

Aus der  
Neurologischen Universitätsklinik Tübingen  
Abteilung für Kognitive Neurologie

Altersabhängigkeit visueller Wahrnehmungsleistungen:  
Bistabile Perzeption und Arbeitsgedächtnis

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Medizin

der Medizinischen Fakultät  
der Eberhard Karls Universität  
zu Tübingen

vorgelegt von

Rauscher, Yvonne

2017

Dekan: Professor Dr. I. B. Autenrieth

1. Berichterstatter: Professor Dr. T. Haarmeier

2. Berichterstatter: Professor Dr. C. Laske

Tag der Disputation: 05.10.2017

Für Christian

# Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis .....	3
Abbildungsverzeichnis .....	5
Tabellenverzeichnis .....	9
1 Einleitung.....	10
1.1 Die visuelle Wahrnehmung .....	11
1.2 Bistabile Perzeption durch mehrdeutige Figuren .....	13
1.3 Das Arbeitsgedächtnis .....	18
1.4 Veränderungen visueller Wahrnehmungsleistungen im Alter.....	20
1.5 Konkrete Fragestellungen.....	26
2 Material und Methoden .....	28
2.1 Probanden .....	28
2.2 Studienaufbau/Technischer Aufbau .....	30
2.3 Versuchsablauf/Durchführung.....	32
2.3.1 Bistabile Perzeption mehrdeutiger Figuren .....	32
2.3.2 Visuelles Arbeitsgedächtnis .....	39
2.4 Berechnungen, statistische Analyse der psychophysischen Daten.....	42
3 Ergebnisse.....	43
3.1 Bistabile Perzeption.....	43
3.1.1 Necker Würfel .....	43

3.1.2	Transparente Bewegung – <i>sequentielle Präsentation</i> .....	44
3.1.3	Transparente Bewegung – kontinuierliche Präsentation .....	47
3.1.4	Speichenradeffekt mit nach oben drehenden Halbrädern.....	50
3.1.5	Speichenradeffekt mit nach unten drehenden Halbrädern.....	55
3.1.6	Vergleich der Speichenradexperimente.....	60
3.2	Interaktionen der Experimente zur bistabilen Perzeption untereinander.....	61
3.3	Visuelles Arbeitsgedächtnis – Working Memory .....	66
4	Diskussion .....	73
4.1	Bistabile Perzeption mehrdeutiger Figuren .....	73
4.1.1	Anzahl an Perzeptwechseln, Perzeptdauern und Anteile an den jeweiligen Perzeptwechseln .....	73
4.1.2	Bevorzugung eines bestimmten Perzeptes bei transparenten Bewegungsstimuli im Alter .....	77
4.1.3	Sind die Experimente untereinander vergleichbar?.....	78
4.2	Visuelles Arbeitsgedächtnis .....	80
4.3	Kontrolle der Augenbewegungen.....	82
4.4	Offene Fragen und mögliche Fehlerquellen .....	83
5	Zusammenfassung .....	86
6	Literaturverzeichnis .....	88
7	Erklärung zum Eigenanteil .....	103
	Danksagung .....	104

## Abkürzungsverzeichnis

ANOVA	Analyses of Variance / Varianzanalyse
bzgl.	bezüglich
bzw.	beziehungsweise
ca.	circa
cd	Candela
cm	Zentimeter
d.h.	das heißt
DemTect	Demenzdetektionstest
EEG	Elektroenzephalogramm
et al.	und andere
fMRT	Funktionelle Magnetresonanztomographie
GABA	Gammaaminobuttersäure
ggf.	gegebenenfalls
hMT+	Humanes mittleres temporales Areal
Hz	Hertz
LDC	Liquid Crystal Display
LOC	Lateraler okzipitaler Komplex
MST	Medio-superior temporales Areal
MT	Mittleres temporales Areal

PET	Positronenemissionstomographie
s	Sekunde
u.a.	unter anderem
usw.	und so weiter
v.a.	vor allem
vgl.	vergleiche
VOT	Ventral okzipital temporal
z.B.	Zum Beispiel

## Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Schema der eingesetzten Tastatur mit vier Tasten .....	31
Abbildung 2: Necker Würfel. Stimulus des präsentierten Necker Würfels .....	33
Abbildung 3: Schematische Darstellung des visuellen Stimulus zur transparenten Bewegung .....	36
Abbildung 4: Stimulus zur bistabilen Bewegungswahrnehmung, kontinuierliche Präsentation .....	37
Abbildung 5: Stimulus zum Speichenradeffekt.....	38
Abbildung 6: Stimulus zum visuellen Arbeitsgedächtnis.....	41
Abbildung 7: Ergebnisse zum Test mit dem Necker Würfel - Anzahl der Perzeptwechsel in Abhängigkeit des Alters des Probanden (n = 46 Probanden).....	43
Abbildung 8: Ergebnisse zum Test mit dem Necker Würfel - mittlere Perzeptdauer in Sekunden in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 46 Probanden) .....	44
Abbildung 9: Ergebnisse zum bistabilen Wahrnehmungstest mit transparenter Bewegung – sequentielle Präsentation. Graphische Darstellung der Mittelwerte der Häufigkeit der Wahrnehmung als Komponentenbewegung in Prozent für die sieben Luminanzstufen und die fünf Altersdekaden, die durch Farben unterschieden sind. ....	45
Abbildung 10: Ergebnisse zum Test zur bistabilen Wahrnehmung transparenter Bewegung – kontinuierliche Präsentation: Anzahl der Perzeptwechsel in der kontinuierlichen Präsentation des Stimulus mit einer Luminanzstufe der Schnittflächen der Balken von 22,1 cd in Abhängigkeit des Alters der Probanden (n = 48) .....	48
Abbildung 11: Ergebnisse zum Test zur bistabilen Wahrnehmung transparenter Bewegung – kontinuierliche Präsentation: Mittlere Perzeptdauer für die	

Wahrnehmung als Gitterbewegung in Abhängigkeit vom Alter der Probanden (n = 48).....	49
Abbildung 12: Ergebnisse zum Test zur bistabilen Wahrnehmung transparenter Bewegung – kontinuierliche Präsentation: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung von Gitterbewegung in Prozent in Abhängigkeit des Alters der Probanden (n = 48) .....	50
Abbildung 13: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach oben verlaufende Halbräder: Anzahl der Perzeptwechsel in Abhängigkeit des Alters der Probanden (n = 48)...	51
Abbildung 14: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach oben verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit des Ursprungsperzeptes in Prozent in Abhängigkeit des Alters der Probanden (n = 48) .....	52
Abbildung 15: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach oben verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer kontinuierlichen Raddrehung im Uhrzeigersinn in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48).....	53
Abbildung 16: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach oben verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer kontinuierlichen Raddrehung entgegen dem Uhrzeigersinn in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48).....	54
Abbildung 17: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach oben verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer beidseitigen Raddrehung nach unten in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48) .....	55
Abbildung 18: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach unten verlaufende Halbräder: Anzahl der Perzeptwechsel in Abhängigkeit des Alters der Probanden (n = 48)...	56
Abbildung 19: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach unten verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit des Ursprungsperzeptes in Prozent in Abhängigkeit des Alters der Probanden (n = 48) .....	57

Abbildung 20: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach unten verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer kontinuierlichen Raddrehung im Uhrzeigersinn in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48).....	58
Abbildung 21: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach unten verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer kontinuierlichen Raddrehung entgegen dem Uhrzeigersinn in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48).....	59
Abbildung 22: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach unten verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer beidseitigen Raddrehung nach unten in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48) .....	60
Abbildung 23: Ergebnisse zum Speichenradeffekt – Vergleich der beiden Experimente: Korrelation zwischen der Anzahl/Häufigkeit der Perzeptwechsel, die für die zwei Experimente beobachtet wurden (n = 48 Probanden) .....	61
Abbildung 24: Korrelation der Wahrnehmungsleistungen aus zwei verschiedenen Experimenten: Necker Würfel und bistabile transparente Bewegung.....	62
Abbildung 25: Korrelation der Wahrnehmungsleistungen aus zwei verschiedenen Experimenten: Necker Würfel und Speichenradeffekt (Drehung nach oben).....	63
Abbildung 26: Korrelation der Wahrnehmungsleistungen aus zwei verschiedenen Experimenten: Necker Würfel und Speichenradeffekt (Drehung nach unten).....	64
Abbildung 27: Korrelation der Wahrnehmungsleistungen aus zwei verschiedenen Experimenten: Transparente Bewegung und Speichenradeffekt (Drehung nach oben) .....	65
Abbildung 28: Korrelation der Wahrnehmungsleistungen aus zwei verschiedenen Experimenten: Transparente Bewegung und Speichenradeffekt (Drehung nach unten) .....	66
Abbildung 29: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: mittlere Häufigkeit der richtigen Antworten aller Probanden in Prozent als Funktion der Anzahl der Elemente (1-7 Punktkinematogramme).....	68

Abbildung 30: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: Häufigkeit der richtigen Antwort in Prozent für die verschiedenen Altersdekaden in Abhängigkeit der Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme .....	70
Abbildung 31: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: mittlere Häufigkeit der richtigen Antwort in Prozent für die verschiedenen Altersgruppen und in Abhängigkeit von der Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme. ....	71
Abbildung 32: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: Häufigkeit der richtigen Antwort als Funktion des Alters und der Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme.....	72

## **Tabellenverzeichnis**

Tabelle 1: Übersicht über die Altersstruktur der Probanden .....	29
Tabelle 2: Ergebnisse zum bistabilen Wahrnehmungstest mit transparenter Bewegung – sequentielle Präsentation. Mittelwerte der Häufigkeit der Wahrnehmung als Komponentenbewegung in Prozent für die sieben Luminanzstufen und die fünf Altersdekaden. ....	46
Tabelle 3: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: Mittlere Häufigkeit der richtigen Antwort aller Probanden in Prozent bezogen auf die Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme.....	67
Tabelle 4: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: tabellarische Darstellung der mittleren Häufigkeit richtiger Antworten in Prozent für die verschiedenen Altersdekaden und Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme.....	69

## 1 Einleitung

Visuelle Wahrnehmung beruht darauf, dass Reize um kategoriale Repräsentationen im Gehirn miteinander konkurrieren, welche ausreichend lange gespeichert bleiben, um dem Betrachter bewusst zu werden. Die bistabile Wahrnehmung mehrdeutiger Reize und das visuelle Arbeitsgedächtnis sind deshalb zentral für das Verständnis von Wahrnehmungsprozessen. Ursprünge der wissenschaftlichen Untersuchung bistabiler Perzeption gehen auf die Gestaltpsychologie zu Beginn des 20. Jahrhunderts zurück (Rock und Palmer 1990). Die bekanntesten mehrdeutigen Figuren sind z.B. der Necker Würfel, der schon Mitte des 19. Jahrhunderts beschrieben wurde (Necker 1832) sowie die Rubinsche „Gesicht-Vase-Figur“ (Rubin 1921) oder die Abbildung „Young and Old Woman“, die von Boring beschrieben wurde (Boring 1930). Der Betrachter erfährt eine irritierende Dissoziation zwischen zwei Wahrnehmungen, die sich miteinander abwechseln aber jede für sich isoliert in Erscheinung tritt, ohne nebeneinander bestehen zu können. Ein anderer Schwerpunkt in der Untersuchung visueller Wahrnehmungsprozesse ist das Arbeitsgedächtnis, dessen systematische Erforschung in den fünfziger Jahren des 20. Jahrhunderts begann (vgl. Miller 1955). Die Entstehung visueller Wahrnehmungen, ihre neurophysiologischen Korrelate sowie einige Beispiele und Erkenntnisse werden in den folgenden Unterkapiteln beschrieben.

Es besteht in der heutigen neurologischen Forschung ein fundamentales Interesse daran, die Prozesse des normalen Alterns und solche der krankhaften Degeneration besser zu charakterisieren und voneinander zu unterscheiden (siehe Cronin-Golomb et al. 1991, Solfrizzi et al. 2017, O’Shea et al. 2016, Salthouse 2010). Vor dem Hintergrund, dass das visuelle System des Gehirns in vieler Hinsicht als Modellsystem gelten darf, liegt es deshalb nahe, Alterungsprozesse beispielhaft für die visuelle Wahrnehmung zu studieren. Aus diesem Grund befasst sich diese Arbeit mit der Frage, ob und in welcher Weise visuelle Wahrnehmungsleistungen, wie die Wahrnehmung bistabiler Reize und das visuelle Arbeitsgedächtnis durch das Alter beeinflusst werden.

## 1.1 Die visuelle Wahrnehmung

Teilaspekte visueller Wahrnehmungen wie Form, Farbe, Tiefe oder Bewegung können gleichzeitig und als ein integriertes Ganzes wahrgenommen werden. Grundlage dieser Leistung ist ein kortikales Netzwerk spezialisierter visueller Zentren, die reichhaltig miteinander kommunizieren. Am gut studierten Modell des Rhesus-Affen konnten über 25 verschiedene Gehirnregionen charakterisiert werden, die hauptsächlich oder ausschließlich zur Verarbeitung visueller Reize beitragen. Darüber hinaus sind mindestens sieben weitere Regionen bekannt, die zwar nicht dominiert sind durch visuelle Signale, aber ebenfalls zu deren Verarbeitung beitragen (Felleman und Van Essen 1991). Die Photorezeptoren der Retina wandeln die Lichtenergie in chemische und elektrische Energie um (O'Brien 1982, DeVries und Baylor 1993) und projizieren auf Bipolar-, Amakrin- und Horizontalzellen, die wiederum über Synapsen auf retinale Ganglienzellen einwirken, deren Axone den Nervus opticus bilden (DeVries und Baylor 1993). Dieser leitet die Erregung auf verschiedene Schichten im Corpus geniculatum laterale des Thalamus weiter. Von dort wird die Information auf die primäre Sehrinde (Area V1) (Lund 1988, Wässle und Boycott 1991) und in übergeordnete Areale weitergeleitet (Maunsell und Newsome 1987). Hierbei empfängt die visuelle Sehrinde der rechten Hemisphäre ihre Information aus der rechten temporalen und linken nasalen Retinahälfte und umgekehrt. Somit ist das linke Gesichtsfeld in der rechten und das rechte Gesichtsfeld in der linken primären Sehrinde repräsentiert (Wässle und Boycott 1991, Kaplan et al. 1987). Hier und auch in übergeordneten Arealen des visuellen Cortex besteht also eine Retinotopie (Grill-Spector und Malach 2004, DeYoe et al. 1996, Sereno et al. 1995, Wandell 1999), welche in späteren Repräsentationen abnimmt.

Für die Wahrnehmung von Bewegung und Tiefe einerseits sowie Form und Farbe andererseits sind zwei spezialisierte Projektionen verantwortlich, die sogenannten magno- und parvozellulären Bahnen. Diese haben ihren Ursprung in den A-, bzw. B-Zellen der Retina und projizieren in die magno- und parvozellulären Schichten des Corpus geniculatum laterale. Von dort ziehen sie zur Schicht 4C $\alpha$  bzw. 4C $\beta$  im Areal V1 der primären Sehrinde. Hier erfolgt eine weitere Aufteilung. Die magnozellanuläre Bahn verläuft als dorsale oder auch parietale Bahn zur Area MT und Area MST und weiter zum parietalen posterioren Cortex (Livingstone und Hubel 1987, Ferrera et al. 1994).

Die parvozelluläre Bahn, auch ventrale oder temporale Bahn genannt, verläuft von V1 u.a. zur Area V4 und dann zum inferioren temporalen Cortex (Ferrera et al. 1994). Da der magnozellanuläre Pfad vor allem Informationen über Bewegung und räumliche Tiefe bereithält, erreicht die dorsale Bahn solche Hirnareale, die für die Lokalisation eines Objektes (Mishkin et al. 1983, Ungerleider und Mishkin 1982) und räumliche Bezüge (Goodale et al. 1991, Ferrera et al. 1994) wichtig sind. Die von der ventralen Bahn erreichten Regionen sind eher für die Wahrnehmung von Formen, Farben und damit die Identität von Objekten verantwortlich (Mishkin et al. 1983, Ungerleider und Mishkin 1982, Van Essen und Maunsell 1983, Ferrera et al. 1994).

Mittels funktioneller Magnetresonanztomographie konnte beim Menschen das Wissen über die funktionale Organisation des visuellen Cortex erweitert und mit dem gut erforschten Modell des visuellen Systems von Rhesus-Affen verglichen werden. (Grill-Spector und Malach 2004, Tootell et al. 1996, Tootell et al. 2003). Es zeigen sich v.a. Unterschiede in den höher geordneten kortikalen Regionen. Beim Menschen besteht analog zum Areal MT/V5 bei Primaten ein sogenannter hMT-Komplex (hMT+). Hier und in den höhergeschalteten Arealen findet v.a. die Wahrnehmung und Interpretation von globaler Bewegung (Becker et al. 2008) sowie die Erkennung von biologischen Bewegungen („biological motion“) (Grossman und Blake 2002, Grill-Spector und Malach 2004) statt. Dazu gehören u.a. auch Lippen-, Hand- und Augenbewegungen (Grill-Spector und Malach 2004, Puce und Perrett 2003). Zusätzlich konnten weitere Areale, wie z.B. Area V6 im parieto-okzipitalen Cortex, den Arealen MT, MST, V3A, im intraparietalen Sulcus und dem Lobus parietalis superioris mittels funktioneller Magnetresonanztomographie identifiziert werden, die auf globale Bewegungsstimuli reagieren. (Helfrich et al. 2013). Für Tiefen- und dreidimensionales Sehen konnten v.a. die Areale V1, V2, V3, VP, V3A und hMT+ als wichtige Kandidatenregionen dargestellt werden (Grill-Spector and Malach 2004).

Für die Wahrnehmung von komplexen Objekten wie Gesichtern, Tieren (Thorpe et al. 1996, Thorpe 2009), Objekten, die sich schnell bewegen oder sich über ihre Luminanz (Leuchtdichte) definieren (Grill-Spector et al. 1998) konnten bestimmte Objektselektive Areale gefunden werden. Hierzu zählen der laterale okzipitale Komplex (LOC) und ventral okzipital temporale Regionen (VOT) (Grill-Spector and Malach

2004). Bei der Rubinschen Vase, bei der entweder zwei Gesichter oder eine Vase wahrgenommen werden kann (Rubin 1921), konnte für den Fall der Wahrnehmung des Gesichts eine vermehrte Aktivität in den Regionen LOC und VOT mittels funktioneller Magnetresonanztomographie beschrieben werden (Grill-Spector und Malach 2004, Andrews et al. 2002, Hasson et al. 2001). Beim Wechsel eines Perzeptes zu einem anderen konnten vermehrt bilaterale Aktivitäten im ventralen okzipitalen Cortex und im posterioren intraparietalen Cortex sowie auch in anderen Regionen des okzipitalen und frontalen Cortex dargestellt werden, die jedoch nicht dem sensomotorischen Cortex angehören (Kleinschmidt et al. 1998).

Bahnen, welche Farbinformation tragen, verlaufen von der Retina über die Areale V1 und V2 bis hin zu höheren Arealen wie dem V4/V8-Komplex (Grill-Spector und Malach 2004). Bei Patienten mit Achromatopsie, das heißt einer erworbenen Farbblindheit, konnten Schädigungen im ventralen okzipito-temporalen Cortex als ursächlich belegt werden (Grill-Spector und Malach 2004, Zeki 1990, Pearlman et al. 1979).

Um das Zusammenwirken der verschiedenen visuellen Areale zu verstehen, gibt es verschiedene Erklärungsmodelle: im „hierarchischen Verarbeitungsmodell“ wird durch einen strukturierten Ablauf die entsprechende Information zuerst an einem Ort in einfacher Form präsentiert. Danach erfolgen stufenweise verschiedene Verarbeitungsprozesse, die zu einer abstrakteren, ganzheitlicheren und zuletzt multimodalen Wahrnehmung führen (DeYoe und Van Essen 1988). Man geht jedoch davon aus, dass spezialisierte Bahnen zumindest teilweise getrennt voneinander definierte visuelle Informationen weiterleiten (Grill-Spector und Malach 2004). Diese entsprechen z.B. der oben skizzierten dorsalen und ventralen Bahn (Mishkin et al. 1983).

## **1.2 Bistabile Perzeption durch mehrdeutige Figuren**

Unter mehrdeutigen Figuren versteht man Bilder oder Figuren, die mehr als ein Objekt oder eine Szene darstellen und unterschiedlich interpretiert werden können (Blake und Logothetis 2002). Ein besonderes Interesse haben solche Figuren in der Gestaltpsychologie erfahren, die zu Beginn des 20. Jahrhunderts von Max Wertheimer, Wolfgang Köhler und Kurt Koffka geprägt wurde. Die Ansicht, das Ganze unterscheide

sich von der Summe der einzelnen Anteile, ist die Grundannahme der Gestaltpsychologie (Rock und Palmer 1990). Schon 1832 beschrieb L.A. Necker die unterschiedlichen Wahrnehmungsmöglichkeiten, die bei einem Würfel mit allseits durchgezogenen Linien der Kanten entstehen können (Necker 1832). Ein weiteres Beispiel ist die „Gesicht-Vase-Illusion“, die als sogenannte „Figur-Grund“-Wahrnehmung durch den dänischen Psychologen Edgar Rubin beschrieben wurde. (Rock und Palmer 1990, Rubin 1921). Bei diesen Abbildungen tritt die jeweils im Vordergrund stehende Form als Figur hervor. Die im Hintergrund verbleibende Form bildet den Grund. Dabei wechseln sich die Formen zwischen Figur und Grund ab. Die Grenze zwischen Figur und Grund wird durch die Kontur gebildet (Rubin 1921). Auch der amerikanische Psychologe Edwin G. Boring beschäftigte sich mit der Gestaltpsychologie und mehrdeutigen Figuren. Durch ihn wurde die Abbildung „Young and Old Woman“, bzw. im Original „My Wife and my Mother-in-law“ beschrieben (Boring 1930).

Alle bisher angesprochenen Beispiele stellen stationäre, also sich nicht bewegende, Stimuli dar. Auch bewegte Stimuli können bistabil sein und unterschiedlich wahrgenommen werden. Movshon et al. stellten 1983 in „The Analysis of Moving Visual Patterns“ (Movshon et al. 1983) unterschiedliche Stimuli vor. Eindimensionale Stimuli im Sinne von Gittern, Balken oder auch Kanten werden je nach ihrer Lage im Raum und ihrer Bewegungsrichtung als immer gleich bewegt wahrgenommen. Dies gilt nicht für zweidimensionale Stimuli, z.B. Karomuster (also zwei übereinandergelegte Gitter, bzw. Balken) oder Punktkinematogramme. Diese können unabhängig von ihrer lokalen Bewegungsrichtung als ganzes Objekt unterschiedlich bewegt wahrgenommen werden. Bei der Präsentation eines sich in eine Richtung bewegenden Karomusters (bestehend aus zwei übereinander liegenden Gittern, die gegeneinander verkippt sind), sieht der Betrachter nur selten die zwei Gitter, die sich unabhängig voneinander bewegen. Stattdessen präferiert das visuelle System meist eine „Gestaltwahrnehmung“ in dem Sinne, dass die beiden Gitter zu einem Karomuster verknüpft werden, das sich als Ganzes kohärent bewegt. Durch Zunahme des Kontrastes der Gitter und Angleichen der Breite der beiden Gitter steigt auch der Anteil der Wahrnehmung einer kohärenten Bewegung. Je ähnlicher die beiden Gitter sind, umso eher werden sie als ein Ganzes wahrgenommen (Movshon et al. 1983). 1990 veränderten Stoner et al. den sich

bewegenden Stimulus, indem sie den sich bewegenden Balken und dem Hintergrund eine feste Luminanz (Leuchtdichte) zuwies. Die Überschneidungen der Balken erhielten unterschiedliche Leuchtdichten, so dass, je nach deren Leuchtdichte, transparente Bewegungen und damit Komponentenbewegung der Balken wahrgenommen werden konnten. In diesem Versuch wurden 15 verschiedene Luminanzstufen für die Überschneidungen, beginnend von 4,90 Candela (cd) bis 125,3 cd, gewählt. Diese wurden jeweils schrittweise um 8,50 cd erhöht. Sind die Überschneidungen zu hell oder zu dunkel, entspricht dies nicht mehr den physikalischen Gesetzen von Transparenz, so dass die sich überschneidenden Gitter zunehmend als kohärente Gitterbewegung wahrgenommen wurden. Erfüllten die Stimuli die physikalischen Gesetze der Transparenz, konnten die einzelnen Balken als separate Komponentenbewegung wahrgenommen werden (Stoner et al. 1990).

Ein noch komplexeres mehrdeutiges Perzept ist der sogenannte Speichenradeneffekt. Wir begegnen ihm in Filmen: die Räder eines Fahrzeuges, Speichenräder einer Kutsche beispielsweise, drehen sich entgegengesetzt zur Fahrtrichtung (VanRullen 2006). Eine mögliche Erklärung für diesen Effekt liegt in der Diskrepanz zwischen der Bildfrequenz, mit welcher der Film aufgenommen wurde, und der Geschwindigkeit der Raddrehung (sogenanntes Aliasing-Phänomen, Purves et al. 1996). Ähnliche Effekte sehen wir jedoch auch bei direkter Betrachtung jeglicher Art von radial gemusterten, sich drehenden Objekten in unserer Umwelt, wie z.B. Autorädern oder Flugzeugpropellern (Purves et al. 1996, Van Rullen 2006). Mit anderen Worten, diese Verkennung ist kein Artefakt des Kinos mit seiner sequentiellen Darbietung stationärer Bilder. Die beschriebenen Perzeptwechsel werden auch illusorische Bewegungs-umkehrungen („illusory motion reversals“) genannt, da sich ihre Eigenschaften von den Perzeptwechseln, die in Filmen zu beobachten sind, unterscheiden (Kline et al. 2004). Während Purves et al. annehmen, dass der Wahrnehmung der Richtungsänderung eine sequentielle Verarbeitung visueller Information zugrunde liegt, dass also das visuelle System die Information wie im Kino gleichsam im Sinne einer kurzen, diskreten Momentaufnahme aufnimmt und weiterverarbeitet (Purves et al. 1996), erklären sich Kline et al. das Auftreten illusorischer Bewegungs-umkehrungen als Folge von perzeptueller Rivalität. Diese entsteht nach Kline und Mitarbeitern durch Konkurrenz zweier Erkennungssysteme für entgegengesetzte Bewegungsrichtungen (Kline et al.

2004). Durch Adaptationsprozesse in einem der Bewegungsrichtungserkennungssysteme lässt die neuronale Aktivität nach, so dass das andere Erkennungssystem für die entgegengesetzte Bewegungsrichtung dominiert. Dadurch tritt die illusorische Bewegungsumkehrung auf (Kline et al. 2006) oder wird begünstigt (VanRullen 2007). Der Nacheffekt, der durch die Bewegung ausgelöst wird, legt nahe, dass gegenüberstehende Bewegungserkennungssysteme miteinander konkurrieren, um eine Wahrnehmung zu erzeugen. Dieser Nacheffekt kann einen Bewegungsstimulus überlagern und dadurch ebenfalls zu einer illusorischen Bewegungsumkehr führen (Kline und Eagleman 2008).

Im Gegensatz dazu beschreibt VanRullen die wahrgenommenen Richtungsänderungen als objektabhängig (VanRullen 2006). Die gegenläufige Bewegung entstehe durch das regelmäßige Abtasten/Überprüfen („sampling“) der visuellen Information durch ein aufmerksamkeitsabhängiges Wahrnehmungssystem für Bewegung, das mit einer Frequenz von ca. 13 Hertz arbeite. Für ein System mit festgelegter Frequenz könnten dann wieder die bekannten Aliasing-Phänomene in Erscheinung treten. Die Bistabilität entstehe dabei durch die gleichzeitige Weiterleitung der tatsächlichen Bewegungsrichtung, die in vorgeschalteten Teilen des Wahrnehmungssystems für Bewegung erkannt wird (VanRullen und Dubois 2011).

Im Jahr 2006 beschrieb VanRullen detailliert, dass sich die Wahrnehmung der Bewegungsrichtung eines präsentierten Rades in mehr als nur ein anderes Perzept ändern kann. Er präsentierte in seinen Versuchen zwei Halbräder, die durch einen mittigen vertikalen Balken getrennt waren. Wird das Rad kontinuierlich im oder gegen den Uhrzeigersinn drehend präsentiert, so konnten Perzeptwechsel der Bewegungsrichtung entweder beider Radhälften zugleich oder seltener nur der rechten oder der linken Radhälfte beobachtet werden. Waren die präsentierten Bewegungsrichtungen der beiden Radhälften inkongruent, d.h. bewegten sich linke und rechte Radhälfte gegensinnig, so kam es ebenfalls zu Perzeptwechseln. Der Perzeptwechsel betraf dann jedoch selten beide Halbräder gemeinsam, sondern häufig nur die linke oder die rechte Radhälfte (VanRullen 2006).

Es gibt zwei prinzipielle Erklärungsmodelle zur kortikalen Verarbeitung mehrdeutiger Figuren. Die „bottom-up“-Theorie, auch sensorisches Erklärungsmodell (Kornmeier

und Bach 2012) genannt, geht davon aus, dass Wahrnehmungswechsel das Ergebnis adaptiver Prozesse sind. Diese treten in konkurrierenden Signalkanälen in den frühen visuellen Arealen auf. Hier komme es zu zyklischen Adaptations- und Wiederherstellungsmechanismen sowie zu gegenseitiger Inhibition (Intaite et al. 2013a, Toppino und Long 1987). Im Gegensatz hierzu betont die „top-down“-Theorie, auch kognitives Erklärungsmodell (Kornmeier und Bach 2012) genannt, den möglichen Einfluss von Rückkopplungsprozessen von übergeordneten, steuernden Zentren auf sensorische Aktivität in frühen visuellen Arealen (Intaite et al. 2013a). Das bedeutet, es werden zuerst übergeordnete, kognitive Mechanismen aktiviert, die z.B. gerichtete Aufmerksamkeit hin zu anderen Wahrnehmungsinhalten leiten und Wahrnehmungsprozesse auf einem niedrigeren Verarbeitungsniveau dadurch aktualisieren (Leopold und Logothetis 1999, Intaite et al. 2013a). Es handelt sich also um Wahrnehmungswechsel, die das Ergebnis höherer kognitiver Prozesse wie Aufmerksamkeit, Erwartungshaltung, Entscheidungsfindung und Lernen sind (Kornmeier und Bach 2012, Leopold und Logothetis 1999, Rock et al. 1994). Es erscheint plausibel, dass sowohl top-down- und auch bottom-up-Mechanismen zur Wahrnehmung von mehrdeutigen Figuren und den Perzeptwechseln beitragen (Hochberg und Peterson 1987, Kornmeier und Bach 2012, Leopold und Logothetis 1999, Long und Toppino 2004, Intaite et al. 2013a).

Mittels funktioneller Magnetresonanztomographie konnte gezeigt werden, dass bei spontanen Perzeptwechseln von mehrdeutigen Figuren und Stimuli eine erhöhte Aktivität in Bereichen des parietalen und frontalen Cortex besteht (Sterzer et al. 2009 in einem Review). Für die Wahrnehmung von Perzeptwechseln beim Speichenradeffekt zeigte sich eine erhöhte Aktivität im rechten parietalen Cortex, im rechten hMT+ Komplex sowie im rechts frontalen Augenzentrum. Es konnte eine Betonung der Aktivität auf der rechten Seite festgestellt werden, unabhängig davon in welchem Gesichtsfeld sich der Perzeptwechsel ereignete (Reddy et al. 2010). Die präzise neurophysiologische Beschreibung der zugrundeliegenden Mechanismen ist bis heute komplex, je nach Einsatz der verschiedenen Methoden (fMRT, EEG, Einzelzelleableitungen, usw.), nicht selten widersprüchlich und keinesfalls vollständig (Kornmeier und Bach 2012, Helfrich et al. 2016, Leopold und Logothetis 1999).

### 1.3 Das Arbeitsgedächtnis

Durch das Arbeitsgedächtnis („working memory“) sind wir in der Lage, uns Begriffe oder Informationen vorübergehend zu merken, um Fähigkeiten wie Verständnis, Begreifen und Planen zu ermöglichen (Goldman-Rakic 1996, Baddeley 2012). Es ist ein kurzzeitiger Speicher sensorischer Information (Baddeley 1988) und weist zwei entscheidende Merkmale auf (Vellage et al. 2016). Zum einen stellt eine durch Aufmerksamkeit gesteuerte Filterfunktion sicher, dass nur relevante Information in das Arbeitsgedächtnis aufgenommen wird (Vellage et al. 2016, Vogel et al. 2005). Zum anderen gibt es die Funktion des Arbeitsspeichers, um Informationen zu erhalten oder weiterzuverarbeiten, damit sie erneut abgerufen, verändert oder mit neuen Ideen und Informationen verknüpft werden können. Das Arbeitsgedächtnis dient z.B. als Basisfunktion für kognitive Leistungen wie Kopfrechnen, Satzbildung oder das Komponieren eines Musikstückes. Die Dauer der Speicherung von Information im Arbeitsgedächtnis variiert stark und hängt von der Eigenschaft der jeweiligen Information ab (Pasternak und Greenlee 2005). Informationen, die über diese Zeitdauer hinaus wiedergegeben werden können, werden im intermediären oder Langzeitgedächtnis gespeichert (Goldman-Rakic 1996).

Bereits in den 1950er Jahren wurde beobachtet, dass selbst wenig Information schnell verloren gehen kann, wenn die Aufmerksamkeit gestört wird. Hieraus entwickelten Baddeley und Hitch das Modell eines „zentralen Aufmerksamkeits-Kontroll-Systems“, das aus drei Komponenten besteht: einem phonologischen Speicher für verbale Information, einem Skizzenblock für visuell-räumliche Information und einer zentralen Exekutive, die dafür zuständig ist, die veränderte oder erhaltene Information in zwei verschiedene Speicher weiterzuleiten (Baddeley 1988, Baddeley 2012, Hale et al. 1996). Die Existenz getrennter Speicher für verbale und visuell-räumliche Informationen konnte durch Experimente belegt werden, in welchen die Probanden vor der Wiedergabe der ersten Information eine zweite Aufgabe bearbeiten mussten. War dies eine verbale Aufgabe, so wirkte sich diese störender auf verbale als auf visuell-räumliche Arbeitsgedächtnisleistungen aus und umgekehrt (Logie et al. 1990). Der Speicherungsprozess des sensorischen Arbeitsgedächtnisses wurde als zweistufig beschrieben, mit einer initialen Phase der Reizverarbeitung, die sehr anfällig für

Störungen, z.B. durch „Masking-Effekte“, ist, und einer späteren zweiten Phase, die weniger störanfällig ist (siehe Pasternak und Greenlee 2005, Review).

Baddeley beobachtete, dass Menschen in der Lage sind, sich an so viele Wörter zu erinnern, wie sie in zwei Sekunden aufsagen können (Baddeley 1975). Eine typische Erinnerungsspanne beträgt ungefähr sechs bis sieben Zahlen, nicht weil ansonsten die Zahlen vergessen würden, sondern eher aufgrund des Verlusts ihrer Ordnung (Baddeley 2012). Diese Funktion entspricht dem primären Gedächtnis („primary memory“). Wird die Information nicht verändert, manipuliert oder um weitere Informationen erweitert und mit einer ähnlichen Information, bzw. Stimulus verglichen, so wird hierbei nur die Kurzzeitgedächtnisfunktion abgerufen (Grady und Craik 2000). Beim Versuch auf einem Bildschirm gezeigte Muster nach einem Intervall, welches 0,3 bis 9 Sekunden andauerte, zu vergleichen, zeigte sich ein konstanter Abfall der Fehlerfreiheit über die Zeit. Ab einer Intervallzeit von mehr als neun Sekunden konnten keine adäquaten Angaben mehr gemacht werden (Phillips und Baddeley 1971, Baddeley 2012). Auch Magnussen et al. beschrieben in einem Experiment, in dem die Probanden die Richtung eines visuellen Stimulus wiedergeben sollten und Fehlerfreiheit und Reaktionszeit ausgewertet wurden, eine Intervallzeit von bis zu drei Sekunden, in denen die Information über den präsentierten visuellen Stimulus gespeichert wird, bevor diese verschlüsselt oder in anderen Gedächtnisspeichern aufbewahrt wird (Magnussen et al. 1998). Die Kapazität des visuellen Arbeitsgedächtnisses ist auf wenige Objekte (2-4) begrenzt (Vellage et al. 2016, Vogel et al. 2001, Vogel und Machizawa 2004). Diese variiert individuell erheblich. So unterscheidet man Menschen mit niedriger und Menschen mit hoher Arbeitsgedächtniskapazität (Vogel und Machizawa 2004). Die individuelle Kapazität des Arbeitsgedächtnisses hängt kritisch davon ab, ob irrelevante Informationen im Arbeitsgedächtnis gespeichert werden oder herausgefiltert werden können (Vogel et al. 2005).

