

**MEG-Untersuchungen zur Maskierung und
Vorhersage der Wiedererkennung
natürlicher Szenen.**

D i s s e r t a t i o n

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard - Karls - Universität Tübingen

vorgelegt
von

Jochem Rieger
aus Bietigheim-Bissingen
2000

Tag der mündlichen Prüfung: 28.9.2000

Dekan: Prof. Dr. W. Wohlleben

1. Berichterstatter: Priv. Doz. Dr. K. Gegenfurtner

2. Berichterstatter: Prof. Dr. D. Varju

Danksagung

Ich danke Herrn Priv.-Doz. Dr. Karl Gegenfurtner für die Betreuung, hilfreiche Anregungen, Unterstützung und die kollegiale Zusammenarbeit bei der Durchführung dieses Projekts. Herrn Prof. Dr. Heinrich Bühlhoff danke ich dafür, daß ich diese Arbeit in der anregenden Atmosphäre des Max-Planck-Instituts durchführen konnte und daß er mein wissenschaftliches Vorankommen förderte. Herrn Prof. Dr. Deszö Varju danke ich, daß er durch sein Interesse diese Arbeit möglich machte.

Den Mitarbeitern des MEG-Zentrums, insbesondere Dr. Hubert Preißl, Dr. Christoph Braun, Jürgen Dax und Dipl. Phys. Nikolaus Weissko danke ich für die Einführung in die Technik des MEGs und in die Datenanalyse.

Mein Dank gilt auch allen Kolleginnen und Kollegen aus der Arbeitsgruppe Bühlhoff für anregende wissenschaftliche Diskussionen und Grillparties. Mein besonderer Dank gilt Dipl. Phys. Franz Plum für die Bereitstellung der Programme zur Support-Vektor-Klassifikation, Dr. rer. nat. Volker Franz für die Diskussionen der tieferen Gründe und diversen Xemacs-Kniffs und Dipl.-Ing. Philipp Georg, daß er mir bei Problemen mit Rechnern stets hilfsbereit zur Seite stand.

Meinen Eltern danke ich dafür, daß sie es mir ermöglichten, diesen Weg einzuschlagen und meiner Frau Silke Schicktanz für ihre tatkräftige Unterstützung und ihre Ungeduld.

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis 3

Kapitel 1

Nicht-invasive Techniken zur Untersuchung der Gehirnaktivität beim Menschen 5

- 1.1 Einleitung und Übersicht zur Untersuchung 5
- 1.2 Funktionelle Magnetresonanz-Tomographie (fMRT) 10
 - 1.2.1 Übersicht 10
 - 1.2.2 Grundlagen 12
 - 1.2.3 Meß- und Auswertungsstrategien 13
- 1.3 Positronen-Emissions-Tomographie (PET) 15
 - 1.3.1 Übersicht und Grundlagen 15
 - 1.3.2 Meß- und Auswertungsstrategien 16
- 1.4 Elektroenzephalogramm (EEG) 17
 - 1.4.1 Übersicht und Grundlagen 17
 - 1.4.2 Meß- und Auswertungsstrategien 22
- 1.5 Magnetoenzephalogramm (MEG) 25
 - 1.5.1 Übersicht, Grundlagen und Gegenüberstellung zum EEG 25
 - 1.5.2 Meß- und Auswertungsstrategien 30
- 1.6 Durchgeführte Experimente 32

Kapitel 2

Physiologische Grundlagen der visuellen Maskierung mit Mustern 35

- 2.1 Maskierung: Übersicht und Grundlagen 35
 - 2.1.1 Übersicht 35
 - 2.1.2 Maskierungstechniken und psychophysische Untersuchungen 36
 - 2.1.3 Physiologische Untersuchungen zur Maskierung 41
 - 2.1.4 Theorien zur Maskierung 51
- 2.2 Rückwärtsmaskierung mit Mustern 53
 - 2.2.1 Übersicht 53
 - 2.2.2 Methoden 55
 - 2.2.3 Ergebnisse 60
 - 2.2.4 Vorläufige Diskussion der Rückwärtsmaskierung 73
- 2.3 Vorwärtsmaskierung mit Mustern 77
 - 2.3.1 Methoden 77

2.3.2 Ergebnisse	80	
2.3.3 Vorläufige Diskussion der Vorwärtsmaskierung	90	
2.4 Diskussion der Maskierungsexperimente	93	
2.4.1 Zusammenfassung und Interpretation der Ergebnisse	93	
2.4.2 Vergleich der Ergebnisse und des Modells mit anderen Studien	95	
Kapitel 3	<i>Vorhersage der Wiedererkennungslleistung in einzelnen Meßdurchgängen</i>	103
3.1 Vorhersage von Verhalten mittels seiner neurophysiologischen Korrelate	103	
3.2 Datenaufbereitung und Merkmalsextraktion	108	
3.2.1 Datenaufbereitung	109	
3.2.2 Merkmalsextraktion	110	
3.3 Klassifikation	116	
3.3.1 χ^2 -Klassifikation	116	
3.3.2 Support-Vektor-Klassifikation	118	
3.3.3 Leave-one-out Kreuzvalidierung	124	
3.3.4 Randomisierungstest	125	
3.4 Methoden	127	
3.5 Ergebnisse	130	
3.5.1 Psychophysik	130	
3.5.2 Unterschiede zwischen richtigen und falschen Meßdurchgängen	133	
3.5.3 Datenaufbereitung und Reduktion	135	
3.5.4 χ^2 -Klassifikation	139	
3.5.5 Support-Vektor Klassifikation	143	
3.6 Diskussion der Wiedererkennungsvorhersage mit MEG	146	
Kapitel 4	<i>Abschließende Diskussion und Zusammenfassung</i>	153
Kapitel 5	<i>Literatur</i>	163
	Anhang	177
	Lebenslauf	179

Abkürzungsverzeichnis

2AFC	Two-Alternative-Forced-Choice, dtsh. zwei Alternativen Zwangswahlaufgabe
4AFC	Four-Alternative-Forced-Choice, dtsh. vier Alternativen Zwangswahlaufgabe
AEP	Auditorisch Evoziertes Potential
CGL	Corpus Geniculatum Laterale
Dm	Difference in subsequent memory
EEG	Elektroenzephalographie
EKP	Ereigniskorreliertes Potential
EMF	Evoziertes Magnetisches Feld
EP	Evoziertes Potential
EPSP	Exzitatorisches Postsynaptisches Potential
fA	femto Ampere (10^{-15}A)
fMRT	funktionelle Magnet-Resonanz-Tomographie
fT	femto Tesla (10^{-15}T)
ISI	Inter-Stimulus-Intervall: Zeit zwischen dem Abschalten des ersten Reizes und dem Anschalten des zweiten Reizes
ITK	Inferiorer Temporaler Kortex
MEG	Magnetoenzephalographie
MRT	Magnet-Resonanz-Tomographie
PET	Positronen-Emissions-Tomographie
SOA	Stimulus-Onset-Asynchrony: Zeit zwischen dem Beginn des ersten Reizes und dem Beginn des zweiten Reizes. Bei der hier durchgeführten Rückwärtsmaskierung ist die Darbietungszeit gleichbedeutend mit der SOA, da der Zielreiz dar-

gestellt wurde bis die Maske erschien

SVK Support-Vektor-Klassifikation

VEP Visuell Evoziertes Potential

Vp Versuchsperson

ZV Zielreiz-Verzögerung: Zeit zwischen dem Abschalten der Maske und dem Blitzen des Zielreizes

Nicht-invasive Techniken zur Untersuchung der Gehirnaktivität beim Menschen

1.1 Einleitung und Übersicht zur Untersuchung

Wollen wir verstehen, wie in unserem Gehirn sensorische Informationen aus unserer Umwelt verarbeitet werden und zu einer Wahrnehmung der Welt führen, reicht die Introspektion nicht aus. Auch mit reinen Verhaltensmessungen nähert man sich dem Untersuchungsgegenstand nur indirekt und Rückschlüsse auf interne Verarbeitungsprozesse sind nur begrenzt möglich. Ein umfassenderes Verständnis unserer Wahrnehmungsleistungen (und z.B. auch kognitiven Leistungen) erhalten wir erst dann, wenn auch das Organ, in dem sie produziert werden, näher untersucht wird. Beim Menschen war in der Vergangenheit der Zugang zu Gehirnfunktionen häufig auf die Untersuchung von Ausfällen von Leistungen infolge von Gehirnläsionen beschränkt. Dieser Ansatz hat jedoch gravierende Einschränkungen. Da die Gehirnläsionen meist ausgedehnte Gehirnbereiche betreffen, liegen bei den betroffenen Patienten zumeist eine ganze Reihe von Störungen vor. Diese erschweren es letztlich, einzelne Läsionseffekte isoliert zu betrachten. Zusätzlich sind die untersuchten Gruppen zumeist sehr klein und sie weisen heterogene Läsionen auf. Es ist daher wünschenswert, Untersuchungen auch am intakten Gehirn des Menschen durchführen zu können. Durch die rasante Entwicklung neuer und durch die Verfeinerung älterer Verfahren zur nicht-invasiven Messung von Gehirnaktivität ist es nun auch möglich, neurophysiologische Grundlagen der Wahrnehmungsleistungen am intakten Gehirn des Menschen zu untersuchen. In dieser Arbeit wird solch eine nicht-

invasive Methode, die Magnetoenzephalographie (MEG), mit psychophysischen Methoden kombiniert, um die Dynamik der Gehirnprozesse zu untersuchen, die bei der visuellen Wahrnehmung natürlicher Szenen ablaufen. Zum einen wurde der Ablauf früher kortikaler Verarbeitungsprozesse möglichst genau bestimmt. Zum anderen stand die Frage im Vordergrund, ob und wie gut man von MEG-Daten auf die Verarbeitungstiefe von natürlichen Szenen schließen kann.

In unserer natürlichen Umwelt nehmen wir einen Strom von visuellen Eindrücken auf, die viele Verarbeitungsschritte von der Retina bis zum Großhirn durchlaufen müssen, bevor sie uns zu Bewußtsein kommen. Die Verarbeitung der retinalen Abbilder der natürlichen Umgebung verläuft jedoch sehr schnell und wirkungsvoll, so daß wir schon in Bruchteilen von Sekunden auf neue visuelle Eindrücke reagieren können. Ein Ziel in dieser Untersuchung war, die Dynamik kortikaler Prozesse, die grundlegend für die Wahrnehmung natürlicher Szenen sind, zu charakterisieren und einen Zusammenhang zwischen Verhalten und Gehirnaktivität herzustellen. In früheren Untersuchungen des visuellen Systems waren die verwendeten Reize meist sehr einfach, z.B. Punktmuster oder Sinusgitter. Die Übertragbarkeit der Ergebnisse aus diesen Experimenten auf die visuelle Verarbeitung von Reizen aus unserer natürlichen Umgebung ist daher begrenzt. Aus diesem Grund wurden hier Photographien von natürlichen Szenen als Reize verwendet. Die Szenen wurden nur kurz dargeboten und die Verarbeitung zu exakt kontrollierten Zeitpunkten mit einer Maske gestört. In einem darauffolgenden Wiedererkennungstest konnte überprüft werden, ob die Versuchsperson ausreichend Informationen verarbeiten konnte, um die Szene wiederzuerkennen. Während der Darbietung der natürlichen Szene wurde das MEG vom gesamten Kopf aufgezeichnet. Es liefert Informationen über die Dynamik der Gehirnaktivität, die der Verarbeitung der natürlichen Szene zugrunde liegt. Das MEG eignet sich sehr gut zur Untersuchung dynamischer Eigenschaften von Gehirnaktivität, da es eine hervorragende zeitliche Auflösung mit einer akzeptablen räumlichen Auflösung verknüpft. Durch die Kombination der psychophysisch gemessenen Wiedererkennungsleistung mit den physiologischen Messungen war es möglich zu zeigen, daß späte kortikale

Verarbeitungsprozesse, die später als 150ms nach dem Erscheinen einer natürlichen Szene beginnen, unabhängig vom Vorhandensein einer neuronalen Repräsentation der visuellen Umwelt in frühen visuellen Arealen sind. Frühe Verarbeitungsprozesse, die innerhalb der ersten 150ms ablaufen, werden dagegen gestört, wenn in diesem Zeitabschnitt neue visuelle Informationen eintreffen. Berücksichtigt man die Zeit, die vergeht, bis das erste kortikale Signal meßbar ist (80ms), zeigt sich, daß diese frühen kortikalen Verarbeitungsprozessen in nur 70ms ausreichend Information auswerten, damit die Szene sicher wiedererkannt wird. Nach dieser Verarbeitungsdauer können die Versuchspersonen auch schon Objekte in den Szenen erkennen. Die späteren Verarbeitungsprozesse, die wahrscheinlich auf einer abstrakten neuronalen Repräsentation der Szene arbeiten, hatten in den hier durchgeführten Experimenten keinen Einfluß mehr auf die frühen Verarbeitungsprozesse. Diese Ergebnisse wurden durch die Kombination von Rück- und Vorwärtsmaskierung als psychophysische Methoden zusammen mit dem MEG als physiologische Meßmethode erzielt. Die Experimente werden im Kapitel 2 detailliert beschrieben und diskutiert.

In einem weiteren Experiment wurde untersucht, wie sich die kortikale Verarbeitung bei gründlicher gegenüber bei oberflächlicher Auswertung der natürlichen Szene im visuellen System unterscheidet. Dazu wurde die kortikale Verarbeitung bei später wiederkannten oder nicht wiedererkannten Szenen verglichen. Die ersten Unterschiede traten nach etwa 140ms in okzipito-temporalen Sensoren auf, also eher im späteren Anteil der oben beschriebenen Verarbeitungsprozesse. Auch spätere Unterschiede in der Gehirnaktivität waren zu finden, die wahrscheinlich Gedächtnisfunktionen widerspiegeln. In einem weiteren Analyseschritt wurde getestet, ob es möglich ist, bei den einzelnen Szenen anhand der im MEG gemessenen Gehirnaktivität vorherzusagen, ob eine Versuchsperson die Szene später wiedererkennen wird oder nicht. Dazu wurden die ersten 600ms Gehirnaktivität, die nach dem Erscheinen der Szene auftreten, verwendet. Die Vorhersagleistung wurde mit zwei Klassifikationsmethoden getestet, die ähnlich gute Ergebnisse lieferten. Bei der Methode, die etwas bessere Ergebnisse lieferte, konnten im Durchschnitt in ca. 86% aller Einzelmessungen aus der im MEG gemessenen Gehirnaktivität der Wiedererkennungserfolg der Versuchsperson vorhergesagt werden. Bei drei

der sieben Versuchspersonen war dies sogar bei 88% aller getesteten Szenen der Fall (ca. 300 Szenen pro Versuchsperson). Dieses Ergebnis zeigt, daß kognitive Prozesse im MEG mit ausreichender Genauigkeit erfaßt werden können, um mit großer Zuverlässigkeit Vorhersagen über späteres Verhalten zu machen. Dieses Experiment wird im Kapitel 3 ausführlich beschrieben und diskutiert.

Für die Diskussion der erzielten Resulte ist es notwendig, sie im Zusammenhang mit Ergebnissen, die mit anderen Untersuchungsmethoden erzielt wurden, zu betrachten. Darum werden einleitend zusätzlich zu den Grundlagen der Magnetoenzephalographie auch die Grundlagen der sonstigen häufig eingesetzten nicht-invasiven Methoden der Neurophysiologie dargestellt.

Die nicht-invasiven Methoden der Neurophysiologie, mit denen Gehirnfunktionen untersucht werden, werden auch unter dem Begriff der bildgebenden Verfahren zusammengefaßt. Im engeren Sinn handelt es sich hier nur um solche Verfahren, bei denen ein Bild des Gehirns erstellt und die Aktivität verschiedener Gehirnbereiche auf diesem überlagert dargestellt wird. Dieser Definition werden von den hier im folgenden vorgestellten Methoden eigentlich nur die Magnetresonanz-Tomographie (MRT, engl. Magnetic Resonance Imaging (MRI)) und die Positronen-Emissions-Tomographie (PET) gerecht. Inzwischen ist es jedoch üblich, auch andere nicht-invasive Verfahren wie die Elektroenzephalographie (EEG) und die Magnetoenzephalographie (MEG) als bildgebende Verfahren bezeichnen. Wichtige Forschungsbereiche, in denen diese Verfahren angewendet werden, sind die neuronalen Grundlagen der Wahrnehmung, der Aufmerksamkeit, des Gedächtnisses, der Entscheidungsfindung und der Handlungsplanung.

Zwischen den verschiedenen nicht-invasiven Methoden gibt es einige grundlegende Unterschiede. PET und funktionelle MRT (fMRT) basieren auf Änderungen des Metabolismus verschiedener Stoffe, des Blutflusses oder des Sauerstoffgehaltes des Blutes. Diese drei Faktoren sind zwar mit der zu untersuchenden neuronalen Aktivität gekoppelt, sie zeigen sie jedoch nur indirekt an. Die fMRT bietet eine sehr gute, die PET eine akzeptable räumliche Auflösung. Die zeitliche Auflösung ist bei beiden aller-

dings eher schlecht, so daß die Verfahren Mittelwerte der Gehirnaktivität über die Zeit liefern. Daher sind sie weniger dazu geeignet, Aussagen über die zeitliche Reihenfolge der Aktivierung verschiedener Gehirnbereiche zu machen. Dies liegt unter anderem an der langsamen Veränderung der erfaßten physiologischen Parameter (Sauerstoffgehalt des Blutes, Metabolismus oder Blutfluß). Verfahren wie EEG und MEG erfassen dagegen die neuronale Aktivität direkt. Mit ihnen ist es möglich, den Verlauf der Aktivierung unterschiedlicher Gehirnbereiche in 'Echtzeit' zu verfolgen. Hier stellt sich allerdings das Problem, daß zwei räumlich und zeitlich nahe beieinander liegende aktive Gehirnbereiche kaum als zwei getrennte Aktivitätsquellen unterschieden werden können, da die Signale an der Schädeloberfläche gemessen werden. Sie überlagern sich dort und treten, besonders im EEG, räumlich verschwommen auf. Da die genannten Methoden sich in ihren Vorteilen ergänzen, wird in aktuellen Arbeiten versucht, durch die Kombination von z.B. fMRT und EEG, die jeweiligen Vorteile zu nutzen, um umfassendere Informationen über Verarbeitungsprozesse im Gehirn zu erhalten.

Alle zur Zeit bei nicht-invasiven Untersuchungen von Gehirnfunktionen eingesetzten Techniken haben Beschränkungen, die entweder in der zeitlichen oder in der räumlichen Auflösung liegen. Die Beschränkungen können im gemessenen physiologischen Signal begründet sein oder auch in den physikalischen Eigenschaften des gemessenen Signales liegen. Um die Unterschiede und die Gemeinsamkeiten näher zu charakterisieren, werden für jede Methode (fMRT, PET, EEG, MEG) die wichtigsten technischen und physiologischen Grundlagen besprochen. Zusätzlich werden Beispiele von Untersuchungen angeführt, die einen Einblick in die, für die jeweilige Methode spezifische Herangehensweise an eine Fragestellung veranschaulichen sollen. Die Methoden fMRT und EEG werden etwas ausführlicher dargestellt, da sie in der aktuellen Forschung am weitverbreitetsten eingesetzt werden.

1.2 Funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT)

1.2.1 Übersicht

Die Gehirnfunktionen mittels funktioneller Magnetresonanztomographie zu untersuchen, ist relativ neu. Im Jahre 1991 gelang es erstmals einer Arbeitsgruppe am MRI Center des Massachusetts General Hospital, Gehirnfunktionen durch die Messung der Blutoxygenierung mittels Magnetresonanztomographie abzubilden. Heute können in den Gehirnen einzelner Personen Gebiete identifiziert werden, in denen z.B. die frühe visuelle Verarbeitung stattfindet oder in denen Bewegungsreize verarbeitet werden. Weiterhin können die Reaktionen auf Änderungen einfacher Reizeigenschaften wie Kontrast oder Farbe (DeYoe et al., 1994; Tootell et al., 1996; Wandell, 1999) oder auch komplexere Eigenschaften wie Form (Grill-Spector et al., 1998) untersucht werden. Aber auch umfassendere Leistungen wie Objekt- und Raumwahrnehmung (Aguirre et al., 1996), die emotionale Bewertung eines Reizes (Phillips et al., 1998), Funktionen des Arbeitsgedächtnisses (Wagner et al., 1999) und die Modulation der Gehirnaktivität durch Aufmerksamkeit (Behrmann & Haimson, 1999) werden mit dem fMRT untersucht. Magnetresonanztomographietechniken gehören zu den nicht-invasiven Untersuchungsmethoden, die prinzipiell unbeschränkt häufig an einem Probanden vorgenommen werden können.

Die Magnetresonanztomographen (MRT, Abbildung 1) werden im klinischen Alltag meist, ähnlich der Röntgen-Tomographie, zur dreidimensionalen Darstellung verschiedener Gewebe im Körper benutzt. Sie eignen sich aber auch sehr gut zur Messung des Sauerstoffgehaltes des Blutes (Blutoxygenierung), von dem man annimmt, daß er mit der lokalen Aktivität im Gehirn korreliert. Die Untersuchung von Gehirnaktivität mit fMRT ist so weit verbreitet, daß in der Zwischenzeit eine schon unüberschaubare Anzahl von Publikationen, in denen dieses Verfahren eingesetzt wurde, vorzufinden ist.



Abbildung 1. Ein im klinischen Einsatz üblicher Magnetresonanztomograph. Bei der Untersuchung befindet sich die Versuchsperson auf der Liege, die dann in die Bohrung des Magneten eingefahren wird. Wird die Gehirnaktivität untersucht, ist der Kopf zusätzlich noch von einer Spule umgeben, mit der das emittierte hochfrequente Wechselfeld erfasst wird. Diese Spule ist hier nicht dargestellt.

Die mit fMRT erstellten Bilder zeichnen sich durch ihre hohe räumliche Auflösung aus. Die räumliche Auflösung wird durch die Größe der Signalquelle (Venen) und das Verhältnis zwischen Signal und Rauschen bestimmt. In einem MRT mit einer Magnetfeldstärke von 1.5 Tesla werden räumliche Auflösungen bis ca. 1.5 mm erzielt.

Ein Nachteil dieser Methode ist jedoch die geringe zeitliche Auflösung ($>1s$), deren Ursache in der langsamen Änderung der Blutoxygenierung liegt. Da die Gehirnprozesse aber sehr viel schneller ablaufen (wenige hundertstel Sekunden) kann mit dem fMRT nur ein Mittelwertbild neuronaler Aktivität erlangt werden. Neuere Geräte, mit höheren Magnetfeldstärken, können allerdings ein schnelleres Signal, eine anfängliche Reduktion der Blutoxygenierung, die schon nach ca. 300ms auftritt, erfassen. Durch die Nutzung dieses Signals könnte in Zukunft die zeitliche Auflösung des Verfahrens verbessert werden. Eine gute Übersicht über die Grenzen der räumlichen und zeitlichen Auflösung im

fMRT geben Menon et al. (1999).

1.2.2 Grundlagen

Physiologische Grundlagen: Man unterscheidet zwei Techniken, die jeweils Magnetresonanzeffekte (s.u. physikalische Grundlagen) nutzen: die anatomische und die funktionelle Bildgebung. Bei der anatomischen Bildgebung kommt das Signal hauptsächlich von den Wasserstoffkernen (Protonen) des Gewebswassers und wird stark durch die lokale Umgebung beeinflusst (Fettgehalt des Gewebes etc.). Dadurch können verschiedene Gewebetypen unterschieden werden. Mit dieser Methode können z.B. dreidimensionale Bilder der anatomischen Struktur des Gehirns dargestellt werden.

Bei der funktionellen Bildgebung wird die Aktivierung eines Gehirnbereichs untersucht. Dazu wird die Tatsache benutzt, daß das Desoxyhämoglobin stärker paramagnetisch ist als das Oxyhämoglobin und das Niveau der Oxygenierung des Blutes mit der Stärke der neuronalen Aktivität lokal im Gehirn schwankt (Ogawa et al., 1990). Arteriell Blut ist zu ca. 100% oxygeniert. Durch den lokalen Sauerstoffverbrauch ist das venöse Blut nur noch zu ca. 60% oxygeniert. Verursacht ein Reiz verstärkte neuronale Aktivität, dann steigt, allerdings zeitlich verzögert, die lokale Versorgung mit oxygeniertem Blut an. Diese Kompensationsreaktion ist jedoch so stark, daß der Sauerstoffgehalt im venösen Blut lokal sogar etwas zunimmt, so daß das Verhältnis von oxygeniertem zu desoxygeniertem Blut in aktiven Gehirnbereichen erhöht ist. Im Magnetresonanzsignal wird die Änderung dieses Verhältnisses erfaßt. Es wird als das Blood-Oxygen-Level-Dependent (BOLD) Signal bezeichnet. Die BOLD-Technik mißt die neuronale Aktivität somit indirekt über die Änderung des Blutoxygenierungsniveaus. Kwong et al. (1992) konnten zeigen, daß die Schwankungen des Blutoxygenierungsniveaus im neuronalen Gewebe ausreichen, um Rückschlüsse auf die neuronale Aktivität durch visuelle Reize zu erfassen. Die aktivierten Gehirnbereiche werden bestimmt, indem man die funktionellen Daten mit anatomischen Bildern, die in derselben Sitzung aufgenommen werden, überlagert.

Physikalische Grundlagen: Die MRT basiert auf dem Kernspineffekt. Dieser soll kurz am Beispiel des Protons erläutert werden. Ein Proton kann als rotierende Ladung aufgefaßt werden und ist damit auch ein magnetischer Dipol, ähnlich einer Kompaßnadel. Legt man ein starkes äußeres Magnetfeld (üblicherweise 1-6 Tesla) an, so richten sich die magnetischen Dipole parallel oder antiparallel dazu aus. Da die parallele Ausrichtung zum äußeren Magnetfeld energetisch etwas günstiger ist, resultiert eine geringe Gesamtmagnetisierung. Diese bildet die Basis des im MRT gemessenen Signales. Die Messung des Signales im MRT geschieht, indem die Richtung der Gesamtmagnetisierung durch die Überlagerung mit einem zusätzlichen Wechselfeld vorübergehend gestört wird. Die Protonen beginnen, ähnlich einem Kreisel, durch die Störung phasenkohärent zu präzessieren, d.h. sie rotieren in derselben Phasenlage um den Richtungsvektor des äußeren Magnetfeldes. Entfernt man das zusätzliche Wechselfeld, so stellt sich langsam wieder der Grundzustand ein. Bei diesem Übergang wird die zugeführte Energie wieder als ein Hochfrequenz-Signal, dessen Frequenz von der Stärke des äußeren Magnetfeldes abhängt, abgegeben.

Aus der abgestrahlten Energie können mehrere Informationen gewonnen werden. Zum einen kann die Zeitkonstante des Wiederausrichtens des Summenvektors entlang des äußeren Magnetfeldes (T_1) bestimmt werden und zum anderen kann der Abfall der Magnetisierung in der Auslenkungsebene durch den Verlust der Phasenkohärenz der präzessierenden Kerne (T_2^*) gemessen werden. Der Verlust der Phasenkohärenz geschieht aufgrund von Inhomogenitäten im Gewebe und im angelegten Magnetfeld. Die Zeitkonstante T_2^* kann höchstens so groß wie die Zeitkonstante T_1 sein. Beim BOLD-Signal ergeben sich Schwankungen in der Signalstärke, weil sich die paramagnetischen Eigenschaften von oxygeniertem und desoxygeniertem Blut unterscheiden. Dadurch kann das jeweilige lokale Verhältnis im Gehirn erfaßt werden.

Eine Übersicht zu den physikalischen und physiologischen Grundlagen sowie der Datenakquisition geben z.B. Skalej et al. (1992) und Grodd et al. (1994).

1.2.3 Meß- und Auswertungsstrategien

Bei BOLD-Messungen interessiert man sich zumeist dafür, wie bestimmte experimen-

telle Parameter (Farbe, Bewegung oder Objektklasse) die lokale neuronale Aktivierung verändern. Das BOLD-Signal wird daher in zwei Untersuchungsbedingungen gemessen, die sich nur in dem zu untersuchenden Aspekt der neuronalen Verarbeitung unterscheiden sollten. Dann werden die Differenzen der gemessenen Signale gebildet und mittels statistischer Tests bewertet. Von den Gehirnbereichen, in denen einen signifikanter Aktivierungsunterschied auftritt, wird angenommen, daß sie für die Verarbeitung dieses Reizaspekts wichtig sind. Diese Orte im Gehirn werden häufig auch als 'Zentren' angesehen, in der dieser spezielle Reizaspekt, wie z.B. Farbe, Bewegung oder Gesichter, verarbeitet wird. Die Aussagekraft der so gezogenen Schlüsse und die Zugehörigkeit eines Gehirnbereichs zu einem 'Zentrum' hängt von mehreren Faktoren ab:

- I. Die Verarbeitungen in den beiden Aufgaben sollten sich tatsächlich nur in den angenommenen Aspekten unterscheiden.
- II. Für die statistische Entscheidung muß eine Signifikanzschwelle gesetzt werden. Nach dieser werden manche Gehirnbereiche als an der Aufgabe beteiligt angesehen, andere müssen jedoch ausgeschlossen werden. Die Wahl der Höhe dieser Schwelle ist den Untersuchenden weitgehend freigestellt.
- III. Bei einer festen Signifikanzschwelle hängt der Einschluß bzw. der Ausschluß eines Gehirnbereichs auch vom Verhältnis zwischen Signal und Rauschen des Tomographen ab.

Wurde solch ein 'Zentrum' definiert, wird in folgenden Untersuchungen oft zuerst das Zentrum lokalisiert und dann nur noch die durch einen Reiz oder eine Aufgabe verursachte Aktivitätsänderung in diesem Zentrum betrachtet. Dadurch wird jedoch der Beitrag anderer Gehirnbereiche zu dem untersuchten Wahrnehmungsprozeß vernachlässigt und es kann insgesamt ein statisches Bild von Zentren im Gehirn entstehen, die der dynamischen Natur von Gehirnprozessen und der verteilten Verarbeitung, wie sie mit anderen Methoden gefunden wird, nicht gerecht wird.

Diese Schwierigkeiten können teilweise umgangen werden, wenn die Reize bzw. die

Aufgaben in mehreren Stufen variiert werden und man die Stärke des gemessenen Signals auch in anderen Gehirnbereichen mit den Stufen der Aufgaben korreliert. Mit dieser mehrstufigen Methode kann man vom einfachen 'Abbilden' von Gehirnfunktionen zu quantitativen Aussagen kommen. Weiterhin können damit auch funktionelle Zusammenhänge zwischen verschiedenen Gehirnbereichen untersucht werden.

1.3 Positronen-Emissions-Tomographie (PET)

1.3.1 Übersicht und Grundlagen

Die PET wird schon seit den frühen 80er Jahren zur Untersuchung von Gehirnfunktionen eingesetzt (Fox et al., 1984). Bei der PET werden physiologisch relevante Stoffe mit radioaktiven Isotopen markiert (sog. Tracer), die Positronenstrahlung abgeben (z.B. O^{15} , C^{11} , N^{13} , F^{18}). Diese Stoffe werden den Versuchspersonen oder den Patienten intravenös verabreicht. So kann z.B. Gehirnaktivität, ähnlich wie beim fMRT, über die lokale Stärke des Blutflusses gemessen werden, indem man radioaktiv markiertes Wasser in die Halsarterie injiziert. Die abgegebenen Positronen interagieren im Gewebe sehr schnell mit Elektronen. Die bei der Vernichtungsreaktion entstehende Energie wird in Form von zwei Gammastrahlen, die sich in entgegengesetzte Richtungen bewegen, freigesetzt. Der Kopf der Versuchsperson ist bei der PET in Ringen von Detektoren positioniert. Da die beiden Gammastrahlen in entgegengesetzte Richtungen abgegeben werden, werden nur gleichzeitige Detektionen aus gegenüberliegenden Sensoren aufgezeichnet. Die Verwendung mehrerer Detektorringe ermöglicht die Messung der Strahlung simultan am ganzen Kopf. Mit tomographischen Methoden kann dann die räumliche Verteilung der radioaktiven Substanzen relativ genau bestimmt werden. Zur Herstellung der radioaktiven Isotope, die eine sehr kurze Halbwertszeit haben (zwischen 2 und 100 min), ist ein Zyklotron, ein Beschleuniger für Atomkerne und Ionen, notwendig. Wegen der kurzen Halbwertszeiten der darin hergestellten radioaktiven Isotope darf die chemische Synthese der Tracer nicht zu langwierig sein. Auf die Problematik der Verteilungskinetik des Tracers über Blutfluß und Diffusion wird hier nicht eingegangen. Für eine Übersicht siehe z.B. Toga und Maziotta (1996). Da bei dieser Methode die Versuchsperson mit radioaktiver Strahlung

belastet wird, ist sie nicht beliebig häufig wiederholbar und ist im eigentlichen Sinne keine nicht-invasive Methode. Die räumliche Auflösung ist schlechter als beim fMRI und liegt im Zentimeter-Bereich. Die zeitliche Auflösung liegt bei mehreren zehn Sekunden.

1.3.2 Meß- und Auswertungsstrategien

Der große Vorteil der PET ist ihr breites Anwendungsspektrum, so daß die Messung der Änderung neuronaler Aktivität nur einen begrenzten Teil der Möglichkeiten darstellt. In fast jedem physiologischen Prozeß kommen Stoffe vor, die zumindest eines der vier oben genannten chemischen Elemente enthalten und als Tracer markiert werden können. Manche Vorgänge können auch mit mehreren Tracern untersucht werden. Bei funktionellen Untersuchungen kann z.B. radioaktiv markierte Glucose injiziert werden, um im Gehirn die lokale Änderung der Metabolismusrate bei einer bestimmten Aufgabe zu untersuchen. Durch die Injektion von radioaktiv markiertem Wasser kann die regionale Änderung der Durchblutung bei einer Aufgabe bestimmt werden, die, wie oben erwähnt, mit der lokalen Aktivierung der Nervenzellen korreliert. Mit der PET ist es auch möglich, die räumliche Verteilung und Aktivierung neuronaler Netzwerke zu untersuchen, die durch ihre Neurotransmitter definiert werden. Markierte Substanzen können auch in einen biochemischen Pfad eingeschleußt werden, um seine Kinetik zu untersuchen. PET ist daher eine Methode, die weit über das Studium der Gehirnaktivierung hinaus eingesetzt werden kann.

Bei der Untersuchung kognitiver oder sensorischer Aktivierung ist das experimentelle Design und die Analyse zumeist sehr ähnlich zum fMRT. Eines der verbreitetsten Programme für die statistische Analyse von fMRT-Daten (Statistical Parametric Mapping, Abk. SPM (Frackowiak et al., 1997) wurde ursprünglich für die Analyse von PET-Daten entwickelt. Beim PET werden bei Aktivierungsstudien, wie beim fMRT, Differenzen zwischen den Aktivierungen aus zwei experimentellen Bedingungen gebildet, die sich möglichst nur in einem Gehirnprozeß unterscheiden sollen. Die Gültigkeit der Ergebnisse ist auch hier durch die Gültigkeit dieser Annahme beschränkt. In einer PET-Studie muß eine Versuchsperson immer wieder dieselbe Aufgabe aus-

führen (Blockdesign). Die Dauer hängt von der Halbwertszeit des verwendeten Tracers ab. Weiterhin müssen häufig mehrere solcher geblockten Messungen durchgeführt werden. Daher kann die gefundene Aktivitätsdifferenz zusätzlich durch Habituations- und Lerneffekte verfälscht werden. Um eine größere statistische Aussagekraft für das Aufweisen von Differenzen zu erlangen, werden aus diesen Gründen in vielen PET oder MRI-Studien - aber auch bei anderen Verfahren - die gefundenen Aktivitätsverteilungen über mehrere Versuchspersonen hinweg gemittelt. Da sich die Gehirn Anatomie zwischen den Versuchspersonen unterscheiden kann, muß die räumliche Überlagerung nach plausiblen Kriterien geschehen (z.B. Zeki et al., 1991).

1.4 Elektroenzephalogramm (EEG)

1.4.1 Übersicht und Grundlagen

Die erste Messung eines EEGs beim Menschen ist Hans Berger im Jahre 1924 gelungen. Er konnte bei entspannter Wachheit eine starke Spontanaktivität, die im Bereich des Hinterkopfs auftritt, ableiten. Im EEG wird die neuronale Aktivität direkt erfaßt. Es hat daher eine vorzügliche zeitliche Auflösung, die im Bereich von Millisekunden liegt. Die räumliche Auflösung ist jedoch schlechter als beim fMRI, kann aber durch mathematische Verfahren verbessert werden. Bei der Auswertung des EEGs finden daher zeitliche Aspekte des gemessenen Signals besondere Beachtung.

Die neurophysiologische Ursache des im EEG gemessenen Signales liegt in dem geringen elektrischen Strom, der bei der Aktivierung der Nervenzellen fließt (Abbildung 2). Kommt es an der Präsynapse zur Transmitterausschüttung, dann bewirkt diese postsynaptisch die Änderung der Permeabilität der Membran der Neuronen für bestimmte Ionen. Bei exzitatorischen Synapsen kommt es zu einem Einstrom von positiv geladenen Natrium-Ionen aus der extrazellulären Umgebung der Synapse in den Dendriten des Neurons. Der Einstrom von Na^+ -Ionen bewirkt die Depolarisierung des Inneren der Nervenzelle, die im Ruhezustand ein Potential von ca. -70mV gegenüber dem Extrazellulärraum hat. Diese Potentialänderung wird als ein exzitatorisches postsynaptisches Potential

(EPSP) bezeichnet.

Aus physikalischer Sicht kann die exzitatorische Synapse als (negative) Stromsenke angesehen werden. Proximal zum Zellsoma werden die Natrium-Ionen aktiv aus der Zelle heraus transportiert. Dieser Bereich des extrazellulären Raums kann als (positive) Stromquelle aufgefaßt werden. Zwischen der Stromquelle und der Stromsenke entsteht beim EPSP im Extrazellulärraum ein Spannungsgefälle, das an der Stromsenke negativ und an der Stromquelle positiv ist. Die extrazellulären Ströme, sie wer-

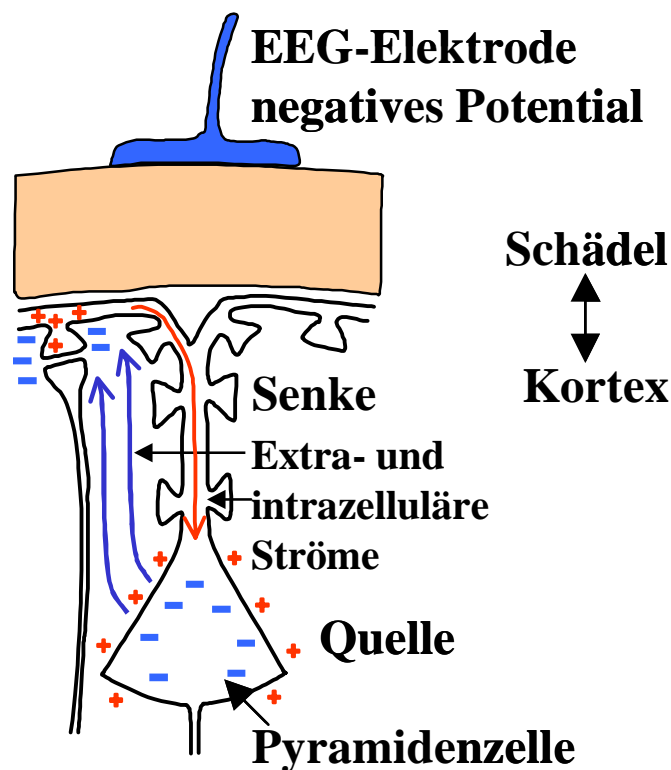


Abbildung 2. Ein Modell für die Entstehung der im EEG meßbaren Potentiale. An den Pyramidenzellen in der grauen Substanz des Kortex wird durch die Transmitterausschüttung eines vorgeschalteten Neurons an den apikalen Dendriten ein EPSP ausgelöst. Dadurch kommt es zum Einstrom von Kationen und die Synapse erscheint vom extrazellulären Medium betrachtet als Stromsenke. Im tiefer liegenden Zellsoma werden Kationen aktiv in den Extrazellulärraum ausgepumpt. Dieses System kann als ein Stromkreis mit einer Batterie, in der der intrazelluläre Strom fließt aufgefaßt werden. Im Extrazellulärraum fließt ein passiver Ohm'scher Strom zwischen den Polen, der teilweise in den EEG-Elektroden erfaßt wird (Nach Birbaumer et al., (1996)).

den auch als Volumenströme bezeichnet, können durch den Schädel bis an die EEG-Elektroden dringen und ergeben das im EEG gemessene Signal. Die Zellmembran mit ihrem hohen Widerstand trennt das extra- und das intrazelluläre Kompartiment voneinander ab, daher ist innerhalb der Zelle das Verhältnis von Stromquelle zu Stromsenke genau umgekehrt. Solch eine Konfiguration ist im Prinzip mit einem Stromkreis mit einer Batterie vergleichbar. Im Stromkreis fließt im Extrazellularraum ein Ohm'scher Strom entlang des elektrischen Feldes von der Quelle zur Senke und innerhalb der Zelle (der Batterie) fließt ein Strom von der Senke zur Quelle, also vom Dendriten zum Zellsoma. Aus Entfernungen, die groß gegenüber dem Abstand von Stromquelle (Zellsoma) und Stromsenke (Dendrit) sind, stellt sich diese Anordnung als ein Stromdipol dar (Peters et al., 1995).

Ein einzelnes postsynaptisches Potential an einer Synapse verursacht ein Dipolmoment von ca. $20\text{fA}\cdot\text{m}$ (Hämäläinen et al., 1993). Die Dipolmomente eines aktivierten Gehirnbereichs liegen in der Größenordnung von $10\text{nA}\cdot\text{m}$. Nimmt man nur 10^3 Synapsen pro Neuron und 10^5 Neuronen in einem Quadratmillimeter Kortex an, dann wäre es, da sich die Dipolmomente von einzelnen Synapsen addieren, ausreichend, wenn weniger als 10 Synapsen pro Neuron in einem Quadratmillimeter Kortex aktiviert würden, um ein meßbares Signal zu erzeugen. Da im EEG aber der Abstand der Elektrode zur neuronalen Aktivität gegenüber der Ausdehnung dieser Vorgänge groß ist, löschen sich die elektrischen Felder aus benachbarten kortikalen Bereichen mit entgegengesetzten Volumenströmen zumindest teilweise aus. Daher müssen viel größere Gehirnbereiche aktiviert sein, um ein im EEG meßbares Signal zu erhalten (Hämäläinen et al., 1993).

Die gegenseitige Auslöschung der elektrischen Felder ist auch durch lokale Wechselwirkungen der Volumenströme unterschiedlich orientierter Neuronen möglich. Die Messung eines elektrischen Potentials aus größerer Entfernung zu einer neuronalen Struktur ist daher nur möglich, wenn die Neuronen, die sie verursachen, parallel angeordnet sind und mehr oder weniger gleichzeitig aktiviert werden. Im Kortex sind die Pyramidenzellen vertikal zur Kortexoberfläche orientiert; ihre apikalen Dendriten liegen in den oberflächlichen, die Zellsomata in den tieferen Schichten des Kortex. Werden viele solcher Zellen

gleichzeitig durch EPSPs an den apikalen Dendriten aktiviert, ergibt sich an der Kortexoberfläche ein negatives Nettopotential (s.o.), das mit einer am Schädel oberflächlich angebrachten Elektrode im EEG meßbar ist. Im EEG werden negative Oberflächenpotentiale deshalb als Aktivierung des kortikalen Gewebes interpretiert. Allgemein wird davon ausgegangen, daß Aktionspotentiale und inhibitorische postsynaptische Potentiale (IPSP), wenn überhaupt, nur einen geringen Beitrag zum EEG liefern. Bei den Aktionspotentialen führt die lokale Anordnung von Stromquellen und Senken zum schnellen Abfall des elektrischen Potentials. Bei den inhibitorischen Synapsen gilt das selbe Argument und zusätzlich stellen sie nur einen sehr geringen Anteil der Synapsen im Gehirn. Auch die Dynamik der elektrischen Aktivität spricht für einen starken Beitrag der EPSPs im EEG. Während ein Aktionspotential in wenigen Millisekunden abgeschlossen ist, dauert ein EPSP zwischen mehreren zehn bis mehreren hundert Millisekunden. EPSPs von verschiedenen Synapsen oder Zellen überlagern sich daher zeitlich stärker und ergeben in der Summe eher ein meßbares Signal (z.B. Lopes da Silva & van Rotterdam, 1982; Nunez, 1987).

In der praktischen EEG-Messung wird die Verteilung des elektrischen Potentials am Kopf mit mehreren, nach einer Standardanordnung (Jasper, 1958) angebrachten Elektroden, gegen eine oder mehrere Referenzelektroden, die an den Ohren oder im Gesicht befestigt sind, gemessen. Die elektrischen Potentiale im EEG sind sehr klein und betragen beim gesunden Menschen bis zu ca. $75\mu\text{V}$ (μV = millionstel Volt).

Bei der Interpretation der im EEG gemessenen Potentiale sind einige Aspekte zu beachten. So muß zum Beispiel die neuronale Quelle eines Potentials nicht unbedingt direkt unter der Elektrode, in der es gemessen wurde, liegen. Werden große Kortexbereiche aktiviert, können die Volumenströme so weit reichen, daß z.B. die Aktivierung des okzipital (am Hinterkopf) gelegenen visuellen Kortex noch in frontalen, an der Stirn gelegenen, Elektroden zu meßbaren Potentialveränderungen führt. Dies ist ein Grund, warum die im EEG gemessenen Potentialverteilungen in Abhängigkeit von Aktivitätsstärke und Lagetiefe der aktiven Gehirnregion räumlich verschwommen sind. Eine andere Ursache für die weite räumliche Verteilung der Potentiale besteht in

den großen Leitfähigkeitsunterschieden der Gewebe zwischen Gehirn und Elektrode. Durch diese Unterschiede kommt es an den Grenzflächen zwischen den Geweben zur Verzerrung der Potentialverteilung.

Ein durch EPSPs aktivierter Kortextbereich weist an seiner Oberfläche ein negatives Potential auf. Da die Kortexoberfläche zumeist zur Schädeloberfläche hin gerichtet ist oder senkrecht dazu steht, werden negative Potentiale bzw. eine 'Negativierung' als Aktivierung eines Gehirnbereiches interpretiert. 'Positivierungen' sind im geschilderten Modell dagegen schwieriger zu interpretieren. Es wird angenommen, daß Positivierungen aus Gehirnbereichen stammen, in denen die Kortexoberfläche abgewandt von der Schädeloberfläche liegt. Das ist z.B. bei Kortextarealen an der Schädelbasis der Fall.

Außerdem muß beachtet werden, daß jede Potentialmessung eine Referenz erfordert. Eine Positivierung an den EEG-Elektroden kann auch durch die Aktivitätszunahme eines Gehirnbereiches, dessen Potential mit der Referenz erfaßt wird, verursacht werden. Die Wahl der Referenz spielt daher bei der Ableitung des EEGs eine kritische Rolle. Sie sollte möglichst dort angebracht werden, wo keine Potentialveränderungen zu erwarten sind. Generell sollte man beim Vergleich von EEG-Studien immer auch die verwendete Referenz beachten.

Es gibt verschiedene Ansätze, das Problem der Referenz zu umgehen. Der einfachste Ansatz ist, die mittlere Referenz (Average Reference) zu verwenden, d.h. das Mittel über alle gemessenen Potentiale zu berechnen und als Referenz zu benutzen. Hinter diesem Vorgehen steckt die Annahme, daß alle über den Kopf fließenden Volumenströme in der Summe Null ergeben und damit auch das elektrische Potential im Mittel über den Kopf gleich Null ist. Für diese Annahme muß aber gewährleistet sein, daß die Potentialverteilungen mit ausreichender Dichte und gleichmäßiger Verteilung über den Kopf gemessen werden. Bei Messungen mit wenigen Elektroden, bei denen die Potentialverteilung nicht hinreichend erfaßt wird, kann diese Methode dagegen nicht angewendet werden. Einen weiteren referenzfreien Ansatz bietet die Berechnung der Quellstromdichte. Die Quellstromdichte ist die Verteilung und Stärke der Stromquellen sowie der Stromsenken über den Schädel (Nunez, 1981; Perrin et al., 1989). Mathematisch betrachtet, handelt es

sich um die zweite Ableitung über die räumliche Verteilung der gemessenen Potentiale. Die berechneten Quellstromdichten haben den weiteren Vorteil, daß sie räumlich weniger verschmiert sind als die Potentiale. Zusätzlich kann die Quellstromdichte auf die darunter liegenden Kortextbereiche projiziert werden, um aktive Gehirnbereiche zu bestimmen (Gevins et al., 1995).

Auch die Dipolanalyse ist ein referenzfreier Ansatz. Bei diesem Ansatz berechnet man die Lage, die Stärke und die Orientierung von sogenannten äquivalenten Stromdipolen, die aktivierte Gehirnbereiche repräsentieren sollen und die gemessene Potentialverteilung erklären. Auf die Dipolanalyse wird bei der Besprechung des MEGs (Abschnitt 1.5.2) näher eingegangen. In diesem Abschnitt wird auch ein Vergleich zwischen EEG und MEG erfolgen, wobei auch die Vorteile des MEGs bezüglich der oben angesprochenen Mehrdeutigkeiten im EEG dargestellt werden.

1.4.2 Meß- und Auswertungsstrategien

Da die im EEG gemessenen Potentiale sehr klein sind, überdecken störende Einstrahlungen, z.B. vom elektrischen Netz, die von der Gehirnaktivität verursachten Potentiale meist stark. Das Verhältnis zwischen Signal und Rauschen ist im EEG mit 0.05:1 bis 1:1 sehr niedrig (Regan, 1989). Die von einem dargebotenen Reiz ausgelöste Gehirnaktivität wird zudem von parallel ablaufender Gehirnaktivität überlagert, die sich im EEG so stark ausprägt, daß die vom Reiz verursachte Aktivität durch bloße Ansicht der Daten der einzelnen Messungen nicht mehr erkennbar sind. Um die durch einen Reiz ausgelösten Aktivierungen zu bestimmen, ist es daher in der Regel notwendig, über eine Reihe von Einzelmessungen zu mitteln. Bei der Mittelung werden die Einzelmessungen am Zeitpunkt des Auftretens des Ereignisses überlagert. Gehirnaktivität, die in einer festen Phasenbeziehung zum Ereignis steht, bleibt bei der Mittelung erhalten. Dagegen wird Gehirnaktivität, die sich gegenüber dem Ereignis zufällig verändert, ausgelöscht. Werden die Einzelmessungen als statistisch unabhängig angenommen, nimmt der Anteil des Rauschen mit der Wurzel aus der Anzahl der Messungen ab. Die Mittelwerte werden als ereigniskorrelierte Potentiale (dt. Abk. EKP, engl. Event Related Potentials, ERP) bezeichnet. Bei EKPs von visueller Rei-

zung liegt das Verhältnis zwischen Signal und Rauschen meist zwischen 2:1 und 6:1. Das im gemittelten EEG verbleibende Rauschen ist aber nicht nur äußeren Signalquellen zuzuschreiben, vielmehr spielt auch die Variabilität der evozierten Antwort eine wichtige Rolle. Ein evoziertes Potential kann über die Meßdurchgänge hinweg in Amplitude und Latenz variieren, was zu Variabilität im gemittelten EKP führt (Regan, 1989 p.58).

In den EKPs werden häufig bestimmte Potentialschwankungen als Komponenten definiert, von denen man annimmt, daß sie bestimmte Verarbeitungsprozesse widerspiegeln (z.B. Rugg & Coles, 1995). So sind z.B. nach einem auditorischen Reiz im EEG eine ganze Serie von Potentialschwankungen meßbar (Auditorisches Evoziertes Potential = AEP), die z.T. im Hirnstamm und teilweise in der Großhirnrinde erzeugt werden. Das gleiche gilt für die visuell evozierten Potentiale (VEP), die nach der Darbietung z.B. eines Bildes über dem okzipitalen Kortex gemessen werden. AEP und VEP sind Beispiele für exogene EKPs, die die sensorische Verarbeitung der Reize reflektieren.

Sutton (1965) fand ein endogenes positives Potential, eine sogenannte Positivierung - die P300. Sie tritt, ca. 300 ms nachdem ein unpassender Reiz innerhalb einer Reihe gleichförmiger Reize dargeboten wurde (Odball-Paradigma), in den zentralen Elektroden auf. Dieses Phänomen ist relativ unempfindlich gegenüber den sensorischen Eigenschaften des Reizes. Man geht davon aus, daß diese Positivierung mit der Evaluation des Reizes zusammenhängt, nachdem die sensorische Verarbeitung abgeschlossen wurde (Donchin & Coles, 1988). Eine Art Analogon zur P300 ist bei der Sprachverarbeitung die N400. Sie tritt als Negativierung ca. 400 ms nach der Präsentation eines Wortes auf, das nicht in den vorangegangenen Kontext paßt (Kutas & Hillyard, 1980).

Auch bei der Frage, wie die Verarbeitung eines Reizes durch Aufmerksamkeit moduliert wird, kommen EEG-Messungen zum Einsatz (Hillyard, 1993). Neuerdings ist es in einer kombinierten fMRI/EEG-Studie gelungen, mit beiden Methoden Aufmerksamkeitsmodulationen zu finden. Durch Quellenanalysen, die mit den fMRT-Aktivierungen abgeglichen wurden, konnten die Zeit und der Ort der frühesten Aufmerksamkeitsmodulation bei visueller Reizung dargestellt werden (Martinez et al., 1999). Die funktionellen Zusammenhänge zwischen den Aktivierungen in verschiedenen Gehirnarealen können

im EEG, z.B. mit raum-zeitlichen Korrelations- oder Regressionsanalysen, untersucht werden (Gevins et al., 1987).

Die EEG-Daten werden häufig auch auf ihren Frequenzgehalt hin ausgewertet. Durch synchrone Aktivität von Nervenzellen treten im EEG rhythmische Potentialänderungen auf. Eine davon ist die oben erwähnte, von Berger gemessene, Alpha-Aktivität (8-13Hz). Diese ist so stark, daß sie im EEG mit dem bloßen Auge sofort erkennbar ist. Sie tritt im entspannten Zustand ohne Aufmerksamkeit, am besten bei geschlossenen Augen, auf. Wird in diesem Zustand ein visueller Reiz dargeboten, der die Aufmerksamkeit erregt, wird die Alpha-Aktivität sofort blockiert.

Die Aktivität in einem anderen Frequenzband über 35Hz, die sog. Gamma-Aktivität, wird mit dem Bindungsproblem in Zusammenhang gebracht. In unterschiedlichen Hypothesen wird davon ausgegangen, daß verschiedene Eigenschaften eines Reizes zunächst getrennt verarbeitet werden. Dadurch entsteht das Bindungsproblem, welches die Frage aufwirft, wie die Zusammengehörigkeit der Teile kodiert werden kann. In einer Hypothese wird angenommen, daß die Zusammengehörigkeit über die synchronisierte Entladung von Neuronen, die die einzelnen Eigenschaften kodieren, signalisiert wird (Singer, 1999). Die Gamma-Aktivität in EEG und MEG kann relativ lokalisiert gemessen werden und tritt, z.B. bei der Speicherung im visuellen Kurzzeitgedächtnis, auf (Tallon-Baudry et al., 1998). Aber auch beim Erkennen einer Figur (Rodriguez et al., 1999) oder bei einer erlernten visuo-motorischen Assoziation (Miltner et al., 1999) ist die Synchronisation der Gamma-Aktivität in den über das Gehirn verteilten Netzwerken erhöht.

Auch die Delta-Aktivität (unter 3Hz) und die Theta-Aktivität (3-8Hz) treten in Abhängigkeit der Aufgabe in verschiedenen Abschnitten der Reizverarbeitung und an unterschiedlichen Orten im Gehirn auf. Sie könnten damit die synchrone Aktivität unterschiedlicher, weit verteilter kortikaler Netzwerke widerspiegeln. Die Bedingungen, unter denen Delta- und Theta-Aktivität auftreten, sind jedoch noch nicht sehr klar umrissen. Aus der Konstruktion bestimmter Paradigmen (Oddball (s.o.) und regelmäßig 'viertes Signal ausgelassen') schlägt Basar vor, daß die erhöhten (späten)

Theta- und Delta-Aktivitäten mit dem Erkennen des Reizes, dem Gedächtnis und der Entscheidungsfindung assoziiert sind. Beim 'vierten Signal ausgelassen' tritt nur eine Erhöhung der frühen Theta-Aktivität auf. Da die Versuchsperson in diesem Paradigma weiß, wann die Änderung auftreten kann, nimmt Basar an, daß diese Aktivität antizipatorische Prozesse widerspiegelt (Basar et al., 1994).

Alle oben geschilderten Arten von experimentellen Fragestellungen und Analysen können auch mit dem MEG bearbeitet bzw. durchgeführt werden. Zusätzlich bietet das MEG gegenüber dem EEG auch Vorteile, auf die im folgenden neben der Beschreibung der Eigenschaften des MEGs eingegangen wird.

1.5 Magnetoenzephalogramm (MEG)

1.5.1 Übersicht, Grundlagen und Gegenüberstellung zum EEG

David Cohen gelang es am Massachusetts Institute of Technology im Jahr 1968 erstmals, magnetische Signale des Gehirns zu messen (Cohen, 1968). Er zeichnete, ähnlich wie Berger mit dem EEG, die spontane Alpha-Aktivität auf, die hohe Signalamplituden aufweist. Einige Jahre später gelang es dann auch, evozierte Magnetfelder (EMF) aufzuzeichnen (Brenner et al., 1975). Trotzdem hat die Methode erst seit wenigen Jahren, mit der Entwicklung von Mehrkanalsystemen, bei denen die Sensoren den gesamten Kopf abdecken, Verbreitung gefunden (Abbildung3) .

Die Stärke der vom Gehirn einer gesunden Versuchsperson erzeugten Magnetfelder liegt in der Größenordnung von mehreren hundert Femtotesla (Femtotesla = 10^{-15} T). Diese Magnetfelder sind um 9 bis 11 Größenordnungen schwächer als die in der natürlichen Umgebung vorkommenden.

