# Multistabile Wahrnehmung bei Kindern: Eine EEG-Studie

Dissertation

vorgelegt von: Jan Ehlers

1. Gutachterin: Frau Prof. Dr. C. Basar-Eroglu
2. Gutachter: Prof. Dr. D. Strüber

11.07.08

**Universität Bremen**

## Inhalt

**1 Einführung ....4**
**2 Perzeptuelle Multistabilität....6**
2.1 Multistabile Phänomene in der Kognitionsforschung....7
2.2 Erklärungsansätze....8
2.2.1 Synergetische Modellbildung....8
2.2.2 Willentliche Beeinflussung....10
2.2.3 Verdeckte Aufmerksamkeit....11
2.2.4 Einflussnahme sensomotorischer Planungszentren....12
2.3 Ambiguitätswahrnehmung und Altersentwicklung....15
**3 Die Stroboskopische Alternativbewegung ....17**
3.1 Experimentelle Anordnung....18
**4 Dynamische Hirnprozesse....20**
4.1 Psychophysiologische Messungen....20
4.2 Spontane hirnelektrische Aktivität....20
4.3 Ereigniskorrelierte Potentiale....21
4.3.1 Komponentenstruktur....22
4.4 Die P300....23
4.4.1 Altersspezifität....26
4.5 Ereigniskorrelierte Oszillationen....27
4.5.1 Oszillatorische Aktivität und Altersentwicklung....30
4.5.2 Kenngrößen oszillatorischer Prozesse im EEG....32
4.6 Oszillatorische Gehirnprozesse und SAB....34
**5 Strukturelle und funktionale Hirnentwicklung....36**
5.1 Strukturelle Entwicklung....36
5.2 Funktionale Entwicklung....38
**6 Fragestellungen, Hypothesen und Ziele....42**
**7 Erste Studie: Psychophysische Untersuchung ....45**
7.1 Methode....45
7.1.1 Versuchspersonen....45
7.1.2 Reizdarbietung....45
7.1.3 Versuchsdurchführung....46
7.1.4 Datenanalyse....46
7.2 Ergebnisse....47
**8 Zweite Studie: Ereigniskorrelierte Potentiale ....52**
8.1 Methode....52

8.1.1 Versuchspersonen....52
8.1.2 Datenaufnahme....53
8.1.3 Reizdarbietung....55
8.1.4 Versuchsdurchführung....56
8.1.5 Datenanalyse....56
8.1.6 Digitale Filterung....57
8.1.7 Auswertungssoftware....57
8.1.8 Statistische Auswertung....58
8.2 Ergebnisse im Delta-Band (0,5 – 4 Hz)....62
8.2.1 Ergebnisse im Zeitsignal....63
8.2.2 Entwicklungsspezifische Einordnung....76
8.2.3 Ergebnisse im Zeit – Frequenzsignal....82
8.2.4 Verlaufseffekte....87
8.3 Ergebnisse im Theta-Band (4-7 Hz)....94
8.3.1 Ergebnisse im Zeitsignal....94
8.4 Ergebnisse im Alpha-Band (8-12 Hz)....102
8.4.1 Ergebnisse im Zeitsignal....102
8.5 Ergebnisse der Verhaltensdaten innerhalb der 2. Studie....107
**9 Diskussion ....109**
9.1 Effekte in den ereigniskorrelierten Potentialen....109
9.1.1 Validierung der Ergebnisse früherer Untersuchungen....110
9.1.2 Hinweise auf eine altersspezifische Aktivierung von Bearbeitungsressourcen....112
9.1.3 Kortikale Ausdifferenzierung und funktionale Spezialisierung....114
9.1.4 Die Rolle des präfrontalen Kortex....116
9.1.5 Treten reversionsgebundene Komponenten und motorische Antwortreaktionen in Abhängigkeit voneinander auf?....117
9.1.6 Ambiguitätstoleranz und Altersentwicklung....117
9.1.7 Verlaufseffekte....119
9.2 Effekte in den ereigniskorrelierten Oszillationen....120
9.2.1 Funktionale Korrelate der Alpha-Aktivität bei multistabiler Wahrnehmung. . 121
9.2.2 Funktionale Korrelate der Theta-Aktivität bei multistabiler Wahrnehmung... 124
**10 Zusammenfassung....126**
**11 Fazit....129**
**12 Literatur....131**
**13 Danksagung....145**
**14 Erklärung....146**

# Teil I

# Theoretische Grundlagen

# 1 Einführung

**Abb. 1.1** *Superman (A. Ross).*

Die Selbstverständlichkeit mit der wir in der Lage sind, augenblicklich Dynamik und Detail in den Zeichnungen von A. Ross (Abb. 1.1) zu erfassen, fordert nicht von selbst dazu heraus, sich in Gedanken über die Mechanismen menschlicher Wahrnehmungsorganisation zu ergehen. Unmittelbarkeit und Stabilität des Sinneseindrucks führen nur zu leicht zu der Annahme, Wahrnehmung werde zuallerst durch externe Anregungsbedingungen moduliert, um anschließend in eine exakte Kopie der situativen Umgebung übersetzt zu werden. Einem solchen abbildungstheoretischen Ansatz, wie er u.a. von Gibson (1979) vorgeschlagen wurde, liegt die Vermutung zugrunde, dass nur die konsequente Abbildung der Realität eine zielgerichtete und effektive Exploration unserer Erlebniswelt ermöglicht. Vertretern des gestalttheoretischen Ansatzes dagegen, bildet eine derart einseitige Reiz-Erlebnis Abhängigkeit den dynamischen Charakter perzeptueller Ordnungsbildung nicht hinreichend genug ab. Nach Wertheimer (1923) und Metzger (1954, 1975) ist an der ganzheitlichen Organisation einer sensorischen Erfahrung bis hinab zu dem basalen Vorgang der Objektausgliederung (Rubin, 1921) immer auch eine kognitive Verarbeitungskomponente in Form spontaner Umstrukturierungen ohne externe Anregungsbedingungen beteiligt. Der Versuch einer empirischen Überprüfung dieser Hypothese führte zu umfangreichen experimentellen Anstrengungen innerhalb der gestalttheoretischen Forschung. Dabei sind insbesondere die Arbeiten Wolfgang Köhlers (1920, 1940) zu erwähnen, der sich bereits früh mit dem Zusammenspiel subjektiven Erlebens und den zugrunde liegenden neurophysiologischen Dynamiken beschäftigte. Köhler postulierte, dass phänomenale Bewusstseinszustände und physiologisch-physikalische Prozesse isomorph sind, d.h. dass jeder psychischen Erfahrung immer auch ein korrespondierender physiolo-

gischer Prozess zugrunde gelegt werden kann. Und obgleich viele der damaligen neurophysiologischen Ansätze revidiert werden konnten, blieb die Idee einer ganzheitlichen und dynamischen Konzeptualisierung von Geist- und Gehirnprozessen (Pribram, 1991; Stadler & Kruse, 1994), sowie die Annahme einer strukturellen Äquivalenz psychischer und physischer Prozesse (Westheimer, 1999) bestehen. Die Reduzierbarkeit sämtlicher perzeptiver, kognitiver und motorischer menschlicher Leistungen auf neuroelektrische und neurochemische Ereignisse beschreibt eine der wichtigsten Erkenntnisse der modernen Neurowissenschaften. Der in der vorliegenden Untersuchung vorgenommene Blick durch die „Brille“ eines multistabilen Paradigmas bei der Anwendung elektrophysiologischer Methoden auf die Untersuchung perzeptueller Ordnungsbildung ist bei weitem nicht neu und geht bis auf die ersten Arbeiten Wolgang Köhlers (1949) zur Untersuchung hirnphysiologischer Korrelate der Musterwahrnehmung zurück. Und obgleich bereits eine Reihe psychophysischer Studien die (früh)kindlichen Reiz - Erlebnis Beziehungen bei der Betrachtung mehrdeutiger Figuren untersucht haben, blieb eine elektrokortikale Analyse der Antworten eines unvollständig ausgebildeten kognitiven Systems auf den multistabilen Wahrnehmungswechsel bislang aus.

Die vorliegende Untersuchung hat es sich zum Ziel gesetzt, gestaltpsychologische Forschung vor dem oben beschriebenen Hintergrund weiterzuführen, indem sie diese mithilfe moderner elektrophysiologischer Aufzeichnungs- und Analysemethoden, um eine entwicklungsspezifische Komponente erweitert. Die Erfassung kortikaler Aktivitätsmuster des heranreifenden Gehirns, soll die Entwicklung spezifischer Verarbeitungsalgorithmen visueller Wahrnehmungsorganisation sichtbar und einer umfassenden psychophysiologischen Interpretation zugänglich machen. Die alleinige Analyse eines elektrophysiologischen Verarbeitungsalgorithmusses würde jedoch bedeuten, vor dem eigentlichen Phänomen Wahrnehmung Halt zu machen. Die Frage nach der sinnlichen Qualität eines bioelektrischen Ereignisses ist nur vom Menschen selbst zu beantworten. Um die Beziehungsstruktur zwischen multistabilem Reiz und Wahrnehmungerlebnis studieren zu können, geht der physiologischen Untersuchung dieser Arbeit daher eine umfassende psychophysische Datenanalyse voraus. Und obgleich die Konvergenz beider Forschungsansätze zu bemerkenswerten Resultaten innerhalb der Kognitionsforschung geführt hat, haftet der Interpretation perzeptueller Verabeitungsmechanismen auf Basis einfacher, abstrakter Musterkonfigurationen immer auch ein Makel der Unzulänglichkeit an. Im vorliegenden Fall führt eine derartige „Banalisierung“ des Untersuchungsgegenstandes als Folge methodischer Kontroll- und Variationsanforderungen zur Reduktion komplexer Wahrnehmungssituationen unserer Erlebniswelt auf eine einfache geometrische Reizstruktur im Experiment: Die *Stroboskopische Alternativbewegung* (SAB).

# 2 Perzeptuelle Multistabilität

## 2.1 Multistabile Phänomene in der Kognitionsforschung

Um einen empirischen Beleg für sein Isomorphietheorem zu finden, bediente sich Köhler mehrdeutiger Figuren, wie sie in Abbildung 2.1 dargestellt sind. Solche Musteranordnungen verkörpern eine überaus seltene Form der Wahrnehmungssituation, denn obgleich es sich um statische Reizkonfigurationen handelt, bieten sie dem Gehirn des Betrachters zwei (oder mehr) Möglichkeiten sinnvoller, figuraler Deutung. Im spontanen Oszillieren zwischen den Wahrnehmungsalternativen entfaltet sich schließlich die komplette Dynamik visueller Wahnrnehmungsorganisation: Auf der Suche nach einem möglichsten *einfachen, sinnvollen* und *geordneten* Endprodukt erreicht das kognitive System immer nur kurzzeitig einen stabilen Ordnungszustand, um gleich danach die Organisation des konträren musterspezifischen Bedeutungsinhaltes zu beginnen. Gestalttheoretiker bezeichnen die dabei auftretende Neigung zu stabilen Ordnungszuständen als *Prägnanztendenz* (Köhler, 1920; Rausch, 1966; Kanizsa & Luccio, 1990). Sie ist es, die der kognitiven Gestaltbildung Dynamik verleiht und ihre Ziele formuliert. Beim Betrachten des Necker-Würfels (Abb. 2.1 links) tritt dabei ein Effekt hervor, der entscheidender Teil dieser Suche nach stabiler Einfachheit zu sein scheint: Die Tendenz zu *disambiguieren*. Denn obgleich die einzelnen Linien und Kreuzungen die Basis für eine Vielzahl figuraler Deuntungsmöglichkeiten liefern, reduziert das visuelle System die perzeptuelle Interpretation auf zwei perspektivische Wahrnehmungsalternativen. Das Paradigma der Multistabilität ist somit von großer theoretischer und methodischer Relevanz, da es nicht nur in der Lage ist, überzeugende Argumente gegen die Reizdetermination der Objektwahrnehmung zu liefern, sondern es darüber hinaus ermöglicht, prozessinterne Dynamiken beobachtbar und einer experimentellen Analyse zugänglich zu machen.

Die Verwendung einer gleichbleibenden Reizkonstellation, die dennoch eine ständige Neuorganisation inhaltlicher Bedeutung nach sich zieht, führt dabei in erster Linie zur Abbildung *reizunabhängiger* Anteile am sensorischen Endprodukt. Die systematische Erfassung, bzw. alterspezifischen Veränderungen dieser Komponenten, aber auch die Analyse signalimmanenter Veränderungen in Abhängigkeit von der Darbietungsdauer multistabiler Reize stehen im Mittelpunkt der vorliegenden Untersuchung.

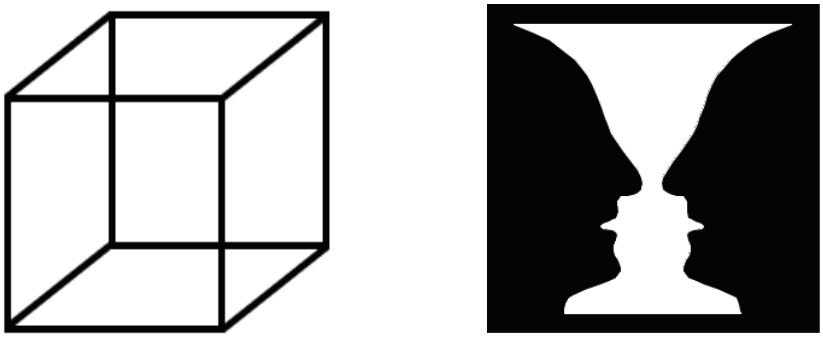


**Abb. 2.1** *Multistabile Muster (Necker Würfel, Rubin'sche Vase-Gesicht-Täuschung)*

## 2.2 Erklärungsansätze

### 2.2.1 Synergetische Modellbildung

Moderne kognitionswissenschaftliche Ansätze verstehen das Gehirn nicht mehr als ausschließlich informationsverarbeitendes, sondern als selbstorganisierendes, informationserzeugendes System. Stadler und Kruse (1995) schlagen vor, mehrdeutige Muster als Modell für den Prozeß der Bedeutungsgenerierung im Gehirn heranzuziehen. Multistabile Reizbedingungen sollen kognitive Selbstorganisation nicht nur anstoßen, sondern außerhalb eines gewohnt schnellen und vorbewußten Bereichs erkennbar werden lassen (Stadler & Kruse, 1992). Dabei wird angenommen, dass sich der Prozess der Selbstorganisation im Sinne der *synergetischen Theorie* vollzieht.

Der interdisziplinäre Forschungszweig der Synergetik beschäftigt sich mit Selbstorganisationsprozessen in komplexen Systemen (Haken, 1977). Ein System wird in diesem Zusammenhang als eine abstrakte Menge von Größen definiert und weist eine unterschiedliche Zahl stabiler Ordnungszustände, sogenannter Attraktoren, auf. Attraktoren können dadurch charakterisiert werden, dass sie von dem System in ihrer Umgebung bevorzugt aufgesucht werden und ihm vorübergehend Stabilität verleihen. Ein derartiges Systemverhalten wird oft mithilfe einer Potentiallandschaft veranschaulicht, wobei ein Attraktor das Minima eines Potentials bildet, während der Zustand des Systems selbst in Form einer Kugel dargestellt wird (Abb.2.2). Entscheidend für das Zusammenwirken einzelner Systemkomponenten sind Situationen qualitativer Änderungen des Systemverhaltens. Solche Phasenübergänge verlaufen nach immer denselben, von der Synergetik be-

schriebenen Prinzipien (Haken, 1981, 1988; Haken & Wunderlin, 1986). Dabei wird u. a. das Durchlaufen einer instabilen Phase als Vorraussetzung für die Entstehung neuer Ordnungszustände angenommen. Auf das Modell der Potentiallandschaft angewendet bedeutet dies, daß die Kugel über die Barriere zwischen den Attraktortälern (Instabilitätsschwelle) getrieben werden muß, um einen neuen Ordnungszustand zu erreichen. Um Veränderungen dieser Art als Selbstorganisationsprozesse identifizieren zu können, erweiterte Haken sein Systemkonzept und bezog die Größen, die zu Potentialänderungen führen, als Teil des Systems mit ein. Damit unterliegt nun nicht mehr nur das System selbst, sondern auch jeder Attraktoren einer stetigen Veränderung (Abb. 2.3).

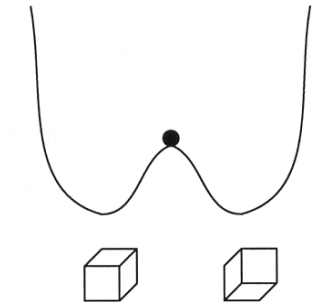


**Abb. 2.2** *Beispiel für ein Potential. Attraktoren (in diesem Fall die beiden perspektivischen Deutungsmöglichkeiten der Figur „Necker-Würfel“) werden durch Täler dargestellt, die Erhebung dazwischen symbolisiert die Instabilitätsschwelle. Die Kugel beschreibt den aktuellen Zustand des (Wahrnehmungs-) Systems (Modifiziert nach Haken, 1983).*

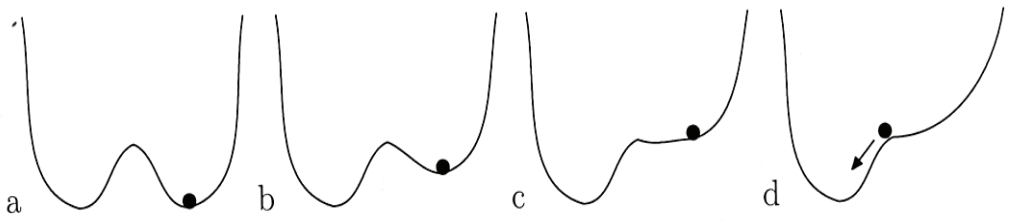



**Abb.2.3** *Veränderung einer Potentiallandschaft. Modifiziert nach Haken (1983).*

Auf der Basis der Köhlerschen Sättigungstheorie (Köhler, 1940; Köhler & Wallach, 1944) konnten Ditzinger & Haken (1995) diese theoretische Konzeption in einem synergetischen Modellversuch weiter konkretisieren. Sie zeigten, dass die gerichtete Aufmerksamkeit auf die Wahrnehmungsalternativen des Neckerwürfels einem Sättigungseffekt unterworfen ist (vergl. Kapitel 2.2). Mit der Dauer der Betrachtung einer Wahnehmungsalternative nimmt die gerichtete Aufmerksamkeit mehr und mehr ab, der entsprechende At-

traktor wird instabil und das System mit zunehmender Wahrscheinlichkeit einem alternativen Ordnungszustand zugetrieben. Ein Paradigma zur selektiven Adaption, wie es in Abbildung 2.4 dargestellt ist, veranschaulicht den beschriebenen Effekt: Nach längerer Betrachtung einer stabilen Variante des Neckerwürfels (Abb. 2.4b) wird der Betrachter bei anschließender Darbietung der mehrdeutigen Version (Abb. 2.4a) dazu tendieren, die der zuvor präsentierten konträre Alternative wahrzunehmen.

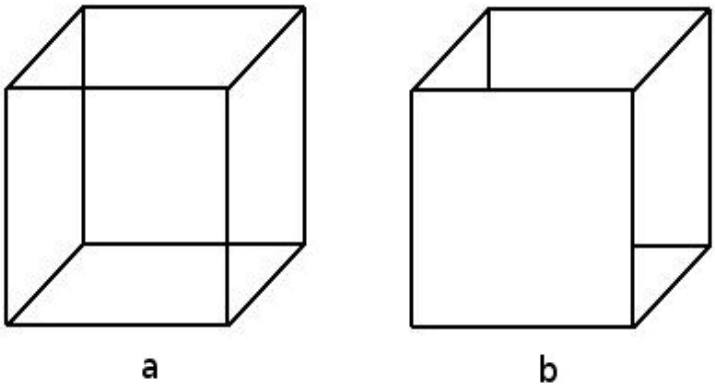



**Abb. 2.4** *Paradigma zur selektiven Adaption (a: Neckerwürfel, b: „stabile" Form).*

Die Beschäftigung mit autonomen Selbstorganisationprozessen im kognitiven System offenbarte strukturelle Ähnlichkeiten gestalttheoretischer und synergetischer Modellvorstellungen und brachte die Anwendung synergetischer Prinzipien auf das Hoheitsgebiet kognitionspsychologischer Untersuchungsfragestellungen mit sich (Haken, 1990; Haken & Stadler, 1990; Stadler & Kruse, 1986, 1990). Mehrfach wurde die Synergetik dabei als Weiterentwicklung der Gestalttheorie bezeichnet (Kruse et al., 1988; Haken, 1991; Stadler & Kruse, 1994). Auf Basis dieser modelltheoretischen Annahmen bildet perzeptuelle (im weitesten Sinne auch kognitive) Multistabilität das phänomenale Korrelat eines Selbstorganisationsprozesses im synergetischen Sinne. Der spontane Wechsel innerhalb der Wahrnehmungsalternativen einer mehrdeutigen Figur spiegelt den selbstorganisierten Phasenübergang zwischen zwei (oder mehr) Attraktoren wider.

### 2.2.2 Willentliche Beeinflussung

Multistabile Wahrnehmung ist zu einem großen Teil der Kontrolle durch willentliche Beeinflussung in Form sogenannter *top-down* Einflüsse wie Intention, Aufmerksamkeit, Kontextvariablen, Vorwissen, Instruktion u.a. unterworfen. Diese Beobachtung führte zu der Vermutung, daß Hirnstrukturen weit außerhalb des visuellen Systems an der mehrdeutigen Reizverarbeitung beteiligt sind. Naive Beobachter waren in verschiedenen Untersu-

chungen in der Lage, ihre Reversionsrate beinahe zu verdreifachen, wenn man sie instruierte, so rasch wie möglich von einer mehrdeutigen Variante in die Konträre zu wechseln (u.a. Meredith et al., 1962, Pelton et al., 1968, Lack (1978), Mathes et al., 2006). Die Kontrolle über den multistabilen Bewegungswechsel wächst dabei proportional zu der Länge der Übungsdauer (Lack, 1978), wobei es Hinweise gibt, die nahelegen, dass ein solcher Lerneffekt für die verschiedenen Kategorien multistabiler Muster unterschiedlich ausfällt (Stadler & Kruse, 1990). Cohen (1959) sowie Ricci & Blundo (1990) berichten, daß Patienten mit einer Frontallappenschädigung ihre Fähigkeit zum intentionalen Wechsel zwischen den Bedeutungsalternativen einer mehrdeutigen Figur verlieren können.

Obgleich der Reversionsprozess also unter willentliche Kontrolle gebracht werden kann, sehen Leopold und Logothetis (1999) dies nicht als 'treibende Kraft' hinter dem Prozess des spontanen Musterwechsels an, da die Wahrnehmungsumschläge auch in Abwesenheit intentionalen Wechsels weiterhin auftreten und niemals vollständig zum Erliegen gebracht werden können. Im Großen und Ganzen läuft das Ereignis, das einen spontanen Musterwechsel generiert daher unbewusst ab.

### 2.2.3 Verdeckte Aufmerksamkeit

Aufmerksamkeit erhöht die Kapazitäten zur Analyse und Diskrimination von Objekten insbesondere in einer hochgradig reizüberfrachteten Umgebung. Die wechselnde Stimuluswahl während der Wahrnehmung multistabiler Muster ähnelt dabei dem Verschieben verdeckter Aufmerksamkeit (*covert attention*). Und obgleich solche Aufmerksamkeitsverschiebungen verdeckt, d.h. bewegungslos vollzogen werden können, werden sie doch in den allermeisten Fällen von sakkadischen Augenbewegungen begleitet. Zahlreiche Untersuchungen belegen eine Kopplung der (verdeckten) Aufmerksamkeitsverschiebung und dem Auftreten sakkadischer Augenbewegungen (u.a. Kowler, et al., 1995), was daraufhin deutet, dass die Verlagerung der Aufmerksamkeit die Programmierung einer sakkadischen Bewegung begleitet (Hoffman et al., 1995). Diese Untersuchungen werden von Studien gestützt, die mithilfe von Einzelzellableitungen die Aktivität in den colliculi superiores während eines Wechsels der Aufmerksamkeit registrierten (Kustov & Robinson, 1996). Demzufolge setzt jede Form der Aufmerksamkeitsumlenkung (verdeckt vs nicht verdeckt) eine prämotorische Vorbereitung voraus, wobei verdeckte Aufmerksamkeitsverschiebung nur dann erfolgen kann, wenn die Bewegung willentlich verhindert wird (Rizzolatti et al., 1987). Corbetta et al. (1998) finden eine große kortikale Überlappung von Netzwerken, die an Aufmerksamkeitswechseln beteiligt sind und solchen, die mit sakkadischen Augenbewegungen assoziiert werden, was dafür spricht, daß beide Prozesse eng miteinander verbunden sind. Lumer et al., (1998) schließlich finden einen großen Teil dieser Gebiete auch während der Bearbeitung von Aufgaben, die Mehrdeutigkeit beinhalten,

aktiviert. Es liegt daher nahe, anzunehmen, dass Mechanismen selektiver Aufmerksamkeit und jener, die für das Phänomen Multistabilität verantwortlich zeichnen, eng miteinander verwandt sind.

### 2.2.4 Einflussnahme sensomotorischer Planungszentren

Leopold & Logothetis (1999) vermuten in den auffälligen phänomenologischen Ähnlichkeiten zwischen den Reversionen eines mehrdeutigen Musters und den spontanen Veränderungen kognitiver oder visuell-explorativer Verhaltensleistungen (sowohl in sogenannten 'free-viewing' Situationen als auch während der Bearbeitung von Aufgaben mit hohem kognitiven Einsatz) einen gemeinsam zugrundeliegenden neuronalen Mechanismus. Dieser Überlegung folgend, interpretieren sie multistabile Wahrnehmung selbst als eine Form von Verhalten, welches in sensomotorischen Assoziationsarealen generiert und auf der Basis von Repräsentationen innerhalb des visuellen Kortex abläuft. Empirische Hinweise dafür liefern Untersuchungen der Perioden domianter und unterdrückter Musterrepräsentationen während der Bearbeitung mehrdeutiger Reizkonfigurationen. Demnach verhalten sich die abwechselnd wahrgenommenen Perzepte ungebunden, d.h. die Dauer der Aufrechterhaltung einer Wahrnehmungsalternative ist statistisch unabhängig von der Länge der voherig oder im Anschluß wahrgenommenen (u.a. Taylor et al., 1974 und Walker, 1975).

Diese Beobachtungen sind mit einem (wie in Abschnitt 2.2.4 beschriebenen) reizgetriebenen Modell der Sättigung und Erholung einander reziprok inhibierender Strukturen nicht zu erklären, da ein solches nahelegen würde, dass je länger Neurone in diesem Wettbewerb inaktiv bleiben, sie umso stärker im nächsten Zyklus wettstreiten müßten (Fox & Rasche, 1969). Ein derartiger Verlauf spontaner perzeptueller Umorganisation ist jedoch in der einschlägigen Literatur nie beobachtet worden, im Gegenteil: Phasen von Dominanz und Unterdrückung scheinen in der Länge ihrer Aufrechterhaltung eher durch Zufälligkeit charakterisiert. Der Zeitverlauf mehrdeutiger Musterwechsel ähnelt nach Leopold und Logothetis (1999) daher der 'Signatur' solcher, sich ebenfalls durch Unabhängigkeit auszeichnender, explorativer Leistungen und entwickelt erst dann eine deterministische Natur, wenn die Stimuluseigenschaften entsprechend manipuliert oder der Musterwechsel unter willkürliche Kontrolle gebracht wird. Der vorgeschlagene Mechanismus einer Einflußnahme höherer integrativer Zentren auf die basale Reizverarbeitung ist den Autoren zufolge ebenfalls während des 'normalen' Sehens aktiv, nur verbleibt er komplett unbewußt, solange der retinale Signalzufluß über keinen mehrdeutigen Charakter verfügt. Und er ist evolutionär begründet: Insbesondere in extrem reizüberfrachteten Warnehmungssituationen, in denen die visuelle Suche oft mehrere Sekunden benötigt, um einen sinnvollen perzeptuellen Eindruck zu organisieren ist es für das Überleben von Vorteil

(gewesen), wenn das visuelle System in der Lage ist, seine eigene funktionelle Anatomie zu überwinden und einmal aufgestellten Hypothesen zugunsten einer Alternative zu verwerfen.

Es ist zunächst unklar, was von der neurophysiologischen Charakterisitk einer an den Perzeptwechsel gekoppelten Aktivität zu erwarten ist. Zum einen läge es nahe, zu vermuten, daß jede Musterreversion mit einer Aktivitätsänderung der beteiligten Strukturen einhergeht. Auf der anderen Seite kann angenommen werden, daß sich eine Änderung des wahrgenommenen Eindrucks auf Basis eines unveränderten neuronalen Aktivitätsniveaus vollzieht, da der retinale Signalzufluß im Falle mehrdeutiger Stimulierung stets derselbe bleibt. Leopold & Logothetis (ebd.) diskutieren diesen Wirkmechanismus für eine besondere Spielart mehrdeutiger Wahrnehmungssituationen: der *binokularen Rivalität*[1]. Dabei wäre zu vermuten, dass das Phänomen des Perzeptwechsels mit der Aktivitätsänderung nahezu sämtlicher beteiligter Neurone des visuellen Kortex einhergeht und über den physiologischen Mechanismus einer 'monokulare Blockade' realisiert wird, im Zuge derer die Repräsentation der 'unterdrückten' Wahrnehmungsmöglichkeit bereits auf früher Ebene, d.h. vor oder während der Zusammenführung der Informationen beider Augen im Areal V1 von der dominaten Perzeptalternative 'ausgeschaltet' wird. Demgegenüber steht die Hypothese Leopold's und Logothetis' (ebd.), multistabiles Erleben geschehe in erster Linie durch die Modulation kognitiver Prozesse auf höheren Ebenen und (re)organisiere sich damit unbeeinflusst vom sensorischen Signalzufluß. In einem solchen Fall würden Neurone des (primär) visuellen Kortex unabhängig von den subjektiven wahrgenommenen perzeptuellen Inhalten, kontinuierlich und ausschließlich auf den sensorischen Stimuluseingang reagieren.

In tierexperimentellen Studien konnten Zellen des visuellen Systems identifiziert werden, die mit einer steten Veränderung ihrer Aktivitätscharakteristik auf einen perzeptuellen Wechsel reagieren (Leopold & Logothetis, 1996). Die Autoren finden jedoch eine ungleich höhere Zahl striärer (darunter nahezu sämtliche monokular verarbeitende Zellen) und extrastriärer Neurone, die von bewußten Wahrnehmungswechseln nahezu unbeeinflusst bleiben und ausschließlich auf die einlaufenden retinalen Signalmuster regieren. Die Dynamik zweier rivalisierender Sinneseindrücke gründet demnach nicht auf der Eliminiation monokularer Stimulusrepräsentationen, da eine große Anzahl monokular (und binokular) verarbeitender Neurone auch dann aktiv auf einen Stimulus reagieren, wenn dieser zugleich perzeptuell unterdrückt wird.

1) Binokulare Rivalität bezeichnet Wahrnehmungswechsel, die auftreten wenn jedem Auge simultan ein anderes Bild gezeigt wird (dichoptische Präsentation). Der resultierende Wahrnehmungseindruck lässt sich als ein unregelmäßiger Wechsel zwischen den getrennt dargebotenen Stimuli beschreiben, bei dem es nie zu einer gleichzeitigen Wahrnehmung beider Präsentationen kommt.

Gänzlich unabhängig von der frühen Reizverarbeitung findet ein subjektiver Wahrnehmungsumschlag dennoch nicht statt, da auch Veränderungen der Aktivitätsmuster spezifischer Gruppen primär-visueller Neurone beobachtet werden können, welche hochgradig mit der Verschiebung eines Wahrnehmungseindrucks korrelieren. Die intrazellulären Ableitungen der Feuerraten im Tierexperiment ergab darüber hinaus, dass ein großer Teil der beteiligten Aktivitätsänderungen nicht (wie zunächst angenommen werden könnte) an die gesamte Dauer des korrespondierenden perzeptuellen Eindrucks gekoppelt ist, sondern nur kurzlebig auftritt und daher eher mit dem Wahrnehmungswechsel statt mit der Aufrechterhaltung des wahrgenommenen Inhalts assoziiert ist. Die Autoren weisen an dieser Stelle jedoch daraufhin, dass die Abwesenheit von Änderungen in der Spike-Rate nicht auch gleichbedeutend mit einer ausbleibenden Zustandsänderung der beteilgten neuronalen Schaltkreise sein muß. Vielmehr legen zahlreiche Studien nahe, daß neuronale Populationen auch durch Zu- oder Abnahme der Kohärenz ihrer Aktivität aktiv an Verarbeitungsprozessen beteiligt sein können. DeCharms & Merzenich (1996) zeigen, daß die synchrone Aktivität neuronaler Populationen sehr viel eher als die individuelle Spike-Rate die anhaltende Wahrnehmung eines Stimulus repräsentiert. Lumer (1998) beschreibt die neuronale Synchronisation als den entscheidenden Faktor für die Dominanz eines perzeptuellen Eindrucks im Zuge binolularer Rivalität.

Untersuchungen mithilfe bildgebender Verfahren liefern weitere Belege für die Rolle kortikaler Areale weit außerhalb visuell verarbeitender Kortexregionen bei der Reversion mehrdeutiger Wahrnehmungsinhalte. Lumer et al. (ebd.) untersuchten ereigniskorrelierte hämodynamische Antworten und finden Aktivitätsänderungen innerhalb extrastriärer Areale des Gyrus fusiformis, jedoch keine Aktivität in Bereichen striärer visueller Areale. Darüber hinaus konnten sie erstmals die aktive Beteiligung zahlreicher frontaler und parietaler Regionen innerhalb eines binokular rivalisierenden Wahrnehmungswechsels zeigen. Kleinschmidt et al. (1998) beobachten starke hämodynamische Aktivitätsveränderungen während der Reversion klassischer multistabiler Figuren ebenfalls innerhalb des Gyrus fusiformis, sowie in intraparietalen extrastriären Arealen.

Zusammengenommen zeigen die erwähnten bildgebenden Untersuchungen, dass eine Instabilität des Wahrnehmungseindruckes eine weiträumige Veränderung der neuronalen Aktivität nach sich zieht. Gleichzeitig kann angenommen werden, dass die perzeptuellen Wechsel durch Aktivitätsveränderungen realisiert werden, die auf der Grundlage der sensorischen (hier: visuellen) Areale arbeiten, jedoch durch generellere Mechanismen koordiniert werden, Mechanismen, die auch eine Vielzahl anderer kognitiver Funktionen orchestrieren und die weit außerhalb der visuell verarbeitenden Hirnregionen liegen.

## 2.3 Ambiguitätswahrnehmung und Altersentwicklung

Das Begreifen perzeptueller Multistabilität setzt offenbar nicht zwingend das Wissen um die Interpretationsvielfalt eines multistabilen Musters voraus, jedoch scheint ein abstraktes Verständnis über die Beziehungsstruktur zwischen externem Reiz und subjektiver Bedeutungszuweisung grundlegend für ein mehrdeutiges Wahrnehmungserlebnis (Gopnik, 1994). Die Sättigungstheorie multistabiler Wahrnehmung deutet das spontane Oszillieren zwischen den Wahrnehmungsalternativen einer Figur als analog zu dem Phänomen farbiger Nachbilder (Rock, 1984). Der Blick auf eine grüne und anschließend weiße Fläche, führt zur Wahrnehmung eines roten Nachbildes. Dabei lässt die Darbietung des grünen Reizmusters die entsprechend farbkodierenden Neurone „ermüden“ und führt bei anschliessender Betrachtung der weißen Fläche zu einer dominanten Aktivität rot kodierender Zellen. Die Ausweitung dieser Analogie auf den Bereich mehrdeutiger Wahrnehmungen führte zu Annahmen über selektive Sättigungsverschiebungen bei der neuronalen Kodierung multistabiler Reize wie sie in Abbildung 2.4 demonstriert werden. Im Gegensatz zu diesem physiologisch determinierendem Verarbeitungsansatz vermutet eine kognitivistische Theorie, dass erst ein grundlegendes Verständnis perzeptueller Mehrdeutigkeit, sowie das Wissen um die figuralen Deutungsmöglichkeiten eines aktuellen Musters und die intrinsische Motivation zum Wahrnehmungswechsel in die Lage versetzt, multistabile Bedeutungsverschiebung zu erleben. Der kindliche Verstand müsste demnach zunächst begreifen, dass das Reizmuster selbst keine Veränderung erfährt, wohl aber seine interne Repräsentation einer wechselnden Bedeutungsattribution unterliegt.

Bisherige Untersuchungen legen nahe, dass sich das Wissen um die Möglichkeit multipler Bedeutungsinhalte desselben Objekts im Laufe der frühen Kindheit entwickelt. Gopnik et al. (1994) zeigen, dass dreijährige Kinder in der Lage sind zu begreifen, dass ein Objekt für einen Betrachter sichtbar ist, während es für einen zweiten Beobachter verdeckt sein kann. Zwischen drei und fünf Jahren entwickeln Kinder ein Verständnis darüber, dass verschiedene Menschen unterschiedlicher Überzeugung über einen Sachverhalt, ein Objekt o.ä. sein können und sie erleben ihre eigenen Ansichten als prinzipiell modifizierbar. Experimentelle Belege dafür liefert der sogenannte *false-belief task* (Gopnik & Astington, 1988) in dessen Verlauf Kindern eine Bonbonschachtel gezeigt wird, die, wie sich herausstellt, Bleistifte enthält. Dreijährige Vpn sind dabei noch überwiegend der Ansicht, dass eine dritte Person, die die verschlossene Schachtel im Anschluß daran betrachtet, annehmen wird, diese sei mit Bleistiften gefüllt. Nichtsdestotrotz zeigen auch Kinder die bereits in der Lage sind, den false-belief task erfolgreich zu bearbeiten, Schwierigkeiten bei der perspektivübernehmenden Einschätzung im Zuge der Betrachtung einer mehrdeutigen Reizkonfiguration. Taylor et al. (1999) boten ihren jungen Vpn Bilder semantisch geladener, multistabiler Figuren dar, darunter ein Dreieck, das sowohl

als Hut einer Hexe wie auch als das Segel eines Schiffes interpretiert werden kann. Im Anschluss präsentierten sie denselben Stimulus innerhalb eines disambiguierten Kontextes (die komplette Hexe vs das vollständige Segelschiff). Vierjährige waren daraufhin der Meinung, dass ein Betrachter die mehrdeutige Mustervariante unverzüglich als die ihnen vorgelegte, disambiguierte Alternative identifizieren würde. Sechsjährige Vpn hingegen scheinen bereits ein Verständnis über die zugrundeliegende Dynamik mehrdeutiger Figuren entwickelt zu haben; sie beantworteten die Frage nach dem Wahrnehmungserlebnis Dritter überwiegend richtig. Nach Gopnik et al. (2001) erlebte nur ein sehr geringer Teil der vierjährigen Vpn einen spontanen Bedeutungswechsel innerhalb einer multistabilen Figur, bei den fünfjährigen Probanden waren es dagegen bereits 82 Prozent.

Untersuchungen wie die oben angeführten legen nahe, dass ein konzeptionelles Verständnis perzeptueller Multistabilität eher einem abstrakten Verstehen gegenüber den zugrundeliegenden Wirkmechanismen eines mehrdeutigen Musters entspringt, statt aus der unmittelbaren Erfahrung der Wahrnehmungsalternativen eines multistabilen Reizes zu resultieren. Nach Rock et al. (1994) bedarf der Bedeutungswechsel innerhalb einer spezifischen Figur des Wissens über die verschiedenen musterimmanenten Interpretationsmöglichkeiten. Doherty & Wimmer (2005) finden dagegen keinerlei Hinweise darauf, dass die Fähigkeit zur multistabilen Bedeutungswahrnehmung ein komplexes Verständnis mehrdeutiger Phänomene voraussetzt. Ihren Untersuchungen zufolge, bildet sich eine Wissensgrundlage über multistabile Wahrnehmungsphänomene etwa ein Jahr bevor sich die Fähigkeit zum intentionalen Musterwechsel entwickelt, heraus. Bis zum Alter von etwa vier Jahren waren die untersuchten Probanden den Autoren nach nicht in der Lage, beide Interpretationen einer bistabilen Figur zu benennen. Im Laufe des vierten Lebensjahres schließlich, entwickelten sie diese Fähigkeit.

# 3 Die Stroboskopische Alternativbewegung

Bereits 1857 beobachtete Exner, dass zwei unmittelbar hintereinander erzeugte elektrische Funken beim Betrachter den Eindruck einer räumlichen Bewegung hervorriefen. Und obgleich dasselbe Phänomen bereits in den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts den Siegeszug der filmischen Industrie einläutete, sollten noch Jahre vergehen bis sich die psychologische Wissenschaft der Scheinbewegung annahm. Im Jahr 1912 veröffentlichte Max Wertheimer seinen Aufsatz „Experimentelle Studien über das Sehen von Bewegungen“ und markierte damit die Geburt der Gestaltpsychologie sowie die Abkehr von Vorstellungen der Elementenpsychologie, die Wahrnehmung ausschließlich über die Addition perzeptueller Empfindungen zu definieren versuchte. Wertheimer hatte seinen Versuchspersonen eine Reizanordnung präsentiert wie sie in Abbildung 3.1 dargestellt ist. Und wie Jahre zuvor in den Experimenten Exners, erweckten die in geringer Entfernung zueinander liegenden Punkte bei kurzem, zeitlich versetzten Aufleuchten, den Eindruck eines einzigen Objekts, das sich zwischen den beiden Positionen hin und her bewegte. Eine solche Form der Reizdarbietung wird *stroboskopisch* genannt. Wertheimer untersuchte das Phänomen zunächst mit den Methoden der Psychophysik und stellte fest, daß die Verbindung a – b einen Eindruck erzeugt, der jenseits der Wahrnehmung einer räumlichen Trennung von a und b und des Zeitunterschiedes ihres Erscheinens liegt. Φ (Phi) als die Verbindung von a und b stellte für ihn die phänomenale Erfahrung der Scheinbewegung dar. Er bezeichnete den wahrgenommenen Bewegungseindruck daher als *Phi-Phänomen.*

Erhöht man nun die Anzahl der Einzelreize innerhalb der stroboskopischen Anordnung, ergeben sich für den Betrachter augenblicklich verschiedene Möglichkeiten figuraler Zuordnung. Bei adäquater Wahl der raum-zeitlichen Darbietungsverhältnisse (Wertheimer, 1912; Korte, 1915 und in neuerer Zeit Anstis 1985) erlaubt die rechteckige Anordnung der Musterelemente bei repitiver Präsentation eine horizontale, vertikale oder kreisförmige Scheinbewegung der beiden Einzelreize. Das Ergebnis dieser experimentellen Anordung besitzt damit sämtliche Eigenschaften eines multistabilen Musters und ist nunmehr in der Lage, die dynamischen Qualitäten visueller Wahrnehmung hinreichend abzubilden und sie einem messenden Eingriff zugänglich zu machen.

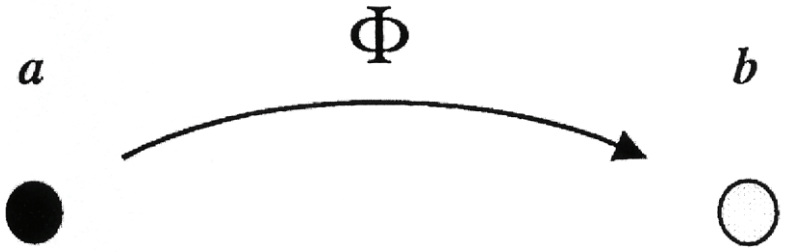



**Abb. 3.1** *Schematische Darstellung des Phi-Phänomens.*

## 3.1 Experimentelle Anordnung

Die Art der Scheinbewegung zweier kurzzeitig dargebotener Leuchtreize hängt insbesondere vom zeitlichen Aufeinanderfolgen der spezifischen Einzelreize ab. Beträgt das Reizzwischenintervall (Graham, 1965) weniger als 30 Millisekunden werden beide Lichtpunkte als gleichzeitig aufleuchtend wahrgenommen. Ein Intervall von mehr als 30 Millisekunden hingegen erzeugt bereits eine Teilbewegung, Intervalle von über 60 Millisekunden einen kontinuierlichen Bewegungseindruck. Bei mehr als 200 Millisekunden verschwindet der Bewegungseindruck wieder, die Lichtpunkte erscheinen dem Beobachter lediglich als nacheinander und versetzt aufleuchtend.

Ebenso wie der zeitliche Parameter, wirkt sich auch die räumliche Distanz zwischen den Einzelreizen modulierend auf das Wahrnehmungserlebnis aus. Dabei gilt: Je größer die Entfernung, desto mehr gilt es das Zeitintervall zu steigern, um die Scheinbewegung aufrechtzuerhalten. Das in der vorliegenden Untersuchung zur Realisierung einer multistabilen stroboskopischen Versuchsanordnung verwendete Reizmuster setzt sich aus einer rechteckigen Konfiguration zweier jeweils gleichzeitig und diagonal gegenüber aufleuchtenden Lichtpunkten zusammen (Abb.3.2). Sie wird im folgenden als *Stroboskopische Alternativbewegung (SAB)* bezeichnet (Details der Musteranordnung werden im Kapitel 6.1.3 beschrieben). Bei einer solchen Musterkonfiguration alterniert eine horizontale Scheinbewegung spontan mit einer vertikalen Bewegungswahrnehmung. Das Distanzverhältnis von 5:8 zwischen horizontalem und vertikalem Punktabstand sorgt dafür, daß keine der beiden alternativen Musterzustände vom Betrachter bevorzugt wahrgenommen werden kann. Eine quadratische Anordnung der Punkte würde zu einer deutlichen Bevorzugung der vertikalen Scheinbewegung führen (Hoeth, 1968). Eine kreisförmige Punktbewegung ist aufgrund der musterimmanenten Eigenschaften prinzipiell ebenfalls möglich, wird jedoch selten und oft nur nach direktem Hinweis wahrgenommen. Sie spielt in dieser

Untersuchung keine Rolle, die Versuchspersonen wurden instruiert sie zu ignorieren.

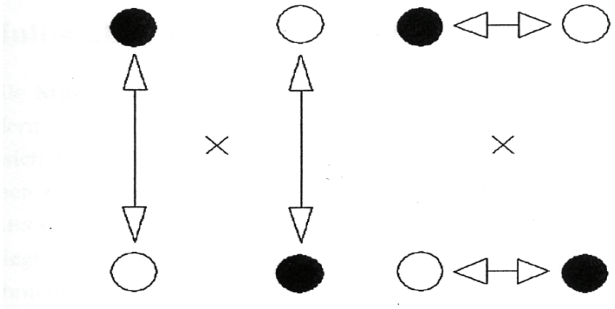


**Abb. 3.2** *Schematische Darstellung der Stroboskopischen Alternativbewegung (SAB).*

Der methodische Vorteil der SAB besteht vor allem in den erheblichen Variationsmöglichkeiten ihres konkreten Erscheinungsbildes. Nach ersten systematischen Untersuchungen zur Positionierung des Fixpunktes bei quadratischer Punkteanordnung (Gengerelli, 1948) und zur Variation des vertikal-horizontalen Distanzverhältnisses (Hoeth, 1968) wuden zahlreiche Experimente zur Beeinflussung der ambiguen Scheinbewegungssituation durchgeführt. Ramachandran & Anstis (1983, 1985, 1986) erhöhten die Zahl der Einzelreize auf vier oder mehr Punkte, während Stadler & Kruse (1990) die Scheinbewegungsrichtungen durch Kombination mit gestaltbildenden Faktoren oder subliminalen verbalen Suggestionen beeinflussten. Aufgrund ihrer dynamischen Eigenschaften stellt die SAB somit nicht nur in sich einen faszinierenden Untersuchungsgegenstand dar, sondern kann als Methode zur Untersuchung vielfältiger experimenteller Fragestellungen herangezogen werden. Sie ist daher sowohl für die Untersuchung des Themas der vorliegenden Arbeit aber auch für die spezifische Altersgruppe der untersuchten Personen besonders geeignet.

# 4 Dynamische Hirnprozesse

Wolfgang Köhlers experimentelle Anstrengungen, mithilfe ereigniskorrelierter Potentiale den direkten Nachweis kortikaler Korrelate der Musterwahrnehmung zu erbringen (Köhler et al., 1952), können heute als Pionierarbeit der erlektrophysiologischen Erforschung visueller Wahnrnehmungsorganisation bezeichnet werden. Inzwischen ist die Messung der Rhythmik des EEG's, die Analyse ereigniskorrelierter Potentiale und Oszillationen, sowie neuere Techniken zur Gewinnung von Phaseninformationen als valide Methodik zur Abbildung und Interpretation kognitiver Prozesse weitgehend akzeptiert und stellt einen vielversprechenden Ansatz zur Untersuchung neuronaler Korrelate visueller Multistabilität dar. Es ist dennoch notwendig an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass insbesondere das Studium höherer kognitiver Leistungen mithilfe des EEGs bislang rein empirisch-pragmatischer Natur geblieben ist. Eine umfassende Darstellung der korrespondierenden neurophysiologischen Bezugsgrößen konnte aus den Befunden lange Zeit nicht abgeleitet werden. Dieser Umstand schlägt sich bis heute auch in den entsprechenden Lehrbuchkapiteln zu den Entstehungsmechanismen des EEG's nieder.

## 4.1 Psychophysiologische Messungen

Ein großer Teil der Prozesse, die im menschlichen Körper ablaufen, beschreiben meßbare Größen. Diese sogenannten *Biosignale* sind unterschiedlicher physikalischer Natur (Temperaturveränderungen, Spannungsschwankungen, Volumenänderungen etc.) und die Erfassung ihrer Parameter erfordert spezifische Ableittechniken. Unter Ableitung wird in den meisten Fällen eine direkte Messung am menschlichen Körper vertstanden. Liegt das Biosignal in Form von Spannungsschwankungen vor (hirnelektrische Aktivität, elektrische Herzaktivität), spricht man von Biopotentialen. Biopotentiale werden mithilfe von Signalaufnehmern (hier: Oberflächenelektroden) aufgezeichnet, über Kabelzüge weitergeleitet, verstärkt und einer Registriereinheit zur Aufzeichnung zugeführt (psychophysiologische Meßkette)[1].

## 4.2 Spontane hirnelektrische Aktivität

Als Berger (1929) erstmalig beschrieb, dass man mithilfe einer geeigneten Meßanordnung von der Schädeloberfläche des lebenden Organismus schwache, im Mikrovoltbe-

1 ) Neuere Techniken der Signalerfassung erlauben es, Potentiale bereits auf Ebene der Elektroden zu verstärken, um ein stabileres Signal und damit ein besseres Signal-Rausch Verhältnis zu erhalten.

reich liegende, elektrische Spannungsschwankungen abgreifen konnte, beobachtete er auch verschiedene rhythmische Phänomene. Diese Potentialänderungen traten spontan, d.h. ohne zeitliche Bindung an eine sensorische Reizung oder eine motorische Reaktion auf und erreichten Amplituden von 1 bis maximal 200 µV, wobei die Ausprägung der einzelnen Frequenzen vom Zustand des Organismus, d.h. seinem Aktivierungsgrad abhing. So zeigten sich im Wachzustand, bei bestmöglicher Reduzierung sensorischer Einflüsse sowie optimaler Entspannung und gleichzeitiger Aufrechterhaltung des Wachbewußtseins, insbesondere über den posterioren Ableitorten deutlich sichtbare Alpha-Wellen im Frequenzbereich zwischen 8-12 Hertz (Hz). Das physiologische Substrat dieses Potentialverlaufes kann relativ gesichert mit rhythmitisierten Entladungen spezifischer und unspezifischer thalamischer (Relais-)Zellen über thalamo-kortikale Aktivierungsschleifen und unter modulierenden Signalzuflüssen der Formatio reticularis des Hirnstamms, sowie inhibitorischer Rückkopplungen vorwiegend aus dem Nucleus reticularis thalami in Verbindung gebracht werden.

## 4.3 Ereigniskorrelierte Potentiale

Das Gehirn wirkt nicht nur als Generator zeitlich ungebundener Spontanaktivität, sondern reagiert ebenso mit typischen Potentialverläufen auf bestimmte interne und externe Ereignisse. Birbaumer & Schmidt (1996) definieren solche e*reigniskorrelierten Potentiale* (EKP) als spezifische Veränderungen der hirnelektrischen Potentialschwankungen, die vor, während und nach einem sensorischen, motorischen oder psychischem Ereignis zeitsynchron und phasenstarr auftreten. EKPs sind in ihrer Amplitude sehr viel kleiner (selten größer als 20 Mikrovolt) als das Spontan-EEG, das diese Potentiale als Rauschen so stark überlagert, daß sie mit bloßem Auge nicht zu erkennen sind. Zur Extraktion der EKPs aus der Spontanaktivität bedient man sich einer speziellen Mittelungstechnik, die in der Lage ist, Signale in einem „verrauschten“ Prozeß zu entdecken. Durch die Mittelung ('averaging') vieler einzelner erregungsauslösender EEG-Epochen (sogenannte 'sweeps') ist es möglich, Hirnaktivität, die nicht mit dem experimentellen Ereignis korreliert, zu Null herauszumitteln. Damit werden elektrokortikale Antworten sichtbar gemacht, die wiederholt und in gleicher Polarität und Phase auftreten. Mit zunehmender Anzahl der gemittelten Epochen werden dabei spezifische Komponenten, die in identischer Weise auf das Ereignis folgen verstärkt, während variierende Potentiale eliminiert werden (Abb. 4.5). Diese Technik kann entweder zeitgebunden zur Reizdarbietung oder aber synchron zu einer definierten Reaktion auf das experimentelle Ereignis angewendet werden. Im ersten Fall erhält man ein *reizgebundenes* (stimulus-locked), im zweiten Fall ein *antwortgebundenes* (response-locked) EKP. Handelt es sich bei dem auslösenden Ereignis um einen einfachen physika-

lischen Reiz, der mit keinerlei untersuchungsrelevanter Bedeutung besetzt ist, bezeichnet man das resultierende EKP auch als *evoziertes Potential (*EP). Je nach gereizter Modalität werden dabei akustisch evozierte Potentiale (AEP), visuell evozierte Potentiale (VEP) und somatosensorisch evozierte Potentiale (SEP) unterschieden.