Initiale experimentelle Studien an nichthumanen Primaten wiesen darauf hin, dass es wahrscheinlich verschiedene Bereiche des präfrontalen Cortex sind, die zum Arbeitsgedächtnis beitragen (Goldman-Rakic 1996). Diese sind mit anderen Hirnregionen, wie z.B. mit dem posterioren parietalen Cortex vernetzt (Goldman-Rakic 1988).

Areale im dorsolateralen präfrontalen Cortex werden aktiviert, wenn visuell-räumliche Informationen verarbeitet werden (Friedman und Goldman-Rakic 1994, Goldberg et al. 1996). Gesichter oder andere Objekteigenschaften wiederum werden in Regionen des inferioren präfrontalen Cortex gespeichert (Wilson et al. 1993, Courtney et al. 1996). Die Verarbeitung und Abfrage von semantischer Information findet eher in inferioren, insulären und anterioren Regionen des präfrontalen Cortex statt (Price et al. 1996, Fiez et al. 1996, Goldman-Rakic 1996). Darüberhinaus konnte gezeigt werden, dass zu Beginn der Verarbeitung der Information Schaltkreise im sensorischen Cortex aktiviert werden und rückkoppelnde Prozesse zwischen präfrontalem und parietalem Cortex für das Arbeitsgedächtnis essenziell sind (Pasternak und Greenlee 2005).

Das Experiment zum Arbeitsgedächtnis dieser Arbeit bezieht sich auf das visuelle Arbeitsgedächtnis. Dieses wurde anhand von Stimuli erforscht, deren Eigenschaften sich z.B. in Größe, Ausrichtung, Kontrast und Bewegungsrichtung unterscheiden konnten. Da Stimuli mit unterschiedlichen Eigenschaften unterschiedlich lange im Gedächtnis behalten werden können (Pasternak und Greenlee 2005), geht man davon aus, dass, ähnlich wie bei der Entstehung visueller Perzepte, ebenfalls zumindest in Teilen separierte Bahnen und Speicherprozesse rekrutiert werden (Magnussen 2000). So zeigte sich in einer Studie mit Rhesusaffen, bei denen experimentelle Läsionen im Bereich der Areale MT/MST erzeugt wurden, dass diese Regionen nicht nur für die Erkennung und Wahrnehmung komplexer Bewegungen eine wichtige Rolle spielen, sondern auch für die vorübergehende Speicherung der Information mitverantwortlich sind (Bisley und Pasternak 2000). Diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass auch die frühen visuellen Repräsentationen essenzielle Träger des Arbeitsgedächtnisses sind. Anders als früher angenommen, zeichnet sich somit ab, dass nicht nur der präfrontale Cortex, sondern prinzipiell viele Teile der ventralen und dorsalen visuellen Bahn (wie unter 1.1 beschrieben) zum visuellen Arbeitsgedächtnis beitragen dürften (Pasternak und Greenlee 2005).

#### **1.4 Veränderungen visueller Wahrnehmungsleistungen im Alter**

Das durchschnittliche Alter der Bevölkerung steigt rasant an. Der demographische Wandel und die damit verbundenen altersbedingten Veränderungen wirken sich auch

auf Sehkraft, die neuronale Verarbeitung visueller Reize (Bennett et al. 2007) und auf höhere kognitive Funktionen, wie z.B. die Arbeitsgedächtnisleistung aus (Grady und Craik 2000). Das Wissen um solche altersabhängigen Veränderungen ist höchst unvollständig, aber wichtig, um deren Folgen und Auswirkungen besser verstehen zu können. Erhöhte Risiken für Stürze oder Verkehrsunfälle können die Folgen sein (Warren et al. 1989). Zudem können Beschreibungen der Alterungsfolgen dazu beitragen, Veränderungen des normalen Alterungsprozesses besser zu unterscheiden von neurodegenerativen Erkrankungen, wie z.B. Alzheimer-Erkrankung, psychiatrischen Erkrankungen oder anderen Schädigungen des Gehirns wie Traumata, Tumoren, oder Schlaganfälle (Cronin-Golomb et al. 1991, Trick und Silverman 1991, Bidwell et al. 2006, Windmann et al. 2006).

Folgende Veränderungen, die mit einem normalen Alterungsprozess einhergehen, konnten entdeckt werden: Owsley et al. beschrieben 1983 eine verminderte Kontrastempfindlichkeit für sich nicht bewegende Gitter mit hohen Ortsfrequenzen ab einem Lebensalter von 40 bis 50 Jahren. Zudem konnte in der Probandengruppe (Alter zwischen 19 und 87 Jahren) bei der Präsentation von sich bewegenden Gittern eine Verminderung der Kontrastempfindlichkeit für intermediäre und hohe Ortsfrequenzen beobachtet werden. Diese Verminderung war vor allem ab einem Alter von ca. 60 Jahren signifikant (Owsley et al. 1983). Zu demselben Ergebnis kamen Cronin-Golomb et al., die verschiedene visuelle Wahrnehmungsleistungen von Alzheimer-Patienten mit gesunden älteren Probanden mit einem mittleren Alter von 65 Jahren untersuchten (Cronin-Golomb et al. 1991). In einem Experiment zur Richtungserkennung von Bewegung zeigten jüngere Probanden mit einem mittleren Alter von 21 Jahren eine bessere Leistung als ältere Probanden, deren mittleres Alter 68 Jahre betrug (Ball und Sekuler 1986). Auch Trick und Silverman konnten erhöhte Schwellenwerte zur Diskrimination von Bewegungsrichtungen bei älteren Probanden finden, die nicht durch Erkrankungen der Augen oder der Pupillengröße zu erklären waren. Diese Beobachtungen wurden einem normalen Alterungsprozess zugesprochen, der wahrscheinlich auf neurodegenerative Veränderungen der retinokortikalen Sehbahnen zurückzuführen sei (Trick und Silverman 1991). Ältere Probanden können sich in ihrer Leistung, Bewegungen und Bewegungsrichtungen zu erkennen, signifikant verbessern, wenn die Dauer der Stimuluspräsentation erhöht wird (Bennett et al. 2007). Snowden

und Kavanagh berichteten über eingeschränkte Fähigkeiten älterer Probanden (mittleres Alter: 61,5 Jahre) bei der Erkennung der Bewegungsrichtung von Stimuli mit langsamen Geschwindigkeiten, unabhängig von deren Ortsfrequenz. Zudem zeigten sie Defizite bei der Erkennung von globaler Bewegung, jedoch nur bei langsam bewegten Stimuli, und schließlich bei der Unterscheidung unterschiedlicher Geschwindigkeiten (Snowden und Kavanagh 2006). Laut Bidwell et al. kann eine Verminderung des Unterscheidungsvermögens für Geschwindigkeiten ab einem Lebensalter von ungefähr 45 Jahren beobachtet werden. Dies deutet auf einen vergleichsweise frühen Beginn des normalen Alterungsprozesses hin (Bidwell et al. 2006). Diese Hypothese konnte durch Nachweis einer verminderten Genexpression und damit verbundener vermehrter DNA-Schäden im menschlichen Gehirn ab einem Alter von 40 Jahren durch Lu et al. (2004) unterstützt werden. In einer Studie zur Untersuchung der Fähigkeit, die eigene Bewegungsrichtung aus sogenannten visuellen Flussfeldern abzuleiten, zeigte sich diese bei älteren Probanden mit einem mittleren Alter von 69 Jahren im Vergleich zu Jüngeren (mittleres Alter: 20 Jahre) vermindert (Warren et. al. 1989). Auch die Fähigkeit, eine dreidimensionale Oberfläche aus einer präsentierten Bewegung heraus zu erkennen, ist bei älteren Probanden eingeschränkt (Andersen und Atchley 1995).

Altersunterschiede in der Wahrnehmung mehrdeutiger Figuren wurden schon 1963 durch Heath und Orbach anhand der Anzahl der Perzeptwechsel des Necker Würfels beschrieben. Allerdings traten nur bei sechs von 31 Probanden überhaupt Perzeptwechsel auf. Die Anzahl der Perzeptwechsel war bei diesen älteren Probanden niedriger, als bei Jüngeren. Heath und Orbach verglichen ihre Ergebnisse mit denen, die 1945 durch Yacorzynski und Davis veröffentlicht wurden. Diese untersuchten die Anzahl der Perzeptwechsel bei Betrachten des Necker Würfels bei Patienten mit Schädigungen des Frontallappens. Heath und Orbach kamen zu dem Ergebnis, dass die Anzahl der Perzeptwechsel älterer Probanden vergleichbar mit der von Patienten sei, bei denen Schädigungen des Frontallappens bestanden (Heath und Orbach 1963, mit Verweis auf Yacorzynski und Davis 1945, Diaz-Santoz et al. 2015). Holt und Matson berichteten über eine signifikant niedrigere Anzahl an Perzeptwechseln bei älteren Probanden über 65 Jahren und Kindern (5 bis 15 Jahre) (Holt und Matson 1976). Diaz-Santoz et al. führten ebenfalls Experimente zur Untersuchung der Altersunterschiede bei mehrdeutigen Figuren durch. Hier wurde erneut der Necker Würfel als Stimulus

benutzt. Beim passiven Beobachten des Würfels hatten ältere Probanden eine signifikant längere mittlere Perzeptdauer als jüngere Probanden und dementsprechend geringere Perzeptwechsel. Bei der Aufgabe, ein Perzept so lange wie möglich zu halten, erreichten ältere Probanden längere Perzeptdauern, die jedoch im Vergleich zur jüngeren Kontrollgruppe immer noch kürzer waren. Die Instruktion, möglichst viele Perzeptwechsel zu induzieren, hatte in beiden Altersgruppen keinen Einfluss (Diaz-Santos et al. 2015). Patel und Reed unterteilten ihre Probanden in drei Gruppen: junge Erwachsene (mittleres Alter: 20,12 Jahre), junge ältere Erwachsene (mittleres Alter: 71,4 Jahre) und alte ältere Erwachsene (mittleres Alter: 84,08 Jahre). Beim passiven Betrachten des Necker Würfels konnte kein signifikanter Unterschied in der Anzahl der Perzeptwechsel zwischen jungen und jungen älteren Erwachsenen festgestellt werden. Eine signifikant höhere Anzahl an Perzeptwechsel zeigten jedoch junge Erwachsene im Vergleich zu alten älteren Erwachsenen (Patel und Reed 2016).

Beer et al. (1989) beschrieben vermehrte Perzeptwechsel bei jüngeren Probanden beim Betrachten von mehrdeutigen Figuren (Necker Würfel, „Machs Buch“ und die Treppenstufen nach Schroeder). Beim passiven Betrachten der Rubinschen „Gesicht-Vase-Figur“ zeigte die ältere Probandengruppe mit einem mittleren Alter von 69 Jahren eine signifikant längere Dauer des jeweiligen einzelnen Perzeptes. Beim Versuch, ein Perzept so lange wie möglich zu halten, konnte keine signifikante Änderung der mittleren Perzeptdauer verzeichnet werden. Die jüngere Probandengruppe jedoch konnte unter dieser Instruktion ihre mittlere Perzeptdauer verlängern. Beim Versuch, die Anzahl der Perzeptwechsel zu erhöhen, konnten keine Altersunterschiede beobachtet werden (Aydin et al. 2013).

Einflüsse des Alters wurden auch für das Arbeitsgedächtnis beschrieben (Übersicht z.B. bei Grady und Craik 2000). Nur leichte Altersunterschiede konnten bei Aufgaben festgestellt werden, die das primäre Gedächtnis, bzw. die primäre Speicherfunktion betreffen. Dies ist z.B. die Wiedergabe einer bestimmten Sequenz von Zahlen, Buchstaben oder Wörtern nach einem bestimmten Zeitintervall von wenigen Sekunden. Für komplexere Arbeitsgedächtnisleistungen, bei denen Information manipuliert wird, bevor sie wiedergegeben werden soll, konnten wesentliche altersabhängige Verminderungen dieser Leistung beobachtet werden (Craik und Jennings 1992).

Bei der Durchführung eines modifizierten n-Back-Tests zeigten ältere Probanden (mittleres Alter: 59 Jahre) ab der Wiedergabe von „2-Backs“ signifikant schlechtere Ergebnisse als jüngere Probanden (mittleres Alter: 30 Jahre). Zudem konnten bei allen Aufgaben verlängerte Reaktionszeiten gemessen werden. Eine erhöhte bilaterale Aktivität im präfrontalen Cortex (in der funktionellen Magnetresonanztomographie) bei älteren Probanden bei Durchführung der „1-Back-Aufgabe“ im Vergleich zu jüngeren Probanden ließ bei höherer Arbeitsgedächtnislast („2- und 3-Back-Aufgabe“) wieder nach (Mattay et al. 2006). Schwarzkopp und Kollegen untersuchten altersabhängige Unterschiede sowohl in der Arbeitsgedächtniskapazität als auch in der Filterfunktion für irrelevante Information. Es zeigten sich eine geringere Arbeitsgedächtniskapazität sowie ein verzögerter Filtermechanismus bei älteren Probanden (63-78 Jahre). Bei jüngeren Probanden mit niedriger Arbeitsgedächtniskapazität hingegen konnten keine Veränderungen in der Filterfunktion festgestellt werden. Diese Ergebnisse deuten auf veränderte Kontrollmechanismen des Arbeitsgedächtnisses bei älteren Erwachsenen hin (Schwarzkopp et al. 2016). Jüngere Probanden (mittleres Alter: 24,8 Jahre) erbrachten bei Experimenten zum Kurzzeitgedächtnis insgesamt bessere Leistungen bei der Erkennung von Form- und Farbveränderungen als Ältere (mittleres Alter: 73,2 Jahre). Insbesondere war dies bei gleichzeitiger Veränderung von Form und Farbe der Fall (Isella et al. 2015).

Ansätze, die altersabhängige Unterschiede in der Arbeitsgedächtniskapazität erklären, stammen u.a. von Hasher und Zacks, die ursächlich für diese Unterschiede Einschränkungen in der inhibitorischen Funktion und der Fähigkeit, unbedeutende Informationen heraus zu filtern, sehen (Hasher und Zacks 1988). Einen anderen Erklärungsansatz bildet die Hypothese einer verminderten neuronalen Verarbeitungsgeschwindigkeit mit steigendem Alter (Salthouse 1994). Gazzaley und Kollegen vereinbarten die beiden Hypothesen: Ursächlich für die verminderte Arbeitsgedächtniskapazität im Alter sei nicht ein Defizit in der Filterfunktion generell. Ältere Erwachsene würden mehr Zeit benötigen, um irrelevante Informationen herauszufiltern (Gazzaley et al. 2008).

Andere Studien jedoch konnten keine altersabhängigen Unterschiede in der Arbeitsgedächtniskapazität nachweisen. Bei der Untersuchung des Einflusses des normalen

Alterungsprozesses auf das visuelle, auditorische und verbale Arbeitsgedächtnis (mittleres Alter der jungen Probanden: 21 Jahre, mittleres Alter der älteren Probanden: 68 Jahre), konnten Fakhri und Kollegen keinen signifikanten Alterseffekt feststellen. Diese kamen zu dem Ergebnis, dass kognitive Defizite hauptsächlich durch einen Rückgang in der Verarbeitung sensorischer Information bedingt seien. Durch Kompensationsmechanismen im präfrontalen Cortex werde versucht, mögliche Defizite auszugleichen (Fakhri et al. 2013). Klaassen und Kollegen zeigten auf, dass jüngere (25-35 Jahre) und Probanden mittleren Alters (50-61 Jahre) sich nicht in der Fehlerfreiheit bei der Durchführung einer Arbeitsgedächtnisaufgabe nach dem Sternberg-Paradigma unterschieden. Es zeigten sich jedoch verlängerte Reaktionszeiten bei den Probanden mittleren Alters. Zudem konnte schon bei Probanden mittleren Alters mittels funktioneller Magnetresonanztomographie eine altersabhängige Überaktivität im frontoparietalen Netzwerk nachgewiesen werden (Klaassen et al. 2014). Ebenfalls keine Altersunterschiede bei der Durchführung des Flanker-Tests nach Eriksen und Eriksen (1974), der auch zur Erforschung des Gedächtnisses verwendet wird, konnten von Marshall und Kollegen gefunden werden. Diese testeten jüngere (mittleres Alter: 21,3 Jahre) und ältere Probanden (mittleres Alter: 68,73) (Marshall et al. 2016). Erklärungsansätze für fehlende Einbußen im Alter liefern Studien, die Aktivierungsmuster unterschiedlicher Hirnregionen während der Durchführung von Arbeitsgedächtnisaufgaben mittels EEG, Positronenemissionstomographie (PET) oder funktioneller Magnetresonanztomographie aufzeigen und vergleichen. Mittels PET konnten unterschiedliche Hirnregionen dargestellt werden, die bei der Durchführung von Arbeitsgedächtnisaufgaben, hinsichtlich verbalem und räumlichem Arbeitsgedächtnis, aktiviert wurden. Es zeigten sich altersabhängige Aktivierungsmuster, vor allem im Frontallappen. Bei jüngeren Erwachsenen konnte bei Durchführung der verbalen Arbeitsgedächtnisaufgabe eine Aktivierung des linken präfrontalen Cortex und bei Durchführung der räumlichen Arbeitsgedächtnisaufgabe eine Aktivierung im rechten Frontallappen beobachtet werden. Hier bestand also jeweils eine topographische Spezialisierung im Sinne einer Lateralisation. Bei älteren Erwachsenen kam es jeweils zu bilateralen Aktivierungsmustern im frontalen Cortex, v.a. in den anterioren Regionen des präfrontalen Cortex (Reuter-Lorenz et al. 2000). Es erscheint möglich, dass der ältere Mensch die verminderte Anzahl von Neuronen durch Rekrutierung primär nicht

spezialisierte Areale zu kompensieren versucht (Reuter-Lorenz et al. 2000, Fakhri et al. 2013, Klaassen et al. 2014). Zu einer ähnlichen Schlussfolgerung gelangen Vellage und Kollegen. Mittels funktioneller Magnetresonanztomographie konnten sie bei jüngeren und älteren Erwachsenen unterschiedliche Hirnregionen darstellen, die zur Filter- und Speicherfunktion des visuellen Arbeitsgedächtnisses beitragen. Auch hier zeigte sich, dass bei älteren Probanden im Vergleich zu jüngeren mehr Hirnregionen aktiviert wurden, um dieselbe Arbeitsgedächtnisleistung zu erzielen. Bei älteren Probanden korrelierte die Aktivität des linken ventromedialen präfrontalen Cortex sowohl mit der Filter- als auch der Speicherfunktion (Vellage et al. 2016).

## 1.5 Konkrete Fragestellungen

In der vorliegenden Arbeit wurden visuelle Wahrnehmungsleistungen bezüglich ihrer Altersabhängigkeit untersucht. Es wurde die Hypothese geprüft, dass sich die Bereitschaft zu Perzeptwechseln im Alter verändert und dass ältere Menschen schlechtere Leistungen in visuellen Arbeitsgedächtnisaufgaben erbringen, als junge Erwachsene.

Für die Untersuchungen der Altersabhängigkeit bistabiler Wahrnehmungen wurden der Necker Würfel, das Prinzip transparenter Bewegung (ähnlich dem Versuchsaufbau nach Stoner et al. 1990) und der Speichenradeneffekt (ähnlich dem Versuchsaufbau nach VanRullen 2006) eingesetzt. Zudem wurde ein Experiment zum visuellen Arbeitsgedächtnis durchgeführt.

Die Experimente zur bistabilen visuellen Wahrnehmung sollten auf folgende Fragestellungen Antworten geben:

- Hängt die **Häufigkeit der Perzeptwechsel** für die drei Stimulustypen vom Alter ab?
- Verändert das Alter die **Präferenz für einen spezifischen Wahrnehmungsinhalt**? Konkret: Gibt es bei der Präsentation von transparenter Bewegung oder eines sich drehenden Speichenrades eine Bevorzugung eines spezifischen Perzeptes in Abhängigkeit des Alters?

- Sind die Experimente untereinander vergleichbar, d.h. gibt es Korrelationen in der Häufigkeit der Perzeptwechsel der einzelnen Experimente untereinander?

Das Experiment zum visuellen Arbeitsgedächtnis wurde zur Klärung der folgenden Fragestellungen durchgeführt:

- Ist die **Arbeitsgedächtnisleistung** altersabhängig?
- **Korrelieren die Altersabhängigkeiten** zwischen den Tests miteinander, d.h. verändern sich Leistungen des Arbeitsgedächtnisses und die bistabilen Wahrnehmungseigenschaften gleichsinnig?

## **2 Material und Methoden**

### **2.1 Probanden**

An den Versuchsreihen nahmen 50 gesunde Probanden teil, die entweder aus dem privaten Umfeld oder durch Aushänge und Email-Aufrufe in den Email-Verteilern des Universitätsklinikums Tübingen gewonnen werden konnten. Die Probandengruppe bestand insgesamt aus 28 weiblichen und 22 männlichen Teilnehmern mit einem mittleren Alter von 43,9 Jahren und einer Standardabweichung von 14,4. Die Probanden wurden in fünf Altersdekaden zu jeweils zehn Personen eingeteilt (siehe Tabelle 1).

#### Altersdekade 1:

Probanden im Alter zwischen 20 und 29 Jahren mit dem mittleren Alter von 24,3 Jahren und einer Standardabweichung von 1,89.

#### Altersdekade 2:

Probanden im Alter zwischen 30 und 39 Jahren mit dem mittleren Alter von 31,7 Jahren und einer Standardabweichung von 2,21.

#### Altersdekade 3:

Probanden im Alter zwischen 40 und 49 Jahren mit dem mittleren Alter von 45,0 Jahren und einer Standardabweichung von 2,62.

#### Altersdekade 4:

Probanden im Alter zwischen 50 und 59 Jahren mit dem mittleren Alter von 54,2 Jahren und einer Standardabweichung von 2,9.

#### Altersdekade 5

Probanden im Alter zwischen 60 und 69 Jahren mit dem mittleren Alter von 64,2 Jahren und einer Standardabweichung von 2,35.

Altersdekade	Mittleres Alter in Jahren	Standardabweichung
1	24,3	1,89
2	31,7	2,12
3	45	2,62
4	54,2	2,9
5	64,2	2,35
gesamt	43,88	14,38

**Tabelle 1: Übersicht über die Altersstruktur der Probanden**

Bei allen Probanden bestand zum Zeitpunkt der Versuchsreihen Normalsichtigkeit. Sofern vorhanden, trugen die Probanden ihre gewohnten Sehhilfen wie Brillen oder Kontaktlinsen.

Ausschlusskriterien:

Probanden unter 20 sowie über 70 Jahren wurden nicht in die Versuchsreihen einbezogen. Andere Ausschlusskriterien waren vorbekannte psychiatrische und das zentrale Nervensystem betreffende Erkrankungen, die Einnahme zentral wirksamer Medikamente, schädlicher Alkohol- oder Drogenkonsum sowie das Vorliegen einer Prot- oder Deuteranomalie. Der Ausschluss einer Rot-Grün-Sehchwäche der Probanden erfolgte mittels Ishihara-Farbtafeln, die auf einem Bildschirm in standardisierter Auflösung und Farbtintensität (Awad et al. 2007) und Bildschirmhelligkeit vor Beginn der Messungen präsentiert wurden. Studien belegen, dass es sich hierbei um eine gut geeignete Screeningmethode bezüglich Farbsehstörungen handelt (Birch 1997).

Alle Probanden willigten nach ausführlicher Information in die Versuchsteilnahme ein. Die über Email-Verteiler rekrutierten Probanden erhielten als Aufwandsentschädigung nach Abschluss der Messungen 40 Euro. Die erhobenen Daten wurden im Anschluss pseudonymisiert.

Nach Auswertung der Versuche wurden über alle Experimente hinweg zwei Probanden ausgeschlossen, die die Tastenbelegungen/Instruktion beim Experiment zum Speichereffekt rückblickend nicht verstanden haben konnten. Diese Probanden drückten bei den bistabilen Reizen ihre Perzeptwechsel mit einer Häufigkeit mit, die weit außerhalb der Verteilung aller anderen Probanden lag und in dieser Höhe auch noch nie in der Literatur beschrieben wurde. Beim Experiment mit dem Necker Würfel konnten aus technischen Gründen bei zwei weiteren Probanden keine Antworten per Tastendruck aufgezeichnet werden. Daher wurden diese, jedoch nur innerhalb des Experimentes, ausgeschlossen. Somit ergab sich eine Probandenanzahl von 46 Probanden innerhalb des Necker Würfel Experiments und eine Probandenanzahl von 48 Probanden in den übrigen Experimenten. Die statistischen Berechnungen der Korrelationen zwischen den Experimenten erfolgten mit 46 Probanden.

## **2.2 Studienaufbau/Technischer Aufbau**

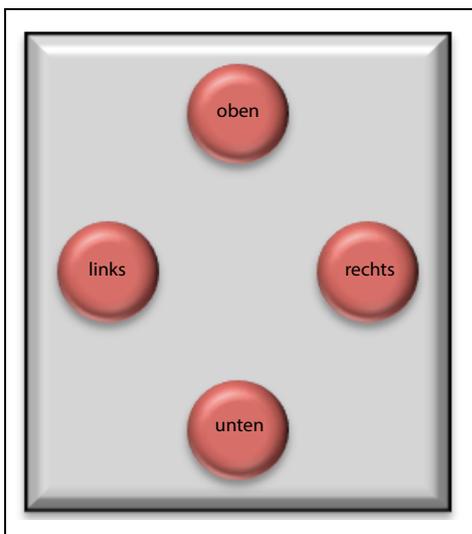
Alle Messungen fanden in demselben Raum mit dem gleichen Einrichtungsinventar statt. Dieser war mit einem bequemen Untersuchungsstuhl mit Nackenstütze, einem LCD-Bildschirm der Firma NEC Display Solutions Europe GmbH (80637 München, Deutschland; Modell: 90 GX2 pro, 19 Zoll TFT Monitor) sowie einer Tastatur mit vier Tasten (siehe Abbildung 1) ausgestattet. Der Versuchsraum war abgedunkelt und ruhig. Der Nasion-Bildschirm-Abstand betrug immer 57 cm. Während der Präsentation der Stimuli auf dem Bildschirm fixierte der Proband einen roten Punkt in der Mitte des Bildschirmes und achtete dabei auf die visuellen Stimuli in der Peripherie. Die Generierung der visuellen Stimuli der Experimente erfolgte durch das Programm nrec (open source nrec measurement system, (<http://nrec.neurologie.uni-tuebingen.de>, erstellt von F. Bunjes, J. Gukelberger et al.) auf einem handelsüblichen Linuxrechner mit einer Bildwiederholfrequenz von 60 Hz.

Bei jedem Experiment wurden zur Fixationskontrolle die Augenbewegungen mit Hilfe einer Kamera aufgenommen, die mit einer Frequenz von 50 Hz Bilder des linken Auges aufnahm. Über einen automatisierten Algorithmus wurde die Mitte der Pupille detektiert und für die Bestimmung der Augenposition zu zwei Purkinjereflexen in Bezug gesetzt,

die durch zwei Infrarot-Strahler auf das Auge gebracht wurden. Vor jeder Messreihe wurde die Kamera auf das linke Auge neu eingestellt und das Messsystem kalibriert.

Die Antworten auf einen visuellen Stimulus wurden per Druck einer von vier möglichen Tasten gegeben: eine obere, untere, linke und rechte Taste (Abbildung 1).

Vor Beginn des Experimentes wurde den Probanden das Experiment, der Antwortmodus und die Tastenbelegung genau erklärt. Diese war für jeden Probanden innerhalb eines Experimentes gleich. Die Händigkeit des Probanden wurde nicht berücksichtigt. Es bestand die Möglichkeit eines Probedurchlaufs, um sicher zu stellen, dass die Instruktionen richtig verstanden wurden.



**Abbildung 1: Schema der eingesetzten Tastatur mit vier Tasten. Die Belegung erfolgte nach Lage der Tasten: oben, unten, rechts und links.**

Die Messungen wurden an einem bis zwei Terminen pro Proband durchgeführt. Für die hier beschriebenen Experimente ergab sich eine reine Messzeit von ca. zwei Stunden. Darüber hinaus nahmen die Probanden an zwei weiteren Experimenten teil. In diesem zweiten Teil wurden Altersabhängigkeiten anderer Aspekte visueller Wahrnehmung untersucht (u.a. metakognitive Sensitivität, Aufmerksamkeit). Diese Experimente sind Teil einer anderen Arbeit und fließen nicht in die hier präsentierten Ergebnisse ein. Auch diese Messungen nahmen etwa zwei Stunden in Anspruch.

## 2.3 Versuchsablauf/Durchführung

Im Rahmen dieser Arbeit wurden visuelle Stimuli und Paradigmen eingesetzt, die es erlaubten, das visuelle Arbeitsgedächtnis („working Memory“) und die Wahrnehmung bistabiler Reize zu charakterisieren.

### 2.3.1 Bistabile Perzeption mehrdeutiger Figuren

Zur Untersuchung des Phänomens der bistabilen Perzeption mehrdeutiger Figuren in Abhängigkeit des Alters der Probanden wurden gut etablierte Stimuli verwendet. Zum einen kam das Paradigma mit überlagerten Streifen, die entweder als transparent und damit getrennt bewegt oder als kohärent bewegt erscheinen (Stoner et al. 1990) zum Einsatz. Es ist dies das klassische Beispiel für einen mehrdeutigen Bewegungsreiz. Zum anderen wurden Experimente zur Charakterisierung des Speichenradeffektes durchgeführt (VanRullen et al. 2006).

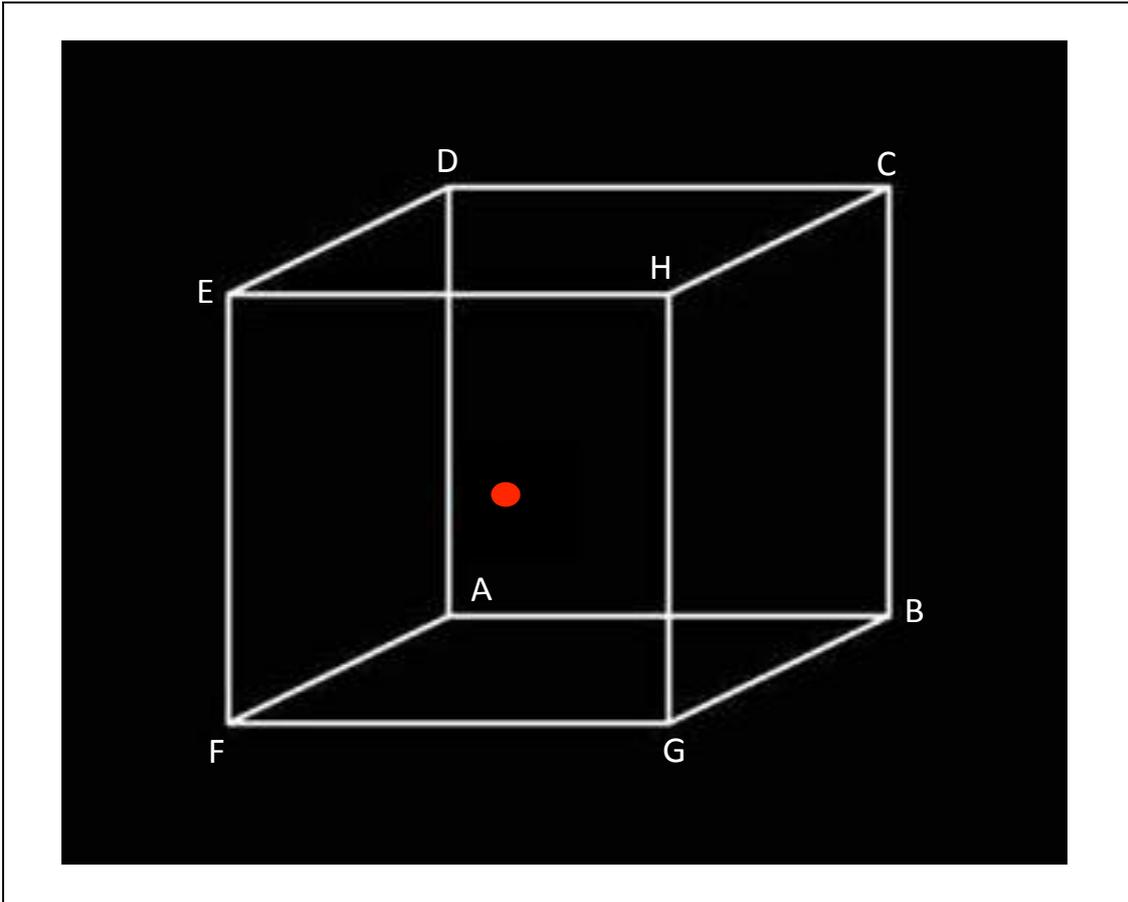
Um einen Vergleich der bistabilen Perzeption sich bewogender mehrdeutiger Figuren mit unbewegten mehrdeutigen Figuren zu erhalten, wurde in einem weiteren Test mit dem klassischen Necker Würfel gearbeitet (Necker 1832).

#### 2.3.1.1 Necker Würfel

Der Necker Würfel ist ein klassisches Beispiel für bistabile Wahrnehmung und diente in der Vergangenheit sehr häufig als Instrument, um bistabile Perzeption zu studieren.

##### 2.3.1.1.1 Versuchsbeschreibung

Die Kantenlänge des Würfels betrug 8 Winkelgrad ( $8^\circ$ ). Dieser wurde den Probanden kontinuierlich über eine Dauer von zehn Minuten präsentiert. Dabei sollte der rote Fixationspunkt (Radius:  $0,133^\circ$ ) in der Mitte des Bildschirms fixiert werden, um manipulierte Perzeptwechsel zu verhindern. In der Wahrnehmung erscheint der Necker Würfel entweder von rechts oben oder von links unten betrachtet. Oder anders ausgedrückt, zwei Quadrate können als vorne (bzw. hinten) stehend wahrgenommen werden (Fläche ABCD oder EFGH in Abbildung 2). Jeder Perzeptwechsel des Necker Würfels wurde mit einmaligem Drücken der rechten Taste angezeigt, unabhängig von der Art des Perzeptes.



**Abbildung 2: Necker Würfel. Stimulus des präsentierten Necker Würfels. Kantenlänge:  $8^\circ$ , mittlerer Fixationspunkt mit einem Radius von  $0,133^\circ$ . Dauer der Präsentation: 600 Sekunden. Jeder Perzeptwechsel wurde mit dem Drücken der rechten Taste angegeben. Die Buchstaben dienen nur zur Veranschaulichung der perzeptuell im Vordergrund stehenden Flächen (entweder ABCD oder EFGH). Die tatsächliche Präsentation des Würfels erfolgte ohne Buchstaben.**

### *2.3.1.2 Transparente Bewegung*

Wie schon durch Stoner et al. (1990) berichtet, kann die Wahrnehmung von sich bewegenden Bildern variieren. Dies geschieht dadurch, dass sich das visuelle System entscheiden muss, ob das sich bewegende Bild aus einem einzigen Objekt oder aus zwei voneinander unabhängigen Objekten entsteht (Stoner et al. 1990). Das hier durchgeführte Experiment beinhaltete dieselben Stimuli wie sie von Stoner und Mitarbeitern eingesetzt wurden.