Die schwachen vom Gehirn erzeugten Magnetfelder können mit Hilfe spezieller Sensoren, sog. SQUIDs (Superconducting Quantum Interference Device), erfaßt werden (Clarke, 1994). Ein SQUID besteht aus einem supraleitenden Ring, der durch zwei schwache elektrische Kontakte unterbrochen ist. Die zu messenden magnetischen Felder



Abbildung 3. Ein heute übliches MEG-System. Im Kühlbehälter sind 151 Sensoren (axiale Gradiometer) angebracht, die den gesamten Kopf abdecken. Die Aufnahmespulen und die SQUIDs sind in flüssiges Helium getaucht, um Supraleitung zu erreichen. Neben der Versuchsperson steht ein 64 Kanal EEG-Vorverstärker, der die gleichzeitige Aufzeichnung des EEGs erlaubt.

durchdringen den Ring und induzieren einen meßbaren quantenmechanischen Tunnelstrom über die schwachen Kontakte. Die Stärke des Tunnelstroms hängt von der Stärke des Magnetfeldes ab, das den Ring durchdringt. Ein Tunneleffekt tritt jedesmal auf, wenn der magnetische Fluß das Vielfache eines Flußquantens überschreitet. Die SQUIDs können als Magnetometer, d.h. zur absoluten Messung des magnetischen Flusses, benutzt werden. MEG-Messungen sind daher im Gegensatz zu den Potentialen im EEG referenzfrei. Um die Empfindlichkeit des SQUIDs weiter zu erhöhen, wird es induktiv mit einer supraleitenden Aufnahmespule, die einen größeren Durchmesser

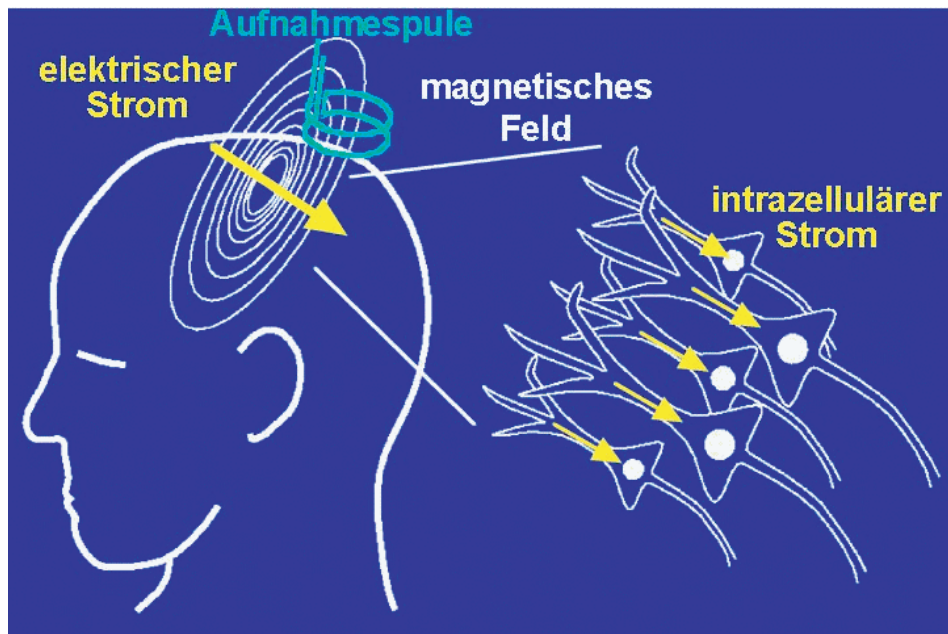


Abbildung 4. Ein Schema der Vorgänge bei der MEG-Messung. Der im MEG gemessene magnetische Fluß wird hauptsächlich von den intrazellulären Strömen zwischen Dendrit und Soma von parallel ausgerichteten Nervenzellen verursacht. Die Aufnahmespule besteht aus zwei Spulen mit entgegengesetzter Windungsrichtung, deren gemeinsame Achse senkrecht zur Schädeloberfläche ausgerichtet ist. Der Spulenabstand ist hier verkürzt dargestellt.

aufweist, gekoppelt. Die Aufnahmespulen sind so angeordnet, daß sie die senkrecht zur Schädeloberfläche stehenden Komponenten des Magnetfeldes erfassen (Abbildung 4).

Wie oben erwähnt wurde, ist der vom Gehirn verursachte magnetische Fluß um einige Größenordnungen geringer als der in der Umgebung vorkommende. Die Störungen aus der Umgebung werden reduziert, indem man die MEG-Messungen in einer abgeschirmten Kammer durchführt. Das Rauschen aus der Umgebung wird weiter unterdrückt, wenn anstatt der absoluten Stärke des magnetischen Flusses dessen Gradient gemessen wird. Dies erreicht man, indem zwei Aufnahmespulen mit entgegengesetzter Windungsrichtung, die z.B. auf derselben Achse durch den Spulenmittelpunkt angeordnet sind (axiales Gradiometer, Abbildung 4), in Reihe geschaltet werden. Die magnetischen Felder von relativ weit entfernten Quellen verursachen in beiden Spulen etwa denselben magnetischen Fluß und werden so in ihrer Wirkung ausgelöscht.

Im MEG wird hauptsächlich neuronale Aktivität aus der 2-4mm dicken grauen Substanz der Großhirnrinde erfaßt (Hämäläinen et al., 1993). In dieser Schicht kann z.B. ein sensorischer Reiz die Neuronen eines begrenzten Bereichs aktivieren. Bei der Aktivierung entsteht ein elektrischer Strom, da Kationen entlang eines Konzentrationsgradienten in das Neuron einströmen. Im Extrazellularraum kommt es zu passiven Ohm'schen Strömen. Die letzteren werden als Volumenströme bezeichnet. Sie schließen den Stromkreis, so daß es zu keinem Ladungsaufbau kommt (siehe Abschnitt 1.4.1). Die Ursache für das im MEG-gemessene Signal ist wie beim EEG der von postsynaptischen Potentialen (PSP) verursachte Stromfluß. Zwischen der physiologischen Grundlage von MEG und EEG besteht also eine enge Beziehung. Bei beiden stellen elektrische Ströme die Grundlage des gemessenen Signales dar, welche von Gruppen gleichzeitig aktiver Nervenzellen verursacht werden. Das MEG hat wie das EEG eine zeitliche Auflösung im Millisekundenbereich, die es ermöglicht, die Änderungen kortikaler Aktivität, z.B. bei der Reizverarbeitung, in Echtzeit zu verfolgen. Beide Methoden, MEG und EEG, sind absolut nicht-invasiv. Bei beiden werden passiv, (im Gegensatz zum zusätzlichen Energieeintrag bei der fMRT oder durch radioaktive Marker wie bei der PET) die Signale gemessen, die das Gehirn selbst hervorbringt.

Es gibt allerdings auch bedeutsame Unterschiede zwischen MEG und EEG. Diese betreffen die Bedingungen, unter denen dieser Stromfluß zu meßbaren Signalen führt, sowie die Reichweite des Signales und den Einfluß der Kopfgeometrie auf das Signal. Bei der Modellierung der Vorgänge, die zu einem im EEG oder MEG meßbaren Signal führen, werden die elektrischen Ströme nach den Kompartimenten, in denen sie fließen, aufgeteilt. Die Unterteilung erfolgt in einen eingepprägten Strom, der innerhalb der Zelle vom Dendriten zum Soma fließt, und in einen Ohm'schen Volumenstrom, dessen Flußrichtung durch die Leitungseigenschaften des Extrazellularraumes bestimmt wird. Der Einfluß der Volumenströme wird modelliert, indem man den Kopf als eine Kugel mit homogener Leitfähigkeit annimmt. In diesem einfachen Kugelmodell leisten die Volumenströme keinen Beitrag zu dem im MEG gemessenen Signal

(z.B. Peters et al., 1995). Im Gegensatz zum EEG werden beim MEG daher stärker die durch die intrazellulären Ströme verursachten Magnetfelder erfaßt (Abbildung 4). In dem Kugelmodell verursachen auch radial orientierte Stromquellen kein im MEG meßbares Magnetfeld. Man nimmt daher an, daß im MEG vor allem Magnetfelder von den tangentialen Stromquellen, wie sie in den Sulci der Großhirnrinde vorkommen, erfaßt werden. Im EEG dagegen sind radiale Stromquellen aus den Gyri etwas stärker als tangential betont. Nimmt man unsymmetrisch geformte Kopfmodelle an, dann können aber auch die Volumenströme einen Beitrag zum gemessenen Magnetfeld leisten (Peters et al., 1995). Da im MEG und im EEG jeweils die Gehirnaktivität aus tangential und radial zur Schädeloberfläche orientierten Bereichen vorrangig gemessen wird, liefern die beiden Methoden ergänzende Informationen. Viele Magnetoenzephalographen sind darum zusätzlich mit einem EEG-Verstärker ausgestattet, der die gleichzeitige Aufzeichnung von MEG und EEG erlaubt.

Weiterhin wird angenommen, daß die gemessenen Magnetfeldstärken schneller mit der Tiefe der Quelle im Schädel abfallen als die elektrischen Potentiale im EEG. Die im MEG erfaßte Gehirnaktivität stammt demnach hauptsächlich aus kortikalen Gehirnbereichen (Hämäläinen et al., 1993). Dies kann einen Vorteil gegenüber dem EEG darstellen, wenn sensorische oder kognitive Prozesse von Interesse sind, die hauptsächlich in der oberflächennahen Großhirnrinde ablaufen.

Weitere Vorteile gegenüber dem EEG ergeben sich aus der Tatsache, daß die magnetische Permeabilität der Stoffe zwischen der Signalquelle und den MEG-Sensoren kaum variiert. Deshalb kann das MEG, im Gegensatz zum EEG, berührungsfrei gemessen werden und die Lokalisation des Signals ist schärfer, da es an den verschiedenen Grenzflächen der Materialsichten nicht verzerrt wird. Durch die berührungsfreie Messung muß der Kopf nur in die Nähe der Aufnahmespulen gebracht werden, wodurch mit einem bedeutend geringeren Zeitaufwand als beim EEG mit einer großen Sensordichte (zur Zeit bis zu 300 Stück bei Neuromag-Systemen) gemessen werden kann.

Nachteile gegenüber dem EEG sind die um ein bis zwei Größenordnungen höheren Anschaffungskosten und die höheren Betriebskosten, die z.B. durch den Bedarf von flüs-

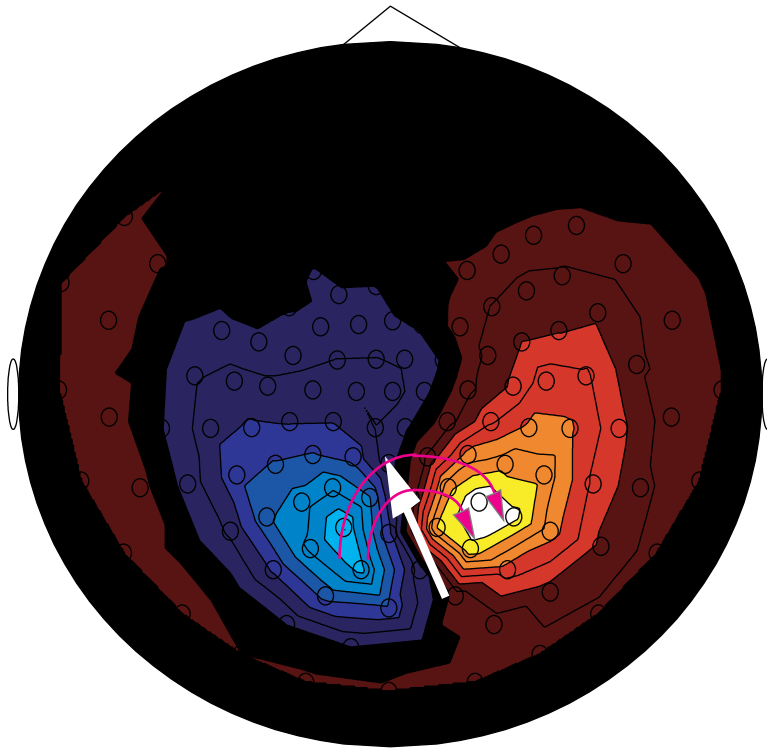


Abbildung 5. Darstellung einer Magnetfeldverteilung, wie sie ca. 80ms nach einer visuellen Reizung auftritt. Im linken Bereichen tritt der Magnetfeldvektor aus dem Schädel aus, in den rechten tritt er wieder ein (dunkle Pfeile). Oben in der Abbildung ist frontal bei der Versuchsperson. Der aktivierte Kortexbereich liegt zwischen den beiden Maxima. Die Richtung des Stromdipols ist durch den weißen Pfeil angedeutet.

sigem Helium zur Kühlung der SQUIDS und der Aufnahmespulen auf Supraleitungstemperatur entstehen.

1.5.2 Meß- und Auswertungsstrategien

Grundsätzlich sind mit dem MEG dieselben Messungen wie mit dem EEG möglich (Abschnitt 1.4.2). Eine besondere Stärke des MEGs liegt jedoch, nicht zuletzt wegen der hohen Sensordichte, in der relativ genauen Lokalisierbarkeit der aktivierten Gehirnbereiche. Eine erste grobe Abschätzung der Lage eines aktivierten Gehirnbereiches ist aus der Verteilung der Magnetfelder möglich. Die Magnetfeldverteilungen erscheinen an der Schädeloberfläche bipolar (Abbildung5). Sind die aktivierten Gehirnbereiche räumlich und zeitlich genügend getrennt und die Ausdehnung des

aktivierten Gehirnbereiches ausreichend klein, dann kann die Lage des aktivierten Gehirnbereiches anhand der Magnetfelder abgeschätzt werden. Er liegt zwischen den Maxima der entgegengesetzten Magnetfeldkomponenten und seine Orientierung kann gemäß der Rechte-Hand-Regel bestimmt werden. Der Abstand der Maxima gibt einen Hinweis auf die Tiefe (Entfernung von der Schädeloberfläche) des Stromdipols (Hämäläinen et al., 1993; Romani & Del Gratta, 1995).

Anspruchsvollere Lokalisationsalgorithmen wurden zunächst für EEG-Daten entwickelt, in der Zwischenzeit gibt es sie aber auch für MEG-Daten (z.B. Scherg, 1989). Bei der Quellenlokalisierung geht es darum, von Potential- oder Magnetfeldverteilungen auf die räumliche Verteilung der aktivierten Gehirnbereiche zu schließen. In den meisten Modellen wird hierzu angenommen, daß die beobachtete Feldverteilung durch räumlich sehr kleine, dipolare Stromquellen (Abschnitt 1.4.1) verursacht wird. Zur Lokalisation aktiver Gehirnbereiche muß zuerst bekannt sein, welche Magnetfeld- oder Potentialverteilung ein Stromdipol mit spezifizierter Lage, Orientierung und Stärke an der Schädeloberfläche verursacht. Die durch mehrere Stromquellen verursachte Feldverteilung wird dann durch die lineare Überlagerung der Beiträge der einzelnen Stromdipole errechnet. Dies wird auch als das Vorwärtsproblem bezeichnet und ist eindeutig lösbar. Dagegen hat das sog. inverse Problem der Quellenanalyse, welches darin besteht, aus einer gemessenen Magnetfeldverteilung die aktivierten Gehirnbereiche zu bestimmen, keine eindeutige Lösung. Problematisch ist hierbei, z.B. die Anzahl der aktiven Quellen zu bestimmen. Es ist daher meist notwendig, Vorwissen, z.B. aus fMRI Aktivierungsstudien, in die Quellenanalyse einfließen zu lassen und die gefundene Lösung auf ihre Plausibilität hin, z.B. der errechneten Stärke des Dipols, zu überprüfen. Die in der Quellenanalyse gefundene Lösung für das inverse Problem wird um so zuverlässiger, je weniger Gehirnbereiche gleichzeitig aktiv sind und je weiter sie räumlich getrennt sind. Bei der Lösung des inversen Problems werden die Parameter der Stromdipole z.B. so optimiert, daß die Abweichung zwischen gemessener und errechneter Feldverteilung minimal wird (z.B. Hämäläinen et al., 1993).

Quellenanalysen auf der Basis von MEG-Daten werden u.a. bei der prächirurgischen Pla-

nung zur Entfernung eines Gehirntumors eingesetzt (Harding, 1993), um bei solch einem Eingriff funktionell wichtige Gehirnbereiche möglichst wenig zu verletzen. Die im anatomischen MRT sichtbare Hirnanatomie ist häufig durch das Tumorwachstum so stark gestört, daß wichtige Marken, wie z.B. die Zentralfurche, nicht mehr identifiziert werden können. Hier können mit dem MEG trotz der anatomischen Verzerrungen noch Gehirnbereiche, wie z.B. der motorische oder der somato-sensorische Kortex, aufgrund ihrer Funktion lokalisiert und beim chirurgischen Eingriff umgangen werden (Gallen et al., 1995).

Das MEG wird auch erfolgreich zur Lokalisation epileptischer Herde eingesetzt (Barth et al., 1982). Forss et al. (1995) konnten bei einem Patienten einen epileptischen Herd lokalisieren, der durch PET oder EEG nicht darzustellen war. Es gelang ihnen weiterhin, primäre und sekundäre Herde zu unterscheiden.

MEG in Verbindung mit Quellenlokalisierung wird häufig bei somato-sensorischen und bei auditorischen Studien eingesetzt, da die in diesen Sinnesmodalitäten aktivierten sensorischen Areale in Sulci liegen und sich daher gut im MEG abbilden. Vergleichbares gilt auch für die motorischen Areale. So gelang es Salmelin et al. (1994) in einer Studie, in der Objekte in Zeichnungen benannt werden mußten, die Dynamik der Aktivierungsabfolge von Gehirnbereichen darzustellen, die an der visuellen Verarbeitung über das Sprachverständnis bis zur Vokalisierung beteiligt sind. Der bei 50 Prozent der Versuchspersonen gefundene Aktivierungsablauf stimmte gut mit klassischen Modellen, die in Patienten mit Gehirnverletzungen entwickelt wurden, überein. Die andere Hälfte der Versuchspersonen zeigte Abweichungen, von denen die Autoren annehmen, daß sie Abweichungen in der Verarbeitungsstrategie zeigen.

1.6 Durchgeführte Experimente

In den hier durchgeführten Experimenten wurde mit der Kombination von MEG und psychophysischen Methoden die Dynamik der neuronalen Prozesse untersucht, die der Verarbeitung natürlicher Szenen zugrunde liegen. In den ersten beiden Experimen-

ten wurde das MEG aufgezeichnet, während die Versuchspersonen eine Wiedererkennungsaufgabe durchführten. Um die Verarbeitungsdauer der natürlichen Szene zu begrenzen und die Verarbeitung kontrolliert zu stören, wurden die Szenen rückwärts- und vorwärtsmaskiert dargeboten. Durch den Vergleich der psychophysischen Wiedererkennungsleistung bei verschiedenen Zeitabständen zwischen Szene und Maske konnten Rückschlüsse auf die Eigenschaften von Prozessen, die in der früheren und in der späteren Verarbeitung der natürlichen Szene ablaufen, gezogen werden. Im dritten Experiment wurde untersucht, welche neuronalen Verarbeitungsunterschiede zwischen später wiedererkannten und nicht wiedererkannten Bildern auftreten. Weiterhin wurde getestet, ob diese neuronalen Verarbeitungsunterschiede zuverlässig genug auftreten, damit es möglich ist, in einzelnen Meßdurchgängen vorherzusagen, ob eine Versuchsperson eine Szene später wiedererkennen wird oder nicht. Dabei zeigt sich, daß die Vorhersage der Wiedererkennungsleistung aus der Gehirnaktivität in einzelnen Meßdurchgängen gut möglich ist.

Physiologische Grundlagen der visuellen Maskierung mit Mustern

2.1 Maskierung: Übersicht und Grundlagen

2.1.1 Übersicht

Der Begriff *Maskierung* beschreibt den Effekt, daß die Wahrnehmung eines *Zielreizes* durch einen zweiten Reiz, den *Störreiz*, gestört werden kann, obwohl der Störreiz räumlich oder zeitlich getrennt von dem Zielreiz dargeboten wird. Dieser Effekt ist schon lange bekannt und wird sehr häufig dazu benutzt, die zeitlichen Eigenschaften von Wahrnehmungsprozessen zu untersuchen (neben z.B. den Reaktionszeitmessungen). Maskierung wird besonders bei der Untersuchung der visuellen Wahrnehmung des Menschen eingesetzt (Breitmeyer, 1984). Trotz der verbreiteten Anwendung der Maskierung in psychophysischen Experimenten sind die neuronalen Grundlagen bis heute kaum bekannt.

Im folgenden Kapitel werden die Ergebnisse von in zwei Experimenten geschildert, in denen mit einer nicht-invasiven Methode (MEG) die neuronalen Grundlagen der Maskierung mit Mustern bei der Wahrnehmung natürlicher Szenen näher untersucht wurden. Dabei wurde versucht, sich durch die Verwendung von Photographien natürlicher Szenen als Zielreize der Verarbeitung visueller Reize in unserer natürlichen Umwelt anzunähern. Die Gehirnaktivität wurde aufgezeichnet, während die Versuchspersonen eine Szenen-Wiedererkennungsaufgabe durchführten.

Ein Ziel bei diesen Experimenten ist, das Zeitintervall in der kortikalen Verarbeitung der

natürlichen Szene zu bestimmen, indem die Wechselwirkung zwischen Szene und Maske (Störreiz) stattfindet, die wiederum zum Abfallen der psychophysisch gemessenen Wiedererkennungslleistung führt. Als Ausgangspunkt diente die Beobachtung, daß beim Wechsel zwischen zwei visuellen Reizen im visuellen Kortex des Gehirns vorübergehend ein starke Aktivierung auftritt. Auch beim Wechsel von der Photographie einer natürlichen Szene zur Maske treten im visuellen Feld lokale Änderungen auf, die zu einer vorübergehend starken Aktivierung der Neurone im visuellen Kortex des Gehirns führen könnten. Diese zusätzliche Aktivierung könnte den Beginn der Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske im visuellen Kortex kennzeichnen. Daher wurde hier versucht, die vom Umschalten zwischen Szene und Maske verursachte kortikale Aktivität zu bestimmen. Mit dieser Information sollten Aussagen über die Dynamik der Verarbeitung der natürlichen Szenen und der Wechselwirkung mit der Maske möglich sein. In den bisherigen physiologischen Studien wurde versucht, die nach der Maskierung verbleibende Aktivität vom Zielreiz zu bestimmen. Die Unterschiede dieser physiologischen Studien zum hier gewählten Ansatz werden anschließend diskutiert (Abschnitt 2.4.2).

Bevor auf die in dieser Arbeit durchgeführten Experimente eingegangen wird, soll ein kurzer Überblick über die wichtigsten Maskierungstechniken gegeben werden, die bei der Untersuchung des visuellen Systems des Menschen zum Einsatz kommen. Danach werden in dieser Übersicht die wichtigsten physiologischen Arbeiten zu den Grundlagen der Maskierung und einige Maskierungstheorien vorgestellt.

2.1.2 Maskierungstechniken und psychophysische Untersuchungen

Einen detaillierten Überblick zu Methoden der Maskierung und psychophysischen Untersuchungen geben z.B. Kahnemann (1968), Breitmeyer (1984) und Bachman (1994). Kahneman (1968) versucht zusätzlich die wichtigsten gebräuchlichen Begriffe für verschiedene Maskierungstechniken nach räumlichen und zeitlichen Eigenschaften, der Darbietungsabfolge und den räumlichen Eigenschaften des Maskierungsreizes zu systematisieren. Als Zielreiz (engl. target stimulus) wird derjenige Reiz bezeichnet, dessen Wahrnehmung getestet wird. Die Präsentation des Störreizes

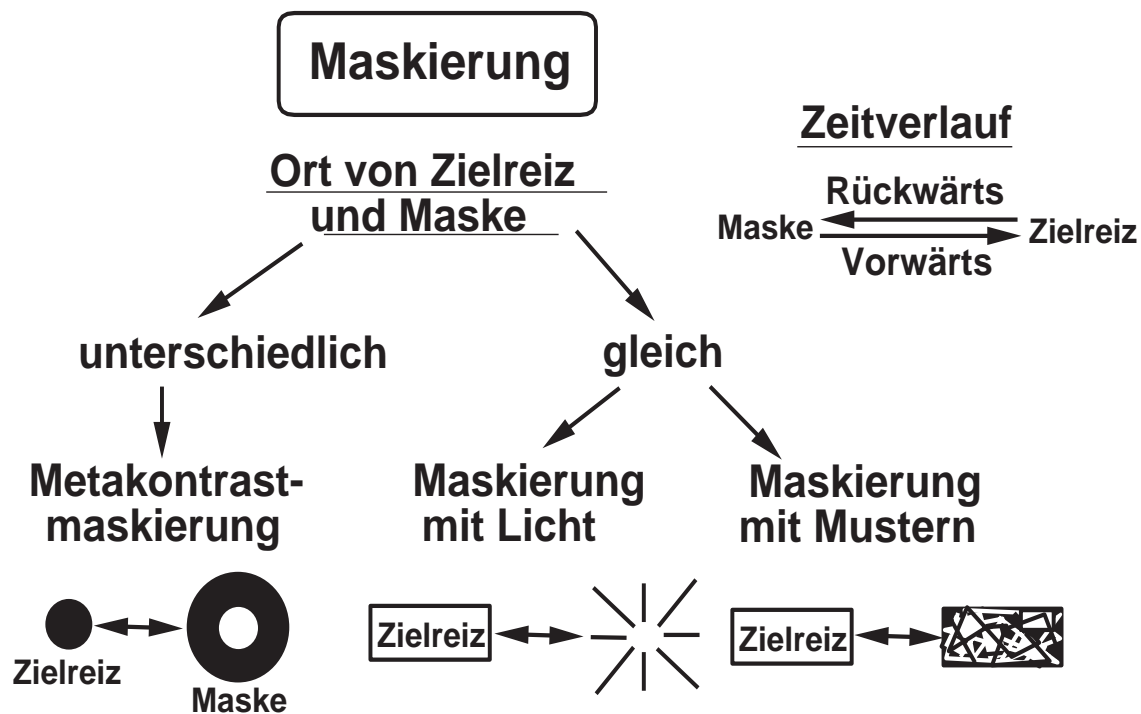


Abbildung 6. Eine Übersicht zu den wichtigsten Maskierungsmethoden (z.B. Breitmeyer, 1984). Die Erklärungen werden im Text gegeben.

(engl. masking stimulus) soll die Wahrnehmung des Zielreizes beeinträchtigen. Der Störreiz kann dem Zielreiz zeitlich folgen (Rückwärtsmaskierung, Abbildung 6) oder vorangehen (Vorwärtsmaskierung, Abbildung 6).

Wenn Zielreiz und Störreiz sich nicht räumlich überdecken, sind die Begriffe *Meta-* und *Parakontrastmaskierung* üblich (Stigler, 1910). Bei der Metakontrastmaskierung wird die Sichtbarkeit eines sehr kurz gezeigten Reizes durch einen zweiten Reiz reduziert, der räumlich in der Nähe des ersten, aber zeitlich folgend dargeboten wird (Abbildung 6, links). Dient als Zielreiz z.B. eine Kreisscheibe, der zeitlich ein sie umgebender Ring folgt, kann die Wahrnehmung der Kreisscheibe (Zielreiz) im Kontrast reduziert oder völlig ausgelöscht werden. Bei der Parakontrastmaskierung geht die Maske dem Zielreiz voran. Diese Begriffe wurden von Stigler (1910) geprägt und die Effekte ausführlich

untersucht. Die von Stigler verwendete experimentelle Technik wurde schon von Exner (1868) entwickelt. Letzterer untersuchte damit die Dynamik der Helligkeitswahrnehmung. Er benutzte dazu von hinten beleuchtete rotierende Scheiben mit Löchern.

Das Auftreten der Metakontrastmaskierung hängt von den zeitlichen Abständen zwischen Maske und Zielreiz ab. Nach Stigler (1910) ist das Zeitintervall zwischen Einschalten von Zielreiz und Maske die kritische Größe. Dieses Intervall wird in der heute üblichen englischen Literatur als '*Stimulus Onset Asynchrony*', abgekürzt SOA, bezeichnet. In neueren Untersuchungen wird jedoch in Frage gestellt, ob die SOA tatsächlich die kritische Größe darstellt. Macknik et al. (1998) stellten fest, daß bei der Metakontrastmaskierung das Intervall zwischen dem Abschalten des Zielreizes und der Maske die kritische Größe sei. Bei der Parakontrastmaskierung hingegen war in dieser Studie die Zeit, die zwischen dem Abschalten der Maske und dem Anschalten des Zielreizes liegt, relevant. Dieses weitere Intervall wird als das *Inter-Stimulus-Intervall* (engl. inter stimulus interval, ISI) bezeichnet. Die Stärke der Maskierung ist in beiden Fällen meistens eine U-förmige Funktion der zeitlichen Trennung von Zielreiz und Maske (*U-förmige Maskierungsfunktion*). Das bedeutet, daß die Maskierungswirkung mit längerer zeitlicher Trennung zwischen Zielreiz und Maske zunächst zunimmt und dann mit noch längerer zeitlicher Trennung wieder abnimmt. Die Stärke der Metakontrastmaskierung nimmt mit dem räumlichen Abstand von Zielreiz und Maske ab (Breitmeyer, 1984). Kahneman (1968) betont, daß die Form der Maskierungsfunktion, ob U-förmig oder monoton, von dem Kriterium abhängen kann, welches die Versuchsperson in der gestellten Aufgabe benutzt. Bei Diskriminationsaufgaben könnte sich eine Versuchsperson zunutze machen, daß bei der Metakontrastmaskierung beim Verschwinden des Zielreizes oft noch eine Scheinbewegung in der Maske wahrgenommen werden kann (Kahnemann, 1968), die nicht auftritt, wenn kein Zielreiz dargestellt wurde. Dieses Kriterium würde zu einer monotonen Maskierungsfunktion führen. Muß die Versuchsperson dagegen angeben, ob oder wie hell der Zielreiz wahrgenommen wurde, ist die Scheinbewegung unbe-

deutend. Die Maskierungsfunktion wäre in diesem Fall U-förmig. Weiterhin bleibt anzumerken, daß die Versuchsperson mit diesem Entscheidungskriterium nicht die ganze zur Verfügung stehende Information benutzt.

Die physiologischen Grundlagen der Metakontrastmaskierung sind noch ungeklärt. Sie sind jedoch nicht nur in der Retina angesiedelt, da die Metakontrastmaskierung auch bei dichoptischer Reizung auftritt (Schiller & Smith, 1968), bei der die beiden Reize in unterschiedliche Augen projiziert werden. Das zeigt, daß zumindest ein Teil der Wechselwirkungen auf den Verarbeitungsstufen im visuellen System stattfinden, auf denen die Netzhautbilder beider Augen zusammengeführt sind. Das ist frühestens im primären visuellen Kortex der Fall.

Bei der *Maskierung mit Licht* (Abbildung 6 Mitte) wird die Wahrnehmung eines kurz geblitzten Zielreizes (z.B. ein Lichtpunkt oder ein Buchstabe) durch einen sehr viel helleren und größeren, unstrukturierten Maskierungsblitz gestört, der den Zielreiz räumlich überlagert. Die Rückwärtsmaskierung durch Licht wurde schon im 19. Jahrhundert ausführlich untersucht. Einen umfangreichen Überblick zur Geschichte gibt z.B. Breitmeyer (1984). Diese Arbeiten haben gezeigt, daß die Rückwärtsmaskierung um so stärker ist, je heller der Maskierungsblitz ist (*monotone Maskierungsfunktion*) (Bachmann, 1994; Baxt, 1871). Eine weitere wichtige Größe ist die Dauer des Inter-Stimulus-Intervalls. Die Stärke der Maskierung des Zielreizes ist eine monoton fallende Funktion der Dauer des ISI (Sperling, 1965). Das gilt sowohl für die Vor- als auch für die Rückwärtsmaskierung. Sperling (1964) hat vorgeschlagen, daß mit der Maskierung durch Licht nicht nur die Wahrnehmung des Zielreizes, sondern auch die sensorische Antwort des visuellen Systems auf das Anschalten bzw. das Abschalten des Maskierungsreizes untersucht werden kann. Diese Antwort muß nicht gleichförmig über die Zeit sein. Es ist hinlänglich bekannt, daß das An- bzw. das Abschalten eines Reizes im visuellen System zu einer vorübergehend überschießenden Antwort führt, die dann in eine schwächere, aber anhaltendere Antwort übergeht. Crawford (1947) zeigt, daß es im Bereich um das An- und das Abschalten eines maskierenden Reizes zu einer vorübergehenden Verstärkung der Maskierungswirkung kommt. Wird der Zielreiz zwischen dem An- und Abschalten der

Maske gezeigt, ist die Maskierung geringer als in den Übergangsphasen. Bei längeren Pausen zwischen der Maske und dem Zielreiz nimmt die Maskierungswirkung langsam ab. Bei der Vorwärtsmaskierung mit Licht scheint das Abklingen langsamer zu geschehen als bei der Rückwärtsmaskierung. Die vorübergehende Verstärkung der Maskierungswirkung beim An- und Abschalten der Maske kann kaum durch Adaptionsmechanismen wie die Bleichung der Photopigmente erklärt werden, sondern deutet darauf hin, daß bei der Maskierung mit Licht auch neuronale Mechanismen beteiligt sind. Diese scheinen in peripheren Verarbeitungsstufen, möglicherweise der Retina, angesiedelt zu sein, da die Maskierung mit Licht bei dichoptischer Präsentation nicht möglich ist (Schiller, 1965). Crawford (1947) schlägt zur Erklärung der Maskierung zwei Hypothesen vor: Entweder "überholt" die Maske den Zielreiz im visuellen System oder die Maske und der Zielreiz werden im visuellen System integriert und dies führt zu einer reduzierten Erkennungsleistung des Zielreizes.

Eine dritte Maskierungstechnik ist die *Maskierung mit Mustern*. Diese Art der Maskierung wurde in allen für diese Arbeit durchgeführten Experimenten angewendet. Die Maske ist in diesem Fall strukturiert und wird räumlich überlappend mit dem Zielreiz dargeboten (Siehe Abbildung 6 rechts). Je nachdem, ob die Maske nur eine Struktur oder zusätzlich noch Eigenschaften des Testreizes (Orientierung, Farbe etc.) hat, werden noch die Unterkategorien 'Maskierung durch Rauschen' (Kinsbourne & Warrington, 1962a) und 'Maskierung durch Struktur' (Breitmeyer & Ganz, 1976) unterschieden.

Bei strukturierten Masken nimmt die Maskierungswirkung mit kürzer werdenden ISIs monoton zu (*monotone Maskierungsfunktion*). Dies gilt sowohl für die Rückwärts- als auch für die Vorwärtsmaskierung (für Ausnahmen siehe u.a. Michaels & Turvey, 1979; Schiller, 1966). Es gibt zwei wichtige Unterschiede zur Maskierung mit Licht. Zum ersten beeinträchtigt die Maskierung mit Mustern die Formerkennung viel stärker als die Maskierung mit Licht und zum zweiten tritt die Maskierung mit Mustern auch bei dichoptischer Präsentation von Zielreiz und Maske auf (Schiller, 1965). Dies deutet darauf hin, daß die Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske in der korti-

kalen Verarbeitung geschieht oder zumindest auf einer Stufe nach der Fusion der neuronalen Erregung aus beiden Augen (Schiller, 1965). Bei der monoptischen Präsentation, bei der beide Reize in dasselbe Auge projiziert werden, ist die Vorwärtsmaskierung jedoch zeitlich anhaltender als die Rückwärtsmaskierung (Kinsbourne & Warrington, 1962b). Das deutet auf einen Beitrag peripherer Mechanismen hin. Für eine kortikale Wechselwirkung spricht neben der dichoptischen Maskierung auch noch die Abhängigkeit der Stärke der Maskierung von der Ähnlichkeit zwischen Maske und Zielreiz (Breitmeyer & Ganz, 1976), wie z.B. der Orientierung (Weisstein & Harris, 1977).

Orientierungsspezifische Neurone sind jedoch, zumindest bei 'höheren' Säugern (wie z.B. Primaten, aber auch Katzen), erst im visuellen Kortex zu finden (Hubel & Wiesel, 1959; Hubel & Wiesel, 1968). Wie bei der Maskierung durch Licht haben auch bei der Maskierung mit Mustern die Intervalle kurz nach dem Abschalten bzw. kurz nach dem Anschalten der Maske eine besonders starke Maskierungswirkung (Mitov et al., 1981).

2.1.3 Physiologische Untersuchungen zur Maskierung

Die unterschiedlichen Maskierungsphänomene sind nun schon seit über hundert Jahren bekannt. Ihre Eigenschaften wurden, wie oben angedeutet, mit psychophysischen Methoden sehr detailliert untersucht. Zur Interpretation der Ergebnisse der psychophysischen Experimente wurden zwar immer wieder Konzepte aus der Physiologie herangezogen (z.B. Bachmann, 1994; Breitmeyer, 1984; Breitmeyer & Ganz, 1976), es existieren aber dennoch wenige physiologische Untersuchungen, in denen die neuronalen Grundlagen der Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske und der Reduktion der psychophysischen Leistung durch die Maske untersucht wurden. Dies erstaunt um so mehr, als die Maskierung in psychophysischen Experimenten zu den verschiedensten Untersuchungsgegenständen eine weite Verbreitung gefunden hat. Die Maskierung wird dabei meistens dazu benutzt, die psychophysische Leistung einer Versuchsperson (z.B. der Anteil richtiger Antworten in einer Wiedererkennungsaufgabe) in einen Bereich zu bringen, in dem die Manipulationen am Zielreiz einen meßbaren Einfluß auf den erfaßten Wert der Leistung haben.

Im folgenden werden kurz einige Arbeiten zu den physiologischen Grundlagen der Ziel-

reiz-Maske-Interaktion und der Wirkung der Maske auf den Zielreiz vorgestellt. Viele Arbeiten zur Maskierung wurden im Tierexperiment durchgeführt. Es gibt nur wenige EEG- Untersuchungen beim Menschen, die zu schlüssigen Ergebnissen geführt haben, wobei die meisten Experimente in den 1960er Jahren durchgeführt wurden. Erst in der neueren Zeit ist wieder ein Interesse an den physiologischen Grundlagen der Maskierung zu verzeichnen. In vielen Untersuchungen war es das Ziel, eine trotz Maskierung vom Zielreiz verbleibende neuronale Aktivität zu bestimmen. Zusätzlich wurde der Versuch unternommen, ein Maß für die Stärke dieser neuronalen Restaktivität zu entwickeln und dieses mit der gemessenen oder erwarteten psychophysischen Leistung (Zielreizdetektion, Helligkeitseinschätzung o.ä.) in Beziehung zu setzen. Bei der Maskierung mit Licht wurde diese Vorgehensweise von nur einer Arbeitsgruppe untersucht. Sie erhielten in mehreren Experimenten relativ konsistente Ergebnisse. Bei der Maskierung mit Mustern oder Metakontrastmaskierung sind die Ergebnisse schwierig einzuordnen, teilweise sogar widersprüchlich. Das liegt nicht zuletzt daran, daß bei der Auswertung der EEG-Daten manchmal eher willkürlich vorgegangen wurde. Zudem wurde bei der Interpretation, z.B. bei der U-förmigen Maskierungsfunktion, die Information, mit Hilfe derer die Versuchsperson die Entscheidung treffen mußte, nicht einbezogen (s.o. Metakontrastmaskierung).

In einer der ersten EEG-Arbeiten zur Maskierung, die von Donchin et al. (1963) durchgeführt wurde, zeichneten die Autoren von einer okzipitalen Elektrode evozierte Potentiale auf, die durch zwei nacheinander dargebotene Lichtblitze verursacht wurden. Der erste Lichtblitz, der Zielreiz, war dabei viel schwächer (Faktor 1/1000) und kleiner (ca. 1/24 der Fläche) als der zweite, die Maske. Waren die beiden Lichtblitze (Präsentationsdauer jeweils 10ms) nur noch etwa 100ms getrennt (SOA), beginnen sich die Aktivierungsspitzen vom ersten und zweiten Lichtblitz im EEG zu überlagern. In dieser Phase erscheint der Zielreiz heller. Beträgt der Abstand zwischen den beiden Blitzen nur noch 20ms, wird die Wahrnehmung des Zielreizes ausgelöscht und das EEG-Muster ähnelt dem von der Maske verursachten. Die Autoren sind der Auffassung, daß sie durch die Addition der EEG-Aufzeichnungen vom ersten und zwei-

ten Reiz die tatsächlich gemessenen Kurven reproduzieren konnten. Diese These verfolgten sie in einer späteren Arbeit weiter (Donchin & Lindsley, 1965). Sie präsentierten den ersten Reiz in verschiedenen Helligkeitsstufen und danach mit verschiedenen ISIs einen größeren und helleren zweiten Reiz. Das EEG wurde wieder von einer okzipitalen Elektrode abgeleitet. Ein Ziel bei dieser Arbeit war, die vom Zielreiz verbleibende Gehirnaktivität unter den verschiedenen Maskierungsbedingungen zu bestimmen.

Nimmt man an, daß sich die Gehirnaktivität von Zielreiz und Maske linear summieren und daß die von der Maske verursachte Gehirnaktivität durch den Zielreiz nicht verändert wird, dann läßt sich die vom Zielreiz verbleibende Aktivität durch eine einfache Subtraktion bestimmen. Die Autoren subtrahierten von dem EEG-Muster, welches sie bei der Darbietung von Zielreiz und Maske zusammen erhielten, das bei der Präsentation des Maske alleine gemessene EEG-Muster. Zur Subtraktion mußte das EEG von der Maske alleine um den ISI verschoben werden, um die Zeitverzögerung, mit der die Maske darboten wurde, auszugleichen. Die Differenzkurve wurde als die, unter den verschiedenen Maskierungsbedingungen vom ersten Reiz verbleibende, Aktivität interpretiert. Diese Differenzkurve wurde mit dem EEG, das bei der Präsentation des Zielreizes alleine gemessen wurde, verglichen. Als Ähnlichkeitsmaß zwischen der Differenzkurve und dem EEG vom Zielreiz diente die Korrelation zwischen beiden Kurven. Der Auswertungszeitraum war 1000ms lang und begann mit der Darbietung des Zielreizes. Bei langen ISIs, bei denen beide Reize getrennt wahrgenommen werden, waren die Korrelationen sehr gut. Sie fielen dann bei kürzeren ISIs, mit zunehmender Wechselwirkung zwischen den frühen Potentialen, ab. Die Autoren nehmen an, daß die Korrelation abfiel, weil die vom ersten Reiz verursachte neuronale Aktivität immer stärker von der Aktivität vom zweiten Reiz verdrängt wurde. Bei dieser Analyse spielen zwei Annahmen eine kritische Rolle: Zum ersten müssen die Aktivierungen durch beide Reize im Gehirn additiv überlagert werden und zum zweiten darf die gemessene Gehirnaktivität vom zweiten Reiz nicht durch den ersten Reiz verändert werden. Da die Autoren nicht berichten, wie sie beim Verschieben der Maskenaktivierung die Datenpunkte behandelten, die vor dem Erscheinen der Maske liegen, ist nicht nachvollziehbar, ob der Abfall der Korrelation nicht möglicherweise auch durch sukzessive Addition von Varianz aus dem empirischen

Masken-EEG verursacht wurde. Das Versagen der Additivitätsannahme bei kurzen ISIs zeigen sie in ihrer Publikation. Ein weiterer Nachteil ist das Korrelationsmaß selbst. Es wurde über einen sehr langen Zeitraum von 1000ms berechnet, womit unklar bleibt, ob die Ursache für den Abfall der Korrelation in der Veränderung der sensorischen Verarbeitung des Zielreizes liegt oder ob sich kognitive Vorgänge verändern. Weiterhin geht die Zeit als Informationsquelle gänzlich verloren.

Aus dem selben Labor stammt die Publikation von Fehmi et al. (1968). In dieser Arbeit wurde der Ort der Wechselwirkung zwischen zwei Lichtblitzen untersucht. Die Autoren leiteten bei Makaken mittels implantierten Elektroden vom optischen Trakt, dem CGL und vom visuellen Kortex evozierte Potentiale ab. Die Potentiale entstehen durch die Überlagerung exzitatorischer postsynaptischer Potentiale vieler gleichzeitig aktiver Nervenzellen (bzw. im Falle des optischen Traktes durch die Transmembranstöme in der Nervenleitung). Die Aufgabe des Tieres war es, ein geblitztes Quadrat von einem geblitzten Dreieck zu unterscheiden. Die Maske war wieder ein folgender, sehr viel hellerer Blitz. Bei einem ISI von 30ms konnten die Affen die beiden Formen noch perfekt unterscheiden; wurde der ISI auf 20ms verkürzt, befand sich ihre Unterscheidungsleistung auf dem Rateniveau. Die Autoren vergleichen die neuronale Antwort auf Zielreiz und Zielreiz plus Maske an den verschiedenen physiologischen Aufzeichnungsstellen. Die Ergebnisse gleichen sich an allen drei untersuchten Stufen des visuellen Systems. Subtrahierte man von der neuronalen Aktivität, die durch Zielreiz plus Maske verursacht wurde, die neuronale Aktivität, die von der Maske alleine (um die entsprechende Zeit verschoben) erregt wurde, dann blieb bei ISIs, bei denen das Tier seine Aufgabe noch lösen konnte, in der Differenz ein kleiner Rest neuronaler Aktivität vom Zielreiz übrig. Erst wenn der ISI so kurz war, daß das Tier die Aufgabe nicht mehr lösen konnte, verschwand auch dieser Rest neuronaler Aktivität aus der Differenzkurve. Da diese Effekte auch schon im optischen Trakt auftraten, schließen die Autoren, daß die Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske bei den verwendeten diffusen Lichtblitzen in der Retina auftraten. Das Experiment zeigt auch, daß in einem kurzen neuronalen Aktivitätsausbruch von 10-15ms Dauer ausreichend

Information kodiert zu sein scheint, um die beiden Formen, Dreieck und Quadrat, zu unterscheiden. Die Autoren schließen weiter, daß die späteren (sekundären) neuronalen Aktivierungen in der Antwort auf den Zierez keinen Einfluß auf die Aufgabe haben. Die Maskierung schien auch nicht durch das Überholen des einen Reizes durch den anderen aufzutreten (Crawford, 1947), da die verbleibende Antwort auf den Zielreiz an allen im visuellen System gemessenen Stationen ungefähr dieselbe Dauer aufwies.

Auch Schiller (1968) befaßte sich mit der neuronalen Basis der Maskierung durch Licht. Er machte dazu Einzelzelleitungen vom CGL anästhesierter Katzen. Hierbei wird eine Reihe von Aktionspotentialen gemessen, die eine Nervenzelle nach der Integration der exzitatorischen postsynaptischen Potentiale erzeugt. Der Zielreiz verursachte ein Entladung von Aktionspotentialen, die ihr Maximum nach 50ms erreichte. Das Entladungsmaximum durch die viel hellere, aber gleich große Maske trat schon nach 25ms auf. Die Anzahl der Aktionspotentiale, die bei gemeinsamer Präsentation beider Reize dem ersten Reiz zugeschrieben werden können, wurden durch eine ähnliche Subtraktion wie bei Fehmi et al. (1968) bestimmt. Von der Anzahl der Aktionspotentiale bei Zielreiz plus Maske wurde die Anzahl der Aktionspotentiale bei der Präsentation der Maske alleine abgezogen. Aktionspotentiale, die nach der Subtraktion übrig blieben, wurden dem Zielreiz zugeordnet. Die von der Maske gemessene Aktivierung wurde vor der Subtraktion im Auswertungszeitraum entsprechend dem ISI verschoben. Die An-Zellen im CGL verhielten sich analog zu der Wahrnehmung in einem Rückwärtsmaskierungsexperiment. Bei großen ISIs waren die Antworten auf beide Reize getrennt. Bei kürzeren ISIs (unter 100ms) wurde die Antwort auf den ersten Reiz immer stärker reduziert. Bei 20ms ISI waren dem ersten Reiz keine Aktionspotentiale mehr zuzuordnen. Waren beide Reize gleich hell, dann summierten sich die beiden Einzelantworten. Bei helleren Maskierungsreizen hatten die neuronalen Antworten kürzere Latenzen und führten daher schon bei kürzeren ISIs zu Überlappungen der Aktivität. Deckte der Maskierungsblitz auch das antagonistische Umfeld der Zelle ab und die Zelle zeigte nur eine geringe Antwort auf den Maskierungsreiz, war dennoch ein starke Maskierungswirkung festzustellen.

Schwartz et al. (1979) untersuchten die Änderung von VEPs im EEG bei Rückwärtsmas-

kierung mit Mustern in einer Unterscheidungsaufgabe. Auch sie bildeten die Differenz zwischen VEPs von Zielreiz plus Maske und VEPs von der Maske alleine. Die nach der Subtraktion verbleibende Aktivität im VEP wurde wieder dem Zielreiz zugesprochen. Sie fanden, selbst wenn die Versuchspersonen die Orientierung der Buchstaben nicht mehr diskriminieren konnten, nach der Subtraktion noch eine starke verbleibende Aktivität in den frühen Potentialen. Die Amplitude der verbliebenen Aktivität korrelierte nicht mit der Diskriminationsleistung. Diese Untersuchung hat aber zwei ernstzunehmende Schwachstellen. Erstens wurde vor der Subtraktion das VEP von der Maske nicht um das ISI verschoben. Daher bleibt unklar, woher die gefundene Restaktivität stammt. Sie entsteht möglicherweise durch das unzulängliche Subtraktionsverfahren. Andererseits wurden die Potentiale als Differenz zwischen parietalen und okzipitalen Elektroden gemessen und sind damit nur schwer mit den meisten anderen Studien, in denen eine am Ohr angebrachte Elektrode als Referenz verwendet wurde, vergleichbar.

Schwartz und Pritchard (1981) versuchten, bei Versuchspersonen die psychophysisch gemessene Stärke der Rückwärtsmaskierung mit der Amplitude einer aus dem EEG extrahierten Aktivierung durch den Zielreiz zu korrelieren. Auch in dieser Studie wurden wieder die Aktivierungen von Zielreiz plus Maske und Maske alleine subtrahiert, diesmal jedoch mit der korrekten zeitlichen Verschiebung. Aus der Differenz wurde die Amplitude einer Restaktivität zwischen 100ms und 200ms bestimmt. Zielreiz und Maske waren beide von geringer Intensität. Damit wird eine U-förmige Maskierungsfunktion zu erreichen. Eine U-förmige Maskierungsfunktion stellt jedoch eher einen Sonderfall bei der Rückwärtsmaskierung mit Mustern dar. Es wurden sowohl Detektions- als auch Diskriminationsaufgaben verwendet. Sie fanden für kurze Intervalle zwischen Zielreiz und Maske keinen konsistenten Zusammenhang zwischen Verhalten und Stärke der vermutlich durch den Zielreiz verursachten verbleibenden Aktivität. Die Differenzpotentiale fielen mit kürzeren ISIs monoton ab.

Schiller und Chorover (1966) versuchten die Experimente von Donchin et al. (1963) auf die Metakontrastmaskierung anzuwenden, die auch zu einer U-förmigen Maskie-

rungsfunktion führt. Die bei verschiedenen ISIs am Hinterkopf gemessenen evozierten Potentiale von Zielreiz (eine Scheibe) und Maske (ein Ring) wurden mit den Potentialen, die der Zielreiz alleine bei verschiedenen Helligkeitsstufen verursacht, qualitativ verglichen. Sie fanden keine Veränderung des vom Zielreiz verursachten, evozierten Potentials, die die veränderte Wahrnehmung widerspiegelt, wenn die Maske mit der kritischen Verzögerung (40-100ms) dargeboten wurde. Die Autoren schließen daraus, daß im Falle der Metakontrastmaskierung die evozierten Potentiale die physikalischen Eigenschaften der Reize widerspiegeln und weniger die Wahrnehmung. Weiterhin verhielten sich die mit Maske alleine und Maske plus Zielreiz gemessenen Potentiale nicht additiv. Die verwendete EEG-Referenz war vergleichbar zu der in der Studie von Donchin et al. (1963). In der oben erwähnten Arbeit von Schiller (1968) wurde auch von Zellen im CGL von Katzen abgeleitet, während ein Metakontrast-Reiz gezeigt wurde. Auch hier zeigten die Zellenantworten keine U-förmige Maskierungsfunktion, sondern die Antwort nahm monoton mit kürzeren ISIs ab.

Die Schlußfolgerung, daß die frühen, vom Zielreiz verursachten evozierten Potentiale keinen Bezug zur Wahrnehmung hätten, wurde von Vaughan und Silverstein (1968) in Frage gestellt. Ihr Einwand ist, daß durch die parafoveale Darbietung in Schiller und Chorovers Experiment (1966) zuviel Streulicht auf die Retina falle und darum keine Veränderung in den EEG-Potentiale zu finden sei. Es gelang ihnen zu zeigen, daß Streulicht auf der Retina starke EEG-Potentiale verursachen kann. Weiterhin konnten sie zeigen, daß in einem Potential um 200ms nach dem Erscheinen des Zielreizes eine Veränderung auftrat, die mit der Wahrnehmung des Zielreizes korrelierte, indem es der U-förmigen Maskierungsfunktion, die Reduktion der wahrgenommenen Helligkeit der Scheibe, folgte. Da die Veränderung relativ spät erschien, wurde vermutlich eine Veränderung von kognitiven Prozessen erfaßt. Die Ableitung in dieser Studie war allerdings bipolar zwischen zwei okzipitalen Elektroden. Diese Arbeit zeigt, daß neben den Parametern der Reizdarbietung auch die quantitative Analyse von EEG-Daten eine wichtige Rolle spielt. Schiller und Chorover (1966) vergleichen die unter Maskierung gemessenen EEG-Potentiale nur qualitativ mit EEG-Potentiale von Zielreizen mit verschiedenen Helligkeiten. Bei dieser Vorgehensweise unterliegt das Urteil einer gewissen Willkür.

Dasselbe Argument gilt für die Arbeit von Donchin et al. (1963).

Auch Andreassi et al. (1976) benutzten laterale Maskierung, um quantitative Effekte im EEG zu untersuchen. Sie präsentierten zeitlich versetzt mehrere räumlich benachbarte Reize. Die Gesamthelligkeit der Reize wurde konstant gehalten. Wurden zwei Reize präsentiert, dann waren diese physikalisch heller als die drei darauffolgenden flankierenden Maskierungsreize. Der ISI zwischen Zielreiz und Maske betrug 40ms. Die Autoren fanden bei wahrgenommener Maskierung im EEG (an einer okzipitalen Elektrode) im Bereich zwischen ca. 150ms und 200ms nach dem ersten Reiz eine Reduktion mehrerer Komponenten, die sie als Korrelat der verminderten Sichtbarkeit des Zielreizes interpretieren. Die Amplituden wurden jedoch als Differenzen zum vorangegangenen Minimum oder Maximum bestimmt. Daher ist der exakte Zeitpunkt bzw. die möglichen Interaktionen zwischen den beiden Zeitpunkten unklar. Ihr Maß für die Maskierungswirkung basiert auf ähnlichen EEG-Komponenten (N200, P200) wie das in der Studie von Vaughan und Silverstein (1968). Daher gilt für beide Studien die Anmerkung, daß der gefundene Effekt möglicherweise durch die Überlagerung der (negativen) N200 Komponente der Maske mit der (positiven) P100 Komponente des Zielreizes zustande kommt. Die Autoren vermuten, daß die Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske auf kortikaler Ebene geschieht, da der Zeitunterschied zwischen beiden Reizen zu groß ist, als daß sie auf der Rezeptorebene der Retina fusionieren oder die Maske den Zielreiz überholen könnten. Zudem haben sie keine Daten über eine möglicherweise früher auftretende Wechselwirkung.

Kaitz et al. (1985) vermuten, daß die unterschiedlichen Ergebnisse der physiologischen Maskierungsstudien auf unzureichende Datenanalysen zurückzuführen sind. Sie geben zwei Ursachen an. Zum einen sei die grobe Analyse durch den optischen Eindruck und zum anderen die Vernachlässigung des Einflusses des Zielreizes auf die Maske, dessen Existenz schon Fehmi et al. (1968) berichteten, dafür verantwortlich. Der letzte Punkt macht die Interpretation von Amplitudenveränderungen in Differenzpotentialen mehrdeutig. In ihrer eigenen Untersuchung schätzen die Autoren die Wirkung der Maske ab, indem die EEG-Potentiale von Maske und Zielreiz mit der

korrekten Zeitverschiebung (ISI) addiert und dann die tatsächlich gemessenen EEG-Potentiale bei diesem ISI subtrahiert wurde. Die Differenz wurde über den Zeitraum von 500ms integriert. Die Abweichungen der Differenzkurve von Null wurde der (beidseitigen) Interaktion zwischen Zielreiz und Maske zugeschrieben. Das Integral der Differenzkurve wurde als Index der Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske betrachtet. Würde dieses Integral Null, dann würde die von Donchin et al. (1963) geäußerte Annahme, daß sich die EEG-Potentiale von Zielreiz und Maske addieren, gelten. Während der Aufzeichnung der VEPs mußten die Versuchspersonen die Stärke der Parakontrastmaskierung einschätzen. Obwohl der Interaktionsindex eine Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske anzeigte, gab es keinen Zusammenhang mit der subjektiven Einschätzung der Maskierung, die monoton mit größer werdenden Zeitintervallen zwischen Zielreiz und Maske abnahm. Hier ist wichtig anzumerken, daß die Autoren davon ausgehen, daß die von ihnen gemessenen Potentiale nur Aktivität aus visuellen Arealen widerspiegeln. Es ist allerdings fraglich, ob diese Annahme tatsächlich zutrifft (siehe Abschnitt 1.4.1 EEG-Fernpotentiale).