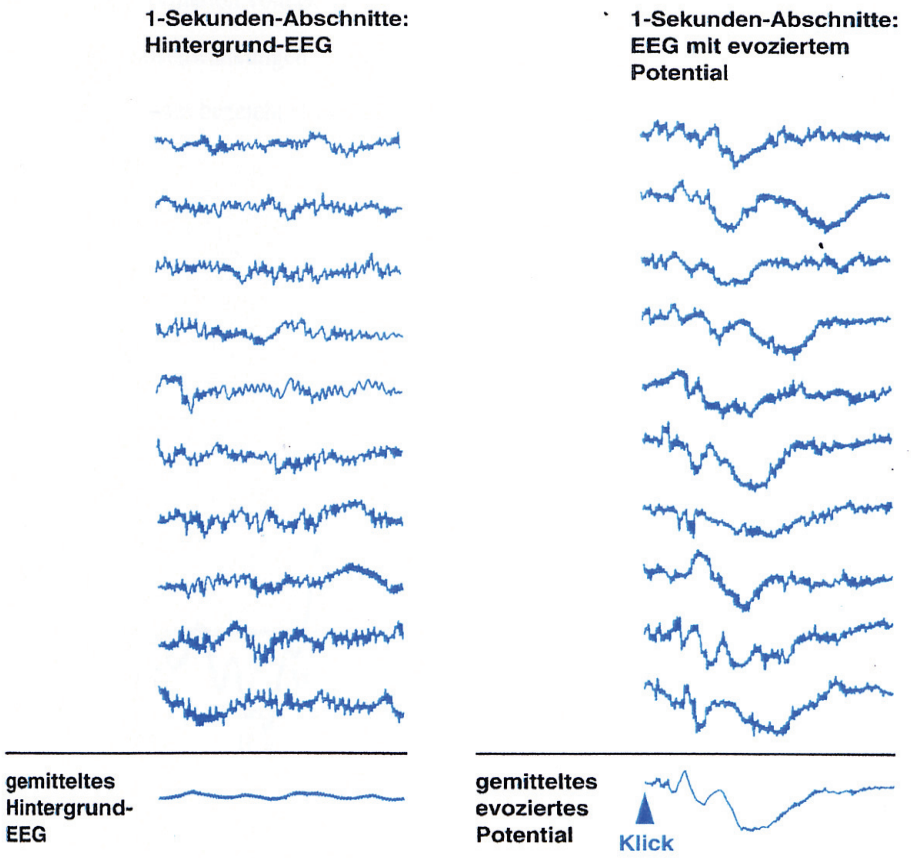



**Abb. 4.5** *Links: Gemitteltes EEG ohne Bezug zu einem experimentellen Reiz. Rechts: Gemitteltes akustisch evoziertes Potential im Zeitverlauf. Die Mittelung verbessert das Signal-Rausch Verhältnis (Pinel, 2001).*

### 4.3.1 **Komponentenstruktur**

Aus der Mittelung einzelner EEG-Epochen auf einen Reiz oder eine motorische Antwortreaktion resultiert in der Regel eine komplexe Abfolge positiver und negativer Auslenkungen. Die aufeinanderfolgenden Gipfel werden als (Potential-)*Komponenten* bezeichnet. Zur eindeutigen Kennzeichnung der einzelnen Anteile werden die Buchstaben „N“ für negative und „P“ für positive Auslenkungen verwendet. Unter Hinzufügung des Signalbeginns in Millisekunden ergibt sich daher für eine negative Potentialschwankung, die einem Reiz mit einer Latenz von 100 ms folgt, die Bezeichnung „N100“. Im Zuge einer funktionellen Analyse der EKP-Komponenten wird unterschieden zwischen Potentialanteilen, die

in erster Linie von der physikalischen Reizcharakteristik (v.a. Qualität, Modalität und Intensität) abhängen (*exogene* Potentialkomponenten) und solchen, deren Varianz mit psychologischen Parametern (Entscheidungen, Erwartungen, Aufgabenschwierigkeit, Aufmerksamkeit, Motivation, Stimuluskontext etc.) in Verbindung gebracht wird (*endogene* Potentialkomponenten). Eine eindeutige Trennung ist nicht exakt zu vollziehen, offenbar aber treten endogene Potentialverschiebungen nicht innerhalb der ersten 100 ms nach Reizbeginn auf. Die Potentialschwankungen innerhalb der ersten zehn Millisekunden werden als Hirnstammpotentiale bezeichnet und in zeitlicher Reihenfolge mit römischen Ziffern (I – VI) gekennzeichnet. Während sich die frühen (exogenen) Komponenten unabhängig vom Zustand des Organismus, also z. B. auch im Schlaf, evozieren lassen, sind für die Untersuchung kognitver Prozesse die späteren (endogenen) Potentialanteile besonders interessant. Sie werden durch Instruktionen bestimmt, die an ein auslösendes Ereignis gekoppelt sind. Somit kann derselbe Reiz unter einer bestimmten experimentellen Bedingung einen endogenen Potentialgipfel hervorrufen, unter einer anderen Bedingung dagegen nicht.

Die einzelnen EKP-Komponenten werden als extern zugängliche Marker interpretiert, die spezifische Aspekte oder Stufen eines kognitiven Informationsverarbeitungsprozesses widerspiegeln. Dabei wird das kognitive System als Netzwerk parallel und seriell verschalteter Teilprozesse aufgefasst, wobei die Parameter Latenz und Amplitude Aussagen über die zeitliche Dynamik, Intensität und relative Position der Unterprozesse in einer kaskadenförmig angeordneten Informationsverarbeitung gestatten (Heinze & Münte, 1992). Der parallelen Verarbeitung von Informationen, d.h. der zeitlichen Überlagerung neuronaler Generatoren, wird dabei nur wenig Rechnung getragen. Trotzdem hat sich die (vereinfachende) Ansicht, Potentialgipfel mit aufeinanderfolgenden Schritten im Ablauf des Informationsveratrbeitungsprozesses gleichzusetzen, in der Praxis als sinnvoll erwiesen.

## 4.4 Die P300

Aufgrund der Ähnlichkeit der stimulusgebundenen P300 mit einer wichtigen Komponente im Delta-Band während der Wahrnehmung eines multistabilen Musterwechsels (vergl. Kapitel 6.2 und 9.1), wird die P300 im folgenden ausführlich dargestellt.

Die P300 stellt die wohl bekannteste und bestuntersuchteste endogene Komponente des EKP dar, mit einer Latenz von ca. 300-900 ms, einer Amplitude zwischen 5-30 µV sowie einem zentro-parietalen Maximum. Sie ist im EEG-Experiment durch ein klassi-

sches *oddball*-Paradigma überaus einfach zu evozieren. Dazu wird der Vpn z.B. eine Folge von Tönen gleicher Tonhöhe und Lautstärke dargeboten. In diese regelmäßige Abfolge (*standard*-Reize) werden randomisiert, d.h. für die Vpn unvorhersehbar, einzelne deviante (abweichende) Töne anderer Tonhöhe mit einer Auftretenswahrscheinlichkeit von ca. 15-20 Prozent eingestreut (*target* – Reize). Die Vpn wird dabei instruiert, ihre Aufmerksamkeit auf diese Zielreize zu richten, indem sie sie leise zählt oder ihr Auftreten mithilfe eines Knopfdrucks signalisiert. Werden in der anschließenden Analyse die EEG-Verläufe der Sekunde *nach* den Zielreizen gemittelt, läßt sich in der graphischen Darstellung des EKP eine positve Welle etwa 300 ms nach Einsetzen des seltenen Zielreizes feststellen (Abb. 4.6). Diese Komponente ist Teil einer Gruppe später Positivierungen (u.a. P3a, P3b), wobei die P3b der P300 im engeren Sinne entspricht. Werden in einer Stimulusreihe einzelne Stimuli ausgelassen, so wird das Fehlen des Reizes ebenfalls mit einer P300-Komponente beantwortet.

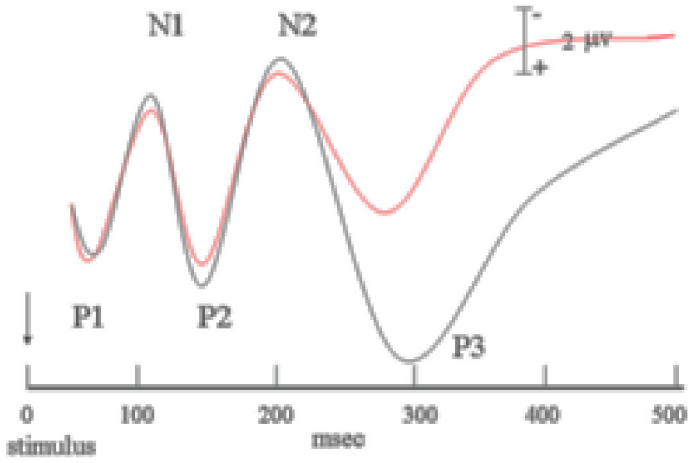



**Abb. 4.6** *Endogene Komponenten des ereigniskorrelierten Potentials. Zur Kennzeichnung der einzelnen Anteile werden die Buchstaben „N“ für negative und „P“ für positive Auslenkungen verwendet. Unter Hinzufügung des Signalbeginns in Millisekunden (z.B. 100 bzw. 1) ergibt sich die genaue Nomenklatur.*

Im Gegensatz zur P3b, tritt die P3a nach neuen, unerwarteten Ereignissen auf, auch wenn diese nicht in einem aufgabenrelevanten Kontext stehen. Ihre topographische Verteilung weist eine stärkere frontale Gewichtung auf, die Latenz ist kürzer als die der klassischen P300. Zur Erforschung der psychologischen Korrelate der P300 liegen grundlegende Arbeiten zahlreicher Forschergruppen vor (u.a. Hillyard et al., 1983; Donchin (1979)). Die Amplitude der P300 wurde mit der Auftretenswahrscheinlichkeit des Zielstimulus, den spezifischen Verarbeitungsanforderungen, der Relevanz des Stimulus im Untersuchungskontext und dem Maß an Aufmerksamkeitsleistung des Probanden in Beziehung gesetzt (Picton, 1992). Mit zunehmender Schwierigkeit der Reizdiskrimination ver-

ringert sich die P300-Amplitude bei gleichzeitiger Verlängerung der Latenz. Die Amplitude erweist sich gleichzeitig als umgekehrt proportional zur Auftrittswahrscheinlichkeit des Reizes (Donchin, 1979). Donchin (1981) brachte die Amplitude der P300 mit Gedächtnisaspekten der Informationsverarbeitung in Verbindung. Sein „context-updating" Modell postuliert, dass Stimuli in Bezug auf ihren Informationsgehalt für im Gedächtnis gespeicherte Modelle der situativen Umgebung bewertet werden, um ggf eine Modifikation der gespeicherten Modelle vorzunehmen. Die P300 wird demnach als elektrophysiologisches Substrat einer ständigen Überprüfung der Repräsentation der Umwelt im Arbeitsgedächtnis betrachtet. Stimmen aktueller Reiz und internalisiertes Modell überein, wird das Modell stabilisiert; kommt es dagegen zum Widerspruch zwischen Reiz und Modell, wird das Modell angepasst („restructuring of mental models", „updating of environmental schemata"). Je umfassender dabei die interne „Modellverletzung" durch das eintreffende Ereignis, desto größer fällt die ausgelöste P300-Komponente aus.

Die Latenz der P300 wird als Indikator für die Verarbeitungsanforderungen, die nötig sind einen Reiz zu analysieren und zu bewerten, angesehen. Von der Reaktionszeit auf einen experimentellen Reiz wird dagegen angenommen, dass sie sich aus der Summe der Zeit für die Stimulusevaluation sowie der Dauer der einzuleitenden motorischen Antwortreaktion ergibt. Dafür spricht, dass eine Erschwerung der Stimulusevaluation, z.B. durch Erhöhung der Reizkomplexität, sowohl P300-Latenz als auch die Reaktionszeit verlängert, wohingegen die einfache Erschwerung der Antwortauswahl zwar die motorische Antwortreaktion verzögert, nicht aber die P300 Latenz verlängert (Kugler et al., 1993). Picton (1992) konnte darüber hinaus feststellen, dass bei besonders einfachen Aufgaben eine Knopfdruckreaktion bereits *vor* dem Auftreten einer P300 erfolgen kann. Dadurch ist nahegelegt, daß von einem *parallelen* und nicht rein seriellen Ablaufen von Stimulusevaluations- und reaktionsbezogenen Prozessen ausgegangen werden muß.

Obgleich die P300 Gegenstand umfassender Forschungsbemühungen ist, konnten ihre exakten neuronalen Generatoren noch nicht erfasst werden. Intrakranielle Aufzeichnungen bei Menschen mit kortikalen Läsionen offenbarten multiple Entstehungsorte, inklusive Bereiche des inferior temporalen Kortex (ITC), sowie des frontalen und medialen temporalen Lobus (Smith et al., 1990). Bei akustischer Stimulation konnte darüber hinaus eine Beteiligung der Kortexareale im oberen Temporalbereich festgestellt werden (Hergerl & Frodl-Bauch, 1997). Der Hippokampus erzeugt bei lokaler, intrazellulärer Ableitung die größte P300 Potentialschwankung. Aufgrund seiner feinanatomischen Struktur kann das von ihm generierte elektrische Feld jedoch keine Fernwirkung bis in die isokortikalen Schichten entfalten (Hegerl, 1998).

### 4.4.1 **Altersspezifität**

Bereits ab einem Alter von fünf Jahren lässt sich verlässlich eine P300 evozieren (Courchesne, 1983). Untersuchungen zur Amplituden- und Latenzentwicklung der P300-Komponente in Kindheit und Jugendalter lieferten jedoch mitunter gegenläufige Ergebnisse. Sämtliche herangezogenen Studien berichten über eine kontinuierliche Abnahme der Latenzwerte der P300 von der Kindheit bis hin zum jungen Erwachsenenalter. Ladish & Polich (1989) stellen eine Latenzabnahme der akustisch evozierten P300 bei Kindern im Alter zwischen fünf und neun Jahren und jungen Erwachsenen zwischen 15 und 19 Jahren fest. Courchesne (1983) berichtet von einer stetigen Reduzierung der Latenz einer visuell hervorgerufenen P300 bis in die Altersgruppe der 24-36 jährigen an sämtlichen Ableitorten. Mullis et al. (1985) finden eine Abnahme der Latenzwerte bei einem visuellen Zielreizparadigma im Altersbereich von acht bis 28 Jahren, gefolgt von einem Anstieg der Latenz in den Gruppen der älteren Vpn (Abbildung 4.7). Ford et al. (1979) berichten von einem ähnlichen Effekt. Sie finden höhere Latenzwerte der P300 in der Gruppe der Studienteilnehmern über 60 Jahren im Vergleich zu jüngeren Vpn (<30 Jahre). Mullis et. al. (1985) untersuchten darüber hinaus geschlechtsspezifische Ausprägungen der P300 Latenz, wobei sie für die Gruppe der weiblichen Vpn eine signifikant kürzere (17 ms) Latenz im Vergleich zu den männlichen Untersuchungsteilnehmern beschreiben.

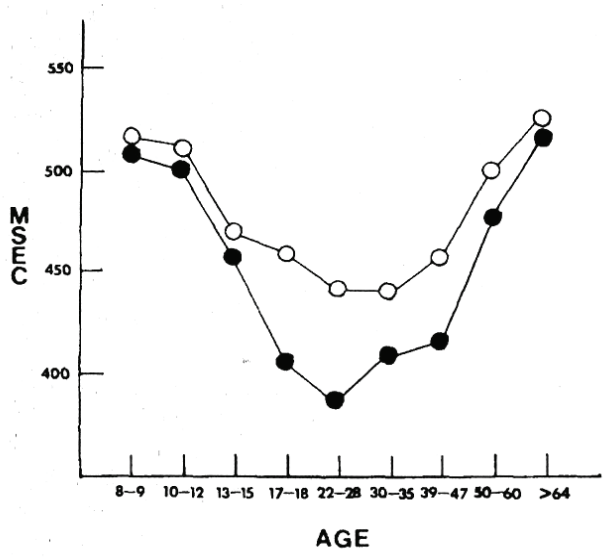



**Abb. 4.7** *Interaktion der P300-Latenz mit dem Alter der Vpn sowie der Art des Reizes. Ausgefüllte Kreise beschreiben deviante Stimuli (targets), unausgefüllte Kreise repräsentieren Standardreize (non-targets). Abszisse: Latenz in Millisekunden. Ordinate: Altersgruppe (Mullis et al., 1985).*

Die Ergebnisse zur altersspezifischen Amplitudenmodulation der P300 zeigen sich weniger eindeutig. Ladish (1990) fand einen linearen Zusammenhang zwischen Alter und Amplitudenzunahme während eines akustischen oddball Designs an den Elektroden Fz,

Cz und Pz. Courchesne (1978) dagegen berichtet von einer Abnahme der maximalen Amplitudenpower einer visuell evozierten P300 an der P3 Elektrode mit zunehmendem Alter, fand darüber hinaus jedoch keine weiteren altersbedingten Unterschiede in der Amplitude oder der topographischen Verteilung dieser Komponente. Mullis et al. (1985) konnten eine Zunahme der Amplitude während der Bearbeitung eines visuellen Paradigmas bis ins Alter von 30-35 Jahren zeigen. Taylor (1990) verwendete ebenfalls ein visuelles Zielreizparadigma und berichtet von einer Amplitudenzunahme bis ins Alter von ca. 12 Jahren am Ableitort Pz, gefolgt von einer Reduzierung der P300 Amplitude in den höheren Altersstufen.

Daneben stellen sämtliche herangezogenen Untersuchungen eine Abnahme der motorischen Reaktionszeit bei der Bearbeitung visueller und akustischer Reizparadigmen von der Kindheit bis ins Erwachsenenalter fest.

## 4.5 Ereigniskorrelierte Oszillationen

Physiologische Studien konnten zeigen, dass bereits einzelne Neurone in der Lage sind, komplexe dynamische Eigenschaften zu entwickeln. Dazu gehört die Fähigkeit, innerhalb multipler Frequenzbereiche zu oszillieren, wobei oszillatorische Aktivität aus dem Zusammenspiel dieser innerzellulären Dynamik und den Eigenschaften großer neuronaler Schaltkreise entsteht (Hutcheon, 2000). Die Frage, ob neuronale Oszillationen lediglich ein unvermeidliches Nebenprodukt (sub-)kortikaler Aktivierungen oder aber den wesentlichen Bestandteil eines hirninternen Wirk- und Verarbeitungsmechanismusses ausmachen, beschäftigte in den letzten Jahren zahlreiche Forschungsgruppen unterschiedlichster Disziplinen. Ein großer Teil der Ergebnisse legt nahe, daß Information im kognitiven System tatsächlich über die präzise zeitliche Regulierung oszillatorischer Aktivität kodiert werden kann (u.a. Gray et al., 1989; Engel et al., 2001; Varela et al., 2001).

Die Stärke eines kortikalen Feldpotentials stellt sich als umgekehrt proportional zu der zugrundeliegenden Frequenzaktivität dar. Dabei existiert eine beinahe lineare Abnahme der Amplitude bei gleichzeitiger Zunahme der Frequenz auf logarithmischen Skalen zwischen 0.5 und 100 Hz. Eine derartige Beziehungsstruktur impliziert, dass Pertubationen durch langsame Frequenzen in der Lage sind, hochfrequente Signalereignisse zu modulieren (vergl. Freeman et al., 2000 sowie Penttonen & Buzsaki, 2006). Diese oszillatorischen Eigenschaften sind das Resultat der physikalischen Struktur neuronaler Netzwerke, sowie der durch die axonale Fortleitungsgeschwindigkeit und der synaptischen Verzögerung begrenzten physiologischen Kommunikationsgeschwindigkeit (Nunez, 1995). Langsame Rhythmen synchronisieren dabei weiträumige Bereiche und sind in der

Lage, enger umgrenzte neuronale Verbände, die durch hochfrequente Oszillationen zeitlich definiert werden, zusammenzubinden (Engel et al., 2001; Varela et al., 2001).
Basar (1980), Kolev et al. (1997) und Basar et al. (2001) vermuten, dass auch ein evoziertes Potential aus der Überlagerung verschiedener oszillatorischer Komponenten besteht. Basar (1980) deutet diese Komponenten als Antworten verschiedener Teilsysteme des Gehirns und vermutet, dass erst das Zusammenspiel all dieser Teilsysteme dynamische Prozesse im Gehirn erklären kann. Kognitive Funktionen werden demnach auf der Basis funktional interagierender Oszillationen realisiert, deren Signale spezifische Teilbereiche des Gehirns in Zusammenarbeit verbinden oder voneinander abgrenzen können. Auf Basis dieser Überlegungen kann eine geschickt gewählte, experimentelle Reizkonfiguration dazu genutzt werden, spezifische psychische Systeme anzusprechen. Nach der Zerlegung des Antwortsignals in die Reaktionen verschiedener Subsyteme, kann versucht werden, die resultierenden oszillatorischen Komponeten mit psychischen Systemen in Beziehung zu setzen.

Die empirischen Belege für Oszillationen als Codeschlüssel der Integration von Informationen innerhalb des Gehirns sind für Alpha-Oszillationen besonders zahlreich; sie treten unter verschiedenen Bedingungen auf, können erhöht, vermindert, verlängert oder blockiert werden. Hinsichtlich ihrer funktionalen Bedeutung gibt es Hinweise, dass Alpha-Oszillationen nicht nur in Form eines spontanen Rhythmusses auftreten, sondern mit frühen sensorischen Verarbeitungsabläufen (Basar, 2000), motorischer Aktivität (Pfurtscheller, 1992) und Gedächtnisprozessen (Klimesch et al., 1993) assoziiert sind. Makeig et al. (2004) betonen ebenfalls die wichtige Rolle veränderter Alpha-Amplituden bei der Stimulusverarbeitung. Den funktional-integrativen Aspekt des Alpha-Rhythmusses betont das Konzept diffuser und verteilter Alpha-Systeme im Gehirn (Basar et al., 1992). Ray und Cole (1985) zeigen, dass Alpha-Oszillationen durch Aufgaben zur mentalen Arithmetik oder visuellen Imagination verstärkt werden und interpretieren dies als die dabei notwendige Unterdrückung der Signalzuflüsse aus den sensorischen Kanälen. Klimesch (1996) und Pfurtscheller (2001, 2003) erweitern diesen Ansatz zur sogenannten Alpha-Inhibitionshypothese. Darin schlagen sie vor, dass geringe Alpha-Antworten als Indikator einer hohen neuronalen Verarbeitungsaktivität einer Region herangezogen werden können, während großamplitudige Oszillationen die Inhibition und das Losgelöstsein aufgabenirrelevanter Strukturen reflektieren. Zentraler Bestandteil dieser Hypothese ist die sogenannte ereigniskorrelierte Desynchronisation (EKD), die einer sensorischen Stimulation in den korrespondierenden Arealen folgt. Nach Pfurtscheller (1992) können ereigniskorrelierte Desynchronisationen und ereigniskorrelierte Synchronisationen (ERS) des Alpha-Bandes zur selben Zeit an verschiedenen Orten auftreten und somit ein räumlich-zeitliches Muster bilden. ERD charakterisiert dabei aktivierte kortikale Gebiete oder exzitatorisch arbeiten-

de Neurone, wohingegen ERS als neurophysiologisches Korrelat kortikaler Inhibition, bzw. einer Ruhe-Phase oder eines 'idling state' der beteiligten Neurone interpretiert wird. Kortikale Module, die synchronisierte Alpha-Oszillationen hervorbringen arbeiten demnach zu diesem Zeitpunkt nicht unabhängig. Dabei konnte auch gezeigt werden, dass die Alpha-Amplituden an solchen Ableitorten erhöht waren, welche eine Region umgaben, über der zur selben Zeit eine EKD beobachtet wurde (Pfurtscheller, 2001, 2003; Klimesch, 2006). Palva und Palva (2007) vertreten dagegen die Ansicht, dass eine Verbindung großer Alpha-Amplituden mit ausschließlich inhibitorischen Zuständen oder abgekoppelten kortikalen Arealen zu einseitig ist. Sie betonen, dass diese Oszillationen nicht nur durch die Bearbeitung von Aufgaben zur mentalen Arithmetik (Palva et al., 2005) oder Imaginationsfähigkeit (Cooper et al., 2006) erhöht werden, sondern darüber hinaus auch während der Aufrechterhaltung von Informationen aus dem Arbeitsgedächtnis. Im Anschluß daran findet sich wiederum eine Unterdrückung der Amplituden (Jensen et al., 2002; Busch & Herrmann, 2003; Sauseng et al., 2005). Klimesch et al. (2006) schlagen vor, dass hochamplitudige Oszillationen während der vorübergehenden Beibehaltung mnemonischer Inhalte das Abrufen gespeicherter Information verhindern und sich dies dann in der nachfolgenden Amplitudenunterdrückung niederschlägt. Palva und Palva (2007) halten dagegen, dass Alpha-Oszillationen, die die Aufrechterhaltung von Informationen des Arbeitsgedächtnisses begleiten, einen wesentlichen Bestandteil jener Netzwerkaktivität darstellen, welche die neuronale Repräsentation erinnerter items bildet. Die anschließende Verminderung spiegelt demzufolge die Löschung des Gedächtnisprozesses an sich wider. Strüber und Herrmann (2002) beobachten in ihrer MEG-Studie eine Desynchronisation im Alpha-Band über posterioren Ableitorten und sehen darin den neurophysiologischen Mechanismus, der einen endogen generierten Musterwechsel initiiert. Der Zeitverlauf der totalen Alpha-Aktivität (d.h. der Summe aus evozierter und induzierter Aktivität) spielt auch dabei eine entscheidende Rolle. Die Desynchronisation bildet den Autoren zufolge die Destabilisierung des aktuellen Wahrnehmungseindrucks ab, wobei die Aktivitätsstärke erst unter eine bestimmte Schwelle fallen muß, um ein konkurierendes Perzept visuell bewußt werden zu lassen. Isoglu-Alkac et al. (2004) berichten ebenfalls von einer Desynchronisation des Alpha-Bandes vor der motorischen Rückmeldung einer mehrdeutigen Wahrnehmungsverschiebung. Dabei fällt die Aktivitätsänderung über fronto-zentralen Arealen am deutlichsten aus und scheint zeitlich eng an das Auftreten der reversionsgebundenen Komponente im Delta-Band gekoppelt zu sein (Isoglu-Alkac et al., 2000). Die Autoren vermuten in der induzierten Desynchronisation das Substrat eines, an das Erkennen der Reversion gebundenen, kognitven Prozesses sowie die Vorbereitung der motorischen Antwortreaktion. Wie bereits zuvor angedeutet, werden Desynchronisationen im Alpha-Band darüber hinaus ebenfalls mit der Vorbereitung willkürlicher motorischer Reaktionen in Verbindung gebracht (Babiloni et al., 1999; Pfurtscheller et al.,

2000).

Aktivität im Theta-Band des EEG's von Erwachsenen wird in der Literatur übereinstimmend mit höheren kognitiven Arbeitsabläufen sowie assoziativen Prozessen bei mentalen Rotationsaufgaben, konzeptuellem Lernen und arithmetischen Operationen in Verbindung gebracht (u.a. Mizuki et al., 1980; Lang et al., 1989; Inouye et al., 1994). Die Stimulusgebundene Theta-Antwort des ereigniskorrelierten Potentials kann dabei ebenfalls mit kognitiven Verarbeitungsanforderungen korreliert werden. Demiralp und Basar (1992) sowie Basar-Eroglu et al. (1992) bringen phasengebundene Theta-Komponenten im EKP mit Zuständen fokussierter Aufmerksamkeit in Verbindung. Klimesch et al. (1994, 1996) quantifizieren sowohl die phasengebundene als auch die nicht-phasengebundene Theta-Aktivität und finden eine Zunahme der Antwortstärke in den Frequenzen zwischen vier und sieben Hertz für Stimuli, die episodische Gedächtnisleistungen anstoßen.

### 4.5.1 Oszillatorische Aktivität und Altersentwicklung

Entwicklungsphysiologische Untersuchungen zeigen, dass die Frequenzzusammensetzung des Spontan-EEG's mit zunehmendem Alter bedeutsame Veränderungen erfährt (Petersen & Eeg-Olofsson, 1971). Während sich die spektralen Komponenten generell offenbar auszudehnen scheinen (Katada et al., 1981), fällt, insbesondere in den langsamen Frequenzbändern Delta und Theta, sowohl die relative als auch die absolute Amplitudenstärke über die Dauer der kindlichen Entwicklung hinweg kontinuierlich ab (Matthis et al., 1980; Gasser et al. 1988, Yordanova & Kolev, 1997). John (1980) berichtet übereinstimmend, dass die gewöhnliche altersbedingte Frequenzentwicklung im EEG in einer Abnahme (langsame Bänder) sowie einer Zunahme (schnelle Bänder) der linearen Funktionen innerhalb dieser Komponenten besteht und konnte zeigen, dass abweichende Indices im EEG von Kindern Verzögerungen oder Störungen der Hirnentwicklung widerspiegeln.

Auch den Komponenten im Zeitbereich gemittelter evozierter (EP) und ereigniskorrelierter Potentiale (EKP) können bemerkenswerte Veränderungen im Laufe der Hirnentwicklung nachgewiesen werden (Kurtzberg et al., 1984; Courchesne, 1990; Polich et al., 1991; Taylor, 1991). Ereigniskorrelierte Potentiale werden als Abfolge von Komponenten betrachtet, die aus einer Neuorganisation des Spontan-EEG's resultieren (Davis, 1973, 1976; Basar, 1980, 1992; Bullock, 1992; Galambos, 1992). EP's und EKP's bilden somit eine übergeordnete Form evozierter Hirnrhythmik, die verschiedene Frequenzen enthält und deren externale und internale Komponenten Synchronizität, Frequenzstabilität, selektive Frequenzerhöhung sowie Phasenorganisation des laufenden EEG's reflektieren. Untersuchungen von Basar-Eroglu et al. (1994) und Kolev et al. (1994) konnten zeigen, dass

sich in den ereigniskorrelierten Potentialen auf auditorische oder visuelle Stimuli nur solche Frequenzen manifestieren, die sich bereits im Spontan-EEG entwickelt hatten. Enthielt das Spontan-EEG keine Alpha-Anteile, so fehlte die entsprechende Resonanz auch im EKP. Dies war der Fall bei dreijährigen Kindern, die noch keine konsistenten Alpha-Frequenzkomponenten in ihren evozierten Potentialen aufwiesen und damit einen Hinweis lieferten, dass die oszillatorische Alpha-Antwort altersbedingten Veränderungen unterliegt. Katada et al. (1981) beobachten ein entwicklungsspezifisches Muster in der dominanten Alpha-Komponente, wobei diese zunächst nur in der okzipitalen Region hervortritt, später in zentralen Regionen registriert und schließlich (mit etwa zehn Jahren) auch an frontalen Arealen beobachtet werden kann. Dabei scheint das langsame Alphaband in der Altersentwicklung von sechs bis 17 Jahren hinsichtlich der absoluten Bandstärke abzunehmen, während der schnellere Anteil zunimmt (Gasser et al., 1988). Der altersbedingte Anstieg des Alpha-Anteils im Spontan-EEG konnte durch Veränderungen der relativen Bandstärke ebenfalls bestätigt werden (Matthis et al., 1980; Gasser et al., 1988).

Yordanova und Kolev (1997) beobachten auditorisch evozierte Alpha-Aktivität bei Kindern zwischen sechs und elf Jahren und fanden geringere Amplituden im Mittel sowie auf Basis einzelner Signalepochen bei einer erwachsenen Referenzpopulation. Darüber hinaus konnten sie bei den erwachsenen Vpn eine stärkere Phasenbindung an den experimentellen Stimulus, sowie einen Verteilungsschwerpunkt der ereigniskorrelierten oszillatorischen Aktivität über zentralen Ableitorten feststellen, wohingegen die stärksten Amplituden der Kinder über parietalen Lokationen registriert wurden. Die dominierende prä-Stimulus Aktivität kann dabei für die Erwachsenen über zentro-parietalen Registrierpunkten abgegriffen werden, wobei eine auditorische Stimulation offenbar zu einer Verlagerung der maximalen (ereigniskorrelierten) Aktivität ins bereits angedeutete zentrale Gebiete führt. Die Fähigkeit zur topographischen Verschiebung und Neuorganisation der oszillatorischen Aktivität scheint bei Kindern im Alter zwischen zehn und elf Jahren dagegen noch nicht ausgebildet zu sein, sie zeigen maximale ereigniskorrelierte Antworten an exakt denselben Stellen, an denen auch die prä-Stimulus Aktivität am höchsten war. Während die Amplituden zwischen den Altersgruppen sechs bis elf nicht bedeutsam voneinander abwichen, fanden die Autoren die ohnehin reduzierte Phasenkopplung im Alphaband der Kinder zwischen den Altersgruppen als nocheinmal voneinander unterscheidbar. Demzufolge scheinen die sechsjährigen Vpn noch nicht in der Lage, evozierte Alpha-Oszillationen wiederholt und zeitlich zuverlässig an einen Stimulus zu binden, wohingegen innerhalb der Gruppe der zehn- bis elfjährigen kein Unterschied zu den Erwachsenen zu finden war. Damit ist nahegelegt, dass die Ausbildung einer phasengebundenen Alpha-Antwort in dieser Altersstufe bereits abgeschlossen ist.

Im Hinblick auf die funktionale Bedeutung wird Aktivität im Thetaband in den meisten Untersuchungen übereinstimmend mit höheren kognitiven und assoziativen Verarbeitungsprozessen wie arithmetischen Operationen, mentaler Rotation oder konzeptuellem Lernen in Verbindung gebracht (Mizuki et al., 1980, 1983; Lang et al., 1989; Inouye et al., 1994). Wie bereits angedeutet, geht die Stärke der Theta-Oszillationen mit fortschreitender Hirnentwicklung mehr und mehr zurück, und dies obgleich die Effizienz der kognitiven Verarbeitungsleistungen im Zuge des kortikalen Reifungsprozesses deutlich zunimmt. Untersuchungen mit relativen Powerspektren (Gasser, 1988) konnten zeigen, dass oszillatorische Theta-Aktivität zwar in jeder Altersgruppe zwischen sechs und 17 Jahren zuverlässig auftritt, die entwicklungsbedingte Reduktion dieses Frequenzbandes aber von einer Zunahme der schnelleren Alpha-Aktivität begleitet wird. Auch Yordanova und Kolev (1997) unterstellen, dass Veränderungen in Modus und Geschwindigkeit phasengebundener Theta-Aktivität bei der Verarbeitung einfacher Stimuli Hirnreifungsvorgänge widerspiegeln.

### 4.5.2 Kenngrößen oszillatorischer Prozesse im EEG

Ein empirischer Bezug zwischen der hinrelektrischen Aktivität und den neuronalen Wirkmechanismen des Gehirns, lässt sich in den seltesten Fällen über das einfache Betrachten jener Signale gewinnen. Die Erfassung, Analyse und Interpretation der Charakteristika ereigniskorrelierter Potentiale (EKP) und -Oszillationen (EKO) macht es daher notwendig, Kenngrößen zu definieren, die den Zugang zu ihrer Beobachtung erleichtern. In der Regel bedienen sich EEG-Forscher bei der Analyse der Zusammensetzung eines Signals, Funktionsmaßen der Wellenmechanik, die die Erfassung periodischer Vorgänge ermöglichen. Diese Parameter werden im folgenden kurz vorgestellt. Ein Signal ist im Rahmen der vorliegenden Untersuchung definiert als ein an der Elektrode X gemessener, zeitlicher Verlauf der elektrischen Spannung zwischen dieser Elektrode und einer elektrischen Referenz.

**Amplitude**

Die Spannung der EEG-Signale wird durch ihre Amplitude beschrieben. Diese wird durch die maximale positive oder negative Auslenkung der Potentialverläufe zu einem bestimmten Zeitpunkt definiert und bewegt sich gewöhnlich in Größenordnungen von einem bis hin zu 30 µV (Abb. 4.9).

**Frequenz**

Das EEG wird hier als ein periodisches Signal angesehen. Die Zahl der Wiederholungen dieses Signals pro Sekunde wird als dessen Frequenz bezeichnet. Die Einheit der Frequenz ist Hertz (Hz) (Abb. 4.9).

**Phase**

Wenn zwei Wellen gleicher Frequenz zeitgleich starten, dann durchlaufen beide zum selben Zeitpunkt ihre Maxima und Minima. Sie werden in diesem Fall als *phasengleich* bezeichnet. Im Falle einer solchen Überlagerung würden sich diese Wellen im Mittelungsprozess verstärken. Eine *Phasenverschiebung* liegt dagegen immer dann vor, wenn die Wellen zu voneinander abweichenden Zeitpunkten ihre Potentialgipfel durchlaufen. Im Mittel kommt es dabei zu einer teilweisen Verstärkung oder Verminderung der Wellen. Nimmt die Verschiebung der Phase ein derart großes Ausmaß an, dass bei der Überlagerung zweier Wellen gleicher Frequenz die maximale Gipfelamplitude der einen mit der minimalen Amplitude der anderen zusammentrifft, löschen sich beide Wellen gegenseitig aus (vergl. auch Kapitel 6.1.8).

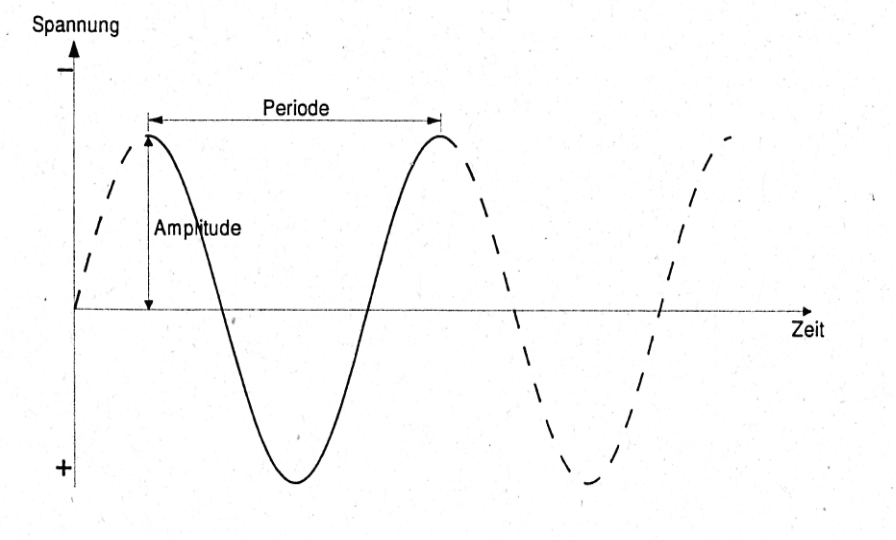



**Abb. 4.9** *Amplitude und Frequenz (Periode) innerhalb einer idealisierten Welle.*

Die *Kohärenz* stellt ein normiertes spektrales Maß für die lineare Kopplung zweier Signale dar. Ihr Wert beträgt null im Falle linear unabhängiger, bzw. eins für absolut kohärente Signale. Absolute Kohärenz zwischen zwei Signalen innerhalb einer spezifischen Frequenz liegt immer dann vor, wenn sowohl Phase als auch Amplitude gekoppelt, jedoch nicht unbedingt identisch sind. Lediglich Phasendifferenz und Amplitudenverhältnis müssen konstant auftreten. In ihrer Bedeutung für den Grad an Kohärenz sind Phasen- und Amplitudenkopplungen jedoch nicht gleichrangig. Um eine von null abweichende Kohärenz zu erzielen, ist eine Phasenkopplung notwendig sowie allein bereits hinreichend, eine Amplitudenkopplung dagegen ist weder notwendig noch ausschließlich hinreichend.

**Effektivwert (RMS-Wert)**

Der Effektivwert (auch RMS-Wert (root mean square value) genannt) erfasst die mittlere Stärke (quadratischer Mittelwert) eines EEG/EKP/EKO-Signals innerhalb eines definierten Zeitraumes.

## 4.6 Oszillatorische Gehirnprozesse und SAB

Bei der in Kapitel 4.5 vorgestellten P300 handelte es sich um eine stimulusgebundene, d.h. zeitlich fest an einen experimentellen Auslöser gekoppelte Potentialkomponente. Die Folge von Veränderungen des EEGs durch extern gesteuerte Musterkonfigurationen werden daher auch als evozierte Potentiale, bzw. -Oszillationen bezeichnet. Im Falle eines multistabilen Paradigmas wie der SAB fehlt es jedoch an einer exakten zeitlichen Referenz; die Veränderungen des Stimulus sind endogener Natur und werden daher oft als *induzierte Potentiale,* bzw. *-Oszillationen* bezeichnet. Induzierte Potentialkomponenten sind nur bedingt zeitlich an ein Ereignis gebunden und können die korrelierende oszillatorische Antwort hervorrufen oder auch nur modulieren. Nach Bullock (1992) werden induzierte Oszillationen zwar auf einen Stimulus hin verursacht, entwickeln daraufhin jedoch keine direkten Folgeprozesse.

Es ist dennoch anzunehmen, dass auch ein endogen generiertes Ereignis, wie der mehrdeutige Musterwechsel durch zeitlich stabil gekoppelte oszillatorische Antwortkomponenten hervorgerufen wird, jedoch offenbart die experimentelle Handhabung der induzierten Rhythmik nachhaltige Probleme: Die Vpn melden die wahrgenommene Mustereversion per Knopfdruck zurück. Ob und wann ein Wechsel der Bewegungsrichtungen der SAB tatsächlich stattgefunden hat, ist für den Versuchsleiter nicht feststellbar. Das bedeutet, daß Vpn mit unterschiedlicher Verzögerung reagieren und falsche Reaktionen zeigen können. Darüber hinaus legen empirische Befunde (vergl. Kapitel 4.5) nahe, dass bei der motorischen Antwort auf ein visuelles oder akustisches Paradigma von einem parallelen und nicht seriellen Ablauf von Stimulusbeurteilungs- und antwortgebundenen Prozessen auszugehen ist. Die Konvertierung der EEG-Signale nach dem Knopfdruck bedeutet, dass in der späteren Analyse auf die motorische Reaktion und damit auf den „falschen“ Prozess gemittelt werden muß, da der endogen generierte Musterwechsel experimentell nur schwer, wenn nicht gar überhaupt nicht zugänglich ist. Erschwerend kommt hinzu, daß die inter- und intraindividuellen Reaktionszeiten stark streuen (der sogenannte „latency jitter“), was dazu führen könnte, daß die oszillatorische Antwort nur „verschmiert“ hervortritt. Die Beziehung zwischen der motorischen Reaktionszeit und dem Auftreten funktional gebundener, endogener Potentialkomponenten wird in den Kapiteln 8.5 und 9.1.5 genauer untersucht.

# 5 Strukturelle und funktionale Hirnentwicklung

## 5.1 Strukturelle Entwicklung

Ein zentraler Punkt bei der Erforschung hirnorganischer Entwicklungsprinzipien ist die Frage nach der Beziehung zwischen der Ausbildung anatomischer Strukturen und dem Entstehen motorischer, perzeptueller und kognitiver Leistungen. Uneinigkeit besteht dabei vor allem hinsichtlich der Entwicklung funktionaler Spezialisierungen kortikaler Regionen. Während die Vertreter neurowissenschaftlicher Disziplinen zerebrale Organisationsentwicklung eher mit intrinsichen molekulargenetischen Mechanismen in Verbindung bringen, betonen Entwicklungspsychologen den Einfluß postnataler Erfahrungen im langanhaltenden Prozess funktionaler Spezialisierung (Johnson, 2000).

Obgleich nur wenig über die Entwicklung des menschlichen Gehirns, insbesondere über die Veränderungen zwischen der frühen und späteren Kindheit, bekannt ist, gilt als gesichert, dass das Wachstum des menschlichen Gehirns im Allgemeinen denselben Prinzipien unterliegt, wie sie bereits in Studien an Säugetieren und Primaten beobachtet werden konnten. Die strukturelle Ausbildung verläuft dabei jedoch innerhalb eines sehr viel längeren Entwicklungszeitraumes und mit einer deutlich langsamer fortschreitenden Geschwindigkeit. Dieses Maß an Verzögerung erlaubt nach Clancy et al. (2000) die verlängerte postnatale Feinabstimmung neuronaler Schaltkreise durch die Interakion mit der lebensweltlichen Umgebung. Die Autoren präsentieren in diesem Zusammenhang ein Modell, in dem eine zeitlich „verspätete“ strukturelle Entwicklung mit einem größeren Endvolumen der sich entwickelnden Struktur (insbesondere des frontalen Kortex) einhergeht. Die (ungefähr vierfache) Gesamtzunahme des Hirnvolumens von der Geburt bis ins Jugendalter verläuft dennoch nicht durchweg gleichförmig. Während es um den Zeitpunkt der Geburt innerhalb sämtlicher kortikaler Gebiete zu einer extremen Zunahme der Synaptogenese kommt, wird die endgültige synaptische Dichte in den verschiedenen Regionen zu unterschiedlichen Zeitpunkten erreicht (Huttenlocher & Dabholkar, 1997). Im visuellen Kortex kommt es zwischen dem dritten und vierten Monat zu einer unvermittelten Häufung der synaptischen Formationen, deren maximale Dichte zwischen dem vierten und zwölften Monat erreicht ist und dabei ca. 150 Prozent des Erwachsenenlevels beträgt. Der Anstieg synaptischer Verknüpfungen im präfrontalen Kortex beginnt etwa zur selben Zeit, jedoch verläuft der Dichtezuwachs hier sehr viel langsamer als in den übrigen Regionen und erreicht seinen Höchstwert erst lange nach dem ersten Lebensjahr (Chugani et al., 1987). Huttenlocher (1997) sieht den allgemeinen Höchstwert synaptischer Verknüpfungen im Alter von ca. zwei Jahren erreicht. Diese frühe Häufung wird gefolgt

von einer „Plateauphase“, auf die ein allmählicher, regionspezifischer Rückgang der Anzahl der Synapsen pro Neuron im Laufe der späteren Kindheit bis auf ein Level von ca. 60 Prozent der ursprünglichen maximalen Dichte folgt. Hierbei erreichen verschiedene kortikale Regionen zu unterschiedlichen Zeiten die adulte Norm. Diese regionsabhängigen Geschwindigkeiten von Zunahme- und Rückgangsphase der synaptischen Verknüpfungsdichte erweisen sich insbesondere für präfrontale Gebiete als länger andauernd im Gegensatz zu primär sensorischen Arealen. Huttenlocher et al. (1990) beobachten den Höchstwert synaptischer Dichte im auditorischen Kortex um das Alter von drei Monaten herum, zur gleichen Zeit beträgt die Anzahl kortikaler Verknüpfungen im mittleren frontalen Gyrus (MFG) nur etwa die Hälfte. Erst im Alter von etwa dreieinhalb Jahren schliesst die frontale Region zu den Werten des auditorischen Areals auf.

Untersuchungen an Gehirnen im Entwicklungsstadium der späten Kindheit (n=2!) offenbaren eine höhere synaptische Verknüpfungsdichte des MFG im Vergleich zum auditorischen Kortex. Die Autoren beschreiben darüber hinaus eine fortschreitende „Zuschneidung“ der synaptischen Verbindungen im MFG bis ins frühe Erwachsenenalter. Dieser Prozess scheint dagegen innerhalb des auditorischen Kortexes bereits im Alter von 12 Jahren abgeschlossen. Die zuletzt angeführten Resultate sind jedoch nur unter Vorbehalt zu betrachten, da die Untersuchungsstichprobe äußert klein war und die Variabilität der synaptischen Verknüpfungsdichte in dieser Altersgruppe extrem hoch ausfällt.

Der Entwicklungsverlauf der Synaptogenese im visuellen Kortex ähnelt dem des auditorischen, mit dem Unterschied, dass die dendritsche Elimination in visuellen Arealen früher zu beginnen scheint (Huttenlocher, 1997). Das endgültige adulte Ausmaß synaptischer Verbindungen zeigt sich in allen drei untersuchten kortikalen Regionen als annähernd gleich stark ausgeprägt. Aus dem dynamischen Zusammenspiel zwischen fortschreitender Entwicklungen und rückläufiger Ereignisse resultiert ein schnelles Hirnwachstum in den ersten beiden Lebensjahren, wobei das Gehirn in dieser Zeit ca. 80 Prozent seines adulten Gewichts erreicht. Im Anschluß daran verlangsamt sich der Größenzuwachs, im Alter von fünf Jahren beträgt er ungefähr 90 Prozent des Endvolumens.

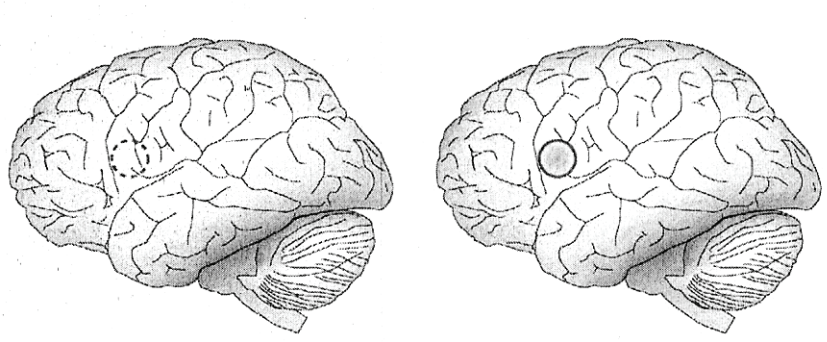
Zusätzlich zu der Ausbildung dendritischer Strukturen, werden auch die meisten axonalen Fasern erst in der postnatalen Entwicklung myelinisiert. Magnetresonanzaufnahmen zeigen, dass bereits die Gehirne zweijähriger Kinder hinsichtlich sämtlicher Strukturen grosse Ähnlichkeit mit denen erwachsener Personen aufweisen. Bereits nach annähernd 15 Wochen beginnt sich das Gehirn des Säuglings in Sulci und Gyri zu falten. Die größten Furchen sind, mit Ausnahme des okzipitalen Kortex, in der 28. Lebenswoche ausgebildet, woran sich die Entwicklung sekundärer und tertiärer Sulci anschließt (Levine

& Barnes, 1999). Im Alter von drei Jahren sind darüber hinaus sämtliche großen Fasergebiete zu beobachten (Matsuzawa et al., 2001). Die Zunahme der weißen Substanz (Myelinisierung) hingegen erstreckt sich, insbesondere in frontalen Regionen, durch die Adoleszenz bis ins Erwachsenenalter. Dabei ist ein ähnlich regionspezifisches Wachstum zu beobachten, wie es für die Entwicklung der synaptischen Verknüpfungsdichte beschrieben ist. Altersbedingte Volumenzunahmen der weißen Substanz konnten unter anderem in den posterioren (nicht aber den anterioren) Abschnitten des corpus callosums, sowie innerhalb der Faserverbindungen zwischen den anterioren (Broca) und posterioren (Wernicke) Sprachzentren nachgewiesen werden (Giedd et al., 2004). Die Autoren beobachten darüber hinaus entwicklungsspezifische Veränderungen der grauen Substanz im frontalen und parietalen Kortex, wobei die maximale Dichte hier im Alter zwischen zehn und zwölf Jahren erreicht wird. Im Anschluß lässt sich ein allmählicher Rückgang innerhalb dieser Regionen verzeichnen. Dieses Muster an Veränderungen scheint für den temporalen und okzipitalen Bereich hingegen nicht zu gelten (ebd.). Sowell et al. (2001) beschreiben eine rückläufige Volumenänderung der grauen Substanz innerhalb zentro-parietaler Gebiete zwischen der Kindheit (7-11 Jahre) und dem Jugendalter (12-16 Jahre), welche sich ins Erwachsenenalter hinein im Bereich des frontalen Kortex noch einmal beschleunigt. Gogtay et al. (2004) finden einen Rückgang kortikaler grauer Substanz, der um die Pubertät herum in sensomotorischen Arealen beginnt und sich rostral über den frontalen Kortex und caudal über parietale und anschließend temporale Regionen fortsetzt. Paus (2001) stellt in diesem Zusammenhang die Frage, ob es sich hierbei um einen tatsächlichen Verlust an grauer Substanz oder vielmehr um eine Zunahme an intrakortikaler weißer Substanz handelt.

## 5.2 Funktionale Entwicklung

Während elementare kognitive Verarbeitungsmechanismen bereits in der frühen Kindheit vorhanden sind, entwickelt sich kognitive Flexibilität, sowie die Fähigkeit zum abstrakten Denken und zur komplexen Handlungsplanung erst im Laufe des Jugendalters (Levin et al., 1991). Üblicherweise wird diese Entwicklung mit der relativ spät erfolgenden Einbindung präfrontaler Kortexstrukturen in Zusammenhang gebracht, wobei sowohl auf die späte Ausbildung dieser Region (Sowell et al., 1999), als auch auf die Entwicklung weiterer kortikaler Bereiche, die in zunehmend funktionale Interaktion mit präfrontalen Strukturen treten, hingewiesen wird (Thatcher et al., 1987). Eine anatomisch-entwicklungsspezifische Perspektive *(maturational approach)* innerhalb der neurowissenschaftlichen Forschung schlägt vor, dass der Ausbildung einer speziellen Struktur, immer auch eine ebenfalls hervortretende sensorische, motorische oder kognitive Funktion an die Seite gestellt werden kann. Dabei wird versucht, Alterstufen zu identifizieren in denen spezifischen Regionen mit hoher Wahrscheinlichkeit Funktionalität zugewiesen wird (Abb. 5.1).