### 2.3.1.2.1 *Versuchsbeschreibung*

Die Stimuli bestehen aus zwei sich quer überschneidenden und in entgegengesetzter Richtung bewegenden Balken (siehe auch Abbildung 3 und Abbildung 4), deren Schnittflächen sich in ihren Luminanzstufen unterscheiden. Die Bewegungsrichtung der zwei Streifenmuster ist horizontal, d.h. ein Muster bewegt sich nach rechts, das andere nach links. Ein solcher Stimulus kann in zweierlei Weise wahrgenommen werden. Erstens, der Proband nimmt beide Streifenmuster als separat wahr, sie bewegen sich unabhängig voneinander, eines nach rechts, das andere nach links. Alternativ entsteht der Eindruck, die zwei Streifenmuster gehörten zusammen und bildeten ein gemeinsames Gitter, dieses bewegt sich nach oben. Die Bereitschaft, dem einen oder dem anderen Perzept zu folgen, kann durch Unterschiede in den Luminanzstufen der Schnittflächen erheblich verändert werden (Stoner et al. 1990). Je plausibler die Luminanz Transparenz der beiden Gitter widerspiegelt, desto wahrscheinlich wird das entsprechende Perzept separater Streifenbewegungen.

In einer ersten Untersuchung zu dem bistabilen Bewegungsreiz wurde die Abhängigkeit der Perzeptpräferenz von der Transparenz der Schnittstelle systematisch untersucht. Den Probanden wurden sieben, sich in ihren Luminanzstufen unterscheidende, Stimuli für die Dauer von jeweils 0,5 Sekunden präsentiert. Folgende Luminanzstufen wurden definiert. Level 1: 4,9 cd, Level 2: 22,1 cd, Level 3: 39,3 cd, Level 4: 56,5 cd, Level 5: 73,7 cd, Level 6: 90,9 cd und Level 7: 108,1 cd. Die Stimuli wurden auf einem Kreis auf grauem Hintergrund präsentiert. (Abbildung 3).

Jede Luminanzstufe wurde 40 mal präsentiert. Die Reihenfolge war pseudo-zufällig und für den Probanden nicht vorhersehbar. Dadurch ergab sich eine Gesamtzahl von 280 Präsentationen pro Proband, bei 50 Probanden eine kumulative Anzahl von insgesamt 14.000 Durchläufen.

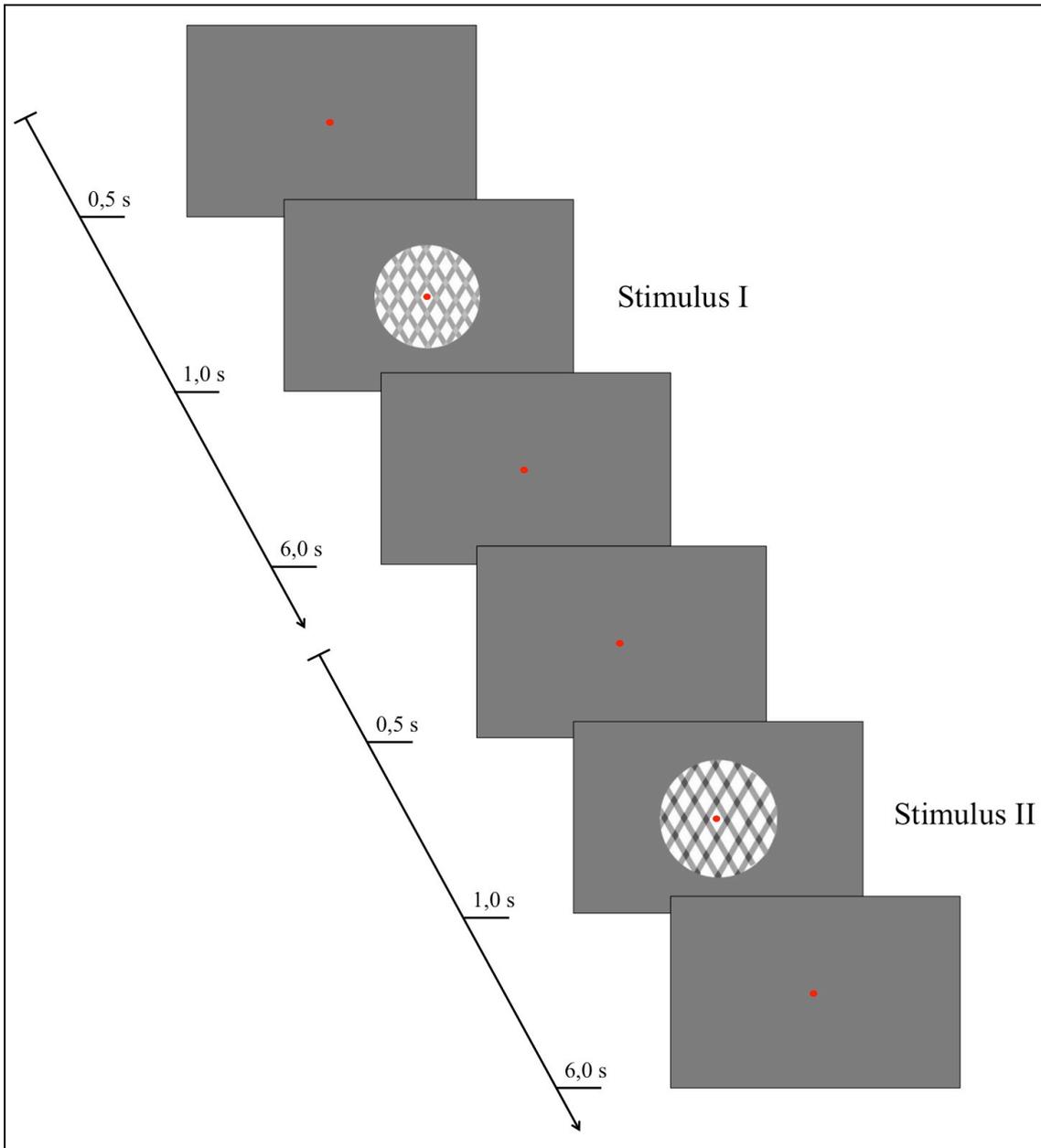
Die physikalischen Eigenschaften des Reizes folgten exakt denjenigen von Stoner et al. 1990. Die Balkengröße betrug  $1,8^\circ$ , die Apertur (Größe des präsentierten Felds)  $11^\circ$ , der Winkel zwischen den Streifenmustern  $45^\circ$ , die Geschwindigkeit der Streifen  $3^\circ/\text{Sekunde}$ .

Der Proband wurde instruiert, den jeweiligen Ersteindruck (Gitter- oder Komponentenbewegung) jedes Durchgangs mittels Tastendruckes anzuzeigen. Die obere Taste sollte bei Wahrnehmung des Bildes als Gitterbewegung, die rechte Taste bei Wahrnehmung des Stimulus als Komponentenbewegung gedrückt werden. Die Gesamtdauer einer einzelnen Präsentation betrug sechs Sekunden. 0,5 Sekunden nach Beginn des Durchlaufs erfolgte die Präsentation des bewegten Stimulus für 0,5 Sekunden. Danach sollte eine der oben genannten Tasten gedrückt werden (Abbildung 3). Der Tastendruck beendete das Trial. Wurde innerhalb der vorgegebenen Zeitspanne von fünf Sekunden keine Taste gedrückt, so wurde der Durchlauf nicht zur Gesamtanzahl von 280 Durchläufen gewertet und wiederholt.

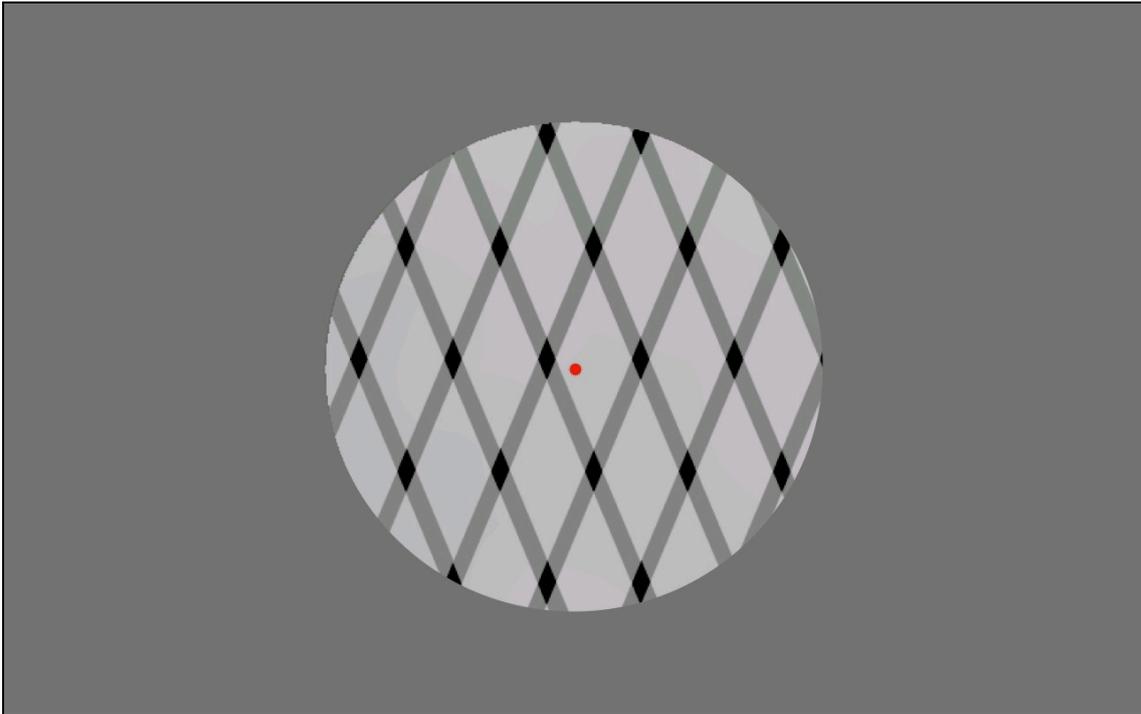
Während der Präsentation sollten die Probanden den roten Fixationspunkt (Radius:  $0,133^\circ$ ) fixieren. Zur Kontrolle der Fixation wurden die Augenpositionen während des Experimentes aufgezeichnet.

Der zweite Teil des Experimentes zur Wahrnehmung von transparenter Bewegung beinhaltete eine zehnminütige (600 Sekunden), kontinuierliche Präsentation eines Gitternetzes, dessen Schnittflächen eine Luminanz von 22,1 Candela (cd) aufwiesen (siehe Abbildung 4). Bei dieser Luminanzstufe ist davon auszugehen, dass zu ungefähr gleichen Anteilen Gitter- und Komponentenbewegung wahrgenommen werden (Stoner et al. 1990). Die physikalischen Stimuluseigenschaften waren mit Ausnahme der langen Präsentationszeit dieselben wie im zuvor beschriebenen Experiment.

Die Probanden wurden instruiert, bei diesem Test jeden ihrer Perzeptwechsel (Gitter- oder Komponentenbewegung), die sich während der kontinuierlichen Präsentation ergaben, durch einen entsprechenden Tastendruck mitzuteilen. Dabei wurde die obere Taste bei Wahrnehmung von Gitter-, die rechte Taste bei Wahrnehmung von Komponentenbewegung gedrückt. Wie im Experiment zuvor fixierten die Probanden den roten Fixationspunkt.



**Abbildung 3: Schematische Darstellung des visuellen Stimulus zur transparenten Bewegung. Die Schnittflächen der Balken des Gitternetzes weisen unterschiedliche Luminanzstufen auf. Je nach Luminanzstufe entsteht eher der visuelle Eindruck einer Gitterbewegung oder eher der Eindruck einer Komponentenbewegung zweier transparenter Streifenmuster. Es sind exemplarisch zwei Darbietungen (Stimulus I und II) schematisch dargestellt. Nach jeder Präsentation teilt der Proband den Bewegungseindruck, den er zuerst hatte, per Tastendruck mit.**



**Abbildung 4: Stimulus zur bistabilen Bewegungswahrnehmung, kontinuierliche Präsentation. Die Luminanzstufe ist hier konstant (22,1 cd), es erfolgt nur eine einzige aber sehr lange (600 Sekunden) Präsentation. Der Proband betrachtet den Reiz kontinuierlich und teilt jeden Perzeptwechsel per Tastendruck mit.**

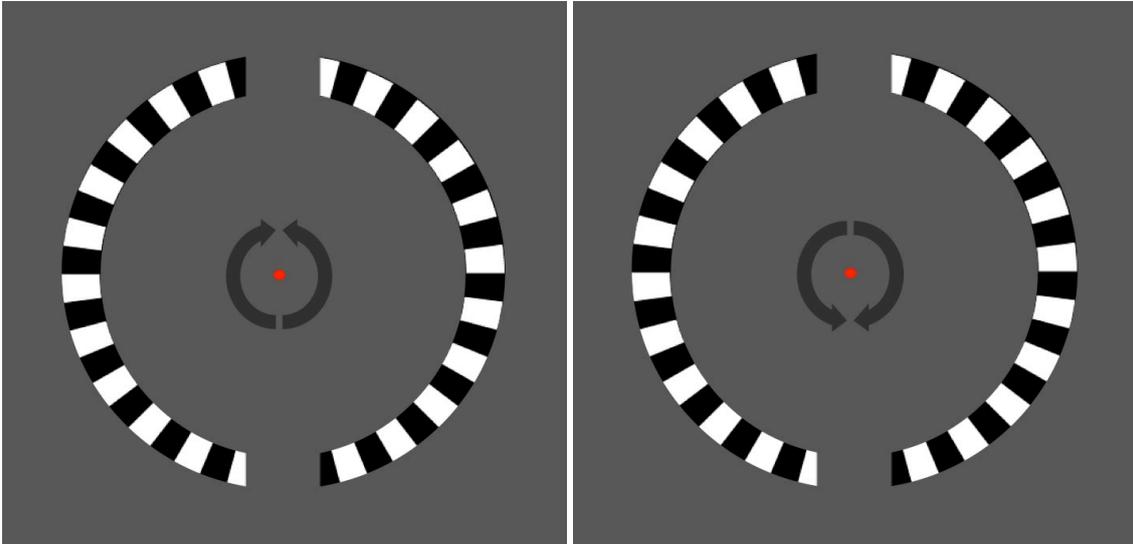
### *2.3.1.3 Speichenradeffekt*

Bei diesem bistabilen Stimulus wurde den Probanden ein Rad, bestehend aus zwei Halbrädern präsentiert, die durch einen senkrecht verlaufenden grauen Balken in der Mitte des Rades getrennt wurden. Die zwei Halbräder bestanden aus aufeinanderfolgenden querverlaufenden schwarzen und weißen Balken (Abbildung 5). Die Bewegungsrichtung der Halbräder war inkongruent: in einer ersten Serie bewegten sich beide Halbräder nach oben, in einer zweiten Serie drehten sich beide Halbräder nach unten. Die Reize waren diejenigen von VanRullen (VanRullen 2006, VanRullen et al. 2006) sehr ähnlich.

#### *2.3.1.3.1 Versuchsbeschreibung*

Der Stimulus bestand aus einem zweigeteilten Ring (zwei Halbräder) (mit 24 Speichenfeldern und einem zentralen Balken von  $2^\circ$ ) mit einem Innenradius von  $4^\circ$  und einem Außenradius von  $5^\circ$ , in dem ein radiales Gittermuster (Raumfrequenz 1 Zyklus

pro Sehwinkelgrad) mit einer temporalen Frequenz von 10 Hertz rotierte. Dies ist eine optimale temporale Frequenz, um die kontinuierliche Bewegungsumkehr zu erzeugen (VanRullen et al. 2006) (vgl. Abbildung 5).



**Abbildung 5: Stimulus zum Speichenradeffekt. Gezeigt wurden zwei Halbräder mit inkongruenter Bewegung über die Dauer von 10 Minuten. Zwei Versuche wurden durchgeführt: beide Halbräder drehen sich nach oben (links, durch die zwei Pfeile in der Mitte angedeutet) oder beide Halbräder bewegen sich nach unten (rechts, ebenso durch zwei Pfeile angedeutet). Der Proband fixierte für die gesamte Dauer der Präsentation den zentralen Fixationspunkt und teilte jeden Perzeptwechsel durch Tastendruck mit.**

Den Probanden wurden die beiden Formen des Stimulus jeweils über eine Dauer von zehn Minuten auf einem Monitor mit grauem Hintergrund präsentiert. Für den Fall nach oben bewegter Halbräder sind folgende Perzepte möglich:

- Wahrnehmung der (präsentierten) physikalischen Bewegung: beide Halbräder drehen sich nach oben
- ein Halbrad wechselt seine Bewegungsrichtung, es resultiert die Wahrnehmung einer kongruenten, ganzheitlichen Raddrehung („continuous waggon wheel illusion“, VanRullen et al. 2006). Bei Wechsel des rechten Rades resultiert eine Drehung im Uhrzeigersinn, bei Wechsel des linken Rades eine Drehung entgegen dem Uhrzeigersinn.

- beide Halbräder bewegen sich nach unten, d.h. entgegen der physikalisch präsentierten Bewegung

Für den zweiten Fall nach unten bewegter Halbräder ergaben sich entsprechend umgekehrte Bewegungsrichtungen.

Die Probanden wurden aufgefordert, jede wahrgenommene Richtungsänderung per Tastendruck über die gesamte Dauer des Perzeptwechsels wiederzugeben. Die rechte Taste wurde bei Drehung des gesamten Rades im Uhrzeigersinn gedrückt, die linke Taste bei Drehung gegen den Uhrzeigersinn. Die Taste sollte erst wieder losgelassen werden, wenn sich die ursprünglichen Bewegungsrichtungen der Halbräder wieder eingestellt hatten. Wenn sich beide Halbräder zu selben Zeit in die entgegengesetzte Richtung veränderten, sollten die rechte und die linke Taste gleichzeitig gedrückt gehalten werden. Auch in diesem Experiment sollte der rote Punkt (Radius:  $0,1667^\circ$ ) in der Bildschirmmitte für die Dauer der Präsentation fixiert werden. Nach Instruktion wurde bei der Hälfte der Probanden mit sich nach unten drehenden Halbrädern, bei der anderen Hälfte mit sich nach oben drehenden Halbrädern das Experiment begonnen.

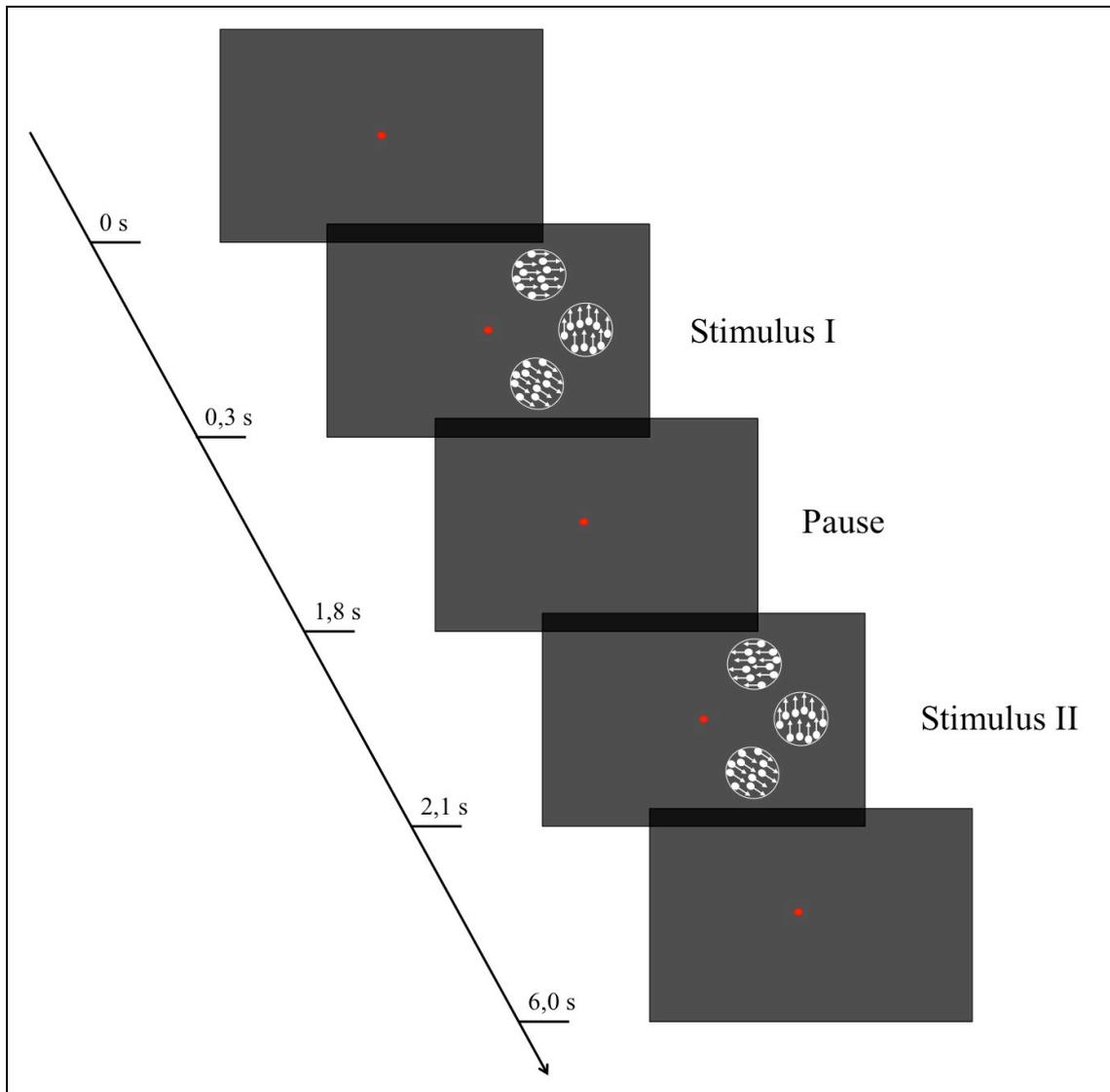
### 2.3.2 Visuelles Arbeitsgedächtnis

Grundgedanke des Experimentes zum Arbeitsgedächtnis war es, in einer sequenziellen Präsentation von Bewegungsmustern zu testen, wie gut Probanden die Richtungen eines ersten Bewegungsstimulus mit denen eines folgenden zweiten Stimulus vergleichen konnten. Da diese Leistung kritisch von der Anzahl von Bewegungsrichtungen abhängt, wurde dieser Parameter systematisch variiert. Die Bewegungs- und Richtungsinformationen, die der Proband speichern musste, wurden durch sogenannte Punktkinematogramme präsentiert. Hierbei handelt es sich um Wolken von gruppierten Punkten, die sich in eine gemeinsame Richtung bewegten (Abbildung 6). Die Anzahl von Punktkinematogrammen, die über die sequenzielle Präsentation zweier Reize hinweg miteinander verglichen werden musste, wurde variiert. Konkret variierte die Anzahl der präsentierten Punktkinematogramme von einem bis hin zu sieben Punktkinematogrammen. Es mussten damit bis zu sieben Bewegungsrichtungen im Arbeitsgedächtnis gespeichert werden.

Die physikalischen Eigenschaften der Kinematogramme waren wie folgt: Alle Punkte waren weiß und wurden auf schwarzem Hintergrund präsentiert. Es gab acht verschiedene Richtungen, in die sich die Punktelemente gleichsinnig bewegen konnten (oben, unten, rechts, links, schräg oben rechts, schräg oben links, schräg unten rechts, schräg unten links). Die Geschwindigkeit der bewegten Punkte betrug immer  $6^\circ/\text{Sekunde}$ , diese bestehen formal aus Quadraten mit einer Seitenlänge von  $0,8$  Winkelminuten und einer Lebenszeit von  $0,3$  Sekunden. Die einzelnen Punkt-kinematogramme waren in einem Halbfeld auf einem imaginären Kreis von  $9^\circ$  Radius angeordnet. Somit hatten alle Kinematogramme denselben Abstand vom Fixationspunkt. Der Abstand zwischen den Kinematogrammen konnte auf dem Kreis maximal  $140^\circ$  betragen. Der im Zentrum des Bildschirms präsentierte rote Fixationspunkt hatte einen Radius von  $0,133^\circ$ .

Jeder Durchgang bestand aus einer Präsentation von zwei Stimuli, welche dieselbe Anzahl von Punktkinematogrammen aufwiesen und im selben Halbfeld präsentiert wurden. Aufgabe des Probanden war es, zu entscheiden, ob es einen Unterschied in der Bewegungsrichtung in einem Punktkinematogramm zwischen den beiden gezeigten Stimuli gab oder nicht (Abbildung 6). In der Hälfte der Durchgänge waren die Bewegungsmuster der zwei Stimuli identisch, in der anderen Hälfte war die Bewegungsrichtung in einem Kinematogramm unterschiedlich (alle anderen waren auch hier identisch). Der Proband teilte seine Entscheidung (gleich oder nicht gleich) per Tastendruck nach Präsentation des zweiten Stimulus im jeweiligen Durchgang mit. Die obere Taste wurde gedrückt, wenn es keinen Unterschied in der Bewegungsrichtung eines Punktkinematogramms gab, die untere Taste wurde gedrückt, wenn der Proband einen Unterschied sah. Beide Reize wurden  $0,3$  Sekunden lang präsentiert. Zwischen dem ersten und dem zweiten Stimulus erfolgte eine Pause von  $1,5$  Sekunden. Ein Durchgang dauerte maximal sechs Sekunden. Bis dahin sollte der Proband per Tastendruck seine Entscheidung mitgeteilt haben. Nach Präsentation des zweiten Stimulus konnte der Proband durch seinen Tastendruck den Durchlauf auch schon früher beenden und direkt zum nächsten Durchlauf gelangen. Entschied sich der Proband nicht innerhalb der verbleibenden Zeit von  $3,9$  Sekunden, wurde dieser Durchlauf nicht gewertet.

Die Probanden absolvierten jeweils 700 Durchgänge, die zu gleichen Teilen auf der linken und der rechten Bildschirmhälfte, entsprechend dem linken und rechten Gesichtsfeld, präsentiert wurden. Für jede Anzahl von Punktkinematogrammen (1 bis 7) wurden somit 100 Durchgänge präsentiert. Wie bei den anderen Experimenten wurden die Augenpositionen zur Fixationskontrolle aufgezeichnet.



**Abbildung 6: Stimulus zum visuellen Arbeitsgedächtnis.** Aufgabe des Probanden war es, die Bewegungsrichtungen von zwei aufeinander folgenden Reizen (hier Stimulus I und Stimulus II genannt) zu vergleichen. Unter Fixation wurden bis zu 7 (hier: 3) Punktkinematogramme mit einer spezifischen Bewegungsrichtung präsentiert, die für Stimulus I und II in einem Kinematogramm unterschiedlich sein konnte und in allen Wolken identisch war (50%). Der Proband war instruiert, anzuzeigen, ob die beiden Reize identisch waren oder nicht.

## **2.4 Berechnungen, statistische Analyse der psychophysischen Daten**

Alle Experimente wurden mit Blick auf die Frage ausgewertet, ob die untersuchten Sehleistungen (Häufigkeit von Perzeptwechseln bzw. Häufigkeit eines Perzeptinhaltes bei den Tests zur bistabilen Wahrnehmung; Häufigkeit richtiger Diskriminationen im Test zum visuellen Arbeitsgedächtnis) vom Alter abhängen oder nicht. Darüber hinaus wurde in weiterführenden Analysen geprüft, ob die Leistungen in den verschiedenen Tests miteinander korrelieren.

Die statistische Analyse der Daten erfolgte nach der Aufzeichnung primär mittels Matlab R2012b (The MathWorks Inc. Natick, MA, USA). Nach Datenexport wurden die statistischen Tests mit Hilfe des IBM SPSS Statistics Programms (Version 21) ausgewertet. Es wurden einfache Korrelations- und Regressionsanalysen, partielle Korrelationen sowie Varianzanalysen (ANOVA) durchgeführt. In den Experimenten, in welchen die visuellen Halbfelder getrennt stimuliert wurden (Arbeitsgedächtnis) wurden diese nicht getrennt betrachtet.

Die Abbildungen im Ergebnisteil wurden ebenfalls mit Hilfe des IBM SPSS Statistic Programms (Version 21) erstellt und anschließend mittels Adobe Illustrator CC (Version 17.0.0) bearbeitet oder über PowerPoint erstellt.

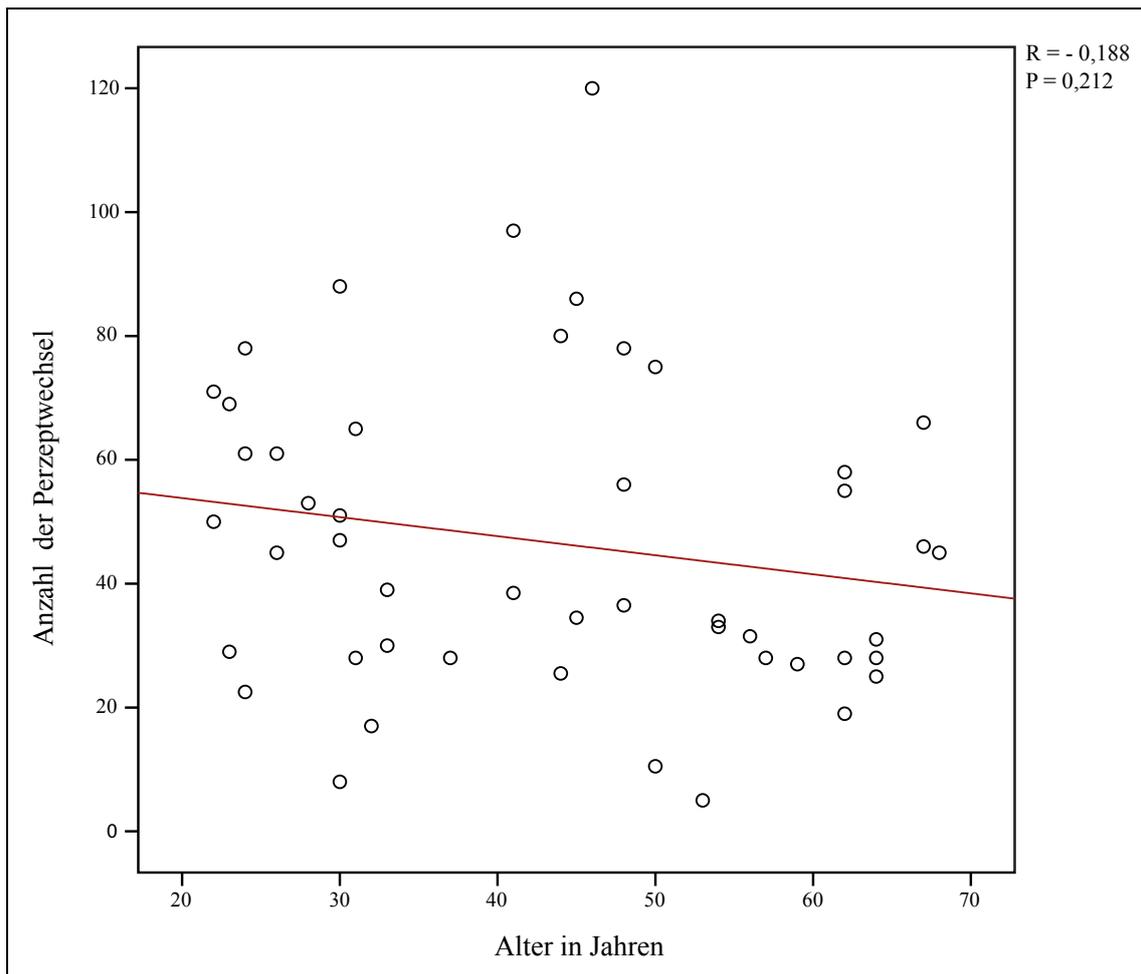
Die aufgezeichneten Augenbewegungen wurden statistisch nicht weiter analysiert.

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Bistabile Perzeption

##### 3.1.1 Necker Würfel

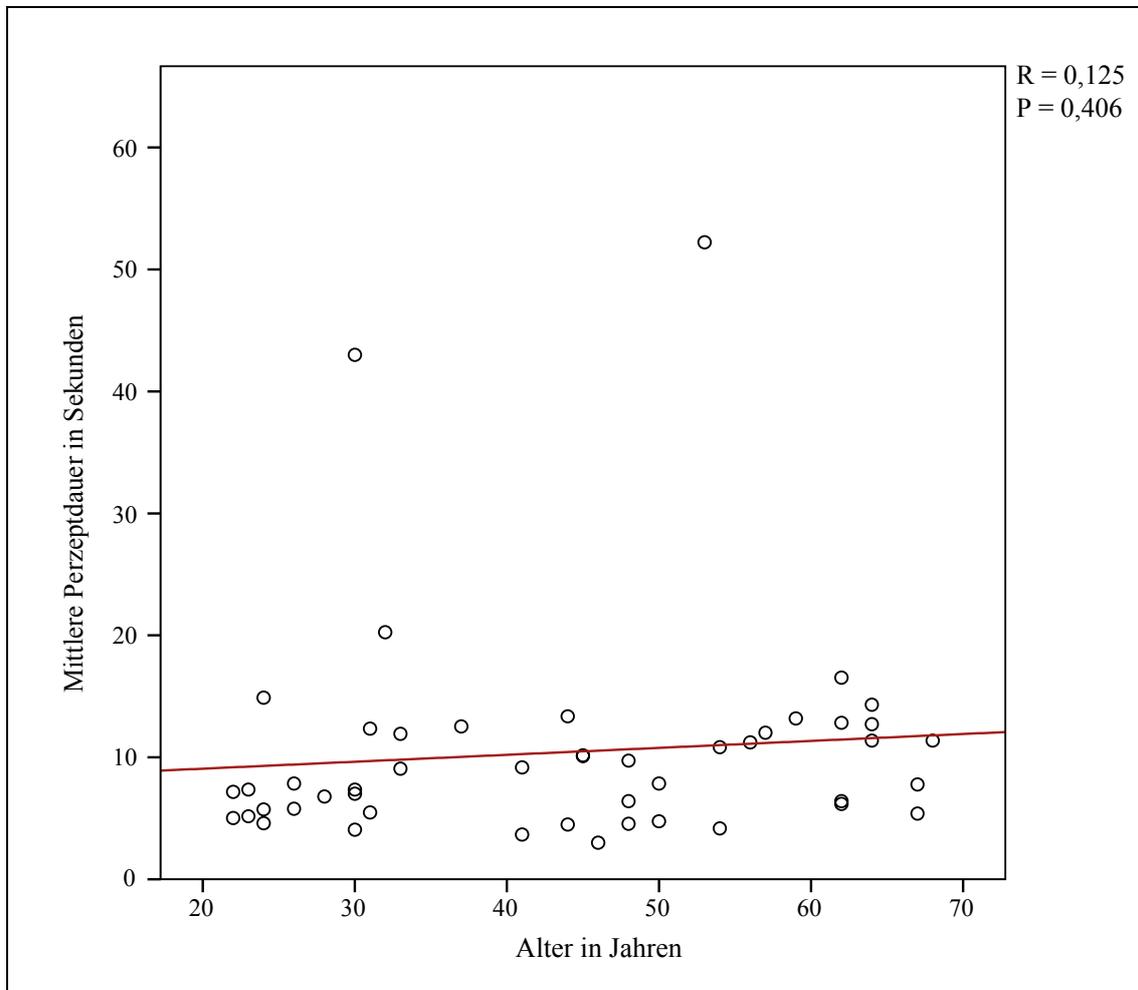
Abbildung 7 zeigt für den ersten Test zur bistabilen Wahrnehmung, den Necker Würfel, die Anzahl der Perzeptwechsel in Abhängigkeit des Alters der Probanden.



**Abbildung 7: Ergebnisse zum Test mit dem Necker Würfel - Anzahl der Perzeptwechsel in Abhängigkeit des Alters des Probanden (n = 46 Probanden). Nach Regressionsanalyse besteht keine signifikante Abhängigkeit vom Alter (P = 0,212).**

Hier zeigt sich, dass die Anzahl der Perzeptwechsel mit steigendem Alter zwar abnimmt, die Abnahme jedoch nach Berechnung einer linearen Regression nicht signifikant ist ( $R = -0,188$ ,  $P = 0,212$ ). Es besteht für diesen Test also keine signifikante

Altersabhängigkeit. Auch die mittlere Dauer eines Perzeptes änderte sich mit zunehmendem Alter nicht signifikant ( $R = 0,125$ ,  $P = 0,406$ ). Abbildung 8 zeigt die graphische Darstellung der zugehörigen Regressionsanalyse.