In einer aktuellen Arbeit untersuchten Macknik et al. (1998) sowohl die zeitlichen Parameter der Para- und Metakontrastmaskierung als auch ihre physiologischen Grundlagen. Sie benutzten dazu eine Diskriminierungsaufgabe. Bei der Metakontrastmaskierung war die Zeit zwischen dem Abschalten der beiden Reize der kritische Parameter, bei der Parakontrastmaskierung war es die Zeit zwischen dem Abschalten der Maske und dem Anschalten des Zielreizes (ISI). Die Intervalle, die zur stärksten Maskierung führten, wurden psychophysisch bei Menschen bestimmt und dann in physiologischen Experimenten mit Affen benutzt. Ableitungen wurden an anästhesierten und wachen Tieren durchgeführt. Dabei zeigte ein großer Teil der Zellen im striatären Kortex (das erste visuelle Areal im Kortex) eine stark reduzierte Antwort auf den Zielreiz. Es schien jedoch, daß Para- und Metakontrastmaskierung unterschiedliche Abschnitte der Antwort auf den Zielreiz unterdrücken. Die Parakontrastmaskierung scheint hauptsächlich den überschießenden (transienten) Anteil der An-Antwort zu beeinträchtigen. Bei der Metakontrastmaskierung scheint eine Nachentladung der Neuronen, die erst spät nach dem Anschalten des Zielreizes kommt (ca. 200ms), beeinflußt zu werden. Der überschießende

Teil der Antwort auf die Maske hatte auch einen starken Einfluß auf den anhaltenden Anteil der Antwort auf den Zielreiz. Die Autoren kombinierten die zeitlichen Parameter und erhielten so bei periodischer Darbietung von Zielreiz und Maske eine anhaltende Unterdrückung des Zielreizes. Mit dem periodischen Reiz und optischer Bildgebung (dabei macht man sich zu nutze, daß aktivierte Neuronen Licht anders streuen als inaktive) konnten Macknik und Haglund (1999) zeigen, daß bei der durch die Maskierung unterdrückten Wahrnehmung des Zielreizes auch die entsprechende Aktivierung des striatären Kortex im dem Bereich, in dem dieser "abgebildet" wird, unterdrückt ist. Die von der Maske verursachte Aktivierung bleibt jedoch erkennbar. Weiterhin konnten Macknik et al. (2000) zeigen, daß Maskierungseffekte bei periodischer Darbietung auch schon im CGL von Affen nachweisbar sind. Bei dichoptischer Präsentation gibt es im CGL und im striatären Kortex aber auch monokulare Zellen, die trotz der (beim Menschen gemessenen) Maskierung noch auf den Zielreiz antworten. Macknik und Haglund (1999) schließen, daß die neuronale Aktivität im striatären Kortex die Wahrnehmung und nicht die physikalischen Eigenschaften des Reizes widerspiegelt. Macknik et al. (2000) kommen zu der Folgerung, daß die Aktivität monokularer Zellen im CGL und im striatären Kortex nicht ausreicht, um den Reiz für den Organismus sichtbar werden zu lassen.

Bei den meisten Metakontrastmaskierungs- und anderen Maskierungsexperimenten mit U-förmigen Maskierungsfunktionen zeigte sich also kein konsistenter Zusammenhang zwischen frühen neuronalen Aktivierungen und psychophysisch gemessenen Maskierungsfunktionen, die meistens ein Maß für die Sichtbarkeit des Reizes beinhalten. Nur spätere Potentiale um 150ms bis 250ms nach dem Erscheinen des Zielreizes scheinen mit den Verhaltensdaten zu korrelieren. Bachmann (1994) schließt daraus, daß die frühen kortikalen Aktivierungen die physikalische Eigenschaften der Reize widerspiegeln. Bei monotonen Maskierungsfunktion liegt seiner Meinung nach die Ursache für die Maskierung immer in der peripheren (retinalen) Interaktion zwischen Maske und Zielreiz.

Untersuchungen mit monotonen Maskierungsfunktionen wurden meist mit Lichtblit-

zen sehr unterschiedlicher Helligkeit und sehr einfachen Aufgaben durchgeführt. Auch hier scheint die Frage, welche Anteile der Aktivität vom Zielreiz für die Sichtbarkeit notwendig sind, unklar. Die Unklarheiten scheinen hier aber, wie schon Kaitz et al. (1985) bemerkten, durch ein methodisches Problem verursacht zu werden: Die einfache Annahme von Donchin et al. (1963), daß die evozierten Potentiale von Zielreiz und Maske unabhängig sind und sich additiv überlagern, scheint nicht haltbar zu sein. Die Versuche, die vom Zielreiz verursachte Aktivierung bei der Maskierung durch die Subtraktion der Aktivität von Maske zu bestimmen, hat sich im Ganzen als nicht sehr fruchtbar erwiesen.

Trotz oder gerade wegen dieser schwachen Datenlage zu physiologischen Mechanismen gibt es eine Reihe von Maskierungstheorien, von denen einige auch Annahmen über die der Maskierung zugrundeliegenden physiologischen Mechanismen machen. Davon sollen nun einige vorgestellt werden.

2.1.4 Theorien zur Maskierung

Generell zeigen die Maskierungsexperimente, daß die von einem Reiz verursachte Antwort des visuellen Systems einige Zeit über die eigentliche Dauer des Reizes hinaus anhalten kann, da auch bei nur kurz geblitzten Zielreizen und längeren ISIs eine Maskierungswirkung auftritt. Aufgrund dieser Persistenz des Reizes im visuellen System (Breitmeyer, 1984) kann es zur zeitlichen Überlappung der beiden Reize kommen (Breitmeyer, 1984; Kahnemann, 1968). In der *Überholungshypothese* (Crawford, 1947) wird angenommen, daß der zweite Reiz, der meist eine höhere Intensität (z.B. Helligkeit) besitzt, schneller durch das visuelle System geht und mit dem ersten Reiz wechselwirkt, indem er ihn irgendwo im Verarbeitungsstrom überholt. Ein Problem der Überholungshypothese ist, daß auch Reize gleicher Intensität miteinander wechselwirken. Um solche Fälle einzuschließen, schlug Boynton (1961) vor, daß das Nervensystem die Außenreize nicht kontinuierlich, sondern in Zeitquanten verarbeitet. Wenn ein Zielreiz nicht entdeckt wird, fällt er mit der Maske in dasselbe Verarbeitungsquantum. Andere Maskierungstheorien fallen zumeist in eine von zwei Klassen: Integrations- und Unterbrechungstheorien.

In der einfachsten Form einer *Integrationstheorie* wird davon ausgegangen, daß der Zielreiz und die Maske linear summiert werden und daß die physiologische Antwort auf ihre Darbietung nacheinander dieselbe ist wie bei gleichzeitiger Darbietung. Die Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske beruht auf der Summation der Luminanz beider Reize und der daraus folgenden Reduktion des Kontrasts des Zielreizes (Eriksen, 1966). Die Theorie beinhaltet auch, daß sich Vor- und Rückwärtsmaskierung mit Licht nicht unterscheiden sollten. Boynton (1961) dagegen nimmt an, daß nicht die Reize selbst, sondern die Antworten des visuellen Systems auf die Reize nicht-linear summiert werden. Das heißt, bei der Maskierung wird das System durch die Antwort auf die Maske überlastet (overloaded) und kann keine Informationen über den Zielreiz übermitteln.

In den *Unterbrechungstheorien* liegt der Schwerpunkt meist auf der Tatsache, daß zur Wahrnehmung des Zielreizes etwas Zeit benötigt wird und daß dieser Wahrnehmungsprozeß von einem, während dieser Zeit erscheinenden, neuen Reiz unterbrochen wird. In einer einfachen Theorie wird angenommen, daß bei der Maskierung die Wahrnehmung gar nicht ausgebildet wird (Lindsley & Emmons, 1958). In einer anderen Theorie wird davon ausgegangen, daß ein visuelles Bild ausgebildet wird, aber das Auslesen des Bildes in einen dauerhafteren Speicher gestört wird (Averbach & Coriell, 1961; Sperling, 1960).

Die bisher genannten Theorien beziehen sich hauptsächlich auf die Maskierung mit Licht oder Mustern. Theorien zur Metakontrastmaskierung sind meist etwas komplexer, da sie Wechselwirkungen über den Ort hinweg und U-förmige Maskierungsfunktionen erklären müssen. Kahnemann (1968) nimmt an, daß die Metakontrastmaskierung dieselben neuronalen Grundlagen wie die Scheinbewegung hat. Zeigt man z.B. zwei Lichtpunkte nacheinander, so werden sie als ein, sich in die Richtung des zweiten Punktes bewegend, einzelner Punkt wahrgenommen. Diese Wahrnehmung tritt nur bei bestimmten zeitlichen und räumlichen Abständen auf und führt daher zu einer U-förmigen Funktion der Stärke des Scheinbewegungseffekts. Kahnemann (1967) fand, daß die Scheinbewegung und die Metakontrastmaskierung

fast identische zeitlichen Parameter haben. Sein Vorschlag ist, daß bei der vollständigen Auslöschung des Zielreizes, z.B. bei zwei flankierenden Linien als Masken, eine unmögliche Bewegung des Zielreizes in zwei Richtungen induziert wird. Tatsächlich nimmt man bei diesen Zeitabständen zwischen den Reizen eine Expansionsbewegung der Maske vom zentralen Zielreiz weg wahr. Diese Hypothese kann jedoch monotone Parakontrastfunktionen nicht erklären. Dagegen nimmt Weisstein (1968) an, daß inhibitorische und exzitatorische neuronale Mechanismen, jeder mit unterschiedlichen Zeitkonstanten, in einem Entscheidungsneuron summiert werden. Ähnlich ist Breitmeyer's (1984) Annahme, daß die Maskierung auf der Wechselwirkung zwischen zwei Kanälen beruht: Einem langsamen Kanal mit anhaltender Aktivität, der Kontur-, Helligkeits- und Farbinformation transportiert, und einem schnellen Kanal mit schnell vorübergehender Aktivierung, der schnelle Reizänderungen, wie z.B. Bewegungen, überträgt. Als Wechselwirkungen werden Hemmungen zwischen und innerhalb der Kanäle und Aktivitätsintegration innerhalb der Kanäle zugelassen. Durch diese Kombinationen können sowohl monotone als auch nicht-monotone Maskierungsfunktionen erklärt werden.

2.2 Rückwärtsmaskierung mit Mustern

2.2.1 Übersicht

In dieser Arbeit wird die Dynamik der Verarbeitung natürlicher Szenen im visuellen System des Menschen mit nicht-invasiven Methoden (MEG) untersucht. Eine bewährte und schon seit langem angewandte Methode zur Untersuchung dynamischer Prozesse ist die Maskierung. Eine tachistoskopische (sehr kurze) Darbietung des Zielreizes ist dafür nicht ausreichend, da die im Bild enthaltene Information über die eigentliche Darbietungsdauer hinaus verfügbar ist (Sperling, 1960; Wundt, 1899). Ein Ansatz bei der physiologischen Untersuchung der visuellen Verarbeitung natürlicher Szenen mit Maskierung ist, zunächst zu fragen, wie Maske und natürliche Szene im Verarbeitungsprozeß miteinander wechselwirken.

Im hier verfolgten Ansatz wurde versucht, den Teil der Gehirnaktivität, der beim

Umschalten vom Zielreiz (der natürlichen Szene) zur Maske verursacht wird, zu extrahieren. Die früheste von der Maske verursachte Gehirnaktivität markiert den Zeitpunkt, ab dem die Maske mit dem Zielreiz wechselwirken kann. Die so gewonnenen Zeitpunkte können dann mit der Gehirnaktivität, die bei der ungestörten Verarbeitung des Zielreizes meßbar ist, verglichen werden, um Rückschlüsse auf die Dynamik der Verarbeitung der natürlichen Szene zu ziehen. Weiterhin könnten Rückschlüsse auf die Art der Wechselwirkung von Szenenverarbeitung und Maske möglich sein. Bei dieser Vorgehensweise werden Additivitätsannahmen, die unplausibel erscheinen (siehe 2.1.3), vermieden. Es sollte auch möglich sein zu überprüfen, ob die extrahierte Aktivierung tatsächlich von der Maske verursacht wurde, da sie bei verschiedenen Darbietungsdauern des Zielreizes mit entsprechenden zeitlichen Verzögerungen auftreten sollte.

Um die Ergebnisse vergleich- und übertragbar zu Daten zu halten, die mit rein psychophysischen Methoden gewonnenen wurden, wurde darauf verzichtet, klassische EEG/MEG-Methoden anzuwenden, wie z.B. den Einfluß von Reizmanipulationen auf gut untersuchte EEG-Komponenten (z.B. der P300) zu untersuchen. Vielmehr wurden exakt dieselben psychophysischen Methoden angewendet, wie sie auch schon in vorangegangenen Studien zur Verarbeitung elementarer Reizattribute in natürlichen Szenen Anwendung fanden (Gegenfurtner & Rieger, 2000) und in der Psychophysik üblich sind. Die hier verwendete Maskierung mit Mustern soll eine monotone Maskierungsfunktion ergeben. Dadurch sind allerdings nur begrenzte Aussagen über ein einige Maskierungstheorien möglich. Ziel ist es jedoch nicht, die Vielzahl der Maskierungstheorien zu validieren (Bachmann (1994) nennt 18 verschiedene), sondern die Dynamik der visuellen Verarbeitung komplexer natürlicher Szenen zu untersuchen.

In den meisten vorausgegangenen physiologischen Untersuchungen zur Maskierung wurde entweder die Maskierung durch Licht oder die Metakontrastmaskierung angewendet. Zur Maskierung mit Mustern, die bei komplexen Reizen zur besten Maskierungswirkung führt (Breitmeyer & Ganz, 1976; Kahnemann, 1968), gibt es bisher nur sehr wenige Arbeiten. Die geschilderte Untersuchung von Schwartz et al. (1979)

(siehe 2.1.3) beinhaltet schwerwiegende methodische Probleme. Die Untersuchung mit dem MEG kann gegenüber dem EEG Vorteile bieten (siehe Abschnitt 1.5 Magnetoenzephalographie). Die Magnetoenzephalographie ist eine referenzfreie Messung. Mehrdeutigkeiten durch eine schlecht gewählte Referenz, die wechselnde Potentiale aufnimmt, werden damit vermieden. Weiterhin stehen sehr viel mehr Sensoren zur Verfügung, so daß die Gehirnaktivität vom ganzen Kopf erfaßt werden kann und die magnetischen Felder sind räumlich viel stärker lokalisiert als die im EEG gemessenen Potentiale. Dadurch sollte es möglich sein, differenziertere Aussagen über die Grundlagen der Maskierung zu machen, als dies mit den frühen EEG-Ableitungen mit einer oder wenigen Elektroden möglich war.

2.2.2 Methoden

Psychophysik: Die Versuchspersonen führten eine 2-Alternativen-Zwangswahl-Aufgabe durch (engl. Two-Alternative-Forced-Choice (2AFC)). Sie mußten in jedem Meßdurchgang angeben, welches von zwei zur Auswahl gestellten natürlichen Bildern mit einem zuvor nur kurz gezeigten Bild übereinstimmt (Siehe Abbildung 7).

Jeder Meßdurchgang begann mit der Darbietung eines Fixationspunktes, der für eine zufällige Dauer zwischen 1000ms und 1400ms verblieb (Abbildung 7). Dann wurde für eine kurze, variierende Zeitdauer (24ms, 37ms, 60ms oder 92ms) als Zielreiz eine digitalisierte Photographie einer natürlichen Szene gezeigt, die sofort von einer am selben Ort dargebotenen gemusterten Maske überdeckt wurde^{*}. Die Maske wurde immer 500ms lang gezeigt. In der abschließenden Abfragephase wurden zwei Photographien gleichzeitig übereinander angeordnet dargestellt (Zielreiz und Störreiz). Die Versuchsperson mußte entscheiden, welche der beiden zur Auswahl stehenden Photographien mit dem Zielreiz übereinstimmt (engl. match-to-sample task). Die Versuchsperson wählte die

* Da die Szene so lange dargestellt wurde bis zur Maske umgeschaltet wurde, ist der im folgenden verwendete Begriff 'Darbietungsdauer' gleichbedeutend mit der SOA. Der Begriff 'Darbietungsdauer' wird hier bevorzugt, weil er verdeutlicht, daß die Szene bis zum Erscheinen der Maske präsentiert wurde.

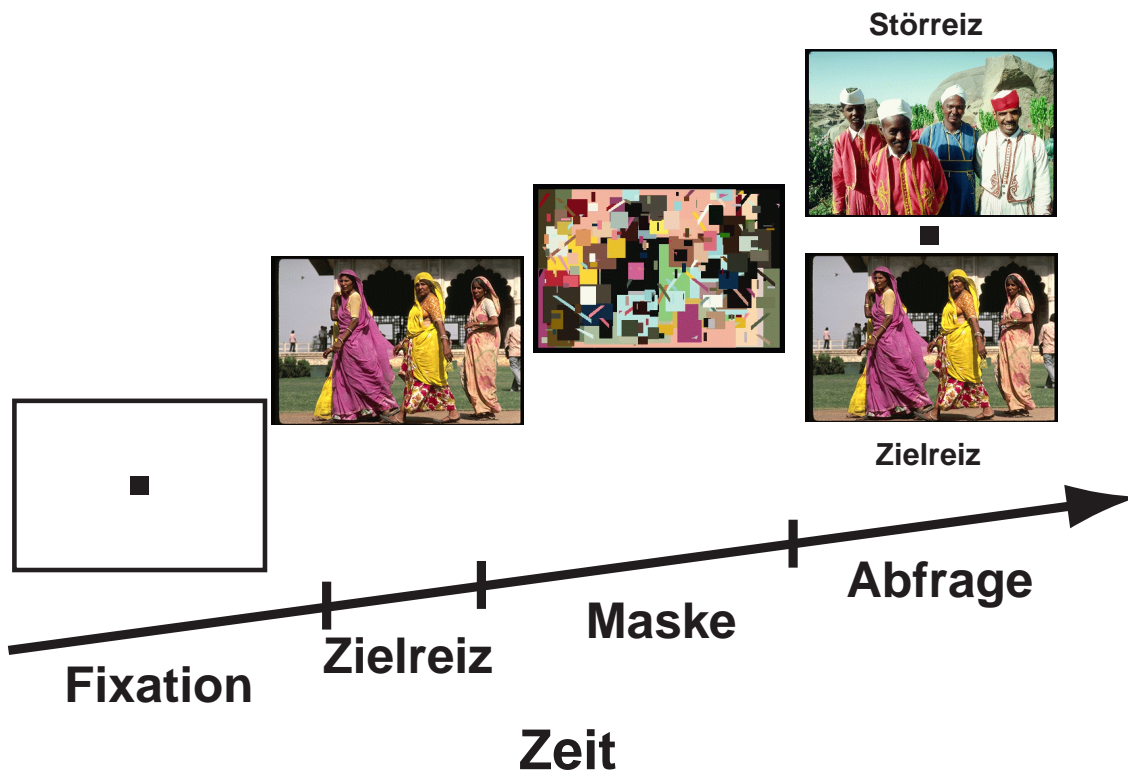


Abbildung 7. Der zeitliche Ablauf einer Einzelmessung. Die Erläuterung ist dem Text zu entnehmen. Im Experiment waren die Bilder farbig.

obere oder die untere Photographie aus, indem sie mit dem Mittelfinger der linken oder der rechten Hand eine Lichtschranke öffnete. Durch die Antwort der Versuchsperson wurde nach einer Pause von einer Sekunde der nächste Meßdurchgang ausgelöst. In der Pause wurde ein grauer Bildschirm ohne Fixationspunkt gezeigt. In zwei zusätzlichen Bedingungen wurden entweder nur die Maske oder nur der Zielreiz jeweils 500ms lang gezeigt. Um Lerneffekte zu vermeiden, wurde jede Photographie nur ein einziges Mal dargeboten. Die Photographien wurden aus einer kommerziellen Datenbank (Corel Photodisc) entnommen.

Die Maske wurde aus zufällig angeordneten, sich überlagernden Parallelogrammen unterschiedlicher Größe und Schiefe zusammengesetzt. Einfache Maskenstrukturen, die große homogene Felder enthalten, wurden vermieden, indem zuerst große und dann immer kleiner werdende Parallelogramme gezeichnet wurden. Die Farben der

Parallelogramme wurden zufällig aus Zielreiz und Störreiz ausgewählt. Dazu wurde für jedes Parallelogramm aus Zielreiz oder Störreiz die Farbe eines zufällig gewählten Bildpunktes bestimmt. Eine in dieser Weise konstruierte Maske hat eine ähnliche Bildstatistik wie eine natürliche Szene, gibt jedoch keine Hinweise auf den Zielreiz. In jedem Meßdurchgang wurde eine neue Maske erzeugt. Vorexperimente zeigten, daß diese Art von Masken am besten die Verarbeitung der natürlichen Szenen stören, d.h. sie führten bei einer festen Darbietungszeit zu den niedrigsten Wiedererkennungsraten.

Reizdarbietung: Der Bildschirmhintergrund war grau, mit einer den mittleren Bildpunktweiten entsprechenden Luminanz. Die Bilder wurden auf einem Projektionsschirm in ca. 0.9 Meter Entfernung zur Versuchsperson dargestellt. Sie waren 27.5 Grad visueller Winkel breit und 9.4 Grad visueller Winkel hoch. Die Bildauflösung betrug 800*600 Punkte. Der Helligkeitsverlauf der Rot-, Grün- und Blaukanäle des Projektors (Liesegang, Düsseldorf; Modell ddv810) wurden im Darbietungsprogramm mittels einer Tabelle linearisiert. Der Projektor wurde mit einer Bildwiederholfrequenz von 72Hz betrieben.

Die Bilddarbietung wurde mit einem Pentium 133 PC unter MS-DOS gesteuert (Abbildung 8). Die Dauer der Zielreizdarbietung und der Maskendarbietung wurde mit am Rand des Projektionsschirms angebrachten Photodioden gemessen (Abbildung 8). Vor jedem Meßdurchgang wurde, während der einsekündigen Pause und dem Fixationspunkt, die vollständige Folge der im Meßdurchgang verwendeten Bilder (Zielreiz, Maske, Abfrageschirm) in den Speicher der Graphikkarte (ELSA Winner 6MB) geladen. Während der Abfolge der Darbietung mußten dann, ähnlich einem vorgefertigten Film, nur noch die darzustellenden Speicherbereiche ausgewählt werden. Diese Vorgehensweise ist notwendig, da die Erstellung der Maske und das Laden der Bilder von der Festplatte weit mehr Zeit benötigen, als bei den kurzen Darbietungszeiten zur Verfügung steht.

Da der Speicher der Graphikkarte bei 24 Bit Farbtiefe nicht für 4 Bilder mit jeweils 400*600 Bildpunkten ausreichte, wurden die Bilder auf 16 bit Farbtiefe reduziert. Die Reduktion der Farbtiefe von 16 auf 24 bit wurde für Rot, Grün und Blau getrennt durch-

geführt. Die Farbtiefe wurde reduziert, indem die niederwertigen Bits der Farbkanäle abgeschnitten wurden. Die Reduktion der Farbtiefe auf 16bit dürfte keinen Einfluß auf die Ergebnisse des Experiments gehabt haben, da in jedem Bild immer noch über 65500 Farben dargestellt werden können und die Bilder auch bei längerer Betrachtung nur schwer von den Originalen mit 24bit Farbtiefe zu unterscheiden sind.

Physiologische Messungen und Versuchspersonen: Während die Versuchsperson die psychophysische Aufgabe durchführten, wurden die ereigniskorrelierten magnetischen Felder mit einem 151-Kanal MEG-System (Hersteller CTF, Port Coquitlam, Kanada, Modell Omega) aufgezeichnet. Die Sensoren decken bei diesem System den gesamten Kopf ab. Die Aufzeichnung begann 200ms bevor der Zielreiz erschien und endete 500ms danach. Der Beginn der Aufzeichnung wurde von dem Rechner, der auch die Reize erstellte, ausgelöst (Abbildung 8). Der Durchschnitt der Meßwerte im 200ms Intervall vor dem Erscheinen des Zielreizes bestimmte den Nullpunkt eines Kanals. Die Aufzeichnungsrate betrug 625Hz. Da Muskelaktivität und Augenbewegungen zusätzliche starke Änderungen der magnetischen Felder verursachen, wurden Meßdurchgänge mit solchen Störungen von der Analyse ausgeschlossen. Blinzeln und Augenbewegungen können leicht erkannt werden, da sie in den temporalen Sensoren zu charakteristischen und starken Feldern führen. Das Kriterium, um einen Meßdurchgang zu verwerfen, waren Felder von über einem pico Tesla (10^{-13} *T). Die Versuchsperson wurde angewiesen, möglichst nur in der kurzen Pause zwischen ihrer Antwort und dem Erscheinen des Fixationspunktes zu blinzeln. Der Kopf der Versuchsperson wurde während des Experiments durch ein am Kühlbehälter des MEGs befestigten Systems von Stützen in seiner Position stabilisiert.

Die MEG-Messungen wurden in einem gegen magnetische Felder abgeschirmten Raum durchgeführt. Um Störungen durch den zur Darbietung verwendeten Projektor zu vermeiden, wurde dieser außerhalb der abgeschirmten Kammer angebracht. Die Projektion erfolgte durch ein Loch in der Kammerwand und über ein Spiegelsystem auf die Rückseite eines matten Durchlicht-Projektionsschirms (Abbildung8).

Am Experiment nahmen acht Versuchspersonen teil. Alle hatten normale Sehschärfe oder trugen zur Korrektur der Sehschärfe Kontaktlinsen. Die Versuchspersonen gaben vor dem Experiment ihre informierte Zustimmung (Formular in Anhang) und wurden für ihre Teilnahme am Experiment bezahlt.

Die Versuchspersonen wurden in zwei Gruppen aufgeteilt. Bei vier der acht Versuchspersonen wurden die Zielreize für 37ms oder 92ms dargeboten (Gruppe 1). Bei den anderen

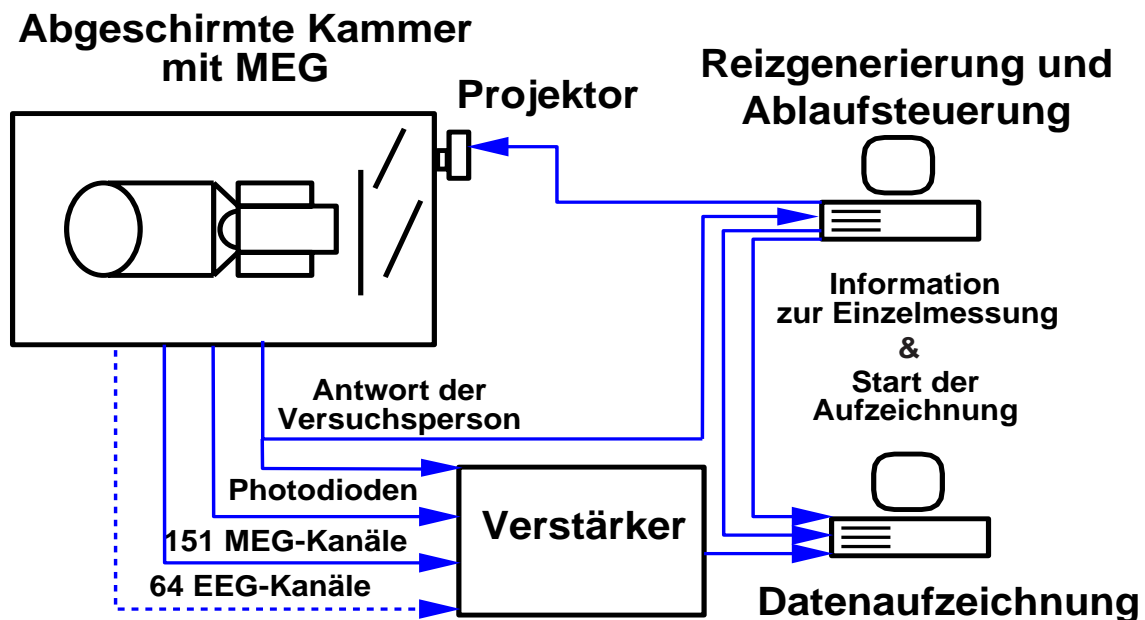


Abbildung 8. Schema des Versuchsaufbaus. Ein Rechner unter MS-DOS (oben) steuert den Versuchsablauf. Er erstellt die Reize und sendet sie zum Projektor. Die Versuchsperson gibt ihre Antwort über zwei Lichtschranken, von denen sie eine schließt. Erhält der Steuerungsrechner die Antwort der Versuchsperson, löst er den nächsten Meßdurchgang aus und startet beim Aufzeichnungsrechner (unten) die Aufzeichnung der MEG-Daten. Gleichzeitig werden vom Steuerungsrechner Informationen über die Bedingung (z.B. die Darbietungsdauer) und den Ort des Zielreizes (oben oder unten) an den Aufzeichnungsrechner gesendet. Diese Informationen ermöglichen es, die einzelnen MEG-Messungen nachträglich nach Kriterien, wie der Darbietungszeit, zu trennen. Die Kommunikation der Rechner läuft über die parallele Schnittstelle. Die unterschiedlichen Stufen eines Meßdurchgangs wurden mit Photodioden erfaßt und deren Signale in zusätzlichen Kanälen aufgezeichnet. Die Photodioden wurden durch helle Lichtpunkte am oberen Rande der Projektion angesteuert. Dies ermöglicht es, den Ablauf des Meßdurchgangs exakt zu verfolgen. Es wurden 151 MEG-Kanäle aufgezeichnet. Bei Bedarf können zusätzlich noch bis zu 64 EEG-Kanäle aufgezeichnet werden.

vier wurden sie für 24ms oder 60ms dargeboten (Gruppe 2). Die Bedingungen 'nur Maske' oder 'nur Zielreiz' wurden bei allen acht Versuchspersonen gemessen. Bei jeder Versuchsperson beinhaltete das Experiment daher vier Bedingungen: Zwei Bedingungen mit begrenzter Darbietungsdauer des Zielreizes, auf den sofort eine gemusterte Maske folgte, und jeweils eine Bedingung, in der nur der Zielreiz ohne Maske oder nur die Maske (ohne Zielreiz) dargeboten wurde. Mit den Bedingungen "nur Maske" und "nur Zielreiz" wird die Aktivierung, die durch die beiden Reizkomponenten alleine verursacht wird, gemessen. Die Abfolge der Bedingungen war zufällig. In jeder Bedingung wurden 120 Einzelmessungen durchgeführt. Bei jeder Versuchsperson bestand daher die gesamte Messung aus 480 Einzelmessungen (4 Bedingungen mit jeweils 120 Meßdurchgängen). Die Meßdurchgänge wurden in drei Blöcke aufgeteilt. Zwischen den Blöcken waren kurze Erholungspausen. Die Aufteilung der Versuchspersonen in zwei Gruppen war notwendig, da ein Experiment mit allen Bedingungen insgesamt 720 Meßdurchgänge erfordert hätte. Das überschreitet jedoch die Belastbarkeit der Versuchsperson, da das Experiment zu lange dauern würde.

2.2.3 Ergebnisse

Psychophysik: In der Abbildung 9 sind die Wiedererkennungsraten bei verschiedenen Darbietungszeiten dargestellt. In den Bedingungen mit 24ms, 37ms, 60ms und 92ms Darbietungszeit wurde über die Wiedererkennungsraten von vier Versuchspersonen gemittelt. In den Bedingungen 'nur Zielreiz' oder 'nur Maske' wurden die Wiedererkennungsraten aller 8 Versuchspersonen gemittelt. Die Fehlerbalken geben die 95% Konfidenzintervalle des Mittelwertes an.

Wird nur die Maske gezeigt (0ms Darbietungsdauer in Abbildung 9), liegt die Wiedererkennungseistung auf dem Rateniveau (46.8% richtige Antworten), da die Versuchsperson keine Information über die 'richtige' Szene erhält. Das zeigt auch, daß in der Maske keine Regelmäßigkeiten enthalten sind, die bei der Entscheidung für eines der beiden Bilder benutzt werden könnten. Wird der Zielreiz unmaskiert für 500ms

dargeboten, können ihn die Versuchspersonen perfekt wiedererkennen (98.1% richtige Antworten). Bei 92ms Darbietungsdauer unterscheidet sich die Wiedererkennungslleistung noch nicht signifikant von der unmaskierten Darbietung des Zielreizes (500ms) ($t_3=1.7$; $p>0.1$). Bei 60ms Darbietungszeit ist die Wiedererkennungslleistung statistisch signifikant reduziert ($t_3=8.8$; $p<0.005$, Bonferroni korrigiert für 2 Vergleiche: $t_{\text{krit}} = 4.17$).

Physiologie: In den ersten 120ms nach der Darbietung des Zielreizes trat die gemessene Aktivität hauptsächlich in den Sensoren auf, in denen die neuronale Aktivität aus okzipitalen Gehirnbereichen erfaßt wird (Abbildung 10). Daher wurde die folgende Analyse

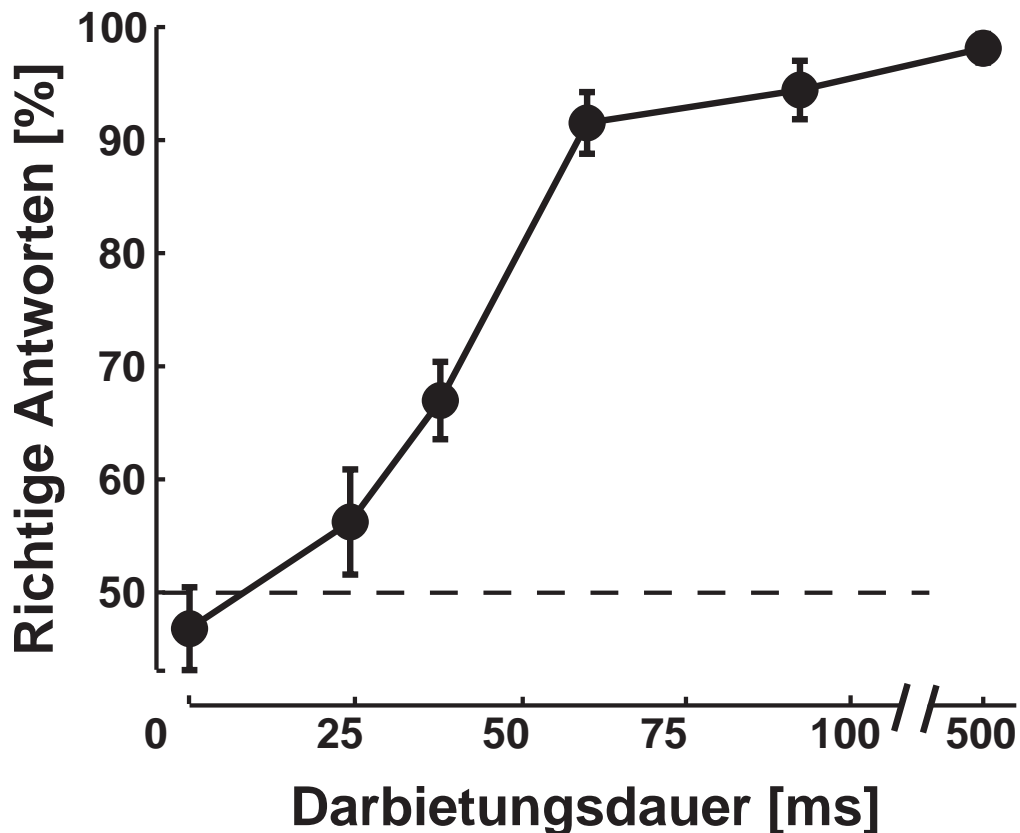


Abbildung 9. Die Wiedererkennungsraten bei verschiedenen Darbietungsdauern. Eine Darbietungsdauer von Null bedeutet, daß nur die Maske dargestellt wurde. Die Darbietungsdauer 500ms steht für die unmaskierte Darbietung des Zielreizes. Die Fehlerbalken geben das 95% Konfidenzintervall des Mittelwertes an. Das Rateniveau lag bei 50%.

auf diese Sensoren beschränkt. In diesen Sensoren sollte auch die frühe, durch die Maske verursachte Gehirnaktivierung am besten erkennbar sein. Bei allen Versuchspersonen wurden dieselben 42 Sensoren zur Analyse verwendet.

Zur Untersuchung der Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske wurde die Stärke der Gehirnaktivität bei der Darbietung des Zielreizes mit und ohne Maske verglichen. In zwei solchen Bedingungen sollten sich die gemessenen Gehirnaktivitäten durch die von der Maske zusätzlich verursachte Aktivierung unterscheiden (siehe Abschnitt 2.2.1). Die Stärke der Gehirnaktivität wurde folgendermaßen bestimmt: Die

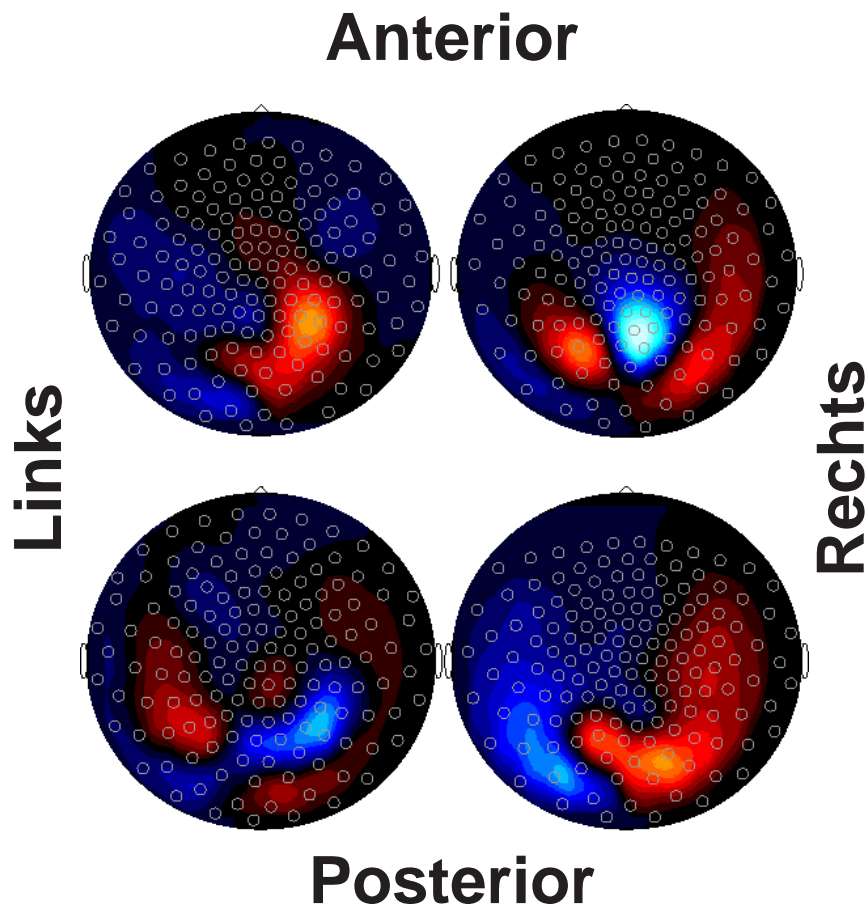


Abbildung 10. Die Verteilung der magnetischen Felder 120ms nach dem Erscheinen des Zielreizes. Dargestellt sind die Daten von 4 Versuchspersonen. Die weißen Ringe kennzeichnen die Sensorpositionen. Die Maxima der stärksten Magnetfelder sind bei allen Versuchspersonen auf die posterioren Sensoren konzentriert (helle Bereiche).

MEG-Daten aus den jeweils vier Bedingungen wurden für jede Versuchsperson getrennt gemittelt. Von den Mittelwerten wurde der Absolutbetrag bestimmt und dann über die Sensoren, die den zu untersuchenden Gehirnbereich abdecken (Abbildung 10), gemittelt. Durch diese Vorgehensweise erhält man ein Maß für die Stärke der Aktivierung eines unter den Sensoren gelegenen Gehirnbereiches. Die Umwandlung in Absolutbeträge (Gleichrichtung), bevor die Meßwerte verschiedener Sensoren zusammengefaßt werden, ist notwendig, da ein aktiver Gehirnbereich ein bipolares Magnetfeld verursacht (siehe Abschnitt 1.5.1). Addiert man die Werte unterschiedlicher Sensoren vor der Gleichrichtung, so erhält man möglicherweise einen Wert nahe Null, obwohl eine starke Aktivierung vorliegt. In der dargestellten Analyse wurden die in den einzelnen Versuchspersonen gefundenen Aktivierungen zu einem Gruppenmittel zusammengefaßt. In der Abbildung 11 ist der zeitliche Verlauf der Stärke der Aktivierung bei verschiedenen Darbietungszeiten für eine Gruppe von Versuchspersonen dargestellt. Das Erscheinen des Zielreizes (rote Kurve) oder der Maske (schwarze Kurve) auf dem Projektionsschirm löst eine anfangs bis zu einem Maximum ansteigende und dann wieder abfallende Aktivierung aus. Es fällt auf, daß die Maske ein stärkeres frühes Aktivierungsmaximum verursacht als der Zielreiz. In der Tabelle 1 sind für die verschiedenen

Tabelle 1: Latenzen der ersten Spitzenwerte der okzipitalen Aktivierungen.

Latenzen der ersten Spitzenwerte in Gruppe 1		Latenzen der ersten Spitzenwerte in Gruppe 2	
Maske 500ms	99.2ms	Maske 500ms	104ms
Zielreiz 37ms	123.2ms	Zielreiz 24ms	112ms
Zielreiz 92ms	108.8ms	Zielreiz 60ms	110.4ms
Zielreiz 500ms	108.8ms	Zielreiz 500ms	110.4ms

Bedingungen die Latenzen der ersten Maxima der Aktivierungskurven zusammengestellt. Das erste Maximum der Maske hat eine etwas kürzere Latenz als der des Zielreizes (Latenzunterschiede: Gruppe 1: 9.6ms, Gruppe 2: 6.4ms). Die Latenz dieser Spitzen-

werte unterscheidet sich zwischen den Gruppen etwas weniger (Latenzunterschiede: Maske: 4.8ms, Zielreiz: 1.6ms). Wenn Zielreiz und Maske zeitlich ausreichend getrennt sind (Zielreiz 60ms oder 92ms), wird die Latenz des ersten Maximums beim

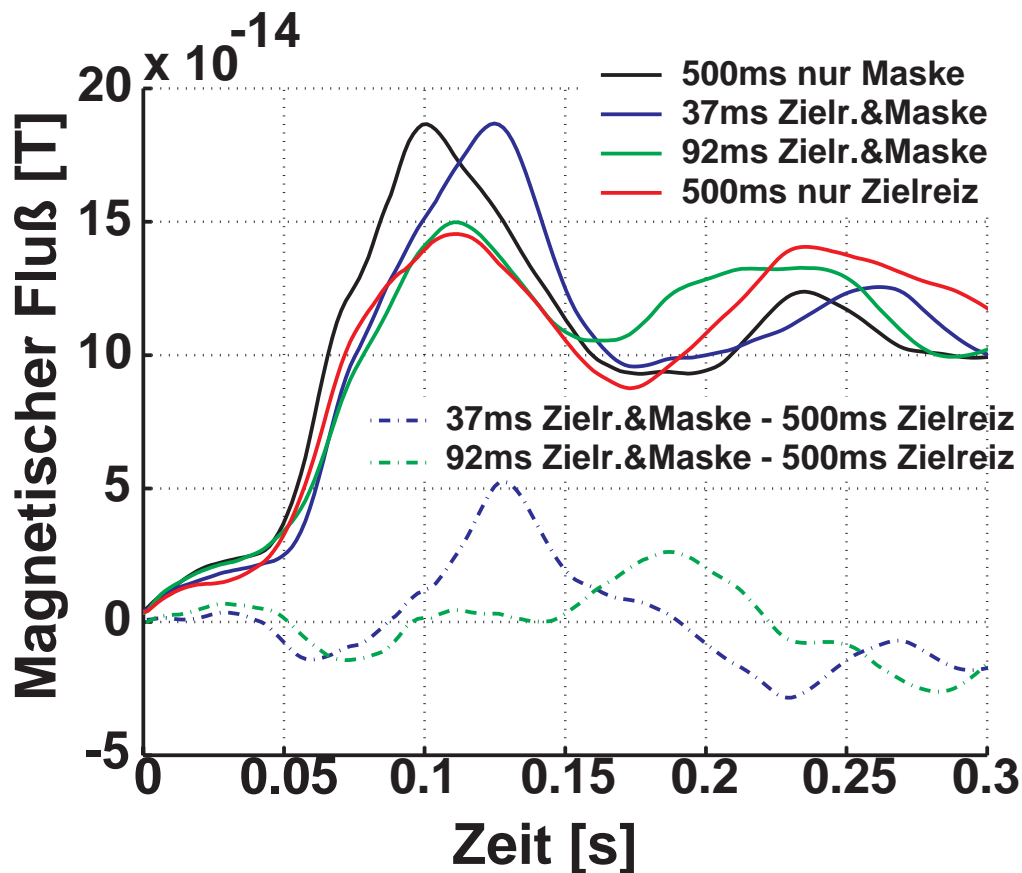


Abbildung 11. Die Dynamik der Gehirnaktivität, wie sie in posterioren Sensoren erfaßt wird. Der Nullpunkt der Zeitachse liegt beim Erscheinen des Zielreizes auf dem Projektionsschirm (oder der Maske, wenn nur diese gezeigt wurde). Die vier höheren Kurven stellen die Aktivierungen in den vier Versuchsbedingungen der Gruppe 1 dar. Die graue Kurve repräsentiert den Verlauf der Gehirnaktivität, wenn nur der Zielreiz, die schwarze Kurve, wenn nur die Maske gezeigt wird. Entsprechend repräsentiert die schwarz gepunktete Kurve die Dynamik der Gehirnaktivierung bei 37ms Zielreiz gefolgt von einer Maske. Die Strichpunktlinien stellen die Differenz zwischen maskierten Bedingungen (Zielreiz und Maske) und der durch den Zielreiz alleine verursachten Aktivierung dar. In jeder Differenzkurve ist eine klares positives Maximum zu erkennen, das die Aktivierung vom Umschalten zwischen Zielreiz und Maske kennzeichnet.

Zielreiz in beiden Gruppen perfekt reproduziert. Bei kurzen Darbietungsdauern kommt es zu einer Verschiebung des Spitzenwertes hin zu längeren Latenzen (Zielreiz 37ms: Latenzunterschied 14.4ms, Zielreiz: 24ms: Latenzunterschied 1.2ms). Dies deutet auf eine Überlagerung der von Zielreiz und Maske verursachten Aktivierung hin. Die Verschiebung des Spitzenwertes könnte durch eine zusätzliche Aktivierung, die durch das Umschalten vom Zielreiz zur Maske verursacht wird, zustande kommen.

Um diese Vermutung weiter zu untersuchen, wurde die Differenz zwischen der okzipitalen Aktivierung in einer Bedingung mit Zielreiz und Maske und der vom Zielreiz alleine verursachten Aktivierung gebildet. Zusätzliche, durch das Umschalten vom Zielreiz zur Maske verursachte, kurzzeitige Aktivierungen sollten sich in der Differenzkurve als positive Maxima zeigen, da die erste Aktivierung durch die Maske stärker ist als die durch den Zielreiz verursachte. Ein Beispiel für solch eine Differenzkurve ist die blau gestrichelte Kurve in Abbildung 11. Hier wurde von der okzipitalen Aktivierung bei 37ms Zielreizdauer mit Maske (schwarz gepunktete Kurve) die Aktivierung durch den Zielreiz alleine (grau durchgezogene Kurve) abgezogen. In der Differenzkurve (schwarz gestrichpunktet) tritt 126.4ms nach dem Erscheinen des Zielreizes ein positives Maximum auf. Dieses Maximum repräsentiert die Aktivität, die durch das Umschalten vom Zielreiz zur Maske verursacht wurde. Das Differenzmaximum bei 126.4ms stellt damit die bei dieser Darbietungszeit (37ms) früheste feststellbare Gehirnaktivität von der Maske dar. Diese Analyse wurde für alle gemessenen Darbietungsdauern durchgeführt und die Latenz (die Dauer bis zum Auftreten) des höchsten und in allen Fällen auch ersten positiven Differenzmaximums bestimmt. In Abbildung 12 sind die Aktivierungs- und die Differenzkurven für die zweite Gruppe von Versuchspersonen dargestellt.

Die Hypothese, daß dieses Differenzmaximum die erste von der Maske nachweisbare Aktivierung darstellt, kann durch eine Korrelationsrechnung statistisch überprüft werden. Wenn es nicht möglich ist anhand der Darbietungsdauer vorherzusagen, zu welchem Zeitpunkt das Differenzmaximum auftritt, wird die Hypothese verworfen. Findet man eine signifikante Korrelation, dann kann dies als Hinweis darauf angesehen werden, daß das Differenzmaximum die erste von der Maske nachweisbare Aktivierung darstellt.

Diese Überprüfung soll nun durchgeführt werden. In einer Bedingung mit Zielreiz und Maske wird die Maske um die Darbietungsdauer verzögert dargeboten. Die erwartete Latenz der von der Maske verursachten Aktivität ist daher die Summe aus der Latenz des Aktivitätsmaximums bei der Darbietung der Maske alleine (schwarze Kurve) und der Darbietungsdauer des Zielereizes. Wird die Maske alleine gezeigt, tritt z.B. bei der ersten Gruppe nach 99.2ms ein Aktivierungsmaximum auf (Abbildung 11). Bei einer Darbietungsdauer von 37ms sollte das erste durch die

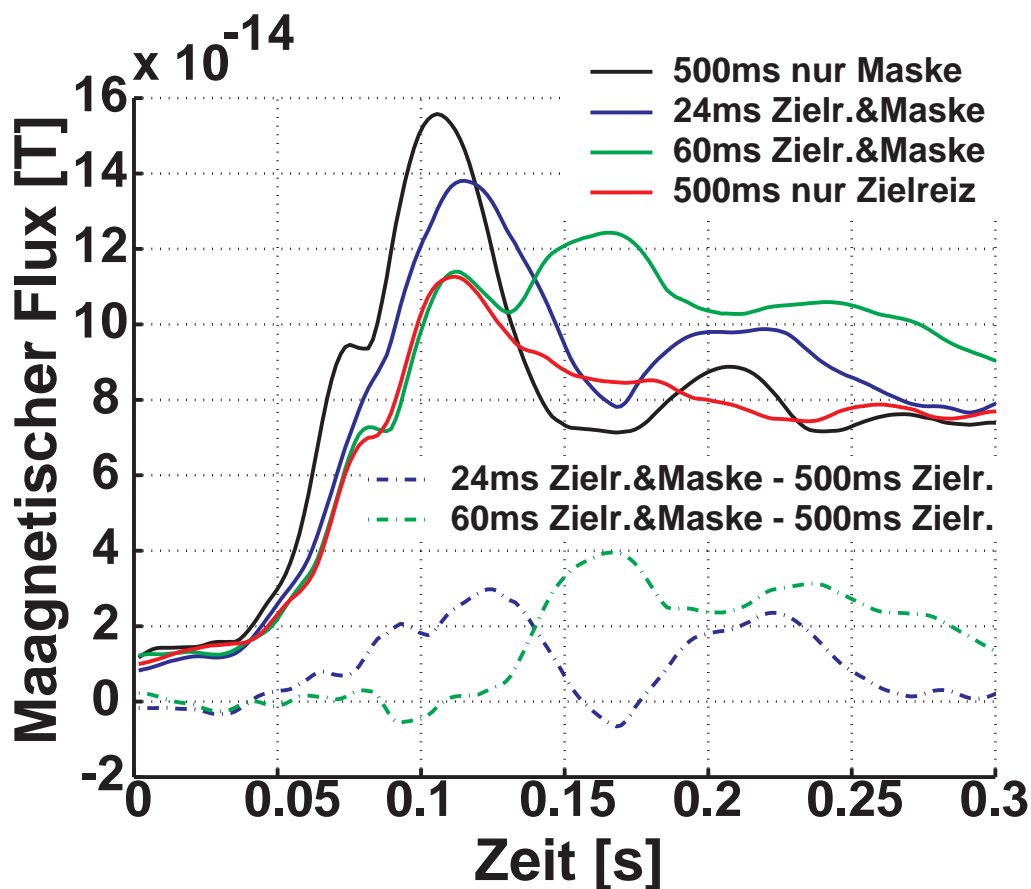


Abbildung 12. Die Dynamik der Gehirnaktivität für die zweite Gruppe von Versuchspersonen. Die Werte aus den vier experimentellen Bedingungen (durchgezogene Linien) sind Gruppenmittel. Die gestrichelten Linien stellen die Differenz zwischen maskierten Bedingungen (Zielreiz und Maske) und der durch die Maske alleine verursachten Aktivierung dar. Auch in dieser Gruppe ist in jeder Differenzkurve ein klares positives Maximum zu erkennen. Der Nullpunkt der Abszisse liegt beim Erscheinen des Reizes.

Maske verursachte Aktivierungsmaximum um diese Zeit verschoben, nach ca. 136ms in der Differenzkurve nachweisbar sein.

In der Abbildung 13 sind die Latenzen der positiven Maxima der Differenzkurven als Funktion der Darbietungsdauer des Zielreizes in den vier maskierten Bedingungen aufgetragen. Die durchgezogene Linie stellt die Vorhersage für die Latenzen dar. Sie schneidet die Ordinate bei der Latenz des bei der Darbietung der Maske alleine auftretenden Aktivierungsmaximums und hat die Steigung eins. Die experimentell gefundenen Latenzen verlaufen parallel zur Vorhersage. Der Korrelationskoeffizient zwischen der Darbie-

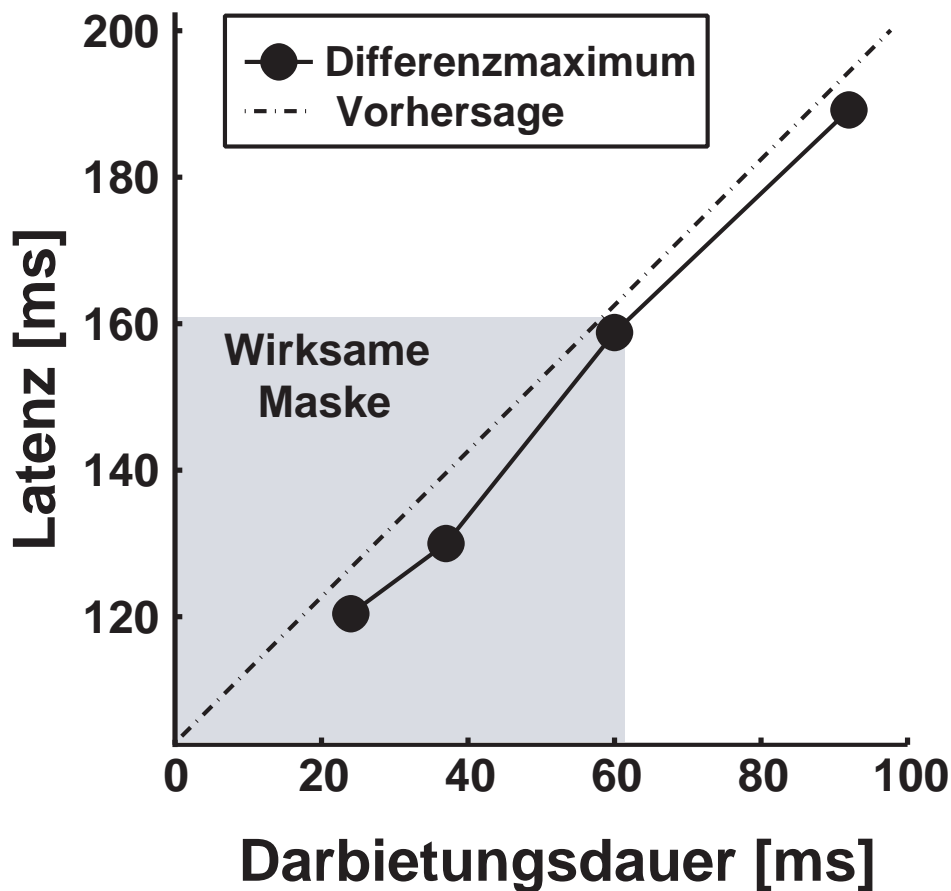


Abbildung 13. Die Latenz des Differenzmaximums als Funktion der Darbietungsdauer des Zielreizes. Der Nullpunkt liegt beim Erscheinen des Zielreizes. Die Latenz des Differenzmaximums wird sehr gut durch die Verzögerung der Maskendarbietung vorhergesagt. Das graue Quadrat umspannt den Zeitbereich, in dem die Wechselwirkung der Gehirnaktivität von Zielreiz und Maske zu einer Reduktion der Wiedererkennungsleistung führt.

tungsdauer und Latenz des positiven Peaks ist 0.997. Die Korrelation ist statistisch signifikant ($t_2 = 20.2$; $p < 0.005$). Die Steigung der Regressionsgeraden beträgt 1.038 (Achsenabschnitt 93.1). Die Vorhersage für die Steigung ist 1, d.h. die Latenzen der Differenzmaxima ergeben sich tatsächlich direkt aus der Summe der Latenz des Aktivierungsmaximums von der Maske alleine und der jeweiligen Darbietungsdauer. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß sich in den Differenzmaxima die erste meßbare Aktivierung von der Maske, die beim Umschalten zwischen Zielreiz und Maske auftritt, widerspiegelt. Die Differenzmaxima markieren damit einen Zeitpunkt, ab dem Maske und Zielreiz bei den unterschiedlichen Darbietungsdauern miteinander zu wechselwirken beginnen. Die Differenzmaxima treten jedoch durchgehend etwas früher auf, als man nach der Vorhersage erwarten würde ($\mu_{\Delta} = 6.4\text{ms}$). Die erste signifikante Reduktion der Wiedererkennungslleistung wurde bei einer Darbietungsdauer von 65ms gefunden (Abbildung 9). Das graue Quadrat in der Abbildung 13 umspannt den Zeitbereich, in dem die Maske die Wiedererkennungslleistung signifikant beeinträchtigt. An der Ordinate kann abgelesen werden, daß es zu einer signifikanten Reduktion der Wahrnehmungslleistung kommt, wenn die Aktivierung von der Maske innerhalb der ersten 160ms mit der vom Zielreiz verursachten Gehirnaktivität wechselwirkt.