Dagegen postuliert der Ansatz der *interaktiven Spezialisierung* (Johnson, 2000) die postnatal-funktionale Hirnreifung auf Basis weiträumig organisierter Interaktion. Dabei werden die Antworteigenschaften eines spezifischen Gebiets zum Teil durch die Art seiner Verschaltung mit anderen Regionen und deren Aktivitätsmustern bestimmt. Im Zuge postnataler Entwicklung ist die Veränderung dieser Antworteigenschaften in erster Linie auf einen „interaktiven Wettbewerb" regionaler neuronaler Algorithmen um ihre Rolle bei dem Erwerb neuartiger Fertigkeiten zurückzuführen. Das bedeutet, dass kortikale Strukturen einen Spezialisierungsprozess durchlaufen, in dem das Ausmaß ihres Antwortverhaltens mehr und mehr an Trennschärfe gewinnt. Ein umgrenztes kortikales Gebiet wäre demzufolge zunächst nur diffus funktional definiert und könnte durch eine Vielzahl unterschiedlicher Kontexte und Aufgaben aktiviert werden. Im Laufe der weiteren Entwicklung führt die wiederholte Interaktion zwischen den Regionen zur funktionalen Definition einer Population und damit zu einer Spezialisierung der neuronalen Aktivität auf einen enger umgrenzten Bereich auslösender Mechanismen (Abb. 5.2). Jacobs (1999) vermutet, dass einer solchen Form der Spezialisierung die selektive Beschneidung unpassender synaptischer Verbindungen, sowie die Hemmung alternativer Verbindungen zugrunde liegt. Dabei werden einzelne kortikale Fasern im Zuge fortschreitender funktionaler Differenzierung bei der Bearbeitung einer bestimmten Stimuluskategorie bestätigt, während alternative kortikale Bahnen aufgegeben oder anderweitig eingebunden werden. Somit lassen sich auch entwicklungsbedingte topographische Verschiebungen als direkte Konsequenz eines Spezialisierungsprozesses beschreiben.



**a** **b**

**Abb. 5.1 „***Maturational approach". Die Entwicklung einer einzelnen Region (in diesem Fall der dorsolaterale präfrontale Kortex) führt zur Ausbildung einer neuen Fertigkeit. a: Vor dem erfolgreichen Abrufen einer Leistung. b: Erfolgreiches Abrufen einer Leistung. Verändert nach Johnson (2001).*

Im Zuge der „Feinabstimmung" eines Gebiets konvergiert dabei sein Antwortverhalten zunehmend auf eine spezifische Funktion, sodass weniger Verbindungen in Folge einer Stimulation aktiviert werden als noch zu Beginn der Entwicklung. Zusätzlich ist anzu-

nehmen, dass spezialisierte Neuronenverbände inhibtorische Wirkung entfalten, d.h. in einen „Wettbewerb“ um die Beteiligung an der Verarbeitung einer bestimmten Stimulation treten. Eine Vielzahl elektrophysiologischer Studien belegt, dass bei fortschreitender Erfahrung mit einer bestimmten Form von Stimuli, tatsächlich weiträumig verteilte selektive Verarbeitungsmechanismen zunehmend enger umgrenzt lokalisiert werden können. Neville et al. (1991) finden in den kortikalen Antworten auf die Erkennung von Wörtern zunächst Aktivierungen über weit verteilte Hirnregionen. Diese werden, unabhängig von der strukturellen Entwicklung, auf ein umgrenztes Gebiet über dem linken Temporallappen reduziert, sobald das Vokabular der jungen Vpn einen Umfang von ungefähr 200 Worten erreicht. Bei der Erkennung von Gesichtern finden sich für die Gruppe der jüngeren Vpn zunächst unterschiedliche Aktivierungsmuster entlang des rechten und linken ventralen visuellen Pfades. Mit zunehmendem Alter scheinen sich die neuronalen Antworten jedoch auf den rechten Verarbeitungspfad zu konzentrieren (Johnson, 2000).

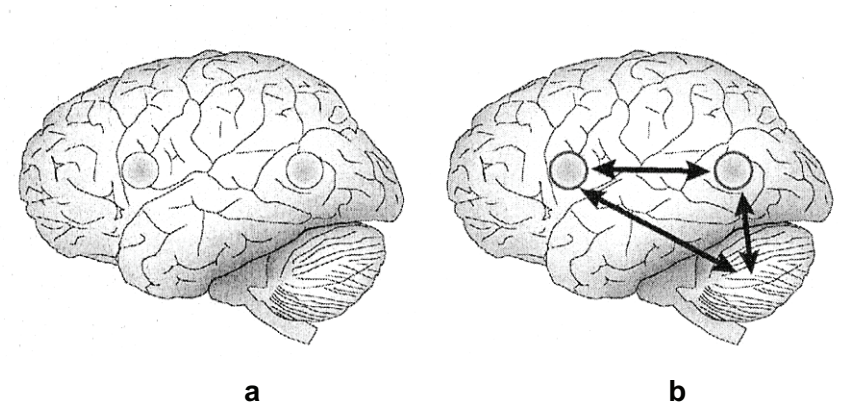



**Abb. 5.1** *Interaktive Spezialisierung. Der Erwerb einer neuen Fertigkeit führt zur Herausbildung stabiler Interaktionen zwischen Regionen, die bereits in diffuser Form aktiv waren. a: Vor dem erfolgreichen Abrufen einer Leistung bestand lediglich eine mangelhafte oder unorganisierte inter-kortikale Zusammenarbeit. b: Erfolgreiches Abrufen einer Leistung. Die inter-regionale Zusammenarbeit wurde funktional angemessen etabliert. Verändert nach Johnson (2001).*

Mit den Veränderungen im Verhalten weit verteilter neuronaler Aktivitätsmuster gehen zusätzliche Änderungen in der Feinabstimmung einzelner Regionen einher. De Haaen et al. (2002) analysieren die Modulation der N170, einer Komponente des EKPs, die u.a. als sensitiv für aufrecht präsentierte menschliche Gesichter beschrieben wird. Die elektrokortikale Antwort erwachsener Vpn erweist sich dabei hinsichtlich Amplitude und Latenz als modulierbar durch umgedreht dargebotene Gesichter oder die Gesichter von Tieren. Im Gegensatz dazu evoziert die Präsentation menschlicher Gesichter bei Vpn im Kindesalter eine Komponente mit durchweg „breiterer“ Morphologie. Diese N170 erweist sich darüber hinaus als gleichförmig moduliert, unabhängig davon, ob umgekehrt oder aufrecht angeordnete Gesichter präsentiert werden.Der Erwerb neuer Fertigkeiten im Kin-

desalter ist demnach überwiegend von physiologischen Aktivitätsänderungen über weit verteilte Bereiche hinweg begleitet und weniger durch Aktivität innerhalb isolierter kortikaler Gebiete bestimmt.

# 6 Fragestellungen, Hypothesen und Ziele

Ziel des experimentellen Ansatzes dieser Arbeit ist es, die Befunde zu den elektrophysiologischen Korrelaten multistabiler Wahrnehmungsorganisation um eine entwicklungsspezifische Komponente zu erweitern. In diesem Zusammenhang sagt das Modell der interaktiven Spezialisierung (Johnson, 2000) (Kapitel 5.2) für die neuronale Reaktion auf einen mehrdeutigen Musterwechsel zunächst folgende strukturelle Unterschiede in den EKP zwischen den Antworten erwachsener Vpn und Kindern vorher:

- Die Bearbeitung der SAB führt bei Kindern zu einer erhöhten kortikalen Aktivierung.
- Die Bearbeitung der SAB führt bei Kindern zu einer großflächigeren und funktional weniger differenzierten Verteilung stimulus-spezifischer Aktivität.
- Die fortschreitende Erfahrung mit mehrdeutigen Reizmustern führt zur Spezialisierung auf einige spezifische Verbindungsfasern und zu einer eindeutigeren topographischen Effektlokalisierung.

Auf Basis der Überlegungen von Leopold und Logothetis (1999) und den in diesem Zusammenhang angeführten Evidenzen hämodynamischer Systemantworten (u.a. Lumer et al., 1998) prognostizieren das Modell der Einflussnahme sensomotorischer Planungszentren (Kapitel 2.2.4) sowie die bisherigen elektrophysiologischen Befunde unserer Gruppe (Kapitel 9.1.1)

- eine fronto-parietale Gewichtung der ereigniskorrelierten Antworten im Delta-Band innerhalb der erwachsenen Kontrollstichprobe.

Unter Hinzuziehung der in Kapitel 5.1 dargestellten entwicklungsneurobiologischen Befunde (Sowell et al., 2001; Giedd et al., 2004; Gogtay et al., 2004) kann für die Kinderstichprobe vermutet werden, dass sich

- das vorgeschlagene fronto-parietale Netzwerk aufgrund der relativ spät erfolgenden Einbindung frontaler kortikaler Strukturen in das kognitive Ensemble als zu diesem Zeitpunkt noch unvollständig ausgeprägt und daher weniger effektiv erweist.

Vor dem Hintergrund entwicklungsbedingter Veränderungen in der Frequenzzusammensetzung des EEG's (John, 1980; Katada et al., 1981; Gasser et al., 1988; Niedermeyer, 1993; Yordanova & Kolev, 1997) sowie den Befunden zur Rolle evozierter und induzierter Oszillationen bei der kognitiven Informationsverarbeitung (Pfurtscheller, 1992; Pantev et al., 1994; Basar et al., 1997; Engel et al., 2001), kann für die Analyse der ereigniskorrelierten Oszillationen (EKO) bei der Generierung mehrdeutiger Wahrnehmungsinhalte vermutet werden, dass

- die zur Integration perzeptiver und kognitiver Kopmonenten benutzen oszillatorischen Codeschlüssel frequenzspezifischen, entwicklungsbedingten Variationen unterliegen.

# Teil II

# Experimenteller Teil

# 7 Erste Studie: Psychophysische Untersuchung

Um die Beziehungsstruktur zwischen multistabilem Reiz und dem Verlauf perzeptueller Organisation über die experimentelle Darbietungsdauer studieren zu können, ging der elektrophysiologischen Untersuchung dieser Arbeit zunächst eine umfassende psychophysische Datenerhebung voraus. Die dabei gewonnenen Verhaltensinformationen werden unter Bezugnahme auf die Befunde der Fachliteratur bei erwachsenen Versuchspersonen vergleichend diskutiert und den elektrophysiologischen Resultaten dieser Arbeit an die Seite gestellt. Unter Hinzuziehung physiologischer Ergebnisse einer erwachsenen Referenzstichprobe können die Mechanismen der Wahrnehmungsorganisation bei mehrdeutigem Reizmaterial schließlich in einen entwicklungsspezifischen Kontext eingebettet werden.

## 7.1 Methode

### 7.1.1 Versuchspersonen

An diesem Experiment nahmen 118 weibliche und männliche Versuchspersonen (Vpn) im Alter von 9 und 10 Jahren teil. Eine nicht-systematische Verhaltensbeobachtung während der Durchführung offenbarte nachhaltige Schwierigkeiten bei der Bearbeitung des Reizmusters bei acht Versuchspersonen, deren Ergebnisse im Zuge der Auswertung aus der Datenbasis entfernt wurden. Von den verbleibenden 110 Vpn waren 56 weiblichen und 54 männlichen Geschlechts. Alle Versuchspersonen besaßen eine normale, bzw. zu normal hin korrigierte Sehschärfe.

### 7.1.2 Reizdarbietung

Die SAB wurde durch einen Computer generiert und den Vpn auf dem dazugehörigen Monitor präsentiert. Die vier Lichtpunkte wurden als schwarze Punkte auf weißem Grund in Form eines Rechtecks mit einem horizontal zu vertikal Distanzverhältnis von 5:8 dargeboten. In der Mitte der Anordnung befand sich ein stetig rot leuchtender Fixationspunkt. Das 5:8 Verhältnis wurde gewählt, um die bei quadratischer Anordnung der Punkte auftretende Bevorzugung der vertikalen Bewegungsrichtung (vgl. Hoeth, 1968) auszugleichen. Die hohen Kontrastwerte der Darbietung sollten das Sehen von Scheinbewegungen erleichtern (Anstis, Giaschi & Cogan, 1985). Der Scheinbewegungseindruck wurde mit der Bildbearbeitungssoftware Gimp (Version 2.2) in Form einer einfachen Animation auf der Basis von vier Ebenen erzeugt. An- und Ausphase jedes Lichtpunktes konnten dabei

der üblicherweise verwendeten experimentellen Systematisierung nur nahe kommen[1]. Die Bewegungsillusion, sowie der multistabile Charakter wurden jedoch von jeder Vpn bestätigt.

### 7.1.3 Versuchsdurchführung

Die Versuchspersonen befanden sich wahrend der Experimente in einem adäquat beleuchteten Arbeitsraum ihrer Grundschule. Nach einer altersgerechten Heranführung an das Phänomen der mehrdeutigen Scheinbewegungen mithilfe einer eigens konzipierten „Tom und Jerry“ Version des Reizmusters, wurden die Versuchspersonen instruiert, den Fixationspunkt in der Mitte des experimentellen Reizmusters anzusehen und unmittelbar nach jeder wahrgenommenen Musterrevision die Leertaste zu drücken. Damit lag ein Indikator der endogen induzierten Änderung der Bewegungsrichtung der SAB vor.

Die SAB wurde für drei Minuten durchgehend dargeboten. Eine Software erfasste dabei sowohl die Gesamtzahl der Wahrnehmungswechsel, als auch den genauen Zeitpunkt jedes Knopfdrucks im Bereich von Millisekunden. Sämtliche Kinder wurden darüber hinaus bei der Bearbeitung der Aufgabe vom Versuchsleiter aus dem Hintergrund beobachtet. Dabei wurde allzu auffälliges oder offensichtlich abgelenktes Verhalten protokolliert, um die Versuchsperson ggf. aus der Datengrundlage zu entfernen.

### 7.1.4 Datenanalyse

Im Zuge der Auswertung wurden die drei Minuten Darbietungsdauer der Experimentalsitzung zunächst in 18 Abschnitte zu je 10 Sekunden unterteilt, um den Verlauf der Musterumschläge über die Zeit darzustellen. Für jeden Zeitabschnitt wurde die Anzahl der Wahrnehmungswechsel aller Vpn ausgezählt und anschließend summiert. Daraufhin konnte für jedes Zeitfenster die relative Häufigkeit der aufaddierten Musterreversionen in Bezug zur Gesamtzahl aller Wahrnehmungswechsel ermittelt werden. Aufgrund der hohen Streuungsbreite der individuellen *Reversionsraten* (Anzahl der Wahrnehmungswechsel einer Vpn über die Zeit), wurden für die folgenden Auswertungen getrimmte Mittelwerte herangezogen. Dabei wurden die fünf Prozent der Vpn mit den häufigsten, sowie die fünf Prozent mit den geringsten Reversionsraten als Ausreißer definiert und aus der Datenbasis entfernt.

Im Vorfeld einer statistischen Analyse wurde die empirische Verteilung des Merkmals 'Reversionsrate' untersucht, um eine Entscheidung über das heranzuziehende Testverfahren (parametrisch vs non-parametrisch) zu treffen. Abbildung 5.1 zeigt, daß die

1 Näheres zur Standartisierung der SAB findet sich in Abschnitt 3.1, bzw. im Methodenteil der zweiten Untersuchung (Abschnitt 6.1.3).

vorliegende Häufigkeitssverteilung in sehr guter Näherung zur Normalverteilung beschrieben werden kann. Der Chiquadrat-Anpassungstest zur Prüfung auf Normalverteilung ergab eine entsprechende Grundcharakteristik des Merkmals 'Reversionsrate'.

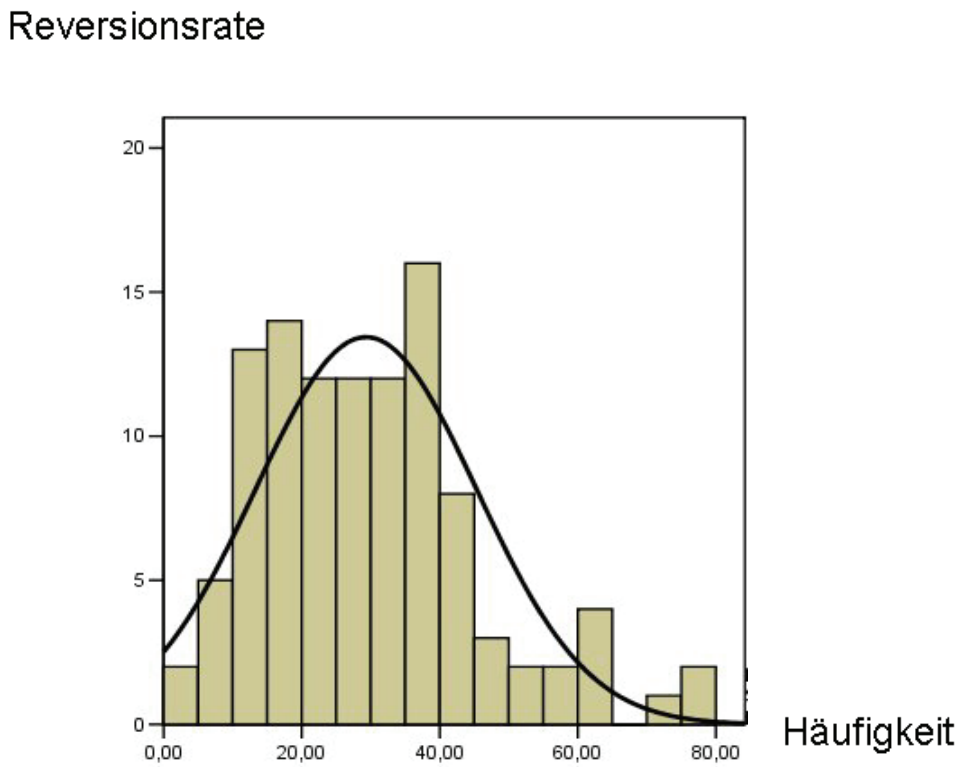



**Abb. 7.1** *Histogramm der Verteilungscharakteristik des Merkmals 'Reversionsrate' (MW: 29,3; Sd: 16,0; n=110). Die Dichtefunktion der Standardnormalverteilung (Kurve) veranschaulicht die Nähe zur Normalverteiltung. Abszisse: Häufigkeit, Ordinate: Reversionsrate.*

Für eine teststatistische Prüfung auf Mittelwertsunterschiede wurde der experimentelle Verlauf in 3 Blöcke zu je einer Minute unterteilt und mithilfe einer einfaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA), mit Meßwiederholung auf dem Faktor Zeit, auf statistisch bedeutsame Unterschiede geprüft. Eine post-hoc Analyse erfolgte durch einen t-test für gepaarte Stichproben. Im Anschluß daran wurde die Gesamtstichprobe geschlechtsspezifisch unterteilt, woraufhin dieselben Häufigkeitsinformationen und statistischen Kenngrößen erhoben wurden. Zur Überprüfung, ob eine Sphärizitätsverletzung vorliegt, wurde der Mauchly-Test auf Sphärizität angewandt. War das Ergebnis positiv, wurden im weiteren Verlauf ausschließlich Greenhouse-Geisser-korrigierte Werte verwendet.

## 7.2 Ergebnisse

Sämtliche Vpn erlebten im Laufe des Experiments die Wahrnehmung eines multistabilen Bewegungswechsels. Die individuellen Reversionsraten variierten dabei erheblich: Die

Vpn mit der geringsten Reversionsrate meldete 3, die Vpn mit der höchsten 79 Musterwechsel per Knopfdruck zurück. Im (getrimmten) Mittel berichteten die Vpn von 29.3 (Stabw: 16.0) Reversionen. Abbildung 5.2 stellt die relativen Häufigkeiten der multistabilen Wahrnehmungsumschläge sämtlicher Vpn über den experimentellen Zeitraum hinweg dar. Dabei ist zunächst eine deutliche Zunahme der Reversionsraten festzustellen, wobei die maximale Häufung der Wahrnehmungswechsel im Bereich von ca. 100 Sekunden nach Beginn der Bearbeitung zu verzeichnen ist. Danach fällt die Zahl der Musterumschläge auf ein Niveau zurück, auf dem sie sich im letzten Drittel des Experiments stabilisiert.

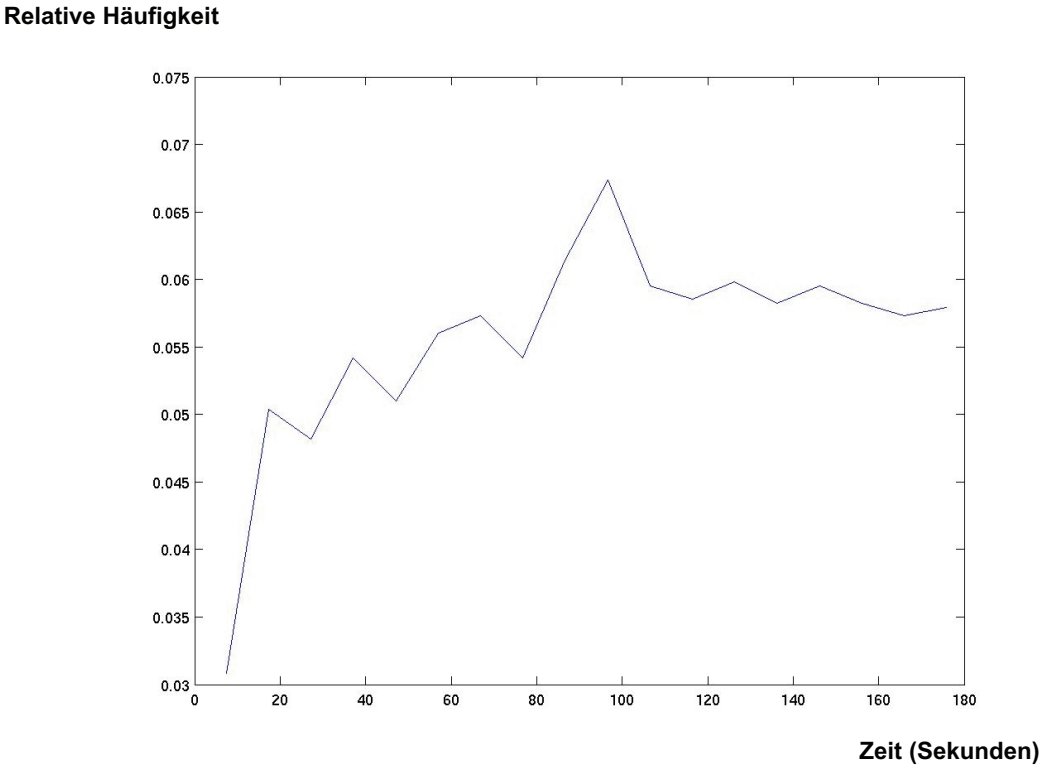



**Abb. 7.2** *Relative Häufigkeiten der Reversionsraten (n=110) über den experimentellen Verlauf. Abszisse: relative Häufigkeit, Ordinate: Zeit in Sekunden.*

Um den beobachteten Effekt aus Zunahme, Rückgang und Stabilisierung der wahrgenommenen Musterwechsel statistisch definieren zu können, wurde der experimentelle Verlauf gedrittelt und für jedes Zeitfenster die mittlere Reversionsrate bestimmt (Abb. 5.3). Innerhalb der ersten Minute meldeten die Vpn im Mittel 8 (Stabw: 4), in der zweiten Minute 10,1 (Stabw: 4,8) und im letzten Drittel 9,9 (Stabw: 5,1) Wahrnehmungswechsel per Knopfdruck zurück. Die varianzanalytische Prüfung des dreifach gestuften Faktors „Zeit“ ergab einen statistisch bedeutsamen Effekt *(F(2)= 6,661; p<0,01)*. Die post-hoc

Analyse durch einen t-test offenbarte einen signifikanten Unterschied der Mittelwerte zwischen dem ersten und zweiten (*T(95)= -3,453; p=0,001* ), sowie dem ersten und dritten Abschnitt (*T(95)= -2,840; p<0,01*).

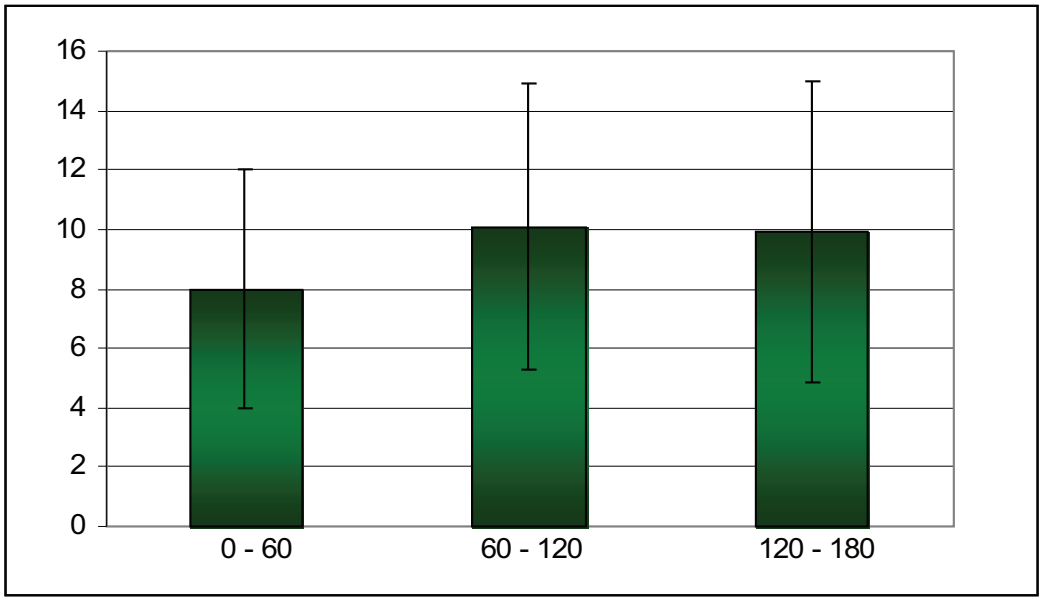



**Abb. 7.3** *Mittlere Reversionsraten (n=110). Abszisse: Reversionsrate, Ordinate: Zeitfenster (Zahlenwerte in Sekunden).*

Im Anschluß an die Auswertung der Gesamtstichprobe, wurde die Datenbasis in männliche und weibliche Vpn unterteilt, um sie auf inter-, bzw. intrageschlechtliche Effekte zu testen. Die weiblichen Vpn berichteten im Mittel von 28,4 (Stabw: 11,9), die männlichen Vpn von 27,3 (Stabw: 13,1) Musterreversionen. Abb. 5.4 veranschaulicht den Verlauf der Häufigkeiten multistabiler Wahrnehmungswechsel über die experimentelle Dauer, wobei in diesem Fall die für jedes der 18 Zeitfenster aufsummierten Absolutwerte herangezogen wurden. Die Charakteristika der geschlechtsspezifischen Verlaufskurven kommt dabei den Beobachtungen aus der Gesamtstichprobe durchaus nahe. Die erneute Zergliederung der Versuchsdauer in drei einminütige Abschnitte ergab die in Abbildung 5.5 dargestellten geschlechtsspezifischen Mittelwerte der Reversionsraten. Die männlichen Vpn berichteten im ersten Dittel von 7,4 (Stabw: 4,0), im zweiten von 9,8 (Stabw: 5,2) und im letzten von 10,7 (Stabw: 5,5) Wahrnehmungsumschlägen. Die varianzanalytische Prüfung ergab einen statistisch bedeutsamen Effekt *(F(2)= 7,951; p=0,001)* zwischen den Mittelwerten des ersten und zweiten *(T(45)= -2,855; p<0,01)*, sowie des ersten und dritten Versuchsabschnitts *(T (45)= -3,688; p=0,001)*.

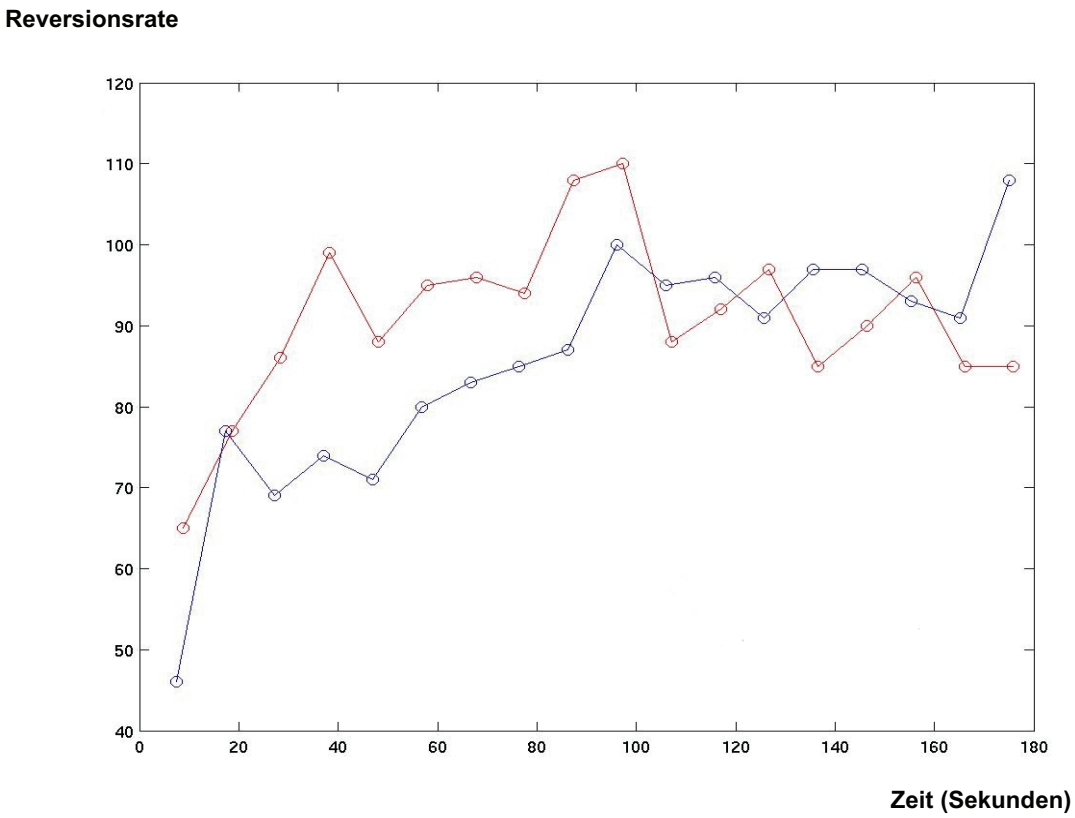



**Abb. 7.4** *Aufsummierte Häufigkeiten der Reversionsraten (n=110) über den experimentellen Verlauf. Rot: weibliche Vpn (n=56), blau: männliche Vpn (n=54). Abszisse: Absolutwerte der Reversionsraten, Ordinate: Zeit in Sekunden.*

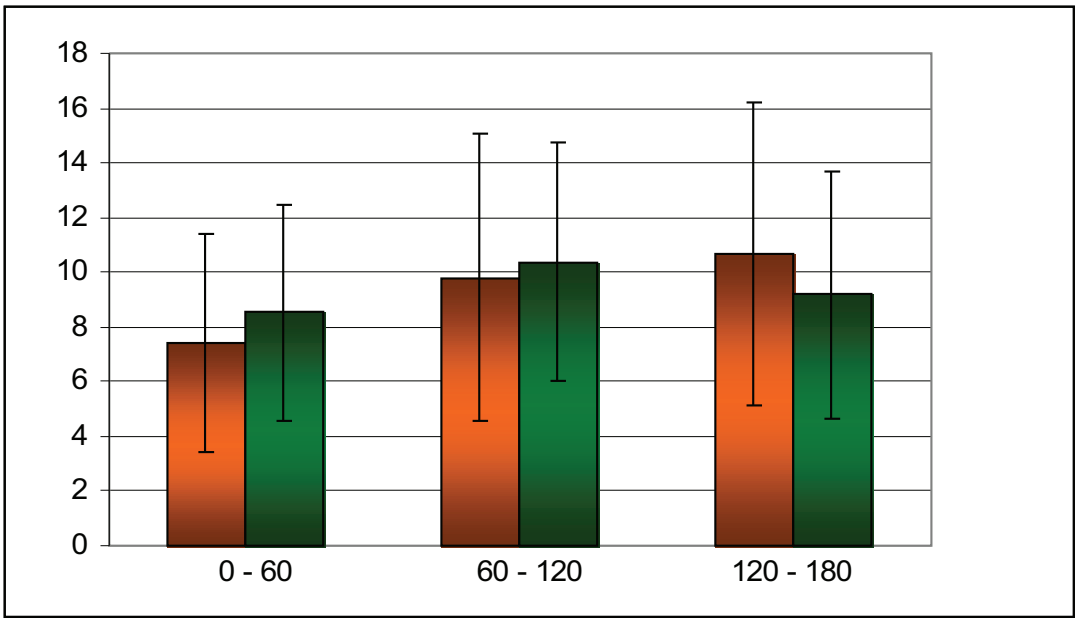



**Abb. 7.5** *Mittlere Reversionsraten (orange: männliche Vpn, n=54; grün: weibliche Vpn, n=56). Abszisse: Reversionsrate, Ordinate: Zeitfenster (Zahlenwerte in Sekunden).*

Die Unterteilung der weiblichen Datenbasis führte im Mittel zu 8,5 (Sd 4,0) Musterwechseln im ersten, sowie 10,4 (Sd 4,3) im zweiten und 9,2 (Sd 4,5) Reversionen im dritten Versuchsabschnitt. Ein signifikanter Effekt *(F(2)= 4,182; p<0,05)* fand sich zwischen dem ersten und zweiten experimentellen Zeitabschnitt *(T(49)= -3,441; p=0,001)*. Zwischen den Geschlechtern war ein teststatistisch bedeutsamer Unterschied zu keinem Zeitpunkt nachzuweisen.

Im Anschluß folgt die Darstellung der elektrophysiologischen Studie.

# 8 Zweite Studie: Ereigniskorrelierte Potentiale

Die nun vorgestellte Untersuchung fand in den Räumen des Instituts für Psychologie und Kognitionsforschung (IPK) der Universität Bremen, ein halbes Jahr nach der ersten, psychophysischen Erhebung, statt. Ziel dieser zweiten Studie war es, die Erkenntnisse der vorangegangenen aufzugreifen und dem multistabilem Wahrnehmungswechsel einen korrespondierenden bioelektrischen Verarbeitungsalgorithmus an die Seite zu stellen. Dabei stehen die neurophysiologischen Prozesse im Vordergrund, die vor, während und nach einer perzeptuellen Neuorganisation mit der elektrophysiologischen Methode „EEG“ messbar sind. Aufbauend auf den bisherigen Befunden bei erwachsenen Vpn, legt dieser experimentelle Ansatz neben einer „klassischen“ EKP-Analyse besonderes Gewicht auf die zeit- und frequenzanalytische Betrachtung der ereigniskorrelierten Oszillationen, sowie den Grad der Phasenbindung auf Basis der Einzelepochen.

## 8.1 Methode

### 8.1.1 Versuchspersonen

Von den 110 Vpn der ersten Erhebung nahmen 16 auch an der EEG-Studie teil. Dabei mußten zwei aufgrund verschiedener Artefakte, die die Ergebnisse global kontaminierten, von der Auswertung ausgeschlossen werden. Von den verbleibenden 14 Untersuchungsteilnehmern waren 6 weiblichen und 8 männlichen Geschlechts. Sämtliche Vpn waren 10 Jahre alt, rechtshändig und besaßen eine normale, bzw. zu normal hin korrigierte Sehschärfe. Neurologische Beeinträchtigungen lagen bei keiner Vpn vor. Aufgrund der Alterspezifität der Untersuchungsstichprobe erübrigte sich die Frage nach Nikotin-, Koffeein-, Alokohol-, oder sonstigem Drogenkonsum. Eine Referenzstichprobe erwachsener Vpn wurde bereits vier Jahre zuvor unter den gleichen Versuchsbedingungen erhoben. Die 14 Untersuchungsteilnehmer (6 männliche/ 8 weibliche) dieser Studie waren allesamt Studierende der Psychologie im Alter zwischen 21 und 34 Jahren (Mw: 26,3; Stabw: 4,2), rechtshändig und ohne neurologische oder psychiatrische Vorerkrankungen. Sie verfügten alleamt über eine ausreichende Sehkraft, die ggf. mittels einer Sehhilfe zum Normalbereich hin korrigiert wurde.

### 8.1.2 Datenaufnahme

Das EEG wurde von einem Mehrkanalschreiber der Firma Nihon Kohden aufgezeichnet

und verstärkt (Zeitkonstante: 0.3 s, Tiefpassfilter: 0.1-70 Hz). Zusätzlich wurde ein Notchfilter (50 Hz, 36 dB/Oktave) verwendet, um Artefakte durch das Stromversorgungsnetz zu vermeiden. Die Daten wurden mit einem Analog/Digital-Wandler (Data Translation, Modell DT21-EZ) mit einer Abtastrate von 500 Hz digitalisiert sowie auf einem personal computer gepeichert. Um Aliasingeffekte[1] bei der Digitalisierung zu vermeiden, wurden die Meßsignale ab 70 Hz mit 24 dB/Oktave tiefpassgefiltert.

Das EEG wurde von den Elektrodenpositionen F3, F4, C3, C4, P3, P4,O1, O2 entsprechend dem internationalen 10-20 System abgeleitet. Diese Form der Elektrodenplatzierung zeichnet sich dadurch aus, daß die Ausgangspunkte sämtlicher Meßvorgänge an der Schädeloberfläche zuverlässig definiert werden, wobei sich die Elektrodenpositionen nach der jeweiligen Größe und Form des Schädels richten. Abbildung 8.1 veranschaulicht die Positionierung der Elektroden. Bei allen Experimenten dienten die verbundenen Ohrläppchen A1+A2 als Referenzmessung. Die darüber hinaus verwendeten Elektroden mit Silberlegierung (Ag/AgCl), wurden an der gereinigten Oberfläche mit einer leitenden Paste (Grass electrode paste) angebracht, damit konnte der Widerstand kleiner als 5kΩ gehalten werden. Als Erdungselektrode diente die Stirnelektrode der Messkappe. Zur Verwendung kam ein Electro-Cap Elektrodenhaubensystem der Firma Electro-Cap International (ECI), Inc. in der Größe „small“ in Kombination mit ECI Electro-Gel. Die elektrophysiologische Registrierung der erwachsenen Vpn erfolgte mit einem Produkt desselben Herstellers, jedoch unter Verwendung eines größeren Haubenmodells.

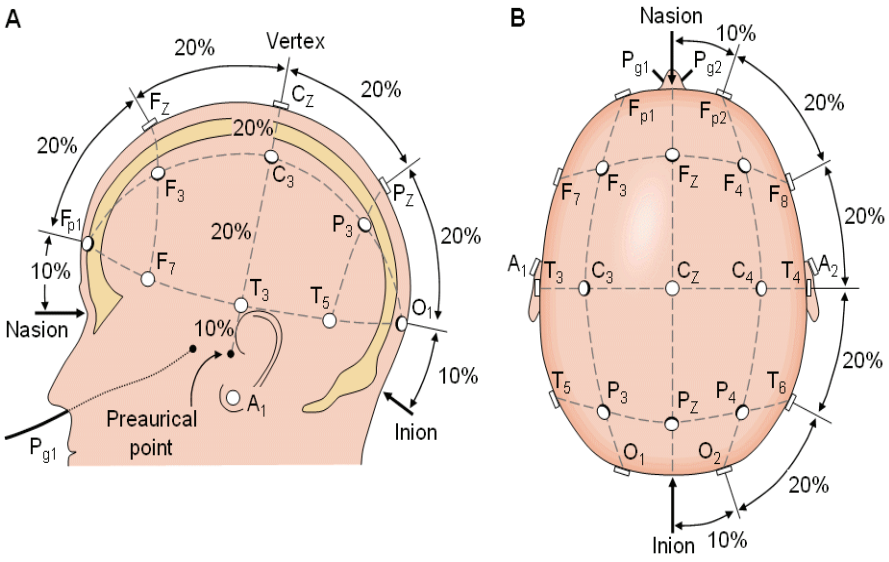



**Abb. 8.1** *Platzierung der EEG-Elektroden nach dem internationalen 10-20 System. In dieser Untersuchung wurde das EEG an den Positionen F3, F4, C3, C4, P3, P4, T5, T6, O1, O2 abgeleitet. Referenz: A1+A2.*

1 Im ursprünglichen Signal nicht vorhandene Signalkomponenten.

Die Verwendung des 10-20 Systems führt zu den in Tabelle 8.1 dargestellten kortikalen Lokalisationen. Aufgeführt sind hier ausschließlich jene Strukturzuordnungen, die dem in dieser Untersuchung verwendeten Ableitschema entsprechen.

| Elektrodenposition | Kortikale Lokalisation |
|---|---|
| f3, f4 | Gyrus frontalis medius (mittlerer Abschnitt) |
| c3, c4 | Gyrus praecentralis (Schulter-Ellenbogen-Region) |
| p3, p4 | Lobulus parietalis superior |
| o1,o2 | Lobus occipitalis |

**Tab 8.1** *Kortikale Lokalisationen der im Experiment verwendeten Kopfoberflächen-Elektroden (10-20 System).*

Zusätzlich zum EEG wurde das Elektrookulogramm (EOG) mit zwei weiteren Elektroden am rechten Auge aufgezeichnet, um Augenblinzeln oder Augenbewegungen im EEG zu erkennen. Die Elektrooculographie macht sich die Tatsache zunutze, dass zwischen dem vorderen (positiven) und dem hinteren (negativen) Pol des Augapfels eine Potentialdifferenz besteht. Aufgrund dieses Unterschiedes ist man in der Lage, bei Augenbewegungen eine Veränderung des elektrischen Potentials abzuleiten. Die dabei induzierten Spannungsänderungen sind Potentiale mit hoher Amplitude, welche die eigentliche Spannungsverteilung der kortikalen Aktivität überlagern. Die auf diese Weise entstehenden Augenartefakte wurden im Anschluß an die Messung off-line eliminiert. Vom rechten Unterarm wurde ein Elektromyogramm (EMG) abgeleitet, da auch die instruktionsbedingte motorische Aktivität durch den Knopfdruck eine potentielle Artefaktquelle darstellt. Die Amplitude des EMG-Signals spiegelt dabei für jeden Zeitpunkt die Anzahl der kontrahierenden Muskelfasern wider, sie steigt daher bei zunehmender Kontraktion stetig an. Datensätze, die durch solche Artefakte unbrauchbar wurden, konnten ebefalls nach der Aufnahme einzeln eliminiert werden. Zur Mittelung und weiteren Auswertung gelangten demnach nur solche EEG-Epochen, die vom Versuchsleiter als Artefaktfrei beurteilt wurden.

### 8.1.3 **Reizdarbietung**

Die SAB wurde durch einen Computer generiert und den Vpn auf einem Monitor dargestellt (vergl. Abb. 8.2 a). Die vier Lichtpunkte wurden als weiße Punkte auf schwarzem

Grund in Form eines Rechteckes mit einem horizontal zu vertikal Distanzverhältnis von 5:8 dargeboten. In der Mitte befand sich ein stetig weiß leuchtender Fixationspunkt. Der horizontale Abstand der Punkte betrug 2.4 cm, der vertikale 3.8 cm. Bei einer Beobachtungsdistanz von 150 cm ergab sich für die horizontale Bewegungsrichtung ein Sehwinkel von 0.92˚, sowie für die vertikale von 1.45˚. Leuchtstärke und Kontrast der Lichtpunkte wurden so eingestellt, daß die Punkte gut erkennbar waren, ohne die Augen übermäßig zu ermüden. Jeder Einzelreiz der SAB leuchtete mit einer Frequenz von 2 Hz auf. Bei dieser Frequenz ist die Wahrnehmung von Scheinbewegungen weniger anfällig für Adaptionserscheinungen, die auf Dauer zu einem Zusammenbruch des Bewegungseindruckes führen (Anstis et al., 1985). Die An-Phase jedes Lichtpunktes betrug 165 ms und die Aus-Phase 335 ms. Jeweils zwei diagonal gegenüber liegende Punkte leuchteten gleichzeitig auf. Dabei erschien das zweite Diagonalpaar 250 ms nach dem Beginn des ersten. Damit ergibt sich pro Paar eine Aufleuchtdauer von 165 ms mit einer Pause zwischen dem Aufleuchten der jeweiligen Diagonalpaare von 85 ms. Diese Anordnung führt zur ausgewogenen Wahrnehmung einer Scheinbewegung sowohl in horizontaler als auch vertikaler Richtung. Die Bewegung der einzelnen Punkte verläuft aufgrund der gekoppelten Diagonalen gegenläufig.

Um die spontane Reversion zwischen horizontalem und vertikalem Bewegungseindruck bei der Betrachtung der SAB mit einem extern getriggerten (d.h. reizgebundenen) Bewegungswechsel vergleichen zu können, wurde ein zweites Scheinbewegungsmuster konstruiert. Dieses war so konzipiert, dass es in regelmäßigem Wechsel einen stabilen horizontalen und vertikalen Bewegungseindruck hervorrief. Die räumlichen und zeitlichen Verhältnisse (d.h. Blinkfrequenz und Aufleuchtdauer der Einzelreize) entsprachen dabei exakt denen der multistabilen Reizkonfiguration, lediglich die Kopplung der Lichtpunkte musste verändert werden (Abb. 8.2 b).

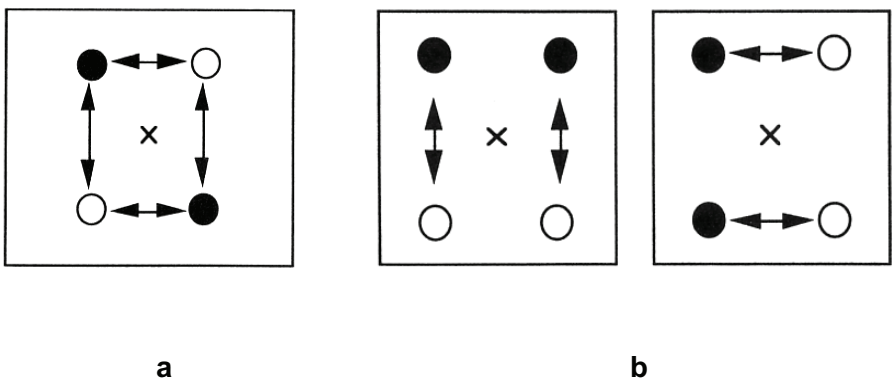



**Abb. 8.2** *a) Schematische Darstellung der Stroboskopischen Alternativbewegung (SAB). b) Reizgebundene Kontrollbedingung.*

### 8.1.4 Versuchsdurchführung

Die Untersuchungen fanden in einem schwach beleuchteten, schallgedämpften Raum statt, der, um Störungen durch externe Signale zu minimieren, elektromagnetisch abgeschirmt war. Nach einer kurzen Gewöhnung der Vpn an die Versuchsbedingungen und der (Wieder-)Einführung in das experimentelle Paradigma wurde von jeder Vpn für zwei Minuten das Spontan-EEG bei geschlossenen (und im Anschluß geöffneten) Augen aufgezeichnet. Danach wurde den Vpn die SAB für drei Minuten dargeboten. Dabei lautete die Instruktion, den Fixationspunkt in der Mitte des Musters zu betrachten und nach jeder wahrgenommenen Reversion der SAB einen Knopf zu drücken. Dieser Knopf war elektromagnetisch abgeschirmt, so daß Störartefakte durch das Knopfdrucksignal weitgehend ausgeschlossen werden konnten. Zusätzlich wurden die Vpn gebeten, Augenbewegungen und Augenblinzeln nach Möglichkeit auf ein Minimum zu reduzieren. Bei der anschließenden Präsentation der Kontrollbedingung lautete die Instruktion, auf jeden exogen gesteuerten Musterwechsel mit einem Knopfdruck zu reagieren.

### 8.1.5 Datenanalyse

Als Ergebnis einer Experimentalsitzung lag das gespeicherte kontinuierliche EEG der Vpn vor. In dieser kontinuierlichen Aufzeichnung waren die Reversionsphasen durch die Knopfdruckreaktion markiert. Da aus der kontinuierlichen EEG-Aufnahme in erster Linie die Vorgänge *vor* dem Knopfdruck interessierten, wurden aus dem Datenstrom nur solche Epochen ausgewählt, die einen Knopfdruck und somit einen Indikator für einen Bewegungswechsel beinhalteten. Diese Auswahl erfolgte mithilfe einer Software, die im Rohdatensatz nach Knopfdrücken suchte und für die gefundenen Datensätze das EEG von einer Sekunde vor dem Knopfdruck bis eine Sekunde danach speicherte. Die mit einem Wahrnehmungswechsel in Verbindung gebrachte neuronale Aktivität wurde somit in dem Zeitfenster der Sekunde vor, bzw. aufgrund der unterstellten Parallelität der Verarbeitungspfade (vergl. Kapitel 4.5) auch über den Zeitpunkt des Knopfdruckes hinaus gesucht (*'backward averaging'*). Von den auf diese Weise erfassten EEG-Epochen wurden die artefaktkontaminierten[1] Datensätze eleminiert. Der Beginn des Knopfdruckes wurde für alle einzelnen EEG-Epochen zeitgleich auf Null gesetzt (t=0).

Da als einziger Indikator des endogen generierten Musterwechsels die motorische Antwortreaktion (Knopfdruck) vorlag, konnten durch falsche, bzw. versehentliche Knopfdrücke auch solche Signalepochen Einzug in die Auswertung halten, denen kein multistabiler Bewegungswechsel vorausging. Um diesem Problem zu begegnen, wurde eine langsame positive Potentialschwankung, die bereits früh als charakteristisch für einen multistabilen Musterwechsel im EEG beschrieben wurde (Basar-Eroglu et al., 1993) und die

1 Artefaktquellen stellten in erster Linie Augenbewegungen, hoher Muskeltonus sowie Schweißabsonderungen dar.

bereits auf Einzelsweepebene erkennbar hervortritt, als Einschlußkriterium für jede Epoche definiert. Ein derartiges Trennverfahren ist jedoch mitunter problematisch, da Resultate des Mittelungsprozesses bereits in der Phase der Artefakteleminierung antizipiert und ggf. in Erwartung eines beschriebenen Effekts vorwärtsselektiert werden könnten.

### 8.1.6 **Digitale Filterung**

Das analoge Originalsignal wird im Zuge der elektronischen Aufnahme zunächst mit einer bestimmten zeitlichen Abtastrate (hier: 500 Hz) in digitale Punkte zerlegt. Die Fourier-Transformation bestimmt das Ausmaß jener Frequenzanteile, die in einer bestimmten Zeiteinheit vorkommen. Dabei wird davon ausgegangen, dass jede Kurvenform in eine Anzahl von Sinuskurven unterschiedlicher Frequenz zerlegt werden kann; die Summe der Einzelschwingungen muß dann das Originalsignal wiedergeben (Birbaumer & Schmidt, 1996). Liegt die Information im Zeitsignal vor, kann es von Interesse sein, bestimmte Komponenten isoliert zu betrachten. Zu diesem Zweck ist es möglich, nicht interessierende Anteile gleich Null zu setzen und im Anschluß die Rücktransformation (inverse Fouriertransformation) vorzunehmen. Auf diese Weise erhält man das gefilterte Frequenzsignal. Dieses Filterverfahren verursacht keinerlei Phasenverzögerung, sodass die gefilterten EEG-Kurven nicht nennenswert verzerrt sind (Basar, 1973). Nach einer solchen Zerlegung ist es möglich, die Veränderung der einzelenen Frequenzbänder im Zeitbereich des Wahrnehmungswechsels isoliert zu betrachten.

### 8.1.7 **Auswertungssoftware**

Zur Datenaufnahme und anschließenden Konvertierung (Segmentierung) des Datenstroms, sowie zur Ausmessung der Gipfelamplituden und Latenzen auf Basis der Einzelepochen im Delta-Band, wurde das Programm „EEG/EP-Analyse“ der Firma BrainData in der Version 3.10 eingesetzt. Die Analyse der erregungsauslösenden Epochen im Zeit (-Frequenz)bereich erfolgte mit dem Datenverabeitungsprogramm MATLAB (MATrix LABoratory, MathWorks, Version 7.4.0 (R2007a) für Linux/GNU), einer Software für numerische Rechenoperationen die für Berechnungen auf Matrizenbasis ausgelegt ist. Für die Bestimmung der Phasenbindungen auf Basis der Einzelepochen wurde die Software EEGLAB (v4. 512) herangezogen. EEGLAB ist eine freie toolbox zur Analyse elektrophysiologischer Potentiale auf der Basis einzelner oder gemittelter Signalepochen. Sie ist der kommerziellen Software MATLAB aufgesetzt und erlaubt dem Benutzer, durch ein grafisches Benutzer-Interface auf die mathematischen Skriptalgorithmen zuzugreifen, um Datenstrukturen zu analysieren und abzubilden. Die grafische Weiterverarbeitung erfolgte mit der Bildbearbeitungssoftware GIMP (Version 2.2.1).

### 8.1.8 Statistische Auswertung

Basar-Eroglu et al. (1993) finden eine langsame positive Potentialschwankung, die sie als funktional an den multistabilen Musterwechsel im EEG gebunden beschreiben und deren Hauptfrequenzkomponente im Delta-Band zu finden ist. Aufbauend auf diesem Befund konnte die quantitative Analyse des Delta-Bandes in dieser Untersuchung durch die Vermessung der Gipfelamplitude, ihrer Latenz und der Phase dieser Komponente realisiert werden. Das Signal-Rausch Verhältnis erlaubt dabei die manuelle Bestimmung der Kenngrößen Amplitude und Latenz bereits auf Basis der Einzelepochen (Abb. 8.3). Dieser Vorgang wurde für beide Untersuchungsstichproben, d.h. sowohl für die multistabile Versuchsanordnung als auch für die reizgebundene Kontrollbedingung durchgeführt.