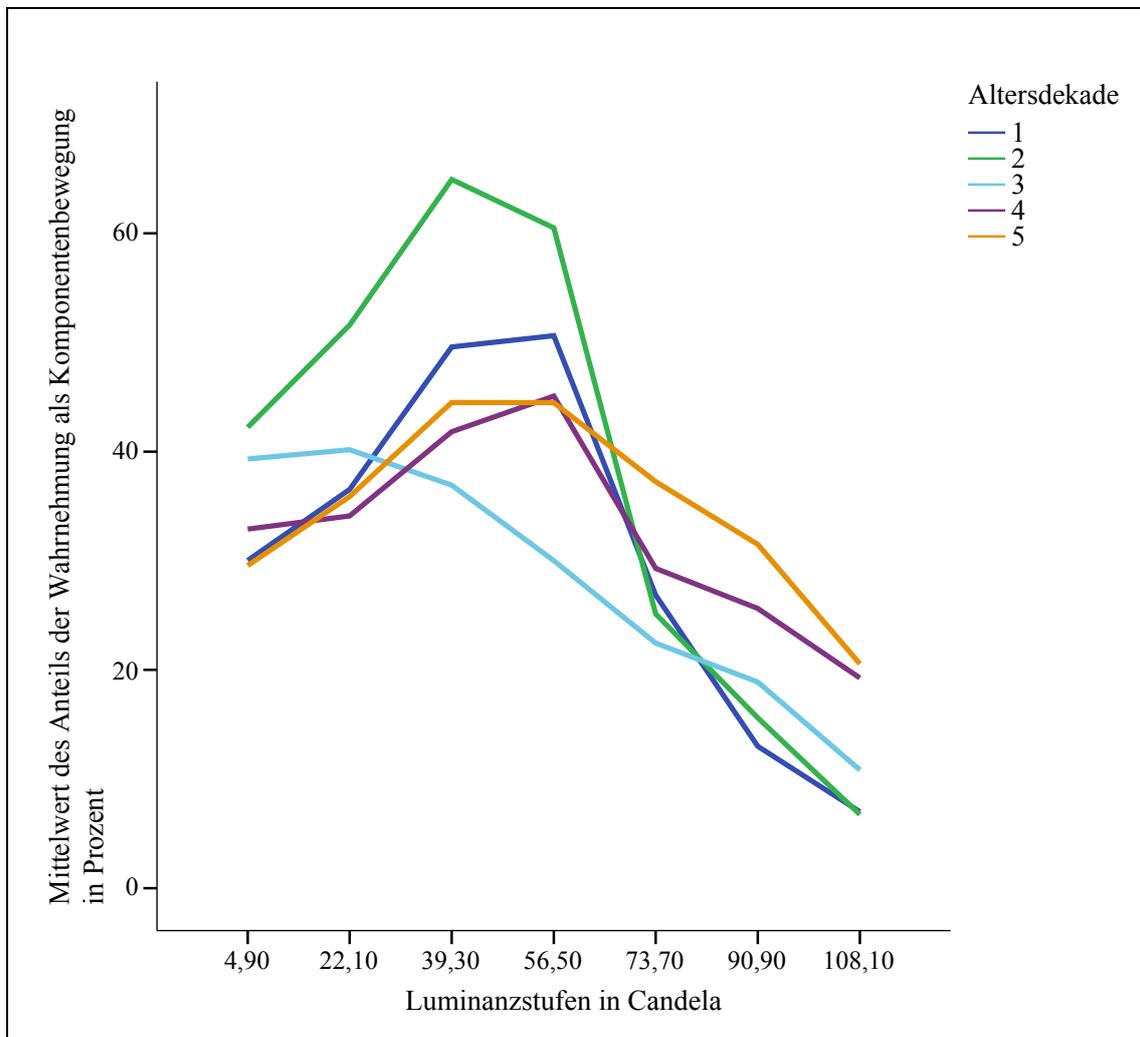


**Abbildung 8:** Ergebnisse zum Test mit dem Necker Würfel - mittlere Perzeptdauer in Sekunden in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 46 Probanden). Die Regressionsanalyse zeigt keine signifikante Abhängigkeit ( $R = 0,125$ ,  $P = 0,406$ ) der mittleren Perzeptdauer vom Alter.

### 3.1.2 Transparente Bewegung – *sequentielle Präsentation*

Im ersten Test zur bistabilen Wahrnehmung transparenter Bewegung wurde eine Kerneigenschaft dieser Wahrnehmung, nämlich ihre Abhängigkeit von der Luminanz der sich überschneidenden Balken, untersucht (Stoner et al. 1990). Diese betragen 4,9 cd, 22,1 cd, 39,3 cd, 56,5 cd, 73,7 cd, 90,9 cd, 108,1 cd.

Abbildung 9 zeigt die Häufigkeit der Wahrnehmung der Stimuli als Komponentenbewegung (d.h. getrennte Streifenmuster) in Prozent für die sieben Luminanzstufen und für die fünf Altersdekaden. Die Zahlenwerte sind Tabelle 2 zu entnehmen.



**Abbildung 9: Ergebnisse zum bistabilen Wahrnehmungstest mit transparenter Bewegung – sequentielle Präsentation. Graphische Darstellung der Mittelwerte der Häufigkeit der Wahrnehmung als Komponentenbewegung in Prozent für die sieben Luminanzstufen und die fünf Altersdekaden, die durch Farben unterschieden sind.**

	Luminanz in Candela						
Mittelwerte des Anteils der Wahrnehmung als Komponentenbewegung in Prozent für	4,9	22,1	39,3	56,5	73,7	90,9	108,1
Alle	34,8	39,7	47,6	46,1	28,2	20,9	12,9
Altersdekade 1	30,0	36,5	49,6	50,6	26,8	13,0	7,0
Altersdekade 2	42,2	51,6	64,9	60,5	25,1	15,6	6,8
Altersdekade 3	39,3	40,2	36,9	30,0	22,5	18,9	10,8
Altersdekade 4	32,9	34,1	41,8	45,1	29,3	25,6	19,3
Altersdekade 5	29,6	35,9	44,5	44,5	37,2	31,5	20,6

**Tabelle 2: Ergebnisse zum bistabilen Wahrnehmungstest mit transparenter Bewegung – sequentielle Präsentation. Mittelwerte der Häufigkeit der Wahrnehmung als Komponentenbewegung in Prozent für die sieben Luminanzstufen und die fünf Altersdekaden.**

Die Probanden starteten bei einer Luminanz der Schnittflächen der Streifen von 4,9 Candela mit einer mittleren Häufigkeit der Wahrnehmung der Gitternetze als Komponentenbewegung zwischen 29,6% und 42,2%. Die Altersdekaden 1, 4 und 5 erreichten hier den geringsten Anteil mit 30%, 32,9% und 29,6%. Die Altersdekaden 2 und 3 erreichten einen größeren Anteil mit 42,2% und 39,3%. Für höhere Luminanzen von 22,1 cd und 39,3 cd wurden die Gitternetze von fast allen Altersdekaden zu einem höheren Anteil als Komponentenbewegung wahrgenommen. In Altersdekade 1 kam es bei 56,6 cd noch einmal zu einer Zunahme des Anteils der Wahrnehmung als Komponentenbewegung auf 50,6%. Bei den höchsten Luminanzen der Schnittflächen der Balken (73,7 cd, 90,9 cd, 108,1 cd) sank der Anteil wieder deutlich ab. Altersdekade 2 hatte den größten Anteil der Wahrnehmung als Komponentenbewegung von 64,9% bei 39,3 cd, danach kam es ebenfalls zu einem Rückgang bis auf 6,8% bei einer Luminanz von 108,1 cd. Altersdekade 3 stieg nur leicht mit dem Anteil der Wahrnehmung als Komponentenbewegung an. Der Gipfel lag bei 40,2% bei einer Luminanz der Schnittflächen von 22,1 cd. Probanden der Altersdekade 4 erreichten den

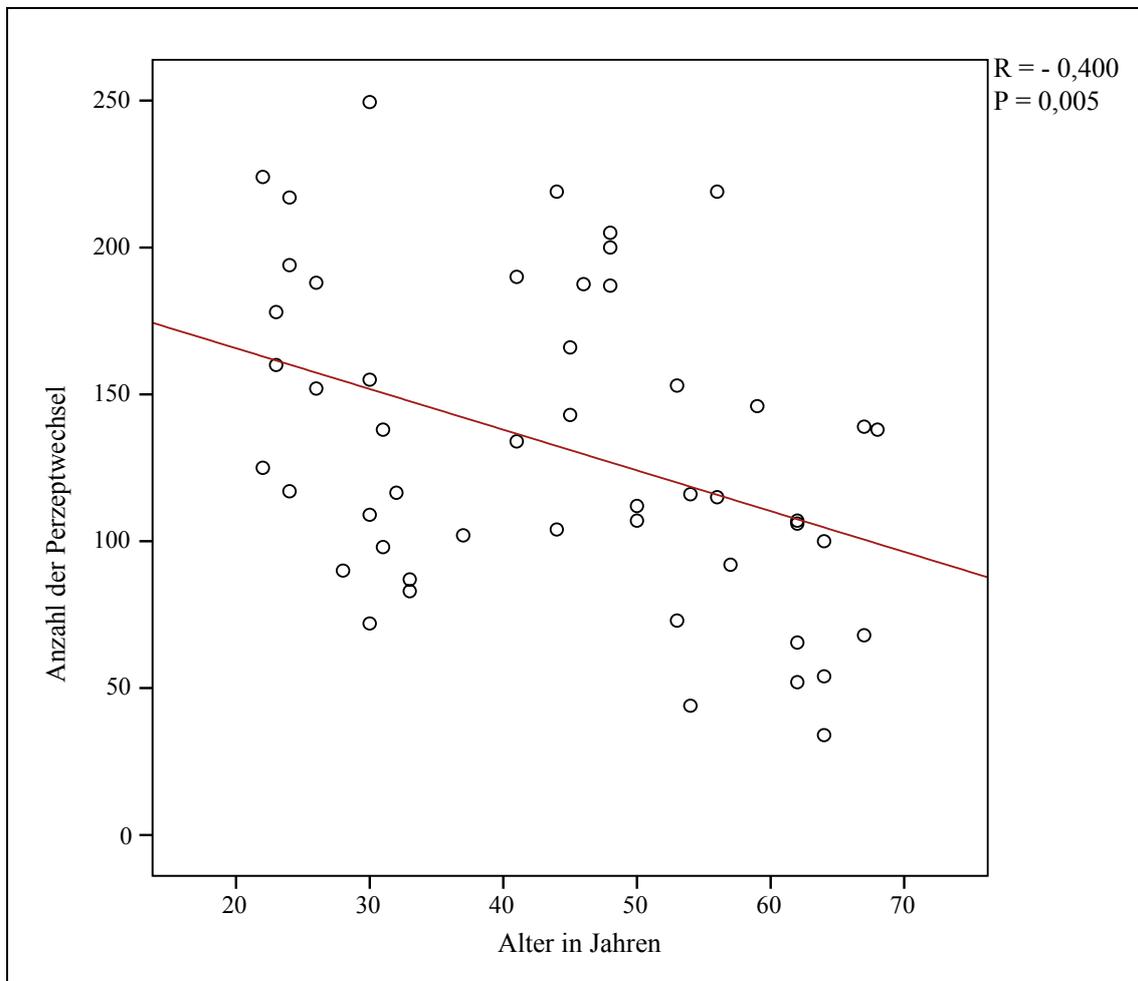
maximalen Anteil der Wahrnehmung als Komponentenbewegung bei einer Luminanz von 56,5 cd und fielen bei einer Luminanz von 108,1 cd nur auf 19,3% zurück. Altersdekade 5 erreichte den Gipfel der Häufigkeit der Wahrnehmung von Komponentenbewegung bei den Luminanzen 39,3 cd und 56,5 cd mit jeweils 44,5% und sank bei 108,1 cd auf einen Anteil von 20,6 % zurück. Bis auf wenige Ausnahmen überwog folglich der Anteil der Wahrnehmung der Gitternetze als Muster, also als Gitterbewegung.

Die statistische Analyse erfolgte über eine ANOVA mit Messwiederholung. Als abhängige Variable diente die Häufigkeit der Wahrnehmung als Komponentenbewegung in Prozent. Unabhängige Variablen waren Luminanzstufen sowie das Alter der Probanden, kategorisiert durch die gezeigten fünf Altersdekaden. Der Mauchly-Test auf Sphärizität zeigte sich hochsignifikant. Die Sphärizität war verletzt,  $\chi^2 (20) = 312,440$ ,  $P < 0,0001$ . Aus diesem Grund wurden die Freiheitsgrade mittels Greenhouse-Geisser-Korrekturfaktor ( $\epsilon = 0,324$ ) korrigiert. Die so korrigierte zweifaktorielle ANOVA ergab eine hochsignifikante Abhängigkeit des Perzeptes von der Luminanz ( $F(2,052;93,362) = 25,719$  und  $P < 0,0001$ ), jedoch keine signifikante Abhängigkeit von den Dekaden ( $F(4;45) = 0,377$ ,  $P = 0,824$ ). Auch die Interaktion zwischen Luminanz und Alter zeigte sich als nicht signifikant ( $F(8,210;92,362) = 1,804$ ,  $P = 0,084$ ). Zusammenfassend bestätigte dieser Test die Abhängigkeit des Perzepts von der Luminanz der Schnittstellen (Stoner et al. 1990), zeigte jedoch keine systematische Abhängigkeit vom Alter.

### 3.1.3 Transparente Bewegung – kontinuierliche Präsentation

Wie bereits oben dargestellt, erfolgte in einer weiteren Serie eine kontinuierliche Präsentation eines Bewegungsstimulus mit einer Luminanzstufe von 22,1 cd über 600 Sekunden. Bei dieser Luminanzstufe war davon auszugehen, dass zu ungefähr gleichen Anteilen Gitter- und Komponentenbewegung wahrgenommen werden (Stoner et al. 1990, vergleiche auch Abbildung 9). Anders als im ersten Versuch konnte hier auch die Dynamik der Perzeptwechsel charakterisiert werden.

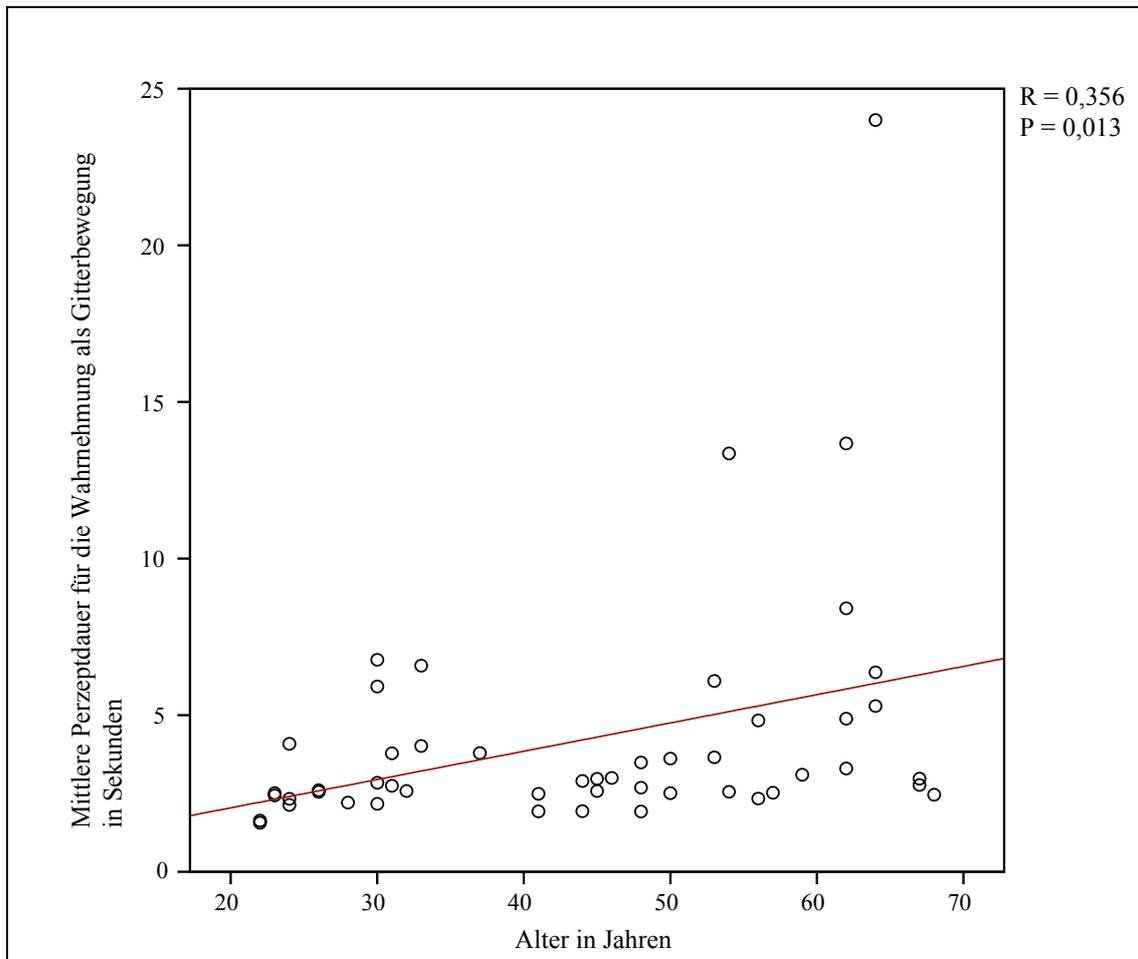
Wie in Abbildung 10 dargestellt ist, nahm die Häufigkeit der Perzeptwechsel mit dem Alter ab. Eine lineare Regressionsanalyse zeigte diese Abhängigkeit als hoch signifikant ( $R = -0,400$ ,  $P = 0,005$ ).



**Abbildung 10: Ergebnisse zum Test zur bistabilen Wahrnehmung transparenter Bewegung – kontinuierliche Präsentation: Anzahl der Perzeptwechsel in der kontinuierlichen Präsentation des Stimulus mit einer Luminanzstufe der Schnittflächen der Balken von 22,1 cd in Abhängigkeit des Alters der Probanden ( $n = 48$ ). Je älter die Probanden, umso tendenziell niedriger ist die Anzahl der Perzeptwechsel (signifikante lineare Regression mit  $R = -0,400$ ,  $P = 0,005$ ).**

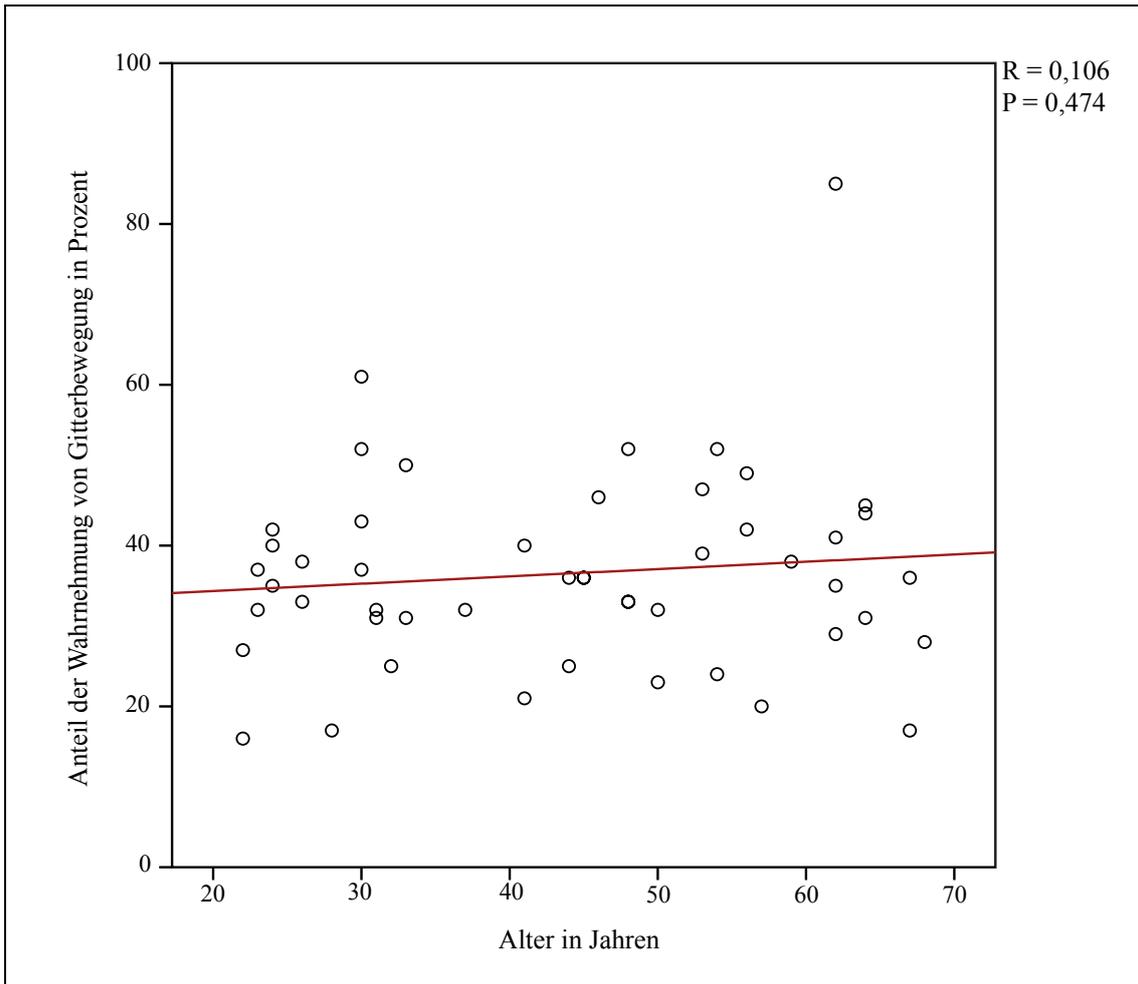
Abbildung 11 zeigt die mittlere Perzeptdauer für die Wahrnehmung von Gitterbewegung in Abhängigkeit des Alters der Probanden. Wie die Häufigkeit der Perzeptwechsel hängt auch die Dauer des gegebenen Perzeptes statistisch signifikant vom Alter der Probanden ab ( $R = 0,356$ ,  $P = 0,013$ ): Mit steigendem Alter der Probanden erhöht sich die Dauer des Perzeptes. Die Perzeptdauer für die Wahrnehmung des Stimulus als Komponentenbewegung verhält sich komplementär, das heißt, je älter

die Probanden sind, umso länger war auch die Dauer eines Einzelperzeptes, unabhängig von der Wahrnehmung des Perzeptes als Gitter- oder Komponentenbewegung.



**Abbildung 11: Ergebnisse zum Test zur bistabilen Wahrnehmung transparenter Bewegung – kontinuierliche Präsentation: Mittlere Perzeptdauer für die Wahrnehmung als Gitterbewegung in Abhängigkeit vom Alter der Probanden (n = 48). Die Dauer eines Einzelperzeptes, hier die Wahrnehmung als Gitterbewegung, ist signifikant abhängig vom Alter (R = 0,356, P = 0,013).**

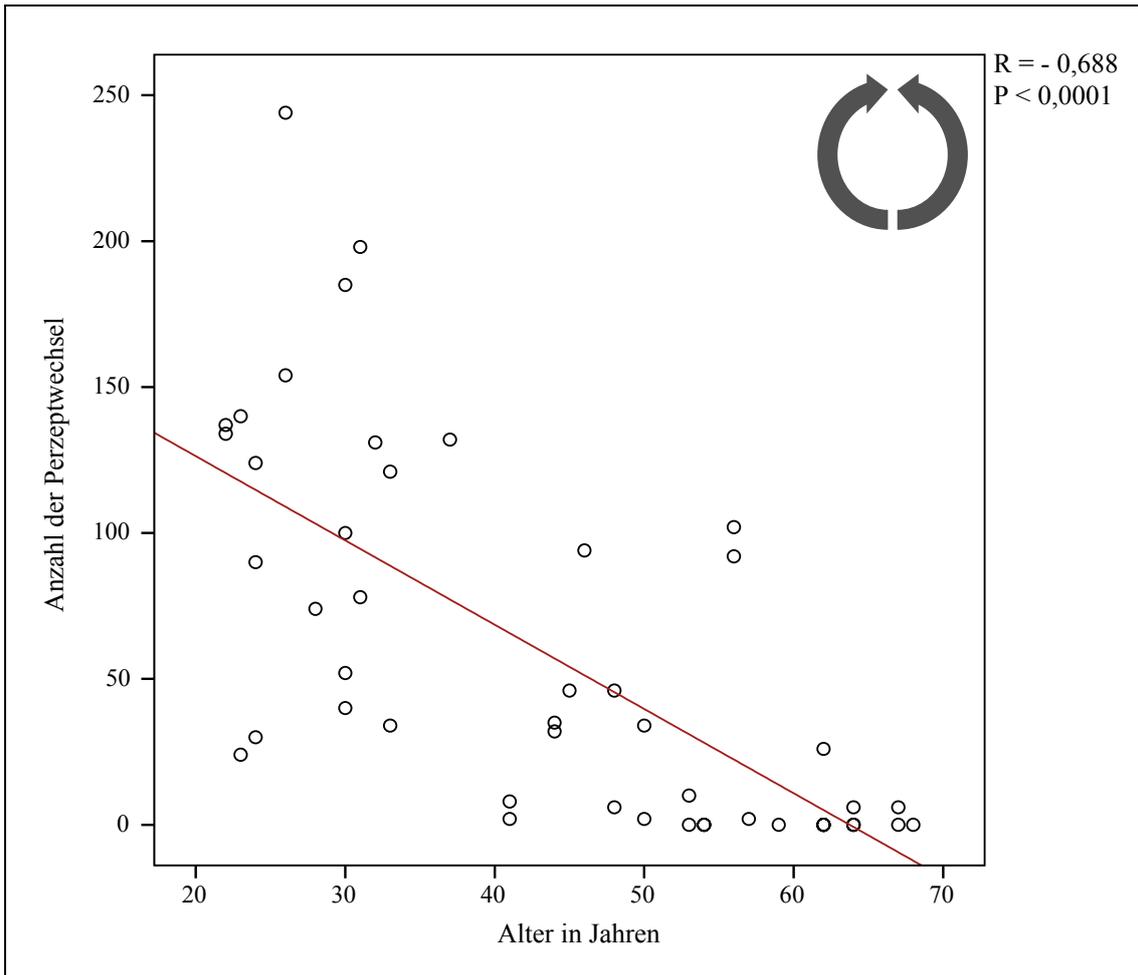
Während die Häufigkeit (und damit auch die Dauer des jeweils vorherrschenden Perzeptes) vom Alter abhing, führte das Alter nicht zu einer Veränderung der Wahrnehmungsinhalte. Konkret veränderte sich nicht die Bereitschaft für eines der beiden Perzepte (Komponentenbewegung versus Gitterbewegung). Abbildung 12 zeigt die Häufigkeit der Wahrnehmung der Gitterbewegung für die Probanden. Eine lineare Regressionsanalyse zeigte hier keinen signifikanten Zusammenhang (R = 0,106, P = 0,474).



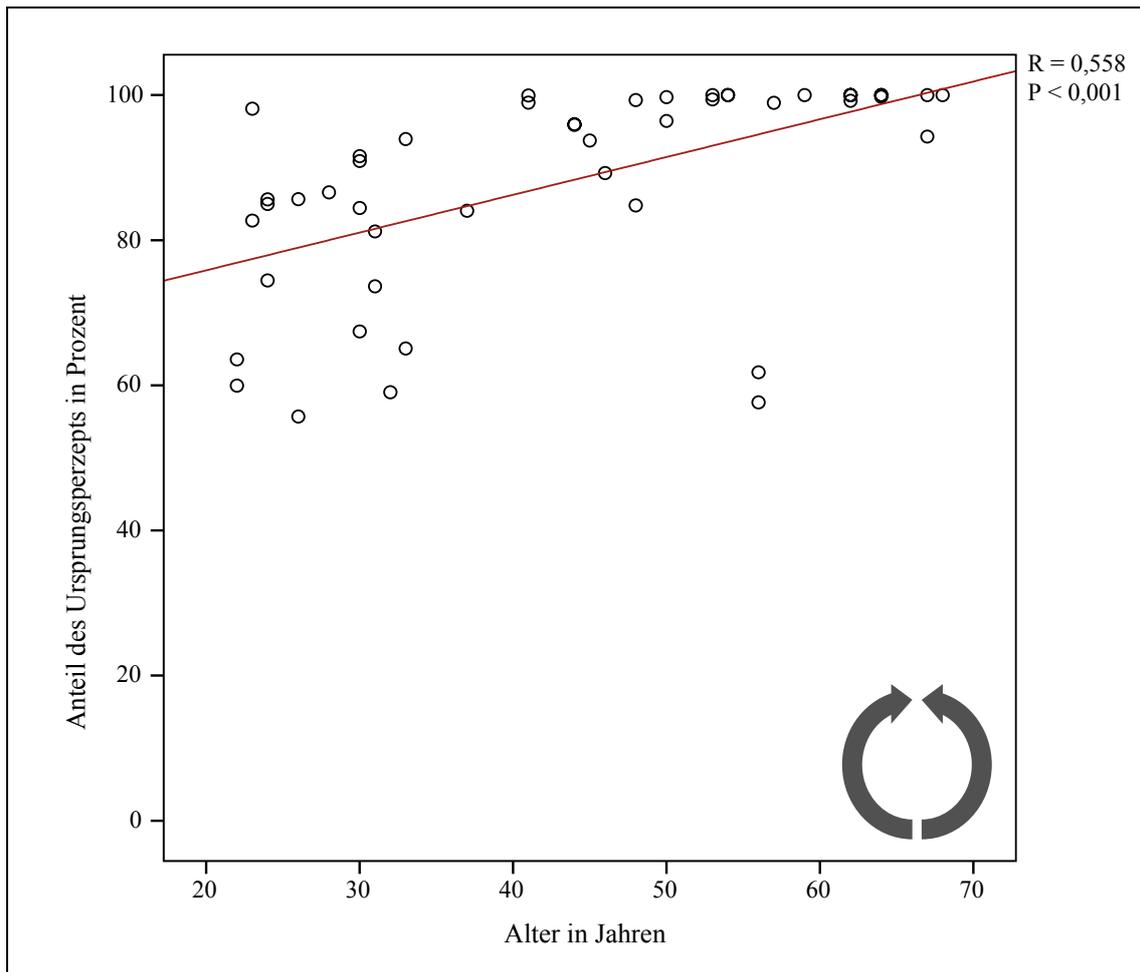
**Abbildung 12: Ergebnisse zum Test zur bistabilen Wahrnehmung transparenter Bewegung – kontinuierliche Präsentation: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung von Gitterbewegung in Prozent in Abhängigkeit des Alters der Probanden (n = 48). Es besteht keine signifikante Altersabhängigkeit des Wahrnehmungsinhaltes vom Alter (R = 0,106, P = 0,474).**

### 3.1.4 Speichenradeffekt mit nach oben drehenden Halbrädern

Bei der kontinuierlichen Präsentation der beiden Halbräder mit Drehung nach oben zeigte sich eine signifikant niedrigere Anzahl von Perzeptwechseln, je älter die Probanden waren ( $R = -0,688$ ,  $P < 0,001$ ), siehe Abbildung 13. Entsprechend war auch der Anteil des ursprünglichen Perzeptes, in diesem Fall also der sich nach oben drehenden Halbräder bei älteren Probanden größer, als bei jüngeren. Auch hier zeigte sich eine statistisch hoch signifikante Korrelation ( $R = 0,588$ ,  $P < 0,001$ , Abbildung 14).