Zur Veranschaulichung der Dynamik der Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske wurden in der Abbildung 14 die psychophysisch erfaßte Wiedererkennungslleistung (gelbe Balken) und die vom Zielreiz alleine verursachte okzipitale Aktivierung (rote Kurve) überlagert dargestellt. Die Wiedererkennungslleistung ist in dieser Darstellung an dem Zeitpunkt aufgetragen, an dem die Maske die erste nachweisbare Aktivität verursacht (Latenz des Differenzmaximums). Zum Beispiel ist der Balken für die Wiedererkennungslleistung bei 37ms Darbietungsdauer auf der Zeitachse bei 126ms angeordnet, denn die 126ms entsprechen der Latenz des Differenzmaximums bei dieser Darbietungszeit (37ms). Man kann in dieser Darstellungsweise erkennen, daß eine signifikante Reduktion der Wiedererkennungslleistung dann beginnt, wenn das Differenzmaximum mit dem anfänglichen Aktivierungsmaximum vom Zielreiz

zu überlappen beginnt.

Betrachtet man die Aktivierungsverläufe in den zur bisherigen Analyse zusammengefaßten posterioren Sensoren getrennt in den einzelnen Sensoren, ist zu erkennen, daß sich

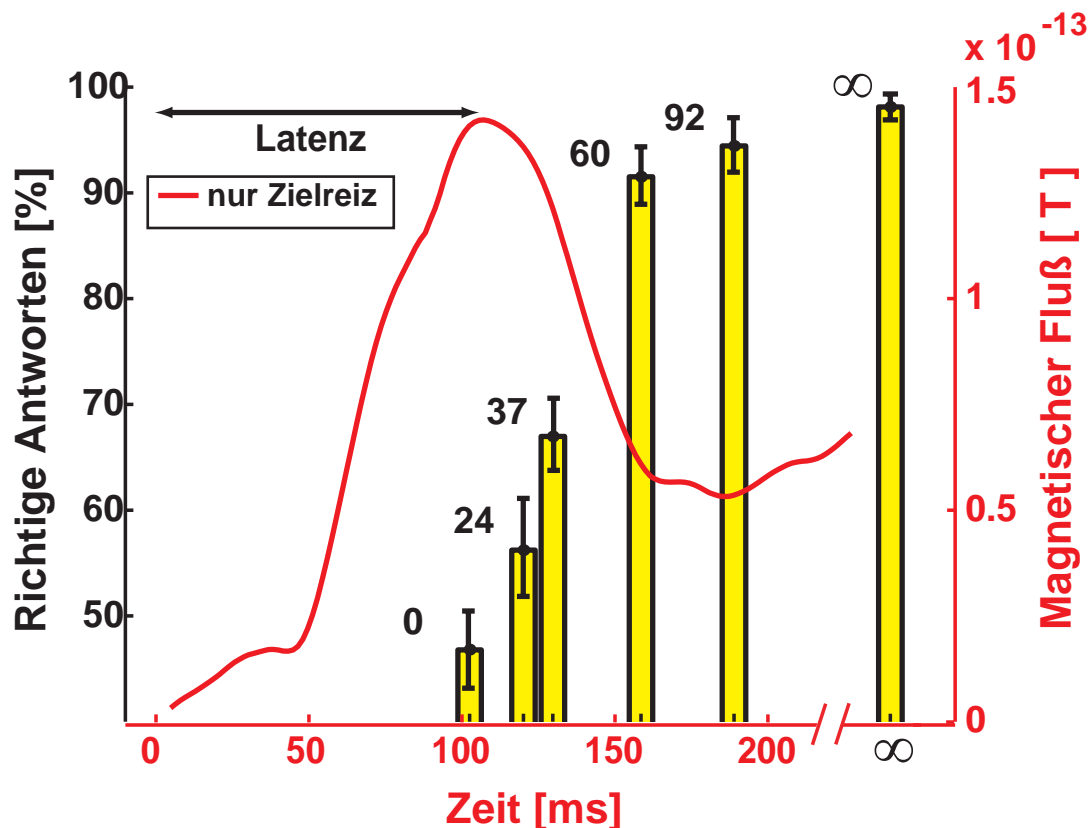


Abbildung 14. Die Dynamik der Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske. Die rote Kurve stellt den Verlauf der vom Zielreiz verursachten Gehirnaktivität in den posterioren Sensoren dar. Der Nullpunkt der Abszisse liegt beim Erscheinen des Zielreizes auf dem Projektionsschirm. Die Balken geben die Wiedererkennungslleistungen bei verschiedenen Darbietungszeiten wieder. Die jeweiligen Darbietungszeiten stehen über den Balken. Die Balken sind auf die Zeitachse an dem Zeitpunkt platziert, an dem bei der jeweiligen Darbietungszeit das Differenzmaximum auftrat, das den Beginn der von der Maske verursachten, kortikalen Gehirnaktivität kennzeichnet (siehe Ordinate der Abbildung 13). Wird der Zielreiz alleine gezeigt, tritt keine Maskenaktivität auf. Die Wiedererkennungslleistung ist daher bei 'unendlich' platziert. Bei 60ms Darbietungszeit tritt eine signifikante Reduktion der Wiedererkennungslleistung auf. In dieser Darstellung ist zu erkennen, daß gleichzeitig eine Wechselwirkung zwischen dem anfänglichen kortikalen Aktivierungsmaximum vom Zielreiz und der von der Maske verursachten kortikalen Gehirnaktivität beginnt.

das anfängliche Aktivierungsmaximum aus mehreren Unterprozessen zusammensetzt, die zu unterschiedlichen Zeitpunkten ihr Maximum erreichen. In einem weiteren Analyseschritt soll daher versucht werden, die Wechselwirkungen der *frühesten* von den Reizen (Zielreiz und Maske) verursachten, im MEG beobachtbaren, Gehirnaktivität zu untersuchen. Dazu werden in jeder Gruppe ein bis zwei Sensoren ausgewählt, in denen die früheste meßbare Gehirnaktivierung von der Maske besonders stark ist, und die Aktivierung wird mit den Daten von diesen Sensoren berechnet. Die so erhaltenen Latenzen der frühesten positiven Differenzmaxima, die zugehörigen Vorhersagen und die Abweichungen sind in der Tabelle 2 aufgelistet. Die früheste von der Maske aus-

Tabelle 2: Latenzen der Aktivierungs- und Differenzmaxima im frühesten Gehirnprozeß

Darbietungs- dauer	Latenz gemessen	Latenz Vorhersage	Gemessen- Vorhersage
24ms (Gruppe 2)	98ms	98ms	0ms
37ms (Gruppe 1)	118ms	114ms	4ms
60ms (Gruppe 2)	150ms (134ms)	134ms	16ms (0ms)
92ms(Gruppe 1)	176ms	169ms	7ms
Zielreiz Gruppe 1 / Gruppe 2	85ms / 78ms		
Maske Gruppe 1 / Gruppe 2	77ms / 74ms		

gelöste, meßbare Gehirnaktivität erreicht ihr Maximum bedeutend früher als beim Aktivierungsmittel über die 42 posterioren Sensoren (z.B. bei der Maske: Gruppe 1 um 22ms früher, Gruppe 2 um 30ms früher). Die Aktivierungs- und die Differenzkurven sind in der Abbildung 15 nach Gruppen getrennt dargestellt. Die Darstellungsweise ist dieselbe wie in den Abbildungen 11 und 12. Bei 60ms Darbietungszeit (Abbildung 15, Gruppe 2) ergibt sich in der Differenzkurve ein doppeltes Maximum, wobei das nach dem Kriterium ausgewählte höhere Maximum etwas später auftritt. Es

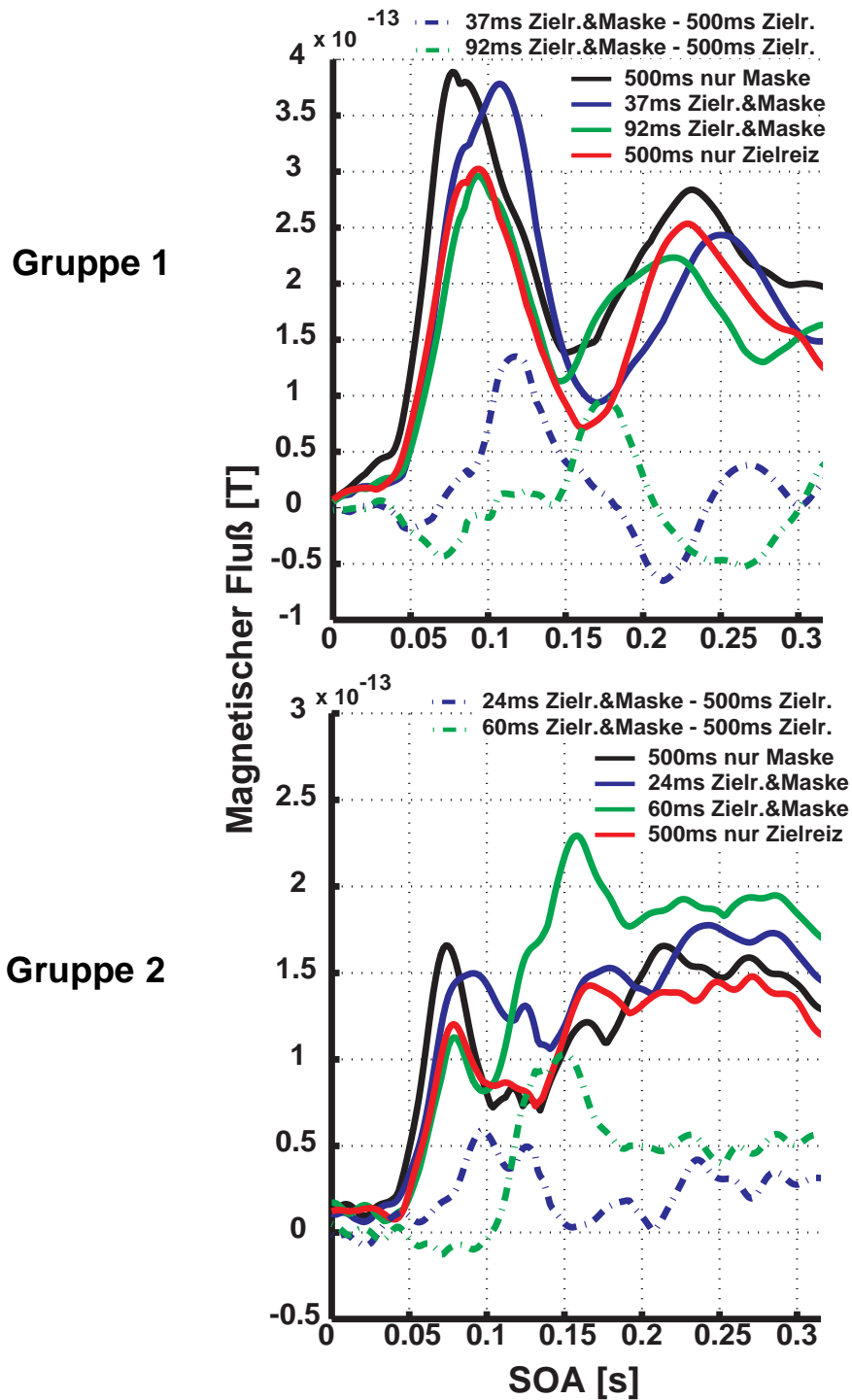


Abbildung 15. Die Dynamik der Gehirnaktivität bei beiden Gruppen auf nur wenigen Sensoren bestimmt (Gruppe 1: ein Sensor; Gruppe 2: zwei Sensoren). Es wurden die Sensoren gewählt, bei denen die erste meßbare Gehirnaktivität von der Maske am ausgeprägtesten war. Bei 60ms SOA (Gruppe 2) überlappt die früheste von der Maske nachweisbare Gehirnaktivität (grau gestrichpunktete Kurve) noch nicht mit dem ersten Aktivierungsmaximum von der Szene (graue Kurve).

besteht aber Grund zur Annahme, daß das frühere das Gesuchte ist, da z.B. der aufsteigende Teil der Kurve, an dem es liegt, die korrekte Latenz aufweist. Daher wurde seine Latenz in Klammern in der Tabelle 2 hinzugefügt. Auch bei dieser Analyse auf wenigen Sensoren sind die Abweichungen der Latenz des Differenzmaximums von der Vorhersage minimal.

Bei der Analyse über wenige Sensoren tritt das von der Maske verursachte Differenzmaximum etwas früher auf als bei der Analyse über mehrere posteriore Sensoren, da die früheste von den Reizen verursachte Aktivität besser erfaßt wird. Der Zeitpunkt, ab dem die Überlagerung der von Zielreiz und Maske verursachten Aktivität zu einer signifikanten Reduktion der Wahrnehmungsleistung führen kann, kann nach dieser Analyse auf wenigen Sensoren etwas nach unten korrigiert werden. Bei 60ms Darbietungszeit beträgt die Latenz für die früheste von der Maske nachweisbare Aktivität 135ms bis 150 ms. Demnach kommt es zu einer signifikanten Reduktion der Wiedererkennungsleistung, wenn die Verarbeitung des Zielreizes (der natürlichen Szene) innerhalb der ersten 135ms bis 150ms durch die von der Maske verursachte Gehirnaktivität gestört wird.

Betrachtet man die Abbildung 15 genauer, dann erkennt man bei der Messung auf wenigen Sensoren, daß bei 60ms Darbietungszeit noch keine Überlappung zwischen dem frühesten durch den Zielreiz verursachten Aktivierungsmaximum (graue Kurve) und dem frühesten von der Maske verursachten Differenzmaximum (graue gestrichpunktete Kurve) vorliegt, obwohl bei dieser Darbietungsdauer die Wiedererkennungsleistung schon signifikant reduziert ist. Es scheint daher, daß die Überlappung der *frühesten* (transienten) Aktivierungsmaxima nicht notwendig ist, um eine Maskierungswirkung zu erreichen. Zu diesem Zeitpunkt sind auch schon andere Verarbeitungsprozesse aktiv, die in der Analyse über mehrere posteriore Sensoren beobachtbar waren (Abbildung 12). Diese anderen Verarbeitungsprozesse könnten durch die früheste meßbare Aktivierung von der Maske gestört werden.

Vergleicht man diese Analyse über wenige Sensoren (Abbildung 15) mit der Analyse über mehrere posteriore Sensoren (z.B. Abbildung 12 oder Abbildung 14) dann zeigt

sich, daß mit der Analyse über wenige Sensoren die frühesten von den Reizen ausgelösten kortikalen Aktivierungen detaillierter verfolgt werden können. Bei der Analyse über mehrere posteriore Sensoren werden dagegen noch weitere Verarbeitungsprozesse erfaßt.

2.2.4 Vorläufige Diskussion der Rückwärtsmaskierung:

Es ist mit großer Zuverlässigkeit möglich, für jede Darbietungsdauer in den posterioren MEG-Sensoren eine frühe vorübergehende (transiente) Aktivierung zu extrahieren, die durch das Umschalten von der natürlichen Szene zur Maske auf dem Projektionsschirm verursacht wird. Benutzt man nur wenige MEG-Kanäle zur Analyse, kann zusätzlich die allererste im MEG meßbare Aktivierung, die nach der Darbietung des Zielreizes oder nach dem Umschalten zur Maske auftritt, mit hoher Zuverlässigkeit nachgewiesen werden. Das war bei allen hier verwendeten Darbietungsdauern möglich. Dadurch ist es möglich, eine obere Grenze für den Zeitpunkt anzugeben, ab dem die Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske im Kortex stattfindet. Diese Grenze markiert zugleich, ab welchem Zeitpunkt die Verarbeitung des Zielreizes durch das Erscheinen eines zweiten Reizes, der Maske, gestört werden kann. Vergleicht man die ungestörte Verarbeitung des Zielreizes mit dem ersten Auftreten der Maskenaktivierung, so erkennt man, daß die Maskenaktivität hauptsächlich Gehirnprozesse stört, die innerhalb der ersten 135ms bis 150ms nach dem Erscheinen des Zielreizes ablaufen. In diesem Zeitraum liegt bei der Verarbeitung des Zielreizes auch eine starke okzipitale Aktivierung vor. Die signifikante Reduktion der Wiedererkennungsleistung der Versuchspersonen tritt genau dann auf, wenn die von der Maske verursachte Gehirnaktivität mit dem anfänglichen okzipitalen Aktivierungsmaximum des Zielreizes zu überlappen beginnt (Abbildung 14). Spätere Gehirnprozesse, die nach 150ms ablaufen, scheinen entweder nicht von der Maskenaktivität gestört zu werden oder zumindest keinen bedeutenden Beitrag zu der zur Wiedererkennung der natürlichen Szene notwendigen Information zu leisten. Befragt man die Versuchspersonen nach den Strukturen, die sie bei kurzen Darbietungsdauern in der Photographie wahrnehmen konnten, geben sie an, einfache geometrische Formen, Orientierung, Helligkeits- und Farbverteilungen in den Bildern zu erkennen, die sie dann in der Abfragephase zur Auswahl des Zielreizes benutzen. Immer wieder können sie aber auch

Objekte in den Bildern erkennen, besonders Menschen oder Gesichter. Diese Information scheint sehr schnell erschließbar zu sein, da auch schon bei SOAs von 37ms, bei denen eine ungestörte kortikale Verarbeitungszeit der natürlichen Szene nur 33ms lang möglich ist, schon etwa 70% der Szenen korrekt wiedererkannt wurden. Die Beschaffenheit der Information, die ausreicht, um die Wiedererkennungsaufgabe zu lösen, hängt aber sicherlich auch von der Ähnlichkeit der beiden Bilder in der Abfragephase ab. Je ähnlicher sie werden, um so detaillierter muß die verfügbare Information sein.

Die erste durchgeführte Analyse gründet auf einem Maß für die Gehirnaktivität, in welchem 42 posteriore Sensoren zusammengefaßt werden, in denen die Gehirnaktivität aus den frühen visuellen Gehirnbereichen registriert wird. Diese Form der Analyse dürfte EEG-Untersuchungen, in denen das Signal räumlich sehr verschwommen ist, nahe kommen. Dem, z.B. in der Abbildung 11 dargestellten, vom Zielreiz verursachten Aktivierungsmaximum unterliegen aber sicherlich mehrere Gehirnprozesse. Die bessere räumliche Auflösung des MEGs sowie die hohe Sensordichte ermöglichen es, diese Unterprozesse genauer als im EEG zu verfolgen, da Maxima in der räumlichen Verteilung der magnetischen Felder zuverlässiger bestimmt werden können. Das früheste im MEG meßbare, von der Maske alleine verursachte Aktivitätsmaximum trat nach ca. 75ms auf (Tabelle 2 und Abbildung 15). Es wurde in ein bis zwei Sensoren, in denen es besonders gut ausgeprägt war, über die verschiedenen Darbietungsdauern hinweg verfolgt. Die Latenz der Gehirnaktivität, die beim Umschalten vom Zielreiz (der natürlichen Szene) zur Maske verursacht wurde, wurde durch ein Subtraktionsverfahren bestimmt. Dazu wurde von der Aktivität in einer Bedingung mit Zielreiz und Maske die Aktivierung, die vom Zielreiz alleine verursacht wird, subtrahiert (Abbildungen 11, 12 und 15). In dieser Differenz tritt das frühe vom Umschalten zur Maske verursachte Aktivitätsmaximum als das höchste positive Differenzmaximum auf. Zur Bestimmung der Latenz der frühesten Maskenaktivität in den Differenzkurven muß also nur angenommen werden, daß die nach dem Zielreiz präsentierte Maske ein besonders starkes zusätzliches Signal verursacht. Daher wurde die Latenz des

höchsten Differenzmaximums gewählt. Diese Auswahl ist nicht unproblematisch und bedarf einer weiteren Kontrolle. Diese ist durch die Übereinstimmung der Latenzen der gemessenen und der vorhergesagten Differenzmaxima gegeben. Auch das Vorzeichen des Differenzmaximums stimmt mit den Erwartungen überein. Die erste, von Maske oder Zielreiz verursachte und im MEG zuverlässig nachweisbare, Gehirnaktivität tritt okzipital nach ca. 75ms auf (also ca. 25ms früher als das Aktivierungsmaximum, das in der ersten Analyse über die 42 posterioren Kanäle bestimmt wurde). Von dieser ersten Aktivität wird häufig angenommen, daß sie aus dem striatären Kortex, dem ersten kortikalen visuellen Areal, stammt (z.B. Aine et al., 1996; Arroyo et al., 1997; Jeffreys, 1971; Shigeto et al., 1998).

Das erste, durch die Maske verursachte, Aktivierungsmaximum ist stärker ausgeprägt als das von der natürlichen Szene verursachte. Dies kommt wahrscheinlich durch die höheren lokalen Kontraste, den vielen Kanten in der Maske, zustande. Die Neurone im striatären Kortex von Säugern werden stark von lokalen Kontrasten aktiviert, dagegen kaum von großflächigen Helligkeitsänderungen (Hubel & Wiesel, 1959; Hubel & Wiesel, 1968). Die Helligkeit der Maske hat sich jedoch kaum von der des Zielreizes unterschieden, da in ihr die Farben von Ziel und Störreiz verwendet wurden. Es wäre daher vorstellbar, daß es bei der Rückwärtsmaskierung zu einer Wechselwirkung der Repräsentationen von natürlicher Szene und Maske kommt, die in den retinotop organisierten, frühen visuellen Arealen im Kortex, möglicherweise schon im striatären Kortex, stattfindet. Da die Maske am selben Ort wie die natürliche Szene präsentiert wurde, könnten die Zellen, die durch Konturen in der natürlichen Szene aktiviert wurden, durch die Kanten in der Maske noch stärker aktiviert werden. Dadurch würde dann die Repräsentation der Szene 'überschrieben' werden.

Im zweiten Analyseschritt über wenige Sensoren wurde auch untersucht, ob diese frühesten Aktivierungsmaxima des Zielreizes und der Maske miteinander wechselwirken, wenn es zur Maskierung kommt. Es zeigte sich, daß sich die Aktivierungsspitzen bei beginnender Maskierung, bei 60ms SOA, noch nicht überschneiden (Abbildung 15, Gruppe 2). Dies spricht eindeutig gegen die Überholungshypothese (Crawford, 1947),

nach der die von der Maske verursachte Aktivität die vom Zielreiz verursachte Aktivität im visuellen System überholen soll. Das Ergebnis spricht auch gegen die einfache Integrationshypothese, nach der die Luminanz der Reize summiert wird (Eriksen, 1966) (Abschnitt 2.1.4). Die Aktivierung durch die Maske läßt sich sogar noch bei der kürzesten Darbietungszeit von 24ms als eine getrennte Aktivierungswelle bestimmen, die der Aktivität vom Zielreiz mit derselben Latenz folgt, mit der die Reize dargeboten wurden (Abbildung 15, Tabelle 2). Die neuronale Repräsentation des Zielreizes scheint also bei der Rückwärtsmaskierung zumindest für eine gewisse Zeit ungestört im visuellen Kortex vorzuliegen. In dieser Zeit kann die Repräsentation analysiert werden. Es scheint, als ob diese kortikale Repräsentation der natürlichen Szene durch die starke neuronale Aktivität, die die Maske verursacht, überschrieben würde. Dadurch würde die Analyse der kortikalen Repräsentation der natürlichen Szene unterbrochen oder zumindest empfindlich gestört. Diese Interpretation steht im Einklang mit der Hypothese, daß in der neuronalen Verarbeitung der natürlichen Szene zunächst ein Bild der Umwelt ausgebildet wird, aber das Auslesen des Bildes in einen dauerhaften Speicher gestört wird (Sperling, 1960, Averbach & Coriel, 1961 #79). Die Störung des Ausleseprozesses könnte durch die nicht-lineare Summation der neuronalen Antwort des visuellen Systems auf die Reize geschehen (Boynton, 1961).

Nach dieser Interpretation beinhaltet das anfängliche Aktivierungsmaximum des Zielreizes, welches über die 42 posterioren Sensoren berechnet wurde (Tabelle 14), neuronale Aktivität von der anhaltenden Repräsentation des visuellen Reizes in den frühen visuellen Arealen und Gehirnprozesse, die diese Repräsentation auslesen. Durch die Überlagerung bzw. das Überschreiben der von der Szene ausgelösten neuronalen Aktivität durch die von der Maske ausgelösten neuronalen Aktivität wird dieser Ausleseprozeß gestört.

Im folgenden Experiment soll die neuronale Wechselwirkung zwischen Maske und Zielreiz mit der Methode der Vorwärtsmaskierung weiter untersucht werden. Die Diskussion der hier gewonnenen Ergebnisse und ihre Beziehung zu den Ergebnissen anderer Autoren wird im Abschnitt 2.4 fortgesetzt.

2.3 Vorwärtsmaskierung mit Mustern

Im vorangegangenen Experiment zur Rückwärtsmaskierung wurde die Maske mit verschiedenen Zeitverzögerungen nach dem Zielreiz präsentiert. Dadurch gewinnt man Informationen über die Dynamik der Verarbeitung der natürlichen Szene. Kehrt man die Reihenfolge der Präsentation um, könnte man Informationen über die Dynamik der Antwort des visuellen Systems auf einen Reiz gewinnen. Schon Sperling (1964) schlug vor, daß sich mit Maskierungsexperimenten der zeitliche Verlauf der Antwort des visuellen Systems auf einen Reiz untersuchen ließe.

Das visuelle System wird nicht nur vom An-, sondern auch vom Abschalten eines Reizes aktiviert. Daher könnte mit der Vorwärtsmaskierung z.B. untersucht werden, welcher zeitliche Anteil der durch den visuellen Reiz ausgelösten Prozesse maskierend wirken kann. Im folgenden Experiment wird dazu die Szene mit unterschiedlichen Zeitabständen nach dem Abschalten des Zielreizes präsentiert. Bei der Auswertung wird ähnlich vorgegangen, wie im vorangehenden Experiment zur Rückwärtsmaskierung. Bei der Vorwärtsmaskierung wird jedoch die Aktivierung bestimmt, die bei der Maskierung des Zielreizes verbleibt. Im Gegensatz zu den eingangs geschilderten Arbeiten (Abschnitt 2.1.3) wird hier nicht die gesamte verbleibende Aktivität über einen ganzen Zeitraum betrachtet. Vielmehr wird, wie bei der Rückwärtsmaskierung, aus der verbleibenden Aktivität ein identifizierbarer Abschnitt der durch den Zielreiz verursachten Aktivierung bestimmt, um Rückschlüsse auf die Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske ziehen zu können. Die so gewonnenen Informationen werden dann mit den Ergebnissen aus der Rückwärtsmaskierung verglichen. Sie können weiteren Aufschluß darüber geben, welche Anteile der von Zielreiz und Maske verursachten Gehirnaktivität bei der Maskierung wechselwirken.

2.3.1 Methoden

Psychophysik: Die Versuchspersonen führten dieselbe Aufgabe wie im Experiment zur Rückwärtsmaskierung durch. Die Darbietungsabfolge von Zielreiz (der natürlichen Szene) und Maske wurde jedoch umgekehrt. Nach dem Fixationspunkt erschien zuerst

die gemusterte Maske für eine von 3 möglichen Darbietungszeiten (366ms, 550ms oder 734ms) und danach der Zielreiz. Die Häufigkeitsverteilung zwischen den 3 Darbietungszeiten der Maske war 2:2:1. Dadurch soll es der Versuchsperson erschwert werden, das Abschalten der Maske vorherzusagen. Zusätzlich wird durch diese Maßnahme die späte, mit dem Einschalten der Maske korrelierte Gehirnaktivität in den Mittelwerten reduziert. Der Zielreiz wurde mit einer gewissen Verzögerung nach dem Abschalten der Maske dargeboten. Die Verzögerung zwischen dem Abschalten der Maske und dem Anschalten des Zielreizes (Zielreiz-Verzögerung, ZV) betrug 0ms, 16ms, 33ms, 50ms, 100ms, 115ms oder 231ms. Während dieser Verzögerung wurde der gesamte Projektionsschirm auf das Grau des Hintergrundes gesetzt. Jede ZV (Bedingung) wurde 100 mal wiederholt. Die Darbietungen wurden auf vier Blöcke verteilt. Die Abfolge der Bedingungen war in allen Blöcken zufällig. In zwei weiteren Bedingungen wurden nur die Maske oder nur der Zielreiz dargeboten. Nach dem Zielreiz wurde der gesamte Bildschirm für 500ms auf das Grau des Hintergrundes gesetzt. In der anschließenden Abfragephase wurden zwei Photographien dargestellt (Zielreiz und Störreiz). Diese blieben so lange sichtbar, bis die Versuchsperson ihre Antwort gegeben hatte. Auch in diesem Experiment gab es eine Pause von einer Sekunde, bevor der nächste Meßdurchgang begann. Zwischen den Blöcken bekamen die Versuchspersonen kurze Erholungspausen.

Die Darbietungsdauer des Zielreizes betrug immer 16.6ms. Der Kontrast des Zielbildes wurde auf 60% reduziert. In Vorexperimenten erreichten die Versuchspersonen dadurch bei einer ZV von 0ms (Zielreiz folgt direkt auf Maske) ca. 50% richtiger Antworten und bei unmaskierter Darbietung konnten sie den Zielreiz zuverlässig wiedererkennen. Die Wiedererkennungsleistung der Versuchspersonen lag damit im selben Bereich wie bei der Rückwärtsmaskierung. In der Abfragephase wurden beide Photographien mit vollem Kontrast dargestellt.

Reizdarbietung: Die Reizdarbietungsparameter (Reizgröße, Bildauflösung, Farbauflösung und Darbietungsrechner) sind die gleichen, wie sie beim Experiment zur Rückwärtsmaskierung beschrieben wurden (Abschnitt 2.2.2). Jedoch wurde in der

Zwischenzeit ein neuer Projektor (Hersteller Vidicon) installiert. Die Bildwiederholfrequenz des Projektors betrug 60Hz.

Physiologische Messungen und Versuchspersonen: Die physiologischen Messungen wurden in derselben Weise wie bei der Rückwärtsmaskierung durchgeführt. Die Aufzeichnung der Gehirnaktivität begann 200ms vor dem Erscheinen der Maske und dauerte 2200ms. Ausgewertet wurden jedoch nur die Daten aus einem Intervall von 700ms. Das Auswertungsintervall begann 200ms vor dem Abschalten der Maske und endete 500ms danach. Zur Definition des Nullpunktes jedes Kanals wurden der in den 200ms vor dem Erscheinen der Maske gemessene magnetische Fluß benutzt.

An diesem Experiment nahmen acht Versuchspersonen teil. Keine von ihnen hatte am vorigen Experiment teilgenommen. Alle hatten normale Sehschärfe oder trugen zur Korrektur der Sehschärfe Kontaktlinsen. Die Versuchspersonen gaben vor dem Experiment ihre informierte Zustimmung (Formular in Anhang) und wurden für ihre Teilnahme am Experiment bezahlt.

Die acht Versuchspersonen wurden, wie schon beim Experiment zur Rückwärtsmaskierung, in zwei Gruppen aufgeteilt. Dies war auch hier notwendig, da insgesamt 10 Bedingungen untersucht wurden (s.o.) und ein Experiment mit allen Bedingungen für die Versuchsperson zu lange gedauert hätte. Bei der ersten Gruppe von vier Versuchspersonen (Gruppe 1) dauerte die Verzögerung zwischen Maske und Zielreiz 0ms, 33ms, 100ms oder 231ms. Bei der zweiten Gruppen von vier Versuchspersonen (Gruppe 2) betrug die Verzögerung 16ms, 50ms, 65ms oder 115ms. Die Bedingungen 'nur Maske' und 'nur Zielreiz' wurden bei allen Versuchspersonen gemessen. Für jede Versuchsperson bestand das Experiment daher aus sechs Bedingungen. Mit den Bedingungen 'nur Maske' und 'nur Zielreiz' wurde, wie im Experiment zur Rückwärtsmaskierung, die Aktivierung, die durch die beiden Reizkomponenten alleine verursacht wird, gemessen.

Die Augenbewegungen wurden mit dem Elektrooculogramm (EOG) erfaßt. Als Referenz diente eine EEG-Elektrode unter einem Auge. Zu dieser Elektrode wurden die Potentialdifferenzen zwischen einer Elektrode über dem rechten Auge und einer am Can-

thus des linken Auges gemessen. Die erste Differenz zeigt vertikale Augenbewegungen und Lidschlag an, die zweite zeigt horizontale Augenbewegungen an. Alle MEG-Meßdurchgänge, in denen das parallel aufgezeichnete EOG um mehr als $75\mu\text{V}$ von dem während der Fixation gemessenen Potential abwich, wurden von der MEG-Auswertung ausgeschlossen, da stärkere Potentiale von Augenbewegungen, nicht aber von Gehirnaktivität verursacht werden.

2.3.2 Ergebnisse

Psychophysik: Die Wiedererkennungsraten bei den verschiedenen Darbietungszeiten sind in der Abbildung 16 dargestellt. In den Bedingungen mit 16ms, 33ms, 50ms, 65ms, 100ms, 115ms und 231ms Zielreiz-Verzögerung wurde über die Wiedererkennungsraten von vier Versuchspersonen gemittelt. Den Datenpunkten für die Bedingungen 'nur Zielreiz' oder 'nur Maske' liegen die Wiedererkennungsraten von acht Versuchspersonen zugrunde. Die Fehlerbalken geben die 95% Konfidenzintervalle des Mittelwertes an.

Wird nur die Maske gezeigt, liegt die Wiedererkennungsleistung auf dem Rateniveau (50.4% richtige Antworten). Wird der Zielreiz unmaskiert dargestellt, dann können ihn die Versuchspersonen problemlos wiedererkennen (94.2% richtige Antworten). Bei 115ms ZV unterscheidet sich die Wiedererkennungsleistung noch nicht signifikant von der unmaskierten Darbietung des Zielreizes ($t_3=2.6$; $p>0.05$). Bei 65ms ZV ist die Wiedererkennungsleistung statistisch signifikant reduziert ($t_3=10.3$; $p<0.005$, Bonferroni korrigiert für 2 post-hoc Vergleiche: $t_{\text{krit}} = 4.17$).

Physiologie: Auch in diesem Experiment war in den ersten 120ms nach der Darbietung des Zielreizes die ereigniskorrelierte Aktivität in den Sensoren konzentriert, in denen die neuronale Aktivität aus okzipitalen Gehirnbereichen erfaßt wird. Die folgende Analyse wurde daher auf denselben Sensoren wie im Experiment zur Rückwärtsmaskierung durchgeführt.

Zur Untersuchung der Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske wird in diesem

Experiment die Gehirnaktivität bei der Darbietung des Zielreizes mit Maske mit der bei der Darbietung der Maske alleine verglichen. Die Ausgangsüberlegung ist hierfür, daß in diesen zwei Bedingungen sich die gemessenen Gehirnaktivitäten durch die vom Zielreiz zusätzlich verursachte Aktivierung unterscheiden sollten. Die Stärke der Gehirnaktivität wurde auf dieselbe Weise wie im Experiment zur Rückwärtsmaskierung bestimmt. Die posteriore Aktivierung wurde über dieselben 42 posterioren Sensoren berechnet wie im Experiment zur Rückwärtsmaskierung.

In der Abbildung17 und der Abbildung18 sind die Gruppenmittel der okzipitalen Aktivierung durch Zielreiz, Maske und die in der jeweiligen Versuchspersonengruppe ver-

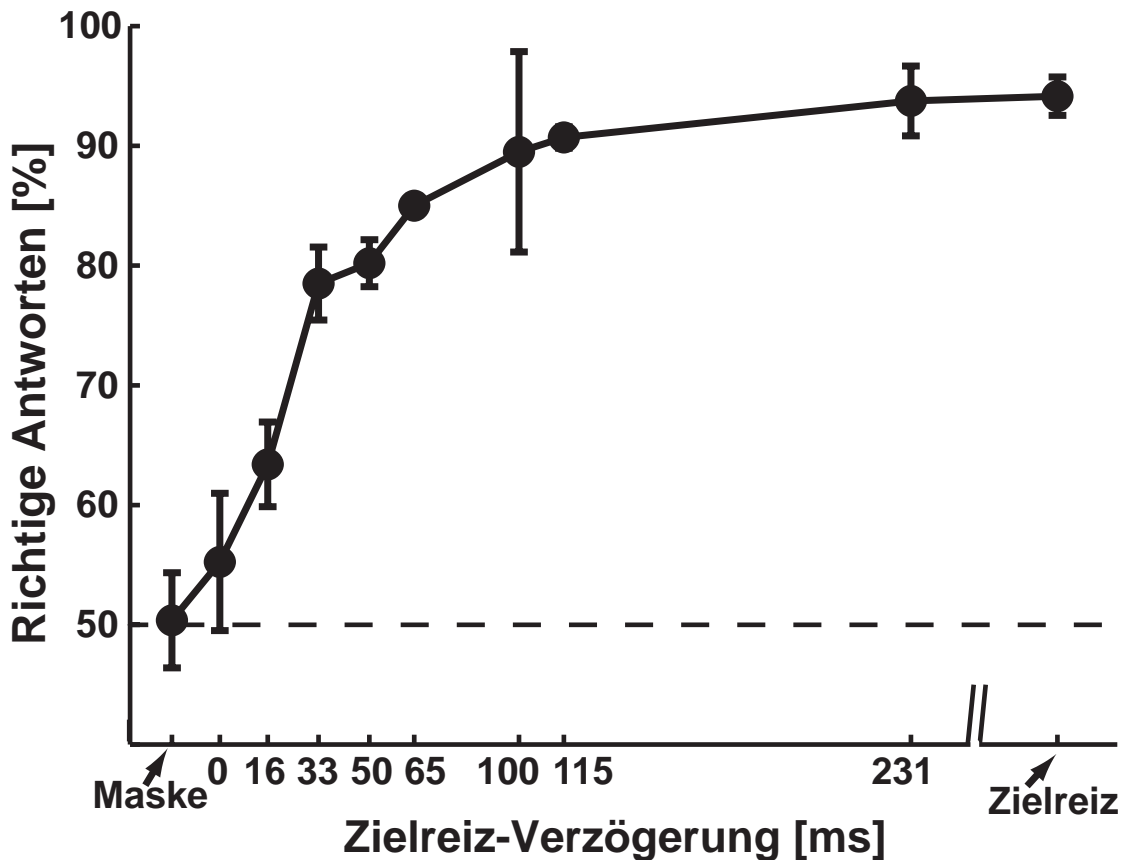


Abbildung 16. Die Wiedererkennungsleistungen bei der Vorwärtsmaskierung, dargestellt als Funktion der Zielreiz-Verzögerung (ZV). An den Positionen Maske und Zielreiz sind die Wiedererkennungsleistungen für die Bedingungen 'nur Maske' und 'nur Zielreiz' dargestellt. Die Fehlerbalken stellen das 95% Konfidenzintervall dar. Bei einer ZV von 65ms tritt eine signifikante Reduktion der Wiedererkennungsleistung auf.

wendeten ZVs dargestellt. Der Nullpunkt der Zeitachse entspricht entweder dem Abschalten der Maske oder dem Anschalten des Zielreizes, wenn nur dieser gezeigt wurde. Die durchgezogenen Kurven stellen die Aktivierungen in sechs Versuchsbedingungen dar. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden die Kurven aus den verschiedenen Bedingungen getrennt dargestellt.

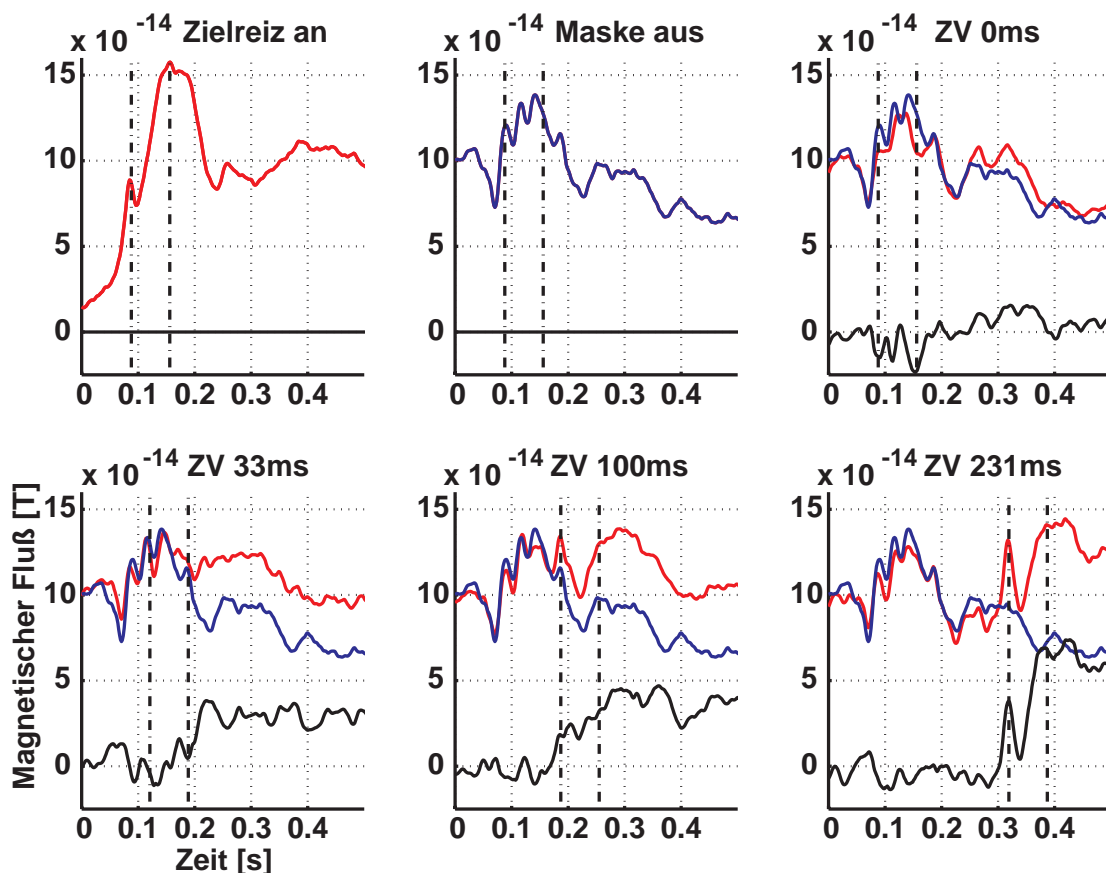


Abbildung 17. Die Dynamik der Gehirnaktivität bei der ersten Gruppe. Oben links ist der Aktivitätsverlauf in den posterioren Sensoren, wie er vom Zielreiz alleine verursacht wird, dargestellt. Rechts daneben ist die vom Ausschalten der Maske verursachte Aktivierung dargestellt. In allen anderen Graphen ist der Aktivitätsverlauf vom Ausschalten der Maske (blau) zusammen mit einer Bedingung mit Zielreiz und Maske dargestellt (rot). Die schwarze Kurve repräsentiert die Differenz der beiden Aktivierungen. Der Nullpunkt der Zeitachse liegt beim Abschalten der Maske. Die senkrechten Linien markieren die erste und eine spätere Aktivierungsspitze in der Aktivierung vom Zielreiz. Sie sind in den anderen Graphen um die jeweilige ZV verschoben. Sie markieren damit den Zeitpunkt, an dem bei der Darbietung von Zielreiz und Maske die Aktivierungsmaxima vom Zielreiz auftreten sollten.

Im ersten Graphen jeder Gruppe ist die Aktivierung durch das Anschalten des Zielreizes alleine dargestellt (An-Antwort). Die senkrechten, gestrichelten Linien heben das erste Aktivierungsmaximum (Gruppe 1: 85ms; Gruppe 2: 80ms) und ein etwas späteres (Gruppe 1 und 2: 156ms) vom Zielreiz hervor. Der zweite Graph repräsentiert die okzipitale Aktivierung, die vom Abschalten der Maske hervorgerufen wird (Aus-Antwort). Das anfängliche Aktivierungsmaximum erscheint in der Aus-Antwort durch die Maske etwa zum gleichen Zeitpunkt wie in der An-Antwort durch den Zielreiz (Latenz Aus-Antwort Gruppe 1: 89ms, Gruppe 2: 89ms; Latenzunterschied zu An-Antwort Gruppe 1: 4ms, Gruppe 2: 9ms). In allen weiteren Graphen sind die Aktivierungen bei einer der Bedingungen mit Maske und Zielreiz dargestellt (rote Kurve). Die Aktivierung durch die Maske alleine (blaue Kurve) wurde überlagert dargestellt und ist in jedem Graphen dieselbe Kurve. Die schwarzen Kurven stellen jeweils die Differenz der beiden Aktivierungen

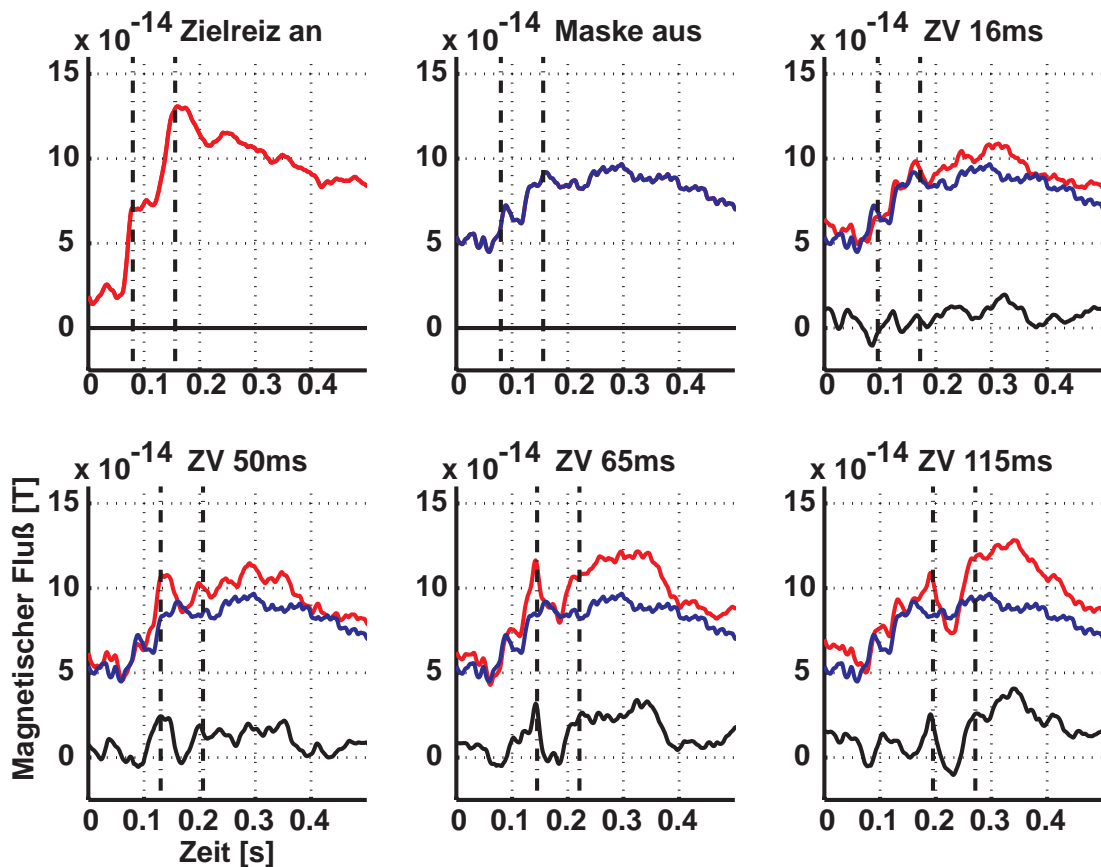


Abbildung 18. Die Dynamik der Gehirnaktivität bei der zweiten Gruppe. Die Darstellungweise wurde in der Abbildung 17 beschrieben.

gen dar.

Die senkrechten schwarzen Linien zeigen an, zu welchem Zeitpunkt das erste und das zweite markierte Maximum der vom Einschalten des Zielreiz verursachten Gehirnaktivierung gemäß der Vorhersage erwartet wird. Wie bei der Rückwärtsmaskierung wird auch hier die Annahme gemacht, daß die vom Einschalten des Zielreizes verursachte Gehirnaktivierung um die ZV verzögert auftritt. Der Zeitpunkt des Auftretens der Aktivierungsmaxima sollte sich daher durch Addieren der ZV zur Latenz des Maximums in der ungestörten An-Antwort auf den Zielreiz ergeben. Bei 65ms ZV müßte beispielsweise zur Latenz des ersten Aktivierungsmaximums bei der Gruppe 2 (80ms) die 65ms für die verzögerte Darbietung des Zielreizes addiert werden. Das erste Aktivierungsmaximum vom Zielreiz würde also nach 145ms erwartet. Die Vorhersage stimmt sehr gut mit dem gemessenen Wert überein (Abbildung 18 unten, mitte). Vergleicht man den Aktivierungsverlauf der Aus-Antwort der Maske (blaue Kurven) mit dem Aktivierungsverlauf der maskierten Darbietung des Zielreizes (rote Kurven), so ist bei ZVs von 50ms und länger das erste Aktivierungsmaximum vom Zielreiz noch klar zu erkennen (Abbildungen 17 und 18; 50ms, 65ms, 100ms, 115ms und 231ms ZV). Es zeichnet sich als das erste Maximum einer zusätzlich zur Aus-Antwort der Maske auftretenden Aktivierung ab. Der Zeitpunkt, an dem es auftritt, stimmt sehr gut mit der Vorhersage (senkrechte, gestrichelte Linien) überein. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß diese zusätzliche Aktivierung tatsächlich die erste vom Zielreiz verursachte Aktivierung im Gehirn repräsentiert.

Wird die ZV auf 33ms und weniger verkürzt, ist das erste Aktivierungsmaximum der An-Antwort vom Zielreiz nicht mehr eindeutig zu erkennen (Abbildungen 17 und 18; 0ms, 16ms und 33ms ZV). Das gilt sowohl für die Aktivierungs- als auch für die Differenzkurven. Dies weist darauf hin, daß bei ca. 33ms ZV und kürzer eine starke Wechselwirkung der von der Maske verursachten und der frühesten vom Zielreiz nachweisbaren Aktivierungen beginnt. Eine signifikante Reduktion der Wiedererkennungsleistung tritt jedoch auch schon bei einer ZV von 65ms auf. Die Wechselwirkung zwischen der ersten, durch den Zielreiz verursachten Aktivierung und der durch

das Abschalten der Maske verursachten Aktivierung muß daher auch zu späteren Zeitpunkten vorliegen.

Die Abbildung 19 soll die Dynamik der Wechselwirkung zwischen Maske und Zielreiz veranschaulichen und zusätzlich den Vergleich mit der psychophysischen Wiedererkennungsleistung ermöglichen. Die psychophysisch erfaßte Wiedererkennungsleistung (gelbe Balken) und die von der Maske verursachte okzipitale Aktivierung (blaue Kurve) sind hierfür überlagert dargestellt. Die durch die Maske verursachte okzipitale Aktivierung wurde über die MEG-Daten der posterioren Sensoren von allen acht Versuchspersonen berechnet. Die Wiedererkennungsleistung ist in dieser Darstellung an dem Zeitpunkt aufgetragen, an dem das Maximum der ersten vom Zielreiz nachweisbaren Aktivierung nach der Vorhersage auftrat (50ms bis 231ms ZV) oder erwartet (0ms, 16ms, 33ms ZV) wurde. Zum Beispiel bei einer ZV von 65ms ist der Balken für die Wiedererkennungsleistung auf der Zeitachse bei 145ms plaziert. Dieser Zeitpunkt ergibt sich aus der Summe der ZV (65ms) und der Latenz des ersten Aktivierungsmaximums bei der Darbietung des Zielreiz alleine (Gruppe 2: 80ms (s.o.)). In dem Zeitraum, in dem es zu einer signifikanten Reduktion der Wiedererkennungsleistung kommt (ZVs zwischen 0ms und 65ms), liegt in den okzipitalen Sensoren eine starke Aktivierung durch das Abschalten der Maske vor. Die Anteile der Aus-Antwort der Maske, die später als nach ca. 145ms auftreten, haben keinen signifikanten Einfluß auf die Wiedererkennungsleistung. Bei ZVs, die kürzer als 33ms sind, fällt die Wiedererkennungsleistung sehr viel schneller ab als bei längeren. Gleichzeitig beginnt das erste durch den Zielreiz verursachte Aktivierungsmaximum mit dem ersten von der Maske verursachten Aktivierungsmaximum zu überlappen (Abbildung 19 Maximum bei ca. 90ms). Die neuronale Aktivität, die dem ersten Aktivierungsmaximum der von der Maske verursachten Aus-Antwort zugrunde liegt, scheint einen besonders starken Einfluß auf die erste durch den Zielreiz verursachte Aktivität zu haben.

In der bisher durchgeführten Analyse wurden durch das Mitteln über viele Sensoren mehrere Gehirnprozesse in den Aktivierungskurven gleichzeitig erfaßt. Im folgenden wird versucht, die *früheste* im MEG meßbare, durch den Zielreiz (der natürlichen Szene)

ausgelöste kortikale Aktivität weiter zu isolieren und ihre Wechselwirkung mit der Aus-Antwort der Maske zu untersuchen. Dazu wurde die Analyse bei beiden Gruppen

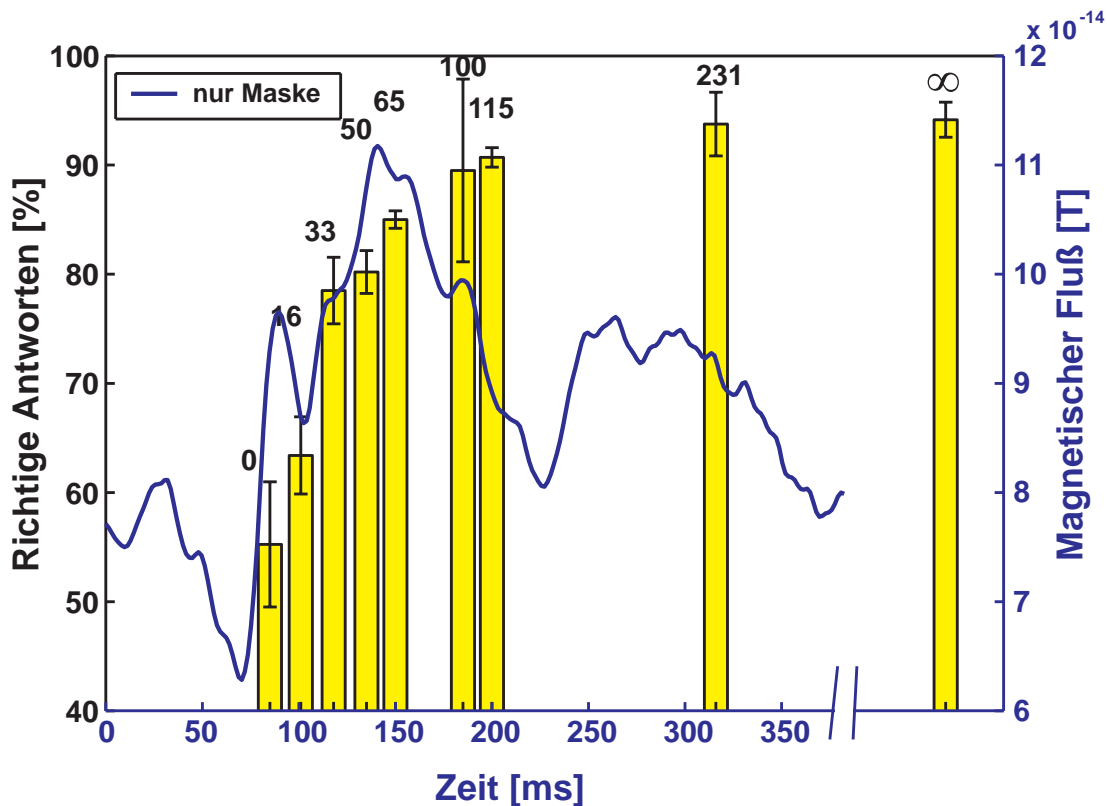


Abbildung 19. Die Wechselwirkung zwischen Maske und Zielreiz. Die blaue Kurve stellt den Verlauf der vom Abschalten der Maske verursachten Gehirnaktivität in den 42 posterioren Sensoren dar. Die Abszisse ist die zugehörige Zeitachse. Der Nullpunkt liegt beim Abschalten der Maske. Die gelben Balken geben die Wiedererkennungslleistungen bei verschiedenen Zielreiz-Verzögerungen wieder. Die jeweiligen Zielreiz-Verzögerungen stehen über den Balken. Der Balken mit dem 'unendlich' Zeichen repräsentiert die Wiedererkennungslleistung, wenn die Szene alleine gezeigt wurde. Die Balken sind auf der Zeitachse an dem Zeitpunkt platziert, an dem das erste durch den Zielreiz verursachte Aktivitätsmaximum auftrat (50ms bis 231ms ZV) oder an dem Zeitpunkt, an dem es erwartet wird (0ms, 16ms, 33ms ZV). Bei einer ZV von 65ms tritt eine signifikante Reduktion der Wiedererkennungslleistung auf (Abbildung 16). Zu diesem Zeitpunkt liegt auch eine Wechselwirkung zwischen der anfänglichen, durch den Zielreiz und durch das Ausschalten der Maske verursachten Gehirnaktivität vor. Gehirnaktivität von der Maske, die nach 145ms auftritt, hat keinen signifikanten Einfluß auf die Wiedererkennungslleistung. Eine besonders starke Beeinträchtigung der Wiedererkennungslleistung tritt auf, wenn bei ZVs kürzer als 33ms die ersten Aktivierungsmaxima von Zielreiz und Maske zu überlagern beginnen.

auf zwei Sensoren konzentriert, in denen die früheste durch den Zielreiz ausgelöste Gehirnaktivierung besonders stark ausfällt.

Die mit diesen zwei Sensoren berechneten Aktivierungs- und Differenzkurven sind in Abbildung 20 und Abbildung 21 nach Versuchspersonengruppen getrennt dargestellt.