Die Bestimmung der Phase der Deltabandkomponente erfolgte mithilfe sogenannter Zeit-Frequenz Analysen, die den Grad an Kohärenz der einzelnen ereigniskorrelierten Signalepochen zueinander berechnet und ihn für sämtliche Zeitpunkte farblich kodiert abbildet (*inter-trial-coherence (itc)*). Hierzu wurde ebenfalls die Fourier-Transformation herangezogen. Eine bootstrap Statistik trennte daraufhin die signifikanten Phasenkohärenzen von statistisch unbedeutsamen mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von einem Prozent (bootstrap significance level 0,01). Die Variation der Phasenlage wie sie besonders bei induzierten Kompontenen des EKPs auftritt führte zu einer Skalierung von 0 bis 0.3 Grad Phasenkopplung. Abbildung 8.4 stellt die zwei Phasen dieser Analyseprozedur dar.

Bei der Analyse der erhobenen Daten ist zu beachten, daß die anschließende Mittelung der ereigniskorrelierten Oszillationen in einem definierten Zeitfenster nur die phasengebundenen Oszillationen verstärkt, während nicht-phasengebundene Oszillationen bei dieser Form der Analyse vermindert werden oder komplett verloren gehen. Abbildung 8.5 veranschaulicht dies anhand zeitlich gebundener (evozierter) und nicht-zeitlich gebundener (induzierter) Gamma-Oszillationen. Um diesem Problem zu begegnen, wurden für die statistische Analyse des Alpha-Bandes (absolute) Effektivwerte herangezogen, die auf der Basis der Messung einzelner ereigniskorrelierter Epochen ermittelt werden konnten (näheres siehe Basar, 1983).

Um geeignete Zeitfenster für die Analyse der RMS-Werte im Alpha-Band definieren zu können, wurde auf Basis der Einzelepochen zunächst eine Hilbert-Transformation vorgenommen. Der Betrag dieser Transformation stellt die Amplitudenverläufe der Einzelsweeps in Form einer Hüllkurve des Signals dar (Abb. 8.6) (näheres zur Hilbert-Transformation siehe Bruns, 2003). Im Anschluß wurde nur noch die Hilbert-transformierte Spannung in den Mittelungsprozess einbezogen. Dadurch war gewährleistet, daß eine allzu starke Phasenverschiebung der Einzelsignale gegeneinander, wie sie bei der konventio-

nellen Mittelung antwortgebundener oszillatorischer Epochen aufgrund der Streuung der Antwortzeiten auftritt, reduziert werden konnte. Die gemittelte Antwort einzelner Hüllkurven enthält damit Potentialanteile, die im Zuge der Mittelung oszillatorischer Komponenten verloren gehen.

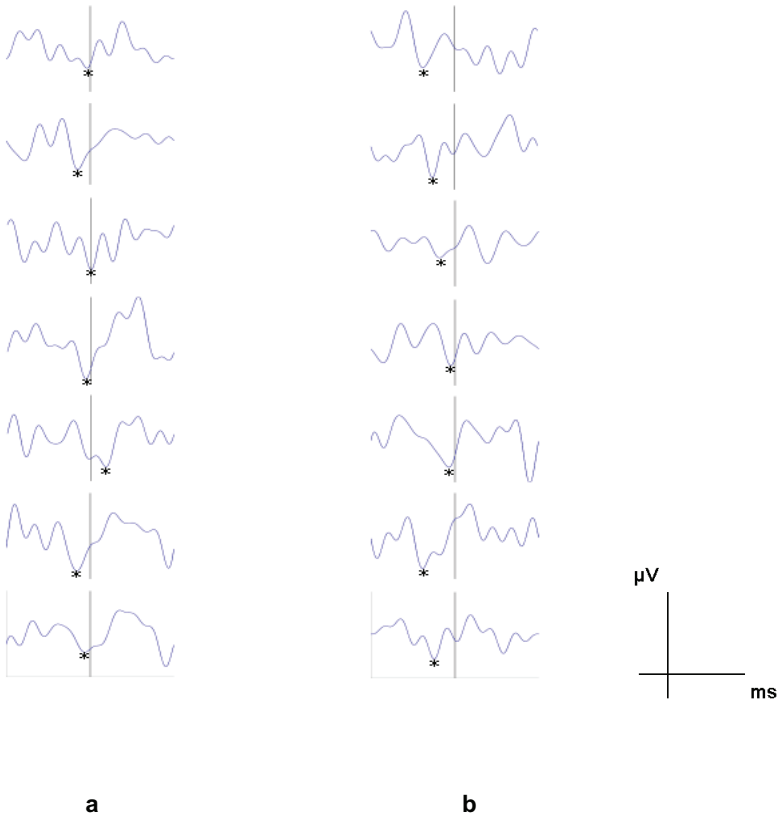



**Abb. 8.3** *Auszüge der im Delta-Band (0.5 – 4 Hz) gefilterten, ereigniskorrelierten Einzelepochen einer Versuchsperson aus der Untersuchungsstichprobe (a; Kinder), sowie der Referenzstichprobe (b; Erwachsene) während der Bearbeitung der stroboskopischen Alterbativbewegung. Die Gipfelamplitude jeder RGP ist mit ' * ' gekennzeichnet. Ableitort: P3. Ordinate: Amplitude (a: -35 – 35 µV, b: -20 – 20 µV); Abszisse: Zeit. Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck.*

Zur Ermittlung statistischer Haupt- und Interaktionseffekte fand das Allgemeine Lineare Modell (ALM) Anwendung. Die Überprüfung lokalisations- und bedingungsspezifischer Effekte der reversionsgebundenen EEG-Aktivität erfolgte für beide Untersuchungsstichproben (Kinder vs Erwachsene) durch varianzanalytische Verfahren mit Meßwiederholung (ANOVA repeated measures).

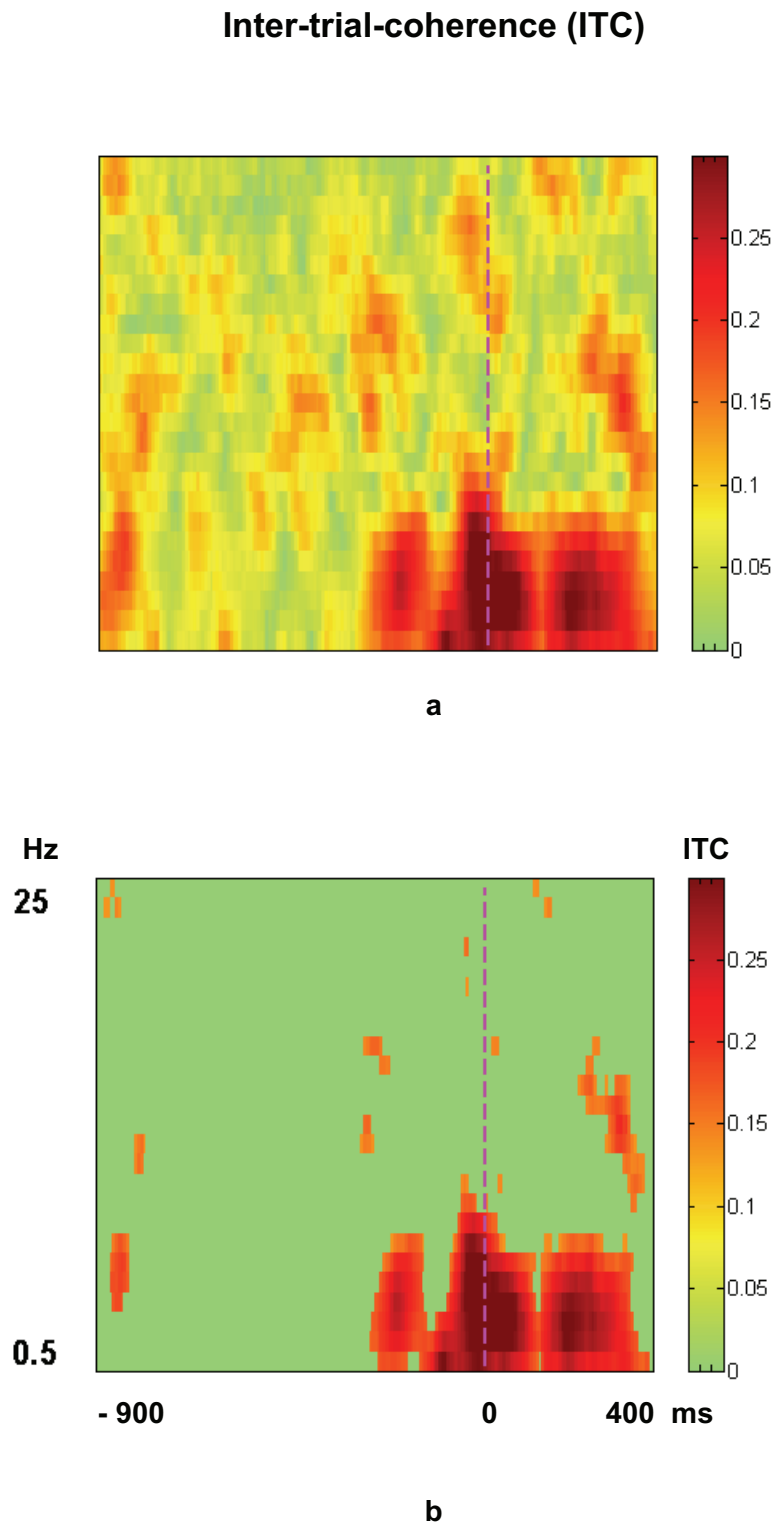



**Abb. 8.4** *Inter-trial-coherence (itc) im Frequenzbereich zwischen 0,5 und 25 Hz (Ordinate) und im Zeitbereich von -900 bis 400 ms (Abszisse). Die senkrechte Linie markiert den Nullpunkt (Knopfdruck). Farbig kodiert ist die Phasenkopplung zwischen 0.0 – 0.3. a: Darstellung ohne statistische Berechnungen. b: Berechnung einer bootstrap Statistik. Die rot eingefärbten Gebiete markieren eine statistisch bedeutsame (p<0.01) Kohärenz der Phasenlage zwischen sämtlichen Einzelepochen der Stichprobe. Die grünen Bereiche enthalten dagegen keinerlei bedeutsame Phasenbindungen.*

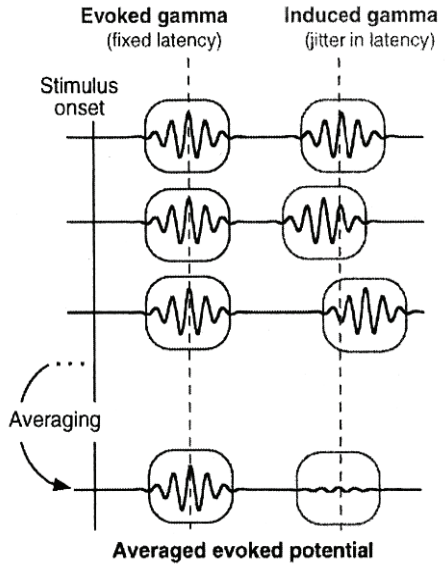



**Abb. 8.5** *Evozierte und induzierte ereigniskorrelierte Oszillationen (EKO) am Beispiel von Gamma-Oszillationen. Evozierte Aktivität ist durch eine feste zeitliche Beziehung der Phasenlage zum experimentellen Ereignis gekennzeichnet. Die entsprechende Aktivität schlägt sich daher auch im gemittelten Signal nieder (links). Die induzierte Aktivität (rechts) hat aufgrund des latency-jitters eine Variation der Phasenlage von Messung zu Messung zur Folge, sodaß sich die im Einzelfall vorhandene Signalaktivität herausmittelt (Abbildung entnommen aus: Tallon-Baudry, 1999).*

Für beide Untersuchungsgruppen wurde ein Zwischensubjektfaktor (BEDINGUNG, zweifach gestuft: SAB vs exogene Kontrollbedingung) und ein Innersubjektfaktor (ABLEITORT, vierfach gestuft: frontal, zentral, parietal, okzipital) definiert. Die Elektrodenpositionen wurden dabei zu „regions of interest (roi)“ (Mecklinger & Pfeifer, 1996) zusammengefasst, da die Anwendung des ANOVA-Verfahrens auf EEG-Daten einen Verlust der statistischen Aussagekraft der Ergebnisse mit sich bringt (Oken & Chiappa, 1986). Demzufolge wurden die Positionen f3 und f4 zu der roi „frontal“, c3 und c4 zu „zentral“, p3 und p4 zu „parietal“, sowie o1 und o2 zu „okzipital“ zusammengefasst. Zur Überprüfung, ob eine Sphärizitätsverletzung vorliegt, wurde der Mauchly-Test auf Sphärizität angewandt. War das Ergebnis positiv, wurden im weiteren Verlauf ausschließlich Greenhouse-Geisser-korrigierte Werte verwendet. Eine post-hoc Analyse zur Überprüfung von Mittelwertsunterschieden zwischen den Ableitorten innerhalb einer experimentellen Bedingung erfolgte mithilfe einer einfaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA) mit Messwiederholung auf dem Faktor Zeit. Zur konkreten Beschreibung der Unterschiede wurden t-test für gepaarte und unabhängige Stichproben herangezogen.

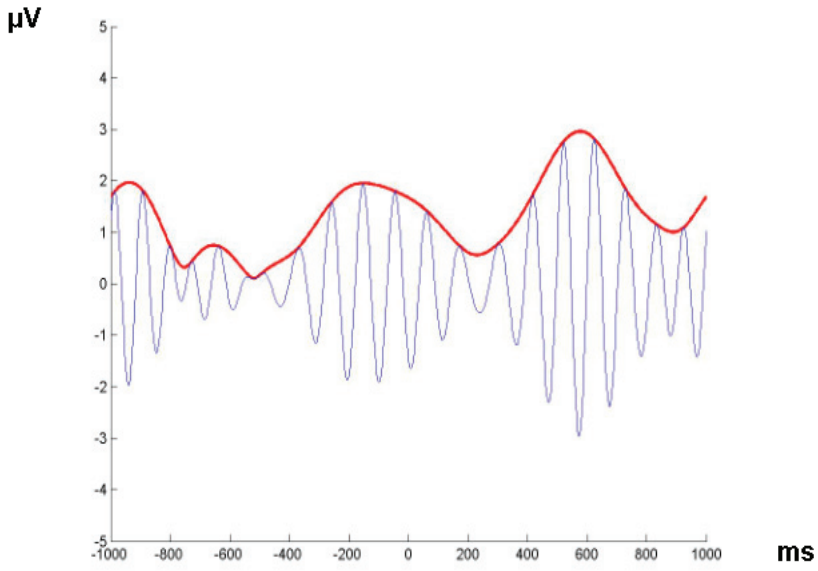



**Abb. 8.6** *Hüllkurve (rot) einer Alpha-Oszillation.*

Im Anschluss folgt die Darstellung der Ergebnisse der vorliegenden EEG-Studie, wobei die Effekte innerhalb der einzelnen Frequenzbänder isoliert voneinander vorgestellt werden. Es wird Inhalt der Diskussion sein, die auf diese Weise getrennten Resultate wieder zusammenzuführen und gemeinsam mit den Ergebnissen der psychophysischen Untersuchung einer interpretativen Deutung zu unterziehen.

## 8.2 Ergebnisse im Delta-Band (0,5 – 4 Hz)

Die Analyse des Delta-Bandes findet unter Hinzuziehung einer Erwachsenenpopulation (Referenzstichprobe) statt, wobei über die vergleichende Zusammenschau von Modulation und Topographie der reversionsgebundenen Positivierung (RGP) Aussagen über die altersspezifische Entwicklung der bioelektrischen Antwort auf einen (multi)stabilen Bewegungsreiz getroffen werden. Dabei wird insbesondere geprüft, ob die RGP als Indikator für die Anwendbarkeit von Johnsons Theorie der interaktiven Spezialisierung (2000) herangezogen werden kann. An diese Komponentenanalyse schließt eine frequenzanalytische Betrachtung des Alpha- und Thetabandes vor dem Hintergrund des Konzepts ereigniskorrelierter Oszillationen von Basar et al. (1999) an. Dabei liegen die Ergebnisse als

ereigniskorrelierte Oszillationen (EKO), bzw. deren Hilbert-Transformierte und als Effektivwerte (rms-Werte) vor.

In den ereigniskorrelierten Potentialen und -Oszillationen soll nach Signaleigenschaften gesucht werden, die mit dem Wahrnehmungswechsel der SAB einhergehen und damit funktional an eine perzeptuelle Umorganisation gekoppelt sind. Der Knopfdruck, der in den folgenden Zeitsignalen auf den Zeitpunkt t=0 ms gesetzt ist, stellt den Abschluss dieses Prozesses dar. Die Suche nach relevanten Signalkomponenten bezieht sich folglich in erster Linie auf den Zeitraum (in diesem Fall die Sekunde) vor dem Knopfdruck. Aufgrund der unterstellten Parallelität motorischer und perzeptueller Verarbeitungswege können die Prozesse im Falle besonderer kognitiver Beanspruchung (Stimuluskomplexität) bei gleichzeitig geringer Schwierigkeit der Antwortauswahl auch über den Zeitpunkt des Knopfdruckes hinausreichen (Kugler et al., 1993).

### 8.2.1 Ergebnisse im Zeitsignal

Die Abbildungen 8.7 und 8.8 zeigen das Ergebnis der nahezu ungefilterten (0.5-48 Hz) Gesamtmittelungen der Potentialverläufe aller 14 Versuchspersonen bei der Bearbeitung der SAB (Abb. 8.7) und der reizgebundenen Kontrollbedingung (Abb. 8.8). In den Abbildungen 8.9 und 8.10 sind die Filtergrenzen für das Delta-Band (0.5–4 Hz) gesetzt. Auffällig innerhalb beider experimenteller Bedingungen ist die Positivierung des EKPs vor, bzw. innerhalb der Kontrollbedingung auch auf oder nach dem Knopfdruck (t=0). Am deutlichsten tritt diese Komponente an posterioren Ableitorten (O1, O2, P3 und P4) hervor, wobei ihre Gipfelamplitude zu den frontalen Lokationen hin deutlich abnimmt.

Die Filterung im Delta-Band zeigt, dass sich die Positivierung hauptsächlich aus Aktivität innerhalb diesen Frequenzbandes zusammensetzt. Bei der Bearbeitung der multistabilen Versuchsbedingung tritt die maximale Amplitude der gesamtgemittelten Auslenkungen über den Ableitpositionen p3 und p4 mit 11,13 bzw. 12,76 µV, sowie an o1 und o2 mit 10,34 und 10,94 µV auf. Wie zuvor erwähnt, nimmt die mittlere Amplitudenpower zu den anterioren Kortexregionen hin mehr und mehr ab, sodass sie über zentralen Ableitorten nur noch 7,93 (c3), bzw. 9,93 (c4) µV und an frontal platzierten Elektroden nurmehr 4,36 (f3) und 4,49 (f4) µV beträgt. Abbildungen 8.10 veranschaulicht den Effekt und macht insbesondere das Verhältnis der geringen Signalstärke an frontalen Ableitorten gegenüber sämtlichen anderen Elektrodenpositionen deutlich. Darüber hinaus fällt die Positivierung über allen Positionen der rechten Hemisphäre größer aus als über dem jeweiligen Pendant der linken. Über sämtlichen Ableitorten tritt die mittlere Gipfelamplitude der Delta-Komponente recht stabil zu einem Zeitpunkt von etwa 100 ms vor der Knopfdruckreaktion auf (vergl. Abb. 8.11). Der Beginn der Potentialauslenkung erweist sich ebenfalls

über alle Ableitpositionen hinweg als annähernd gleichverlaufend mit einem Beginn etwa 300 ms vor dem Knopfdruck. Mit Ausnahme der frontalen Ableitorte zieht dabei jede Positivierung eine starke Negativierung mit einer maximalen Ausprägung etwa 400 ms nach dem Knopfdruck nach sich.

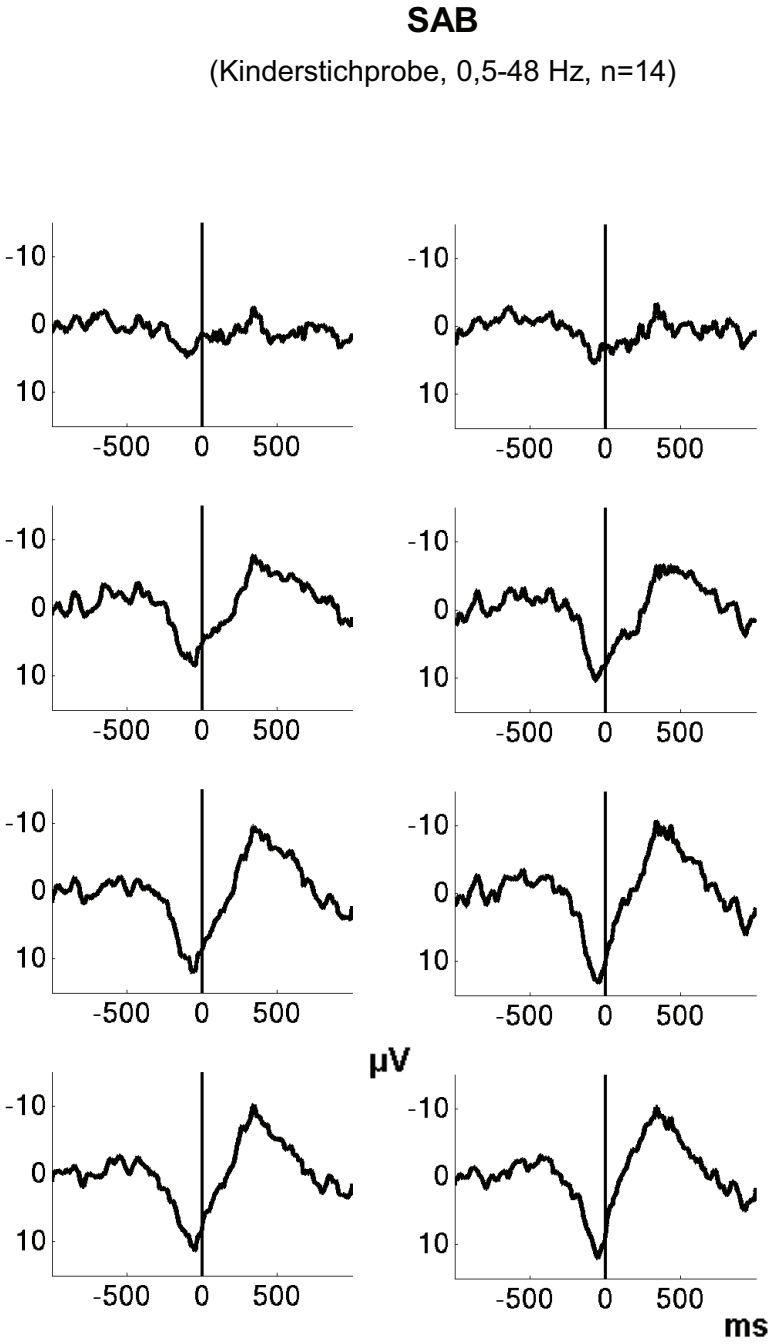



**Abb. 8.7** *Gesamtmittelungen der nahezu ungefilterten (0.5–48 Hz) Potentialverläufe der Versuchsstichprobe während der Bearbeitung der stroboskopischen Alternativbewegung (SAB). Die Anordnung der Abbildungen entspricht den im Experiment verwendeten Ableitpositionen. Paarweise von oben nach unten: f3-f4, c3-c4, p3-p4, o1-o2. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

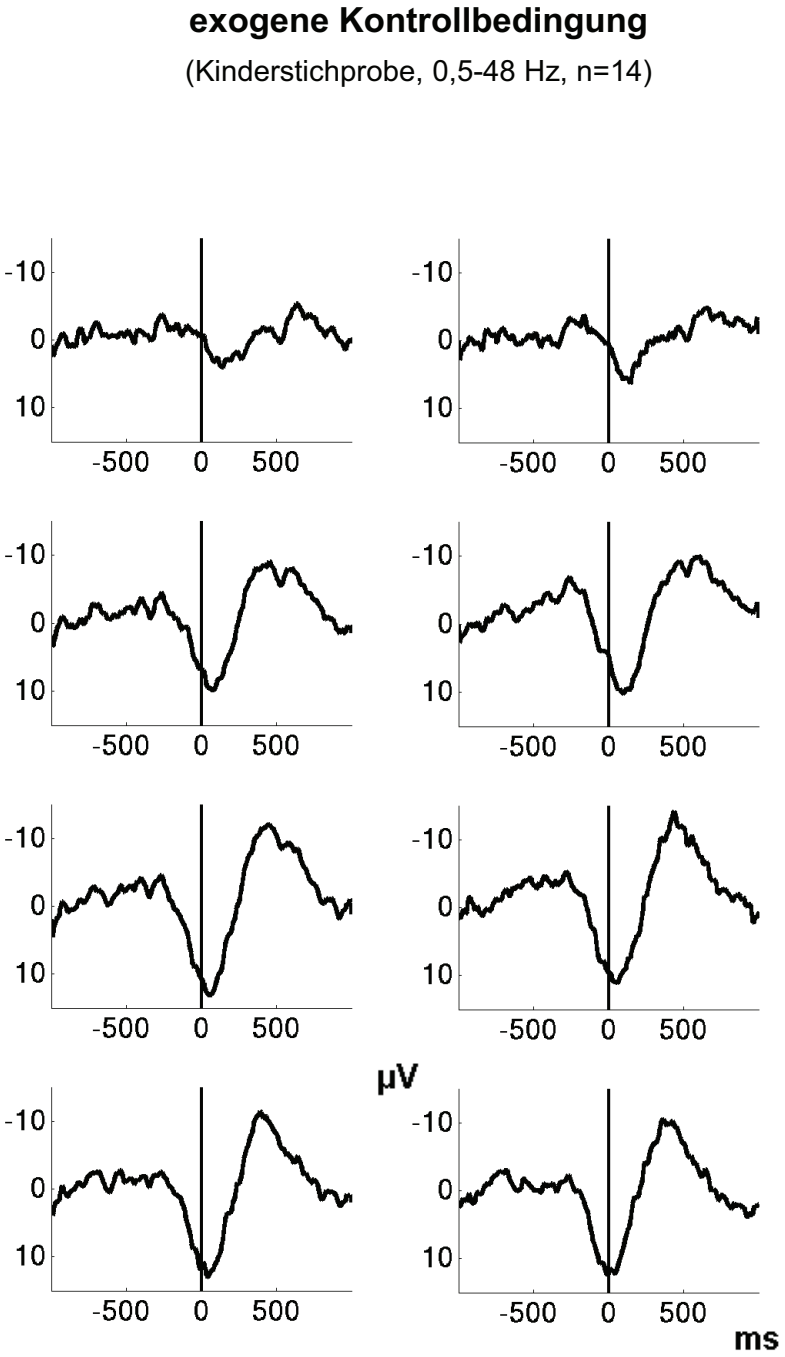



**Abb. 8.8** *Gesamtmittelungen der nahezu ungefilterten (0.5 – 48 Hz) Potentialverläufe der Versuchsstichprobe während der Bearbeitung der reizgebundenen Kontrollbedingung. Die Anordnung der Abbildungen entspricht den im Experiment verwendeten Ableitpositionen. Paarweise von oben nach unten: f3-f4, c3-c4, p3-p4, o1-o2. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

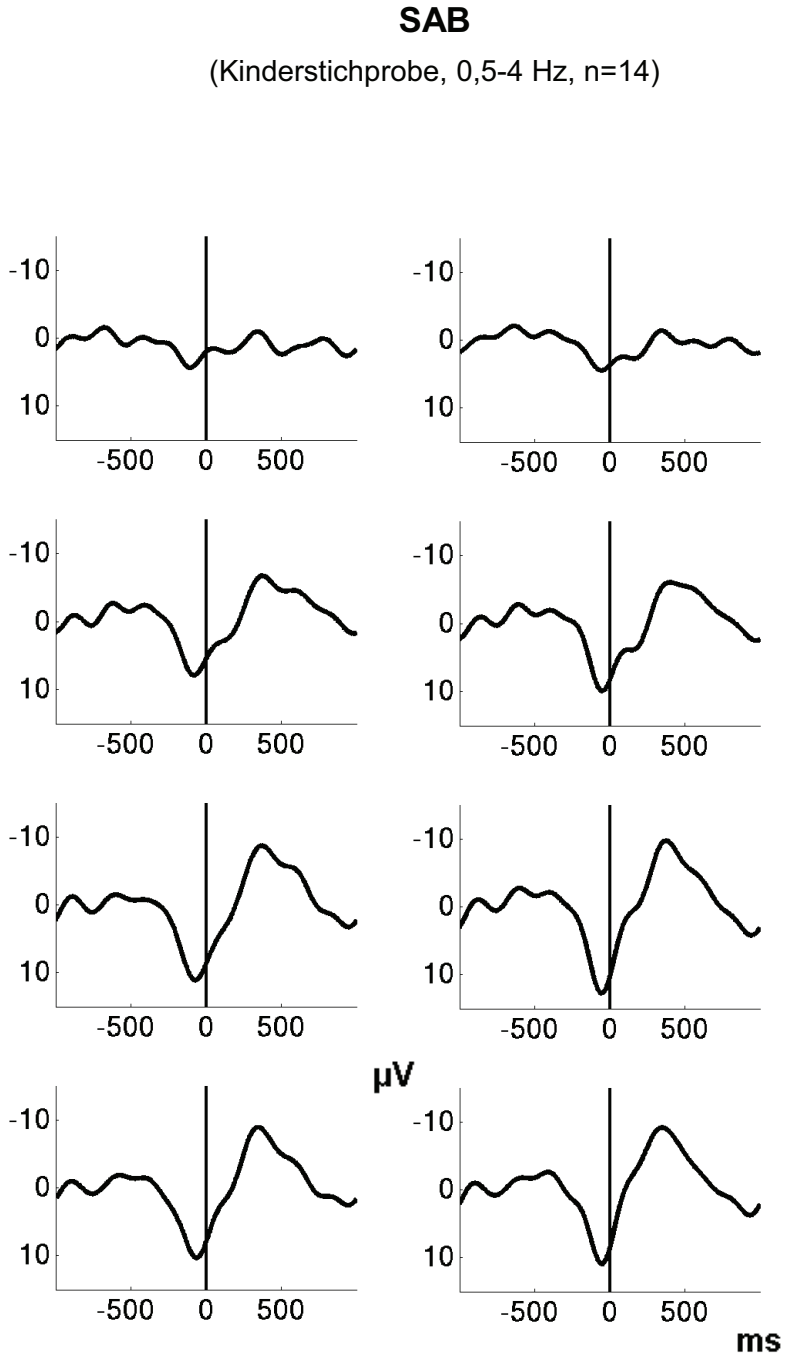



**Abb. 8.9** *Gesamtmittelungen der Potentialverläufe der Untersuchungsstichprobe im Delta-Band (0.5 – 4 Hz) während der Bearbeitung der stroboskopischen Alternativbewegung (SAB). Die Anordnung der Abbildungen entspricht den im Experiment verwendeten Ableitpositionen. Paarweise von oben nach unten: f3-f4, c3-c4, p3-p4, o1-o2. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

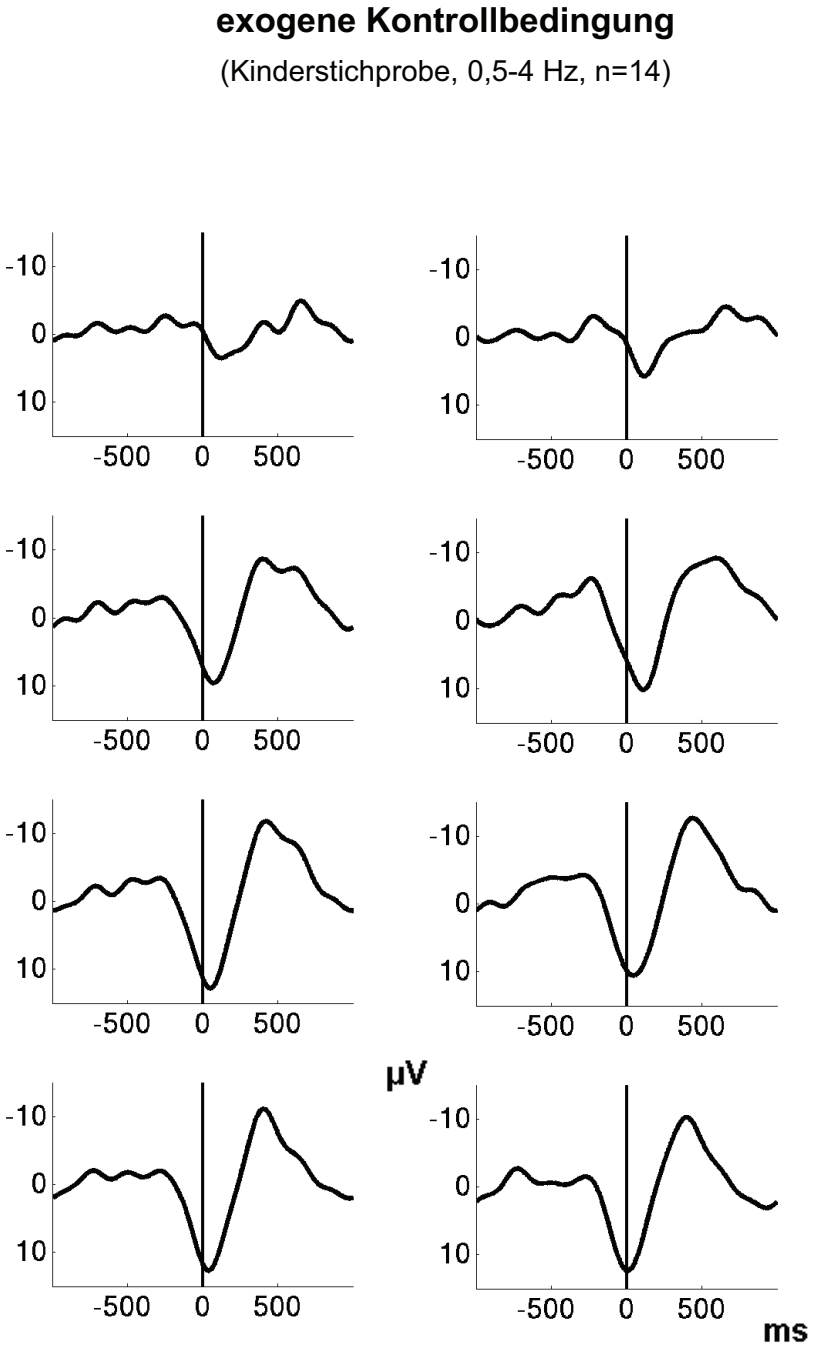



**Abb. 8.10** *Gesamtmittelungen der Potentialverläufe der Versuchsstichprobe im Delta-Band (0.5 – 4 Hz) während der Bearbeitung der reizgebundenen Kontrollbedingung. Die Anordnung der Abbildungen entspricht den im Experiment verwendeten Ableitpositionen. Paarweise von oben nach unten: f3-f4, c3-c4, p3-p4, o1-o2. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

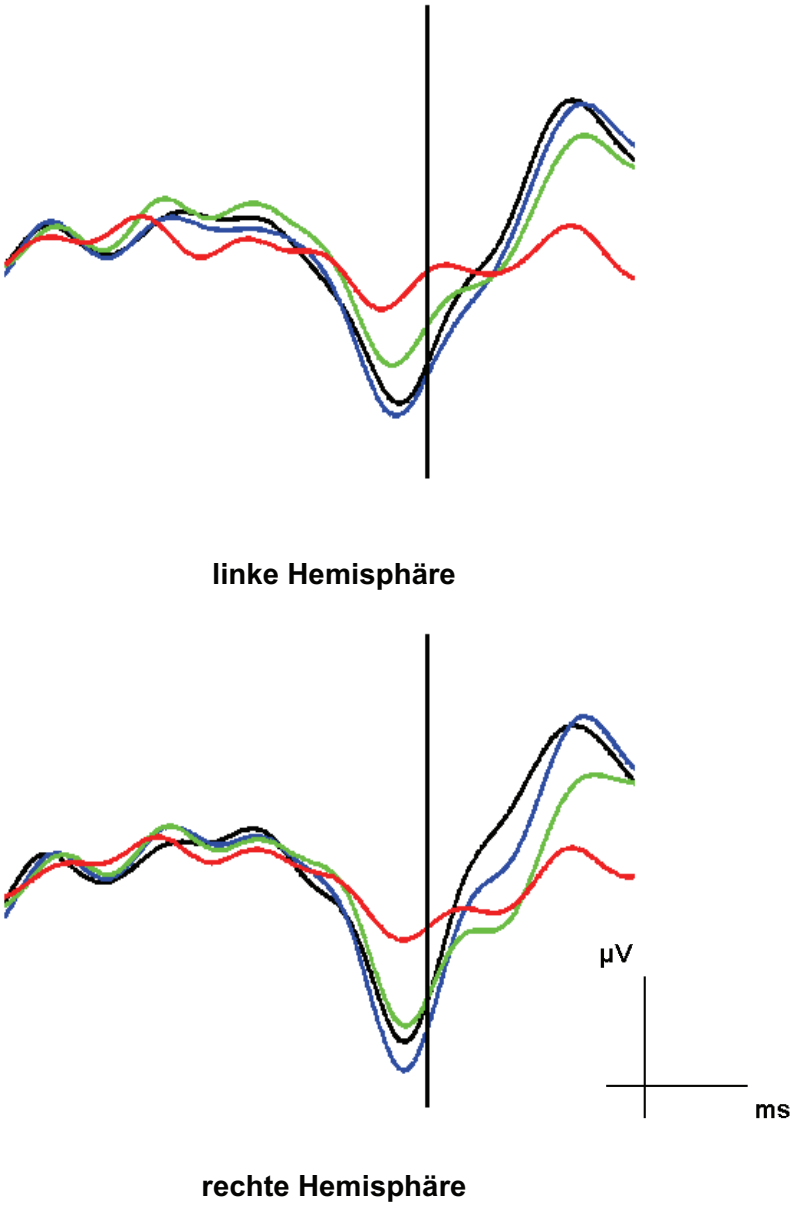



**Abb. 8.11** *Elektrokortikale Antwort der Versuchsstichprobe im Delta-Band (0.5-4 Hz) auf einen Bewegungswechsel der SAB. Frontal (rot), zentral (grün), parietal (blau), okzipital (schwarz). Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

Die Modulation der Delta-Komponente, die bei der Bearbeitung des reizgebundenen Kontrollmusters evoziert wird, entspricht in weiten Teilen der einer oben beschriebenen RGP. Abbildung 8.12 legt die elektrokortikalen Antworten beider Versuchsbedingungen zur Veranschaulichung übereinander. Dabei wird deutlich, dass sich die Potentiale hinsichtlich ihrer topographischen Verteilung sowie ihrer Verlaufscharakteristik nicht oder nur in geringem Maße unterscheiden. Im Falle der Gipfelamplituden scheint das reizgebundene Muster an den posterioren Registrierpunkten mit Ausnahme des rechts-parietalen Ableitorts größere Amplituden zu evozieren.

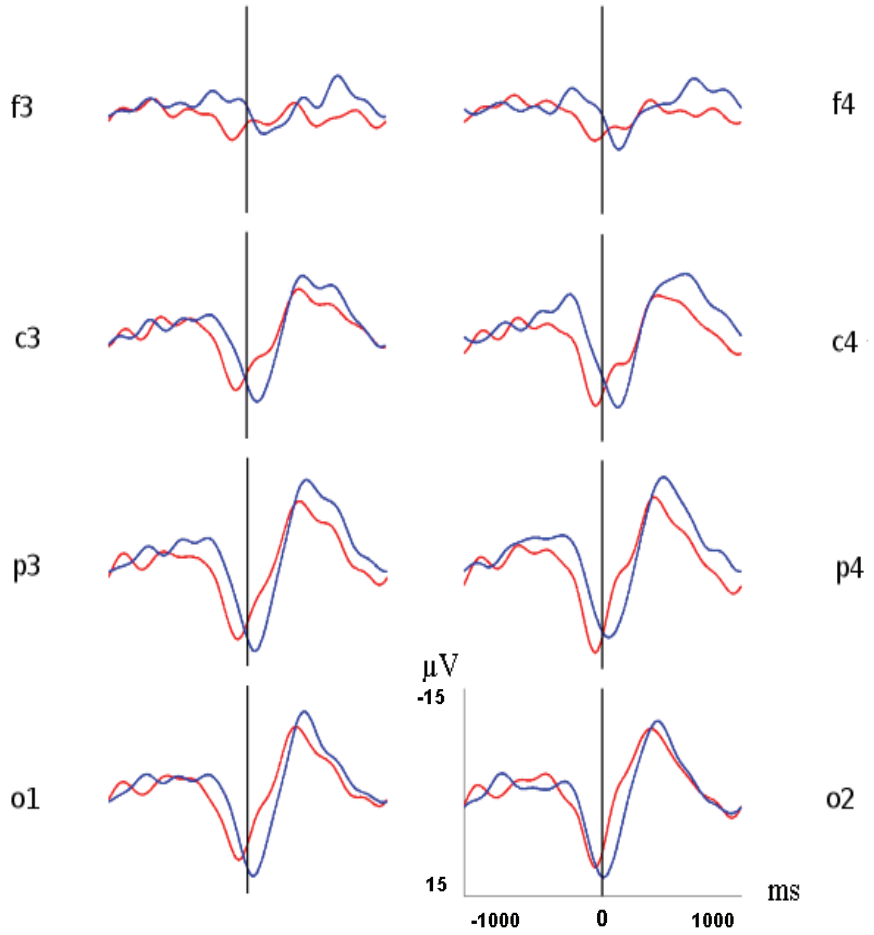



**Abb. 8.12** *Gesamtmittelungen der Potentialverläufe der Versuchsstichprobe im Delta-Band (0.5 – 4 Hz) während der Bearbeitung der SAB (rot) und der reizgebundenen Kontrollbedingung (blau). Die Anordnung der Abbildungen entspricht den im Experiment verwendeten Ableitpositionen. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV): -15 – 15. Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms): -1000 – 1000. Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

Diese Unterschiede sind auf dem Hintergrund der Mittelungsproblematik nicht-reizgebundener Signalepochen nur bedingt aussagekräftig (näheres dazu im folgenden Abschnitt und in Kapitel 8.1.8). Einzig die Latenz der Peakamplitude scheint bis hoch auf die Ebene der Gesamtmittelungen einen systematischen Effekt zu zeigen: An sämtlichen Ableitorten durchläuft die Delta-Antwort auf einen reizgebundenen Bewegungswechsel ihr Maximum später als eine endogen induzierte Potentialschwankung. Dies gilt besonders für die frontalen Ableitorte an denen sich die (wenn auch gering ausgeprägte) Positivierung erst weit nach der Knopfdruckreaktion zeigt.

Wie alle induzierten Potentialkomponenten des EKPs unterliegt auch die hier beschriebende Positivierung einer hohen intra- und interindividuellen Variabilität. Insbeson-

dere die Variation der Phasenlage von Messung zu Messung führt zur „Verschmierung“ oder kompletten Herausmittelung ursprünglich vorhandener Signalkomponenten aus der (gesamt-)gemittelten Antwortkurve (vergl. Kapitel 8.1.8). Eine zuverlässige Quantifizierung der elektrophysiologischen Daten kann daher nicht ausschließlich auf Basis gemittelter Signalepochen stattfinden. Abbildung 8.13 demonstriert den interpersonell variierenden zeitlichen Bezug der endogenen Antwortkomponente zum experimentellen Markersignal (Knopfdruck) auf Basis einzelner Personenmittelwerte.

Die Peakamplituden der einzelnen Mittelwerte streuen an den posterioren Abelitorten (o1, o2, p3, p4) etwa im Bereich von -200 ms bis 0. Zentral variieren sie nur unbedeutend stärker, an frontalen Ableitelektroden dagegen zeigt sich ein unregelmäßigeres Bild; die Kopplung in der Phase, die die Komponenten an den übrigen Positionen auszeichnet, findet sich hier nur noch auf geringem Niveau. Die topographische Verteilung der Maximalampltude jedes Personenmittelwerts entspricht dabei den Verhältnissen innerhalb der Gesamtmittelungen: An frontalen Ableitorten tritt die deutlich geringste Signalaktivität hervor (*f3*: Mw: 5,7 µV; Stabw: 2,5; *f4*: Mw: 5,3 µV; Stabw: 3,3). Mit Abstand folgen die zentralen (*c3*: Mw: 10,7 µV; Stabw: 3,0; *c4:* Mw: 11,0 µV; Stabw: 2,5) und okzipitalen (*o1*: Mw: 11,3 µV; Stabw: 3,0; *o2:* Mw: 11,7 µV; Stabw: 2,7) Positionen. Die parietalen Elektroden greifen die stärksten Amplitudenwerte ab (*p3:* Mw: 13,2 µV; Stabw: 3,3; *p4:* Mw: 14,5 µV; Stabw: 2,4).

Neben diesen interindividuellen Latenzverschiebungen variiert das endogene Potential ebenfalls intrapersonell. Abbildung 8.14 demonstriert die Streuung der deltagefilterten Einzelepochen an den okzipitalen Ableitelektroden einer repräsentativen Versuchsperson.

Um den Latenzverschiebungen, bzw. den daraus resultierenden Mittelungseffekten zu begegnen, wurde die Quantifizierung sämtlicher Kenngrößen im Delta-Band über die Vermessung der Einzelepochen realisiert. In den anschließenden Mittelungsprozess fanden daher ausschließlich numerische Werte einzug. Die Ableitpositionen wurden darüber hinaus zu den „region of interests“ (roi) frontal, zentral, parietal und okzipital zusammengefasst (vergl. Kapitel 8.1.8). Das Histogramm in Abbildung 8.15 zeigt die mittlere Gipfelamplitude jeder Kortexregion innerhalb der mehrdeutigen und der reizgebundenen Versuchsbedingung. Die Unterschiede zwischen den experimentellen Bedingungen fallen dabei über dem okzipitalen (SAB: *Mw*: 20,34, *Stabw*: 3,26; Kontrollbedingung: *Mw*: 21,49; *Stabw:* 4,24) und parietalen (SAB: *Mw:* 20,82, *Stabw:* 2,50; Kontrollbedingung: *Mw:* 22,29*, Stabw:* 3,95) Areal am größten aus. Zentral finden sich nur geringfügige Abweichungen (SAB: *Mw:* 18,89, *Stabw:* 3,37; Kontrollbedingung: *Mw:* 18,43, *Stabw:* 2,96).

Über dem frontalen Areal induzieren beide Versuchsbedingungen eine annähernd gleiche mittlere Amplitude (SAB: *Mw:* 15,69, *Stabw:* 3,13; Kontrollbedingung: *Mw:* 15,79, *Stabw:* 1,91)

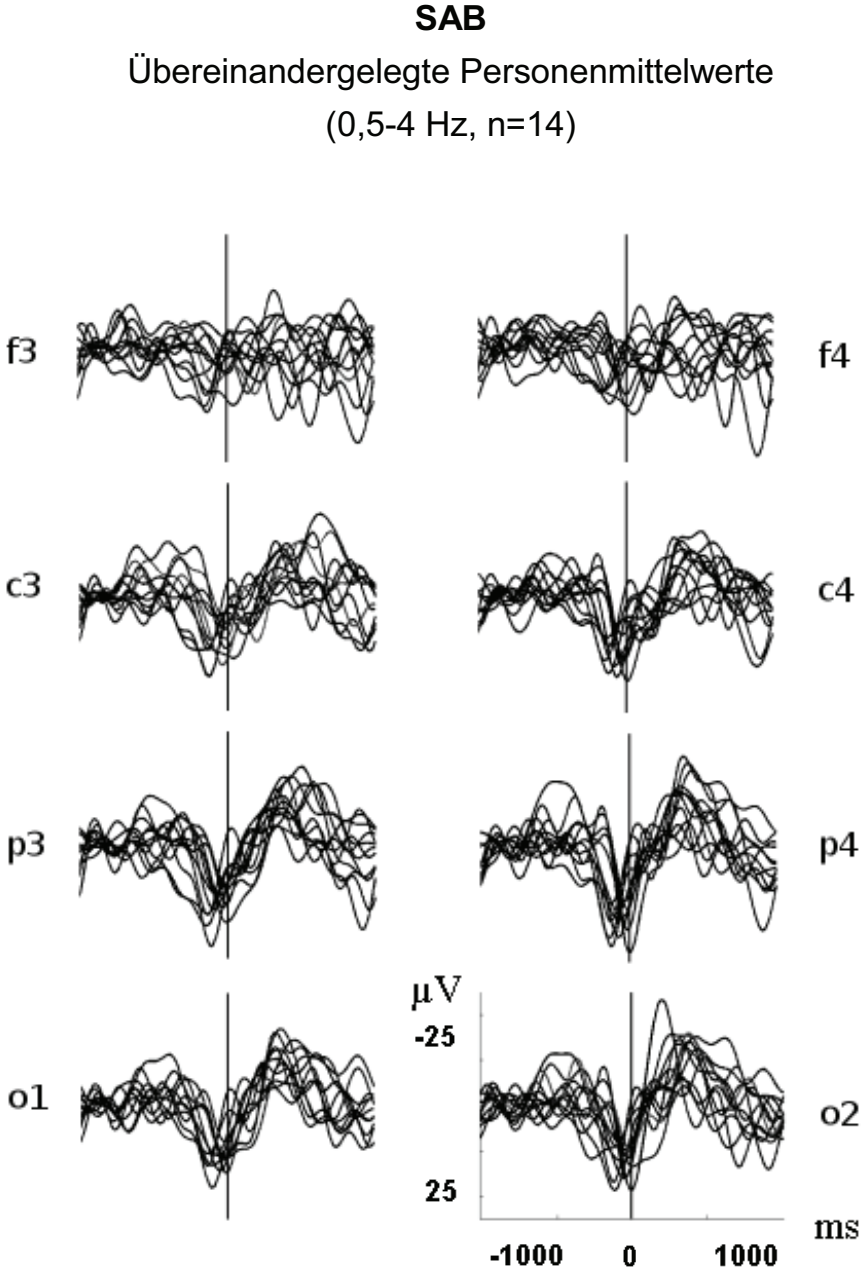



**Abb. 8.13** *Streuung der Mittelwerte der Potentialverläufe sämtlicher Versuchspersonen (n=14) der Versuchsstichprobe im Delta-Band (0.5 – 4 Hz) während der Bearbeitung der stroboskopischen Alternativbewegung (SAB). Die Anordnung der Abbildungen entspricht den im Experiment verwendeten Ableitpositionen. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV): -25 – 25. Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms): -1000 – 1000. Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0). Aus der Mittelung der einzelnen Kurven resultieren die Gesamtmittelungen in Abbildung 8.8.*

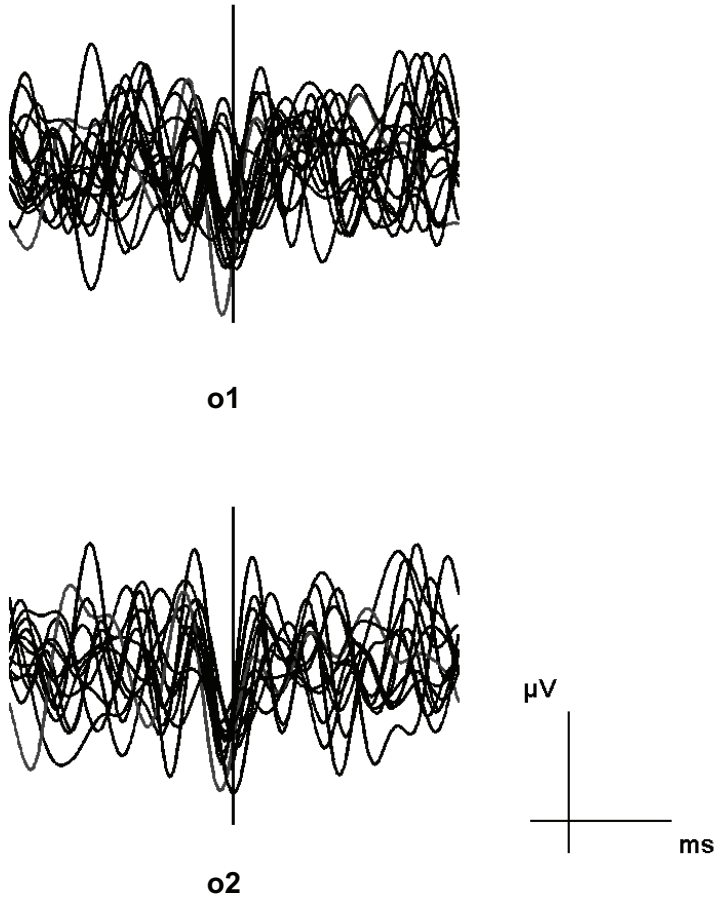



**Abb. 8.14** *Streuung der elektrokortikalen Antwort einer repräsentativen Versuchsperson auf einen Bewegungswechsel der SAB. Im Delta-Band (0.5-4 Hz) gefilterte Einzelepochen. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms): -1000 – 1000. Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

Die teststatistische Analyse ergab einen hochsignifikanten Haupteffekt für den Faktor ABLEITORT *(F(3)= 77,121; p<0,001)*. Innerhalb der multistabilen Bedingung erlaubte die Überprüfung dieser Unterschiede durch eine einfaktorielle ANOVA *(F(3)= 36,476; p<0,001)* die Konkretisierung des Effektes mittels einer post hoc Testung auf Basis eines t-tests für gepaarte Stichproben. Dabei zeigt sich, dass die frontale Region gegenüber allen anderen Arealen eine signifikant (p<0,001) niedrigere Deltaband Komponente ausbildet (vs zentral: *T(26)= -5,918;* vs parietal: *T(26)= -9,353;* vs okzipital: *T(26)= -7,054). O*kzipitale und parietale Regionen weisen dagegen keine bedeutsamen Unterschiede auf. Ähnlich wie an den frontalen Ableitorten, fällt auch die Komponente im zentralen Registrierbereich gegenüber den posterioren Regionen statistisch bedeutsam geringer aus (vs parietal: *T(26)= -4,006, p<0,001;* vs okzipital: *T(26)= -2,643; p<0,05).*

Für die reizgebundene Kontrollbedingung finden sich die gleichen Verhältnisse. Eine einfaktorielle ANOVA (*F(2,166)= 41,464, p<0,001*) erlaubt die Gegenüberstellung

der Resultate aus den Einzelregionen. Dabei induziert die frontale Region wiederum eine hochsignifikant (p<0,001) niedrigere Deltaantwort in Bezug zu sämtlichen übrigen Arealen (vs zentral: *T(26)= -5,763;* vs parietal: *T(26)= -9,900;* vs okzipital: *T(26)= -7,827*). Zwischen parietalen und okzipitalen Lokationen findet sich auch in dieser Versuchsbedingung kein bedeutsamer Amplitudenunterschied. Die im Zentralbereich hervorgerufene Deltakomponente fällt auch hier gegenüber beiden posterioren Ableitregionen signifikant geringer aus (vs parietal: *T(26)= -5,495, p<0,001;* vs okzipital: *T(26)= -3,901, p=0,001*). Zwischen den Bedingungen fand sich kein Haupteffekt (Faktor BEDINGUNG: SAB vs reizgebundene Kontrollbedingung), ein Interaktionseffekt (ABLEITORT vs BEDINGUNG) war allenfalls auf Trendniveau nachzuweisen (F= 2,267; p<0,096).

