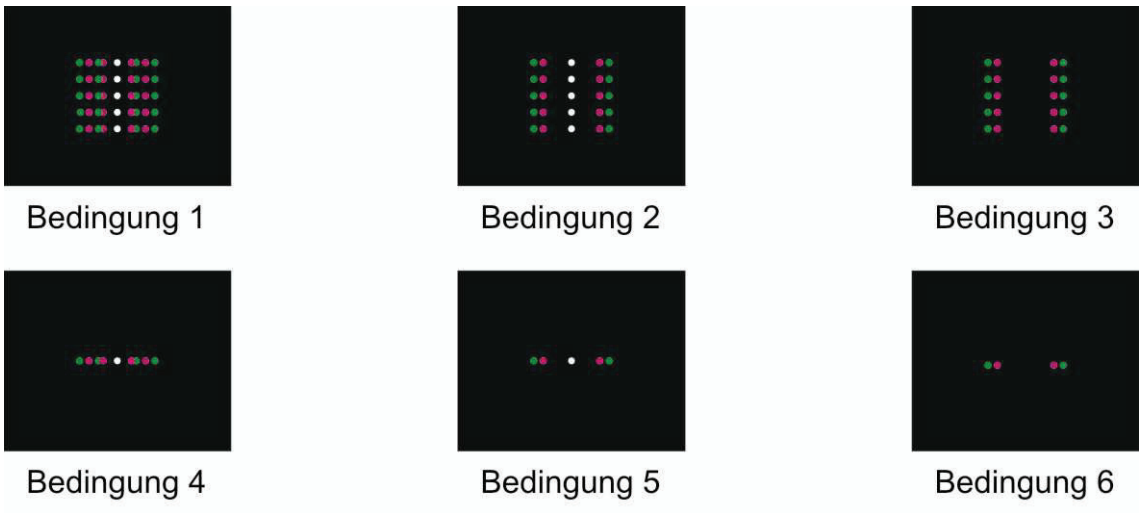


Abbildung 3-3 [illegible]

Zwischen den Reizpräsentationen wurde immer für ca. 1,5 s ein peripheres Fixationsmuster eingeblendet, das eine feste Fixationsentfernung und eine fronto-

parallele Ebene vorgab, über die Disparitätswerte skaliert wurden. Es besteht aus den Eckpositionen eines Rechteckes mit einer horizontalen Seitenlänge von 120 Bogenminuten und vertikal von 90 Bogenminuten. Dabei bestand der einzelne Eckindikator aus zwei orthogonal orientierten Linien mit einer Länge von 20 Bogenminuten horizontal und vertikal und einer Breite von jeweils 2 Bogenminuten.

Versuchsdurchführung

Um eine unterschiedliche Erkennbarkeit von Querdisparation unter den unterschiedlichen Bedingungen vergleichen zu können, musste der Querdisparationswert für die beiden Endpunkte für alle sechs Bedingungen auf denselben Wert festgelegt werden. Da aus der Literatur bekannt ist, dass die Disparationsempfindlichkeit für Bedingung sechs am höchsten ist, wurde zunächst für jede Versuchsperson der entsprechende Schwellwert für Bedingung sechs bestimmt.

Schwellenmessung

Die Schwellenmessung wurde mit jeweils 80 Präsentationen durchgeführt. Dabei erschien bei jeder Präsentation zunächst für ca. 1,5 s das periphere Fusionsmuster, gefolgt von der Reizpräsentation für 2 s und anschließend einem schwarzen Bildschirm von bis zu 3 s (Abbildung 3-4). Die Versuchsperson war instruiert worden, den Knopf in ihrer linken Hand zu drücken, wenn der linke Punkt ihr näher zu liegen schien als der rechte Punkt, und den Knopf in der rechten Hand, wenn der rechte Punkt näher zu sein schien und im Zweifelsfall zu raten, dass heißt immer zu antworten (forced choice). Die Antwort durfte erst erfolgen, nachdem das Reizmuster erlosch und musste innerhalb von 3 s erfolgen. Nach gegebener Antwort begann eine neue Präsentation wieder mit dem Fusionsmuster. Dabei diskriminierten die Versuchspersonen zwischen zwei zeitgleich präsentierten Punkten. Die Stimulation begann in der ersten Reizdarbietung mit einem Querdisparationswert von 2 Bogenminuten auf beiden Seiten (ungekreuzt und gekreuzt). Solange die Versuchsperson richtige Antworten gab, wurde die Schwierigkeit für nachfolgende Reizdarbietungen erhöht (die Querdisparation verringert) und bei falschen Antworten erleichtert (Querdisparation vergrößert). Die Variation folgte der PEST-Strategie (Parameter Estimation by Sequential Testing) (Taylor, M. M. & Creelman, C. D.,

1967). Die Versuchsperson erhielt keine Rückmeldung über richtige oder falsche Antworten. Nach erfolgter Messung wurde über die Test-Werte mit entsprechend richtigen und falschen Antworten eine psychometrische Funktion (über die Maximum-Likelihood-Methode) abgeschätzt. Die psychometrische Funktion lieferte eine relativ gute Schätzung des Querdisparationswertes, welcher einer Erkennbarkeit von 50% entspricht (75% korrekte Antworten).

Abbildung 3-4 [illegible]

Testmessungen

Der Querdisparationswert (theoretisch 50% Erkennbarkeit in Bedingung sechs) wurde nun in alle Reizmuster eingeführt. Jede Versuchsperson erhielt dabei Reize entsprechend ihrer eigenen Wahrnehmungsschwelle. In sechs Messungen wurden die sechs verschiedenen Reizmuster separat untersucht. Eine Messung bestand aus 50 Präsentationen und folgte der zeitlichen Anordnung aus der Schwellenmessung. Der Messwert war jedoch konstant (2-AFC auf konstantem Testwert). Die Instruktion glich den Anweisungen aus der Schwellenmessung. Es erfolgte keine Rückmeldung bezüglich der „Korrektheit“ der jeweiligen Antwort.

Ergebnisse

Wie in früheren Studien findet sich ein starker Einfluss in Abhängigkeit von der Anzahl der zwischengelagerten Punkte (gepaarter einseitiger t-Test; $p<0,05$ Bonferroni korrigiert). Die Anzahl der richtigen Antworten sinkt ausgehend von 75% für zwei Punkte, auf 71% für drei Punkte und auf 60% für fünf Punkte ab, wobei

sechs der Versuchspersonen berichteten, in der Reihe mit fünf Punkten keine Tiefe wahrzunehmen (Abbildung 3-5).

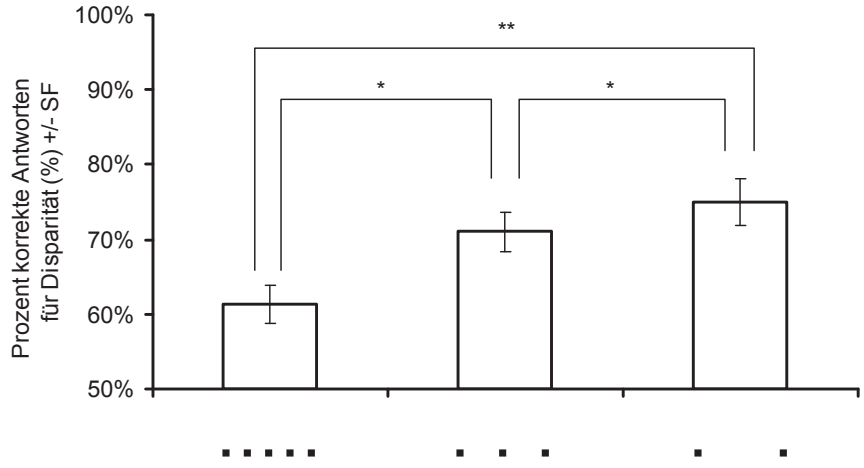


Abbildung 3-5

Wie bei den Reihen von Punkten findet sich derselbe Effekt auch bei den Kolumnen von Punkten. Der Rückgang in der Erkennbarkeit ist dabei vergleichbar stark für die Anzahl der dazwischen gelagerten Kolumnen wie für die zwischengelagerten Punkte. Dabei nimmt der Anteil richtiger Antworten ausgehend von zwei Kolumnen (80%), über drei Kolumnen (72%) bis zu fünf Kolumnen (59%) signifikant ab (gepaarter einseitiger t-Test; $p<0,05$ Bonferroni korrigiert). Auch hier gaben sechs Versuchspersonen an, bei der Bedingung mit fünf Kolumnen keine Tiefe mehr erkennen zu können (Abbildung 3-6).

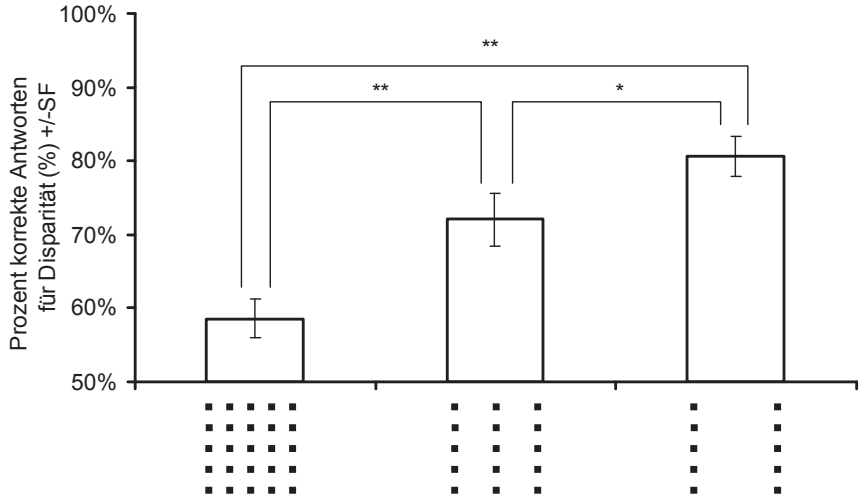


Abbildung 3-6 [illegible]2 [illegible]1 [illegible]1 [illegible]

Diskussion

Der schon in früheren Studien beschriebene starke Einfluss von zwischengelagerten Punkten in eindimensionalen Mustern findet sich auch bei Kolumnen von Punkten, also zweidimensionale Muster wieder (Fahle, M. & Westheimer, G., 1988; Fahle, M. & Westheimer, G., 1995). Die disparitätsbasierte Tiefenerkennung wird nicht nur innerhalb einer Punktreihe, sondern auch innerhalb einer Matrix von Punkten massiv reduziert. Sie ist abhängig von der Anzahl der Elemente auf der horizontalen Achse, bei einer Kippung entlang einer vertikalen Achse. Wichtig festzuhalten ist jedoch, dass nicht die reine Zunahme von Bildpunkten einen negativen Einfluss auf die Erkennbarkeit hat. Denn bei Bedingung 3 wurden mehr Punkte dargestellt als bei Bedingung 6, und dennoch sank die Erkennbarkeit nicht, sondern verbesserte sich stattdessen leicht.

Der hier gefundene Effekt kann, abgesehen von der Kombination von disparitätsbasierten und an Bedeutung gewinnenden perspektivischen Tiefenhinweisen oder zentraler Inhibition, auch durch falsche Punktpaarung erklärt werden. In diesem Experiment wurden horizontale Disparitäten verwendet, um den

Eindruck von Tiefe zu erzeugen. Es ist vorstellbar, dass das visuelle System dem Problem gegenübersteht, die richtigen Punkte zusammenzuführen, das sogenannte Korrespondenzproblem. Zumindest theoretisch ist es möglich, einen Punkt mit zwei verschiedenen Nachbarpunkten zu paaren; einen, der dicht dran ist (beabsichtigt), und einen weiteren des weiter entfernten Punktpaares (unbeabsichtigt). Mit zunehmender Punktanzahl verschärft sich dieses Problem, da der relative Abstand zu den Nachbarpunkten reduziert wird und folglich die Stereosensitivität abnehmen kann. Dieser unwahrscheinliche horizontale Nachbareffekt betrifft nicht die Erkennbarkeit für die zwei Kolumnen, da die Punkte hier vertikal benachbart liegen.

Experiment 2 Disparitätsbasierte Kippung entlang einer horizontalen Achse

Um einen horizontalen Nachbareffekt auszuschließen, wird die Achse der Kippung um 90 Grad gedreht. Die zu vergleichenden Punkte liegen nun entlang einer vertikalen Linie und nicht einer horizontalen, und die eingebrachte Querdisparität ist orthogonal orientiert. Eine mögliche Fehlpaarung zwischen benachbarten Punkten kann somit für eine Linie von Punkten ausgeschlossen werden, ist aber zu erwarten für die Kolumnen von Punkten. Die Bezeichnung der Reize ändert sich entsprechend ihrer Orientierung, die Linie von Punkten wird nun als Kolumne aufgefasst, und die Matrix von Punkten wird in Reihen von Punkten unterschieden. Innerhalb der Kolumne von Punkten sollte nun kein Sensitivitätsverlust für Querdisparitiät mehr gefunden werden, und gleichzeitig sollte sich die Erkennbarkeit für die Reihen von Punkten aufgrund des minimalen horizontalen Punktabstandes von 15 Bogenminuten verschlechtern. Sollte der Effekt jedoch durch perspektivische Information oder zentrale Inhibition hervorgerufen werden, müssten dieselben Effekte beobachtet werden wie in Experiment 1.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment 2 nahmen dieselben Versuchspersonen teil wie am Experiment 1.

Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau änderte sich gegenüber Experiment 1 nicht.

Versuchsreiz

Es wurden sechs verschiedene Reizmuster getestet (Abbildung 3-7). Dabei konnte der Stimulus entweder aus Punkten auf einer gedachten vertikalen Linie oder aus Reihen in einer gedachten quadratischen Matrix bestehen. Der einzelne Punkt hatte einen Durchmesser von ca. 1,5 Bogenminuten und eine Helligkeit von ca. 150 cd/m^2. Eine Reihe war definiert durch fünf horizontal orientierte Punkte mit einem Punktabstand von 15 Bogenminuten und einen Endpunktabstand von 60 Bogenminuten. Drei Stimulusmuster bestanden aus zwei, drei oder fünf Punkten und drei Stimulusmuster aus zwei, drei oder fünf Reihen. Der vertikale Abstand zwischen den Endelementen (Punkte oder Kolumnen) betrug 60 Bogenminuten. Der Abstand bei drei Stimuluselementen betrug zwischen den Punkten 30 Bogenminuten und bei fünf Elementen 15 Bogenminuten. Tiefe wurde über gekreuzte und ungekreuzte Querdisparation an den vertikalen Endpunkten eingeführt. Die Punkte auf entweder der oberen Seite oder der unteren Seite des Stimulusmusters konnten eine ungekreuzte Querdisparation (fern) aufweisen, wobei die Punkte auf der gegenüberliegenden Seite eine gekreuzte Querdisparation (nah) hatten. Dabei war der Betrag der ungekreuzten oder gekreuzten Querdisparation auf beiden Seiten gleich. Bei Mustern mit mehr als zwei Elementen hatten die zwischengelagerten Elemente eine Querdisparation entsprechend ihrer Position: Die Punkte oder die Elemente lagen dabei auf einer gedachten Linie zwischen den Endpunkten in der Tiefe. Zwischen den Präsentationen wurde dasselbe periphere Fixationsmuster gezeigt wie im Experiment 1.

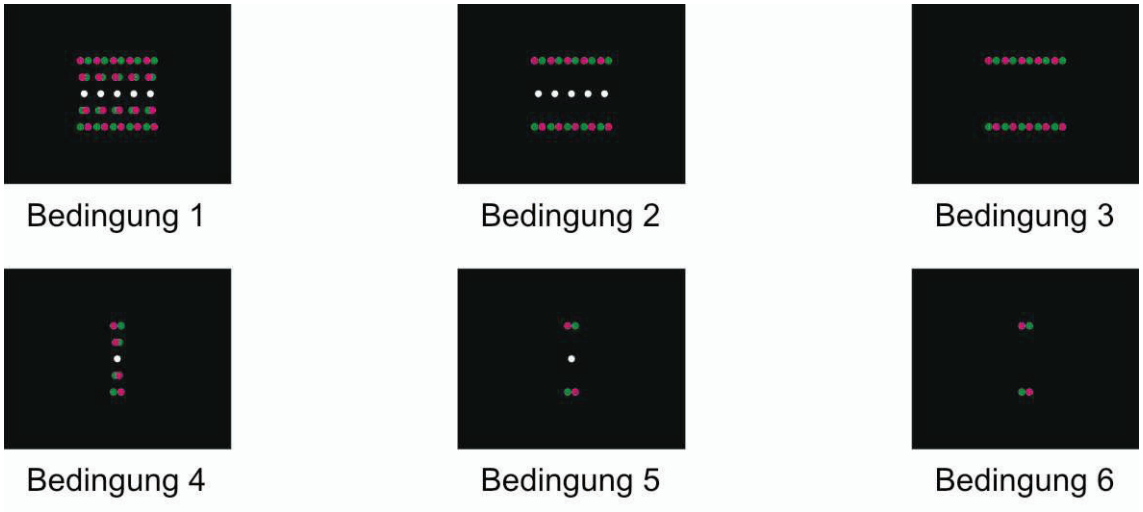


Abbildung 3-7 [illegible]

Versuchsdurchführung

Schwellenmessung

Die Versuchsdurchführung glich im Wesentlichen der Versuchsdurchführung in Experiment 1. Da sich jedoch die Lage der zu diskriminierenden Punkte änderte, erfolgte die Instruktion an die Versuchspersonen in abgewandelter Form. Die Versuchsperson wurde instruiert, den Knopf in ihrer linken Hand zu drücken, wenn der obere Punkt ihr näher zu liegen schien als der untere Punkt, und den Knopf in der rechten Hand, wenn der untere Punkt näher zu sein schien. Die Antwort durfte erst erfolgen, nachdem das Reizmuster erloschen war, und musste innerhalb von 3 s gegeben werden. Nach gegebener Antwort begann eine neue Präsentation wieder mit dem Fusionsmuster. Die Messung bestand aus 80 Präsentationen. Entsprechend der PEST-Startegie (siehe Experiment 1) und der anschließenden Abschätzung der psychometrischen Funktion konnte der Schwellwert bestimmt werden.

Testmessungen

Der Querdisparationswert (theoretisch 50% Erkennbarkeit in Bedingung sechs) wurde nun bei allen Reizmustern eingeführt. Jede Versuchsperson erhielt dabei Reize entsprechend ihrer eigenen Wahrnehmungsschwelle. In sechs Messungen wurden die sechs verschiedenen Reizmuster separat untersucht. Eine Messung bestand aus 50 Präsentationen und folgte der zeitlichen Anordnung aus der

Schwellmessung. Der Messwert war jedoch konstant (2-AFC auf konstantem Testwert). Die Instruktion glich den Anweisungen aus der Schwellenmessung. Es erfolgte keine Rückmeldung bezüglich der „Korrektheit“ der jeweiligen Antwort.

Ergebnisse

Es findet sich ein Einfluss der Anzahl der zwischengelagerten Punkte (einseitig gepaarter t-Test; $p<0,05$ Bonferroni korrigiert) wie im Experiment 1 für das um 90° gedrehte Muster, jedoch nicht im selben Ausmaß. Die disparitätsbasierte Tiefe wird bei fünf Punkten noch in 68% der Fälle richtig beantwortet, bei drei Punkten in 74% und bei zwei Punkten in 77% (Abbildung 3-8).

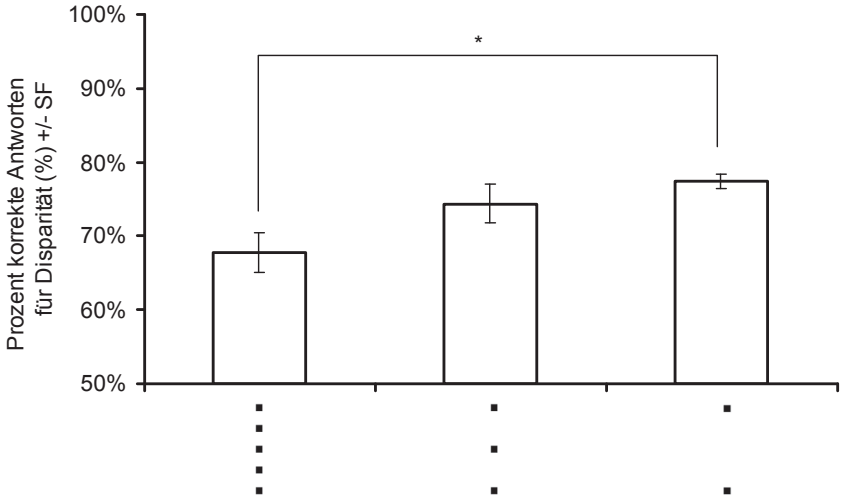


Abbildung 3-8

Wie für die Kolumnen von Punkten bleibt der Effekt auf den Anteil richtiger Antworten auch für die Reihen von Punkten bestehen. Die Detektierbarkeit für disparitätsbasierte Tiefe nimmt dabei von zwei Reihen (80%), über drei Reihen (69%) bis hin zu fünf Reihen (65%) ab (Abbildung 3-9).

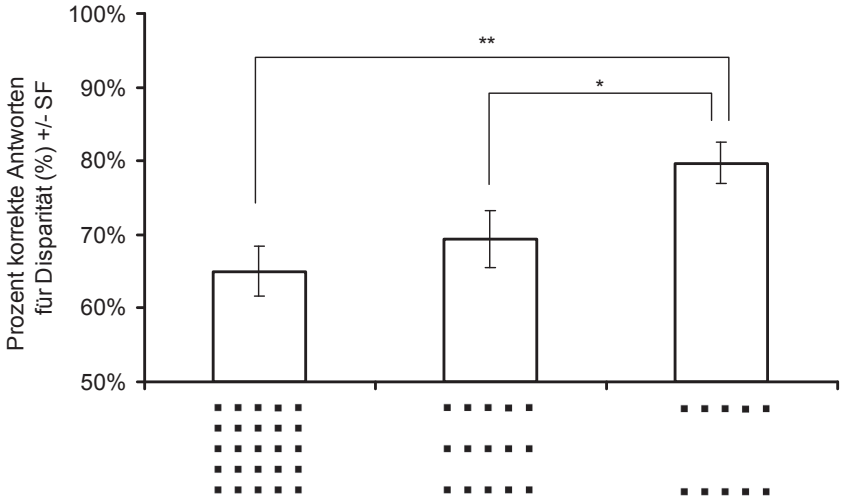


Abbildung 3-9

Diskussion

Die Rotation von 90 Grad führte nicht zu einem Ausbleiben des Einflusses dazwischen liegender Elemente. Der Effekt ist zwar leicht abgeschwächt, besteht aber weiter fort. Im Gegensatz zu den Erwartungen in Hinblick auf den Einfluss benachbarter Punkte zeigt sich eine schlechtere Erkennbarkeit erst bei Hinzufügen von weiteren Reihen. Perspektivischer Einfluss oder zentrale Inhibition erscheinen wahrscheinlicher als ein Nachbareffekt.

Experiment 3 Perspektivenbasierte Kippung entlang einer vertikalen Achse

Perspektive trägt möglicherweise bei zur Verschlechterung der Erkennbarkeit für disparitätsbasierte Tiefe. Aber hierfür muss Perspektive zwei Bedingungen erfüllen: Es muss eine Möglichkeit existieren, um in mindestens fünf der sechs Muster perspektivische Informationen einzuführen (für Bedingung sechs unmöglich aus klar erkennbaren Gründen), und der Informationsgehalt oder die Erkennbarkeit muss invers korreliert sein mit der Erkennbarkeit von disparitätsbasierter

Tiefenwahrnehmung (Hillis, J. M., Watt, S. J., Landy, M. S., & Banks, M. S., 2004). Die erste Bedingung kann durch das entsprechende Stimulusdesign erfüllt werden. Für Matrizen kann innerhalb der Kolumnen durch perspektivische Verkürzung perspektivische Tiefe erzeugt werden, eine Seite wird entsprechend verkürzt und die andere verlängert. Für eine Reihe von Punkten müssen die einzelnen horizontalen Punktabstände entsprechend den perspektivisch richtigen Abständen angeglichen werden. Die zweite Bedingung ergibt sich daraus, dass die beobachtete Erkennbarkeit für disparitätsbasierte Tiefenerkennung mit zunehmender Elementanzahl abnimmt. Somit muss bei einer Reizkombination die perspektivische Information gestiegen sein (Knill, D. C. & Saunders, J. A., 2003). Ein Anstieg im Informationsgehalt sollte sich auch in den Erkennbarkeiten innerhalb der einzelnen Punktmuster nachvollziehen lassen. Perspektive, definiert über ein Punktmuster aus vielen Elementen, sollte besser erkannt werden als die Perspektive in einem Muster mit weniger Elementen. Wird ein solcher Effekt nicht deutlich, kann die Schwellenerhöhung (Erkennbarkeitsverlust) in komplexeren Stimuli nicht über die Perspektiveninformation der hier konzipierten Reize erklärt werden.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment 3 nahmen 7 Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 26 Jahren +/- 2 Jahre. Drei der Versuchspersonen waren weiblich und vier männlich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 Euro pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Alle Versuchspersonen hatten bereits Erfahrung mit stereoskopischen Tiefenwahrnehmung und dem Versuchsablauf in früheren Experimenten gesammelt. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau änderte sich gegenüber Experiment 1 nicht.

Versuchsreiz

Dieselben Reizmuster wie in Experiment 1 wurden verwendet. Im Gegensatz zu den vorangegangenen Experimenten wurde hier keine Querdisparation eingeführt, sondern eine perspektivische Änderung der Abstandsverhältnisse, unterschiedlich für die Punkte auf einer gedachten horizontalen Linie und für die Kolumnen von Punkten (Abbildung 3-10). In den Punkten auf einer Linie wurde Perspektive über eine ungleiche Änderung der Abstandsverhältnisse eingeführt. Im Beispiel der fünf Punkte auf einer Linie wird der Punktabstand von links nach rechts oder von rechts nach links größer, entsprechend einer angenommenen Tiefenverschiebung. Der zugrundeliegende Differenzbetrag teilte sich gleich für beide Seiten auf (Verkürzung entsprach der Verlängerung). Die Einführung der Perspektive in den Kolumnen erfolgte über Änderungen der vertikalen Punktabstände. Dabei wurden die Abstände zwischen den Punkten auf der einen Seite um denselben Betrag eingekürzt, wie sie auf der anderen Seite verlängert wurden. Etwaige Abstände der dazwischen liegenden Elemente wurden entsprechend ihrer Position eingekürzt bzw. verlängert. Dabei lagen die Punkte einer Reihe immer noch auf einer gedachten Linie.

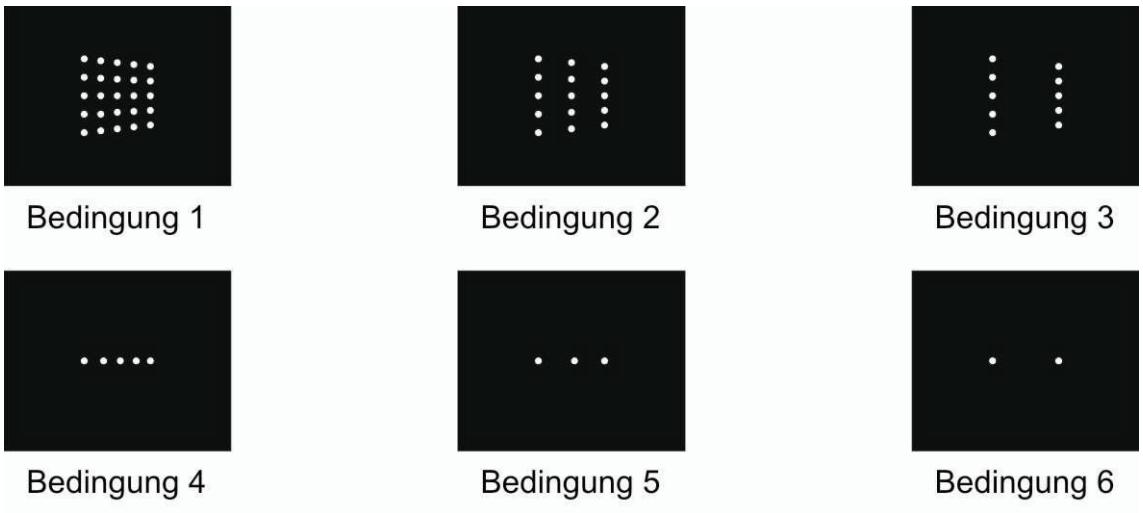


Abbildung 3-10

Versuchsdurchführung

Nach erfolgter Dunkeladaptation erfolgten für jede Versuchsperson zwei Schwellenmessungen und anschließend die Testmessungen für alle sechs Reizmuster. Da sich die Art und Weise unterschied, wie die Perspektive in die einzelnen Stimulusmuster eingeführt wurde, mussten für die Punkte und Kolumnen getrennte Schwellenmessungen durchgeführt werden. Die Reihenfolge der Schwellenmessungen war für jede Versuchsperson zufällig. Im Anschluss an die jeweilige Schwellenmessung fanden die drei zugehörigen Testmessungen statt (in zufälliger Reihenfolge). Die drei Bedingungen mit Kolumnen von Punkten wurden mit dem Schwellenwertergebnissen aus Bedingung eins und die drei Bedingungen mit Reihen von Punkten mit dem Schwellenwertergebnissen aus Bedingung vier durchgeführt.

Schwellenmessung für die Reihen von Punkten

Die Versuchsperson wurde instruiert, entweder mit dem rechten oder mit dem linken Knopf auf der Seite zu drücken, die ihr perspektivisch näher zu sein schien. Es wurde kein Hinweis darauf gegeben, welche Qualität des Reizes für diese Entscheidung zu beachten sei. Die Antwort durfte erst erfolgen, nachdem das Reizmuster erloschen war, und musste innerhalb von 3 s gegeben werden. Unmittelbar nach dem Knopfdruck begann eine neue Präsentation wieder mit dem Fusionsmuster. Die perspektivische Verschiebung der Punkte nahm ab bei richtigen Antworten und nahm zu bei falschen Antworten. Die Messung bestand aus 80 Präsentationen. Entsprechend der PEST-Strategie (siehe Experiment 1) und der anschließenden Abschätzung der psychometrischen Funktion konnte die Schwelle bestimmt werden. Die Versuchperson erhielt über einen Piepton eine Rückmeldung, wenn sie falsch geantwortet hatte (negatives Feedback).

Schwellenmessung für Kolumnen von Punkten

Die Instruktion der Versuchsperson glich der Anweisung aus der Schwellenmessung für Reihen von Punkten, jedoch mit einem Unterschied. Der Versuchsperson wurde bewusst gemacht, dass die kürzere Seite als ferner und die längere Seite als näher anzusehen war. Die eigentliche Schwellenmessung wurde mit derselben Prozedur durchgeführt wie in der Schwellenmessung für die Reihe von Punkten.

Testmessungen

Die Testmessungen wurden mit dem Schwellenwert für die entsprechende Bedingung für 50 Präsentationen ohne Fehler-Rückmeldung gemessen. Die zeitliche Abfolge der Präsentation entsprach der in den Experimenten 1 und 2. Die Anweisung für die Versuchspersonen war gleich der Anweisung aus der Schwellenmessung. Versuchspersonen berichteten jedoch bei drei Punkten, anstelle der perspektivisch empfundenen Nähe darauf geachtet zu haben, ob der mittlere Punkt mehr auf der linken Seite lag oder auf der rechten. Somit führte ein Teil der Versuchspersonen in Bedingung fünf keine perspektivische Beurteilung, sondern einen „Line-Bisection-Task“ durch.

Ergebnisse

Die Erkennbarkeit für eine perspektivisch-basierte Tiefe nimmt mit der Punktanzahl ab. So erreichen die Versuchspersonen bei fünf Punkten 77% richtige Antworten, bei drei Punkten 72% und bei zwei Punkten 46%. Die entscheidenden zwei Bedingungen von fünf Punkten und drei Punkten unterschieden sich nicht signifikant voneinander. Die Bedingung zwei liegt mit knapp 46% richtigen Antworten unter der Ratewahrscheinlichkeit (nicht signifikant) und steht damit in Einklang mit der Erwartung von 50%, da bei lediglich zwei Punkten keine perspektivische Tiefe eingebracht werden kann (Abbildung 3-11).