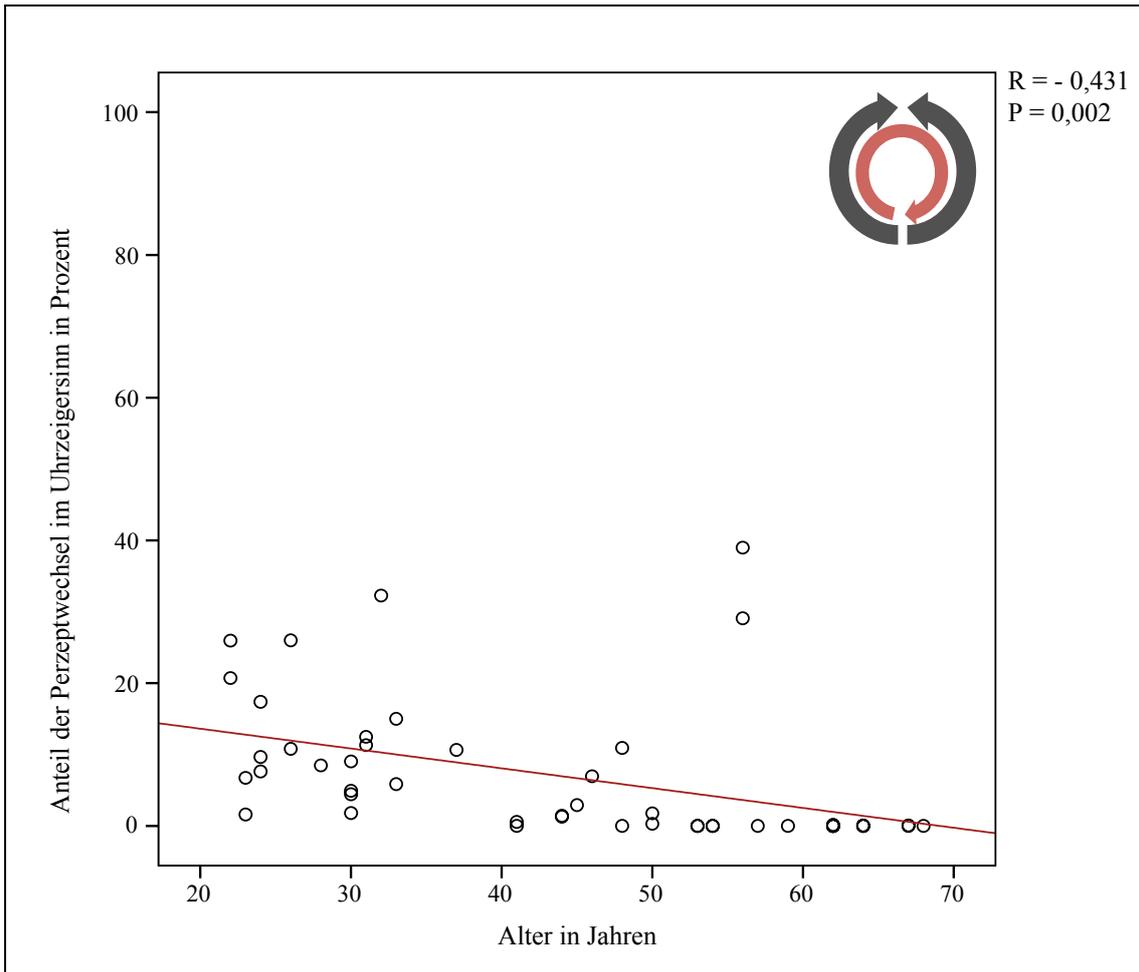


**Abbildung 13: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach oben verlaufende Halbräder: Anzahl der Perzeptwechsel in Abhängigkeit des Alters der Probanden (n = 48). Die Perzeptwechsel nehmen im Alter deutlich ab ( $R = -0,688$ ,  $P < 0,001$ ).**

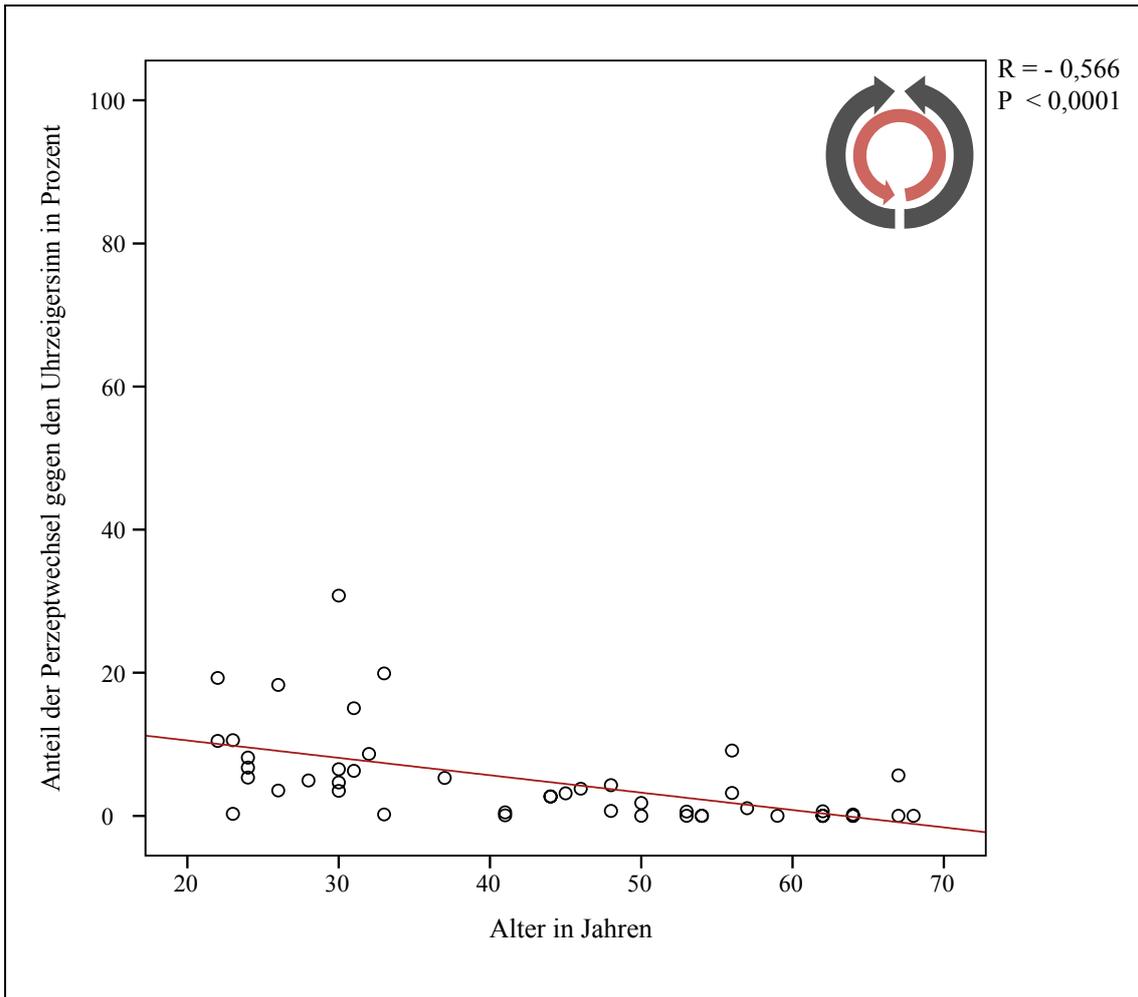


**Abbildung 14: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach oben verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit des Ursprungsperzeptes in Prozent in Abhängigkeit des Alters der Probanden (n = 48). Der Anteil des Ursprungsperzeptes nimmt im Alter signifikant zu (R = 0,588, P < 0,001).**

Wie in den Methoden dargestellt, konnten in diesem Test verschiedene Arten von Perzeptwechsel auftreten. Wenn der Proband für ein Halbrad eine Änderung der Bewegungsrichtung wahrnahm, resultierte eine kontinuierliche Raddrehung – je nachdem, welches Halbrad betroffen war, entweder im Uhrzeigersinn oder entgegengesetzt zum Uhrzeigersinn. Eine dritte Art des Perzeptwechsels markierte die Wahrnehmung beidseits umgekehrter Bewegungsrichtungen. Abbildung 15 und Abbildung 16 zeigen die Häufigkeit, mit welcher kontinuierliche Raddrehungen wahrgenommen wurden. Im Alter nahm die Häufigkeit, mit der kontinuierliche Raddrehungen wahrgenommen wurden, ab (Drehung im Uhrzeigersinn:  $R = -0,431$ ,  $P = 0,002$ , Abbildung 15; Drehung entgegengesetzt zum Uhrzeigersinn:  $R = -0,566$ ,  $P < 0,0001$ ; Abbildung 16).

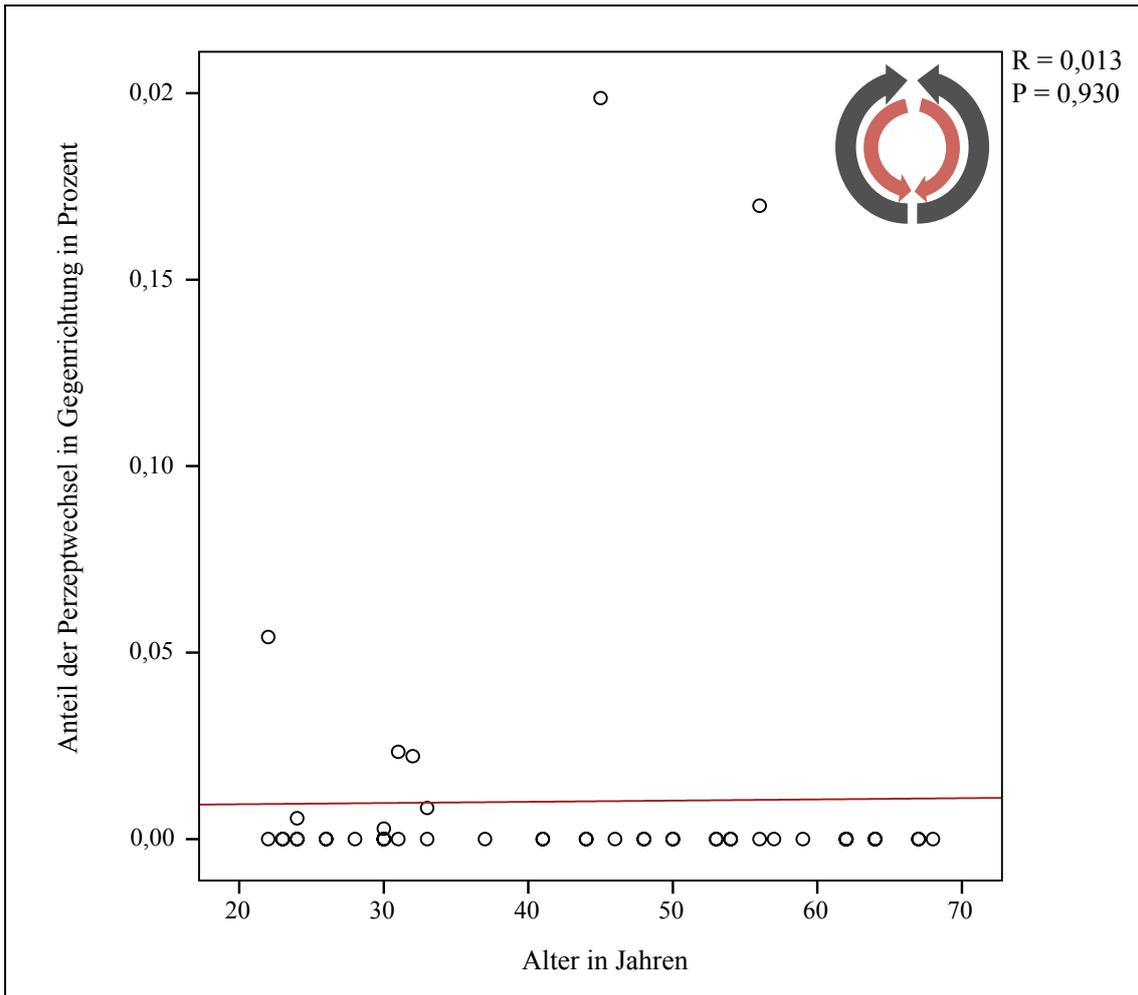


**Abbildung 15: Ergebnisse zum Speichenradeneffekt - nach oben verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer kontinuierlichen Raddrehung im Uhrzeigersinn in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48). Beide Halbräder drehten sich physikalisch nach oben (siehe Symbol oben rechts), der Perzeptinhalt ist durch einen roten Pfeil angedeutet. Im Alter nahm das Perzept der kontinuierlichen Raddrehung signifikant ab (R = -0,431, P = 0,002).**



**Abbildung 16: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach oben verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer kontinuierlichen Raddrehung entgegen dem Uhrzeigersinn in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48). Beide Halbräder drehten sich physikalisch nach oben (siehe Symbol oben rechts), der Perzeptinhalt ist durch einen roten Pfeil angedeutet. Im Alter nahm das Perzept der kontinuierlichen Raddrehung signifikant ab (R = -0,566, P < 0,0001).**

Abbildung 17 zeigt den Anteil der Wahrnehmung einer Raddrehung, die in beiden Halbrädern entgegengesetzt zu der physikalischen Bewegung verlief. Das heißt, beide Halbräder bewegen sich zeitgleich nach unten. Dieses Perzept war äußerst selten und wies keinerlei signifikante Altersabhängigkeiten auf (R = 0,013, P = 0,930).



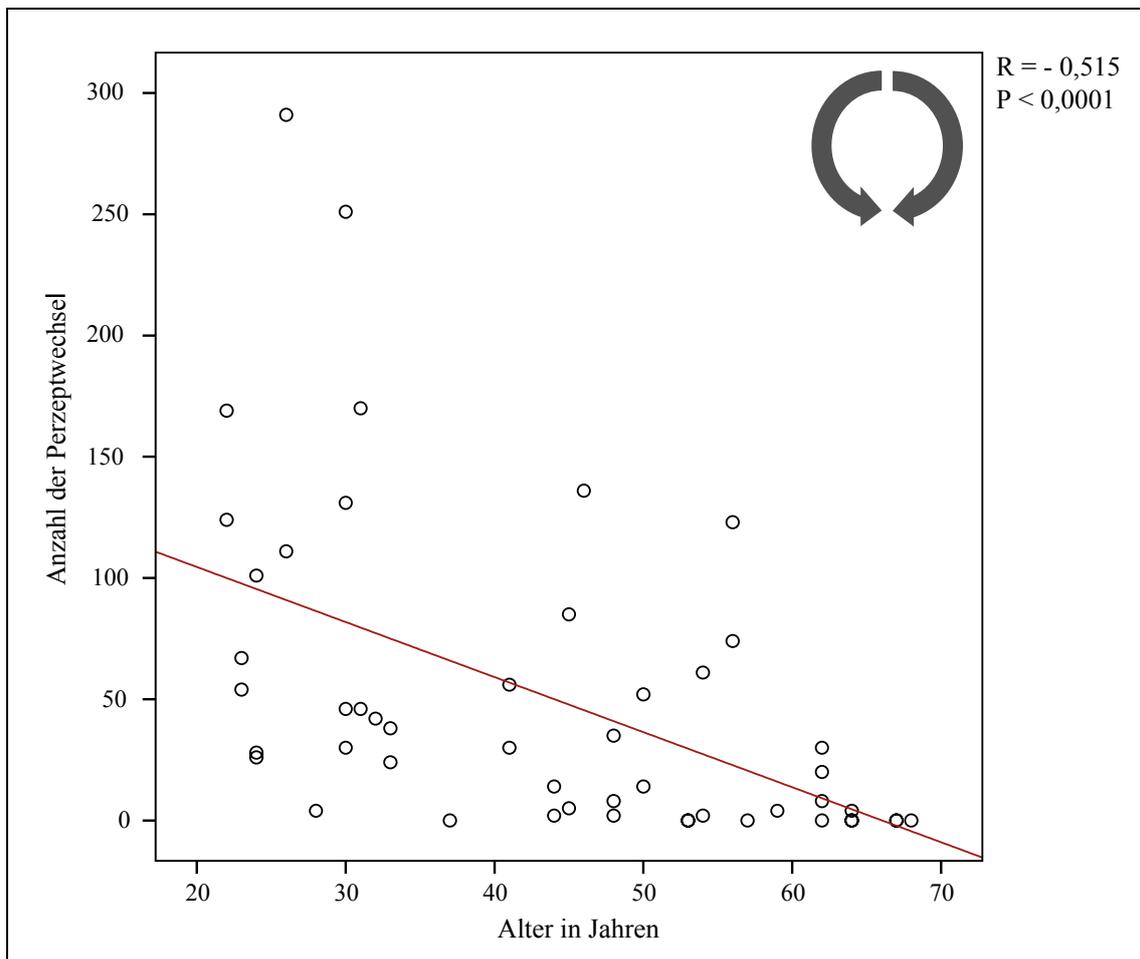
**Abbildung 17: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach oben verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer beidseitigen Raddrehung nach unten in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48). Beide Halbräder drehten sich physikalisch nach oben (siehe Symbol oben rechts), der Perzeptinhalt ist durch einen roten Pfeil angedeutet. Das Auftreten dieses Perzepts ist sehr selten und hängt nicht vom Alter ab (R = 0,013, P = 0,930).**

### 3.1.5 Speichenradeffekt mit nach unten drehenden Halbrädern

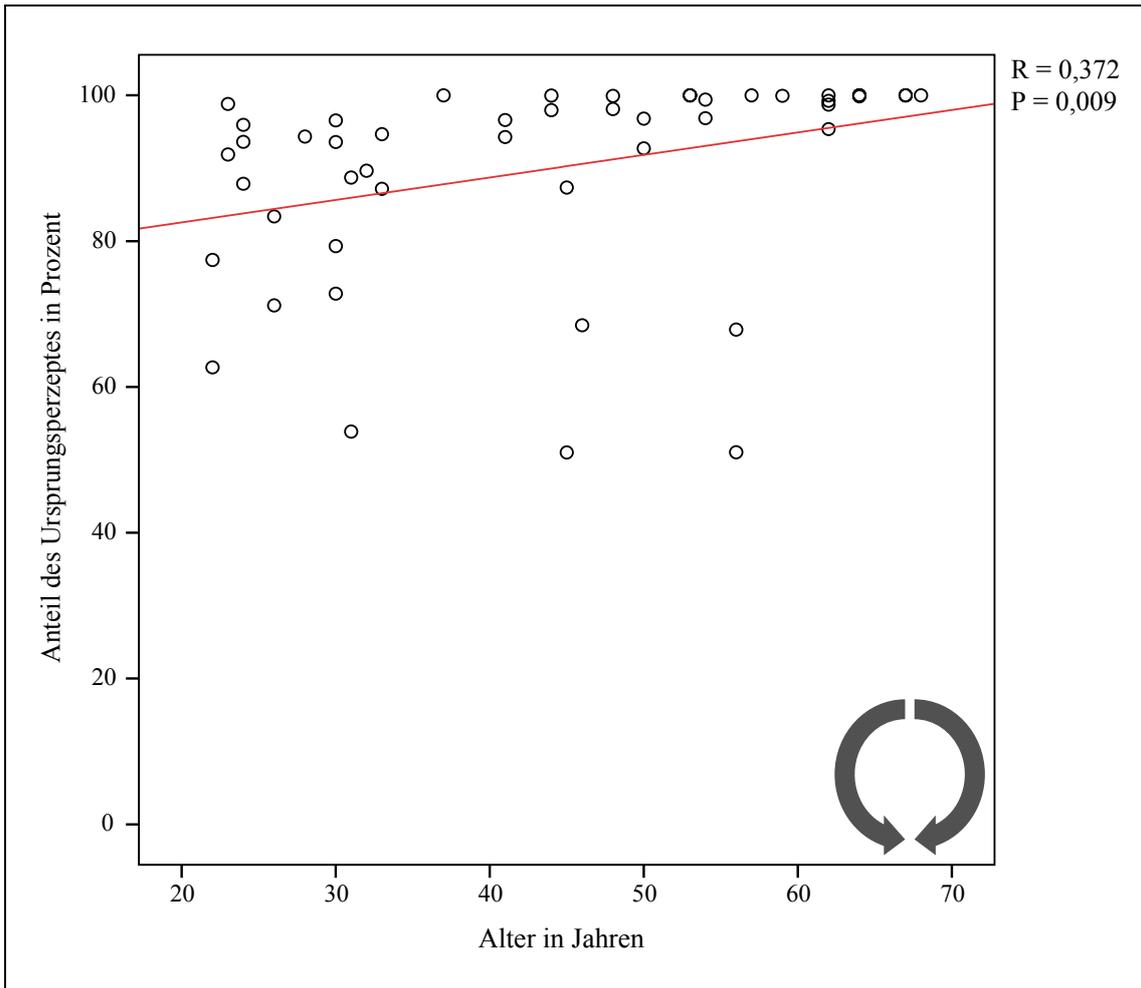
Dasselbe Experiment wurde mit zwei sich nach unten bewegenden Halbrädern durchgeführt. Im Prinzip wurden alle Ergebnisse aus dem ersten Test reproduziert.

Auch hier war die Anzahl der gesamten Perzeptwechsel bei älteren Probanden signifikant niedriger als bei jüngeren Probanden (R = - 0,515, P < 0,0001, Abbildung 18). Entsprechend war auch hier der Anteil des ursprünglichen Perzeptes (beide Halbräder bewegen sich nach oben) bei älteren Probanden signifikant höher (R = 0,372, P = 0,009, Abbildung 19) und die Häufigkeit, mit welcher eine Gesamtdrehung

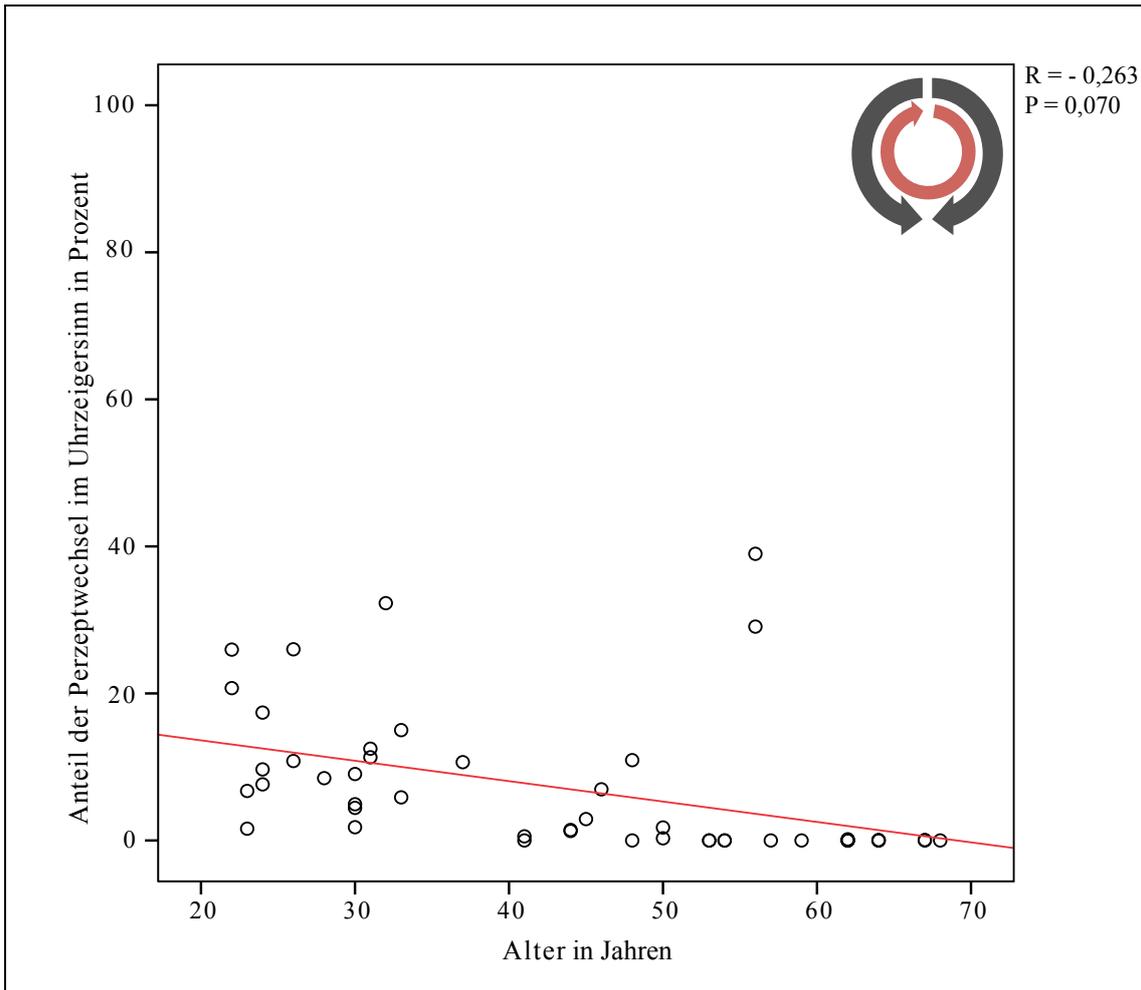
wahrgenommen wurde tendenziell erniedrigt (Drehung in Uhrzeigersinn:  $R = -0,263$ ,  $P = 0,070$ , Abbildung 20; Drehung entgegen dem Uhrzeigersinn:  $R = -0,417$ ,  $P = 0,003$ , Abbildung 21). Das Perzept einer beidseits der physikalischen Drehung entgegengesetzten Raddrehung war auch hier sehr selten und hing nicht vom Alter ab ( $R = 0,003$ ,  $P = 0,986$ , Abbildung 22).



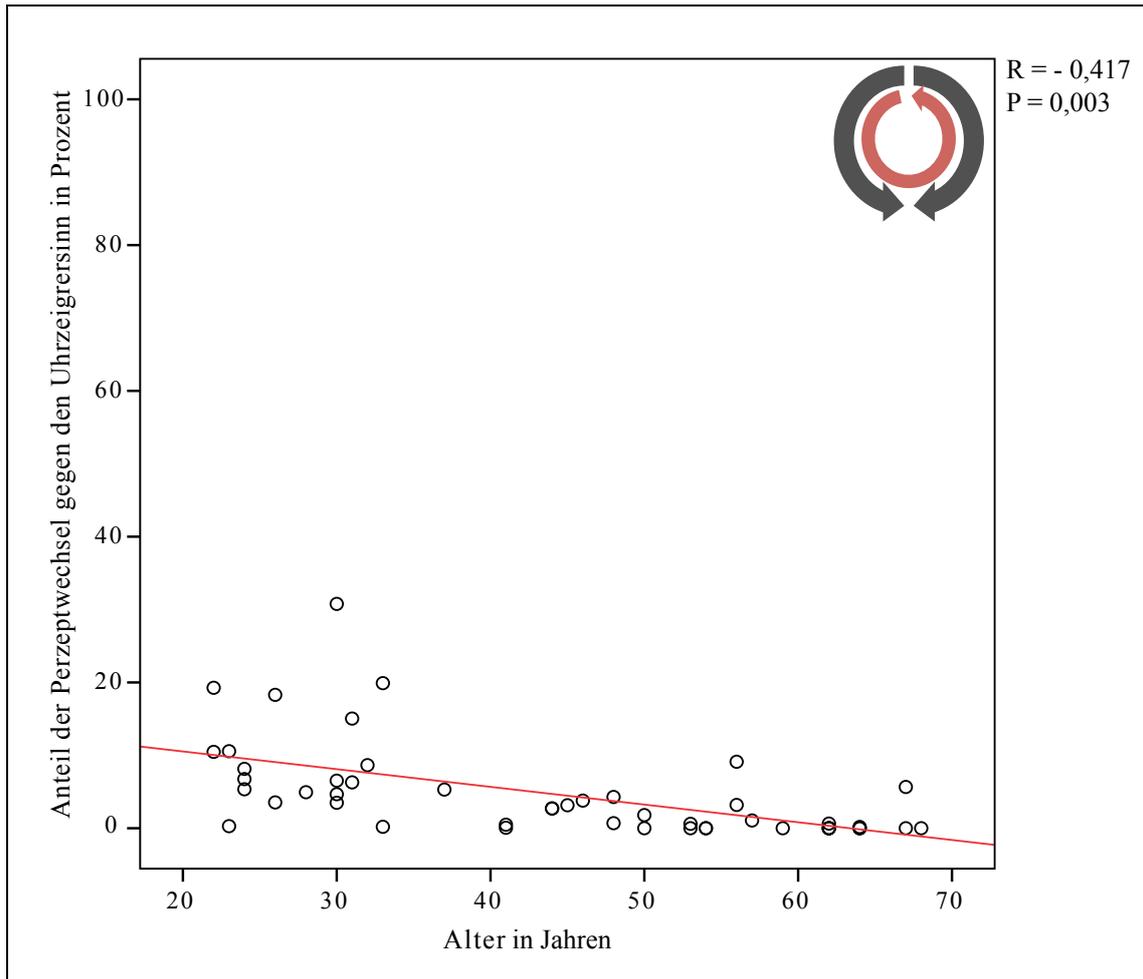
**Abbildung 18: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach unten verlaufende Halbräder: Anzahl der Perzeptwechsel in Abhängigkeit des Alters der Probanden (n = 48). Die Perzeptwechsel nehmen im Alter deutlich ab ( $R = -0,515$ ,  $P < 0,0001$ ).**



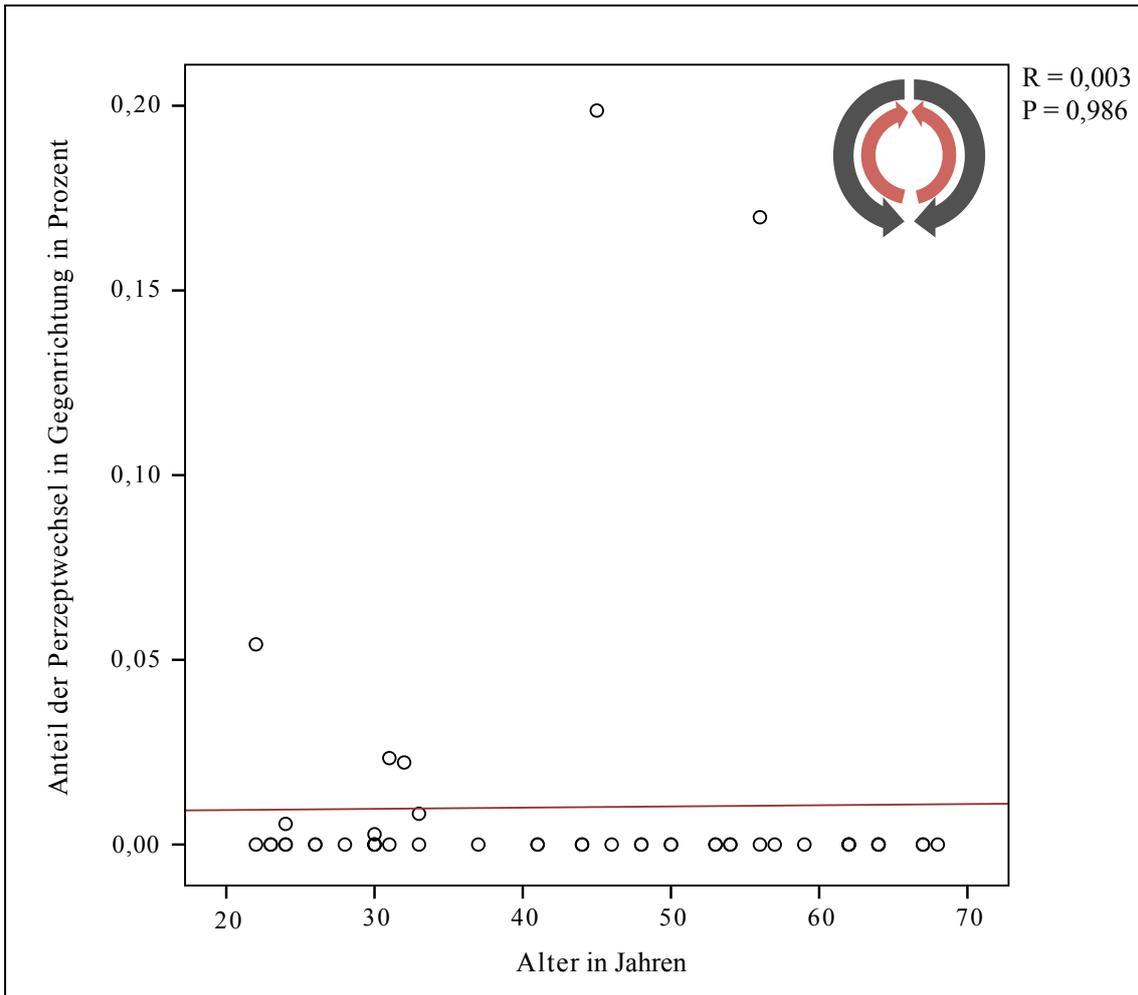
**Abbildung 19: Ergebnisse zum Speichenradeffekt - nach unten verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit des Ursprungsperzeptes in Prozent in Abhängigkeit des Alters der Probanden (n = 48). Der Anteil des Ursprungsperzeptes nimmt im Alter signifikant zu (R = 0,372, P = 0,009).**



**Abbildung 20: Ergebnisse zum Speichenradeneffekt - nach unten verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer kontinuierlichen Raddrehung im Uhrzeigersinn in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48). Beide Halbräder drehten sich physikalisch nach unten (siehe Symbol oben rechts), der Perzeptinhalt ist durch einen roten Pfeil angedeutet. Im Alter nahm das Perzept der kontinuierlichen Raddrehung nicht signifikant ab ( $R = - 0,263$ ,  $P = 0,070$ ).**



**Abbildung 21: Ergebnisse zum Speichenradeneffekt - nach unten verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer kontinuierlichen Raddrehung entgegen dem Uhrzeigersinn in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48). Beide Halbräder drehten sich physikalisch nach unten (siehe Symbol oben rechts), der Perzeptinhalt ist durch einen roten Pfeil angedeutet. Im Alter nahm das Perzept der kontinuierlichen Raddrehung signifikant ab (R = -0,417, P = 0,003).**

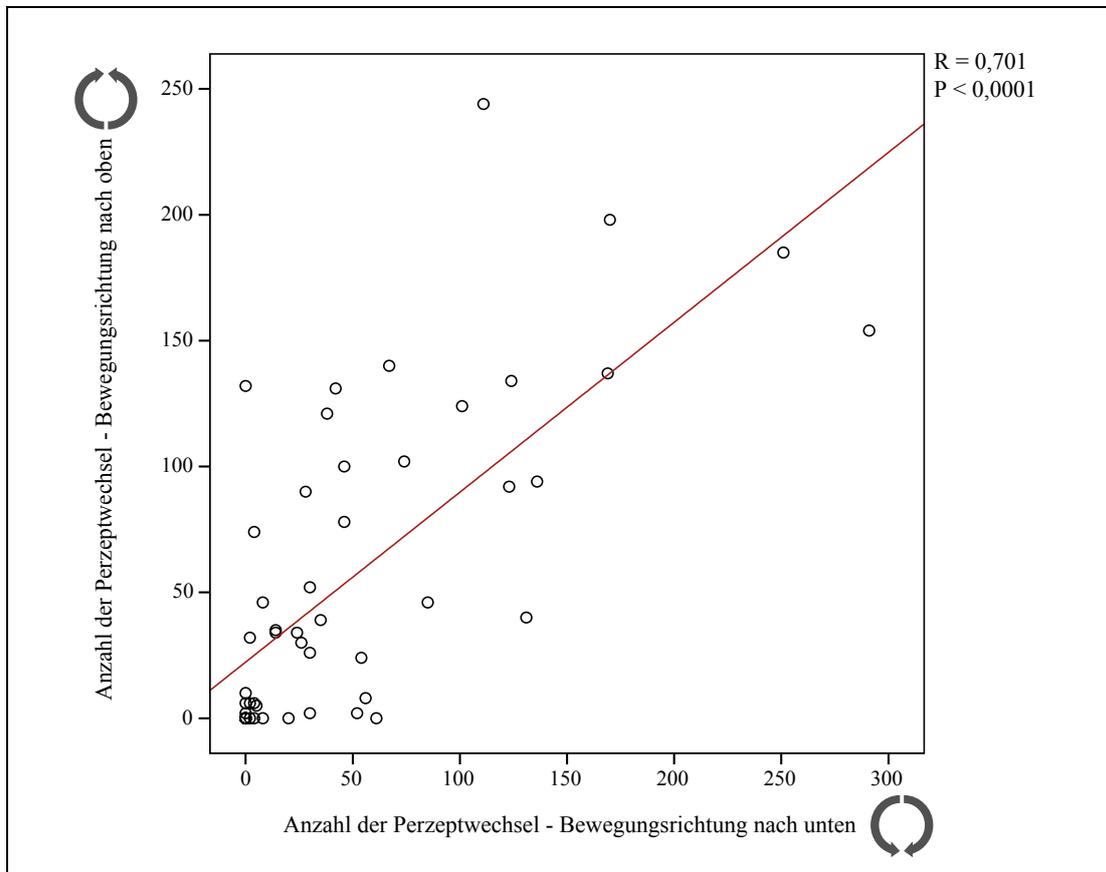


**Abbildung 22: Ergebnisse zum Speichenradeneffekt - nach unten verlaufende Halbräder: Anteil/Häufigkeit der Wahrnehmung einer beidseitigen Raddrehung nach unten in Abhängigkeit des Probandenalters (n = 48). Beide Halbräder drehten sich physikalisch nach unten (siehe Symbol oben rechts), der Perzeptinhalt ist durch einen roten Pfeil angedeutet. Das Auftreten dieses Perzepts ist sehr selten und hängt nicht vom Alter ab (R = 0,003, P = 0,986).**

### 3.1.6 Vergleich der Speichenradexperimente

Um die Frage zu klären, ob die Ergebnisse für die beiden Speicherradexperimente unabhängig des Alters miteinander korrelierten, ob also ein gegebener Proband ähnliche Perzeptwechsel in beiden Experimenten aufwies, wurde eine partielle Regression gerechnet. Diese testete, ob die in den beiden Experimenten beobachteten Häufigkeiten der Perzeptwechsel miteinander korrelierten, nachdem der Einfluss des Alters berücksichtigt wurde. Diese Regression war hochsignifikant (R = 0,497, P < 0,0001,

Abbildung 23). Das bedeutete, dass sich ein gegebener Proband in den beiden Experimenten unabhängig seines Alters ähnlich verhielt.