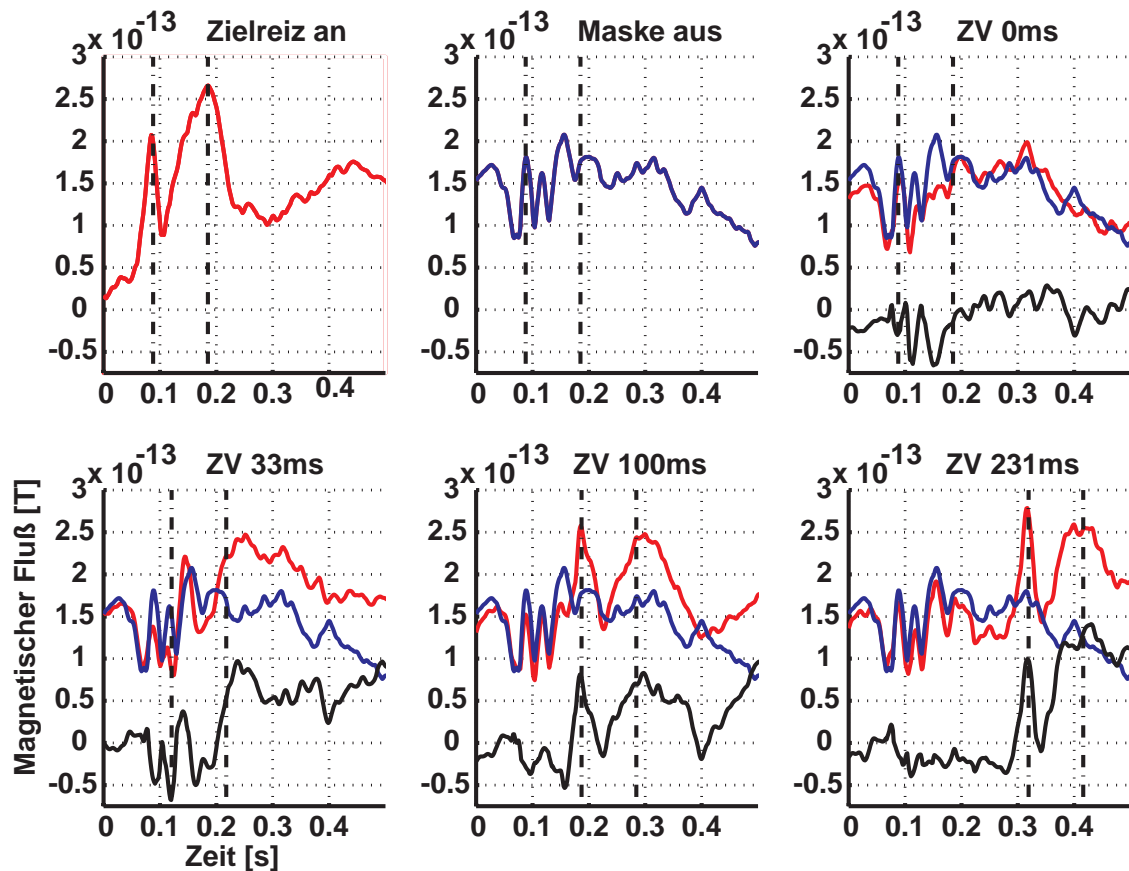


Abbildung 20. Die Dynamik der Wechselwirkung zwischen Maske und Zielreiz in der ersten Gruppe. Für die Kurven wurde der Absolutwert des Aktivitätsverlaufs in zwei posterioren Sensoren gemittelt. Oben links ist der Aktivitätsverlauf, wie er vom Zielreiz alleine verursacht wird, dargestellt. Rechts daneben ist die durch das Ausschalten der Maske verursachte Aktivierung gezeigt. In allen anderen Graphen ist der Aktivitätsverlauf der Aus-Antwort der Maske (blau) zusammen mit einer Bedingung mit Zielreiz und Maske dargestellt (rot). Die schwarze Kurve stellt die jeweilige Differenz der beiden Aktivierungen dar. Der Nullpunkt der Zeitachse liegt beim Abschalten der Maske. Die senkrechten Linien markieren das erste und ein späteres Aktivierungsmaximum des Zielreizes. Sie sind in den anderen Graphen um die jeweilige ZV verschoben. Die erste durch den Zielreiz verursachte Aktivierungsspitze kann bis zu einer ZV von 33ms nachgewiesen werden (siehe auch Abbildung 21).

Die senkrechten, gestrichelten Linien heben hervorsteckende, durch die Szene ausgelöste, Aktivierungsmaxima hervor. Die erste Linie läuft durch das früheste von der Szene verursachte Maximum der Gehirnaktivität. Dieses Maximum ist bei der Analyse über nur zwei Sensoren klarer ausgeprägt und hat eine höhere Amplitude als bei der Analyse über die 42 posterioren Sensoren (vergl. Abb.17 und Abb.20, sowie Abb. 18. und Abb. 21). Die Latenzen der frühesten durch die Szene ausgelösten Aktivierungsmaxima betragen 85ms (Gruppe 1) und 78.5ms (Gruppe 2). Sie haben sich gegenüber der ersten Analyse um weniger als zwei Millisekunden verändert. Die Latenzen des ersten, von der Aus-Antwort der Maske verursachten Aktivierungsmaximums

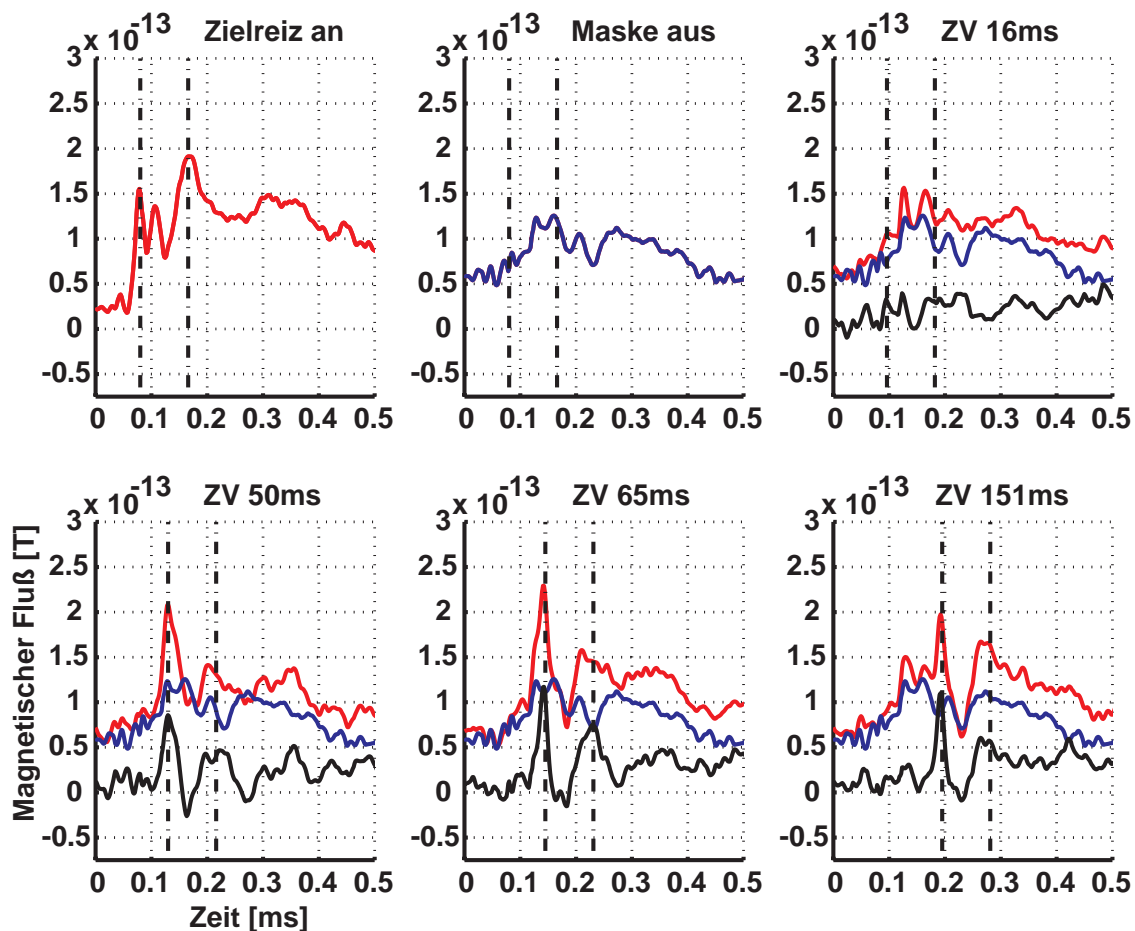


Abbildung 21. Die Dynamik der Wechselwirkung zwischen Maske und Zielreiz in zwei posterioren Sensoren in der zweiten Gruppe. Die Darstellung ist dieselbe, wie sie in der Abbildung 20 beschrieben wurde.

betragen 89ms (Gruppe 2) und 84ms (Gruppe 1). Die Latenzen der Differenzmaxima, die Vorhersagen und die Abweichungen sind in Tabell e3 aufgelistet. Die Vorhersagen für die Latenzen wurden, wie oben beschrieben, berechnet. Das Kriterium für die Auswahl der Differenzmaxima war die größte Abweichung zwischen den beiden Aktivierungskurven innerhalb von +/-100ms um die für das Aktivierungsmaximum erwartete Latenz. Bei einer ZV von 16ms (Abbildung21) ergibt sich in der Differenzkurve ein doppeltes Maximum, wobei hier wurde das erste ausgewählt wurde. Auch bei dieser Auswertung, die auf nur 2 Sensoren beruht, weichen die gemessenen Latenzen der Differenzmaxima bei ZVs länger als 16ms kaum von der Vorhersage ab (Tabel le3), obwohl die Sensoren bei der vom Zielreiz alleine verursachten Aktivierung ausgewählt wurden.

In der Tabel l e3 sind auch die normierten Amplituden der ersten Differenzmaxima bei

Tabelle 3: Latenzen und Amplituden der Differenzmaxima im frühesten vom Zielreiz verursachten Gehirnprozeß

Darbietungs- dauer	Latenz gemessen	Latenz Vorhersage	Gemessen- Vorhersage	Normierte Amplitude (Höchste Differenz als Referenz)
0ms (Gruppe 1)	86ms*	85ms	1ms*	-0.3*
16ms (Gruppe 2)	94ms*	94.5ms	-0.5ms*	0.28*
33ms (Gruppe 1)	120ms	118ms	2ms	0.3
50ms (Gruppe 2)	129ms	128.5ms	0.5ms	0.73
65ms (Gruppe 2)	142ms	143.5ms	-1.5ms	1
100ms (Gruppe 1)	184ms	184ms	0ms	0.82
115ms (Gruppe 2)	192	193.5ms	-1.5ms	0.94
231ms (Gruppe 1)	316	316ms	0ms	1
Zielreiz Gruppe 1 / Gruppe 2	85ms / 78.5ms			
Maske Gruppe 1 / Gruppe 2	89ms / 85ms*			

Die mit * gekennzeichneten Werte konnten nicht nach unabhängigen Kriterien bestimmt werden. Bei ihnen gehen Annahmen, z.B. über die Vorhersagbarkeit des Differenzmaximums, ein.

den verschiedenen ZVs aufgelistet. Die Normierung wurde mit der Amplitude des höchsten Differenzmaximums der jeweiligen Gruppe berechnet. Die erste durch den Zielreiz verursachte Gehirnaktivierung scheint in der Amplitude bis zu ZVs von 50ms weitgehend unverändert zu sein und fällt dann schnell ab. Die Latenz des Differenzmaximums, dem die erste vom Zielreiz verursachte Gehirnaktivität zugrunde liegt, scheint jedoch weniger variabel zu sein als die relative Amplitude. Daher eignen sich die Latenzen der frühesten vom Reiz (Maske oder Zielreiz) verursachten Aktivierungen besser zur Untersuchung der Vorgänge der Maskierung als Amplitudenvergleiche.

2.3.3 Vorläufige Diskussion der Vorwärtsmaskierung

Die von der Darbietung des Zielreizes (der natürlichen Szene) verursachte früheste Aktivierung in den okzipitalen Sensoren konnte bei der Vorwärtsmaskierung noch bei sehr kurzen ZVs von ca. 33ms nachgewiesen werden. Bei dieser ZV konnten die Versuchspersonen den Zielreiz schon zu ca. 80% richtig zu erkennen. Die Aus-Antwort von der Maske führte in den posterioren Sensoren im Intervall zwischen 70ms und 110ms zu einer starken überschießenden Aktivierung. Bei ZVs kürzer als 33ms überlagern sich die ersten überschießenden Aktivierungen von Maske und Szene. Die An-Antwort auf die natürliche Szene scheint dadurch weitgehend unterdrückt zu werden, denn die Maskierungswirkung nimmt bei zunehmender Überlappung sehr schnell zu (Abbildung 19). Die Wiedererkennungseleistungen folgen zumindest qualitativ den in der Tabelle 3 aufgelisteten Amplituden des ersten durch das Anschalten der Szene verursachten Differenzmaximums. Es scheint also die Wechselwirkung des frühesten Teils der vom Zielreiz ausgelösten An-Antwort mit der von der Maske ausgelösten Aus-Antwort zu sein, die die Stärke der Maskierung weitgehend bestimmt. Überlappen sich die ersten Aktivierungsmaxima von Zielreiz und Maske nicht mehr, dann ist der Einfluß der Maske auf die Wiedererkennungseleistung sehr viel schwächer.

Die erste signifikante Reduktion der Wiedererkennungseleistung tritt bei 65ms Verzögerung zwischen dem Abschalten der Maske und dem Aufblitzen des Zielreizes ein. Bei dieser ZV hat das früheste, vom Zielreiz meßbare Maximum der Gehirnaktivität eine Latenz von 145ms. Zu einer signifikanten Reduktion der Wiedererkennungse-

leistung kommt es daher, wenn die erste, vom Zielreiz verursachte Gehirnaktivität mit der Gehirnaktivität, die vom Abschalten der Maske innerhalb der ersten ca. 140ms bis 150ms verursacht wird, wechselwirkt. Spätere, durch die Maske ausgelöste Gehirnaktivität, hat dagegen keinen Einfluß mehr auf die Verarbeitung des Zielreizes. Bei der Vorwärtsmaskierung tritt die Wechselwirkung zwischen der Aus-Antwort vom Abschalten der Maske und der An-Antwort vom Einschalten des Zielreizes im selben Zeitintervall ein, wie bei der Rückwärtsmaskierung (siehe 2.2.4). Dieses Ergebnis steht im Einklang mit der Hypothese, daß Vor- und Rückwärtsmaskierung dieselbe neurophysiologische Basis haben. Die Grundlage der Vor- und der Rückwärtsmaskierung scheint in der Überlappung der durch Zielreiz und Maske verursachten neuronalen Aktivität innerhalb der ersten 150ms zu bestehen.

Vergleicht man die durch das Anschalten des Zielreizes verursachte Aktivität mit der durch das Ausschalten der Maske verursachten Aktivität in den Abbildungen 17 und 18, dann scheinen sich die zwei Aktivitätsverläufe bis auf das erste Aktivierungsmaximum, das bei beiden ca. 85ms nach dem Aus- bzw. Anschalten auftritt, zu unterscheiden. Jeffreys (1977) führte umfangreiche Untersuchungen zu den Aktivierungsmustern im EEG durch, die innerhalb der ersten 150ms durch das An- oder Abschalten von gemusterten Reizen hervorgerufen werden. Er unterscheidet drei Komponenten (CI, CII und CIII), die sich u.a. in der Latenz und in der Polarität der Potentiale unterscheiden. Die gegen eine Ohrreferenz negative CI tritt nach 75ms auf, die positive CII erreicht ihr Maximum nach 100ms und die negative CIII hat ihr Maximum nach etwa 150ms. Jeffreys fand, daß die CI hauptsächlich durch den Kontrast des Musters beeinflusst wird, während die CII und die CIII Eigenschaften der dargebotenen Konturen widerspiegeln. Von der CI nimmt er an, daß sie ihren Ursprung im striatären Kortex hat, die CII und die CIII sollen extrastriatären Ursprungs sein. Die Polarität der CI kehrt sich bei der Reizung des oberen und des unteren visuellen Feldes um. Dieser Effekt sollte wegen seiner speziellen Anatomie auch bei einer im striatären Kortex lokalisierten Quelle auftreten. Die CII und die CIII zeigten diese Potentialumkehr nicht. Sie entstehen daher wahrscheinlich in extrastriatären Arealen. Bei der Aus-Antwort fand er eine, der An-Antwort in Topographie und Latenz ähnelnde, CI. Die CII und die CIII waren in der Aus-Antwort jedoch nicht nachweisbar.

Im hier durchgeführten Experiment lagen die ersten Aktivierungsmaxima von der Szene und der Maske im Latenzbereich von Jeffreys' CI. Da zu diesem Zeitpunkt (75ms) kaum andere reizkorrelierte Aktivität gemessen wird, ist es wahrscheinlich, daß die ersten hier gemessenen Aktivierungsspitzen mit Jeffreys kontrastspezifischer CI identisch sind. Trotz des unterschiedlichen Aussehens der Aktivierungskurven scheinen die ersten, von der Szene und von der Maske ausgelösten Aktivierungsmaxima dieselbe neuronale Grundlage zu haben.

Die Aus-Antwort der Maske im striatären Kortex kann aber länger anhalten als die erste überschießende Aktivierung, wie sie sich in der CI abbildet. Das erste von der natürlichen Szenen verursachte Aktivierungsmaximum trat nach etwa 80ms auf. Von dieser Aktivierung wird üblicherweise angenommen, daß sie aus dem ersten visuellen Areal, dem striatären Kortex, stammt (z.B. Aine et al., 1996; Arroyo et al., 1997; Shigeto et al., 1998). Damit es zu einer Wechselwirkung mit der Maske kommen kann, sollte die von der Maske verursachte Aus-Antwort ca. 150ms lang eine Aktivierung im striatären Kortex hinterlassen. Diese lange, auch über die erste überschießende Aktivierung hinaus anhaltende, Aktivität ist in der Aus-Antwort im MEG nicht sichtbar. Sie kann aber durch den Vergleich der psychophysischen Wiedererkennungslleistung bei verschiedenen ZVs mit der vom Zielreiz ausgelösten Aktivierung erschlossen werden. Diese ca. 150ms über die physikalische Präsenz des Reizes hinaus anhaltende Aktivierung im Gehirn könnte die Grundlage der im Abschnitt 2.1.4 erwähnten visuellen Persistenz (Breitmeyer, 1984; Sperling, 1963) sein.

In der im Abschnitt 2.4 folgenden Diskussion werden diese Ergebnisse und Interpretationen mit denen der Rückwärtsmaskierung und den Ergebnissen anderer Autoren in Zusammenhang gebracht.

2.4 Diskussion der Maskierungsexperimente

2.4.1 Zusammenfassung und Interpretation der Ergebnisse

Durch den Vergleich der psychophysischen Wiedererkennungsleistung und der Gehirnaktivität, die während der kortikalen Verarbeitung der zu erkennenden natürlichen Szene aufgezeichnet wurde, konnte ein Zeitintervall angegeben werden, in dem eine gemusterte Maske die Verarbeitung der natürlichen Szene stören kann. Hierbei handelt es sich um Gehirnprozesse, die innerhalb der ersten ca. 150ms nach dem Beginn der Darstellung der Szenen ablaufen. Berücksichtigt man, daß die kortikale Aktivierung ca. 80ms nach dem Erscheinen der natürlichen Szene das früheste Maximum erreicht (die Aktivierung beginnt schon nach ca. 50ms), dann ergibt sich, daß ca. 70ms kortikaler Verarbeitung ausreichend sind, um die zur Wiedererkennung der natürlichen Szenen notwendige grundlegende Informationsverarbeitung im visuellen System zu vollziehen (Experiment Rückwärtsmaskierung). Die Dauer dieses Zeitintervalls ist bemerkenswert ähnlich zu dem Zeitabschnitt, in dem nach dem Abschalten eines Reizes noch kortikale Aktivität nachweisbar war (Experiment Vorwärtsmaskierung). Selbst bei nur 38ms kortikaler Verarbeitungsdauer können die natürlichen Szenen noch ausreichend ausgewertet werden, um etwa 70% von ihnen korrekt wiederzuerkennen (Experiment Rückwärtsmaskierung).

Die Rückwärts- und die Vorwärtsmaskierung weisen dieselbe Dynamik auf. Innerhalb der ersten 150ms nach Anschalten der natürlichen Szene ist die neuronale Aktivität anfällig gegen die Wirkung der Maske, und die neuronale Aktivität der ersten 150ms nach dem Abschalten der Maske hat eine maskierende Wirkung. Dies deutet darauf hin, daß Rück- und Vorwärtsmaskierung dieselben physiologischen Grundlagen besitzen. Bei der psychophysisch meßbaren Maskierung kommt es zur Überlagerung der Aktivierung von Zielreiz und Maske in den frühen visuellen Arealen, vermutlich im striatären Kortex. Die ersten Aktivierungsmaxima werden durch den Reizkontrast beeinflußt. Sie scheinen die kortikale Repräsentation der physikalischen Eigenschaften der beiden Reize darzustellen, die für andere Gehirnprozesse, die im Verlauf der Verarbeitung eines visuellen Reizes aktiviert werden, notwendig sind. Gehirnprozesse, die nach ca. 150ms aktiviert werden, scheinen diese Repräsentation nicht mehr zu benötigen (Experiment Rückwärts-

maskierung), aber auch nicht zu stören (ExperimentVorwärtsmaskierung). Prozesse die später als ca. 150ms nach der Reizpräsentation aktiviert werden, laufen also unabhängig von der ursprünglichen Reizrepräsentation der Szene in frühen den visuellen Arealen ab.

Bei der Rückwärtsmaskierung sprechen die Ergebnisse dafür, daß die erste starke, durch das An- oder Abschalten der Maske verursachte, Gehirnaktivität hauptsächlich in den frühen visuellen Arealen, möglicherweise im striatären Kortex, lokalisiert ist. Dort ersetzt sie bei langen Darbietungszeiten die anhaltende, bei kurzen Darbietungszeiten aber auch die überschießende, vorübergehende Aktivität. Dieser Vorgang ist äquivalent zum 'Überschreiben' der neuronalen Repräsentation des Zielreizes durch die neuronale Repräsentation der Maske. Die Auswertung dieser Repräsentation würde demnach vom neuen Reiz, der Maske, unterbrochen.

Bei der Vorwärtsmaskierung könnte der anhaltende, aber auch der erste überschießende Anteil der durch das Abschalten der Maske verursachten, neuronalen Aktivierung die erste überschießende neuronale Aktivierung vom Anschalten der natürlichen Szene überlagern. Die früheste von der natürlichen Szene ausgelöste Aktivierung könnte sich nur bei längeren ZVs, bei denen nur noch die anhaltende Aktivierung von der Aus-Antwort der Maske vorhanden ist, durchsetzen. Bei kürzer werdenden ZVs entstünde eine Überlagerung der neuronalen Repräsentation von Zielreiz und Maske, bei der zur Repräsentation des Zielreizes immer mehr Rauschen hinzugefügt wird. Folgt die Szene direkt auf die Maske, könnte die Aktivierung vom Zielreiz vollständig überlagert werden. Diese Interpretation steht im Einklang mit der Beobachtung, daß bei der Vorwärtsmaskierung die Wiedererkennungsleistung unterschiedlich schnell abfällt, je nach dem, ob die erste überschießende Aktivität von der natürlichen Szene sich mit der anhaltenden oder der ersten überschießenden Aktivierung vom Abschalten der Maske überlagert. Auch die Amplitudenabnahme des Anteils der Differenzkurve, der von der ersten Aktivierung vom Zielreiz verbleibt, steht im Einklang mit dieser Interpretation.

Die durch Maskierung auftretenden Veränderungen der Gehirnaktivität, die später als

150ms nach der Präsentation der natürlichen Szene auftreten, sind nicht direkter Teil der Wechselwirkung zwischen Szene und Maske, sondern sie zeigen Unterschiede an, die im Zusammenhang mit der weiteren Verarbeitung des Inhaltes der Szene auftreten.

Im folgenden werden einige Punkte des im oben gezeichneten Modells von der Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske und der Verarbeitung natürlicher Szenen in den Zusammenhang mit anderen Studien gebracht. Weiterhin folgt ein Vergleich des in vielen bisherigen Untersuchungen verwendeten Auswertungsansatz, die vom Zielreiz verbleibende Aktivität zu berechnen, mit der hier verwendeten Methode, die Latenz der frühesten von einem Reiz verursachten Aktivität zu bestimmen.

2.4.2 Vergleich der Ergebnisse und des Modells mit anderen Studien

Die Ergebnisse der hier durchgeführten Experimente zeigen, daß bei der Rückwärtsmaskierung mit Mustern die neuronale Repräsentation des Zielreizes von der Maske abrupt überschrieben werden kann. Einen ähnlichen Einfluß der Maske auf den Zielreiz fanden auch Schiller (1968) und Fehmi (1968) im Tierexperiment. Beide Autoren benutzten allerdings Maskierung mit Licht, bei der man, im Gegensatz zur Maskierung mit Mustern, davon ausgeht, daß sie schon in der Retina auftritt (Abschnitt 2.1.2). In beiden Studien wurde nur die Rückwärtsmaskierung untersucht. Nach Schiller (1968) bleiben bei den An-Zellen im CGL von Katzen bei kürzer werdenden Pausen (Inter-Stimulus-Intervall, ISI) zwischen Zielreiz und Maske immer weniger Aktionspotentiale vom Zielreiz übrig (siehe Abschnitt 2.1.3). Die Wechselwirkung zwischen der anhaltenden Aktivität vom Zielreiz und der vorübergehenden Aktivität vom Maskierungsblitz beginnt bei ISIs von 60ms. Bei einem ISI von 20ms ist in den An-Zellen keine Aktivität vom Zielreiz mehr nachweisbar. Der Maskierungsbeginn und der Zeitpunkt, an dem die Antwort auf den Zielreiz ausgelöscht wird, ist mit den hier gefundenen Werten vergleichbar.

Fehmi et al. (1968) konnten die an mehreren Stellen im visuellen Pfad von Makaken aufgezeichneten EPSPs mit getrennt gemessenen Verhaltensdaten vergleichen. Die Affen konnten zwei einfache Formen bei SOAs (Zeit zwischen Reiz- und Maskenbeginn) von mindestens 40ms noch perfekt unterscheiden. Bei SOAs unter 30ms befanden sie sich

auf Rateniveau. Die Autoren zogen von der Aktivierung aus der Bedingungen mit 'Maske und Zielreiz' die Aktivität von der 'Maske alleine' ab und fanden bei SOAs, die länger als 30ms waren, noch eine Restaktivität vom Zielreiz. Die Autoren schließen, daß nur, wenn die allerersten Anteile der neuronalen Aktivität von Zielreiz und Maske überlagert würden, es zur Reduktion der Diskriminationsleistung kommt. Welche Anteile der Restaktivität vom Zielreiz stammen, konnten die Autoren jedoch nicht genau angeben. Das Zeitintervall für eine Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske war in dieser Studie allerdings nur 10ms lang. Restaktivität vom Zielreiz trat im optischen Nerv, im CGL und im striatären Kortex auf; im Kortex jedoch am offensichtlichsten. Da sie die Überlappung zwischen Zielreiz- und Maskenaktivität auch im optischen Nerv fanden, nehmen sie an, daß die Maskierung des Zielreizes durch einen Lichtblitz in der Hauptsache durch die Integration der Reize schon in der Retina stattfindet. Dafür spricht auch das sehr kurze Intervall, in dem Maskierung möglich war.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung sprechen dafür, daß bei der Rückwärtsmaskierung die Maskierung erst in der kortikalen Repräsentation der Reize auftrat, da beide Reize auch bei den kürzesten Darbietungsdauern noch getrennte Aktivierungsmaxima verursachten. Bei der Vorwärtsmaskierung war bei ZVs kürzer als 33ms die vom Zielreiz verbleibende Aktivierung nicht mehr sicher bestimmbar. Die Ursache dafür könnte in der Verschmelzung der Aktivierungen von Szene und Maske in der Retina liegen. Bei ZVs ab 33ms sind aber wieder getrennte Aktivierungsmaxima nachweisbar. Weitere Hinweise darauf, daß die Maskierung mit Mustern auf kortikalen Verarbeitungsstufen stattfindet, liefern Untersuchungen, in denen gezeigt wurde, daß die Maskierung mit Mustern orientierungsspezifisch ist (Weisstein & Harris, 1977) bzw. stärker ausfällt, wenn Maske und Zielreiz strukturelle Ähnlichkeiten aufweisen (Breitmeyer & Ganz, 1976; Mayzner & Tresselt, 1970). Weiterhin kann mit Mustern auch dichoptisch maskiert werden (Schiller, 1965). Die binokularen Neuronen sind zwar schon im CGL zu finden, Orientierungsspezifität tritt jedoch erst im striatären Kortex auf (Hubel & Wiesel, 1959; Hubel & Wiesel, 1968). Da die Maske und der Zielreiz annähernd dieselbe Helligkeit haben, sollte die Maskierung durch Licht, von

der angenommen wird, daß sie schon in der Retina durch die Summation der Aktivität von Zielreiz und Maske geschieht, hier keine Rolle spielen. Um starke Maskierungswirkung zu erreichen, muß bei der Maskierung mit Licht die Maske typischerweise ca. 1000 mal heller als der Zielreiz sein (Breitmeyer, 1984; Fehmi et al., 1968; Schiller, 1965).

Die Untersuchungen von Rolls et al. (1994; 1999) und Kovacs et al. (1995) beschäftigen sich mehr mit der Auswirkung der Rückwärtsmaskierung auf höhere Verarbeitungsstufen. Diese könnten den hier vorgeschlagenen Ausleseprozeß darstellen. In allen drei erwähnten Arbeiten wurde Rückwärtsmaskierung mit Mustern benutzt. Die Autoren untersuchten die Antwort von Neuronen im inferioren temporalen Kortex (ITK) von Makaken. Dieser Gehirnbereich ist nicht mehr retinotopisch organisiert und seine Neuronen reagieren spezifisch auf komplexe Reize, wie z.B. geometrische Figuren oder Gesichter (Logothetis & Sheinberg, 1996; Tanaka, 1993). Rolls et al. (1994) benutzten die Rückwärtsmaskierung, um die Verarbeitungsgeschwindigkeit von Neuronen, die selektiv von Gesichtern aktiviert werden, zu untersuchen. Die Neuronen feuerten bei unmaskierter Darbietung eines Gesichts nach einer Latenz von ca. 80ms für eine Dauer von 200-300ms. Eine Maske verkürzte die Entladungsdauer und die Entladungsfrequenz beträchtlich. Die Wirkung der Maske nahm monoton zu, wenn die SOA abnahm. Die Autoren interpretieren diese Wirkung als Maskierung durch Unterbrechung. Diese Neuronen verhalten sich wie der hier vorgeschlagene Prozeß, der die in frühen visuellen Arealen abgelegte Repräsentation der natürlichen Szene ausliest. In einer aktuellen Arbeit versuchen Rolls et al. (1999) mit einem informationstheoretischen Maß, welches verschiedene Störquellen in der neuronalen Antwort berücksichtigt, die bei verschiedenen SOAs in ITK-Neuronen zur Verfügung stehende Information zu quantifizieren. Bei einer SOA von 40ms waren noch 56% der Information aus dem Aktivitätsmuster der Zellen vorhanden (100%, wenn das Gesicht unmaskiert gezeigt wurde). Bei einer SOA von 33ms waren es nur noch 33%. Die Autoren schließen daher, daß der Effekt der Maske in der Reduktion der im Feuermuster der Zelle zur Verfügung stehenden Information besteht. Auch in der Arbeit von Kovacs (1995) wurde von Neuronen im ITK abgeleitet, während die Tiere eine Form-Diskriminierungsaufgabe durchführten.

Formselektive Antworten wurden schon bei 20ms SOA zwischen Zielreiz und Maske

gefunden. Auch in der Untersuchung von Kovacs et al. verkürzte die Maske die Entladungsdauer der ITK-Neuronen und die Ergebnisse werden als Beleg für die Unterbrechungstheorie der visuellen Maskierung angesehen. Aus dem Vergleich der Feuerraten aus maskierten und unmaskierten Bedingungen schließen sie, daß 80ms ungestörte Aktivität der IT-Zellen für die Formdiskriminierung ausreichend sind. Weiterhin konnten sie zeigen, daß, unabhängig von der Bedingung, die Antwort dieser Zellen während der ersten 20ms nicht ausreicht, um die Formen zu unterscheiden. Die Integrationsdauer der ITK-Neuronen (80ms) stimmt sehr gut mit dem hier gefundenen Zeitintervall von ca. 70ms überein, in dem die vom Zielreiz verursachte Gehirnaktivität durch die Maske gestört werden kann. Diese Übertragung der sensorischen Information in eine kategorielle (wie Formen oder Objekte), könnte den Übergang von der schnell verschwindenden sensorischen Repräsentation in eine anhaltendere darstellen (Sperling, 1963). In den hier durchgeführten Experimenten trat auch schon früh eine Aktivität auf, die außerhalb der frühen visuellen Areale lag. In Abbildung 10 ist die Verteilung der magnetischen Felder 120ms nach dem Erscheinen der natürlichen Szenen, also ca. 40ms nach der ersten kortikalen Aktivierung, dargestellt. Neben den posterioren Maxima treten auch temporale und frontale Aktivierungen auf. Diese könnte solche Analyseprozesse widerspiegeln. Linkenkaer-Hansen et al. (1998) fanden in einer MEG-Untersuchung, daß die kategorielle Reizverarbeitung auch bei komplexen Reizen schon früh in der visuellen Verarbeitung stattfinden kann. Sie fanden gesichterspezifische Gehirnaktivität schon nach 120ms. Auch in den hier durchgeführten Experimenten gaben die Versuchspersonen an, auch bei kurzen SOAs noch Gesichter und Menschen in den Szenen zu erkennen. Die Auswertung wurde jedoch nicht speziell auf die kategorielle Reizverarbeitung hin weitergeführt, da die Experimente nicht für diese Fragestellung entworfen wurden.

Während bei der Rückwärtsmaskierung die Maskierung im wesentlichen durch die Unterbrechung der Analyse geschieht, ist bei der Vorwärtsmaskierung die Maskierung durch Integration plausibler. Bei der Vorwärtsmaskierung liegt nie eine ungestörte Repräsentation der natürlichen Szene vor, da solange eine Aktivierung von der Maske

vorliegt, die Aktivierung von der Szene von dieser überlagert wird. Neuronale Prozesse, die diese Repräsentation analysieren, hätten daher eine mehr oder weniger stark verbrauchte Vorlage zur Verfügung. Diese Interpretation steht im Einklang mit der oben angeführten Annahme, daß die Wechselwirkungen zwischen Zielreiz- und Maskenaktivität bei Vor- und Rückwärtsmaskierung dieselbe neuronale Grundlage haben. Bei sehr kurzen ZVs kann sich die erste überschießende Aktivierung vom Zielreiz, deren Stärke vom Kontrast des Reizes abhängt, kaum gegen die überschießende Aktivierung von der Maske durchsetzen; es ist kaum mehr etwas von der überschießenden Aktivierung vom Zielreiz nachweisbar. Bei längeren ZVs überlagert die überschießende An-Antwort vom Zielreiz die langsamer abklingende, aber schwächere Aktivierung von der Maske und die zusätzliche Aktivierung vom Zielreiz wird offensichtlich. Die Wiedererkennungsleistung folgt daher dem Verlauf der Maskenaktivität. Crawford (1947) und Mitov et al. (1981) untersuchten mit psychophysischen Methoden und Lichtpunkten, bzw. Sinusgittern als Reizen, die Stärke des Einflusses einer Maske auf die Wahrnehmung eines Zielreizes zu verschiedenen Zeitpunkten der Maskenpräsentation. Auch diese Autoren fanden um den Zeitpunkt des Ein- bzw. Ausschaltens eine Verstärkung der Effekte der Maske. Mitov et al. (1981) fanden zusätzlich, daß dieser Effekt durch einen höheren Kontrast der Maske noch verstärkt wird.

Nach der hier vertretenen Auffassung geschieht die Vorwärtsmaskierung mit Mustern durch die Überlagerung der Repräsentation des Reizes mit Rauschen. Bei der Rückwärtsmaskierung mit Mustern liegt dagegen die Repräsentation des Reizes eine gewisse Zeit ungestört vor. Daraus ergibt sich für die Prozesse, die die Repräsentation analysieren, eine Asymmetrie. Bei der Vorwärtsmaskierung wird die Toleranz dieser Prozesse gegen Rauschen getestet (Robustheit), bei der Rückwärtsmaskierung dagegen ihre Geschwindigkeit.

In dieser Arbeit wurde versucht, den genauen Zeitpunkt der Wechselwirkung zwischen dem Zielreiz und der Maske direkt aus der gemessenen Gehirnaktivität zu bestimmen und mit der parallel gemessenen Wiedererkennungsleistung zu vergleichen. In sonstigen Arbeiten wurde meistens ein anderer Ansatz gewählt. Zumeist wurde versucht, eine unter

Maskierung vom Zielreiz verbleibende Aktivierung oder eine beliebige Aktivierung zu finden, die in ihre Amplitude mit der Wahrnehmungsleistung korreliert. Exakte zeitliche Informationen konnten in diesen Studien kaum gewonnen werden. Zum Beispiel wurde sehr häufig von der Gehirnaktivität, die in einer Bedingung mit Zielreiz und Maske gemessen wurde, die Gehirnaktivität, die die Maske alleine verursacht, subtrahiert. Der verbleibenden Rest wurde als die von der Verarbeitung des Zielreizes verbleibende Aktivierung interpretiert (Donchin & Lindsley, 1965; Donchin et al., 1963). Das trifft jedoch nur zu, wenn sich die von Zielreiz und Maske verursachten Aktivierungen linear addieren. Betrachtet man die hier gefundenen Aktivierungsverläufe (z.B. Abbildungen 11 und 12) ist die Additivitätsannahme eindeutig verletzt. Dazu müssen nur die roten Kurven (Aktivierung vom Zielreiz alleine) und die schwarzen Kurven mit der korrekten Zeitverschiebung addiert werden. Die grüne Kurve in Abbildung 11 hat z.B. kaum eine Ähnlichkeit mit dieser Summe, obwohl bei dieser SOA noch keine meßbare Maskierungswirkung vorliegt. Weiterhin wurde die Additivitätsannahme nur durch visuellen Vergleich von gemessener und durch Summation von Zielreiz- und Maskenaktivität zusammengesetzter Aktivität überprüft (Donchin et al., 1963). Es sei hier bemerkt, daß Schiller und Chorover (1966) mit derselben Überprüfungsmethode zum entgegengesetzten Schluß kamen (Abschnitt 2.1.3).

Die Betrachtung der Differenzkurven, in der sich die vom Zielreiz verbleibende Aktivität widerspiegeln soll, hat einen weiteren Nachteil. Es ist damit kaum möglich, präzise die Dynamik der Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske zu untersuchen. Die der Maskierung unterliegenden Prozesse, wie die Wechselwirkung von Zielreiz und Maske, sowie spätere Prozesse, z.B. das Erkennen des Reizes, können nicht unterschieden werden. Kaitz et al. (1985) gründeten ihre Analyse auf Differenzkurven aus 500ms langen EEG-Aufzeichnungen; Donchin und Lindsley (1965) berechneten die Korrelation zwischen der gemessenen Aktivität vom Zielreiz alleine und der Differenzkurve sogar auf 1000ms langen Aufzeichnungen. Kaitz et al. gehen bei der Interpretation ihrer Ergebnisse davon aus, daß sich die mit dem Zielreiz alleine

gemessenen VEPs von den im Maskierungsexperiment gemessenen VEPs nur in den Prozessen unterscheiden, die der wahrgenommenen Qualität des Reizes unterliegen. Die Veränderungen der Gehirnprozesse, die später als nach 150ms in der Verarbeitung des Zielreizes auftreten, sind aber nach den hier gefundenen Ergebnissen nicht direkt an der Maskierung beteiligt. Weiterhin fließen in einem Zeitintervall von 500ms und mehr sicherlich auch noch Aktivierungen von kognitiven Prozessen in das Maskierungsmaß ein. Das ist sehr wahrscheinlich, da beim EEG durch Volumenleitung und unterschiedliche elektrische Widerstände von Gewebe, Knochen und Liquor die gemessenen Potential nicht unbedingt vom neuronalen Gewebe unter der Elektrode verursacht werden und die Aktivierungen üblicherweise räumlich weit ausgedehnt auftreten.

Durch den in dieser Arbeit benutzten Ansatz sollten die oben genannten Mehrdeutigkeiten vermieden und die Dynamik der dem Maskierungsprozeß zugrundeliegenden Gehirnaktivität mit hoher zeitlicher Genauigkeit untersucht werden. Dazu wurde in Bedingungen mit kombinierter Darbietung von Zielreiz und Maske die erste im MEG meßbare Aktivierungsspitze von der von der Maske (oder bei der Vorwärtsmaskierung vom Zielreiz) ausgelösten Gehirnaktivität bestimmt. Diese wird erkennbar, wenn man die Differenz zwischen der Sensoraktivität bei einer Bedingung mit Maske und Zielreiz und der Aktivität bei der Präsentation des Zielreizes (oder der Maske) alleine bildet. In dieser Differenz wurde ein positives Maximum erwartet, das die vom Umschalten zwischen Zielreiz und Maske verursachte zusätzliche Gehirnaktivität repräsentiert. Bei der Rückwärtsmaskierung war dies auch bei starker Überlappung zwischen dem anfänglichen Aktivierungsmaximum vom Zielreiz und von der Maske möglich, da die Maske eine sehr viel stärkere Aktivierung als der Zielreiz hervorruft. Um weiter abzusichern, daß das gefundene Differenzmaximum wirklich die anfängliche, von der Maske (oder vom Zielreiz) verursachte Aktivität widerspiegelt, wurde die gemessene Latenz dieser Aktivierungsspitze mit der Latenz verglichen, die sich ergibt, wenn das erste Aktivierungsmaximum der Maske (oder des Zielreizes) um die Darbietungsdauer (oder die ZV) verschoben wird. Durch diese Vorgehensweise und die Auswahl weniger Sensoren, in denen sich die früheste im MEG meßbare, von der Maske (oder vom Zielreiz) verursachte Aktivität abzeichnet, konnte für jede Darbietungsdauer ein Zeitpunkt bestimmt

werden, ab dem die kortikale Wechselwirkung zwischen Zielreiz und Maske frühestens möglich war. Zusätzlich konnte ein Zeitintervall ermittelt werden, in dem die Ankunft neuer visueller Informationen, hier die Maske, die kortikale Verarbeitung der natürlichen Szene stört. Diese Vorgehensweise ist durch die hohe Sensordichte und die relative gute räumliche Auflösung des MEGs möglich. In der hier durchgeführten Auswertung wurde keine Annahme über die Additivität von evozierten Feldern gemacht. Die oben angeführten Einwände gegen Analysen, die auf solchen Annahmen beruhen, sollten daher bei der hier durchgeführten Analyse keine Rolle spielen.

Es konnten aber auch späte Veränderungen der Gehirnaktivität durch die Maskierung des Zielreizes gefunden werden. In den Abbildungen 17 und 18 sind z.B. ca. 200ms bis 400ms nach dem Erscheinen des Zielreizes Veränderungen in der Gehirnaktivität zu erkennen, die mit der Wiedererkenntnisleistung der Versuchsperson einherzugehen scheinen. Im folgenden Experiment sollen die Unterschiede in der kortikalen Aktivität, die die unterschiedliche Verarbeitungstiefe bei erkannten und nicht erkannten natürlichen Szenen widerspiegeln könnten, weiter untersucht werden.

Vorhersage der Wiedererkennungsleistung in einzelnen Meßdurchgängen

3.1 Vorhersage von Verhalten mittels seiner neurophysiologischen Korrelate

In den vorangegangenen Experimenten zur Maskierung zeigte sich, daß die visuelle Verarbeitung natürlicher Szenen im Gehirn ein extrem schneller und effizienter Prozeß ist. Nach nur ca. 75ms kortikaler Verarbeitung hat eine Versuchsperson schon so viele Informationen erlangt, daß sie sich bei noch längeren Verarbeitungsdauern in einer Wiedererkennungsaufgabe kaum noch verbessern kann. Bei kürzeren Präsentationsdauern wechselt der Wiedererkennungserfolg dagegen von Darbietung zu Darbietung. Selbst bei konstanten Reizparametern (wie der Darbietungszeit) werden in manchen Einzelmessungen die Szenen wiedererkannt, in anderen jedoch nicht, was darauf hindeutet, daß der Inhalt der Szenen von der Versuchsperson unterschiedlich verarbeitet und abgespeichert wird. Das wirft die Frage auf, ob sich Unterschiede in der Reizverarbeitung und in der Speicherung meßbar in der Gehirnaktivität niederschlagen. Wenn dies der Fall ist, dann kann man versuchen, in den einzelnen Meßdurchgängen anhand der Gehirnaktivität vorherzusagen, ob die Versuchsperson genügend Informationen verarbeiten und abspeichern konnte, um die Szene später wiederzuerkennen.

Schon mehrere Gruppen versuchten mit Hilfe von EEG-Messungen Gehirnprozesse zu verfolgen, die bei der erfolgreichen Speicherung von Gedächtnisinhalten auftreten. Einen Überblick geben Johnson (1995) und Rugg (2000). Dazu werden die EEG-Potentiale bei

erfolgreichem Erwerb von Gedächtnisinhalten über bestimmte Gegenstände und bei der Verarbeitung, wenn diese Gegenstände vergessen wurden, verglichen.

Die Untersuchung von Karis et al. (1984) war eine der ersten, in der gezeigt wurde, daß im EEG Unterschiede bei der Verarbeitung von später erinnerten bzw. vergessenen Worten auftreten. Die Autoren führten ein Serie von Experimenten durch, in denen die Versuchspersonen sich an Worte aus einer Liste erinnern sollten. Die EKPs wurden während der Darbietung der Wortliste aufgezeichnet. Bei Worten, an die sie sich später erinnerten, waren die EKPs an den frontalen Elektroden zwischen 500ms und 900ms nach dem Darbietungsbeginn etwas positiver als bei Worten, die vergessen wurden.

In den meisten bisher durchgeführten Studien tritt die erhöhte Positivierung im EEG zwischen 400ms bis 800ms nach der Darbietung von erinnerten oder wiedererkannten Reizen auf. Dieser im EEG meßbare Unterschied zu nicht wiedererkannten Reizen wurde von Paller et al. (1987) als Dm (Difference in subsequent memory) bezeichnet. Die Dm wurde unter verschiedenen Lernbedingungen (explizites bzw. zufälliges Lernen), Abrufaufgaben (Erinnern bzw. Wiedererkennen) und mit verschiedenen Reizen (Worte, Bilder, Muster etc.) untersucht. Die Dm hat eine sehr geringe Amplitude (1-3 μ V) und in etwa der Hälfte der Studien wurde im EEG kein signifikanter Unterschied zwischen der Verarbeitung und Speicherung von erinnerten und vergessenen Reizen gefunden (Johnson, 1995).

Studien, in denen die Dm in einer visuellen Wiedererkennungsaufgabe untersucht und signifikante Effekte gefunden wurden, sind sehr selten. Sommer et al. (1991) benutzten Gesichter als Reize und testeten die Wiedererkennungsleistung. Zusätzlich wurden an den Gesichtern noch Kontrastmanipulationen durchgeführt, die die Versuchspersonen erkennen sollten. Dadurch ist es möglich zu kontrollieren, ob die Dm-Effekte möglicherweise durch Unterschiede in der Sichtbarkeit der Reize verursacht werden. Es zeigte sich, daß die Kontrastdiskriminierung gleich gut war, egal ob sich die Versuchspersonen an ein Gesicht erinnertem oder nicht. In dieser Studie konnte erstmals gezeigt werden, daß die Dm ihre Ursache nicht in Unterschieden in der sensorischen

Verarbeitung der Reize, wie z.B. der besseren Sichtbarkeit, hat. Die verlässlichsten Unterschiede zwischen erinnerten und vergessenen Gesichtern traten im EEG ca. 250ms und 430ms nachdem der Zielreiz erschien, auf. Dieser Unterschied zeigte sich beim Vergleich frontaler gegen posteriorer Elektroden. Die Dm war in frontalen Elektroden positiv und in posterioren Elektroden negativ. In der Differenz um 250ms deutete sich eine Lateralisierung nach rechts temporal an. Bei visuellen Wiedererkennungsaufgaben kann also auch schon vor 400ms ein Dm effekt auftreten.

Mit der fMRT kann der Dm-Effekt erst seit wenigen Jahren untersucht werden. Die Ursache dafür besteht darin, daß erst seit kurzem Verfahren zur Verfügung stehen, mit denen es möglich ist, bei kernspintomographischen Untersuchung auch bei einer relativ schnellen Reizabfolge (bis ca. 2s zwischen den Reizen) die Gehirnaktivität von den aufeinanderfolgenden Einzelmessungen wieder zu trennen (Dale & Buckner, 1997; Wagner et al., 1999). Brewer et al. (1998) untersuchten mit funktioneller Kernspintomographie, in welchen Gehirngebieten die Aktivität mit unterschiedlichem Wiedererkennungserfolg korreliert. Sie präsentierten ihren Versuchspersonen Bilder von natürlichen Szenen. Während die Gehirnaktivität aufgezeichnet wurde, sollten diese unterscheiden, ob es sich um Freiland- oder Innenraumszenen handelt (zufälliges Lernen). Von den Versuchspersonen unerwartet, wurde nach der Messung ein Gedächtnistest durchgeführt. Die Autoren fanden rechts frontale und bilaterale parahippocampale Aktivität, die mit der Wiedererkennungsleistung korrelierte. Die Lokalisation der Aktivitätsdifferenzen hängt aber auch vom Reizmaterial ab. Bei verbalem Material scheinen die Aktivierungsdifferenzen mehr im linken präfrontalen Kortex und im linken medialen Temporallappen aufzutreten, während bei nicht-verbalem Material, wie Bildern und Mustern, der rechte inferiore präfrontale Kortex und bilateral die medialen Temporallappen aktiviert werden. Eine Übersicht dazu gibt Wagner (1999).

In den bisherigen Studien zum Dm-Effekt wurden zur Absicherung der gefundenen Unterschiede die üblichen statistischen Methoden angewendet. Von manchen Autoren wird bei statistisch signifikanten Unterschieden noch in Anspruch genommen, daß diese Unterschiede die Wiedererkennung vorhersagen könnten (z.B. Brewer et al., 1998; Paller

et al., 1988). Wie gut letztendlich diese Vorhersage in den einzelnen Messungen möglich ist, wurde jedoch nicht getestet. Obwohl man bei einer höheren statistischen Signifikanz erwarten würde, daß sich die unterschiedlichen Gruppen (z.B. erkannt vs. nicht erkannt) besser trennen lassen, läßt sich aus dem statistischen Signifikanzniveau jedoch nicht angeben, wie hoch der Anteil korrekter Vorhersagen sein wird. Das läßt sich an einem Beispiel verdeutlichen, in dem man den Unterschied zwischen zwei Mittelwerten statistisch überprüfen will. Hat man Meßwerte der Gehirnaktivität aus zwei Bedingungen, dann kann man daraus die Mittelwerte und die Varianz der Zufallsverteilungen der Meßwerte schätzen. Wenn man testet, ob sich die Mittelwerte unterscheiden, interessiert man sich dafür, wie gut die Schätzung der Mittelwerte ist. Der Standardfehler ist ein Maß für die Güte dieser Schätzung. Der Standardfehler der Mittelwerte nimmt mit der Anzahl der Messungen ab, d.h. die Güte der Schätzung der Mittelwerte nimmt zu. Damit kann jeder noch so kleine Unterschied statistisch signifikant werden, wenn eine ausreichende Anzahl von Messungen vorliegt (z.B. Bortz, 1993 p.115), und das Signifikanzniveau steigt mit der Anzahl der Messungen. Die Überlappung der Verteilungen der Meßwerte aus den beiden Gruppen, die Varianz, wird jedoch mit einer größeren Anzahl von Meßwerten nicht geringer. Diese Überlappung ist aber der wichtigste Faktor, der die Trennbarkeit der Meßwerte in Gruppen bedingt. Ein weiterer Faktor ist die Methode, mit der man die Einzelmessungen den Gruppen zuteilt (klassifiziert). Sie muß so gestaltet sein, daß es möglich ist, die in der Gehirnaktivität von einzelnen Meßdurchgängen enthaltene Information über Verarbeitungsunterschiede auszunutzen.

Die beeindruckenden Fortschritte, die in den letzten Jahren mit nicht-invasiven bildgebenden Verfahren bei der Analyse von Gehirnfunktionen erzielt wurden, werfen aber doch die Frage auf, ob es mit diesen Methoden nicht möglich wäre, momentane Gehirnzustände von 'außen' zu erkennen, und damit Rückschlüsse auf den internen Geisteszustand einer Person zu ziehen. So wurde z.B. schon häufig mit verschiedenen nicht-invasiven Verfahren versucht, geplante oder ausgeführte motorische Handlungen, wie Fingerbewegungen an der linken oder rechten Hand, anhand der gemesse-

nen Gehirnaktivität vorherzusagen (Cheyne et al., 1995; Dehaene et al., 1998; Pfurtscheller et al., 1996; Portin et al., 1996). Mit dem Ziel, Geräte anhand der gemessenen Gehirnaktivität zu steuern, werden Versuchspersonen auch darauf trainiert, ein bestimmtes Muster von Gehirnaktivität herzustellen, das dann von einem Klassifikator eingestuft wird und an einem Gerät eine entsprechende Reaktion auslöst. Dieser Ansatz wird verfolgt um sogenannte 'Brain-Computer-Interfaces' (z.B. Donchin & Coles, 1988; Pfurtscheller et al., 1996) oder 'Thought-Translation-Devices' (Birbaumer et al., 1999) zu konstruieren. In manchen Arbeitsgruppen wird auch die Möglichkeit getestet, anhand der Gehirnaktivität kognitive Zustände zu erkennen. Die Arbeitsgruppe um Gevins versucht, die Belastung des Arbeitsgedächtnisses mit Hilfe von EEG-Messungen abzuschätzen (Gevins et al., 1998). Dazu werden neuronale Netze eingesetzt, die als Eingabe die Fourieramplituden aus den EEG-Kanälen erhalten. In der Gruppe um Suppes wird versucht, die von verschiedenen Worten oder Sätzen im EEG verursachte Aktivität wiederzuerkennen (Suppes et al., 1997). Diese Autoren spielen ihren Versuchspersonen z.B. mehrfach 7 Worte vor. Dann mitteln sie die im EEG aufgenommene Gehirnaktivität von je einem Wort über einen Teil der Messungen. So erhalten sie für jedes Wort mehrere Mittelwerte. Ein Mittelwert wird dann als Modell verwendet und andere Mittelwerte werden klassifiziert. Für die Klassifikation wird für jede Versuchsperson und für jeden Sensor ein Bandpaßfilter bestimmt, mit dem die beste Trennung der EEG-Wellen von den unterschiedlichen Reizen möglich ist. Die Klassifikation selbst geschieht durch den Vergleich der Abweichungsquadrate zwischen den verschiedenen Modellen und den Testmittelwerten. Die Autoren können so in den EEG-Wellen zwischen 47% und 97% die Worte korrekt wiedererkennen. In einer neueren Arbeit benutzten sie ganze Sätze und erreichten ähnlich gute Wiedererkennungsraten (Suppes et al., 1999). Bayliss (1999) versucht anhand von EEG-Ableitungen zu erkennen, ob ihre Versuchspersonen in einer virtuellen Umgebung, durch die sie fahren, eine rote Ampel erkannt haben oder nicht. Dazu soll die P300 Komponente (siehe Abschnitt 1.4.2), die durch seltene Ereignisse, wie in diesem Fall eine rote Ampel in der virtuellen Welt, ausgelöst wird, in den EEG-Daten erkannt werden. Auch dabei konnte in 85% bis 91% der Fälle eine P300 gefunden werden, wenn eine Ampel auf Rot schaltete.

In diesem Experiment wird versucht mittels der MEG-Daten, die während der Darbietung einer natürlichen Szene aufgezeichnet wurden, zu erkennen, ob eine Versuchsperson später diese Szene wiedererkennen wird oder nicht. Die MEG-Daten aus den einzelnen Meßdurchgängen werden dazu in zwei Klassen eingeteilt: die Versuchsperson wird die natürliche Szene wiedererkennen oder sie wird sie nicht wiedererkennen. Dieser Vorgang, das Einteilen von Beispielen in Klassen, wie hier der MEG-Daten aus Einzelmessungen, wird als Klassifikation bezeichnet. Im folgenden wird ein Überblick zu den hier verwendeten Methoden der Datenreduktion und der Klassifikation gegeben.

3.2 Datenaufbereitung und Merkmalsextraktion

Bei oberflächlicher Betrachtung können sich die einzelnen MEG-Zeitreihen von Messung zu Messung stark unterscheiden und es ist nicht offensichtlich, ob eine Versuchsperson das dargestellte Bild wiedererkennen wird oder nicht. In der gemessenen Zeitreihe spiegeln sich neben der Gehirnaktivität, die mit dem Erkennen des Bildes bzw. des Nicht Erkennens korreliert ist, auch viele andere Vorgänge wieder. Elektrische Quellen wie der Projektor, die Photodioden und die elektrischen Leitungen im Gebäude verursachen Magnetfelder, die trotz der Abschirmkammer im MEG erfaßt werden und einen erheblichen Beitrag zum gemessenen Signal leisten. Aber auch die Versuchsperson beschäftigt sich gedanklich möglicherweise nicht nur mit der ihr gestellten Aufgabe, wodurch zusätzliche Gehirnaktivität gemessen wird. Das während einer Einzelmessung aufgezeichnete MEG ist daher eine komplexe Mischung aus Beiträgen verschiedener Signalquellen, von denen die meisten das eigentliche Signal, welches für die Untersuchung von Interesse ist, bis zur Unkenntlichkeit überlagern. Um dennoch gute Klassifikationsergebnisse zu erzielen, sollten die Daten noch vor der eigentlichen Klassifikation so aufbereitet werden, daß die charakteristischen Merkmale der Klassen ein stärkeres Gewicht in den Daten bekommen. Die hier gewählte Vorgehensweise, um die charakteristischen Merkmale stärker zu gewichten, kann in zwei Schritte aufgeteilt werden. Zum ersten wird das Signal von externen

Störquellen aus den MEG-Zeitreihen herausgefiltert (sog. Datenaufbereitung) und zum zweiten wird die Datenmenge in einer solchen Weise vermindert, daß die Merkmale, die die Klassen trennen, betont werden (sog. Merkmalsextraktion).