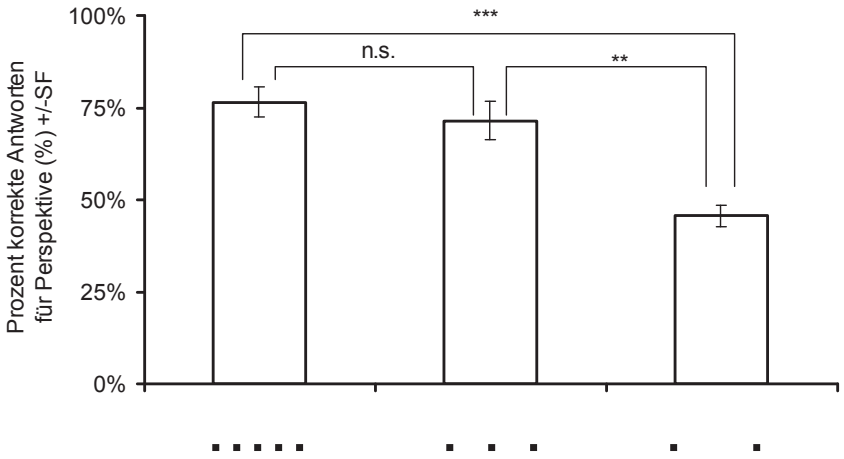


Abbildung 3-11

Für die Kolumnen findet sich ein klarer Unterschied in der Detektierbarkeit von Perspektive zwischen der Bedingung mit fünf Kolumnen und der mit drei Kolumnen. Gleiches gilt für den Unterschied zwischen der Bedingung mit fünf Kolumnen gegenüber der mit zwei Kolumnen (einseitiger gepaarter t-Test: $p<0,05$ Bonferroni korrigiert). Dabei nimmt der Anteil korrekter Antworten von 77% (fünf Kolumnen) zu 64% (drei Kolumnen) ab und bleibt annähernd gleich für zwei Kolumnen (63%) (Abbildung 3-12).

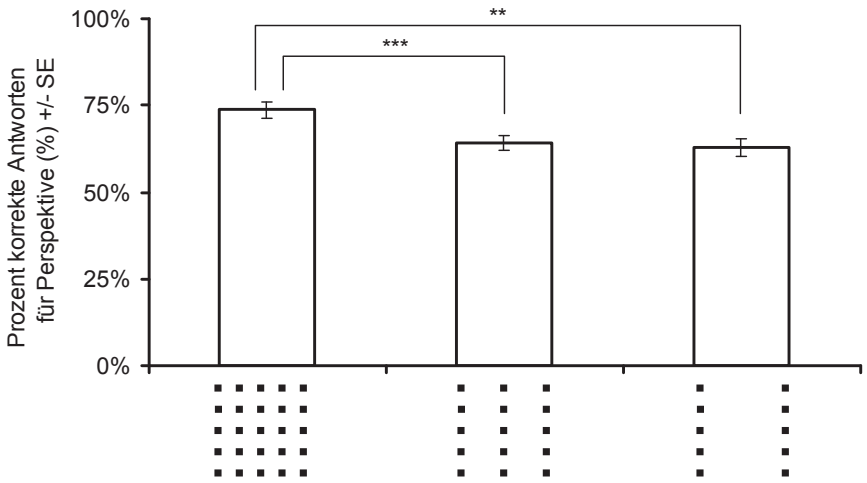


Abbildung 3-12

Diskussion

Das Erkennen von Perspektive ist in den Kolumnen mit Punkten reduziert. Damit ist die zweite Voraussetzung erfüllt, um disparitätsbasierte und perspektivische Tiefenhinweise zu kombinieren. In der Reihe von Punkten nimmt die Erkennbarkeit von Perspektive nicht ab, nämlich bei der Reduktion von fünf Punkten zu drei Punkten auf einer horizontalen Linie. Die Perspektivenerkennung ist bei der Bedingung mit den zwei Punkten auf das Niveau der Ratewahrscheinlichkeit abgesunken, da hier keinerlei perspektivische Hinweise möglich sind. Eine mögliche Ursache für das Ausbleiben einer Verschlechterung für den Übergang von fünf Punkten zu drei Punkten ist darin zu suchen, dass Versuchspersonen ihr Antwortverhalten nicht mehr von der gestellten Aufgabe abhängig machten. Sie beantworteten nicht mehr die Frage: Welcher der beiden äußeren Punkte liegt mehr im Vordergrund?, stattdessen antworteten sie entsprechend einer gedachten Linie, aufgespannt von den beiden Endpunkten, die von einem dritten Punkt geteilt wird. Damit folgeten sie einem „three-point-bisection-task“, der nicht mehr mit einer Perspektivenerkennung konform geht (Klein, S. A. & Levi, D. M., 1985; Poggio, T., Fahle, M., & Edelman, S., 1992). Zwei Versuchspersonen gaben nach dem

Experiment an, die Aufgabe entsprechend gewechselt zu haben. Eine Aufgabenänderung, sei sie nun bewusst oder unbewusst vorgenommen, kann zu unterschiedlichen Erkennbarkeiten führen. Abschließend ist festzuhalten, dass nicht entschieden werden kann, ob die zweite Voraussetzung, das heißt ob eine Verschlechterung mit abnehmender Punktanzahl stattfindet, für eine Reihe von Punkten gilt. Daher werden in den folgenden Experimenten die Reihe von Punkten nicht mehr betrachtet.

Experiment 4 Herleitung der Standardabweichung für die Perspektivenschwelle und für die Disparitätsschwelle

Da im folgenden Experiment 4 Perspektive und Disparität im Sinne der optimalen Reizkombination kombiniert werden sollen, müssen sowohl der Schwellenwert als auch die Standardabweichung der Antwortverteilung bekannt sein. Da in der Modellannahme davon ausgegangen wird, dass beide Hinweisreize (Perspektive und Disparität) nicht getrennt vorliegen und somit nicht unabhängig gemessen werden können, entspricht der gemessene Schwellenwert nicht der Erkennbarkeit von Disparität oder Perspektive getrennt, sondern der kombinierten Wahrnehmung . Denn auch eine Dipartität von „Null“ stellt ein Merkmal dar, das einen vorhandenen perspektivischen Merkmal widersprechen kann, und imgekehrt eine Perspektive „fronto-parallel“ natürlich das stereoskopische Tiefenempfinden entgegenwirken, wie die Literatur zur Genüge zeigt (Knill, D. C. & Saunders, J. A., 2003; Hillis, J. M., Watt, S. J., Landy, M. S., & Banks, M. S., 2004). Die Eigenschaften einer kombinierten Wahrnehmung sind jedoch nicht direkt aus den Parametern einer Schwellmessung für Perspektive oder Disparität ableitbar. Erst wenn man beide Schwellmessungen unter der Annahme verbindet, dass in beiden Fällen eine vergleichbare Wahrnehmung vorliegt, da beide kombinierten Funktionen aus ähnlichen Prozessen hervorgegangen sind, wird eine Abschätzung der Parameter möglich. Vergleichbar bedeutet, dass sowohl die psychometrische Funktion für Perspektive als auch die für Disparität durch eine Standardabweichung definiert sein muss. Beide Funktionen hängen mit derselben Konstante vom Schwellwert ab. Unter den Bedingungen einer erzwungenen Wahlentscheidung ist nicht von einem solchen Zusammenhang auszugehen, da die Schwelle und die Standardabweichung nicht direkt voneinander abhängen (Macmillan, Neil A. & Creelman, C. Douglas, 2005). Daher wird in diesem

Experiment geprüft, ob die Standardabweichung (σ) und der Schwellwert (S) für Perspektive und Disparität im folgenden Zusammenhang stehen:

$\sigma_D = k \square S_D$ und $\sigma_P = k * S_P$, (Gl.22)

wobei k eine Konstante ist, die für Perspektive und Disparität identisch ist.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment 4 nahmen 7 Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 27 Jahren +/- 2 Jahre. Vier der Versuchspersonen waren weiblich und drei männlich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 Euro pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Sechs der Versuchspersonen hatten bereits Erfahrung mit stereoskopischer Tiefe und dem Versuchsablauf in früheren Experimenten gesammelt. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau änderte sich nicht gegenüber Experiment 1.

Versuchsreiz

Im Experiment 4 wurden die Messungen nur anhand der Bedingung drei (zwei Kolumnen von Punkten) durchgeführt. Dabei folgte die Reizgenerierung für Querdisparation der im Experiment 1 und für die Perspektive der im Experiment 3 für Kolumnen von Punkten beschriebenen Methode. Bei den Schwellenmessungen gab es eine Rückmeldung bei falschen Antworten (negatives Feedback) in Form eines Pieptons.

Die Reizintensitäten bei den Testmessungen waren abhängig von den eingangs abgeschätzten Schwellwerten (siehe Versuchsdurchführung). Dabei wurde davon ausgegangen, dass der jeweilige Schwellwert (S) und die Standardabweichung (σ) voneinander abhängig waren (siehe Abschnitt: Optimale Reizintegration innerhalb eines Reizmusters). Unter dieser Voraussetzung und da an der Schwelle eine Erkennbarkeit von 50% (75% korrekte Antworten) gewährleistet war, wurde weiter angenommen, dass die Standardabweichung um den Faktor (Konstante k) 1,482 größer war als der Wert der Schwelle. Der angenommene Faktor ergab sich aus einer unabhängigen Voruntersuchung. Aus der Standardabweichung und dem Schwellenwert ließ sich eine Verteilungsfunktion (Gauß-Verteilung) von Prozent korrekten Antworten ermitteln. Diese war wiederum der Ausgangspunkt, um Reizintensitäten vorherzusagen, die zu 55%, 65%, 75% (Schwellwert), 85% und 95% richtigen Antworten führten.

Versuchsdurchführung

Nach erfolgter Dunkeladaptation erfolgten für jede Versuchsperson zwei Schwellmessungen (Querdisparation und Perspektive) und im Anschluss an die jeweilige Schwellmessung die Testmessungen für jeweils fünf verschiedene Reizintensitäten. Die Abfolgen der Schwellenmessungen und die Reihenfolgen der fünf Testmessungen waren für jede Versuchsperson zufällig.

Schwellenmessungen

Die Schwellenmessung fand entsprechend Experiment 1 für Querdisparation und entsprechend Experiment 3 für Perspektive statt.

Testmessungen

Die Testmessungen erfolgten in zufälliger Reihenfolge getrennt für Disparität und Perspektive und getrennt voneinander für die einzelnen errechneten Reizintensitäten entsprechend einer Erwartung von 55%, 65%, 75%, 85% und 95% richtigen Antworten. Jede der insgesamt 10 Messungen erfolgte wie in der Versuchsdurchführung von Experiment 1 und 3 beschrieben und bestand aus 50 Reizpräsentationen. Es gab keine Rückmeldung über die „Korrektheit“ der Antworten.

Ergebnisse

Die Messungen ergeben, dass die Standardabweichung sowohl für Perspektive als auch Disparität direkt abhängig von der gemessenen Schwelle ist (Abbildung 3-13). Die Beziehung kann entsprechend der Gleichung 22 ausgedrückt werden. Somit ist eine wichtige Voraussetzung erfüllt, unter der die optimale Reizintegration auch unter verkürzten Messbedingungen durchführbar und zulässig ist.

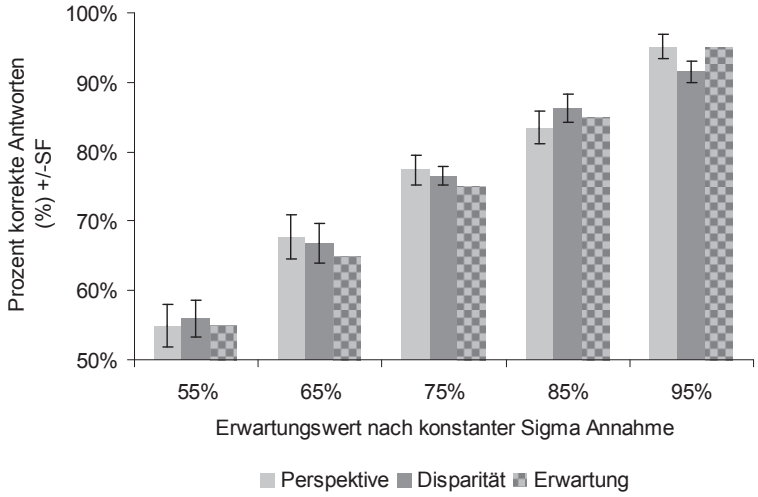


Abbildung 3-13

Diskussion

Die Standardabweichung und die Schwelle stehen sowohl für die Perspektivenschwelle als auch für die Disparitätsschwelle in einem konstanten Zusammenhang. Damit ist gezeigt, dass die Standardabweichung für die Experimente direkt aus der Schwelle abgeschätzt werden kann. Im Folgenden entfällt die unabhängige Schätzung der Standardabweichung, da sie direkt aus der Schwelle abgeschätzt werden kann. Hierbei handelt es sich um einen Sonderfall ohne Anspruch auf Allgemeingültigkeit. Gleichzeitig stützt es die Modellannahme, dass Perspektive wie auch Disparität entsprechend der idealen Reizkombination zum

Tiefeneindruck beitragen. Überdies öffnet sich ein neues Feld, andere Stimuli, die getrennt oder zusammen zu einem Eindruck in einer Dimension führen können, auf diese Beziehung zwischen Standardabweichung und Schwelle hin zu untersuchen.

Experiment 5 Reizkombination von Disparität und Perspektive

Um die Behauptung zu prüfen, dass die Verschlechterung der Erkennbarkeit auf eine Reizkombination zurückzuführen ist, werden Disparitäts- und Perspektivenwerte entsprechend einer Erkennbarkeit von 20% und 60% kombiniert (entspricht einem erwarteten Prozent korrekt Wert für 60% und 80%). Dabei kann die Kombination im Sinne einer Verstärkung erfolgen: Beide Reize geben eine Kippung in dieselbe Richtung vor, oder im Sinne eines Antagonismus: Beide Reize geben eine Kippung in unterschiedliche Richtungen vor. Bei einer Kombination in gleicher Richtung wird sowohl bei einer unabhängigen linearen Summation als auch bei der optimalen Reizkombination eine deutliche Verbesserung erwartet (Meinhardt, G. & Persike, M., 2003; Hillis, J. M., Watt, S. J., Landy, M. S., & Banks, M. S., 2004), wohingegen kein Einfluss bei zentraler Hemmung zu erwarten ist. Bei einer zentralen Hemmung würde auch im Falle einer Kombination das Auftauchen einer Kolumne in der Mitte zwischen den Endkolumnen eine Verschlechterung der Erkennbarkeit hervorrufen. Die optimale Reizkombination sagt jedoch eine stärkere Verbesserung voraus als die unabhängige lineare Summation. Im Weiteren kann die unabhängige lineare Summation nicht zwischen Reizkombination im Sinne einer Kooperation oder eine Antagonismus unterscheiden. Folgt die Erkennbarkeit der unabhängigen linearen Summation, so werden beide Reize getrennt verarbeitet, und auch ein starker Perspektiven-Hinweisreiz (fronto-parallele Orientierung) sollte keinen Einfluss auf die disparitätsbasierte Tiefenerkennung haben, da er keinen Hinweis geben kann, welche Seite vorne oder hinten liegt. Die Wahrscheinlichkeit eine richtige Antwort zu geben, hängt dann ausschließlich vom Disparitätshinweis ab. Folgt die Erkennbarkeit der Tiefe jedoch dem idealen Reizkombinationsmodell, so ist ein starker Beitrag im Tiefenerleben auch dann zu erwarten, wenn einer der beiden Reize eine fronto-parallele Orientierung vorgibt.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment 5 nahmen sieben Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 23 Jahren +/- 2 Jahre. Vier der Versuchspersonen waren weiblich und drei männlich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 Euro pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Drei der Versuchspersonen hatten bereits Erfahrung mit stereoskopischer Tiefe und dem Versuchsablauf in früheren Experimenten gesammelt. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Änderungen am Versuchsaufbau gegenüber den vorherigen Experimenten (1-4) wurden nicht vorgenommen.

Versuchsreiz

Im Experiment 5 wurden die Schwellmessungen und Testmessungen nur anhand der Bedingung drei (zwei Kolumnen von Punkten) durchgeführt. Dabei folgte die Reizgenerierung für die Schwellmessungen für Querdisparation der in Experiment 1 und für die Perspektive der in Experiment 3 für Kolumnen von Punkten beschriebenen Methode. Bei beiden Schwellmessungen gab es eine Rückmeldung, wenn falsch geantwortet wurde (einen Piepton).

Für die Testmessungen wurden die Reizintensitäten entsprechend der Methode von Experiment 4 aus der etablierten Beziehung zwischen Standardabweichung und Schwelle für eine Erkennbarkeit von 20% und 60% separat für Disparität und Perspektive berechnet. Es wurden demzufolge acht verschiedene Reizmuster generiert, die sowohl perspektivische als auch disparitätsbasierte Attribute hatten. Neben der Verkürzung und Verlängerung der Punktabstände innerhalb der beiden

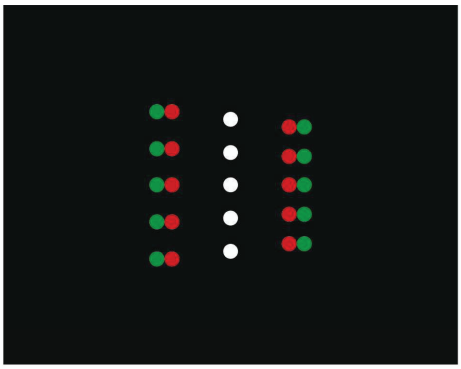
Kolumnen war auch für die entsprechenden Punkte einer Kolumne eine ungekreuzte oder gekreuzte Querdisparation vorhanden. Dabei konnte die Kombination in vier Bedingungen in Sinne einer Kooperation erfolgen oder im Sinne eines Antagonismus (Abbildung 3-14).

Kombination in Sinne einer Kombination

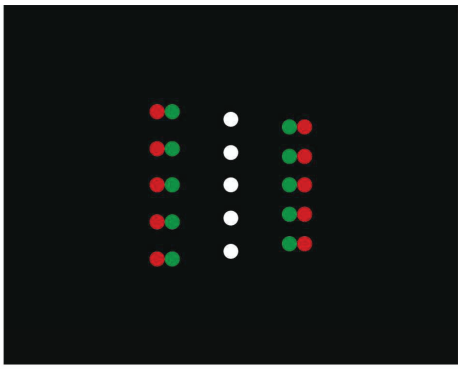
Kombiniert wurden die Intensitätswerte mit einem Anteil zu erwartender richtiger Antworten von 60% für Disparität mit einem Anteil richtig zu erwatender Antworten von 60% für Perspektive (D60%/P60%), von 60% für Disparität mit einer von 80% für Perspektive (D60%/P80%), von 80% für Disparität mit einer von 60% für Perspektive (D80%/P60%) und für 80% Disparität mit einer von 80% für Perspektive (D80%/P80%).

Kombination in Sinne eines Antagonismus

Kombiniert wurden die Intensitätswerte mit einem Anteil zu erwartender richtiger Antworten von 60% für Disparität mit einem Anteil zu erwartender richtiger Antworten von -60% für Perspektive (D60%/P-60%), von 60% für Disparität mit einer von -80% für Perspektive (D60%/P-80%), von 80% für Disparität mit einer von -60% für Perspektive (D80%/P-60%) und für 80% Disparität mit einer von -80% für Perspektive (D80%/P-80%).



Reizkombination
in Sinne einer Kooperation



Reizkombination
in Sinne eines Antagonismus

Abbildung 3-14

Versuchsdurchführung

Nach erfolgter Dunkeladaption wurden die Schwellen entsprechend der in Experiment 1 und Experiment 3 beschriebenen Prozeduren für Perspektive und Disparität in unterschiedlicher Reihenfolge für die einzelnen Versuchspersonen erhoben. Im Anschluss erfolgten die Testmessungen für die acht Bedingungen in zufälliger Reihenfolge. Die einzelne Messung bestand aus 50 Präsentationen, und es gab keine Rückmeldung bei „falschen“ oder bei „richtigen“ Antworten. Als „richtige“ Antworten wurden die Antworten gewertet, die der disparatitätsinduzierten Tiefenwahrnehmung entsprachen.

Ergebnisse

Die Detektierbarkeit für Tiefe entsprechend der Disparität verhält sich für die verschiedenen Kombinationen von Perspektive und Disparität im Rahmen der theoretischen Erwartungen aus der optimalen Reizintegration, mit einer Ausnahme: Die Kombination zweier unterschwelliger Tiefenhinweise (Perspektive 60% und Disparität 60%) führt zu einer verbesserten Erkennbarkeit, die die Vorhersage der optimalen Reizintegration übertrifft (Abbildung 3-15). Die Vorhersage durch die unabhängige Summation unterschätzt immer den Zuwachs in der Erkennbarkeit.

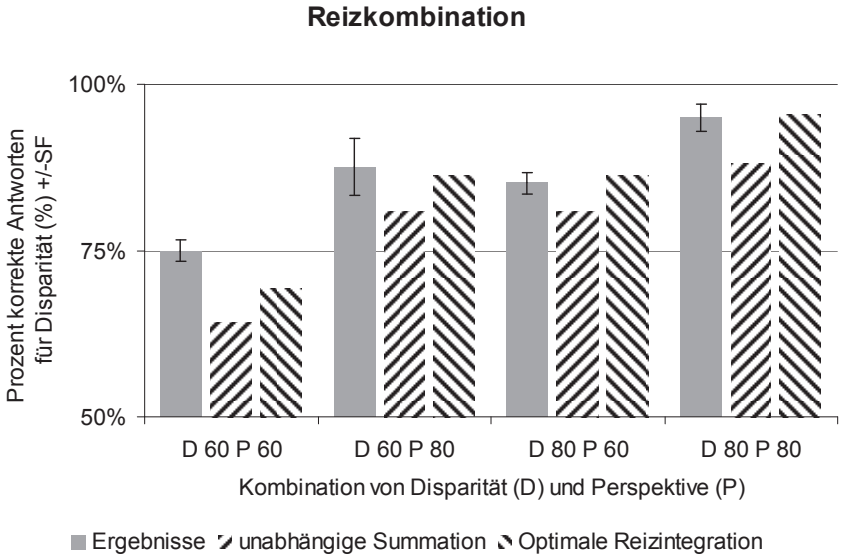


Abbildung 3-15

Bei einer Kombination beider Tiefenhinweise im Sinne eines Antagonismus deuten die Tiefenhinweise in unterschiedliche Richtungen; z.B. gibt der Disparitätshinweis an, die linke Seite sei näher, und der Perspektivenhinweis, die rechte Seite sei näher. In diesem Fall liefert die optimale Reizintegration eine gute Vorhersage für die Erkennbarkeit der verschiedenen Kombinationen. Die Zunahme der Streuung in den Daten bei der letzten Bedingung kann am besten erklärt werden durch die bisweilen stark unterschiedlichen Leistungen der verschiedenen Versuchspersonen, wobei zwei Versuchspersonen in der Kombinationsbedingung (80% Disparität und -80% Perspektive) nur noch entsprechend der Perspektive antworteten, während zwei andere nur entsprechend der Disparität. Die unabhängige Summation kann aufgrund ihrer Natur nur Verbesserungen vorhersagen, die der Reizkombination entsprechen (Abbildung 3-16).

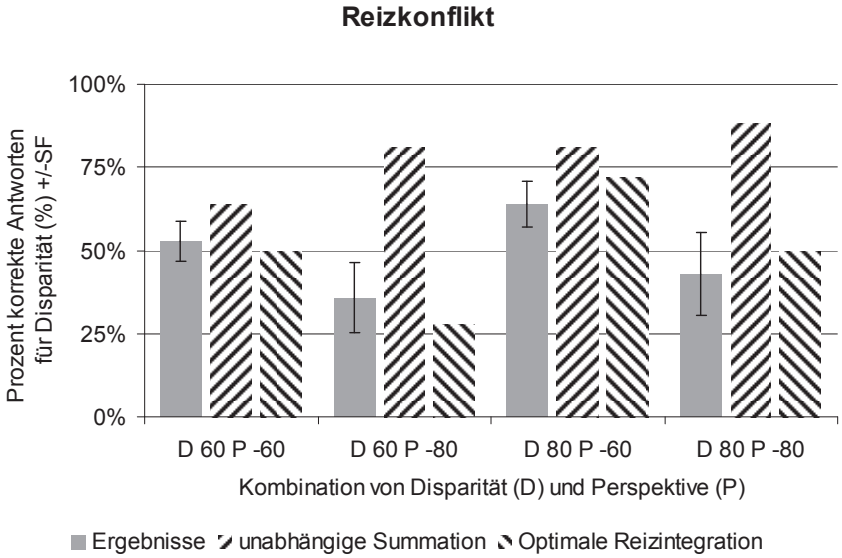


Abbildung 3-16

Diskussion

Die zentrale Hemmung kann ausgeschlossen werden, da die Reize eine deutlich verbesserte/verschlechterte Erkennbarkeit hatten, obwohl die eingebetteten Kolumnen genau zwischen den Endkolumnen platziert waren. Reizkombinationen in Sinne einer Kooperation und Sinne eines Antagonismus lassen sich am besten beschreiben und vorhersagen mittels der optimalen Reizkombination (Geisler, W. S., 2011). Es kann daher davon ausgegangen werden, dass auch bei Reizen, bei denen die Perspektive fronto-parallele Tiefe vorgibt, beide Reizanteile kombiniert wahrgenommen werden als ein Perzept. Eine Trennung zwischen beiden Wahrnehmungen ist nur zu vermuten, wenn einer der Reizanteile wegfällt oder der Unterschied so groß wird, dass eine gemeinsame zeitgleiche Wahrnehmung unmöglich wird (van Ee, R., van Dam, L. C. J., & Erkelens, C. J., 2002; van Ee, R., 2005). Tritt bei den Wahrnehmungen Rivalität auf, so sollten beide Reize einzeln gesehen werden und ihre jeweilige Wahrnehmung sollte nicht mehr der Reizkombination unterliegen.

Experiment 6 Binokulare Summation für Perspektive

Das Wegfallen von Disparität in der Perspektivenwahrnehmung kann leicht dadurch erreicht werden, dass ein Auge geschlossen oder abgedeckt wird. Damit schließt man allerdings auch die Perspektivenwahrnehmung im verdeckten Auge aus. Unter normalen Sehbedingungen tragen beide Augen zum visuellen Eindruck bei, und die Eingänge werden kombiniert (Blake, R., Sloane, M., & Fox, R., 1981). Daher liegt der Visus beider Augen gewöhnlich über dem Visus der beiden einzelnen Augen. Das Signal zu Rauschen verbessert sich entsprechend einer unabhängigen linearen Summation und leitet sich aus der Tatsache ab, dass zwei Sensoren unabhängig voneinander in der Lage sind, ein Signal zu detektieren. Dies ist wiederum eine konservative Annahme, da bekannt ist, dass Neurone auf kortikaler Ebene von V1 Eingänge von beiden Augen erhalten (Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M., 2000) und aufgrund von nicht linearer Summation eine verbesserte Detektion leisten können (Zemon, V., Pinkhasov, E., & Gordon, J., 1993; Anzai, A., Ohzawa, I., & Freeman, R. D., 1999). In diesem Experiment wird hingegen erwartet, dass die Versuchsperson nicht von einer binokularen Summation profitieren kann aufgrund der zeitgleich entstehenden Querdisparation, die eine fronto-parallele Ebene angibt (Null-Disparität). Eine Kombination von Disparität und Perspektive, entsprechend der im Experiment 5 veranschaulichten Zusammenhänge, erschwert die Detektion für Perspektive. Die zu erwartende Erkennbarkeit sollte daher hinter der Vorhersage der unabhängigen Summation zurückbleiben.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment 6 nahmen fünf Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 25 Jahren +/- 1 Jahr. Drei der Versuchspersonen waren weiblich und zwei männlich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 Euro pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Alle Versuchspersonen hatten bereits Erfahrung mit stereoskopischer Tiefe und dem

Versuchsablauf in früheren Experimenten gesammelt. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau aus den vorangegangenen Experimenten wurde beibehalten.

Versuchsreiz

Drei verschiedene Versuchsmuster (Bedingung eins, zwei und drei) wurden verwandt. Die eingeführte Perspektive folgte der im Experiment 3 beschriebenen Methode für Kolumnen von Punkten. Die zeitliche Reihenfolge der einzelnen Präsentationen und das verwendete periphere Fixationsmuster entsprachen den bisherigen Experimenten. Im Rahmen der Schwellenmessungen gab es eine Rückmeldung für falsche Antworten.

Versuchsdurchführung

Für jede Bedingung wurde der Schwellenwert bestimmt (entsprechend der Methode in Experiment 3) für Bedingung eins, zwei und drei. Im Anschluss folgten die Testmessungen entsprechend dem Schwellenwert. Dabei wurden in drei Unterbedingungen entweder das linke, das rechte oder kein Auge abgedeckt. Die Reihenfolge der drei Unterbedingungen war zufällig wie auch die Reihenfolge der Schwellenmessungen. Die Schwellenmessungen bestanden aus 80 Präsentationen und die Testmessungen aus jeweils 50 Präsentationen.

Ergebnisse

Die Ergebnisse sind im Rahmen einer vom Autor betreuten Projektes von der Gastwissenschaftlerin Dipl. biol. Meike Getschmann erhoben worden Die Erkennbarkeit der Perspektive nimmt nicht oder nur gering zu, wenn das Muster mit beiden Augen betrachtet wird im Gegensatz zu einer Betrachtung mit nur einem Auge. Beide Augen zusammen erreichen nicht die Verbesserung, die bei unabhängiger Summation zu erwarten war (Abbildung 3-17). Die Detektionsleistung

des stärkeren Auges ist in einigen Fällen sogar besser als die Leistung mit beiden Augen zusammen.

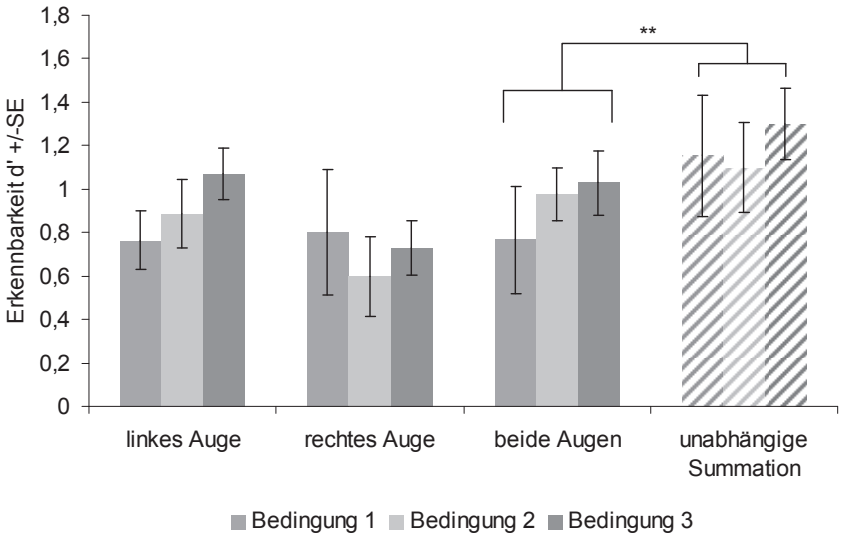


Abbildung 3-17 [illegible] *

Diskussion

Nur eine marginale Verbesserung in der Detektion von Perspektive konnte für beide Augen gegenüber dem besseren, einzelnen Auge gefunden werden. Die Erkennbarkeit von Perspektive ist im Wesentlichen beschränkt auf die Leistung des besseren Auges und erreicht nicht eine Verbesserung gemäß der unabhängigen linearen Summation. Wieder lässt sich das Ergebnis besser erklären durch eine angenommene Reizkombination anstelle von separater Verarbeitung. Die Reizkombination der beiden einzelnen Augen hätte eine verbesserte Detektion ermöglich sollen, zeitgleich tritt aber auch der Disparitätshinweis auf (Null-Disparität). Eine Kombination von Null-Disparität und Perspektive macht dabei eine eventuell gewonnene Leistungsverbesserung zunichte.