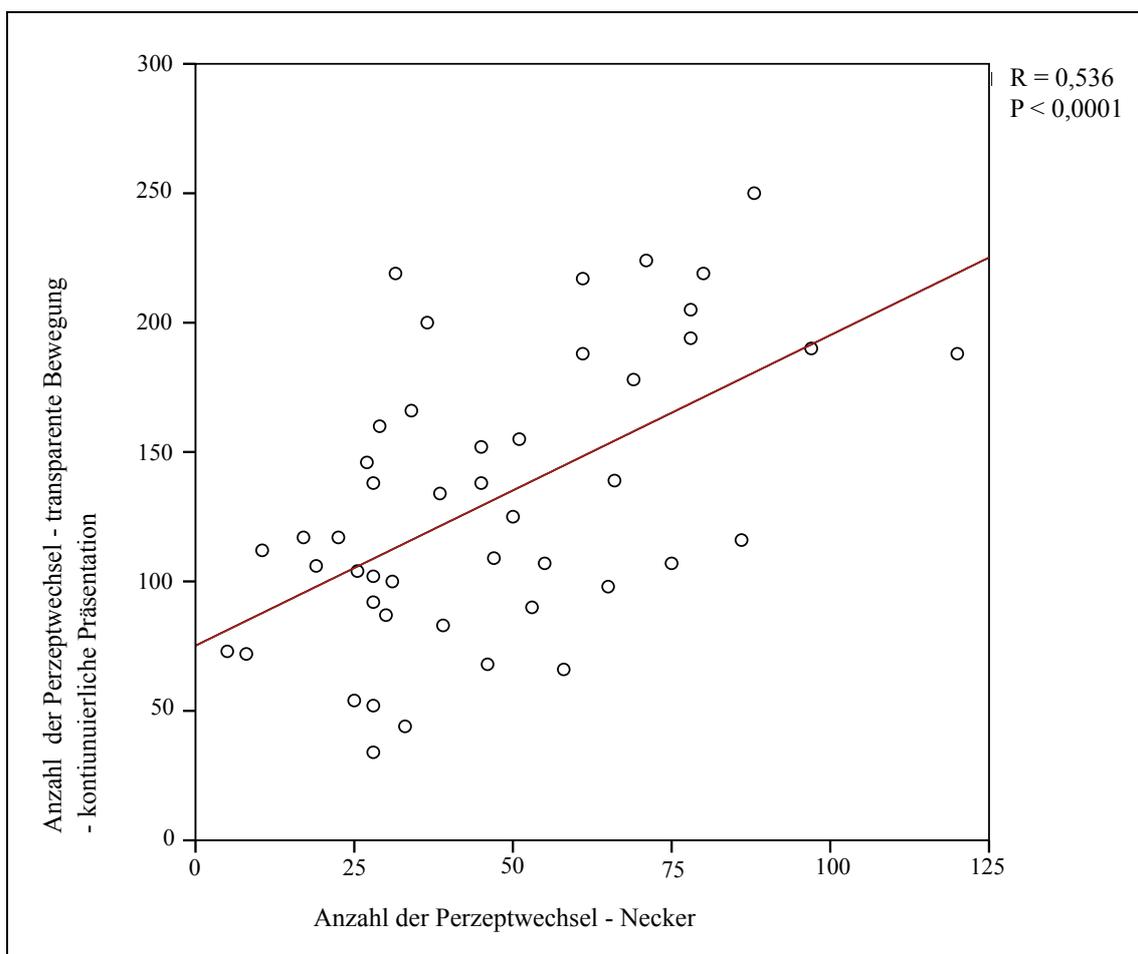
**Abbildung 23: Ergebnisse zum Speichenradeffekt – Vergleich der beiden Experimente: Korrelation zwischen der Anzahl/Häufigkeit der Perzeptwechsel, die für die zwei Experimente beobachtet wurden (n = 48 Probanden). Gemäß einer partiellen Korrelation fand sich unabhängig des Alters eine hohe Korrelation zwischen den Wahrnehmungsleistungen zwischen den beiden Experimenten (R = 0,701 und P < 0,0001).**

### 3.2 Interaktionen der Experimente zur bistabilen Perzeption untereinander

Nachdem die Anzahl der Perzeptwechsel beim Speichenradeffekt signifikant miteinander korrelieren, stellte sich die Frage, ob es Hinweise auf Abhängigkeiten und Interaktionen der verschiedenen Experimente zur bistabilen Perzeption untereinander gibt.

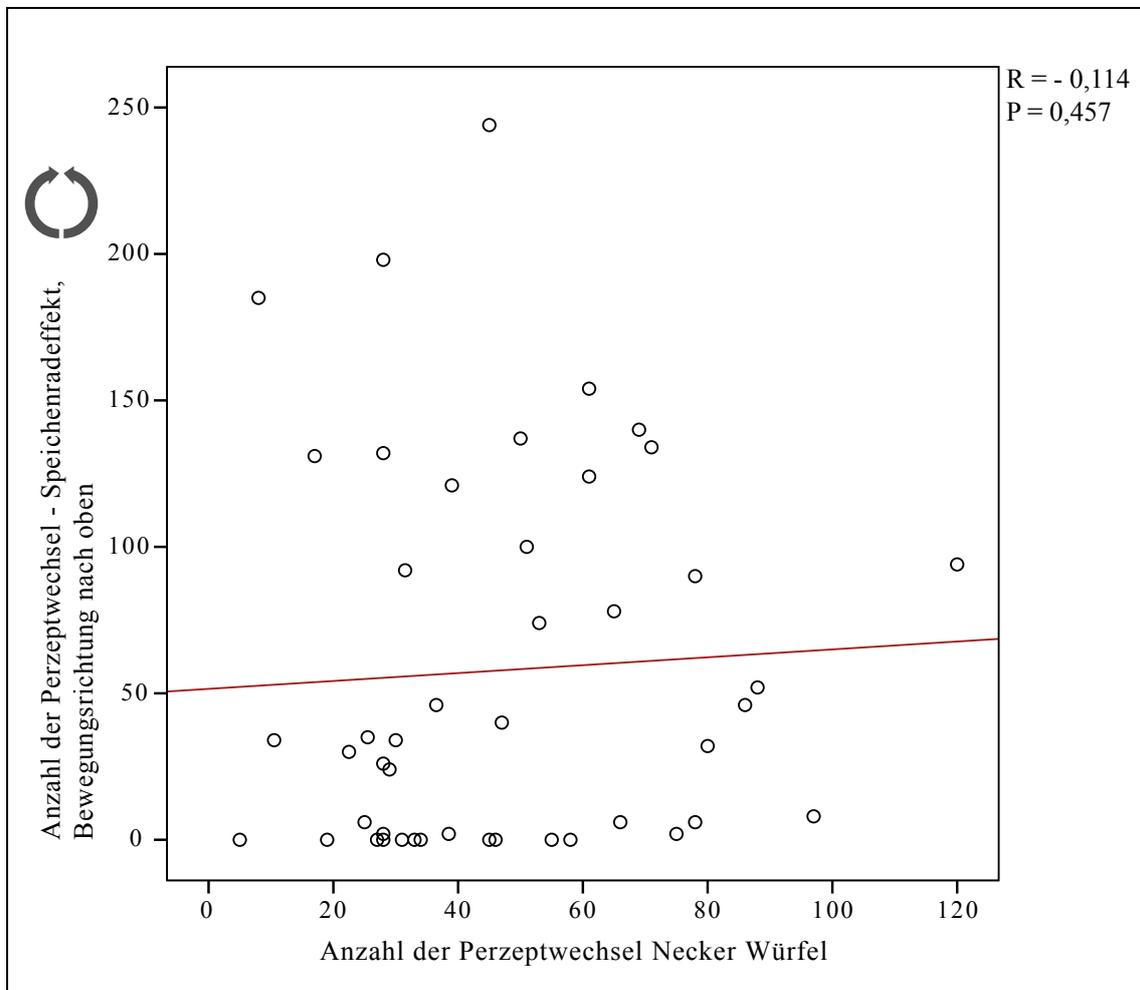
Aus diesem Grund wurden die Experimente des Necker Würfels, der kontinuierlichen Präsentation der transparenten Bewegung und des Speichenradeffektes mittels partieller Korrelation miteinander verglichen. Dabei diente das Alter der Probanden als Kontrollvariable, um die Kovarianz des Alters zu kontrollieren.

Beim Vergleich der Anzahl der Perzeptwechsel des Necker Würfels mit der Anzahl der Perzeptwechsel bei der kontinuierlichen Präsentation des Stimulus zur transparenten Bewegung zeigte sich eine signifikante Korrelation ( $R = 0,331$ ,  $P < 0,0001$ , Abbildung 24).



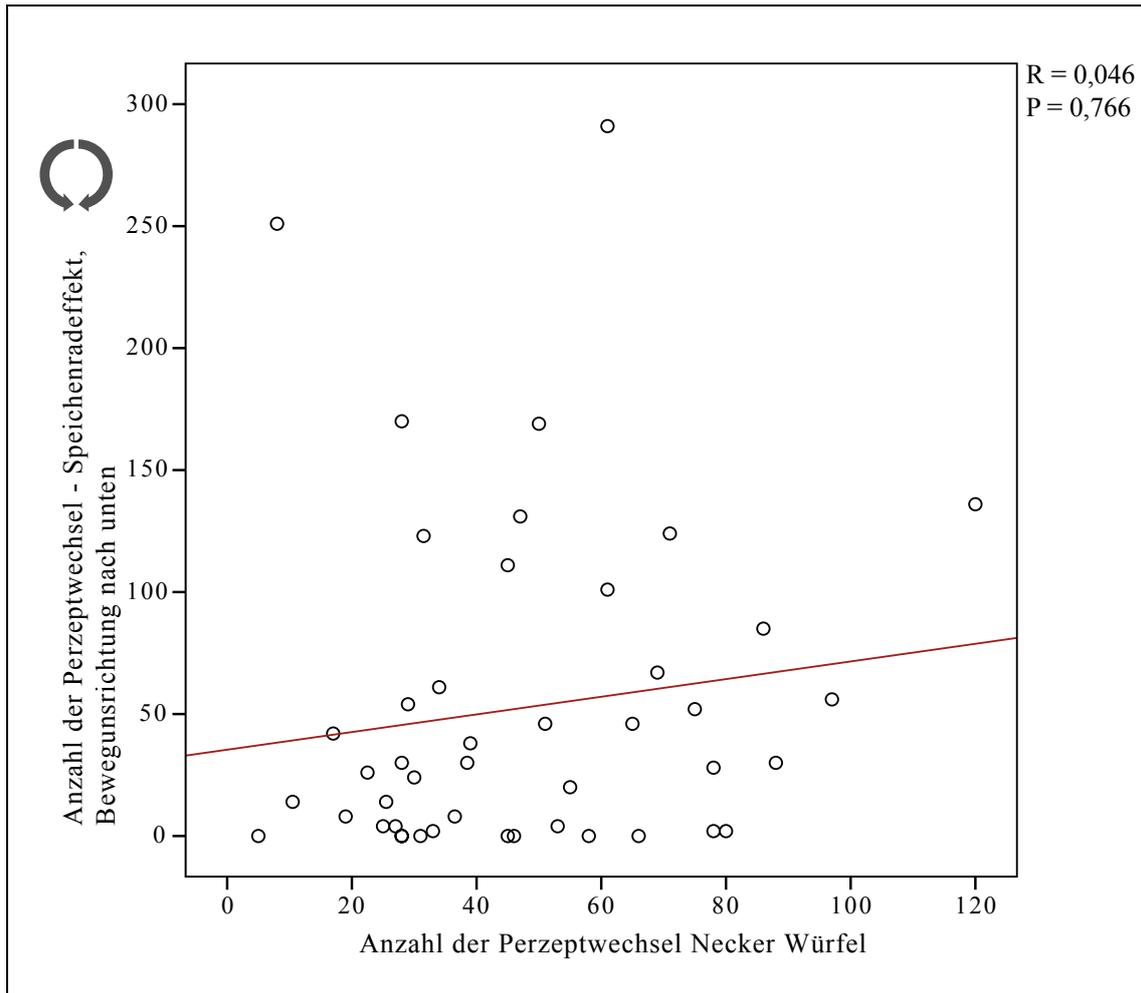
**Abbildung 24: Korrelation der Wahrnehmungsleistungen aus zwei verschiedenen Experimenten: Necker Würfel und bistabile transparente Bewegung. Diejenigen Probanden ( $n = 46$ ), die häufige Perzeptwechsel beim Necker Würfel wahrnahmen (x-Achse), wiesen auch tendenzielle häufigere Perzeptwechsel beim Bewegungsreiz auf (partielle Regression:  $R = 0,536$ ,  $P < 0,0001$ ).**

Vergleicht man die Anzahl der Perzeptwechsel des Speichenradeffekts bei Bewegung beider Halbräder nach oben mit der Anzahl der Perzeptwechsel des Necker Würfels mittels partieller Korrelation, so fand sich keine signifikante Korrelation ( $R = -0,114$  und  $P = 0,457$ , Abbildung 25).



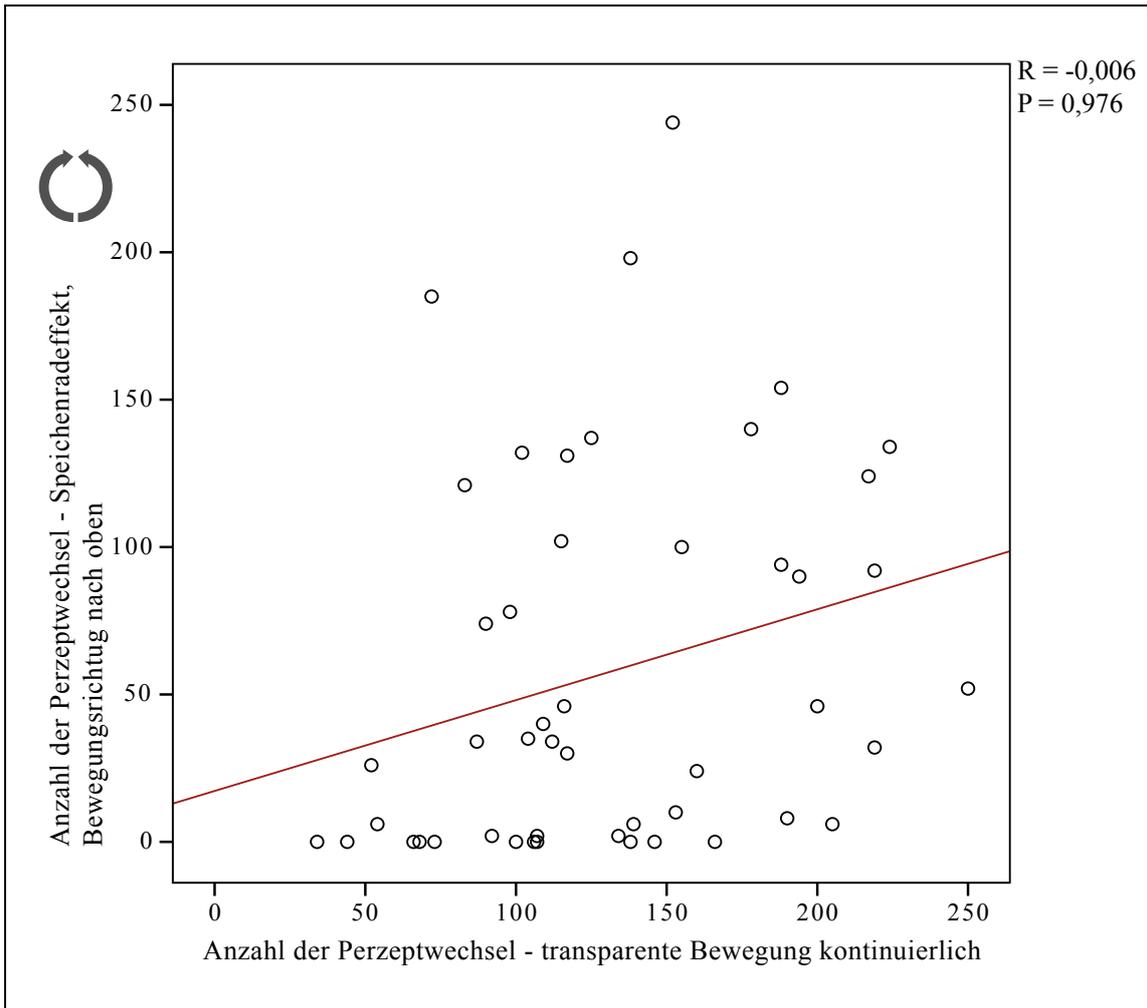
**Abbildung 25: Korrelation der Wahrnehmungsleistungen aus zwei verschiedenen Experimenten: Necker Würfel und Speichenradeffekt (Drehung nach oben). Es liegt keine signifikante Korrelation vor ( $R = -0,114$ ,  $P = 0,457$ ).**

Auch beim Vergleich der Anzahl der Perzeptwechsel des Speichenradeffekts mit der Bewegungsrichtung beider Halbräder nach unten mit der Anzahl der Perzeptwechsel des Necker Würfels fand sich keine signifikante Korrelation ( $R = 0,046$ ,  $P = 0,766$ , Abbildung 26).

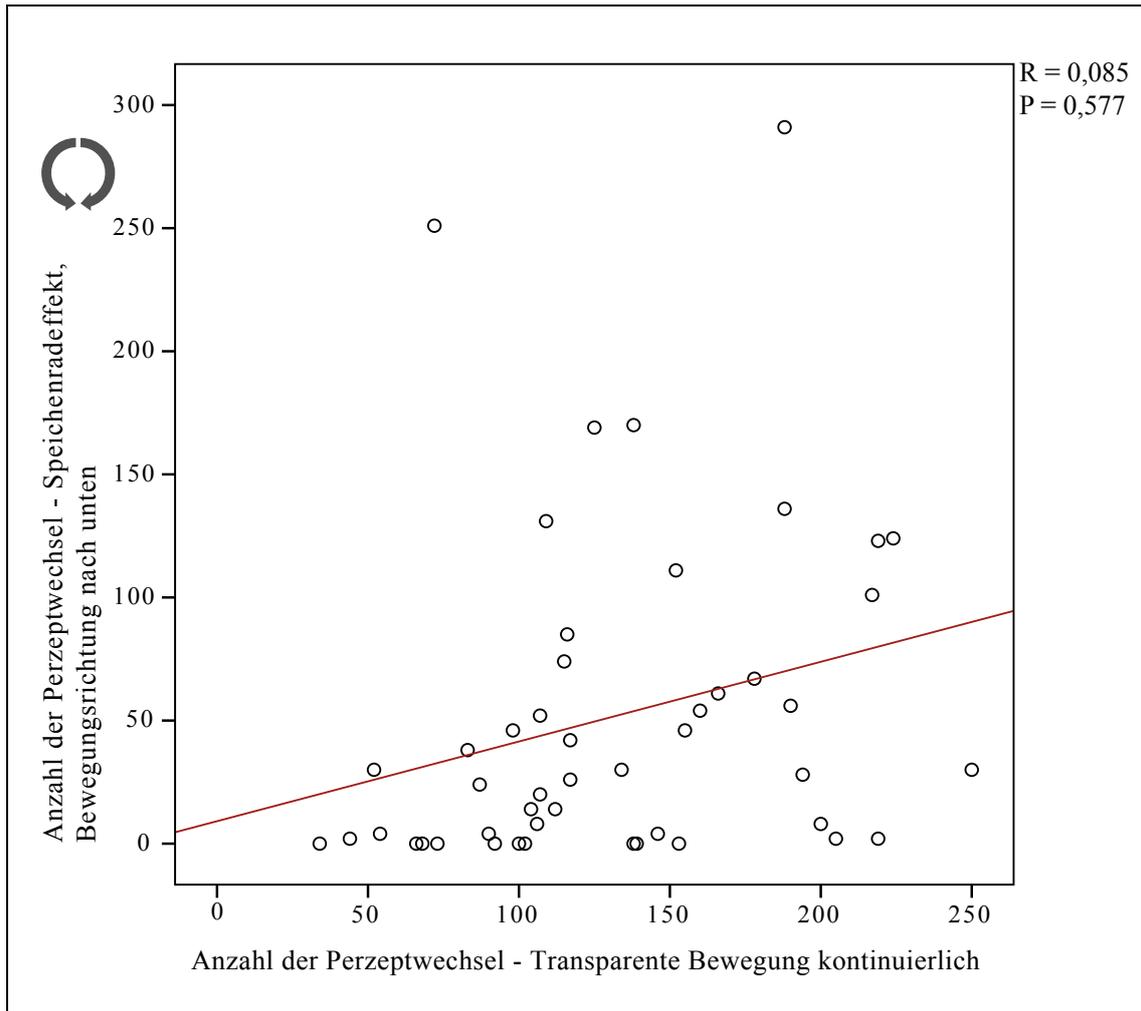


**Abbildung 26: Korrelation der Wahrnehmungsleistungen aus zwei verschiedenen Experimenten: Necker Würfel und Speichenradeffekt (Drehung nach unten). Es lag keine signifikante Korrelation vor ( $R = 0,046$ ,  $P = 0,766$ ).**

Auch beim Vergleich der Anzahl der Perzeptwechsel beim Speichenradeffekt mit der Anzahl der Perzeptwechsel bei transparenter Bewegung bestand nach Korrektur des Faktors Alter keine signifikante Korrelation. Abbildung 27 und Abbildung 28 legen auf den ersten Blick eine Korrelation dieser beiden Wahrnehmungsleistungen nahe. Dieser Zusammenhang ist jedoch durch Kovarianz der beiden Leistungen zum Faktor Alter bedingt, denn Häufigkeiten von Perzeptwechseln nahmen für beide Tests im Alter ab. Wurde dieser Aspekt durch partielle Regressionsanalyse korrigiert, ergaben sich jedoch keine verbleibenden signifikanten Korrelationen mehr ( $R = - 0,006$  bzw.  $R = 0,085$ ,  $P = 0,976$  bzw.  $P = 0,577$ ).



**Abbildung 27: Korrelation der Wahrnehmungsleistungen aus zwei verschiedenen Experimenten: Transparente Bewegung und Speichenradeffekt (Drehung nach oben). Auf den ersten Blick besteht eine Korrelation, diese ist jedoch durch Kovarianz zum Alter bedingt. Eine Korrektur dieser Kovarianz mittels partieller Korrelation zeigte keine verbleibende Korrelation ( $R = - 0,006$   $P = 0,976$ ).**



**Abbildung 28: Korrelation der Wahrnehmungsleistungen aus zwei verschiedenen Experimenten: Transparente Bewegung und Speichenradeffekt (Drehung nach unten). Auf den ersten Blick besteht eine Korrelation, diese ist jedoch durch Kovarianz zum Alter bedingt. Eine Korrektur dieser Kovarianz mittels partieller Korrelation zeigte keine verbleibende Korrelation ( $R = 0,085$ ,  $P = 0,577$ ).**

In Zusammenschau der Ergebnisse korrelierten somit sehr wohl die Wahrnehmungsleistungen aus dem Necker Experiment und dem Test zur bistabilen Bewegungswahrnehmung miteinander, nicht jedoch die Wahrnehmung des Speichenradeffekts mit einem der anderen Tests.

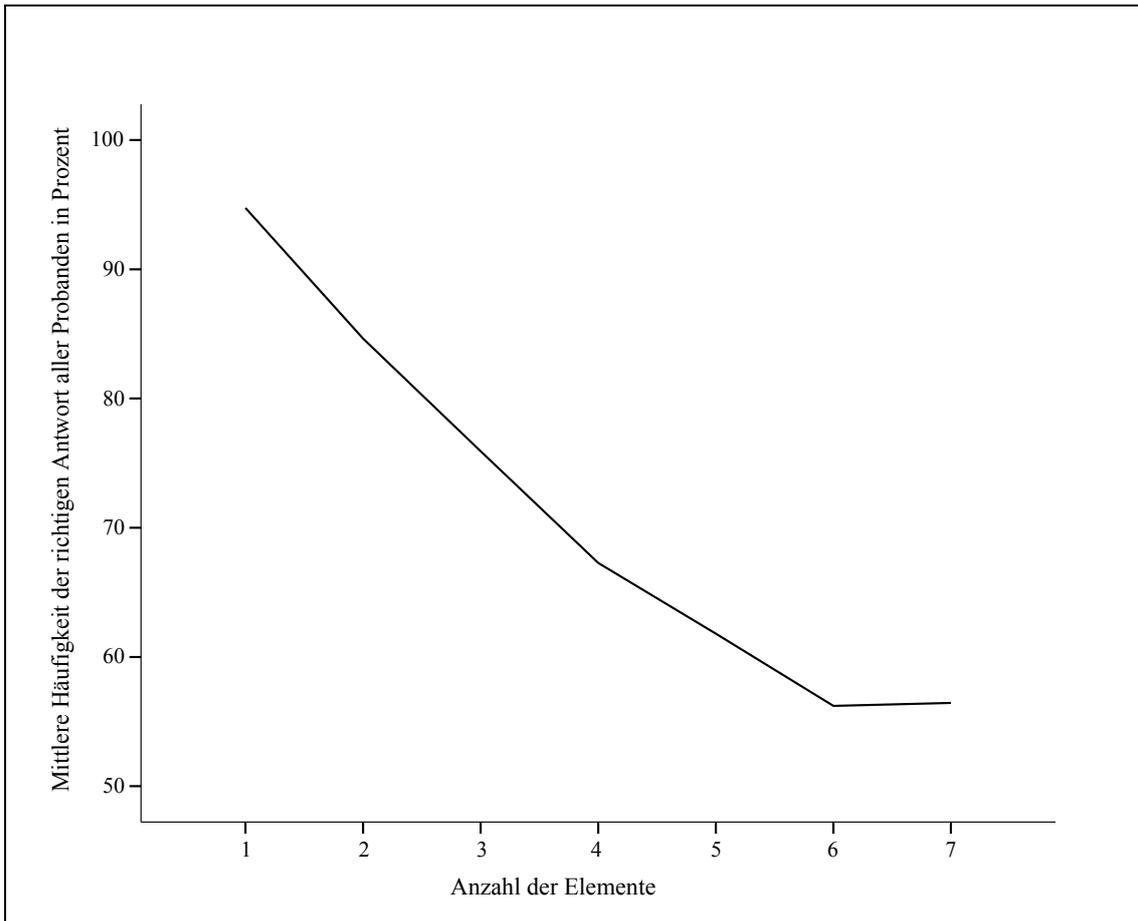
### 3.3 Visuelles Arbeitsgedächtnis – Working Memory

Im Test zum visuellen Arbeitsgedächtnis wurde geprüft, wie gut Probanden Bewegungsinformationen bei sequenzieller Präsentation speichern und vergleichen

konnten. Die Anzahl der zu speichernden Bewegungsrichtungen variierte zwischen einer und sieben Richtungen. Die Auswertung erfolgte über die Berechnung der mittleren Häufigkeit der richtigen Antworten in Prozent. Die Ratewahrscheinlichkeit betrug bei zwei Antwortmöglichkeiten 50%. Wie in Tabelle 3 und Abbildung 29 gut zu sehen ist, erfolgte bei der Präsentation von nur einem Punktkinematogramm in 95% eine richtige Bewertung. Zwischen einem und sechs Elementen/Punktkinematogrammen fällt der Mittelwert stetig ab, wobei sich bei sechs bis sieben gezeigten Punktkinematogrammen eine richtige Antwort nur noch in etwa 56% ergibt. Dies ist nahe an der Ratewahrscheinlichkeit.

Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme	Mittlere Häufigkeit der richtigen Antwort aller Probanden in Prozent
1	95%
2	85%
3	76%
4	67%
5	62%
6	56%
7	56%

**Tabelle 3: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: Mittlere Häufigkeit der richtigen Antwort aller Probanden in Prozent bezogen auf die Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme.**



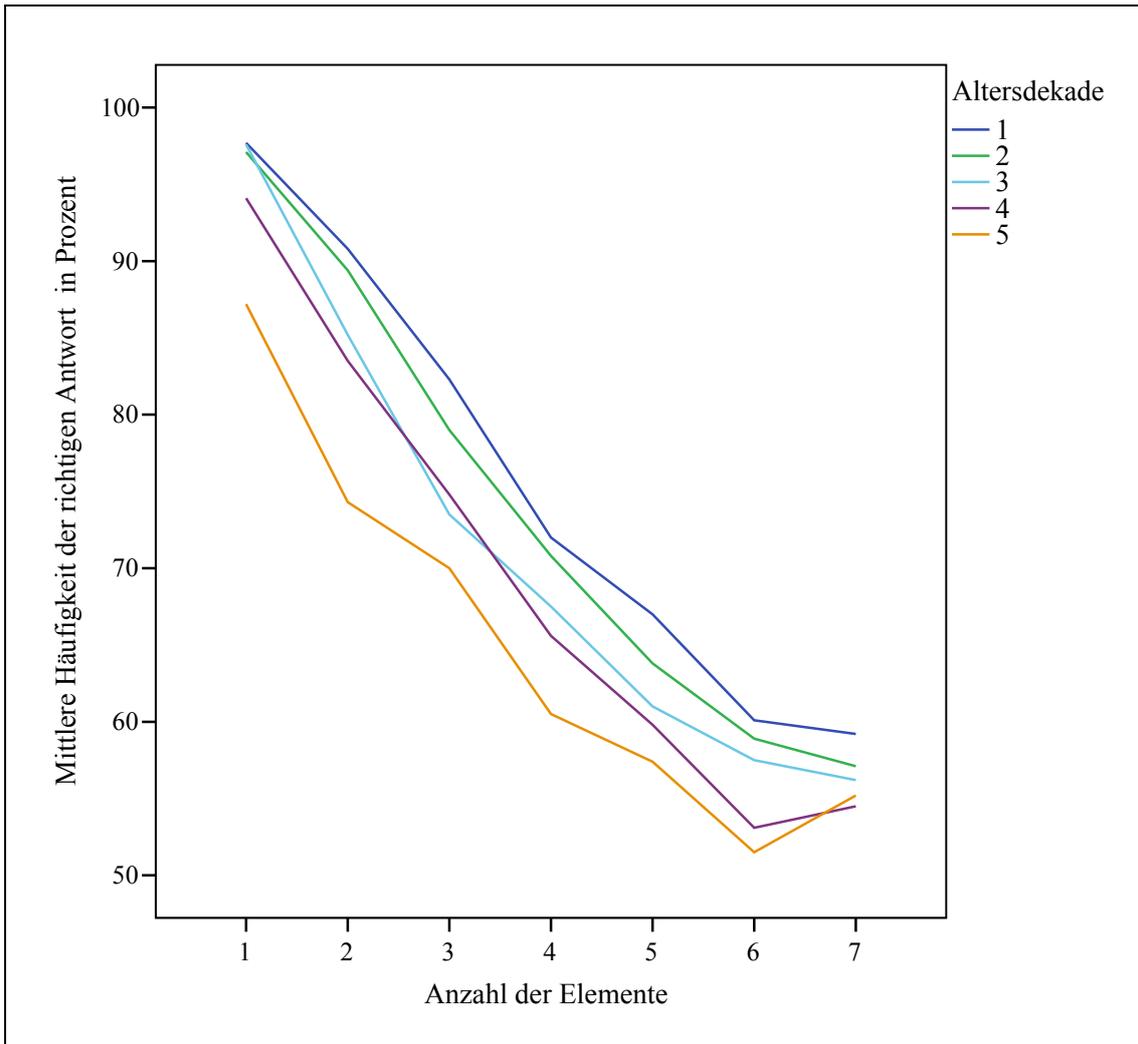
**Abbildung 29: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: mittlere Häufigkeit der richtigen Antworten aller Probanden in Prozent als Funktion der Anzahl der Elemente (1-7 Punktkinematogramme). Bei nur einem Element/Punktkinematogramm liegt die mittlere Häufigkeit der richtigen Antwort bei 95%. Mit Zunahme der Elemente fällt diese stetig ab und erreicht schließlich Werte nahe der Ratewahrscheinlichkeit (50%).**

Vergleicht man die einzelnen Altersdekaden untereinander (Abbildung 30 und Abbildung 31, Tabelle 4), so zeigt sich, dass die ersten drei Altersdekaden ähnliche Mittelwerte der Häufigkeit der richtigen Antwort zwischen 97% und 98% bei einem Element/Punktkinematogramm erreichen und dann mit steigender Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme stetig abfallen. Altersdekade vier und fünf zeigen bereits bei einem Element/Punktkinematogramm etwas schlechtere Leistungen mit einem Anteil richtiger Antworten von 94%, bzw. 87%. Auch in diesen Altersgruppen erfolgt ein stetiger Abfall der Mittelwerte mit steigender Anzahl der Elemente, wobei die Werte bei sechs und sieben Elementen/Punktkinematogrammen zwischen 51% und 60% stagnieren. Mit Zunahme des Alters scheinen die Kurven sich nach unten zu

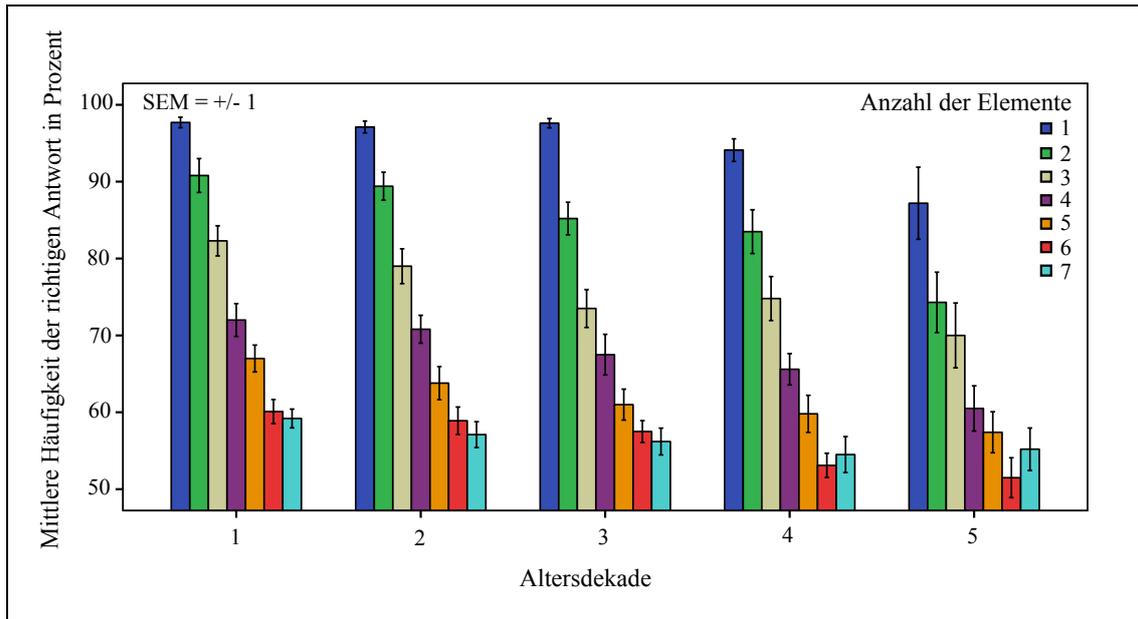
verschieben, ohne ihre grundsätzliche Abhängigkeit von der Anzahl der Elemente zu verändern (Abbildung 30).