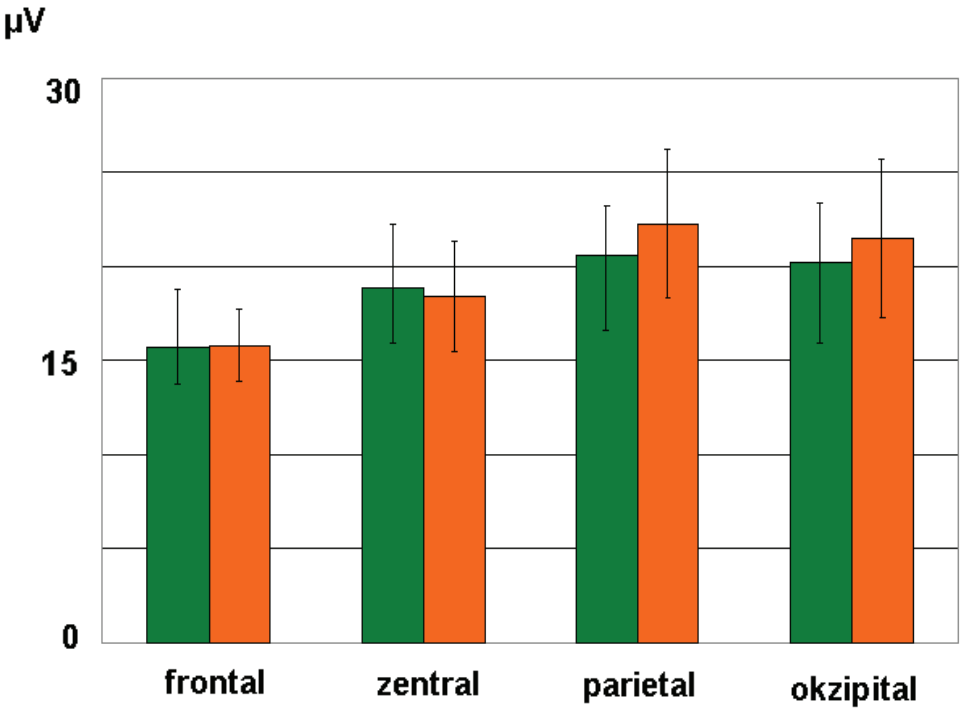



**Abb. 8.15** *Mittlere Maximalamplitude der positiven Delta-Komponente innerhalb der Versuchsstichprobe für die multistabile Bedingung (grün) und während der Bearbeitung des reizgebundenen Kontrollparadigmas (orange) an den jeweiligen „regions of interest". Von links nach rechts: frontal, zentral, parietal, okzipital. Ordinate: 0-30 µV.*

Die Latenzwerte als zweiter Parameter zur umfassenden Charakterisierung der Komponente sind in Abbildung 8.16 dargestellt. Die gemittelte Peakamplitude der Positivierung tritt dabei innerhalb der multistabilen Reizbedingung über sämlichen Ableitregionen hinweg früher auf als im Zuge der Registrierung der reizgebundenen Kontrollbedingung. In beiden Versuchsbedingungen wird darüber hinaus die maximale Auslenkung zunächst in frontalen (SAB: *Mw:* -172, *Stabw:* 50; Kontrollbed.: *Mw:* -198, *Stabw:* 58) und

okzipitalen (SAB: *Mw:* -164, *Stabw:* 47; Kontrollbed.: *Mw:* -193, *Stabw:* 62) Regionen registriert. Die zentralen (SAB: *Mw:* -160, *Stabw:* 42; Kontrollbed.: *Mw:* -180, *Stabw:* 56) und parietalen (SAB: *Mw:* -160, *Stabw:* 48; Kontrollbed.: *Mw:* -183, *Stabw:* 49) Ableitorte folgen zeitlich versetzt und gleichauf.

Die Haupteffekte (ABLEITORT und BEDINGUNG) sind dabei zu einem Teil nur auf Trendniveau signifikant. Sie sollen an dieser Stelle dennoch kurz vorgestellt werden: Zunächst ergibt sich für den Faktor ABLEITORT lediglich ein Effekt auf Tendenzniveau: *F(3)= 2,434, p< 0,067.* Zwischen den Bedingungen fand sich ein statistisch bedeutsamer zweiter Haupteffekt (BEDINGUNG: SAB vs reizgebundene Kontrollbedingung): *F(1)= 3,874; p= 0,05.* Die nachfolgende Analyse durch einen t-test für gepaarte Stichproben findet dagegen nur auf Trendniveau statt (*F(2,415)= 2,603; p<0,073*). An frontalen (*T(23)=8,28; p<0,081*) und okzipitalen *(T(23)= 1,935; p<0,065)* Ableitorten bewegen sich die Zwischensubjekteffekte daher auch nicht über eine Tendenz hinaus. An den verbleibenden Lokationen ergaben sich keine statistischen Effekte.

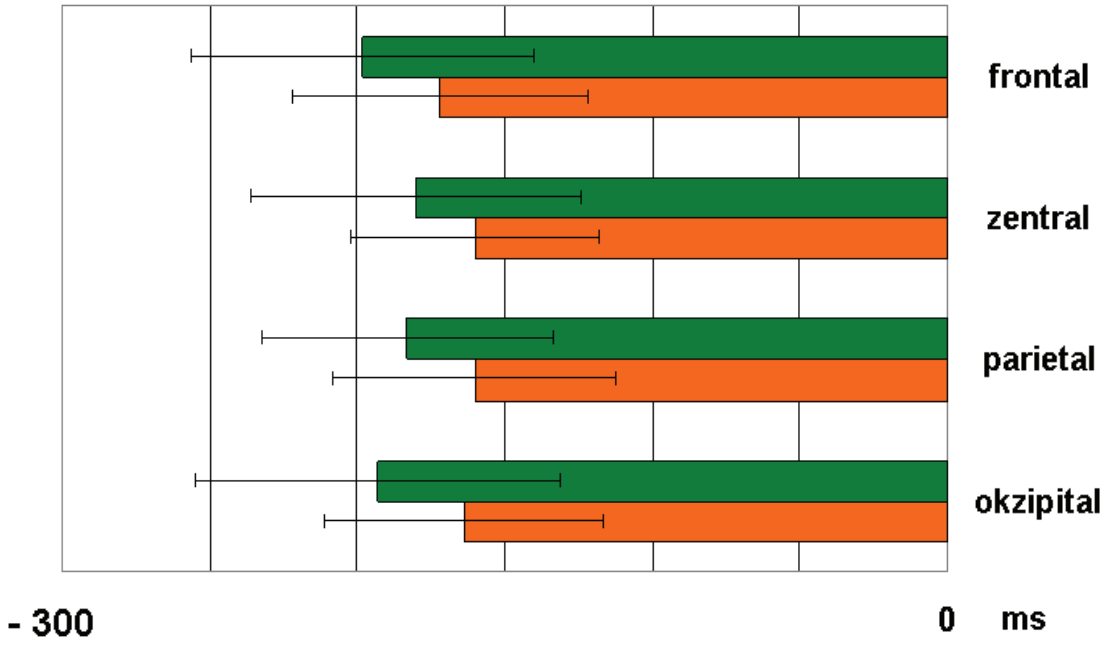



**Abb. 8.16** *Mittlere Latenz der Gipfelamplitude der positiven Delta-Komponente innerhalb der multistabilen Versuchsbedingung (grün) und während der Bearbeitung des reizgebundenen Kontrollparadigmas (orange) an den entsprechenden „regions of interest" für die Untersuchungsstichprobe (Kinder). Die Null markiert den Knopfdruck.*

### 8.2.2 Entwicklungsspezifische Einordnung

Die bislang gewonnenen Erkenntnisse über die relevanten Kenngrößen der reversionsgebundenen Delta-Komponente sollen im Folgenden an eine Referenzstichprobe (erwachsene Vpn) angelegt werden, um die Grundlage für eine entwicklungsspezifische Charakterisierung des an dem Wahrnehmungswechsel beteiligten bioelektrischen Verarbeitungsalgorithmusses zu schaffen. Die Zusammenschau beider Populationen findet dabei zunächst wieder auf Basis von Kurvenmittelwerten statt. Im Anschluß daran erfolgt die Quantifizierung über die Einzelepochen.

Abbildung 8.17 legt die gesamtgemittelten Potentialanteile des Deltabandes innerhalb der Untersuchungsstichprobe (Kinder) und der Referenzstichprobe (Erwachsene) während der Bearbeitung der SAB übereinander. Die von den Kindern evozierte Antwort fällt dabei an sämtlichen Ableitorten um ein vielfaches größer aus. Im folgenden sind ihre Werte in Klammern angegeben. Die RGP tritt in der Erwachsenenstichprobe an frontalen Ableitpositionen am geringsten hervor (*f3:* 1,55 µV (4,36); *f4:* 1,35 µV (4,49)), gefolgt von den okzipitalen Regionen (*o1: 2,12* µV (10,34); *o2:* 1,88 µV (10,94)). Über den zentralen Lokationen tritt ein lateralisierter Effekt auf: Während aus der Mittelung der linkshemispherischen Signalaktivität (c3) eine Potentialschwankung von 2,18 µV (7,93) resultiert, beträgt die Maximalamplitude am kontralateralen Ableitort (c4) nur 1,63 µV (9,93). An den parietalen Positionen werden die stärksten Potentialschwankungen registriert (*p3:* 2,83 µV (11,13); *p4:* 2,78 µV (12,76)). Das Auftreten der gesamtgemittelten Gipfelamplituden erfolgt für die Referenzstichprobe über posterioren Lokationen zeitnah zu den maximalen Auslenkungen der Untersuchungsstichprobe. An den anterioren Ableitorten durchläuft die Deflektion der Referenzstichprobe ihre Potentialgipfel dagegen etwas früher.

Auch die Morphologie der gesamtgemittelten Deltaband-Komponente stellt sich zwischen den beiden Stichproben unterschiedlich dar. Obgleich die Auslenkung für beide Versuchsgruppen etwa 300 ms vor der Knopfdruckreaktion einsetzt, wirkt die RGP innerhalb der Untersuchungsstichprobe breiter und scheint länger zu bestehen. Die im Anschluß auftretende Negativierung lässt sich für die Gruppe der Erwachsenen ebenfalls finden, wobei sie, im Verhältnis zur vorweggegangenen positiven Komponente, an frontalen Ableitorten am deutlichsten hervortritt. Aufgrund der bereits beschriebenen Mittelungseffekte auf der Ebene der Gesamtmittelungen können diese Ergebnisse nur unter Vorbehalt bestehen bleiben.

Die Quantifizierung der Amplitudenunterschiede beider Versuchsgruppen im Zuge eines mehrdeutigen Bewegungswechsels (SAB) stellt das Histogramm in Abbildung 6.18 gegenüber. Dabei fallen die auf Basis der Einzelepochen ausgelesenen Werte der Unter-

suchungsstichprobe im Mittel für alle Ableitregionen deutlich größer aus als die der Referenzstichprobe, deren Werte im folgenen in Klammern gesetzt sind: *Frontal*: 15,69 µV; Stabw: 3,13 (7,86; 1,72), *zentral:* 18,89 µV; Stabw: 3,37 (8,68; 2,0), *parietal:* 20,82 µV; Stabw: 2,50 (9,74; 1,84), *okzipital:* 20,34 µV; Stabw: 3,26 (7,10; 1,67). Die teststatistische Analyse ergab einen hochsignifikanten Effekt für den Faktor ABLEITORT (*F(3)= 48,611; p<0,001).* Die Überprüfung und genauere Erfassung dieser Effekte innerhalb der Untersuchungsstichprobe durch eine einfaktorielle ANOVA (*F(3)= 36,476; p<0,001*) erfolgte bereits zuvor (vergl. S. 72).

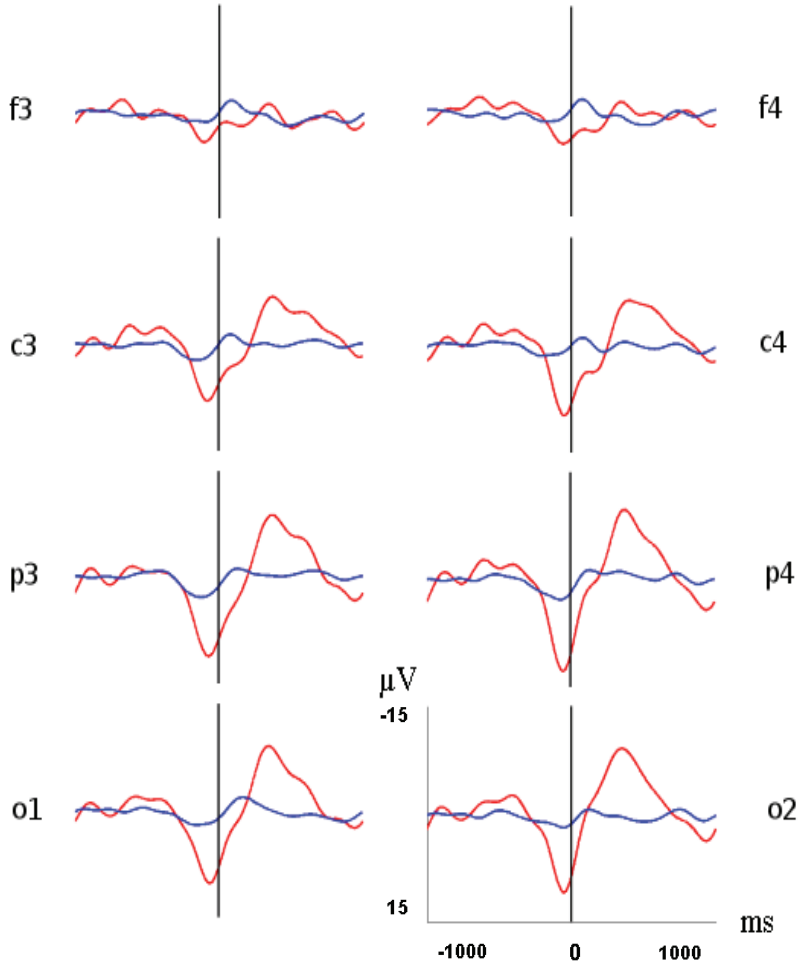



**Abb. 8.17** *Gesamtmittelungen der Potentialverläufe der Versuchsstichprobe (Kinder - rot) und der Referenzstichprobe (Erwachsene - blau) im Delta-Band (0.5 – 4 Hz) während der Bearbeitung der stroboskopischen Alternativbewegung (SAB). Die Anordnung der Abbildungen entspricht den im Experiment verwendeten Ableitpositionen. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV): -15 – 15. Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms): -1000 – 1000. Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

Für die Referenzstichprobe ergab die varianzanalytische Überprüfung *(F(3)= 46,128; p<0,001)* und die daran anschließende post hoc Testung einen signifikanten Mit-

telwertsunterschied der frontalen Ableitregionen gegenüber sämtlichen anderen (vs zentral: *T(26)= -3,085; p<0,01,* vs parietal: *T(26)= -9,0; p<0,001,* vs okzipital: *T(26)= 2,884; p<0,01*).

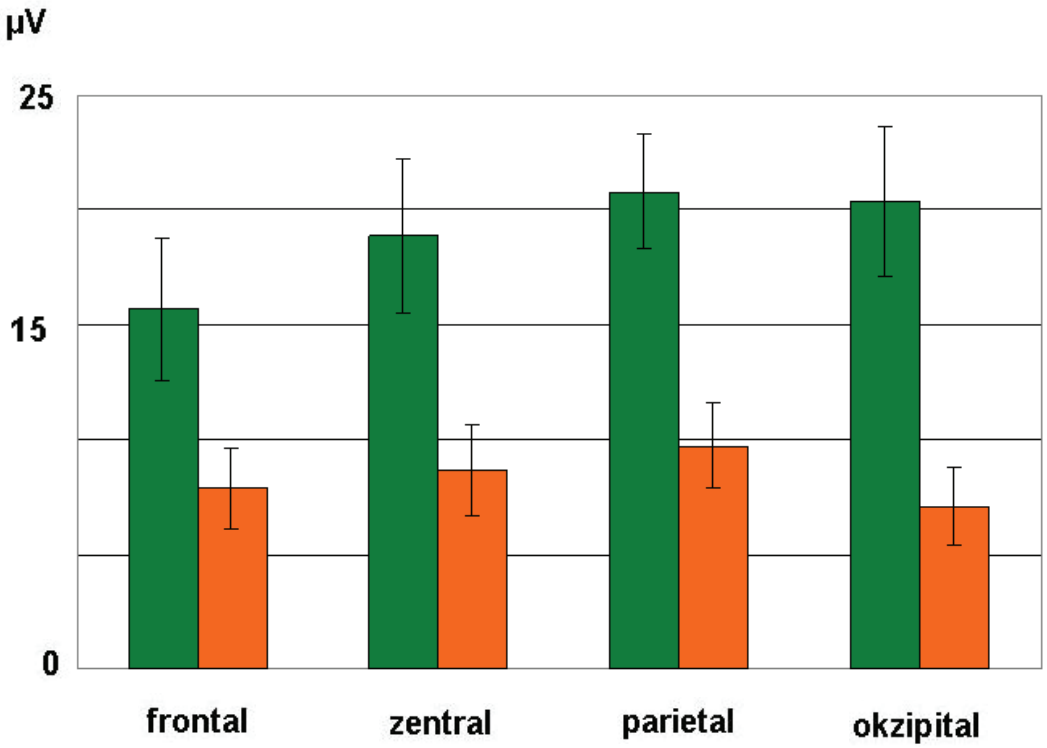



**Abb. 8.18** *Mittlere Maximalamplitude der positiven Delta-Komponente innerhalb der multistabilen Versuchsbedingung für die Versuchsstichprobe (grün) und die Referenzstichprobe (orange) an den jeweiligen „regions of interest".*

Im Unterschied zu den Ergebnissen innerhalb der Untersuchungsstichprobe weicht die induzierte Deltakomponente für die Gruppe der Erwachsenen auch an parietalen und okzipitalen Lokationen signifikant voneinander ab *(T(26)= 10,704; p<0,001).* Das Signal über der zentralen Region unterscheidet sich ebenfalls hochsignifikant (p<0,001) von der Deltaaktivität parietaler (*T(26)= -5,174*) und okzipitaler *(T(26)= 6,588)* Ableitorte. Neben den Innersubjekteffekten erwies sich die Testung der Zwischensubjekteffekte (zweiter Haupteffekt: GRUPPE (Untersuchungsstichprobe vs Referenzstichprobe)) ebenfalls als statistisch bedeutsam *(F(1)= 336,911; p<0,001).* Die im Anschluß vorgenommene post hoc Testung *(F(2,403)= 194,606; p<0,001)* ergab einen hochsignifikanten Gruppenunterschied (p<0,001) über sämtliche Kortexregionen hinweg: *Frontal:* T(26)= 11,339, *zentral:* T(26)= 12,531, *parietal:* T(26)= 18,699, *okzipital:* T(26)= 20,374. Darüber hinaus fand sich ein statistisch bedeutsamer Interaktionseffekt (ABLEITORT vs GRUPPE): (*F(3)= 29,340; p<0,001*).

Die gesamtgemittelten Antworten der Referenzstichprobe auf einen mehrdeutigen, sowie einen reizgebundenen Bewegungswechsel, sind in Abbildung 8.19 übereinandergelegt. Im Gegensatz zu den Bedingungsverhältnissen innerhalb der Untersuchungsstichprobe ruft ein extern getriggerter Perzeptwechsel hier an sämtlichen Ableitorten eine deutlich größere Potentialschwankung hervor als es die endogene Musterverschiebung vermag. Die reizgebundene Versuchsbedingung induziert dabei ihre geringste Deltaantwort an frontalen (*f3: 3*,38 µV; *f4*: 2,89 µV) und okzipitalen (*o1:* 2,70 µV; *o2:* 2,78 µV) Ableitpositionen, gefolgt von den zentralen Lokationen (*c3:* 3,79 µV; *c4:* 3,17 µV). An parietalen Regionen wird die größte Signalaktivität registriert (*p3:* 4,53 µV; *p4:* 4,75 µV). Über sämtliche Positionen hinweg durchläuft dabei die reizgebundene Potentialschwankung ihre maximale Auslenkung später als im Falle der endogen generierten Reizantwort. Abbildung 8.20 stellt die Ergebnisse der Amplitudenvermessung auf Basis einzelner Signalepochen für beide Versuchsbedingungen gegenüber. Im Gegensatz zu den Ergebnissen der Untersuchungsstichprobe ergibt sich dabei ein abweichendes Bild. Die reizgebundene Kontrollbedingung ruft an sämtlichen Ableitorten eine im Mittel größere Amplitude hervor als im Fall der endogenen Musterverschiebung (frontal (SAB: *Mw:* 7,86, *Stabw:* 1,72; Kontrollbedingung: *Mw:* 9,69, *Stabw:* 1,71), zentral (SAB: *Mw:* 8,68, *Stabw:* 2,00; Kontrollbedingung: *Mw:* 11,06, *Stabw:* 2,82), parietal (SAB: *Mw:* 9,74, *Stabw:* 1,84; Kontrollbedingung: *Mw:* 11,33, *Stabw:* 3,02), okzipital (SAB: *Mw:* 7,10, *Stabw:* 1,67; Kontrollbedingung: *Mw:* 7,80, *Stabw:* 2,12)).

Die teststatistische Analyse ergab einen hochsignifikanten Haupteffekt für den Faktor ABLEITORT *(F(3)= 75,658; p<0,001).* Innerhalb der multistabilen Bedingung erlaubte die Überprüfung dieser Unterschiede durch eine einfaktorielle ANOVA *(F(3)= 46,128; p<0,001)* die Konkretisierung des Effektes. Das Ergebniss dieser post hoc Testung der Innersubjekteffekte erfolgte bereits. Für die Potentialantworten innerhalb der reizgebundene Kontrollbedingung finden sich ähnliche Verhältnisse. Eine einfaktorielle ANOVA (*F(2,313)= 34,904, p<0,001*) erlaubt die Gegenüberstellung der Resultate jeder Einzelregion. Dabei induziert das frontale Areal eine signifikant niedrigere Deltaantwort in Bezug zu sämtlichen posterior gelegenen Lokationen (vs zentral: *T(23)= -3,972, p=0,001;* vs parietal: *T(23)= -3,857, p=0,001;* vs okzipital: *T(23)= 4,405, p<0,001*). An okzipitalen Ableitregionen kann im Gegensatz zu zentralen (*T(23)*= 7,175) und parietalen (*T(23)= 9,281*) Arealen wiederum eine signifikant geringere (*p*<0,001) Deflektion registriert werden. Die roi's zentral und parietal dagegen weichen in ihren mittleren Amplituden statistisch nicht bedeutsam voneinander ab.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen aus der Versuchsstichprobe, ließ sich innerhalb der erwachsenen Vpn ein Effekt *zwischen* den Bedingungen finden (zweiter Haupteffekt:

BEDINGUNG (SAB vs reizgebundene Kontrollbedingung: *F(1)= 9,373, p<0,01*)). Eine post-hoc Testung (*F(1,680)= 17,654, p<0,001*) durch einen t-test ergab einen signifikanten Amplitudenunterschied an frontalen Ableitorten (*T(23)= -3,419, p<0,01*). Die mittlere Power an zentralen (*T(23)= -3,756, p<0,01*) und parietalen (*T(23)= -2,337, p<0,05*) Registrierpunkten weicht ebenfalls statistisch bedeutsam voneinander ab. An okzipitalen Lokationen tritt der Bedingungsunterschied lediglich auf Trendniveau hervor (*T(23)= -1,785, p<0,087*).

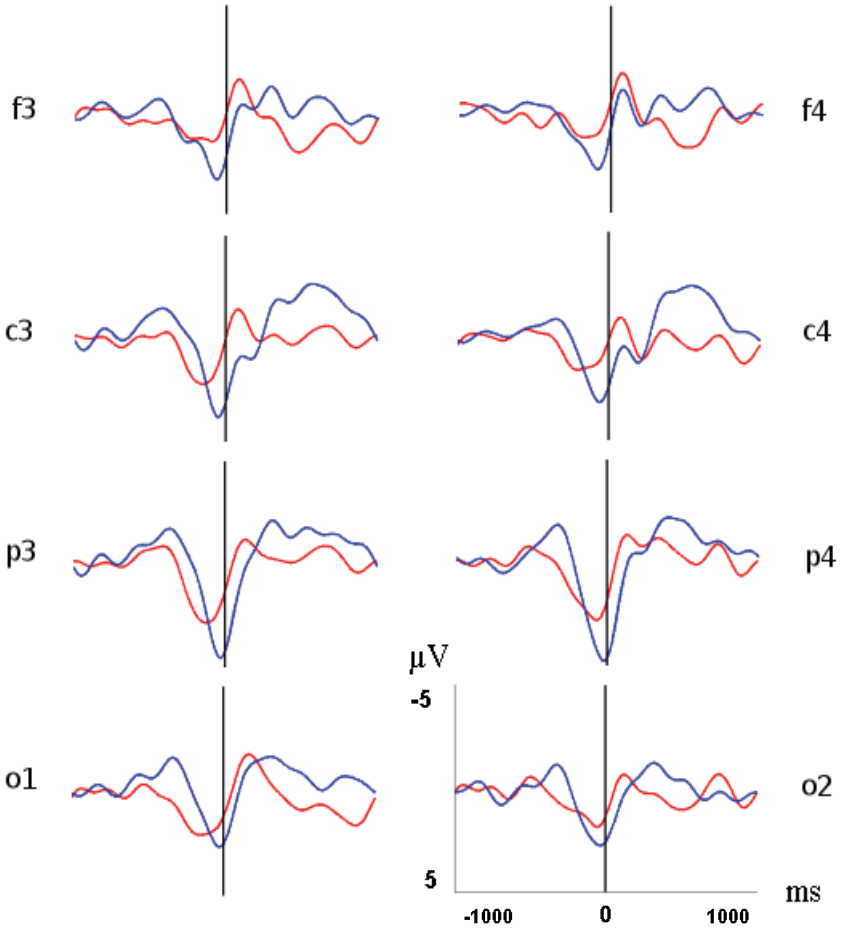



**Abb. 8.19** *Gesamtmittelungen der Potentialverläufe der Referenzstichprobe (Erwachsene) im Delta-Band (0.5 – 4 Hz) während der Bearbeitung der SAB (rot) und der reizgebundenen Kontrollbedingung (blau). Die Anordnung der Abbildungen entspricht den im Experiment verwendeten Ableitpositionen. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV): -5 – 5. Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms): -1000 – 1000. Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

Auffallend besonders innerhalb der Untersuchungsstichprobe ist das bereits erwähnte Amplitudengefälle des frontalen Areals gegenüber allen anderen kortikalen Lokationen. Das Verhältnis der anterior hervorgerufenen Deltakomponente zur okzipitalen Potentialschwankung in der Untersuchungsstichprobe (15,69 µV zu 20,34 µV) liegt dabei um

den Faktor 6,12 höher als als die fronto-okzipitale Beziehung innerhalb der Referenzstichprobe (7,86 µV zu 7,10 µV), in der die Einzelamplituden auf vergleichbarem Niveau hervortreten. Für die parietalen Registrierpunkte gilt das gleiche Verhältnis, jedoch auf geringerem Niveau: Das anterior – posterior Gefälle erweist sich dabei für die Kinder (15,69 µV zu 20,82 µV) im Vergleich zu den Erwachsenen (7,86 µV zu 9,74 µV) nur um den Faktor 2,72 erhöht. Dieser geringere Verstärkungsfaktor resultiert in erster Linie aus den großen Amplitudenunterschieden der Erwachsenenstichprobe zwischen parietalen und okzipitalen Lokationen. Diese beiden Areale induzieren innerhalb der Kinderstichprobe annähernd gleiche Amplitudenwerte. Das parieto-okzipitale Amplitudenverhältnis zeigt sich für die Erwachsenenstichprobe (9,74 µV zu 7,10 µV) im Vergleich zur Untersuchungsstichprobe (20,82 µV zu 20,34 µV) um den Faktor 5,5 erhöht. Da in diesen Ergebnissen die nicht immer unerhebliche Streuung der Einzelwerte nicht berücksicht ist, können die Resultate jedoch nur unter Vorbehalt bestehen bleiben.

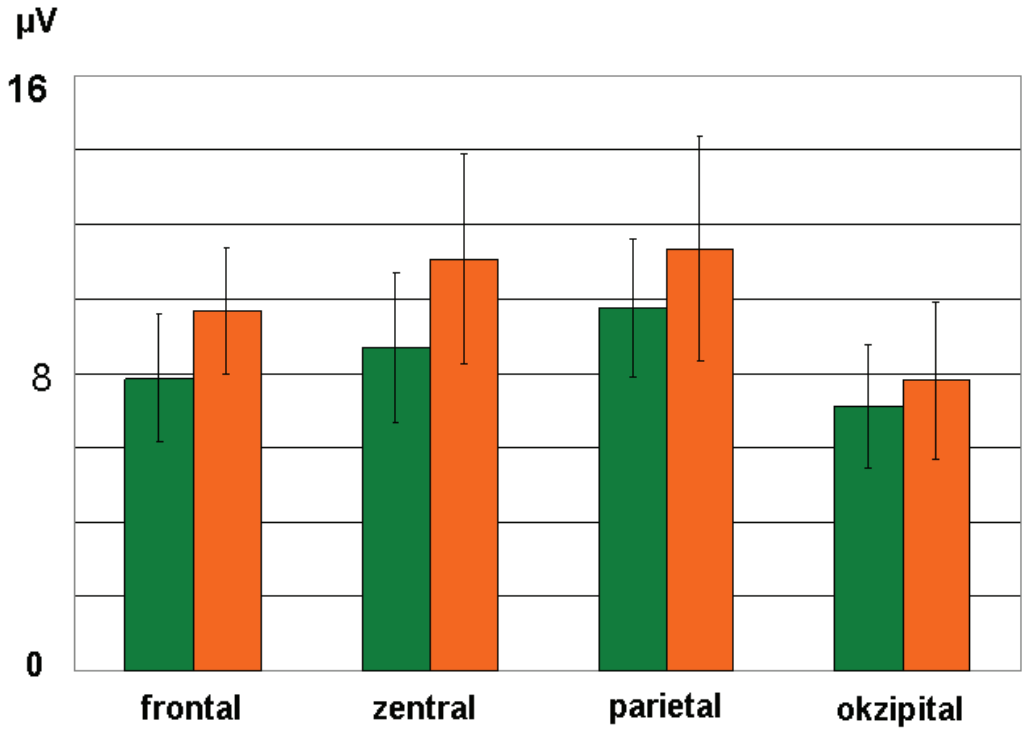



**Abb. 8.20** *Mittlere Maximalamplitude der positiven Delta-Komponente innerhalb der Referenzstichprobe (Erwachsene) für die multistabile Bedingung (grün) und während der Bearbeitung des reizgebundenen Kontrollparadigmas (orange) an den jeweiligen „regions of interest“.*

Für die Latenz der durch einen multistabilen Musterwechsel hervorgerufenen positiven Komponente ergaben sich zwischen den Gruppen keine bedeutsamen Unterschiede.

### 8.2.3 **Ergebnisse im Zeit – Frequenzsignal**

Neben der Amplitude und der Latenz wurde als dritter Parameter der Auswertung Information über die Phase der Komponente erhoben. Eine Zeit-Frequenz-Analyse mit einer baseline von -1000 ms bis -700 ms bestimmte dabei die i*nter-trial coherence* (itc), d.h den Grad der Kohärenz dieser Potentialschwankung auf Ebene der Einzelepochen (vergl. Kapitel 4.6.1 und 8.1.8). Sämtliche dargestellten Effekte sind mittels einer bootstrap Statistik der Software EEGLAB (v4. 512) berechnet und auf einem Niveau von 0.01 signifikant (orange bis rot eingefärbte Gebiete). Die grünen Bereiche enthalten keinerlei bedeutsame Phasenbindungen. Das in die Analyse einbezogene Frequenzspektrum reichte von 0 bis 25 Hertz. Eine Zusammenführung der einzelnen Lokationen zu „region of interests" konnte aufgrund der Hemisphärenunterschiede innerhalb der Untersuchungsstichprobe für diese Form der Analyse nicht vorgenommen werden.

Mit Ausnahme der frontalen Areale weisen die Kinder an sämtlichen Ableitorten eine sowohl in der Kopplung stärkere, als auch zeitlich länger überdauernde Phasenbindung im Delta-Band auf (vergl. Abb. 8.21 und 8.22). Über den rechtshemispherischen Ableitorten ist, beginnend bei etwa -200 ms, eine anhaltende und weit über den Knopfdruck hinausbestehende Kohärenz der Phasenlage von etwa 0.2 bis 0.3 Grad zu verzeichnen. Die mittlere itc im Zeitraum von -200 ms bis 100 ms beträgt dabei an *c4* 0.227 (Stabw: 0.012), an *p4* 0.337 (Stabw: 0.014) und an *o2* 0.332 (Stabw: 0.013) Grad. Rechts-frontal (f4) findet sich eine nur kurzzeitig bestehende Kopplung auf deutlich niedrigerem Niveau: 0.094 (Stabw: 0.006). Über den linken Lokationen setzt im Gegensatz zur rechten Hemisphäre bereits etwa 250 ms vor dem Knopfdruck eine signifikante Bindung der Phase ein. Diese liegt am zentralen Ableitort (c3) mit 0.200 (0.011) Grad leicht unter ihrem rechtshemisphärischen Pendant. An den rechts-posterioren Registrierorten tritt die mittlere itc dagegen sehr viel stärker hervor als über den korrespondierenden linkslateralen Lokationen (mittlere itc im Zeitraum von -200 m bis 100 ms: *p3:* 0.261 (Stabw: 0.009), *o1:* 0.253 Grad (Stabw: 0.014)). Die Phasenkohärenz hat dabei ebenfalls weit über die motorische Antwort hinaus bestand. Links-frontal (f3) tritt die Bindung der Einzelepochen auch über dieser Hemisphäre am geringsten hervor. Mit 0.135 Grad (Stabw: 0.012) liegt sie jedoch deutlich über der itc am Ableitort f4.

Die Ergebnisse innerhalb der Erwachsenenstichprobe fallen einheitlicher aus: Mit Ausnahme der rechts-zentralen Elektrode (c4) verzeichnen sämtliche Lokationen eine Phasenkohärenz zwischen 0.2 bis 0.3 Grad, beginnend etwa 50 ms vor dem Knopfdruck. Im Gegensatz zur Untersuchungsstichprobe beschränkt sich die Phasenkopplung hier nur auf den Moment des Knopfdrucks und verschwindet im Anschluß daran. An p3 (und auf geringerem Niveau auch an den p4, c3 und o1) ist darüber hinaus ein Bereich früher Pha-

senbindungen für etwa 100 ms bereits 400 ms vor dem Knopfdruck auszumachen. Im Zeitraum zwischen -200 ms und 100 ms liegt die mittlere Phasenkohärenz der Erwachsenenstichprobe fast durchweg unter der der Kinder. Auf die Auflistung der Kanalmittelwerte innerhalb des angegebenen Zeitraumes wird an dieser Stelle verzichtet. Einzig die frontalen Lokationen sollen Erwähnung finden - sie liegen mit einer durchschnittlichen itc von f3: 0.131 (Stabw: 0.007) und f4: 0.105 (Stabw: 0.006) annähernd gleichauf bzw. leicht über den Werten der Untersuchungsstichprobe.

## ITC – Kinderstichprobe, SAB

(n=14)

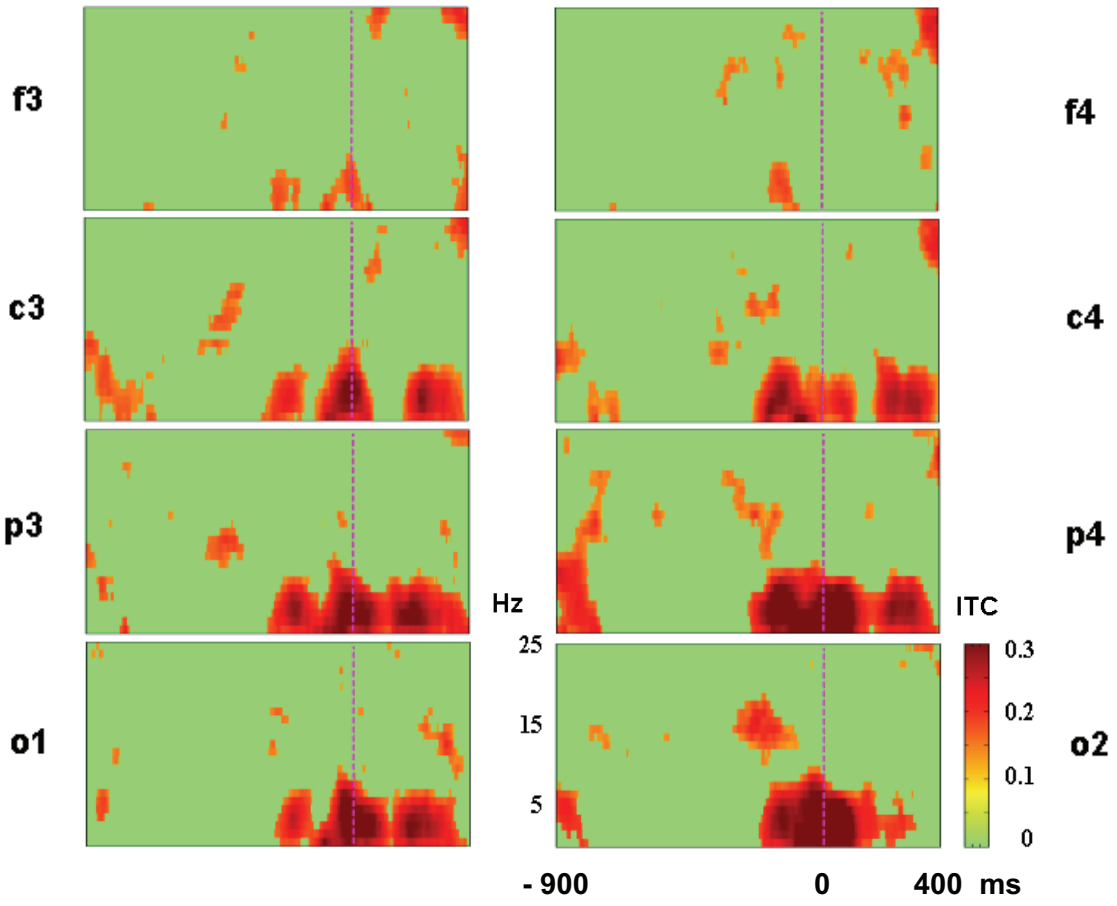



**Abb. 8.21** *Zeit-Frequenz Darstellung der inter-trial coherence (itc) innerhalb der Versuchsstichprobe während der Bearbeitung des mehrdeutigen Reizmusters (SAB). Die rot eingefärbten Gebiete markieren eine statistisch bedeutsame (p<0.01) Kohärenz der Phasenlage zwischen sämtlichen Einzelepochen der Stichprobe. Der Grad an Phasenkopplung wird dabei über die farbliche Abstufung kodiert (0.0-0.3). Die grünen Bereiche enthalten keinerlei bedeutsame Phasenbindungen. Die Anordnung der Abbildungen entspricht den im Experiment verwendeten Ableitpositionen. Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

## ITC – Erwachsenenstichprobe, SAB

(n=14)

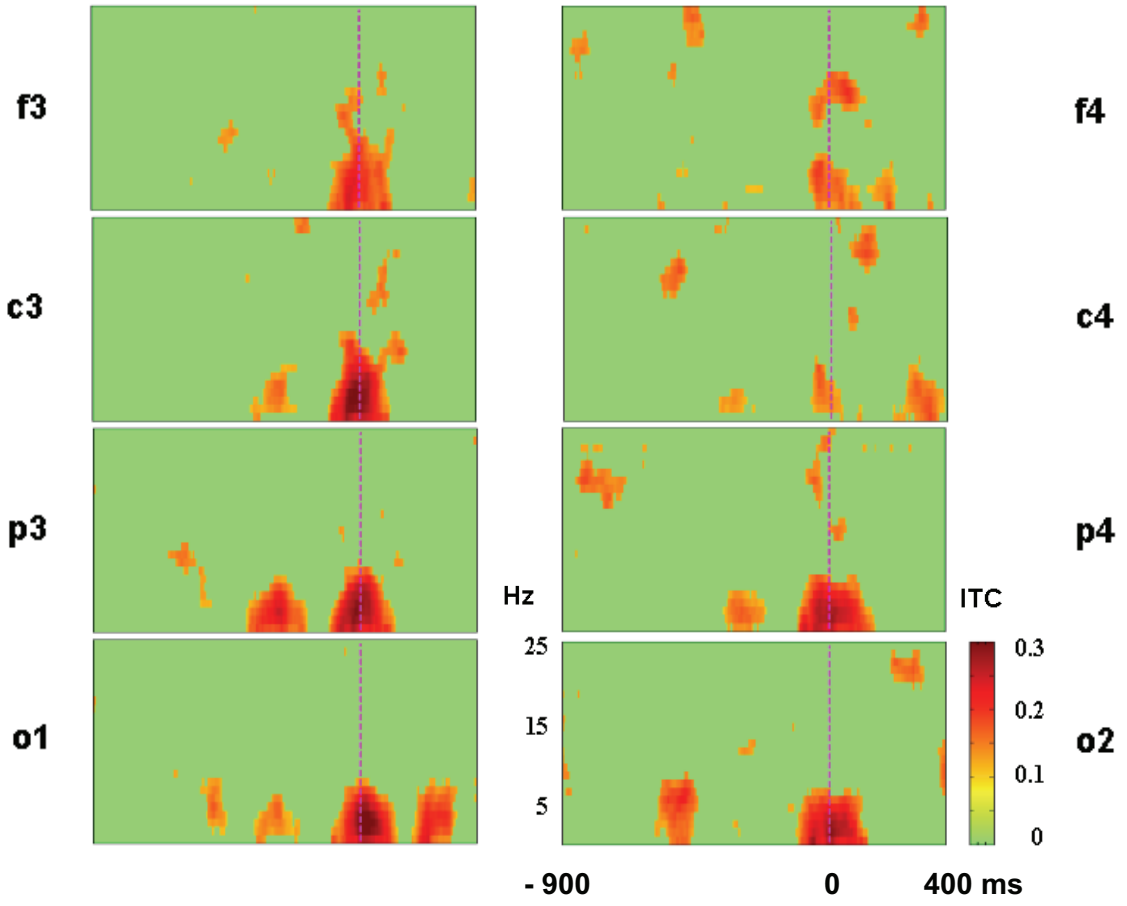



**Abb. 8.22** *Zeit-Frequenz Darstellung der inter-trial coherence (itc) innerhalb der Referenzstichprobe während der Bearbeitung des mehrdeutigen Reizmusters (SAB). Die rot eingefärbten Gebiete markieren eine statistisch bedeutsame (p<0.01) Kohärenz der Phasenlage zwischen sämtlichen Einzelepochen der Stichprobe. Der Grad an Phasenkopplung wird dabei über die farbliche Abstufung kodiert (0.0-0.3). Die grünen Bereiche enthalten keinerlei Bedeutsame Phasenbindungen. Die Anordnung der Abbildungen entspricht den im Experiment verwendeten Ableitpositionen. Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

Die auf einem Niveau von 0.01 signfikanten Phasenbindungen erstrecken sich für die Referenzstichprobe nur auf einen relativ kurzen Bereich um den Knopfdruck, etwa von -50 bis 50 ms (vergl. Abb. 8.21). Eine varianzanalytische Überprüfung der Werte innerhalb dieses Zeitraums unter Hinzuziehung der korrespondierenden Phasenbindungen aus der Untersuchungsstichprobe ergab für die Lokationen beider Hemisphären einen Haupteffekt ABLEITORT (*Innersubjekteffekte*: linkslateral: *F(1,787)= 808,877; p< 0,001*, rechtslateral: *F(1,658)= 2781,993; p< 0,001*), sowie einen bedeutsamen Gruppenunterschied: 2. Haupteffekt GRUPPE (*Zwischensubjekteffeke:* linkslateral: *F(1)= 10,842; p< 0,01*, rechtslateral: *F(1)= 419, 637; p <0,001*). Die post-hoc Testung durch einfaktorielle ANOVAs (Kinder: linke Hemisphäre: *F(2,510)= 1193,718; p< 0,001*, rechte Hemisphäre: *F(1,529)= 1661,782; p< 0,001*; Erwachsene: linke Hemisphäre: *F(1,306)= 119,497; p*< 0,001, rechte Hemisphäre: *F(1,839)= 1095,012; p< 0,001*) erlaubte die Gegenüberstellung der einzelnen Kanalmittelwerte beider Hemisphären für beide Versuchsgruppen (vergl. Tab. 8.2). Innerhalb der Untersuchungsstichprobe lassen sich gegenüber frontalen Ableitorten an sämtlichen übrigen Lokationen deutlich stärkere Phasenbindungen registrieren (gegenüber f3: c3*: T(67)= -41,970; p< 0,001*, p3: *T(67)= -48,854; p*< 0,001, o1: *T(67)= -48,263; p*< 0,001, gegenüber f4: c4: *T(67)= -38,762; p*< 0,001, p4: *T(67)= -46,933; p*< 0,001, o2: *T(67)= -49,465; p*>0,001). Die posterior zu frontal gelegenen Kanäle weichen untereinander ebenfalls in ihren Mitten statistisch bedeutsam ab, wenn auch zum Teil auf geringerem Niveau.

Die Verhältnisse innerhalb der (erwachsenen) Referenzstichprobe stellen sich ähnlich dar. Auch hier liegt der Grad an Kohärenz über die ereigniskorrelierten Epochen an frontalen Ableitorten signifikant (p< 0,001) unter denen der übrigen Lokationen. Keinerlei bedeutsame Unterschiede in den Phasenbindungen der Deltakomponente finden sich dagegen zwischen parieto-okzipitalen Registrierpunkten, sowie zwischen der linksokzipitalen (o1) und linkszentralen (c3) Elektrode.

Ein Abgleich der Werte zwischen den Versuchsstichproben innerhalb des Zeitfensters (-50 – 50 ms) offenbart an den frontalen Lokationen einen deutlich höheren Grad der mittleren itc für die Gruppe der Erwachsenen (f3: *T(67)= -12,186; p<0,001,* f4: *T(67)= -31,329; p<0,001*). Über der links-frontalen Position (f3) lässt sich dabei wiederum in beiden Stichproben eine höhere Phasenkopplungen registrieren als über der entgegengesetzen (f4). Dieser Unterschied fällt innerhalb der Versuchsstichprobe größer aus (*T(67)= 25,018; p<0,001),* bleibt aber ebenfalls für die Gruppe der Erwachsenen signifikant (*T(67)=16,209; p<0,001).* An zentralen Ableitorten (c3, c4) finden sich in beiden Stichproben ähnlich lateraliserte Effekte. Über den posterioren Ableitorte (p3, p4, o1, o2) dagegen evoziert ein mehrdeutiger Musterwechsel innerhalb der Untersuchungsstichprobe höhere

Phasenbindungen über der rechten Hemisphäre. Für die Vergleichsstichprobe lassen sich über diesen Regionen umgekehrte Verhältnisse registrieren, wobei diese Lateralisierung deutlich geringer ausgeprägt ist.

| Ableitort | Kinder | Erwachsene |
|---|---|---|
| f3 | **0.156** *(0.008)* | **0.200** *(0.006)* |
| f4 | **0.054** *(0.003)* | **0.155** *(0.006)* |
| c3 | 0.267 *(0.011)* | 0.269 *(0.008)* |
| c4 | 0.195 *(0.010)* | 0.127 *(0.008)* |
| p3 | 0.301 *(0.009)* | 0.257 *(0.007)* |
| p4 | 0.348 *(0.014)* | 0.248 *(0.007)* |
| o1 | 0.308 *(0.009)* | 0.260 *(0.007)* |
| o2 | 0.403 *(0.015)* | 0.248 *(0.005)* |

**Tab. 8.2** *Mittelwerte des Grades an inter-trial coherence (itc) im Zeitbereich von -50 ms bis 50 ms für die Untersuchungs- (Kinder) und Vergleichsstichprobe (Erwachsene) im Deltaband (0,5 – 4 Hz). Die jeweiligen Standardabweichungen sind in Klammern gesetzt.*

### 8.2.4 **Verlaufseffekte**

Um die in Kapitel 5.2 psychophysisch definierten Stadien „Zunahme“, „Maximum“ und „Stabilisierung“ physiologisch zu spezifizieren, wurde die Verlaufscharakteristik der multistabilen Wahrnehmungswechsel über die experimentelle Darbietungsdauer zunächst in drei gleichgroße, aufeinanderfolgende Abschnitte unterteilt (Abb. 6.23). Analog dazu wurde die Gesamtzahl der single-trials jeder Vpn gedrittelt. Die Einzelepochen des ersten Drittels jeder Vpn wurden unter einem neuen Datensatz „Zunahme“ subsummiert, die übrigen Trials entsprechend den neu gebildeten Datenclustern „Maximum“ (2. Drittel) und „Stabilisierung“ (3. Drittel) zugeordnet. Die im folgenden dargestellte elektrophysiologische Analyse beschränkt sich ausschließlich auf den Vergleich des *ersten* („Zunahme“) und *dritten* („Stabilisierung“) Segments.

Abbildung 8.24 veranschaulicht die gesamtgemittelten Potentialverläufe des Deltabandes während eines mehrdeutigen Wahrnehmungswechsels innerhalb des ersten (blau) und letzten Drittels (rot) der Experimentalsitzung. Zu den posterioren Regionen hin scheint dabei ein später Musterumschlag eine zunehmend niedrigere Antwort hervorzurufen als ein früh im Experiment wahrgenommener Bewegungswechsel. Einzig über dem rechts-frontalen Ableitort (f4) stellen sich die Verhältnisse umgekehrt dar. Aufgrund der bereits erwähnten Anfälligkeit induzierter Potentialanteile für Mittelungseffekte, werden

die Komponenten des Deltabandes im folgenden einer weiterführenden Analyse der Phaseninformation auf Basis der Einzelepochen unterzogen (Abb. 8.25 und 8.26).