Allgemeine Diskussion

In einer Serie von Experimenten konnte gezeigt werden, dass die optimale Reizkombination stets perspektivische und disparitätsbasierte Tiefenhinweise zu einem dreidimensionalen Eindruck von Objekten verbindet (Geisler, W. S., 2011). Sie unterliegt laut Literatur auch Einschränkungen; sollte der Konflikt, das heißt der Unterschied zwischen zwei Orientierungen, zu groß werden, tritt Kippungsrivalität ein (van Ee, R., van Dam, L. C. J., & Erkelens, C. J., 2002; van Ee, R., 2005). Kippungsrivalität ist eine Form der perzeptuellen Rivalität, in der ähnlich der binokularen Rivalität nur ein Perzept unter Ausschluss eines anderen wahrgenommen werden kann. Dieser Fall konnte bei den hier verwendeten Stimuli nicht beobachtet werden.

Experiment 1 und 2 zeigen auf, dass die erhöhte Punktanzahl im Reizmuster die Tiefenempfindung deutlich schwächt. Kippung kann nur noch schwach oder gar nicht mehr erkannt werden, selbst wenn die verwendeten Disparitäten sehr groß sind. In Experiment 3 konnte der gegenläufige Effekt für Perspektive gefunden werden. Mit zunehmender Punktanzahl stieg auch die Empfindlichkeit für den Perspektivenhinweis innerhalb der Matrizen. In natürlicher Umgebung mag dieser Effekt nicht auftreten, da hier weitere Tiefenhinweise einen wesentlichen Beitrag zur Tiefenerkennung liefern, aber es ist auch zu erwarten, dass unser visuelles System hin und wieder Opfer von visuellen Täuschungen für Objektpositionen wird, besonders unter eingeschränkter Sicht (Mon-Williams, M. & Tresilian, J. R., 1999; Kaufman, L. & Kaufman, J. H., 2000). Eine weitere Einschränkung ergibt sich aber auch für die Objektform selbst, wie im Experiment 6 aufgezeigt wurde. Damit die Form eines Objektes richtig erkannt wird, müssen die richtige Entfernung und die daraus resultierende Größe des Objektes bekannt sein (Kaufman, L. & Kaufman, J. H., 2000). Da Perspektive in allen regelmäßigen Objekten stets gegenwärtig ist, muss bei der Erhebung von Schwellen für diese Figuren besondere Vorsicht gelten. In früheren Arbeiten ist diese Verbindung nicht erkannt worden (Fahle, M. & Westheimer, G., 1988), und dies führte zu der Postulierung eines globalen Faktors (der die gesamte Figur umfasst), der nicht identifiziert werden konnte. Die hier vorgestellten Experimente haben belegt, dass dieser globale Faktor die Perspektive ist. Eine zentrale Hemmung, wie eingangs postuliert (Fahle, M. & Westheimer, G.,

1995), scheidet aufgrund der deutlichen Erkennbarkeitsmodulation entsprechend der Kombination aus.

Im normalen Laboralltag wird davon ausgegangen, dass wir Reize sicher und gut trennen können, diese separat messen und beliebig kombinieren können (Macmillan, Neil A. & Creelman, C. Douglas, 2005). Selbst wenn diese Annahme wahr ist, so ist sie es nicht für den hier beschriebenen Fall. Die hier vorgestellte Studie stellt eine neue Möglichkeit dar, verbundene Reize zu analysieren, die unter normalen Umständen untrennbar sind. Zuerst muss hierfür die jeweilige Schwelle für den einzelnen Hinweisreiz gemessen werden, wobei der jeweilig andere konstant ist. Beide Schwellen zusammen erlauben unter den auch hier gemachten Annahmen, die individuellen Reizgewichte und Verhältnisse zu berechnen. Künstlich werden beide Hinweise getrennt, um sie später entsprechend in neuen Verhältnissen zu kombinieren. Dabei wird das Risiko umgangen, Stimuli zu generieren, die scheinbar nur ein Merkmal enthalten oder aufgrund ihrer Abstraktheit nicht mehr vergleichbar sind mit den eingesetzten Stimuli, und infolgedessen kann nur schwer oder gar nicht mehr ausgeschlossen werden, dass es zu Interaktionen kommt. Beide Einschränkungen werden in der Literatur gegen Reizkombinationsexperimente zu Recht ins Feld geführt (Todd, J. T., Christensen, J. T., & Guckes, K. C., 2010).

Schließlich soll nicht unerwähnt bleiben, dass die gesamte Reizkombination, wie hier vorgestellt, nur unter einer Voraussetzung überhaupt stattfinden kann. Die Versuchspersonen müssen eine klare und präzisse Grundannahme über die Symmetrie und Regelhaftigkeit von Objekten haben, die beeindruckend ist. Die Interpretation von Perspektive ist nur möglich, wenn eine Vorstellung der Form vorliegt, da ansonsten eine unendliche Schar von Formen denkbar ist, die gleiche Abbilder erzeugen können. In unserer technologischen und konstruierten Welt kann eine solche Vorstellung aus Erfahrung gewonnen sein (Brislin, R. W. & Keating, C. F., 1976; Leibowit, H. & Pick, H. A., 1972). Die meisten von Menschen hergestellten Erzeugnisse und Strukturen folgen einer regelmäßigen, meist rechtwinkligen Grundform, der man bei Gebäuden, Bildschirmen und selbst Banknoten begegnen kann. Wesentlich seltener sind zum Beispiel Grundformen eines Trapezoides oder einer anderen unregelmäßigen Form, wobei in der Natur weder Trapezoide noch Rechtecke beobachtet werden können. Bedenkt man diesen Hintergrund, ist es nicht

länger überraschend, dass Versuchspersonen geneigt sind, eine Vorannahme in ihre Entscheidung einfließen zu lassen, die von einer regelmäßigen (fronto-parallelen) Grundform ausgeht.

Kapitel 4 Kortikale Aufmerksamkeitsnetze

In den vorangegangen Kapiteln konnte gezeigt werden, dass das Gehirn in der Lage ist, Konflikte innerhalb eines Stimulus zu lösen, sei es durch zeitliche Segregation (Kapitel 2) oder durch Kombination (Kapitel 3). In natürlichen Szenen stellt sich jedoch ein weiterer Konflikt ein. Immerzu strömen unterschiedliche Sinneseindrücke auf den Kortex ein, die zeitgleich nicht zu bewältigen sind (Goldstein, E. Bruce, 2001). Hier handelt es sich um einen Konflikt um Verarbeitungsressourcen. Der Kortex ist jedoch in der Lage, durch selektive Anregung und Hemmung bestimmte Informationen bevorzugt zu verarbeiten und irrelevante Informationen von der Verarbeitung auszunehmen oder aber die Verarbeitung zu reduzieren. Dieser Vorgang selektiver Bevorzugung wird auch unter dem Begriff Aufmerksamkeit zusammengefasst (Goldstein, E. Bruce, 2001). In der hier präsentierten Studie sollte untersucht werden, inwieweit die Aufmerksamkeit durch definierte kortikale Netzwerke im Menschen gesteuert wird. Alleinstellungsmerkmal gewinnt die Studie durch den Abgleich der menschlichen Aufmerksamkeitsnetzwerke mit denen von Makaken. Makaken sind ein häufig eingesetztes Tiermodell, um die Grundlagen der visuellen Verarbeitung aufzuklären. Da der letzte gemeinsame Vorfahre von Mensch und Makake jedoch vor 25 Millionen Jahren lebte (Gibbs, R. A. et al., 2007), ist davon auszugehen, dass sich sowohl Mensch als auch Makake getrennt spezialisiert und damit verschiedene neuronale Verarbeitungsnetzwerke herausgebildet haben. Inwieweit nun beim Makaken gewonnene Einzelzellableitungen direkt auf den Menschen übertragbar sind, ist davon abhängig, in welchem Maße sich das menschliche und das makakische Gehirn im Laufe der Evolution auseinanderentwickelt haben. Diese Studie hat nicht zum Ziel, den Nutzen des Tiermodells in Frage zu stellen, sondern soll dazu beitragen, eine bessere Vergleichbarkeit zwischen Mensch und Makake herzustellen. Zur Durchführung der eigentlichen Studie musste ein spezielles Eye-Tracking Gerät entwickelt werden, das in der Lage ist, unter den Bedingungen des Kernspintomographen die Blickbewegungen der Versuchspersonen zu verfolgen.

Aufmerksamkeit

Aufmerksamkeit und ihre Lenkung kann auf zweierlei Weise erfolgen: Zum einen kann ein Stimulus selbst Aufmerksamkeit auf sich lenken und zum anderen kann bewusst entschieden werden, sich einem Stimulus zu widmen. Im ersten Fall, bei dem die Eigenschaften des Reizes selbst unsere unmittelbare Aufmerksamkeit auf sich lenken, geht man von einer sprunghaften Änderung von neuronaler Aktivität in frühen visuellen Arealen aus, die dann höhere Areale und schließlich das Bewusstsein nachfolgen lassen. Hier findet eine von außen gelenkte Verschiebung von Aufmerksamkeit statt (exogene Aufmerksamkeitslenkung). Die willentliche Zuwendung zu einem Stimulus bzw. die Erwartung eines Stimulus an einem bestimmten Ort, einer Stimuluseigenschaft oder eines Objekts führt entsprechend der Erwartung zu einer von höheren Arealen gelenkten Veränderung von neuronalen Antworten auf frühen Ebenen. Eine innere Lenkung von Aufmerksamkeit wird dementsprechend als endogene Aufmerksamkeitslenkung bezeichnet (Coull, J. T., Frith, C. D., Buchel, C., & Nobre, A. C., 2000). Endogene Aufmerksamkeitslenkung muss dabei nicht immer der wirklichen willentlichen Entscheidung entsprechen; so lässt sich ein räumlicher Hinweis auf eine Position auch dann nicht ignorieren, wenn er bedeutungslos ist und dieses Wissen auch kognitiv vorhanden ist (Hommel, B., Pratt, J., Colzato, L., & Godijn, R., 2001; Bonato, M., Priftis, K., Marenzi, R., & Zorzi, M., 2009). Beide Arten der Aufmerksamkeitslenkung unterscheiden sich wesentlich in ihren Charakteristika; die exogene Lenkung erfolgt schnell und unwillkürlich, wohingegen die endogene Aufmerksamkeitslenkung langsamer vonstatten geht und willentlich aufgebaut werden muss (Coull, J. T., Frith, C. D., Buchel, C., & Nobre, A. C., 2000). Im Rahmen dieser Studie wird ein Fall von endogener Aufmerksamkeitslenkung beim Menschen und Makaken verglichen.

Höhere Areale können einzelne Neurone in früheren Arealen auf zwei Weisen mittels Rückprojektionen beeinflussen. Zum einen gibt es die Inhibition aller Neurone, deren rezeptive Felder, die nicht Elemente des zu erwartenden bzw. zu analysierenden Reizes kodieren wie zum Beispiel Ort, Farbe oder Form, so dass die mit dem Reiz unkorrelierte Aktivität im System abnimmt. Unkorrelierte Aktivität wird hierbei als Rauschen aufgefasst, das die Verarbeitung behindert. Zum anderen kann durch höhere Areale die in den früheren Arealen liegende relevante merkmalsabhängige

Erregung verstärkt und somit ebenfalls der Abstand zwischen unkorrelierter und korrelierter Erregung vergrößert werden. Für beide Annahmen finden sich Belege in elektrophysiologischen Ableitungen (Desimone, R. & Duncan, J., 1995; Luck, S. J., Chelazzi, L., Hillyard, S. A., & Desimone, R., 1997; Reynolds, J. H., Chelazzi, L., & Desimone, R., 1999; Reynolds, J. H., Pasternak, T., & Desimone, R., 2000; Treue, S., 2001; Stemmann, H., Freiwald, W. A., Wannig, A., Schulzke, E. L., & Eurich, C. W., 2005; Alais, D., Cass, J., O'Shea, R. P., & Blake, R., 2010) und funktionellen kernspintomographischen Aufnahmen aus entsprechenden Regionen im Gehirn (O'Craven, K. M., Rosen, B. R., Kwong, K. K., Treisman, A., & Savoy, R. L., 1997; Büchel, C. et al., 1998; Coull, J. T. & Nobre, A. C., 1998; O'Craven, K. M., Downing, P. E., & Kanwisher, N., 1999; Kastner, S. et al., 2001; Liu, T. S., Slotnick, S. D., Serences, J. T., & Yantis, S., 2003; Serences, J. T., Schwarzbach, J., Courtney, S. M., Golay, X., & Yantis, S., 2004).

Kartierung visueller Areale

Bei oberflächlicher Betrachtung erscheint der Kortex als eine einheitlich graue Masse, die abgesehen von Auffaltungen (Gyri) und Einfaltungen (Sulci) keine Anzeichen für eine Strukturierung liefert. Erst durch Studien an Infarktpatienten und Kriegsversehrten, die über umschriebene Ausfälle in kognitiven, motorischen oder perzeptiven Fähigkeiten berichteten, und anschließender Obduktion der Personen nach deren Tod wurde zunehmend klar, dass das Gehirn in unterschiedliche Areale mit unterschiedlichen Funktionen gegliedert ist (Andrewes, D. G., 2001). Genauere Erkenntnisse über den neuroanatomischen Aufbau gelangen erst nach Entwicklung von Färbemethoden und der mikroskopischen Feinstrukturuntersuchung des Kortex (Brodmann, K., 1909). Über den feinanatomischen Aufbau auf Einzelzellebene ließen sich klare Abgrenzungen von verschiedenen Arealen treffen, die zu den Befunden der Kriegsversehrten (Inouye, T., 1909) und Infarktpatienten passten (Freiherr von Economo, C. & Koskinas, G. N., 1925). Eine Kartierung visueller Areale entsprechend der physiologischen Eigenschaften einzelner Neurone zunächst beim Tier (Hubel, D. H. & Wiesel, T. N., 1962; Hubel, D. H. & Wiesel, T. N., 1977) und später beim Menschen (Kreiman, G., Koch, C., & Fried, I., 2000; Kawasaki, H. et al., 2001) wurde möglich, da sich die Neurone in den einzelnen Arealen und den einzelnen Schichten des Kortex hinreichend unterschieden. Einzelzellableitung

macht einen wichtigen Teil der Forschung am lebenden Gehirn aus, allerdings ist sie aufgrund der invasiven Eingriffe nicht ohne weiteres am Menschen durchführbar. Mit der funktionellen Kernspintomographie (siehe Abschnitt: Funktionelle Kernspintomographie) hingegen ist es möglich, ein dreidimensionales Abbild vom Gehirn aufzunehmen und über bekannte anatomische Strukturen verschiedene funktionelle Areale abzugrenzen. Gehirne sind jedoch in ihrem Aufbau recht unterschiedlich, und nicht jedes Gehirn hat gleich große und gleich gelegene Areale; daher ist eine rein anatomische Bestimmung der funktionellen Areale ungenau. Mit Hilfe der teilweise bekannten Funktionen unterschiedlicher Areale kann jedoch eine funktionelle Kartierung des Kortex vorgenommen werden (DeYoe, E. A. et al., 1996; Slotnick, S. D. & Moo, L. R., 2003; Slotnick, S. D. & Yantis, S., 2003; Kraft, A. et al., 2005). Dabei wird die Aktivierung des Kortex durch ein Merkmal, wie zum Beispiel Bewegung, gegen die Aktivierung während einer entsprechenden Gegenbedingung (keine Bewegung) kontrastiert. Bei Bewegung, im Gegensatz zu einem stationären Reiz, erscheinen nun bei Differenzbildung (Kontrast) all die Regionen aktiv, die bevorzugt Bewegung verarbeiten (Watson, J. D. G. et al., 1993). Dies tritt an Stellen im Kortex auf, an denen bewegungssensitive Neurone gehäuft auftreten und eine entsprechende Durchblutungserhöhung erfolgt. Aufgrund der anatomischen Kenntnisse lassen sich theoretische und funktionelle Abgrenzungen von bewegungssensitiven Arealen zusammenführen und individuell kartieren für die entsprechende Versuchsperson. Gleiches kann auch für andere Areale durchgeführt werden, wie zum Beispiel V1, V2 oder V3 (DeYoe, E. A. et al., 1996), aber auch höhere visuelle Areale wie PPA (Parahyppocampal Place Area) (Epstein, R., Harris, A., Stanley, D., & Kanwisher, N., 1999), FFA (Fusiforme Face Area) (Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M., 1997) und LOC (Lateral occipital complex) (Malach, R. et al., 1995) mit entsprechend auf die Eigenschaften der Neurone abgestimmten Versuchen. Die genaue Durchführung für eine Kartierung von V1, V2, V3 und PPA, FFA, LOC und hMT/V5 (human Middle Temporal) findet sich im Abschnitt „Material und Methoden“ der weiter unten beschriebenen Studie.

Funktionelle Kernspintomographie

Seit nunmehr zwanzig Jahren ist die funktionelle Kernspintomographie ein wesentlicher Bestandteil der neurobiologischen und medizinischen Forschung

(Ogawa, S., Lee, T. M., Nayak, A. S., & Glynn, P., 1990; Zilles, K & Tillmann, B, 2010). Sie gehört zu einer geringen Anzahl von nicht invasiven Verfahren, die in der Lage sind, eine dreidimensionale Repräsentation der inneren Organe zu liefern und zeitgleich Stoffwechselvorgänge darzustellen. Neben der Kernspintomomographie ist zum Beispiel auch die Positronen-Emissions-Tomographie in der Lage, Stoffwechselvorgänge dreidimensional abzubilden. Dabei kommen aber radioaktive Isotope zum Einsatz, die bei ihrem Zerfall zwei in Gegenrichtung fliegende Positronen (geladene Elementarteilchen) freisetzen. Radioaktive Strahlung oder ionisierende Strahlung ist für die meisten Organismen schon bei geringen Dosen schädlich und sollte daher nur bei wichtigen Fragestellungen oder medizinischen Untersuchungen eingesetzt werden. Die funktionelle Kernspintomographie kommt ohne ionisierende Strahlung aus und nutzt die elektromagnetischen Eigenschaften der Protonen und Neutronen innerhalb unterschiedlicher Atomkerne. Protonen sind elektrisch geladene Elementarteilchen, während Neutronen ungeladen sind. Neben einer elektrischen Ladung besitzt jedes Elementarteilchen ein inneres magnetisches Moment (Dipol). Die Anzahl der Elementarteilchen, die den Kern bilden, liefern die magnetische Spin Quanten-Zahl. Im einfachsten Fall besteht der Kern eines Atoms aus einem einzelnen Proton (elementarer Wasserstoff). Ein einzelnes Proton hat die Spin-Quanten-Zahl von 1/2 und kann zwei Orientierungen annehmen in einem externen Magnetfeld von +1/2 und -1/2: Beide Zustände beschreiben zwei verschiedene Energie-Niveaus, die annähernd gleich besetzt sind. Die Differenz in der Aufspaltung der Energie-Niveaus hängt ab von der Stärke eines externen Magnetfeldes. Das energetisch günstige Niveau wird dann stärker besetzt als das energetisch ungünstige Niveau. Bei einem Wechsel von einem energetisch hohen Niveau zu einem niedrigen wird ein Photon frei (elektromagnetische Welle), bei einem Wechsel von niedrig zu hoch wird eines verbraucht. Im Equilibriumszustand heben sich die unterschiedlichen Momente auf, und keine messbare elektromagnetische Strahlung wird freigesetzt. Eine ungleiche Besetzung der beiden Energie-Niveaus hat zur Folge, dass sich ein Summenvektor herausbildet, eine Magnetisierung parallel zum anliegenden Magnetfeld. Das magnetische Moment führt eine Präzession um die Achse des anliegenden Magnetfeldes durch mit einer Frequenz, die vom anliegenden Magnetfeld abhängig ist. Trifft nun ein Puls elektromagnetischer Strahlung entsprechend dieser Frequenz (Lamor-Frequenz) auf die Protonen, so findet eine Auslenkung des magnetischen Momentes statt. Wie bei

einem ausgelenkten Kreisel findet nun eine kreisförmige Bewegung entsprechend des Auslenkungswinkels um die anliegende Magnetfeldrichtung statt. Die große Anzahl der ausgelenkten magnetischen Momente erzeugt ihrerseits eine elektromagnetische Strahlung, die langsam abklingt. Zwei Kräfte lassen dabei das Signal schwächer werden; zum einem nimmt der Grad der Auslenkung ab (T1), und zum anderen zirkulieren nicht alle Protonen mit exakt derselben Lamor-Frequenz, sie dephasieren nach Ende des Auslenkimpulses kontinuierlich(T2). Wie schnell der Grad der Auslenkung zurückgeht, hängt ab von der Fähigkeit, Energie an die Umgebung abzugeben. Protonen in unterschiedlichen chemischen Umgebungen oder als Teil unterschiedlicher Verbindungen geben die Energie verschieden schnell ab. Somit eignen sich die Eigenschaften des T1 Signalverlustes, um einen guten Gewebekontrast zu erhalten. Inwieweit das Signal dephasiert, hängt im Wesentlichen von der magnetischen Umgebung ab. Schwächen oder stärken zusätzliche magnetische Elemente das anliegende Magnetfeld, so verlangsamen oder beschleunigen sie die Präzession. Magnetische Elemente in der Nähe vieler Protonen stellen die in Häm-Gruppen (Hämoglobine) eingebundenen Eisenatome dar. Hämoglobine oder ähnliche Moleküle nehmen im Körper wichtige Funktionen wahr, so erlauben sie die Oxygenierung des Eisens mit Sauerstoff, dienen als Elektronenakzeptoren und Donoren und so weiter. Die prominenteste Eigenschaft ist aber der Sauerstofftransport in den Blutzellen (Erythrozyten). Das Eisenatom liegt im Hämoglobin in zweifach oxidierter Form vor und kann sich entweder im Hochspin-(desoxygeniert) oder Niedrigspin-Zustand (oxygeniert) befinden. Aufgrund der geänderten Spin-Zustände ist das oxygenierte Eisen(II) diamagnetisch und das desoxygenierte Eisen(II) paramagnetisch, wobei die paramagnetischen Eigenschaften des Eisen(II)-Atoms zu stärkeren Inhomogenitäten im magnetischen Feld führen. Mit zunehmender Konzentration von desoxygeniertem Eisen(II) in den Erythrozyten nimmt das Signal rascher ab, wohingegen es bei mit zunehmender Konzentration von oxygeniertem Eisen(II) steigt. Die Stärke des Signals kann direkt benutzt werden, um die Sauerstoffkonzentration im Blutvolumen zu berechnen. Verbindet man das Wissen über beide Beiträge zum Signalabfall, so kann man einerseits hochaufgelöste anatomische Bilder erzeugen (T1-gewichtete Aufnahmen) und zum anderen die Sauerstoffkonzentration im Blutvolumen messen (T2-gewichtete Aufnahmen). Die Lokalisation des Signals erfolgt durch eine komplizierte Folge von Gradientenschaltungen und anschließender Computeranalyse, Näheres

findet sich in der Literatur (Weishaupt, Dominik, Köchli, Victor D., Marincek, Borut, & Fröhlich, Johannes M., 2009).

Die Sauerstoffkonzentration im Blut ändert sich entsprechend der Stoffwechselrate und Durchblutungsrate. Während eine erhöhte Stoffwechselrate dem Blut mehr Sauerstoff entzieht, führt eine verbesserte Durchblutung zu einer Erhöhung der lokalen Sauerstoffkonzentration, wobei der Anteil „frischen“ Blutes gegenüber dem „verbrauchten“ Blutes im Gefäßsystem steigt. Noch bevor es die funktionelle Bildgebung gab, konnte gezeigt werden, dass sich bei erhöhter mentaler Aktivität der cerebrale Blutfluss lokal ändert. Eine erhöhte mentale Aktivität geht mit einer erhöhten neuronalen Aktivität einher. Dabei werden elektrische Impulse generiert und über Synapsen Botenstoffe ausgetauscht. Sowohl die Aufrechterhaltung eines Membranpotentials und dessen Wiederherstellung als auch die Bildung, Freisetzung und Wiederaufnahme von Neurotransmittern benötigen große Mengen an Energie. Die Energie wird innerhalb der Neurone und Gliazellen durch den graduellen Abbau von Zuckermolekülen (Glycolyse, Zitratzyklus und Atmungskette) und anschließender Freisetzung von ATP-Molekülen (Adenosintriphosphat) bereitgestellt. Hierzu werden vor allem Zucker und Sauerstoff benötigt (Zitratzyklus und Atmungskette). Steigt die Aktivität, steigen der Energiebedarf und der Sauerstoffbedarf, die sich nur über den Blutstrom decken lassen, da in den Neuronen und Gliazellen nahezu keine Speicherung von Energie oder Sauerstoff stattfindet. Um einer lokalen Unterversorgung vorzubeugen, führt der erhöhte Bedarf zu einer stärkeren Durchblutung. Dabei überkompensiert der Durchblutungsanstieg den Sauerstoffbedarf, so dass, obwohl mehr Sauerstoff verbraucht wird, eine Erhöhung des Sauerstoffgehaltes im Blutvolumen nachweisbar ist. In Bereichen hoher Aktivität findet sich also paradoxerweise eine hohe Sauerstoffkonzentration. Ein Anstieg des Sauerstoffgehaltes kann durch die funktionelle Kernspintomographie sichtbar gemacht werden, da bei einem Anstieg oxygenierten Blutes es auch zu einem Signalanstieg im T2 gewichteten Bild kommt. Man nennt diesen Effekt auch BOLD-Antwort (Blood oxygen level dependent) (Ogawa, S., Lee, T. M., Nayak, A. S., & Glynn, P., 1990; Belliveau, J. W. et al., 1991). Die Interpretation der BOLD-Antwort beinhaltet einige Probleme. Eine erhöhte Stoffwechselrate kann unterschiedliche neuronale Hintergründe haben. So kann theoretisch gleichermaßen eine starke lokale Inhibition wie auch eine Exzitation starke synaptische Aktivierungen hervorrufen und damit einen rapiden Anstieg in der Stoffwechselaktivtät bewirken.

Beide Prozesse führen in gleicher Weise zu einem Anstieg im Blutfluss und sind nicht unterscheidbar; die häufig gefundenen Beschreibungen, dass viel BOLD-Signal auch starke Aktivierung bedeute, sind zumindest einwenig gewagt. Es konnte jedoch gezeigt werden, dass die neuronale Aktivität und die Änderung im Blutstrom tatsächlich meistens zusammenhängen (Logothetis, N. K., Pauls, J., Augath, M., Trinath, T., & Oeltermann, A., 2001).

Die Änderungen im Blutfluss lassen sich mittels eines als „Echo-Planar-Imaging“ genannten Verfahrens relativ schnell und räumlich gut aufgelöst verfolgen. Im 3-Tesla-Kopfscanner führt dies zu einer zeitlichen Auflösung von ca. 2,5 s und einer räumlichen Auflösung von ca. 3x3x3 mm. Das Bild unterteilt sich also in kleine Würfel, die auch als Voxel bezeichnet werden. Die Signalstärke innerhalb jedes Voxels unterliegt dabei der Sauerstoffkonzentration im Blut zum Messzeitpunkt. Unterscheiden sich die mentalen Zustände der Versuchsperson aufgrund unterschiedlicher Aufgaben oder Sinneseindrücke, kommt es zu einer unterschiedlich starken Durchblutung der einzelnen Regionen für diese Zeitperioden. Ein Vergleich der einzelnen Regionen bzw. Voxel erlaubt es bei unterschiedlicher Beanspruchung eine Differenz in der Sauerstoffkonzentration zu errechnen. Dabei finden verschiedene statistische Verfahren und Annahmen über die hämodynamische Antwortfunktion Anwendung, die sich je nach verwendeter Software oder Fragestellung unterscheiden können. Die zeitlich mit der Aufgabe oder dem Sinneseindruck korreliert eintretende Änderung in der Sauerstoffkonzentration wird dann als aufgabenspezifische Zunahme der (Stoffwechsel) Aktivität interpretiert. Nun können über eine geschickte Wahl der Aufgaben oder Stimuluseigenschaften, die sich nur in wenigen Aspekten unterscheiden, Kontraste gebildet werden, die eine Abgrenzung verschiedener Areale oder Aufgabenbereiche erlauben. Dabei werden die funktionellen Daten rückprojiziert auf die hochaufgelösten anatomischen Daten (Goebel, R., Esposito, F., & Formisano, E., 2006).

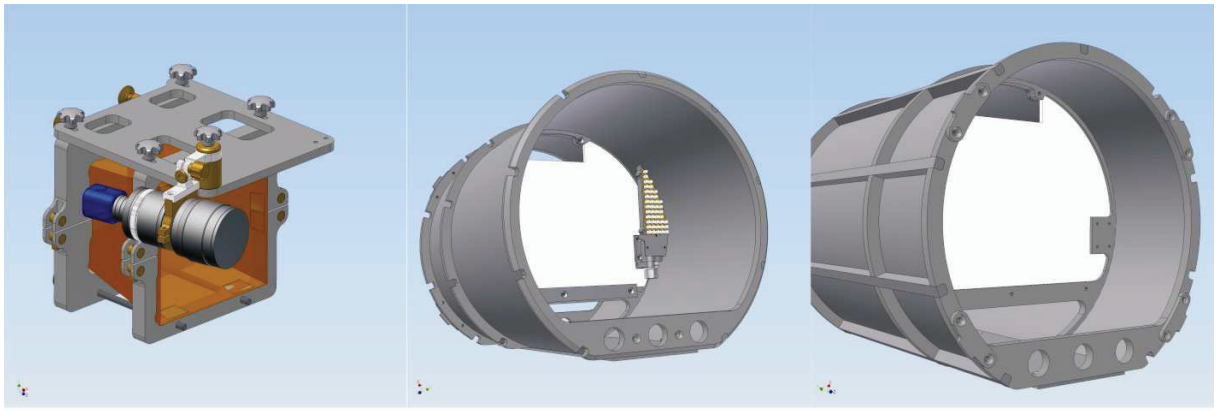
Entwicklung eines Eye-Tracking Gerätes für kernspintomographische Untersuchungen

Die im Kernspintomographen durchgeführten Experimente erfordern eine konstante Fixation der Versuchsperson auf ein Fixationsziel während der

Versuchsreizdarbietung und der anschließenden Antwort auf eines von vier möglichen Sakkadenzielen. Generell sollte die Fixation der Versuchsperson bei allen kernspintomographischen Untersuchungen kontrolliert werden, da ansonsten nicht sichergestellt ist, ob die Reize gesehen und immer auf dieselbe Stelle im visuellen Feld projiziert werden. Daher ist es erforderlich, mit Hilfe eines Eye-Trackers sicherzustellen, wo die Versuchsperson während der einzelnen Messzeitpunkte hinblickt. Die Etablierung eines Eye-Trackers stellt im Kernspintomographen eine besondere Herausforderung dar. Dabei treten zwei Probleme in den Vordergrund: zum einen die in der Umgebung eines Kernspintomographen auftretenden starken Magnetfelder und zum anderen die beengte Lagerung der Versuchsperson. Die meisten elektronischen Geräte sind nicht in der Lage, wechselnden Magnetfeldern standzuhalten, da bei einer Änderung des außen anliegenden Magnetfeldes Spannung in die, bisweilen sensiblen elektronischen Elemente induziert wird und somit das Gerät beschädigt oder zerstört werden kann. Elektronische Geräte enthalten außerdem zumeist selbst magnetisierbare Bauteile, die zu einer Gefahr für die Versuchsperson werden können. Das Magnetfeld ist stark genug, um Objekte anzuziehen und zu beschleunigen; sollte sich daher eine Komponente oder das gesamte Gerät ablösen, besteht für die Versuchsperson akute Lebensgefahr. Ein solches Risiko ist kategorisch auszuschließen. Daher war es notwendig, ein Kamerasystem zu entwickeln, welches zum Schutz der Versuchpersonen außerhalb des Kernspintomographen in der Lage ist, die Blickbewegungen zu verfolgen.