3.2.1 Datenaufbereitung

Das durch *externe Störquellen* verursachte Rauschen ist meist auf einen engen Frequenzbereich beschränkt. Die Frequenz der magnetischen Felder von den elektrischen Leitungen im Gebäude (in der Abschirmkammer selbst sind Gleichspannungslampen) liegt bei 50Hz und die Frequenz des von den Photodioden und dem Projektor verursachten Rauschens liegt nahe um die Bildwiederholfrequenz bei 72Hz. Diese Rauschquellen können durch Tiefpaß- oder Bandpaßfilter unterdrückt werden. Aber auch die erste Oberfrequenz dieser Rauschquellen (bei 100Hz, bzw. 144Hz) leistet noch einen beträchtlichen Beitrag zu den Meßdaten. Die Abtastfrequenz muß hoch genug gewählt werden, damit diese Rauschquellen noch zuverlässig erfaßt werden, da sie sonst unkontrollierbar durch sogenanntes 'Aliasing' in das niederfrequenter Band des Nutzsignales einstreuen können (Randall, 1987). Um dies zu vermeiden, muß die Abtastrate mindestens die doppelte Frequenz des höchstfrequenten Signales, welches noch einen bedeutenden Beitrag zum MEG liefert, betragen (sog. Nyquist-Frequenz). Die Aufzeichnungsfrequenz muß hier also über 300Hz liegen, um auch die erste Oberfrequenz des Projektorsignales zu erfassen. In den hier vorgenommenen Experimenten wurde mit 625Hz aufgezeichnet.

Zusätzlich verursacht auch die Versuchsperson selbst im MEG Signale, die nicht mit der zu untersuchenden Gehirnaktivität zusammenhängen. So wirkt z.B. die Retina durch ihre geordnete Struktur wie ein Stromdipol, dessen Orientierung sich bei Augenbewegungen ändert. Sie kann dadurch bei Augenbewegungen zusätzlich zur Gehirnaktivität Schwankungen im magnetischen Fluß erzeugen. Augenbewegungen sind aber relativ gut als solche im MEG erkennbar. Auch Lidschläge und angespannte Muskeln im Kopfbereich können sich im MEG-Signal abbilden. Der Anteil all dieser Rauschquellen kann reduziert werden, indem man z.B. Meßdurchgänge verwirft, in denen sie, z.B. durch ungewöhnlich hohe Signalamplituden erkennbar, auftreten (sog. Artefaktkorrektur). Bei anderen Störungen ist es schwieriger oder gar unmöglich, sie zu erkennen und zu entfer-

nen. Der Herzmuskel verursacht bei manchen Versuchspersonen ein starkes Signal. Auch die Gehirnaktivität, die unabhängig von der gestellten Aufgabe abläuft, trägt in beträchtlichem Ausmaß zum MEG-Signal bei. Diese 'spontane' Gehirnaktivität hat gegenüber der visuell evozierten Gehirnaktivität eine sehr hohe Amplitude.

Das Rauschen wirft ein wichtiges Problem auf, nämlich die für die Klassen typischen Merkmale aus den Daten zu extrahieren, ohne dabei zuviele der nützlichen Informationen zu verlieren. Welcher Anteil der Daten der nützliche ist, läßt sich allerdings häufig nicht a priori angeben, denn das 'Rauschen' hat nicht immer eine so einfache Struktur wie das der Netzspannung (Cutmore & James, 1999).

3.2.2 Merkmalsextraktion

Selbst die Gehirnprozesse, die die Verarbeitungsunterschiede ausmachen, können in ihrer Latenz und räumlichen Verteilung schwanken. Würde man z.B., daß die Latenz einer Aktivierung schwankt, nicht aber die Amplitude, kann es von Vorteil sein, eine gewisse zeitliche Variabilität zuzulassen. Dies ist zum Beispiel durch Mittelung über mehrere Datenpunkte möglich (Datentransformation). Vergleicht man eine Zeitreihe Punkt für Punkt, so treten z.B. in den Bereichen um starke Auslenkungen mit gleicher Amplitude schon bei geringen Latenzunterschieden große Differenzen auf. Vergleicht man dagegen die Mittelwerte über diesen Zeitabschnitt, dann sind die Unterschiede jedoch kleiner. Die Mittelung führt hier also zu einer gewissen Invarianz gegenüber zeitlichen Schwankungen (Translationsinvarianz). Die Merkmalsextraktion dient in diesem Beispiel dazu, für die Klassifikation wichtige Eigenschaften (das Auftreten des Auslenkung) gegenüber unwichtigen (dem Latenzunterschied) hervorzuheben.

Bei der Merkmalsextraktion kann es jedoch auch darum gehen, verschiedene Merkmale überhaupt vergleichbar zu machen. Manchmal werden die zur Klassifikation benutzten Merkmale auf verschiedenen Skalen (z.B. Zeit oder Spannung) gemessen. Dann sollten diese *vor* der Klassifikation auf eine gemeinsame Skala überführt werden. Diese Skaleninvarianz kann z.B. durch die Normierung der Daten mit ihrer Varianz erreicht werden.

Es kommt vor, daß man mit nur einem Merkmal, z.B. eine starke Auslenkung des MEG-Signals in einer der Bedingungen, schon eine gute Trennung der Daten in die Klassen erreicht. Die Ausprägung dieses Merkmals kann in den einzelnen Beispielen aber schwanken, da das Rauschen sie überlagert. Es erscheint daher sinnvoll anzunehmen, daß die Trennung der Klassen besser wird, wenn man mehrere Merkmale benutzt, die voneinander statistisch unabhängig sind. Jedes Merkmal könnte Informationen liefern, die bisher noch falsch klassifizierte Einzelmessungen (Beispiele) der richtigen Klasse zuzuweisen. Daher könnte es am günstigsten sein, möglichst viele Merkmale, vielleicht sogar alle Datenpunkte aus einer Einzelmessung zu benutzen, um eine möglichst gute Trennung der Klassen zu erreichen. Man könnte so versuchen, für jedes Beispiel ein Merkmal zu konstruieren, das dessen Klassifikation erlaubt. Das hätte aber zur Folge, daß die Generalisierbarkeit der Klassifikationsleistung stark eingeschränkt wäre. Es wäre dann nicht mehr vorhersagbar, wie gut neue Beispiele klassifiziert werden können. Dieser Vorgang wird auch als 'Overfitting' bezeichnet und sollte vermieden werden.

Zum anderen beobachtet man bei den meisten Klassifikatoren, daß mit einer zunehmenden Anzahl von Merkmalen die Trennung zwar zunächst besser wird, dann aber ein Maximum erreicht und sich wieder verschlechtert. Dieses Phänomen wird als der 'Fluch der Dimensionalität' bezeichnet. Es hat seine Ursache wahrscheinlich in den komplexen geometrischen Eigenschaften hochdimensionaler Räume (Cherkassky & Mulier, 1998) und in der begrenzten Anzahl von Beispielen in empirischen Untersuchungen. Um die Ursache dafür näher zu ergründen, ist es sinnvoll, ein Beispiel (eine Einzelmessung, oder ein Satz von Merkmalen, der diese Einzelmessung beschreibt) als einen *Vektor* von Merkmalen zu betrachten.

Im folgenden wird davon ausgegangen, daß die d Merkmale eines Beispiels und des Modells (der Satz der charakteristischen Merkmalsausprägungen) in einem Merkmalsvektor \mathbf{x} mit d Einträgen zusammengefaßt werden.

$$\mathbf{x} = \left[x_1 \dots x_j \dots x_d \right] \quad (\text{GL 1})$$

Ein Beispieldatensatz \mathbf{x} kann so als Punkt in einem d -dimensionalen Merkmalsraum auf-

gefaßt werden. Bei einem einzelnen Meßdurchgang im MEG stellt dies die Zeitreihe der Meßpunkte für jeden der 151 Sensoren dar. Bei der hier verwendeten Aufzeichnungsrate von 625Hz und einem Zeitraum von 600ms hätte dieser Merkmalsvektor mehr als 56600 Einträge. Hat man mehrere hundert Beispiele, kann die Berechnung des Klassifikators enorm hohe Ansprüche an die Leistungsfähigkeit eines Rechners stellen.

Neben diesem technischen Problem kann die hochdimensionale Datenrepräsentation auch die erwähnte Verschlechterung der Klassifikationsleistung bewirken. Eine Erklärung dafür gibt Cherkassky (1998): Durch die geometrischen Eigenschaften hochdimensionaler Räume nimmt bei einer festen Anzahl von Beispielen die Abtastdichte des Raumes exponentiell ab. Bei der Klassifikation will man häufig Parameter einer Funktion schätzen, mit der man die Beispiele gut trennen kann. Die Schätzung dieser Funktion wird aber schlechter, wenn die Dichte der Stützstellen (Referenzdatensätze) abnimmt und daher kann es zu einer Verschlechterung der Klassifikationsleistung kommen. Jain et al. (2000) geben als Faustregel an, daß auf jedes Merkmal mindestens ein Referenzdatensatz kommen sollte, wobei 10 Referenzdatensätze anzustreben sind.

Da bei Messungen an Personen die Anzahl der verfügbaren Einzelmessungen meist sehr begrenzt ist, stehen sehr wenige Referenzmessungen zur Verfügung, aus denen die für den Klassifikator notwendigen Parameter geschätzt werden können. Ein weiteres Ziel bei der Merkmalsextraktion kann aus diesem Grund sein, die Daten auf sinnvolle Weise auszusortieren oder zusammenzufassen, um so die Anzahl der zu schätzenden Parametern zu reduzieren. Auch durch diese Datenreduktion kann eine bessere Trennbarkeit der Klassen erreicht werden.

Zur Datenreduktion können universelle statistische Verfahren, wie z.B. die Hauptkomponentenanalyse, angewendet werden. Die Hauptkomponentenanalyse ist ein Verfahren, mit dem die Meßdaten in unabhängige Komponenten zerlegt werden, die der Reihe nach mehr Varianz der Messungen erklären. Als Merkmal werden dann nur noch die Komponenten verwendet, von denen man ausgeht, daß sie die für die Klassifikation notwendigen Informationen beinhalten. Die Hauptkomponentenanalyse

wurde schon häufig angewendet, um Gehirnprozesse aus EEG-Daten zu extrahieren. Ein Problem dabei war immer wieder die Beschränkung, daß die berechneten Komponenten orthogonal und damit statistisch unabhängig sind. Gehirnprozesse sind aber höchstwahrscheinlich nicht (statistisch) unabhängig voneinander, so daß die Interpretation der Hauptkomponenten sehr schwierig ist. Um eine möglicherweise leichter interpretierbare Datenreduktion zu erreichen, wurde hier eine Methode angewendet, die stärker an den Eigenschaften der Gehirnaktivität orientiert ist und im folgenden näher ausgeführt wird. Von den im MEG gemessenen magnetischen Feldern weiß man, daß sie von räumlich und zeitlich ausgedehnten Gehirnaktivierungen verursacht werden. Durch die räumliche und zeitliche Ausdehnung der Gehirnaktivität sind räumlich und zeitlich benachbarten Sensorwerte korreliert. Dieses Wissen kann man zum Zusammenfassen (Clustern) einzelner Meßpunkte zu Merkmalen in zweierlei Hinsicht ausnutzen. Zum ersten kann man, wenn man ein Maß für die Eigenschaft des Clusters hat, eine Schwelle setzen, ab der ein Datenpunkt noch in den Clusterprozeß eingeschlossen wird. Zugleich werden einige Datenpunkte aus dem Clusterprozeß ausgeschlossen und nicht mehr berücksichtigt. Mit einem zweiten Kriterium kann man die in den Clusterprozeß eingeschlossenen Datenpunkte bündeln, indem man die Datenpunkte zusammenfaßt, die sich ähnlich 'verhalten' wie eine bestimmte Anzahl räumlich und zeitlich benachbarter Datenpunkte. Dies führt zu einer weiteren Datenreduktion. Von Datenpunkten, die das Schwellenkriterium erfüllen, jedoch in ihrer räumlichen und zeitlichen Umgebung alleine stehen, kann man ausgehen, daß sie wahrscheinlich Rauschen repräsentieren. Auch dieses Ausschlußkriterium führt zu einer Datenreduktion. Am Ende dieses Prozesses steht eine Anzahl von Datenpunktgruppen (Cluster) aus räumlich benachbarten Sensoren, die sich über einen gewissen Zeitraum ähnlich verhalten.

Der Clusterprozeß kann nicht auf den getrennten Zeitreihen der beiden Klassen durchgeführt werden, da sonst zu erwarten ist, daß für jede Zeitreihe eine eigene Lösung gefunden würde. Dies geschieht, wenn z.B. in einer Klasse ein Verarbeitungsprozeß wegfallen würde oder sich nach einer gewissen Zeit die Verarbeitung in den beiden Klassen unterscheidet. Der Mittelwert aus beiden Klassen muß keine sinnvolle Grundlage für eine Clu-

sterung ergeben. Im Gegenteil wäre unter Umständen zu erwarten, daß der beiden Klassen gemeinsame Prozesse hervorgehoben und unterschiedliche unterdrückt werden. Dies wäre dem Ziel, Merkmale zu extrahieren, anhand derer die Beispiele aus den unterschiedlichen Klassen gut getrennt werden können, entgegengesetzt. Diese Überlegungen führen zu zwei Eigenschaften, die die für den Clusterprozeß verwendete Datenrepräsentation haben sollte: (1) Sie sollte eine eindeutige und für beide Klassen sinnvolle Einteilung der Daten eines Meßdurchgangs in Gruppen ermöglichen. (2) Sie sollte zu Clustern führen, in denen der Unterschied zwischen den Klassen größer als in den einzelnen Datenpunkten ist. Diese zwei Ansprüche erfüllt ein Maß für die Unterschiedlichkeit der beiden Gruppen, in dem die Eigenschaften beider Datensätze vereinigt werden. Ein solches Maß liefert ein t-Wert, der den Unterschied zwischen zwei normalverteilten Zufallsvariablen quantifiziert. Bei der Berechnung des t-Wertes sollte auch die unterschiedliche Anzahl der Beispiele in den Klassen berücksichtigt werden. Die Berechnung erfolgt nach der Gleichung (Kreyszig, 1979):

$$t_j = \sqrt{\frac{n_1 n_2 (n_1 + n_2 - 2)}{n_1 + n_2}} \cdot \frac{\bar{x}_{i,j,1} - \bar{x}_{i,j,2}}{\sqrt{(n_1 - 1)s_{i,j,1}^2 + (n_2 - 1)s_{i,j,2}^2}} \quad (\text{GL 2})$$

Dabei ist i der Laufindex für die n_k Einzelmessungen in jeder Klasse. Zur besseren Übersicht sind in j die Indizes der Zeitreihen und der 151 Kanäle zusammengefaßt. Man kann sich daher eine Einzelmessung als einen Vektor mit der Länge (N*Kanäle) * (M*Messpunkte) = d vorstellen. Der dritte Index $k \in \{1,2\}$ steht für die beiden Klassen. Die Standardabweichungen sind mit $s_{i,j,k}$ bezeichnet, die Mittelwerte der Meßpunkte mit $\bar{x}_{i,j,k}$. Die n_k geben die Anzahl der Messungen in den Klassen an. Im t-Wert wird die Differenz zweier Mittelwerte mit dem Standardfehler der Differenz normiert. Dadurch erhält man nicht nur ein skalunenabhängiges Maß für die Differenz, sondern auch ein Maß für die Verlässlichkeit des Unterschieds zweier Mittelwerte. Dieses Maß nimmt einen großen Wert an, wenn die Differenz zwischen zwei Mittelwerten und die Anzahl der Beispiele groß wird, sowie die Variabilität der Meßwerte innerhalb der Klasse klein ist.

Zur Verdeutlichung wird hier schon einmal auf die Darstellung einer Verteilung von t-Werten von einer Versuchsperson in der Abbildung 27 verwiesen. In der Matrix sind die MEG-Kanäle alphabetisch nach ihren Bezeichnungen entlang der Zeilen angeordnet, entlang der Spalten läuft die Zeitachse. In der 2-dimensionalen Darstellungsweise können die räumliche Nachbarschaftsverhältnisse leider nicht korrekt wiedergegeben werden. Jeder Eintrag in die Matrix repräsentiert den t-Wert t_j für einen Meßpunkt. Die Daten einer Spalte repräsentieren die Verteilung der t-Werte aller Sensoren zu einem Zeitpunkt. Eine Zeile dagegen enthält die gesamte Zeitreihe von t-Werten eines Sensors. Mit dem Clusteralgorithmus wurde versucht, räumlich und zeitlich zusammenhängende Bereiche hoher t-Werte zu finden. Diese Bereiche könnten Gehirnprozesse widerspiegeln, die sich zwischen den Bedingungen unterscheiden.

Der Clusteralgorithmus hat drei Parameter, die frei gewählt werden können. (1) Den Betrag eines t-Wertes, der nicht unterschritten werden darf. (2) Eine Mindestanzahl von benachbarten Sensoren in Raum und (3) Zeit, deren Meßpunkte auch das t-Wert Kriterium erfüllen müssen. Dadurch wird eine Mindestgröße für die Cluster festgelegt. Der Ablauf sieht dann so aus, daß zuerst räumlich und zeitlich getrennt potentielle Clusterpunkte gesucht werden, die die erwähnten Bedingungen erfüllen. Bei dieser Suche wird das Vorzeichen des t-Wertes berücksichtigt. In einem zweiten Schritt werden dann alle im ersten Schritt gefundenen und direkt benachbarten Clusterpunkte zusammengefügt. Dadurch entstehen mehrere Cluster von räumlich und zeitlich zusammenhängenden Datenpunkten. Die im Cluster enthaltenen Meßpunkte weisen räumlich und zeitlich korreliert einen Unterschied zwischen den beiden Klassen auf. Meßpunkte, die keinen Unterschied anzeigen, werden durch die Schwelle eliminiert. Meßpunkte, die räumlich und zeitlich isoliert einen Unterschied anzeigen, werden durch das Nachbarschaftskriterium vom anschließenden Klassifikationsprozeß ausgeschlossen.

Für die Klassifikation wird für jeden Meßdurchgang ein neuer Merkmalsvektor bestimmt, dessen Einträge aus den gemittelten Werten der Meßpunkte in einem Cluster bestehen.

3.3 Klassifikation

Bei Klassifikationsproblemen geht es darum, einen beobachteten Datensatz in eine von zwei oder mehr Klassen einzuordnen. Der Klassifikator stellt die Funktion dar, die das Merkmalsmuster den Klassen zuordnet.

Die gängigen Klassifikatoren beruhen auf dem Vergleich des zu klassifizierenden Merkmalsmusters (das Beispiel) mit einem 'charakteristischen' Merkmalsmuster (das Modell) der verfügbaren Klassen. Sie weisen das Beispiel dann der Klasse zu, deren Modell es am ähnlichsten ist. Das Modell kann zum Beispiel durch die Mittelung vieler Referenzdatensätze berechnet werden. Beispiele hierfür sind die Korrelationsklassifikation und die hier angewendete χ^2 -Klassifikation. Bei einer anderen Art von Klassifikation tragen nur die Referenzdatensätze, die auf der Grenze zwischen den Klassen liegen, oder die, die falsch klassifiziert werden, zur Bestimmung des Klassifikators bei. Diese Vorgehensweise wird bei der Support-Vektor-Klassifikation (SVK; Vapnik, 1995) angewendet. Welcher Klassifikator für einen Datensatz der beste ist, zeigt sich meist erst empirisch. Hier wurden zwei unterschiedliche Klassifikationsverfahren angewendet, deren Grundlagen im Anschluß kurz vorgestellt werden sollen.

3.3.1 χ^2 -Klassifikation

Bei der ersten hier verwendeten Klassifikationsmethode, der χ^2 -Klassifikation, wird die Ähnlichkeit eines Beispieldatensatzes mit Modellen aus zwei Klassen verglichen. Dazu wird aus den Referenzdatensätzen für jede Klasse eine Transformation in einen Merkmalsraum errechnet, in dem die Ähnlichkeit zwischen dem Modell und dem zu klassifizierenden Datensatz bestimmt wird. Der Beispieldatensatz wird dann der Klasse zugeordnet, deren Modell er am ähnlichsten ist. Als Ähnlichkeitsmaß dient die Distanz zwischen dem Merkmalsvektor des Beispieldatensatzes und den Modellvektoren aus den Referenzdatensätzen (Abbildung 22). Im folgenden wird die Vorgehensweise beschrieben.

Aus den Merkmalen der Referenzdatensätze der beiden Klassen werden die Parameter \bar{x} und s für die z-Transformationen der Merkmale der beiden Modelle geschätzt (Gl.

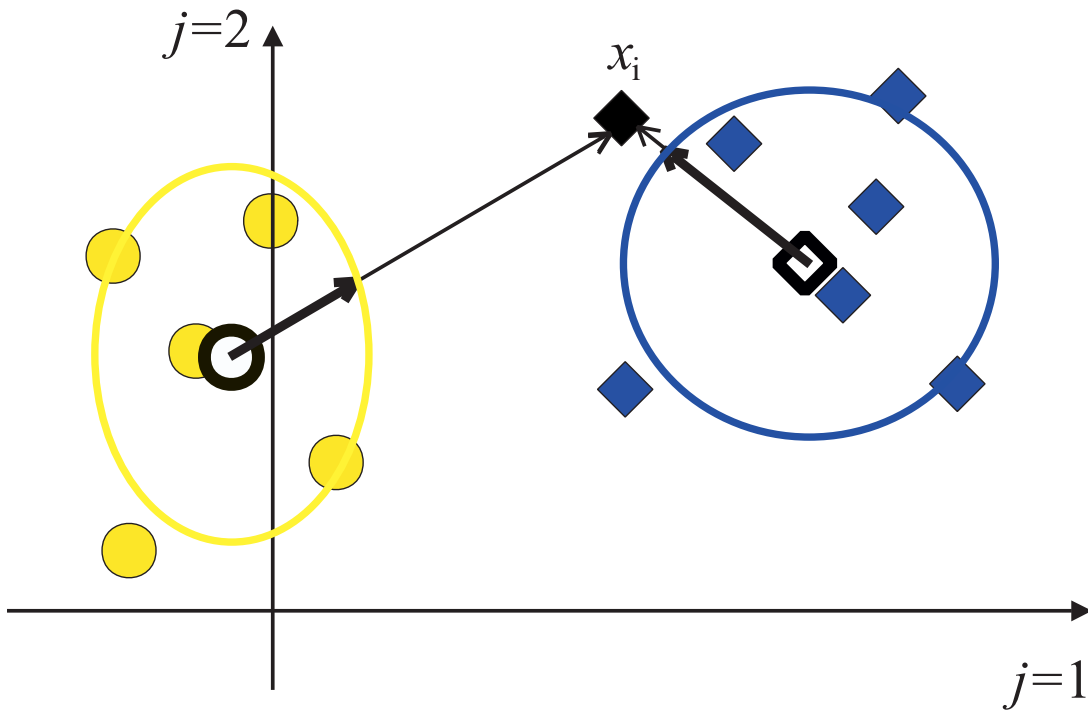


Abbildung 22. Eine Veranschaulichung der χ^2 -Klassifikation. Das Beispiel x_i (gefüllte schwarze Raute) soll nach zwei Merkmalen j klassifiziert werden. Bei der χ^2 -Klassifikation wird der quadrierte Abstand $l_{i,k}$ (in Standardabweichungen, Gl. 4) zum Mittel (der Nullpunkt des Merkmalsraums dieser Klasse k) der beiden Klassen verglichen. Der schwarze Ring und die Raute sind je die Mittelwerte der beiden Klassen. Die Einheitsellipsen der Standardabweichung sind in der jeweiligen Gruppenfarbe gezeichnet. Der Einheitsvektor in Richtung x_i zeigt auf den Rand der Einheitsellipse. Die dünnen Vektoren werden mit dem Einheitsvektor normiert. So erhält man $l_{i,k}$, den Abstand des Beispiels zum Mittelwert der Klasse in Standardabweichungen. Das Beispiel wird der Klasse zugewiesen, zu deren Mittelpunkt es am nächsten liegt.

3). Der Parameter $\bar{x}_{j,k}$ ist der Mittelwert und $s_{j,k}$ die Standardabweichung des Merkmals j der Klasse k . Durch die z -Transformation erhält jedes Merkmal der Referenzdatensätze den Mittelwert 0 und die Standardabweichung 1. Die Skaleneinheit der Merkmale wird durch die z -Transformation zu Standardabweichungen. Im ursprünglichen Datenraum liegen Beispiele mit Standardabweichung 1 in jedem Merkmal auf der Einheitsellipse (Abbildung 22). Der Modellvektor selbst wird zum Nullvektor in diesem Merkmalsraum. Jede Klasse hat eine eigene z -Transformation. Bei der Klassifikation wird dann der

Merkmalsvektor des i -ten Beispieldatensatzes für jede Klasse k der z-Transformation unterzogen:

$$z_{i,j,k} = \frac{x_{i,j,k} - \bar{x}_{j,k}}{s_{j,k}} \quad (\text{GL 3})$$

Dabei wird der Mittelwert jedes Merkmals eines Beispiels um den Mittelwert des jeweiligen Modellmerkmals verschoben. Die Abweichung wird in Standardabweichungen dieses Modellmerkmals ausgedrückt. Dann wird die quadrierte Länge des Vektors (der quadrierte Abstand vom Ursprung) in diesem Modellraum nach Gl. 4 berechnet:

$$l_{i,k} = \sum_{j=1}^d z_{i,j,k}^2 \quad (\text{GL 4})$$

Die quadrierte Länge entspricht der Summe der quadrierten Differenzen der standardisierten Abweichung zwischen dem Modelldatensatz und dem Beispieldatensatz. Ein Vektor länger als Null zeigt eine Abweichung vom Modell an. Der Beispieldatensatz wird der Klasse k zugeordnet, in der der Merkmalsvektor am kürzesten ist. Die Zufallsvariable $l_{i,k}$ ist χ^2 -verteilt mit d Freiheitsgraden. Daher die Bezeichnung χ^2 -Klassifikation.

3.3.2 Support-Vektor-Klassifikation

Bei der Support-Vektor-Klassifikation (SVK) wird ein völlig anderer Ansatz verfolgt. Die Idee ist hierbei, direkt aus den Merkmalen eine Trennebene zu bestimmen, mit der die bestmögliche Trennung der Daten möglich ist. Die Trennebene wird durch die am schlechtesten trennbaren Datenpunkte festgelegt. Die Festlegung der Trennebene kann durchgeführt werden, ohne vorher Verteilungsparameter der Merkmale zu schätzen, wie das bei der χ^2 -Klassifikation der Fall ist. Bei der SVK werden keine Modelle der Klassen konstruiert. Dieses Verfahren kann so erweitert werden, daß die Trennebene nicht mehr linear sein muß.

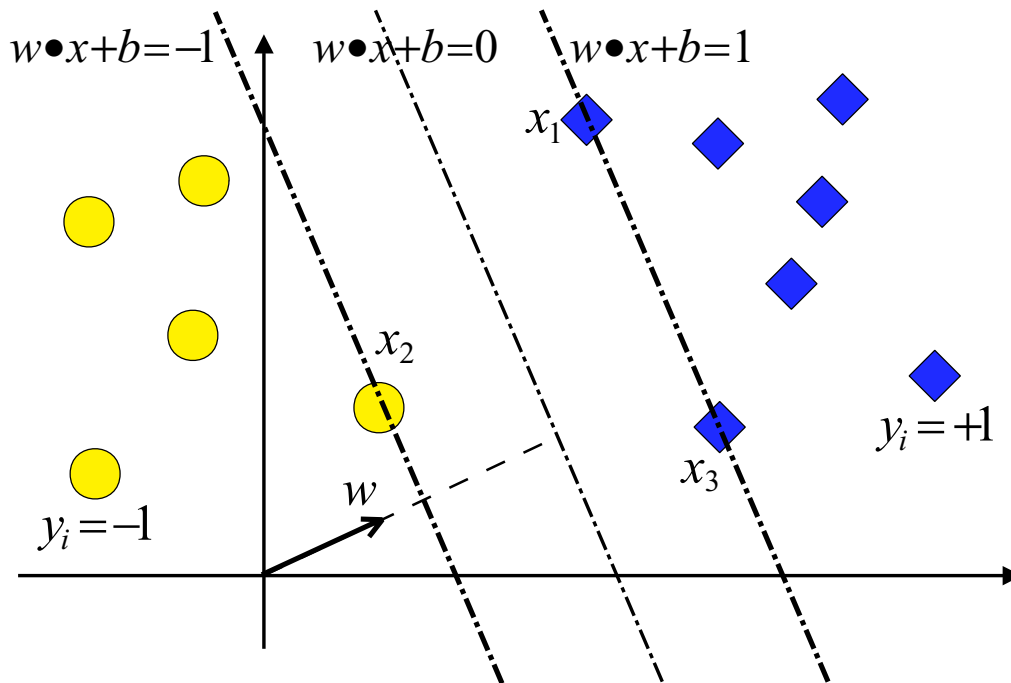


Abbildung 23. Eine schematische Darstellung des Ansatzes der SVK. In diesem Beispiel sind die beiden Klassen trennbar. Die Trennebene (dünne Strich-Punkt Linie) ist so gelegt und orientiert, daß der Rand zwischen den Gruppen (dicke Strich-Punkt Linien) möglichst breit wird. Der Vektor w steht senkrecht zur Trennebene, seine Länge ist indirekt proportional zur Breite des Randes. Die Vektoren (Merkmalsätze) x_1 , x_2 und x_3 werden als Supportvektoren bezeichnet. Sie liegen auf dem Rand der Trennebene. In der Entscheidungsfunktion werden die Klassen durch positive bzw. negative Werte von y_i kodiert

Die Theorie der Support-Vektor-Klassifikation ist umfangreich und komplex. Im folgenden wird daher nur ein schematischer Überblick gegeben werden, um die Grundzüge des Verfahrens darzustellen. Eine detailliertere Übersicht geben z.B. Burges (1998) oder Vapnik (1995). Die Abbildung 23 soll den Ansatz der SVK veranschaulichen. Bei der SVK werden die Daten nach dem Wert, den eine Entscheidungsfunktion liefert, klassifiziert. Beim Referenzdatensatz ist für jede der Messungen x_i , $i \in \{1, \dots, n\}$ die Klassenzugehörigkeit $y_i \in \{-1, 1\}$ bekannt. Eine Trennebene erfüllt die folgenden Bedingungen (siehe auch Abbildung 23):

$$(w \bullet x_i) + b \geq 1 \quad \text{wenn} \quad y_i = 1 \quad (\text{GL 5})$$

$$(\mathbf{w} \bullet \mathbf{x}_i) + b \leq -1 \quad \text{wenn} \quad y_i = -1 \quad (\text{GL 6})$$

Die beiden Ungleichungen (Gl. 5 und Gl. 6) können zusammengesrieben werden:

$$y_i [(\mathbf{w} \bullet \mathbf{x}_i) + b] - 1 \geq 0, \quad i = 1, \dots, n \quad (\text{GL 7})$$

Die senkrechte Distanz der Trennebene zum Ursprung ist $|b|/\|\mathbf{w}\|$, der Vektor \mathbf{w} steht senkrecht auf die Ebene^{*}. Eine gute Trennung, im Sinne der Generalisierbarkeit auf neue Datensätze, wird erreicht, wenn die Trennebene so gelegt wird, daß der Abstand zwischen der Trennebene und dem nächstliegenden Datenpunkt maximal wird. Dieser Abstand wird als Rand bezeichnet und eine Trennebene mit maximalem Rand als die optimale Trennebene (oder Hyperebene im Falle von mehr als drei Dimensionen). Die Messungen, die auf diesem Rand liegen, werden als Support-Vektoren bezeichnet. Diese Datenpunkte sind am schwierigsten zu klassifizieren. Der Abstand der Support-Vektoren von der Trennebene ist die Breite des Randes. Bei den Support-Vektoren gilt $(\mathbf{w} \bullet \mathbf{x}_i) + b = 1$, oder $(\mathbf{w} \bullet \mathbf{x}_i) + b = -1$. Der Abstand der Support-Vektoren zum Ursprung ist $|1 - b|/\|\mathbf{w}\|$, bzw. $|-1 - b|/\|\mathbf{w}\|$. Die Breite des Randes ist die Differenz der Abstände und daher $2/\|\mathbf{w}\|$. Die Trennebene mit dem breitesten Rand ist die, bei der $\|\mathbf{w}\|^2/2$ unter der Nebenbedingung der Ungleichung 7 minimal ist. Dieses Optimierungsproblem kann mit Hilfe des Lagrangeschen Multiplikationsverfahrens gelöst werden. Als Ergebnis dieses Optimierungsverfahrens kann die Entscheidungsfunktion in Form von gewichteten Summen der Vektorprodukte zwischen den Support-Vektoren dargestellt werden. Diese Schritte sind ausführlich in Burges (1998) oder Cherkasky und Mulier (1998) dargestellt.

Sind die Daten so beschaffen, daß nicht alle Referenzmessungen auf der richtigen Seite der Trennebene oder manche innerhalb des Randes liegen, spricht man vom nicht trennbaren Fall. Die Referenzmessungen im Rand zwischen den Gruppen, bzw.

* Anmerkung: Der Ausdruck $(\mathbf{w} \bullet \mathbf{x}_i)/\|\mathbf{w}\|$ ist die Länge der Projektion von \mathbf{x}_i auf \mathbf{w} in Einheiten des Standardkoordinatensystems. Werden auch die Skalare b und 1 mit $\|\mathbf{w}\|$ normiert, kann man $\|\mathbf{w}\|$ in den obigen Ungleichungen weglassen. Betrachtet man Distanzen, dann sollte diese Normierung berücksichtigt werden.

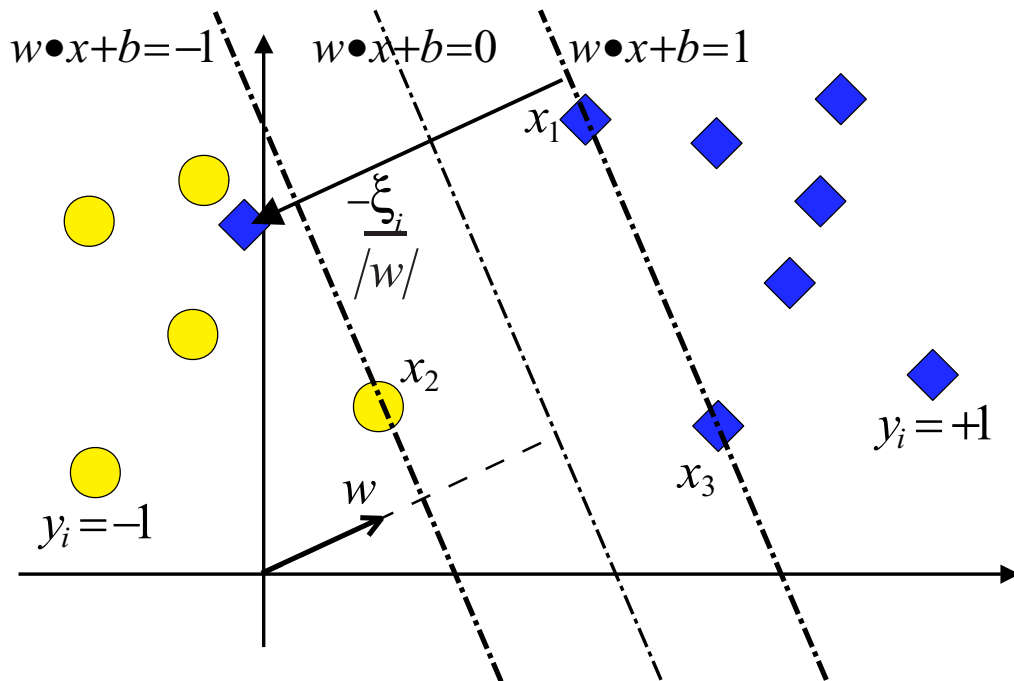


Abbildung 24. Nicht trennbare Datenpunkte werden bei der Bestimmung der Trennebene zusätzlich gewichtet. Der Abstand ξ_i zwischen dem Datenpunkt und dem richtigen Rand dient zur Gewichtung des Fehlers. Bei Datenpunkten die richtig klassifiziert sind, ist $\xi_i=0$. Bei Datenpunkten, die nicht trennbar sind, ist $\xi_i \geq 0$. Das bewirkt, daß der Rand zu den nicht trennbaren Punkten hin gezogen wird.

auf der falschen Seite der Trennebene, sind nicht trennbare Punkte (Abbildung 24). Solchen Fehlern kann ein zusätzliches Gewicht gegeben werden, indem sie in der zu optimierenden Funktion berücksichtigt werden. Dies geschieht durch eine neue Variable ξ_i die bei nicht trennbaren Referenzmessungen als Wert die Distanz zwischen dem Rand der richtigen Klasse und dem Datenpunkt bekommt (siehe Abbildung 24):

$$(\mathbf{w} \cdot \mathbf{x}_i) + b \geq 1 - \xi_i \quad \text{wenn } y_i = 1 \quad \text{und} \quad \xi_i \geq 0 \quad \forall i \quad (\text{Gl. 8})$$

$$(\mathbf{w} \cdot \mathbf{x}_i) + b \leq -1 + \xi_i \quad \text{wenn} \quad y_i = -1 \quad (\text{Gl. 9})$$

Die beiden Ungleichungen (Gl. 8 und Gl. 9) können zusammenschrieben werden:

$$y_i [(\mathbf{w} \cdot \mathbf{x}_i) + b] \geq 1 - \xi_i, \quad i = 1, \dots, n \quad (\text{Gl. 10})$$

Für Support-Vektoren und trennbare Datenpunkte ist $\xi_i=0$. In dem zu minimierenden Ausdruck wird die Summe der Fehler berücksichtigt:

$$\tau(\mathbf{w}, \xi) = \frac{\|\mathbf{w}\|^2}{2} + C \sum_{i=1}^n \xi_i \quad (\text{GL 11})$$

Der Parameter C ist frei wählbar. Er bestimmt, wie stark die Fehler bei der Bestimmung der Entscheidungsfunktion gewichtet werden. Eine stärkere Gewichtung der Fehler führt zu weniger nicht separierbaren Datenpunkten, hat aber auch zur Folge, daß die Ränder enger werden und die Generalisierbarkeit der Lösung auf neue Datensätze schlechter wird.

Eine letzte wichtige Möglichkeit bei der SVK muß noch ergänzt werden. Es ist möglich, sie so zu erweitern, daß auch nichtlineare Entscheidungsfunktionen möglich sind. Dies geschieht durch die implizite Abbildung der Merkmalsvektoren in einen höherdimensionalen Raum, in dem das Klassifikationsproblem möglicherweise mit einer linearen Entscheidungsfunktion lösbar wird. (Anmerkung: Prinzipiell können $n+1$ Datenpunkte in einem n -dimensionalen Raum durch eine Hyperebene getrennt werden (z.B. Burges, 1998)). In Abbildung 25 ist ein Beispiel für solch eine Abbildung dargestellt. Die Rauten umgeben die Punkte, daher ist das Klassifikationsproblem mit einer linearen Entscheidungsfunktion im eindimensionalen Raum nicht lösbar. Es gibt jedoch eine quadratische Abbildung der Daten in den zweidimensionalen Raum, mit der das Klassifikationsproblem mit einer linearen Entscheidungsfunktion lösbar wird. Da in der Formulierung des Support-Vektor Problems nur Vektorprodukte auftreten, kann man sich einen mathematischen Trick zunutze machen, um aufwendige Berechnungen in diesen höherdimensionalen Räumen zu vermeiden. Manche Vektorprodukte von Abbildungen in einem höherdimensionalen Raum lassen sich auch im niedrigdimensionalen Ausgangsraum durch ein Vektorprodukt ausdrücken. Solch eine Abbildung ist in Gleichung 12 gegeben. Hier wird ein zweidimensionaler Vektor \mathbf{x} mit $\Phi(\mathbf{x})$ in einen dreidimensionalen Raum abgebildet:

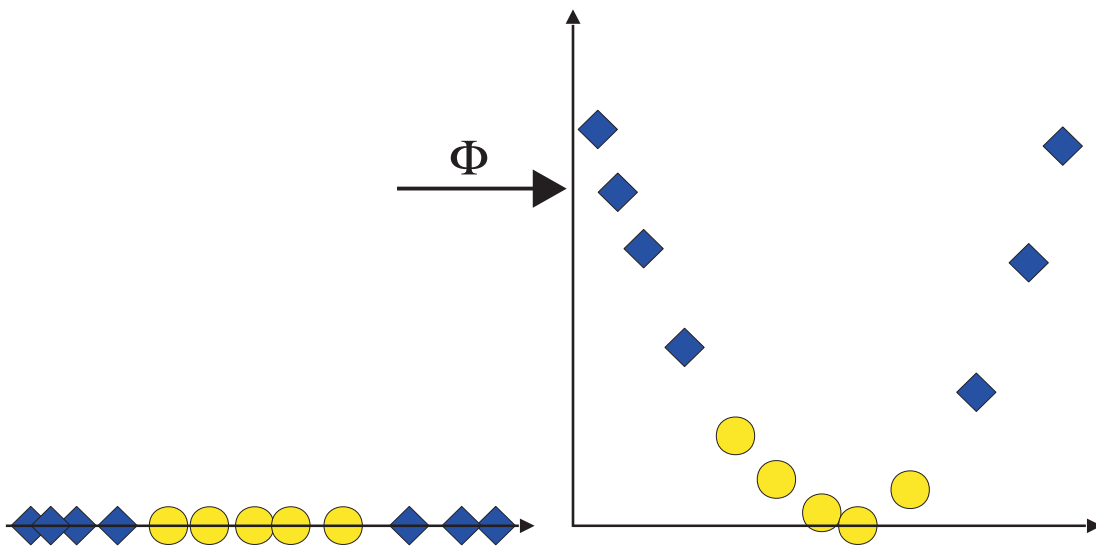


Abbildung 25. Ein Datensatz, der in einer Dimension nicht mit einer linearen Funktion trennbar ist (links), kann durch die Abbildung mit einer quadratischen Funktion Φ in einen höherdimensionalen Raum linear trennbar werden (rechts).

$$\Phi(\mathbf{x}) = \begin{bmatrix} x_1^2 \\ \sqrt{2}x_1x_2 \\ x_2^2 \end{bmatrix} \text{ mit } \mathbf{x} = \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \end{bmatrix} \quad (\text{GL 12})$$

Das Vektorprodukt aus dieser Abbildung im dreidimensionalen Raum entspricht dem Quadrat des Vektorprodukts im zweidimensionalen Originalraum:

$$\Phi(\mathbf{x}) \bullet \Phi(\mathbf{y}) = (\mathbf{x} \bullet \mathbf{y})^2 = \mathbf{K}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \quad (\text{GL 13})$$

Vektorprodukte im Originalraum mit solchen Eigenschaften werden als Kernfunktionen bezeichnet. Bei der Support-Vektor-Klassifikation treten die Merkmalsvektoren der Meßdaten nur als Vektorprodukte auf. Ersetzt man diese Vektorprodukte durch die Kernfunktionen, wird die Trennebene in einem höherdimensionalen Raum bestimmt. Dieselbe Kernfunktion muß dann in die Entscheidungsfunktion eingesetzt werden, um die Klassenzugehörigkeit eines Datenpunktes zu bestimmen. Diese Vorgehensweise hat zwei Vorteile. Zum ersten kann viel Rechenaufwand eingespart werden, da die Dimensionalität

des Abbildungsraumes sehr schnell sehr groß werden kann. Zum zweiten gibt es Bedingungen dafür, wann eine Kernfunktion einem Vektorprodukt in einem höherdimensionalen Raum entspricht. Die explizite Abbildungsfunktion $\Phi(\mathbf{x})$ muß also gar nicht bekannt sein. In der folgenden Auswertung wurden vier Kernfunktionen verwendet:

$$\mathbf{K}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = (\mathbf{x} \bullet \mathbf{y}) \quad \text{linear} \quad (\text{GL 14})$$

$$\mathbf{K}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = (\mathbf{x} \bullet \mathbf{y} + 1)^2 \quad \text{inhomogen quadratisch} \quad (\text{GL 15})$$

$$\mathbf{K}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = (\mathbf{x} \bullet \mathbf{y} + 1)^3 \quad \text{inhomogen kubisch} \quad (\text{GL 16})$$

$$\mathbf{K}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \exp(-\|\mathbf{x} - \mathbf{y}\|^2 / 2\sigma) \quad \text{Gauß-Funktion} \quad (\text{GL 17})$$

3.3.3 Leave-one-out Kreuzvalidierung

Bei der Berechnung des Klassifikators muß darauf geachtet werden, daß keine speziellen Informationen über die zu klassifizierenden Beispiele enthalten sind. Dies erreicht man durch die sogenannte Kreuzvalidierung.

Führt man die Klassifikation auf dem vollständigen Datensatz durch, d.h. man benutzt den gleichen Datensatz zur Klassifikation mit dem man auch den Klassifikator bestimmt hat, erhält man meist sehr gute Klassifikationsergebnisse. Die so gewonnenen Trefferraten sind aber in der Regel höher als die wahren, mit beliebigen Datensätzen erreichbaren, Trefferraten. Sie sind daher nicht generalisierbar. Eine bessere Schätzung der Klassifikationsleistung für beliebige, in einem bestimmten Experiment erreichbare, Datensätze bekommt man durch die Kreuzvalidierung. Bei der Kreuzvalidierung wird mit einem Teil des Datensatzes der Klassifikator berechnet und ein anderer Teil klassifiziert. Eine Methode ist die sog. 'Leave-one-out'-Kreuzvalidierung. Hat man einen Datensatz mit n Beispielen zur Verfügung, dann wird bei dieser Methode aus $n-1$ Beispielen der Klassifikator berechnet und das eine ausgeschlossene Beispiel klassifiziert. Diese Prozedur wird n -mal durchgeführt, so daß jedes Beispiel einmal mit dem Klassifikator aus den verbleibenden $n-1$ Beispielen klassifiziert wurde. Der Anteil der richtig klassifizierten Beispiele ergibt wieder die Klassifikationsleistung.

Wird das Beispiel von der Berechnung des Klassifikators ausgeschlossen, sind Klassifikator und Beispiel insofern unabhängig voneinander, als der Klassifikator keine der spezifischen Eigenschaften des ausgeschlossenen Beispiels 'kennt', sondern nur Eigenschaften, die der Klasse eigen sind. Das entspricht der Situation, wenn die $n-1$ Beispiele vor dem n -ten Beispiel gemessen wurden. Diese Situation versucht man durch die 'Leave-one-out'-Klassifikation zu simulieren, um so auf die Klassifikationsleistung bei hypothetischen zusätzlichen experimentellen Messungen zu schließen.

Aber dennoch könnte es sein, daß die Klassifikationsleistung durch Zufall erreicht wurde. Das kann durch sogenannte Randomisierungstests überprüft werden.

3.3.4 Randomisierungstest

Über die Generalisierbarkeit der Klassifikationsleistung hinaus kann man fragen, wie wahrscheinlich es ist, daß die erreichte Klassifikationsleistung durch bloßes Raten zustande kam. Das ist die Frage nach der statistischen Signifikanz der Klassifikationsleistung. Mit dem Aufkommen leistungsfähiger Rechner wurden rechenintensive Methoden entwickelt, um Signifikanzniveaus auch für Daten zu bestimmen, für die keine konventionelle Signifikanztests zur Verfügung stehen, oder wenn die notwendigen Voraussetzungen für den konventionellen Test möglicherweise verletzt sind. In vielen konventionellen Signifikanztests wird zum Beispiel angenommen, daß die zu vergleichenden Zufallsvariablen aus statistisch unabhängigen, intervallskalierten und normalverteilten Grundgesamtheiten stammen. Der Ausgang eines konventionellen Tests hängt daher sowohl von der untersuchten Prüfgröße ab, als auch davon, ob die zugrundeliegenden Annahmen erfüllt sind. Bei rechenintensiven Methoden, wie den Monte-Carlo Methoden, Randomisierungstests oder Bootstrap-Verfahren werden keine solchen Annahmen gemacht. Einen Überblick über diese Methoden geben Noreen (1989), Diaconis et al. (1983) und Efron, (1993). Die grundlegende Idee dabei ist, aus den Daten wiederholt neue, zufällige Stichproben zusammenzustellen, um damit die Verteilung des untersuchten Parameters im gemessenen Datensatz zu bestimmen. Wie die Daten gezogen werden müssen, um eine neue, zufällige Stichprobe zusammenzustellen, hängt von der zu testenden Hypothese ab. Mit einem Randomisierungstest kann die empirische Ver-

teilung der Klassifikationsleistung berechnet werden. Die Nullhypothese ist, daß die Klasse, die der Klassifikator einer Messung zuweist, unabhängig von der Klasse ist, aus der die Messung stammt. Um diese Hypothese zu testen, werden aus den gemessenen Datensätzen zufällig neue Datensätze zusammengestellt und mit der 'Leave-one-out'-Klassifikation die Klassifikationsleistung für diesen zufälligen Datensatz bestimmt. Die einzelnen Messungen können zufällig über die Klassen verteilt werden, indem man z.B. Indexnummern auf die Einzelmessungen in einen Vektor einträgt und ihre Position im Vektor vermischt. Die Indexnummern erhält man, indem die Einzelmessungen der ersten Klasse von 1 beginnend fortlaufend bis n (=Anzahl der Einzelmessungen in der ersten Klasse) durchnumeriert werden, und dann bei $n+1$ mit den Einzelmessungen der zweiten Klasse die Numerierung fortgesetzt wird. Die Positionen dieser Zahlen werden zufällig vertauscht und dann die ersten n Indizes dieser zufälligen Reihe der ersten und die restlichen Indizes der zweiten Klasse zugewiesen. Mit diesem zufällig gruppierten Datensatz wird im Anschluß die Klassifikation durchgeführt. Dieser Vorgang wird mehrfach (z.B. 300 mal) wiederholt, um die Dichtefunktion der Klassifikation mit zufällig zusammengestellten Datensätzen zu schätzen. Das 95% Quantil dieser Dichtefunktion bestimmt das Konfidenzintervall für die gerichtete Hypothese: Die vom Klassifikator zugewiesene Klasse ist unabhängig von der Klasse, aus der der Meßdurchgang entnommen wurde. Die Alternativhypothese wäre dann, daß es einen Zusammenhang, zwischen der beobachteten und der vom Klassifikator zugewiesenen Klasse gibt. Werden alle möglichen Permutationen durchgerechnet, wird der Test als exakt bezeichnet. Werden die Einzelmessungen, wie beschrieben, immer wieder zufällig gemischt, wird der Test als approximativ bezeichnet (Noreen, 1989).

Die Vorgehensweise bei der Klassifikation umfaßt mehrere Schritte. Schon bei der Datenaufzeichnung muß darauf geachtet werden, daß unvermeidliche Störquellen zuverlässig erfaßt werden, damit sie bei der folgenden Datenaufbereitung kontrolliert aus dem gemessenen Signal entfernt werden können. Bei der Datenaufbereitung wird das Rauschen reduziert, indem die Daten gefiltert und die Messungen mit Artefakten

verworfen werden. In einem weiteren Schritt werden Merkmale extrahiert, in denen sich die Klassen unterscheiden. Durch die Merkmalsextraktion können die Daten auch reduziert werden, um eine bessere Schätzung der Parameter der Klassifikatoren zu erreichen. Welcher Klassifikator zu guten und generalisierbaren Ergebnissen führt, kann nur im Versuch getestet werden. Ob die Klassifikationsleistung überzufällig gut ist, kann dagegen mit einem Randomisierungstest untersucht werden. Die oben geschilderte Vorgehensweise wurde im folgenden Experiment angewendet. In diesem Experiment wurde getestet, ob es möglich ist, bei den einzelnen Darbietungen einer natürlichen Szene aus der im MEG gemessenen Gehirnaktivität vorherzusagen, ob eine Versuchsperson eine Szene wiedererkennen wird oder nicht.

3.4 Methoden

Psychophysik: Das Ziel in diesem Experiment war, anhand der MEG-Daten von den einzelnen Meßdurchgängen, die im Zeitintervall um die Darbietung einer natürlichen Szene aufgezeichnet wurden, vorherzusagen, ob die Versuchspersonen die natürliche Szene wiedererkennen wird oder nicht. Um Aussagen darüber machen zu können, wie gut dies möglich ist, ist es notwendig, den Anteil der Meßdurchgänge, in denen eine Versuchsperson eine Szene richtig erraten oder versehentlich eine falsche manuelle Antwort gegeben hat, möglichst klein zu halten. Denn in diesen Meßdurchgängen besteht kein Zusammenhang zwischen der MEG-Messung und der Wiedererkennungslleistung; sie können daher auch nicht klassifiziert werden. Die im ersten Experiment, der Rückwärtsmaskierung, verwendete Aufgabe wurde daher in eine 4-Alternativen-Zwangswahl-Aufgabe (engl. Four-Alternative-Forced-Choice (4AFC)) umgewandelt. Die Versuchspersonen mußten zusätzlich in jedem Meßdurchgang angeben, welche von vier zur Auswahl gestellten natürlichen Szenen mit der zuvor nur kurz gezeigten Szene übereinstimmt. Das Rateniveau liegt bei dieser Aufgabe bei 25%.

Jeder Meßdurchgang begann mit der Darbietung eines Fixationspunktes, der für eine zufällige Dauer zwischen 1000ms und 1400ms verblieb (Abbildung 26). Dann wurde für

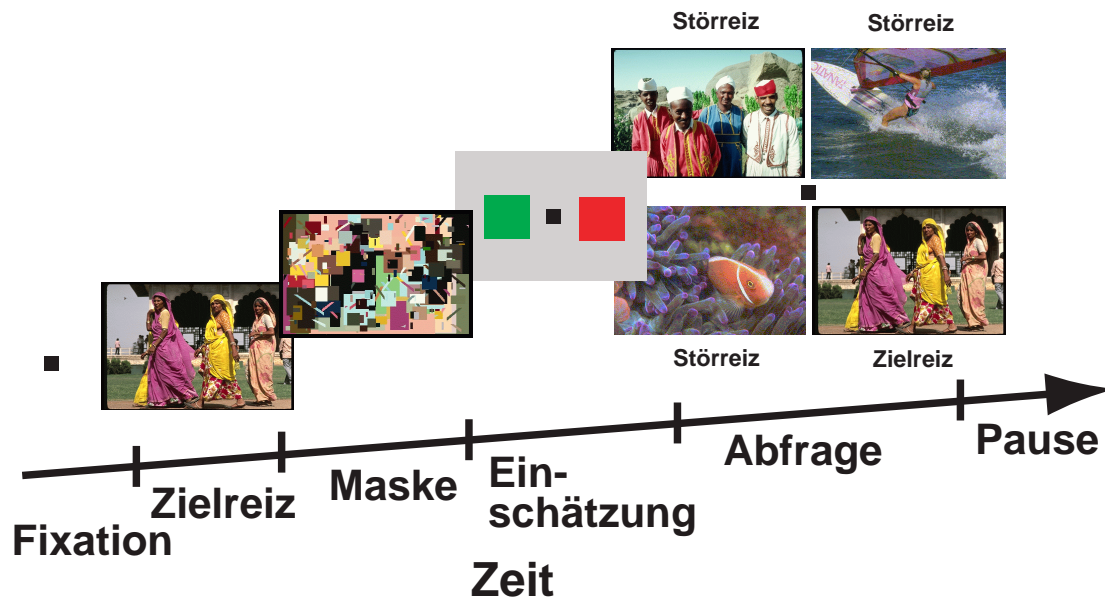


Abbildung 26. Der zeitliche Ablauf eines Meßdurchganges. Eine genaue Beschreibung wird im Text gegeben.

eine kurze Zeit (37ms) als Zielreiz die digitalisierte Photographie einer natürlichen Szene gezeigt, die sofort von einer am selben Ort dargebotenen gemusterten Maske überdeckt wurde. Die Maske wurde zwischen 1000ms und 1400ms lang gezeigt. Die Dauer war in diesem Zeitbereich zufällig gewählt. Die Dauer des Zielreizes wurde mit 37ms so festgelegt, daß sowohl eine Anzahl von Meßdurchgängen auftrat, in denen die Versuchsperson das richtige Bild wählte, als auch solche in denen die Versuchsperson das falsche Bild wählte. Nach der Maske, aber noch vor der Abfrage, mußten die Versuchspersonen abschätzen, ob sie das Bild wiedererkennen werden. Wenn sie sich sicher fühlten, sollten sie den Finger auf der Seite des grünen Quadrates heben. Fühlten sie sich unsicher, sollten sie den Finger auf der Seite des roten Quadrates heben. Durch das Anheben des Fingers wurde eine Lichtschranke geschlossen. In der abschließenden Abfragephase wurden vier Photographien dargestellt (der Zielreiz und drei Störreize). Die Photographien waren auf den Eckpunkten eines Rechtecks angeordnet. Die Versuchsperson mußte entscheiden, welche der vier zur Auswahl stehenden Photographien mit dem Zielreiz übereinstimmt (engl. match-to-sample task). Da

nur zwei Lichtschranken zur Verfügung standen, mußten die Versuchspersonen in zwei Stufen antworten. Zuerst gaben sie per Fingerbewegung an, ob der Zielreiz links oder rechts, dann ob er oben oder unten auf dem Projektionsschirm dargestellt war. Nach einer Pause von einer Sekunde wurde der nächste Meßdurchgang ausgelöst. In der Pause wurde ein grauer Bildschirm ohne Fixationspunkt gezeigt.

In einem Übungsblock vor dem Experiment erlernten die Versuchspersonen sowohl ihre Wiedererkennungseistung einzuschätzen als auch den Ablauf der Antwort in der Abfrage. Der Übungsblock beinhaltete 40 Meßdurchgänge. Das Experiment bestand für jede Versuchsperson aus drei Blöcken mit jeweils 250 Einzelmessungen. Zwischen den Blöcken waren kurze Erholungspausen, in denen die Versuchspersonen jedoch ruhig sitzen bleiben sollten.

Auch in diesem Experiment wurde jede Szene nur einmal dargeboten. Die Photographien wurden aus einer kommerziellen Datenbank (Corel Photodisc) entnommen.

Die Maske wurde, wie im Abschnitt 2.2.2 beschrieben, zusammengesetzt; nur wurden in diesem Experiment die Farben aus allen vier Bildern zufällig gezogen.