Altersdekade	Mittlere Häufigkeit der richtigen Antwort in Prozent pro Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme						
	1	2	3	4	5	6	7
1	98%	91%	82%	72%	67%	60%	59%
2	97%	89%	79%	71%	64%	59%	57%
3	98%	85%	73%	68%	61%	58%	56%
4	94%	84%	75%	66%	60%	53%	54%
5	87%	74%	70%	61%	57%	51%	55%

**Tabelle 4: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: tabellarische Darstellung der mittleren Häufigkeit richtiger Antworten in Prozent für die verschiedenen Altersdekaden und Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme.**



**Abbildung 30: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: Häufigkeit der richtigen Antwort in Prozent für die verschiedenen Altersdekaden in Abhängigkeit der Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme. Die höheren Altersdekaden zeigen schon bei geringerer Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme eine etwas niedrigere mittlere Häufigkeit der richtigen Antwort. Mit Zunahme des Alters scheinen die Kurven sich nach unten zu verschieben, ohne ihre grundsätzliche Abhängigkeit von der Anzahl der Elemente zu verändern.**

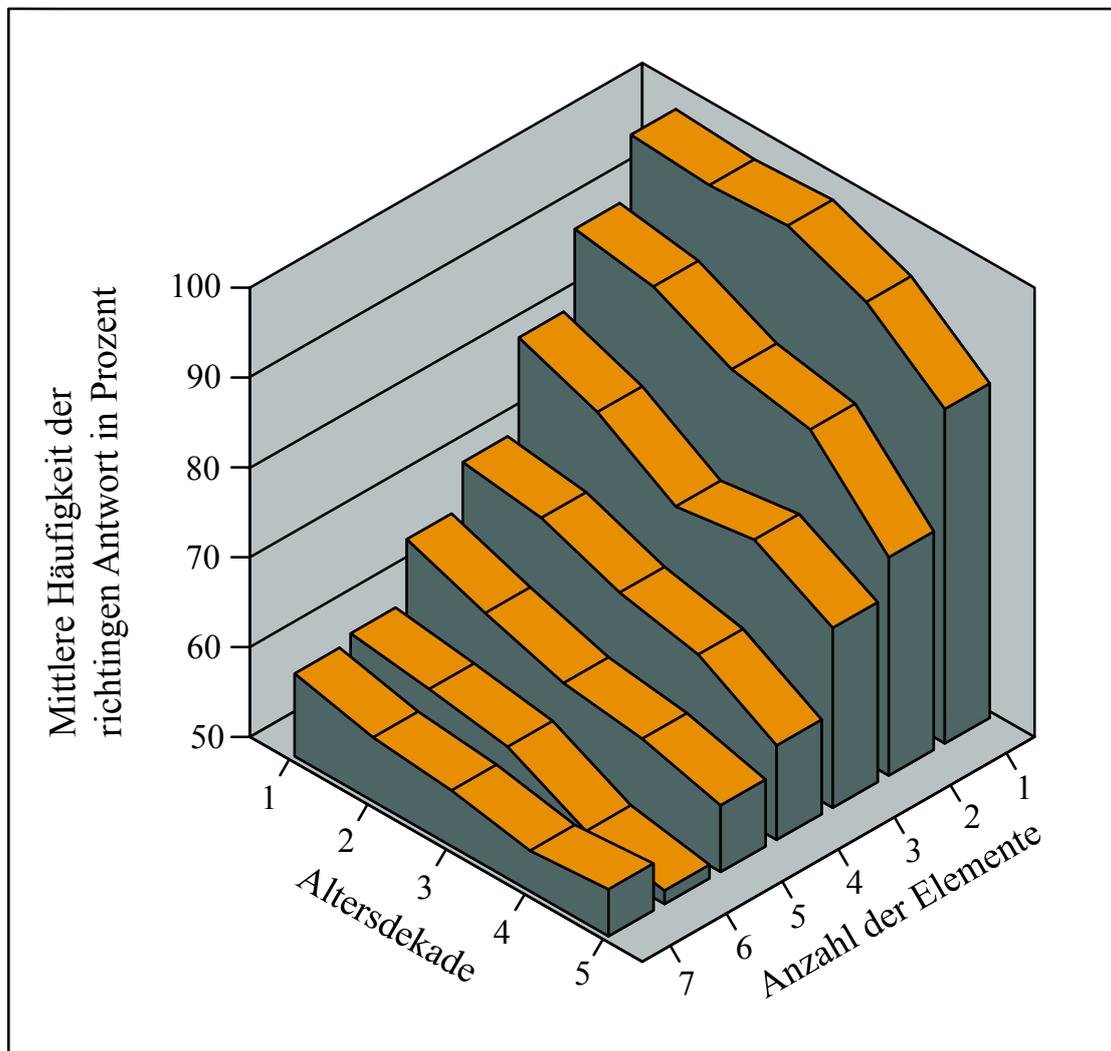


**Abbildung 31: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: mittlere Häufigkeit der richtigen Antwort in Prozent für die verschiedenen Altersgruppen und in Abhängigkeit von der Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme.**

Abbildung 32 fasst die Ergebnisse des Experimentes noch einmal zusammen: Je höher das Alter der Probanden, umso niedriger die mittlere Häufigkeit richtiger Antworten. Diese Beobachtung trifft jedoch schon für Aufgaben mit geringer Anzahl von Elementen zu, d.h. das altersabhängige Defizit ist nicht spezifisch für die Konstellationen mit hoher Anforderung an das Arbeitsgedächtnis. Tatsächlich würde es ein spezifisches Defizit des Arbeitsgedächtnisses mit sich bringen, dass die Leistungen besonders bei hoher Elementanzahl einbrechen. Dies ist nicht der Fall

Die statistische Berechnung erfolgte mittels zweifaktorieller ANOVA mit der unabhängigen Zwischensubjektvariable „Altersdekade“ und der unabhängigen Variable „Anzahl der Elemente“. Die Häufigkeit richtiger Antworten stellte die abhängige Variable dar. Der Mauchly-Test auf Sphärizität zeigte sich nicht signifikant. Die Sphärizität war nicht verletzt.  $\chi^2(20) = 14,382$ ,  $P = 0,814$ . Aus diesem Grund musste keine Korrektur der Freiheitsgrade erfolgen. Die ANOVA belegte einen hoch signifikanten Einfluss der Anzahl der Elemente auf die Wahrnehmungsleistung ( $F(6;138) = 342,137$ ,  $P < 0,0001$ ). Die Interaktion zwischen dem Alter der Probanden

und der Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme ist jedoch nicht signifikant ( $F(144; 138) = 1,017, P = 0,406$ ). Das heißt, es gibt im Alter keine besondere Abhängigkeit der Leistung von der Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme und damit keinen Beleg für ein spezifisches Defizit des visuellen Kurzzeitgedächtnisses im Alter.



**Abbildung 32: Ergebnisse zum visuellen Arbeitsgedächtnis: Häufigkeit der richtigen Antwort als Funktion des Alters und der Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme. Über eine zweifaktorielle ANOVA zeigt sich eine signifikante Abnahme der Arbeitsgedächtnisleistung mit steigender Anzahl an Elementen/Punktkinematogrammen ( $F(6; 138) = 342,137, P < 0,0001$ ). Es gibt jedoch keine signifikante Abhängigkeit zwischen Alter und Anzahl der Elemente/Punktkinematogramme ( $F(144; 138) = 1,017, P = 0,460$ ).**

## 4 Diskussion

### 4.1 Bistabile Perzeption mehrdeutiger Figuren

Visuelle Wahrnehmung beruht darauf, dass Reize um kategoriale Repräsentationen im Gehirn miteinander konkurrieren. Die bistabile Wahrnehmung mehrdeutiger Reize ist deshalb zentral für das Verständnis von Wahrnehmungsprozessen und wurde in der vorliegenden Arbeit daraufhin untersucht, ob sie und ggf. in welcher Weise sie durch Altern beeinflusst wird. Konkret sollte untersucht werden, ob die Häufigkeit von perzeptuellen Wechseln und/oder die perzeptuellen Inhalte, die präferiert werden, vom Alter abhängen.

#### 4.1.1 Anzahl an Perzeptwechseln, Perzeptdauern und Anteile an den jeweiligen Perzeptwechseln

Eine signifikante Abhängigkeit der Häufigkeit von Perzeptwechseln vom Alter der Probanden zeigte sich für die bistabile Wahrnehmung transparenter Bewegung und für den Speichenradeneffekt. Bei diesen Reizen nahm die Bereitschaft für Perzeptwechsel mit steigendem Alter signifikant ab. Dadurch resultierte beim Experiment zur transparenten Bewegung eine signifikante Zunahme der durchschnittlichen Perzeptdauer, unabhängig davon, ob es sich um Gitter- oder Komponentenbewegung handelte. Ein spezifischer perzeptueller Inhalt wurde hier nicht altersabhängig präferiert. Im Speichenradexperiment zeigte sich darüber hinaus ein signifikant höherer Anteil des ursprünglichen Perzeptes, also der Wahrnehmung der physikalisch präsentierten Bewegung. Anders als bei den beiden Bewegungsreizen zeigte sich für den Necker Würfel keine Altersabhängigkeit.

Diese Ergebnisse (mit Ausnahme der Ergebnisse zum Necker Würfel) gleichen sich z.B. mit einer Studie von Beer und Kollegen, die Altersabhängigkeiten bezüglich der Anzahl der Perzeptwechsel für mehrdeutige Figuren nachweisen konnten (Beer et al. 1989). Eine längere Dauer der Einzelperzepte bei älteren Erwachsenen beim Betrachten der Rubinschen „Gesicht-Vase-Figur“ begründeten Aydin et al. mit einer schwächeren Konkurrenz der beiden möglichen Perzepte, aufgrund einer höheren Kontrastverstärkung der visuell-kortikalen Aktivität bei älteren Erwachsenen oder

infolge einer verminderten Aufmerksamkeits-Ressource, die für Perzeptwechsel notwendig sei (Aydin et al. 2013). Ähnliche Ergebnisse wurden auch von Diaz-Santoz et al. beschrieben, die als mehrdeutige Figur den Necker Würfel verwendeten (Diaz-Santoz et al. 2015).

Während Altersabhängigkeiten bezüglich der Wahrnehmung klassischer bistabiler Reize in der Literatur zum Teil beschrieben sind, ist die hier dokumentierte Altersabhängigkeit zum Speichenradeneffekt neu. Beim Speichenradeneffekt hatten in der vorliegenden Studie besonders die älteren Probanden Schwierigkeiten, überhaupt einen Perzeptwechsel wahrzunehmen. Es zeigte sich, dass auch vereinzelt Probanden über 40 Jahren bei der Präsentation der beiden Halbräder nach oben und sogar vereinzelt Probanden im Alter zwischen 20 und 30 Jahren bei der Präsentation der beiden Halbräder nach unten keine oder sehr wenige Perzeptwechselangaben. Ein Grund für dieses Ergebnis könnte die Unbekanntheit des Phänomens sein (Rock et al. 1994, Girgus et al. 1977), da viele Probanden trotz Information über das Phänomen und kurzer Probedurchläufe mit dieser Art der Wahrnehmung wenig vertraut waren. Zudem handelt es sich um einen sich bewegenden mehrdeutigen Stimulus, der auch Aliasing-Effekten zugrunde liegt. Die Entstehung der Bistabilität erfolgt nach VanRullen und Dubois (2011) durch die gleichzeitige Weiterleitung der tatsächlichen Bewegungsrichtung und einer aufmerksamkeitsabhängigen Reizverarbeitung, die mit einer Frequenz von etwa 13 Hz arbeitet. Ältere Erwachsene haben, wie vorbeschrieben (Ball und Sekuler 1986, Trick und Silverman 1991), Einschränkungen in der Diskrimination von Bewegungsrichtungen, so dass hierdurch Alterseffekte entstanden sein könnten. Da die Wahrnehmung unterschiedlicher Perzepte mehrdeutiger Figuren über ein Zusammenwirken von „top-down“- und „bottom-up“- Mechanismen erklärt wird (Hochberg und Peterson 1987, Kornmeier und Bach 2012, Leopold und Logothetis 1999, Long und Toppino 2004, Intaite et al. 2013a, Helfrich et al. 2016) und bei älteren Erwachsenen eine veränderte „top-down“-Modulation durch eine verminderte Inhibition der neuronalen Aktivität beschrieben wurde (Gazzeley et al. 2005a und 2005b), kann es sein, dass dadurch mit steigendem Alter die Fähigkeit sinkt, den Speichenradeneffekt wahrzunehmen. Somit erscheint es denkbar, dass sich die Aufmerksamkeits-Ressourcen der Probanden während der Präsentation erschöpfen (Aydin et al. 2013) und bistabile Wahrnehmungsleistungen nicht oder kaum mehr möglich sind.

Um zu verhindern, dass ein Perzept oder eine ursprüngliche Präsentationsrichtung präferiert wird (vgl. Scocchia et al. 2014 und Dunning und Balci 2013), wurde bei jeweils der Hälfte der Probanden mit der Bewegungsrichtung nach unten bzw. mit der Bewegungsrichtung nach oben begonnen. Die Ergebnisse waren kongruent und belegen neben der Replikation des Befundes, dass die Altersabhängigkeit nicht auf einem basalen Richtungsdiskriminationsdefizit beruht.

Der komplette Richtungswechsel beider Halbräder trat in diesem Experiment sehr selten auf. Dieser Befund steht im Einklang mit der Literatur. Richtungsänderungen sind bei inkongruenter Bewegung beider Halbräder meist auf eine Seite, bzw. ein Halbrad beschränkt. Bei kongruenter Bewegungsrichtung des Rades kommt es meist zur Richtungsänderung des gesamten Rades, also beider Halbräder (VanRullen 2006). Da dieses Perzept in allen Altersgruppen sehr selten war, ergab sich hierfür auch keine signifikante Altersabhängigkeit.

Im Gegensatz zu Diaz-Santoz et al. (2015) war die Häufigkeit von Perzeptwechseln bei kontinuierlicher Betrachtung des Necker Würfels nicht signifikant abhängig vom Alter der Probanden. Eine Tendenz, dass ältere Probanden weniger Perzeptwechsel und eine längere Dauer eines Einzelperzeptes haben, ist jedoch erkennbar. Ähnlich zu den vorliegenden Ergebnissen konnten Patel und Reed keinen Unterschied zwischen jungen Erwachsenen und jungen älteren Erwachsenen (mittleres Alter: 71,4 Jahre) feststellen. Sie berichteten jedoch von einer signifikant höheren Anzahl an Perzeptwechseln von jungen Erwachsenen im Vergleich zu Erwachsenen, die allesamt über 80 Jahre alt waren (Patel und Reed 2016). Das durchschnittliche Alter der Probanden könnte somit eine Erklärung für die inkongruenten Befunde sein. Bei Heath und Orbach (1963) waren die Teilnehmer der Studie zwischen 65 und 90 Jahre alt. Das mittlere Alter lag bei 78 Jahren. Das mittlere Alter der Probanden zwischen dem 60. und 70. Lebensjahr dieser Arbeit betrug 64,2 Jahren, die Teilnehmer waren also deutlich jünger. Ein weiterer Unterschied zwischen den Studien war die Dauer der Präsentation. Diese betrug nicht nur eine Minute (Heath und Orbach 1963), sondern zehn Minuten, so dass genug Zeit vorhanden war, um sich mit dem Stimulus vertraut zu machen. Tatsächlich erlebten hier alle Probanden Perzeptwechsel. Im Gegensatz gaben bei Heath und Orbach nur sechs von 31 Probanden überhaupt Perzeptwechsel an (Heath und Orbach 1963). Somit

spielen sicher auch Lerneffekte eine wichtige Rolle (Scocchia et al. 2014 in einem Review).

Vor Beginn der Experimente dieser Arbeit wurde den Probanden erklärt, dass es sich um mehrdeutige Figuren handelt und welche unterschiedlichen Wahrnehmungen resultieren können. Viele Probanden konnten in der Testphase schon die unterschiedlichen Perzeptwechsel wahrnehmen. Perzeptwechsel treten häufiger auf, wenn die Probanden vorher darüber informiert sind, bzw. seltener, wenn die Probanden kein Vorwissen über die verschiedenen Wahrnehmungsmöglichkeiten haben (Rock et al. 1994, Girgus et al. 1977). Darüber hinaus gibt es Berichte, dass die Anzahl der Perzeptwechsel durch willkürliche Augenbewegungen gesteigert werden kann (Scocchia et al. 2014 in einem Review). Eine ausführliche Analyse der Augenpositionsdaten, die hier aufgenommen wurde, steht noch aus. Eine bidirektionale Koppelung von Augenposition und Perzeptwechsel wurde von Einhäuser et al. (2004) beschrieben.

Scocchia et al. beschreiben in ihrem Review zudem individuelle Unterschiede, die dazu beitragen können, Perzeptwechsel mehrdeutiger Figuren häufig oder eher selten wahrzunehmen (Scocchia et al. 2014). Hier werden z.B. genetische Dispositionen (Shannon et al. 2011), Händigkeiten (strenge Rechtshändigkeit im Vergleich zu gemischter Händigkeit) (Christman et al. 2009), die Struktur des parietalen Cortex, insbesondere die Dichte der grauen Substanz (Kanai et al. 2010), veränderte Konzentrationen des Neurotransmitters GABA im visuellen Cortex oder die Einnahme von GABA-A-Antagonisten (Lorazepam) als ursächlich für Unterschiede in der Anzahl der Perzeptwechsel bei Stimuli mit binokularer Rivalität diskutiert (Van Loon et al. 2013). Zudem nehmen Personen unterschiedlichen Geschlechts oder mit sozialen Angststörungen die verschiedenen Perzepte mehrdeutiger Figuren im Sinne von „bistabilen Licht-Punkt-Figuren“ mit einer unterschiedlichen Präferenz wahr (Schouten et al. 2010, Van De Cruys et al. 2013). Auch der Einfluss von Aufmerksamkeit auf die Anzahl der Perzeptwechsel wird bis heute kontrovers diskutiert. So gibt es Studien, deren Probanden beim Betrachten einer mehrdeutigen Figur gleichzeitig andere kognitive Aufgaben, wie z.B. Kopfrechnen, ausführten. Dies führte zu einer verlängerten Latenz bis zum Auftreten des ersten Perzeptwechsels und insgesamt zu weniger Perzeptwechseln (Scocchia et al. 2014/Review, Reisberg 1983, Reisberg und

O'Shaughnessy 1984). Intaite et al. (2013b) wiederum präsentierten gleichzeitig mehrere aneinander gereihte Necker Würfel und beobachteten keinen Einfluss von möglichen Distraktoren auf die Anzahl der Perzeptwechsel. Der Einfluss von Aufmerksamkeit auf die Anzahl der Perzeptwechsel wird in dieser Studie als unerheblich beschrieben (Scocchia et al. 2014, Intaite et al. 2013b).

Als ursächlich für Altersunterschiede in der Wahrnehmungsleistung bistabiler Perzepte werden eine schwächere Konkurrenz der möglichen Perzepte untereinander (Aydin et al. 2013), eine veränderte „top-down-Modulation“ (Gazzaley et al. 2005a und 2005b) sowie Einschränkungen beim Erkennen von Bewegungsrichtungen (Ball und Sekuler 1986, Trick und Silverman 1991) mit steigendem Alter diskutiert. Als Erklärungsansätze für gleiche Leistungen von jüngeren und älteren Probanden können individuelle Unterschiede, Lerneffekte (vgl. Scocchia et al. 2014) und das Wissen um die Mehrdeutigkeit der Figuren (Rock et al. 1994, Girgus et al. 1977) dienen. Der Einfluss der Aufmerksamkeit auf Perzeptwechsel wird kontrovers diskutiert (vgl. Aydin et al. 2013, Scocchia et al. 2014/Review, Intaite et al. 2013b).

#### 4.1.2 Bevorzugung eines bestimmten Perzeptes bei transparenten Bewegungsstimuli im Alter

Wie im Ergebnisteil beschrieben, hängt der perzeptuelle Inhalt bei bistabiler transparenter Bewegung (zwei unabhängige Streifenmusterbewegungen versus gemeinsame Gitterbewegung) von der Helligkeit (Luminanz) der Schnittflächen ab. Für niedrige und hohe Luminanzstufen wurden die Gitternetze eher als eine Gitterbewegung und nicht als Komponentenbewegung wahrgenommen. In dieser Arbeit wurden ähnlich dem Experiment von Stoner et al. den Schnittflächen der Balken jeweils unterschiedliche Luminanzstufen zugewiesen. Je transparenter die Schnittflächen, umso eher wird eine Komponentenbewegung wahrgenommen (Stoner et al. 1990). Im Unterschied zu Stoner et al. wurden in dieser Arbeit nicht 15, sondern nur sieben Luminanzstufen verwendet. Vergleicht man die Ergebnisse dieser Arbeit mit den Ergebnissen von Stoner et al. fällt auf, dass die Wahrnehmung als Komponentenbewegung in dieser Studie weniger häufig war. Die Wahrnehmung von Gitterbewegung überwiegt (vgl. Movshon et al. 1983).

Eine Altersabhängigkeit zugunsten eines perzeptuellen Inhaltes oder im Sinne einer Veränderung der Luminanzabhängigkeit konnte nicht festgestellt werden. Auch in der kontinuierlichen Präsentation eines Stimulus mit gleichbleibender Luminanz konnte keine Präferenz für eines der beiden Perzepte mit steigendem Alter gesehen werden.

Die Beobachtung von Stoner et al. (1990), dass bei einer Luminanz von 22,1 cd der Schnittflächen der Balken jeweils zur Hälfte Gitter- und zur Hälfte Komponentenbewegung wahrgenommen wird, trifft etwa auch hier in diesem Experiment auf die gesamte Probandengruppe zu. Die individuelle Präferenz für eine bestimmte Wahrnehmung eines bistabilen Stimulus (Dunning und Balceris 2013) überwiegt die Einflüsse, die durch Veränderungen im Alter hervorgerufen werden können.

#### 4.1.3 Sind die Experimente untereinander vergleichbar?

Die Ergebnisse zum Speichenradphänomen konnten durch zwei unabhängige Tests (Bewegung nach oben bzw. nach unten) reproduziert werden. Entsprechend hoch war die Korrelation zwischen diesen beiden Messreihen. Signifikante Korrelationen zeigten sich auch für die Häufigkeit von Perzeptwechseln bei transparenter Bewegung und denjenigen beim Necker Würfel. Mit anderen Worten, unabhängig des Alters waren es diejenigen Probanden, die beim Necker Würfel häufige Perzeptwechsel erlebten, die auch beim Bewegungsreiz häufige Wechsel anzeigten. Im Gegensatz dazu korrelierten die Perzeptwechsel beim Speichenradphänomen mit keinem anderen Test. Dies lässt darauf schließen, dass dem Experiment zur transparenten Bewegung ähnliche visuelle Verarbeitungsmechanismen zugrunde liegen wie beim Necker Würfel. Die Mechanismen hingegen, die zum Perzeptwechsel beim Speichenradphänomen führen, scheinen sich von den anderen zu unterscheiden.

Generell wird die Wahrnehmung unterschiedlicher Perzepte mehrdeutiger Figuren über ein Zusammenwirken von „top-down“- und „bottom-up“-Mechanismen erklärt (Hochberg und Peterson 1987, Kornmeier und Bach 2012, Leopold und Logothetis 1999, Long und Toppino 2004, Intaite et al. 2013a, Helfrich et al. 2016). Es gibt Hinweise darauf, dass höhergeordnete frontoparietale Prozesse, welche die sensorische Information integrieren und in einen Kontext einbinden, die Interpretation sensorischer Information immer wieder aktualisieren und so Veränderungen der subjektiven

Wahrnehmung einleiten (Sterzer et al. 2009, Leopold und Logothetis 1999). Reddy et al. konnten eine höhere Aktivität im rechten parietalen Cortex, der rechten Area hMT+ und dem rechten frontalen Augenfeld während der Wahrnehmung des Richtungswechsels beim Speichenradexperiment mittels funktioneller Magnetresonanztomographie beobachten, unabhängig davon, ob der Richtungswechsel im rechten oder linken Gesichtsfeld stattfand (Reddy et al. 2010). Während eines Perzeptwechsels bei bistabiler Bewegungswahrnehmung wurde das Auftreten einer Aktivitätsänderung im rechten präfrontalen Cortex beobachtet, die einer solchen in Area V5/MT (hMT-Komplex) vorausging (Sterzer und Kleinschmid 2007). Der rechte parietale Cortex spielt wiederum eine große Rolle bei visueller Aufmerksamkeit und der Verarbeitung von Bewegungen (Batelli et al. 2001). Daher könnten Perzeptwechsel beim Speichenradphänomen durch „top-down“-Mechanismen dominiert sein (Reddy et al. 2010). Es wird angenommen, dass die visuelle Information mit einer Frequenz von etwa 13 Hertz regelmäßig überprüft wird und dadurch sogenannte Aliasing-Phänomene auftreten können. Dieses Wahrnehmungssystem ist stark aufmerksamkeitsabhängig (VanRullen und Dubois 2011, VanRullen 2006, VanRullen et al. 2006).

Britz et al. konnten mit Hilfe von EEG-Ableitungen Hinweise gewinnen, dass beim Auftreten von Perzeptwechseln beim Betrachten des Necker Würfels der rechte inferiore parietale Cortex eine kausale Rolle spielen könnte. Es scheint somit wahrscheinlich, dass die Perzeptwechsel bei unterschiedlichen Stimuli durch zum Teil ähnliche Mechanismen, zum Teil aber auch unterschiedliche Mechanismen zustande kommen. Insbesondere die Stabilität eines jeweiligen Perzeptes scheint von der Art des Stimulus abzuhängen (Britz et al. 2009, 2011).

Auf Grundlage der vorliegenden Studie und der oben skizzierten Korrelationen ist anzunehmen, dass der Wahrnehmung von bistabilen Perzepten beim Necker Würfel sowie der transparenten Bewegung ähnliche visuelle Verarbeitungsmechanismen zugrunde liegen. Diese sind relativ früh im visuellen Cortex angesiedelt und könnten eher durch „bottom-up“-Mechanismen (Adaptationsprozesse) dominiert sein (Kornmeier und Bach 2004, Kornmeier et al. 2007). Anders dagegen sind die Prozesse beim Speichenradphänomen vielleicht stärker durch top-down Prozesse beeinflusst (vgl. Reddy et al. 2010).

Weitere Untersuchungen sind jedoch notwendig, um die einzelnen Verarbeitungsmechanismen unterschiedlicher mehrdeutiger Figuren besser zu verstehen.

## **4.2 Visuelles Arbeitsgedächtnis**

Grundgedanke des Tests zum visuellen Arbeitsgedächtnis war es, die Bewegungsinformation sequenziell präsentierter Reize vergleichen zu lassen. Für die Bewegung der eingesetzten Punktkinematogramme wurde eine kohärente, also gleichsinnige Bewegung gewählt, da diese gut erkannt werden kann und die kortikalen Prozesse hierfür gut verstanden und zahlreich untersucht sind (Bisley und Pasternak 2000, Becker et al. 2008, Helfrich et al. 2013, Händel et al. 2008, Newsome und Paré 1988). Die Häufigkeit richtiger Bewertungen aller Probanden sinkt signifikant mit steigender Anzahl der präsentierten Punktkinematogramme. Bei einer Anzahl von sechs bis sieben Informationen lagen die Bewertungen nahe an der Ratewahrscheinlichkeit von 50%. Richtige Antworten in einer Größenordnung von etwa 75% wurden bei drei bis vier Informationen beobachtet (vgl. Abbildung 30 und Abbildung 31).

Goerge Miller beschrieb 1955, dass die Kapazität des Arbeitsgedächtnisses auf eine „magische Anzahl von sieben Elementen plus/minus zwei“ beschränkt sei (Miller 1955). Nach Baddeley ist die Kapazität des verbalen Arbeitsgedächtnisses ab einer Anzahl von mehr als sechs bis sieben Elementen erschöpft und hält etwa zwei Sekunden an (Baddeley 2012). Das bedeutet auch, dass eine Information alle zwei Sekunden wieder abgefragt bzw. wiederholt werden sollte, um sie korrekt reproduzieren zu können. Wird die „Wiederholung“ dabei durch eine zweite Aufgabe, wie z.B. die Präsentation eines Vergleichsstimulus unterbrochen, kann Information verloren gehen (Jenkins et al. 1999, Review). Das visuelle Arbeitsgedächtnis hat eine geringere Kapazität als das verbale Arbeitsgedächtnis und liegt bei etwa zwei bis vier Elementen (Vogel et al. 2001, Vogel und Machizawa 2004).

Die hier beobachteten Ergebnisse reihen sich somit sehr gut in die publizierten Studien ein, insbesondere die Studien von Vogel und Mitarbeitern (Vogel et al. 2001, Vogel und Machizawa 2004). Die Kapazität des Arbeitsgedächtnisses für visuelle Bewegung erwies sich auch hier als deutlich niedriger, als die des verbalen Arbeitsgedächtnisses. Die Intervallzeit in dieser Arbeit betrug 1,5 Sekunden. Diese lag somit deutlich unter

drei Sekunden, um zu verhindern, dass die gespeicherte Information vergessen oder in andere Gedächtnisspeicher verlagert wird (Magnussen et al. 1998). Sie liegt auch unter zwei Sekunden, so dass ein Informationsverlust durch eine Störung beim Wiederholen der Information auftreten kann (vgl. Baddeley 2012 und Jenkins et al. 1999).

Das Experiment sollte zugleich prüfen, ob sich die Arbeitsgedächtnisleistung mit steigendem Alter der Probanden verschlechtert. Abbildung 30 zeigt über alle Altersdekaden hinweg tendenziell schlechtere Leistungen gegenüber den jüngeren Probanden. Allerdings zeigte sich keine besondere Abnahme im Alter bei Zunahme der Anzahl der Richtungsinformationen, das heißt, es gab kein spezifisches Defizit für die Leistung des Arbeitsgedächtnisses.

Andere Studien, die sich mit altersabhängigen Unterschieden der Arbeitsgedächtnisleistung befassten, ergaben durchaus Hinweise, dass ältere Erwachsene schlechtere Arbeitsgedächtnisleistungen erbringen als jüngere Erwachsene (Myerson et al. 1999, Craik und Jennings 1992). Möglicherweise ursächlich für Altersunterschiede der Arbeitsgedächtniskapazität bzw. -leistung sind eine verminderte Geschwindigkeit der Weiterleitung der Information (Salthouse 1994) sowie ein Defizit, unwichtige Informationen herauszufiltern und deren Aufnahme in das Arbeitsgedächtnis zu unterdrücken (Vogel et al. 2005). Dies gilt jedoch nicht nur für Probandengruppen unterschiedlichen Alters, sondern auch für Individuen innerhalb einer Altersgruppe (Vogel und Machizawa 2004). Die Arbeitsgedächtnisleistung ist zudem von der individuellen Aufmerksamkeit der Probanden abhängig (Thier et al. 2002, Rainer et al. 1998). Durch eine hohe Motivation der Probanden könnte es daher durch besondere Aufmerksamkeit zu einer verbesserter Inhibition störender Einflüsse gekommen sein (Bourgeois et al. 2016). Dieser Mechanismus wird über die sogenannte „top-down-Modulation“ erklärt. Ihr unterliegen Ausmaß der neuronalen Aktivität und Geschwindigkeit der neuronalen Verarbeitung (Gazzaley et al. 2005a). Veränderte Kontrollmechanismen bei älteren Erwachsenen, wie z.B. Defizite in der Unterdrückung der neuronalen Aktivität, dienen als Erklärungsansatz für eine schlechtere Arbeitsgedächtniskapazität mit steigendem Alter (Schwarzkoop et al. 2016, Gazzaley et al. 2005a). Ältere Erwachsene können jedoch auch eine erhaltene Suppression der

neuronalen Aktivität zeigen und wiesen folglich keine Defizite der Arbeitsgedächtnisleistung auf (Gazzaley et al. 2005a).

Funktionelle Korrelate von Kompensationsmechanismen älterer Erwachsener, welche die Arbeitsgedächtnisleistungen erhalten, sind beschrieben worden (vgl. Mattay et al. 2006, Fakhri et al. 2013, Klaassen et al. 2014). Unter anderem konnte beobachtet werden, dass bei älteren Probanden, im Vergleich zu Jüngeren, mehr und andere Hirnregionen aktiviert werden, um dieselbe visuelle Arbeitsgedächtnisleistung zu erzielen. Insbesondere wird der linke ventromediale präfrontale Cortex zur Filter- und Speicherfunktion bei älteren Erwachsenen aktiviert (Vellage et al. 2016). Unterstützt wird dieses Ergebnis durch Erkenntnisse, die Reuter-Lorenz et al. beschrieben. Die Autoren beobachteten bei jüngeren Erwachsenen eine Lateralisation im frontalen und präfrontalen Cortex bei der Durchführung von Arbeitsgedächtnisaufgaben. Ältere Erwachsene hingegen zeigten ein bilaterales Aktivierungsmuster in diesen Hirnregionen (Reuter-Lorenz et al. 2000).

Zusammenfassend könnten Gründe für ähnliche Arbeitsgedächtnisleistungen im Alter am ehesten über gesteigerte Aufmerksamkeitsleistungen mit konsekutiv verbesserter „top-down“-Modulation, Kompensationsmechanismen mit Verbesserung der Filter- und Speicherfunktion und individuelle Unterschiede in der Arbeitsgedächtniskapazität erklärt werden (vgl. Vellage et al. 2016, Gazzaley et al. 2005a und 2005b, Vogel und Machizawa 2004, Thier et al. 2002, Rainer et al. 1998, Bourgeois et al. 2016).

### **4.3 Kontrolle der Augenbewegungen**

Wie schon erwähnt, gibt es Vermutungen, dass Augenbewegungen Perzeptwechsel willkürlich herbeiführen können. In ähnlicher Weise dürfte auch das visuelle Arbeitsgedächtnis davon abhängig sein, wie gut der Proband während der sequentiellen Präsentation fixieren konnte. Einhäuser et al. beschrieben eine Verbindung zwischen der Wahrnehmung des Necker Würfels und der Augenposition. Ihre Hypothese beinhaltet eine bidirektionale Kopplung von Augenposition und Wahrnehmungsänderung, so dass, nachdem ein Perzeptwechsel erfolgte, die Augenposition sich auf das neu gebildete Perzept anders ausrichtet. Ist die Augenposition im Einklang mit dem Perzept, erfolgt ein erneuter Perzeptwechsel. Es besteht nach Einhäuser et al. also ein

kontinuierlicher Feedback-Mechanismus. Damit könnten absichtliche Perzeptwechsel herbeigeführt oder unterdrückt werden (Einhäuser et al. 2004). Leopold und Logothetis hingegen kommen zu dem Schluss, dass eine Neuausrichtung des Blickes den Wahrnehmungswechsel nicht primär verursacht und auch nicht für die zeitliche Dynamik verantwortlich ist (Leopold und Logothetis 1999).

Bei allen Experimenten wurden die Augenbewegungen der Probanden mit Hilfe einer Kamera aufgezeichnet. Auf die statistische Analyse der Augendaten wurde in dieser Arbeit verzichtet. Aus diesem Grund können Manipulationen, wie willkürlich gesteuerte Perzeptwechsel durch Augenbewegungen bei den Experimenten zu mehrdeutigen Figuren und aktiv beobachtete Punktkinematogramme bei der Durchführung des Experimentes zum visuellen Arbeitsgedächtnis nicht komplett ausgeschlossen werden. Die Probanden erhielten jedoch die Instruktion, den roten Punkt in der Mitte des Bildschirms zu fixieren. Sie erhielten auch nicht die Anweisung, Perzepte so lange wie möglich zu halten oder so viele Perzeptwechsel wie möglich zu generieren, sondern die Stimuli passiv zu betrachten. Beim Arbeitsgedächtnis wurde die Präsentationszeit des Stimulus sehr kurz gehalten, so dass eine aktive Exploration durch Sakkaden für den Probanden keinen Vorteil erbrachte.

#### **4.4 Offene Fragen und mögliche Fehlerquellen**

Individuelle Unterschiede der Probanden wie die Händigkeit, Geschlecht, Schulabschluss oder Ausbildungsjahre wurden nicht mit in die Analysen miteinbezogen. Es erfolgte keine Testung auf Demenz, z.B. mittels DemTect. Eine Intelligenztestung wurde ebenfalls nicht durchgeführt. Aus diesem Grund kann über diese Faktoren und ihre möglichen Einflüsse keine adäquate Aussage getroffen werden und lässt Spekulationen offen.

Hinsichtlich des Experimentes zum visuellen Arbeitsgedächtnis bleibt zu klären, ob bei älteren Erwachsenen bei Durchführung dieses Experimentes mehr oder im Vergleich zu jüngeren Erwachsenen andere Hirnregionen aktiviert werden. Dadurch könnten Hinweise auf Kompensationsmechanismen erhalten werden. Dies könnte mittels EEG-Analyse oder funktioneller Magnetresonanztomographie untersucht und erfasst werden.

Um die Entstehungsmechanismen bistabiler Wahrnehmungen bei verschiedenen mehrdeutigen Figuren und ihre Veränderungen im Alter zu klären, müssten ebenfalls weitere Studien mittels EEG oder funktioneller Magnetresonanztomographie durchgeführt werden. Um deren Aussagen zu bestätigen, könnten Vergleichsuntersuchungen mit Probanden durchgeführt werden, bei denen Läsionen in bestimmten kortikalen Bereichen festgestellt wurden (Windmann et al. 2006) oder mit Patienten, die eine psychiatrische oder neurodegenerative Diagnose, wie z.B. bipolare Störungen (vgl. Vierck et al. 2013), Schizophrenie (McBain et al. 2011), Autismus (Robertson et al. 2013) oder Alzheimer-Demenz (Trick und Silverman 1991) haben und verminderte Wahrnehmungen bei mehrdeutigen Stimuli präsentierten.

Studien haben gezeigt, dass ähnliche kortikale Bahnen und Verarbeitungsmechanismen Aufmerksamkeit, Arbeitsgedächtnis und die Wahrnehmung bistabiler Perzepte lenken (Sterzer et al. 2009, Lumer et al. 1998, Batelli 2001, Goldman-Rakic 1988 und 1996, Bisley und Pasternak 2000, Leopold und Logothetis 1999, Bourgeois et al. 2016). Um zu klären, welche Rolle die Aufmerksamkeit auch in Bezug auf die Altersleistungen spielt, könnten die Experimente entsprechend verändert werden, z.B. mittels zeitgleicher Durchführung einer ablenkenden Aufgabe (vgl. Reisberg 1983) oder mittels „cueing“, das heißt, gezielter Aufforderung die Aufmerksamkeit auf einen Aspekt der Aufgabe zu legen (Leopold und Logothetis 1999, Bourgeois et al. 2016).