Im Wesentlichen besteht jedes optische Eye-Tracking System aus einer Kamera, einer Optik, Beleuchtung und einer computergestützten Auswertung. Im Siemens 3 Tesla Kopfscanner (Allegra) liegt die Versuchsperson auf dem Rücken und betrachtet über einen Spiegel an der Kopfspule eine Leinwand, die im hinteren Teil der Kernspinbohrung angebracht ist. Hinter der Leinwand projiziert ein Projektor ein Bild auf die Leinwand. Die besondere Herausforderung liegt nun darin, die Kamera so zu positionieren, dass sie außerhalb des eigentlichen Scanners über den Spiegel die Augen filmen kann. Eine Positionierung der Kamera im Scanner ist aus den oben genannten Gründen ausgeschlossen. Die Kamera und Kamerahalterung wurden daher hinter dem Kernspintomographen aufgebaut und mit Hilfe spezieller Ketten gegen Bewegung gesichert. Zwar waren alle Komponenten der Kamera und Kamerahalterung nicht oder nur schwach magnetisierbar, aber es galt selbst ein

geringes Risiko auszuschließen. Im Vorfeld ist die Leinwand neu zugeschnitten worden, damit sie eine Aussparung für den Strahlengang zwischen Spiegel und Kamera enthielt. Gleichzeitig musste sichergestellt werden, dass die Reizprojektion über einen kommerziellen Projektor (Beamer) nicht auf diesen Aussparungsbereich fällt, da ansonsten die Gefahr einer Blendung der Versuchsperson gegeben war. Der Spiegel dient nun zwei Funktionen: Zum einen erlaubt er es der Versuchsperson, die Leinwand zu sehen, und zum anderen filmt die Kamera über die Reflexion am Spiegel die Augen. Der Bereich, in dem beide Strahlengänge realisiert werden können, ist sehr schmal. Um einer Unterbelichtung entgegenzuwirken, ist die Kamera selbst sehr lichtempfindlich, und das Auge wird zusätzlich beleuchtet. Die Beleuchtung wird über Infrarotleuchtdioden sichergestellt, die im Gegensatz zur Kamera gefahrlos im Kernspintomographen installiert werden können. Die Beleuchtung erfolgt auch hier indirekt über den Spiegel. Nicht alle Spiegel, die im normal sichtbaren Licht gute Reflexionseigenschaften bieten, reflektieren im langwelligen nicht sichtbaren Lichtspektrum. Aluminium und Silber haben gute Reflexionseigenschaften im sichtbaren und langwelligen Lichtspektrum. Daher wurde ein spezieller, mit Aluminium beschichteter Spiegel für die Kopfspule angefertigt. Da nur die Reflektion des Infrarotlichtes von der Augenoberfläche benötigt wird, befindet sich vor der Kamera ein spezieller Infrarotlichtfilter. Das Kamerasignal wird daraufhin an einen Computer weitergeleitet, der das Signal mit Hilfe der Iscan-Software analysiert und die Blickrichtung der Versuchsperson berechnet. Nach der ersten Etablierung des Eye-Trackers in der hier präsentierten Studie sind systematische Verbesserungen vorgenommen worden, die zur Entwicklung eines hauseigenen Eye-Tracking Systems geführt haben (Abbildung 4-1). An der Entwicklung des hier beschriebenen Eye-Trackers und der Weiterentwicklung haben außer dem Autor weiter mitgewirkt: Dr. Peter Erhard (Kernspinsicherheit und Elektrotechnik), Melanie Löbe (Kernspinsicherheit), Wolfgang Fulda (technische Werkstatt), Martin Nowak (technische Werkstatt), Heiko Stemmann (Institut für Hirnforschung) und Maren Prass (Institut für Human- und Neurobiolgie).



Kamera mit Halterung | Scheibenhalterung mit Scheibe (vorne) | Scheibenhalterung mit Scheibe (hinten)

Abbildung 4-1

Neuronale Organisation und Aufmerksamkeit

Wie eingangs beschrieben, findet Aufmerksamkeit zunächst auf zellularer Ebene der einzelnen Neurone statt. Um die komplizierte Wechselwirkung besser zu verstehen, erfolgt ein verkürzter Überblick über die neuronale Organisation und die Auswirkung von Aufmerksamkeit zuerst auf zellulärer Ebene und anschließend auf der Ebene einzelner visueller Areale.

Rezeptives Feld

Der Bereich der Außenwelt oder der Peripherie, der die Aktivität eines Neurons beeinflusst, wird als rezeptives Feld für dieses Neuron oder diesen Rezeptor definiert. Das Konzept des rezeptiven Feldes wurde erstmals 1938 für den Sehnerv des Frosches eingeführt (Hartline, H. K., 1938) und ist seitdem auf verschiedene andere Bereiche ausgeweitet worden. So finden sich Anwendungen des Konzepts sowohl im visuellen System als auch in der Akustik, Somatosensorik und so weiter (Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M., 2000). Das visuelle System steht hier jedoch im Vordergrund. In der Retina finden sich die ersten rezeptiven Felder auf

der Ebene der einzelnen Rezeptoren, die eine sich ändernde Neurotransmitter-Ausschüttung entsprechend der sie treffenden Lichtquanten aufweisen. Dabei können nur Lichtquanten einer bestimmten Vorzugsrichtung und eines bestimmten Wellenlängenbereiches die Rezeptoren stimulieren. Im Rahmen der Reizweiterleitung und Verarbeitung finden sich schon bei den Ganglienzellen komplexere rezeptive Felder. Alle Rezeptoren, die in Verbindung mit der einzelnen Ganglienzelle stehen, gehören zu ihrem rezeptiven Feld, dabei werden die unterschiedlichen Eingänge nicht eins zu eins weiterverschaltet, sondern entsprechend des Rezeptortyps oder der räumlichen Lokalisation. Ganglienzellen besitzen stark unterschiedliche rezeptive Felder. Erregungen von Rezeptoren im Zentrum können bei ON-Center-Ganlienzellen zu einer Erregung und bei Off-Center-Ganglienzellen zu einer Hemmung führen, wohingegen eine Stimulation in der Peripherie zu einem gegenteiligen Verhalten führt. Über die Verschaltung verschiedener Wellenlängerezeptoren findet ebenfalls auf der Ebene der Ganglienzellen eine Ausbildung von getrennten Farbkanälen statt, die antagonistisch organisiert sind. In der Retina moduliert die Aufmerksamkeit keine neuronalen Prozesse. Im lateralen geniculaten Nukleus bleibt die Organisation der einzelnen rezeptiven Felder erhalten. Erst im visuellen Kortex nimmt die Komplexität der rezeptiven Felder weiter zu. Im ersten visuellen Areal können Neurone mit anderen rezeptiven Feldtypen gefunden werden: „simple cells“ und „complex cells“. „Simple Cells“ reagieren nur schwach auf einzelne Punkte, im Gegensatz zu den On und Off rezeptiven Feldtypen der Ganglienzellen bzw. LGN Neurone. Sie reagieren bevorzugt auf die Lage auf der Retina, entsprechend ihrer inhibitorischen und exzitatorischen Zonen und der spezifischen Orientierung des Reizes. Eine inhibitorische Zone, zumeist ein längliches Rechteck, wird von zwei exzitatorischen Regionen umgeben oder umgekehrt und kann daher nur über einen länglichen Stimulus einer bestimmten Orientierung an einem bestimmten Ort stimuliert bzw. inhibiert werden. Es lassen sich ebenfalls Zellen abgrenzen, die früher einer eigenen Gruppe von rezeptiven Feldtypen zugeteilt wurden, die zusätzlich am jeweiligen Ende der exzitatorischen Zone in eine inhibitorische Zone übergehen und somit nur für Stimuli einer bestimmten Länge eine Erregung zeigen. Heutzutage werden diese rezeptiven Feldtypen als Sonderformen der „simple cells“ oder „complex cells“ betrachtet. Die „complex cell“ lässt sich nicht mehr in klare inhibitorische oder exzitatorische Zonen unterteilen. So kann sie im gesamten Bereich des rezeptiven

Feldes eine bestimmte Orientierung kodieren. Bei den „simple cells“ handelt es sich um einen Zusammenschluss der Eingänge von einzelnen rezeptiven Feldern von Zellen des ON-Center- und Off-Center-Typus. Mehrere „simple cells“ projizieren wiederum auf Neurone, deren rezeptive Felder diverser sind („complex cells“) (Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M., 2000). Je mehr die rezeptiven Feldgrößen in der weiteren Verarbeitung zunehmen, nimmt auch die Diversität der repräsentierten Inhalte zu; zum Beispiel in Areal MT Bewegung oder in Areal PPA Orte und Objekte, wobei der Repräsentationsort im rezeptiven Feld an Bedeutung zu verlieren scheint (Kobatake, E. & Tanaka, K., 1994; Quiroga, R. Q., Reddy, L., Kreiman, G., Koch, C., & Fried, I., 2005).

Aufmerksamkeit moduliert die Erregbarkeit der einzelnen Neurone in Abhängigkeit von ihren rezeptiven Feld-Typen. Schon im LGN (O'Connor, D. H., Fukui, M. M., Pinsk, M. A., & Kastner, S., 2002) und in späteren visuellen Arealen konnte aufmerksamkeitsabhängige Modulation nachgewiesen werden (Somers, D. C., Dale, A. M., Seiffert, A. E., & Tootell, R. B. H., 1999). Bei räumlicher Aufmerksamkeit gelangte ein Bereich der Außenwelt verstärkt in die Wahrnehmung. Neurone, deren rezeptive Felder in diesen Bereich fallen, zeigen eine Anhebung der Feuerrate gegenüber der „normalen“ Aktivität, wenn das rezeptive Feld nicht Teil der Aufmerksamkeitsmodulation ist (Stemmann, H., Freiwald, W. A., Wannig, A., Schulzke, E. L., & Eurich, C. W., 2005). Dabei ist die Verstärkung der Aktivität häufig multiplikativ, verändert jedoch die Sensivität (die Schwellenfunktion) des Neurons nicht („Response-Gain-Model“) (Huang, L. Q. & Dobkins, K. R., 2005). In einigen Studien fand sich jedoch auch eine veränderte Diskriminationsleistung innerhalb eines rezeptiven Feldes; eine geringe Abweichung von der idealen Stimulation führt zu einem stärkeren (schwächeren) Rückgang der Erregung („Contrast-Gain-Model“) (Przybyszewski, A. W., Gaska, J. P., Foote, W., & Pollen, D. A., 2000; Buracas, G. T. & Boynton, G. M., 2007). Im Rahmen der hier durchgeführten funktionellen Kernspintomographie Studie ist eine Entscheidung für oder gegen eines der Modelle nicht möglich. Zentrale Bedeutung hat die Zunahme von neuronaler Aktivität (durch erhöhte Feuerrate oder synaptische Aktivität) bei räumlicher Aufmerksamkeit für die Neurone mit entsprechenden rezeptiven Feldern.

Visuelle Areale

Analog zur Einzelzellbetrachtung ist davon auszugehen, dass die Neurone, die in unterschiedlichen visuellen Arealen organisiert sind, auch unterschiedliches Verhalten entsprechend der Ansprüche einer Aufgabe und der in ihr enthaltenen Anforderung für Aufmerksamkeit zeigen. Makroskopisch geht dies mit einer geänderten Stoffwechselrate innerhalb der betreffenden Neuronenpopulationen einher und einer Änderung des lokalen Blutflusses. Es folgt nun die Beschreibung einiger visueller Areale und ihrer bereits bekannten Modulation im Rahmen von räumlicher (endogener) Aufmerksamkeit.

V1,V2 und V3 (visuelle Areale 1 bis 3)

Das erste visuelle Areal (V1) ist retinotop organisiert. Dies bedeutet, dass benachbarte Neurone in V1 benachbarte Eingänge von der Retina erhalten. Innerhalb von V1 ist die Fovea, entsprechend ihrer hohen Rezeptordichte, überrepräsentiert, während die kortikale Repräsentation der Retina zur Peripherie abnimmt. Die foveale Abbildung findet möglicherweise für beide visuellen Gesichtsfelder auf beiden Hemisphären auf dem jeweiligen Okzipitalpol statt. Die horizontale Abbildung der Außenwelt erfolgt entlang der Fissura calcarina und die vertikale Abbildung vollzieht sich inferior (Außenwelt: oben) und superior (unten) ausgehend von der Fissura calcarina (Zilles, K & Tillmann, B, 2010).

War es am Anfang noch stark umstritten, ob endogene räumliche Aufmerksamkeit zu einer Änderung in der Aktivität von Neuronen im ersten visuellen Areal beim Menschen führt, so konnte gezeigt werden, dass sich eine Modulation der Aufmerksamkeit in der funktionellen Kernspintomographie nachweisen lässt. Dabei erfolgt die Modulation nur in dem Bereich von V1, der für den entsprechenden Teil der Außenwelt kodiert (Somers, D. C., Dale, A. M., Seiffert, A. E., & Tootell, R. B. H., 1999).

Das zweite visuelle Areal (V2) schließt sich direkt an das erste visuelle Areal an. Dabei liegen ein Teil von V2 oberhalb und ein Teil unterhalb von V1. Im jeweiligen Teil von V2 wird nur der untere oder der obere Teil des Gesichtsfeldes abgebildet.

Das zweite visuelle Areal ist ebenfalls retinotop organisiert. Es beginnt mit der Grenze zu V1 mit der vertikalen Peripherie des Gesichtsfeldes und endet am Übergang zu V3 mit der zentralen Repräsentation, die horizontale Repräsentation erfolgt parallel zu V1 (Abbildung 4-2) (Zilles, K & Tillmann, B, 2010).

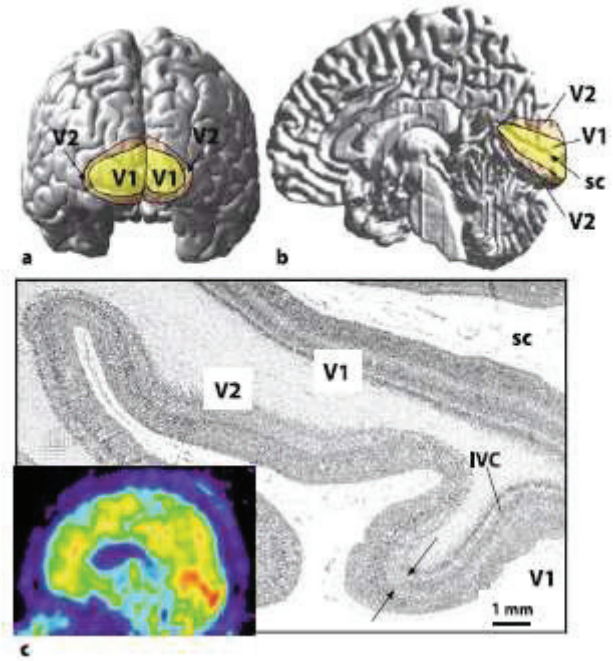


Abbildung 4-2 [illegible]

Eine Modulation in Hinblick auf räumliche endogene Aufmerksamkeit kann entsprechend der Position auch im zweiten visuellen Areal gefunden werden. Die Modulationsstärke nimmt dabei gegenüber dem ersten visuellen Areal zu, ein Trend, der sich für höhere visuelle Areale fortsetzt (Somers, D. C., Dale, A. M., Seiffert, A. E., & Tootell, R. B. H., 1999).

An die Grenzen des zweiten visuellen Areals schließt sich das dritte visuelle Areal an. Dabei wird der dorsale Teil als V3 bezeichnet und der ventral gelegene Teil als VP. An V3 schließen sich V3A und V3B an, die genaue Abgrenzung der einzelnen

Areale ist jedoch umstritten. V3 repräsentiert die unter Gesichtsfeldhälfte und VP die obere Gesichtsfeldhälfte, dabei findet am Grenzübergang die zentrale vertikale Repräsentation statt und die horizontale verläuft wieder parallel zu V1 und V2. In V3A, das sich lediglich dorsal nachweisen lässt, ist wieder die gesamte Gesichtsfeldhälfte repräsentiert (Tootell, R. B. H. et al., 1997).

In allen frühen visuellen Arealen finden sich bewegungssensitive Neurone, deren Anzahl in V3 bis auf 50% aller Neurone ansteigt. Es wird daher vermutetet, dass V3/V3A einen wesentlichen Beitrag zur Verarbeitung von globaler Bewegung liefert (McKeefry, D. J., Watson, J. D. G., Frackowiak, R. S. J., Fong, K., & Zeki, S., 1997) und zumindest V3A eine starke Aktivierung für disparitätsbasierte Reize aufweist (Tsao, D. Y. et al., 2003). Somit scheinen sich die Areale V3/V3A und VP zunehmend in ihrer Funktion zu unterscheiden. Des Weiteren nimmt die Modulation durch Aufmerksamkeit für alle Areale weiter zu (Somers, D. C., Dale, A. M., Seiffert, A. E., & Tootell, R. B. H., 1999).

V4 (visuelles Areal 4)

Während bei den Makaken das vierte visuelle Areal direkt anterior auf das zweite visuelle Areal folgt und sich in V4v (ventral) und V4d (dorsal) teilt (Gattass, R., Sousa, A. P. B., & Gross, C. G., 1988), ist die genaue Lage und Organisation beim Menschen umstritten (Wilms, M. et al., 2010). Dabei spielt die getroffene Charakterisierung, dass das vierte visuelle Areal besonders farbsensitiv sei, eine entscheidende Rolle. Aus klassischer Sicht schließt sich das vierte visuelle Areal an das dritte visuelle Areal an, wobei der ventrale Teil den oberen Gesichtsfeldquadranten repräsentiert und der dorsale den unteren Gesichtsfeldquadranten. Im Anschluss an VP lässt sich bei einigen Versuchspersonen eine halbe Gesichtsfeldrepräsentation identifizieren, bisweilen unterbrochen von einer Quadrantenrepräsentation (V4v). Dieses Areal, ein auch als V8 oder irreführend als V4 (oder human V4, bestehend aus V4v und V8) bezeichneter Arealkomplex, zeichnet sich durch eine hohe Farbsensitivität aus (Hadjikhani, N., Liu, A. K., Dale, A. M., Cavanagh, P., & Tootell, R. B. H., 1998; Wilms, M. et al., 2010) im Gegensatz zum dorsalen Abschnitt von V4, in dem sich keine besondere Farbsensitivität nachweisen lässt. Daher und aus anderen Gründen

wird V4d auch als 4Vd-„topologue“ bezeichnet. Ein Topolog beschreibt eine vergleichbare Stelle, ohne Auskünfte über etwaige Analogien oder Homologien zu treffen. In weiteren Studien zeigten sich weitere elementare Unterschiede zwischen V4d und V4v bezüglich der bevorzugten Reizverarbeitung, die es unwahrscheinlich erscheinen lassen, dass es sich um ein gemeinsames Areal handelt (Tootell, R. B. H. & Hadjikhani, N., 2001). Im Rahmen dieser Arbeit wird V4, aus praktischen Gründen, entsprechend der klassischen Ansicht über die Retinotopie definiert.

Das vierte visuelle Areal wird stark durch räumliche Aufmerksamkeit moduliert. Dabei zeigt sich, dass einzelne Neurone ihre Sensitivität für den Stimulus erhöhen ohne Erhöhung der Feuerrate bei starken Kontrasten. Das Neuron beginnt vielmehr schon bei einer vormals zu geringen Signalstärke zu feuern und erreicht früher seine Sättigung (maximale Feuerrate). Eine Änderung der Stoffwechselrate im Rahmen der Aufmerksamkeitslenkung sollte sich daher für diese Neurone nur bei einer schwachen Signalintensität nachweisen lassen. Dieser Befund steht im Einklang mit dem „Contrast-Gain-Model“ (Reynolds, J. H., Pasternak, T., & Desimone, R., 2000).

hMT/V5 („human Middle Temporal“ oder Visuelles Areal 5)

Das fünfte visuelle Areal (V5) oder auch „human-Middle-Temporal“-Area (hMT) ist im aufsteigenden Schenkel des inferioren temporalen Sulcus lokalisiert. Die Region liegt entweder oberhalb oder innerhalb des aufsteigenden Schenkels auf Höhe des lateralen okziptalen Sulcus (Dumoulin, S. O. et al., 2000). Die Abkürzungen MT und V5 stammen aus der zeitgleichen Charakterisierung eines bewegungssensitiven Areals bei den Makaken und bei den Nachtaffen, wobei die Region bei den Makaken V5 (Zeki, S. M., 1973) und bei den Nachtaffen aufgrund der mittel temporalen Lage MT genannt wird (Allman, J. M. & Kaas, J. H., 1971).

In V5 wird die kontralaterale Gesichtsfeldhälfte repräsentiert, die retinotope Organisation ist deutlich schwächer ausgeprägt als in den früheren Arealen (Born, R. T. & Bradley, D. C., 2005). Die Neurone in V5 sind innerhalb von Kolumnen organisiert; dabei wird sowohl von einer orientierungsspezifischen (Albright, T. D., 1984) als auch von einer disparitätsbasierten Organisation berichtet (DeAngelis, G. C. & Newsome, W. T., 1999). Im Gegensatz zu den visuellen Arealen 2 bis 4 erhält V5 neben Eingängen aus den früheren Arealen zusätzlich Eingänge von LGN und

Pulvinar. In V5 finden sich vermehrt Neurone mit rezeptiven Feldern, die besonders stark auf Bewegung ansprechen. Es wird beschrieben, dass bis zu 90% der Neurone bewegungssensitiv sind (Born, R. T. & Bradley, D. C., 2005).

Die bewegungssensitiven Neurone in V5 werden durch räumliche Aufmerksamkeit moduliert, wobei strittig ist, ob hier das „Contrast-Gain-Model“ (Martinez-Trujillo, J. C. & Treue, S., 2002) oder das „Response-Gain-Model“ (Stemmann, H., Freiwald, W. A., Wannig, A., Schulzke, E. L., & Eurich, C. W., 2005) zutrifft. Wie oben ausgeführt, bedeutet eine Modulation nach dem „Contrast-Gain-Model“ eine Erhöhung in der Empfindlichkeit, wobei die maximale Feuerrate unverändert bleibt; im „Response-Gain-Model“ hingegen ist die Aktivität des Neurons multiplikativ erhöht. In diesem Fall sollte sich auch ein erhöhter Stoffwechsel bei starken Reizen finden.

LOC („Lateral Occipital Complex“)

Der LOC erstreckt sich beim Menschen vom lateralen okzipitalen Kortex bis hin zum posterioren fusiformen Gyrus. In LOC ist die Retinotopie kaum noch aufrechterhalten, und es werden sowohl contralaterales Gesichstfeld als auch ipsilaterales Gesichtsfeld in beiden Hemisphären repräsentiert. Die Neurone in diesem Areal reagieren bevorzugt auf Objekte. Fällt ein Objekt oder ein Objektelement in ein rezeptives Feld, so steigt die Aktivität stärker an als bei anderer Stimulation. Dieses Areal kann ähnlich V5 (hMT) nicht über Retinotopie, sondern nur über die Funktion (Objekterkennung) bestimmt werden (Malach, R. et al., 1995). Als homolog zum menschlichen LOC werden beim Makaken Teile des inferioren temporalen Kortex angesehen, der ähnlich dem LOC objektsensitive Neurone birgt (Logothetis, N. K. & Sheinberg, D. L., 1996).

Wie in anderen späten visuellen Arealen kann auch die Verarbeitung von Stimuli innerhalb des LOC durch räumliche Aufmerksamkeit moduliert werden. Dabei wird die Aktivität der Neurone für das gesamte Objekt gesteigert, das ganz oder zum Teil im Fokus der Aufmerksamkeit liegt (Murray, S. O. & Wojciulik, E., 2004).

FEF (“Frontal Eye Field“)

Es wurde gezeigt, dass die Plannung von Augenbewegungen zu einer Aktivierung des superioren Anteils des präzentralen Sulcus führt, posterior des caudalen Endes des superioren frontalen Sulcus dem frontalen Augenfeld (frontal eye field = FEF) (Paus, T., 1996). Das FEF ist entsprechend einer topographischen Karte organisiert (Schall, J. D., Morel, A., King, D. J., & Bullier, J., 1995). Eine elektrische Stimulation einzelner Neurone oder von lokalisierten Neuronenverbänden führt zur Ausführung unwillkürlicher Sakkaden (Robinson, D. A. & Fuchs, A. F., 1969). In den letzten Jahren deuten zunehmend Evidenzen darauf hin, dass sowohl die räumliche Aufmerksamkeitslenkung als auch die Sakkadengenerierung gemeinsam im FEF ihren Ursprung nehmen. So findet sich auch bei einer räumlichen Änderung der Aufmerksamkeit eine entsprechende Aktivierung im korrespondierenden Teil des FEF, selbst beim Ausbleiben von Sakkaden. Eine schwache elektrische Stimulation, die nicht ausreicht, um eine Sakkade auszulösen, beeinflusst nicht nur frühe visuelle Areale ähnlich der Wirkung von Aufmerksamkeit, sondern auch die Wahrnehmungsleistung (Moore, T. & Fallah, M., 2004; Thompson, K. G., Biscoe, K. L., & Sato, T. R., 2005). Eine funktionelle Verbindung von räumlicher Aufmerksamkeit und Sakkadengenerierung erscheint plausibel, da unter freien Blickbedingungen bevorzugt das Element des Interesses direkt angeblickt wird. Nur unter speziellen Bedingungen wird der Fokus der Aufmerksamkeit von der Fovea genommen, sei es eigenes Interesse, nichts über die Blickrichtung zu verraten oder weil es eine spezielle Aufgabe verlangt.

Studie von kortikalen Aufmerksamkeitsnetzwerken

Das visuelle System wird überflutet mit Signalen, für deren parallele Verarbeitung die Ressourcen nicht ausreichen (Bisley, J. W., 2011). Ein einfacher Ausweg ist es, die Ressourcen auf wenige relevante Merkmale zu reduzieren. Hierfür ist eine Koordination aller Verarbeitungsstufen erforderlich. Neuronale Aufmerksamkeitsmodulation ist abgesehen vom Menschen vor allem bei Makaken, anderen Affenarten, aber auch Vögeln und anderen Tierarten untersucht worden (Oatman, L. C., 1971; Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M., 1997; Johnen, A., Wagner, H., & Gaese, B. H., 2001; Treue, S., 2001; Martinez-Trujillo, J. C. & Treue, S., 2002; Serences, J. T., Schwarzbach, J., Courtney, S. M., Golay, X., &

Yantis, S., 2004). Bei den meisten Tierstudien werden die Untersuchungen auf Einzelzellniveau vorgenommen und zunehmend auch auf systemischer Ebene. Dabei werden die Erkenntnisse der Einzelzellstudien und der funktionellen Kernspintomographie zusammengeführt. Ziel ist es, das gesamte Netzwerk aufzuklären, das bei der Aufmerksamkeitslenkung involviert ist, und in Erfahrung zu bringen, inwiefern sich die einzelnen Areale gegenseitig bei der Verarbeitung beeinflussen. Noch ist die Anzahl von Studien, die zeitgleich das gesamte Gehirn bei den Makaken betrachten, gering (Tootell, R. B. H., Tsao, D., & Vanduffel, W., 2003; Tsao, D. Y. et al., 2003), beim Menschen jedoch häufig anzutreffen (Corbetta, M. et al., 1998; Kim, Y. H. et al., 1999; Gitelman, D. R. et al., 1999; Labar, K. S., Gitelman, D. R., Parrish, T. B., & Mesulam, M. M., 1999; Beauchamp, M. S., Petit, L., Ellmore, T. M., Ingeholm, J., & Haxby, J. V., 2001), da beim Menschen die Möglichkeit, aufgrund von Einzelzellableitungen Erkenntnisse zu gewinnen, beschränkt ist. Dabei ist ein Vergleich der Ergebnisse von Makake und Mensch innerhalb eines Versuchsdesigns bis jetzt weitestgehend unterblieben. Decken sich bei diesen beiden Spezies die korrespondierenden Netzwerke oder sind sie funktionell unterschiedlich organisiert? Diese Frage ist noch weitestgehend ungeklärt. Besonders erschwert wird der Vergleich von Mensch zu Makake durch die Tatsache, dass die verwendeten Versuchsreize bisweilen stark unterschiedlich waren. Im Rahmen dieser Studie, die parallel zu einer Makakenstudie durchgeführt wurde, sind alle wesentlichen Reizparameter identisch. Die Veröffentlichung der Parallelstudie steht zurzeit aus und ist zurzeit auch nicht absehbar, daher werden entsprechende Stellen als persönliche Mitteilung durch Dr. Winrich Freiwald, The Rockefeller University, New York, Vereinigte Staaten von Amerika kenntlich gemacht (Freiwald, W. A. & Stemmann, H., 2011).

Wie auch die Makaken hatten menschliche Beobachter die Aufgabe, einen speziellen Bewegungsreiz aus kohärent bewegten Punkten innerhalb einer schnellen Bewegungssequenz (nicht kohärent bewegte Punkte) zu erkennen, die an zwei verschiedenen Stellen (links und rechts) im visuellen Feld dargeboten wurden, wobei die Aufmerksamkeit nur auf eines der beiden Felder gelegt werden sollte. Trat der Bewegungsreiz auf der erwarteten Seite ein, so sollte die Versuchsperson auf ein Sakkadenziel blicken, das mit der wahrgenommenen Bewegungsrichtung korrespondierte. Da der zu attendierende Ort vor der Reizpräsentation bekannt war

und der eigentliche innerhalb der Sequenz verdeckte Bewegungsreiz nicht in der Lage war, Aufmerksamkeit auf sich zu lenken (Freiwald, W. A. & Stemmann, H., 2011), handelt es sich um eine endogene Aufmerksamkeitslenkung. Es ist bekannt, dass eine schnelle Bewegungssequenz, in der sich ein zu erkennender Bewegungsreiz verbirgt, zu einer weitreichenden Aktivierung auch von frühen visuellen Arealen führt (Lavie, N. & Tsal, Y., 1994). Zusätzlich musste die Aufmerksamkeit für mehrere Sekunden aufrechterhalten werden. Mögliche Sakkaden konnten nicht antizipiert werden und erfolgten gleichermaßen in beide Gesichtsfelder und sollten sich für die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen nicht unterscheiden.

Sowohl bei den Makaken als auch den Menschen wurden mittels der funktionellen Kernspintomographie bei der Bearbeitung dieser anspruchsvollen Aufgabe die beteiligten Areale im gesamten Gehirn identifiziert. Aber wie weit reicht die „Top-down“ Aufmerksamkeitsmodulation in beiden Spezies herab? So fand sich beim Makaken eine Aufmerksamkeitsmodulation bis auf die Ebene von V1 für diese Aufgabe (Freiwald, W. A. & Stemmann, H., 2011). Ein ähnlicher Befund ist auch bei den Human-Probanden zu erwarten. Bei den Makaken zeigte sich im Weiteren, dass alle bewegungssensitiven Areale im Rahmen der Aufgabe moduliert wurden (Freiwald, W. A. & Stemmann, H., 2011). Auch beim Menschen finden sich neben V1, V2, V3 (Silver, M. A., Ress, D., & Heeger, D. J., 2007) und V5 (Büchel, C. et al., 1998) weitere bewegungssensitive Areale, die ebenfalls einer Modulation durch Aufmerksamkeit unterliegen können, wie zum Beispiel V4d (Tootell, R. B. H. et al., 1998) oder V3A (Saenz, M., Buracas, G. T., & Boynton, G. M., 2002). Des Weiteren sollte sich wie beim Makaken auch eine Aktivierung für weitere frontale Areale finden lassen, darunter IPS (inferiorer parietaler Sulcus) und das humane Homolog zum frontalen Augenfeld. Ein interessanter Befund, der in der parallel durchgeführten Studie gemacht wurde (Freiwald, W. A. & Stemmann, H., 2011), ist die Aktivierung innerhalb des Areals PITd, das Teil des ventralen Verarbeitungsstroms ist. Es ist daher zu erwarten, dass die Aufgabe auch beim Menschen eine Aktivierung in Arealen im ventralen Pfad bewirkt.

Psychophysikalisches Training

Den Ort der Fixation und den Ort der Aufmerksamkeit zu trennen, fällt den meisten Menschen und Tieren zunächst schwer. Daher ist es notwendig, die Versuchspersonen zu trainieren. Gleichzeitig erlaubt es das Training, die Versuchspersonen auf einen vergleichbaren Leistungsstand zu bringen.

Material und Methoden

Versuchspersonen

Am Experiment 1 nahmen 10 Studenten der Universität Bremen teil im mittleren Alter von 23 Jahren +/- 2 Jahre. Vier der Versuchspersonen waren weiblich und sechs männlich. Alle wurden im Rahmen der Versuche mit einer Aufwandsentschädigung von 8 Euro pro Stunde vergütet. Im Vorfeld der Untersuchung fand eine Voruntersuchung statt, in der der Visus (Freiburger Visus-Test), die Stereotüchtigkeit (Titmus-Test) und die Farbtüchtigkeit (Ishihara Farbtest) festgestellt wurden. Alle Versuchspersonen hatten einen Visus von eins oder besser (teilweise mit Sehhilfe), ein unauffälliges Stereosehen (mindestens Ring 7) und Farbensehen. Vor der Teilnahme gab jede Versuchsperson ihr schriftliches Einverständnis, an den Versuchen teilzunehmen, und wurde im Rahmen der universitären Richtlinien und der Deklaration von Helsinki schriftlich und mündlich aufgeklärt.