Reizdarbietung: Die Farbtiefe der Bilder betrug in diesem Experiment 8 bit. Alle anderen Darbietungsparameter waren gleich wie bei der Rückwärtsmaskierung (Abschnitt 2.2.2).

Physiologische Messungen und Versuchspersonen: Die Gehirnaktivität wurde mit 151 MEG-Kanälen von 200ms vor dem Erscheinen des Zielreizes an bis 600ms danach aufgezeichnet. Die MEG-Sensoren waren gleichmäßig über den ganzen Kopf verteilt. Der Nullpunkt der Zeitachse liegt beim Erscheinen des Zielreizes auf dem Bildschirm. Die Aufzeichnungsrate, die Artefaktauswahl, die Kopfstabilisierung und die Projektionseinrichtung waren dieselben, wie im Experiment zur Rückwärtsmaskierung (Abschnitt 2.2.2).

An diesem Experiment nahmen 7 Versuchspersonen teil. Alle hatten normale visuelle Auflösung oder trugen zur Korrektur der Auflösung Kontaktlinsen. Die Versuchsperso-

nen gaben vor dem Experiment ihre informierte Zustimmung (Formular in Anhang) und wurden für ihre Teilnahme am Experiment bezahlt.

Datenaufbereitung: Zur Reduktion des vom Projektor und der Netzspannung verursachten Rauschens wurden die MEG-Daten mit einem 68Hz Tiefpaß und einem 50Hz Bandstop-Filter gefiltert. Danach wurde die Abtastrate auf 8ms zwischen zwei Zeitpunkten (125Hz) reduziert, wodurch die Daten auf 1/5 der ursprünglichen Menge reduziert werden.

3.5 Ergebnisse

3.5.1 Psychophysik

In Tabelle 4 sind die Wiedererkennungsleistungen der 7 Versuchspersonen (Vp) dargestellt. Die Wiedererkennungsleistungen sind nach den möglichen Kombinationen

Tabelle 4: Die Wiedererkennungsleistungen getrennt nach Kombinationen von Einschätzung und Erkennung.

Einschätzung / Erkennung	Vp 1	Vp 2	Vp 3	Vp 4	Vp 5	Vp 6	Vp 7	Ø / Std.
sicher / richtig	54%	60%	69.4%	53.3%	59.7%	64.8%	56.6%	59.7% / 5.8%
sicher / falsch	1.2%	10.1%	5.2%	8.3%	12%	9.4%	10.6%	8.1% / 3.7%
unsicher / richtig	30.5%	11.4%	13.1%	14.1%	9.6%	18.8%	12.0%	15.6% / 7.15%
unsicher / falsch	14%	18.3%	12.2%	24.3%	18.8%	10.8%	19.8%	16.9% / 4.78%

der Selbsteinschätzung und der Korrektheit der folgenden Antwort geordnet. Bei der Kombination sicher/richtig war sich die Versuchsperson sicher, daß sie die Szene wiedererkennen wird und gab dann auch eine richtige Antwort. Bei der Kombination

unsicher/falsch war sich die Versuchsperson nicht sicher, ob sie die Szene erkennen wird und gab dann auch eine falsche Antwort. Bei diesen Kombinationen stimmen die Vorhersage und die tatsächliche Antwort miteinander überein. Daher ist bei ihnen die Sicherheit besonders hoch, daß die Antwort der Versuchsperson ihrer tatsächlichen Erkennungsleistung entspricht und nicht durch Raten zustande kam. Zum anderen sollten Unterschiede in der Gehirnaktivität in diesen Messungen auch die tatsächlichen Verarbeitungsunterschiede zwischen 'erkannten' und 'unerkannten' natürlichen Szenen widerspiegeln. Darum werden in der weiteren Analyse nur noch die Meßdurchgänge aus diesen beiden Kombinationen von Einschätzung und Antwort betrachtet. In der Tabelle 5 ist die absolute

Tabelle 5: Die Anzahl der verfügbaren Meßdurchgänge getrennt nach Einschätzung und Erkennung.

Einschätzung / Erkennung	Vp 1	Vp 2	Vp 3	Vp 4	Vp 5	Vp 6	Vp 7	Ø / Std.
sicher / richtig	229	278	337	219	318	311	240	276 / 47.3
sicher / falsch	5	47	25	34	64	45	45	37.8 / 18.8
unsicher / richtig	129	53	64	58	51	72	55	68.6 / 27.5
unsicher / falsch	60	85	59	100	100	52	84	77.1 / 20

lute Anzahl der Meßdurchgänge in diesen Kombinationen aufgelistet. Wie aus der Tabelle 4 ersichtlich wird, werden bei 37ms Darbietungszeit im Durchschnitt noch 60% der natürlichen Szenen sicher und richtig erkannt. Diese Meßdurchgänge sind 3.5 mal häufiger als die, in denen die Versuchspersonen unsicher waren und dann das Bild auch nicht erkannten.

In etwa 24% aller Meßdurchgänge entsprach die Vorhersage der Versuchspersonen nicht der Antwort. Dieser Wert weist darauf hin, daß die Versuchspersonen, noch bevor sie Vergleichsbilder gesehen haben, ihre Wiedererkennungslleistung recht gut einschätzen

können. Er stimmt weiterhin gut mit dem Rateniveau von 25% überein. In den Kombinationen, in denen die Vorhersage und die Antwort nicht übereinstimmen, finden sich möglicherweise auch Unterschiede in der Antwortstrategie der Versuchspersonen. Geben die Versuchspersonen relativ häufig an, das Bild zu erkennen, geben dann jedoch die falsche Antwort, spricht das für eine optimistische Strategie. Geben die Versuchspersonen häufiger an, unsicher zu sein, erkennen die Photographie dann aber trotzdem, hatten sie entweder geraten oder doch ausreichend Information im Bild verarbeitet, um die Aufgabe zu lösen. Ein hoher Anteil dieser Meßdurchgänge spricht daher für eine pessimistische Strategie. Diese Strategie hat zur Folge, daß richtig geratene Meßdurchgänge vermieden werden. Im Mittel über alle Versuchspersonen treten etwa doppelt so viele Meßdurchgänge auf, die auf eine pessimistische Strategie hinweisen, als solche, die eine optimistische Strategie vermuten lassen. Im Zweifelsfall scheinen die Versuchspersonen also eher dazu zu neigen, ihre Fähigkeit zur Wiedererkennung (oder richtig zu raten) zu unterschätzen. Die Strategien variieren jedoch zwischen den Versuchspersonen. Die Versuchsperson 1 macht z.B. sehr häufig pessimistische Vorhersagen und daher hat sie wahrscheinlich in wenigen Meßdurchgängen, in denen sie sich angab sicher zu sein, nur richtig geraten. Dagegen ist das Verhältnis der optimistischen zu pessimistischen Vorhersagen bei der Versuchsperson 2 eher ausgewogen.

Das Ziel der nun folgenden Auswertung besteht darin, für einzelne MEG-Meßdurchgängen vorherzusagen, ob die Versuchspersonen die Photographie der natürlichen Szene erkennen werden oder ob sie nicht genügend Informationen extrahieren konnten, um diese Leistung zu erbringen. Da richtiges Raten, Nachlässigkeit oder Fehler bei der manuellen Antwort sich nicht nachvollziehbar in der Gehirnaktivität während der Verarbeitung des Bildes niederschlagen und damit die Gehirnaktivität nicht unbedingt mit der gegebenen Antwort übereinstimmt, werden in der Klassifikation nur die Meßdurchgänge eingeschlossen, in denen die Vorhersage und die Antwort übereinstimmen. In der folgenden Auswertung wurden die MEG-Daten aus 600ms ab dem Erscheinen der natürlichen Szene benutzt.

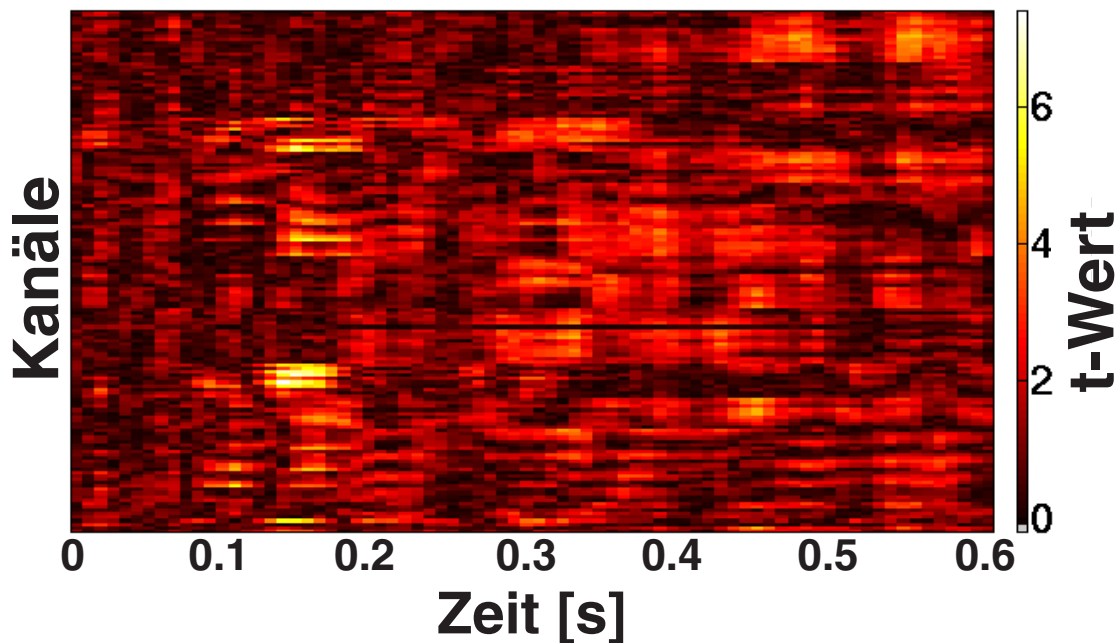


Abbildung 27. Die Verteilung der absoluten t-Werte bei Versuchsperson 1. Entlang der Ordinate sind die Kanäle aufgetragen und entlang der Abszisse die Zeit. In der oberen Hälfte sind die Sensoren von der linken Seite aufgetragen, in der unteren von der rechten Seite. Jede horizontale Spur stellt die Zeitreihe von t-Werten für einen Kanal dar. Am Nullpunkt erschien die Szene auf dem Bildschirm. Für jeden Meßpunkt wurde ein t-Wert berechnet (Abschnitt 3.2.2). Die t-Werte sind farbkodiert. Hellere Farben deuten verlässlichere Unterschiede zwischen richtigen und falschen Durchgängen an. Der erste größere Block verlässlicher Unterschiede beginnt ca. 150ms nach dem Erscheinen des Zielreizes. Der Median der absoluten t-Werte liegt bei 1.17 und das 95% Quantil bei 3.16.

3.5.2 Unterschiede zwischen richtigen und falschen Meßdurchgängen

Wie im Abschnitt 3.2.2 ausgeführt, wurden die Merkmalsextraktion und die Datenreduktion auf einem Maß für die Unterschiedlichkeit der richtigen und der falschen Meßdurchgänge, den t-Werten, durchgeführt und dabei Cluster von Datenpunkten bestimmt. In Abbildung 27 sind die t-Werte von einer Versuchsperson farbkodiert dargestellt. Sehr verlässliche Unterschiede mit t-Werten von 6 und darüber treten ab ca. 150ms nach dem Erscheinen des Zielreizes auf. Auch zwischen ca. 300ms bis 400ms sind hohe t-Werte zu finden, ein neues Muster entsteht nach ca. 400ms. In der Abbildung 28 sind die t-Werte

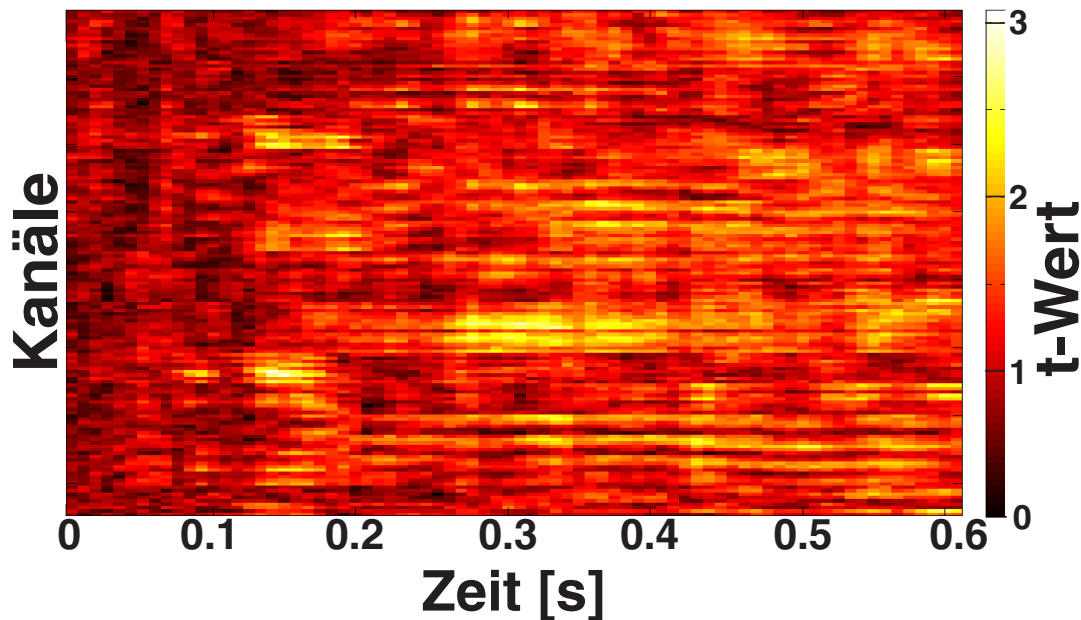


Abbildung 28. Die Verteilung der absoluten t-Werte im Mittel über alle Versuchspersonen. Entlang der Ordinate sind die Kanäle abgetragen und entlang der Abszisse die Zeit. Die Darstellungsweise ist dieselbe wie in Abbildung 27. Auch hier treten nach ca. 150ms und ca. 300ms Blöcke von Meßwerten mit verlässlichen Unterschieden auf. Von den dargestellten absoluten t-Werten liegen 95% unter 1.96, der Median liegt bei 1.19.

gemittelt über alle Versuchspersonen dargestellt. Die Mittelwerte geben einen Eindruck über die Verteilung verlässlicher Unterschiede über die Versuchspersonen hinweg. Hier ergibt sich ein ähnliches Bild wie bei der einzelnen Versuchsperson. Nach dem Erscheinen der natürlichen Szene auf dem Bildschirm dauert es ca. 150ms, bis sich die Gehirnaktivität von richtigen und falschen Meßdurchgängen unterscheidet. Diese Unterschiede scheinen links zwar etwas weniger ausgeprägt, dafür aber etwas anhaltender zu sein. Ein weiterer Block von Meßpunkten mit verlässlichen Unterschieden zwischen richtigen und falschen Durchgängen tritt um ca. 300ms und kurz vor 400ms nach Zielreizbeginn auf. Das spätere räumlich-zeitliche Muster von Unterschieden, nach ca. 400ms, erscheint im Mittel über die Versuchspersonen eher komplex.

In der Abbildung 29 sind die räumlichen Verteilungen der mittleren t-Werte an drei

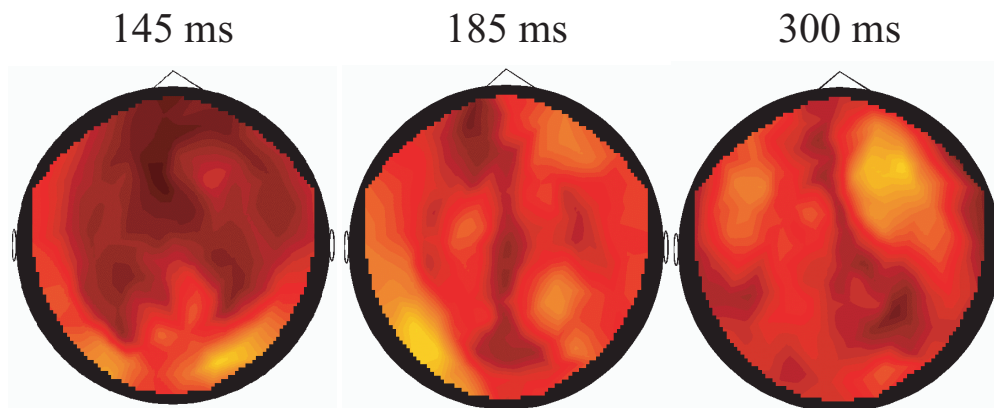


Abbildung 29. Die räumliche Verteilung der mittleren absoluten t -Werte (vgl. Abbildung 28) zu drei Zeitpunkten. Die t -Werte sind farbkodiert, hellere Farben zeigen einen höheren t -Wert an. Der höchste t -Wert ist 3. Oben in den Abbildungen entspricht frontal am Kopf und unten entspricht okzipital. Man erkennt, daß die hohen t -Werte räumlich zusammenhängen.

Zeitpunkten dargestellt. Um ca. 150ms bis ca. 200ms sind die Unterschiede zwischen der Gehirnaktivität bei erkannten und bei unerkannten Szenen in Sensoren, die den okzipitotemporalen Bereich abdecken, am stärksten. Die stärksten Unterschiede treten zuerst rechts (145ms) und dann links auf (185ms). Um ca. 300ms treten die verlässlichsten Unterschiede rechts in den frontalen Sensoren auf. Die Gehirnaktivität ca. 145ms nach dem Erscheinen der Szene ist in den Sensoren mit den höchsten t -Werten bei nachfolgenden falschen Antworten höher als bei richtigen, um ca. 185ms und um ca. 300ms ist die Gehirnaktivität bei nachfolgenden richtigen Antworten höher als bei falschen.

Bei der großen Anzahl von t -Werten, die für diese Art des Vergleichs zwischen richtigen und falschen Durchgängen berechnet wurden, ist nicht auszuschließen, daß einige zufällig einen hohen Wert erreichen. Zur Klassifikation sollten jedoch solche Datenpunkte ausgeschlossen und die Gesamtanzahl der Datenpunkte reduziert werden. Beides kann durch das Zusammenfassen der t -Werte nach räumlichen und zeitlichen Kriterien zu Clustern geschehen (Abschnitt 3.2.2)

3.5.3 Datenaufbereitung und Reduktion

Die Anzahl der für jede Versuchsperson gefundenen Cluster sind in der Tabelle 6 zusammen-

Tabelle 6: Anzahl der gefundenen Cluster bei unterschiedlichen Parametern

	Vp 1	Vp 2	Vp 3	Vp 4	Vp 5	Vp 6	Vp 7	Ø/ Std.
t > 2/ n ≥ 1*	14	20	20	30	33	12	8	19.6/ 9.2
t > 2/ n ≥ 2	10	12	21	25	26	14	10	16.9/ 7
t > 2/ n ≥ 3	8	8	18	20	18	14	10	13.7/ 5.1
t > 2/ n ≥ 4	7	7	13	15	15	11	8	10.9 3.57
t > 3/ n ≥ 1	28	32	27	21	27	21	20	25.1/ 4.5
t > 3/ n ≥ 2	16	19	13	14	16	15	17	15.7/ 2
t > 3/ n ≥ 3	15	14	10	10	9	14	21	13.3/ 4.2
t > 3/ n ≥ 4	14	15	8	7	8	11	17	11.42/ 4

*Der mindest t-Wert ist mit t abgekürzt, die Mindestzahl der Nachbarn mit n.

mengestellt. Die ursprüngliche Anzahl von Datenpunkten (Merkmale) in einer Einzelmessung beträgt 11325 (75 Zeitpunkte * 151 Kanäle). Die Anzahl der Merkmale wird, je nach Parametern (Mindesthöhe des t-Werts und Mindestzahl der räumlich-zeitlichen Nachbarn mit solch einem t-Wert), auf im Durchschnitt 25.1 bis 10.9 Cluster reduziert. Aus den Durchschnittswerten in Tabelle 6 ist zu erkennen, daß die Anzahl der Cluster mit zunehmender Anzahl der notwendigen Nachbarn abnimmt. Bei zunehmendem t-Wert-Kriterium ist, zumindest im hier dargestellten Bereich, kein offensichtlicher Trend für eine Abnahme der Clusterzahl zu erkennen. In Abbildung 30 ist als Beispiel die räumliche und die zeitliche Verteilung der zu Clustern zusammenge-

faßten Datenpunkte von einer Versuchsperson dargestellt. Alle zum selben Cluster gehörigen Datenpunkte haben dieselbe Farbe. Die Cluster wurden auf der Verteilung der t -Werte, die in der Abbildung 27 dargestellt sind, bestimmt. Bei dieser Versuchsperson wurden mit den Parametern $t > 2$ und $n \geq 2$ insgesamt 10 Cluster gefunden. Wie schon oben erwähnt, ist in dieser Darstellungsweise die räumliche Nachbarschaft der Kanäle gestört. Zur Bestimmung der Cluster wurden die tatsächlichen Distanzen zwischen den Sensoren verwendet.

Es ist nun wiederum möglich, den t -Wert jedes Clusters zu bestimmen und so überprüfen,

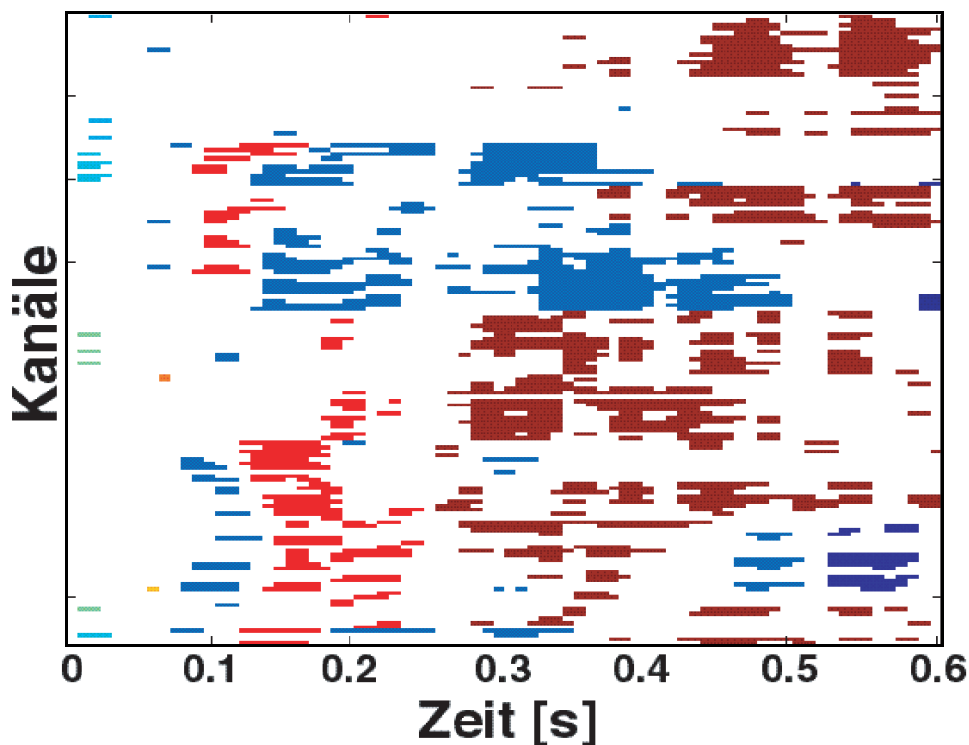


Abbildung 30. Die räumliche und die zeitliche Verteilung der Cluster bei einer Versuchsperson mit der Parameterkombination $t > 2$ und $n \geq 2$. Die Meßpunkte in einem Cluster haben die gleiche Farbe. Die räumliche Nachbarschaft ist in dieser Darstellungsweise gestört. Im Clusterprozeß wurden die korrekten Distanzen zwischen den Sensoren verwendet. Entlang der Ordinate sind hier die Kanäle aufgetragen und entlang der Abszisse die Zeit. Am Nullpunkt erschien die Szene auf dem Bildschirm. In der oberen Hälfte sind die linken Sensoren aufgetragen, in der unteren die rechten. Jede horizontale Spur stellt eine Zeitreihe von Meßwerten aus einem Kanal dar.

ob im Clusterprozeß die Daten in einer für die Klassifikation sinnvollen Weise zusammengefaßt wurden. Eine Abschätzung dafür erhält man, wenn man die t -Werte der Cluster betrachtet. Dazu wird für jeden Meßdurchgang der Mittelwert der in einem Cluster enthaltenen Datenpunkte berechnet. Aus diesen Mittelwerten werden dann die t -Werte des jeweiligen Clusters bestimmt. Es zeigt sich, daß t -Werte über vier keine Seltenheit sind und sogar t -Werte über neun erreicht werden (Abbildung 31). Diese t -Werte sind höher als die der einzelnen Datenpunkte. In der Abbildung 31 ist die Anzahl der Datenpunkte in einem Cluster in Abhängigkeit des t -Wertes eines Clusters dargestellt. Die Anzahl der Datenpunkte in einem Cluster steigt zunächst langsam und dann sehr schnell mit dem t -Wert an. Eine mögliche Ursache dafür ist, daß durch das Zusammenfassen vieler Datenpunkte der Einfluß des Rauschens reduziert und dadurch die Schätzung des Mittels für große Clustermittelwerte verbessert wird. Zur

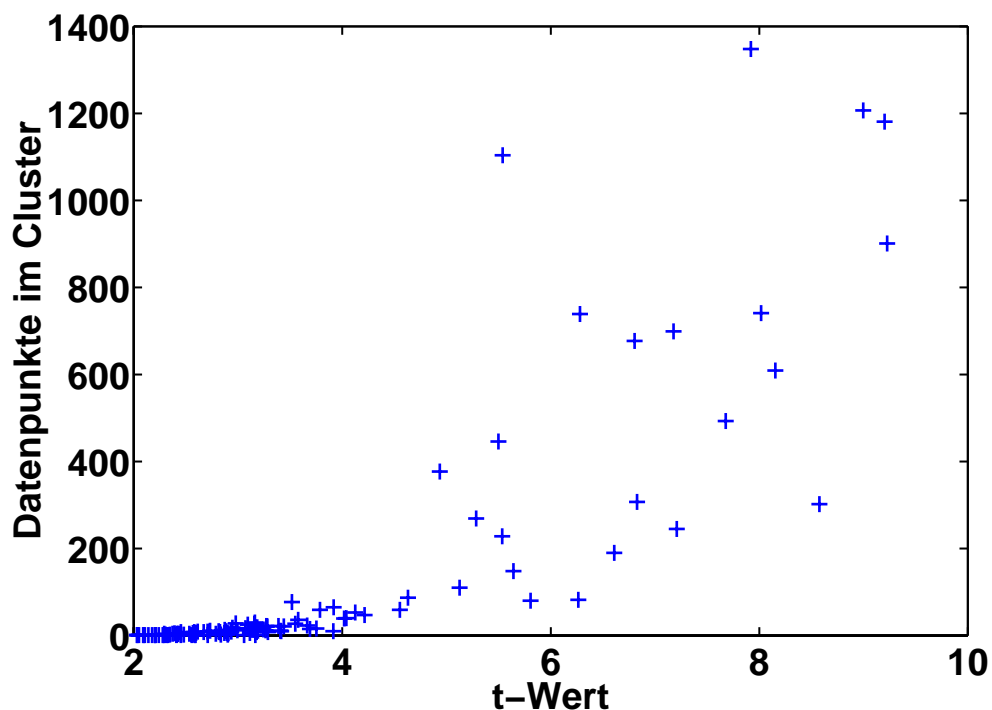


Abbildung 31. Cluster mit hohen t -Werten enthalten mehr Datenpunkte. Für jeden Cluster, der bei den sieben Versuchspersonen mit den Clusterparametern $t > 2$ und $n \geq 2$ bestimmt wurde, ist der t -Wert und die Anzahl der Datenpunkte im Cluster aufgetragen.

Kontrolle, ob durch zufälliges Zusammenfassen möglichst vieler Datenpunkten auch so hohe t-Werte erreichbar sind, wurden die t-Werte über das Mittel der gesamten Einzelmessung berechnet. In der Tabelle 7 sind die t-Werte zusammengestellt, die man erhält,

Tabelle 7: Die t-Werte aus den Mitteln der gesamten Einzelmessungen.

	Vp 1	Vp 2	Vp 3	Vp 4	Vp 5	Vp 6	Vp 7	Ø / Std.
t > 2 / n ≥ 2	5.27	2.86	1.92	2.32	2.09	-0.73	-1	2.02 / 1.92

wenn man die vollständige Einzelmessung zusammenfaßt. Das ist der Cluster mit der maximalen Anzahl von Datenpunkten. Die t-Werte sind durchweg niedriger als die, bei den jeweiligen Versuchspersonen durch den Clusterprozeß erreichten t-Werte. Da diese Cluster t-Werte bis über neun haben, ist anzunehmen, daß durch den Clusterprozeß Datenpunkte zusammengefaßt wurden, die in einem funktionellen Zusammenhang mit den Verarbeitungsunterschieden in richtigen und falschen Meßdurchgängen stehen. Die Frage ist nun, wie gut mit solchen Datenclustern in einzelnen Meßdurchgängen vorhergesagt werden kann, ob die Versuchsperson die richtige Szene erkennen wird.

3.5.4 χ^2 -Klassifikation

Die Ergebnisse der χ^2 -Klassifikation sind in der Abbildung 32 dargestellt. Um die Klassifikationsleistung unabhängig von den Ergebnissen des Clusterprozesses bei einzelnen Versuchspersonen betrachten zu können, wurden bei den dargestellten Klassifikationen bei allen Versuchspersonen dieselben Clusterparameter ($t > 2$ und $n \geq 2$) verwendet. Im Mittel über die sieben Versuchspersonen wurden bei der χ^2 -Klassifikation (Abschnitt 3.3.1) mit der 'Leave-One-Out'-Methode 79% der Meßdurchgänge richtig klassifiziert. Durch einen Randomisierungstest wurde überprüft, ob es möglich ist, diese Klassifikationsleistung mit Datensätzen zu erreichen, in denen die Meßdurchgänge zufällig über die Klassen (Szene wird erkannt oder nicht) zusammengestellt sind. Bei solchen Datensätzen besteht kein Zusammenhang zwischen der zugewiesenen Klasse und der Antwort

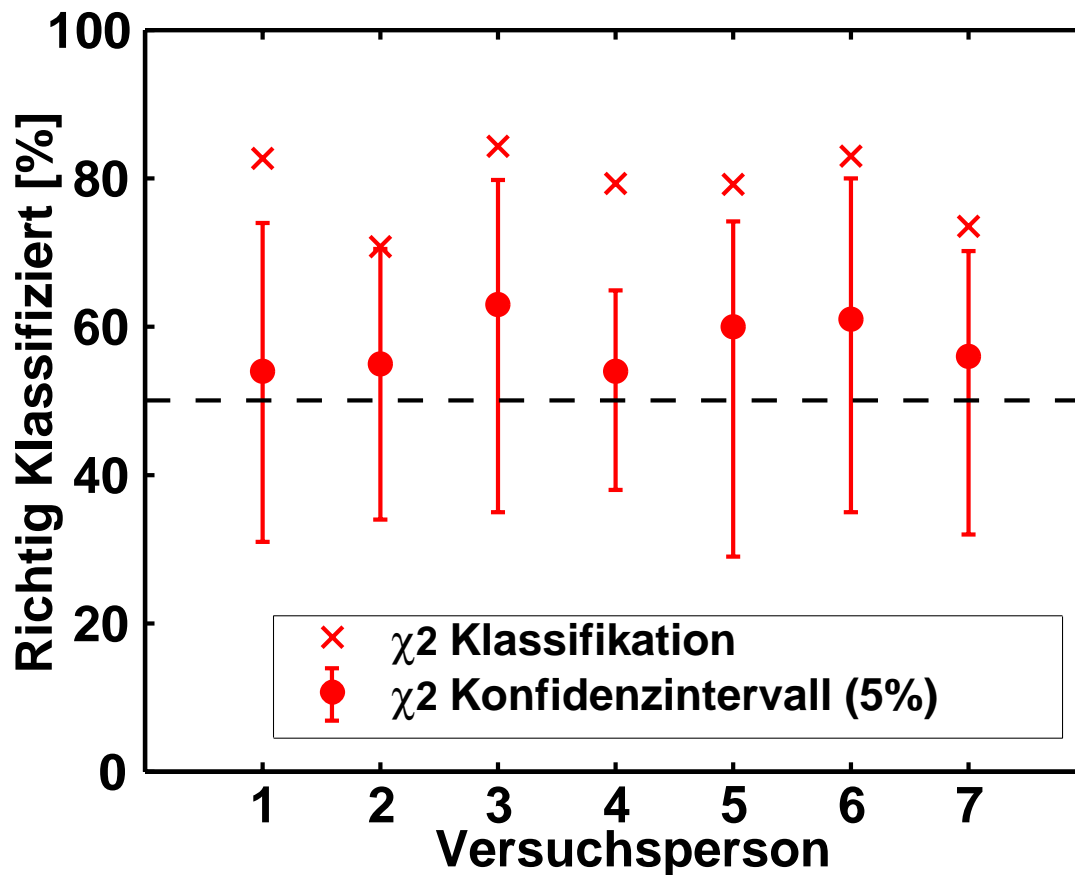


Abbildung 32. Die Ergebnisse der χ^2 -Klassifikation für alle 7 Versuchspersonen. Die Punkte geben die Klassifikationsleistung im Randomisierungstest mit der χ^2 -Klassifikation an. Die Fehlerbalken repräsentieren das 95% Konfidenzintervall. Man erkennt, daß alle Klassifikationsleistungen, die mit dem tatsächlichen gemessenen Datensatz erzielt wurden, außerhalb dieses Intervalls liegen. Die gestrichelte Linie verläuft bei 50% richtiger Klassifikationen.

der Versuchsperson. Durch den Randomisierungstest erhält man ein Konfidenzintervall für die Klassifikationsleistung bei zufällig zusammengestellten Datensätzen. Die Klassifikationsleistungen mit zufälligen Datensätzen sind durch die roten Punkte in der Abbildung 32 dargestellt. Die Fehlerbalken repräsentieren das zugehörige 95% Konfidenzintervall. Bei allen Versuchspersonen liegt die Klassifikationsleistung, die mit dem tatsächlich gemessenen Datensatz erreicht wurde, außerhalb dieser Konfidenzintervalle. Die Klassifikationsleistung ist daher bei allen Versuchspersonen signifikant besser ($p < 0.05$) als bei bloßem Raten.

Die Klassifikationsleistungen wurden noch für weitere Clusterparameter untersucht ($t \in \{2,3\}$, $n \in \{1,2,3,4\}$). In Tabelle 8 sind für alle Versuchspersonen die besten χ^2 -

Tabelle 8: Die besten Klassifikationsleistungen im untersuchten Parameterbereich

	Vp 1	Vp 2	Vp 3	Vp 4	Vp 5	Vp 6	Vp 7	\emptyset / Std.
Cluster- parameter	$t > 3$ $n \geq 1$	$t > 3$ $n \geq 1$	$t > 2$ $n \geq 2$	$t > 2$ $n \geq 1$	$t > 2$ $n \geq 2$	$t > 2$ $n \geq 2$	$t > 3$ $n \geq 2$	
Richtige Vorhersagen	86.5%	75.2%	84.3%	80%	79.2%	83%	73.9%	80.3% 4.7%

Klassifikationsleistungen mit individuellen Clusterparametern aufgelistet. In bis zu 86.5% der Meßdurchgänge konnte aus der Gehirnaktivität der ersten 600ms nach dem Erscheinen des Zielreizes korrekt vorhergesagt werden, ob die Versuchsperson die natürliche Szene wiedererkennen oder ob sie eine falsche Antwort geben wird. Im Mittel war dies bei 80.3% der Meßdurchgänge der Fall.

In der Abbildung 33 sind für die Versuchsperson 1 die Abstände der Einzelmessungen von den Mittelwerten der beiden Klassen aufgetragen. Das Kriterium, nach dem die Einzelmessungen einer Klasse zugewiesen werden, ist der Abstand zum jeweiligen Klassenmittel. Die Einzelmessung wird der Klasse zugewiesen, zu deren Mittelpunkt sie am nächsten liegt. Dieses Kriterium ergibt eine lineare Entscheidungsfunktion. Wie aus der Abbildung 33 erkennbar ist, ist die Überlappung zwischen den Klassen gering und das lineare Entscheidungskriterium trennt die Klassen schon sehr gut. Daher werden hohe Klassifikationsleistungen erreicht.

Die Klassifikationsleistung korreliert nicht mit der Anzahl der Cluster, die bei der Klassifikation verwendet wurden. Dies gilt für Ergebnisse mit festen Parametern für alle Versuchspersonen ($t > 2$, $n \geq 2$, $r=0.55$, $p>0.25$) genauso wie für die besten Klassifikationsleistungen mit unterschiedlichen Clusterparametern ($r=0.06$, $p>0.25$). Die Klassifikationsleistung korreliert dagegen recht gut mit dem t -Wert der einzelnen Cluster. In der

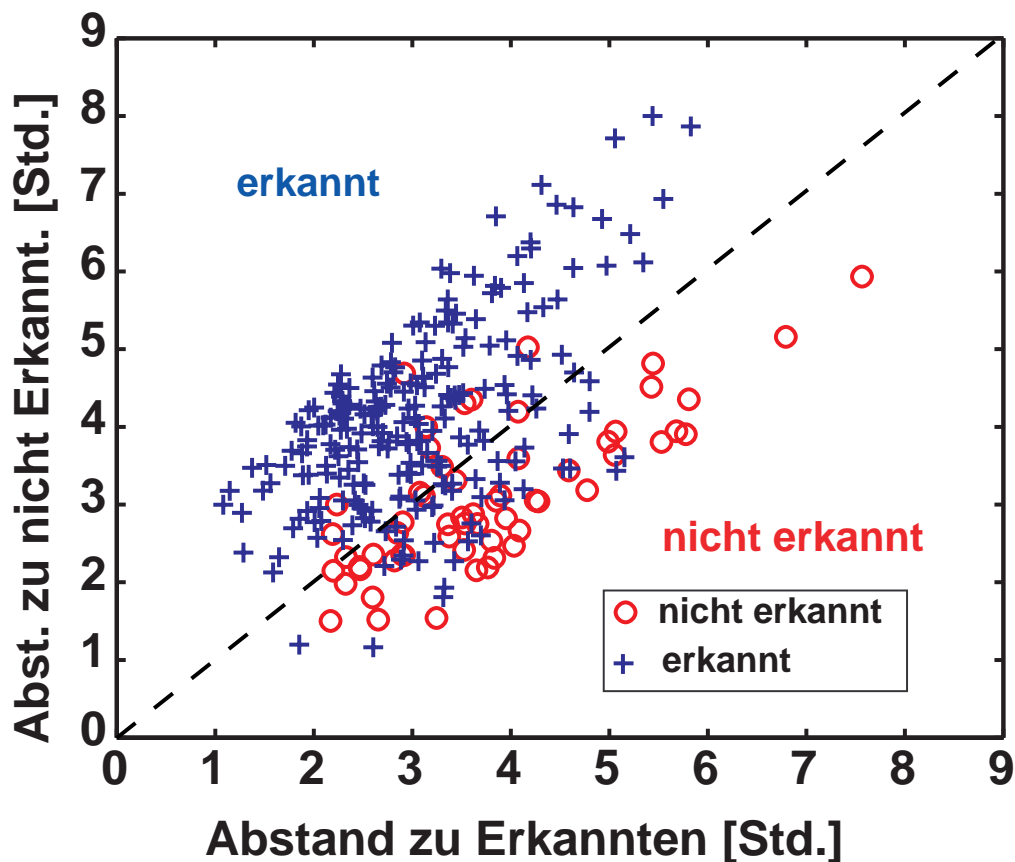


Abbildung 33. Der Abstand (in Standardabweichungen) der Einzelmessungen zum Mittel der erkannten und nicht erkannten Referenzdatensätze bei Versuchsperson 1. Die Beispiele werden bei der χ^2 -Klassifikation der Klasse zugewiesen, zu deren Mittel sie am nächsten liegen. Die gestrichelte Linie repräsentiert das Klassifikationskriterium. Man sieht, daß die Einzelmessungen durch das lineare Kriterium schon sehr gut getrennt werden.

Abbildung 34 ist die Vorhersagekraft einzelner Cluster gegen den t-Wert aus den Clustermittelwerten aufgetragen. Die Korrelation zwischen t-Wert und Vorhersageleistung der Cluster ist relativ hoch (Beste: $r=0.83$, $p<0.001$; $t>2$; $r=0.89$, $p<0.001$). Es scheint daher einen linearen Zusammenhang zwischen den t-Werten der Cluster und der Klassifikationsleistung zu geben.

Die Klassifikationsleistung liegt bei der χ^2 -Klassifikation mit durchschnittlich 80% und maximal 85% schon recht hoch. Bei diesem Klassifikator wird ein Satz von Merk-

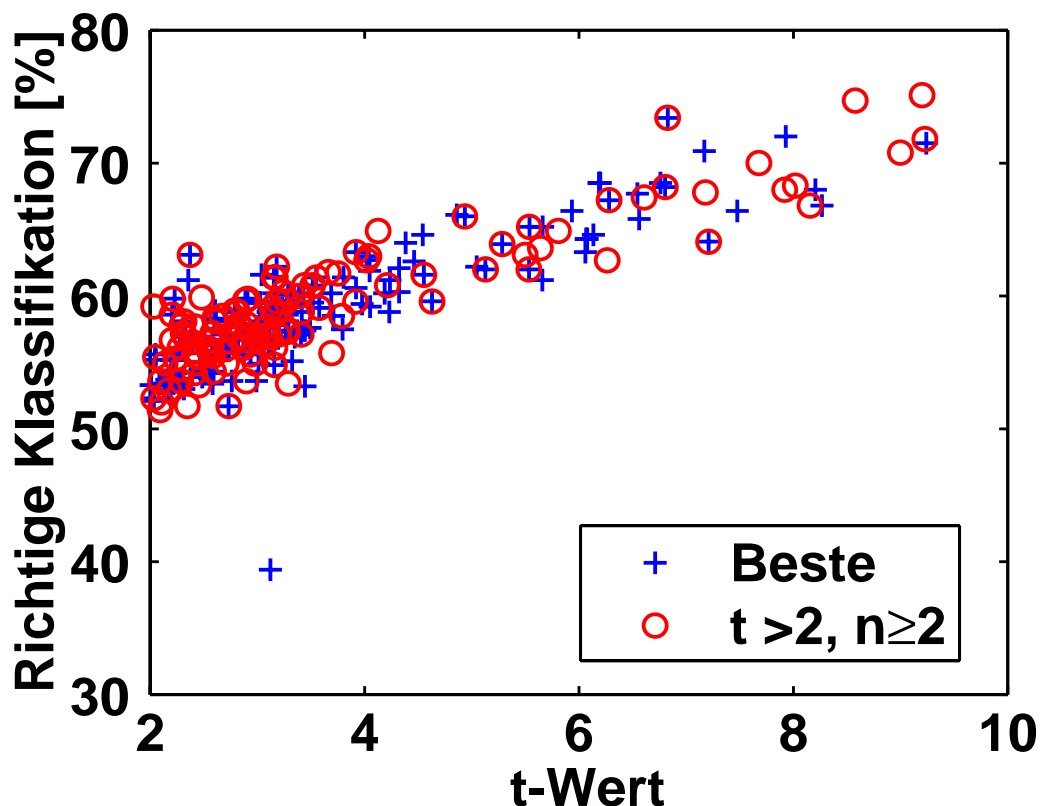


Abbildung 34. Die Klassifikationsleistung einzelner Cluster in Abhängigkeit vom t-Wert. Die roten Ringe stellen die Klassifikationsleistungen der einzelnen Cluster dar, die bei allen Versuchspersonen mit dem selben Parametersatz bestimmt wurden. Die blauen Kreuze repräsentieren die Klassifikationsleistung von einzelnen Clustern, die zu den besten Klassifikationsleistung beigetragen haben.

malen eines einzelnen Meßdurchgangs mit zwei Modellen verglichen und der Klasse zugewiesen, zu deren Modell er die größte Ähnlichkeit aufweist. Im Gegensatz dazu wird bei der Support-Vektor-Klassifikation versucht, die Ebene zu finden, die die Klassen am besten trennt und den breitesten Rand hat (Abschnitt 3.3.2). Die Trennebene wird von den Datenpunkten bestimmt, die am schlechtesten zu trennen sind. Die Ergebnisse, die mit der Support-Vektor-Klassifikation erzielt wurden, werden im folgenden dargestellt.

3.5.5 Support-Vektor Klassifikation

Die Klassifikationsleistungen in der Support-Vektor-Klassifikation mit den Clusterparametern $t > 2$ und $n \geq 2$ sind in der Abbildung 35 nach Versuchspersonen getrennt darge-

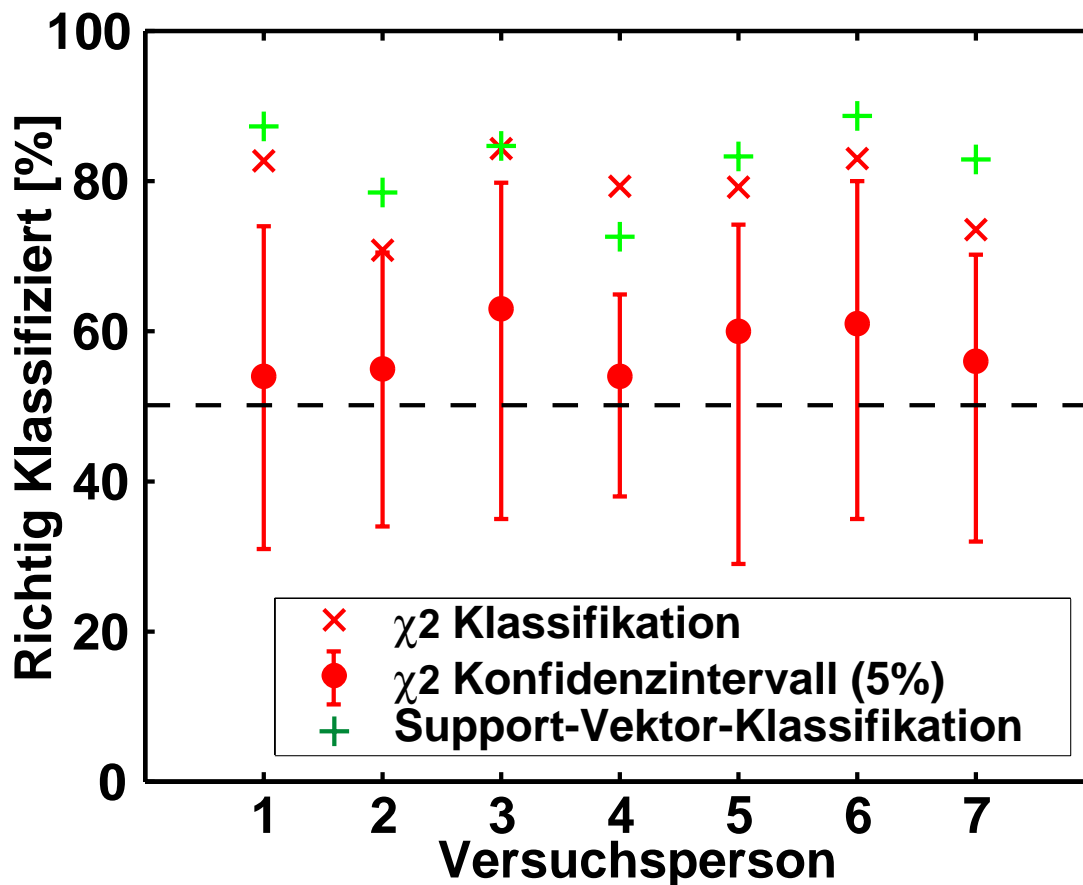


Abbildung 35. Die Klassifikationsleistung der χ^2 - und der Support-Vektor-Klassifikation im Vergleich. Die Werte wurden für alle 7 Versuchspersonen aufgetragen. Die Punkte geben die Klassifikationsleistung im Randomisierungstest mit der χ^2 -Klassifikation an. Die Fehlerbalken repräsentieren das 95% Konfidenzintervall. Die gestrichelte Linie verläuft bei 50% richtiger Klassifikationen.

stellt (grüne '+'). Bei Durchschnittlich 82.6% (Std. 5.5%) der Meßdurchgänge konnte richtig vorhergesagt werde, ob die Versuchsperson die natürliche Szene wiedererkennen würde oder nicht. Bei 6 von 7 Versuchspersonen ist die Vorhersageleistung bei der Support-Vektor-Klassifikation besser als bei der χ^2 -Klassifikation. Statistisch unterscheiden sich die Klassifikationsleistungen der beiden Methoden jedoch nur marginal (Wilcoxon gepaarter Vorzeichen-Rangtest: $z=1.43$, $p = 0.075$). Bei der Support-Vektor-Klassifikation ist die Kernfunktion ein weiterer Parameter, der die Klassifikationsleistung beeinflusst. Die dargestellten Werte sind die besten Klassifikationsleistungen,

die mit dem festen Satz von Clusterparametern erzielt wurden. Bei den Versuchspersonen 1, 6 und 7 wurden bei diesen Klassifikationsleistungen als Kernfunktion inhomogene Polynome dritten Grades eingesetzt und bei den Versuchspersonen 3 und 4 wurde eine lineare Kernfunktion benutzt (Polynom ersten Grades). Bei den Versuchspersonen 2 und 5 waren es Gauss-Funktionen (engl. radial-basis functions), die zu den besten Klassifikationsleistungen führten.

Die besten Support-Vektor-Klassifikationsleistungen über alle untersuchten Clusterparameter ($t \in \{2,3\}$, $n \in \{1,2,3,4\}$) sind in der Tabelle 1 e9 zusammengestellt. Hier liefert die

Tabelle 9: Die besten Support-Vektor-Klassifikationsleistungen und die dazugehörigen Parameter

Vp	1	2	3	4	5	6	7	Ø / Std.
Clusterparameter	t > 2 n ≥ 4	t > 3 n ≥ 3	t > 2 n ≥ 3	t > 3 n ≥ 3	t > 2 n ≥ 2	t > 2 n ≥ 2	t > 3 n ≥ 2	
Kernfunktion	kub.	kub	kub.	lin.	Gauss	kub.	kub.	
Richtige Vorhersagen	88.1%	78.8%	87.6	84%	83.2%	88.7%	87.1%	85.5% / 3.7%
Anteil Support-Vektoren	34.8%	43.7%	38.8%	50.9%	83%	38.8%	50.3%	

Abkürzungen der Kernfunktionen: lin., kub.: Polynom erster bzw. dritter Ordnung; Gauss: Gauss-Funktion.

Support-Vektor-Klassifikation statistisch signifikant bessere Resultate als die χ^2 -Klassifikation (Wilcoxon gepaarter Vorzeichen-Rangtest: $z=2.28$, $p<0.05$). Im Durchschnitt über alle Versuchspersonen kann bei 85.5% aller Meßdurchgänge richtig vorhergesagt werden, ob die Versuchsperson die natürliche Szene korrekt erkennen würde oder ob sie einen Fehler machen wird. Bei vier der sieben Versuchspersonen kann in etwa 88% der Meßdurchgänge von der Gehirnaktivität innerhalb der ersten 600ms nach dem Erschei-

nen der natürlichen Szene vorhergesagt werden, ob die Versuchsperson die Szene in der folgenden Abfrage erkennen wird oder nicht.

Diese besten Klassifikationsleistungen wurden bei 4 von 7 Versuchspersonen mit kubischen Polynomen als Kernfunktionen erreicht. Polynome höherer Ordnung wurden getestet, führten aber zu keiner Verbesserung der Klassifikationsleistung. Das deutet darauf hin, daß die erreichten Klassifikationsleistungen nicht nur durch wachsende Komplexität der Kernfunktion erreicht wird. Weiterhin ist aus Tabelle 9 zu entnehmen, daß bei den drei besten Klassifikationsleistungen (Versuchspersonen 1, 3 und 6) die Anzahl der Support-Vektoren, die zur Bestimmung der Trennebene beitragen, am niedrigsten ist.

Die besten Klassifikationsleistungen wurden bei der χ^2 -Klassifikation (Tabelle 8) und bei der Support-Vektor-Klassifikation (Tabelle 9) bei denselben drei Versuchspersonen (1, 3 und 6) erzielt.

3.6 Diskussion der Wiedererkennungsvorhersage mit MEG

Die Gehirnaktivität, die der Klassifikation zugrunde liegt, ist sehr ähnlich zu der, die in Studien zu Verarbeitungsunterschieden bei erinnerten und vergessenen visuellen Reizen gefunden wird. Die Gehirnaktivität ist im späteren Anteil der hier gefundenen Unterschiede, um ca. 185ms und ca. 300ms, bei der Verarbeitung erkannter natürlicher Szenen stärker als bei nicht wiedererkannten. Das steht im Einklang mit früheren Untersuchungen zum Dm-Effekt (Johnson, 1995). Ein rechts frontal lokalisierter Aktivierungsunterschied der Gehirnaktivität wird immer wieder in fMRT-Studien im Zusammenhang mit erinnerten oder vergessenen Bildern berichtet (Brewer et al., 1998; Wagner et al., 1999). Johnson nimmt an, daß die späte erhöhte Aktivierung, ab ca. 250ms, bei später erinnerten Bildern den Abspeicherungsprozeß im Gedächtnis darstellt. Hier wurde aber auch noch ein früherer Effekt, um ca. 150ms, gefunden, bei dem die Gehirnaktivität dann stärker ist, wenn das Bild später nicht erkannt wird. Der Ort, rechts okzipito-temporal, und der Zeitraum, um 150ms, an dem er auftritt, ist sehr

ähnlich zu den Aktivierungen, die in Studien zur objektspezifischen Verarbeitung von visuellen Reizen gefunden wird. Bei Thorpe et al. (1996) mußten die Versuchspersonen Tierbilder von Nicht-Tierbildern unterscheiden. Die Autoren fanden im EEG nach ca. 150ms Unterschiede in der Verarbeitung dieser beiden Bildkategorien. Sams et al. (1997) untersuchten im MEG gesichterspezifische Gehirnaktivität und fanden eine spezifische Aktivierung in rechten okzipito-temporalen Sensoren, die nach 120ms begann und nach ca. 160ms das Maximum erreichte. Nach diesen Studien könnte die früheste Erhöhung der Gehirnaktivität, die rechts temporo-okzipital auftrat, den erhöhten Verarbeitungsaufwand bei der Analyse später nicht erkannter Bilder darstellen. Um diese Annahme abzusichern, sind aber noch weitere Untersuchungen notwendig. Die Vorhersageleistung, die erreicht wird, wenn man diese beiden scheinbar unterschiedlichen Verarbeitungsdifferenzen der natürlichen Szenen zusammen benutzt, ist jedenfalls recht gut.

Aus den anfänglichen 600ms Gehirnaktivität einer Versuchsperson konnte in bis zu 89% der Meßdurchgänge vorhergesagt werden, ob sie eine kurz (37ms) präsentierte Photographie einer natürlichen Szene erkennen wird oder ob sie das falsche Bild wählen wird. Die beste Vorhersageleistung bei der χ^2 -Klassifikation betrug 86.5%, im Durchschnitt über alle sieben Versuchspersonen konnte bei 80.3% der Einzelmessungen die Korrektheit der Antwort der Versuchsperson richtig vorhergesagt werden. Bei der Support-Vektor-Klassifikation konnten im Durchschnitt über alle Versuchspersonen in 83.5% der Einzelmessungen die Wiedererkennungsleistung der Versuchsperson richtig vorhergesagt werden. Bei drei Versuchspersonen lag die Klassifikationsleistung sogar bei ca. 88%.

Wählt man einen festen Parametersatz für den Clusterprozeß ($t > 2$, $n \geq 2$), um dessen Einfluß auf die Klassifikationsleistung zu reduzieren, dann ist die Vorhersageleistung mit der Support-Vektor-Klassifikation bei fünf von sieben Versuchspersonen besser als mit der χ^2 -Klassifikation. Bei einer Versuchsperson war sie nahezu gleich und bei einer weiteren Versuchsperson war die χ^2 -Klassifikation der Support-Vektor-Klassifikation überlegen. Betrachtet man die besten Klassifikationen, dann ist die Support-Vektor-Klassifikation allerdings nur noch bei einer Versuchsperson schlechter als die χ^2 -Klassifikation. Bei den meisten Versuchspersonen wird also mit der Support-Vektor-Klassifikation

eine bessere Vorhersage des Verhaltens erzielt als mit der χ^2 -Klassifikation. Der Vorteil beträgt bei einzelnen Versuchspersonen bis zu 11%. Im Durchschnitt sind es jedoch nur 3.2%.

Wie durch den Randomisierungstest gezeigt werden konnte, ist bei der χ^2 -Klassifikation die Vorhersageleistung bei allen Versuchspersonen statistisch signifikant besser als die Vorhersageleistung, die bei bloßem Raten erwartet würde (Clusterparameter ($t > 2$, $n \geq 2$)). Das zeigt, daß bei der Klassifikation tatsächlich die in der Gehirnaktivität enthaltenen Informationen die Grundlage der guten Vorhersageleistung sind und es sich nicht um zufällige Ergebnisse handelt

Die Zuverlässigkeit der Support-Vektor-Klassifikation konnte nicht im Randomisierungstest getestet werden. Durch die unterschiedliche Anzahl von Meßdurchgängen in den Gruppen bedingt, führte ein Randomisierungstest zu keinen sinnvollen Ergebnissen. Beim Randomisierungstest für die Support-Vektor-Klassifikation wurden alle Meßdurchgänge der kleineren Gruppe zu Support-Vektoren, die die Trennebene definieren. Da die Trennebene damit wahrscheinlich am Rand der verfügbaren Meßpunkte lag, wurden alle Meßpunkte der größeren Gruppe richtig klassifiziert und zusätzlich einige der kleineren Gruppe. Bei der Klassifikation des tatsächlich gemessenen Datensatzes war dies nicht der Fall, dabei war der Anteil der Support-Vektoren und der Anteil der Fehlklassifikationen zwischen den Klassen ausgeglichen.