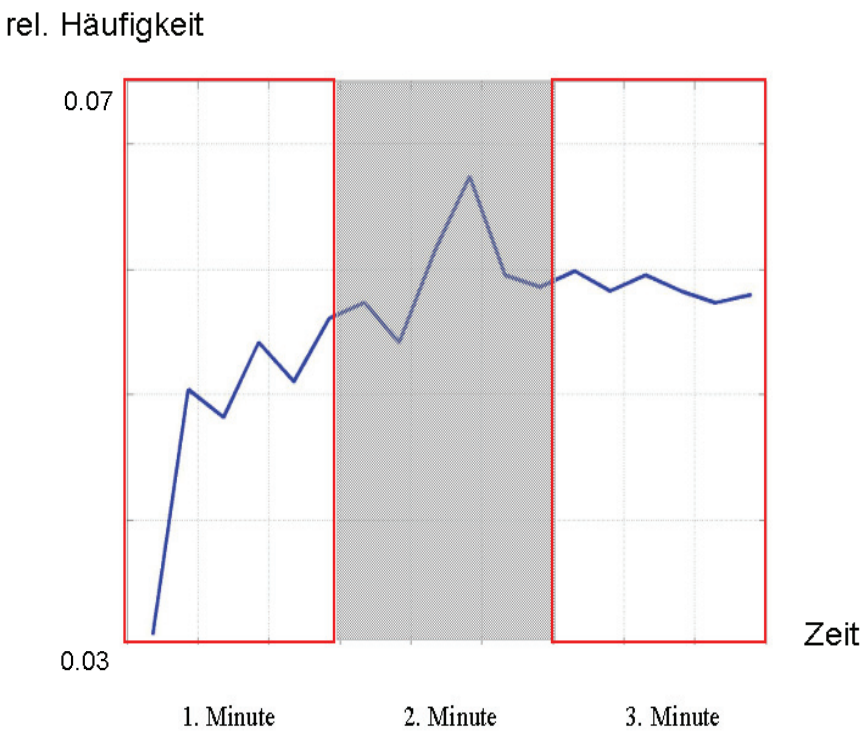



**Abb. 8.23** *Unterteilung der relativen Häufigkeiten der Reversionraten anhand der in Kapitel 5.2 errechneten Verlaufscharakterisitk (n=110). Ordinate: relative Häufigkeit. Abszisse: Zeit.*

Die Struktur der Phasenbindungen im *ersten* Drittel des Experiments entspricht an sämtlichen Ableitpositionen in etwa den Ergebnissen der nicht unterteilten Stichprobe (Abb. 8.21), wenngleich mit einer deutlich stärkeren itc. Dieser Unterschied ist in erster Linie auf die ungleich großen Datensätze zurückzuführen. Im folgenden beschränkt sich die Analyse auf den Vergleich des ersten und letzten Drittels des Experiments im Zeitfenster zwischen -200 und 100 ms. Im Vergleich zum ersten, gehen die Wahrnehmungswechsel des letzten Drittels der experimentellen Bearbeitungszeit mit einem stark reduzierten Grad an Phasenbindung einher (Abb. 8.25 und 8.26). Insbesondere über der rechten Hemisphäre ähneln sie in ihrer zeitlichen Struktur nun eher der Bindungscharakteristik der nicht unterteilten Erwachsenenstichprobe. Die Kanalmittelwerte der itc zu Beginn und zum Ende des Experiments im Zeitbereich von -200 bis 100 ms sind in Tabelle 8.3 aufgeführt.

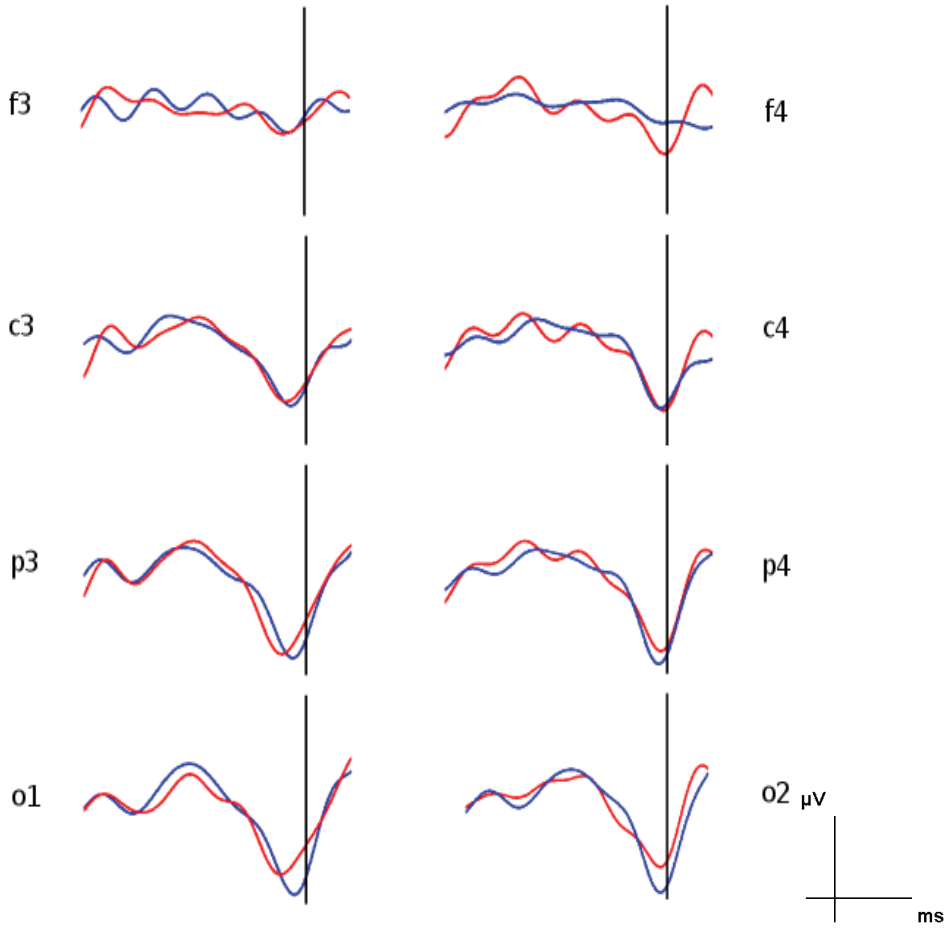



**Abb. 8.24** *Gesamtgemittelte Antworten im Deltaband (0,5 – 4 Hz) auf einen Bewegungswechsel der SAB innerhalb des ersten (blau) und letzten Drittels (rot) der Experimentalsitzung. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV): -15 – 15. Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms): -1000 – 200. Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

| Kanal | Mittlere itc im 1. Drittel | Mittlere itc im 3. Drittel |
|---|---|---|
| f3 | 0.206 *(0.018)* | 0.159 *(0.011)* |
| f4 | 0.105 *(0.008)* | 0.156 *(0.010)* |
| c3 | 0.256 *(0.016)* | 0.209 *(0.015)* |
| c4 | 0.315 *(0.013)* | 0.209 *(0.014)* |
| p3 | 0.314 *(0.009)* | 0.286 *(0.016)* |
| p4 | 0.383 *(0.013)* | 0.283 *(0.019)* |
| o1 | 0.348 *(0.008)* | 0.301 *(0.017)* |
| o2 | 0.458 *(0.012)* | 0.291 *(0.015)* |

**Tab. 8.3** *Mittelwerte des Grades an inter-trial coherence (itc) im Deltaband (0,5 – 4 Hz) im Zeitbereich von -200 ms bis 100 ms zu Beginn (1. Drittel) und zum Ende (3. Drittel) des Experiments. Die jeweiligen Standardabweichungen sind in Klammern gesetzt.*

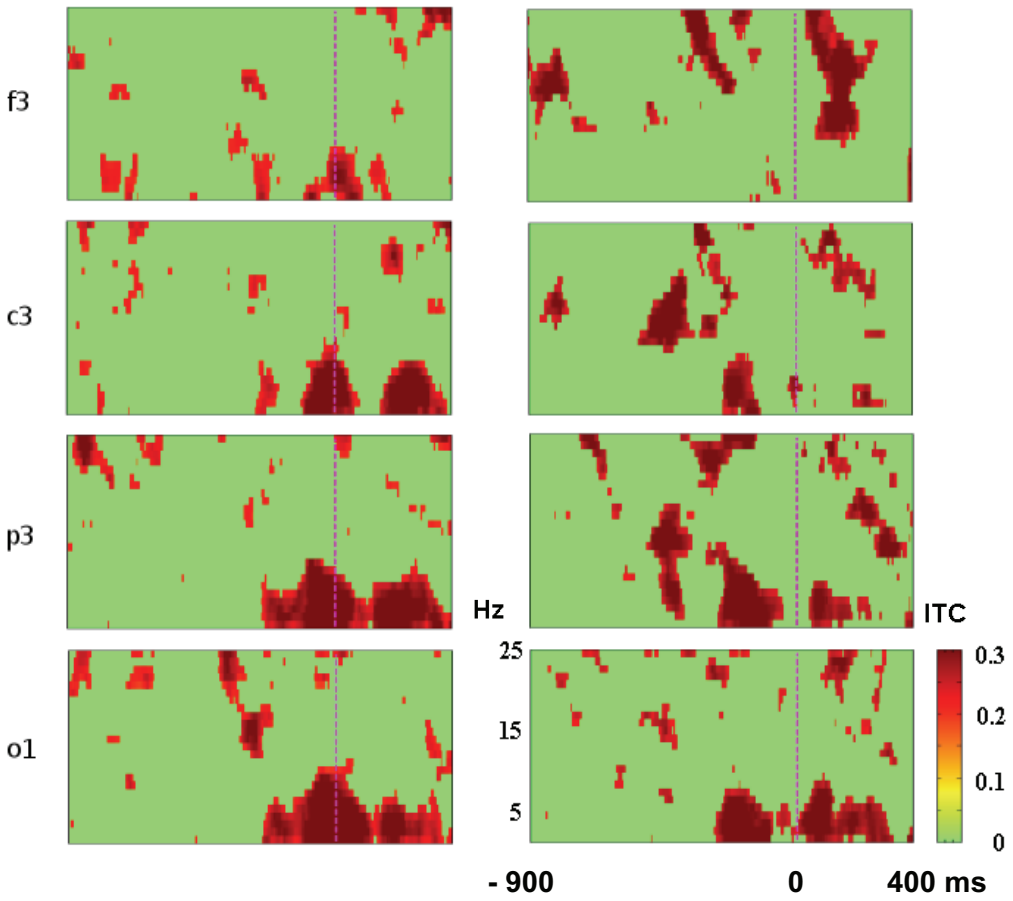



**Abb. 8.25** *Zeit-Frequenz Darstellung der inter-trial coherence (itc) innerhalb der Versuchsstichprobe während der Bearbeitung des mehrdeutigen Reizmusters (SAB) im ersten (links) und letzten (rechts) Drittel des Experiments über den linkshemisphärischen Ableitorten f3, c3, p3 und o1. Die rot eingefärbten Gebiete markieren eine statistisch bedeutsame (p<0.01) Kohärenz der Phasenlage zwischen sämtlichen Einzelepochen der Stichprobe. Der Grad an Phasenkopplung wird dabei über die farbliche Abstufung kodiert (0.0-0.3). Die grünen Bereiche enthalten keinerlei bedeutsame Phasenbindungen. Ordinate: Frequenz in Hertz (Hz). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

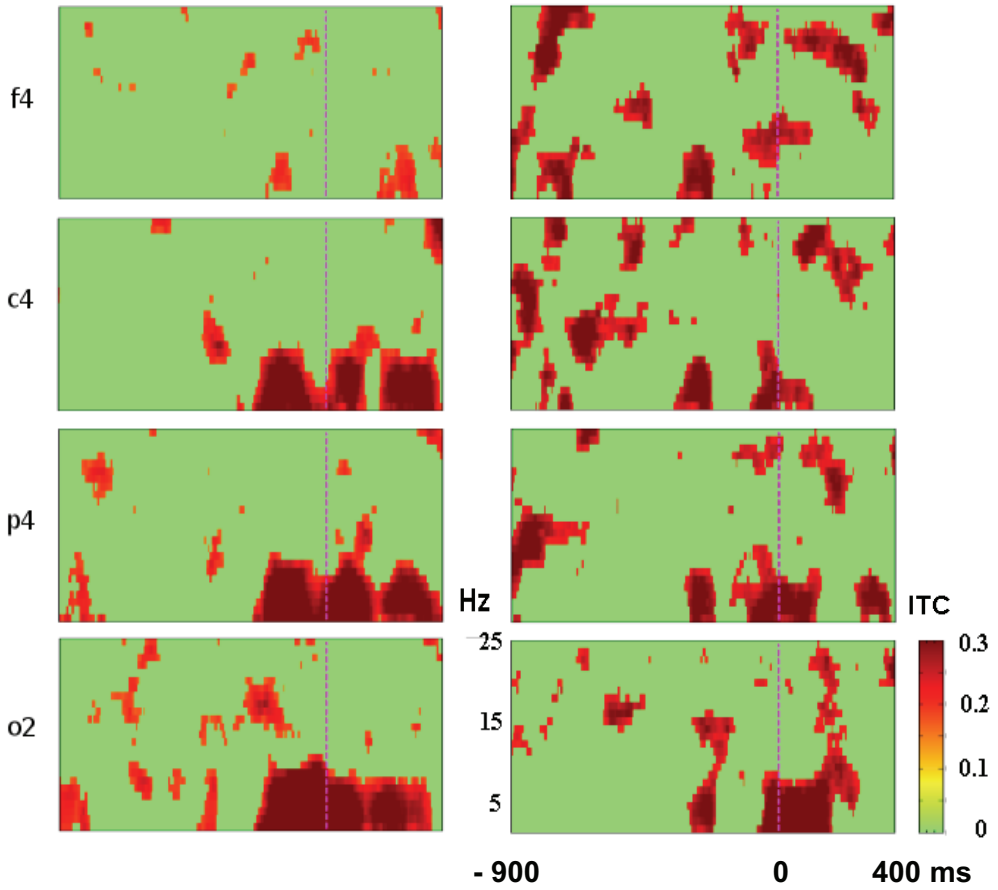
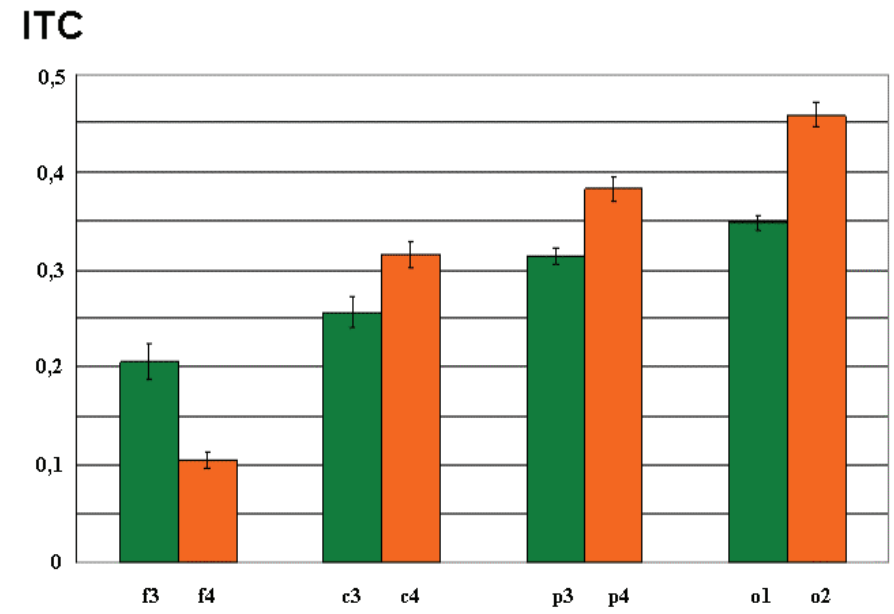



**Abb. 8.26** *Zeit-Frequenz Darstellung der inter-trial coherence (itc) innerhalb der Versuchsstichprobe während der Bearbeitung des mehrdeutigen Reizmusters (SAB) im ersten (links) und letzten (rechts) Drittel des Experiments über den rechtshemisphärischen Aleitorten f4, c4, p4, o2. Die rot eingefärbten Gebiete markieren eine statistisch bedeutsame (p<0.01) Kohärenz der Phasenlage zwischen sämtlichen Einzelepochen der Stichprobe. Der Grad an Phasenkopplung wird dabei über die farbliche Abstufung kodiert (0.0-0.3). Die grünen Bereiche enthalten keinerlei Bedeutsame Phasenbindungen. Ordinate: Frequenz in Hertz (Hz). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

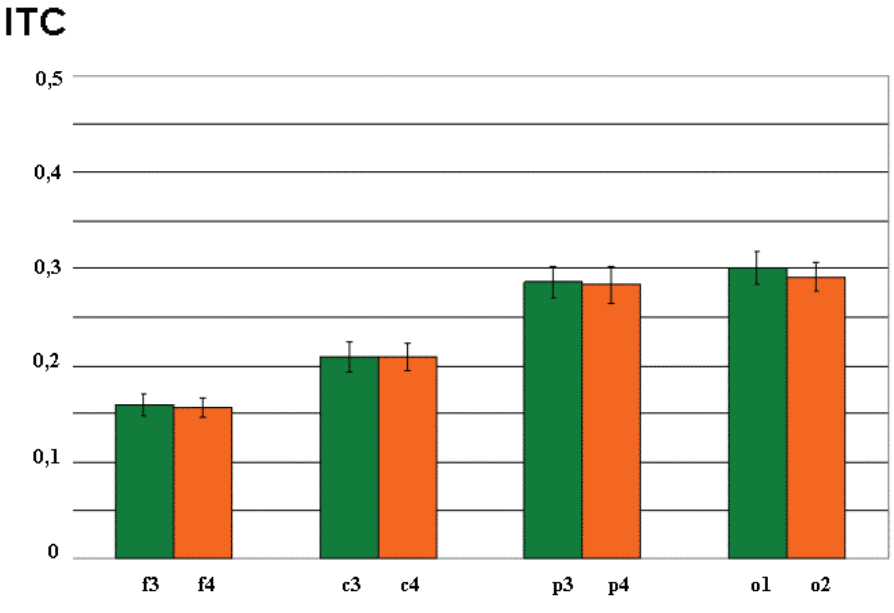
Mit Ausnahme der rechts-frontalen Lokation (f4), scheint die mittlere Phasenbindung zwischen 0,5 und 4 Hz an sämtlichen Ableitorten zu Beginn des Experiments stärker hervorzutreten als zum Ende (Abb. 8.25 und 8.26). Die varianzanalytische Testung ergab für beide Hemisphären einen signifikanten Effekt für den Faktor ABLEITORT (links: *F(2,711)= 675,663; p< 0,001*, rechts: *F(1,771)= 1317,921; p< 0,001)* und einen zweiten Effekt für den Faktor ZEITFENSTER (erstes vs drittes Drittel): linksseitige Elektroden: *F(1)= 56,778; p< 0,001*, rechtsseitige Elektroden: *F(1)= 200,634; p< 0,001*. Die post-hoc Testung (links: *F(2,719)= 670,962; p< 0,001*, rechts: *F(1,565)= 807,682; p< 0,001*) ergab eine erheblich geringere Kohärenz der Delta- Phasenbindungen an sämtlichen Ableitorten zum Ende des Experiments als noch zu Beginn (*p< 0,001*, mit Ausnahme von p3: *p< 0,01*): f3: *F(195)= 7,012,* c3: *T(195)= 5,900,* p3: *T(195)= 2,837,* o1: *T(195)= 5,400,* f4: *T(195)= -9,206,* c4: *T(195)= 11,063,* p4: *T(195)= 13,084,* o2: *T(195)= 16,197.*

Die Mittelwerte der rechtszentralen, -parietalen und -okzipitalen Lokationen liegen zunächst noch über ihrem linkshemispherischen Pendant. An den frontalen Kanälen findet sich das umgekehrte Verhältnis (Abb. 8.26 a). Im letzten Drittel scheint dieser lateralisierte Effekt verschwunden, die mittlere itc der gegenüberliegenden Lokationen ist an zentralen Positionen nunmehr komplett, an den übrigen Ableitorten annähernd gleich stark ausgeprägt (Abb. 8.26 b).

Diese Angleichung erfolgt offenbar insbesondere durch den Rückgang der rechtshemisphärisch zunächst stark ausgeprägten itc auf das Niveau der linkslateralen Ableitpositionen, welches sich über die experimentelle Dauer hinweg weniger stark zu verändern scheint. Ein statistischer Vergleich der Mitten bestätigt diesen Eindruck: Zu Beginn unterscheiden sich sämtliche Ableitorte signifikant (p< 0,001) von ihrem interhemisphärischen Gegenüber (frontal: *T(195)= 14,890*, zentral: *T(195)= -5,533*, parietal: *T(195)= -9,615*, okzipital: *T(195)= -18,917*). Zum Ende hingegen erfolgt der intern generierte Musterwechsel auf Basis interhemispherischer Phasengleichheit – immer jedoch vor dem Hintergrund eines posterior-anterioren Kohärenzgefälles.




a




b

**Abb. 8.26** *Mittlere itc im Deltaband (0,5-4 Hz) innerhalb des ersten (a) und letzten (b) Drittels des experimentellen Verlaufs.*

## 8.3 Ergebnisse im Theta-Band (4-7 Hz)

### 8.3.1 Ergebnisse im Zeitsignal

Ähnlich der Ergebnisdarstellungen im Delta-Band, werden auch die Effekte im Frequenzbereich zwischen vier und sieben Hertz zunächst anhand der Gesamtmittelungen beschrieben, um anschließend die Analyseebenen bis hinab auf die Basis der Einzelepochen abzuschreiten. An die Stelle einer Komponentenanalyse tritt in diesem (und im nachfolgenden) Kapitel die Auswertung oszillatorischer Aktivität, deren Parameter (neben *Frequenz* und *Ableitort*) *Verstärkungsverhalten, zeitliche Bindung an Ereignisse, Verzögerung* sowie *spezifische Oszillationsdauer* einer Quantifizierung in Form von rms-Werten unterzogen werden. Die Festlegung der Analyse-Zeitfenster sollte sich dabei dem spezifischen Signalverlauf einer Theta-Oszillation unterordnen, die durch einen mehrdeutigen Wahrnehmungswechsel hervorgerufen wird. Zu diesem Zweck wurden Hüllkurven eingesetzt, mit deren Hilfe die Natur der gesamtgemittelten ereigniskorrelierten Oszillation exploriert und eine validere Fensterbestimmung vorgenommen werden konnte als es die konventionelle Signalmittelung zugelassen hätte.

Die Abbildungen 8.27 und 8.28 präsentieren zunächst die ereigniskorrelierten Theta-Oszillationen sämtlicher Vpn der Untersuchungsstichprobe auf einen mehr-, sowie einen eindeutigen Bewegungswechsel im experimentellen Setting. Auffällig innerhalb der reizgebundenen Versuchsbedingung (Abb. 8.28) ist die kurzzeitige Zunahme der Aktivität über linkszentralen und -parietalen, sowie in abgeschwächter Form auch über linksfrontalen Ableitpositionen im Bereich von etwa 250 ms vor dem Knopfdruck. An den rechtslateralen und den beiden okzipitalen Lokationen tritt diese Erhöhung nicht auf. Für die mehrdeutige Versuchsbedingung kann der Effekt an den entsprechenden Elektroden nur sehr viel schwächer registriert werden. Über der rechten Hemisphäre ruft ein multistabiler Wahrnehmungswechsel mit Ausnahme des frontalen Ableitortes eine Zunahme der Aktivität im Thetaband im selben Zeitbereich hervor.

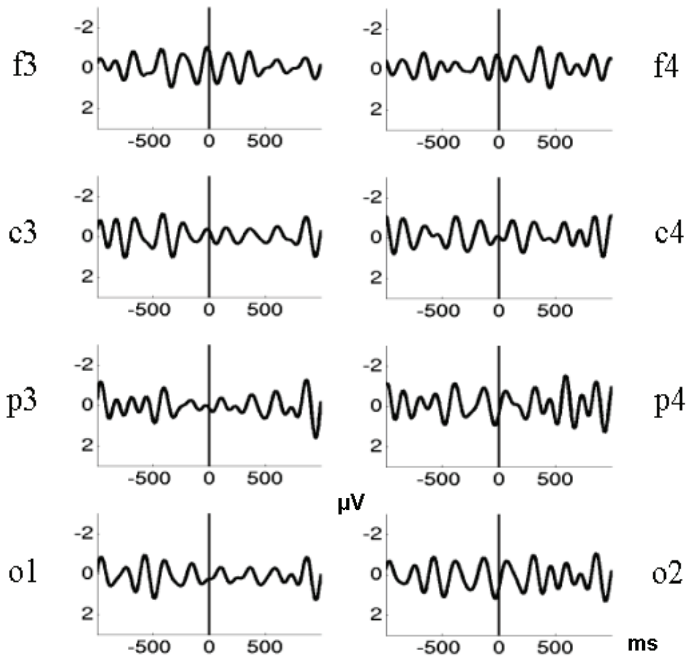



**Abb. 8.27** *Gesamtmittelungen der im Theta-Band (4 – 7 Hz) gefilterten Potentialverläufe der Untersuchungsstichprobe während der Bearbeitung der stroboskopischen Alternativbewegung (SAB). Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

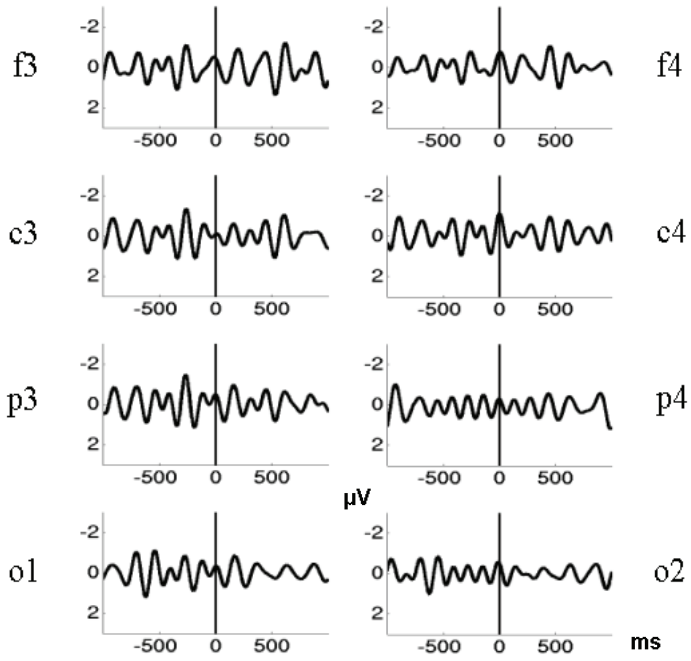



**Abb. 8.28** *Gesamtmittelungen der im Theta-Band (4 – 7 Hz) gefilterten Potentialverläufe der Untersuchungsstichprobe während der Bearbeitung der reizgebundenen Kontrollbedingung. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

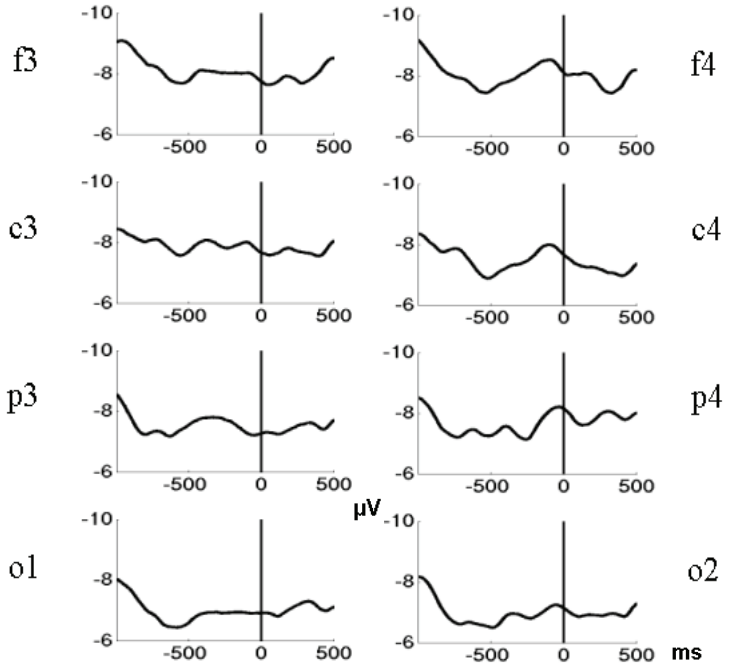



**Abb. 8.29** *Gesamtmittelungen der Hüllkurven der ereigniskorrelierten Thetaoszillationen (4 – 7 Hz) der Untersuchungsstichprobe während der Bearbeitung der stroboskopischen Alternativbewegung (SAB). Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

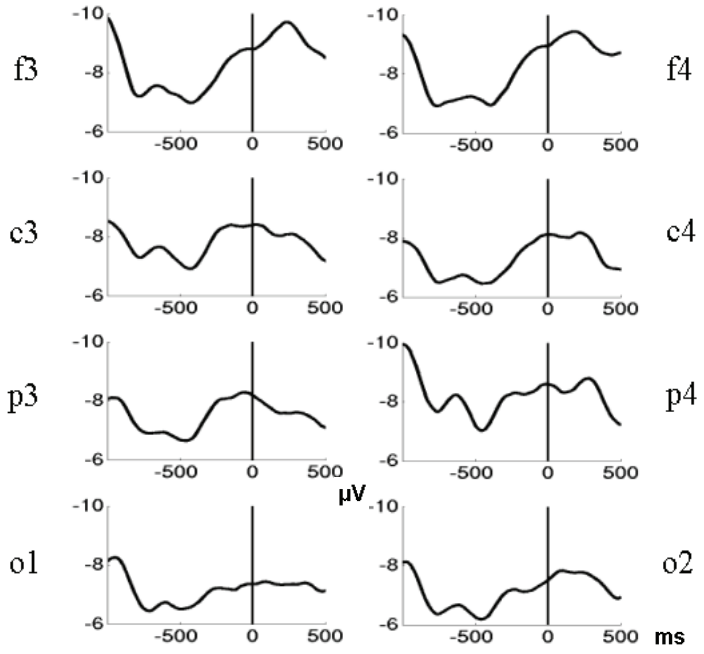



**Abb. 8.30** *Gesamtmittelungen der Hüllkurven der ereigniskorrelierten Thetaoszillationen (4 – 7 Hz) der Untersuchungsstichprobe während der Bearbeitung der reizgebundenen Kontrollbedingung. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

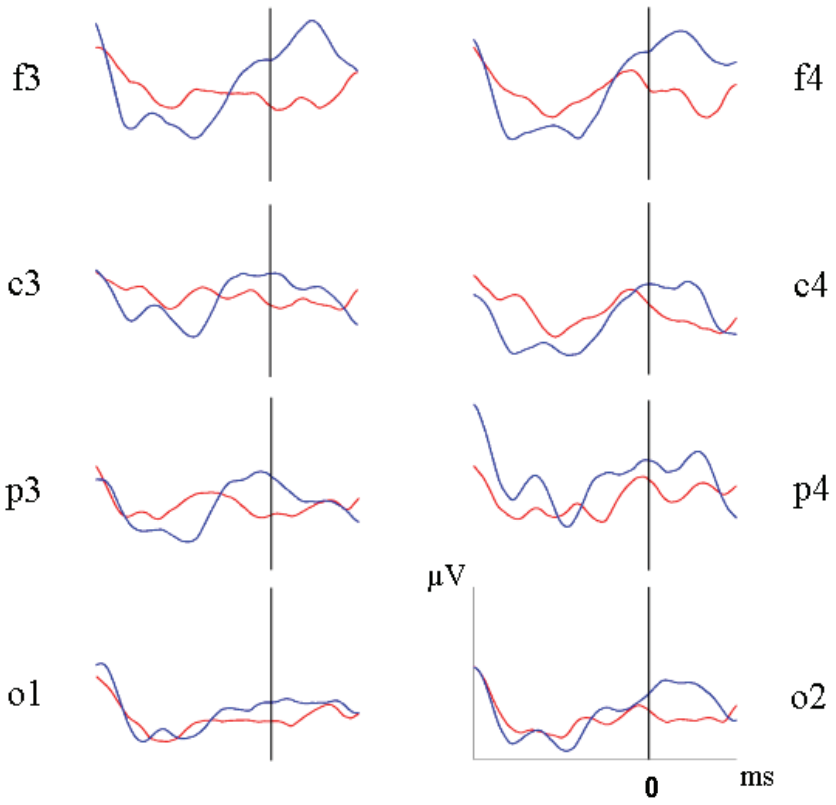



**Abb. 8.31** *Gesamtgemittelte Hüllkurven im Theta-Band (4 – 7 Hz) auf einen Bewegungswechsel der SAB (rot) und der reizgebundenen Kontrollbedingung (blau). Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV): -6 – -10. Amplitude: Zeit in Millisekunden (ms): -1000 – 500. Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

Wie erwartet zeigen die Ergebnisse der gesamtgemittelten Hüllkurven (Abb. 8.29 und 8.30) eine andere Effektstruktur als es die mittleren Oszillationen nahe legen. Abbildung 8.31 erleichtert den direkten Abgleich der ereigniskorrelierten Potentialverläufe beider Untersuchungsbedingungen durch die Übereinanderlegung der mittleren Hüllkurven.

Die reizgebundene Kontrollbedingung ruft an sämtlichen Ableitorten eine Theta-Antwort hervor, die bei etwa -400 ms einsetzt, an frontalen Lokationen am deutlichsten in Erscheinung tritt und dabei weit über die Knopfruckreaktion bestand hat. Über den okzipitalen Ableitorten, insbesondere über o1, ist sie am schwächsten ausgeprägt. Die ereigniskorrelierte Antwort auf einen Bewegungswechsel der SAB liegt durchweg unter dem oszillatorischen Verlauf der Kontrollbedingung, wobei dieser Unterschied an frontalen Lokationen besonders groß ausfällt. Eine Zunahme der Theta-Aktivität innerhalb der mehrdeutigen Versuchsbedingung findet sich zuverlässig über den Ableitorten der rechten Hemisphere. Dabei kann, ähnlich den Bedingungsverhältnissen des Kontrollmusters, ein anteri-

or-posteriores Amplitudengefälle verzeichnet werden. Im Gegensatz zur reizgetriggerten Version fällt die Erhöhung kurzzeitiger aus und verschwindet mit dem Auftreten des Knopfdrucks. Über den linkslateralen Registrierorten findet sich dagegen keine systematische Thetaantwort, einzig an p3 tritt bei etwa -600 ms eine Aktivitätszunahme hervor.

Auf Basis der durch die gemittelten Hüllkurven nahegelegten Signalcharakterisitken, wurden für die statistische Auswertung der ereigniskorrelierten Oszillationen Zeitfenster von -800 - -400 ms und -400 – 0 ms festgelegt. Abbildung 8.32 veranschaulicht die Auftrennung an der rechtsfrontalen Elektrode (f4) während der Bearbeitung der multistabilen Versuchsbedingung. Somit konnte nun an jedem Ableitort die durch die experimentelle Manipulation hervorgerufene quadrierte mittlere Stärke (rms-Wert) der ereigniskorrelierten Oszillationsepochen einem Zeitbereich zugeordnet und statistisch zueinander in Bezug gesetzt werden.

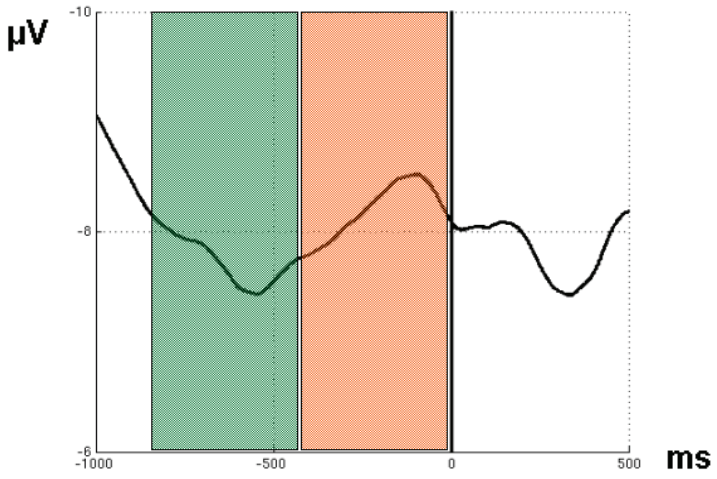



**Abb. 8.32** *Festlegung der untersuchungsrelevanten Zeitfenster zur Berechnung der Effektivwerte anhand der gesamtgemittelten Hüllkurven der Einzelsignale am Beispiel der rechtsfrontalen Ableitelektrode f4. Grün: Erstes Zeitfenster (-800 - -400 ms). Orange: Zweites Zeitfenster (-400 - 0 ms). Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

Innerhalb der multistabilen Versuchsbedingung tritt über beiden Hemisphären ein Effekt zwischen den Kanälen auf (1. Haupteffekt Ableitort: links: *F(2,368)= 15,482; p<* 0,001, rechts: *F(2,337)= 17,531; p<* 0,001). Der post-hoc Analyse (links: *F(2,368)= 15,525; p< 0,001*, rechts: *F(2,337)= 17,577; p<* 0,001) zufolge, ist dabei die Theta-Aktivität am rechtsfrontalen Ableitort (f4) gegenüber sämtlichen posterioren Lokationen erhöht (vs c4: *T(357)= 3,779; p<* 0,001, vs p4: *T(357)= 2,425; p<* 0,05, vs o2: *T(357)= 5,821; p<* 0,001). Generell ist ein anterior-posteriores Amplitudengefälle zu verzeichnen: zwischen zentralen und parietalen Regionen finden sich gegenüber okzipitalen Ableitorten ebenfalls

erhöhte Amplituden *(T(357)= 3,775; p< 0,001* und *T(357)= 5,268; p< 0,001).* Über der linken Hemisphäre unterscheidet sich die mittleren rms-Werte des frontalen Kanals dagegen nicht von denen der zentralen Lokation, wohl aber von der Aktivität parietaler und okzipitaler Regionen (*T(395)= 2,836; p< 0,01* und *T(393)= 5,247; p< 0,001*). Der Rückgang der Amplituden zu den posterioren Ableitorten findet sich auch hier: zwischen zentraler, parietaler und okzipitaler Elektrode treten zunehmend kleinere Werte hervor *(T(395)= 2,987; p< 0,01* und *T(393)= 3,079; p< 0,01).* Für die exogene Kontrollbedingung stellte sich ebenfalls ein Effekt 'Ableitort' ein (links: *F(2,121)= 12,782; p< 0,001*, rechts: *F(2,523)= 15,320; p <0,001*). Die post-hoc Analyse (links: *F(2,129)= 12,780; p< 0,001*, rechts: *F(2,521)= 15,335; p< 0,001*) ergab keinen Unterschied zwischen der linksfrontalen Ableitelektrode und den korrespondierenden zentro-parietalen Regionen. Lediglich gegenüber der okzipitalen Lokation findet sich eine erhöhte Theta-Aktivität am frontalen Areal (*T(377)= 4,304; p< 0,001*). Ein anterior-posteriorer Rückgang der Theta-Amplituden ist für diese Hemisphäre dennoch zu finden (c3 vs p3: *T(377)= 2,915; p< 0,01*, p3 vs o1: *T(377)= 4,419; p< 0,001*). Über den rechten Ableitorten ruft ein eindeutiger Musterwechsel an frontalen Elektroden gegenüber zentralen und okzipitalen, nicht jedoch gegenüber parietalen Lokationen, höhere Theta-Amplituden hervor *(T(375)= 4,377; p< 0,001*, *T(375)= 4,606; p< 0,001)*. Ein Amplitudengefälle wie es über der linken Hemisphäre registriert werden konnte, ist über rechtslateralen Ableitorten nicht zu finden. Zwar unterscheidet sich die Theta-Power an zentraler, parietaler und okzipitaler Elektrode, die parietalen Mittelwerte liegen dabei jedoch über denen der zentralen Lokation (c4 vs p4: *T(375)= -4,296; p< 0,001*, p4 vs o2: *T(375)= 5,569; p< 0,001*).

Zwischen den Zeitfenstern lassen sich für die mehrdeutige Versuchsbedingung keine Effekte feststellen. Lediglich über den anterioren rechtslateralen Ableitorten (f4, c4) findet sich eine Zunahme der Theta-Aktivität zwischen -800 - -400 und -400 - 0 auf Trendniveau (*F(1)= 3,125; p< 0,078)*. Die Ergebnisse der reizgetriggerten Kontrollbedingung dagegen zeigen starke Effekte im oszillatorischen Verlauf: Über beiden Hemisphären geht ein externer Musterwechsel mit einer Zunahme der Theta-Aktivität 400 ms vor dem Knopfdruck einher (p< 0,01; linkslateral: *F(1)= 8,676*, rechtslateral: *F(1)= 8,908*. Ein Vergleich der Bedingungen untereinander (SAB vs reizgebundene Kontrollbedingung) liefert dennoch *keinen* statistisch bedeutsamen Unterschied der oszillatorischen Power im Zeitbereich von -400 ms bis zum Knopfdruck.

Aus den mittleren Hüllkurven, die auf einen reizgebundenen Musterwechsel zurückzuführen sind (Abb. 8.30 und 8.31), geht hervor, dass sich insbesondere über frontalen Arealen, ein großer Teil der Aktivitätszunahme im Theta-Band auf den Zeitpunkt *nach* der Knopfdruckreaktion beschränkt - ähnlich der, durch diese Versuchsbedingung hervorge-

rufenen mittleren Gipfelamplitude des Delta-Bandes (vergl. Kapitel 8.2.1). Und tatsächlich offenbart ein varianzanalytischer Abgleich des Zeitfensters von 0 bis 400 ms nach der motorischen Reaktion der Probanden einen Unterschied ($p < 0{,}05$) in der bedingungsspezifischen Theta-Aktivität (linke Hemisphäre *F(1)= 4,063*, rechte Hemisphäre *F(1)= 5,802*) (vergl. Abb. 8.33).

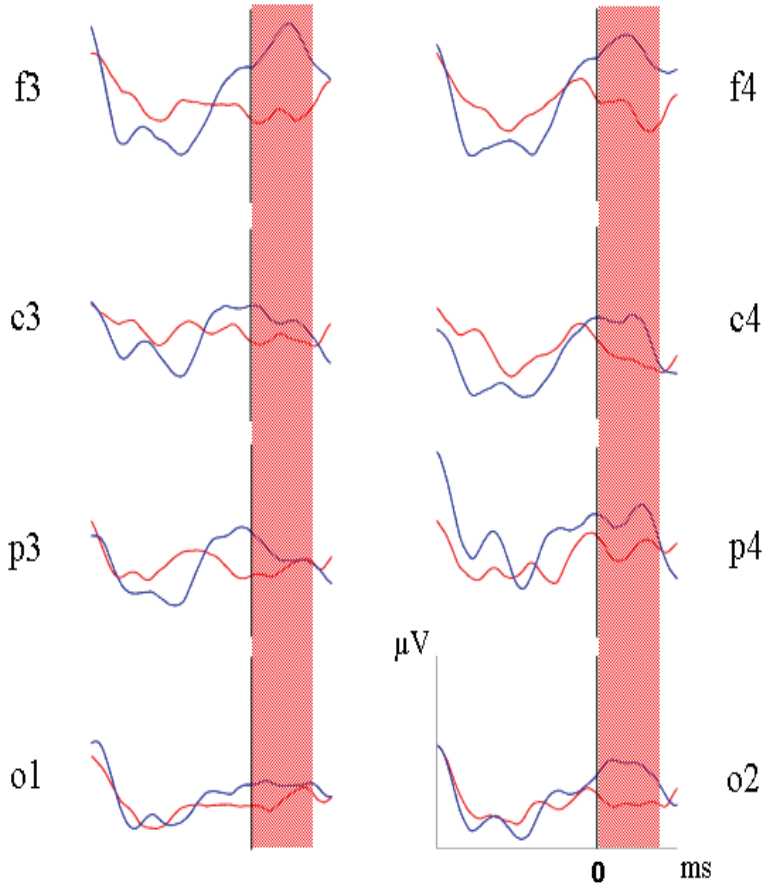



**Abb. 8.33** *Gesamtgemittelte Hüllkurven im Theta-Band (4 – 7 Hz) auf einen Bewegungswechsel der SAB (rot) und der reizgebundenen Kontrollbedingung (blau). Transparent unterlegt ist das Analyse-Zeitfenster von 0-400 ms. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV): -6 – -10. Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms): -1000 – 500. Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

Eine post-hoc Testung durch eine einfaktorielle Varianzanalyse erlaubte die Gegenüberstellung der einzelnen Ableitorte (SAB links: *F(2,410)= 5,764; p*< 0,01, rechts: *F(2,607)= 9,626; p*< 0,01, exogene Kontrollbedingung links: *F(1,695)= 24,331; p*< 0,01, rechts: *F(1,963)= 12,445; p*< 0,01) und fand über beiden frontalen Lokationen eine erhöhte Theta-Aktivität innerhalb der reizgebundenen Kontrollbedingung (f3: *T(178)= -3,502; p< 0,01*, f4: *T(178)= -3,135; p< 0,01)*. Über sämtlichen übrigen Lokationen ruft ein reizge-

bundener Bewegungswechsel dagegen auch nach dem Knopfdruck keine Abweichungen in der Theta-Antwort hervor. Einzig der rechte okzipitale Ableitort (o2) bildet eine Ausnahme: die exogene Kontrollbedingung evoziert auch hier eine stärkere Oszillation im Frequenzbereich von 4-7 Hz (*T(178)= -2,106; p< 0,05*) als der mehrdeutige Musterwechsel.

## 8.4 Ergebnisse im Alpha-Band (8-12 Hz)

### 8.4.1 Ergebnisse im Zeitsignal

Die nachfolgende Analyse entspricht dem Vorgehen bei der Untersuchung des Theta-Bandes. Demnach werden zunächst die gesamtgemittelten Oszillationen vorgestellt, um daraufhin den Verlauf der mittleren Signalcharakterisitk durch die Mittelung der Hüllkurven auf Basis der Einzelepochen zu validieren. Im Anschluß werden die Zeitfenster für die statistische Analyse festgelegt.

Die Abbildungen 8.34 und 8.35 präsentieren die gesamtgemittelten Alpha-Oszillationen auf einen mehrdeutigen sowie einen reizgebundenen Musterwechsel. Über den linkslateralen Ableitorten scheint dabei ein multistabiler Reizumschlag mit einer Reduzierung der Alpha-Oszillationen, beginnend bei etwa -600 ms einherzugehen. (Abb. 8.34) Kontralateral zeigt sich dieser Rückgang dagegen nur an p4. An den übrigen Registrierorten ist der Effekt nicht zu finden. Für den extern vorgegebenen Richtungswechsel lässt sich aus den gemittelten Oszillationen kein systematischer Effektverlauf herauslesen (Abb. 8.35).

Wie im Frequenzband zuvor, weicht auch in diesem Fall der mittlere Verlauf der Hüllkurven von der durch die Gesamtoszillationen nahegelegten Charakterisitka ab. Die Abbildungen 8.36 und 8.37 veranschaulichen den Unterschied. Mit Ausnahme der frontalen Lokationen scheint ein mehrdeutiger Wahrnehmungswechsel dabei mit einer Reduzierung der Alpha-Aktivität an sämtlichen Ableitorten einherzugehen. Dieser Rückgang beginnt an zentralen und parietalen Registrierpunkten bei etwa -400 ms, wobei er sein Minimum parietal etwa 250 ms vor, zentral dagegen erst ca. 100 ms nach dem Knopfdruck erreicht. Okzipital scheint die Reduktion der Amplituden bereits früher, bei etwa -800 ms, einzusetzen. Zugleich tritt sie an diesen Lokationen am deutlichsten hervor. Die reizgebundene Versuchsbedingung ruft an sämtlichen Ableitpositionen zunächst einen abprubten Rückgang der Alpha-Amplituden bei etwa -900 ms hervor. Dieser scheint an frontalen Elektroden besonders stark ausgeprägt. Nach einem leichten Anstieg folgt an zentralen Ableitorten eine erneute Verminderung der Amplituden bis auf ein Minimumwert etwa 250

ms nach der Knopfdruckreaktion. An parietalen Lokationen finden sich ähnliche Verhältnisse.

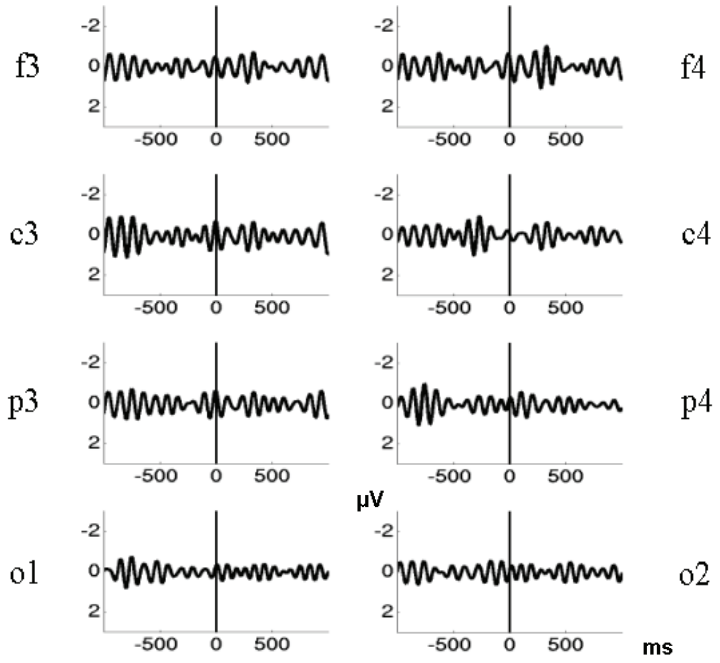



**Abb. 8.34** *Gesamtmittelungen der im Alpha-Band (8 – 12 Hz) gefilterten Potentialverläufe der Untersuchungsstichprobe während der Bearbeitung der stroboskopischen Alternativbewegung (SAB). Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

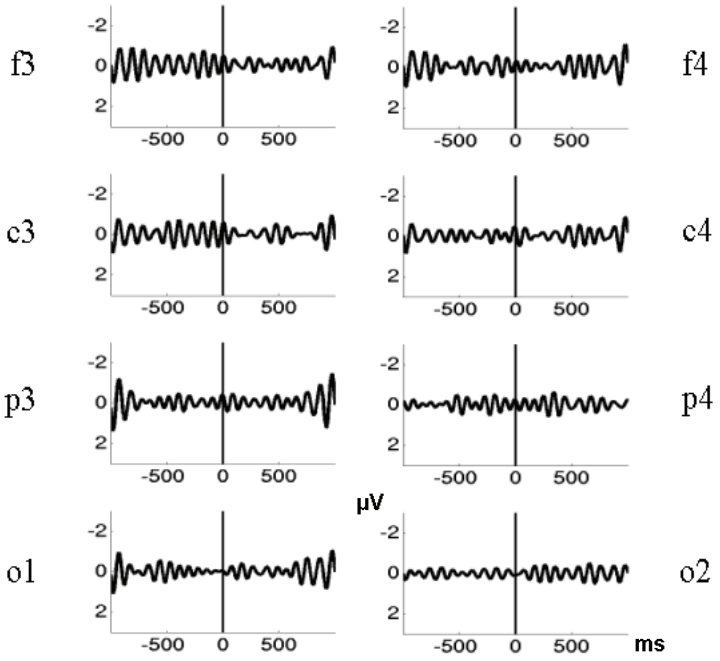



**Abb. 8.35** *Gesamtmittelungen der im Alpha-Band (8 – 12 Hz) gefilterten Potentialverläufe der Untersuchungsstichprobe während der Bearbeitung der reizgebundenen Kontrollbedingung. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

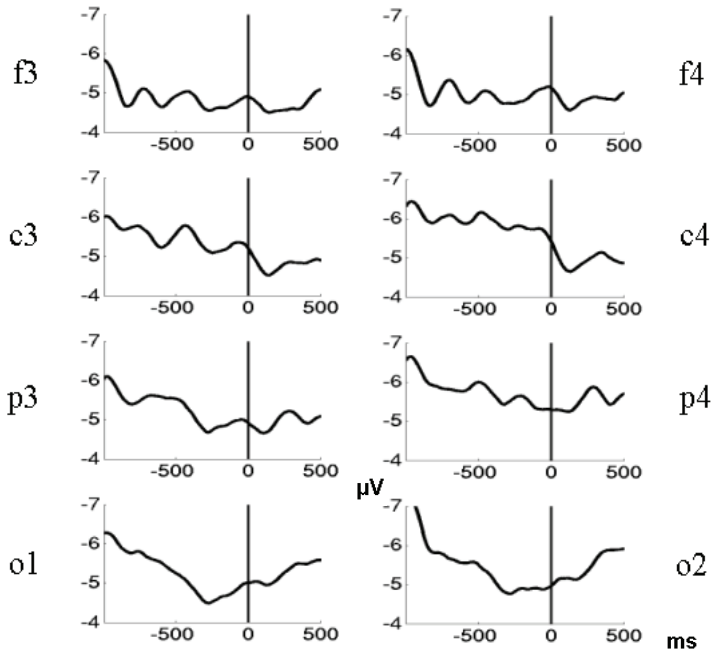



**Abb. 8.36** *Gesamtmittelungen der Hüllkurven der ereigniskorrelierten Alpha-Oszillationen (8 – 12 Hz) der Untersuchungsstichprobe während der Bearbeitung der stroboskopischen Alternativbewegung (SAB). Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

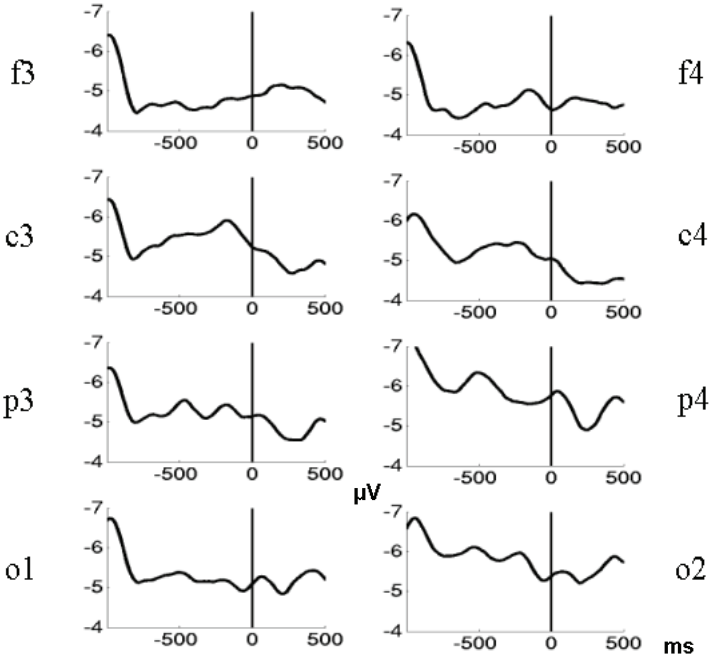



**Abb. 8.37** *Gesamtmittelungen der Hüllkurven der ereigniskorrelierten Alpha-Oszillationen (8 – 12 Hz) der Untersuchungsstichprobe während der Bearbeitung der reizgebundenen Kontrollbedingung. Ordinate: Amplitude in Mikrovolt (µV). Abszisse: Zeit in Millisekunden (ms). Der senkrechte Strich markiert den Knopfdruck (0).*

Die rechtsokzipitale Elektrode (o2) erlebt einen weiteren schnellen Aktivitätsrückgang etwa 200 ms vor 0 mit einem Endpunkt, der den zeitlichen Verhältnissen an zentro-parietalen Gebieten entspricht. Am kontralateralen okzipitalen sowie den frontalen Lokationen lässt sich kein Effekt verzeichnen. Der Verlauf der mittleren Hüllkurven innerhalb der mehrdeutigen Versuchsbedingung (Abb. 8.36) lässt die Hinzuziehung der bereits für die Analyse des Theta-Bandes verwendeten Zeitfenster (-800 - -400 ms und -400 – 0 ms) sinnvoll erscheinen.