Versuchsaufbau

Die Versuchspersonen saßen in einem abgedunkelten Raum, mit ihrem Kopf auf einer Kinnstütze stabilisiert. Vor ihnen befand sich in einer Entfernung von 80 cm ein Monitor (Röhrenmonitor CRT 19“) mit einer Auflösung von 1024 × 768 Pixel und einer Bildwiederholungsrate von 100 Hz. Das rechte Auge der Versuchsperson wurde zusätzlich über eine Kamera (WATEC H3-Supreme) gefilmt. Die Kamera hat eine Bildwiederholungsrate von 50 Hz und eine Auflösung von 752 x 582 Pixel. Es handelt sich um eine spezielle Überwachungskamera, die besonders im infraroten Lichtbereich sensitiv ist. Vor dem Objektiv der Kamera war zusätzlich ein Infrarotfilter angebracht, so dass nur Licht mit einer Wellenlänge im Infrarotbereich auf den Kamerasensor fallen kann. Zur Ausleuchtung befanden sich links und rechts neben der Versuchsperson in einer Entfernung von 40 cm Infrarotscheinwerfer (Leuchtdioden). Die Kamera war verbunden mit einem „Eye-Tracking“ Rechner, der

die Rohdaten der Kamera analysierte und die Position und die Größe der Pupille fortlaufend aufzeichnete (Abbildung 4-3). Etwaige Kopfbewegungen konnten über die Spiegelungen der Scheinwerfer auf der Kornea korrigiert werden (Purkinje Reflexe). Das hierfür verwendete Programm ist in der Arbeitsgruppe Fahle von Marc Repnow, Dennis Trenner, Sven Eberhard und Nicola Kalchev entwickelt und verbessert worden. Die analysierte Pupillenposition wurde analog an einen separaten Rechner übertragen, der auch die Bildpräsentation über ein Programm steuerte, das in der AG Kreiter von Heiko Stemmann und weiteren Mitarbeitern entwickelt worden war. Die verhaltensbasierte Antwort der Versuchsperson erfolgte über eine Änderung der Blickrichtung.

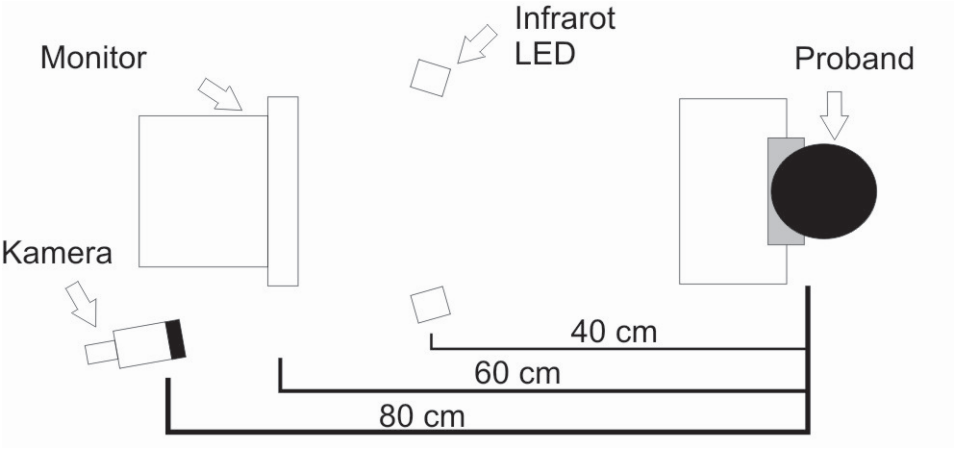


Abbildung 4-3 [illegible] 4 [illegible]

Versuchsreiz

In der Mitte des Bildschirms befand sich ein Fixationspunkt (0,2°), und links und rechts davon wurden zwei Reize dargestellt, positioniert entlang der horizontalen Achse. Die Reize enthielten zufällig bewegte Punkte mit einer Größe von jeweils 0,15° Sehwinkel (random dot surfaces, RDS). Die bewegten Punktfelder hatten eine Durchmesser von 4,5° Sehwinkel, eine Exzentrizität zum Mittelpunkt von 4,5° und eine durchschnittliche Punktdichte von 5 Punkten pro Quadradgrad Sehwinkel. In den Feldern bewegten sich die Punkte mit einer Geschwindigkeit von 6° pro Sekunde. Die Bewegungsrichtung der Punkte änderte sich zufällig alle 60 ms mit einem Vielfachen von 20°, wobei eine Gruppe von Punkten (kohärent bewegt) immer denselben Richtungswechsel vollzog. Punkte, die über den Rand der Reizfläche

hinauswanderten, erloschen und wurden auf der anderen Seite ersetzt. Nach dreißig bis sechzig zufälligen Bewegungswechseln bewegten sich die kohärenten Punkte für 500 ms in eine Richtung von acht möglichen Richtungen (siehe Sakkadenziele) und anschließend wieder in zufälliger Richtung alle 60 ms. Diese Bewegung galt es auf der zu beachtenden Seite zu erkennen. Umgeben war der Versuchsreiz von acht möglichen Sakkadenzielen (Ringe) mit einem Abstand von 7° zur Fixation und einer Größe von 0,2° Sehwinkel und einer Linienbreite von 0,05°. Die Sakkadenziele waren kreisförmig um den Fixationspunkt angeordnet und befanden sich ausgehend von rechtshorizontal entgegen dem Uhrzeigersinn auf folgenden Polarpositionen: 0°, 45°, 90°, 135°, 180°, 225°, 270° und 315°. Am Anfang der Stimulation wurden nur der Fixationspunkt und die Sakkadenziele dargestellt, die zu beachtende Seite wurde mittels eines kleinen Balkens am Ort der Fixation angezeigt, der bei Präsentation des Reizmusters verschwand (Abbildung 4-4).

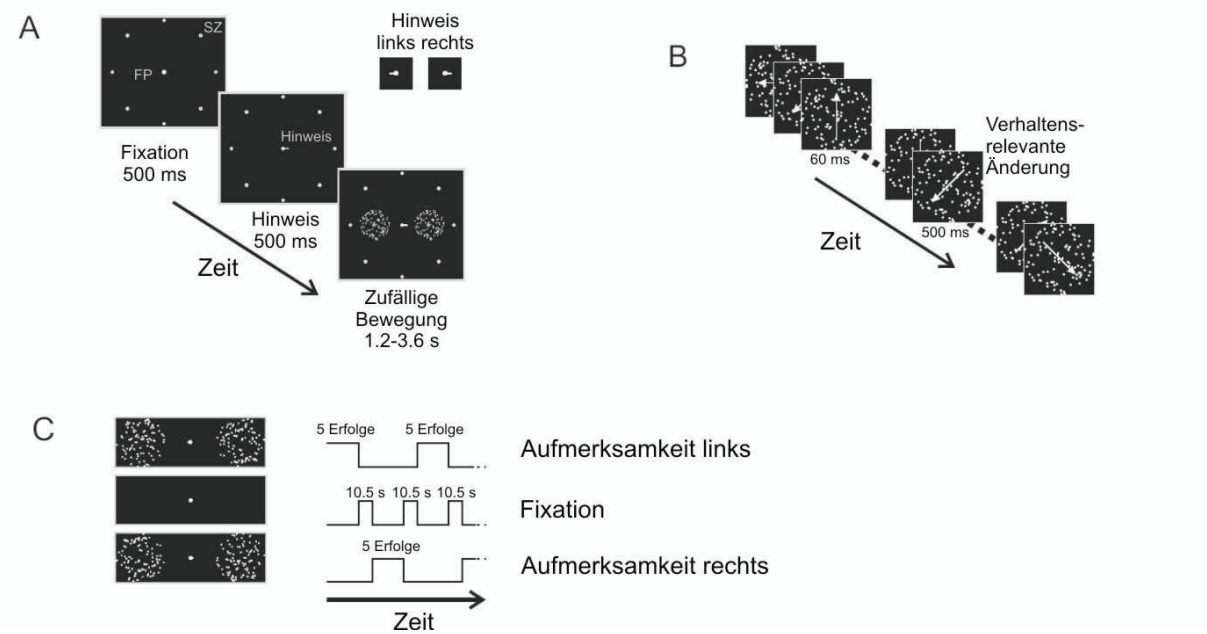


Abbildung 4-4 **A** 1 **B** **C** 1

Versuchsdurchführung

Das Training fand an fünf getrennten Tagen statt, mit sechs Versuchsdurchführungen an jedem Tag. Jede Versuchsdurchführung bestand aus ca. 120 Präsentationen und

die Durchführung startete mit einer kurzen Kalibrierung des Eye-Trackers. Es konnte eine zentrale räumliche Auflösung besser als 0,5° S ehwinkel erreicht werden. Nach der Kalibrierung sollte die Versuchsperson den Fixationspunkt fixieren. Nach 3 Sekunden ununterbrochener Fixation startete der erste Durchgang mit einer Anweisung, die Aufmerksamkeit auf das rechte oder linke Reizfeld zu richten. Unter Aufrechterhaltung der Fixation galt es, im beachteten Feld die gemeinschaftliche, verlängerte Bewegung der kohärenten Punkte zu erkennen und eine Blickbewegung auf das entsprechende Sakkadenziel (Bewegung nach oben entspricht Sakkadenziel 90°) durchzuführen. Nach Einsetzen der verlängerten Bewegung hatte die Versuchsperson 800 ms Zeit, um eine Sakkade zu initiieren, und diese Sakkade musste innerhalb von 500 ms zum Ziel führen. Die Versuchsperson erhielt stets eine akustische Rückmeldung über ihre Leistung: Nach erfolgreicher Antwort erklang ein „Ping“ Geräusch, nach einer falschen Antwort ein „Do!“ und einer Antwort entsprechend der Bewegungsänderung auf der nicht zu beachtenden Seite ein „OhNo!“. Im Anschluss erfolgte die nächste Präsentation. Eine Reizpräsentation, bei der die Fixation um mehr als 2° verletzt wurde, die Fixation verloren ging (Blinzeln), eine Antwort ausblieb oder falsch geantwortet wurde, führt zum Anhängen einer weiteren Präsentation in der jeweiligen Präsentationsphase. Nach fünf erfolgreich beantworteten Präsentationen folgte eine 10,5 s andauernde Pause, und die Aufmerksamkeit wurde auf die Gegenseite gelenkt. Die einzelnen Phasen dauerten in der Regel ca. 30 Sekunden. Nach ca. 120 Präsentationen endete der Versuch, und nach einer kurzen Pause begann der nächste. Im Laufe der Versuche wurde der Anteil der sich kohärent bewegenden Punkte von eingangs 80% auf 60% reduziert.

Ergebnisse

Die Probanden lernen am ersten Tag vorwiegend, die Fixation konstant zu halten und zeitgleich den Fokus der Aufmerksamkeit auf die angezeigte Seite zu richten. Am ersten Messtag ist daher die Anzahl der Fixationsverluste mit 13,5% gegenüber ca. 7% an den folgenden Tagen hoch (Abbildung 4-5). An den folgenden Tagen nimmt die Anzahl der Fixationverluste, der falschen Antworten (Bewegungsänderung detektiert, aber auf das falsche Ziel geantwortet) und die Anzahl der ignorierten Reizpräsentationen ab. Die Detektionsleistung steigt über den Verlauf der ersten drei Messtermine an (Tag 1: 55,4%, Tag 2: 61,5% und Tag 3: 68,5%) und ändert sich für

die zwei folgenden Tage kaum (Tag 4: 66,5% und Tag 5: 70,9%). Der Anteil der zu frühen Antworten und der Antworten bezogen auf die falsche Seite bleibt während der Übung der Aufgabe weitestgehend konstant bei ca. 1% bzw. 3%. Keine Seite wird bevorzugt (keine bessere Detektion und Diskrimination auf der linken Seite als auf der rechten), noch findet eine Bevorzugung für eine Bewegungsrichtung statt.

Abbildung 4-5

Im Verlauf der Übungen steigt der Schwierigkeitsgrad kontinuierlich für alle Versuchspersonen entsprechend ihrer Lernfortschritte an (Abbildung 4-6). Am 5. Tag erreichten alle Versuchspersonen eine stabile Leistung bei einer Bewegungskohärenz von 60%, wie sie für die folgende kernspintomographische Untersuchung benötigt wird.

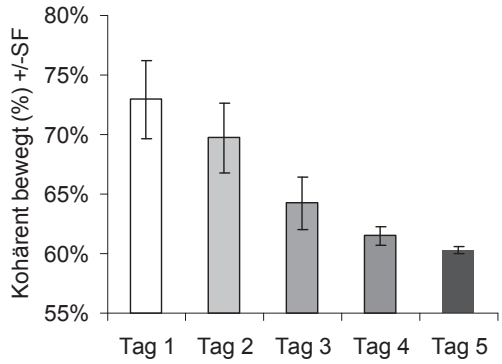


Abbildung 4-6 [illegible] 1 [illegible] 4 [illegible]

Diskussion

Ziel des Trainings war es, die Versuchspersonen auf die kommende kernspintomographische Untersuchung vorzubereiten. Nach drei Trainingseinheiten erreichten die Versuchspersonen eine sichere Detektierbarkeit in beiden Aufmerksamkeitsbedingungen, ohne dass sich beide Bedingungen unterschieden. In den letzten Tagen zeigten sich kaum noch Verbesserungen. Die Makaken der Parallelstudie wurden über den Verlauf von Monaten trainiert, bevor ihre Leistung sich nicht mehr verbesserte (Freiwald, W. A. & Stemmann, H., 2011). Es ist anzunehmen, dass die Versuchspersonen noch nicht ihr jeweiliges Maximum erreicht hatten und schwaches Lernen immer noch stattfand. Da aber keine Schwellenveränderungen mehr beobachtet wurden, gehen wir davon aus, dass sowohl Mensch als auch Makake weitestgehend stabil in ihrem Verhalten waren.

Kartierung visueller Areale

Im Anschluss an das Training fand eine Kartierung der visuellen Areale statt, um die Aktivierung im Bewegungsdiskriminationsversuch den einzelnen Bereichen zuordnen zu können. Dabei wurden die ersten drei visuellen Areale mittels einer retinotopen Kartierungsprozedur abgrenzt und anschließend die Exzentrizitäten bestimmt. Im Anschluss wurde Areal V5 kartiert mit einem eigenen Messparadigma und abschließend die Areale PPA, FFA und LOC.

Material und Methoden

Versuchsaufbau

Die Versuchspersonen lagen auf ihrem Rücken im Scanner und sahen über einen Spiegel eine halbkreisförmige Projektionsscheibe in ca. 50 cm Entfernung. Am rechten Rand der Scheibe befand sich ein Dioden-Array. Im oberen Teil der Scheibe war eine 10x5 cm große Aussparung vorhanden, über die die Kamera das linke Auge der Versuchsperson filmte. Die Versuchsreize wurden über einen Rechner generiert, der mit einem Projektor verbunden war, der das Bild auf die Scheibe projizierte. Das Bild des Projektors hatte eine Auflösung von 1280 x 1024 Pixel und eine Bildwiederholungsrate von 75 Hz. Vor der anatomischen Messung fand eine Überprüfung der Kalibrierung statt.

Anatomische Messung

Anatomische Messungen wurden für alle Versuchspersonen zu Beginn jeder Messung innerhalb eines 3 Tesla Kopfscanners mit horizontaler Bohrung (Allegra, Siemens, Erlangen, Deutschland) durchgeführt. Dabei handelte es sich vor der visuellen Kartierung um sagittale anatomische Scans mit einer TR von 2510 ms, einer TE von 4,38 ms, einer TI von 900 ms und einem Kippwinkel von 8° (Flip angle). Eine Auflösung von 1 x 1 x1 mm wurde erreicht. Die einzelne Messung dauerte ca. 7 Minuten. Am Tag der Kartierung wurde die Anatomie zweimal erhoben, um ein verbessertes Signal-zu-Rausch-Verhältnis zu erhalten. Die hochaufgelösten anatomischen Daten dienten später der dreidimensionlen Rekonstruktion der Kortexoberfläche. Die im Rahmen des eigentlichen Experimentes einfach gemessenen Anatomien wurden später auf die hochaufgelösten Daten rückprojiziert, um die Daten der funktionellen Messungen besser der Anatomie zuordnen zu können.

Funktionelle Messung

Die funktionellen Messungen schlossen sich direkt an die anatomische, hochaufgelöste Messung an. Die T2* gewichteten Daten wurden mittels einer „single-shot echo-planar imaging“ (EPI) Sequenz (TR=1500 ms, TE=30 ms, Scanbereich 192 x 192 mm bei einer Auflösung von 3 x 3 x 2,7 mm), bestehend aus 26 Schichten durch einen Teil des Gehirns, erhalten. Die Dauer der einzelnen Messungen für die

Kartierung unterschied sich und wird bei den einzelnen Messungen wiedergegeben und zwar in Anzahl der Bildaufnahmen auch Volumen genannt.

Retinotopie

Meridian Kartierung: Um die Grenzübergange der frühen visuellen Areale zu kartieren, werden abwechselnd zwei unterschiedlich orientierte Keilmuster präsentiert. Dabei besteht jedes Muster aus zwei Keilstücken, die vom Zentrum der Fixation ausgehend in die Peripherie im Querdurchmesser zunehmen (Abbildung 4-7). Beide Keilstücke können entweder entlang des horizontalen (Winkelspanne 15°) oder vertikalen Meridians (Winkelspanne 30°) orientiert sein. Die Fläche des Keilstücks ist definiert über ein schwarz-weißes Schachbrettmuster, dessen Kontrast sich mit einer Frequenz von 4 Hz umkehrt. Das vertikale und das horizontale Muster werden jeweils innerhalb von sechs Blöcken für 12 Volumen gezeigt, mit einer Pause von 6 Volumen zwischen den einzelnen Blöcken. Die Versuchsperson musste die Fixation ständig aufrechterhalten und war instruiert, auf die Reize zu achten. Die gesamte Messung dauerte ca. 5 Minuten.

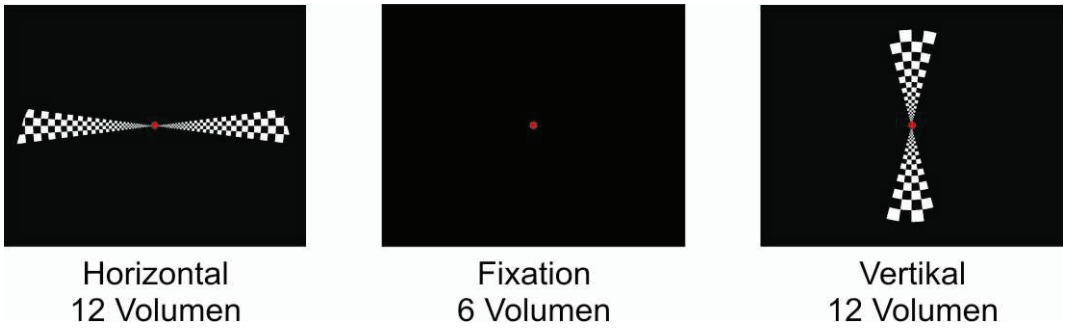


Abbildung 4-7

V1 V2 V3 Exzentrizitätskartierung

Exzentrizitäten: In einer zweiten Messung wurden die inneren und äußeren Grenzen der Areale kartiert, indem einer von drei Ringen gezeigt wurde mit unterschiedlich definierter Exzentrizität vom Fixationspunkt (Ring 1: 0,8°-2,3°, Ring 2: 2,7°-7,2° und Ring 3: 7,8°-12,5°). Die Oberfläche der bestand aus einem schwarz-weißen Schachbrettmuster, dessen Kontrast sich mit einer Frequenz von 4 Hz umkehrte (Abbildung 4-8). Die Ringe wechselten sich ab in jeweils 15 Blöcken (5 Blöcke pro Bedingung), und der einzelne Block hatte eine Länge von 12 Volumen. Die einzelnen

Blöcke wurden unterbrochen durch Pausen mit einer Länge von 6 Volumen. Die Versuchsperson war instruiert, die Fixation auf die Mitte aufrechtzuerhalten und auf die Reize zu achten. Die gesamte Messung dauerte ca. 7 Minuten.

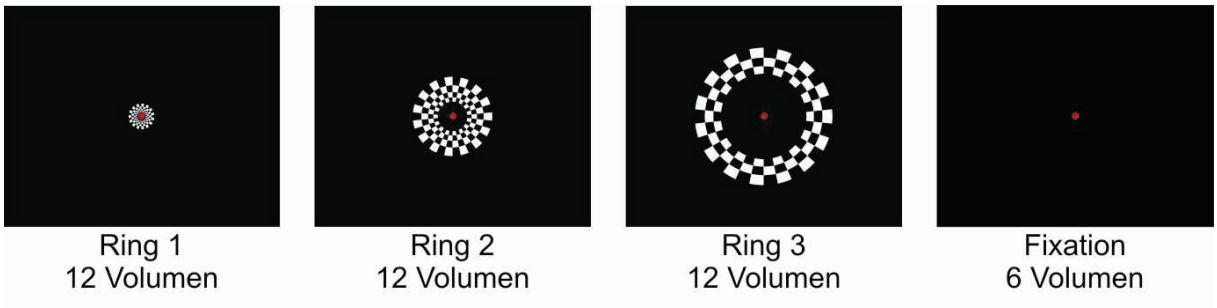


Abbildung 4-8 [illegible]

V5 Kartierung

Bewegungssensitive Areale: In der dritten Messung wurden die bewegungssensitiven Bereiche auf der Kortexoberfläche kartiert. Dazu wurden entweder ein bewegtes Flussfeld von Punkten, das sich auf den Beobachter abwechselnd zu- oder wegbewegen konnte (Frequenz ca. 0,9 Hz), und ein statisches Bild von Punkten gezeigt, jeweils unterbrochen von einer Pause. Die beiden Muster, bewegt und unbewegt, wurden jeweils innerhalb von vier Blöcken für 12 Volumen gezeigt, mit einer Pause von 6 Volumen (Abbildung 4-9). Die Instruktion für die Versuchsperson änderte sich nicht gegenüber den vorangegangenen Messungen. Die Dauer der Messung betrug ca. 5 Minuten.

Abbildung 4-9 [illegible]

LOC, PPA und FFA Kartierung

Objektsensitive, platzsensitive und gesichtssensitive Areale: In der vierten und letzten Messung galt es, den LOC, das platzsensitive Areal PPA und das gesichtssensitive Areal FFA zu kartieren. Dazu wechselte die Präsentation zwischen vier verschiedenen Blöcken von Bildern von Gegenständen, Orten, Gesichtern und einer zufälligen Anordnung von Bildelementen (verwürfelt) (Abbildung 4-10). Die verwürfelten Bilder entstanden durch die zufällige Neuanordnung der Pixelelemente der Versuchsbilder, um Kontrast und Farbwerte vergleichbar zu halten. In jedem Block änderte sich das Bild alle 500 ms. Jeder Block wurde dreimal präsentiert (insgesamt zwölf Blöcke) mit einer Dauer von 12 Volumen, mit einer Unterbrechung zwischen den Blöcken von 6 Volumen. Die Instruktion blieb unverändert. Die Messung endete nach ca. 7 min.

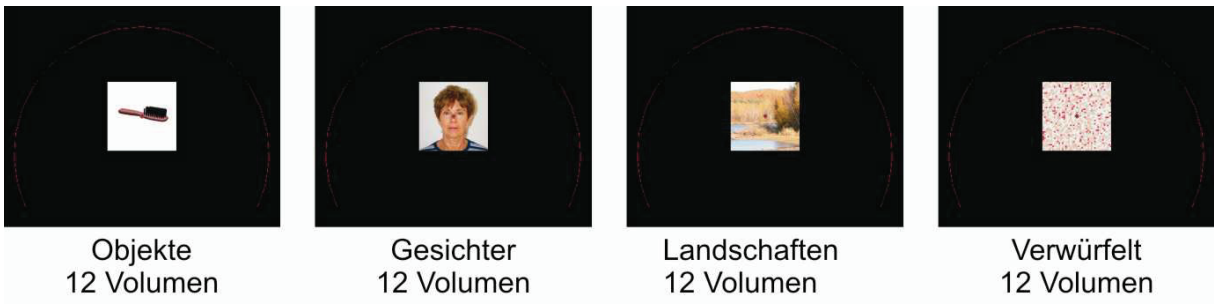


Abbildung 4-10

Datenanalyse

Die kernspintomographischen Daten wurden im Anschluss an die Messungen mittels der kommerziellen Software „BrainVoyagerQx Version 1.9“ ausgewertet (Goebel, R., Esposito, F., & Formisano, E., 2006). Dabei wurden für jeden Datensatz die gleichen Vorverarbeitungsschritte durchgeführt.

Normalisierung der anatomischen Daten

Die für jede einzelne Versuchsperson erhobene hochaufgelöste Anatomie wurde zuerst nach AC-PC (Anteriore und Posteriore Commisur) ausgerichtet und anschließend in das Talairach-Koordinatensystem überführt durch entsprechendes

„Strecken“ und „Stauchen“ der Daten (Volumen MR oder vmr). Die anatomischen Daten aus den zwei weiteren Messterminen wurden mittels der Software mit der hoch aufgelösten Anatomie in AC-PC Ausrichtung in Übereinstimmung gebracht (aligned).

Vorverarbeitung der funktionellen Daten

Die funktionellen Daten (gespeichert als functional MR oder fmr) wurden zuerst vorverarbeitet. Dabei wurden die Schichtmesszeiten korrigiert, und eine Bewegungskorrektur wurde durchgeführt. Die Bewegungskorrektur diente dazu, etwaige Kopfbewegungen im Scanner auszugleichen. Als letztes folgte eine Filterung der Daten mit einem Hochpass-Filter, um einen etwaigen Trend herauszurechnen (Drift und Niederfrequenz Korrektur).

Normalisierung der funktionellen Daten

Der funktionelle Datensatz jeder Messung wurde mit der in derselben Sitzung erhobenen Anatomie in Übereinstimmung gebracht und mit der Überführung der anatomischen Daten in das Talairach-Koordinatensystem transformiert (Talairach, Jean & Tournoux, Pierre, 1988). Diese Daten wurden dann in einem Dateiformat für „volume time course“ (VTC) gespeichert.

Statistische Auswertung

Ausgehend vom Messprotokoll der einzelnen Messung, das den Anfang und das Ende der jeweiligen Bedingung enthielt, wurde für die verschiedenen Bedingungen eine Modellannahme generiert, die die zu erwartende hämodynamische Reaktion (BOLD-Antwort) vorhersagt. Diese Modellannahme wurde mit den Änderungen im Signalverlauf des VTC für jeden einzelnen Voxel verglichen. Ein lineares Modell (general linear model oder GLM) berechnete dann für jeden Voxel, inwieweit die Signalstärke durch das Modell erklärt werden kann.

Dreidimensionale Auswertung entsprechend einem „Cortex-Based-Alignment“

Aus den zweidimensionalen Schnittbildern der hochaufgelösten Anatomie wird für jede Versuchsperson eine Segmentierung durchgeführt, so dass nur die Grenze zwischen grauer und weißer Substanz verbleibt. Die Grenzinformation wird in ein dreidimensionales Modell des Gehirns überführt. Mittels der dreidimensionalen Daten

wird eine „aufgeblasene“ kugelförmige Repräsentation erzeugt, deren Oberfläche die Informationen für Gyri und Sulci trägt. Diese Repräsentation der Gyri und Sulci wird für alle Versuchspersonen überlagert und entsprechend der „Brain-Voyager“ Algorithmen solange in Übereinstimmung gebracht, bis alle Gehirne aufeinander passen. Dabei wird versucht, so wenig Streckungen und Stauchungen durchzuführen wie möglich. Anschließend wird wieder ein dreidimensionales Modell erzeugt und mit den funktionellen Daten kombiniert.

Ergebnisse

Die Kartierung dient der Lokalisation der einzelnen visuellen Areale; hierzu werden die individuellen Ergebnisse aller zehn Versuchspersonen zunächst zusammengeführt. Ziel der Exzentrizitätsbestimmung ist es, die Grenzen der frühen visuellen Areale zu bestimmen, in denen für das Hauptexperiment der Reiz dargeboten wird (2,7° bis 12,5°). Dabei wird zwisch en den unterschiedlichen Bedingungen der Kontrast der Aktivierung für Ring 1 gegenüber Ring 2 und Ring 3 berechnet (GLM über alle 10 Versuchpersonen). Es zeigt sich, dass eine Aktivierung in guter Übereinstimmung mit der Fissura calcarina und über weitere angrenzende Bereiche stattfindet (Abbildung 4-11).

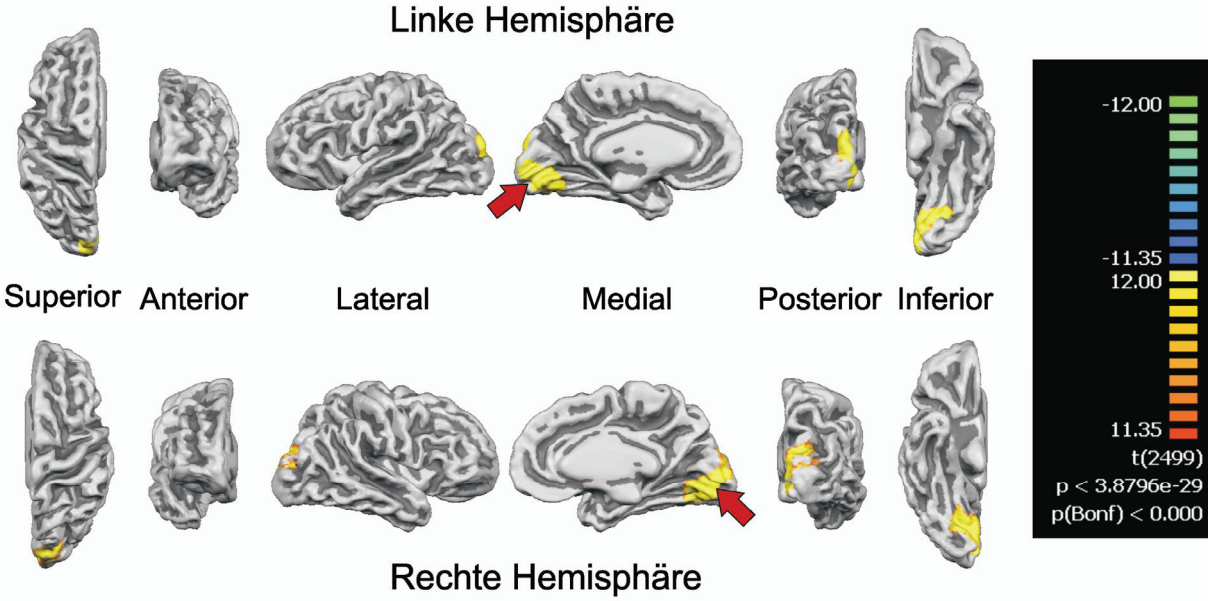


Abbildung 4-11 [illegible]

Die Ergebnisse der Meridiankartierung dienen zur Abgrenzung der unterschiedlichen frühen Areale. Bei der Meridiankartierung wird der Kontrast zwischen horizontal und vertikal orientierten Mustern berechnet (GLM-Analyse). Da zur Berechnung die Ergebnisse aller Versuchspersonen gemeinsam betrachtet werden, ist eine Abgrenzung zu höheren Arealen hin immer schwieriger, da die individuellen Unterschiede die Grenzen zunehmend verschwimmen lassen. Eine Abgrenzung für V1 dorsal, V1 ventral, V2 dorsal, V2 ventral und V3 ventral (VP) ist in der Gruppenanalyse möglich (Abbildung 4-12).