Die Anzahl der Support-Vektoren gibt einen Hinweis darauf, wie gut die erreichte Klassifikationsleistung auf neue Messungen generalisierbar ist. Wie aus Tabell e9 ersichtlich ist, nimmt die Anzahl der Support-Vektoren bei besseren Klassifikationsleistungen ab. Die geringste Anzahl an Support-Vektoren ist bei den drei Versuchspersonen vorhanden, bei denen die höchste Vorhersageleistung erreicht wurde. Das deutet darauf hin, daß die bei den drei bestklassifizierten Versuchspersonen erreichte Klassifikationsleistung zuverlässiger ist, als bei den zwei am schlechtesten klassifizierten. Gauss-Funktionen, die als Kernfunktionen die komplexesten Trennebenen zur Folge haben können (Burgess, 1998), ergaben nur bei einer Versuchsperson die beste Klassifikation. Über alle Versuchspersonen betrachtet, war diese Klassifikationsleistung

jedoch eine der schlechtesten und zusätzlich waren 83% der Beispiele Support-Vektoren, waren also an der Definition der Trennebene beteiligt. In diesem Fall dürfte die Generalisierbarkeit der Lösung eingeschränkt sein. Bei den anderen Versuchspersonen, besonders bei den drei am besten zu klassifizierenden, wurden dagegen die besten Klassifikationen mit einem Polynom niedriger Ordnung (drei) als Kernfunktion erreicht. Es wurden aber Polynome bis zur fünften Ordnung getestet. Die besten Klassifikationsleistungen werden daher mit Trennebenen von relativ geringer Komplexität erreicht. Bei der Support-Vektor-Klassifikation wurden also die besten Klassifikationsergebnisse bei den drei Versuchspersonen erzielt, bei denen Polynome niedriger Ordnung und die geringste Anzahl von Support-Vektoren notwendig waren. Dieses Ergebnis, deutet darauf hin, daß der Datenraum eine nicht zu komplexe Struktur hat und daß die gegenüber der χ^2 -Klassifikation bessere Klassifikationsleistung nicht nur durch den komplexeren Klassifikator erreicht wurde.

Neben den Klassifikationsverfahren, deren Ergebnisse präsentiert wurden, wurden zusätzlich auch andere Verfahren, wie die Lineare-Diskriminanzanalyse und die Mahalanobis-Distanz getestet. Bei diesen Klassifikationsverfahren wurden keine besonders guten und, was entscheidend ist, auch keine gleichmäßigen Klassifikationsergebnisse zwischen den Klassen (erkannt, nicht erkannt) erzielt. Zumeist wurden die Meßdurchgänge der kleineren Klasse auf Rateniveau klassifiziert. Da bei der Diskriminanzanalyse und bei der Mahalanobis-Distanz die Kovarianzmatrix aus den Clustermittelwerten geschätzt werden muß, könnte diese Schätzung bei der geringen Anzahl von Meßdurchgängen in der kleineren Klasse unzuverlässig sein und zu einem unzureichenden Modell führen (z.B. Jain et al., 2000).

Bei der χ^2 -Klassifikation können solche Probleme (schlechte Schätzungen der Parameter) durch die Datenreduktion mit Hilfe des oben beschriebenen Clusteralgorithmus gelöst werden. Dieser Algorithmus hat gegenüber anderen Verfahren zur Datenreduktion und Merkmalsextraktion zwei Vorteile. Zum einen gibt es keine Beschränkungen wie Orthogonalität bei der Hauptkomponenten-Analyse und zum anderen muß die Anzahl von Clustern nicht vorgegeben werden (wie z.B. bei k-Means), sondern sie wird vom

Algorithmus selbst bestimmt. Der Clusterprozeß faßt die Daten in einer Weise zusammen, daß die Trennbarkeit der beiden Klassen erhöht wird. Datenpunkte, die keine Informationen für die Klassifikation liefern können, werden ausgeschlossen. Mit einzelnen Clustern alleine können schon etwa 75% der Meßdurchgänge richtig klassifiziert werden.

In Kombination mit dem hier angewendeten Clusterprozeß ist die χ^2 -Klassifikation ein einfacher und sehr robuster Klassifikationsalgorithmus, der im Durchschnitt über die Versuchspersonen zu guten Klassifikationsergebnissen führt. Durch die relativ geringe Anzahl der Parameter kann er auf Datensätze angewendet werden, die nur eine geringe Anzahl von Beispielen enthalten, wie dies zum Beispiel bei der Klassifikation von MEG-Daten der Fall ist. In MEG-Experimenten begrenzt die Versuchsperson, die nur eine eingeschränkte Zeit belastbar ist, die Anzahl der verfügbaren Beispiele. Die Support-Vektor-Klassifikation hat zwar einen komplexeren mathematischen Hintergrund, lieferte hier aber bessere Resultate. Eine weitere Verbesserung könnte sich bei der Support-Vektor-Klassifikation ergeben, wenn sie auf dem vollen Datensatz durchgeführt wird. Durch den Clusterprozeß geht sicher auch etwas an Information verloren und bei der Support-Vektor-Klassifikation wird die Anzahl der notwendigen Support-Vektoren nicht durch die Dimension des Merkmalsraums der Daten bestimmt (Burgess, 1998).

Der hier verfolgte Klassifikationsansatz läßt sich nur schwer mit dem aus anderen Arbeiten vergleichen, da sich die verwendeten Klassifikationsalgorithmen und die Aufgaben der Versuchspersonen stark unterscheiden. Dennoch sollen einige Beispiele aus neueren Arbeiten erwähnt werden. Suppes et al. (1997) klassifizieren EEG-Aktivität, die von verschiedenen gesprochenen Worten verursacht wird. Ihr Ziel ist es, anhand der Gehirnaktivität gerade gehörte Worte zu erkennen. Diese Autoren benutzen ein ähnliches Klassifikationskriterium, wie es auch hier verwendet wurde. Ihre Datenaufbereitung unterscheidet sich jedoch von der hier verfolgten Vorgehensweise. Sie bestimmen für jeden EEG-Kanal einen Bandpaßfilter, mit dem sie die Worte am besten erkennen können. Die Klassifikation wird nur auf einem EEG-Kanal durch-

geführt. Dazu wird dieser Filter auf den Mittelwert der Hälfte der Datensätze (das Modell des Wortes) und auf den Mittelwert aus 10 EEG-Messungen von einem Wort angewendet. Dann wird die Summe der quadrierten Abweichungen der beiden gefilterten Mittelwerte berechnet. Das Mittel der Einzelmessungen wird dem Wort mit der geringsten Abweichung im EEG zugewiesen. Die Summe der Abweichungsquadrate wird über die gesamte Zeitreihe des EEG-Kanals berechnet. Mit dieser Vorgehensweise können sie in 43% bis 97% der Fälle anhand der EEG-Messungen zwischen 7 Worten unterscheiden. Werden Einzelmessungen anstatt Mittelwerten klassifiziert, dann werden noch ca. 43% der Worte richtig wiedererkannt. Die Autoren berichten auch, daß sie mit MEG-Daten schlechtere Klassifikationsleistungen als mit EEG-Daten erreichten. Es ist unklar ob, hier bei der visuellen Wiedererkennungsaufgabe mit EEG-Daten bessere Ergebnisse erzielt werden könnten. Die Ursache für das schlechte Abschneiden der MEG-Daten bei Suppes et al. könnte auch daran liegen, daß die Autoren mit den Daten von nur einem Kanal klassifizieren. Da beim EEG die elektrischen Potentiale der Gehirnaktivität räumlich weiter verteilt sind als die magnetischen Felder im MEG, ist möglicherweise in der Zeitreihe eines EEG-Kanals Information aus umfangreicheren Gehirnberichen enthalten als im MEG. Benutzt man nur einen EEG- oder MEG-Kanal zur Klassifikation könnte es ein Vorteil sein, wenn der Bereich des Gehirns, aus dem die Signale aufgezeichnet werden, größer ist. Hier wurden dagegen Datenpunkte aus mehreren Sensoren und Zeitpunkte in Clustern zusammengefaßt, so daß dieses Problem nicht auftritt. In einer neueren Arbeit (Suppes et al., 1999) versuchen die Autoren, ganze Sätze im EEG wiederzuerkennen. Ein interessantes Resultat dieser Studie ist, daß die Autoren sehr gute Erkennungsraten im EEG erreichen, wenn sie die Modelle aus EEG-Messungen von mehreren Versuchspersonen berechnen. Sie können damit in 83% der Fälle im EEG einen Satz aus 24 möglichen wiedererkennen.

Bayliss et al. (1999) versuchten die P300, ein starkes und anhaltendes positives Potential im EEG, das beim Erscheinen eines neuen und unerwarteten Reizes auftritt, zu klassifizieren. In der Studie dieser Autoren fahren die Versuchspersonen durch eine virtuelle Umgebung und müssen manchmal an einer roten Ampel anhalten. Die rote Ampel löst die P300 aus. Durch den Versuchsaufbau sind Kopf- und Augenbewegung ein großes

Problem, da sie sehr starkes Rauschen im EEG verursachen. Daher legen die Autoren besonderen Wert darauf, die Daten so zu filtern, daß das Signal vom Gehirn, die P300, in den einzelnen Messungen stärker betont wird. Zur Klassifikation wird dann auf einem Sensor die Korrelation des gefilterten Meßdurchgangs mit dem Mittelwert der EEGs bei roter oder gelber Ampel berechnet. Der Meßdurchgang wird der Klasse zugeordnet, mit der er die höchste positive Korrelation hat. Die Autoren konnten bei drei Versuchspersonen im Mittel in 89% der Fälle aus der Gehirnaktivität richtig angeben, ob gerade an einer roten Ampel angehalten oder an einer gelben vorbeigefahren wurde. Birbaumer et al. (1999) erreichten bei zwei Versuchspersonen, die darauf trainiert wurden mit ihrer im EEG gemessenen Gehirnaktivität Buchstaben auf einem Bildschirm auszuwählen, eine Trefferquote von ca. 84%. Die Klassifikationsmethoden, die in dieser Arbeitsgruppe angewendet werden sind sehr ähnlich zur hier benutzten χ^2 -Klassifikation und sind im Detail in (Hinterberger, 1999) beschrieben. Die Ergebnisse von Hinterberger zeigen auch, daß die sich die optimale Klassifikationsmethode und Datenaufbereitung (z.B. gefilterte Rohdaten oder Waveletkoeffizienten) zwischen den Versuchspersonen unterscheiden kann. Die Arbeiten aus dieser Gruppen sind von besonderer Bedeutung, da sie zeigen, daß die EEG-Signale tatsächlich zur Steuerung von Geräten eingesetzt werden können.

Angesichts der Tatsache, daß in der Hälfte der Studien zur Dm kein signifikanter Effekt gefunden wurde (Johnson, 1995), ist die hier erreichte Leistung von ca. 88% korrekter Vorhersagen der Wiedererkennungsleistung bei den drei am besten zu klassifizierenden Versuchspersonen beachtlich. Auch mit 85.5% korrekter Vorhersagen im Mittel bei der SV-Klassifikation und 80.3% (bis zu 86.5%) bei der χ^2 -Klassifikation wird eine zu anderen Studien vergleichbare Leistung erzielt. Die Ergebnisse dieses Experiments und anderer Untersuchungen weisen darauf hin, daß es unter kontrollierten Bedingungen möglich ist, mit nicht-invasiven Methoden die Gehirnaktivität genau genug zu erfassen, um kognitive Leistungen zu erkennen und das darauf folgende Verhalten vorherzusagen.

Abschließende Diskussion und Zusammenfassung

Übersicht. Die Verarbeitung visueller Informationen im Gehirn des Menschen ist extrem schnell und effizient. In unserer natürlichen Umgebung können wir visuelle Eindrücke innerhalb kürzester Zeit erfassen und auswerten. Theoretische Modelle dieser visuellen Wahrnehmungsleistung bestehen meistens aus drei Grundelementen, die häufig hierarchisch organisiert dargestellt werden. Dabei handelt es sich um (1) eine bildhafte, kurzlebige Repräsentation der Umwelt in einem Puffer, (2) auf der vielfältige Verarbeitungsprozesse ablaufen und (3) die in einer dauerhaften, abstrakten Repräsentation des Bildinhaltes münden, wie z.B. in der Repräsentation von Objekten (z.B. Kosslyn, 1999; Lennie, 1998; Marr, 1982; Sperling, 1963). In Abbildung 36 ist eine sehr



Abbildung 36. Ein einfaches Schema der visuellen Wahrnehmung. Im visuellen Puffer wird eine Repräsentation der Umwelt angelegt, die retinotopisch organisiert ist und Eigenschaften des Reizes beinhaltet. Diese Vorlage wird in einer Abfolge von visuellen Arealen ausgewertet (Verarbeitung) und in abstraktere und anhaltendere Repräsentationen, z.B. von Objekten, überführt (Gedächtnis).

vereinfachte Skizze dieser Vorstellung dargestellt. Im visuellen Eingabepuffer (rechts) werden die grundlegende Eigenschaften (Kontrast, Farbe, Orientierung und Bewegungsrichtung) des visuellen Reizes in ihrer ungefähren räumlichen Struktur 'repräsentiert'.

Der Inhalt dieses Puffers existiert nur eine kurze Zeit. Bei Marr (1982) heißt der Puffer 'primal sketch', in ihm sind Intensitätswechsel im Bild und ihre geometrische Anordnung repräsentiert. Aus dem Inhalt dieses Puffers wird dann durch das Ausnutzen mehrerer Informationen wie Textur, Stereopsis, Schatten etc. eine neue, aus Oberflächen bestehende Repräsentation, der '2 1/2D-sketch' konstruiert und aus dieser wiederum eine dreidimensionale Repräsentation eines Objekts. Sperling (1963) nennt den Eingabepuffer 'iconic memory' und nimmt an, daß er durch lokale Helligkeitswechsel beschrieben wird. Der Inhalt dieses Speichers ist eine reichhaltige Repräsentation der Umwelt, die aber nur kurz über den Reiz hinaus anhält. Dieser Speicher wird von nachfolgenden Prozessen ausgelesen und in eine anhaltende, aber nicht mehr so reichhaltige Repräsentation überführt. Sperling (1963) postuliert auch, daß die Repräsentation eines Reizes im Eingabepuffer durch einen zweiten Reiz überschrieben werden kann. Die Rolle des Puffers wird zumeist den frühen visuellen Arealen wie V1 (striatärer Kortex) oder V2 zugeschrieben (Kosslyn, 1999; Lennie, 1998; Marr, 1982). Die Zellen in V1 wären gut dafür geeignet, weil sie kleine rezeptive Felder haben, die lokale Eigenschaften des Netzhautbildes repräsentieren. Dieser Puffer wird von Verarbeitungsprozessen ausgewertet, wobei der Inhalt des Puffers in immer abstraktere Strukturen, von Konturen über einfache Formen bis zu Objekten überführt wird. Diese Verarbeitungsprozesse werden dem sogenannten ventralen Pfad zugeschrieben, der bei Makaken über die frühen visuellen Areale (V1, V2) über V4 bis zum temporalen Kortex verläuft (Ungerleider, 1982). Entlang dieses Pfades werden die rezeptiven Felder der Zellen immer größer und reagieren auf immer komplexere Reize (Lennie, 1998). Da von V1 aus Verbindungen zu vielen visuellen Arealen bestehen (Felleman & Van Essen, 1991), verläuft die Verarbeitung aber eher parallel als seriell. Die Ergebnisse dieses Verarbeitungsprozesses werden dann in einem Gedächtnis abgelegt (z.B. Ungerleider et al., 1998), wobei dieses Gedächtnis sowohl in 'höheren Stufen' innerhalb des visuellen Verarbeitungspfades als auch außerhalb des Pfades lokalisiert sein kann.

Das Ziel in dieser Arbeit war, die Dynamik der neuronalen Prozesse zu untersuchen,

die diesen visuellen Wahrnehmungsleistungen zugrunde liegen. Von besonderem Interesse war dabei die zeitliche Abfolge der verschiedenen Repräsentationen und Verarbeitungsprozesse. Das oben genannte Modell dient als Arbeitshypothese für die folgende Diskussion. Da in den meisten früheren Arbeiten relativ einfache Reize wie Sinusgitter etc. verwendet wurden, sind damit allgemeine Aussagen über die Verarbeitung komplexer Szenen, wie sie in unserer natürlichen Umwelt vorkommen, nur begrenzt möglich. Daher wurden hier digitalisierte Bilder von natürlichen Szenen als Reize verwendet. Die Bilder wurden sehr kurz auf einem Projektionsschirm dargestellt und gleichzeitig wurde die dadurch ausgelöste neuronale Aktivität im MEG aufgezeichnet. Im Anschluß daran wurde getestet, ob die Versuchsperson ausreichend Informationen aus der natürlichen Szene verarbeiten konnte, um sie wiederzuerkennen. MEG ist ein relativ neues, nicht-invasives Verfahren, mit dem die neuronale Aktivität beim Menschen mit hoher zeitlicher und akzeptabler räumlicher Auflösung gemessen werden kann. Es werden die magnetischen Felder gemessen, die der minimale elektrische Strom verursacht, der bei der Aktivierung von Nervenzellen fließt. Bei dem hier verwendeten Gerät konnte die Gehirnaktivität mit hoher Sensordichte gleichzeitig vom ganzen Kopf abgeleitet werden. Die Dynamik der neuronalen Verarbeitungsprozesse wurde mit verschiedenen psychophysischen Verfahren sowie unterschiedlichen Formen der Datenanalyse untersucht. In den ersten beiden Experimenten wurden Maskierungstechniken benutzt, um die Verarbeitungsdauer der natürlichen Szene zu begrenzen und die Verarbeitung kontrolliert zu stören. Im dritten Experiment wurde untersucht, welche Verarbeitungsunterschiede zwischen wiedererkannten und nicht wiedererkannten Bildern auftreten und wie zuverlässig diese sind. Zur Analyse wurden hier nicht nur die statistischen Standardverfahren verwendet, sondern es wurde vor allem getestet, wie gut es möglich ist, aus der Gehirnaktivität eines begrenzten Zeitbereichs in Einzelmessungen vorherzusagen, ob die Versuchsperson eine natürliche Szene später erkennen wird oder nicht.

Maskierung. In den ersten beiden Experimenten wurden Rückwärts- und Vorwärtsmaskierung mit Mustern angewendet, um die Dynamik der Gehirnaktivität zu untersuchen, die der Wahrnehmung natürlicher Szenen zugrunde liegt. Bei der Rückwärtsmaskierung

folgte der natürlichen Szene zu verschiedenen Zeitpunkten eine strukturierte Maske. Bei der Vorwärtsmaskierung wird die Maske vor der Szene gezeigt. Die Dynamik der Verarbeitung der Szene und der Wechselwirkung zwischen Szene und Maske wurde untersucht, indem die *früheste* vom *jeweils zweiten Reiz* verursachte Gehirnaktivität aus der gesamten, im MEG gemessenen Gehirnaktivität isoliert wurde. Mittels dieser Vorgehensweise konnte präzise festgestellt werden, ab welchem Zeitpunkt frühestens eine Wechselwirkung zwischen den Reizen im Kortex möglich ist. Bei der Rückwärtsmaskierung wurde die früheste vom Einschalten der Maske verursachte kortikale Aktivität in wenigen okzipitalen Sensoren aus der Gesamtaktivität isoliert, bei der Vorwärtsmaskierung war es die früheste vom Zielreiz verursachte Aktivität, die dort gefunden wurde.

Bei der Rückwärtsmaskierung wurde die Wiedererkennungsleistung der Versuchsperson mit dem Zeitpunkt der frühesten kortikalen Wechselwirkung zwischen der Szene und der Maske verglichen. Dadurch kann ein Zeitintervall angegeben werden, in dem die Maske Gehirnprozesse stören kann, die der Verarbeitung der natürlichen Szene zugrunde liegen. Es zeigte sich, daß nur die Gehirnprozesse, die innerhalb der ersten 150ms nach dem Erscheinen der Szene ablaufen, durch die früheste von der Maske verursachte Gehirnaktivität gestört werden können. Verarbeitungsprozesse, die danach beginnen, werden nicht mehr durch die Maske gestört. Da jedoch etwa 80ms vergehen, bis die erste von der Präsentation der Szene verursachte Gehirnaktivität im Kortex meßbar ist, läßt sich schließen, daß ca. 70ms kortikaler Verarbeitung ausreichen, um eine Szene später zuverlässig wiederzuerkennen. Durch das Rückwärtsmaskierungsexperiment konnte auch gezeigt werden, daß die neuronale Repräsentation der Szene für eine gewisse Zeit ungestört in frühen visuellen Arealen im Kortex vorliegt, bevor die Maske mit der Szene wechselwirkt. In dem Zeitintervall, in dem die Verarbeitung der Szene durch neue visuelle Reize gestört werden kann, liegt in den posterioren Sensoren ein Aktivierungsmaximum vor, das nach ca. 160ms abgeklungen ist. Die Maskierungswirkung tritt genau dann auf, wenn die von der Maske ausgelöste neuronale Aktivität mit diesem Aktivierungsmaximum zu überlappen beginnt.

Nach dem oben dargestellten Modell (Abb. 36) würde es 80ms dauern, bis die Repräsentation der Szene im Eingabepuffer verfügbar wird (die früheste Aktivierung durch die Szene). Der Inhalt des Eingabepuffers würde dann innerhalb der nächsten 70ms von Verarbeitungsprozessen ausgewertet werden (okzipitales Aktivierungsmaximum). Diese frühen Verarbeitungsprozesse sind aber vom Inhalt des Eingabepuffers abhängig, denn sie werden durch die neue Repräsentation eines anderen Reizes (die früheste Aktivierung durch die Maske) gestört. Etwa 150ms nach dem Erscheinen der Szene wurden ausreichend Informationen aus dem Eingabepuffer ausgewertet und abgespeichert, um die Szene sicher erkennen zu können. Die späteren Verarbeitungsprozesse benötigen die Repräsentation der Szene im Eingabepuffer nicht mehr und können mit einer abstrakteren Repräsentation im Gedächtnis weiterarbeiten. Befragt man die Versuchspersonen, welche Informationen sie benutzen, um die Bilder wiederzuerkennen, geben sie an, bei kurzen Präsentationsdauern nur einfache Konturen und Flecken unterschiedlicher Helligkeit oder Farbe zu erkennen. Bei längeren Darbietungsdauern, bei denen die Maske erst nach 150ms den Eingabepuffer überschreitet, können sie aber auch Objekte, insbesondere Gesichter und Menschen erkennen. Welche Informationen genau nach einer gewissen Verarbeitungszeit vorliegen, muß jedoch noch weiter untersucht werden. Die hier gefundenen Ergebnisse stehen sehr gut in Einklang mit Untersuchungen zur objektspezifischen Verarbeitung, bei denen Tierbilder (Thorpe et al., 1996) oder Bilder von Gesichtern (Sams et al., 1997) beim Menschen schon nach ca. 150ms eine objektspezifische Gehirnaktivität auslösen.

Die aus den Ergebnissen der Rückwärtsmaskierung folgende Frage war, welche Anteile der von einem visuellen Reiz verursachten Gehirnaktivität überhaupt als Maske wirken können. Diese Frage wurde mit der Vorwärtsmaskierung untersucht. Dazu wurde die Szene mit unterschiedlichen Zeitverzögerungen nach der Maske gezeigt. Durch das Abschalten der Maske wird eine starke kortikale Aktivität ausgelöst. Der Einfluß dieser Aktivität auf die früheste, von der natürlichen Szene ausgelöste Gehirnaktivität, wurde ermittelt. Durch den Vergleich der psychophysisch bestimmten Wiedererkennungseistung mit der physiologisch gemessenen Gehirnaktivität ist es möglich, ein Zeitintervall anzugeben, in dem die von der Maske verursachte Gehirnaktivität die erste vom Zielreiz

verursachte Aktivität stören kann. Es zeigte sich, daß nur die Gehirnaktivität vom Abschalten der Maske, die innerhalb der ersten 150ms vorliegt, mit der *ersten* von der *Szene* verursachten Gehirnaktivität wechselwirken kann. Die von der Maske ausgelöste Gehirnaktivität, die später abläuft, hat keinen Einfluß mehr auf die Verarbeitung der natürlichen Szene.

In dem einfachen, oben beschriebenen Modell ließe sich dieser Befund folgendermaßen erklären. Nach dem Abschalten der Maske liegt noch für kurze Zeit eine Repräsentation im Eingabepuffer vor. Diese Repräsentation überlagert sich mit der neuen Repräsentation von der Szene (der frühesten Aktivität von der Szene). Die Verarbeitungsprozesse hätten dann nur eine gestörte Repräsentation der Szene zur Verfügung und könnten weniger Informationen daraus gewinnen. Dadurch wird die Wiedererkennungslleistung vermindert. Die Repräsentation der Maske im Eingabepuffer klingt innerhalb der ersten 150ms nach dem Reiz weitgehend ab, vergleichbar zum Abklingen der 'iconic memory' bei Sperling (1963). Es wäre aber auch denkbar, daß die frühen von der Maske verursachten Verarbeitungsprozesse auf den Eingabepuffer zurückkoppeln und dadurch die Störung verursacht würde. Physiologische Untersuchungen an Makaken sprechen jedoch, zumindest bei dieser ersten schnellen Verarbeitung, gegen Rückkopplungen aus 'höheren' Verarbeitungsstufen. Eine Übersicht hierzu gibt (Lennie, 1998). Späte Verarbeitungsprozesse, die später als 150ms vom Abschalten der Maske ausgelöst werden, haben aber keinen Einfluß auf die Ausbildung einer Repräsentation der Szene im Eingabepuffer.

Betrachtet man die Ergebnisse aus Vor- und Rückwärtsmaskierung zusammen, zeigt sich, daß neuronale Prozesse, die später als ca. 150ms nach dem Erscheinen eines visuellen Reizes beginnen, weder maskiert werden können noch selbst maskierend wirken. Maskiert werden können demnach nur Gehirnprozesse, die in den ersten 150ms an der Verarbeitung des visuellen Reizes beteiligt sind. Diese früheren Prozesse, die vor 150ms ablaufen, scheinen wiederum von einer Repräsentation des visuellen Reizes in den frühen visuellen Arealen (Eingabepuffer) abhängig zu sein, da sowohl die früheste von der Maske verursachte Gehirnaktivität maskierend wirken

kann (Rückwärtsmaskierung) als auch die früheste von der natürlichen Szene verursachte Gehirnaktivität maskiert werden kann (Vorwärtsmaskierung). Diese frühesten Aktivierungen, die um ca. 80ms nach dem Erscheinen von Maske oder Zielreiz meßbar sind, werden üblicherweise im striatären Kortex, dem ersten visuellen Areal lokalisiert (Aine et al., 1996; Arroyo et al., 1997; Jeffreys, 1971; Shigeto et al., 1998). Die visuelle Maskierung mit Mustern beruht daher wahrscheinlich auf einer Überlagerung der neuronalen Repräsentation von natürlicher Szene und Maske in den frühen visuellen Arealen. Bei der Rückwärtsmaskierung werden durch diese Überlagerung Prozesse unterbrochen, die die zuvor ungestörte Repräsentation der Szene auswerten. Bei der Vorwärtsmaskierung liegt schon zu Beginn eine Repräsentation der Maske vor, die sich auf die Repräsentation vom Zielreiz als Rauschen auswirkt. Sowohl bei der Vorwärts- als auch bei der Rückwärtsmaskierung liegt in der MEG-Messung die vom ersten Reiz ausgelöste Aktivität für eine gewisse Zeit ohne Überlappung mit der vom zweiten Reiz vor. Es kommt also zu keiner vollständigen Fusion der beiden Reize schon auf peripheren z.B. retinalen Verarbeitungsstufen.

Klassifikation: Auch bei konstanten Reizbedingung, z.B. bei konstanter Darbietungsdauer, werden manche Szenen später wiederkannt, andere jedoch nicht. Im dritten Experiment wurde untersucht, wie sich die kortikale Verarbeitung von wiedererkannten und nicht wiedererkannten Reizen unterscheidet und ob es möglich ist, aus diesen Unterschieden die spätere Wiedererkennungslleistung der Versuchsperson in einzelnen Darbietungen vorherzusagen. Die frühesten Unterschiede in der Gehirnaktivität traten nach ca. 140ms in okzipito-temporalen Sensoren auf. Diese Aktivierung war im Mittel bei später nicht erkannten Szenen höher als bei später erkannten. Bei späteren Aktivierungsunterschieden, nach ca. 180ms, war die Gehirnaktivität höher, wenn die Szene später erkannt wurde. Diese späteren Unterschiede könnten mit der Übertragung und Abspeicherung der Szene im Gedächtnis verbunden sein (Johnson, 1995). Die früheren Unterschiede könnten mit einem erhöhten Aufwand bei der Auswertung der später aber doch nicht erkannter Szenen verbunden sein. Diese Annahme erfordert jedoch noch weitere experimentelle Überprüfung.

Die Gehirnaktivität, die während der ersten 600ms ab der kurzen Präsentation einzelner Bilder aufgezeichnet wurde, enthält sowohl Verarbeitungs- als auch Gedächtnisprozesse. Anhand dieser Gehirnaktivität wurde versucht vorherzusagen, ob die Versuchsperson eine natürliche Szene später wiedererkennen wird oder nicht. Dazu wurden zwei Klassifikationsmethoden verwendet. Die erste, die χ^2 -Klassifikation, gründet auf einem Ähnlichkeitsmaß. Bei der zweiten, der Support-Vektor-Klassifikation, wird anhand der am schlechtesten trennbaren Einzelmessungen, eine Ebene bestimmt, mit der die Gruppen bestmöglich getrennt werden. Die Support-Vektor-Klassifikation führte in fast allen Fällen zu besseren Klassifikationsergebnissen. Die Vorhersageleistung war aber mit beiden Klassifikatoren ausgesprochen gut. Mit der χ^2 -Klassifikation konnte durchschnittlich in 80.3% (bis zu 86.5%) der einzelnen Meßdurchgänge vorhergesagt werden, ob die Versuchsperson eine natürliche Szene wiedererkennen wird oder nicht. Mit der Support-Vektor-Klassifikation konnte durchschnittlich in 85.5% (bei 3 Versuchspersonen sogar in 88%) der Einzelmessungen der Erfolg oder Mißerfolg der Versuchsperson richtig vorhergesagt werden. Das zeigt, daß die neuronalen Verarbeitungsunterschiede, die innerhalb der ersten 600ms bei der Verarbeitung später erkannter oder nicht erkannter Szenen auftreten, mit dem MEG ausreichend genau erfaßt werden können, um Vorhersagen über nachfolgendes Verhalten zu machen.

Kurzzusammenfassung. In dieser Arbeit wurde mit einer Kombination aus psychophysischen und nicht-invasiven physiologischen Methoden die Dynamik der visuellen Verarbeitung natürlicher Szenen untersucht. Die Ergebnisse der Wiedererkennungsexperimente lassen schließen, daß die Verarbeitungsprozesse, die später als ca. 150ms nach einem visuellen Ereignis beginnen, unabhängig vom Vorhandensein einer weiteren neuronalen Repräsentation der Umwelt in frühen visuellen Arealen sind. Im Gegensatz dazu sind die Verarbeitungsprozesse, die innerhalb der ersten 150ms nach einem Wechsel des retinalen Bildes beginnen, von einer ungestörten neuronalen Repräsentation der Umwelt abhängig. Die späteren Verarbeitungsprozesse werden nicht durch eine nachfolgende gemusterte Maske gestört und die frühen Verarbei-

tungsprozesse werden zusätzlich nicht durch diese späteren Verarbeitungsprozesse gestört. Die visuelle Maskierung tritt ein, wenn sich die frühen Aktivierungen zweier Reize überschneiden. Sie beruht auf einer Überlagerung der neuronalen Repräsentation von Szene und Maske in den frühen visuellen Arealen. Bei der Rückwärtsmaskierung werden durch diese Überlagerung Prozesse unterbrochen, die die zuvor ungestörte neuronale Repräsentation der Szene auswerten. Bei der Vorwärtsmaskierung liegt schon zu Beginn eine neuronale Repräsentation der Maske vor, die sich auf die neuronale Repräsentation des Zielreizes als Rauschen auswirkt.

Weiterhin wurden die Unterschiede in der Verarbeitung von später wiedererkannten oder nicht wiedererkannten natürlichen Szenen untersucht. Solche Unterschiede treten erst nach ca. 140ms in okzipito-temporalen Sensoren auf. Diese Unterschiede spiegeln wahrscheinlich Verarbeitungsprozesse wider, die Bildanalysen ausführen. Spätere Unterschiede, nach ca. 180ms, könnten Gehirnaktivität darstellen, die mit dem Abspeichern der Bildinhalte im Gedächtnis verbunden sind. Aus den im MEG gemessenen Gehirnaktivitäten, die innerhalb der ersten 600ms nach der Reizpräsentation auftreten, kann auch bei einzelnen Meßdurchgängen recht gut vorhergesagt werden, ob eine Versuchsperson eine natürliche Szene wiedererkennen wird oder nicht. Die Vorhersageleistung war bei beiden getesteten Klassifikationsmethoden beachtlich. Sie betrug bei den drei am besten zu klassifizierenden Versuchspersonen etwa 88% richtiger Vorhersagen der folgenden Wiedererkennungseistung und im Durchschnitt ca. 86%. Dieses Ergebnis zeigt, daß es möglich ist, durch nicht-invasive Messungen der Gehirnaktivität kognitive Prozesse einzuordnen und Verhalten vorherzusagen.

Aguirre, G. K., Detre, J. A., Alsop, D. C., & D'Esposito, M. (1996). The parahippocampus subserves topographical learning in man. *Cerebral Cortex*, 6, 823-829.

Aine, C. J., Supek, S., George, J. S., Ranken, D., Lewine, J., Sanders, J., Best, E., Ties, W., Flynn, E. R., & Wood, C. C. (1996). Retinotopic organization of human visual cortex: departures from the classical model. *Cerebral Cortex*, 6, 354-361.

Andreassi, J. L., De Simone, J. J., & Mellers, B. W. (1976). Amplitude changes in the visual evoked cortical potential with backward masking. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 41.

Arroyo, S., Lesser, R. P., Poon, W.-T., Webber, R. W. S., & Gordon, B. (1997). Neuronal generators of visual evoked potentials in humans: visual processing in the human cortex. *Epilepsia*, 38, 600-610.

Averbach, E., & Coriell, A. S. (1961). Short term memory in vision. *The Bell System Technical Journal*, 40, 309-328.

Bachmann, T. (1994). *Psychophysiology of Visual Masking*. New York: Nova Science Publishers.

Barth, D. S., Sutherling, W., Engel, J., & Beatty, J. (1982). Neuromagnetic localization of epileptiform spike activity in the human brain. *Science*, 218, 891-894.

Basar, E., Schürmann, M., Basar-Eroglu, C., & Demiralp, T. (1994). Theta and delta

responses in cognitive event-related potential paradigms and their possible psychophysiological correlates. In H. J. Heinze, T. F. Münte, & G. R. Mangun (Eds.), *Cognitive Electrophysiology* (pp. 334-367). Boston: Birkhäuser.

Baxt, N. (1871). Über die Zeit, welche nöthig ist, damit ein Gesichtsausdruck zum Bewußtsein kommt und über die Größe (Extension) der bewußten Wahrnehmung bei einem Gesichtseindrucke von gegebener Dauer. *Archiv für die gesamte Physiologie*, 4, 325-336.

Bayliss, J. D., & Ballard, D. H. (1999). *Single trial P300 recognition in a virtual environment*. Paper presented at the CIMA99 (Soft Computing in Medicine, June 22-25), Rochester, NY.

Behrmann, M., & Haimson, C. (1999). The cognitive neuroscience of visual attention. *Current Opinion in Neurobiology*, 9, 158-163.

Birbaumer, N., Ghanayim, N., Hinterberger, T., Iversen, I., Kotchoubey, B., Kübler, A., Perelmouter, J., Taub, E., & Flor, H. (1999). A spelling device for the paralysed. *Nature*, 398, 297-298.

Birbaumer, N., & Schmidt, R. F. (1996). *Biologische Psychologie*. (3 ed.). Berlin: Springer.

Bortz, J. (1993). *Statistik für Sozialwissenschaftler*. (4 ed.). Berlin: Springer.

Boynton, R. M. (1961). Some temporal factors in vision. In W. A. Rosenblith (Ed.), *Sensory Communication*. New York: Wiley.

Breitmeyer, B. G. (1984). *Visual Masking: An Integrative Approach*. (Vol. 4). Oxford: Oxford University Press.

Breitmeyer, B. G., & Ganz, L. (1976). Implications of sustained and transient channels for theories of visual pattern masking, saccadic suppression, and information processing. *Psychological Review*, 83, 1-36.

Brenner, D., Williamson, S. J., & L., K. (1975). Visually evoked magnetic fields of the human brain. *Science*, 199, 81-83.

-
- Brewer, J. B., Zhao, Z., Desmond, J. E., Glover, G. H., & Gabrieli, J. D. E. (1998). Making memories: brain activity that predicts how well visual experience will be remembered. *Science*, *281*, 1185-1187.
- Burges, C. J. C. (1998). A tutorial on support vector machines for pattern recognition, *Data Mining and Knowledge Discovery*. Boston: Kluwer Academic Publishers.
- Cherkassky, V. S., & Mulier, F. (1998). *Learning from Data: Concepts, Theory, and Methods*. New York: Wiley & Sons.
- Cheyne, D., Weinberg, H., Gaetz, W., & Jantzen, K. J. (1995). Motor cortex activity predicting the side of movement: neural network and dipole analysis of pre-movement magnetic fields. *Neuroscience Letters*, *188*, 81-84.
- Clarke, J. (1994). Squid's. *Spektrum der Wissenschaft*, *10*, 58-69.
- Cohen, D. (1968). Magnetoencephalography: evidence of magnetic fields produced by alpha- rhythm currents. *Science*, *161*, 784-786.
- Crawford, B. H. (1947). Visual adaptation in relation to brief conditioning stimuli. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, *134*, 283-302.
- Cutmore, T. R. H., & James, D. A. (1999). Identifying and reducing noise in psychophysiological recordings. *International Journal of Psychophysiology*, *32*, 129-150.
- Dale, A. M., & Buckner, R. L. (1997). Selective averaging of rapidly presented trials using fMRI. *Human Brain Mapping*, *5*, 329-340.
- Dehaene, S., Le Clec'H, G., Cohen, L., Poline, J.-B., van de Moortele, P.-F., & Le Bihan, D. (1998). Inferring behavior from functional brain images. *Nature Neuroscience*, *1*, 549-550.
- DeYoe, E. A., Bandettini, P., Neitz, J., Miller, D., & Winans, P. (1994). Functional magnetic resonance imaging (fMRI) of the human brain. *Journal of Neuroscience Methods*, *45*, 171-187.
- Diaconis, P., & Efron, B. (1983). Computer-intensive methods in statistics. *Scientific American*, *248*, 116-128.

- Donchin, E., & Coles, M. G. H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behavioral and Brain Sciences*, *11*, 355-372.
- Donchin, E., & Lindsley, D. B. (1965). Visually evoked response correlates of perceptual masking and enhancement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *19*, 325-335.
- Donchin, E., Wicke, J. D., & Lindsley, D. B. (1963). Cortical evoked potentials and perception of paired flashes. *Science*, *141*, 1285-1286.
- Efron, B., & Tibshirani, R. (1993). *An Introduction to the Bootstrap*. New York: Chapman & Hall.
- Eriksen, C. W. (1966). Temporal luminance summation effects in backward and forward masking. *Perception & Psychophysics*, *1*, 87-92.
- Exner, S. (1868). Über die zu einer Gesichtswahrnehmung nöthige Zeit. *Wiener Sitzungsbericht der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, *58*, 601-632.
- Fehmi, L. G., Adkins, J. W., & Lindsley, D. B. (1968). Electrophysiological correlates of visual perceptual masking in monkeys. *Experimental Brain Research*, *7*, 299-316.
- Felleman, D. J., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate visual cortex. *Cerebral Cortex*, *1*, 1-47.
- Forss, N., Mäkelä, J. P., Keränen, T., & Hari, R. (1995). Trigeminally triggered epileptic hemifacial convulsions. *Neuroreport*, *6*, 918-920.
- Fox, P. T., Mintun, M. A., & Raichle, M. (1984). A non-invasive approach to quantitative functional brain mapping with H_2O_{15} and positron emission tomographie. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, *2*, 89-98.
- Frackowiak, R. S. J., Friston, K. J., Frith, C. D., Dolan, R. J., & Mazziotta, J. C. (1997). *Human Brain Function*. London: Academic Press.
- Gallen, C. C., Schwartz, B. J., Bucholz, R. D., Malik, G., Barkley, G. L., Smith, J.,

-
- Tung, H., Copeland, B., Bruno, L., & Assam, S. (1995). Presurgical localization of functional cortex using magnetic source imaging. *Journal of Neurosurgery*, 82, 988-994.
- Gegenfurtner, K. R., & Rieger, J. (2000). Sensory and cognitive contributions of color to the recognition of natural scenes. *Current Biology*, 10, 805-808.
- Gevins, A., Leong, H., Smith, M. E., Le, J., & Du, R. (1995). Mapping cognitive function with modern high resolution electroencephalography. *Trends in Neuroscience*, 18, 429-436.
- Gevins, A., Morgan, N. H., Bressler, S. L., Cutillo, B. A., White, R. M., Illes, J., Greer, D. S., Doyle, J. C., & Zeitlin, G. M. (1987). Human neuroelectric patterns predict performance accuracy. *Science*, 235, 580-585.
- Gevins, A., Smith, M. E., Leong, H., McEvoy, L., Whitfield, S., & Du, R. (1998). Monitoring working memory load during computer-based tasks with EEG pattern recognition methods. *Human Factors*, 40, 79-91.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Hendler, T., Edelman, S., Itzhak, Y., & Malach, R. (1998). A sequence of object processing stages revealed by fMRI in the human occipital lobe. *Human Brain Mapping*, 6, 316-328.
- Grodd, W., Skalej, M., Nägele, T., & Voigt, K. (1994). Kernspintomographie: Grundlagen und klinische Anwendung in der Neuroradiologie, Teil II: Klinische Anwendungen. *Aktuelle Neurologie*, 21, 111-119.
- Hämäläinen, M., Hari, R., Ilmoniemi, R. J., Knuutila, J., & Lounasmaa, O. V. (1993). Magnetoencephalography-theory, instrumentation, and applications to noninvasive studies of the working human brain. *Reviews of Modern Physics*, 65, 413-497.
- Harding, G. (1993). How surgeons could navigate the brain. *New Scientist*, 11, 28-31.
- Hillyard, S. A. (1993). Electrical and magnetic brain recordings: contributions to cognitive neuroscience. *Current Opinion in Neurobiology*, 3, 217-224.
- Hinterberger, T. (1999). *Entwicklung und Optimierung eines Gehirn-Computer-Interfaces mit langsamen Hirnpotentialen*. Tübingen: Schwäbische Verlagsgesellschaft.

- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1959). Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex. *Journal of Physiology*, *148*, 574-591.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology*, *195*, 215-243.
- Jain, A. K., Duin, P. W., & Mao, J. (2000). Statistical pattern recognition: a review. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, *22*, 4-37.
- Jasper, H. (1958). The ten-twenty system of the international federation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *10*, 371-375.
- Jeffreys, D. (1977). The physiological significance of pattern evoked potential. In J. E. Desmedt (Ed.), *Visual Evoked Potentials in Man: New Developments* (pp. 134-167). Oxford: Clarendon Press.
- Jeffreys, D. A. (1971). Cortical source locations of pattern-related visual evoked potentials recorded from the human scalp. *Nature*, *229*, 502-504.
- Johnson, R. (1995). Event related potential insight into the neurobiology of memory systems. *Handbook of Neuropsychology*, *10*, 135-163.
- Kahnemann, D. (1967). An onset-onset law for one case of apparent motion and meta-contrast. *Perception & Psychophysics*, *2*, 577-584.
- Kahnemann, D. (1968). Methods, findings and theory in studies of perceptual masking. *Psychological Bulletin*, *6*, 404-425.
- Kaitz, M., Monitz, J., & Neshet, R. (1985). Electrophysiological correlates of visual masking. *International Journal of Neuroscience*, *28*, 261-268.
- Karis, D., Fabiani, M., & Donchin, E. (1984). P300 and memory: individual differences in the von Restorff effect. *Cognitive Psychology*, *16*, 177-216.
- Kinsbourne, M., & Warrington, E. K. (1962a). The effect of an aftercoming random pattern on the perception of brief visual stimuli. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *14*, 223-234.

Kinsbourne, M., & Warrington, E. K. (1962b). Further studies on the visual masking of brief visual stimuli by a random pattern. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *14*, 2235-245.

Kosslyn, S. M. (1999). If neuroimaging is the answer, what is the question. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, *354*, 1283-1294.

Kovacs, G., Vogels, R., & Orban, G. A. (1995). Cortical correlate of backward masking. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, *92*, 5587-5591.

Kreyszig, E. (1979). *Statistische Methoden und ihre Anwendung*. (7 ed.). Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht.

Kutas, M., & Hillyard, S. A. (1980). Reading senseless sentences: brain potentials reflect semantic incongruity. *Science*, *207*, 203-205.

Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Chesler, D. A., Glodberg, I. E., Weiskoff, R. M., & et al. (1992). Dynamic magnetic resonance imaging of the human brain during primary sensory stimulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, *89*, 5675-5679.

Lennie, P. (1998). Single units and cortical organization. *Perception*, *27*, 889-936.

Lindsley, D., & Emmons, W. H. (1958). Perception time and evoked potentials. *Science*, *127*, 1061.

Linkenkaer, K., Palva, J. M., Sams, M., Hietanen, J. K., Aronen, H. J., & Ilmoniemi, R. J. (1998). Face-selective processing in human extrastriate cortex around 120ms after stimulus onset revealed by magneto- and electroencephalographie. *Neuroscience Letters*, *253*, 147-150.

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

Lopes da Silva, F., & van Rotterdam, A. (1982). Biophysical aspects of EEG and MEG generation. In E. Niedermayer & F. Lopes da Silva (Eds.), *Electroencephalography. Basic Principles, Clinical Applications and Related Fields*. Baltimore: Urban & Schwarzenberg.

- Macknik, S. L., & Haglund, M. M. (1999). Optical images of visible and invisible percepts in the primary visual cortex of primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *96*, 15208-15210.
- Macknik, S. L., & Livingstone, M. S. (1998). Neuronal correlates of visibility and invisibility in the primate visual system. *Nature Neuroscience*, *1*, 144-149.
- Macknik, S. L., & Martinez-Conde, S. (2000). *The role of monocular and binocular cells of the early visual system in the processing of visibility and invisibility*. Paper presented at the Annual Meeting of the Association for Research in Vision and Ophthalmology (30 april-5 may), Fort Lauderdale, Florida.
- Marr, D. (1982). *Vision*. New York: W.H. Freeman.
- Martinez, A., Anllo-Vento, L., Sereno, M. I., Frank, L. R., Buxton, R. B., Dubowitz, D. J., Wong, E. C., Hinrichs, H., Heinze, H. J., & Hillyard, S. A. (1999). Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Nature Neuroscience*, *2*, 364-369.
- Mayzner, M. S., & Tresselt, M. E. (1970). Visual information processing with sequential inputs: a general model for sequential blanking, displacement, and overprinting phenomena. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *169*, 599-618.
- Menon, R. S., & Seong-Gi, K. (1999). Spatial and temporal limits in cognitive neuroimaging with fMRI. *Trends in Cognitive Sciences*, *3*, 207-216.
- Michaels, C. F., & Turvey, M. T. (1979). Central sources of visual masking: indexing sources supporting seeing at a single, brief glance. *Psychological Research*, *41*, 1-61.
- Miltner, W. H. R., Braun, C., Arnold, M., Witte, H., & Taub, E. (1999). Coherence of gamma band activity as a basis for associative learning. *Nature*, *379*, 434-436.
- Mitov, D., Vassilev, A., & Manahilov, V. (1981). Transient and sustained masking. *Perception & Psychophysics*, *30*, 205-210.
- Noreen, E. W. (1989). *Computer Intensive Methods for Testing Hypothesis: An Introduction*. New York: Wiley and Sons.

-
- Nunez, P. L. (1981). *Electric Fields of the Brain*. New York: Oxford University Press.
- Nunez, P. L. (1987). Electroencephalography and neural sources. In G. Adelman (Ed.), *Encyclopedia of Neuroscience*. München: G. Birkhäuser.
- Ogawa, S., Lee, T. M., Kay, A. R., & Tank, D. W. (1990). Brain magnetic-resonance-imaging with contrast dependent on blood oxygenation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87, 9868-9872.
- Paller, K., McCarthy, G., & Wood, C. C. (1988). ERPs predictive of subsequent recall and recognition performance. *Biological Psychology*, 26, 269-276.
- Paller, K. A. (1987). Neural correlates of learning in an incidental learning paradigm. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 67, 360-371.
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., & Echallier, J. F. (1989). Spherical splines for scalp potential current density mapping. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 72, 184-187.
- Peters, M. J., van den Broek, S. P., & Zanow, F. (1995). The volume conductor problem in biomagnetism. In H. Winstock (Ed.), *Proceedings on the NATO Advanced Study Institute on SQUID Sensors: Fundamentals, Fabrication and Applications*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Pfurtscheller, G., Kalcher, J., Neuper, C., Flotzinger, D., & Pregenzer, M. (1996). Online EEG classification during externally-paced hand movements using a neural network-based classifier. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 99, 416-425.
- Phillips, M. L., Young, A. W., Scott, S. K., Calder, A. J., Andrew, C., Giampietro, V., Williams, S. C. R., Bullmore, E. T., Brammer, M., & Gray, J. A. (1998). Neural responses to facial and vocal expressions of fear and disgust. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 165, 1809-1817.
- Portin, K., Kajola, M., & Salmelin, R. (1996). Neural net identification of thumb movement using spectral characteristics of magnetic cortical rhythms. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 98, 273-280.

- Randall, R. B. (1987). *Frequency Analysis*. (3 ed.). Naerum: Brüel & Kjaer.
- Regan, D. (1989). *Human Brain Electrophysiology: Evoked Potentials and Evoked Magnetic Fields in Science and Medicine*. New York: Elsevier Science Publishing.
- Rodriguez, E., George, N., Lachaux, J. P., Martinerie, J., Renault, B., & Varela, F. (1999). Perception's shadow: long distance gamma band synchronization of human brain activity. *Nature*, 379, 430-433.
- Rolls, E. T., & Tovee, M. J. (1994). Processing speed in the cerebral-cortex and the neurophysiology of visual masking. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 257, 9-15.
- Rolls, E. T., Tovee, M. J., & Panzeri, S. (1999). The neurophysiology of backward visual masking: information analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11, 300-311.
- Romani, G. L., & Del Gratta, C. (1995). Neuromagnetism and its clinical applications. In H. Winstock (Ed.), *Proceedings on the NATO Advanced Study Institute on SQUID Sensors: Fundamentals, Fabrication and Applications*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Rugg, M. D., & Allan, K. (2000). Memory retrieval: an electrophysiological perspective. In M. S. Gazzaniga (Ed.), *The New Cognitive Neurosciences* (2 ed.). Cambridge, MA: MIT Press.
- Rugg, M. D., & Coles, M. G. H. (1995). *Electrophysiology of Mind: Event-Related Potentials and Cognition*. (Vol. 25). Oxford: Oxford University Press.
- Salmelin, R., Hari, R., Lounasmaa, O. V., & Sams, M. (1994). Dynamics of brain activation during picture naming. *Nature*, 368, 463-465.
- Sams, M., Hietanen, J. K., Hari, R., Ilmoniemi, R. J., & Lounasmaa, O. V. (1997). Face specific processing from the human inferior occipito-temporal cortex. *Neuroscience*, 77, 49-55.
- Scherg, M. (1989). Fundamentals of dipole source potential analysis. In M. Hoke, F.

Grandori, & G. L. Romani (Eds.), *Auditory Evoked Magnetic Fields and Potentials* (Vol. 6,). Basel: Karger.

Schiller, P. H. (1965). Mono optic and dichoptic visual masking by patterns and flashes. *Journal of Experimental Psychology*, 1969, 193-199.

Schiller, P. H. (1966). Forward and backward masking as a function of relative overlap and intensity of test and masking stimuli. *Perception & Psychophysics*, 1, 161-164.

Schiller, P. H. (1968). Single unit analysis of backward visual masking and metacontrast in the cat lateral geniculate nucleus. *Vision research*, 8, 855-866.

Schiller, P. H., & Chorover, S. L. (1966). Metacontrast: it's relation to evoked potentials. *Science*, 153, 1398-1399.

Schiller, P. H., & Smith, M. C. (1968). Mono optic and dichoptic metacontrast. *Perception & Psychophysics*, 3, 237-239.

Schwartz, M., & Pritchard, W. S. (1981). AERs and detection in tasks yielding U-shaped backward masking functions. *Psychophysiology*, 18, 678-685.

Schwartz, M., Whittier, O. M., & Schweitzer, P. K. (1979). Evoked responses to retroactively masked stimuli. *Physiological Psychology*, 7, 107-111.

Shigeto, H., Tobimatsu, S., Yamamoto, T., Kobayashi, T., & Kato, M. (1998). Visual evoked cortical magnetic responses to checkerboard pattern reversal stimulation: a study on the neural generators of N75, P100, N145. *Journal of Neurological Sciences*, 156, 186-194.

Singer, W. (1999). Time as a coding space ? *Current Opinion in Neurobiology*, 9, 189-194.

Skalej, M., Grodd, W., & Voigt, K. (1992). Kernspintomographie: Grundlagen und klinische Anwendung in der Neuroradiologie, Teil I: Grundlagen. *Aktuelle Neurologie*, 19, 31-40.

Sommer, W., Schweinberger, S. R., & Matt, J. (1991). Human brain potential correlates of face encoding into memory. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*,

79, 457-463.

Sperling, G. (1960). The information available in brief visual presentations. *Psychological Monographs*, 74, 1-29.

Sperling, G. (1963). A model for visual memory tasks. *Human Factors*, 5, 19-31.

Sperling, G. (1964). *What visual masking can tell us about temporal factors in perception*. Paper presented at the Seventeenth International Congress of Psychology, Washington D.C.

Sperling, G. (1965). Temporal and spatial visual masking. 1. Masking by impulse flashes. *Journal of the Optical Society of America*, 55, 541-559.

Stigler, R. (1910). Chronooptische Studien über den Umgebungscontrast. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie*, 134, 365-435.

Suppes, P., Han, B., Epelboim, J., & Lu, Z.-L. (1999). Invariance between subjects of brain wave representation of language. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96, 12953-12958.

Suppes, P., Lu, Z.-L., & Han, B. (1997). Brain wave recognition of words. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 94, 14965-14969.

Sutton, S., Braren, M., Zubin, J., & John, E. R. (1965). Evoked potential correlates of stimulus uncertainty. *Science*, 150, 1187-1188.

Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Peronnet, F., & Pernier, J. (1998). Induced gamma-band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. *Journal of Neuroscience*, 18, 4244-4254.

Tanaka, K. (1993). Neuronal mechanisms of object recognition. *Science*, 262, 685-688.

Thorpe, S., Fize, D., & Marlot, S. (1996). The speed of processing in the human visual system. *Nature*, 381, 520-522.

Toga, A. W., & Mazziotta, J. C. (1996). *Brain Mapping the Methods*. London: Acade-

mic Press.

Tootell, R. B. H., Dale, A., Sereno, M. I., & Malach, R. (1996). New images from human visual cortex. *Trends in Neuroscience*, *19*, 481-489.

Ungerleider, L. G. (1982). Two cortical systems. In D. J. Ingle, M. A. Goodale, & R. J. W. Mansfield (Eds.), *Analysis of Visual Behavior* (pp. 549-586). Cambridge, MA: MIT-Press.

Ungerleider, L. G., Courtney, S. M., & Haxby, J. V. (1998). A neural system for visual working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, *95*, 883-890.

Vapnik, V. (1995). *The Nature of Statistical Learning Theory*. New York: Springer.

Vaughan, H. G., & Silverstein, L. (1968). Metacontrast and evoked potentials: a reappraisal. *Science*, *160*, 207-208.

Wagner, A. D., Koutstaal, W., & Schacter, D. L. (1999). When encoding yields remembering: insights from event-related neuroimaging. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, *354*, 1307-1324.

Wandell, B. A. (1999). Computational neuroimaging of human visual cortex. *Annual Reviews in Neuroscience*, *22*, 145-73.

Weisstein, N. (1968). A Rashevsky-Landahl neural-net: simulation of metacontrast. *Psychological Research*, *75*, 494-521.

Weisstein, N., & Harris, C. H. (1977). Contrast reduction by small localized stimuli: extensive spatial spread of above-threshold orientation-selective masking. *Vision Research*, *17*, 341-350.

Wundt, W. (1899). Zur Kritik tachistoskopischer Versuche. *Philosophische Studien*, *15*, 287-317.

Zeki, S., Watson, J. D. G., & Lueck, C. J. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *Journal of Neuroscience*, *11*, 641-649.

Anhang

Information und Einverständniserklärung der Versuchsperson.

Der Versuch dient zur Untersuchung der visuellen Wahrnehmungsleistung des Menschen. Er wurde nach allgemein anerkannten wissenschaftlichen Grundsätzen entworfen.

Die Versuchsperson erklärt sich einverstanden, daß ihre Daten für wissenschaftliche Zwecke/Veröffentlichungen benützt/publiziert werden. Zum Schutze der Privatsphäre der Versuchsperson werden die Daten vor der Veröffentlichung anonymisiert.

Das Experiment ist ethisch und gesundheitlich unbedenklich.

Die Teilnahme am Experiment erfolgt freiwillig. Die Versuchsperson kann die Teilnahme am Experiment verweigern oder ihre einmal gegebene Zustimmung jederzeit widerrufen.

Für Unfälle haftet das Max-Planck-Institut nur während der Zeit des Versuches.

Für Wegunfälle und Unfälle außerhalb der Versuchszeiten ist das Max-Planck-Institut nicht haftbar.

Die Vergütung beträgt 15 DM pro Stunde.

Versuchspersonen die einen Vertrag mit der Max-Planck-Gesellschaft haben, haben keinen Anspruch auf Bezahlung.

Hiermit erkläre ich, daß ich den obigen Text gelesen und verstanden habe. Meine (eventuellen) Fragen wurden ausreichend beantwortet.

Name, Vorname:

Unterschrift:

Tübingen, den:.....

Vielen Dank für ihre Mitarbeit!