Für die SAB ergeben sich folgende Effekte: Über der linken Hemisphäre findet sich ein Lokations- (*F(2,241)= 4,427; p< 0,01*), sowie ein Zeitfenstereffekt *(F(1)= 5,381; p< 0,05).* Der Haupteffekt 'Ableitort' legt Unterschiede zwischen den einzelnen Kanälen nahe. Die post-hoc Analyse bestätigt dies *(F(2,241)= 4,425; p<0,01)* und findet für die frontalen Lokationen geringere Alpha-Amplituden gegenüber allen anderen linkshemisphärischen Ableitorten (vs c3: *T(395)= -4,989; p< 0,001*, vs p3: *T(395)= -2,582; p< 0,05*, vs o1: *T(395)= -2,090; p< 0,05*). Zwischen den übrigen linken Elektroden lassen sich keine Unterschiede in den mittleren Amplituden nachweisen. Ein Effekt innerhalb der Zeitfenster findet sich nur an posterioren Ableitorten. Dabei liegen die Amplituden im zweiten Zeitbereich (-400 – 0) signifikant (p< 0,01) unter denen des ersten (p3: *T(197)= 3,040*, o1: *T(197)= 3,144*).

Über der rechten Hemisphäre können ähnliche Effekte registriert werden. Auch hier findet die varianzanalytische Prüfung einen signifikanten Effekt 'Ableitort' (*F(2,655)= 11,781; p< 0,001*). Ein Effekt zwischen den Zeitfenstern ist dagegen nur auf Trendniveau nachzuweisen (*F(1)= 2,763; p< 0,097*). Die Unterschiede zwischen den Kanälen (*F(2,655)= 11,781; p< 0,001*) entsprechen dabei in etwa den Ergebnissen der linken Hemispäre: Der frontale Ableitort registriert signifikant niedrigere mittlere Alpha-Amplituden als die meisten übrigen Kanäle (vs c4: *T(357)= -5,465; p< 0,001*, vs p4: *T(357)= -4,889; p< 0,001*). Gegenüber der okzipitalen Lokation sind die frontalen rms-Werte dagegen nur auf Trendniveau geringer ausgeprägt (*T(357)= -1,676; p< 0,095*). Die Unterschiede zwischen den übrigen Kanälen stellen sich uneinheitlich dar: Zentro-parietal finden sich keine Abweichungen, an c4 und p4 ist die mittlere Alpha-Amplitude dagegen stärker ausgeprägt als über der okzipitalen Elektrode (*T(357)= 2,736; p< 0,01* und *T(357)= 3,584; p< 0,001*). Wie zuvor erwähnt, besteht der Effekt zwischen den Zeitfenstern lediglich auf Trendniveau. Ein post-hoc Vergleich der Mitten zwischen den gewählten Zeitbereichen wurde an dieser Stelle dennoch vorgenommen und offenbarte einen Rückgang der Amplituden nur an o2 (*T(178)= 3,243; p< 0,01*).

Innerhalb der reizgebundenden Kontrollbedingung ließ sich ein Effekt 'Zeitfenster' nicht nachweisen. Ein Unterschied zwischen den Kanälen besteht dagegen über beiden Hemisphären (Haupteffekt 'Ableitort': links: *F(2,404)= 12,160; p< 0,001*, rechts: *F(2,388)= 21,117; p< 0,001*). Linkslateral (*F(2,401)= 12,167; p< 0,001*) liegen die frontal abgegriffenen Amplituden durchweg unter denen der übrigen Lokationen (p< 0,001) (vs c3: *T(377)= -6,345*, vs p3: *T(-4,292)*, vs o1: *T(-377)= -3,664*. Daneben ruft der zentrale Kanal höhere Werte gegenüber der parietalen Region hervor (*T(377)= 1,981; p< 0,05*). Die übrigen linken Lokationen unterscheiden sich nicht. Rechtslateral (*F (2,388)= 21,117; p*<0,001) liegt die frontale Alpha-Antwort ebenfalls weit unter der der übrigen Ableitorte (p< 0,001) (vs c4: *T(377)= -4,308*, vs p4: *T(377)= -7,003*, vs o2: *T(377)= -5,962*). Die zentrale Position verzeichnet die größten Amplituden (vs p4: *T(377)= -4,409; p< 0,001*, vs o2: *T(377)= -3,355; p< 0,01). O*kzipitale und parietale Ableitorte unterscheiden sich nicht. Zwischen den Bedingungen (endogenes vs exogen getriggertes Muster) war ebenfalls kein Effekt in den mittleren Amplituden nachzuweisen.

## 8.5 Ergebnisse der Verhaltensdaten innerhalb der 2. Studie

Im Mittel erlebten die Kinder 40,47 (Stabw: 22,99) mehrdeutige Wahrnehmungswechsel innerhalb der experimentellen Dauer von drei Minuten. Dabei meldete die Vpn mit den meisten Musterreversionen 73, die mit den wenigsten 7 Richtungswechsel der SAB zurück. Für die Gruppe der erwachsenen Referenzstichprobe ergab sich eine mittlere Reversionsrate von 69,14 (Stabw: 29,10), wobei der Proband mit den meisten Wahrnehmungsumschlägen von 148, der mit den wenigsten von 34 Bewegungswechseln berichtete. Eine a priori Testung mithilfe eines Levene-Tests attestierte den Stichproben Varianzhomogenität und ebnete den Weg für einen T-Test für unabhängige Stichproben. Die Gruppe der Erwachsenen liegt danach in ihrer mittleren Reversionsrate deutlich über den Werten der Untersuchungsstichprobe (*T(26)= -2,823; p< 0,01*) (Abb. 8.38).

Die mittlere Reaktionszeit der Kinder auf einen Musterumschlag konnte auf Basis der reizgebundenen Kontrollbedingung ermittelt werden und lag bei 651,88 (Stabw: 171,72) ms. Aufgrund eines Aufnahmefehlers war es nicht möglich, die Reaktionszeiten innerhalb der Erwachsenenpopulation auf dieselbe Art zu bestimmen.

Der Jitter innerhalb induzierter Potentialantworten (vergl. Kapitel 4.7 und 8.1.8) wird in vielen Publikationen zur Multistabilität vor allem mit Abweichungen in den individuellen Reaktionszeiten in Verbindung gebracht (Basar-Eroglu et al. (1995), Strüber & Herrmann (2002)). Um eine Aussage über den Grad der statistischen Abhängigkeit zwischen dem

Merkmal Reaktionszeit und dem Auftreten der Gipfelamplitude einer reversionsgebundenen Delta-Antwort zu treffen, wurden als Teststatisitken der Korrelations-Koeffizient nach Pearson (r) bzw. der daraus ableitbare Determinationskoeffizient $r^2$ herangezogen. Dieser gibt an, in welchem Ausmaß die Varianz der einen Variable (hier: Latenz der Gipfelamplitude an o1 und o2 innerhalb der multistabilen Bedingung) durch die Varianz der anderen (hier: Reaktionszeit auf einen extern ausgelösten Musterwechsel) erklärt werden kann. Nach der aus der vorliegenden Fragestellung resultierenden Pearson Korrelation r= -0.089 (o1) und r= -0.019 (o2) ergibt sich eine nur sehr geringe Varianzaufklärung und somit keine signifikante Korrelation. Daher ist anzunehmen, daß keinerlei statistische Beziehung zwischen den individuellen Reaktionszeiten und dem jitter der induzierten Gipfelamplitude über okzipitalen Ableitorten besteht.

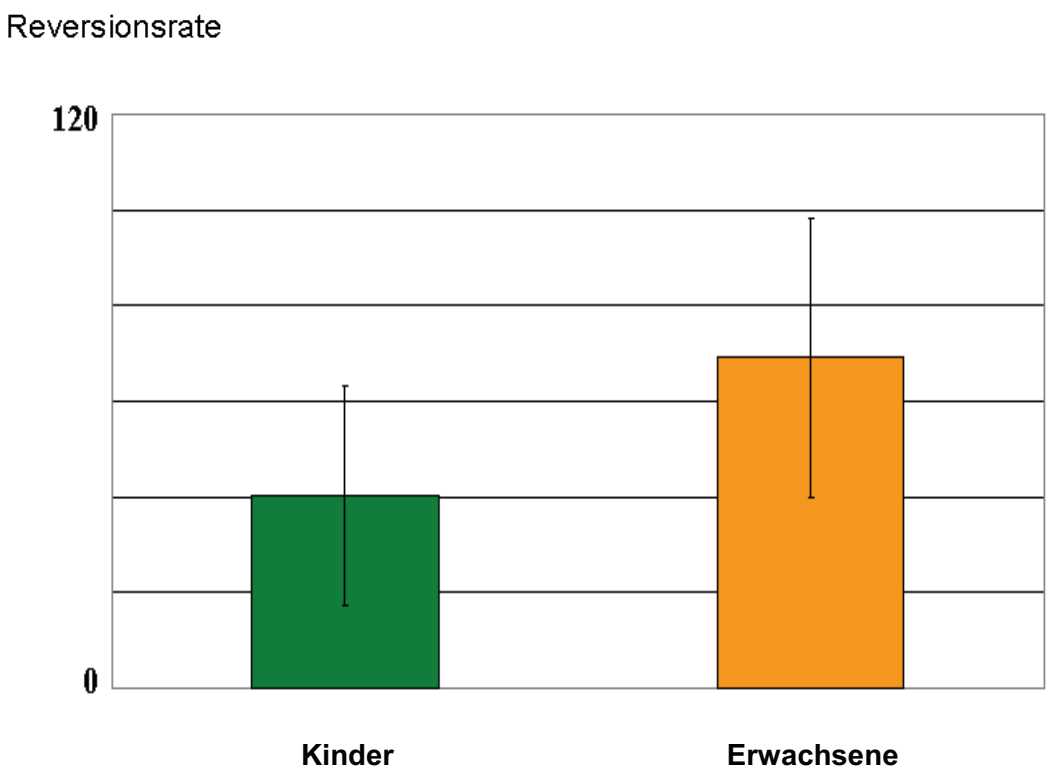



**Abb. 8.38** *Mittlere Reversionsrate der Untersuchungsstichprobe (Kinder) und der Referenzstichprobe (Erwachsene). Ordinate: Reversionsrate.*

# 9 Diskussion

Ziel des experimentellen Ansatzes dieser Arbeit war es, die Befunde zu den elektrophysiologischen Korrelaten multistabiler Wahrnehmungsorganisation um eine entwicklungsspezifische Komponente zu erweitern. Dazu wurde eine vergleichende Analyse der ereigniskorrelierten Oszillationen im Delta-, Theta- und Alphaband innerhalb einer Untersuchungsstichprobe von 14 zehnjährigen Kindern und einer Referenzpopulation erwachsener Versuchspersonen derselben Anzahl vorgenommen. Die Auswertung der hirnelektrischen Aktivität erfolgte auf Basis einzelner Signalepochen und quantifizierte die Parameter Amplitude, Latenz und Phase der Komponenten im Bereich des Deltabandes. Die Exploration der ereigniskorrelierten Oszillationen erfolgte zunächst über Hüllkurven. Damit war es möglich, die totale oszillatorische Aktivität, d.h. die Summe aus evozierter und induzierter Aktivität abzubilden und eine möglichst valide Bestimmung der untersuchungsrelevanten Zeitfenster vorzunehmen. Im Anschluss konnte die Verlaufscharakterisitk der oszillatorischen Aktivität über die Ermittlung von rms-Werten statistisch beurteilt werden. Um eine möglichst umfassende Analyse der kindlichen Wahrnehmungsorganisation zu erreichen, wurden zusätzlich die Ergebnisse einer psychophysischen Untersuchung in den abschließenden Deutungsprozess miteinbezogen.

## 9.1 Effekte in den ereigniskorrelierten Potentialen

Die Komponenten des ereigniskorrelierten Potentials werden als extern zugängliche Marker interpretiert, die spezifische Aspekte oder Stufen eines kognitiven Informationsverarbeitungsprozesses widerspiegeln. Die Parameter Latenz und Amplitude gestatten dabei Aussagen über die zeitliche Dynamik, Intensität und relative Position der Unterprozesse im übergeordneten Verarbeitungsablauf (Heinze & Münte, 1992). Die Bewertung der ereigniskorrelierten Deltakomponenten findet an dieser Stelle vor dem Hintergrund des funktionell-anatomischen Hirnentwicklungsmodells von Johnson (2000), sowie auf Basis der experimentellen Untersuchungen und theoretischen Konzeptionen Leopold's & Logothetis' (1999) zu den Prinzipien mehrdeutiger Wahrnehmungsorganisation statt. Dabei werden die vorliegenden Ergebnisse zunächst auf Gemeinsamkeiten mit den Befunden der einschlägigen Literatur anhand der erwachsenen Referenzstichprobe geprüft, um eine Einbettung in die damit einhergehende theoretische Implikation zu ermöglichen (Kapitel 9.1.1). Ist diese Basis einmal geschaffen, kann durch die Hinzuziehung der Kinderpopulation der Versuch einer entwicklungsspezifischen Theoriebildung auf die am Prozess der Wahrnehmungorganisation beteiligten elektrophysiologischen Parameter unter-

nommen werden (Kapitel 9.1.2 – 9.1.6)

### 9.1.1 Validierung der Ergebnisse früherer Untersuchungen

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung stützen eine Reihe empirischer Evidenzen vorangegangener Forschungsarbeiten zum Phänomen perzeptueller Multistabilität. Darunter (mit Einschränkungen hinsichtlich der unterschiedlichen Methodik oder Spezies) die (tier-)experimentellen Studien Leopolds und Logothetis' (1996 und 1999), die bildgebenden Untersuchungen Lumer's et al. (1998) und Kleinschmidt's et al. (1998), sowie eine große Zahl elektrophysiologischer Untersuchungen, die das gleiche oder zumindest ein ähnliches Versuchsdesign wählten (u.a. Basar-Eroglu et al., 1996, Isoglu-Alkac et al., 1998, Strüber & Herrmann, 2002, Mathes et al., 2006).

Innerhalb der erwachsenen Kontrollstichprobe ruft ein endogen generierter Bewegungswechsel eine langsame, positive Komponente im Delta-Band hervor, die weit über die ausschließlich visuell verarbeitenden Regionen hinaus registriert werden kann. Dieser Befund verifiziert die Ergebnisse vorangegangener Arbeiten von Basar-Eroglu et al. (1993, 1995) und Strüber (1995), die mit einem identischen Versuchsdesign eine entsprechende Komponente induzieren. Isoglu-Alkac et al. (1998) fanden in ihren Untersuchungen der Wahrnehmungsverschiebungen beim Betrachten des Necker-Würfels ebenfalls eine positive Auslenkung, etwa 250 Millisekunden bevor die Versuchspersonen den Musterumschlag per Knopfdruck zurückmeldeten. Die Gipfelamplitude der vorliegenden Potentialschwankung tritt im Mittel knapp 100 ms vor der motorischen Rückmeldung auf und ist über parietalen Lokationen am deutlichsten ausgeprägt. Dabei weicht sie in ihrer Amplitude signifikant von sämtlichen übrigen Ableitorten ab. In ihrer topographischen Verteilung und dem Hauptfrequenzbestandteil (sowie möglicherweise der Anfälligkeit für morphologische Modulationen aufgrund von Aufmerksamkeit, Seltenheit oder Länge des Interstimulusintervalls (ISI)) ist sie damit der stimulusgebundenen P300 Komponente klassischer Zielreizparadigmen durchaus ähnlich. Rockstroh et al. (1982) interpretieren Negativierungen als Zeichen zerebraler Vorbereitung. Positiverungen hingegen könnten als Folge oberflächennaher Dipolkonfigurationen in Form inhibitorischer postsynaptischer Potentialverschiebungen entweder eine motorische Umsetzung einleiten (ebd.), den erfolgreichen Kontext-update internalisierter (Gedächtnis-)Modelle reflektieren (Donchin, 1979) oder, wie im vorliegenden Fall, den Abschluss eines Reversionsprozesses bedeuten (Basar-Eroglu et al., 1993). Das transiente Auftauchen dieser Komponente spricht dabei nicht für eine direkte Beteiligung an der Aufrechterhaltung des aktuellen Sinneseindrucks, sondern legt die funktionale Gebundenheit an den Moment des Wahrnehmungswechsels nahe.

Das klar definierte zentro-parietale Maximum, sowie das nahezu gleichzeitige – wenn auch geringeramplitudigere – frontale Auftreten dieser Komponente steht mit den Ergebnissen Basar-Eroglu's (1993, 1995), Strüber's (1995) und Isoglu-Alkac's (1998) im Einklang und passt zu den hämodynamischem Befunden einer fronto-parietalen Gewichtung der am rivalisierenden Wahrnehmungswechsel beteiligten Prozesse (Lumer et al., 1998). Die im Vergleich dazu nur schwach ausgeprägte okzipitale Antwort unterstreicht die Ergebnisse Leopolds & Logothetis' (1996), die die Aktivitätscharakterisitk primär visueller Kortexneurone bei rivalisierenden Wahrnehmungsverschiebungen als größtenteils unbeeinflusst vom subjektiv wahrgenommenen Muster und in erster Linie auf die einlaufenden retinalen Signalmuster reagierend, beobachten. Der Mechanismus einer 'monokularen Blockade', im Zuge derer die Repräsentation einer Wahrnehmungsalternative des mehrdeutigen Musters bereits auf früher Ebene 'ausgeschaltet' wird, könnte demnach auch an dieser Stelle verworfen werden, wobei die grundlegenden Unterschiede im Signalverlauf zwischen binokularer Rivalität und multistabiler Wahrnehmung eine derartige Interpretation nur bedingt zulassen.

Innerhalb der reizgebundenen Kontrollbedingung ruft ein Bewegungswechsel ebenfalls eine langsame Potentialverschiebung hervor. Die topographische Verteilung der Maximalamplitude entspricht dabei exakt den Verhältnissen der multistabil induzierten Komponente. Im Gegensatz zur mehrdeutigen Versuchsbedingung tritt die reizgebundene Positivierung jedoch über sämtlichen Ableitorten (mit Ausnahme der okzipitalen) sowohl auf Basis der gesamtgemittelten Signalantworten als auch auf Ebene der Einzelepochen signifikant stärker hervor. Dieser Befund repliziert in großen Teilen vorausgegangene Arbeiten von Basar-Eroglu et al. (1995) und Strüber & Herrmann (2002), die den Amplitudenunterschied der Delta-Antwort zwischen den Bedingungen über allen Lokationen als bedeutsam registrieren. Analog zu Ergebnissen der P300-Forschung führen die Autoren die bedingungsspezifische Amplitudenmodulation dieser Komponente in erster Linie auf die Unsicherheit, die ein mehrdeutiger Musterwechsel im Gegensatz zu einem eindeutigen hervorruft und damit auf eine erhöhte Unterscheidungsschwierigkeit im Falle des endogen generierten Perzeptwechsels zurück. O'Donnell et al. (1988) konnten ebenso zeigen, dass Reversionen des Wahrnehmungseindrucks innerhalb eines illusionären Musters niedrigere Amplituden einer späten positiven Komponente hervorrufen als ein extern erfolgender Reizwechsel. Darüber hinaus scheint über den hier gewählten posterioren Ableitorten ein reizgebundener Bewegungswechsel von einer 'schlankeren' Positivierung begleitet zu werden. Insbesondere über okzipitalen und rechts-parietalen Bereichen setzt die multistabil induzierte Positiverung früher ein, was zu einer durchweg breiteren Komponentengestalt führt. Mögliche Gründe für die unterschiedlichen Positiverungen Morphologie werden in Kapitel 9.1.2 diskutiert.

Um die perzeptuelle Aktivität von der motorischen abzugrenzen, führte Strüber (1995) ein Kontrollexperiment durch, in dem Versuchspersonen instruiert wurden, ohne Reizdarbietung willkürlich einen Knopf zu drücken. Die Ergebnisse zeigen prämotorische Negativierungen vor dem Knopfdruck und im Anschluss daran das Auftreten postmotorischer Positiverungen. Strüber & Herrmann (2002) untersuchten mittels MEG die stimulus- und antwortgebundenen ereigniskorrelierten Felder des reizgetriebenen Kontrollparadigmas und fanden ebenfalls keinen Hinweis darauf, dass die hier beschriebene (oszillatorische) Aktivität das neurophysiologische Korrelat eines (prä-)motorischen Prozesses reflektieren könnte. Es ist daher anzunehmen, dass die untersuchte positive Komponente originär perzeptueller Natur ist. Ihre Nähe zum Knopfdruck (hier hinsichtlich der Gipfelamplitude im Mittel etwa 100 ms) lässt jedoch vermuten, dass die Vorbereitung der motorischen Antwortreaktion und die Wahrnehmungsverschiebung parallel ablaufen. Die Befunde von Picton (1992) zu den Verhältnissen der Latenzmodulation einer P300 und einer daraufhin eingeleiteten motorischen Antwortentscheidung legen eine entsprechende Interpretation nahe. Eine detaillierte Bewertung der zeitlichen Verhältnisse der reversionsgebundenen Antwortkomponente und des Wahrnehmungseindrucks folgt in Kapitel 9.1.4.

### 9.1.2 Hinweise auf eine altersspezifische Aktivierung von Bearbeitungsressourcen

Innerhalb der Stichprobe der Zehnjährigen ruft ein mehrdeutiger Wahrnehmungswechsel ebenfalls eine langsame positive Komponente hervor, deren mittlere Gipfelamplitude zeitlich der der erwachsenen Referenzstichprobe in dieser Versuchsbedingung über sämtlichen Lokationen entspricht. Damit kann die u.a. von Mullis et al. (1985), sowie von Yordanova und Kolev (1997) beobachtete Interaktion des Latenzwertes einer P300 mit dem Alter der Vpn für die reversionsgebundene Positivierung zumindest auf Basis der gesamtgemittelten Signalepochen nicht bestätigt werden. Courchesne (1983) findet in der Morphologie ereigniskorrelierter Potentiale bei Kindern zwei Komponenten innerhalb des Zeitbereiches der P300: Eine frühe P330 und eine spätere, parietale P400-700. Dabei bildet die P400-700 signifikant stärkere Amplituden auf einen Zielreiz gegenüber einem Nicht-Zielreiz aus – ein für die P3b Komponente des ERP hinlänglich beschriebener Befund (u.a. Picton, 1992; Polich, 1993). Die P400-700 zeigt darüber hinaus die bereits beschriebene altersbedingte Latenzabnahme, wie sie ebenfalls für die P3b beobachtet wird (Mullis et al., 1985; Polich et al., 1990). Und obgleich die frühe P330 für Zielreize größer ausfällt, zeigt sie keinerlei altersabhängige Veränderungen hinsichtlich ihrer Latenz. Damit kann die hier gefundene, reversionsgebundene Komponente nach den Kriterien der topographischen Verteilung sowie den entwicklungsbedingten Veränderungen der Amplitude zwar als P3b-ähnlich charakterisiert werden. Allerdings legt ihre altersunabhängige La-

tenzstabilität den Einfluss von Komponentenanteilen einer P3a/P330 nahe. Der für die Kinderstichprobe auf Trendniveau hervortretende Latenzunterschied fronto-okzipital hervorgerufener Auslenkungen im Vergleich zu allen übrigen Ableitorten folgt der Theorie Leopold's & Logothetis' (1996), wonach okzipital einlaufende Sinnesinformationen einer zeitlich regulierten, frontalen Supervision unterliegen. Jedoch steht ein statistischer Beleg hier noch aus.

Obgleich die Gipfellatenzen einander entsprechen, fällt die Morphologie der durch einen mehrdeutigen Bewegungswechsel hervorgerufenen Positivierung innerhalb der Untersuchungsstichprobe durchweg breiter aus und reicht im Vergleich zu den Erwachsenen weit über den Knopfdruck hinaus. Dieser Umstand könnte aus einem Mittelungseffekt resultieren und eine erhöhte Variabilität der zugrundeliegenden Einzelantworten nahelegen. Der (rein deskriptive) Vergleich übereinandergelegter Einzelepochen weist jedoch auf keinen gruppenspezifischen Unterschied in der Streuung dieser Komponente hin. Es kann daher angenommen werden kann, daß die im Mittel angetroffene Gestalt in etwa die Charakterisitk der Einzelepochen wiedergibt. Die Struktur der Delta-Antwort wird somit als Hinweis gedeutet, dass ein noch nicht komplett ausgebildetes kognitives System bei der Wahrnehmungsorganisation in erhöhtem Maße sowie über einen längeren Zeitraum Bearbeitungsressourcen zur Verfügung stellen muss und der Prozess des Perzeptwechsels für die Kinder nicht mit der Knopfdruckreaktion abschließt. Wranke (2007) vermutet, dass die Bearbeitung multistabiler Reizkonfigurationen im Vergleich zu visuellen Zielreizparadigmen eine erhöhte kognitive Beanspruchung im Sinne von Aufmerksamkeitsressourcen nach sich zieht und interpretiert den unterschiedlichen Verlauf der beteiligten Delta-Antworten in beiden Paradigmen als dementsprechend moduliert. Folgt man dieser Annahme und unterstellt, daß die Parameter Latenz, Amplitude sowie die Fläche der Komponente Indikatoren für Verarbeitungsanforderungen darstellen, die nötig sind, einen Reiz zu analysieren und zu bewerten (Donchin, 1979, Picton, 1992), lassen sich in der vorliegenden Studie für die Stichprobe der Kinder nur bedingt Unterschiede bezüglich der Aufmerksamkeitszuwendung zwischen den Bedingungen (mehrdeutig vs reizgebunden) finden. Beide bedingungsabhängigen Komponenten treten – zumindest im offensichtlichen Mittel – gleichgeartet hervor. Einzig ihre Gipfellatenzen weichen stark voneinander ab. So wird ein reizgebundener Bewegungswechsel über sämtliche Ableitorte hinweg von einer deutlich später auftretenden Komponente begleitet, deren Peakamplitude im Mittel sogar noch über die motorische Antwortreaktion hinausreicht. Picton (1992) berichtet über ähnliche Befunde bei der Untersuchung der P300 in klassischen Zielreizparadigmen. Dabei kann eine Komponente erst im Anschluss an den Knopfdruck registriert werden, wenn Stimuluskomplexität und Antwortreaktion möglichst einfach gehalten werden. Im vorliegenden Fall wäre es daher plausibel, anzunehmen, dass die eher passive Reaktion auf

einen extern ausgelösten Bewegungswechsel zur Beschleunigung der Antwortreaktion führt, was den Knopfdruck vor die perzeptuelle Reaktion treten lässt. Im Unterschied dazu führen die aktiven Verarbeitungsanforderungen eines intern generierten Musterwechsels, bei gleichbleibender Schwierigkeit der Antwortauswahl, zu einer Verlängerung der Reaktionszeit und damit zu einer zeitlichen Verschiebung der Verhaltensantwort, die damit erst nach der perzeptuellen Prozessierung erfolgt.

Hinsichtlich der Latenz der Gipfelamplitude finden sich für die Referenzstichprobe ähnliche bedingungsspezifische Unterschiede. Im Gegensatz zu den Verhältnissen der Untersuchungsstichprobe scheint der Verlauf der Delta-Antworten hier aber offenbar, wie bereits in Kapitel 9.1.1 angedeutet, sensitiv auf die Versuchsbedingungen zu reagieren. Besonders über parieto-okzipitalen Ableitorten evoziert ein extern hervorgerufener Wahrnehmungswechsel eine schmalere Komponentengestalt, was eine (zeitlich) geringere Ressourcenbeteiligung am reizgebundenen Wahrnehmungswechsel nahelegt. Dagegen scheint das kognitive System der Kinder im Hinblick auf die Bereitstellung von Verarbeitungskapazitäten nicht zwischen den Versuchsbedingungen zu trennen. Die Validierung dieser Befunde, etwa durch eine objektive Bestimmung der Komponentenoberfläche auf Ebene der Einzelepochen, wurde jedoch nicht vorgenommen.

### 9.1.3 **Kortikale Ausdifferenzierung und funktionale Spezialisierung**

Im Unterschied zu den Erwachsenen induziert die Kinderstichprobe eine im oszillatorischen Mittel um bis zu dreifach erhöhte Gipfelamplitude mit einer stark nach posterior abweichenden Topographie. Parietale und okzipitale Ableitregionen registrieren dabei in etwa gleich starke Delta-Antworten. Ein bedeutsamer Amplitudenunterschied, wie er innerhalb der Erwachsenenstichprobe auftritt, ist hier nicht zu finden. Ein frontal zu parietal und okzipital vorgenommener Abgleich der Amplitudenwerte im Intergruppenverhältnis offenbart ein für die Kinderstichprobe sechsfach (Faktor 6,12) erhöhtes posterior-anteriores Amplitudengefälle. Dieser Gruppenunterschied zwischen frontalen und posterioren Lokationen wird als ein erster elektrophysiologischer Indikator der noch unzureichenden Einbindung frontaler Strukturen in das kognitive Ensemble gewertet und in Kapitel 9.1.4 wieder aufgegriffen.

Nach Johnson's (2000) Theorie der interaktiven Spezialisierung sind kortikale Regionen zu Beginn der postnatalen Hirnentwicklung funktional zunächst äußerst schwach definiert und können durch unterschiedliche Reize aktiviert werden. Im Zuge der kortikalen Reifung beginnen die Areale miteinander zu interagieren und um die Beteiligung an der Stimulusverarbeitung zu wetteifern. Dabei gewinnen sie mehr und mehr an Trennschärfe und ihr Antwortverhalten konvergiert auf einen zunehmend schmaleren Bereich

auslösender Mechanismen. Jacobs (1999) vermutet, dass einer solchen Form der Spezialisierung die selektive Reduktion unpassender synaptischer Verbindungen, sowie die Hemmung alternativer Verbindungen zugrunde liegt. Dabei werden einzelne kortikale Fasern im Zuge fortschreitender funktionaler Differenzierung bei der Bearbeitung einer bestimmten Stimuluskategorie bestätigt, während alternative Bahnen aufgegeben oder anderweitig eingebunden werden. Im Hinblick auf die hier gefundenen altersspezifischen Unterschiede innerhalb der Amplitudenverteilung über parieto-okzipitalen Bereichen, lassen sich die in der Referenzstichprobe unterschiedlich stark hervortretenden Antworten im Verhältnis zu den gleichgearteten Signalen der Kinderstichprobe auf eine entwicklungsbedingte topographische Verschiebung in Folge des beschriebenen Spezialisierungsprozesses zurückführen. Giedd et al. (2004) beobachten entwicklungsspezifische Veränderungen der grauen Substanz in frontalen und parietalen Kortexstrukturen, wobei die maximale Dichte hier zwischen zehn und zwölf Jahren erreicht wird. Sowell et al. (2001) berichten übereinstimmend von rückläufigen Volumenänderungen der grauen Substanz innerhalb zentro-parietaler Gebiete zwischen der Kindheit (7-11 Jahre) und dem Jugendalter (12-16 Jahre). Gogtay et al. (2004) registrieren einen Rückgang kortikaler grauer Substanz um die Pubertät herum, wobei die Rückbildung in sensomotorischen Arealen beginnt und sich anschließend rostral über frontale und caudal über parietal-temporale Regionen fortsetzt. Die hier untersuchte Stichprobe der Zehnjährigen sollte sich daher in etwa auf dem Zenit der entwicklungsabhängigen Zellkörperdichte innerhalb der oben angeführten Areale befinden. Dabei konstatieren die Autoren zwar starke entwicklungsbedingte Volumenänderungen in frontalen, zentralen, temporalen und parietalen Kortexarealen, berichten jedoch von keiner Modulation des okzipitalen Gebietes (Giedd et al., 2004, Gogtay et al., 2004, Sowell et al., 2001). Hinsichtlich der synaptischen Verknüpfungsdichte beschreibt Huttenlocher (1900, 1997) einen regionsspezifischen Rückgang der Anzahl der Synapsen pro Neuron im Laufe der späten Kindheit, wobei die verschiedenen Gebiete zu unterschiedlichen Zeiten ihre adulte Norm erreichen. Für den auditorischen Kortex beobachten die Autoren den „Zuschnitt“ (pruning) im Alter von zwölf Jahren als beendet, während dieser Reifungsprozess innerhalb der visuell verarbeitenden Areale bereits früher einzusetzen scheint. Damit sind sich sämtliche herangezogenen Untersuchungen einig, dass sowohl der Zuwachs als auch der reifungsbedingte Abbau synaptischer Verbindungen für frontale Regionen später beginnt und sich bis ins Erwachsenenalter fortsetzt. Die entwicklungsspezifischen Veränderungen innerhalb der vorliegenden Studie fallen für okzipitale Strukturen im Vergleich zu sämtlichen übrigen Regionen am deutlichsten aus. Die Resultate stehen damit, hinsichtlich der beobachteten Volumenänderungen der grauen Substanz, auf den ersten Blick im Widerspruch zu den Befunden der neuroanatomischen Entwicklungsstudien. Es ist jedoch davon auszugehen, dass die hier gefundenen gruppenspezifischen Amplitudenunterschiede mit entwicklungsabhängi-

gen Variationen der für das EEG relevanten Spannungsquelle, den Synapsen, in Verbindung gebracht werden müssen. Die durchweg stärkere Signalantwort der Untersuchungsstichprobe kann daher (gemäß Jacobs (1999) und Johnson (2000)) als Funktion der diffusen Aktivierung eines noch undifferenzierten, dicht geknüpften Synapsennetzwerkes interpretiert werden, wobei die resultierende Feldaktivität einen Gruppenunterschied bedingt, der im Zuge der fortschreitenden funktionalen Bestätigung, d.h. der selektiven Abnahme einzelner Verbindungen im Sinne einer kortikalen Ausdifferenzierung, auf die Aktivitätscharakterisitik der Referenzstichprobe zurückfallen wird. Eine weitere nicht zu vernachlässigende Einflussgröße stellt die unterschiedlich stark entwickelte Membranstruktur dar, die sich zwischen Ableitelektrode und den relevanten Ionenströmen befindet und in beiden Gruppen voneinander abweichende kapazitative Widerstände hervorbringt. Im Falle der Untersuchungsstichprobe kann der Signalabnehmer aufgrund des geringeren Durchmessers der Schädelplatte sowie der kleineren Kopfgröße und der damit einhergehenden großen Nähe zu den Potentialquellen die relevante Feldaktivität der Neuronenverbände unmittelbarer und weniger gedämpft registrieren, was sich ebenfalls in stärkeren Potentialauslenkungen niederschlagen sollte (Meredith, 1971; Polich et al., 1990).

### 9.1.4 Die Rolle des präfrontalen Kortex

Mit Ausnahme der frontalen Areale geht die Verarbeitung eines mehrdeutigen Musterwechsels innerhalb der Untersuchungsstichprobe an sämtlichen Ableitorten mit einer sowohl in der Kopplung stärkeren, als auch zeitlich länger überdauernden Phasenbindung einher. Der Musterumschlag der Referenzstichprobe wird dagegen nur von einer kurzzeitigen Phasenkopplung begleitet. Vor dem Hintergrund der Annahme einer noch nicht erfolgten Konvergenz junger Neuronenstrukturen auf einen eng umgrenzten Bereich auslösender Mechanismen kann die Dauer der Aufrechterhaltung einer Phasenkopplung als Indikator für eine prinzipiell niedrigere Verarbeitungseffizienz der beteiligten Netzwerke als Folge ihrer geringen Ausdifferenzierung verstanden werden. Im Gegensatz dazu scheint das adulte System den Wechsel des Wahrnehmungsinhaltes in einem schnellen und spezialisierten Verarbeitungsschritt zu prozessieren. An frontalen Ableitorten scheitert das junge physiologische System komplett daran, eine stabile Komponente auszubilden. Es könnte daher angenommen werden, dass die unfertige Myelinisierung der Faserverbindungen u.a. mit parietalen Gebieten und damit die Optimierung der Vernetzung innerhalb des vorgeschlagenen fronto-parietalen Systems für die geringe anteriore Antwortstabilität verantwortlich ist. Neben dem bereits erwähnten posterior-anterioren Amplitudengefälle (Kapitel 9.1.3) wird das Stabilitätsdefizit der frontalen Signalantwort als zweiter elektrophysiologischer Indikator der noch unzureichenden Einbindung dieses Gebietes in das vorgeschlagene Verarbeitungsnetzwerk interpretiert.

### 9.1.5 Treten reversionsgebundene Komponenten und motorische Antwortreaktionen in Abhängigkeit voneinander auf?

Einige Autoren (Basar-Eroglu et al. (1995), Strüber & Herrmann (2002)) führen die hohe intra- und interindividuelle Variabilität der induzierten Komponentenantwort auf Streuungen der individuenspezifischen Reaktionszeiten zurück. Sollte die Positivierung tatsächlich in Abhängigkeit von Verzögerungen der motorischen Antwortreaktion auftreten, müssten sich beide Größen durch eine gemeinsame Varianz auszeichnen. Die Vermessung der Amplitudenlatenz auf Basis einzelner Signalepochen an okzipitalen Ableitorten in Relation zu den Auftrittszeitpunkten der Knopfdrücke ergab in der korrelativen Testung jedoch nur eine sehr geringe Varianzaufklärung und damit keinen Hinweis auf eine statistische Beziehung zwischen beiden Größen. Die Validität dieser Schlussfolgerungen ist dabei starken Einschränkungen unterworfen, da die einzelnen Reaktionszeiten dem reizgebundenen Kontrollparadigma entnommen werden mussten, während die auf Abhängigkeit geprüften Komponentenlatenzen der mehrdeutigen Versuchsbedingung entstammen. Darüber hinaus war die Wahl der herangezogenen Ableitorte (links- bzw. rechts-okzipital) in erster Linie dem visuellen Verarbeitungsschwerpunkt dieser Region geschuldet. In Anlehnung an die Befunde Lumers et al. (1998) sowie der damit einhergehenden funktionalen Implikation für die reversionsgebundene Komponente, erscheint es im Nachhinein plausibler, die Delta-Antworten über fronto-parietalen Lokationen in Beziehung zu den motorischen Reaktionen zu setzen. Die Reaktionszeiten der Erwachsenenstichprobe liegen darüber hinaus aufgrund eines Aufnahmefehlers nicht vor. Sämtliche herangezogenen Untersuchungen berichten jedoch von einer Abnahme der Reaktionszeit bei der Bearbeitung visueller und akustischer Reizparadigmen von der Kindheit bis ins Erwachsenenalter (u.a. Mullis et al. (1985), Taylor (1988), Ladish & Polich (1989)). Das zeitgleiche Hervortreten der gesamtgemittelten Gipfelamplituden innerhalb beider Untersuchungsgruppen während der Bearbeitung des mehrdeutigen Musters spricht daher ebenfalls gegen eine Abhängigkeit dieser Komponente von (altersbedingten) Verschiebungen in den Reaktionszeiten.

### 9.1.6 Ambiguitätstoleranz und Altersentwicklung

Wie bereits in Abschnitt 9.1.2 beschrieben, ruft ein reizgebundener Musterwechsel innerhalb der Referenzstichprobe eine, gegenüber der mehrdeutig induzierten Komponente topographisch zwar gleichgeartete, hinsichtlich ihrer mittleren Amplitude jedoch durchweg größere Auslenkung hervor. Mit Ausnahme der okzipitalen Registrierpunkte bleibt dieser Effekt auch auf Ebene der Einzelsignale signifikant. Dieser Unterschied beschreibt einen Befund, wie er bereits in früheren Studien u.a. von O'Donnell (1988), Basar-Eroglu et al. (1995) sowie Strüber & Herrmann (2002) beobachtet wurde. Dabei führen die Autoren

den Amplitudenunterschied in erster Linie auf eine erhöhte Diskriminationsschwierigkeit zurück, da der endogene Wechsel im Vergleich zum reizgebundenen weniger eindeutig auszufallen scheint. Entsprechend den Ergebnissen der P300-Forschung tritt die Amplitude der reversionsgebundenen Komponente daher aufgrund der Unsicherheit über die Veränderungen des Zielreizes nur reduziert hervor. In der Untersuchungsstichprobe lässt sich dieser Effekt nicht finden. Im Gegenteil: Über sämtlichen Ableitorten rufen sowohl endogen als auch exogen generierte Musterwechsel gleichstarke Amplitudenantworten hervor. Bis hinab auf die Ebene der Einzelepochen lässt sich kein statistisch bedeutsamer Bedingungseffekt nachweisen. Die Interpretation dieses Befundes erweist sich als schwierig. Folgt man der oben angeführten Deutung einer erhöhten Unsicherheit in Folge der musterimmanenten Besonderheiten, so sollte sich auch die Stichprobe der Zehnjährigen mit den bedingungsspezifischen Schwierigkeiten der mehrdeutigen Reizdiskrimination konfrontiert sehen. Dennoch scheint ihr Gehirn in der Stimulusverarbeitung (zumindest hinsichtlich diesen Parameters und diesen Frequenzbandes) nicht zwischen den Versuchsbedingungen zu unterscheiden. Peterhans und von der Heydt (1989) beobachteten Zellen im primär visuellen Kortex, die mit hohen Feuerraten reagieren, wenn eine Linie im Winkel von 45 Grad über ihr rezeptives Feld bewegt wurde. Die entsprechenden Zellen konnten dabei ebenfalls durch eine Scheinkontur im selben Winkel aktiviert werden, wenngleich sie in einem solchen Fall mit einer deutlich reduzierten Antwortrate reagierten. Sollte sich dieses Antwortprinzip auf (Schein-)Bewegungen übertragen lassen und sich in späteren visuellen Verarbeitungsabschnitten fortsetzen, könnte ein derartiger Befund als alternative Erklärung zu den bedingungsabhängigen Amplitudenunterschieden herangezogen werden und die problematische Trennung von 'Sicherheit' vs 'Unsicherheit' über einen (mehrdeutigen) Bewegungswechsel ersetzen. Nichtsdestotrotz scheitert auch dieser Ansatz, die unspezifischen Antworten der Untersuchungsstichprobe auf die experimentellen Bedingungen vorherzusagen. Angelehnt an die theoretischen Konzeptionen Leopold's und Logothetis' (1999) könnte der aufgedeckte Amplitudenunterschied zwischen den Bedingungen einer Art phylogenetischem Imperativ folgen. Demnach wäre es für das kognitive System besonders wichtig, mit starker Aktivierung auf plötzliche Struktuwechsel innerhalb der situativen Umgebung zu reagieren, wohingegen eine systemintern generierte Bedeutungsverschiebung als Folge der visuellen Suche nach Stabilität eine im Vergleich dazu geringere Aktivierung veranlasst. Die Gewichtung von Information durch Suppression irrelevanter Stimuli ist dabei eng an die Funktion des präfrontalen Kortex gebunden. In EKP Untersuchungen zum Phänomen des „auditory gating“ werden Paare von auditorischen Klicks in kürzesten Abständen dargeboten. Gesunde Versuchspersonen reagieren auf den zweiten Klick im Vergleich zum ersten, mit einer deutlich reduzierten Amplitude des EKP's, was auf die Einflussnahme frontaler Kortexstrukturen auf den sensorischen Signaleingang und damit auf die Unterdrückung informationsarmer Reize zu-

rückgeführt wird (Knight et al., 1999). Patienten mit einer Läsion des frontalen Kortex zeigen oft ebensowenig ein auditory gating wie solche mit einer schizophrenen Strörung, was die Annahme einer frontalen Dysfunktion bei dieser Krankheit nahelegt. Vor dem Hintergrund einer noch unvollständigen Einbindung dieser Struktur in die kognitiven Funktionsabläufe, kann daher angenommen werden, dass der vorgeschlagene Suppressionsmechanismus noch nicht effektiv arbeitet und die Trennung relevanter (hier: exogen generierter) und irrelevanter (hier: endogen hervorgerufener) Informationen vom System nicht adäquat bewältigt wird. Dies mag die Ursache für die nicht reduzierte Amplitude im EKP eines mehrdeuigen Reizwechsels der Untersuchungsstichprobe darstellen. Und obgleich die Übertragung früher, inhibitorischer Arbeitsabläufe (hier am Beispiel des auditory gatings) auf spätere, bewusst prozessierte Wahrnehmungsinhalte wie im vorliegenden Fall, schwierig erscheinen mag, ist die Rolle frontaler Strukturen als übergeordnete modulatorische Instanz auf sämtlichen Ebenen der Verarbeitungshierarchie in zahlreichen Studien belegt (u.a. Fuster, 2002).

Bei sämtlichen dieser Schlussfolgerungen muß jedoch bedacht werden, dass sich ausgerechnet der Parameter Amplitude in Untersuchungen zur Re-Test Reabilität des EEGs in Experimenten zur multistabilen Wahrnehmung als wenig zuverlässig erwiesen hat (Hoff, 2008, persönliche Kommunikation). Über die bedingungsunabhängige Signalantwort der Untersuchungsstichprobe kann daher an dieser Stelle nur spekuliert werden. Mit dem folgenden, rein psychologischen Deutungsversuch der physiologischen Befundlage, sollen die Spekulationen darüber ein Ende finden. So lassen sich die gleichgearteten EKP als neuronales Substrat einer hohen Ambiguitätstoleranz des sich entwickelnden kognitiven Systems interpretieren. Das kindliche Gehirn scheint die lebensweltliche Umgebung prinzipiell mehrdeutig zu verarbeiten, der Prozess der stabilen Bedeutungsfindung ist noch nicht abgeschlossen. Im Gegensatz dazu bilden multistabile Reizinhalte für adulte Gehirne die Ausnahme, diese Systeme bewegen sich bereits in stabilen Ordnungszuständen. Ihre Ambiguitätstoleranz ist daher niedrig und trennt klar zwischen ein- und uneindeutigem Reizmaterial.

### 9.1.7 **Verlaufseffekte**

Die Interpretation der Veränderung der Signalcharakterisitka über die experimentelle Dauer erweist sich als schwierig. Aufgrund der ohnehin niedrigen Epochenzahl führte die Unterteilung des Datensatzes zu Stichprobengrößen, die sich nur bedingt zu aussagekräftigen Analysen heranziehen lassen. Ein Effekt der sich dennoch abzeichnet betrifft die Phase der reversionsgebundenen Komponente. Im Gegensatz zu den Ergebnissen der Amplitudenauswertungen erweist sich dieser Parameter in Abhängigkeit vom Messzeitpunkt offenbar als stark modular. Dabei gilt zu beachten, dass die Amplitudenwerte hier

nur auf Basis der Gesamtmittelungen analysiert wurden und zumindest auf dieser Ebene keinen signifinkanten Veränderungen unterliegen. Auch wurde die Re-Test Reliabilität von EEG-Amplitudenwerten bereits zuvor als durchaus unzuverlässiger Indikator beurteilt.

Über die Ursachen der verlaufsabhängigen Phasenantwort kann an dieser Stelle nur grob spekuliert werden. So könnte die Annäherung der Delta-Phasencharakteristik der Kinderstichprobe an die Struktur der Erwachsenengruppe im letzten Drittel des Experiments bereits als Effekt einer gesteigerten Verarbeitungseffektivität auf annähernd adultem Niveau interpretiert werden. Ebenso ließen sich die Ergebnisse mit Habituations- oder perzeptuellen Lernerfahrungen in Verbindung bringen. Eine empirische Bestätigung dieser Hypothesen kann vor dem Hintergrund der geringen Zahl an Einzelepochen nicht vorgenommen werden. Auch ist zu beachten, dass in dieser Studie nicht geklärt wurde, ob die erwachsenen Vpn verlaufsabhängige Änderungen im Delta-Band zeigen. Eine abschliessende Klärung der Befunde innerhalb der Verlaufseffekte erfordert daher eine zusätzliche Untersuchung der Referenzpopulation und eine Anlehnung dieser Ergebnisse an eine psychophysische Begleitstudie. Nur auf diese Weise kann die Unterteilung des Datenstromes gemäß dem Vorgehen für die Kinderstichprobe zeitlich validiert werden.

## 9.2 Effekte in den ereigniskorrelierten Oszillationen

Ob es sich bei den Pertubationen im Delta-Band um den alleinig beteiligten Wirkmechanismus an der mehrdeutigen Wahrnehmungsorganisation handelt, ist wenig wahrscheinlich. Ein großer Teil der Ergebnisse elektrophysiologischer Forschung legt nahe, dass Information im kognitiven System über die präzise zeitliche Regulierung oszillatorischer Aktivität kodiert werden kann (u.a. Gray et al., 1989; Engel et al., 2001; Varela et al., 2001). Nach Basar et al. (1997) kann das Korrelat einer Hirnfunktion dabei nicht in einer einzelnen isolierten Frequenzoszillation verortet werden. Vielmehr wird ein kognitiver Prozess sowohl durch Veränderungen innerhalb verschiedener funktional definierter Frequenzbänder an unterschiedlichen Lokationen, als auch durch die präzise zeitliche Regulation der einzelnen Oszillationen untereinander realisiert. In zahlreichen Studien konnten nach externer (und interner) Stimulation funktional bedeutsame oszillatorische Komponenten in verschiedenen Frequenzbereichen des ereigniskorrelierten EEG's identifiziert werden. Die empirischen Belege der hier untersuchten Theta- und Alpha-Oszillationen als Codeschlüssel der Integration von Informationen innerhalb des Gehirns sind daher zahlreich (u.a. Basar 1992; Pfurtscheller, 1992, 2001, 2003; Klimesch, 1996; Kolev et al. 1997; Yordanova & Kolev, 1997; Schürmann, 1999; Jensen et al., 2002; Palva et al., 2005; Cooper et al., 2006). Vor dem Hintergrund entwicklungsspezifischer Veränderungen in der Frequenzzusammensetzung des EEG's (John, 1980; Katada et al., 1981; Gasser et al.,

1988; Niedermeyer, 1993; Yordanova & Kolev, 1997) sowie den Befunden zur Rolle evozierter und induzierter Oszillationen bei der kognitiven Informationsverarbeitung (Pfurtscheller, 1992; Pantev et al., 1994; Basar et al., 1997; Engel et al., 2001) kann für die Analyse der ereigniskorrelierten Oszillationen (EKO) bei der Generierung mehrdeutiger Wahrnehmungsinhalte vermutet werden, dass die zur Integration perzeptiver und kognitiver Komponenten benutzen oszillatorischen Codeschlüssel frequenzspezifischen, entwicklungsbedingten Variationen unterliegen. Im folgenden werden die altersabhängigen Modulationen im Theta- und Alphaband hinsichtlich ihrer Rolle bei der multistabilen Wahrnehmungsorganisation diskutiert, um jene oszillatorischen Mechanismen zu identifizieren, die die spontanen Fluktuationen innerhalb des visuellen Bewusstseins orchestrieren.

### 9.2.1 Funktionale Korrelate der Alpha-Aktivität bei multistabiler Wahrnehmung

Alpha-Aktivität im menschlichen EEG wird in zwei Kategorien unterteilt. Sie tritt zum einen als spontaner Grundrhythmus auf, kann aber ebenfalls durch experimentelle Stimulation evoziert werden und kognitive Verarbeitungsprozesse reflektieren (Pfurtscheller & Klimesch, 1991; Basar & Schürmann, 1994). Neben reizgebundenen Signalveränderungen unterliegt das Alpha-Band dabei auch induzierten Modulationen, d.h. solchen, die zeitlich nicht an ein auslösendes Ereignis gebunden sind. Eine empirisch hinlänglich beschriebene Änderung des Signalverhaltens im Alpha-Band beschreibt die sogenannte ereigniskorrrelierte Desynchronisation (EKD). Desynchronisationen werden in der einschlägigen Literatur als Indikatoren der hohen neuronalen Verarbeitungsaktivität einer Region interpretiert (Pfurtscheller et al., 1992; Klimesch, 1997). Auch bei der Bearbeitung mehrdeutiger Reizkonfigurationen konnten Strüber und Herrmann (2002), sowie Isoglu-Alkac et al. (2005) einen Rückgang der Synchronisierung vor der motorischen Antwortreaktion feststellen. Während Strüber und Herrmann (ebd.) diese Aktivitätsänderungen als Destabilisierung eines aktuellen Wahrnehmungseindruckes und damit als bottom-up Anteil an der Reizverschiebung interpretieren, vermuten Isoglu-Alkac et al. (ebd.), dass die Desynchronisierung kognitive Prozesse wie das Erkennen des Musterwechsels und die Initiierung der behavioralen Antwortreaktion (Knopfdruck) reflektiert. Pfurtscheller (1992) beschreibt EKD, die nach sensorischer Stimulation in den korrespondierenden Arealen auftritt. Unter der Voraussetzung, dass die Wahrnehmung spontaner Reversionen mit dem Erkennen eines Zielreizes in klassischen oddball-Paradigmen vergleichbar ist, könnte es sich bei den im mehrdeutigen Wahrnehmungsexperiment beobachteten oszillatorischen Signalverläufen daher ebenfalls um EKD handeln, die einer endogen generierten Neuorganisation nachfolgen. Darüber hinaus werden Desynchronisierungen im Alpha-Band mit Aktivitäten, die der Ausführung einer willentlichen Bewegung vorangehen in Verbindung gebracht (Babiloni et al., 1999; Pfurtscheller et al., 2000). Da sowohl die hier vorliegende, wie auch die meisten anderen Studien zur Untersuchung mehrdeutiger Reizverschiebungen eine

behaviorale Antwortkomponente beinhalten, kann die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass es sich bei den beschriebenen Desynchronisationsphänomenen um motorische Vorbereitungsaktivität handelt. Isoglu-Alkac et al. (2005) lehnen diese Interpretation aufgrund der topographischen Verteilung der EKD, sowie ihrer offensichtlichen Bindung an die reversionsgebundene Positvierung als einer kognitiven Komponente, die nicht auf motorische Präparation anspricht, jedoch ab.