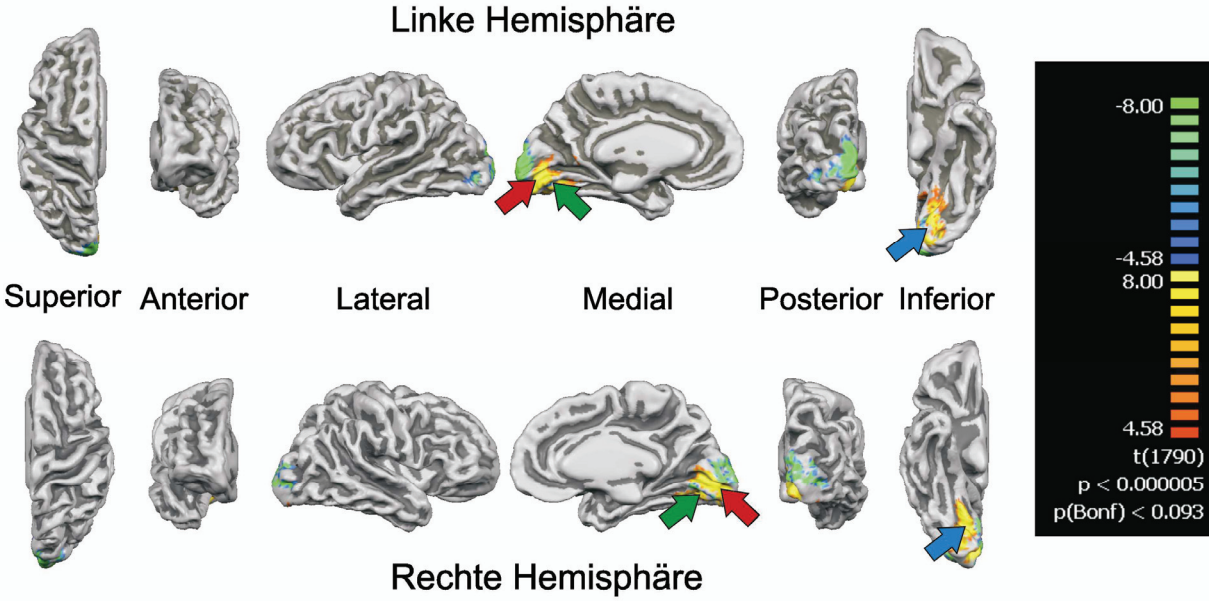


Abbildung 4-12 [illegible]

LOC wurde als „objektsensitiv“ beschrieben und lässt sich aus den funktionellen Daten über den Kontrast von Objekten gegenüber verwürfelten Bildern dieser Objekte berechnen (GLM-Analyse von 10 Versuchspersonen). Neben der Aktivierung für LOC findet sich auch eine Aktivierung in V5, die sich durch über die schnelle Bildfolge, die zu der Wahrnehmung einer Scheinbewegung führen kann, erklären lässt (Abbildung 4-13).

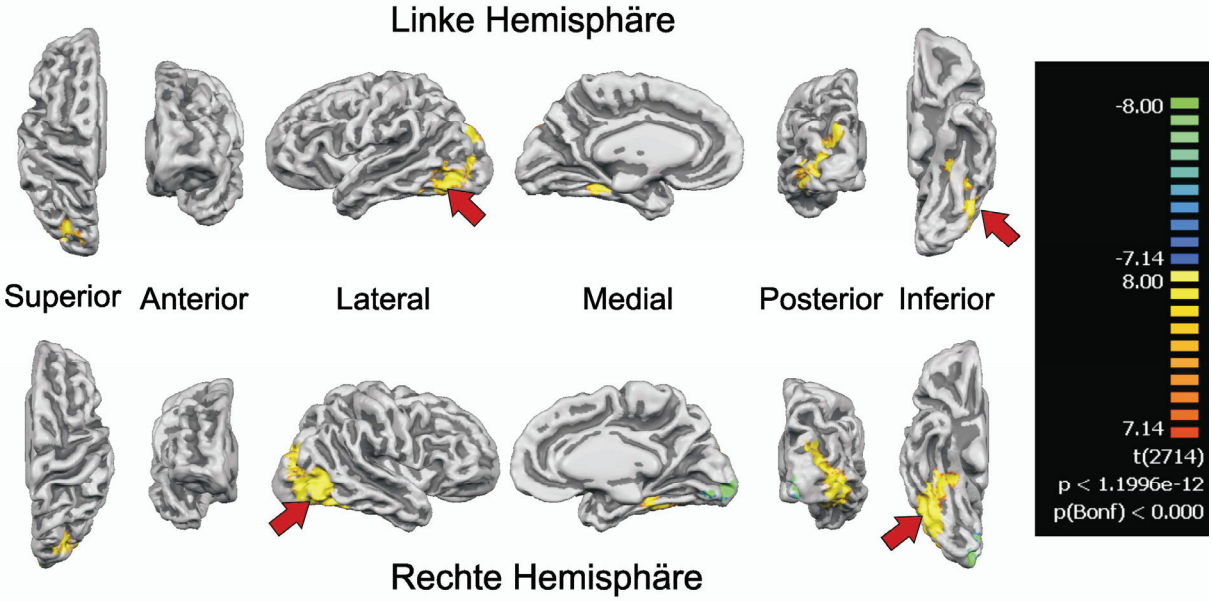


Abbildung 4-13

Das „Fusiform Face Area“ (FFA) ist im Fusiformen Gyrus lokalisiert, wie der Darstellung der Aktivität (GLM-Analyse) über den Kontrast zwischen Gesichtern und verwürfelten Bildern zu entnehmen ist (Abbildung 4-14). Neben der Aktivierung im Fusiformen Gyrus findet sich außerdem eine anteilige Aktivierung in V5 und im LOC. Wie bei der Lokalisation von LOC hat die Bildpräsentation wieder die Wahrnehmung einer Scheinbewegung zur Folge. LOC und FFA sind wiederum benachbart, und die Zusammenführung der Daten von zehn Versuchspersonen erschwert eine genaue Abgrenzung zwischen beiden Bereichen.

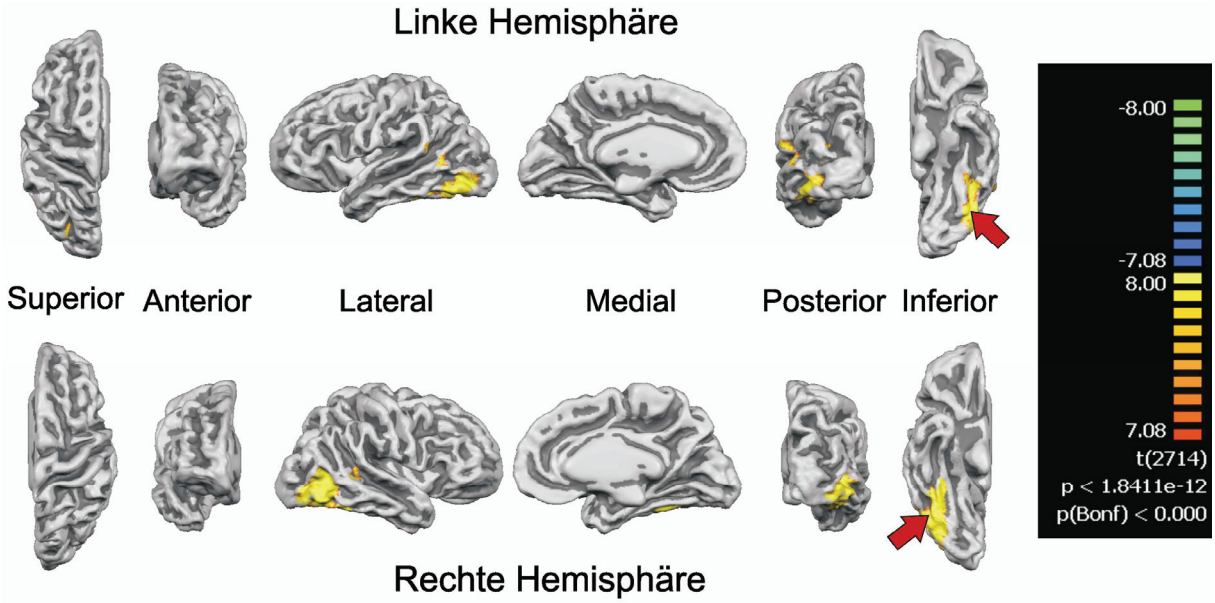


Abbildung 4-14

Die Analyse der Daten zur Kartierung der „Parahippocampal Place Area“ zeigt eine deutliche Aktivierung im Bereich des Gyrus parahippocampalis (GLM-Analyse). Dabei wird der Kontrast zwischen Landschaftsbildern und verwürfelten Landschaftsbildern gebildet (Abbildung 4-15). Wieder findet sich eine zusätzliche Aktivierung im Bereich von V5.

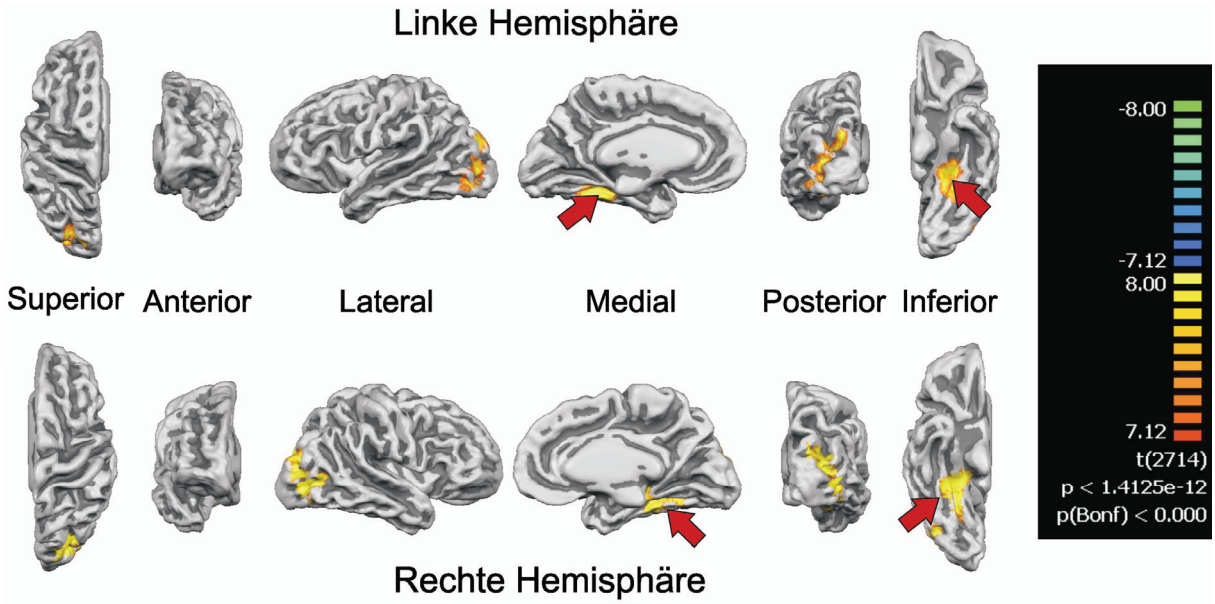


Abbildung 4-15

Abschließend fand die Kartierung der bewegungssensitiven Areale des Gehirns statt. Neben einer starken Aktivierung, die sich im Kontrast zu bewegten und unbewegten Punkten zeigt (GLM-Analyse für 10 Versuchspersonen), sind auch weitere Areale bei der Betrachtung von Bewegung aktiver als bei der Betrachtung eines statischen Bildes (Abbildung 4-16). So findet sich eine erhöhte Aktivierung in V1, V2, anteilig in VP und im vermuteten Bereich von V3d. Alle diese Bereiche sind für ihre Bewegungssensitivität bekannt. Gerade die Lokalisierung von V5 ist von besonderem Interesse für das Hauptexperiment.

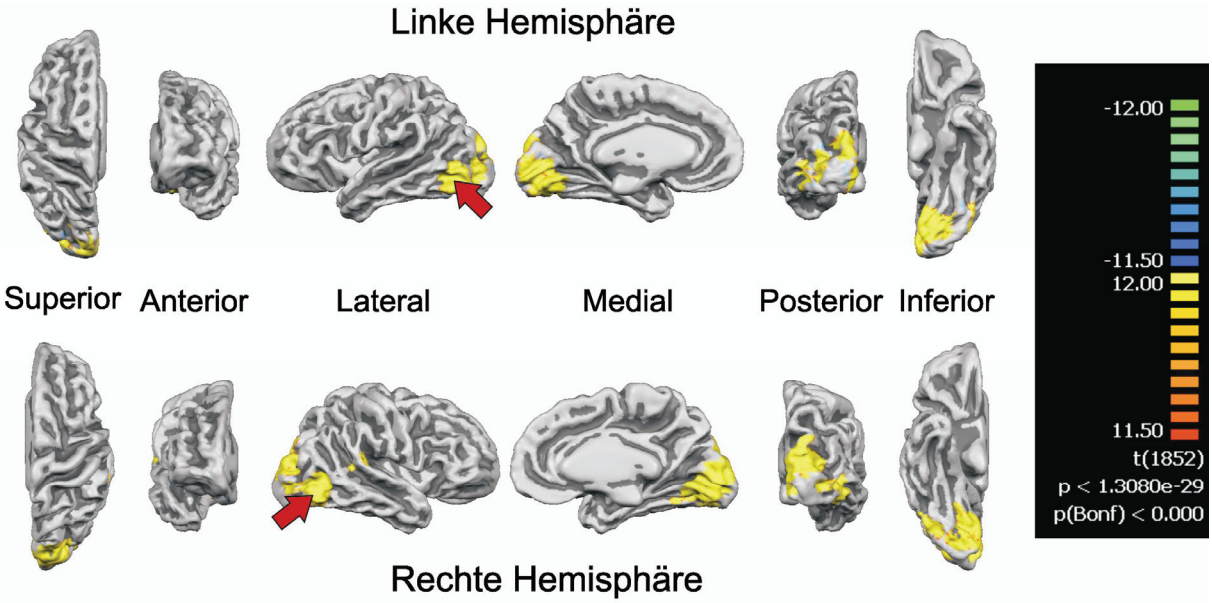


Abbildung 4-16

Bewegungsdiskrimination

An zwei weiteren Messtagen folgte die funktionelle Datenerhebung für die einzelnen Versuchspersonen. Die einzelnen Messtage lagen dabei bisweilen mehrere Wochen auseinander. Sollte mehr als eine Woche zwischen den Messterminen (letzte Bearbeitung der Aufmerksamkeitsübung) vergangen sein, so wurde vor der funktionellen Messung am Psychophysikaufbau eine zusätzliche Übungseinheit absolviert. Da die Versuchspersonen kaum oder keine Erfahrung mit dem Kernpintomographie hatten und der Eye-Tracker störungsanfällig (sporadischer

Ausfall des Kamerasignals oder Einblendung eines Störsignals ausgehend vom Kernspintomographen) war, wurde das Reizmuster reduziert und die Kohärenz der Punkte erhöht. Näheres kann den Abschnitten Versuchsreiz und Durchführung entnommen werden.

Material und Methoden

Versuchsaufbau

Abweichend von der Kartierung wurde anstelle eines Rechners ein Laptop eingesetzt. Ansonsten blieben die Einstellungen am Projektor und der Versuchsaufbau unverändert.

Funktionelle Messung

Zwei funktionelle Messungen schlossen sich direkt an eine anatomische Messung an. Die anatomische Messung erlaubt es, zu einem späteren Zeitpunkt die Daten auf die hochaufgelöste Anatomie aus der Kartierungsmessung rückzuprojizieren. Die funktionellen Daten waren T2* gewichtet und wurden mittels einer „single-shot echo-planar imaging“ (EPI) Sequenz (TR=2510 ms, TE=30 ms, Scanbereich 192 x 192 mm und einer Auflösung von 3 x 3 x 2,7 mm), bestehend aus 38 Schichten, gewonnen.

Versuchsreiz

In der Mitte des Bildschirms befand sich ein Fixationspunkt (0,25°), und links und rechts wurden zwei Felder dargestellt, positioniert entlang der horizontalen Achse. Die Felder enthielten zufällig bewegte Punkte mit einer Größe von 0,15° Sehwinkel (random dot surfaces, RDS). Die bewegten Punktfelder hatten einen Durchmesser von 7° Sehwinkel und eine Exzentrizität von 7° sowi e eine durchschnittliche Punktdichte von 4 Punkten pro Quadratgrad Sehwinkel. In den Feldern bewegten sich die Punkte mit einer Geschwindigkeit von 6° pr o Sekunde. Die Bewegungsrichtung der Punkte änderte sich zufällig alle 93 ms in einem Vielfachen von 20°, wobei eine Gruppe von Punkten (60% kohären t bewegt) immer dieselben Richtungswechsel erfuhr. Punkte, die über den Rand der Reizfläche hinauswanderten, erloschen und wurden auf der anderen Seite ersetzt. Nach dreißig bis sechzig zufälligen Bewegungswechseln bewegten sich die kohärenten Punkte für 500 ms in eine von vier möglichen Richtungen (siehe Sakkadenziele) und

anschließend alle 93 ms wieder in zufälliger Richtung. Diese Bewegung galt es, auf der zu beachtenden Seite zu erkennen. Umgeben war der Versuchsreiz von vier möglichen Sakkadenzielen (Ringe) mit einem Abstand von 10° zur Fixation und einer Ausdehnung von 0,2° Sehwinkel und einer Linienbreit e von 0,05°. Die Sakkadenziele waren kreisförmig um den Fixationspunkt angeordnet und ausgehend von rechtshorizontal entgegen dem Uhrzeigersinn angeordnet auf folgenden Positionen: 45°, 135°, 225° und 315°. Am Anfang der Stimulation waren nur der Fixationspunkt und die Sakkadenziele dargestellt; die zu beachtende Seite wurde mittels eines Symbols am Ort der Fixation angezeigt, der bei der Präsentation des Reizmusters erhalten blieb. Ein Quadrat bedeutete, die Aufmerksamkeit auf das linke Feld zu lenken; bei einem Kreuz galt es, die Aufmerksamkeit weder nach links noch nach rechts zu richten und auf keine Änderung zu antworten; und bei einem Kreis sollte das rechte Feld attendiert werden (Abbildung 4-17).

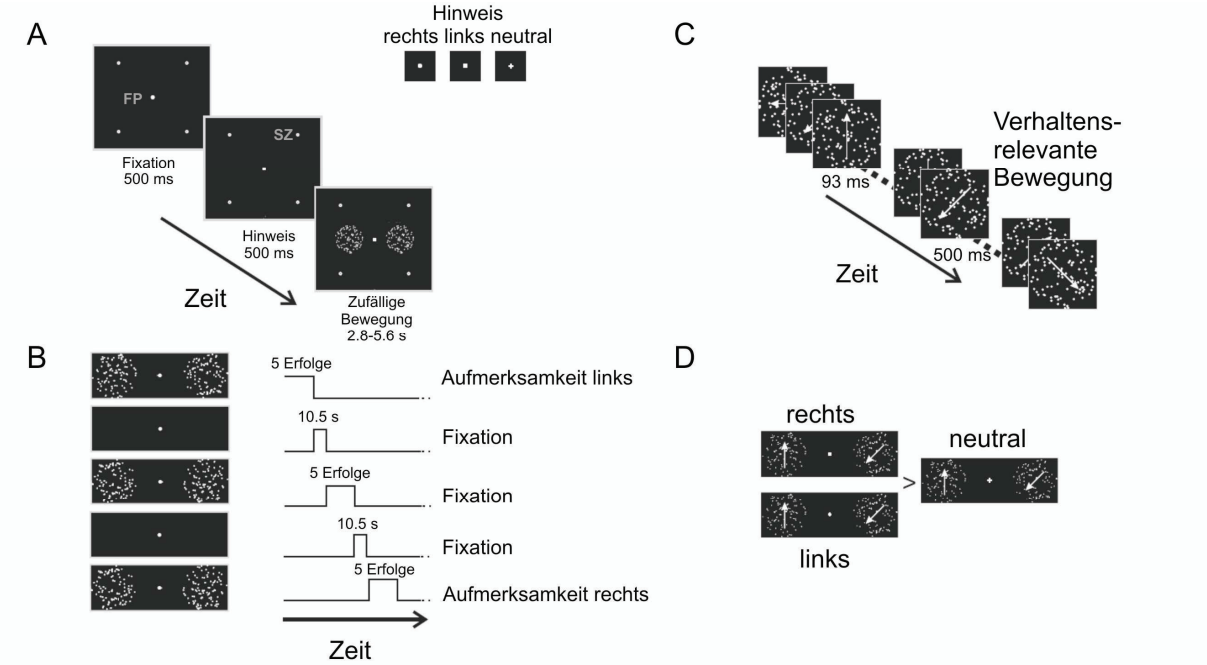


Abbildung 4-17 [illegible] **A** [illegible] 8 [illegible] **B** [illegible] 8 [illegible] **C** [illegible] 1 [illegible] **D** [illegible]

Versuchsdurchführung

Es wurden zwei kernspintomographische Untersuchungen an zwei verschiedenen Tagen durchgeführt. An jedem Versuchstag wurde zuerst eine anatomische Messung aufgenommen und anschließend zwei Versuchsmessungen. Jede Messung dauerte ca. 17 min. Vor jeder Messung wurde eine kurze Kalibrierung des Eye-Trackers vorgenommen. Es konnte eine räumliche Auflösung an der Fixation besser als 1° Sehwinkel erreicht werden. Nach der Kalibrierung sollte die Versuchsperson den Fixationspunkt fixieren. Nach 3 Sekunden ununterbrochener Fixation startete die erste Reizpräsentation mit einer Anweisung über das Fixationssymbol, die Aufmerksamkeit auf das aufkommende rechte Reizfeld, das linke Reizfeld oder gar nicht auszurichten. Bei den Aufmerksamkeitsbedingungen galt es bei Aufrechterhaltung der Fixation, im beobachteten Feld die gemeinschaftliche

verlängerte Bewegung der kohärenten Punkte zu erkennen und auf das entsprechende Sakkadenziel eine Blickbewegung (Bewegung nach oben entspricht Sakkadenziel 90°) durchzuführen. Nach Einsetzen der verlängerten Bewegung hatte die Versuchsperson 800 ms Zeit, eine Sakkade auszulösen, und musste diese Sakkade innerhalb von 500 ms zum Ziel führen. Die Versuchsperson erhielt keine Rückmeldung über die eigene Leistung. Im Anschluss erfolgte die nächste Präsentation. Eine Reizpräsentation, bei der die Fixation um mehr als 2° horizontal und/oder 5° vertikal verletzt wurde, in der die Fix ation verloren ging (Blinzeln), eine Antwort ausblieb oder falsch geantwortet wurde, führte zum Hinzufügen einer weiteren Präsentation in der jeweiligen Präsentationsphase. Nach fünf erfolgreich beantworteten Präsentationen folgte eine 10,5 s andauernde Pause, und die Richtung der Aufmerksamkeit wurde auf die Gegenseite gelenkt. Die einzelnen Phasen dauerten in der Regel ca. 30 s. Nach ca.17 min brach die Messung automatisch ab, und nach einer Pause von bis zu 5 min folgte die zweite Messung. Die Reihenfolge der Blöcke war ebenmäßig über die Messungen verteilt und die jeweilige Blocklänge abhängig von der Leistung der Versuchsperson.

Datenanalyse

Die psychophysikalischen Daten aus den kernspintomographischen Messungen wurden wie für das Training ausgewertet, und die kernspintomographischen Daten wurden entsprechend der Auswertung für die Kartierung analysiert.

Ergebnisse

Psychophysik

Während der kernspintomographischen Untersuchung verschlechterte sich die Leistung der Versuchspersonen deutlich gegenüber der Übung (Abbildung 4-18). So ging der Anteil der richtig beantworteten Durchgänge deutlich zurück von ca. 69% richtiger Antworten auf nur noch 56%. Dabei nahm vor allem der Anteil von Fixationsverlusten drastisch zu, von vormals ca. 7% auf ca. 24%. Diese Verschlechterung ist aber nicht auf die eigentliche Leistung der Versuchspersonen zurückzuführen. Der Kernspintomograph selbst interferiert mit dem Kamerasignal, und die korrekte Pupillenerkennung ist erschwert. Ein Abriss des Signals führt zu

einem angenommenen Fixationsverlust. Diese Beobachtung steht im Einklang damit, dass der Fehleranteil (falsche Seite beachtet und falsche Antworten) auf unter ein Prozent abfiel, während bei der Übung falsche Antworten noch ca. 3% der Durchgänge ausmachten. Aufgrund der reduzierten möglichen Bewegungsrichtungen im Reizmuster selbst ist die Aufgabe im Kernspintomographen, trotz Rückenlage, Lärmeinwirkung und mangelnder Bewegungsfreiheit, sogar leichter geworden und somit nicht notwendigerweise vergleichbar mit dem Training.

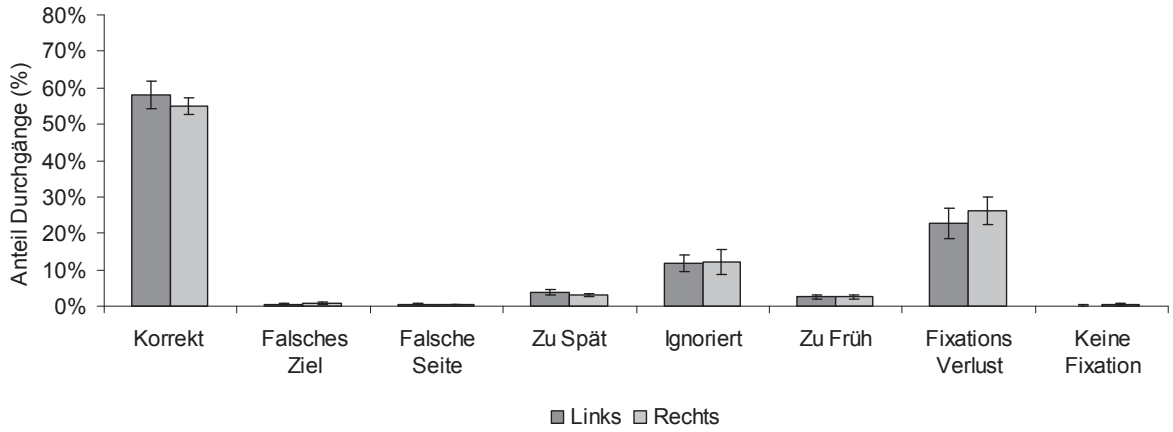


Abbildung 4-18

Es findet sich kein Unterschied in den Verhaltensdaten zwischen der Aufmerksamkeitslenkung auf die linke versus rechte Fläche. Sowohl der Anteil der richtig beantworteten Durchgänge als auch die Anteile für falsche Antworten, Flächenfehler, zu späte Antworten und so weiter sind für beide Seiten gleich. Es findet keine Bevorzugung einer Seite statt. Wie schon in der Übung zeigt sich kein Unterschied in den Reaktionszeiten, noch wird eine Bevorzugung für eine Bewegungsrichtung (Sakkadenziel) deutlich.

In der Neutralbedingung wurde die Fixation nur in rund 68% der Präsentationen aufrechterhalten (Abbildung 4-19). Dabei geht ein Teil der Fixationsverluste auf die beschriebene Interferenz zwischen Kamera und Kernspintomograph zurück und ein Teil wohl auch auf die Aufgabenstellung. Versuchspersonen berichteten nach dem

Versuch, dass sie es als schwierig empfanden, über einen langen Zeitraum nur einen Punkt zu beachten, ohne eine damit verbundene Aufgabe zu bearbeiten.

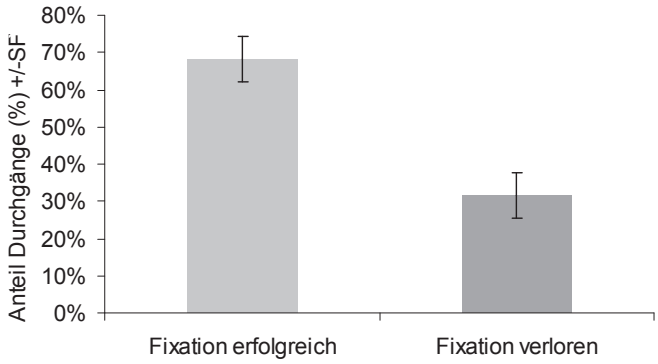


Abbildung 4-19 [illegible]

Funktionelle Kernspintomographie

Die Differenz zwischen den BOLD-Antworten für die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen gegenüber der Neutralbedingung zeigt für die zehn Versuchspersonen nach einer GLM-Analyse eine deutlich stärkere Aktivierung für die Aufmerksamkeitsbedingungen (Bonferroni korrigiert; $p<0,05$) über weite Bereiche des gesamten Gehirns an (Abbildung 4-20). Ausgehend von V1 zieht sich über die frühen visuellen Areale (V1 bis V3/VP) (vergleiche Meridian-Kartierung) eine starke Aktivierung unter Aussparung des Okzipitalenpols, der auch bei der Exzentritätskartierung ausgespart bleibt (vergleiche Exzentrizitätskartierung). Ein deutlicher Anstieg der Aktivität findet sich zudem in V5 (vergleiche V5 Kartierung) sowie im Bereich des LOC und FFA (vergleiche entsprechende Kartierungen). Neben den beschriebenen Arealen zeigt sich zusätzlich eine deutliche Aktivierung im superioren temporalen Sulcus (STS), im inferior-parietalen Sulcus (IPS), in weiten Teilen des dorso-lateralen-frontalen Kortex (DLFC) (deutlicher auf der rechten Hemisphäre) sowie im Bereich des frontalen Augenfeldes und auch im anterioren Cingulum und im superioren frontalen Gyrus. Eine stärkere Aktivierung für die neutrale Bedingung ist im Bereich des Praecuneus und im anterioren Teil des Temporallappens zu finden.

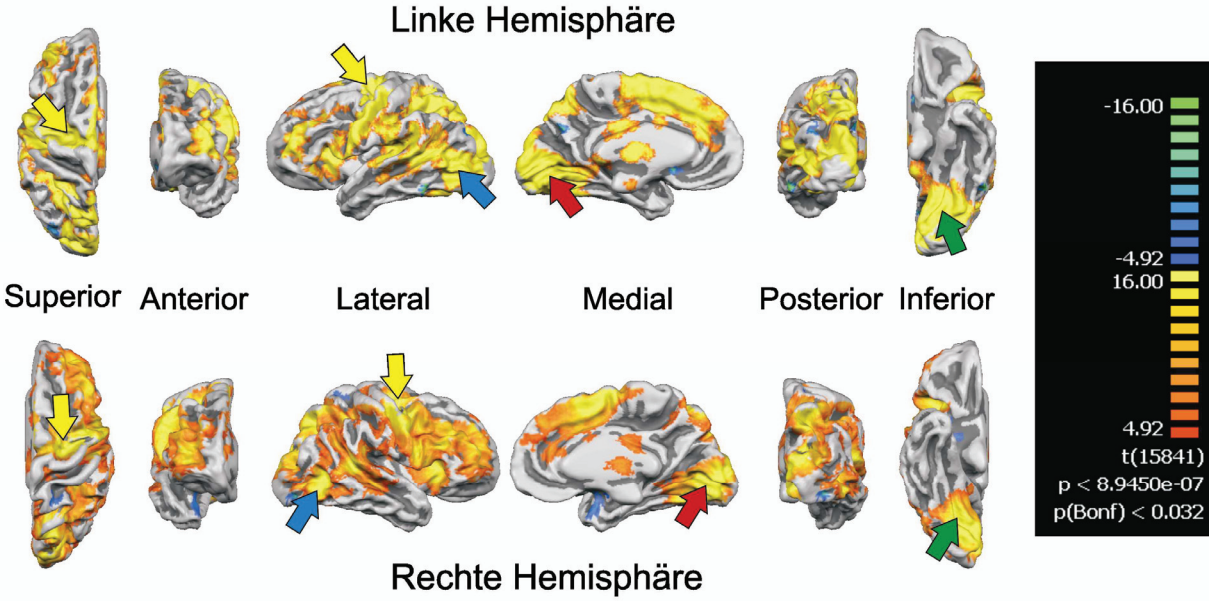


Abbildung 4-20 [illegible]

Der Kontrast zwischen Aufmerksamkeit auf die linke Seite gegen die rechte Seite bzw. umgekehrt zeigt in der Analyse (GLM über zehn Versuchpersonen) eine deutliche Modulation entsprechend der räumlichen Orientierung der Aufmerksamkeit (Bonferroni korrigiert; $p < 0,05$) (Abbildung 4-21). So findet sich entsprechend der Aufmerksamkeitsbedingung eine starke Aktivierung in V5, sowohl für die rechte Hemisphäre (Aufmerksamkeit links) als auch für die linke Hemisphäre (Aufmerksamkeit rechts). Neben dem fünften visuellen Areal sind auch Aktivierungen erkennbar im Bereich des inferior-parietalen Sulcus, entlang des posterioren inferioren temporalen Kortex, und - ausschließlich für die rechte Hemisphäre - eine schwache Aktivierung im dorso-lateralen frontalen Kortex (DLFC).