Zusammenfassend konnte nicht in allen Experimenten eine Altersabhängigkeit nachgewiesen werden. Nur im Experiment zur transparenten Bewegung in der kontinuierlichen Präsentationsform und zum Speichenradeffekt zeigten ältere Probanden eine geringere Bereitschaft für perzeptuelle Wechsel. Diese korrelieren jedoch nicht miteinander und könnten daher auf unterschiedliche visuelle Verarbeitungsmechanismen („bottom-up“- und „top-down“-Mechanismen) hindeuten, denen die beiden Experimente unterliegen (vgl. Kornmeier und Bach 2004, Kornmeier et al. 2007, Reddy et al. 2010). Die Bedeutung einer reduzierten Bereitschaft für perzeptuelle Wechsel im Alter bleibt unklar. Haben Menschen mit einer reduzierten Bereitschaft für perzeptuelle Wechsel Einschränkungen im Alltag? Ist es ein Hinweis auf degenerative Veränderungen des Gehirns, die einem normalen Alterungsprozess entsprechen oder sogar auf pathologische Veränderungen hindeuten? Solche Fragen

bleiben zukünftigen klinischen Studien vorbehalten, für welche die vorliegende Untersuchung ein umfangreiches Normalkollektiv zum Vergleich zur Verfügung stellt.

## 5 Zusammenfassung

Es besteht in der heutigen neurologischen Forschung ein fundamentales Interesse daran, die Prozesse des normalen Alterns und solche der krankhaften Degeneration besser zu charakterisieren und voneinander zu unterscheiden. Vor dem Hintergrund, dass das visuelle System des Gehirns in vieler Hinsicht als Modellsystem gelten darf, liegt es nahe, Alterungsprozesse beispielhaft für die visuelle Wahrnehmung zu studieren. Visuelle Wahrnehmung wiederum beruht darauf, dass Reize um kategoriale Repräsentationen im Gehirn miteinander konkurrieren, welche ausreichend lange gespeichert bleiben, um dem Betrachter bewusst zu werden. Die bistabile Wahrnehmung mehrdeutiger Reize und das visuelle Arbeitsgedächtnis sind deshalb zentral für das Verständnis von Wahrnehmungsprozessen. Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, diese beiden Funktionen in Abhängigkeit des normalen Alterns zu charakterisieren.

Hierzu wurden 50 normalsichtige und neurologisch gesunde Probanden unterschiedlichen Alters einer Reihe visueller Wahrnehmungstests unterzogen. Die Probanden wurden bezüglich ihres Alters einer von fünf Dekaden zugeordnet (jeweils zehn Probanden pro Dekade, 20-29 Jahre, 30-39 Jahre, 40-49 Jahre, 50-59 Jahre, 60-69 Jahre).

Zur Untersuchung der bistabilen Wahrnehmung mehrdeutiger Figuren wurden Experimente unter Verwendung des Necker Würfels, des Prinzips der transparenten Bewegung (vgl. Stoner et al. 1990) und des Speichenradeffektes (vgl. VanRullen 2006, VanRullen et al. 2006) durchgeführt. In diesen Experimenten wurden die Häufigkeit von Perzeptwechseln und ggf. auch der jeweilige perzeptuelle Inhalt erfasst. Auswirkungen des Alters auf die visuelle Arbeitsgedächtnisleistung wurden durch Reize getestet, in welchen die Probanden Bewegungsrichtungsinformationen sequenziell präsentierter Reize miteinander vergleichen mussten.

Im Ergebnis zeigte sich, dass ältere Probanden in allen Tests zur bistabilen Wahrnehmung eine Tendenz zu weniger Perzeptwechseln aufwiesen. Diese Abhängigkeit war für bistabile transparente Bewegung und den Speichenradeffekt statistisch hoch signifikant, nicht jedoch für den Necker Würfel. Ältere Probanden

bevorzugten beim Test zum Speichenradeffekt das Perzept der physikalisch präsentierten Bewegungsrichtung signifikant häufiger als jüngere Probanden. Mit anderen Worten, sie zeigten die Speichenrad-Illusion, d.h. die illusionäre Wahrnehmung einer der physikalischen Raddrehung entgegengesetzten Bewegung, nur selten. Im Test zur bistabilen transparenten Bewegung ergab sich keine weitere altersabhängige Präferenz perzeptueller Inhalte. Im Test zum Arbeitsgedächtnis zeigten ältere Probanden tendenziell schlechtere Leistungen, die jedoch nicht von der Anzahl der präsentierten Bewegungsinformationen abhingen. Mit anderen Worten, es zeigte sich hier kein für das visuelle Arbeitsgedächtnis spezifisches Defizit. In umfangreichen Korrelationsanalysen konnte gezeigt werden, dass unabhängig vom Alter der Probanden die Wahrnehmungsleistungen beim Necker Würfel und zur transparenten Bewegung miteinander korrelierten, alle anderen Tests jedoch keine signifikante Korrelation aufwiesen.

Zusammenfassend konnte somit gezeigt werden, dass im Alter die Bereitschaft für perzeptuelle Wechsel, unabhängig des (erhaltenen) visuellen Arbeitsgedächtnisses, abnimmt und dass die Mechanismen bistabiler Wahrnehmung reizspezifisch sind. Die hier erarbeiteten Ergebnisse können im Sinne eines Normalkollektivs für zukünftige klinische Untersuchungen verwendet werden.

## 6 Literaturverzeichnis

Andersen GJ und Atchley P (1995) Age-Related Differences in the Detection of Three-Dimensional Surfaces From Optic Flow. *Psychology and Aging* 10(4): 650-658

Andrews TJ, Schluppeck D, Homfray D, Matthews P und Blakemore C (2002) Activity in the Fusiform Gyrus Predicts Conscious Perception of Rubin's Vase-Face Illusion. *NeuroImage* 17: 890-901

Awad Z, Natt RS und Pothier DD (2007). Ishihara Plates on Your Handheld Computer. *Clinical Otolaryngology*. 32: 42-59

Aydin S, Strang NC und Manahilov V (2013) Age-related Deficits in Attentional Control of Perceptual Rivalry. *Vision Research* 77: 32-40

Baddeley AD (1975) Word Length and the Structure of Short-Term Memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior* 14(6): 575-589

Baddeley AD (1988) Cognitive Psychology and Human Memory. *TINS* 11(4): 176-181

Baddeley AD (2012) Working Memory: Theories, Models, and Controversies. *Annu. Rev. Psychol.* 61: 1-29

Ball K und Sekuler R (1986) Improving Visual Perception in Older Observers. *Journal of Gerontology* 41(2): 176-182

Battelli L, Cavanagh P, Intrilligator J, Tramo MJ, Hénaff MA, Michél F und Barton JJS (2001) Unilateral Right Parietal Damage Leads to Bilateral Deficit for High-level Motion. *Neuron* 32: 985-995

Becker HGT, Erb M und Haarmeier T (2008) Differential Dependency on Motion Coherence in Subregions of the Human MT+ Complex. *European Journal of Neuroscience* 28: 1674-1685

Beer J, Beer J, Markley RP und Camp CJ (1989) Age and Living Conditions as Related to Perceptions of Ambiguous Figures. *Psychological Reports* 64: 1027-1033

- Bennett PJ, Sekuler R und Sekuler AB (2007) The Effects of Aging on Motion Detection and Direction Identification. *Vision Research* 47: 799-809
- Bidwell LC, Holzman PS und Chen Y (2006) Aging and Visual Motion Discrimination in Normal Adults and Schizophrenia Patients. *Psychiatry Research* 145: 1-8
- Birch, J. (1997), Efficiency of the Ishihara Test for Identifying Red-Green Colour Deficiency, *Ophthalm. Physiol. Opt.* 17(5): 403-408
- Bisley JW und Pasternak T (2000) The Multiple Roles of Visual Cortical Areas MT/MST in Remembering the Direction of Visual Motion. *Cerebral Cortex* 10: 1053-1065
- Blake R und Logothetis NK (2002) Visual Competition. *Nature Reviews Neuroscience* 3: 1-11
- Britz J, Landis T und Michel CM (2009) Right Parietal Brain Activity Precedes Perceptual Alternation of Bistable Stimuli. *Cerebral Cortex* 19: 55-65
- Britz J, Pitts MA und Michel CM (2011) Right Parietal Brain Activity Precedes Perceptual Alternation During Binocular Rivalry. *Human Brain Mapping* 32: 1432-1442
- Boring EG (1930) A New Ambiguous Figure. *The American Journal of Psychology* 42(3): 444-445
- Bourgeois A, Chelazzi L und Vuilleumier P (2016) How Motivation and Reward Learning Modulate Selective Attention. *Progress in Brain Research* 229: 325-342
- Christman SD, Sontam V und Jasper JD (2009) Individual Difference in Ambiguous-Figure Perception: Degree of Handedness and Interhemispheric Interaction. *Perception* 38: 1183-1198
- Courtney SM, Ungerleider LG, Keil K und Haxby JV (1996) Object and Spatial Visual Working Memory Activate Separate Neural Systems in Human Cortex. *Cerebral Cortex* 6: 39-49

Craik FIM und Jennings JM (1992) Human Memory. 51-110. Hrsg: Craik FIM und Salthouse TA. The Handbook of Aging and Cognition. Lawrence Erlbaum Associates Hillsdale, NJ.

Cronin-Golomb A, Corkin S, Rizzo JF, Cohen J, Growdon JH und Banks KS (1991) Visual Dysfunction in Alzheimer's Disease: Relation to Normal Aging. *Ann. Neurol.* 29: 41-52

DeVries SH und Baylor DA (1993) Synaptic Circuitry of the Retina and Olfactory Bulb. *Cell* 72 Suppl: 139-149

DeYoe EA und Van Essen DC (1988) Concurrent Processing Streams in Monkey Visual Cortex. *TINS* 11(5): 219-226

DeYoe EA, Carman GJ, Bandettini P, Glickman S, Wieser J, Cox R, Miller D und Neitz J (1996) Mapping Striate and Extrastriate Visual Areas in Human Cerebral Cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 2382-2386

Díaz-Santoz M, Cao B, Mauro SA, Yazdanbakhsh A, Nearing S und Cronin-Golomb A (2015) Effect of Visual Cues on the Resolution of Perceptual Ambiguity in Parkinson's Disease and Normal Aging. *Journal of the International Neuropsychological Society* 21: 146-155

Dunning D und Balci E (2013) Wishful Seeing: How Preferences Shape Visual Perception. *Current Directions in Psychological Science* 22(1): 33-37

Einhäuser W, Martin KAC und König P (2004) Are Switches in Perception of the Necker Cube Related to Eye Position?. *European Journal of Neuroscience* 20: 2811-2818

Eriksen BA und Eriksen CW (1974) Effects of Noise Letters Upon the Identification of a Target Letter in a Nonsearch Task. *Perception and Psychophysics* 16(1): 143-149

Fakhri M, Sikaroodi H, Maleki F, Ghanaati H und Oghabian MA (2013) Impacts of Normal Aging on Different Working Memory Tasks: Implications From an fMRI Study. *Behavioral Neurology* 27: 235-244

- Felleman DJ und Van Essen DC (1991) Distributed Hierarchical Processing in the Primate Cerebral Cortex. *Cerebral Cortex* 1: 1-47
- Ferrera VP, Nealey TA und Maunsell JHR (1994) Responses in the Macaque Visual Area V4 Following Inactivation of the Parvocellular and Magnocellular LGN pathways. *J. Neurosci* 14(4): 2080-2088.
- Fiez JA, Raife WA, Balota DA, Schwarz JP, Raichle ME und Petersen SE (1996) A Positron Emission Tomography Study of the Short-Term Maintenance of Verbal Information. *J. Neurosci.* 16(2): 808-822
- Friedman HR und Goldman-Rakic PS (1994) Coactivation of Prefrontal Cortex and Inferior Parietal Cortex in Working Memory Tasks Revealed by 2DG Functional Mapping in the Rhesus Monkey. *J. Neurosci.* 14(5): 2775-2788
- Gazzaley A, Cooney JW, McEvoy K, Knight RT und D'Esposito M (2005a) Top-down Enhancement and Suppression of the Magnitude and Speed of Neural Activity. *Journal of Cognitive Neuroscience* 17(3): 507-517
- Gazzaley A, Cooney JW, Rissman J und D'Esposito M (2005b) Top-down Suppression Deficit Underlies Working Memory Impairment in Normal Aging. *Nature Neuroscience* 8(10): 1298-1300
- Gazzaley A, Clapp W, Kelley J, McEvoy K, Knight RT und D'Esposito M (2008) Age-related Top-down Suppression Deficit in the Early Stages of Cortical Visual Memory Processing. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105(35): 13122–13126
- Girgus JJ, Rock I und Egatz R (1977) The Effect of Knowledge of Reversibility on the Reversibility of Ambiguous Figures. *Perception and Psychophysics* 22(6): 550-556
- Goldberg TE, Berman KF, Randolph C, Gold JM und Weinberger DR (1996) Isolating the Mnemonic Component in Spatial Delayed Response: A Controlled PET <sup>15</sup>O-labeled Water Regional Cerebral Blood Flow Study in Normal Humans. *Neuroimage* 3: 69-78
- Goldman-Rakic PS (1988) Topography of Cognition: Parallel Distributed Networks in Primate Association Cortex. *Ann. Rev. Neurosci.* 11: 137-156

- Goldman-Rakic PS (1996) Regional and Cellular Fractionation of Working Memory. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 13473-13480
- Goodale MA, Milner AD, Jakobson LS und Carey DP (1991) A Neurological Dissociation Between Perceiving Objects and Grasping Them. *Nature* 349: 154-156
- Grady CL und Craik FIM (2000) Changes in Memory Processing with Age. *Current Opinion in Neurobiology* 10: 224-231
- Grill-Spector K, Kushnir T, Edelman S, Itzhak Y und Malach R (1998) Cue-Invariant Activation in Object-Related Areas of the Human Occipital Lobe. *Neuron* 21: 191-202
- Grill-Spector K und Malach R (2004) The Human Visual Cortex. *Ann. Rev. Neurosci.* 27: 649-677
- Grossman ED und Blake R (2002) Brain Areas Active During Visual Perception of Biological Motion. *Neuron* 35: 1167-1175
- Hale S, Myerson J, Rhee SH, Weiss CS und Abrams RA (1996) Selective Interference With the Maintenance of Location Information in Working Memory. *Neuropsychology* 10(2): 228-240
- Händel B, Lutzenberger W, Thier P und Haarmeier T (2008) Selective Attention Increases the Dependency of Cortical Responses on Visual Motion Coherence in Man. *Cerebral Cortex* 18: 2902-2908
- Hasher L und Zacks RT (1988) Working Memory, Comprehension and Aging: A Review and a New View. *The Psychology of Learning and Motivation* 92: 193-225
- Hasson U, Hendler T, Bashat DB und Malach R (2001) Vase or face? A Neural Correlate of Shape-Selective Grouping Processes in the Human Brain. *J. Cogn. Neurosci.* 13: 744–753
- Heath HA und Orbach J (1963) Reversibility of the Necker Cube: IV. Responses of Elderly People. *Perception and Motor Skills* 17: 625-626

Helfrich RF, Becker HGT und Haarmeier T (2013) Processing of Coherent Visual Motion in Topographically Organized Visual Areas in Human Cerebral Cortex. *Brain Topogr.* 26: 247-263

Helfrich RF, Knepper H, Nolte G, Sengemann M, König P, Schneider TR und Engel AK (2016) Spectral Fingerprints of Large-Scale Cortical Dynamics During Ambiguous Motion Perception. *Human Brain Mapping* 37: 4099-4111

Hochberg J und Peterson MA (1987) Piecemeal Organization and Cognitive Components in Object Perception: Perceptually Coupled Responses to Moving Objects. *Journal of Experimental Psychology: General* 116(4): 370-380

Hold GL und Matson JL (1976) The Effects of Age on Perceptual Changes Using Two New Perspectives of the Necker Cube. *Bulletin of the Psychonomic Society* 8(1): 4-6

Intaite M, Noreika V, Soliunas A und Falter CM (2013a) Interaction of Bottom-up and Top-down Processes in the Perception of Ambiguous Figures. *Vision Research* 89: 24-31

Intaite M, Koivisto M und Revonsuo A (2013b) Perceptual Reversals of Necker Stimuli During Intermittent Presentation with Limited Attentional Resources. *Psychophysiology* 50: 82-96

Isella V, Molteni F, Mapelli C und Ferrarese C (2015) Short Term Memory for Single Surface Features and Bindings in Ageing: A Replication Study. *Brain and Cognition* 96: 38-42

Jenkins L, Myerson J, Hale S und Fry AF (1999) Individual and Developmental Differences in Working Memory Across the Life Span. *Psychonomic Bulletin and Review* 6(1) 28-40

Kanai R, Bahrami B und Rees G (2010) Human Parietal Cortex Structure Predicts Individual Differences in Perceptual Rivalry. *Current Biology* 20: 1626-1630

Kaplan E, Purpura K und Shapley RM (1987) Contrast Affects the Transmission of Visual Information through the Mammalian Lateral Geniculate Nucleus. *Journal of Physiol* 391: 267-288

Klaassen EB, Evers EAT, de Groot RHM, Backes WH, Veltman DJ und Jolles J (2014) Working Memory in Middle-aged Males: Age-Related Brain Activation Changes and Cognitive Fatigue Effects. *Biological Psychology* 96: 134-143

Kleinschmidt A, Büchel C, Zeki S und Frackowiak RSJ (1998) Human Brain Activity During Spontaneously Reversing Perception of Ambiguous Figures. *Proc. R. Soc. Lon. B* 265: 2427-2433

Kline K, Holcombe AO und Eagleman DM (2004) Illusory Motion Reversal is Caused by Rivalry, Not by Perceptual Snapshots of the Visual Field. *Vision Research* 44: 2653-2658

Kline K, Holcombe AO und Eagleman DM (2006) Illusory Motion Reversal Does Not Imply Discrete Processing: Reply to Rojas et al. *Vision Research* 46: 1158-1159

Kline KA und Eagleman DM (2008) Evidence Against the Temporal Subsampling Account of Illusory Motion Reversal. *J Vis* 8(4): 13.1-13.5

Kornmeier J und Bach M (2004) Early Neural Activity in Necker-Cube Reversal: Evidence for Low-Level Processing of a Gestalt Phenomenon. *Psychophysiology* 41: 1-8

Kornmeier J, Ehm W, Bigalke H und Bach M (2007) Discontinuous Presentation of Ambiguous Figures: How Interstimulus-Interval Durations Affect Reversal Dynamics and ERPs. *Psychophysiology* 44: 552-560

Kornmeier J und Bach M (2012) Ambiguous Figures – What Happens In The Brain When Perception Changes But Not The Stimulus. *Frontiers in Human Neuroscience* 6: 1-23

Lachica EA, Beck PD und Casagrande VA (1992) Parallel Pathways in Macaque Monkey Striate Cortex: Anatomically Defined Columns in Layer III. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 3566-3570

Leopold DA und Logothetis NK (1999) Multistable Phenomena: Changing Views in Perception. *Trends in Cognitive Sciences* 3(7): 254-264

Livingstone MS und Hubel DH (1987) Psychophysical Evidence for Seperate Channels for the Perception of Form, Colour, Movement and Depth. *J. Neurosci* 7(11): 3416-3468.

Logie RH, Zucco GM und Baddeley AD (1990) Interference with Visual Short-Term Memory. *Acta Psychologica* 75: 55-74

Long GM und Toppino TC (2004) Enduring Interest in Perceptual Ambiguity: Alternating Views of Reversible Figures. *Psychological Bulletin* 130(5): 748-768

Lu T, Pan Y, Kao SY, Li C, Kohane I, Chan J und Yankner BA (2004) Gene Regulation and DNA Damage in the Aging Human Brain. *Nature* 429: 883-891

Lumer ED, Friston KJ und Rees G (1998) Neural Correlates of Perceptual Rivalry in the Human Brain. *Science* 290: 1930-1934

Lund JS (1988) Anatomical Organization of Macaque Monkey Striate Visual Cortex. *Ann. Rev. Neurosci.* 11: 253-288

Magnussen S, Idås E und Mhyre SH (1998) Representation of Orientation and Spatial Frequency in Perception and Memory: A Choice Reaction-Time Analysis. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 24(3): 707-718

Magnussen S (2000) Low-level Memory Processes in Vision. *TINS* 23: 247-251

Marshall AC, Cooper NR und Geeraert N (2016) Experienced Stress Produces Inhibitory Deficits in Old Adults' Flanker Task Performance: First Evidence For Lifetime Stress Beyond Memory. *Biological Psychology* 113: 1-11

Mattay VS, Fera F, Tessitore A, Hariri AR, Berman KF, Das S, Meyer-Lindenberg A, Goldberg TE, Callicott JH und Weinberger DR (2006) Neurophysiological Correlates of Age-related Changes in Working Memory Capacity. *Neuroscience Letters* 392: 32-37

Maunsell JHR und Newsome WT (1987) Visual Processing in Monkey Extrastriate Cortex. *Ann. Rev. Neurosci.* 10: 363-401

Maunsell JHR, Nealey TA und DePriest DD (1990) Magnocellular and Parvocellular Contributions to Responses in the Middle Temporal Visual Area (MT) of the Macaque Monkey. *J. Neurosci.* 10(10): 3323-3334

McBain R, Norton DJ, Kim J und Chen Y (2011) Reduced Cognitive Control of a Visually Bistable Image in Schizophrenia. *Journal of the International Neuropsychological Society* 17: 551-556

Miller GA (1955) The Magical Number Seven, Plus or Minus Two; Some Limits on Our Capacity for Processing Information. *Psychological Review* 101(2): 343-352

Mishkin M, Ungerleider LG und Macko KA (1983) Object Vision and Spatial Vision: Two Cortical Pathways. *TINS* 6: 414-417

Movshon JA, Adelson EH, Gizzi SM und Newsome WT (1983) The Analysis of Moving Visual Patterns. in *Pattern Recognition Mechanisms*, Hrsg. Chagas C, Gattass R und Gross C. *Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia* 54: 117-151

Myerson J, Hale S, Rhee SH und Jenkins L (1999) Selective Interference With Verbal and Spatial Working Memory in Young and Older Adults. *Journal of Gerontology: Psychological Sciences* 54B(3): 161-164

Necker LA (1832) Observations on Some Remarkable Optical Phenomena Seen in Switzerland; and on an Optical Phenomenon which Occurs on Viewing a Figure of a Crystal or Geometrical Solid. *Philosophical Magazine and Journal of Science* 1(5): 329-337

Newsome WT und Paré EB (1988) A Selective Impairment of Motion Perception Following Lesions of the Middle Temporal Visual Area (MT). *The Journal of Neuroscience* 8(6): 2201-2211

O'Brien DF (1982) The Chemistry of Vision. *Science* 218: 961-966

O'Shea A, Cohen RA, Porges EC, Nissim NR und Woods AJ (2016) Cognitive Aging and the Hippocampus in Older Adults. *Frontiers in Aging Neuroscience* 8. Article 298: 1-8

Owsley C, Sekuler R und Siemsen D (1983) Contrast Sensitivity Throughout Adulthood. *Vision Research* 23(7): 689-699

Pasternak T und Greenlee MW (2005) Working Memory in Primate Sensory Systems. *Nature Reviews Neuroscience* 6: 97-107

Patel K und Reed M (2016) Multistable Perception in Older Adults: Constructing a Whole from Fragments. *Brain Sciences* 6(1), 10; doi:10.3390/brainsci6010010

Pearlman AL, Birch J und Meadows JC (1979) Cerebral Colour Blindness: An Acquired Defect in Hue Discrimination. *Ann. Neurol.* 5: 253-61

Phillips WA und Baddeley AD (1971) Reaction Time and Short-Term Visual Memory. *Psychon. Sci.* 22(2): 73-74

Price CJ, Wise RJS und Frackowiak RSJ (1996) Demonstrating the Implicit Processing of Visually Presented Words and Pseudowords. *Cerebral Cortex* 6: 62-70

Puce A und Perrett D (2003) Electrophysiology and Brain Imaging of Biological Motion. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 435-445

Purves D, Paydarfar JA und Andrews TJ (1996) The Wagon Wheel Illusion in Movies and Reality. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 3693-3697

Rainer G, Asaad WF und Miller EK (1998) Selective Representation of Relevant Information by Neurons in the Primate Prefrontal Cortex. *Nature* 393: 577-579

- Reddy L, Rémy F, Vayssière N und VanRullen R (2010) Neural Correlates of the Continuous Wagon Wheel Illusion: A Functional MRI Study. *Human Brain Mapping* 32(2): 163-167
- Reisberg D (1983) General Mental Resources and Perceptual Judgments. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 9(6): 966-979
- Reisberg D und O'Shaughnessy M (1984) Diverting Subjects' Concentration Slows Figural Reversals. *Perception* 13: 461-468
- Reuter-Lorenz PA, Jonies J, Smith EE, Hartley A, Miller A, Marshuetz C und Koeppel RA (2000) Age Differences in the Frontal Lateralization of Verbal and Spatial Working Memory Revealed by PET. *Journal of Cognitive Neuroscience* 12(1): 174-187
- Robertson CE, Kravitz DJ, Freyberg J, Baron-Cohen S und Baker CI (2013) Slower Rate of Binocular Rivalry in Autism. *Journal of Neuroscience* 33(43): 16983-16991
- Rock I und Palmer S (1990) The Legacy of Gestalt Psychology. *Scientific American* 263(6): 48-61
- Rock I, Hall S und Davis J (1994) Why Do Ambiguous Figures Reverse?. *Acta Psychologica* 87:33-59
- Rubin E (1921) Visuell wahrgenommene Figuren, Studien in psychologischer Analyse mit 13 Abbildungen, aus dem dänischen übersetzt nach „Synsoplevede Figurer“ von 1915, Glydendalske Boghandel, Kopenhagen. Übersetzung von Dr. phil. Peter Collett
- Salthouse TA (1994) The Aging of Working Memory. *Neuropsychology* 8(4) 535-543
- Salthouse TA (2010) Selective Review of Cognitive Aging. *Journal of the International Neuropsychological Society* 16: 754-760
- Schouten B, Troje NF, Brooks A, Van der Zwan R und Verfaillie K (2010) The Facing Bias in Biological Motion Perception: Effects of Stimulus Gender and Observer Sex. *Attention, Perception and Psychophysics* 72(5): 1256-1260

- Schwarzkoopp T, Jost K und Mayr U (2016) Early Selection Versus Late Correction: Age-related Differences in Controlling Working Memory Contents. *Psychology and Aging* 31(5): 430-441
- Scocchia L, Valsecchi M und Triesch J (2014) Top-down Influences on Ambiguous Perception: The Role of Stable and Transient States of the Observer. *Frontiers in Human Neuroscience* 8. Article 979: 1-18
- Sereno MI, Dale AM, Reppas JB, Kwong KK, Belliveau JW, Brady TJ, Rosen BR und Tootell RBH (1995) Borders of Multiple Visual Areas in Humans Revealed by Functional Magnetic Resonance Imaging. *Science* 268: 889-893
- Shannon RW, Patrick CJ, Jiang Y, Bernat E und He S (2011) Genes Contribute to the Switching Dynamics of Bistable Perception. *Journal of Vision* 11(3): 1-7
- Snowden RJ und Kavanagh E (2006) Motion Perception in the Aging Visual System: Minimum Motion, Motion Coherence, and Speed Discrimination Thresholds. *Perception* 35: 9-24
- Solfrizzi V, Scafato E, Seripa D, Lozupone M, Imbimbo BP, D'Amato A, Tortelli R, Schilardi A, Galluzzo L, Gandin C, Baldereschi M, Di Carlo A, Inzitari D, Daniele A, Sabbà C, Logroscino G und Panza F (2017) Reversible Cognitive Frailty, Dementia, and All-Cause Mortality. The Italian Longitudinal Study on Aging. *The Journal of Post-Acute and Long-Term Care Medicine* 18(1): 89.e1-89.e8
- Sterzer P und Kleinschmidt A (2007) A Neural Basis for Inference in Perceptual Ambiguity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104(1): 323-328
- Sterzer P, Kleinschmidt A und Rees G (2009) The Neural Bases of Multistable Perception. *Trends in Cognitive Sciences* 13(7): 310-318
- Stoner GR, Albright TD und Ramachandran VS (1990) Transparency and Coherence in Human Motion Perception. *Nature* 344: 153-155
- Thier P, Haarmerier T und Ignashchenkova A (2002) The Functional Architecture of Attention. *Current Biology* 12(5): R158-R162

- Thorpe S, Fize D und Marlot C (1996) Speed of Processing in the Human Visual System. *Nature* 381: 520-522
- Thorpe SJ (2009) The Speed of Categorization in the Human Visual System. *Neuron* 62: 168-170
- Tootell RBH, Dale AM, Sereno MI und Malach R (1996) New Images from Human Visual Cortex. *TINS* 19(11): 481-489
- Tootell RBH, Tsao D und Vanduffel W (2003) Neuroimaging Weighs In: Humans Meet Macaques in "Primate" Visual Cortex. *J. Neurosci.* 23(10): 3981-3989
- Toppino TC und Long GM (1987) Selective Adaption with Reversible Figures: Don't Change That Channel. *Perception and Psychophysics* 42(1): 37-48
- Trick GL und Silverman SE (1991) Visual Sensitivity to Motion: Age-related Changes and Deficits in Senile Dementia of the Alzheimer type. *Neurology* 41: 1437-1440
- Ungerleider LG und Mishkin M (1982) Two Cortical Visual Systems: 549-586 in Ingle DJ, Goodale MA und Mansfield RJW. *Analysis of Visual Behavior*. MIT Press Cambridge
- Van de Cruys S, Schouten B und Wagemans J (2013) An Anxiety-induced Bias in the Perception of a Bistable Point-light Walker. *Acta Psychologica* 144: 548-553
- Van Essen DC und Maunsell JHR (1983) Hierarchical Organization and Functional Streams in the Visual Cortex. *TINS* 6(9): 370-375
- Van Loon AM, Knapen T, Scholte HS, John-Saaltink ES, Donner TH und Lamme VAF (2013) GABA Shapes the Dynamics of Bistable Perception. *Current Biology* 23: 823-827
- VanRullen R (2006) The Continuous Wagon Wheel Illusion is Object-based. *Vision Research* 46: 4091-4095

- VanRullen R, Reddy L und Koch C (2006). The Continuous Wagon Wheel Illusion is Associated with Changes in Electroencephalogram Power at Approximately 13 Hz. *J Neurosci* 26(2): 502-507
- VanRullen R (2007) The Continuous Wagon Wheel Illusion Depends On, But Is Not Identical to Neuronal Adaption. *Vision Research* 47: 2143-2149
- VanRullen R und Dubois J (2011) The Psychophysics of Brain Rhythms. *Frontiers in Psychology* 2: 1-10
- Vellage A, Becke A, Strumpf H, Baier B, Schönfeld MA Hopf J und Müller NG (2016) Filtering and Storage Working Memory Networks in Younger and Older Age. *Brain and Behavior* 6: 1–10. e00544, doi: 10.1002/brb3.544
- Vierck E, Porter RJ, Luty SE, Moor S, Crowe MT, Carter JD Inder ML und Joyce PR (2013) Further Evidence for Slow Binocular Rivalry Rate as a Trait Marker for Bipolar Disorder. *Australian and New Zealand Journal of Psychiatry* 47(4): 371-379
- Vogel EK, Woodman GF und Luck SJ (2001) Storage of Features, Conjunctions, and Objects in Visual Working Memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 27(1): 92-114
- Vogel EK und Machizawa MG (2004) Neural Activity Predicts Individual Differences in Visual Working Memory Capacity. *Nature* 428: 748-751
- Vogel EK, McCollough AW und Machizawa MG (2005) Neural Measures Reveal Individual Differences in Controlling Access to Working Memory. *Nature* 438: 500-503
- Wandell BA (1999) Computational Neuroimaging of Human Visual Cortex. *Ann. Rev. Neurosci.* 22: 145-173
- Warren WH, Blackwell AW und Morris MW (1989) Age Differences in Perceiving the Direction of Self-Motion from Optical Flow. *Journal of Gerontology: Psychological Sciences* 44(5): 147-153

Wässle H und Boycott BB (1991) Functional Architecture of the Mammalian Retina. *Psychological Reviews* 71(2): 447-480

Wilson FAW, Scialoja SPO und Goldman-Rakic PS (1993) Dissociation of Object and Spatial Processing Domains in Primate Prefrontal Cortex. *Science* 260: 1955-1958

Windmann S, Wehrmann M, Calabrese P und Güntürkün O (2006) Role of the Prefrontal Cortex in Attentional Control over Bistable Vision. *J. Cogn. Neurosci.* 18(3): 456-471

Zeki S (1990) A Century of Cerebral Achromatopsia. *Brain* 113: 1721-1777

## **7 Erklärung zum Eigenanteil**

Die Arbeit wurde in der Klinik für Neurologie am Universitätsklinikum Tübingen unter Betreuung von Prof. Dr. Thomas Haarmeier und Dr. Leopold Zizlsperger durchgeführt.

Die Konzeption der Studie erfolgte in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. Thomas Haarmeier und Dr. Leopold Zizlsperger.

Sämtliche Experimente wurden von mir in Zusammenarbeit mit Hanna Eitler-Klenk und Unterstützung durch Dr. Leopold Zizlsperger durchgeführt. Die Programmierung der visuellen Stimuli erfolgte durch Dr. Friedemann Bunjes (Hertie-Institut für klinische Hirnforschung, Tübingen).

Die statistische Auswertung erfolgte eigenständig nach Anleitung durch Prof. Dr. Thomas Haarmeier und Dr. Leopold Zizlsperger durch mich.

Ich versichere, das Manuskript sowie Abbildungen und Tabellen selbstständig verfasst zu haben und keine weiteren als die von mir angegebenen Quellen verwendet zu haben.

Tübingen, den 10. Januar 2017

Yvonne Rauscher

## **Danksagung**

Mein besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Prof. Dr. Thomas Haarmeier für die Betreuung meiner Dissertation. Durch ihn konnte diese Dissertation erst verwirklicht werden. Mit seiner fachlichen und wissenschaftlichen Kompetenz war er stets ein guter Ratgeber. Sein großes Engagement und seine Hilfsbereitschaft trugen wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit bei. Seine Freundlichkeit und humorvolle Art sind einmalig und unsere regelmäßigen Treffen der Arbeitsgruppe werden mir stets in guter Erinnerung bleiben. Vielen Dank dafür, lieber Thomas.

Dr. Leopold Zizlsperger danke ich vielmals für seine großartige Unterstützung. Mit seinem grenzenlosen Engagement, seiner außergewöhnlichen Hilfsbereitschaft sowie seiner fachlichen und wissenschaftlichen Kompetenz stand er mir in allen Belangen von Anfang an mit Rat und Tat zur Seite. Durch seine geduldige, freundliche und verständnisvolle Art schenkte er mir große Zuversicht und verhalf so zur Fertigstellung dieser Arbeit. Tausend Dank.

Ich danke Herrn Dr. Friedemann Bunjes für die Programmierung der visuellen Stimuli und die technische Unterstützung.

Meiner Studienkollegin Hanna Eitler-Klenk möchte ich für die harmonische und freundschaftliche Zusammenarbeit danken. Mit ihr gemeinsam erfolgte die Rekrutierung der Probanden sowie die Durchführung der Messungen zu den einzelnen Experimenten. Wir haben es immer wieder geschafft, uns gegenseitig zu motivieren und nicht aufzugeben. Ich hoffe, wir bleiben noch lange in Kontakt.

Ich möchte meinen Eltern und Geschwistern danken, die immer für mich da sind, an mich glauben und mich in meinem Wunsch, Medizin zu studieren, immer unterstützt haben. Es ist schön, dass es euch gibt.

Von ganzem Herzen danke ich Christian Rauscher. Durch deine grenzenlose Unterstützung und immerwährende Zuversicht hast du mir geholfen, den Glauben an mich selbst nicht zu verlieren und diese Arbeit fertig zu stellen. Ich schätze mich glücklich, dich an meiner Seite zu wissen.