Hinweise auf ein entwicklungsbedingtes Muster der Alpha-Komponente

Die gemittelten Hüllkurven der Kinderstichprobe innerhalb dieser Untersuchung zeigen über okzipitalen und zentro-parietalen Ableitorten einen Amplitudenverlauf, der die Befunde vorangegangener Studien repliziert und damit einmal mehr die funktionale Beteiligung der Alpha-Aktivität an einem mehrdeutigen Musterwechsel herausstellt. Ein signifikanter Desynchronisationseffekt zwischen den Zeitfenstern ist jedoch nur über okzipitalen Ableitorten nachzuweisen, wenngleich nicht ausgeschlossen werden kann, dass die Wahl alternativer Analysezeitfenster als die an dieser Stelle herangezogenen, zu stabileren Effekten auch über zentro-parietalen Arealen geführt hätte. Dennoch ist festzuhalten, dass die Gruppe der Zehnjährigen bereits in der Lage ist, relevante Veränderungen der Aktivitätscharakteristik von Alpha-Oszillationen zuverlässig und systematisch auf einen (hier: endogenen) Stimulus hin zu entwickeln. Yordanova und Kolev (1997) berichten übereinstimmend über die wiederholt stabile Ausbildung einer phasengebundenen Alpha-Antwort für die Altersgruppe der Zehn- bis Elfjährigen innerhalb einer reizgebundenen Versuchsanordnung. Hinsichtlich der absoluten Amplitudenstärke des Alpha-Bandes liegt die Stichprobe der Kinder noch weit unter der Bandpower der Erwachsenen. Dieser Befund deckt sich mit Voraussagen der Literatur, die die gewöhnliche Frequenzentwicklung im EEG in einer Abnahme (langsame Bänder) sowie einer Zunahme (schnelle Bänder) der linearen Funktionen innerhalb ihrer Komponenten beschreibt (Matthis et al., 1980; Gasser et al., 1988; Yordanova & Kolev, 1997). Es kann daher angenommen werden, dass die Funktionalität des Alpha-Bandes an dieser Stelle über den Parameter Phase statt über einfache Amplitudenmodulationen realisiert wird. Die (noch) nicht signifikant hervortretende EKD über zentro-parietalen Lokationen bestätigt dabei Katadas (1981) Hypothese eines entwicklungsbedingten Musters innerhalb der dominanten Alpha-Komponente, welche zunächst nur okzipital, später zentral und schließlich auch über frontalen Arealen registriert werden kann. Vor dem Hintergrund der hier gefundenen Entwicklungsspezifität der EKD kann dieser Ansatz um ein möglicherweise entscheidendes Funktionsprinzip erweitern werden: Eine sich von posterior nach anterior entwickelnde Elaboration der beteiligten Neuronenverbände hinsichtlich ihrer Phasendynamik im Frequenzbereich zwischen acht und zwölf Hertz. Die Amplituden über frontalen Ableitorten liegen über die gesamte Epoche durchweg signifikant unter denen der übrigen Regionen. Eine EKD wie sie Isolglu-Al-

kac et al. (2005) für diese Region beschreiben, ist nicht zu finden.

Es kann somit festgehalten werden, dass die Prozessierung mehrdeutiger Wahrnehmungswechsel bereits auf Basis einer zuverlässigen Änderung der Aktivitätscharakterisitk im Alpha-Band über posterioren Kortexarealen funktioniert, wenn auch auf einem, im Vergleich zur Erwachsenenstichprobe niedrigeren Niveau. Insbesondere frontale Areale zeigen in der vorliegenden Untersuchung keinerlei systematische Veränderungen ihres oszillatorischen Verhaltens auf das endogene Ereignis, sodass eine originär sensorische Funktion der Frequenzen zwischen acht und zwölf Hertz angenommen werden kann.

Ereigniskorrelierte Desynchronisation (EKD) und multistabile Wahrnehmung

Über die eigentliche Rolle einer EKD kann trotz der Hinweise auf ihren sensorischen Ursprung bei der perzeptuellen Neuorganisation auch an dieser Stelle nur spekuliert werden. Ihre posteriore Topographie und die fehlende Lateralisierung sprechen einmal mehr gegen eine originär motorische Funktionsbeteiligung und für einen perzeptuellen Wirkmechanismus. Die vorausgehende, insbesondere über zentro-parietalen Ableitorten zu beobachtende Synchronisierung, etwa 500 ms vor der Antwortreaktion, ähnelt der kurzzeitigen Phasenbindung oszillatorischer Alpha-Aktivität während experimenteller visueller Stimulaton (u.a. Pfurtscheller, 1992) und könnte als Hinweis auf den Zeitpunkt des Musterwechsels gedeutet werden. Der anschließende Aktivitätsrückgang entspräche damit einer postperzeptuellen Desynchronisation nach endogener sensorischer Stimulation.

Die ebenfalls auf die Knopfdruckreaktion gemittelte reizgebundene Kontrollbedingung offenbart ein einheitlicheres Signalverhalten. Über sämtlichen Ableitorten zeigt sich bereits bei etwa -1000 ms eine abrupte Desynchronisation im Amplitudenverlauf, welcher die von Strüber & Herrmann (2002) für diese Untersuchungsbedingung gefundene Signalcharakteristik annähernd repliziert. Damit wird auch hier eine Funktion des Alpha-Bandes im Sinne der von Pfurtscheller beschriebenen EKD nach sensorischer Stimulation in klassischen oddball-Paradigmen nahegelgt.

Eine eindeutige Funktionszuweisung der Aktivitätscharakterisitik im Alpha-Band auf Basis beider Untersuchungsbedingungen kann jedoch nicht abschließend vorgenommen werden. Die von Isoglu-Alkac (2005) angenommene Bindung der EKD an die reizevaluierende RGP, tritt in der vorliegenden Untersuchung in etwa derselben zeitlichen Relation hervor, wenngleich die genauen Abhängigkeitsparameter zwischen beiden oszillatorischen Komponenten nicht quantifiziert wurden. Auf Basis der Gesamtmittelungen lässt sich jedoch feststellen, dass die offenbar reversionsgebundene funktionale Delta-Alpha-Kopplung für die Stichprobe der Zehnjährigen zumindest über posterioren Ableitorten be-

reits auf adultem Niveau funktioniert. Dieser Befund wird daher als ein weiterer Hinweis auf das ontogenetische Muster innerhalb der sensorischen Alpha-Band Komponente gedeutet, deren zunehmend rostrale Topographie offenbar nicht nur eine immer zuverlässigere Phasendynamik ausbildet, sondern darüber hinaus auch eine effizientere Kopplung an die übrigen Frequenzbänder mit sich bringt.

### 9.2.2 Funktionale Korrelate der Theta-Aktivität bei multistabiler Wahrnehmung

Im Hinblick auf ihre funktionale Bedeutung wird ereigniskorrelierte Theta-Aktivität in den meisten Untersuchungen übereinstimmend mit höheren kogntitiven und assoziativen Verarbeitungsprozessen wie arithmetischen Operationen, mentaler Rotation oder konzeptuellem Lernen in Verbindung gebracht (Mizuki et al., 1980, 1983; Lang et al., 1989; Inouye et al., 1994; Basar-Eroglu et al., 2001; Schmiedt et al., 2005). Die Amplitudenstärke der Theta-Oszillationen geht dabei mit fortschreitender Hirnentwicklung mehr und mehr zurück, und dies obgleich die Effizienz der kognitiven Verarbeitungsleistungen im Zuge des kortikalen Reifungsprozesses deutlich zunimmt. Untersuchungen mit relativen Powerspektren (Gasser, 1988) konnten zeigen, dass oszillatorische Theta-Aktivität zwar in jeder Altersgruppe zwischen sechs und 17 Jahren zuverlässig auftritt, die entwicklungsbedingte Reduktion dieses Frequenzbandes aber von einer Zunahme der schnelleren Alpha-Aktivität begleitet wird. Auch Yordanova und Kolev (1997) unterstellen, dass Veränderungen in Modus und Geschwindigkeit phasengebundener Theta-Aktivität bei der Verarbeitung einfacher Stimuli Hirnreifungsvorgänge widerspiegeln. Isoglu-Alkac (2008, *in prep.*) findet bei der Bearbeitung mehrdeutiger Reizmuster eine starke frontale Theta-Synchronisation, die zeitlich mit dem Auftreten der RGP zusammengeht. Die Gruppe der Zehnjährigen zeigt bereits ein deutliches anterior-posteriores Amplitudengefälle der Aktivität in diesem Frequenzband. Dieser topographische Effekt unterstreicht die Annahme einer funktionellen Rolle der Theta-Aktivität bei höheren kognitiven Verarbeitungsprozessen, welche gewöhnlich in präfrontalen Regionen verortet werden. Im Gegensatz zu den Ergebnissen im Alpha-Band scheint die Kinderstichprobe allerdings (noch) nicht in der Lage zu sein, eine zuverlässige und phasenstarre Theta-Antwort auf ein endogen induziertes Ereignis hin zu produzieren. Der von Isoglu-Alkac (ebd.) beschriebene, frontale Synchronisationseffekt bleibt aus. Lediglich über den anterioren, rechtslateralen Ableitorten tritt ein Zeitfenstereffekt auf Trendniveau hervor. Entsprechend den Interpretationen Yordanovas und Kolevs (1997) kann die Stabilität der Phase einer ereigniskorrelierten Theta-Oszillation daher auch an dieser Stelle als entwicklungsspezifischer Indikator herangezogen werden. Unter der Vorraussetzung, dass langsame Rhythmen weiträumige Netzwerkbereiche synchronisieren und dabei in der Lage sind, enger umgrenzte neuronale Verbände durch hochfrequente Oszillationen zeitlich zu definieren und zusammenzubinden (Engel et al., 2001; Varela et al., 2001), ist darüber hinaus zu vermuten, dass die, aufgrund ihrer schwachen

Phasenstabilität nur unzulänglich ausgeprägte frontale Delta-Komponente, ihrer Integrationsfunktion noch nicht ausreichend nachkommt. Damit kann sie ihrer „Trägerfunktion“ nicht gerecht werden und verhindert so eine systematische frontale Theta-Antwort.

Auf Basis des hier untersuchten Datensatzes kann daher festgestellt werden, dass die Fähigkeit zur Wahrnehmung eines mehrdeutigen Musterwechsels offenbar die zeitliche Koordination einer posterior gewichteten Delta-Alpha-Band Integration voraussetzt. Dabei scheint sowohl die präzise zeitliche Bindung der Alpha-Oszillationen an den endogen generierten Stimulus, als auch die zuverlässige Kopplung der reizevaluierenden Delta-Komponente an das desynchronisierende Signal den zugrundeliegenden elektrophysiologischen Wirkmechanismus zu bilden. Über die spezifische Funktion der Signalverläufe im Alpha-Band wird auch an dieser Stelle nur spekuliert. Ein systematischer Effekt im Theta-Band scheint dagegen keine notwendige Bedingung multistabiler Wahrnehmungsorganisation zu bilden. Vor dem Hintergrund der im Vergleich zur erwachsenen Referenzstichprobe signifikant niedrigeren Reversionsrate der Zehnjährigen, kann jedoch vermutet werden, dass die sich allmählich entwickelnde Induktion einer phasenstabilen frontalen Delta-Komponente und der u.a. dadurch modulierten systematischen Theta-Antwort, dem unterstellten fronto-parietalen Netzwerk die nötige Effizienz verleihen werden, eine internale Perzeptgenerierung auf adultem Niveau zu realisieren.

# 10 Zusammenfassung

Die vorliegende Untersuchung hat es sich zum Ziel gesetzt, die Erfassung kortikaler Aktivitätsmuster des heranreifenden Gehirns und die Entwicklung spezifischer Verarbeitungsalgorithmen visueller multistabiler Wahrnehmungsorganisation einer umfassenden psychophysiologischen Interpretation zugänglich zu machen. Denn obgleich bereits eine Reihe psychophysischer Studien die (früh)kindlichen Reiz - Erlebnis Beziehungen bei der Betrachtung mehrdeutiger Figuren untersucht haben, blieb eine elektrokortikale Analyse der Antworten eines unvollständig ausgebildeten kognitiven Systems auf den multistabilen Wahrnehmungswechsel bislang aus. In diesem Zusammenhang sagt das Modell der interaktiven Spezialisierung für die neuronale Reaktion auf eine bistabile Reizkonfiguration strukturelle und funktionale Unterschiede in den EKP zwischen den Antworten erwachsener Vpn und Kindern vorher. Evidenzen aus den Untersuchungen zu hämodynamischen Systemantworten, sowie die bisherigen elektrophysiologischen Befunde unserer Gruppe legen darüber hinaus eine Einflussnahme sensomotorischer Planungszentren bei der Prozessierung mehrdeutiger Wahrnehmungsinhalte nahe. Auf Basis der Befunde zur altersbedingten Frequenzentwicklung des EEGs kann weiterhin angenommen werden, dass die zur Integration perzeptiver und kognitiver Komponenten benutzten oszillatorischen Codeschlüssel entwicklungsbedingten Variationen unterliegen.

Die zehnjährigen Vpn waren ohne Schwierigkeiten in der Lage, den mehrdeutigen Charakter der stroboskopischen Alternativbewegung (SAB) zu erkennen und gemäß der experimentellen Instruktion zu bearbeiten. Die Auswertung der Verhaltensdaten bescheinigt ihnen eine im Mittel signifikant niedrigere Anzahl der Wahrnehmungswechsel über die experimentelle Dauer. Darüber hinaus induziert die Stichprobe der Kinder auf einen mehrdeutigen Reizwechsel hin eine positive Komponente, deren Gipfelamplitude im Unterschied zu den Ergebnissen der Erwachsenen etwa dreifach stärker ausgeprägt ist und eine stark nach posterior abweichenden Topographie aufweist. Die Phase dieser Komponente zeigt sich dabei in der Gruppe der Zehnjährigen über frontalen Arealen bedeutsam geringer ausgeprägt als in der adulten Referenzstichprobe. Desweiteren lassen sich die in der Literatur hinlänglich beschriebenen Amplitudenunterschiede zwischen den experimentellen Bedingungen (mehrdeutiger vs reizgetriebener Musterwechsel) für die Kinderstichprobe nicht replizieren. Hinsichtlich der oszillatorischen Aktivität offenbaren die gemittelten Hüllkurven im Alpha-Band einen Amplitudenverlauf, der die Befunde vorangegangener Studien bestätigt und damit einmal mehr die funktionale Beteiligung der Alpha-Aktivität an einem mehrdeutigen Musterwechsel herausstellt. Ein Desynchronisationsef-

fekt ist innerhalb der mehrdeutigen Bedingung jedoch nur über okzipitalen Ableitorten nachzuweisen. Im Theta-Band kann ein in der Literatur beschriebener frontaler Synchronisationseffekt nur rechtslateral und auf Trendniveau nachgewiesen werden.

Gemäß der Theorie der interaktiven Spezialisierung sind kortikale Regionen zu Beginn der postnatalen Hirnentwicklung funktional zunächst äußerst schwach definiert und durchlaufen über die kindliche Entwicklung hinweg einen Spezialisierungsprozess in dessen Verlauf das Ausmaß ihres Antwortverhaltens mehr und mehr an Trennschärfe gewinnt. Die unterschiedlich stark hervortretenden EKP-Antworten, sowie die Abweichungen in der Topographie zwischen den Gruppen lassen sich demnach auf entwicklungsbedingte Verschiebungen in Folge des beschriebenen Prozesses und auf die zunehmende Spezialisierung der neuronalen Aktivität zurückführen. Daneben stellen unterschiedlich stark entwickelte Membranstrukturen zwischen Ableitelektrode und den relevanten Ionenströmen einen weitere Einflussgröße dar. Die schwache Phasenstabilität der frontalen Komponente der Kinderstichprobe wird auf die noch uneffektive Vernetzung innerhalb des vorgeschlagenen fronto-parietalen Netzwerkes im Sinne einer unfertigen Myelinisierung der Faserverbindungen zurückgeführt. Dieses Stabilitätsdefizit kann als elektrophysiologischer Indikator einer noch unzureichenden Einbindung präfrontaler Strukturen in das kognitive Ensemble gewertet werden. Vor dem Hintergrund der im Vergleich zur erwachsenen Referenzstichprobe signifikant niedrigeren Reversionsrate wird angenommen, dass erst die komplett entwickelte Induktion einer phasenstabilen frontalen Delta-Komponente dem jungen physiologischen System die nötige Effizienz verleiht, eine internale Perzeptgenerierung auf adultem Niveau zu realisieren.

Die Ergebnisse innerhalb der Frequenzbänder bestätigen Annahmen der einschlägigen Literatur, die nahelegt, dass die Prozessierung mehrdeutiger Wahrnehmungsinhalte die systematische Veränderungen innerhalb verschiedener funktional definierter Frequenzbänder an unterschiedlichen Lokationen, sowie die präzise zeitliche Regulation der einzelnen Oszillationen untereinander voraussetzt. Auf Basis des hier untersuchten Datensatzes kann festgestellt werden, dass auch Zehnjährige bereits in der Lage sind, relevante Veränderungen der oszillatorischen Charakteristik zuverlässig auf einen (hier: endogenen) Stimulus hin zu entwickeln. Den Ergebnissen dieser Studie zufolge, besteht das elektrophysiologische Substrat eines mehrdeutigen Musterwechsels dabei offenbar in erster Linie in einer Änderung der Aktivitätscharakterisitk des Alpha-Bandes und setzt die Fähigkeit zur zeitlichen Koordination einer posterior gewichteten Delta-Alpha-Band Integration voraus. Über die spezifische Funktion der Signalverläufe im Alpha-Band wird jedoch auch an dieser Stelle nur spekuliert. Ein systematischer Effekt über anterioren Regionen, sowie eine Änderung der Aktivitätscharakteristika des Theta-Bandes scheinen

keine notwendige Bedingung multistabiler Wahrnehmungsorganisation zu bilden. Es mag jedoch anzunehmen sein, dass eine Reversionsrate auf adultem Niveau erst über die Ausbildung einer phasenstabilen frontalen Theta-Komponente wie sie in Studien an Erwachsenen beschrieben wird, funktioniert.

Über sämtlichen Ableitorten rufen sowohl endogen als auch exogen generierte Musterwechsel innerhalb der Kinderstichprobe gleichstarke Amplitudenantworten hervor. Bis hinab auf die Ebene der Einzelepochen lässt sich kein statistisch bedeutsamer Bedingungseffekt nachweisen. Diese Befund könnte als das neuronale Substrat einer hohen Ambiguitätstoleranz des sich entwickelnden kognitiven Systems interpretiert werden und möglicherweise aus einer noch unzureichenden Einflussnahme frontaler Kortexstrukturen auf den sensorischen Signaleingang zurückgeführt werden. Die frontale Intervention erfolgt in Form eines Suppressionsmechanismus zur Trennung relevanter (hier: exogen generierter) und irrelevanter (hier: endogen generierter) Informationen und wird vom jungen kognitiven System offenbar noch nicht adäquat bewältigt. Demnach könnte sich in den gleichgearteten Antworten der prinzipiell unabgeschlossene Prozess einer stabilen Bedeutungsfindung und das tendenziell mehrdeutige Verarbeitungsprinzip der kindlichen Wirklichkeit niederschlagen.

# 11 Fazit

Zehnjährige sind in der Lage mehrdeutig wahrzunehmen. Bereits zu Beginn dieser Studie bestand daran kein Zweifel. Erstmals ist jedoch an dieser Stelle der Versuch unternommen worden, die beteiligten elektrophysiologischen Wirkmechanismen in dieser Altersgruppe zu identifizieren und vor dem Hintergrund der Erkenntnisse aus Untersuchungen an Erwachsenen in eine entwicklungsspezifische Theorie zu überführen. Die Ergebnisse müssen dabei zunächst noch enttäuschen. Zwar konnten vielversprechende physiologische (und psychophysische) Resultate herausgearbeit werden, ein umfassendes Verständnis über den Entwicklungsverlauf und die frühe Interaktion der beteiligten Prozesse bedarf jedoch der Erforschung weiterer Altersstufen. Dabei dürfte sich insbesondere die Untersuchung vier- bis fünfjähriger Versuchspersonen als vielversprechend erweisen. In diesem Alter wird offenbar der Grundstein für ein abstraktes Verständnis gegenüber mehrdeutigen Figuren und der Fähigkeit zum intentionalen Musterwechsel gelegt. Die damit einhergehenden Dynamiken innerhalb der Frequenzentwicklung des EEGs könnten somit die Frage nach den unmittelbar beteiligten elektrophysiologischen Parametern abschließend beantworten. Zur Erforschung der Heranreifung und Optimierung dieser Faktoren bedarf es dann weiterer Untersuchungen wie der hier vorliegenden. Dennoch gestattete an dieser Stelle bereits der Abgleich zweier unterschiedlicher Altersstichproben erste Einblicke in die entwicklungsbedingten Veränderungen der als beteiligt angenommenen Komponenten. Die gefundenen Unterschiede im Alpha- und Theta-Band werfen ein neues Licht auf frühere Untersuchungen zu den elektrophysiologischen Kenngrößen multistabiler Wahrnehmung und erfordern nicht weniger als eine theoretische Revision der bislang unterstellten kausalen Beziehungen zwischen EEG-Parametern und den Komponenten der Wahrnehmungsorganisation.

Darüber hinaus hat sich die Kombination einer endogen organisierten Reizkonfiguration mit der zweifach altersgestuften Gruppenvariable als überaus geeignet erwiesen, einen Einblick in die Entwicklung entscheidender Funktionen des kognitiven Systems zu erhalten. Die systematische Veränderung der neuronalen Aktivitätscharakteristika, sowie die präzise zeitliche Kopplung der Signalanteile untereinander, konnte nicht nur auf einem Entwicklungsabschnitt beobachtet werden sondern wurde einmal mehr als möglicher Codeschlüssel zur Realisierung komplexer kognitiver Leistungen identifiziert. Die zwar recht schlüssigen aber dennoch spekulativen Aussagen über Hirnreifungsprozesse aufgrund frontaler Phasen- und Amplitudenwerte stossen dabei jedoch aufgrund der verwendeten Methodik mitunter an ihre Grenzen.

Der Effekt der bedingungsunabhängigen Amplitudenantwort der Kinderstichprobe bleibt ein Phänomen. Sollte sich dieser Befund in weiteren Untersuchungen als stabil erweisen, könnte unter unter Umständen erhebliche Implikationen in sich tragen. Vorausgesetzt der gefundene Mechanismus einer hohen Ambiguitätstoleranz der Untersuchungsstichprobe ließe sich auf komplexere lebensweltliche Situationen übertragen, wäre nicht weniger als eines der neurophysiologischen Substrate kindlicher Wirklichkeit ermittelt. Das elektrophysiologische Korrelat eines prinzipiell mehrdeutig verarbeitenden Ordnungszustandes im Gehirn könnte unter Umständen als starker empirischer Beleg z.B. in psychiatrischen Glaubhaftigkeitsbegutachtungen angeführt werden. Jedoch blieb es an dieser Stelle lediglich bei einem Unterschied innerhalb des Parameters Amplitude und dieser hat sich in Untersuchungen zur Re-Test Realibilität des EEGs durchaus als wenig zuverlässig erwiesen. Darüber hinaus muss festgehalten werden, dass sich der entscheidende Wirkmechanismus in sämtlichen der hier untersuchten Frequenzbändern als die Modulation der Phase herausgestellt hat.

# 12 Literatur

Adrian, E.D. & Matthews, B.H. (1934). The interpretation of potential waves in the cortex. *Journal of Psychophysiology, 81,* 440-471.

Anstis, S.M. & Cogan, A.I. (1985). Adaption to apparent motion. *Vision Research, 25,* 1051-1062.

Babiloni, C. Carducci, F. Cincotti, F. Rossini, P.M., Neuper, C. Pfurtscheller, G., Babiloni, F. (1999). Human movement-related potentials vs. Desynchronization of EEG alpha rhythm: a high solution EEG study. *Neuroimage, 10,* 658-665.

Basar, E. (1980). *EEG-Brain Dynamics. Relation between EEG and brain evoked potentials.* Amsterdam: Elsevier.

Basar, E. (1992). Brain Natural Frequencies are Causal Factors for Resonance and Induced Rhythms. In E. Basar and T.H. Bullock, editors. *Induced Rhythms in the Brain.* Brain Dynamics, 425-467. Boston Basel Berlin.

Basar, E. (1999). *Brain Function and Oscillations, II. Integrative Brain Function. Neurophysiology and Cognitive Processes,* volume 2. Berlin: Springer.

Basar, E., Basar-Eroglu, C., Karakas, S., Schürmann, M. (2000). Brain oscillations in perception and memory. *International Journal of Psychophysiology, 26,* 95-124.

Basar-Eroglu, C., Basar, E., Demiralp, T. & Schürmann, M. (1992). P300-response: Possible psychophysiological correlates in delta and theta frequency channels. A review. *International Journal of Psychophysiology, 13,* 161-179.

Basar-Eroglu, C., Strüber, D., Stadler, M., Kruse, P. & Basar, E. (1993). Multistable visual perception induces a slow positive EEG wave. *International Journal of Neuroscience, 73,* 139-151.

Basar-Eroglu, C., Strüber, D., Kruse, P., Stadler, M. & Greitschuss, F. (1995). Slow positive potentials in the EEG during multistable visual perception. In: P. Kruse & M. Stadler, editors, *Ambiguity in Mind and Nature,* 64, in Springer Series in Synergetics, 389-406.

Berger, H. (1929). Über das Elektroenkephalogramm des Menschen. *Archiv für Psychiatrie und Nervenheilkunde, 87,* 527-570.

Birbaumer, N. & Schmidt, R.F. (1996). *Biologische Psychologie.* Berlin: Springer.

Bullock, T.H. (1992). Introduction to induced rhythms: a widespread, heterogeneous class of oscillations. In: Basar, E., Bullock, T.H. (Eds.), I*nduced Rhythm in the Brain*. Birkhäuser: Boston.

Busch, N.A. & Herrmann, C.S. (2003). Object-load and feature-load modulate EEG in a short-term memory task. *Neuroreport, 14,* 1721-1724.

Chugani, H.T., Phelbs, M.E., Mazziotta, J.C. (1987). Positron emission tomography study of human brain functional developement. *Ann Neurol, 22,* 487-497.

Clancy, B. Darlington, R.B., Finlay, B.L. (2000). The course of human events: Predicting the time of primate neural developement. *Dev Science, 3,* 57-66.

Cohen, L. (1959). Perception of reversible figures after brain injury. *Arch. Neurol. Psychiatry, 81,* 765-775.

Cooper, N.R. (2006). Investigatin evoked and induced electroencephalogram activity in task- related alpha power increases during an internally directed attention task. *Neuroreport, 17,* 205-208.

Corbetta, M. (1998). A common networt of functional areas for attention and eye-movements. *Neuron, 21,* 761-773.

Courchesne, E. (1983). Cognitive components of the event-related potential: changes associated with developement. In: A.W.K. Gaillard and W. Ritter (Eds.), *Tutorials in Event-Related Potential Research: Endogenous Components.* North-Holland, Amsterdam.

Courchesne, E. (1990). Chronology of postnatal human brain developement: Event-related potential, positron emission tomography, myelinogenesis, and synaptogenesis studies. In: J.W. Rohrbaugh, R. Parasuraman & J. Johnson (Eds.), *Event-Related Potentials: Basic Issues and Applications.* Oxford University Press, Oxford.

Davis, A. (1973). A power spectral analysis of flash and click evokes responses. *Electroenceph clin Neurophysiol, 35,* 287-291.

DeCharms, R.C. & Merzenich, M.M. (1996). Primary cortical representation of sounds by the coordination of action-potential timing. *Nature, 381,* 610-613.

De Haan, M., Pascalis, O., Johnson, M.H. (2002). Specialization of neural mechanisms underlying face recognition in human infants. *J Cogn Neurosci, 14,* 199-209.

Demiralp, T. & Basar, E. (1992). Theta rhythmicities following expected visual and auditory targets. *International Journal of Psychophysiology, 13,* 147-160-

Ditzinger, T. & Haken, H. (1995). A synergetic model of multistability in perception. In P. Kruse & M. Stadler (Eds.), *Ambiguity in Mind and Nature. Multistable cognitive phenomena* (pp. 255-274). Berlin: Springer.

Doherty, M.J. & Wimmer, M.C. (2005). Children's understanding of ambiguous figures: Which cognitive developements are necessary to experience reversal? *Cognitive Developement, 20,* 407-421.

Donchin, E. (1979). Event-related brain potentials: A tool in the study of human information processing. In H. Begleiter, editor. *Evoked Brain Potentials and Behaviour.* Plenum Press: New York.

Donchin, E. (1981). Surprise! ... Surprise? *Psychophysiology, 18,* 493-513.

Engel, A.K. & Singer, W. (2001). Temporal binding and the neuronal correlates of sensory awareness. *Trends in Cognitive Science, 5,* 16-25.

Fox, R. & Rasche, F. (1969). Binocular rivalry and reciprocal inhibition. *Percept. Psychophys., 5,* 215-217.

Ford, J.M., Hopkins, W.F., Roth, W.T., Pfefferbaum, A. & Kopell, B.S. (1979). Age Effects on Event-related Potentials in a Selective Attention Task. *Journal of Gerontology, 34,* 388-395.

Freeman, W.J. (2000). Neurodynamics. Springer: New York.

Fuster, J.M. (2002). Frontal lobe and cognitive developement. *Journal of Neurocytology, 31,* 373-385.

Galambos, R. (1992). A comparison of certain gamma band (40 Hz) brain rhythms in car and man. In: Basar, E., Bullock, T.H. (Eds.), *Induced Rhythms in the Brain.* Birkhäuser: Boston.

Gasser, T., Verleger, R., Bächer, P. & Sroka, L. (1988). Developement of EEG of school-age children and adolescents. I. Analysis of band power. *Electroenceph clin Neurophysiol, 69,* 91-99.

Gengerelli, J.A. (1948). Apparent movement in relation to homonymous and heteronymous stimulation of cerebral hemispheres. *Journal of Experimental Psychology, 38,* 592-599.

Gibson, J.J. (1979). *The Ecological Approach to Visual Perception.* Boston: Houghton Mifflin.

Giedd, J.N. (2004). Structural magnetic resonance imaging of the adolescent brain. *Ann NY Acad Sci, 1021,* 77-85.

Gogtay, N. (2004). Dynamic mapping of human cortical developement during childhood through early adulthood. *Proc Natl Acad Sci USA, 101,* 8174-8179.

Gopnik, A. (1994). Children's Early Understanding Of Mind. In: C. Lewis & P. Mitchell (Eds.). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

Gopnik, A. & Astington, J.W. (1988). Children's Understanding of Representational Change and Its Relation to the Understanding of False Belief and the Appearance-Reality Distinction. *Child Development, 59,* 26-37.

Gopnik, A. & Rosati, A. (2001). Duck or rabbit? Reversing ambiguous figures and understanding ambiguous representations. *Developmental Science, 4,* 175-183.

Gray, C.M., König, P., Engel, A.K. & Singer, W. (1989). Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature, 338,* 334-337.

Haken, H. (1977). *Synergetics. An Introduction.* Berlin: Springer.

Haken, H. (1981). Synergetics and the problem of selforganization. In G. Roth & H. Schwegler (Eds.), *Self-organizing Systems. An interdisciplinary approach* (pp. 9-13). Frankfurt a.M.: Campus.

Haken, H. (1983). *Advanced Synergetics.* Berlin: Springer.

Haken, H. (1988). Entwicklungslinien der Synergetik, I. *Naturwissenschaften, 75,* 163-172.

Haken, H. (1990). Synergetics as a tool for the conzeptualization and mathematization of cognition and behaviour – How far can we go? In H. Haken & M. Stadler (Eds.), *Synergetics of Cognition* (pp. 2-31). Berlin: Springer.

Haken, H. (1991). *Synergetic Computers and Cognition.* Berlin: Springer.

Haken, H. & Stadler, M. (Eds.) (1990). *Synergetics of Cognition.* Berlin: Springer.

Haken, H. & Wunderlin, A. (1986). Synergetik: Prozesse der Selbstorganisation in der belebten und unbelebten Natur. In A. Dress, H. Hendrichs & G. Küppers (Eds.), *Selbstorganisation – Die Entstehung von Ordnung in Natur und Gesellschaft* (pp. 35-60). München: Piper.

Heinze, H. J & Münte, T. F. (1992). Mechanismen kognitiver Prozesse: Der elektrophysiologische Ansatz. *Zeitschrift für Medizinische Psychologie, 2,* 58-76.

Hillyard, S. A. & Kutas, M. (1983). Electrophysiology of cognitive processing. *Annual Review of Psychology, 34,* 33-61.

Hoeth, F. (1968). Bevorzugte Richtungen bei stroboskopischen Alternativbewegungen. *Psychologische Beiträge, 10,* 494-527.

Hoffman, J.E. (1995). The role of visual attention in saccadic eye movements. *Percept. Psychophys., 57,* 787-795.

Hutcheon, B. & Yarom, Y. (2000). Resonance, oscillation and the intrinsic frequency preferences of neurons. *Trends in Neurosciences, 23,* 216-222.

Huttenlocher, P.R. & Dabholkar, J.C. (1997). Developement anatomy of prefrotal cortex. *Developement of the Prefrontal Cortex: Evolution, Neurobiology, and Behaviour.* Baltimore, M.D.: Paul H. Brooks, 69-84.

Inouye, T. Shinosaki, K., Iyama, A. Matsumoto, Y. & Toi, S. Moving potential field of frontal midline theta activity during a mental task. *Cognition & Brain Research, 2,* 87-92-(1994).

Isoglu-Alkac, Ü., Basar-Eroglu, C., Ademoglu, A., Demiralp, T., Miener, M. & Stadler, M. (1998). Analysis of the EEG activity during the Necker cube reversals by mean of the Wavelet Transform (WT). *Biological Cybernetics, 79,* 437-442.

Isoglu-Alkac, Ü., Basar-Eroglu, C., Ademoglu, A., Demiralp, T., Miener, M. & Stadler, M. (2000). Alpha activity decreases during the perception of Necker cube reversals: an application of wavelet transform. *Biological Cybernetics, 82,* 313-320.

Isoglu-Alkac, Ü., Keskindemirci, G., Karamürsel, S. (2004). Auditory on- and off-responses and alpha oscillations in the human EEG. *International Journal of Neuroscience, 114,* 879-906.

Jacobs, R.A. (1999). Computational studies of the development of functionally specialized neural modules. *Trends in Cogngitive Sciences, 3,* 31-38.

Jensen, O. (2002). Oscillations in the alpha band (9-12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cerebral Cortex, 12,* 877-882.

John, E.R., Ahn, H., Prichep, L., Trepetin, M., Brown, D. & Kaye, H. (1980). Developmental equations for the electroencephalogram. *Science, 210,* 1255-1258.

Johnson, M.H. (2000). Functional brain developement in infants: Elements of an interactive specialization framework. *Child Dev, 71,* 75-81.

Kanizsa, G. & Luccio, R. (1990). The phenomenology of autonomous order formation in perception. In H. Haken & M. Stadler (Eds.), *Synergetics of Cognition* (pp. 186-200). Berlin: Springer.

Katada, A., Ozaki, H., Suzuki, H. & Suhara, K. (1981). Developmental characteristics of normal and mentally retarded children's EEGs. *Electroenceph clin Neurophysiol, 52,* 192-

201.

Knight, R.T., Staines, W.R., Swick, D. & Chao, L.L. (1999). Prefrontal cortex regulates inhibition and excitation in distributed neural networks. *Acta Psychologica, 101,* 159-178.

Kleinschmidt, A. (1998). Human brain activity during spontaneously reversing perception of ambiguous figures. *Proc. R. Soc. London Ser. B, 265,* 2427-2433.

Klimesch, W., Schimke, H. & Pfurtscheller, G. (1993). Alpha frequency, cognitive load and memory performance. *Brain Topography, 5,* 241-251.

Klimesch, W., Schimke, H. & Schwaiger, J. (1994). Episodic and semantic memory: an analysis in the EEG theta and alpha band. *Elelctroenceph clin Neurophysiol, 91,* 428-441.

Klimesch, W., Doppelmayr, M. Schimke, H., Ripper, B. (1997). Theta synchronization and alpha desynchronization in a memory task. *Psychophysiology, 34,* 169-176.

Klimesch, W. (2006). EEG alpha oscillations: the inhibition timing-hypothesis. *Brain Research Review, 53,* 63-88.

Köhler, W. (1920). *Die physischen Gestalten in Ruhe und im stationären Zustand.* Braunschweig: Vieweg.

Köhler, W. (1940). *Dynamics in Psychology.* New York: Liveright.

Köhler, W. & Held, R. (1949). The cortical correlate of pattern vision. *Science, 110,* 414-419.

Köhler, W., Held, R. & O'Connell, D.N. (1952). An investigation of cortical currents. *Proceedings of the American Philosophical Society, 96,* 290-330.

Köhler, W. & Wallach, H. (1944). Figural after-effects. An investigation of visual processes. *Proceedings of the American Philosophical Society, 88,* 296-357.

Kolev, V., Basar-Eroglu, C., Aksu, F. & Basar, E. (1994). EEG rhythmicities evoked by visual stimuli in three-year-old children. *International Journal of Neuroscience, 75,* 257-270.

Kolev, V., Demiralp, T., Yordanova, J., Ademoglu, A., Isoglu-Alkac, U. (1997). Time-frequency analysis reveals multiple functional components during oddball P300. *Neuroreport, 8,* 2061-2065.

Korte, A. (1915). Kinematoskopische Untersuchungen. *Zeitschrift für Psychologie, 72,* 193-296.

Kowler, E. (1995). The role of attention in the programming of saccades. *Vis. Res., 35,* 1897-1916.

Kugler, C.F., Taghavy, A. & Platt, D. (1993). The event-related P300 potential analysis of cognitive human brain aging: a review. *Gerontology, 39,* 280-303.

Kruse, P. (1988). Stabilität – Instabilität – Multistabilität. Selbstorganisation und Selbstreferentialität in kognitiven Systemen. *Delfin, 6,* 35-57.

Kurtzberg, D., Vaughan, H.G., Courchesne, E. & Friedmann, D. (1984). Developmental Aspects of Event-Related Potentials. Annals of the New York Academy of Sciences. Blackwell Synergy.

Kustov, A.A. & Robinson, D.L. (1996). Shared neural control of attentional shifts and eye movements. *Nature, 384,* 74-77.

Ladish, C. & Polich, J (1989). P300 and probability in children. *J Exp Child Psychol, 48,* 212-223.

Lack, L. (1978). Selective Attention and the Control of Binocular Rivalry. Mouton.

Lang, M., Lang, W., Diekmann, V. & Kornhuber, H.H. (1989). The frontal theta rhythm indicating motor and cognitive learning. In: R. Johnson Jr., J. Rohrbaugh & R. Parasuraman (Eds.), Current Trends in Event-related Potential Research. *Electroenceph clin Neurophysiol, 40.* Amsterdam: Elsevier.

Leopold, D.A. & Logothetis, N.K. (1996). Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry. *Nature, 379,* 549-553.

Leopold, D.A. & Logothetis, N.K. (1999). Multistabile phenomena: changing views in perception. *TICS, 3,* 254-263.

Levin, H.S., Culhane, K.A., Hartmann, J., Evankovich, J., Mattson, K. & Mattson, A,J. (1991). Developemental changes in performance on tests of purported frontal lobe functioning. *Developemental Neuropsychology, 7,* 377-395.

Lumer, E.D., Friston, K.J., Rees, G. (1998). Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain. *Science, 280,* 1930-1934.

Makeig, S. (2004). Mining event-related brain dynamics. *Trends in Cognitive Science, 8,* 204-210.

Matsuzawa, J., Matsui, M., Konishi, T., Noguchi, K., Gur, R.C., Bilker, W. (2001). Age-related volumetric changes of brain gray and white matter in healthy infants and children. *Cereb Cortex, 11,* 335-342.

Matthis, P., Scheffner, D., Benninger, C., Lipinski, C. & Stolzis, L. (1980). Changes in the background activity of the electroencephalogram according to age. *Electroenceph clin Neurophysiol, 49,* 626-635.

Mecklinger, A. & Pfeifer, E. (1996). Event-related potentials reveal topographical and temporal distinct neuronal activation patterns for spatial and object working memory. *Cognitive Brain Research, 4,* 211-224.

Meredith, G.M. & Meredith, C.G.W. (1962). Effect of instructional conditions on rate of binocular rivalry. *Percept Motor Skills, 15,* 655-664.

Metzger, W. (1954). Grundbegriffe der Gestaltpsychologie. *Schweizerische Zeitschrift für Psychologie, 13,* 3-15.

Metzger, W. (1975). *Psychologie.* Darmstadt: Steinkopff.

Mitzdorf, U. (1988). Evoked potentials and their physiological causes: an access to delocalised cortical activity. In: E. Basar (Ed.) Dynamics of sensory and cognitive processing in the brain. Berlin Heidelberg New York: Springer.

Mizuki, Y., Masotoshi, T., Isozaki, H., Nishijima, H. & Inanage, K. (1980). Periodic appearance of theta rhythm in the frontal midline area during performance of a mental task. *Electroenceph clin Neurophysiol, 49,* 345-351.

Mitzuki, Y., Takii, O., Nishijima, H. & Inanaga, K. (1983). The relationship between the appearance of frontal midline theta activity and memory function. *Electroenceph clin Neurophysiol, 56,* 56-56.

Mulis, R.J., Holcomb, P.J., Diner, B.C. & Dykman, R.A. (1985). The effects of aging on the P3 component of the visual event-related potential. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology, 62,* 141-149.

Neville, H.J., Mills, D., Lawson, D. (1992). Fractionating language: Different neural subsystems with different sensitiv periods. *Cereb Cortex, 2,* 244-258.

Nunez, P.L. (1995). Neocortical dynamics and human EEG rhythms. Oxford University Press: New York.

O'Donnell, B.F., Hendler, T. & Squires, N.K. (1988). Visual evoked potentials to illusory reversals of the Necker cube. *Psychophysiology, 25,* 269-276.

Oken, B.S., Chiappa, K.H. (1986). Statistical issues concerning computerized analysis of brainwave topography. *Annals of Neurology, 19,* 493-494.

Palva, J.M. (2005). Phase synchrony among neuronal oscillations in the human cortex. *Journal of Neuroscience, 25,* 3962-3972.

Palva, S. & Palva, J.M. (2007). New vistas for alpha frequency band oscillations. *Trends in Neuroscience, 30,* 150-158.

Paus, T. (2001). Maturation of white matter in the human brain: a review of magnetic-resonance studies. *Brain Research Bulletin, 54,* 255-266.

Pelton, L.H. & Solley, C.M. (1968). Acceleration of reversals of a Necker cube. *Am. J. Psychol., 81,* 585-588.

Penttonen, M. & Buzsaki, G. (2006). Natural logarithmic relationship between brain oscillators. Cambridge Journals Volume 2. Cambridge University Press: Elsevier Science Ltd.

Petersen, I. & Eeg-Olofsson, O. (1971). The development of the electroencephalogram in normal children from the age of 1 through 15 years. *Neuropädiatrie, 3,* 247-304.

Peterhans, E. & von der Heydt, R. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I. Lines of pattern discontinuity. *Journal of Neuroscience, 9,* 1731-1748.

Pfurtscheller, G. (1991). EEG-Rhythms – Event-Related Desynchronization and Synchronization. In: H. Haken & H.P. Koepchen, editors, *Rhythms in Physiological Systems, 55, Springer Series in Synergetics, 289-296,* Berlin Heidelberg: Springer

Pfurtscheller, G. (1992). Event-related synchronization (ERS): an electrophysiological correlate of cortical areas at rest. *Electroenceph clin Neurophysiol, 82,* 62-69.

Pfurtscheller, G., Neuper, C., Andrew, C. & Edlinger, G. (1997). Foot and hand area rythms. *International Journal of Psychophysiology, 26,* 196-176.

Pfurtscheller, G., Guger, C., Müller, G., Krausz, G. & Neuper, C. (2000). Brain oscillations control hand orthosis in a tetraplegic. *Neuroscience Letters, 292,* 211-214.

Pfurtscheller, G. (2001). Functional brain imaging based on ERD/ERS. *Vision Research, 41,* 1257-1260.

Pfurtscheller, G. (2003). Induced oscillations in the alpha band: functional meaning. *Epilepsia, 44,* 2-8.

Picton, T. W. (1992). The P300 wave of the human event-related potential. *Journal of Clinical Neurophysiology, 9,* 456-479.

Pinel, J.P.J. (2001). Biopsychologie. Heidelberg: Spektrum.

Polich, J. (1990). P300, probability, and interstimulus interval. *Psychophysiology, 27,* 396-403.

Polich, J. (1991). P300 in clinical applications: meaning, method, and measurements. In: E. Niedermeyer & F.H. Lopes da Silva (Eds.), *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications and Related Fields*, (3rd edn.). Baltimore: Williams & Wilikins.

Polich, J., Squire, L.R. (1993). P300 from amnestic patients with bilateral hippocampal lesions. *Electroenceph Clin Neurophysiol, 86,* 408-417.

Pribram, K. H. (1991). *Brain and Perception. Holonomy and structure in figural processing.* Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates.

Ramachandran, V.S. & Anstis, S.M. (1983). Perceptual organization in moving patterns. *Nature, 304,* 529-531.

Rausch, E. (1966). Das Eigenschaftsproblem in der Gestalttheorie der Wahrnehmung. In W. Metzger (Ed.), *Wahrnehmung und Bewußtsein. Handbuch der Psychologie, Bd. 1/1 (*pp. 866-953). Göttingen: Hogrefe.

Ray, W.J. & Cole, H.W. (1985). EEG alpha activity reflects attentional demands, and beta activity reflects emotional and cognitive processes. *Science, 228,* 750-752.

Ricci, C. & Blundo, C. (1990). Perception of ambiguous figures after focal brain lesions. *Neuropsychologia, 28,* 1163-1173.

Rizzolatti, G. (1987). Reorienting attention across the horizontal and vertikal meridians: evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia, 25,* 31-40.

Rock (1984). Perception. Scientific American Library. New York.

Rock, I., Hall, S. & Davis, J. (1994). Why do ambiguous figures reverse? *Acta Psychologica, 87, 33-59.*

Rockstroh, B., Elbert, T., Birbaumer, N. & Lutzenberger, W. (1982). *Slow brain potentials and behaviour.* Urban & Schwarzenberg, Baltimore, MD.

Roth, G. (2001). Fühlen, Denken, Handeln. Frankfurt am Main: Suhrkamp.

Rubin, E. (1921). *Visuell wahrgenommene Figuren, Teil 1.* Kopenhagen: Gyldendalske.

Sauseng, P. (2005). EEG alpha synchronization and functional coupling during top-down processing in a working memory task. *Human Brain Mapping, 26,* 148-155.

Schürmann, M. & Basar, E. (1999). Alpha oscillations shed new light on relation between EEG and single neurons. *Neuroscience Research, 33,* 79-80.

Smith, M.E., Halgren, E., Sokolik, M., Baudena, P., Musolino, A., Liegeois-Chauvel, C. & Chauvel, P. (1990). The intracranial topography of the P3 event-related potential elicted during auditory oddball. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology, 76,* 235-248.

Sowell, E.R., Thompson, P.M., Holmes, C.J., Terry, L., Toga, J. & Toga, A. (1999). In vivo evidence for post-adolescent brain maturation in frontal and striatal regions. *Nature Neuroscience, 2,* 859-861.

Sowell, E.R. (2001). Mapping continued brain growth and gray matter density reduction in dorsal frontal cortex: Inverse relationships during post-adolescent brain maturation. *Journal of Neuroscience, 21,* 8819-8829.

Stadler, M. & Kruse, P. (1986). Gestalttheorie und Theorie der Selbstorganisation. *Gestalt Theory, 8,* 75-98.

Stadler, M. & Kruse, P. (1990). The self-organization perspective in cognition research: Historical remarks and new experimental approaches. In H. Haken & M. Stadler (Eds.), *Synergetics of Cognition* (pp. 32-52). Berlin: Springer.

Stadler, M. & Kruse, P. (1992). Zur Emergenz psychischer Qualitäten. In W. Krohn & G. Küppers (Eds.), *Emergenz: Die Entstehung von Ordnung, Organisation und Bedeutung* (pp. 134-160). Frankfurt a.M.: Suhrkamp.

Stadler, M. & Kruse, P. (1994). Gestalt theory and synergetics: From psychophysical isomorphism to holistic emergentism. *Philosophical Psychology, 7,* 211-266.

Stadler, M. & Kruse, P. (1995). The function of meaning in cognitive order formation. In P. Kruse & M. Stadler (Eds.), *Ambiguity in Mind and Nature. Multistable cognitive phenomena* (pp. 5-21). Berlin: Springer.

Strüber, D. (1995). Elektrophysiologische Untersuchungen zum Reversionsprozess bei der visuellen Wahrnehmung dynamischer multistabiler Muster. Münster: Lit.

Strüber, D. & Herrmann, M. (2002). MEG alpha activity decrease reflects destabilization of multistabile percepts. *Cognitive Brain Research, 14, 370-382.*

Tallon-Baudry, C. & Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and it's role in object representation. *Trends in Cognitive Science, 3,* 151-162.

Taylor, M.M & Aldrige, K.D. (1974). Stochastic processes in reversing figure perception. *Perception & Psychophysics, 16,* 9-27.

Taylor, M.J.& Keenan, N.K. (1990). Event-Related Potentials to Visual and Language Stimuli in Normal and Dyslexic Children. *Psychophysiology, 27,* 318-327.

Taylor, M.J. (1999). ERP evidence of developemental changes in processing of faces. *Clinical Neurophysiology, 110,* 910-915.

Thatcher, R.W., Walker, R.A. & Giuidice, S. (1987). Human cerebral hemispheres develope at different rates and ages. *Science, 29,* 110-113.

Varela, F. (2001). The brainweb: phase synchronization and large-scale integration. *Nature Review Neuroscience, 2,* 229-239.

Walker, P. (1975). Stochastic properties of binocular rivalry alternations. *Perceptual Psychophysiology, 18,* 467-473.

Wertheimer, M. (1912). Experimentelle Studien über das Sehen von Bewegung. *Zeitschrift für Psychologie, 61,* 161-265.

Wertheimer, M. (1923). Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt II. *Psychologische Forschung, 4,* 301-351.

Westheimer, G. (1999). Gestalt theory reconfigured: Max Wertheimer's anticipation of recent developement in visual neuroscience. *Perception, 28,* 5-15.

Yordanova, J., Kolev, V., & Demiralp, T. (1997). The phase-locking of auditory gamma band responses in humans is sensitive to task processing. *NeuroReport, 8,* 3999-4004.

# 13 Danksagung

Diese Arbeit wäre ohne die Unterstützung der im folgenden aufgelisteten Personen nicht zu dem geworden was sie ist. Gut möglich auch, dass sie erst gar nicht zustande gekommen wäre. Daher möchte ich zuallererst und ausdrücklich meiner Gutachterin Frau Prof. Basar-Eroglu danken, die in den letzten Jahren so viel mehr war als nur das. Ich kann ihren nimmermüden Einsatz um meine Arbeit und meine Person, ihre Unterstützung aber auch ihre Kritik in unserer gemeinsamen Arbeitszeit nicht genug würdigen. Meinem Zweitgutachter Dr. Daniel Strüber danke ich ganz besonders für seine wiederkehrende überaus spontane Bereitschaft zu einem konstruktiven Feedback meiner Überlegungen. Prof. Michael Stadler möchte ich danken, dass seine Lehre im Studium bei mir ein bleibendes Interesse an der Erfoschung der Wahrnehmung geweckt hat und er mir bis heute mit seinem Rat zur Seite steht. Meinem geschätzten Zimmerkumpel Edwin danke ich für viele Jahre anregender Kommunikation über so ziemlich alles was mal gesagt werden musste. Ganz besonderer Dank geht auch an meinen Freund und Kollegen Ewgeni. Seine Bereitschaft zur akademischen und nicht-akademischen Unterstützung bleibt weiterhin unerreicht. Leider war er in letzter Zeit viel zu wenig im Institut und das geht sicher nicht mehr lange gut. Danken möchte ich auch Joscha Schmiedt für sein strenges methodisches Regiment und seinen unermüdlichen Einsatz, mir ein Verständnis für komplexe Zahlen zu vermitteln. Und ich danke Ulrich. Für sein ehrliches Interesse, sein Engagement beim Gegenlesen dieser Arbeit und dafür, dass er mir mit seinen Daten nicht den Rang abgelaufen hat. Ich danke Marisa für die Möglichkeit, in den gemeinsamen Pausen etwas Abstand zur Welt der Erfahrungswissenschaften zu erlangen. Dasselbe gilt für die vielen angenehmen Begegnungen mit Stini, Jana, Juliane, Samira, Jessica, Jessica, Jörn und Mirko, mit dem ich immer noch viel zu selten in die Mensa gehe.
Und ich danke Ana.
Wie verrückt.

# 14 Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass diese Arbeit ohne unerlaubte Hilfe angefertigt wurde. Es wurden darüber hinaus keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt und die den herangezogenen Werken wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht.

Bremen, den 11.07.08

(Jan Ehlers)