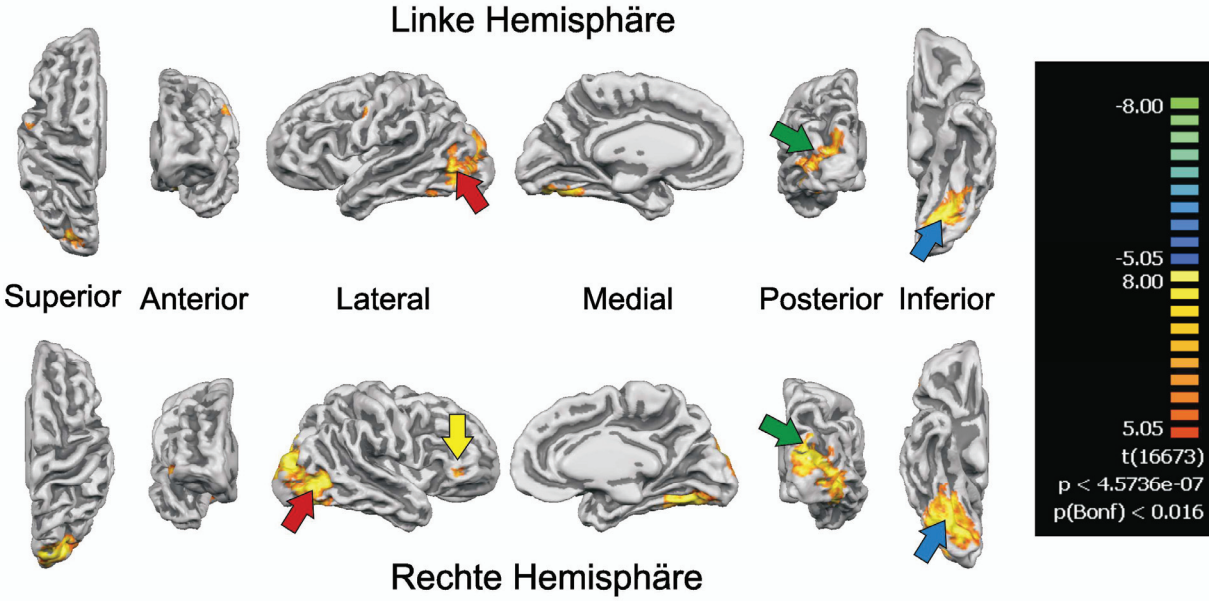


Abbildung 4-21

Diskussion

Stellt man beide Aufmerksamkeitsbedingungen der Neutralbedingung gegenüber, so ist in beinahe allen Bereichen des Gehirns eine deutlich Zunahme der Durchblutung zu erkennen. Dabei kann jedoch nicht unterschieden werden, ob dies rein aufmerksamkeitsbedingt ist oder auf die Aufgabe an sich zurückzuführen ist bzw. mit der Aufregung (Arousal), die mit der Bearbeitung einer Aufgabe einhergeht, korreliert ist. So ist zum Beispiel die Aktivierung im frontalen Augenfeld mehr auf die Tatsache zurückzuführen, dass Sakkaden durchgeführt werden mussten, als auf die gestiegene und eventuell vom FEF ausgehende Aufmerksamkeit (Paus, T., 1996). Vergleichbar zur Makakenstudie lassen sich in vier Bereichen Erregungen nachweisen: zum ersten die beschriebene Aktivierung im Bereich des FEF, zum zweiten eine Aktivierung früher visueller Areale (ausgehend von V1), zum dritten eine Zunahme der Aktivität in bewegungssensitiven Arealen und zuletzt die Aktivierung des posterioren inferioren temporalen Kortex. Im zuletzt genannten Bereich liegen

auch beim Menschen, neben den frühen visuellen Arealen, die ersten Areale des ventralen Verarbeitungsstroms (Goodale, M. A. et al., 1994; Fang, F. & He, S., 2005; Shmuelof, L. & Zohary, E., 2005).

Diese deutliche Aktivierung ist jedoch nicht mehr so ausgeprägt beim direkten Vergleich zwischen den beiden räumlichen Aufmerksamkeitslenkungen. Hier ist keine Aktivierung mehr in frühen visuellen Arealen oder in dem frontalen Augenfeld feststellbar, im Gegensatz zum Makaken, der hier noch deutliche Aktivierungen aufweist. Vergleichbar ist jedoch die Aktivierung ausgehend von inferio-parietalen Kortex, dem bewegungssensitiven Areal V5 (hMT) und dem posterioren inferioren temporalen Kortex (Abbildung 4-22). Ein Vergleich mit den Ergebnissen der Kartierung legt nahe, dass dabei auch Anteile von LOC und FFA beim Menschen entsprechend der Aufmerksamkeit mit moduliert werden. Dies steht im Einklang mit der ventralen Aktivierung des Makaken Areals PITd (Freiwald, W. A. & Stemmann, H., 2011), das ebenfalls dem ventralen Verarbeitungsstrom zugerechnet wird (Sporns, O., Tononi, G., & Edelman, G. M., 2000).

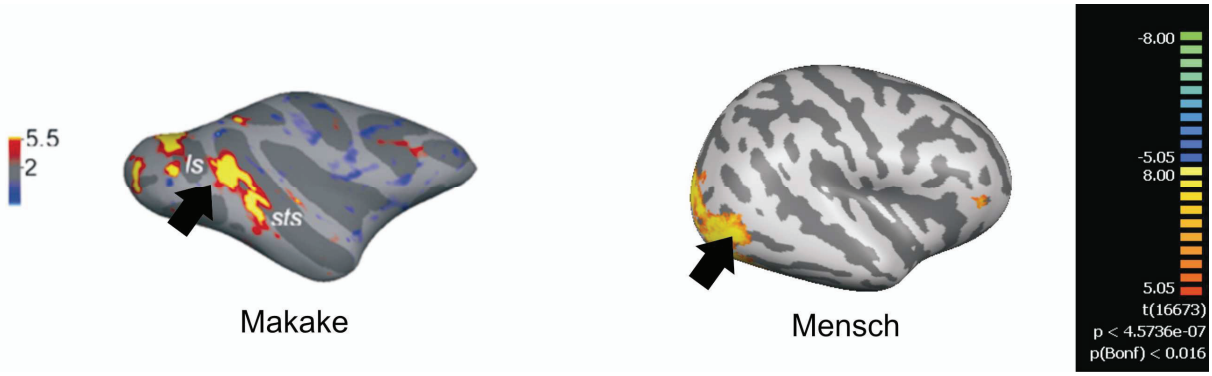


Abbildung 4-22

Weichen die beteiligten Aufmerksamkeitssysteme beim Menschen und Makaken nun deutlich voneinander ab? Die mangelnde Aktivierung in frühen visuellen Arealen beim Menschen ist möglicherweise auf eine zu einfache Aufgabe oder eine zu strenge Korrektur zurückzuführen. Zwar führte die schnelle Präsentation zu einer hohen perzeptuellen Last im visuellen System (Lavie, N. & Tsal, Y., 1994), doch die

eigentliche Aufgabe, das Detektieren und Diskriminieren der Bewegungsrichtung, war einfach. So beantworteten die Menschen lediglich vier Ziele, die Makaken hingegen acht. Eine zu strenge Korrektur ist ebenfalls plausibel, denn eine schwache Aktivierung ist innerhalb der frühen visuellen Areale nachweisbar, sofern die Daten nicht Bonferroni korrigiert werden, sondern entsprechend der FDR (False Discovery Rate). Zusätzlich ist auch eine schwache Aktivierung im Bereich des frontalen Augenfeldes erkennbar. Somit ähneln sich die Aktivierungsmuster der beteiligten Aufmerksamkeitsnetze beim Menschen und Makaken stark, wobei besonders die Gemeinsamkeit bei der Aktivierung entlang des posterioren inferioren temporalen Kortex auffällt. Besteht eine Verbindung zwischen PITd und LOC sowie FFA? Während LOC und FFA insbesondere mit der Objektwahrnehmung in Verbindung stehen, findet sich für PITd eine Sensitivität für Farbe (Conway, B. R. & Tsao, D. Y., 2006). Es konnte jedoch gezeigt werden, dass LOC ebenfalls eine bedeutende Rolle bei der Integration von Reizen hat, die durch Bewegung (Ferber, S., Humphrey, G. K., & Vilis, T., 2003) definiert sind. Die kohärent bewegten Punkte könnten den Eindruck einer Fläche erzeugen und somit als Objekt angesehen werden. Dadurch ist eine Aktivierung entlang des ventralen Stroms erklärbar.

Kapitel 5 Abschluss

Konflikte zwischen den Bildinhalten beider Augen können immer wieder auch im alltäglichen Leben auftreten. Sie entstehen, wenn die beiden Augen an gleichen Positionen unterschiedliche Bildelemente wahrnehmen. Unter normalen Umständen wird uns dies jedoch nicht bewusst, da meist eine Zusammenführung der Wahrnehmungsinhalte zu einem einheitlichen Perzept möglich ist. In wenigen Fällen ist dies aber aufgrund zu stark abweichender Inhalte (stark linksgeneigtes versus rechtsgeneigtes Muster, Haus versus Gesicht oder zirkulärer versus radiärer Reiz) unmöglich. Daher schließt einer der Wahrnehmungsinhalte den anderen aus. Solange der Konflikt existiert, hindert er die Wahrnehmung daran, ein einheitliches Perzept herzustellen. Eine konstruktive Lösung kann es nur mittels zweier Strategien geben: zum einen die Pokerstrategie und zum anderen eine Problemlösungsstrategie. In der Pokerstrategie gibt es bei einem Konflikt Gewinner und Verlierer. Ein Perzept setzt sich auf Kosten des anderen durch. In der Problemlösungsstrategie stellt der Konflikt hingegen ein lösbares Problem dar, bei dessen Lösung beide Seiten Vorteile erlangen.

Das Gehirn scheint die **binokulare Rivalität** entsprechend einer Pokerstrategie zu lösen. Hierbei übernimmt der Gewinner, das dominante Perzept eines Auges, die gesamte Wahrnehmung, und erst nach einer gewissen Zeit gewinnt das andere Perzept und wird dominant. Aber ist diese Interpretation tatsächlich im besten Interesse des Gehirns und der Person? Auf Reize und Umweltereignisse, die wir nicht wahrnehmen, können wir auch nicht bewusst reagieren. Dies birgt die Gefahr, dass wichtige Schlüsselereignisse verpasst werden, so zum Beispiel eine Bedrohung. Allerdings könnten wir ebenfalls nicht bewusst reagieren, wenn wir eine seltsame Überlagerung zweier Objekte oder Reize wahrnähmen, die es nicht erlaubt, sichere Rückschlüsse zu ziehen. Eine Überlagerung ist also zu vermeiden. Wir erleben jedoch eine abwechselnde Wahrnehmung, die es uns erlaubt, beide Objekte nacheinander zu erkennen, zwar mit einem zeitlichen Versatz, aber letztendlich werden beide erkannt. Das entspricht also eher einer zeitlichen Problemlösungsstrategie. Keine Seite wird ignoriert, beide teilen sich eine zeitliche Domäne, da die räumliche Domäne nicht zu vereinbaren ist. Für einen Organismus bis hin zum Menschen hat eine Problemlösungsstrategie meist den größeren Nutzen

als eine Pokerstrategie. Neurone in einem Gehirn teilen ein Ziel, das darin besteht, zu überleben und die Fortpflanzung sicherzustellen. Im Rahmen einer Pokerstrategie können wesentliche Aspekte und Informationen verloren gehen, wohingegen bei einer Kooperation, selbst bei einer Aufteilung in scheinbare Sieger und Verlierer, zumindest ein Teil der Information erhalten bleibt.

Im Falle der Verbindung von **perspektivischer und disparitätsbasierter Tiefe** liegt wieder eine Konfliktannahme auf der Hand. Wenn zwei Hinweisreize verschiedene Orientierungen im Raum nahelegen, man sich zwangsläufig zwischen den beiden entscheiden müsse. Die zu optimale Strategie ist aber wieder nicht die Pokerstrategie, sondern eine Konfliktlösungsstrategie, die auf elegante Weise beide Annahmen unter der Voraussetzung zusammenführt, dass die mit ihnen einhergehenden Ungenauigkeiten bekannt sind. Die Wahrnehmung folgt somit nicht ausschließlich einem der beiden Hinweisreize (Perspektive oder Disparität), sondern immer beiden, auch wenn sie sich zu widersprechen scheinen. Sofern eine räumliche Vereinbarkeit möglich ist, wird diese gegenüber einer zeitlichen Trennung bevorzugt.

Im letzten Teil findet sich endlich doch ein Beispiel für die Pokerstrategie. Gerade bei der scheinbar schwächsten Form eines Konfliktes folgt die Verteilung von Ressourcen einer Alles-oder-nichts-Verteilung. Bei der Verlagerung der **Aufmerksamkeit** besteht das Ziel darin, alle irrelevanten Informationen auszublenden und sich nur auf die eigentliche Aufgabe zu konzentrieren. Dank dieser Fähigkeit haben wir und auch die Tiere die Möglichkeit, Nahrung zu erwerben und Tätigkeiten zu Ende auszuführen. Gerade für eusoziale Tiere, wie es Primaten sind, kommt im besonderen Maße die Fähigkeit hinzu, die Aufmerksamkeit ohne Änderung der Blickrichtung zu verlagern. Schließlich muss nicht jeder Affe wissen, dass es eine leckere Frucht im Baum gibt, was der direkte Blick verraten würde. Konflikte sind Teil unserer natürlichen Umwelt, und hoffentlich werden sie optimal gelöst.

Literatur

1. Alais, D. & Blake, R. (2005). *Binocular rivalry*. Cambridge, MA: MIT Press.

2. Alais, D. & Burr, D. (2004). The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. *Current Biology, 14,* 257-262.

3. Alais, D., Cass, J., O'Shea, R. P., & Blake, R. (2010). Visual Sensitivity Underlying Changes in Visual Consciousness. *Current Biology, 20,* 1362-1367.

4. Alais, D., van Boxtel, J. J., Parker, A., & van Ee, R. (2010). Attending to auditory signals slows visual alternations in binocular rivalry. *Vision Research, 50,* 929-935.

5. Albright, T. D. (1984). Direction and Orientation Selectivity of Neurons in Visual Area Mt of the Macaque. *Journal of Neurophysiology, 52,* 1106-1130.

6. Allman, J. M. & Kaas, J. H. (1971). A representation of the visual field in the caudal third of the middle temporal gyrus of the owl monkey (Aotus trivirgatus). *Brain Research, 31,* 85-105.

7. Andrewes, D. G. (2001). *Neuropsychology: From Theory to Practice*. (1 ed.) Hove, East Sussex, UK: Psychology Press.

8. Anzai, A., Ohzawa, I., & Freeman, R. D. (1999). Neural mechanisms for processing binocular information I. Simple cells. *Journal of Neurophysiology, 82,* 891-908.

9. Ashby, F. G. & Townsend, J. T. (1986). Varieties of Perceptual Independence. *Psychological Review, 93,* 154-179.

10. Aston-Jones, G., Rajkowski, J., & Cohen, J. (1999). Role of locus coeruleus in attention and behavioral flexibility. *Biological Psychiatry, 46,* 1309-1320.

11. Backus, B. T., Banks, M. S., van Ee, R., Crowell, J. A., & Crowell, D. (1999). Horizontal and vertical disparity, eye position, and stereoscopic slant perception. *Vision Research, 39,* 1143-1170.

12. Barbur, J. L. (2004). Learning from the pupil-studies of basic mechanisms and clinical applications. *Visual Neuroscience, 1,* 641-659.

13. Beauchamp, M. S., Petit, L., Ellmore, T. M., Ingeholm, J., & Haxby, J. V. (2001). A parametric fMRI study of overt and covert shifts of visuospatial attention. *Neuroimage, 14,* 310-321.

14. Behrmann, M., Ebert, P., & Black, S. E. (2004). Hemispatial neglect and visual search: A large scale analysis. *Cortex, 40,* 247-263.

15. Belliveau, J. W., Kennedy, D. N., Mckinstry, R. C., Buchbinder, B. R., Weisskoff, R. M., Cohen, M. S., Vevea, J. M., Brady, T. J., & Rosen, B. R. (1991). Functional Mapping of the Human Visual-Cortex by Magnetic-Resonance-Imaging. *Science, 254,* 716-719.

16. Bergamin, O. & Kardon, R. H. (2003). Latency of the pupil light reflex: Sample rate, stimulus intensity, and variation in normal subjects. *Investigative Ophthalmology & Visual Science, 44,* 1546-1554.

17. Bhardwaj, R., O'Shea, R. P., Alais, D., & Parker, A. (2008). Probing visual consciousness: Rivalry between eyes and images. *Journal of Vision, 8*.

18. Bisley, J. W. (2011). The neural basis of visual attention. *Journal of Physiology-London, 589,* 49-57.

19. Blake, R. (1989). A Neural Theory of Binocular-Rivalry. *Psychological Review, 96,* 145-167.

20. Blake, R., Sloane, M., & Fox, R. (1981). Further Developments in Binocular Summation. *Perception & Psychophysics, 30,* 266-276.

21. Blake, R. R., Fox, R., & Mcintyre, C. (1971). Stochastic Properties of Stabilized-Image Binocular Rivalry Alternations. *Journal of Experimental Psychology, 88,* 327-&.

22. Blakemore, M. R. & Snowden, R. J. (2000). Textured backgrounds alter perceived speed. *Vision Research, 40,* 629-638.

23. Bonato, M., Priftis, K., Marenzi, R., & Zorzi, M. (2009). Normal and Impaired Reflexive Orienting of Attention after Central Nonpredictive Cues. *Journal of Cognitive Neuroscience, 21,* 745-759.

24. Born, R. T. & Bradley, D. C. (2005). Structure and function of visual area MT. *Annual Review of Neuroscience, 28,* 157-189.

25. Bouma, H. & Baghuis, L. C. J. (1971). Hippus of Pupil - Periods of Slow Oscillations of Unknown Origin. *Vision Research, 11,* 1345-&.

26. Brislin, R. W. & Keating, C. F. (1976). Cultural Differences in Perception of A 3-Dimensional Ponzo Illusion. *Journal of Cross-Cultural Psychology, 7,* 397-412.

27. Brodmann, K. (1909). *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues*. Leipzig: J.A. Barth.

28. Brouwer, G. J., van Ee, R., & Schwarzbach, J. (2005). Activation in visual cortex correlates with the awareness of stereoscopic depth. *Journal of Neuroscience, 25,* 10403-10413.

29. Büchel, C., Josephs, O., Rees, G., Turner, R., Frith, C. D., & Friston, K. J. (1998). The functional anatomy of attention to visual motion - A functional MRI study. *Brain, 121,* 1281-1294.

30. Buckthought, A., Jessula, S., & Mendola, J. D. (2011). Bistable Percepts in the Brain: fMRI Contrasts Monocular Pattern Rivalry and Binocular Rivalry. *Plos One, 6*.

31. Bülthoff, H., Fahle, M., & Wegmann, M. (1991). Perceived Depth Scales with Disparity Gradient. *Perception, 20,* 145-153.

32. Buracas, G. T. & Boynton, G. M. (2007). The effect of spatial attention on contrast response functions in human visual cortex. *Journal of Neuroscience, 27,* 93-97.

33. Campbell, F. W. & Woodhouse, J. M. (1975). The role of the pupil light reflex in dark adaptation. *J.Physiol, 245,* 111P-112P.

34. Carter, O. L., Presti, D. E., Callistemon, C., Ungerer, Y., Liu, G. B., & Pettigrew, J. D. (2005). Meditation alters perceptual rivalry in Tibetan Buddhist monks. *Current Biology, 15,* R412-R413.

35. Chen, X. C. & He, S. (2003). Temporal characteristics of binocular rivalry: visual field asymmetries. *Vision Research, 43,* 2207-2212.

36. Collett, T. S., Schwarz, U., & Sobel, E. C. (1991). The Interaction of Oculomotor Cues and Stimulus Size in Stereoscopic Depth Constancy. *Perception, 20,* 733-754.

37. Conway, B. R. & Tsao, D. Y. (2006). Color architecture in alert macaque cortex revealed by fMRI. *Cerebral Cortex, 16,* 1604-1613.

38. Corbetta, M., Akbudak, E., Conturo, T. E., Snyder, A. Z., Ollinger, J. M., Drury, H. A., Linenweber, M. R., Petersen, S. E., Raichle, M. E., Van Essen, D. C., & Shulman, G. L. (1998). A common network of functional areas for attention and eye movements. *Neuron, 21,* 761-773.

39. Coull, J. T., Frith, C. D., Buchel, C., & Nobre, A. C. (2000). Orienting attention in time: behavioural and neuroanatomical distinction between exogenous and endogenous shifts. *Neuropsychologia, 38,* 808-819.

40. Coull, J. T. & Nobre, A. C. (1998). Where and when to pay attention: The neural systems for directing attention to spatial locations and to time intervals as revealed by both PET and fMRI. *Journal of Neuroscience, 18,* 7426-7435.

41. Das, S. & Ahuja, N. (1995). Performance Analysis of Stereo, Vergence, and Focus As Depth Cues for Active Vision. *Ieee Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence, 17,* 1213-1219.

42. Dayan, P. (1998). A hierarchical model of binocular rivalry. *Neural Computation, 10,* 1119-1135.

43. DeAngelis, G. C. & Newsome, W. T. (1999). Organization of disparity-selective neurons in macaque area MT. *Journal of Neuroscience, 19,* 1398-1415.

44. Desimone, R. & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu.Rev.Neurosci., 18,* 193-222.

45. DeYoe, E. A., Carman, G. J., Bandettini, P., Glickman, S., Wieser, J., Cox, R., Miller, D., & Neitz, J. (1996). Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 93,* 2382-2386.

46. Donnelly, M. & Miller, R. J. (1995). Ingested Ethanol and Binocular-Rivalry. *Investigative Ophthalmology & Visual Science, 36,* 1548-1554.

47. Dumoulin, S. O., Bittar, R. G., Kabani, N. J., Baker, C. L., Le Goualher, G., Pike, G. B., & Evans, A. C. (2000). A new anatomical landmark for reliable identification of human area V5/MT: a quantitative analysis of sulcal patterning. *Cerebral Cortex, 10,* 454-463.

48. Edwards, M. & Grainger, L. (2006). Effect of signal intensity on perceived speed. *Vision Research, 46,* 2728-2734.

49. Einhäuser, W., Koch, C., & Carter, O. L. (2010). Pupil dilation betrays the timing of decisions. *Front Hum.Neurosci., 4,* 18.

50. Einhäuser, W., Stout, J., Koch, C., & Carter, O. (2008). Pupil dilation reflects perceptual selection and predicts subsequent stability in perceptual rivalry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105,* 1704-1709.

51. Emmert, E. (1881). Größenverhältnisse der Nachbilder. *Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde, 19*.

52. Epstein, R., Harris, A., Stanley, D., & Kanwisher, N. (1999). The parahippocampal place area: Recognition, navigation, or encoding? *Neuron, 23,* 115-125.

53. Ettinger, E. R., Wyatt, H. J., & London, R. (1991). Anisocoria. Variation and clinical observation with different conditions of illumination and accommodation. *Invest Ophthalmol.Vis.Sci., 32,* 501-509.

54. Evert, D. L., Glinchey-Berroth, R., Verfaellie, M., & Milberg, W. P. (2003). Hemispheric asymmetries for selective attention apparent only with increased task demands in healthy participants. *Brain and Cognition, 53,* 34-41.

55. Fahle, M. (1982). Binocular-Rivalry - Suppression Depends on Orientation and Spatial-Frequency. *Vision Research, 22,* 787-800.

56. Fahle, M., Stemmler, T., & Spang, K. Your pupil knows things earlier than you. Perception 39 Supplement ECVP, 155. 2010.
Ref Type: Abstract

57. Fahle, M. & Westheimer, G. (1995). On the time-course of inhibition in the stereoscopic perception of rows of dots. *Vision Res., 35,* 1393-1399.

58. Fahle, M. & Westheimer, G. (1988). Local and global factors in disparity detection of rows of points. *Vision Res., 28,* 171-178.

59. Fan, R., Chang, K., Hsieh, C., Wang, X., & Lin, C. (2008). LIBLINEAR: A Library for Large Linear Classification. *Journal of Machine Learning Research, 9,* 1871-1874.

60. Fang, F. & He, S. (2005). Cortical responses to invisible objects in the human dorsal and ventral pathways. *Nature Neuroscience, 8,* 1380-1385.

61. Fechner, G. T. (1889). *Elemente der Psychophysik*. (2 ed.) Leipzig: Druck und Verlag von Breitkopf & Härtel.

62. Ferber, S., Humphrey, G. K., & Vilis, T. (2003). The lateral occipital complex subserves the perceptual persistence of motion-defined groupings. *Cerebral Cortex, 13,* 716-721.

63. Ferris, S. H. (1972). Motion Parallax and Absolute Distance. *Journal of Experimental Psychology, 95,* 258-&.

64. Finkel, L. H. & Sajda, P. (1992). Object Discrimination Based on Depth-From-Occlusion. *Neural Computation, 4,* 901-921.

65. Freeman, A. W. (2005). Multistage model for binocular rivalry. *Journal of Neurophysiology, 94,* 4412-4420.

66. Freiherr von Economo, C. & Koskinas, G. N. (1925). *Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen*. (1 ed.) Wien: Verlag von Julius Springer.

67. Freiwald, W. A. & Stemmann, H. Attentional Networks in Macaque Monkey. 2011.
Ref Type: Personal Communication

68. Gattass, R., Sousa, A. P. B., & Gross, C. G. (1988). Visuotopic Organization and Extent of V3 and V4 of the Macaque. *Journal of Neuroscience, 8,* 1831-1845.

69. Geisler, W. S. (2011). Contributions of ideal observer theory to vision research. *Vision Research, 51,* 771-781.

70. Gescheider, G. A. (1997). *Psychophysics The Fundamentals*. (3rd ed.) Mahwah, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.

71. Gibbs, R. A., Rogers, J., Katze, M. G., Bumgarner, R., Weinstock, G. M., Mardis, E. R., Remington, K. A., Strausberg, R. L., Venter, J. C., Wilson, R. K., Batzer, M. A., Bustamante, C. D., Eichler, E. E., Hahn, M. W., Hardison, R. C., Makova, K. D., Miller, W., Milosavljevic, A.,

Palermo, R. E., Siepel, A., Sikela, J. M., Attaway, T., Bell, S., Bernard, K. E., Buhay, C. J., Chandrabose, M. N., Dao, M., Davis, C., Delehaunty, K. D., Ding, Y., Dinh, H. H., Dugan-Rocha, S., Fulton, L. A., Gabisi, R. A., Garner, T. T., Godfrey, J., Hawes, A. C., Hernandez, J., Hines, S., Holder, M., Hume, J., Jhangiani, S. N., Joshi, V., Khan, Z. M., Kirkness, E. F., Cree, A., Fowler, R. G., Lee, S., Lewis, L. R., Li, Z. W., Liu, Y. S., Moore, S. M., Muzny, D., Nazareth, L. V., Ngo, D. N., Okwuonu, G. O., Pai, G., Parker, D., Paul, H. A., Pfannkoch, C., Pohl, C. S., Rogers, Y. H., Ruiz, S. J., Sabo, A., Santibanez, J., Schneider, B. W., Smith, S. M., Sodergren, E., Svatek, A. F., Utterback, T. R., Vattathil, S., Warren, W., White, C. S., Chinwalla, A. T., Feng, Y., Halpern, A. L., Hillier, L. W., Huang, X. Q., Minx, P., Nelson, J. O., Pepin, K. H., Qin, X., Sutton, G. G., Venter, E., Walenz, B. P., Wallis, J. W., Worley, K. C., Yang, S. P., Jones, S. M., Marra, M. A., Rocchi, M., Schein, J. E., Baertsch, R., Clarke, L., Csuros, M., Glasscock, J., Harris, R. A., Haviak, P., Jackson, A. R., Jiang, H. Y., Liu, Y., Messina, D. N., Shen, Y. F., Song, H. X. Z., Wylie, T., Zhang, L., Birney, E., Han, K., Konkel, M. K., Lee, J. N., Smit, A. F. A., Ullmer, B., Wang, H., Xing, J., Burhans, R., Cheng, Z., Karro, J. E., Ma, J., Raney, B., She, X. W., Cox, M. J., Demuth, J. P., Dumas, L. J., Han, S. G., Hopkins, J., Karimpour-Fard, A., Kim, Y. H., Pollack, J. R., Vinar, T., ddo-Quaye, C., Degenhardt, J., Denby, A., Hubisz, M. J., Indap, A., Kosiol, C., Lahn, B. T., Lawson, H. A., Marklein, A., Nielsen, R., Vallender, E. J., Clark, A. G., Ferguson, B., Hernandez, R. D., Hirani, K., Kehrer-Sawatzki, H., Kolb, J., Patil, S., Pu, L. L., Ren, Y., Smith, D. G., Wheeler, D. A., Schenck, I., Ball, E. V., Chen, R., Cooper, D. N., Giardine, B., Hsu, F., Kent, W. J., Lesk, A., Nelson, D. L., O'Brien, W. E., Prufer, K., Stenson, P. D., Wallace, J. C., Ke, H., Liu, X. M., Wang, P., Xiang, A. P., Yang, F., Barber, G. P., Haussler, D., Karolchik, D., Kern, A. D., Kuhn, R. M., Smith, K. E., & Zwieg, A. S. (2007). Evolutionary and biomedical insights from the rhesus macaque genome. *Science, 316,* 222-234.

72. Gitelman, D. R., Nobre, A. C., Parrish, T. B., Labar, K. S., Kim, Y. H., Meyer, J. R., & Mesulam, M. M. (1999). A large-scale distributed network for covert spatial attention - Further anatomical delineation based on stringent behavioural and cognitive controls. *Brain, 122,* 1093-1106.

73. Goebel, R., Esposito, F., & Formisano, E. (2006). Analysis of Functional Image Analysis Contest (FIAC) data with BrainVoyager QX: From single-subject to cortically aligned group general linear model analysis and self-organizing group independent component analysis. *Human Brain Mapping, 27,* 392-401.

74. Goldstein, E. B. (2001). *Blackwell handbook of perception*. Malden, Mass: Blackwell Publishers.

75. Gollisch, T. & Meister, M. (2010). Eve Smarter than Scientists Believed: Neural Computations in Circuits of the Retina. *Neuron, 65,* 150-164.

76. Gonzalez, F. & Perez, R. (1998). Neural mechanisms underlying stereoscopic vision. *Progress in Neurobiology, 55,* 191-224.

77. Goodale, M. A., Meenan, J. P., Bulthoff, H. H., Nicolle, D. A., Murphy, K. J., & Racicot, C. I. (1994). Separate Neural Pathways for the Visual Analysis of Object Shape in Perception and Prehension. *Current Biology, 4,* 604-610.

78. Green, D. M. & Swets, J. A. (1974). *Signal detection theory and psychophysics*. ((ed.1974, corr.) ed.) Huntington, N.Y: Krieger.

79. Hadjikhani, N., Liu, A. K., Dale, A. M., Cavanagh, P., & Tootell, R. B. H. (1998). Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8. *Nature Neuroscience, 1,* 235-241.

80. Hafed, Z. M. & Clark, J. J. (2002). Microsaccades as an overt measure of covert attention shifts. *Vision Research, 42,* 2533-2545.

81. Haggard, P. (2005). Conscious intention and motor cognition. *Trends in Cognitive Sciences, 9,* 290-295.

82. Haggard, P. & Eimer, M. (1999). On the relation between brain potentials and the awareness of voluntary movements. *Experimental Brain Research, 126,* 128-133.

83. Hampson, R. E., Opris, I., & Deadwyler, S. A. (2010). Neural correlates of fast pupil dilation in nonhuman primates: Relation to behavioral performance and cognitive workload. *Behavioural Brain Research, 212,* 1-11.

84. Hartline, H. K. (1938). The response of single optic fibres of the vertebrate eye to illumination of the retina. *American Journal of Physiology, 121,* 400-415.

85. Haynes, J. D., Deichmann, R., & Rees, G. (2005). Eye-specific effects of binocular rivalry in the human lateral geniculate nucleus. *Nature, 438,* 496-499.

86. Hess, E. H. & Polt, J. M. (1964). Pupil Size in Relation to Mental Activity During Simple Problem-Solving. *Science, 143,* 1190-&.

87. Hess, E. H., Seltzer, A. L., & Shlien, J. M. (1965). Pupil response of hetero- and homosexual males to pictures of men and women: A pilot study. *Journal of Abnormal Psychology, 70,* 165-168.

88. Hillis, J. M., Watt, S. J., Landy, M. S., & Banks, M. S. (2004). Slant from texture and disparity cues: Optimal cue combination. *Journal of Vision, 4,* 967-992.

89. Hofle, M., Kenntner-Mabiala, R., Pauli, P., & Alpers, G. W. (2008). You can see pain in the eye: Pupillometry as an index of pain intensity under different luminance conditions. *International Journal of Psychophysiology, 70,* 171-175.

90. Hommel, B., Pratt, J., Colzato, L., & Godijn, R. (2001). Symbolic control of visual attention. *Psychological Science, 12,* 360-365.

91. Huang, L. Q. & Dobkins, K. R. (2005). Attentional effects on contrast discrimination in humans: evidence for both contrast gain and response gain. *Vision Research, 45,* 1201-1212.

92. Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1962). Receptive Fields, Binocular Interaction and Functional Architecture in Cats Visual Cortex. *Journal of Physiology-London, 160,* 106-&.

93. Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1977). Functional Architecture of Macaque Monkey Visual-Cortex. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 198,* 1-&.

94. Humphrey, G. K. & Jolicoeur, P. (1993). An Examination of the Effects of Axis Foreshortening, Monocular Depth Cues, and Visual-Field on Object Identification. *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A-Human Experimental Psychology, 46,* 137-159.

95. Hunter, J. D., Milton, J. G., Ludtke, H., Wilhelm, B., & Wilhelm, H. (2000). Spontaneous fluctuations in pupil size are not triggered by lens accommodation. *Vision Research, 40,* 567-573.

96. Hupe, J. M., Lamirel, C., & Lorenceau, J. (2008). Pupil dilation does not predict subsequent stability in perceptual rivalry. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A, 105,* E43.

97. Hupe, J. M., Lamirel, C., & Lorenceau, J. (2009). Pupil dynamics during bistable motion perception. *Journal of Vision, 9*.

98. Hyona, J., Tommola, J., & Alaja, A. M. (1995). Pupil-Dilation As A Measure of Processing Load in Simultaneous Interpretation and Other Language Tasks. *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A-Human Experimental Psychology, 48,* 598-612.

99. Inouye, T. (1909). *Die Sehstörungen bei Schussverletzungen der kortikalen Sehsphäre.* (1 ed.) Leipzig: Engelmann.

100. Jacobs, R. A. (1999). Optimal integration of texture and motion cues to depth. *Vision Research, 39,* 3621-3629.

101. Jainta, S. & Baccino, T. (2010). Analyzing the pupil response due to increased cognitive demand: An independent component analysis study. *International Journal of Psychophysiology, 77,* 1-7.

102. Johnen, A., Wagner, H., & Gaese, B. H. (2001). Spatial attention modulates sound localization in barn owls. *Journal of Neurophysiology, 85,* 1009-1012.

103. Johnston, E. B., Cumming, B. G., & Landy, M. S. (1994). Integration of Stereopsis and Motion Shape Cues. *Vision Research, 34,* 2259-2275.

104. Kandel, E. R., Schwartzs, J. H., & Jessel, T. M. (2000). *Principles of Neural Science*. (4th Edition ed.) New York: McGraw-Hill.

105. Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal of Neuroscience, 17,* 4302-4311.

106. Kastner, S., De, W. P., Pinsk, M. A., Elizondo, M. I., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (2001). Modulation of sensory suppression: implications for receptive field sizes in the human visual cortex. *J.Neurophysiol., 86,* 1398-1411.

107. Kaufman, L. & Kaufman, J. H. (2000). Explaining the moon illusion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 97,* 500-505.

108. Kawasaki, H., Adolphs, R., Kaufman, O., Damasio, H., Damasio, A. R., Granner, M., Bakken, H., Hori, T., & Howard, M. A. (2001). Single-neuron responses to emotional visual stimuli recorded in human ventral prefrontal cortex. *Nature Neuroscience, 4,* 15-16.

109. Kim, Y. H., Gitelman, D. R., Nobre, A. C., Parrish, T. B., Labar, K. S., & Mesulam, M. M. (1999). The large-scale neural network for spatial attention displays multifunctional overlap but differential asymmetry. *Neuroimage, 9,* 269-277.

110. Kimura, E., Abe, S., & Goryo, K. Percept-related changes found in the pupillary constrictions to physically-identical, dichoptic luminance changes. Journal of Vision 10[7]. 2010.
Ref Type: Abstract

111. Klein, S. A. & Levi, D. M. (1985). Hyperacuity Thresholds of 1 Sec - Theoretical Predictions and Empirical Validation. *Journal of the Optical Society of America A-Optics Image Science and Vision, 2,* 1170-1190.

112. Klinke, R. & Silbernagl, S. (2003). *Lehrbuch der Physiologie*. (4. korrigierte Edition ed.) Stuttgart; New York: Georg Thieme Verlag.

113. Knill, D. C. & Saunders, J. A. (2003). Do humans optimally integrate stereo and texture information for judgments of surface slant? *Vision Research, 43,* 2539-2558.

114. Kobatake, E. & Tanaka, K. (1994). Neuronal Selectivities to Complex Object Features in the Ventral Visual Pathway of the Macaque Cerebral-Cortex. *Journal of Neurophysiology, 71,* 856-867.

115. Kontsevich, L. L. & Tyler, C. W. (2000). Relative contributions of sustained and transient pathways to human stereoprocessing. *Vision Research, 40,* 3245-3255.

116. Kraft, A., Schira, M. M., Hagendorf, H., Schmidt, S., Olma, M., & Brandt, S. A. (2005). FMRI localizer technique: Efficient acquisition and functional properties of single retinotopic positions in the human visual cortex. *Neuroimage, 28,* 453-463.

117. Kreiman, G., Koch, C., & Fried, I. (2000). Category-specific visual responses of single neurons in the human medial temporal lobe. *Nature Neuroscience, 3,* 946-953.

118. Labar, K. S., Gitelman, D. R., Parrish, T. B., & Mesulam, M. M. (1999). Neuroanatomic overlap of working memory and spatial attention networks: A functional MRI comparison within subjects. *Neuroimage, 10,* 695-704.

119. Landy, M. S. & Kojima, H. (2001). Ideal cue combination for localizing texture-defined edges. *Journal of the Optical Society of America A-Optics Image Science and Vision, 18,* 2307-2320.

120. Landy, M. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., & Young, M. (1995). Measurement and Modeling of Depth Cue Combination - in Defense of Weak Fusion. *Vision Research, 35,* 389-412.

121. Lavie, N. & Tsal, Y. (1994). Perceptual Load As A Major Determinant of the Locus of Selection in Visual-Attention. *Perception & Psychophysics, 56,* 183-197.

122. Lehky, S. R. & Maunsell, J. H. R. (1996). No binocular rivalry in the LGN of alert macaque monkeys. *Vision Research, 36,* 1225-1234.

123. Leibowit, H., Brislin, R., Perlmutt, L., & Hennessy, R. (1969). Ponzo Perspective Illusion As A Manifestation of Space Perception. *Science, 166,* 1174-&.

124. Leibowit, H. & Pick, H. A. (1972). Cross-Cultural and Educational Aspects of Ponzo Perspective Illusion. *Perception & Psychophysics, 12,* 430-&.

125. Levy, N. (2005). Libet's impossible demand. *Journal of Consciousness Studies, 12,* 67-76.

126. Libet, B. (1985). Unconscious Cerebral Initiative and the Role of Conscious Will in Voluntary Action. *Behavioral and Brain Sciences, 8,* 529-539.

127. Libet, B., Wright, E. W., & Gleason, C. A. (1982). Readiness-Potentials Preceding Unrestricted Spontaneous Vs Pre-Planned Voluntary Acts. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 54,* 322-335.

128. Lin, Z. C. & He, S. (2009). Seeing the invisible: The scope and limits of unconscious processing in binocular rivalry. *Progress in Neurobiology, 87,* 195-211.

129. Liu, L., Tyler, C. W., & Schor, C. M. (1992). Failure of Rivalry at Low Contrast - Evidence of A Suprathreshold Binocular Summation Process. *Vision Research, 32,* 1471-1479.

130. Liu, T. S., Slotnick, S. D., Serences, J. T., & Yantis, S. (2003). Cortical mechanisms of feature-based attentional control. *Cerebral Cortex, 13,* 1334-1343.

131. Livingstone, M. S. & Hubel, D. H. (1987). Connections Between Layer 4B of Area-17 and the Thick Cytochrome-Oxidase Stripes of Area-18 in the Squirrel-Monkey. *Journal of Neuroscience, 7,* 3371-3377.

132. Logothetis, N. K., Leopold, D. A., & Sheinberg, D. L. (1996). What is rivalling during binocular rivalry? *Nature, 380,* 621-624.

133. Logothetis, N. K., Pauls, J., Augath, M., Trinath, T., & Oeltermann, A. (2001). Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature, 412,* 150-157.

134. Logothetis, N. K. & Sheinberg, D. L. (1996). Visual object recognition. *Annual Review of Neuroscience, 19,* 577-621.

135. Lowe, S. W. & Ogle, K. N. (1966). Dynamics of Pupil During Binocular Rivalry. *Archives of Ophthalmology, 75,* 395-&.

136. Luck, S. J., Chelazzi, L., Hillyard, S. A., & Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *Journal of Neurophysiology, 77,* 24-42.

137. Macmillan, N. A. & Creelman, C. D. (2005). *Detection theory a user's guide*. (2nd ed ed.) Mahwah, N.J: Lawrence Erlbaum Associates.

138. Malach, R., Reppas, J. B., Benson, R. R., Kwong, K. K., Jiang, H., Kennedy, W. A., Ledden, P. J., Brady, T. J., Rosen, B. R., & Tootell, R. B. H. (1995). Object-Related Activity Revealed by Functional Magnetic-Resonance-Imaging in Human Occipital Cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 92,* 8135-8139.

139. Martinez-Trujillo, J. C. & Treue, S. (2002). Attentional modulation strength in cortical area MT depends on stimulus contrast. *Neuron, 35,* 365-370.

140. Mays, L. E. & Gamlin, P. D. R. (1995). Neuronal circuitry controlling the near response. *Current Opinion in Neurobiology, 5,* 763-768.

141. McKeefry, D. J., Watson, J. D. G., Frackowiak, R. S. J., Fong, K., & Zeki, S. (1997). The activity in human areas V1/V2, V3, and V5 during the perception of coherent and incoherent motion. *Neuroimage, 5,* 1-12.

142. Meinhardt, G. & Persike, M. (2003). Strength of feature contrast mediates interaction among feature domains. *Spatial Vision, 16,* 459-478.

143. Metalis, S. A. & Hess, E. H. (1982). Pupillary Response Semantic Differential Scale Relationships. *Journal of Research in Personality, 16,* 201-216.

144. Michel, M. M. & Jacobs, R. A. (2008). Learning optimal integration of arbitrary features in a perceptual discrimination task. *Journal of Vision, 8*.

145. Miller, N. R., Newman, N. J., Biousse, V., & Kerrison, J. B. (2004). *Walsh & Hoyt's Clinical Neuro-Ophthalmology*. (6th ed.) London: Lippincott Williams & Wilkins.

146. Mishra, J. & Hillyard, S. A. (2009). Endogenous attention selection during binocular rivalry at early stages of visual processing. *Vision Research, 49,* 1073-1080.

147. Mitchison, G. J. & Westheimer, G. (1984). The Perception of Depth in Simple Figures. *Vision Research, 24,* 1063-1073.

148. Mon-Williams, M. & Tresilian, J. R. (1999). The size-distance paradox is a cognitive phenomenon. *Experimental Brain Research, 126,* 578-582.

149. Moore, T. & Fallah, M. (2004). Microstimulation of the frontal eye field and its effects on covert spatial attention. *Journal of Neurophysiology, 91,* 152-162.

150. Moreno-Bote, R., Shpiro, A., Rinzel, J., & Rubin, N. (2010). Alternation rate in perceptual bistability is maximal at and symmetric around equi-dominance. *Journal of Vision, 10*.

151. Moresi, S., Adam, J. J., Rijcken, I., Kuipers, H., Severens, M., & Van Gerven, P. W. M. (2011). Response preparation with adjacent versus overlapped hands: A pupillometric study. *International Journal of Psychophysiology, 79,* 280-286.

152. Moresi, S., Adam, J. J., Rijcken, J., Van Gerven, P. W. M., Kuipers, H., & Jolles, J. (2008). Pupil dilation in response preparation. *International Journal of Psychophysiology, 67,* 124-130.

153. Muller, C. M. P., Brenner, E., & Smeets, J. B. J. (2009). Testing a counter-intuitive prediction of optimal cue combination. *Vision Research, 49,* 134-139.

154. Murray, S. O. & Wojciulik, E. (2004). Attention increases neural selectivity in the human lateral occipital complex. *Nature Neuroscience, 7,* 70-74.

155. Naber, M., Frassle, S., & Einhauser, W. (2011). Perceptual Rivalry: Reflexes Reveal the Gradual Nature of Visual Awareness. *Plos One, 6*.

156. Nadler, J. W., Nawrot, M., Angelaki, D. E., & DeAngelis, G. C. (2009). MT Neurons Combine Visual Motion with a Smooth Eye Movement Signal to Code Depth-Sign from Motion Parallax. *Neuron, 63,* 523-532.

157. Nagamine, M., Yoshino, A., Miyazaki, M., Takahashi, Y., & Nomura, S. (2008). Effects of selective 5-HT1A agonist tandospirone on the rate and rhythmicity of binocular rivalry. *Psychopharmacology, 198,* 279-286.

158. Nieuwenhuis, S., Aston-Jones, G., & Cohen, J. D. (2005). Decision making, the p3, and the locus coeruleus-norepinephrine system. *Psychological Bulletin, 131,* 510-532.

159. Norman, H. F., Norman, J. F., & Bilotta, J. (2000). The temporal course of suppression during binocular rivalry. *Perception, 29,* 831-841.

160. O'Connor, D. H., Fukui, M. M., Pinsk, M. A., & Kastner, S. (2002). Attention modulates responses in the human lateral geniculate nucleus. *Nature Neuroscience, 5,* 1203-1209.

161. O'Craven, K. M., Downing, P. E., & Kanwisher, N. (1999). fMRI evidence for objects as the units of attentional selection. *Nature, 401,* 584-587.

162. O'Craven, K. M., Rosen, B. R., Kwong, K. K., Treisman, A., & Savoy, R. L. (1997). Voluntary attention modulates fMRI activity in human MT-MST. *Neuron, 18,* 591-598.

163. O'Shea, R. P. & Blake, R. (1986). Dichoptic Temporal Frequency Differences do Not Lead to Binocular-Rivalry. *Perception & Psychophysics, 39,* 59-63.

164. O'Shea, R. P. & Corballis, P. M. (2005). Visual grouping on binocular rivalry in a split-brain observer. *Vision Research, 45,* 247-261.

165. Oatman, L. C. (1971). Role of Visual Attention on Auditory Evoked Potentials in Unanesthetized Cats. *Experimental Neurology, 32,* 341-&.

166. Ogawa, S., Lee, T. M., Nayak, A. S., & Glynn, P. (1990). Oxygenation-Sensitive Contrast in Magnetic-Resonance Image of Rodent Brain at High Magnetic-Fields. *Magnetic Resonance in Medicine, 14,* 68-78.

167. Oka, S., Chapman, C. R., Kim, B., Nakajima, I., Shimizu, O., & Oi, Y. (2007). Pupil dilation response to noxious stimulation: Effect of varying nitrous oxide concentration. *Clinical Neurophysiology, 118,* 2016-2024.

168. Ono, H. & Ujike, H. (2005). Motion parallax driven by head movements: Conditions for visual stability, perceived depth, and perceived concomitant motion. *Perception, 34,* 477-490.

169. Oruc, I., Maloney, L. T., & Landy, M. S. (2003). Weighted linear cue combination with possibly correlated error. *Vision Research, 43,* 2451-2468.

170. Ostnes, R., Abbott, V., & Lavender, S. (2004). Visualisation Techniques: An Overview - Part 1. *The Hydrographic Journal, 113*.

171. Pape, H. C. & Eysel, U. T. (1986). Binocular Interactions in the Lateral Geniculate-Nucleus of the Cat - Gabaergic Inhibition Reduced by Dominant Afferent Activity. *Experimental Brain Research, 61,* 265-271.

172. Partala, T. & Surakka, V. (2003). Pupil size variation as an indication of affective processing. *International Journal of Human-Computer Studies, 59,* 185-198.

173. Pastukhov, A. & Braun, J. (2010). Rare but precious: Microsaccades are highly informative about attentional allocation. *Vision Research, 50,* 1173-1184.

174. Paus, T. (1996). Location and function of the human frontal eye-field: A selective review. *Neuropsychologia, 34,* 475-483.

175. Peavler, W. S. (1974). Pupil Size, Information Overload, and Performance Differences. *Psychophysiology, 11,* 559-566.

176. Poggio, T., Fahle, M., & Edelman, S. (1992). Fast Perceptual-Learning in Visual Hyperacuity. *Science, 256,* 1018-1021.

177. Privitera, C. P., Renninger, L. W., Carney, T., Klein, S., & Aguilar, M. (2010). Pupil dilation during visual target detection. *Journal of Vision, 10*.

178. Przybyszewski, A. W., Gaska, J. P., Foote, W., & Pollen, D. A. (2000). Striate cortex increases contrast gain of macaque LGN neurons. *Visual Neuroscience, 17,* 485-494.

179. Quiroga, R. Q., Reddy, L., Kreiman, G., Koch, C., & Fried, I. (2005). Invariant visual representation by single neurons in the human brain. *Nature, 435,* 1102-1107.

180. Ratcliff, R. (2006). Modeling response signal and response time data. *Cognit.Psychol., 53,* 195-237.

181. Reynolds, J. H., Chelazzi, L., & Desimone, R. (1999). Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4. *Journal of Neuroscience, 19,* 1736-1753.

182. Reynolds, J. H., Pasternak, T., & Desimone, R. (2000). Attention increases sensitivity of V4 neurons. *Neuron, 26,* 703-714.

183. Ritchie, K., Bannerman, R., & Sahraie, A. Spatial aspects of binocular rivalry in emotional faces. Journal of Vision 10[7]. 2010.
Ref Type: Abstract

184. Robinson, D. A. & Fuchs, A. F. (1969). Eye Movements Evoked by Stimulation of Frontal Eye Fields. *Journal of Neurophysiology, 32,* 637-&.

185. Roth, G. (2009). *Aus Sicht des Gehirns*. Sinzheim: Surkamp Verlag.

186. Saenz, M., Buracas, G. T., & Boynton, G. M. (2002). Global effects of feature-based attention in human visual cortex. *Nature Neuroscience, 5,* 631-632.

187. Schall, J. D., Morel, A., King, D. J., & Bullier, J. (1995). Topography of Visual-Cortex Connections with Frontal Eye Field in Macaque - Convergence and Segregation of Processing Streams. *Journal of Neuroscience, 15,* 4464-4487.

188. Schmidt, R. F. (1999). *Physiologie kompakt*. (3rd ed.) Berlin: Springer Verlag.

189. Schroeder, C. E., Tenke, C. E., Arezzo, J. C., & Vaughan, H. G. (1990). Binocularity in the Lateral Geniculate-Nucleus of the Alert Macaque. *Brain Research, 521,* 303-310.

190. Schumann, F. (1900). Beiträge zur Analyse der Gesichtswahrnehmungen. Erste Abhandlung. Einige Beobachtungen über die Zusammenfassung von Gesichtseindrücken zu Einheiten. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane, 23,* 1-32.

191. Serences, J. T., Schwarzbach, J., Courtney, S. M., Golay, X., & Yantis, S. (2004). Control of object-based attention in human cortex. *Cerebral Cortex, 14,* 1346-1357.

192. Shimozaki, S. S., Eckstein, M. P., & Abbey, C. K. (2002). Stimulus information contaminates summation tests of independent neural representations of features. *Journal of Vision, 2,* 354-370.

193. Shmuelof, L. & Zohary, E. (2005). Dissociation between ventral and dorsal fMRI activation during object and action recognition. *Neuron, 47,* 457-470.

194. Silver, M. A., Ress, D., & Heeger, D. J. (2007). Neural correlates of sustained spatial attention in human early visual cortex. *Journal of Neurophysiology, 97,* 229-237.

195. Slotnick, S. D. & Moo, L. R. (2003). Retinotopic mapping reveals extrastriate cortical basis of homonymous quadrantanopia. *Neuroreport, 14,* 1209-1213.

196. Slotnick, S. D. & Yantis, S. (2003). Efficient acquisition of human retinotopic maps. *Human Brain Mapping, 18,* 22-29.

197. Sobel, E. C. & Collett, T. S. (1991). Does Vertical Disparity Scale the Perception of Stereoscopic Depth. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 244,* 87-90.

198. Somers, D. C., Dale, A. M., Seiffert, A. E., & Tootell, R. B. H. (1999). Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 96,* 1663-1668.

199. Soon, C. S., Brass, M., Heinze, H. J., & Haynes, J. D. (2008). Unconscious determinants of free decisions in the human brain. *Nature Neuroscience, 11,* 543-545.

200. Sporns, O., Tononi, G., & Edelman, G. M. (2000). Theoretical neuroanatomy: Relating anatomical and functional connectivity in graphs and cortical connection matrices. *Cerebral Cortex, 10,* 127-141.

201. Stemmann, H., Freiwald, W. A., Wannig, A., Schulzke, E. L., & Eurich, C. W. (2005). Encoding of dynamic visual stimuli by primate area MT neurons. *Neurocomputing, 65,* 135-142.

202. Stemmler, T., Stemmann, H., Freiwald, W. A., & Fahle, M. Cortical Networks of Attention in Humans and Macaques. The 8th Göttingen Meeting of the German Neuroscience Society . 2009.
Ref Type: Abstract

203. Sun, F. & Stark, L. (1983). Pupillary Escape Intensified by Large Pupillary Size. *Vision Research, 23,* 611-615.

204. Sun, F., Tauchi, P., & Stark, L. (1983). Dynamic Pupillary Response Controlled by the Pupil Size Effect. *Experimental Neurology, 82,* 313-324.

205. Szabadi, E. & Bradshaw, C. M. (1996). Autonomic pharmacology of alpha(2)-adrenoceptors. *Journal of Psychopharmacology, 10,* 6-18.

206. Talairach, J. & Tournoux, P. (1988). *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain 3-dimensional proportional system an approach to cerebral imaging*. Stuttgart etc.: Georg Thieme.

207. Taylor, M. M. & Creelman, C. D. (1967). Pest - Efficient Estimates on Probability Functions. *Journal of the Acoustical Society of America, 41,* 782-&.

208. Thompson, K. G., Biscoe, K. L., & Sato, T. R. (2005). Neuronal basis of covert spatial attention in the frontal eye field. *Journal of Neuroscience, 25,* 9479-9487.

209. Todd, J. T., Christensen, J. T., & Guckes, K. C. (2010). Are discrimination thresholds a valid measure of variance for judgments of slant from texture? *Journal of Vision, 10*.

210. Tong, F. (2003). Primary visual cortex and visual awareness. *Nature Reviews Neuroscience, 4,* 219-229.

211. Tong, F. & Engel, S. A. (2001). Interocular rivalry revealed in the human cortical blind-spot representation. *Nature, 411,* 195-199.

212. Tong, F., Meng, M., & Blake, R. (2006). Neural bases of binocular rivalry. *Trends in Cognitive Sciences, 10,* 502-511.

213. Tong, F., Nakayama, K., Vaughan, J. T., & Kanwisher, N. (1998). Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex. *Neuron, 21,* 753-759.

214. Tootell, R. B. H. & Hadjikhani, N. (2001). Where is 'dorsal V4' in human visual cortex? Retinotopic, topographic and functional evidence. *Cerebral Cortex, 11,* 298-311.

215. Tootell, R. B. H., Hadjikhani, N., Hall, E. K., Marrett, S., Vanduffel, W., Vaughan, J. T., & Dale, A. M. (1998). The retinotopy of visual spatial attention. *Neuron, 21,* 1409-1422.

216. Tootell, R. B. H., Mendola, J. D., Hadjikhani, N. K., Ledden, P. J., Liu, A. K., Reppas, J. B., Sereno, M. I., & Dale, A. M. (1997). Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex. *Journal of Neuroscience, 17,* 7060-7078.

217. Tootell, R. B. H., Tsao, D., & Vanduffel, W. (2003). Neuroimaging weighs in: Humans meet macaques in "primate" visual cortex. *Journal of Neuroscience, 23,* 3981-3989.

218. Treue, S. (2001). Neural correlates of attention in primate visual cortex. *Trends in Neurosciences, 24,* 295-300.

219. Trevena, J. A. & Miller, J. (2002). Cortical movement preparation before and after a conscious decision to move. *Consciousness and Cognition, 11,* 162-190.

220. Tsao, D. Y., Vandluffel, W., Sasaki, Y., Fize, D., Knutsen, T. A., Mandeville, J. B., Wald, L. L., Dale, A. M., Rosen, B. R., Van Essen, D. C., Livingstone, M. S., Orban, G. A., & Tootell, R. B. H. (2003). Stereopsis activates V3A and caudal intraparietal areas in macaques and humans. *Neuron, 39,* 555-568.

221. Tsirlin, I., Wilcox, L. M., & Allison, R. S. (2010). Monocular occlusions determine the perceived shape and depth of occluding surfaces. *Journal of Vision, 10*.

222. Tsirlin, I., Wilcox, L. M., & Allison, R. S. (2011). The Effect of Crosstalk on the Perceived Depth From Disparity and Monocular Occlusions. *Ieee Transactions on Broadcasting, 57,* 445-453.

223. Tsushima, Y., Seitz, A. R., & Watanabe, T. (2008). Task-irrelevant learning occurs only when the irrelevant feature is weak. *Current Biology, 18,* R516-R517.

224. Ujike, H. & Ono, H. (2001). Depth thresholds of motion parallax as a function of head movement velocity. *Vision Research, 41,* 2835-2843.

225. Ukai, K., Ando, H., & Kuze, J. (2003). Binocular rivalry alternation rate declines with age. *Perceptual and Motor Skills, 97,* 393-397.

226. van Ee, R. (2005). Dynamics of perceptual bi-stability for stereoscopic slant rivalry and a comparison with grating, house-face, and Necker cube rivalry. *Vision Research, 45,* 29-40.

227. van Ee, R., van Dam, L. C. J., & Brouwer, G. J. (2005a). Voluntary control and the dynamics of perceptual bi-stability. *Vision Research, 45,* 41-55.

228. van Ee, R., van Dam, L. C. J., & Brouwer, G. J. (2005b). Voluntary control and the dynamics of perceptual bi-stability. *Vision Research, 45,* 41-55.

229. van Ee, R., van Dam, L. C. J., & Erkelens, C. J. (2002). Bi-stability in perceived slant when binocular disparity and monocular perspective specify different slants. *Journal of Vision, 2,* 597-607.

230. Van, Z. T. (2000). How to fit a response time distribution. *Psychon.Bull.Rev., 7,* 424-465.

231. Warga, M., Ludtke, H., Wilhelm, H., & Wilhelm, B. (2009). How do spontaneous pupillary oscillations in light relate to light intensity? *Vision Research, 49,* 295-300.

232. Watson, J. D. G., Myers, R., Frackowiak, R. S. J., Hajnal, J. V., Woods, R. P., Mazziotta, J. C., Shipp, S., & Zeki, S. (1993). Area-V5 of the Human Brain - Evidence from A Combined Study Using Positron Emission Tomography and Magnetic-Resonance-Imaging. *Cerebral Cortex, 3,* 79-94.

233. Weishaupt, D., Köchli, V. D., Marincek, B., & Fröhlich, J. M. (2009). Wie funktioniert MRI?
Eine Einführung in Physik und Funktionsweise der Magnetresonanzbildgebung. *6. Auflage*.

234. Weiskrantz, L., Cowey, A., & Barbur, J. L. (1999). Differential pupillary constriction and awareness in the absence of striate cortex. *Brain, 122,* 1533-1538.

235. Welchman, A. E., Deubelius, A., Conrad, V., Bulthoff, H. H., & Kourtzi, Z. (2005). 3D shape perception from combined depth cues in human visual cortex. *Nature Neuroscience, 8,* 820-827.

236. Westheimer, G. (1979). Spatial Sense of the Eye - Proctor Lecture. *Investigative Ophthalmology & Visual Science, 18,* 893-912.

237. Wilhelm, B. J., Wilhelm, H., Moro, S., & Barbur, J. L. (2002). Pupil response components: studies in patients with Parinaud's syndrome. *Brain, 125,* 2296-2307.

238. Wilms, M., Eickhoff, S. B., Homke, L., Rottschy, C., Kujovic, M., Amunts, K., & Fink, G. R. (2010). Comparison of functional and cytoarchitectonic maps of human visual areas V1, V2, V3d, V3v, and V4(v). *Neuroimage, 49,* 1171-1179.

239. Wilson, H. R., Blake, R., & Lee, S. H. (2001). Dynamics of travelling waves in visual perception. *Nature, 412,* 907-910.

240. Wolfe, J. M. (1983). Influence of Spatial-Frequency, Luminance, and Duration on Binocular-Rivalry and Abnormal Fusion of Briefly Presented Dichoptic Stimuli. *Perception, 12,* 447-456.

241. Woodhouse, J. M. & Campbell, F. W. (1975). The role of the pupil light reflex in aiding adaptation to the dark. *Vision Res., 15,* 649-653.

242. Wunderlich, K., Schneider, K. A., & Kastner, S. (2005). Neural correlates of binocular rivalry in the human lateral geniculate nucleus. *Nature Neuroscience, 8,* 1595-1602.

243. Yu, K. & Blake, R. (1992). Do Recognizable Figures Enjoy An Advantage in Binocular-Rivalry. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance, 18,* 1158-1173.

244. Zeki, S. M. (1973). Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey. *The Journal of Physiology, 236,* 549-573.

245. Zemon, V., Pinkhasov, E., & Gordon, J. (1993). Electrophysiological Tests of Neural Models - Evidence for Nonlinear Binocular Interactions in Humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 90,* 2975-2978.

246. Zilles, K. & Tillmann, B. (2010). *Anatomie*. (1 ed.) Berlin: Springer Verlag.

Eigenständigkeitserklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig unter Hinzunahme der angegebenen Hilfsmittel und Quellen verfasst habe. Die der Arbeit zugrunde liegenden Studien habe ich selbst durchgeführt und ausgewertet, wo ich davon abgewichen bin, habe ich es an entsprechender Stelle kenntlich gemacht. Sämtliche inhaltlich und wörtlich übernommenen Stellen sind als solche gekennzeichnet.

□□□□□□□□□□□□□□□□□□□□ □ □ □ □□□□□□□□□□□□□□□□□□□□□□□□

Ort, Datum Unterschrift

Danksagung

Ich möchte mich an dieser Stelle bei Professor Manfred Fahle bedanken, da er es mir ermöglicht hat diese Arbeit durchzuführen und für seine unentwegte Unterstützung bei der Organisation und Durchführung der Arbeit.

Besonderer Dank gebührt auch meinen Kollegen für die freundliche Unterstützung und konstruktive Kritik. Besonders danken möchte ich Thorsten Kluß, Marc Schipper, Dr. Karoline Spang, Dr. Peter Erhardt, Melanie Löbe, Sven Eberhardt und Dennis Trenner und bei der Werkstatt Wolfgang Fulda und Martin Nowak. Dank auch an meine Versuchspersonen die immer pünktlich und ausgeruht zu den Experimenten erschienen sind und auf die ich mich immer verlassen konnte. Des Weiteren meinen Eltern, Geschwistern und meiner Verlobten Meike Getschmann ohne deren Unterstützung diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre.