Rolle visueller Referenzen bei der Objektlokalisation

Inaugural-Dissertation
Zur Erlangung des Doktorgrades der Philosophie
an der Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von

Carmen Koch

aus Weinheim an der Bergstraße

Referent:	**Prof. Dr. Heiner Deubel**
Koreferent:	**Prof. Dr. Werner Schneider**
Tag der mündlichen Prüfung:	**07.Juli.2005**

Danksagung

Die vorliegende Arbeit entstand während meiner Tätigkeit als wissenschaftliche Mitarbeiterin am Institut für Allgemeine und Experimentelle Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität in München. Gefördert wurde diese Arbeit von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) im Rahmen der Forschergruppe (480) „Temporale Dynamik bei der visuellen Objekt- und Ereignisverarbeitung“.

Bedanken möchte ich mich zuallererst bei meinem Doktorvater Prof. Dr. Heiner Deubel, der mir ungeachtet meiner anderweitigen Berufsqualifikation das Vertrauen geschenkt hat. Er ließ mir viel Freiheit und stand mir zudem immer für Anregungen und Diskussionen zur Seite. Ein besonderer Dank gilt auch PD Dr. Werner X. Schneider meinem Zweitgutachter, der jederzeit bereit war mir die Inhalte der kognitiven Neuropsychologie näher zu bringen. Bedanken möchte ich mich außerdem bei allen meinen Kollegen aus dem Arbeitskreis Experimentelle Psychologie. Insbesondere sind hier zu erwähnen: Dr. Sven Garbarde, der mir während meiner Promotion nicht nur bei Statistikfragen sehr hilfsbereit zur Seite stand; Birgitt Aßfalg, Martin Wolf und Daniel Baldauf für die Unterstützung bei der Durchführung von Experimenten und Dr. Astrid Busch, die sich bereit erklärt hat, einen Großteil dieser Arbeit zu begutachten.

Bedanken möchte ich mich außerdem: Bei meinen Eltern Maria und Günter Koch, für ihre Unterstützung und Motivierung in sämtlichen Lebenslagen; bei Jörg Häusler, der die gesamte Arbeit Korrektur gelesen hat und zu guter Letzt bei meinem Freund Alexander Helm, der mich in jeglicher Hinsicht unterstützt und alle meine Launen ertragen hat.

Inhaltsverzeichnis:

1 Einleitung 1

1.1 Übersicht 1

1.2 Arten von Augenbewegungen 4

1.3 „Cancellation theories“ 9

1.4 Sakkadische Suppression 12

1.5 Ursachen der sakkadischen Suppression 23

1.6 Perisakkadische Lokalisation 28

1.7 Lokalisation während der Fixation 38

1.8 Zeitwahrnehmung während der Sakkaden und der Fixation 41

1.9 Bewegungswahrnehmung während der Sakkaden und der Fixation .. 44

1.10 Visuelle Stabilität 47

1.10.1 Aufrechterhaltung präsakkadischer Information 47

1.10.2 Das Blanking-Paradigma 50

1.10.3 Referenz-Objekte 53

1.10.4 Eigenschaften transsakkadischer Gedächtnisrepräsentationen 59

1.10.5 Null-Hypothese 63

1.10.6 Neuere Theorien zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität 65

2 Zielsetzung der Arbeit 67

3 Allgemeine Methodik 71

3.1 Präsentation der Stimuli 71

3.2 Erfassung der Augenbewegungen 72

3.3 Versuchspersonen 73

3.4 Versuchsdesign 74

3.5 Datenanalyse und statistische Auswertung 76

4 Interaktion allozentrisch und egozentrisch kodierter Gedächtnisrepräsentation bei der postsakkadischen Lokalisation 77

4.1 Allgemeiner experimenteller Ablauf 77

4.2 Experiment 1 - Einfluss der Größe transsakkadischer Distraktor-Verschiebungen 81

4.2.1 Fragestellung 81
4.2.2 Experimentelles Paradigma 82
4.2.3 Ergebnisse 85
4.2.4 Diskussion 90

4.3 Experiment 2 - Wirkung zweier postsakkadischer Distraktoren 92

4.3.1 Fragestellung 92
4.3.2 Experimentelles Paradigma 93
4.3.3 Ergebnisse 95
4.3.4 Diskussion 99

4.4 Experiment 3 - Schwerpunkt-Effekt 102

4.4.1 Fragestellung 102
4.4.2 Experimentelles Paradigma 103
4.4.3 Ergebnisse 105
4.4.4 Diskussion 109

5 Bedeutung der präsakkadischen Information für die postsakkadische Lokalisation 111

5.1 Experiment 4 - Horizontale Anordnung von Distraktor und Zielreiz 113

5.1.1 Fragestellung 113
5.1.2 Experimentelles Paradigma 114
5.1.3 Ergebnisse 116
5.1.4 Diskussion 120

5.2 Experiment 5 - Vertikale Anordnung von Distraktor und Zielreiz ... 122

5.2.1 Fragestellung 122
5.2.2 Experimentelles Paradigma 123
5.2.3 Ergebnisse 125

5.2.4 Diskussion 128

6 Auswirkungen von zeitlicher Verfügbarkeit visueller Information auf die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität . 130

6.1 Experiment 6 - Einfluss der Blanking-Dauer auf die Wirkung von Referenz-Objekten 131

6.1.1 Fragestellung 131
6.1.2 Experimentelles Paradigma 132
6.1.3 Ergebnisse 134
6.1.4 Diskussion 140

6.2 Experiment 7 - Entstehung von Referenz-Objekten bei der postsakkadischen Lokalisation 142

6.2.1 Fragestellung 142
6.2.2 Experimentelles Paradigma 143
6.2.3 Ergebnisse 146
6.2.4 Diskussion 150

6.3 Experiment 8 - Entstehung von Referenz-Objekten während der Fixation 153

6.3.1 Fragestellung 153
6.3.2 Experimentelles Paradigma 153
6.3.3 Ergebnisse 155
6.3.4 Diskussion 159

6.4 Experiment 9-10: Referenz-Objekt oder „Apparent motion“ 162

6.4.1 Fragestellung 162
6.4.2 Experimentelles Paradigma 164
6.4.3 Ergebnisse 166
6.4.4 Diskussion 175

6.5 Experiment 11 - Abhängigkeit der Referenz-Wirkung von der Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion 177

6.5.1 Fragestellung 177
6.5.2 Experimentelles Paradigma 178
6.5.3 Ergebnisse 181
6.5.4 Diskussion 187

7 Allgemeine Diskussion 189

7.1 Toleranzbereich des visuellen Systems für das Wiederfinden präsakkadisch dargebotener Objekte 192

7.2 Interaktion allozentrisch und egozentrisch kodierter Objektpositionen bei der postsakkadischen Lokalisation 193

7.3 Bedeutung der präsakkadischen Information bei der postsakkadischen Lokalisation 196

7.4 Auswirkungen von zeitlicher Verfügbarkeit visueller Information auf die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität 199

7.5 Sensomotorische Ungenauigkeit und deren Auswirkung auf die Bedeutung visuellerer Referenzen 202

7.6 Veränderung der postsakkadischen Lokalisation aufgrund zeitlicher Verfügbarkeit von visueller Information 204

7.7 Hypothesen über die Entstehung von Referenz-Objekten 206

7.8 Implikationen für die Reference Object Theory 210

7.9 Bedeutung der Befunde für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität 213

8 Zusammenfassung 215

Abkürzungsverzeichnis 218

Tabellen 220

Literaturverzeichnis V

Lebenslauf: XVI

1 Einleitung

1.1 *Übersicht*

Diese Arbeit beschäftigt sich mit der Lokalisation visueller Objekte nach sakkadischen Augenbewegungen. Sakkaden sind schnelle, ruckartige Augenbewegungen, die ausgeführt werden um die visuelle Umgebung abzusuchen. Angesichts der Anatomie der Netzhaut können feine Details der Umgebung nur erkannt werden, wenn die Objekte, die im Interesse des Betrachters liegen, in der Fovea, der Stelle des schärfsten Sehens, abgebildet werden. Unter natürlichen Bedingungen werden ungefähr dreimal pro Sekunde sakkadische Augenbewegungen ausführt. Dazwischen liegen in der Regel kurze Fixationen mit einer Dauer von etwa 300 ms. Innerhalb dieser Fixationen muss der überwiegende Teil der visuellen Informationsaufnahme erfolgt sein, denn während der Sakkade ruft die hohe Geschwindigkeit der Augenbewegung ein „Verschmieren“ des Netzhautbildes hervor. Wie ungeachtet der unterbrochenen Informationsaufnahme eine stabile und kontinuierliche Wahrnehmung der Umwelt erfolgen kann, liegt seit vielen Jahren im Interesse der wissenschaftlicher Forschungen und ist ein thematischer Schwerpunkt dieser Arbeit.

Der theoretische Teil dieser Arbeit (Kapitel 1) beginnt mit der Darstellung der verschiedenen Arten von Augenbewegungen. Danach werden die mit den Sakkaden einhergehenden Veränderungen der Wahrnehmung betrachtet. Während der Sakkaden ist sowohl die Sensitivität für Objektdarbietung, als auch die für transsakkadische Veränderungen deutlich reduziert. Im Weiteren werden diverse Befunde aus Studien verschiedenster Forschungsbereiche vorgestellt, die einer möglichen Erklärung der visuellen Stabilität (auch als wahrgenommene Raumkonstanz) nachgingen. Hierbei wird unter anderem auf die Schwierigkeiten einer Integration von visuellen „Momentaufnahmen“ aus intersakkadischen Fixationen eingegangen. Nach jeder Sakkade muss sich das visuelle System neu orientieren, da sich die „Momentaufnahmen“ sowohl in Bezug auf die zeitliche Erfassung als auch in der

räumlichen Anordnung unterscheiden. Abgeschlossen wird die Einleitung mit neueren Theorien zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität nach den Sakkaden (z.B. „reference object theory“, Deubel et al., 1996, 1998). Diese gehen davon aus, dass der unmittelbaren Region um das Sakkadenziel eine besondere Bedeutung zukommt. Werden postsakkadisch in unmittelbarer Region um den Landepunkt der Sakkade Objekte vorgefunden, so wird deren Position als stabil angenommen (Null-Hypothese, Deubel et al., 1996). An ihnen orientiert sich das visuelle System, wenn zeitlich verzögert erscheinende Objekte lokalisiert werden sollen. Deshalb werden diese Objekte auch als Referenz-Objekte oder als „Landmarken“ bezeichnet (Deubel et al., 1998, 2002).

Das zentrale Ziel dieser Arbeit bestand darin, die Bedeutung visueller Referenzen bei der Objektlokalisation genauer zu untersuchen. Visuelle Referenzen können entscheidenden Einfluss auf die wahrgenommene Raumstabilität haben (Deubel et al., 2002; Deubel, 2004). So induzieren transsakkadisch verschobene, aber stabil wahrgenommene Objekte, die als Referenz dienen, eine Scheinbewegung zeitlich verzögert erscheinender Objekte. Die Ergebnisse dieser Arbeit bezüglich der Rolle visueller Referenzen sollen ermöglichen, weitere Aussagen über die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität zu treffen. Die in Kapitel 2 vorgestellte Zielsetzung gliedert sich in drei Themenschwerpunkte auf. Gemäß dieser Unterteilung besteht auch der an die Beschreibung der allgemeinen Methodik (Kapitel 3) folgende empirische Teil der Arbeit (Kapitel 4-6) aus drei Bereichen:

- In Kapitel 4 (Experimente 1-3) wird die zur postsakkadischen Lokalisation abrufbare Information genauer charakterisiert. Die visuelle Information aus der vorangegangenen Fixation wird sowohl in allozentrischen (betrachter-unabhängigen) als auch in egozentrischen (betrachter-abhängigen) Koordinaten über die Sakkade aufrechterhalten. Welche dieser Information zur postsakkadischen Lokalisation abgerufen werden kann, scheint von der unmittelbar am Ende der sakkadischen Augenbewegung vorgefundenen visuellen Information abhängig zu sein. Durch gezieltes Verändern der postsakkadisch zur Verfügung stehenden Information sollte anhand der Wirkung eines Referenz-

Objektes getestet werden, inwieweit eine Interaktion der beiden Informationsquellen bei der postsakkadischen Lokalisation möglich ist.

- Der zweite Themenschwerpunkt (Kapitel 5, Experimente 4-5) beschäftigt sich mit der über die Sakkade hinweg aufrechterhaltenen Information. Hierbei sollte zielgerichtet der Frage nachgegangen werden, welche Information aus der vorangegangenen Fixation gespeichert und zur postsakkadischen Lokalisation abrufbar ist.
- In Kapitel 6 (Experimente 6-11) wird die Entstehung von Referenz-Objekten analysiert. Bisher wurde die Lokalisation anhand eines Referenz-Objektes immer dann nachgewiesen, wenn nach der Sakkade zwei Objekte zeitversetzt dargeboten wurden (Deubel et al., 1998; Deubel 2004). Deshalb wurde in der dritten Untersuchungsserie systematisch die zeitliche Verfügbarkeit von visueller Information nach den Sakkaden variiert und deren Auswirkung auf die Objektlokalisation bestimmt. Zudem wurde auch erstmalig unter Fixationsbedingungen überprüft, ob die zeitliche Verfügbarkeit von visueller Information Einfluss auf die Objektlokalisation nehmen kann.

Den Abschluss dieser Arbeit (Kapitel 7) bildet eine allgemeine Diskussion, in der die Ergebnisse aller Experimente im Zusammenhang mit Befunden anderer Studien diskutiert werden. Danach folgt in Kapitel 8 das Resümee in Form einer Zusammenfassung.

1.2 *Arten von Augenbewegungen*

Alle Arten von Augenbewegungen lassen sich funktionell in zwei grobe Kategorien unterteilen (Palmer, 1999): Die einen dienen dazu, die im Interesse des Betrachters liegenden Objekte in der Fovea, dem Ort der höchsten Sehschärfe, abzubilden. Bei den anderen liegt die Funktion darin, fixierte Objekte auch bei Bewegungen der Objekte bzw. des Betrachters in der Fovea zu halten.

Das menschliche Auge steht niemals wirklich still. Die kleinen, unwillkürlichen Bewegungen werden **physiologischer Nystagmus** genannt. Bei genauerer Betrachtung können drei unterschiedliche Bewegungscharakteristiken festgestellt werden (vgl. Martinez-Conde, Macknik & Hubel, 2004). Die **Tremor-Bewegungen** sind die kleinsten. Diese unperiodischen, wellenförmigen Bewegungen haben ungefähr die Größe eines Zapfendurchmessers und erfolgen in beiden Augen unkonjugiert. Die **Drift-Bewegungen** sind langsame Bewegungen über mehrere Dutzend von Photorezeptoren hinweg. Es wird sowohl berichtet, dass sie konjugiert als auch dass sie unkonjugiert in beiden Augen auftreten. Tremor- und Drift-Bewegungen scheinen zufällige Bewegungen zu sein, die aufgrund von Rauschen bzw. einer gewissen Variabilität in der Feuerrate von Neuronen entstehen könnten. Dennoch konnte nachgewiesen werden, dass Drift-Bewegungen eine kompensatorische Aufgabe erfüllen. Sie erhalten eine akkurate Fixation aufrecht, wenn keine Mikrosakkaden ausgeführt werden. **Mikrosakkaden** sind die größten zum physiologischen Nystagmus zählenden Bewegungen. Es sind zudem die schnellsten der bereits erwähnten Bewegungen. Sie dauern im Durchschnitt 25 ms und legen dabei eine Strecke von mehreren Dutzenden, manchmal sogar über mehrere Hunderten von Photorezeptoren zurück. Dies entspricht in etwa einer Größe von 2-50 Winkelminuten. Mikrosakkaden sind in beiden Augen konjugiert. Sie sind nur schwer von den später erwähnten Sakkaden zu unterscheiden, da sie das gleiche ballistische Bewegungsdesign aufweisen. Dies lässt vermuten, dass sowohl Mikrosakkaden als auch Sakkaden von einer gemeinsamen Steuerungsinstanz initiiert werden. Charakteristisch für Mikrosakkaden ist jedoch, dass sie willentlich nur unterdrückt, aber nicht ausgelöst werden können.

Alle diese Bewegungen erscheinen auf den ersten Blick eher zufällig und unkoordiniert zu sein und keinem bestimmten Ziel zu dienen. In Experimenten, in denen der physiologische Nystagmus unterbunden wurde, konnte jedoch gezeigt werden, dass ohne Bewegungen des Netzhautbildes eine neuronale Adaptation auftritt, das heißt innerhalb kürzester Zeit verblasst das betrachtete Bild. Bei maximaler Stabilisation des Netzhautbildes, beispielsweise wenn die Schatten der im Auge verlaufenden Blutgefässe betrachtet werden, kann die neuronale Adaptation schon nach weniger als 80 ms eintreten (Coppola & Purves, 1996). Erst durch eine erneute Bewegung der Augen oder des betrachteten Objektes kann dieser Vorgang unterbrochen und die Umwelt wieder sichtbar gemacht werden. Die Bewegung des auf die Netzhaut fallenden Bildes führt zu einem Auswandern aus dem adaptierten rezeptiven Feld in ein Benachbartes. Die hierdurch einsetzende Stimulation kann dann erneut an den visuellen Kortex weitergeleitet und zur Aufrechterhaltung der Wahrnehmung des Objektes genutzt werden.

Die größeren Bewegungen der Augen wurden bereits von Dodge (1903) fünf verschiedenen Teilsystemen zugeordnet. Zwei davon sind das vestibulo-okuläre und das optokinetische Teilsystem. Beide dienen sie dazu, Kopf- und Körperbewegungen des Betrachters so auszugleichen, dass die Augen weiterhin das im Interesse des Betrachters liegende Objekt fixieren können. Die **vestibulo-okulären Bewegungen** werden durch Signale des Gleichgewichtssystems im Innenohr ausgelöst. Änderungen der Kopf- bzw. der Körperposition des Betrachters führen innerhalb von weniger als 14 ms zu einer kompensatorischen Aktivierung der Augenmuskeln. Vestibulo-okuläre Bewegungen haben demnach eine extrem kurze Latenzzeit und sind daher effektive Bewegungen zur Aufrechterhaltung einer hohen Sehleistung.

Optokinetische Bewegungen werden durch optische Translationen hervorgerufen, die entstehen, wenn sich große Anteile des visuellen Feldes uniform bewegen. In der Regel ist dies der Fall, wenn Eigenbewegungen des Betrachters stattfinden. Optokinetische und vestibulo-okuläre Bewegungen treten deshalb in der Regel gemeinsam auf. Bei anhaltenden Kopfrotationen oder wenn der visuelle Input über mehrere Sekunden gleichförmig bewegt wird, kommt es zu einer Kombination von langsamen und schnellen Augenbewegungen, um möglichst lange die hohe Sehschärfe

aufrecht zu erhalten. Die langsamen Bewegungen folgen der Bewegungsrichtung des Objektes, die Schnellen springen entgegen der Bewegungsrichtung zurück, um ein weiteres Verfolgen des Objektes zu ermöglichen. Diese Art von Bewegungsmuster wird Nystagmus genannt. Je nachdem von welchem System er hervorgerufen wird, erfolgt eine Unterscheidung zwischen vestibulo-okulären und optokinetischen Nystagmus.

Die drei weiteren Typen von Augenbewegungen ermöglichen Blickrichtungsänderungen durchzuführen, ohne dazu Kopf- bzw. Körperbewegungen ausführen zu müssen. **Augenfolgebewegungen** ermöglichen es, einem Objekt mittels langsamer gleitender Bewegungen zu folgen. Hierbei können Geschwindigkeiten von ca. 100°/s erreicht werden. Folgebewegungen können jedoch erst nach einer Latenz von ca. 100-150 ms nach Bewegungsbeginn des Objektes ausgelöst werden. Auch die Korrektur der Augenfolgebewegung im Falle einer Geschwindigkeitsdifferenz zwischen dem bewegten Zielreiz und der Folgebewegung tritt mit einer zeitlichen Verzögerung ein. Aufgrund dieser länger andauernden Latenzzeit verglichen zu vestibulo-okulären oder optokinetischen Bewegungen können Augenfolgebewegungen nur bedingt eine hohe Sehleistung aufrechterhalten.

Gleiches gilt für Vergenzbewegungen. **Vergenzbewegungen** sind langsame Bewegungen, die es ermöglichen, Objekte mit einer Geschwindigkeit von maximal 10°/s zu verfolgen. Das Besondere an den Vergenzbewegungen ist, dass sie die einzigen Augenbewegungen sind, bei denen die Augen sich gegenläufig zueinander bewegen. Somit können Objekte verfolgt werden, die durch ihre Bewegung den Abstand zum Betrachter ändern. Das visuelle System nutzt die durch die Tiefenänderung entstehenden retinalen Bildunterschiede im rechten und linken Auge, auch retinale Disparität genannt, um das Vergenzsystem anzusteuern.

Die am häufigsten zum Erfassen der Umwelt ausgeführten Augenbewegungen werden als **Sakkaden** bezeichnet. Sakkaden sind schnelle, ruckartige Bewegungen, wobei der Bewegungsablauf jedoch immer einem stereotypischen Muster entspricht (siehe Abbildung 1). Die Geschwindigkeit einer Sakkade wird allein durch die Entfernung zum Zielreiz bestimmt. Hierbei können Geschwindigkeiten von bis zu 900°/s erreicht werden. Die Geschwindigkeit von Sakkaden kann willentlich nicht variiert werden. Bis eine Sakkade ausgeführt werden kann, benötigt es im Durchschnitt eine Latenzzeit von 200 ms.

Die sakkadische Latenzzeit kann sowohl durch kognitive als auch durch visuelle Faktoren verkürzt werden. Erlöscht zum Beispiel das Fixationsobjekt kurz vor dem Auftauchen eines visuellen Zielreizes, sind so genannte Express-Sakkaden mit einer Latenz von 80-100 ms oder sogar antizipatorische Sakkaden mit einer Latenz von 0 ms möglich. Ist allerdings die sakkadische Augenbewegung einmal ausgelöst worden, so kann sie nicht durch auftauchende Stimuli oder kognitive Faktoren unterbrochen oder beeinflusst werden. Sakkadische Augenbewegungen werden deshalb auch als ballistische Bewegungen bezeichnet.

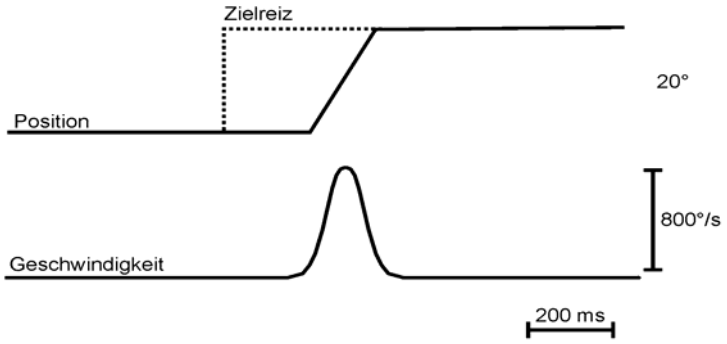


Abbildung 1: Darstellung des stereotypen Bewegungsmusters einer Sakkade. Nach einer Latenz von ca. 200 ms kann das Auge dem Zielreiz folgen (oberer Abschnitt). Das Beschleunigungsprofil der Augen bei einer Sakkade folgt einem stereotypen Bewegungsmuster (unterer Abschnitt). Die Geschwindigkeit der sakkadischen Augenbewegung ergibt sich durch die Entfernung zum Zielreiz.

Erscheint mit dem Sakkadenziel gleichzeitig ein weiteres in der Nähe gelegenes Objekt, so landen spontan ausgeführte Sakkaden im Schwerpunkt der Stimuluskonfiguration („global effect“, Findlay, 1982). Die exakte Lage des Schwerpunktes ist in systematischer Weise von verschiedenen visuellen Reizattributen der Stimuli abhängig. So kann der Landepunkt der Sakkade durch die Größe (Findlay, 1982), die Helligkeit (Deubel & Wolf, 1982), dem Kontrast (Deubel & Hauske, 1987) oder der Punktdichte (Menz & Groner, 1987) in Richtung des markanteren Reizes verschoben werden.

Sakkaden zu Einzelzielreizen weisen in der Regel eine größere sensomotorische Ungenauigkeit in der Amplitude (Sprungweite) als in der Richtung auf. So

unterschießen Sakkaden die Zielposition um etwa 10% der Amplitude (Deubel, Wolf & Hauske, 1982). Danach folgt binnen kurzer Zeit eine Korrektursakkade zum Zielort. Die Ausführung von Korrektursakkaden findet größtenteils unbewusst statt und kann willentlich nicht unterdrückt werden. Wie schnell die Korrektursakkade der ursprünglich initiierten Sakkade (Primärsakkade) folgt, ist von der Größe des Fehlbetrages zwischen Landepunkt der Primärsakkade und dem ursprünglichen Zielort abhängig.

1.3 *„Cancellation theories“*

Helmholtz (1866) war einer der ersten, der beobachtete, dass retinale Bildverschiebungen sowohl während der Sakkaden als auch während der Eigenbewegungen des Beobachters unbemerkt bleiben. Eine simple retinale Verschmelzung der intersakkadischen „Momentaufnahmen“ kann jedoch das Phänomen der kontinuierlich und stabil wahrgenommenen Umwelt nicht erklären. Werden doch mit jedem Wechsel der Blickrichtung andere Objekte in der Fovea abgebildet. Helmholtz vermutete deshalb, dass eine Kombination aus retinaler Bildverschiebung und der beabsichtigten Blickänderung („effort of will“) es ermöglichen, die wahrgenommene visuelle Stabilität zu erzeugen. Schon Bell (1823) und Purkinje (1825) beobachteten, dass sich das Nachbild einer hellen Lichtquelle bei aktiven (willentlichen) Augenbewegungen mit dem Betrachter mitbewegen. Wird dagegen das Auge passiv bewegt, beispielsweise durch seitlichen Druck auf den Augapfel, verändert sich die Position des Nachbildes nicht. Da in beiden Bedingungen die von der Retina kommenden Signale identisch sind, kann die wahrgenommene Bewegung der Nachbilder nur durch die aktive „Willensanstrengung“ hervorgerufen worden sein. Diese Beobachtungen führten zu der Annahme, dass eine interne Registrierung der Innervationssignale, die an die Augenmuskeln gesandt werden, stattfinden muss. Basierend auf dieser Idee entwickelten von Holst und Mittelstaedt (1950) das Reafferenz-Prinzip (siehe Abbildung 2).

Nach dem Reafferenz-Prinzip wird von jedem an die Augenmuskeln weitergeleiteten Befehl eine Kopie, auch Efferenzkopie oder „Outfow“ genannt, an einen Komparator gesendet. In diesem treffen auch alle Meldungen über retinale Bildbewegungen ein (afferentes Signal). Im Komparator findet dann ein Vergleich statt, welcher dem visuellen System dazu dient die wahrgenommen Raumkonstanz aufrechtzuerhalten. Stimmen afferentes Signal und Efferenzkopie betragsmäßig überein, so heben sich die Meldungen gegenseitig auf („cancellation“), und es erfolgt keine bewusste Bewegungswahrnehmung. Jede resultierende Differenz des Vergleiches hingegen führt zu einer Bewegungswahrnehmung und kann entsprechend einer Bewegung der Objekte oder einer Eigenbewegung des Betrachters zugeordnet werden.

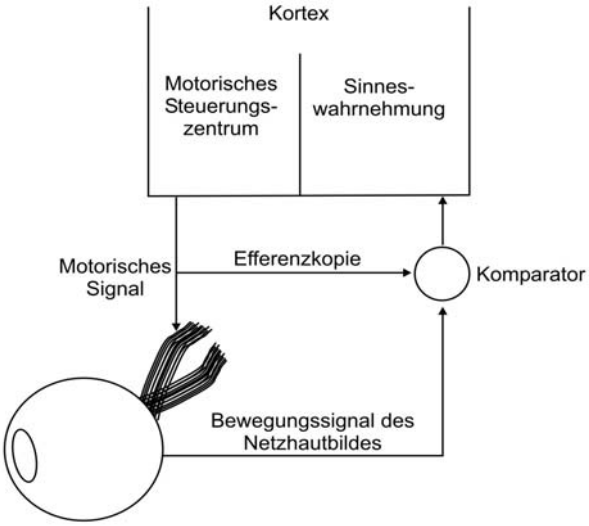


Abbildung 2: Schematische Darstellung des Reafferenz-Prinzips. Die Größe der bewussten Bewegungswahrnehmung resultiert hiernach aus der Differenz zwischen motorischem Bewegungssignal und dem Bewegungssignal des Netzhautbildes.

Auch andere Theorien in den 50-iger Jahren basierten auf der Annahme, dass die wahrgenommene Raumkontinuität und -stabilität auf einer Kompensation von Signalen beruhe, weshalb sie unter dem Oberbegriff „Cancellation Theories“ zusammengefasst werden. Sperry beispielsweise sprach im gleichen Jahr wie von Holst und Mittelstaedt (1950) zwar nicht von einer Efferenzkopie, aber die von ihm beschriebene abgeleitete Entladung des intern registrierten Signals („corollary discharge“) wurde ebenfalls mit dem afferenten Signal verglichen. Auch Sherringtons (1918) „Inflow-Theory“ basierte schon auf einer gegenseitigen Kompensation von Signalen. Seiner Meinung nach erfolgt die Meldung über die Bewegung der Augen jedoch nicht durch eine Registrierung der an die Augenmuskeln gesendeten Signale (efferentes Signal), sondern stammt aus Signalen der Mechanorezeptoren in den Muskelspindeln (propriozeptives Signal), die Information über die Stellung der Augen weiterleiten.

Es stellte sich jedoch bald heraus, dass zum Erhalt der visuellen Stabilität nicht allein ein Vergleich der Signale ausreicht. Wie jedes biologische Signal unterliegt auch das an den Muskel weitergeleitete Signal einem gewissen Rauschen. Eine Kopie der Signale kann infolgedessen nur selten der tatsächlich ausgeführten Bewegung entsprechen. Beruhe die visuellen Stabilität allein auf einem Vergleich des afferenten mit dem extra-retinalen bzw. propriozeptiven Signal, so müssten alle sich ergebenden Differenzen zu einem Zusammenbruch der visuellen Stabilität und somit zu einer

instabilen Raumwahrnehmung führen. Grüsser, Krizic und Weiss (1987) konnten in ihrer Studie sowohl die Ungenauigkeit des extra-retinalen bzw. propriozeptiven Signals belegen als auch zeigen, dass ein Vergleich von Signale zur Erhaltung der visuellen Stabilität zu lange andauern würde. In ihrer Studie betrachteten sie die Positionen von Nachbildern, während Sakkaden abwechselnd zu zwei auditiven Zielreizen ausgeführt wurden. Bei einer unverzüglichen und exakten Auswertung des an den Augenmuskel gesendeten Signals (efferenten Signale) wurde erwartet, dass die Position des wahrgenommenen Nachbildes mit der des angeblickten Zielreizes übereinstimmt. Es zeigte sich jedoch, dass schon bei langsam aufeinander folgenden Sakkaden zu den Zielreizen die Distanz zwischen den wahrgenommenen Positionen der Nachbilder nicht der ausgeführten Sakkadenamplitude entsprach. Die Abweichung zwischen der Distanz der wahrgenommenen Nachbilder und der der auditiven Reize wurde darüber hinaus mit zunehmender Geschwindigkeit der ausgeführten Sakkadensequenz größer. Je schneller die Sakkaden einander folgten, desto näher lagen die Nachbilder beieinander, bis zum Schluss die Nachbilder nur noch an einer Stelle wahrgenommen wurden.

Die Wahrnehmung einer stabilen und kontinuierlich vorhandenen Umwelt kann somit nicht allein auf eine Art Verrechnung afferenter Meldungen mit Kopien der okulomotorischen Bewegungssignale zurückgeführt werden. In den nachfolgenden Kapiteln wird deshalb auf aktuelle Befunde zur transsakkadischen Wahrnehmung, auf die Aufrechterhaltung präsakkadischer Information während der Sakkaden, sowie auf eine Integration prä- und postsakkadisch zur Verfügung stehender Information eingegangen.

1.4 *Sakkadische Suppression*

Sakkaden bringen die Objekte, die im Interesse des Betrachters liegen, mit Geschwindigkeiten von bis zu 900°/s aus der Peripherie in die Fovea. Hierbei kommt es perisakkadisch zu einem „Verschmieren“ des Netzhautbildes, welches in der Regel jedoch nicht als Unschärfe bewusst wahrgenommen wird.

In frühen Studien wurde angenommen, dass die visuelle Wahrnehmung während der sakkadischen Augenbewegung völlig unterdrückt sei und eine Art zentrale Anästhesie vorläge (Holt, 1903). Studien zur Erkennbarkeit von intrasakkadisch dargebotenen Lichtreizen zeigten jedoch, dass die visuelle Wahrnehmung nicht völlig, sondern nur um ca. 0,5-0,7 logarithmische Einheiten reduziert ist (Latour, 1962; Volkmann, Riggs, Moore & White, 1978). Die Herabsetzung der Stimuluswahrnehmung beginnt vor dem Auslösen der Sakkade, erreicht ihr Maximum bei Sakkadenbeginn und hält auch nach dem Ende der Sakkade für eine kurze Zeit an. Die Reduzierung der Wahrnehmung während der Sakkaden wird auch als sakkadische Suppression bezeichnet (Matin, 1974).

Campbell und Wurtz (1978) vermuteten, dass eine Wahrnehmung der Umgebung während sakkadischer Augenbewegungen nicht möglich sei, weil die hohe Geschwindigkeit der Augen bei der Sakkade zu einem Verblassen des wahrgenommenen Bildes führe. In der Tat kann beobachtet werden, dass Bildkontraste, die im unbewegten Zustand sichtbar sind, nicht mehr wahrgenommen werden, wenn diese bewegt präsentiert werden. Dies bestätigten auch die Befunde von Burr und Ross (1982). Sie zeigten, dass bei Präsentation bewegter Kontrastgitter unter Fixationsbedingungen ein signifikanter Sensitivitätsverlust für die Ortsfrequenzen eintrat, die bei statischer Darbietung am besten erkannt wurden. Eine Bewegung der Kontrastgitter führte mit zunehmender Präsentationsgeschwindigkeit dazu, dass hohe Ortsfrequenzen (feine Details) nicht mehr erkannt wurden. Durch die Bewegung kam es jedoch nicht zu einem generellen Sensitivitätsverlust. Es zeigte sich, dass es durch die Bewegung der Kontrastgitter zu einer Verlagerung der wahrnehmbaren Ortsfrequenzen kommt. So konnte neben dem Sensitivitätsverlust für hohe Ortsfrequenzen mit zunehmender Präsentationsgeschwindigkeit einen Anstieg der Sensitivität für niedrige

Ortsfrequenzen beobachtet werden (siehe Abbildung 3). Durch die Verlagerung der Sensitivität kam es bei der Präsentation bewegter Kontrastgittern dazu, dass nun Konturen wahrgenommen wurden, die bei der Präsentation unbewegter Kontrastgitter nicht sichtbar waren.

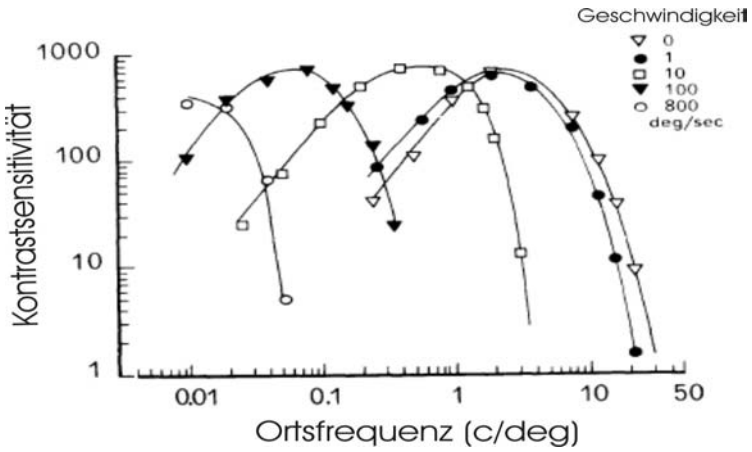


Abbildung 3: Spektrum der wahrnehmbaren Ortsfrequenzen in Abhängigkeit von der Präsentationsgeschwindigkeit. Bei höheren Präsentationsgeschwindigkeiten verlagert sich das Spektrum der wahrnehmbaren Ortsfrequenzen in Richtung der niedrigeren Ortsfrequenzen. Bei hohen Präsentationsgeschwindigkeiten konnten daher Kontraste erkannt werden, die unter statischer Präsentation der Kontrastgitter nicht wahrgenommen wurden (Ross, Burr und Morrone, 1996).

Bei einer Bewegung des Netzhautbildes aufgrund einer Sakkade kann deshalb davon ausgegangen werden, dass feine Details der Umgebung allein aufgrund der Geschwindigkeit nicht mehr wahrnehmbar sind. Die niedrigen Ortsfrequenzen, die in der visuellen Umwelt jedoch dominieren und ohne Bewegung nicht wahrgenommen werden, müssten nach den Befunden von Burr und Ross hingegen zu einer gesteigerten Bewegungsmeldung während einer Sakkade führen. Das Phänomen der sakkadische Suppression konnte daher nicht allein auf die Bewegung der Augen während der Sakkade zurückgeführt werden.

Burr et al. (1994) vermuteten deshalb, dass es gekoppelt an das aktive Ausführen der sakkadischen Augenbewegung zu einer Unterdrückung in der Wahrnehmung von niedrigen Ortsfrequenzen kommen muss. Um ihre Annahme zu überprüfen, untersuchten sie die intrasakkadische Sensitivität für verschiedene Ortsfrequenzen,

indem sie kurzzeitig Kontrastgitter während der sakkadischen Augenbewegung präsentierten. Entsprechend ihrer Hypothese wiesen sie während der Sakkade eine deutliche Reduzierung der Sensitivität für niedrige Ortsfrequenzen nach. Der von ihnen gefundene Schwellenwert für die Wahrnehmung niedriger Ortsfrequenzen war während der Sakkade um das Zehnfache höher als in der Fixationsbedingung.

Darüber hinaus verwendeten Burr et al. zwei verschiedene Stimulustypen, die einen mit sinusförmigem Helligkeitsprofil (luminant), die anderen mit sinusförmigem Farbprofil, aber gleicher Helligkeit (isoluminant). Die Wahrnehmung bei niedrigen Ortsfrequenzen war nur bei den luminanten, nicht jedoch bei den isoluminanten Stimuli reduziert (siehe Abbildung 4). Hierdurch konnte die sakkadische Suppression noch genauer eingegrenzt werden. Für die Verarbeitung von Helligkeitsunterschieden ist in den frühen Verarbeitungsstufen vorwiegend der magnozelluläre Verarbeitungspfad zuständig. Der parvozelluläre Verarbeitungspfad hingegen, der sensibler für die Farbverarbeitung ist, scheint von der Sakkade wenig bzw. gar nicht beeinflusst zu sein. Burr et al. schlossen daraus, dass während sakkadischer Augenbewegungen maßgeblich der magnozelluläre und nicht der parvozelluläre Verarbeitungspfad unterdrückt wird. Zur Veranschaulichung ist in Abbildung 5 ein Modell der visuellen Verarbeitungspfade dargestellt.

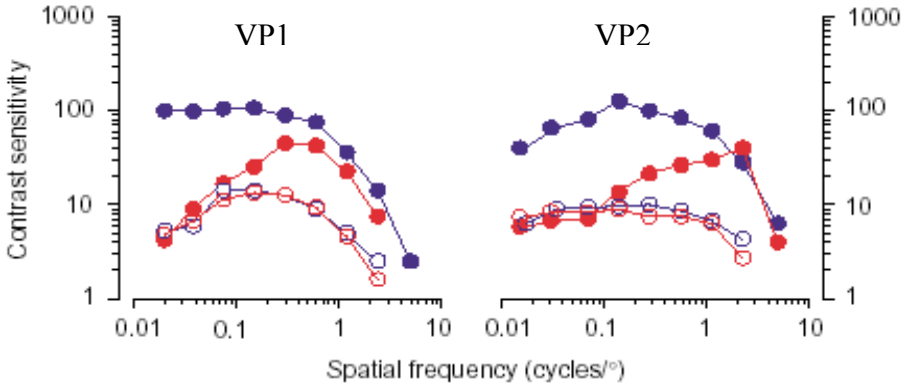


Abbildung 4: Spektrum der wahrgenommenen Ortsfrequenzen zweier Versuchspersonen für helligkeitsmodulierte (luminante) Kontrastgitter (Vollkreis) und farbmodulierte (isoluminante) Kontrastgitter (Hohlkreis). Die Kontrastsensitivität für isoluminante Stimuli ist generell geringer als die für luminante. Sie ist bei Fixation (rot) und während der sakkadischen Augenbewegung (blau) nahezu identisch. Die Sensitivität für luminante Kontrastgitter zeigte hingegen eine Abhängigkeit von der Präsentationsbedingung. Hier reduzierte sich die Sensitivität für niedrige Ortsfrequenzen während der Sakkade auf ein Zehntel verglichen der Fixationsbedingung (Ross, Morrone, Goldberg & Burr, 2001).

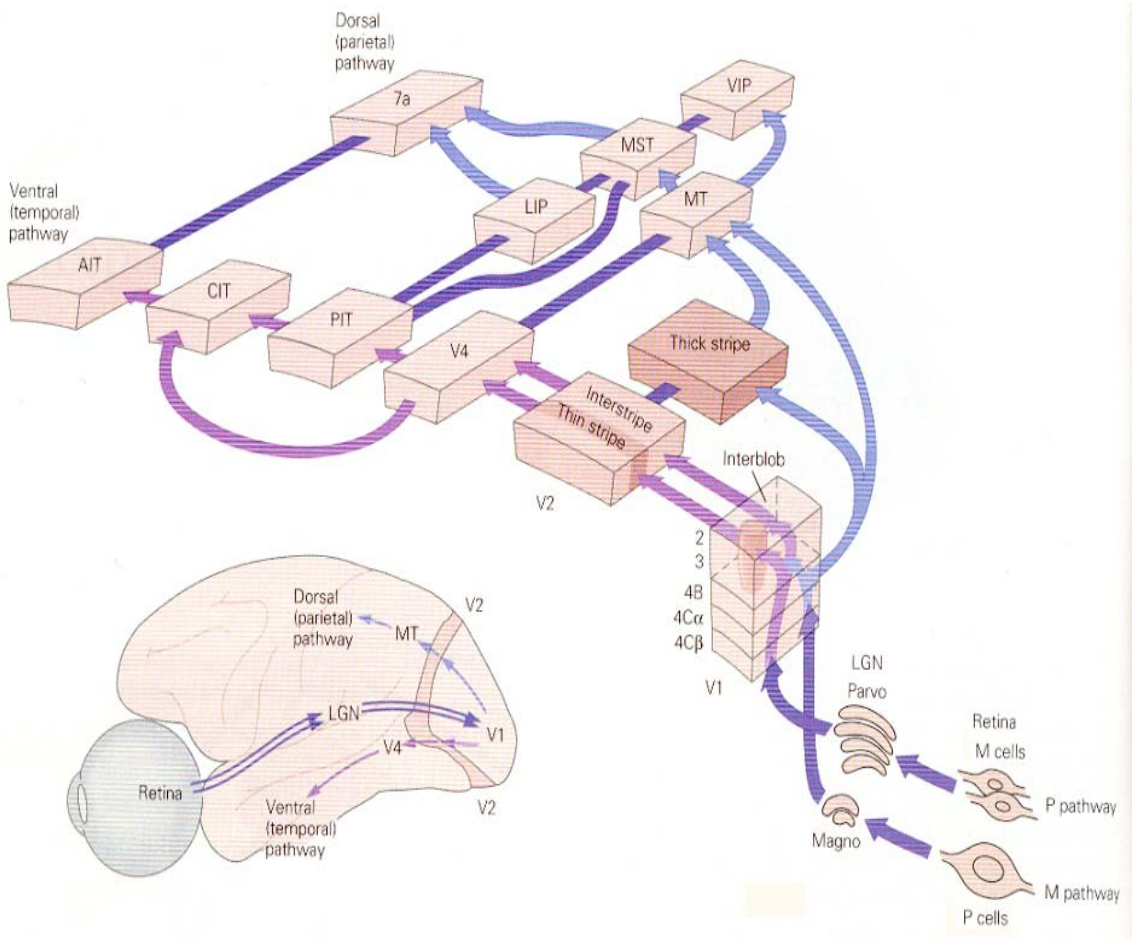


Abbildung 5: Modell der visuellen Verarbeitungspfade. Die Weiterleitung der retinalen Inputsignale erfolgt über zwei Arten von Ganglienzellen (M-Zellen/ P-Zellen). Diese Zweiteilung setzt sich auch in höheren Arealen der visuellen Verarbeitung fort. Es wird dort von einem dorsalen und einem ventralen Verarbeitungspfad gesprochen. Der dorsale Verarbeitungspfad erhält hierbei hauptsächlich magnozellulären und der ventrale parvozellulären Input (Kandel, Schwartz & Jessell, 2000).

Um die Theorie von Burr et al. zu stützen, versuchten Kleiser, Seitz und Krekelberg (2004) mittels funktioneller Magnetresonanz-Bildgebung (fMRI), eine stimulusabhängige Verarbeitung in bestimmten Gehirnarealen beim Menschen durch die Oxygenierung des Blutes (blood oxygenation level dependent, kurz BOLD, response) unmittelbar vor der sakkadischen Augenbewegung nachzuweisen. Sie verwendeten wie Burr et al. helligkeitsmodulierte (luminant) und farbmodulierte (isoluminant) Stimuli. Diese präsentierten sie zu zwei möglichen Zeitpunkten, lange vor der Sakkade und unmittelbar vor Sakkadenbeginn. Sollte während der Sakkade eine

Unterdrückung in der Verarbeitung der visuellen Information vorliegen, so erwarteten sie eine Veränderung der BOLD-Signale zu den unterschiedlichen Präsentationszeitpunkten. Bei der Präsentation luminanter Stimuli unmittelbar vor dem Sakkadenbeginn reduzierten sich die BOLD-Signale verglichen zu der Präsentation lange vor der Sakkade in den dorsalen okzipitalen Arealen hMT+ (human middle temporal complex) und V7, sowie in dem ventralen Areal V4. Eine ähnliche Abnahme der BOLD-Signale bei der Präsentation isoluminanter Stimuli unmittelbar vor dem Sakkadenbeginn konnte hingegen nicht gefunden werden. Kleiser, Seitz und Krekelberg interpretierten diese BOLD-Signaländerungen als Bestätigung der Annahme von Burr et al., dass hauptsächlich der magnozelluläre Verarbeitungspfad während sakkadischer Augenbewegungen unterdrückt wird. Sowohl die dorsalen Areale hMT+ und V7 als auch das ventrale Areal V4 erhalten überwiegend magnozellulären Input.

Auch die nachfolgenden Ergebnisse stützen die Annahme von Burr et al. So zeigten Uchikawa und Soto (1995), dass sich die spektrale Farbwahrnehmung während der Ausführung einer Sakkade von der während einer Fixation unterschied. Anstelle einer hohen Sensitivität für den mittleren Wellenbereich fanden sie eine deutliche Reduzierung bei ca. 570 nm, auch bekannt als „Solan`s notch“. Der physiologische Schwellenwert für die spektrale Farbwahrnehmung wird somit während der Sakkaden teilweise umgekehrt. Ross, Burr und Morrone (1996) verglichen die von Uchikawa und Soto beschriebene Farbsensitivität des Menschen mit der von Zrenner (1983) gefundenen Sensitivität von retinalen Ganglienzellen beim Affen. Hierbei stellten sie erstaunliche Korrelationen fest. Ähnlich wie bei der Reduzierung der Farbsensitivität beim Menschen kam es zu einer Abnahme der Sensitivität für den mittleren Wellenlängenbereich bei retinalen Ganglienzellen mit kurzen dentritischen Feldern, so genannte „parasol Zellen“ (P-Zellen), wenn der Affe eine Sakkade ausführte. In der Fixationsbedingung hingegen korrelierte der Schwellenwert für die Farbwahrnehmung beim Menschen weitestgehend mit der Sensitivität von retinalen Ganglienzellen mit längeren Dentriten, so genannten „midget Zellen“ (M-Zellen). Bei sakkadischen Augenbewegungen werden demnach nicht beide Arten von Ganglienzellen gleichmäßig unterdrückt. Da der magnozelluläre Verarbeitungspfad überwiegend aus P-Zellen besteht, die bei der sakkadischen Augenbewegung gehemmt werden, bestätigt sich auch

hier die Annahme von Burr et al. Die Aktivität der M-Zellen und damit des parvozellulären Verarbeitungspfades hingegen blieben während der sakkadischen Augenbewegung unbeeinträchtigt (siehe Abbildung 6).

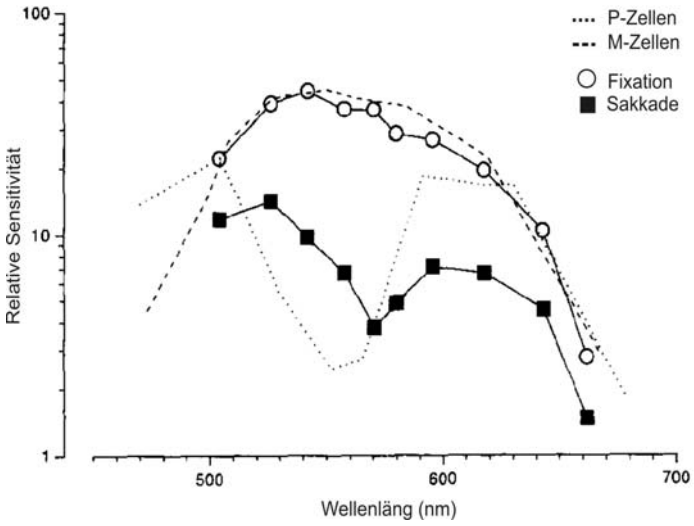


Abbildung 6: Schwellenwerte für die physiologische Farbwahrnehmung kurzzeitig präsentierter monochromatischer Lichter verschiedener Wellenlänge während der Fixation (Kreise) und der Sakkaden (Quadrat). Neben dem allgemeinen Sensitivitätsunterschied für verschiedene Wellenlängen kommt es während sakkadischer Augenbewegungen zu einer Sensitivitätsreduzierung im mittleren Wellenbereich (Solon`s notch). Die physiologischen Werte beim Menschen korrelieren mit der Sensitivität von retinalen Ganglienzellen beim Affen. Gestrichelte Linie entspricht der durchschnittlichen Feuerrate von X M-Zellen, gepunktete Linie entspricht der durchschnittlichen Feuerrate von Y P-Zellen (Ross, Burr und Morrone, 1996).

Der magnozelluläre Verarbeitungspfad ist nicht nur für die Verarbeitung niedriger Ortsfrequenzen zuständig, sondern ebenfalls für die Bewegungsverarbeitung. Bei einer Unterdrückung des magnozellulären Verarbeitungspfades sollte es deshalb auch zu einer Reduzierung der Bewegungswahrnehmung während sakkadischer Augenbewegungen kommen. Eines der bekanntesten Phänomene hierzu ist die Tatsache, dass der Mensch nicht in der Lage ist, seine eigenen Augenbewegungen im Spiegel zu beobachten.

Castet und Masson (2000) untersuchten die Erkennung von Bewegungen während sakkadischer Augenbewegungen, indem sie Kontrastgitter mit verschiedenen

Bewegungsgeschwindigkeiten während der Sakkaden präsentierten. Wäre die Bewegungserkennung eingeschränkt, so vermuteten sie, könnten unterschiedliche Geschwindigkeiten der Kontrastgitter nicht beurteilt werden. Es zeigte sich jedoch, dass die Versuchspersonen in der Lage waren, die Geschwindigkeiten der perisakkadisch dargebotenen Kontrastgitterbewegungen zu unterscheiden. Besonders überraschend war zudem der Befund, dass Stimuli, die in Sakkadenrichtung mit einer Geschwindigkeit ähnlichen der der ausgeführten Sakkade bewegt wurden, am besten erkannt und als unbewegt beurteilt wurden. Demnach kann die Ausführung sakkadischer Augenbewegungen nicht nur zu einer Unterdrückung der Wahrnehmung von Objekten führen, sondern kann gleichfalls eine Steigerung der Erkennungsleistung hervorrufen. Eines der bekanntesten Phänomene hierzu ist das Sichtbarwerden von Bahnschwellen, wenn Sakkaden entgegen der Fahrtrichtung ausgeführt werden. Die perisakkadische Bewegungsbeurteilung entspricht somit nicht der unter Fixationsbedingungen. Zwar können Geschwindigkeiten von Objekten während Sakkaden scheinbar unterschieden, nicht aber deren absolute Geschwindigkeit geschätzt werden.

Sollen transsakkadische Bewegungen von Objekten nach Sakkadenende beurteilt werden, so zeigt sich eine deutliche Sensitivitätsreduzierung von vier logarithmischen Einheiten gegenüber der nahezu perfekten Bewegungserkennung unter Fixationsbedingungen (Macknik et al., 1991). Während sakkadischer Augenbewegungen können Verschiebungen bis zu einer Größe von 33% der Sakkadenamplitude unbemerkt bleiben (Bridgeman, Hendry & Stark, 1975). Wie groß transsakkadische Verschiebungen sein können, ohne bemerkt zu werden, ist jedoch nicht nur von der Sakkadenamplitude abhängig.

Deubel und Bridgeman (eingereicht) beispielsweise konnten eine um den Faktor 1,8 höhere Sensitivität für Objektverschiebungen in orthogonaler Richtung gegenüber gleich großen Verschiebungen parallel zur Sakkadenrichtung nachweisen. Niemeier et al. (2003) begründeten einen Sensitivitätsunterschied für Verschiebungen mit der Größe des sensomotorischen Rauschens einer sakkadischen Reaktion. So weisen Sakkaden eine größere Ungenauigkeit bezüglich der Sakkadenamplitude im Vergleich zur Sakkadenrichtung auf (vgl. Kapitel 1.2). Zwischen der Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion und der Erkennung einer Objektverschiebung wiesen sie

eine lineare Korrelation nach. Basierend auf diesen Befunden entwickelten sie ein Modell mit dessen Hilfe es möglich ist, die Sensitivität für Verschiebungen anhand der Sakkadenungenauigkeit und der Wahrscheinlichkeit für Objektverschiebungen vorherzusagen. Ist beispielsweise das sensomotorische Signal mit wenig Rauschen überlagert, so dass die Sakkade sehr exakt das Sakkadenziel trifft, so steigt nach dem Modell die Sensitivität für Verschiebungen. Eine ähnliche Sensitivitätssteigerung würde das Modell vorhersagen, wenn das visuelle System mit einer höheren Wahrscheinlichkeit, beispielsweise aufgrund fehlender visueller Information am Ende der Sakkade, mit einer Verschiebung rechnen muss. Beide Vorhersagen des Modells konnten mit psychophysischen Experimenten belegt werden.

Werden die transsakkadischen Verschiebungen der Objekte in Bewegungen in und entgegen der Sakkadenrichtung unterteilt, so gibt es widersprüchliche Befunde in Bezug auf deren Erkennbarkeit. Neben Experimenten, in denen ein identischer Schwellenwert für beide Verschiebungsrichtungen gefunden wurde (Bridgeman & Fisher, 1990), existieren sowohl Befunde, die eine signifikant höhere Sensitivität für Verschiebungen entgegen der Sakkadenrichtung belegen (Macknik, Fisher & Bridgeman, 1991), als auch Ergebnisse, in denen eine höhere Sensitivität für Verschiebungen in Sakkadenrichtung bestätig wurde (Deubel, 1996; Currie et al., 2000).

Macknik, Fisher und Bridgeman (1991) erklärten ihren Befund damit, dass es bei einem teilweisen Zusammenbruch der Raumkontinuität eher zu einem Eindruck des Zurückspringens der Umwelt kommt. Diese illusorische Verschiebung addiert sich nach Machnik et al. zu der tatsächlichen Verschiebung des Objektes und führte deshalb zu einer erhöhten Erkennungsleistung von Verschiebungen entgegen der Sakkadenrichtung.

Deubel et al. (1996) als auch Currie et al. (2000) begründeten die höhere Sensitivität für Verschiebungen in Sakkadenrichtung mit dem okulomotorischen Verhalten. Da Sakkaden für gewöhnlich das Sakkadenziel unterschießen, kommt es bei Verschiebungen in Sakkadenrichtung zu größeren, bei Verschiebungen entgegen der Sakkadenrichtung zu kleineren Differenzen zwischen dem Landepunkt der Sakkade und dem verschobenen Sakkadenziel. Nach Deubel et al. (1996) und Currie et al. (2000) werden Verschiebungen besser erkannt, je größer die resultierende Differenz ist.

Um die verschiedenen Annahmen zu überprüfen, führten Deubel und Bridgeman (eingereicht) eine systematische Untersuchung zur Suppression transsakkadischer Verschiebungen durch. Nach diesen Befunden variierte der Schwellenwert für die Erkennung transsakkadischer Verschiebungen in und entgegen der Sakkadenrichtung mit der Richtung der ausgeführten Sakkade. Im Mittel jedoch gab es keine Abweichung in der Erkennungsleistung der beiden Verschiebungsrichtungen (siehe Abbildung 7). Zudem belegen die Befunde, dass die Erkennbarkeit von Verschiebungen weder durch einen größeren postsakkadischen Fixationsfehler noch durch eine größere Korrektursakkade verbessert wird. Gleichfalls war es nicht von Bedeutung, ob überhaupt eine Korrektursakkade generiert wurde. Die in den Experimenten gefundene Abhängigkeit der Erkennungsleistung könnte deshalb auf das jeweils verwendete experimentelle Design zurückzuführen sein.

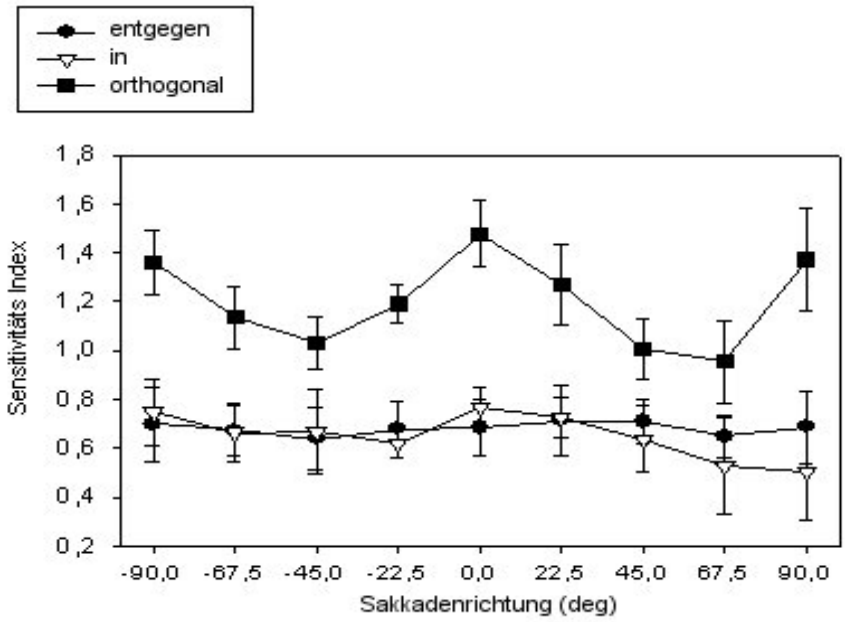


Abbildung 7: Sensitivität für transsakkadische Objektverschiebungen in Abhängigkeit von der ausgeführten Sakkadenrichtung. Die Objektverschiebungen während der Sakkade konnten sowohl parallel („in“ und „entgegen“) als auch orthogonal zur Sakkadenrichtung erfolgen. Hierbei zeigte sich eine um den Faktor 1.8 höhere Erkennungsleistung für orthogonale Objektverschiebungen (Deubel & Bridgeman, eingereicht).

Außer der Richtung beeinflusst auch der Abstand des Stimulus zum Sakkadenziel die Erkennungsleistung von Verschiebungen. Je näher ein dargebotener Stimulus am Sakkadenziel liegt, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit, dass dessen Verschiebung während der Sakkade bemerkt wird (Currie et al., 2000; Deubel 2004). Verschiebungen des Sakkadenzieles führen sogar häufig dazu, dass nicht das Sakkadenziel, sondern die anderen Objekte als bewegt erscheinen (Heywood & Churcher, 1981). Diese Beobachtung führte zu verschiedenen Theorien über die Bedeutung der unmittelbaren Zielreizumgebung für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität. Hierauf wird im Kapitel 1.10.6 im Detail eingegangen.

Auch physikalische Eigenschaften des transsakkadisch verschobenen Stimulus beeinflussen die Erkennungsleistung von Verschiebungen. Bridgeman und Macknik (1995) fanden bei niedrigen Ortsfrequenzen eine geringere Erkennungsleistung für transsakkadische Objektverschiebungen, wenn sich das Objekt vom Hintergrund aufgrund der Helligkeit unterschied, verglichen zu Objektverschiebungen, bei denen sich das Objekt vom Hintergrund aufgrund der Farbe unterschied (isoluminante Bedingung). Da dieser Sensitivitätsunterschied analog zu dem Sensitivitätsunterschied bei intrasakkadischen Darbietungen von Stimuli ist, bestätigen auch diese Ergebnisse die Unterdrückung des magnozelluläre Verarbeitungspfades während der Sakkaden.

In völliger Dunkelheit nimmt die Sensitivität für transsakkadische Objektverschiebungen weiter ab. Wie die Befunde von MacAskill, Jones und Anderson (2003) zeigten, reduziert sich in völliger Dunkelheit die Sensitivität für Verschiebungen des Sakkadenzieles um etwa die Hälfte gegenüber der in einem nicht abgedunkelten Raum. In Dunkelheit haben die Probanden jedoch subjektiv das Empfinden, die Verschiebungen leichter detektieren zu können. Nach den Autoren ist dieser Trugschluss höchstwahrscheinlich auf die Wahrnehmung eines „verschmierten“ retinalen Bildes zurückzuführen. So tendierten alle Probanden in Dunkelheit auch ohne eine Zielreiz-Verschiebung häufiger dazu, den Zielreiz als bewegt zu beurteilen.

Im Gegensatz zur Sensitivitätsabnahme bei Reduzierung der visuellen Information, nimmt mit zunehmender Komplexität der dargebotenen Stimuli die Detektion transsakkadischer Verschiebungen zu. McConkie und Currie (1996) fanden in natürlichen Szenen eine höhere Erkennungsleistung für Verschiebungen des Sakkadenzieles als bei einfachen Stimulusdarbietungen. Das Orientierungsvermögen

nach sakkadischen Augenbewegungen ist demnach stark abhängig von der zur Verfügung stehenden visuellen Information.

1.5 *Ursachen der sakkadischen Suppression*

Der Begriff sakkadische Suppression kann demnach in zwei Arten von Wahrnehmungsreduzierung unterteilen werden: in eine Sensitivitätsreduzierung für intrasakkadische Stimulusdarbietungen (0,5-0,7 logarithmische Einheiten) und in eine Sensitivitätsreduzierung für transsakkadische Verschiebungen (4 logarithmische Einheiten). Hierbei wird deutlich, dass die Reduzierung der Wahrnehmung in beiden Fällen unterschiedlich stark ausfällt. Dies ließ die Diskussion aufkommen, ob beide Prozesse von einem oder von mehreren zentralen Mechanismen gesteuert werden, die immer dann aktiv sind, wenn die motorischen Zentren ein Bewegungssignal (Efferenzkopie bzw. „corollary discharge“, Kapitel 1.3) entsenden. Dem gegenüber stand die Meinung mancher Autoren (Garcia-Pérez & Peli, 2001; Chekaluk & Llewellyn, 1990), dass die Phänomene der sakkadische Suppression anstatt von internen Mechanismen hauptsächlich durch visuelle Maskierung hervorgerufen werden.

Bei der visuellen Maskierung führt ein dargebotener Stimulus vor oder nach dem Testreiz dazu, dass dieser nicht mehr wahrgenommen werden kann. Auch die sakkadische Suppression tritt vorwiegend in Verbindung mit der Präsentation strukturreicher Bilder vor bzw. nach der Sakkade auf. Entfallen diese strukturreichen Bilder, beispielsweise wenn Sakkaden im dunklen Raum ausgeführt werden, so erhöht dies die Sensitivität für die intrasakkadische Stimulusdarbietung. Die „verschmierten“ Netzhautbilder können jetzt wahrgenommen werden, ähnlich der Lichtstreifen, die entstehen, wenn die Sakkaden über Sterne hinweg ausgeführt werden. In Anwesenheit strukturreicher Bilder vor bzw. nach der Sakkade scheint das verschwommene und dadurch minderwertige Netzhautbild eher als eine Art Unterbrechung der visuellen Informationsaufnahme zu wirken. Unterbrechungen der visuellen Informationsaufnahme, beispielsweise durch Blinzeln oder kurzzeitiges Einfügen eines leeren Bildschirms, führen auch ohne Augenbewegungen dazu, dass es bei der Betrachtung natürlicher Szenen zu einer reduzierten Detektierbarkeit von Veränderungen kommt (Simons, Franconeri & Reimer, 2000). Diese Erscheinung ist unter dem Begriff „change blindness“ bekannt (Rensink et al., 1997; Simons & Levin, 1997).

Es existieren zurzeit verschiedene Annahmen darüber, weshalb diese Unfähigkeit Veränderungen zu detektieren, bei einer Unterbrechung der visuellen Informationsaufnahme eintritt. Einerseits könnte diese Unterbrechung die aufrechterhaltene visuelle Repräsentation überschreiben und somit einen späteren Vergleich mit der neuen visuellen Information verhindern (Simons, 2000). Andererseits wird vermutet, dass durch die Unterbrechung der Szenendarbietung die Aufmerksamkeit vorübergehend delokalisiert wird, so dass die Signale über die Bewegungsänderung nicht bewusst verarbeitet werden können. Für Objektveränderungen außerhalb des Aufmerksamkeitsfokus ist das visuelle System gewissermaßen „blind" („inattantional blindness", Mack & Rock, 1998). Neuere Befunde deuten allerdings auf eine unterbewusste Registrierung der Veränderungen hin (Thornton & Fernandez-Duque, 2000). So erhöhen sich die Fixationszeiten nach nicht detektierten Veränderungen, was als eine Art von Verarbeitung auf niedrigeren kognitiven Ebenen gedeutet wurde. Nach Irwin und Carlson-Radvansky (1996) tritt durch die Unterbrechung der visuellen Informationsaufnahme eine „kognitive Suppression" höher geordneter Verarbeitungsprozessen auf.

Eine ähnliche Unterdrückung höher geordneter kognitiver Prozesse scheint auch bei sakkadischen Augenbewegungen aufzutreten („attentional suppressing hypothesis", Brockmole, Carson & Irwin, 2002). Während der Ausführung von Sakkaden scheinen einige, kognitive Verarbeitungsprozesse unterbrochen zu sein. So kann beobachtet werden, dass beispielsweise zum Ausüben von Zählaufgaben mehr Zeit benötigt wird, wenn gleichzeitig dabei Sakkaden ausgeführt werden (Matin, Shao & Boff, 1993). Auch die Fähigkeit, Objekte während der Sakkaden mental zu rotieren, geht verloren (Irwin & Carlson-Radvansky, 1996; Irwin & Brockmole, 2000). Automatische Prozesse hingegen, wie beispielsweise das Priming von Verarbeitungspfaden oder die lexikalische Verarbeitung, können während der Sakkaden unbeeinflusst fortgesetzt werden (Deubel, O`Reagan & Radach, 2000). Irwin (1998) vermutete deshalb, dass nur die Prozesse, die Aufmerksamkeit benötigen, durch Sakkaden beeinträchtigt werden. So soll es aufgrund eines Kapazitätslimits zu einer Interferenz beim Ausführen von Sakkaden mit den Verarbeitungsprozessen kommen („Dual-Task-Interferenz").

Irwin und Brockmole (2004) nehmen an, dass nur bestimmte Verarbeitungspfade von der Interferenz betroffen seien. Sie unterteilen die visuelle

Verarbeitung nach dem Modell von Mishkin und Ungerleider (1982) in zwei funktional getrennte Verarbeitungspfade, dem „Where"- und dem „What"-Pfad. Der „Where"-Verarbeitungspfad verläuft dorsal und erhält vorwiegend magnozellulären Input. Mishkin und Ungerleider gehen davon aus, dass hier vor allem die Verarbeitung von raum- und bewegungsbezogener Information erfolgt. Der zweite Verarbeitungspfad verläuft ventral, erhält vorwiegend parvozellulären Input und wird als „What"-Pfad bezeichnet. Die hier stattfindenden Prozesse betreffen vorwiegend Objektmerkmale wie Form, Farbe und Identifizierung der Objekte. Sakkaden sollten nach Irwin und Brockmole nur mit den Verarbeitungsprozessen des „Where"-Pfades interferieren, da sowohl die Sakkaden als auch der „Where"-Pfad visuell-räumliche Aufmerksamkeitsressourcen benötigen. Sie untersuchten deshalb, ob die Diskrimination von Orientierungen bzw. die Erkennung von Objekten durch das Ausführen einer Sakkade beeinträchtigt wird. Entsprechend ihrer Vermutung, dass Interferenzen nur im „Where"-Verarbeitungspfad auftreten, fanden Irwin und Brockmole eine Abhängigkeit zwischen Reaktionszeit und Sakkadenamplitude bei der Orientierungserkennung, nicht aber bei der Objekterkennung.

Die Beeinträchtigung bei der Verarbeitung von raum- und bewegungsbezogener Information kann jedoch unterschiedlich begründet werden. Einerseits könnte es durch die Kapazitätslimitierung zu der genannten Interferenz kommen. Andererseits könnte eine Hemmung des Verarbeitungspfades durch einen oder mehrere zentrale Mechanismen zu der Beeinträchtigung geführt haben.

Diamond, Ross und Morrone (2000) versuchten die Existenz eines zentralen Steuerungsmechanismus durch Sensitivitätsunterschiede für kurzzeitig dargebotene Kontrastgitter bei echten und simulierten Sakkaden* nachzuweisen. Ihre Untersuchungen basierten auf der Annahme, dass ein Sensitivitätsunterschied bei identischen afferenten Bewegungssignalen nur dann entstehen kann, wenn die Wahrnehmung durch einen internen Steuerungsmechanismus unterdrückt wird. Sollte sich hingegen kein Sensitivitätsunterschied bei echten und simulierten Sakkaden ergeben, so spräche dies für eine Wahrnehmungsreduzierung aufgrund der retinalen

* Bei simulierten Sakkaden betrachteten die Versuchspersonen die Darbietung der Stimuli indirekt über einen drehbaren Spiegel. Durch Drehung des Spiegels kann bei der Fixation das retinale Bild mit einem ähnlichen Geschwindigkeitsprofil wie beim Ausführen von echten Sakkaden über die Netzhaut bewegt werden.

Bildgeschwindigkeit. Diamond et al. fanden in ihrer Studie nur dann einen Sensitivitätsunterschied, wenn die Präsentation der helligkeitsmodulierten Kontrastgitter auf einem ansonsten strukturlosen Bildschirm stattfand. Fügten sie einen strukturreichen Hintergrund hinzu, verringerte sich der Sensitivitätsunterschied. Ihre Ergebnisse bestätigten daher die Existenz eines zentralen Steuerungsmechanismus nur bedingt.

Der Sensitivitätsverlust bei einem strukturreichen Hintergrund begann sowohl bei echten als auch bei simulierten Sakkaden immer ca. 50 ms vor und erreichte das Maximum bei Beginn der retinalen Bewegung. Bei simulierten Sakkaden dauerte die Erreichung des normalen Kontrastschwellenwertes nach der Bewegung jedoch länger als bei echten Sakkaden. Der eingetretene Sensitivitätsverlust bei strukturreichem Hintergrund kann somit überwiegend auf die retinale Bildbewegung und die hiermit verbundene visuelle Maskierung zurückgeführt werden. Die Unterschiede im zeitlichen Verlauf und bei strukturlosen Hintergrund interpretierten Diamond et al. jedoch als einen Hinweis auf ein zentralen Steuerungsmechanismus, durch den das visuelle System auf die bevorstehende retinale Bildbewegung vorbereitet wird.

Neuere elektrophysiologische Studien beim Affen erhärten die Vermutung, dass die sakkadische Suppression durch einen oder mehrere zentrale Mechanismen hervorgerufen wird. In Einzelzellableitungen beim Affen konnte trotz gleichartiger Bewegungen des Netzhautbildes eine Veränderung der Feuerrate von Neuronen im medialen temporalen Areal (MT) und im oberen medialen temporalen Areal (MST) bei echten gegenüber simulierten Sakkaden gefunden werden. Thiele et al. (2002) fanden zum einen Neuronen, so genannte „saccadic suppression cells“, die nur bei passiven Bewegungssignalen feuern, nicht aber, wenn die Bildbewegungen durch aktive Augenbewegungen hervorgerufen werden. Zum anderen entdeckten sie Neuronen, die sie als „extraretinal cells“ bezeichneten. Diese Neuronen wechseln während der Ausführung von echten Sakkaden vorübergehend ihre bevorzugte Richtungsorientierung (siehe Abbildung 8). Die gefundene Richtungsumkehrung war kein statischer Effekt, sondern eine Modulation der bevorzugten Bewegungsrichtung im Millisekundenbereich. Neuronen in MT und MST feuern demnach deutlich seltener bei sakkadisch induzierten Bewegungen als für die gleichen retinale Bildbewegungen, die durch Simulation von Sakkaden hervorgerufen wurden. Dieser Befund erklärt möglicherweise warum die durch Sakkaden hervorgerufene Bewegung unterdrückt und

nur in seltensten Fällen wahrgenommen werden kann. Gleichfalls ist der gefundene Unterschied in der Feuerrate nach Thiele et al. ein eindeutiger Beleg für die Existenz eines internen neuronalen Mechanismus, der vor aktiven Augenbewegungen Signale entsendet. Denn nur aufgrund der entsendeten Signale erscheint es möglich, dass bei identischer visueller Bewegungsmeldung unterschiedliche Bewegungswahrnehmungen entstehen und zwischen aktiver und passiver Bewegung unterschieden werden kann.

Es ist daher anzunehmen, dass neben der retinal verursachten Unterdrückung der Wahrnehmung ein oder mehrere zentrale Mechanismen existieren, die an der Steuerung der sakkadischen Suppression mitwirken.

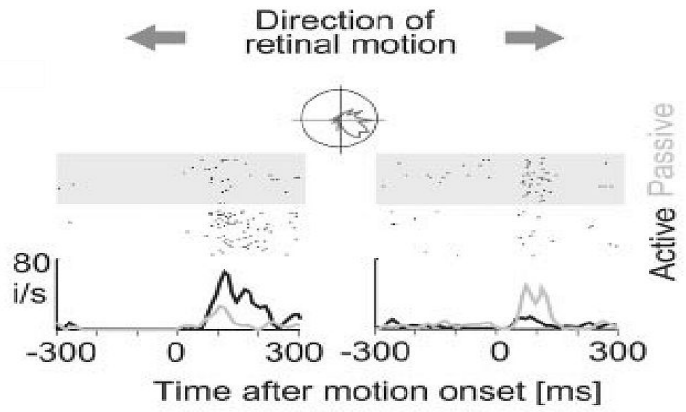


Abbildung 8: Feuerrate von Neuronen aus dem medialen temporalen Areal (MT) und dem oberen medialen temporalen Areal (MST). Nur bei Bildbewegungen, welche aktiv (schwarz) durch die Ausführung einer Sakkade hervorgerufen und nicht passiv (grau) erzeugten wurden, kann eine Umkehrung der bevorzugten Bewegungsrichtung von extra-retinalen Neuronen beobachtet werden (Thiele et al., 2002).

1.6 *Perisakkadische Lokalisation*

Werden während sakkadischer Augenbewegungen kurzzeitig Objekte dargeboten, so wird nicht nur deren Wahrnehmung reduziert. Perisakkadisch geblitzte visuelle Reize werden in der Regel nicht an ihrem präsentierten, sondern an einem anderen Ort wahrgenommen. Die visuelle Fehllokalisation von Objekten beginnt ähnlich wie die sakkadische Suppression kurz vor dem Beginn der Sakkade, erreicht ihr Maximum bei Sakkadenbeginn und hält nach dem Ende der Sakkade noch für einige Zeit an. Bei der perisakkadischen Fehllokalisation werden zwei Arten unterschieden:

Zum einen wurde in Experimenten, die in Dunkelheit durchgeführt wurden, eine einheitliche Verschiebung („saccadic shift“) der geblitzten Objekte in Sakkadenrichtung beobachtet (Schlag & Schlag-Ray, 1995). Zum anderen existieren Befunde (Ross, Morrone & Burr, 1997), die auf eine Kompression des wahrgenommenen Raumes um das Sakkadenziel hinweisen („saccadic compression“).

Da sich die bisherigen Befunde zur Fehllokalisation aufgrund vorhandener visueller Information beim Ausführen der Sakkade unterschieden, untersuchten Lappe, Awarter und Krekelberg (2000) systematisch die Bedeutung der visuellen Information für die Lokalisation perisakkadisch dargebotener Objekte. Entsprechend der vorangegangenen Befunde konnten sie eine einheitliche Fehllokalisation in Sakkadenrichtung nachweisen, wenn weder vor noch nach der Sakkade visuelle Information präsentiert wurde. In ihren Experimenten konnten sie eine einheitliche Fehllokalisation der perisakkadisch geblitzten Objekte in Sakkadenrichtung aber auch dann beobachten, wenn sie visuelle Information nur vor der Sakkade darboten und mit Sakkadenbeginn ausblendeten oder wenn sie visuelle Information präsentierten, die keine räumliche Information vermittelte (Darbietung eines weißen horizontal verlaufenden Balkens). Eine Kompression des visuell wahrgenommenen Raumes trat immer dann auf, wenn sie kontinuierlich visuelle Information mit räumlicher Information (Darbietung eines Maßstabes) darboten. Die Positionen der geblitzten Objekte wurden unter diesen Umständen näher am Sakkadenziel lokalisiert. Die Präsentation des Maßstabes war nur am Ende der sakkadischen Augenbewegung und

nicht zum Zeitpunkt der Lokalisationsantwort notwendig, damit eine Kompression des wahrgenommenen Raumes nachgewiesen werden konnte.

Lappe et al. konnten mit ihren Ergebnissen somit nachweisen, dass eine Stimulation des visuellen Systems durch visuelle Information nicht ausreichend ist, um eine Kompression des wahrgenommenen Raumes hervorzurufen. Sie schlossen aus ihren Ergebnissen, dass ohne räumliche Anhaltspunkte am Ende einer Sakkade die Lage der geblitzten Objekte allein aufgrund der extra-retinalen Signale bestimmt werden muss. Hierbei kommt es zu einer einheitlichen Verschiebung in Sakkadenrichtung. Ist postsakkadisch räumliche Information vorhanden, so vermuteten Lappe et al., erfolgt die Lokalisation nicht mehr über egozentrische Koordinaten, sondern unter Verwendung der Information über die relative Anordnung der Objekte.

Durch die beschriebene Kompression des visuellen Raumes um das Sakkadenziel verändert sich auch der wahrgenommene Abstand zwischen kurzzeitig dargebotenen Objekten. Wie stark die sakkadische Kompression sein kann, beschrieben Morrone, Ross und Burr (1997). Sie präsentierten unmittelbar vor Sakkadenbeginn mehrere parallele Linien, die bei Fixation ohne Schwierigkeiten getrennt voneinander wahrgenommen werden konnten. Durch die sakkadische Kompression verschmolzen die Linien jedoch und die Probanden nahmen nur noch eine statt vier getrennte Linien wahr. Diese Verschmelzung von Objekten scheint begrenzt zu sein. Denn Matsumiya und Uchikawa (2001) zeigten, dass zwar mehrere einzelne Objekte aufgrund der Kompression verschmolzen werden konnten, aber es fand nie eine Änderung der globalen Form von einzelnen Objekten statt. Eine Kompression von Linienpaaren kann demzufolge nicht zu einer Wahrnehmung einer breiten Linie oder gar eines Rechtecks führen. Ebenso bleibt ein geblitztes Rechteck immer ein Rechteck und wird unabhängig vom Zeitpunkt der Darbietung nie zu einem Quadrat.

Die durch die Sakkade bedingte Fehllokalisation kann jedoch sehr beeindruckend sein, wenn zwei kollinear ausgerichtete Linien allein aufgrund ihrer zeitlich versetzten Darbietungen als versetzt beurteilt werden (Morrone, Ross & Burr, 1997). Wie groß und in welcher Richtung der wahrgenommene Versatz der Linien ist, bestimmt hierbei die Position der Linien relativ zum Sakkadenziel und ihre zeitliche Darbietung relativ zum Sakkadenbeginn. In der Regel gilt: Je schneller die Sakkade nach der der Liniendarbietungen erfolgt, desto größer ist das Ausmaß des

wahrgenommenen Versatzes (siehe Abbildung 9). Wird der zeitliche Verlauf der Fehllokalisation in Abhängigkeit von der Position der dargebotenen Linien betrachtet, so ist darüber hinaus zu erkennen, dass die Fehllokalisation nicht an allen Positionen gleichzeitig begann und endete.

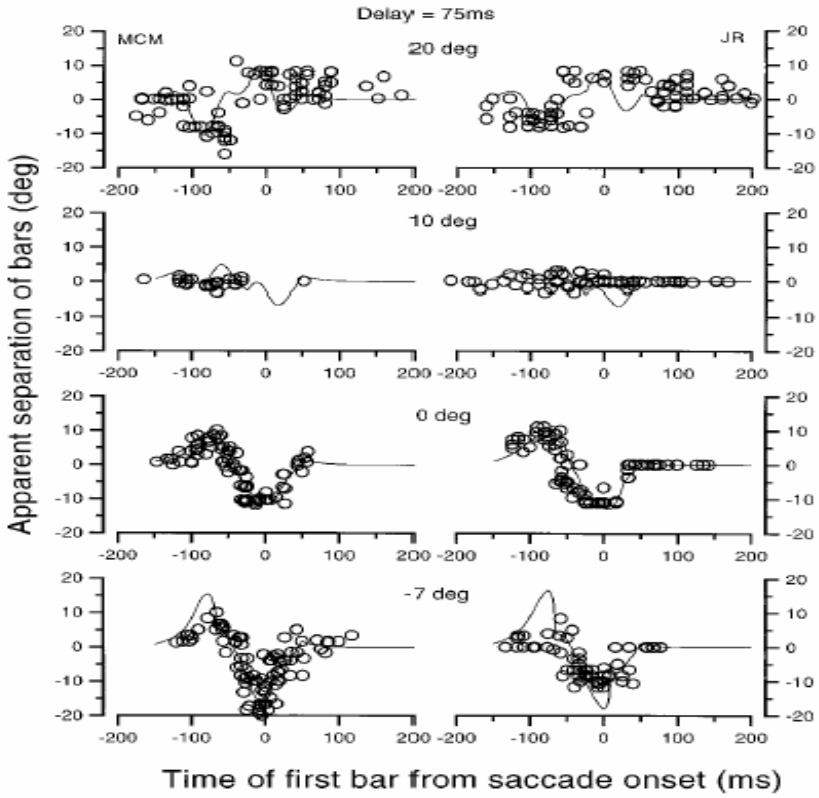


Abbildung 9: Wahrgenommener Versatz zweier kollinear ausgerichteter Linien, die zu unterschiedlichen Zeitpunkten mit einer Präsentationsverzögerung von Δt=75 ms vor den Sakkaden dargeboten wurden. Die Größe des wahrgenommenen Versatzes richtet sich nach dem Darbietungszeitpunkt der Linien relativ zum Sakkadenbeginn sowie nach dem Abstand der Linien zum Sakkadenzielort (Morrone, Ross & Burr, 1997).

Kaiser und Lappe (2004) konnten dieses Phänomen ebenfalls in ihrer Studie belegen. Ihre Ergebnisse zeigen, dass für kurzzeitig dargebotene Objekte, die zwischen Sakkadenstart- und -landepunkt lagen, die Fehllokalisation zu einem früheren Zeitpunkt einsetzte als für Objekte, die dahinter präsentiert wurden. Des Weiteren konnten sie erstmalig eine Fehllokalisation geblitzter Objekte in orthogonaler Richtung nachweisen.

Dieser Befund war insoweit überraschend, da bisher keine Fehllokalisationen in vertikaler Richtung gefunden wurden (Morrone, Ross und Burr, 1997). Die Größe der von Kaiser und Lappe gefundenen orthogonalen Fehllokalisationen hing hierbei von der Sakkadenamplitude und der Position der Objektpunkte relativ zum Sakkadenzielort ab. Die Position von Objektpunkten zwischen Sakkadenstart- und -landepunkt werden in der Regel nur in horizontaler (eindimensionale) Richtung fehlerhaft lokalisiert. Fehler in orthogonaler oder vertikaler Richtung (zweidimensional) entstanden hingegen für Positionen, die sich in Sakkadenrichtung hinter dem Zielort befanden.

Ein weiterer Faktor, der über die Größe der Fehllokalisation von Objekten während der Sakkade entscheidet, ist der Kontrastunterschied zwischen Objekt und Hintergrund. Michels und Lappe (2004) variierten in ihren Experimenten den Kontrast zwischen kollinear ausgerichteten Linien und Hintergrund und maßen den durch zeitversetzte Darbietung entstehenden horizontalen Versatz der Linien. Hierbei zeigte sich, dass die Kompression bereits bei einem hohen Kontrastunterschied stark ausgeprägt war, jedoch nahm die Größe des Versatzes noch weiter zu, wenn der Stimulus einen geringeren Kontrast zum Hintergrund aufwies. Der Reizkontrast eines perisakkadisch dargebotenen Objektes ist ebenfalls bedeutend für dessen Wahrnehmung. So wird die Wahrnehmung von Reizen mit geringem Kontrast am stärksten unterdrückt (sakkadische Suppression, Ross et al., 2001). Diese Ähnlichkeit und die Übereinstimmung beim zeitlichen Verlauf ließen Michels und Lappe vermuten, dass sowohl sakkadische Kompression als auch sakkadische Suppression einen gemeinsamen Ursprung haben (siehe Abbildung 10).

Werden die perisakkadisch dargebotenen Objekte in Dunkelheit mit unterschiedlichem Reizkontrast dargeboten, so konnte keine Korrelation zwischen der Größe der Fehllokalisation und dem Reizkontrast festgestellt werden. Unabhängig von der Kontraststärke wurde der Reiz gleich weit in Sakkadenrichtung („saccadic shift“) versetzt wahrgenommen (siehe Abbildung 10). Da die sakkadische Kompression und die einheitliche Fehllokalisation in Sakkadenrichtung unterschiedlich durch Kontraste der Stimuli beeinflusst wurden, vermuten Michels und Lappe (2004), dass beide Fehllokalisationen durch einen anderen Mechanismus hervorgerufen werden.

Auch wenn verschiedene Mechanismen die einheitliche Fehllokalisation in Sakkadenrichtung und die Fehllokalisation durch die Kompression hervorrufen, wie

Michels und Lappe vermuten, so sind dennoch beide an die Bewegungsrichtung der Augen gekoppelt. Awarter und Lappe (2004) zeigten, dass bei Versuchspersonen, die anstelle einer Sakkade zum Sakkadenziel (Prosakkade) eine Sakkade in entgegengesetzter Richtung (Antisakkade) ausführten, beide Fehllokalisationen immer nur auf der Seite des Sakkadenlandepunktes auftraten. Sie nehmen daher an, dass beide Phänomene an das Kommando zur motorischen Bewegungssteuerung geknüpft sind. Dieses an die Augenmuskeln gesendete Signal scheint ebenfalls zu bewirken, dass die Fehllokalisationen nicht an allen Positionen im Raum gleichzeitig beginnen.

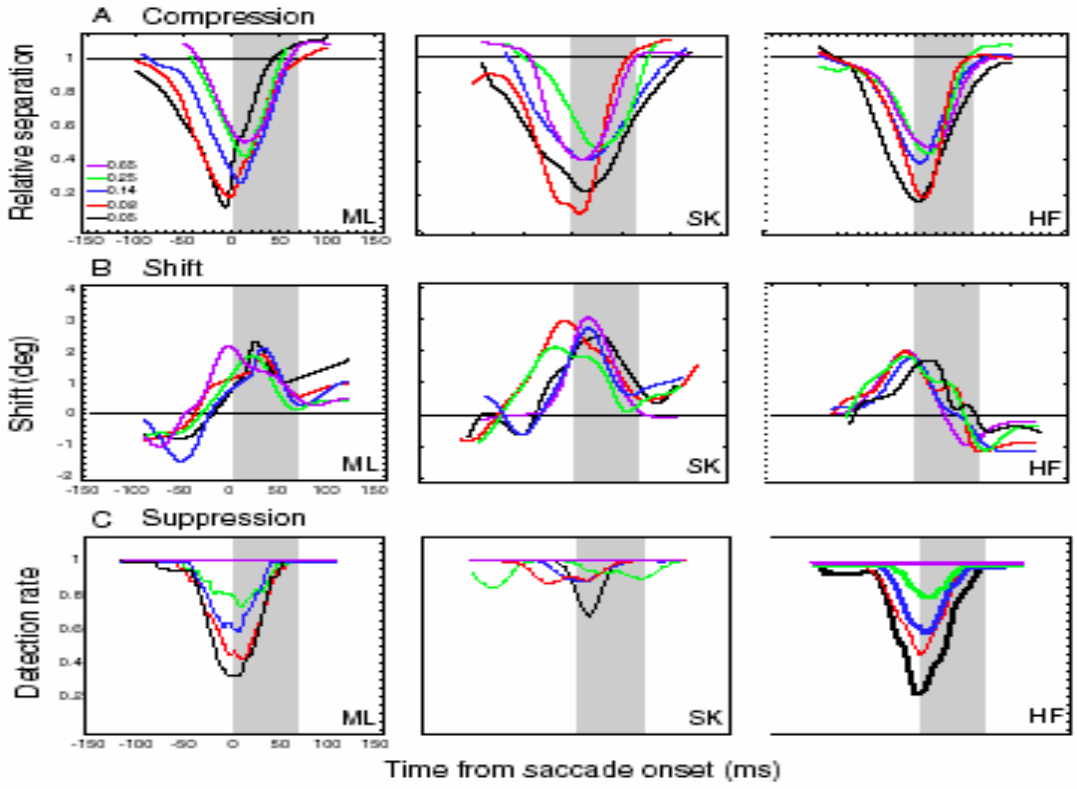


Abbildung 10: Verlauf der sakkadischen Kompression (A), der einheitlichen Fehllokalisation in Sakkadenrichtung („saccadic shift“) (B), sowie der sakkadischen Suppression (C) bei drei Versuchspersonen. Sowohl sakkadische Kompression als auch die sakkadische Suppression weisen den gleichen Zeitverlauf auf. Sie beginnen ungefähr zur gleichen Zeit und erreichen ihr Maximum bei Sakkadenbeginn. Die Ähnlichkeiten der beiden Wahrnehmungsveränderungen werden des Weiteren gestützt durch Übereinstimmungen bei Kontrastmodulationen. Je geringer die Ortsfrequenz der kurzzeitig präsentierten Objekte, desto größer ist die Amplitude sowohl der sakkadischen Kompression als auch der sakkadischen Suppression. Die einheitliche Fehllokalisation in Sakkadenrichtung („saccadic shift“) hingegen scheint von Helligkeitsunterschieden zwischen Objekt und Hintergrund unbeeinflusst (Michels & Lappe, 2004).

Es wird vermutet, dass Fehllokalisationen von perisakkadisch dargebotenen Objekten aufgrund dynamischer okulozentrischer rezeptiver Felder entstehen. Mit jeder Sakkade muss das visuelle System die Raumkoordinaten neu zuordnen. Neurophysiologische Studien belegen, dass dieser Prozess schon vor Sakkadenbeginn anfängt. In mehreren Studien konnten in retinotop organisierten Arealen* Änderungen der Größe von rezeptiven Feldern beobachtet werden.

Die Ergebnisse von Kusunoki und Goldberg (2003) zeigen, dass Zellen im lateralen intraparietalen Areal (LIP) beim Affen bereits unmittelbar vor Sakkadenbeginn eine antizipatorische Verschiebung ihres rezeptiven Feldes aufwiesen. So reagierte sowohl die rezeptiven Felder der Zellen, in denen der Stimulus zum Zeitpunkt des Blitzens fiel, als auch die rezeptiven Felder der Zellen, in denen der Stimulus nach der Sakkade gelegen hätte, mit einer Erhöhung ihrer Feuerrate. Die LIP-Zellen antworteten perisakkadisch sowohl auf Stimuli in ihren alten als auch auf Stimuli im zukünftigen rezeptiven Feld. Durch das gleichzeitige Antworten der rezeptiven Felder bildeten sie oft ein Kontinuum der Erregbarkeit zwischen diesen beiden Orten. Diese Areale weisen somit charakteristische Eigenschaften eines Umordnungsprozesses der visuellen Raumrepräsentation auf. Auch in weiteren Arealen des parietalen Kortex wurden während der Sakkaden dynamische Raumrepräsentationen beobachtet.

Krekelberg et al. (2003) fanden eine Interpretationsmöglichkeit, womit sie die Feuerrate von Neuronen einer Raumwahrnehmung eines idealtypischen Betrachters zuordnen konnten. Der Feuerrate der Neuronen soll hiernach, wie in einem „Codebook“, entnommen werden können, an welchen exakten Positionen im Raum die dargebotenen Stimuli sich befänden. Ihren Ergebnissen zufolge verfügen Neuronen des superior temporalen Sulcus (STS)** während der Fixation über das beste „Codebook“. Hier ergab sich die höchste Korrelation zwischen der realen egozentrischen Position (retinotope Koordinaten) des kurzzeitig dargebotenen Objektes und der Position, die anhand des „Codebook“ vorhergesagt wurde.

---

* Laterales intraparietales Areal (LIP; Duhamel et al., 1992), Superior Colliculus (SC; Walker et al., 1995), V4 (Moore et al., 1998; Mazer & Gallant, 2003), Frontalen Augenfeld (FEF; Umeno & Goldberg, 1997).

** Das mediale temporale Areal (MT) und das mediale superiore temporale Areal (MST) wurden von Krekelberg et al. (2003) zusammengefasst und als superiorer temporaler Sulcus (STS) bezeichnet.

Anhand der Feuerrate der Neuronen anderer Areale, wie dem ventralen intraparietalen Areal (VIP) und dem lateralen intraparietalen Areal (LIP), konnten hingegen nur unzureichende Vorhersagen über die Position der Objekte getroffen werden. Nach Krekelberg et al. kodiert deshalb keines dieser Areale die wahrgenommenen Raumkoordinaten. Somit können diese Areale ihrer Meinung nach, auch wenn sie perisakkadische Veränderungen aufweisen, nicht in Verbindung gebracht werden mit der in psychophysischen Studien nachgewiesenen Fehllokalisation während sakkadischen Augenbewegungen.

Kurz vor und während sakkadischer Augenbewegungen zerfiel die korrekte Kodierung der Raumrepräsentation im STS. Der hierbei gefundene zeitliche Verlauf entsprach exakt dem in psychophysischen Studien gefundenem Verlauf der Fehllokalisation perisakkadisch dargebotener Objekte (sakkadische Kompression). So zerfiel die korrekte Kodierung etwa 100 ms vor Sakkadenbeginn. 70 ms nach dem Ende der Bewegung entsprach die Kodierung wieder der wahrgenommenen Raumpositionen. Auch die vom „Codebook“ vorhergesagte Größe und Richtung der Fehllokalisation entsprach denen aus psychophysischen Studien. Wie in Abbildung 11 dargestellt ist, kam es bei der Kodierung geblitzter Objekte im STS zu einer sakkadischen Kompression des retinotop kodierten Raumes ähnlich der die in psychophysischen Experimenten beobachtet wurde.

Die von Krekelberg et al. gefundene rein retinotope Verzerrung im STS widerspricht jedoch, da sie ohne die Präsentation postsakkadischer Referenz-Objekte auftrat, der bisherigen Erklärung über die Entstehung der sakkadischen Kompression. In den Ergebnissen von psychophysischen Experimenten hingegen war eine kompressionsartige Fehllokalisation nur dann nachgewiesen worden, wenn postsakkadisch ein Referenz-Objekt vorhanden war. Daher basierte die bisherige Erklärung über die Entstehung der sakkadischen Kompression auf einem Vergleich der relativen Objektanordnung (allozentrische Kodierung). Als eine mögliche Erklärung dieser Unstimmigkeit schlugen Krekelberg et al. vor, dass höher geordnete Areale, welche die relative Anordnungen von Objekten im Raum kodieren, nur bei der Präsentation postsakkadischer Referenz-Objekte auf die Information des STS zurückgreifen und folglich deren Fehler übernehmen. Ein hierfür in Frage kommendes Areal wäre beispielsweise das ventrale intraparietale Areal (VIP). VIP erhält

beträchtlichen Input von MT und MST und weist rezeptive Felder auf, die visuelle Information sowohl in allozentrischen als auch in egozentrischen Koordinaten kodierten.

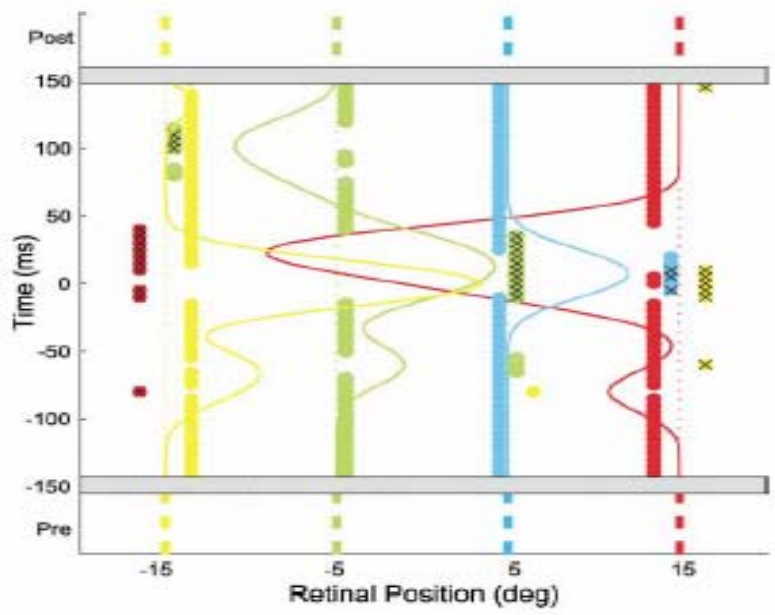


Abbildung 11: Verzerrung des retinal kodierten Raumes im superior temporalen Sulcus kurz vor, während und nach der Sakkade. Jeder Punkt entspricht einer dem „Codebook" entnommen Position zu einem bestimmten Zeitpunkt relativ zum Sakkadenbeginn (Time=0 ms). Die durchgezogenen Kurven entsprechen Interpolationen der Rohdaten und zeigen an, dass die Kodierung nicht mehr der wahrheitsgemäßen Raumrepräsentation entspricht. Die gestrichelten Linien geben die prä- und postsakkadisch kodierten Positionen an (Krekelberg et al., 2003).

Die Tatsache, dass es während sakkadischer Augenbewegungen zu Fehllokalisationen in Richtung des Sakkadenzieles kommt, wird auch als eine mögliche Ursache für die geringe Detektierbarkeit transsakkadischer Objektverschiebungen angesehen. Matsumiya und Uchikawa (2003) postulieren, dass transsakkadische Verschiebungen nur deshalb nicht erkannt werden, weil durch die Kompression des wahrgenommenen Raumes ebenfalls die Größe der Verschiebung gestaucht wird. Nimmt die Größe der Verschiebung aufgrund der Kompression soweit ab, dass sie unter die Erkennbarkeitsschwelle fällt, wird das transsakkadisch verschobene Objekt als stabil wahrgenommen (siehe Abbildung 12).

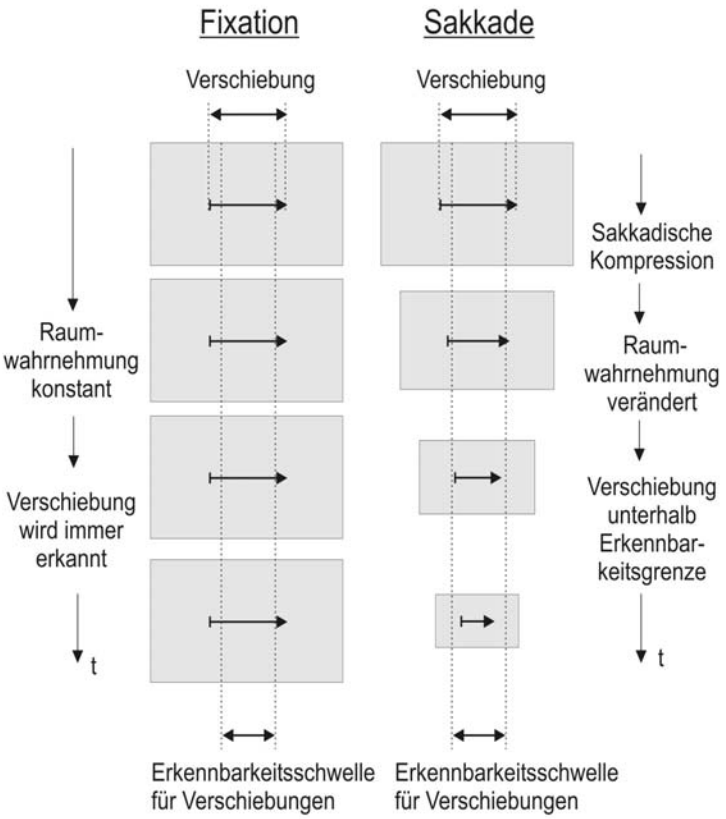


Abbildung 12: Schematische Darstellung der Raumrepräsentation während Sakkaden nach dem Modell von Matsumiya und Uchikawa (2003). Sie postulieren, dass die reduzierte Detektierbarkeit von Verschiebungen während der Sakkaden eine Folge der sakkadischen Kompression ist. Durch die gestauchte Raumwahrnehmung nimmt ebenfalls die Größe der Verschiebung ab. Fällt sie unterhalb der Wahrnehmungsschelle, so wird ein Objekt als stabil wahrgenommen.

Matsumiya und Uchikawa stützen ihre Annahme des Weiteren auf den von ihnen gefundenen Zeitverlauf. So begann sowohl die Fehllokalisation von Objekten aufgrund der sakkadischen Kompression als auch die Sensitivitätsreduzierung für Objektverschiebungen kurz vor Sakkadenbeginn und erreichte ihr Maximum während der sakkadischen Augenbewegung. Für Objekte, die nach dem Sakkadenende präsentiert bzw. verschoben wurden, fanden sie kaum noch eine Beeinflussung in deren Wahrnehmung bzw. in deren Lokalisation vor. Ein Vergleich zwischen der Größe der eingetretenen sakkadischen Kompression und der Reduzierung der Erkennbarkeit von transsakkadischen Verschiebungen bestätigte die von ihnen vermute Korrelation zwischen den beiden Größen.

Überraschend ist des Weiteren der Befund, dass eine Fehllokalisation während Sakkaden nur bei expliziter Lokalisation (verbale Berichte oder Zeigebewegungen mit visuellem Input) der Objekte nachgewiesen werden konnte. Soll die Position von geblitzten Objekten implizit beurteilt werden, also mittels Zeigebewegungen ohne visuellen Input, so können die Positionen fehlerfrei ermittelt werden (Burr, Morrone & Ross, 2001). Dieses Ergebnis lässt vermuten, dass nur die perzeptive Raumrepräsentation nachhaltig während der Sakkade beeinträchtigt ist. Ferner muss eine zweite Raumrepräsentation für motorische Bewegungen existieren, die trotz des neuronalen Reorganisationsprozesses weiterhin eine exakte Bestimmung von Positionen im Raum ermöglicht.

1.7 *Lokalisation während der Fixation*

Ohne die Änderung der Augenstellung (Fixationsbedingung) besteht keine Notwendigkeit eines neuronalen Reorganisationsprozesses. Es liegt deshalb die Vermutung nahe, dass die wahrgenommenen Positionen von dargebotenen Objekten immer fehlerfrei bestimmt werden können. In verschiedenen psychophysischen Studien wurden jedoch auch während der Fixation fehlerhafte Raumlokalisationen gefunden.

Morrone, Ross und Burr (1997) untersuchten die Lokalisation von kurzzeitig präsentierten Objekten während echter und simulierter Sakkaden. Hierbei ergab sich, dass auch während der Fixation kurzzeitig dargebotene Objekte an anderen Positionen lokalisiert wurden, wenn sich der Hintergrund, auf dem die Objekte dargeboten wurden, mit einem der Sakkade ähnlichen Geschwindigkeitsprofil bewegte. Alle Objekte wurden unabhängig von deren Exzentrizität um einen einheitlichen Betrag in Bewegungsrichtung des Hintergrundes verschoben lokalisiert. Im Gegensatz zu den echten Sakkaden trat bei simulierten Sakkaden nie eine Kompression der Raumwahrnehmung oder gar ein Verschmelzen verschiedener Linien zu einem Gesamteindruck auf. Die Tatsache, dass auch bei simulierten Sakkaden (also während der Fixation) Fehllokalisation auftraten, kann nicht auf einen Reorganisationsprozess zurückgeführt werden. Nach Morrone et al. basiert die Fehllokalisation der Objekte bei simulierten Sakkaden auf einen Fehler beim Verrechnen der retinalen Bildlage mit der Geschwindigkeit der Hintergrundbewegung. Sie vermuten, dass die retinalen Bewegungssignale nur ungenau bestimmt werden konnten und es deshalb zu einer einheitlichen Verschiebung kam.

Überraschender hingegen erscheint der Befund, dass kurzzeitig präsentierte Objekte auch ohne zusätzliche Bildbewegungen fehlerhaft lokalisiert werden. Bei der Beurteilung von Entfernungen zwischen kurzzeitig präsentierten Objekten und dem Fixationsort kommt es grundsätzlich zu einer Unterschätzung der Darbietungsentfernung. Während der Fixation entsteht demnach eine Kompression des wahrgenommenen Raumes um den Fixationspunkt. Diese Fehllokalisation in Richtung des Fixationsortes (Fovea) ist dabei im Gegensatz zur sakkadischen Fehllokalisation unabhängig davon, ob andere visuelle Referenzen vorhanden sind oder nicht (Kerzel,

2002). Sheth und Shimojo (2001) konnten darüber hinaus zeigen, dass diese Fehllokalisation mit verzögertem Abrufen der Information zunimmt. Das heißt, je später eine Beurteilung stattfindet, desto größer ist die Unterschätzung der Zielreizentfernung. Sie interpretierten dieses Phänomen als einen systematischen Zerfall des räumlichen Arbeitsgedächtnisses. Im Durchschnitt beträgt die Unterschätzung der Zielreizentfernung von kurzzeitig präsentierten Objekten ca. 10% (van der Heijden et al., 1999). Dieser Betrag entspricht in etwa dem Betrag, mit welchem eine Sakkade zum Zielreiz diesen verfehlen würde. In der Regel unterschießen Sakkaden ebenfalls das Ziel um ca. 10% (Deubel, Wolf & Hauske, 1982; Kapitel 1.2). Deshalb kamen Müsseler und van der Heijden (2004) zu der Vermutung, dass sowohl der Fehllokalisation als auch der Berechnung der Sakkadenamplituden der gleiche Mechanismus zugrunde liegt. Das visuelle System kann anscheinend nur dann auf eine korrekte sensorische Raumrepräsentation zurückgreifen, wenn die Beurteilung der Zielreiz-Position relativ zu einem gleichzeitig präsentierten Objekt erfolgt. Sobald jedoch die Beurteilung der Position zu einem späteren Zeitpunkt stattfindet, ist ein Zugriff des visuellen Systems auf die sensorische Raumrepräsentation nicht mehr möglich. Stattdessen muss das visuelle System zur Beurteilung der Position auf eine Raumrepräsentation zurückgreifen, die auch der Steuerung motorischer Bewegungen zugrunde liegt. Die Annahme von Müsseler und van der Heijden, dass das visuelle System bei zeitlich versetzten Abfragen der Objektposition auf die motorische Raumrepräsentation zurückgreifen muss, wird auch durch folgenden Befund gestützt: Entfernungen von räumlich ausgedehnten Stimuli, die kurzzeitig präsentiert werden, werden wesentlich stärker unterschätzt als die von kleinen Objekten in der gleicher Entfernung zum Fixationspunkt (Müsseler et al., 1999). Auch Sakkaden zu räumlich ausgedehnten Stimuli fallen deutlich kürzer aus als die, die zu kleinen Objekten in der gleicher Entfernung ausgeführt werden. Unklar jedoch bleibt, warum die für motorische Bewegungen existierende Raumrepräsentation während der Fixation eine Kompression des Raumes um den Fixationsort von ca. 10% aufweist.

Eine fehlerhafte Lokalisation von kurzzeitig dargebotenen Objekten während der Fixation entsteht nicht nur, wenn eine zeitlich verzögerte Abfrage der Position erfolgt, sondern auch, wenn zeitlich versetzt dargebotene Objekte relativ zueinander beurteilt werden sollen. Müsseler und van der Heijden (2004) präsentierten zwei kollinear

ausgerichtete Linien in gleicher Entfernung zum Fixationsort. Bei gleichzeitiger Darbietung der Linien war eine exakte räumliche Beurteilung der Linien relativ zueinander möglich. Wurden jedoch die Linien zeitlich verzögert präsentiert, so wurde die zeitlich früher erscheinende Linie jeweils näher zum Fixationsort lokalisiert als die darauf folgende ortsidentische Linie.

Wie die Beeinflussung der Fehllokalisationen während der Fixation als auch die Fehllokalisationen bei perisakkadisch dargebotenen Objekten zeigen, der Faktor Zeit spielt eine wichtige Rolle bei der Objektlokalisation.

1.8 *Zeitwahrnehmung während der Sakkaden und der Fixation*

Der neuronale Reorganisationsprozess, der bei sakkadischen Augenbewegungen für die Aufrechterhaltung der visuellen Raumrepräsentation notwendig ist, sorgt nicht nur für räumliche Fehllokalisationen perisakkadisch dargebotener Stimuli, sondern ebenfalls, wie Morrone, Ross und Burr (eingereicht) zeigen, zu Irrtümern im Zeitempfinden.

In ihren Experimenten präsentierten sie kurz hintereinander zwei kollinear ausgerichtete Linien. Die zeitliche Verzögerung zwischen der Präsentation betrug konstant 100 ms. Die Dauer der Präsentationsverzögerung zwischen beiden Linien wurde im Anschuss relativ zu Darbietungszeiten der Vergleichstimuli (ebenfalls zwei kollineare Linien) beurteilt. Die zeitliche Verzögerung in der Präsentation der Vergleichstimuli konnte entweder kürzer oder länger andauernden als die der Teststimuli. Das Experiment von Morrone et al. unterteilte sich in zwei Bedingungen. In einer erfolgte die Präsentation des Teststimulus während der Fixation und in einer weiteren Bedingung wurde der Teststimulus perisakkadisch dargeboten.

Während in der Fixationsbedingung das Zeitintervall zwischen den zwei zeitlich verzögert präsentierten Linien relativ exakt eingeschätzt werden konnte, wurde bei der perisakkadischen Präsentation das Zeitintervall systematisch zu gering geschätzt. Die Präsentationsverzögerung des Teststimulus wurde um etwa 50% unterschätzt, so dass eine zeitliche Verzögerung der Vergleichsstimuli von 50 ms als gleich lang empfunden wurde (siehe Abbildung 13). Unter Fixationsbedingungen traten diese Fehleinschätzungen nicht auf, jedoch fiel den Versuchspersonen die Beurteilung der Dauer der Präsentationsverzögerung schwerer. Wie in der Abbildung 13 zu sehen ist, zeigt die psychometrische Funktion einen wesentlich flacheren Verlauf als in der perisakkadischen Bedingung. Demnach konnte die Präsentationsverzögerung, obwohl allem Anschein nach eine Kompression der Zeitwahrnehmung vorlag, mit einer höheren Präzision beurteilt werden.

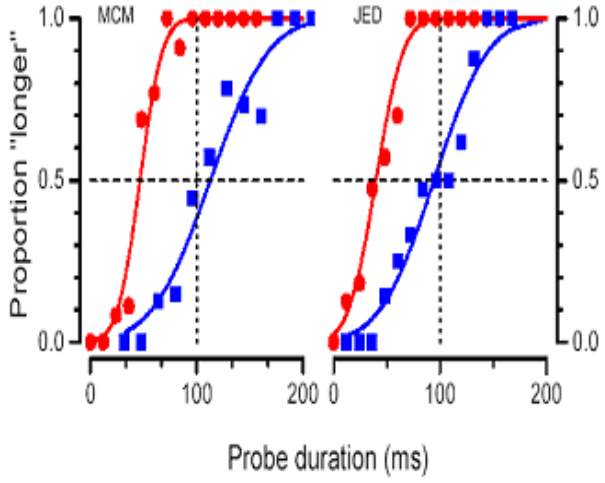


Abbildung 13: Beurteilung der Darbietungszeit zweier zeitlich um 100 ms verzögert präsentierter Objekte relativ zu den Darbietungszeiten der Vergleich-stimuli. Unter Fixationsbedingungen ist eine nahezu korrekte Zeiteinschätzung möglich (blau). Werden die zu beurteilenden Objekte perisakkadisch dargeboten, so erfolgt eine sehr präzise Zeitbeurteilung, die jedoch eine Kompression der Zeit auf ca. 50% aufweist (rot) [Morrone, Ross & Burr, eingereicht].

Wie kritisch die unmittelbare Zeit vor Sakkadenbeginn für das Zeitempfindung ist, zeigen Morrone et al. (eingereicht) in einem weiteren Experiment. Sie variierten nun das Präsentationsintervall zwischen den Darbietungen der Testreize (kollinear ausgerichtete Linien) und ließen deren Darbietungsreihenfolge beurteilen. Betrug die Präsentationsverzögerung weniger als 76 ms, so kam es zu einer Umkehrung zwischen präsentierter und wahrgenommener Darbietungsreihenfolge. Die Versuchspersonen beurteilten die zeitlich verzögert dargebotene Linie als die zuerst präsentierte. Wie in Abbildung 14 zu sehen ist, sank die Beurteilung der Darbietungsreihenfolge bei sehr kurzen Präsentationsintervallen nicht auf Zufallsniveau (50%) sondern weit darunter, so dass mit nahezu 100% Wahrscheinlichkeit die zeitlich verzögert dargebotene Linie als zuerst präsentiert beurteilt wurde.

Damit es zu einer Umkehrung in der wahrgenommenen Darbietungsreihenfolge kam, musste jedoch die Darbietung beider Objekte noch vor Sakkadenende erfolgen. In den Experimenten von Morrone et al. führten die Versuchspersonen 20° Sakkaden aus. Diese dauerten durchschnittlich 60-70 ms. Ereigneten sich die Objektdarbietung lange vor oder nach dem Sakkadenende, scheint eine Beurteilung der Darbietungsreihenfolge wieder fehlerfrei möglich zu sein.

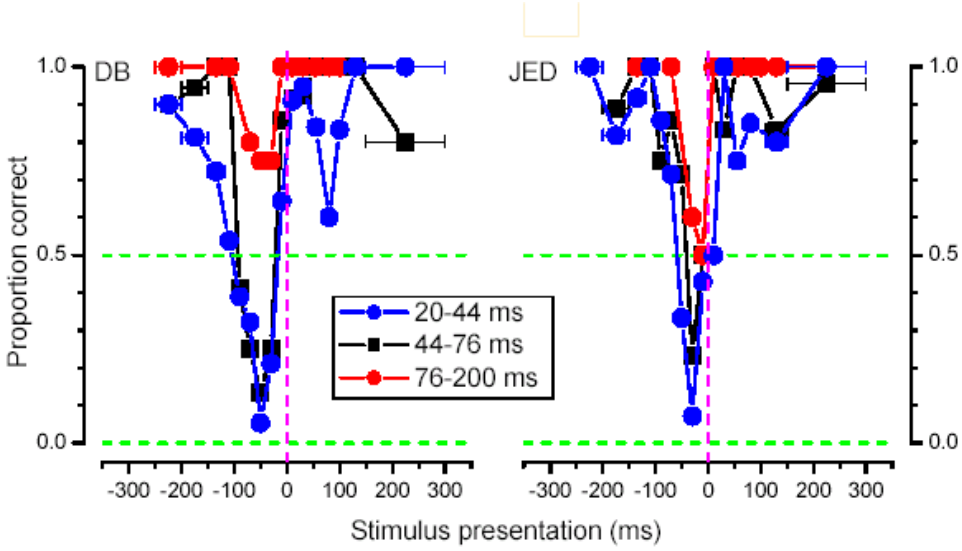


Abbildung 14: Beurteilung der Darbietungsreihenfolge zeitlich verzögert dargebotener, kollinear ausgerichteter Linien. Erfolgt die Präsentation der Linien unmittelbar vor Sakkadenbeginn mit einer geringeren Verzögerung als 76 ms, so kommt es zu einer Umkehrung der wahrgenommenen Darbietungsreihenfolge (Morrone, Ross & Burr, eingereicht).

1.9 *Bewegungswahrnehmung während der Sakkaden und der Fixation*

Während der Fixation ist es möglich, dass schnell aufeinander folgende Darbietungen statischer Objekte, deren Positionen sich mit der Zeit ändern, zu einem Bewegungseindruck verarbeitet werden können. Diese räumlich-zeitliche Integration visueller Information ist dabei so gut, dass es nur schwer zwischen der echten Bewegung („real motion“) und der scheinbaren Bewegung („apparent motion“) unterschieden werden kann. Wie „real“ ein Bewegungseindruck wirkt, hängt zum einen von der Distanz der Objekte in den einzelnen Darbietungen und zum anderen von dem Zeitintervall zwischen den Präsentationen ab. Abbildung 15 zeigt mögliche Wahrnehmungen, die bei zeitlich und räumlich versetzter Darbietung entstehen können. Ist die Verzögerung zwischen den Präsentationen zu kurz, so werden die Objekte simultan gesehen. Wird hingegen die Verzögerung zu lang oder der Abstand zu groß, dann werden die Objekte getrennt voneinander wahrgenommen (Goldstein, 2002). Melcher und Morrone (2003) konnten zudem zeigen, dass während der Fixation die räumlich-zeitliche Integration von Stimuli auch von der Exzentrizität der Darbietung abhängt. Je peripherer die Stimulusdarbietung im Gesichtsfeld erfolgte, desto häufiger berichteten die Versuchspersonen bei gleicher raum- und zeitversetzter Präsentation der Stimuli, eine zusammenhängende Bewegung gesehen zu haben.

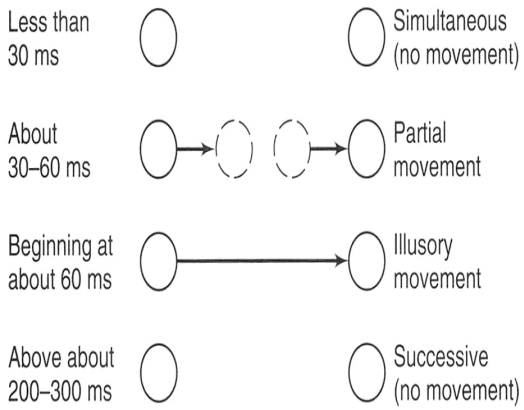


Abbildung 15: Bewegungswahrnehmung bei zeitlich und räumlich versetzt dargebotener Stimuli. Werden kurz hintereinander zwei statische Objekte dargeboten, so kann das visuelle System beide Objekte auch als ein Objekt interpretieren. In diesem Fall werden nicht zwei getrennte Objekte wahrgenommen, sondern eine Bewegung eines einzelnen Objektes. Die Integration von Information ist dabei abhängig vom Abstand der Objekte und der Präsentationsverzögerung (Goldstein, 2002).

Es stellt sich die Frage, ob auch eine räumlich-zeitliche Integration von Objekten während sakkadischer Augenbewegungen möglich ist. Durch die sakkadische Augenbewegung kann, wie in den Kapiteln zuvor gezeigt, sowohl die Wahrnehmung der zeitlichen Anordnung als auch die Positionen von kurzzeitig dargebotenen Objekten verändert werden. Zudem wird der für die Bewegungserkennung hauptsächlich verantwortliche magnozelluläre Verarbeitungspfad während der Sakkade unterdrückt. Es ist daher fraglich, ob eine Integration von Objekten bei unterschiedlicher raum- und zeitversetzter Darbietung (vor und nach der Sakkade) zu einer Bewegungswahrnehmung möglich ist. Die Beantwortung dieser Frage ist insofern von großer Bedeutung, da sie Aussagen über die transsakkadische Speicherung von Information ermöglicht und Aufschlüsse über eine mögliche Integration prä- und postsakkadisch dargebotener Objekte liefert.

Melcher und Morrone (2003) versuchten eine Integration zu einem Bewegungssignal über eine Sakkade hinweg nachzuweisen und deren Grundvoraussetzungen näher zu charakterisieren. Hierzu präsentierten sie prä- und postsakkadisch zufällig erscheinende Punktmuster (Random Dot Muster). Jedes dieser Random Dot Muster wies einen einheitlichen Versatz aller Punkte zum vorher präsentierten Muster auf. Käme es zu einer Integration der räumlich und zeitlich versetzt dargebotenen Punkte, so sollte dies zu einem Bewegungseindruck führen. Die statisch dargebotenen Punkte scheinen sich dann entsprechend dem Versatz zu bewegen. Melcher und Morrone überprüften in ihrem Experiment sowohl eine retinotope als auch spatiotope Bewegungsintegration, indem sie einmal das Random Dot Muster an gleichen retinotopen (egozentrisch identischen) und einmal an gleichen spatiotopen (allozentrisch identischen) Positionen vor und nach der sakkadischen Augenbewegung präsentierten (siehe Abbildung 16).

Die Befunde ihrer Studie belegten sowohl eine retinotope als auch eine spatiotope Integration der Muster zu einem Bewegungssignal. Jedoch war die Bewegungserkennung begrenzt auf ein kleines Areal innerhalb des Random Dot Musters. Melcher und Morrone führten die Begrenzung der räumlich-zeitlichen Bewegungsintegrationen auf die Kapazitätslimitierung des transsakkadischen Gedächtnisses zurück. Sie vermuteten, dass eine aktive und gezielte Auswahl des im transsakkadischen Gedächtnis gespeicherten Areals stattfindet. Unter natürlichen

Bedingungen erscheint während der Sakkaden vor allem die Fähigkeit der spatiotopen Bewegungsintegration wichtig zu sein. Eine retinotope Bewegungsintegration könnte hingegen während der Augenfolgebewegung stattfinden.

Abbildung 16: Experimentelles Design nach Melcher und Morrone (2003) zum Nachweis retinotoper oder spatiotoper Integration von Information vor und nach der Sakkade. Bei einer horizontalen Sakkade von links nach rechts könnte es im oberen Teil der Abbildung zu einer retinotopen Verschmelzung kommen, da die Muster vor und nach der Sakkade auf die gleichen Netzhautbereiche abgebildet werden. Im unteren Teil hingegen, in welchem Sakkaden über das Muster hinweg ausgeführt werden sollen, ist eine spatiotope Integration denkbar. Hier wird das Muster vor und nach der Sakkade auf unterschiedlichen Netzhautbereichen abgebildet, aber die Position des Musters im Raum bleibt konstant**.**

1.10 *Visuelle Stabilität*

Wie bereits in den vorangegangenen Kapiteln erwähnt, besteht die visuelle Informationsaufnahme vorwiegend aus einer Sequenz von visuellen „Momentaufnahmen“, die in intersakkadischen Fixationen entstanden sind. Diese visuellen „Momentaufnahmen“ unterscheiden sich sowohl in Bezug auf ihre zeitliche Erfassung als auch in ihrer räumlichen Anordnung, da mit jeder Sakkade andere Objekte in die Fovea abgebildet werden. Zusätzlich differiert der visuelle Informationsgehalt, weil die Aufnahmen aus unterschiedlich hoch auflösenden Arealen auf der Netzhaut hervorgehen. Wie eine Integration zeitlicher, räumlicher und qualitativ unterschiedlicher Bilder zu einer stabilen und kontinuierlichen Raumwahrnehmung möglich wird, ist schon seit Jahren im Interesse der wissenschaftlichen Forschung.

1.10.1 Aufrechterhaltung präsakkadischer Information

In den späten 70er- und frühen 80er-Jahren wurde angenommen, dass der Erhalt der visuellen Stabilität durch eine Art von Verschmelzung visueller Information hervorgerufen werden kann. Hierzu sollte visuelle Information in beobachter-unabhängigen (allozentrischen) Koordinaten in einem Zwischenspeicher hinterlegt werden. In dem von McConkie und Rayner (1976) beispielsweise postulierten Speicher („integrative visual buffer“) sollte die visuelle Information aus der vorangegangenen Fixation vollständig (wie in einer Photographie) enthalten sein. Durch die Registrierung der ausgeführten Augenbewegung und durch das Ausrichten der Objekte mit gleichen Objektmerkmalen sollte ein Vergleich der visuellen Information innerhalb des Zwischenspeichers möglich werden (Rayner & Pollatsek, 1983). Demnach erfolgte die Summierung der visuellen Information aus verschiedenen Fixationen sinnbildlich wie beim Aufeinanderlegen von Overheadfolien.

Doch der Nachweis einer solchen spatiotopen Integration konnte in vielen Studien nicht erbracht werden (Irwin, Yantis & Jonides 1983; Bridgeman & Mayer,

1983). Irwin et al. (1983) beispielsweise präsentierten während einer Fixation 12 Punkte aus einer 5 x 5 Matrix und bei der nachfolgenden Fixation weiter 12 Punkte. Wäre eine Integration der visuellen Information aus beiden Fixationen zu einem Gesamtbild von 24 Punkten möglich gewesen, so hätte fehlende Punkt aus der 5 x 5 Matrix einfach zu benennen sein müssen. Die vorgefundene Sensitivität hingegen war sehr gering.

In den Studien, die einen Nachweis einer spatiotopen Integration belegen konnten, stellte sich die gefundene Integration bei genauerer Betrachtung als Artefakt des experimentellen Ablaufs heraus. So waren in der Regel die dargebotenen Stimuli der vorangegangenen Fixation auch bei der nachfolgenden Fixation sichtbar, weil der Phosphor des Monitors nachleuchtete.

Vielen Studien belegen, dass Information über das zukünftige Sakkadenziel bereits präsakkadisch verarbeitet wird. So demonstrierten Pollatsek et al. (1984) beispielsweise, dass sowohl visuelle als auch konzeptionelle Ähnlichkeiten von Objekten die Objektidentifizierung erleichtern können, wenn die Information in der Fixation [n+1] der in der vorangegangenen Fixation [n] entsprach. Auch die Befunde von Khayat et al. (2004) sprechen für eine transsakkadische Informationsverarbeitung. Er ließ Affen schnell aufeinander folgende Sakkaden zu zwei Zielreizen (Doppelsprung Paradigma) ausführen. Die zweite Zielreiz-Position war hierbei nicht vordefiniert, sondern wurde dem Affen durch Verbindungslinien zwischen Punkten signalisiert. Der Affe hatte die Aufgabe zu dem Punkt eine Sakkade auszuführen, zu dem nach der ersten Sakkade (Primärsakkade) die Verbindungslinie keine Lücke aufwies (siehe Abbildung 17). War die Information nach der Primärsakkade identisch mit der vor Sakkadenbeginn, so konnte der Affe die im Anschluss folgende Sakkade schneller ausführen, als wenn die Information zwischen den Sakkaden inkonsistent war oder nach der Primärsakkade erst zur Verfügung stand. Wies beispielsweise eine zuvor durchgängige Verbindungslinie nach der Primärsakkade eine Lücke auf, so konnte die Folgesakkade zum neuen Sakkadenziel erst nach einer längeren Latenzzeit ausgeführt werden. Die Beeinflussung der Latenzzeit ist nur dadurch erklärbar, dass bereits Information über das zukünftige Sakkadenziel transsakkadisch verarbeitet wurde.

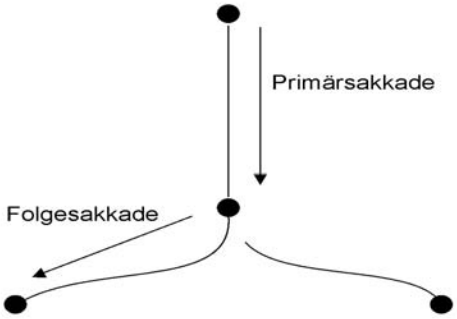


Abbildung 17: Schematische Darstellung der Stimulusanordnung nach dem experimentellen Design von Khayat (2004).

Wenn Information aus der vorangegangenen Fixation über die Sakkade hinweg gespeichert und verarbeitet wird, so kann es sich hierbei um eine vollständige, quasi bildhafte oder um eine abstrakte, den übergeordneten Sinn widerspiegelnde Repräsentation handeln. Der ersten Annahme entsprechend wäre ein Gedächtnisspeicher erforderlich, welcher eine hohe Speicherkapazität aufweist. Bei einer vollständigen Raumrepräsentation würde erwartet werden, dass Veränderungen prä- und postsakkadischer Information unweigerlich zu einer Irritation führen. Diese Eigenschaften treffen jedoch auf die postsakkadische Lokalisation nicht zu. So konnte zum einen gezeigt werden, dass das visuelle System transsakkadische Objektverschiebungen von bis zu 33% der Sakkadenamplitude toleriert, ohne dass eine Bewegungsmeldung hervorgerufen wird (Bridgeman, Hendy & Stark, 1975). Zum anderen führt weder das transsakkadische Verändern von Objektgrößen noch der Wechsel von Groß- und Kleinschreibung innerhalb eines Wortes zu einem störenden Effekt beim Benennen von Gegenständen oder Wörtern (McConkie & Zola, 1979; Rayner et al., 1980). Die geringe Sensitivität gegenüber Veränderungen führte deshalb zu der Meinung, dass nur sehr abstrakte Information aus vorangegangenen Fixationen gespeichert wird.

1.10.2 Das Blanking-Paradigma

Deubel, Schneider und Bridgeman (1996) ließen in ihren Experimenten die Versuchspersonen Sakkaden zu Zielreizen ausführen, ohne dass weitere visuelle Information vorhanden war. Getriggert auf den Beginn der sakkadischen Augenbewegung blendeten sie den Zielreiz für ein variables Zeitintervall aus, so dass am Ende der sakkadischen Bewegung dem visuellen System keine Information zu Verfügung stand. Kehrte der Zielreiz erst kurze Zeit nach dem Sakkadenende zurück, so konnten die Versuchspersonen auch kleinere Verschiebungen des Zielreizes von der ursprünglichen Zielreiz-Position erkennen. Die Sensitivität für Verschiebungen stieg innerhalb eines Ausblendintervalls, auch Blanking-Intervall genannt, von 0-80 ms ab Sakkadenende an (siehe Abbildung 18). Die von Deubel et al. gefundene Zeitspanne von ca. 80 ms nach der Sakkade entspricht hierbei in etwa dem Zeitintervall, innerhalb welchem visuelle Information zum Ausführen von Korrektursakkaden aufgenommen wird.

Auch die Sensitivität für transsakkadische Objektveränderungen kann durch das Blanking-Paradigma gesteigert werden. So konnten Deubel, Schneider und Bridgeman (2002) durch ein gezieltes Blanking mit Sakkadenbeginn zeigen, dass transsakkadische Veränderungen innerhalb der Anordnung schachbrettartig aneinander gereihter Quadraten besser erkannt werden. Die Sensitivität für transsakkadische Veränderungen steigt jedoch nicht an, wenn der Zielreiz bis zum Ende der sakkadischen Augenbewegung sichtbar ist und erst danach ausgeblendet wird, oder wenn das Blanking-Intervall so kurz gewählt ist, dass mit Sakkadenende der Zielreiz bereits wieder eingeblendet ist.

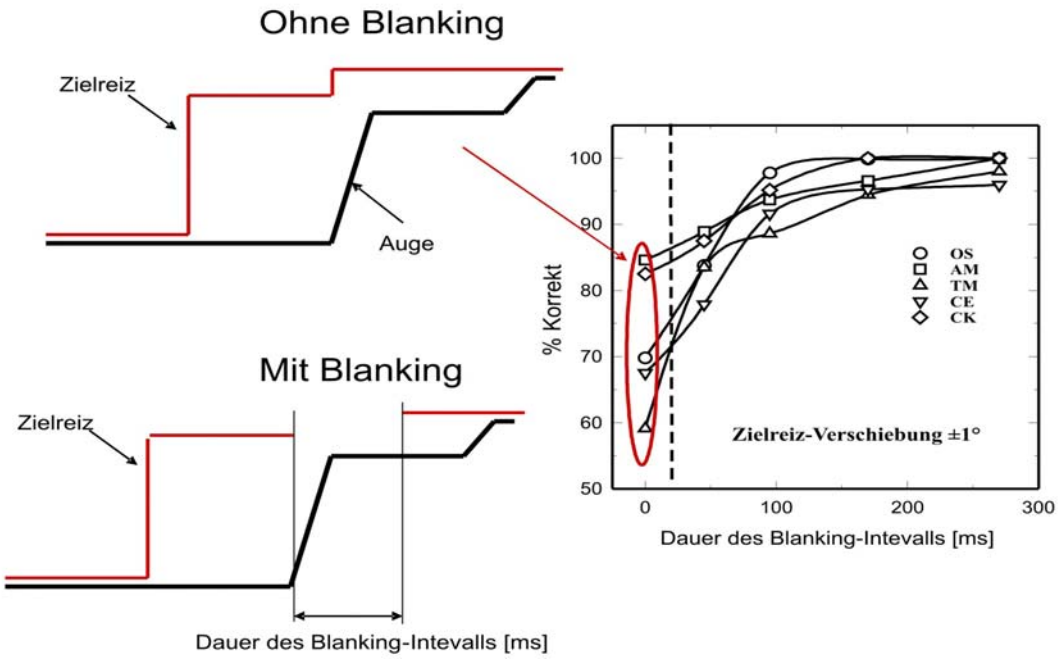


Abbildung 18: Blanking-Paradigma und dessen Auswirkungen auf die Sensitivität für transsakkadische Zielreiz-Verschiebungen.
Links: Zeitlicher Verlauf der Objektdarbietung ohne Blanking-Intervall (oben) und mit Blanking-Intervall (unten). Ist kein Blanking vorhanden wird der kontinuierlich dargebotene Zielreiz mit Sakkadenbeginn verschoben. In der Blanking-Bedingung wird der Zielreiz mit Sakkadenbeginn zusätzlich für ein variables Zeitintervall ausgeblendet.
Rechts: Zeigt die Sensitivitätssteigerung für transsakkadische Zielreiz-Verschiebungen. Je länger das Blanking-Intervall wird, desto besser werden transsakkadische Verschiebungen erkannt. Somit muss Information über die erwartete Zielreiz-Position abrufbar werden. Ist ein Objekt kontinuierlich vorhanden, so scheint diese Abfrage nicht stattzufinden und die Objektbewegungen werden nicht erkannt (Deubel, Schneider & Bridgeman, 1996).

Durch die Ergebnisse des Blanking-Paradigmas zeigt sich, dass die aus dem transsakkadischen Gedächtnis abrufbare Information sehr stark von der mit Sakkadenende vorgefundenen Information abhängig ist. Findet das visuelle System keine Information vor, so scheint es diesem möglich zu sein, zur postsakkadischen Orientierung auf weitere Informationsquellen, wie dem extra-retinalen Signal und der egozentrisch kodierten Zielreiz-Position, zurückzugreifen. Durch das Blanking des Zielreizes wird die visuelle Stabilität nach der Sakkade nicht länger aufrechterhalten und transsakkadische Objektveränderungen werden bewusst wahrgenommen.

Wodurch der postsakkadische Informationsentzug hervorgerufen wird, scheint hierbei eine untergeordnete Rolle zu spielen. So tritt der Blanking-Effekt nicht nur beim Ausblenden des Zielreizes auf, sondern auch beim großflächigen Verdecken der

Zielreizumgebung (Deubel, Schneider & Bridgeman, 2002). Wichtig in diesem Zusammenhang erscheint nur, dass der Informationsentzug durch exogene Manipulationen und nicht durch endogene Prozesse hervorgerufen wird. Ist beispielsweise ein Lidschlag (Blinzeln) der Grund für die fehlende Information am Ende der sakkadischen Augenbewegung, so konnte keine Sensitivitätssteigerung nachgewiesen werden (Deubel, Bridgeman & Schneider, 2004).

Die im vorangegangenen Kapitel 1.10.1 beschriebene Annahme, dass die Information aus der vorangegangenen Fixation nur in sehr abstrakter Form über die Sakkade hinweg erhalten bleibt, bestätigt sich durch die Ergebnisse des Blanking-Paradigmas nicht. Vielmehr scheint bei kontinuierlicher Darbietung kein vollständiger Abruf der gespeicherten Information stattzufinden.

1.10.3 Referenz-Objekte

Ist am Ende der sakkadischen Augenbewegung ein Objekt in der näheren Zielreizumgebung vorhanden, so geht der Blanking-Effekt verloren, auch wenn der Zielreiz selber mit Sakkadenbeginn kurzzeitig ausgeblendet wird. Die vorgefundene visuelle Information dient nun dem visuellen System für die weitere Lokalisation als ein Bezugspunkt bzw. Referenz-Objekt.

Wie Deubel, Schneider und Bridgeman (2002) zeigten, spielt es hierbei nicht zwingend eine Rolle, dass das zur Lokalisation herangezogene Objekt schon vor Sakkadenbeginn dargeboten wurde. In ihrem Experiment präsentierten sie nur während des Blanking-Intervalls des Zielreizes ein aufgabenirrelevantes Objekt, auch Distraktor genannt. Dieser Distraktor erschien mit Sakkadenbeginn in der Nähe der ursprünglichen Zielreiz-Position und verschwand wieder, sobald der Zielreiz nach 250 ms zurückkehrte. Die Ergebnisse zeigten, dass zur Beurteilung der Zielreiz-Position die Versuchspersonen sich immer an der Position des Distraktors orientierten. Waren beide Positionen identisch, so wurde der Zielreiz als unbewegt beurteilt. Wichen die Positionen voneinander ab, führte dies zu einer wahrgenommenen Bewegung (siehe Abbildung 19).

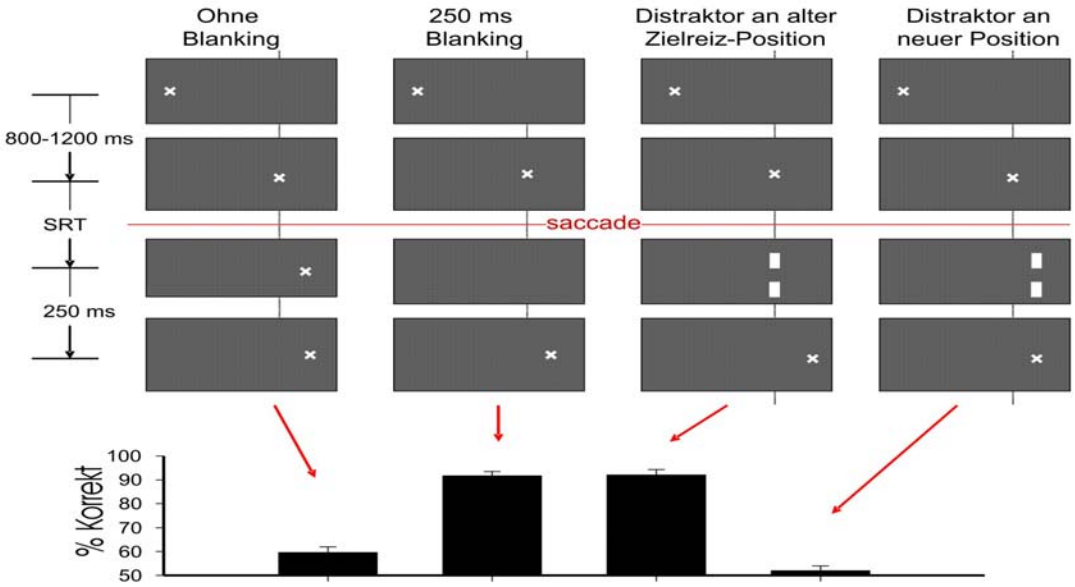


Abbildung 19: Wirkung von postsakkadischer Information auf die Objektlokalisation. Wird der Zielreiz kontinuierlich dargeboten, so ist ein Erkennen von transsakkadischen Zielreiz-Verschiebungen kaum möglich (links). Das Blanking-Paradigma hingegen lässt eine exakte Zielreiz-Lokalisation zu (zweite von links). Die Sensitivität für Zielreiz-Verschiebungen ist ebenfalls hoch, wenn ein aufgabenirrelevantes Objekt am Ort des Sakkadenzieles für die Zeit des Zielreiz-Blanking präsentiert wird, da die zurückerwartete Zielreiz-Position durch den Distraktor gekennzeichnet wird (zweite von rechts). Erscheint der Distraktor hingegen versetzt zum Sakkadenziel, so wird der Zielreiz an dessen Position zurückerwartet und die Erkennbarkeit von transsakkadischen Objektverschiebung sinkt (rechts) (Deubel, Schneider & Bridgeman, 2002).

In den Bedingungen, in welchen die Distraktor-Position mit der präsakkadischen Zielreiz-Position zusammenfiel, erhöhte sich somit die Erkennbarkeit von Zielreiz-Verschiebungen. Erschien der Distraktor jedoch nicht an der ursprünglichen Zielreiz-Position, sondern versetzt dazu, so wurde auch der postsakkadisch wiederkehrende Zielreiz nicht an seiner ursprünglichen Position, sondern an der des Distraktors zurückerwartet. Kehrte der Zielreiz nach dem Blanking-Intervall an die ursprüngliche Position zurück, so wurde der unbewegte Zielreiz als bewegt beurteilt. Der versetzt erschienene Distraktor induzierte somit eine Scheinbewegung des Zielreizes.

In einer weiteren Studie untersuchte Deubel (2004) die Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation in Abhängigkeit von dem metrischen Abstand zwischen Distraktor und Zielreiz. Präsakkadisch erschienen Zielreiz und Distraktor gleichzeitig. Der Distraktor wurde in unterschiedlichen horizontalen als auch vertikalen Abständen zum Zielreiz präsentiert. Sobald die Versuchsperson eine Sakkade zum Zielreiz ausführte,

wurde der Zielreiz für ein Zeitintervall von 200 ms ausgeblendet und der Distraktor konnte um unterschiedlich große Beträge verschoben werden. Der genaue experimentelle Aufbau ist in Abbildung 20 dargestellt.

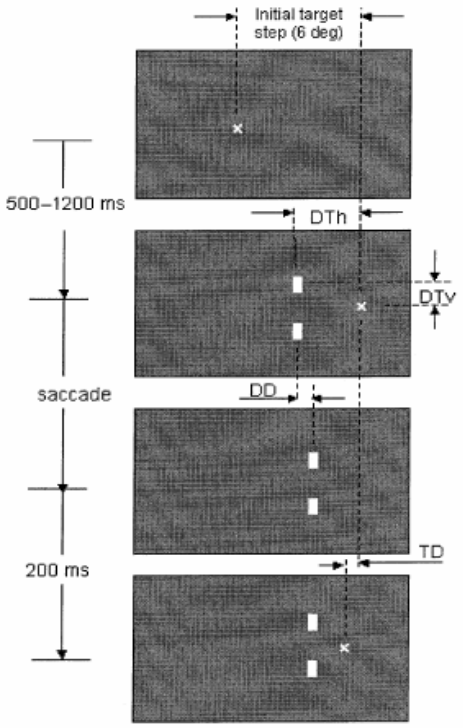


Abbildung 20: Experimentelles Paradigma von Deubel (2004). Gleichzeitig mit dem Zielreiz (±6°) erschien ein Distraktor, dessen Position sowohl horizontal als auch vertikal zum Zielreiz variiert wurde (horizontal Distractor-Target distance DTh; vertical Distraktor-Target distance DTv). Mit Sakkadenbeginn wurde der Zielreiz für ein Zeitintervall von 200 ms ausgeblendet und der kontinuierlich präsentierte Distraktor wurde verschoben (Distractor displacement DD=0°, ±1°). Nach dem Blanking kehrte der Zielreiz versetzt zur seiner ursprünglichen Position zurück (Target displacement TD: ±0,4°, ±1°).

Sollte die transsakkadische Verschiebung des Distraktors nicht wahrgenommen werden, so ist zu vermuten, dass der postsakkadisch wiederkehrende Zielreiz in der gleichen relativen Anordnung, wie präsakkadisch präsentiert, zum Distraktor zurückerwartet wird. Wie stark ein Distraktor bei der Lokalisation als Referenz dient, kann durch die Beeinflussung der Zielreiz-Beurteilung bestimmt werden. Je stärker sich das visuelle System am Distraktor orientiert, desto mehr sollte die Größe der induzierten Scheinbewegung der Größe der Distraktor-Verschiebung entsprechen.

Darüber hinaus vermutete Deubel, dass mit zunehmendem Abstand von Distraktor und Zielreiz die Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation durch die transsakkadischen Distraktor-Verschiebungen abnimmt. Abbildung 21 zeigt exemplarisch die Beeinflussung der postsakkadischen Zielreiz-Lokalisation für zwei mögliche Distraktor-Zielreiz-Abstände. Hierbei zeigte sich, dass bei gleich großen Zielreiz-Verschiebungen die wahrgenommene Bewegungsbeurteilung von der

postsakkadischen Distraktor-Position abhängig war. Je nachdem in welche Richtung der Distraktor verschoben wurde, wurde der Zielreiz an unterschiedlichen Positionen zurückerwartet.

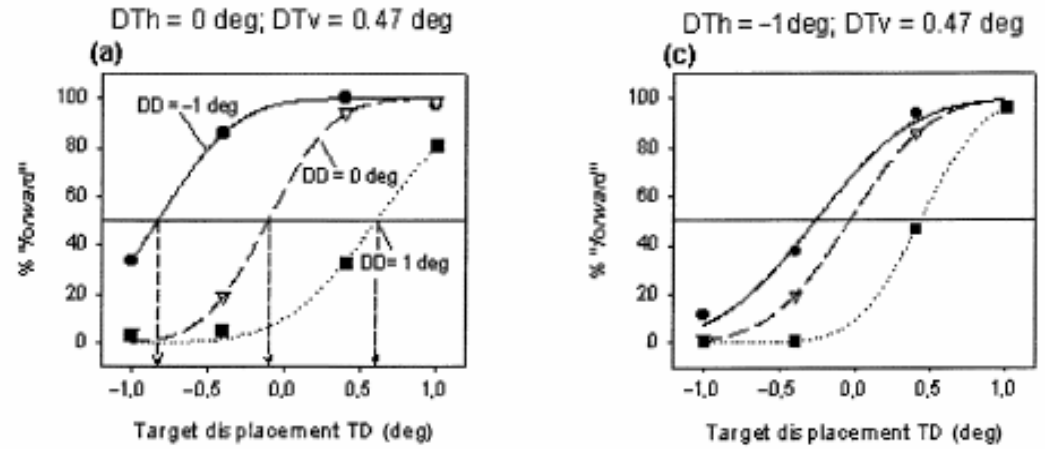


Abbildung 21: Einfluss der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung auf die Zielreiz-Lokalisation. Links befand sich der Distraktor präsakkadisch ohne horizontalen Versatz zum Zielreiz. Rechts betrug der horizontale Versatz -1°. Somit befand sich der Distraktor in Sakkadenrichtung vor dem Zielreiz. Verschiebungen des Distraktors in Sakkadenrichtung (positiv) führten zu einer geringeren Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen in die gleiche Richtung und umgekehrt. Der 50%-Wert der psychometrischen Funktion spiegelt die Position wieder, an der es zu keiner wahrgenommenen Zielreiz-Verschiebung käme und somit ein unbewegter Zielreiz zurückerwartet würde. Die erwartete postsakkadische Zielreiz-Position, so zeigte sich, ist abhängig vom Abstand des Distraktors zum Zielreiz und von der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung (Deubel, 2004).

Wie viel Gewicht der relativen Anordnung von Distraktor und Zielreiz bei postsakkadischen Lokalisation beigemessen wird, kann durch die Größe der induzierten Scheinbewegung ermittelt werden. Die Größe der induzierten Scheinbewegung entspricht der Zielreiz-Verschiebung bei welcher der Zielreiz als unbewegt beurteilt wird. Diese ist in der Abbildung 21 mit den Pfeilen angedeutet. Mathematisch können die 50%-Werte durch ein Bootstrap-Verfahren ermittelt werden (vgl. Kapitel 3.5).

Wird die Größe der induzierten Scheinbewegung in Abhängigkeit von der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung dargestellt, so kann an der Regressionsgeraden die Stärke der Referenz-Wirkung bestimmt werden (siehe Abbildung 22). Je stärker ein Distraktor die postsakkadische Zielreiz-Lokalisation beeinflusst, desto mehr entsprechen die induzierten Scheinbewegungsgrößen der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung) und die Steigung der Regressionsgeraden betragt 1.

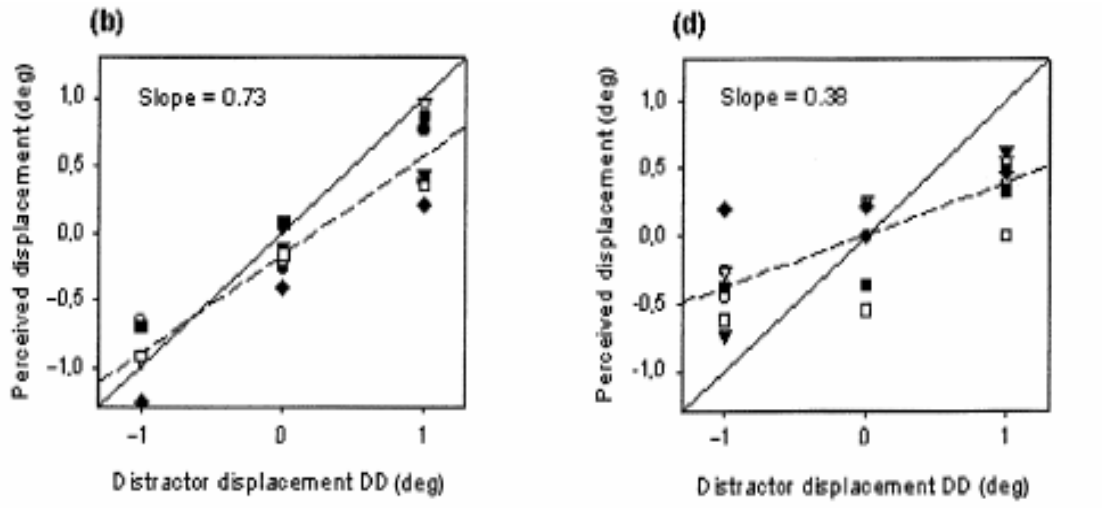


Abbildung 22: Regressionsgeraden durch die jeweils erwarteten Zielreiz-Positionen einzelner Versuchspersonen bei den drei möglichen Distraktor-Verschiebungen. Die linke Graphik zeigt eine deutliche höher Abhängigkeit der Zielreiz-Lokalisation von der Distraktor-Verschiebung (Steigung=0,73) als die recht Graphik (Steigung =0,38). Der geringe Einfluss der Distraktor-Verschiebung auf die Zielreiz-Lokalisation erklärt sich über den größeren präsakkadischen Abstand zwischen Distraktor und Zielobjekt (rechts: DTh=0°; links: DTh=-1°) (Deubel, 2004).

Der Einfluss von Distraktor-Verschiebungen in Abhängigkeit vom metrischen Abstand zwischen Distraktor und Zielreiz kann aus den Ergebnissen von Deubel wie folgt beschrieben werden:

Je näher der Distraktor am Sakkadenziel liegt, desto stärker orientiert sich das visuelle System postsakkadisch am Distraktor, und desto stärker wird die Lokalisation des verzögert wiederkehrenden Zielreizes über die präsakkadische Anordnung von Distraktor und Zielreiz bestimmt. Bei horizontalen Sakkaden scheinen mit dem Zielreiz ausgerichtete Distraktoren besonders hilfreich für die postsakkadische Orientierung zu sein. So nahm mit zunehmendem vertikalem Abstand von Distraktor und Zielreiz die Referenz-Wirkung des Distraktors wesentlich langsamer ab als bei einem gleich großen horizontalen Versatz (siehe Abbildung 23).

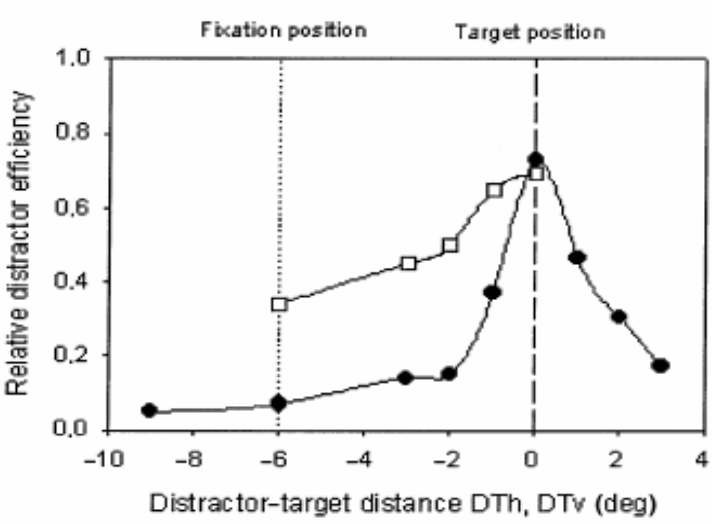


Abbildung 23: Stärke des als Referenz-Objekt dienenden Distraktors in Abhängigkeit von dessen präsakkadischem Abstand zur Zielreiz-Position. Die Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation nimmt mit zunehmendem horizontalem Abstand zwischen Distraktor und Zielreiz stärker ab, als bei einem gleich großen vertikalen Abstand zwischen Distraktor und Zielreiz (Deubel, 2004).

1.10.4 Eigenschaften transsakkadischer Gedächtnisrepräsentationen

Wie die Lokalisation anhand von Referenz-Objekten gezeigt hat, orientiert sich das visuelle System nach den Sakkaden überwiegend an der allozentrisch (beobachter-unabhängig) kodierten Raumrepräsentation. Diese Annahme stützen weitere Befunde. Irwin (1991) beispielsweise konnte nachweisen, dass die Erkennbarkeit von Veränderungen innerhalb einer Punkte-Matrix nicht davon beeinflusst wurde, ob die Matrix über die Sakkade hinweg ihre Position wechselte oder prä- und postsakkadisch an der gleichen Stelle dargeboten wurde. Wäre die über die Sakkade aufrechterhaltene Gedächtnisrepräsentation der Matrix egozentrisch (also die absolute Position jedes Objektes separat) kodiert gewesen, so hätte die Erkennungsleistung beim Wechsel der Matrix-Position deutlich reduziert sein müssen. Eine gleich hohe Sensitivität für Veränderungen kann nur erklärt werden, wenn die Objektanordnung innerhalb der Matrix in allozentrisch kodierter Form gespeichert wurde.

Die allozentrisch kodierte Gedächtnisrepräsentation scheint für die Aufrechterhaltung der Raumkontinuität eine bedeutende Rolle zu spielen. So konnte auch Verfaillie (1997) nachweisen, dass Änderungen der Bewegungsrichtung einer Person, die nur aufgrund von Lichtern an den Gelenken sichtbar war („point-light walker“), leichter erkannt wurden, wenn weitere gleich ausgestattete Personen hinzugefügt und diese somit als Referenz dienten. Ähnliches konnten auch Hayhoe, Lachter und Feldman (1991) nachweisen. Sie ließen Versuchspersonen in völliger Dunkelheit nacheinander Sakkaden zu kurz hintereinander aufleuchtenden Punkten ausführen. Diese waren in Form eines Dreiecks angeordnet. Am Ende jedes Durchganges sollten die Versuchspersonen beurteilen, ob die Spitze des Dreiecks mittig zur Basis lag oder ob diese nach rechts bzw. nach links versetzt war. Die Versuchspersonen konnten diese Aufgabe ausführen, jedoch waren sie signifikant besser, wenn ihnen während der Präsentation zusätzlich ein Punkt dargeboten wurde. Hayhoe et al. vermuteten, dass die Form des Dreiecksform mit der kontinuierlichen Darbietung eines zusätzlichen Punktes deshalb besser beurteilt werden konnte, weil dieser dem visuellen System als Referenz diente. Ohne den Referenz-Punkt musste eine

Speicherung der Objektanordnung über egozentrische Koordinaten erfolgen, mit ihm hingegen war eine allozentrische Kodierung möglich.

Um die Anordnungen der kurz aufeinander aufleuchtenden Punkte beurteilen zu können, mussten die gespeicherten Positionen zudem längere Zeit nach den Sakkaden abrufbar gewesen sein. Auch Irwin (1991) wies nach, dass präsakkadische Information noch lange nach der Sakkade abrufbar ist. So war die Sensitivität der Versuchspersonen für transsakkadische Veränderungen innerhalb der Punkte-Matrix unabhängig davon, ob die Präsentation der zweiten Punkte-Matrix unmittelbar nach dem Sakkadenende erfolgte oder ob diese bis zu einem Zeitintervall von 5000 ms verzögert wurde. Irwin bezeichnete daher die Speicherung der transsakkadischen Gedächtnisrepräsentation als besonders langlebig. Er postulierte auch, dass die über die Sakkade hinweg gespeicherte Information viele Eigenschaften aufweist, die ebenso für das visuelle Kurzzeitgedächtnis charakteristisch sind. Sowohl bei dem visuellen Kurzzeitgedächtnis als auch bei dem transsakkadischen Gedächtnis handelt es sich um eine undetaillierte Gedächtnisrepräsentation, die nicht an absolute Positionen im Raum gebunden ist. Beide Gedächtnisrepräsentationen sind darüber hinaus in ihrer Speicherkapazität begrenzt. Irwin (1992) wies nach, dass nur drei bis vier Einheiten, bezogen auf die Raumzuordnung und Identifizierung eines Objektes („position-plus-identity units“), über die Sakkade hinweg gespeichert und postsakkadisch abgerufen werden konnten. Nach Irwin ist es deshalb vorstellbar, dass beide Speicherformen identisch sind.

Wie wichtig für die postsakkadische Orientierung eine abstrakte, allozentrische Kodierung der Objekte zueinander wird, wenn die über die Sakkade hinweg gespeicherte Information begrenzt ist, zeigen die Experimente von Germeys et al. (2004). Sie untersuchten die Erkennbarkeit von transsakkadischen Objektverschiebungen in Abhängigkeit von der Anzahl der präsentierten Objekte. Würde jedes Objekt bezogen auf die Raumzuordnung und Identifizierung separat kodiert werden, quasi als eine Einheit („position-plus-identity units“), so müsste die Erkennbarkeit von Verschiebungen bei mehr als vier Objekten deutlich abnehmen. Germeys et al. fanden, dass die Sensitivität für Verschiebungen mit zunehmender Anzahl der in Frage kommenden Objekte abnahm. Diese sank jedoch weder linear mit der Anzahl der dargebotenen Stimuli, noch fiel die Erkennungsleistung bei einer Überschreitung einer bestimmten Anzahl von dargebotenen Objekten auf Zufallsniveau.

Somit musste die Aufrechterhaltung der dargebotenen Objekte über eine allozentrisch kodierte Repräsentation erfolgt sein, anstatt in Form von einzelnen Objekteinheiten. Dies bestätigte sich auch darin, dass die Erkennungsleistung von Objektverschiebungen deutlich geringer wurde, wenn einzelne Objekte der Konfiguration bei der postsakkadischen Darbietung fehlten. Eine besondere Bedeutung scheint hierbei dem Sakkadenstart- bzw. Landepunkt zuzufallen. Fehlten diese markanten Objekte, die scheinbar als Referenz dienten, so war die Detektion des verschobenen Objektes reduziert.

Eine besondere Gewichtung der Objekte, die sich in unmittelbarer Nähe des Landepunktes der Sakkade befinden, zeigte sich bereits in deren höherer Referenz-Wirkung (Deubel, 2004). Grund für die Gewichtung ist sehr wahrscheinlich die mit jeder Sakkaden einhergehende Aufmerksamkeitsverlagerung zum Sakkadenziel. Deubel und Schneider (1996) zeigten, dass jeder Sakkade eine obligatorische Aufmerksamkeitsverlagerung zum Zielreiz vorangeht. In ihrem experimentellen Paradigma sollten die Versuchspersonen nicht nur Sakkaden zu den Zielreizen, sondern gleichzeitig eine Diskiminationsaufgabe ausführen. So verwandelte sich 60 ms nach dem Startsignal der Sakkade die dargebotene Zahlenreihen bestehend aus zehn neutralen Distraktoren der Form ⊟ in neun Distraktoren der Formen ⊒ oder ⊑ und einen Diskriminationsreiz, welcher entweder die Form eines ∃ oder eines ∈ haben konnte. Mit Sakkadenbeginn verschwanden sowohl die Distraktoren als auch der Diskriminationsreiz wieder. Die Ergebnisse ihrer Studie zeigten eindeutig, dass die Erkennungsleistung dann am höchsten war, wenn der Diskriminationsreiz sich am Ort des Sakkadenzieles befand. Das Vorwissen über die Position des Diskriminationsreizes konnte die Sensitivität nur gering steigern, wenn dieser nicht mit der Position des Sakkadenzieles übereinstimmte. Hieraus schlossen Deubel und Schneider, dass es nicht möglich ist, die Aufmerksamkeit von dem Ort des Sakkadenzieles zu trennen.

Nur bei unbewussten, reflexartigen Sakkaden scheint es möglich, Aufmerksamkeit vom Sakkadenlandepunkt zu trennen. Sollen beispielsweise Sakkaden nicht zum Zielreiz, sondern auf die entgegengesetzt Richtung ausgeführt werden (Antisakkadenaufgabe) und wird trotzdem eine Sakkade zum Zielreiz (Prosakkade) ausgeführt, so ist, wenn die Versuchsperson sich nicht über ihren Fehler bewusst ist, die

Diskriminationsleistung am Landepunkt der Sakkade niedriger als an dem geplanten Antisakkadenort (Deubel, Mokler, Fischer & Schneider, 1999).

Wie groß der Aufmerksamkeitsfokus um das Sakkadenziel ist, hängt von der Art des Zielreizes ab. So konnten Ditterich, Eggert und Straube (2000) zeigen, dass der Fokus der Aufmerksamkeit von der Größe der dargebotenen Stimuli abhängt. Sie präsentierten als Sakkadenzielreiz entweder ein gewöhnliches kleines Zielkreuz oder einen großen Ring, bei dem die Versuchspersonen instruiert waren, in die nicht markierte Mitte des Ringes zu blicken. Erschien zusätzlich zum Sakkadenziel noch ein weiterer Testreiz, auf den die Versuchspersonen so schnell wie möglich mit einem Tastendruck reagieren sollten, so war die Reaktionszeit niedriger, wenn eine Sakkade zum Mittelpunkt des Ringes ausgeführt wurde. Dies ist insoweit erstaunlich, da sich der Testreiz immer gleich weit vom Mittelpunkt des Ringes bzw. vom Zielkreuz befand (siehe Abbildung 24).

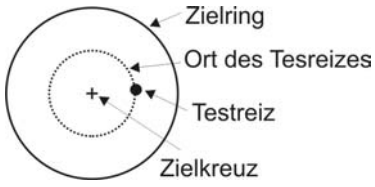


Abbildung 24: Zeigt die von Ditterich et al. (2000) verwendeten Zielreize: ein Kreuz bzw. einen Ring. Während die Versuchspersonen Sakkaden zu einem der Zielreize ausführte, wurde ihnen ein Testreiz in fester Entfernung präsentiert, auf den sie so schnell wie möglich mit einem Tastendruck reagieren sollten.

Im transsakkadischen Gedächtnis befindet sich demnach vorwiegend visuelle Information, die vor Sakkadenbeginn im Aufmerksamkeitsfokus lag. Über die Sakkade hinweg wird diese aufmerksamkeitsbasierte Information in Form einer undetaillierten, abstrakten Gedächtnisrepräsentation aufrechterhalten. Somit lässt sich auch der Befund von Rayner et al. (1980) erklären, dass die Wortbenennung nicht durch den Wechsel der Groß- und Kleinschreibung innerhalb eines Wortes während der Sakkaden beeinflusst wurde. Da die Kapazität der aufrechterhaltenen Information begrenzt ist, wird die Information überwiegend allozentrisch abgelegt. Darüber hinaus scheint das visuelle System unter bestimmten Bedingungen die Fähigkeit zu besitzen, Information über egozentrisch kodierte Objektpositionen abzurufen, wie das Blanking-Paradigma zeigte. Somit entspricht in der Regel die abgerufene Information bei der postsakkadischen Lokalisation nicht der gesamten gespeicherten oder abrufbaren Information.

1.10.5 Null-Hypothese

Deubel, Schneider und Bridgeman (1996) postulierten, dass das visuelle System während sakkadischer Augenbewegungen stets davon ausgeht, dass die Welt stabil bleibt. Diese Annahme bezeichneten sie als Null-Hypothese oder „build-in assumption". Nach Deubel, Schneider und Bridgeman beginnt das visuelle System mit Sakkadenende zuerst innerhalb eines Bereiches um den Landepunkt der Sakkade nach den im transsakkadischen Gedächtnis gespeicherten Objektmerkmalen zu suchen. Hierbei verlässt es sich vorwiegend auf einen Vergleich der allozentrisch und abstrakt gespeicherten Objektmerkmalen. Werden hierbei keine Änderungen festgestellt, so bleibt die Null-Hypothese bestehen und Objektverschiebungen und -veränderungen bleiben unerkannt. Ein Abruf der egozentrisch kodierten Objektpositionen, die eine Beurteilung der absoluten Positionen im Raum ermöglichen, erfolgt nicht solange die Null-Hypothese aufrechterhalten wird.

Zum Zusammenbruch der Null-Hypothese kommt es erst, wenn ein Vergleich prä- und postsakkadischer Information nicht stattfinden kann oder dieser fehlgeschlagen ist. So wird beispielsweise die Annahme der visuellen Stabilität aufgegeben, wenn die transsakkadischen Objektverschiebungen so groß waren, dass der postsakkadisch abgesuchte Bereich verlassen wurde. Gleiches gilt bei Änderungen der allozentrisch oder abstrakt gespeicherten Objektmerkmalen oder beim großflächigen Verdecken der Zielregion.

Die Null-Hypothese ist vermutlich eine Strategie, um die visuelle Information möglichst effizient zu verarbeiten. Wie Niemeier et al. (2003) nachwies, besteht zwischen der Sensitivität für transsakkadische Objektverschiebungen und der Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion einer Sakkade eine lineare Korrelation. Somit ist der vom visuellen System abgesuchte Bereich nicht immer gleich groß. Deubel und Bridgeman (eingereicht) postulieren, dass dieser eher ellipsenförmig als rund beschrieben werden kann.

Die Annahme einer stabilen Welt scheint als eine Art Schutzmechanismus zu dienen, damit bei ungenau ausgeführten Sakkaden die Welt nicht ins Wanken gerät. Denn ein Vergleich egozentrisch kodierter Objektpositionen würde vermutlich, wie

schon Grüsser, Krizic und Weiss (1987) zeigten, zu lange dauern (vgl. Kapitel 1.3). Zudem wäre zum Aufrechterhalten mehrerer egozentrisch kodierten Objektpositionen die Kapazität des transsakkadischen Gedächtnisses zu gering.

1.10.6 Neuere Theorien zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität

Gibson (1966) und MacKay (1973) argumentierten, dass zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität unter natürlichen Bedingungen eine Verrechnung der retinalen Bildbewegung mit einem extra-retinalen Signal, wie in den „Cancellation Theories“ (vgl. Kapitel 1.3) postuliert, nicht nötig sei, da die relativen Anordnungen der dargebotenen Objekte über die Sakkade hinweg aufrechterhalten werden. Einige neuere Studien wie beispielsweise die „reference object theory“ von Deubel et al. (Deubel & Schneider 1994; Deubel et al., 1996, 1998) und die „saccadic target theory“ von McConkie und Currie (1996; Currie et al., 2000) basieren auf der Annahme, dass der Region um das Sakkadenziel eine besondere Bedeutung bei der postsakkadischen Lokalisation zukommt. Nach diesen Theorien durchläuft das visuelle System zur Erhaltung der visuellen Stabilität mit jeder neuen Fixation verschiedene Verarbeitungsstufen. Zuerst wird die Position des Sakkadenzieles bestimmt und wichtige Merkmale zu dessen Identifizierung im transsakkadischen Gedächtnis gespeichert. Zusätzlich zu der Zielreizinformation wird auch Information bezüglich der relativen (allozentrischen) Objektanordnung, der um den Landepunkt der Sakkade gelegenen Objekte, sowie deren übergeordneten Objektmerkmale in der transsakkadischen Gedächtnisrepräsentation abgelegt (Deubel, 2004).

Nachdem die Sakkade zum Zielreiz ausgeführt wurde, beginnt das visuelle System innerhalb eines begrenzten Bereiches um den Landepunkt, nach Übereinstimmungen zu suchen. Hierbei beginnt in der Regel die Suche mit der Identifizierung des Zielreizes. Wird der Zielreiz gefunden und keine Änderungen zwischen der postsakkadischen Information und der abstrakten, allozentrisch kodierten Gedächtnisrepräsentation entdeckt, so geht das visuelle System stets von einer stabilen Umwelt aus (Null-Hypothese). Ein Abruf der extra-retinalen Signale zur postsakkadischen Orientierung findet nicht statt.

Findet das visuelle System mit Ende der sakkadischen Augenbewegung das Sakkadenziel nicht, so sucht es nach Übereinstimmungen mit weiterer im transsakkadischen Gedächtnis gespeicherter Information. Hierbei scheint der zeitliche

Aspekt, innerhalb dessen Kongruenzen zwischen prä- und postsakkadischen Information vom visuellen System vorgefunden werden, für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität besonders wichtig. Wie der Befund von Deubel et al. (1998 2002; Deubel, 2004) zeigt, werden die mit Sakkadenende zuerst gefundenen Objekte für die weitere Lokalisation als Referenz herangezogen. Hierbei ist hervorzuheben, dass dem Objekt, welches zuerst aufgefunden wird, sogar ein höheres Gewicht bei der Beibehaltung der visuellen Stabilität beigemessen wird, als dem Sakkadenziel selbst. Wird beispielsweise der Zielreiz für ein kurzes Zeitintervall ausgeblendet und kehrt nach dem Ende der Sakkaden zurück, so findet eine Beurteilung seiner Position über die allozentrisch kodierten Objektanordnung statt. Diese Information ist auch lange nach der Sakkade noch abrufbar, wie bereits die Befunde von Irwin (1991) gezeigt haben. Bei der Beurteilung der Position von zeitlich verzögert präsentierten Objekten konnte zudem gezeigt werden, dass die über die Sakkade aufrechterhaltene Gedächtnisrepräsentation nicht unweigerlich durch visuelle Information der neuen Fixation gelöscht wird.

Kann die gespeicherte mit der postsakkadisch vorhandenen Information nicht verglichen werden, weil wie im Blanking-Paradigma keine visuelle Information vorgefunden wird, oder weil die Zielregion großflächig verdeckt ist, so bricht die Null-Hypothese zusammen. Gleiches gilt, wenn sich die vom visuellen System vorgefundene Information nicht innerhalb des tolerierten Bereiches befindet. Ist die Null-Hypothese außer Kraft gesetzt, so kann das visuelle System zur postsakkadischen Lokalisation weitere Information abrufen, wie die egozentrisch kodierten Objektpositionen und das extra-retinale Signal. Diese können dann zusammen mit der neuen afferenten Information verglichen werden. Jede sich hierbei ergebene Differenz führt zu einer bewusst wahrgenommen Objektverschiebung oder -veränderung.

2 Zielsetzung der Arbeit

Die vorliegende Arbeit soll die Rolle von visuellen Referenzen bei der Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität gezielt untersuchen. Im Vordergrund der Untersuchungen steht dabei das Interesse, die über die Sakkade hinweg gespeicherte Information und die zur Lokalisation abrufbare sensorische Information genauer zu charakterisieren. Zu diesem Zwecke wurde in den nachfolgenden Experimenten systematisch die dem visuellen System prä- und postsakkadisch zur Verfügung stehende Information variiert und deren Auswirkungen auf die transsakkadische Lokalisation von zeitlich verzögert präsentierten Objekten bestimmt. Die experimentalpsychologischen Experimente gliedern sich hierbei in die folgenden drei Themenschwerpunkte auf:

Interaktion allozentrisch und egozentrisch kodierter Gedächtnisrepräsentation bei der postsakkadischen Lokalisation

Im ersten Forschungsschwerpunkt dieser Arbeit wird die Bedeutung von Information über egozentrisch und allozentrisch kodierte Objektpositionen aus der vorangegangenen Fixation bei der postsakkadischen Lokalisation genauer analysiert. Erstmalig sollte gezielt untersucht werden, inwieweit es beim Abruf der egozentrisch und allozentrisch kodierten Information am Ende der Sakkade zu einer Interaktion der beiden Gedächtnisrepräsentationen kommen kann.

Um dieser Fragestellung nachzugehen, wurde in den Experimenten durch die systematische Veränderungen der prä- und postsakkadisch dargebotenen Stimuli ein immer größer werdender Widerspruch zwischen den absoluten prä- und postsakkadisch vorgefundenen Objektpositionen hervorgerufen. Dies konnte beispielsweise durch unterschiedlich große transsakkadische Verschiebungen eines Objektes (Distraktors) oder durch die Präsentation eines zusätzlichen postsakkadischen Distraktors erreicht werden. Um eine Interaktion beider Informationsquellen bei der postsakkadischen Orientierung nachzuweisen, wurden die Auswirkungen des größer werdenden

Widerspruches in Bezug auf die Referenz-Wirkung eines Distraktors bzw. auf die Lokalisation eines kurzzeitig mit Sakkadenbeginn ausgeblendeten Zielreizes analysiert.

Sollte es dem visuellen System aufgrund der größeren Diskrepanz zwischen prä- und postsakkadisch vorgefundenen Objekt-Positionen möglich sein, bei der Orientierung nach der Sakkade die egozentrisch kodierte Gedächtnisrepräsentation stärker zu gewichten, so sollte die zurückerwartete Zielreiz-Position weniger durch die postsakkadisch vorgefundene/n Distraktor-Position/en beeinflusst werden. Wird hingegen die allozentrisch kodierte Gedächtnisrepräsentation zur Orientierung stärker abgerufen, dann sollte der Zielreiz an derjenigen Position relativ zu dem mit Sakkadenende vorgefundenen Distraktor zurückerwartet werden, die der Anordnung der Objekte vor der Sakkade entsprach. Somit kann anhand der Fehllokalisation des Zielreizes die zur Lokalisation abgerufene sensorische Information bestimmt werden. Die Größe der Fehllokalisation des Zielreizes (induzierte Scheinbewegung) entspricht umso mehr der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung, je stärker der Distraktor als Referenz genutzt und zur postsakkadischen Lokalisation die allozentrisch kodierte Gedächtnisrepräsentation abgerufen wurde. Bei einer Interaktion der beiden Informationsquellen sollte folglich nachweisbar sein, dass mit zunehmender Diskrepanz die Referenz-Wirkung eines Distraktors und die Größe der induzierten Scheinbewegung abnehmen.

Bedeutung der präsakkadischen Information für die postsakkadische Lokalisation

Die Tatsache, dass bei der postsakkadischen Lokalisation allozentrisch und/oder egozentrisch kodierte Objektpositionen herangezogen werden können, zeigt, dass visuelle Information aus der vorangegangen Fixation über die Sakkade hinweg gespeichert wird. Der zweite Forschungsschwerpunkt dieser Arbeit dient dazu, die gespeicherte und abrufbare präsakkadische Information genauer zu charakterisieren. In den Experimenten wurde daher die Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation bestimmt, die durch gezielte Veränderungen der präsakkadischen Distraktor-Zielreiz-Anordnung entstanden. Wird ein zeitlich verzögert präsentierter Zielreiz an unterschiedlichen

Positionen zurückerwartet, obwohl postsakkadisch exakt die gleiche Objektanordnung vorgefunden wird, so kann diese Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation nur auf die Veränderung der präsakkadisch dargebotenen Distraktor-Zielreiz-Anordnung zurückzuführen sein. Die Größe der gefundenen Beeinflussung ermöglicht zudem, Aussagen über die jeweilige Relevanz der präsakkadischen Information zu treffen.

Auswirkungen von zeitlicher Verfügbarkeit visueller Information auf die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität

Für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität bei sakkadischen Augenbewegungen ist die mit Sakkadenende vorgefundene Information besonders wichtig. Wie Deubel, Schneider und Bridgeman (1996, 2002) gezeigt haben, ist eine exakte postsakkadische Lokalisation eines Zielreizes möglich, wenn mit Sakkadenende kein Vergleich der gespeicherten mit der vorgefundenen Information erfolgen kann (Blanking-Paradigma, vgl. Kapitel 1.10.2). Ist hingegen visuelle Information postsakkadisch in der Nähe des Landepunktes der Sakkade vorhanden, so wird die Position eines kurzzeitig ausgeblendeten Zielreizes immer relativ zu den vorhandenen und als Referenz dienenden Objekten beurteilt. Der dritte Forschungsschwerpunkt dieser Arbeit untersucht deshalb systematisch die Entstehung von Referenz-Objekten. Hierbei gab es drei Zielsetzungen:

Ersten sollte analysiert werden, wie viel Zeit zwischen der Präsentation zweier postsakkadischer Objekte liegen muss, damit ein Objekt für die Lokalisation des anderen als Referenz dient.

Zweitens sollte überprüft werden, ob Objekte auch dann als Referenz herangezogen werden, wenn unmittelbar nach dem Sakkadenende keine visuelle Information vorhanden ist. Hierzu wurden mit Sakkadenbeginn alle Objekte für unterschiedlich lange Zeitintervalle ausgeblendet. Es wurde vermutet, dass unter diesen Bedingungen bereits ein Abruf der extra-retinalen Signale vor dem Zurückkehren der Objekte stattgefunden hat und somit die exakte Lokalisation aller, unabhängig von deren zeitlichen Wiederkehren, möglich sein sollte.

Drittens sollte untersucht werden, ob die unter Punkt zwei gefundene Lokalisation der Objekte in Abhängigkeit von ihrem zeitlichen Erscheinen auf einer allgemeingültigen Strategie des visuellen Systems basiert, da die sakkadische Augenbewegung bereits einige Zeit beendet war, ehe die visuelle Information dargeboten wurde. Daher sollte auch erstmals unter Fixationsbedingungen systematisch die Auswirkung zeitlicher Verfügbarkeit visueller Information auf die Lokalisation von Objekten untersucht werden.

3 Allgemeine Methodik

3.1 *Präsentation der Stimuli*

Alle in den Experimenten verwendeten Stimuli wurden auf einem 21 Zoll Farbmonitor (CONRAC 7550 C21) mit einer Auflösung von 1024 x 768 Pixel und einer Bildwiederholungsrate von 100 Hz dargeboten. Die Stimulusdarbietungen aller durchgeführten Experimente wurden mit einem IBM kompatiblen 486 PC kontrolliert und gesteuert. Dieser enthielt eine TIGA Graphikkarte (KONTRAST 8000). Die Helligkeit des Bildschirmhintergrundes betrug während der Experimente konstant 2,2 cd/m². Alle dargebotenen Stimuli hatten eine Helligkeit von 25 cd/m². Wie bereits durch Wolf und Deubel (1993) gezeigt werden konnte, fällt durch die konstante Hintergrundhelligkeit das Nachbild der Stimuli innerhalb von 10 ms bis auf 0,4% des Kontrastunterschiedes. In allen Experimenten war somit sicher gestellt, dass die aufgezeichneten Daten nicht durch Effekte des Phosphorabbaus beeinträchtigt wurden.

3.2 *Erfassung der Augenbewegungen*

Während der Stimulusdarbietungen wurden die Augenbewegungen mittels eines SRI 5.5 Generation Dual-Purkinje-Image (DPI) Eyetrackers (Crane & Steel 1985) erfasst. Das Messverfahren basiert auf dem von Cornsweet und Crane entwickeltem Prinzip. Hierbei wird ein Infrarotlichtstrahl in der Pupille der Versuchsperson fokussiert und die Bewegungen des ersten Purkinjebildes (Reflexion auf der Hornhautoberfläche) mit denen des vierten Purkinjebildes (Reflexion auf der Linsenrückfläche) ins Verhältnis gesetzt. Dieses Verfahren ermöglicht es, Kopf- und Augenbewegungen aufgrund der Bewegungsrichtung der Reflexbilder zu unterscheiden. Bei reinen Kopfbewegungen kommt es zu einer gleichgerichteten Verschiebung der Reflexbilder in Bewegungsrichtung. Bei Rotationen des Augapfels hingegen verschiebt sich nur das erste Purkinjebild in Bewegungsrichtung. Die Reflexion auf der konkaven Linsenrückfläche wandert indes in die entgegengesetzte Richtung. Aufgrund der Differenz der beiden Reflexionen kann nun die Größe der Augenbewegung unabhängig von Kopfbewegungen ermittelt werden. Der DPI-Eyetracker misst die Augenbewegungen mit einer Frequenzbandbreite von mindestens 250 Hz und einer Genauigkeit von ca. 20`` r.m.s. (root mean square). Der Messbereich, in welchem das Gerät Augenbewegungen verfolgen kann, beträgt auch bei der Ausführung sakkadischer Augenbewegungen mehr als 15°.

Jeder Experimentblock begann mit der Kalibrierung des DPI-Eyetrackers. Hierzu wurde zuerst ein Fixationskreuz in der Mitte des Bildschirmes dargeboten, um die Nullposition beim Blick geradeaus festzulegen. Danach folgten acht weitere Fixationspunkte, die kreisförmig auf einem Durchmesser von 12° angeordnete waren. Nach der Kalibrierung lag die Genauigkeit über alle Messpunkte bei mindestens 5` und das Signal-Rausch-Verhältnis betrug nicht mehr als 1`. Die Signale des DPI-Eyetrackers wurden mit einer Frequenz von 400 Hz digitalisiert und auf dem IBM kompatiblen 486 PC abgespeichert.

Durch digitale Differenzierung der abgetasteten Augenpositionssignale konnte die Geschwindigkeit der Augenbewegungen bestimmt werden. Der Beginn der sakkadischen Augenbewegungen wurde immer dann durch das System detektiert, wenn

die Geschwindigkeit von 30°/s überschritten wurde. Für eine auf die Augenbewegung zeitlich abgestimmte Darbietung der Stimuli ist eine frühzeitige Erkennung des Sakkadenbeginns besonders wichtig. In früheren Experimenten konnte nachgewiesen werden, dass durch die Trägheit der Augenlinse die Signale des DPI-Eyetrackers bei den Sakkaden von der wahren Augenposition abweichen können (Deubel & Bridgeman, 1995). Im Gegensatz zum ersten Purkinjebild verschiebt sich das vierte Purkinjebild zeitlich verzögert, da die hohe Beschleunigung des Augapfels bei Sakkadenbeginn nur über die elastischen Zonularfasern auf die Linse übertragen wird. Die Detektion des Sakkadenbeginns kann sich infolgedessen bis zu 10 ms verzögern. Eine entsprechende Ungenauigkeit wird auch am Sakkadenende gefunden. Hier kommt es aufgrund der Trägheit der Augenlinse zu einem Nachschwingen. Daher deuten die abgetasteten Augenpositionssignale noch eine Bewegung an, obwohl der Augapfel seine Bewegung bereits beendet hat.

3.3 *Versuchspersonen*

Alle Teilnehmer an den Experimenten waren Studenten der Ludwig-Maximilians-Universität in München. Die Versuchspersonen wurden für ihre Mitarbeit an den Experimenten bezahlt. Sie erhielten 9,- € pro Stunde. Voraussetzung für die Teilnahme an den Experimenten war die Erreichung einer normalen Sehschärfe unkorrigiert oder mit Kontaktlinsen.

3.4 *Versuchsdesign*

Alle Experimente fanden in einem abgedunkelten Raum statt. Die Versuchspersonen betrachteten die dargebotenen Stimuli binokular aus einer Entfernung von 80 cm. Um Kopfbewegungen der Versuchspersonen einzuschränken, wurden Kopf- und Kinnstützen verwendet. Nach jedem absolvierten Block eines Experimentes hatte die Versuchsperson ca. 5 min Pause. Die Länge eines Blockes betrug im Durchschnitt ca. 10 min, so dass in einer Sitzung, die eine Stunde dauerte, in der Regel 3-4 Blöcke durchgeführt werden konnten.

Jeder Block eines Experimentes begann mit der Präsentation eines Fixationskreuzes in der Bildschirmmitte. In den Experimenten ohne Augenbewegungen blieb dieses zur Unterstützung der Fixation bis zum Ende des Durchganges sichtbar. Bei allen anderen Experimenten wurde das Fixationskreuz nach einem variablen Zeitintervall durch einen Sakkadenzielreiz abgelöst.

Die Versuchspersonen hatten nach jeder Darbietung einer für das Experiment jeweils typischen Stimulussequenz die Aufgabe, eine Frage zur Stimulusdarbietung zu beantworten. Hierbei gab es grundsätzlich nur zwei Antwortalternativen (two-alternative forced-choice Prozedur [2AFC]). Zum Beurteilen der dargebotenen Stimuli diente ein Tastenbrett. Das Tastenbrett bestand aus fünf Antworttasten, von denen während der Experimente jedoch immer nur zwei aktiv waren. Zur statistischen Auswertung wurden die gedrückten Antworttasten mit der jeweilig dargebotenen Durchgangessequenz sowie die Augenbewegungsdaten durch den IBM kompatiblen 486 PC erfasst und abgespeichert.

Nachdem die Versuchsperson die Frage mittels Tastendruck beantwortet hatte, verschwanden alle Stimuli und der neue Versuchsdurchgang begann wieder mit der Präsentation eines Fixationskreuzes. Dieses befand sich nun nicht mehr in der Mitte des Bildschirmes, sondern an der Zielreiz-Position des vorangegangenen Durchganges. Durch diese Abwandlung in der Präsentation wurde erreicht, dass die Stimulusdarbietung auf dem gesamten Bildschirm erfolgte. Die ständig wechselnde Ausgangsposition diente dazu, dass die Versuchspersonen auch bei Wiederholungen von experimentellen Bedingungen keine Orientierungshilfen hatten. Jede experimentelle

Bedingung wurde des Weiteren innerhalb eines Blockes immer auch um den vertikalen Meridian gespiegelt präsentiert. Hierdurch wurde sichergestellt, dass die für die einzelne Bedingung typische Stimulussequenz gleich häufig im rechten und linken Gesichtsfeld dargeboten wurde. Die Präsentation der Stimuli war begrenzt auf einen zentralen Bereich von 750 x 500 Pixel, sodass mindestens ein Abstand von 3,72° zum Bildschirmrand bestand. Alle experimentellen Bedingungen wurden pro Block randomisiert dargeboten.

3.5 *Datenanalyse und statistische Auswertung*

Im Anschluss an die Experimente folgte eine Offline-Analyse der aufgezeichneten Augenpositionssignale. Zur Filterung der Rohdaten und zur Detektion von Sakkaden wurden eigens entwickelte C/C^{++}-Programme verwendet. Somit konnten sakkadische Parameter wie beispielsweise Sakkadenlatenzen, Sakkadendauer und Start- bzw. Landepunkte von Sakkaden genau bestimmt werden.

Von der statistischen Analyse wurden Durchgänge ausgeschlossen, in denen der Eyetracker die Pupille der Versuchsperson verlor oder die Augenbewegung nicht dem experimentellen Paradigma entsprach. Die statistische Auswertung erfolgte mit dem frei verfügbaren Statistikprogramm R (Ihaka & Gentleman, 1996; Ripley, 2001). Die gespiegelten, aber ansonsten identischen experimentellen Bedingungen, die dazu dienten, die Stimuluspräsentation gleich häufig in beiden Gesichtsfeldern darzubieten, wurden in der statistischen Auswertung zusammengefasst.

Alle Varianzanalysen wurden mit einem Signifikanzniveau von 5% gerechnet. In der Ergebnisdarstellung wird der *F*-Wert mit den Freiheitsgraden sowie der *p*-Wert angegeben.

In einigen Analysen wurde ein Bootstrap-Verfahren verwendet, um die induzierte Scheinbewegungsgröße des Zielreizes ermitteln zu können. Das Bootstrap-Verfahren ist eines der bekanntesten Resampling-Verfahren. Es wurde erstmalig von Efron (1979) vorgestellt. Resampling-Verfahren dienen insbesondere dazu, die Verteilung der Stichprobenfunktion zu schätzen, wenn die Wahrscheinlichkeitsverteilung einer Stichprobenfunktion oder Teststatistik nicht (mit vertretbarem Aufwand) bestimmt werden kann. Auf der Grundlage der vorhandenen Daten werden durch Simulationsverfahren große Anzahlen von (Pseudo-Zufalls-) Datensätzen erzeugt (resampling). Die in dem simulierten Modell erzeugten Datensätze sollen dann vor allem Aufschluss über die „wahre Verteilung“ der Stichprobe geben.

4 Interaktion allozentrisch und egozentrisch kodierter Gedächtnisrepräsentation bei der postsakkadischen Lokalisation

In den nachfolgenden Experimenten soll der Einfluss von Distraktoren auf die Zielreiz-Lokalisation näher untersucht werden. Es ist bekannt, dass Objekte, die mit Sakkadenende präsentiert werden, einen Einfluss auf die Lokalisation anderer Objekte nehmen können, besonders, wenn diese zeitlich verzögert dargeboten werden. In den anschließenden Experimenten soll deshalb die Wirkung von Objektverschiebungen und/oder des Auftauchens weiterer Distraktoren auf einen kurzzeitig mit der Sakkade ausgeblendeten Zielreiz untersucht werden. Als Maß für die Beeinflussung dient die Größe der induzierten Scheinbewegung des Zielreizes. Scheinbewegungen können beispielsweise entstehen, wenn kontinuierlich dargebotene Objekte transsakkadisch verschoben werden. Aufgrund der Annahme, dass die Welt während sakkadischer Augenbewegungen stabil ist (Null-Hypothese, vgl. Kapitel 1.10.5), werden solche transsakkadischen Verschiebungen von Referenz-Objekten nicht bemerkt. Der zeitlich verzögert präsentierte Zielreiz hingegen, der anhand der relativen Anordnungen zum Referenz-Objekt lokalisiert wird, erscheint auch ohne prä- und postsakkadischen Versatz plötzlich als bewegt.

4.1 *Allgemeiner experimenteller Ablauf*

Im Nachfolgenden soll das experimentelle Design der anknüpfenden Experimente ausführlicher erläutert werden. Abbildung 25 zeigt beispielhaft den experimentellen Ablauf der Reizdarbietung und gibt einen Überblick über die verwendeten Zeit- und Distanzbezeichnungen sowie deren Abkürzungen.

Zu Beginn jedes Durchganges wurde ein Fixationskreuz für ein variables Zeitintervall von 500-1000 ms dargeboten. Dies hatte die Form eines Pluszeichens (+) mit einem Durchmesser von 0,2°. Gleichzeitig mit dem Erlöschen des Fixationskreuzes

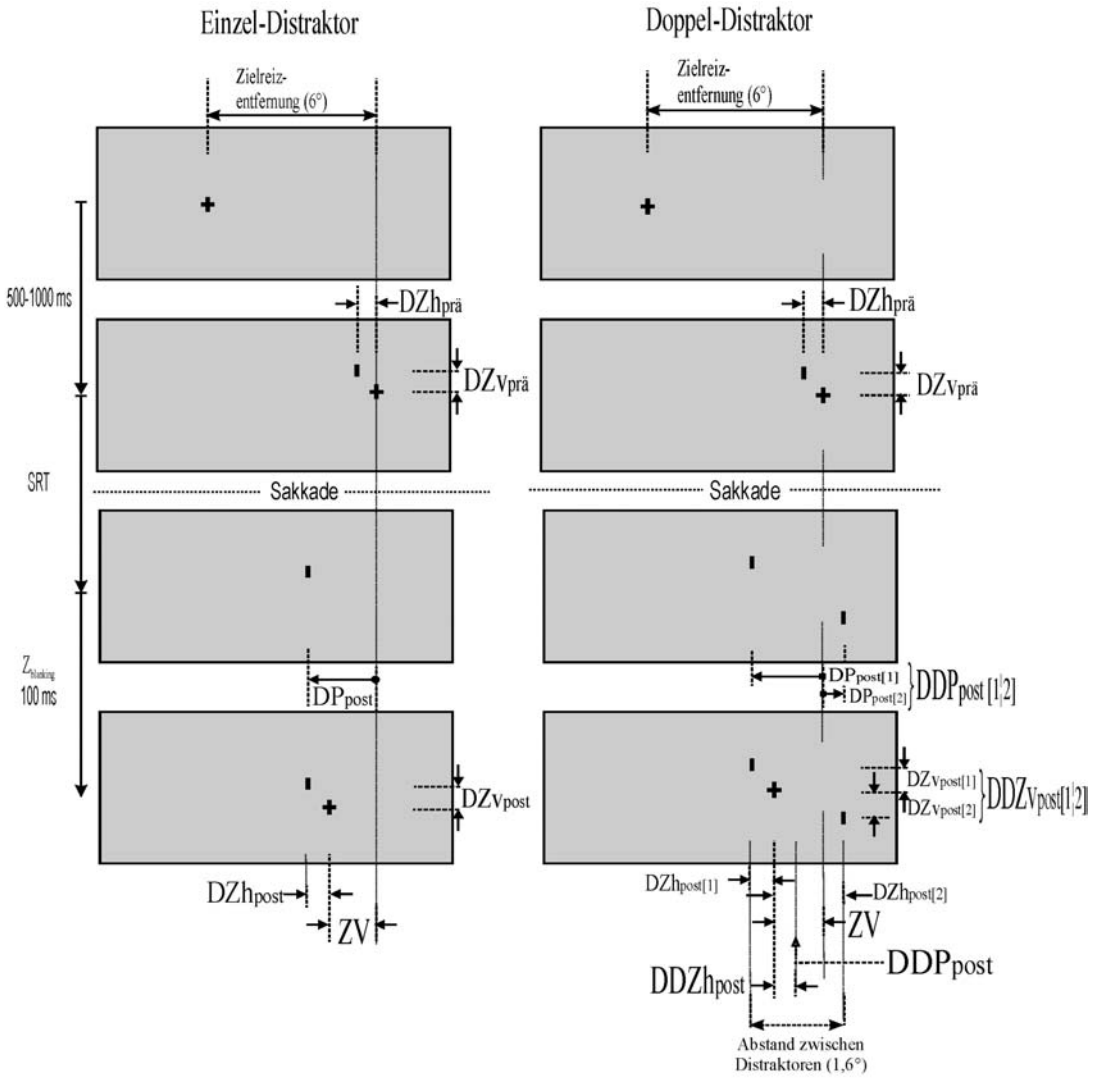
erschien ein Sakkadenzielreiz in einer Entfernung von ±6° auf dem horizontalen Meridian. Der Zielreiz war in Form und Größe identisch mit dem Fixationskreuz. Die Versuchspersonen waren instruiert, nach Erscheinen des Zielreizes so schnell wie möglich zu diesem zu blicken. Andere mit dem Zielreiz präsentierte Objekte, die aber für die Aufgabe der Versuchsperson irrelevant waren, werden im Folgenden als Distraktor bezeichnet. Alle Distraktoren hatten die Form eines aufrechten Rechtecks mit den Maßen 0,11° x 0,22° (Breite x Höhe). Ihre präsakkadische Position wird immer relativ zum Zielreiz angegeben. Somit ergeben sich für die präsakkadische Positionsbeschreibung eines Distraktors immer zwei Distraktor-Zielreiz-Abstände, den vertikalen präsakkadischen Distraktor-Zielreiz-Abstand ($DZv_{prä}$) und den horizontalen präsakkadischen Distraktor-Zielreiz-Abstand ($DZh_{prä}$). Bei einem positiven $DZv_{prä}$ wurde der Distraktor oberhalb, bei einem negativen $DZv_{prä}$ unterhalb des Sakkadenzieles präsentiert. $DZh_{prä}$ ist positiv, wenn sich der Zielreiz in Sakkadenrichtung hinter dem Distraktor befindet, und negativ, wenn der Zielreiz vor dem Distraktor liegt. Der Beginn der nachfolgenden Stimulusdarbietung war auf die von der Versuchsperson ausgeführte Augenbewegung getriggert. Somit entspricht die präsakkadische Darbietungszeit des Zielreizes und der weiteren Stimuli der Latenz der Sakkade. Dieses Zeitintervall wird in den Graphiken als sakkadische Reaktionszeit (SRT) bezeichnet. Mit der Beschleunigung des Auges über 30°/s (Detektion des Sakkadenbeginns) wurde der Zielreiz für ein konstantes Zeitintervall ausgeblendet. Dieses Zielreiz-Blanking ($Z_{blanking}$) betrug 100 ms.

In Abhängigkeit vom Experiment wurden mit Sakkadenende entweder ein oder zwei Distraktoren dargeboten. Die Position eines postsakkadisch präsentierten Distraktors (DP_{post}) wird durch die Distanz vom ursprünglichen Sakkadenzielort beschrieben. Ein positiver Wert von DP_{post} resultiert aus einer Position des Distraktors, der in Sakkadenrichtung hinter dem Sakkadenzielort liegt. Entsprechend lag ein Distraktor bei negativem DP_{post} näher zum ursprünglichen Fixationsort. In den Experimenten, in denen zwei DP_{post} dargeboten wurden, wird die Position des näher zum ursprünglichen Fixationsort gelegenen Distraktors als $DP_{post[1]}$ bezeichnet. $DP_{post[1]}$ und $DP_{post[2]}$ können auch als Einzel-Positionen des Doppel-Distraktors ($DDP_{post[1|2]}$) zusammengefasst werden. In allen Experimenten mit zwei postsakkadischen Distraktoren betrug die Distanz zwischen $DP_{post[1]}$ und $DP_{post[2]}$ 1,6°. Die Position des

Mittelpunktes der postsakkadisch dargebotenen Einzel-Distraktoren wird als postsakkadische Doppel-Distraktor-Position (DDP_{post}) bezeichnet und wird mit der Distanz zu der ursprünglichen Zielreiz-Position beschrieben.

Der nach der Zeit $Z_{blanking}$ zurückkehrende Zielreiz erschien immer relativ zu dem/n postsakkadisch vorhandenen Distraktor/en. Das heißt, die Größe zwischen prä- und postsakkadischer Zielreiz-Position, die auch Zielreiz-Verschiebung (ZV) genannt wird, ist von DP_{post} oder bei zwei Distraktoren von DDP_{post} abhängig. In jedem Experiment gab es fünf mögliche postsakkadische Distraktor-Zielreiz-Abstände, die sich aus dem Abstand zwischen dem postsakkadisch vorhandenen Distraktor und dem zurückkehrenden Zielreiz ergaben. Der Distraktor-Zielreiz-Abstand wurde in einen horizontalen (DZh_{post}) und einen vertikalen (DZv_{post}) unterteilt. Analog verhält es sich bei Präsentation eines Doppel-Distraktors. Die sich ergebenden $DZh_{post[1]}$ und $DZh_{post[2]}$ bzw. $DZv_{post[1]}$ und $DZv_{post[2]}$ wurden zu einem horizontalen postsakkadischen Doppel-Distraktor-Zielreiz-Abstand ($DDZh_{post}$) bzw. zu einem vertikalen postsakkadischen Doppel-Distraktor-Zielreiz-Abstand ($DDZv_{post}$) zusammengefasst. Da die Zielreiz-Position durch die Position des/der postsakkadisch präsentierten Distraktors/en bestimmt wurde, weist ein positiver DZh_{post}/$DDZh_{post}$ darauf hin, dass der Zielreiz in Sakkadenrichtung hinter DP_{post}/DDP_{post} präsentiert wird, entsprechend liegt bei einem negativen Wert der Zielreiz davor. Bei einem positiven DZv_{post}/$DDZv_{post}$ liegt der/die Distraktor/en oberhalb, bei einem negativen unterhalb des Sakkadenzieles.

Am Ende jedes Durchganges sollten die Versuchspersonen die Bewegungsrichtung des Zielreizes während der Sakkade in Bezug auf die ursprüngliche Sakkadenrichtung mittels Tastendrucks beurteilten. Es gab hierbei zwei Antwortalternativen: der Zielreiz hat sich in Sakkadenrichtung („vorwärts“) oder entgegengesetzt der Sakkadenrichtung („rückwärts“) verschoben. Nach dem Drücken der Antworttaste verschwand der Distraktor und der Zielreiz diente als Fixationskreuz für den nächsten Durchgang.



$DZh_{prä}$	präsakkadischer Distraktor-Zielreiz-Abstand horizontal
$DZv_{prä}$	präsakkadischer Distraktor-Zielreiz-Abstand vertikal
DP_{post}	postsakkadische Distraktor-Position
$DP_{post[1]}$	näher zum ursprünglichen Fixationsort gelegene DP_{post}
$DP_{post[2]}$	weiter entfernt zum ursprünglichen Fixationsort gelegene DP_{post}
$DDP_{post[1\|2]}$	Einzel-Distraktor-Positionen des postsakkadischen Doppel-Distraktors
DDP_{post}	postsakkadische Doppel-Distraktor-Position
DZh_{post}	postsakkadischer Distraktor-Zielreiz-Abstand horizontal
$DDZh_{post}$	postsakkadischer Doppel-Distraktor-Zielreiz-Abstand horizontal
DZv_{post}	postsakkadischer Distraktor-Zielreiz-Abstand vertikal
$DDZv_{post}$	postsakkadischer Doppel-Distraktor-Zielreiz-Abstand vertikal
ZV	Zielreiz-Verschiebung
$Z_{blanking}$	Zielreiz-Blanking
SRT	Sakkadische Reaktionszeit (Sakkadenlatenz)

Abbildung 25: Übersicht der verwendeten Zeit- und Distanzbezeichnungen.

4.2 *Experiment 1 - Einfluss der Größe transsakkadischer Distraktor-Verschiebungen*

4.2.1 Fragestellung

Um die visuelle Stabilität nach den Sakkaden aufrechtzuerhalten, geht das visuelle System davon aus, dass sich die Welt während sakkadischer Augenbewegungen nicht verändert (Null-Hypothese, vgl. Kapitel 1.10.5). Mit dem Sakkadenende vorgefundene Objekte werden deshalb als stabil wahrgenommen, auch wenn diese transsakkadisch bis zu 33% der Sakkadenamplitude verschoben wurden (Bridgeman et al., 1975). Die geringe Sensitivität für transsakkadische Verschiebungen kann jedoch die wahrgenommene Stabilität maßgeblich beeinflussen. So zeigten Deubel et al. (1998, 2002), dass ein transsakkadisch verschobenes Objekt (Distraktor), welches mit Sakkadenende vorgefunden wurde, Einfluss auf einen mit Sakkadenbeginn ausgeblendeten Zielreiz hat. Der Zielreiz wurde gemäß der präsakkadischen relativen Objektanordnung (allozentrisch kodierte Gedächtnisrepräsentation) nicht mehr an seiner ursprünglichen Position zurückerwartet. Vielmehr induzierte der stabil wahrgenommene Distraktor eine Scheinbewegung des verzögert zurückkehrenden Zielreizes (vgl. Kapitel 1.10.3).

In Experiment 1 sollte die Stärke der Beeinflussung (=Referenz-Wirkung) eines transsakkadisch verschobenen Distraktors auf die postsakkadische Lokalisation weiter untersucht werden. Die Referenz-Wirkung des Distraktors wurde hierbei anhand der induzierten Scheinbewegung eines kurzeitig ausgeblendeten Zielreizes bestimmt. Je stärker die Referenz-Wirkung eines Distraktors bei der postsakkadischen Lokalisation ist, desto mehr entspricht die Größe der induzierten Scheinbewegung der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung. In Experiment 1 stand vor allem die Frage im Vordergrund, ob die Stärke der Referenz-Wirkung eines Distraktors immer konstant bleibt, solange der Distraktor am Ende der Sakkade in dem vom visuellen System abgesuchten Bereich vorgefunden wird. Um dies zu untersuchen, wurde ein Distraktor transsakkadisch um unterschiedlich große Beträge innerhalb des Toleranzbereiches

verschoben. Sollte sich das visuelle System trotz der zunehmenden Diskrepanz zwischen der absoluten räumlichen Position des prä- und postsakkadisch präsentierten Distraktors beim Beurteilen der Zielreiz-Position immer gleichermaßen an der allozentrisch kodierten Objektanordnung orientieren, so sollte die Referenz-Wirkung des Distraktors konstant bleiben. Die durch den Distraktor induzierte Scheinbewegung müsste sich entsprechend linear zur Größe der Distraktor-Verschiebung verhalten.

Im Gegensatz hierzu könnte zwischen induzierter Scheinbewegungsgröße und Größe der Distraktor-Verschiebung ebenfalls ein nicht-lineares Verhältnis vermutet werden. In diesem Falle stiege zwar mit zunehmender transsakkadischer Distraktor-Verschiebung auch die induzierte Scheinbewegung an, jedoch wäre das Verhältnis beider Größen zueinander nicht konstant. Grund für diese Annahme ist die Existenz der egozentrisch kodierten Zielreiz-Position und das extra-retinale Signal, welche zusammen mit der afferenten Information eine exakte Lokalisation der Objekte ermöglichen könnten. Zwar wurde ein Abruf dieser Information bisher nur im Blanking-Paradigma (vgl. Kapitel 1.10.2) nachgewiesen, dennoch könnte eine Meldung über die größere Diskrepanz zwischen prä- und postsakkadischer Distraktor-Position zu einer Interaktion zwischen allozentrisch und egozentrisch kodierter Gedächtnisrepräsentation führen. Eine mögliche Interaktion sollte sich in einer Abnahme der Referenz-Wirkung des Distraktors mit zunehmender transsakkadischer Distraktor-Verschiebung auf die Zielreiz-Lokalisation äußern.

4.2.2 Experimentelles Paradigma

Die Präsentation der Stimuli beruhte auf dem in Kapitel 4.1 erläuterten experimentellen Design. Abbildung 26 stellt exemplarisch eine für Experiment 1 typische Stimulussequenz dar. Mit Erlöschen des Fixationskreuzes erschienen in einer Distanz von 6° ein Zielreiz und ein Distraktor. Es gab präsakkadisch keinen horizontalen Versatz zwischen Zielreiz und Distraktor ($DZh_{prä}$: 0°). Prä- und postsakkadisch wurde in Experiment 1 immer nur ein Distraktor präsentiert. Dieser befand sich während der gesamten Sequenz oberhalb des Zielreizes ($DZv_{prä}$: +0,5°, DZv_{post}: +0,5°). Mit der Detektion der Sakkade wurde der Zielreiz ausgeblendet

($Z_{blanking}$: 100 ms) und der Distraktor auf eine von fünf möglichen Positionen verschoben. Am Ende jedes Durchganges beurteilte die Versuchsperson die Bewegungsrichtung des nach dem Blanking-Intervall zurückkehrenden Zielreizes in Bezug auf die ausgeführte Sakkadenrichtung (in Sakkadenrichtung =„vorwärts“; entgegen der Sakkadenrichtung =„rückwärts“).

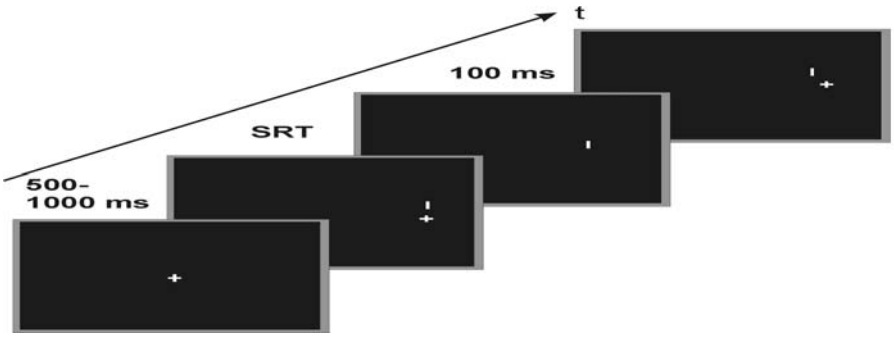


Abbildung 26: Ablauf der Stimulusdarbietung für einen typischen Durchgang von Experiment 1. Der Zielreiz mit darüber angeordnetem Distraktor diente dem Auslösen einer Sakkade. Mit Sakkadenbeginn wurde der Zielreiz für ein Zeitintervall von 100 ms ausgeblendet und der Distraktor um unterschiedlich große Beträge verschoben. Die Aufgabe der Versuchsperson bestand darin, die Bewegungsrichtung des zurückkehrenden Zielreizes relativ zur Sakkadenrichtung zu beurteilen.

Die genauen postsakkadischen Distraktor- und Zielreiz-Positionen können der Abbildung 27 entnommen werden. Es gab fünf mögliche postsakkadische Distraktor-Positionen (DP_{post}: 0°; ±0,8°; ±1,6°). Für die drei näher am ursprünglichen Landepunkt der Sakkade gelegenen Distraktor-Positionen (DP_{post}: 0°; ±0,8°) lagen die fünf Zielreiz-Positionen symmetrisch um den Distraktor verteilt (DZh_{post}: 0°; ±0,4°; ±0,8°).

Bei den beiden DP_{post} ±1,6° wurde auf eine symmetrische Anordnung der möglichen Zielreiz-Positionen relativ zum Distraktor verzichtet. Die fünf möglichen Zielreiz-Positionen wurden stattdessen um 0,4° in Richtung des ursprünglichen Sakkadenzieles verschoben. Somit ergaben sich:

DP_{post}	**DZh_{post}**
+1,6°	-1,2°; -0,8°; -0,4°; 0°; +0,4°
-1,6°	-0,4°; 0°; +0,4°; +0,8°; +1,2°

Die asymmetrische Verschiebung bei den beiden DP_{post} ±1,6° wurde vorgenommen, um den vom visuellen System abgesuchten Bereich* möglichst nicht zu verlassen und somit die Null-Hypothese des visuellen Systems weiter bestehen zu lassen. Findet das visuelle System am Ende einer Sakkade die erwarteten Objekte nicht innerhalb, sondern außerhalb des abgesuchten Bereiches, wird die Null-Hypothese aufgegeben, und das visuelle System greift nun zur Lokalisation auf die extra-retinalen Signale zurück. Hierdurch wird eine Beurteilung der Zielreizbewegung ohne Zuhilfenahme des Distraktors möglich und der Distraktor verliert jegliche Referenz-Wirkung.

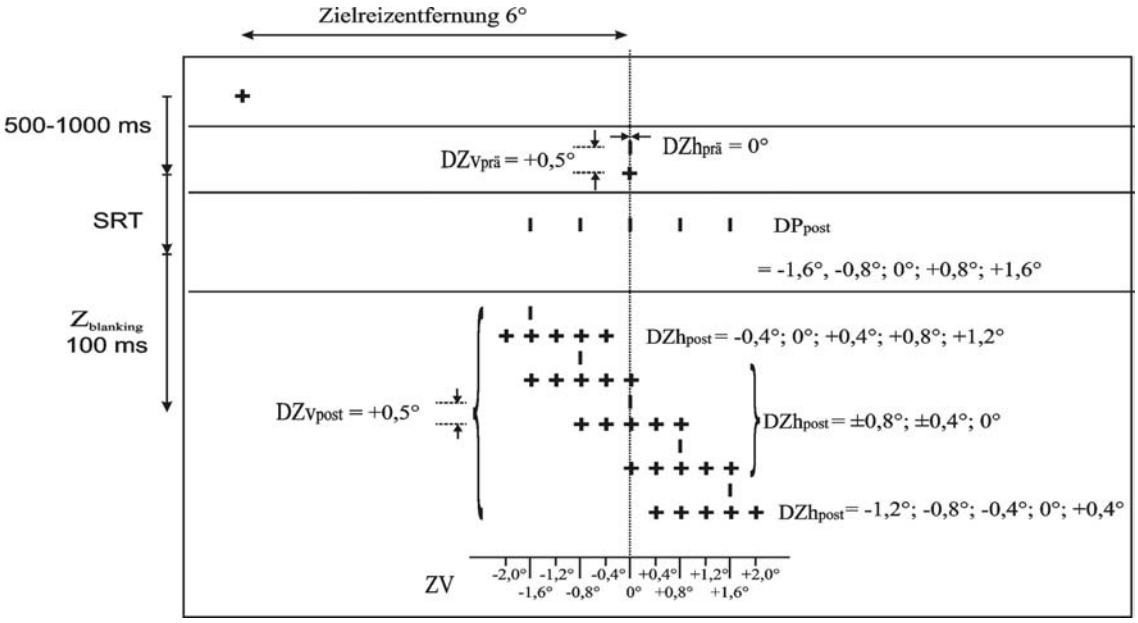


Abbildung 27: Schematische Darstellung der möglichen Distraktor- und Zielreiz-Positionen in Experiment 1. Der Distraktor konnte während der sakkadischen Augenbewegung auf eine von fünf DP_{post} verschoben werden. Für jede DP_{post} gab es fünf mögliche horizontale Abstände zum wiederkehrenden Zielreiz (DZh_{post}). Somit war die transsakkadische ZV über das Experiment nicht einheitlich.

* Nach Bridgeman et al. (1975) liegt die Toleranzgrenze für transsakkadische Verschiebungen bei etwa 33% der Sakkadenamplitude. Im Falle DP_{post} ±1,6° betrugen die transsakkadischen Distraktor-Verschiebungen bereits 26,7% der Sakkadenamplitude. Wäre der Zielreiz bei einer symmetrischen Anordnung mit einer DZh_{post} von ±0,8° erschienen, so hätte sich eine transsakkadische Verschiebung des Zielreizes von 40% der Sakkadenamplitude ergeben. Diese zur Sakkadenamplitude verhältnismäßig große Verschiebung hätte mit hoher Wahrscheinlichkeit zum Zusammenbruch der Null-Hypothese geführt.

Jede der 25 möglichen postsakkadischen Distraktor-Zielreiz-Anordnungen (5 DP_{post} x 5 DZ_{post}) wurde pro Block randomisiert dreimal im rechten und dreimal im linken Gesichtsfeld präsentiert. Somit wurden pro Block 75 Sakkaden nach rechts und 75 Sakkaden nach links ausgeführt. Das Experiment bestand insgesamt aus 900 Durchgängen, die auf sechs Blöcke verteilt dargeboten wurden. Die sechs Blöcke absolvierte jede Versuchsperson in zwei separaten Sitzungen. Es nahmen sechs Versuchspersonen (5♀, 1♂) im Alter von 23-25 Jahren an dem Experiment teil.

4.2.3 Ergebnisse

Es mussten 2,7% der Daten von der Analyse ausgeschlossen werden. In diesen Durchgängen verlor der Eyetracker entweder die Pupille der Versuchsperson, beispielsweise durch Lidschlag, oder die Latenz der ausgeführten Sakkade zum Zielreiz lag nicht innerhalb des festgesetzten Zeitintervalls von 150-400 ms nach Erscheinen des Zielreizes.

Um den Einfluss der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung auf die Zielreiz-Lokalisation zu bestimmen, wurden zuerst separat für jede DP_{post} die von der Versuchsperson angegebenen Bewegungsrichtungen des Zielreizes betrachtet. Abbildung 28 zeigt die Beurteilungen der ZV (in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) gemittelt über alle Versuchspersonen in Abhängigkeit von den DP_{post}. Die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes wurde stark durch die transsakkadische Verschiebung des Distraktors bestimmt. Beispielsweise beurteilten die Versuchspersonen eine Verschiebung des Zielreizes von +1,2° bei einer DP_{post} von +1,6° in 81% der Fälle als eine Rückwärtsbewegung. Hingegen wurde eine gleich große ZV bei einer DP_{post} von +0,8° nur in 2% als Rückwärtsbewegung des Zielreizes wahrgenommen. Trotz des großen Versatzes des Zielreizes (1,2°=20% der Sakkadenamplitude) in Sakkadenrichtung scheinen die Versuchspersonen nicht in der Lage zu sein, die ZV unabhängig von der DP_{post} zu bewerten. Der postsakkadisch präsentierte Distraktor diente demnach immer als Referenz-Objekt für die Beurteilung der ZV.

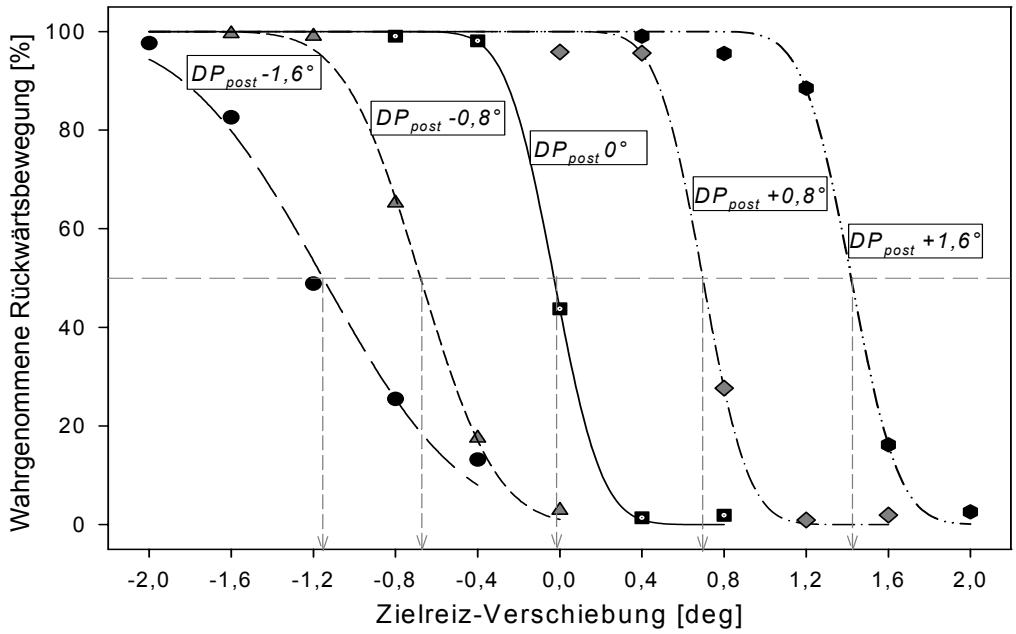


Abbildung 28: Mittelwerte der wahrgenommenen Bewegungsrichtungen des Zielreizes (in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) über alle Versuchspersonen in Abhängigkeit von der DP_{post} und der ZV. Wurde die ZV in einer experimentellen Bedingung immer entgegen der Sakkadenrichtung beurteilt, so entspricht dies einer wahrgenommenen Rückwärtsbewegung von 100%. Beträgt die wahrgenommene Rückwärtsbewegung hingegen 0%, so bedeutet dies entsprechend, dass der Zielreiz zu 100% als vorwärts bewegt beurteilt wurde.
Die fünf zu jeder DP_{post} gehörenden Zielreiz-Beurteilungen wurden mit einer kumulativen Gauß-Funktion gefittet. Danach wurden deren 50%-Werte ermittelt. Die errechneten 50%-Werte entsprechen hierbei den ZV, bei denen keine Beurteilung der ZV möglich gewesen wäre, da sich in diesen Fällen die Bewegungen (ZV und induzierte Scheinbewegung) aufheben.

Werden die einzelnen DP_{post} zusammengefasst und die Bewegungsbeurteilung des Zielreizes in Abhängigkeit vom relativen Abstand des Distraktors zum Zielreiz (DZh_{post}) betrachtet, so wird deutlich, dass die Beurteilung der Zielreiz-Bewegung über die relative Anordnung von Distraktor und Zielreiz erfolgte. So beurteilten die Versuchspersonen einen negativen DZh_{post} überwiegend als ein Zurückspringen des Zielreizes in Richtung des Startpunktes der Sakkade und einen positiven DZh_{post} entsprechend als eine Verschiebung des Zielreizes in die ausgeführte Sakkadenrichtung. Die Bewegungsbeurteilung resultiert demnach aus der Differenz der prä- und postsakkadischen relativen Anordnungen von Distraktor und Zielreiz (siehe Abbildung 29).

Die beiden DZh_{post} ±1,2° wurden von der weiteren Betrachtung ausgeschlossen, da sie nicht über alle experimentellen Bedingungen vorhanden waren. Eine einfaktorielle ANOVA (DZh_{post}) ergab einen hochsignifikanten Einfluss des Distraktor-Zielreiz-Abstandes auf die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes [$F(4,20)=99.984$; $p<0,001$)].

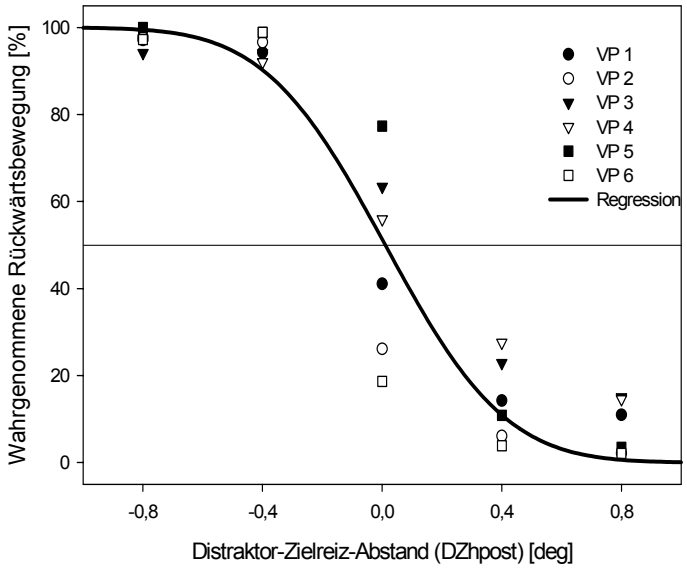


Abbildung 29: Wahrgenommene ZV (in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) jeder Versuchsperson gemittelt über alle DP_{post} in Abhängigkeit von dem postsakkadischen Abstand zwischen Distraktor und Zielreiz (DZ_{post}). Positive DZh_{post} führen zu einer Beurteilung der Zielreiz-Bewegung in Sakkadenrichtung („vorwärts"), negative DZh_{post} zu einer wahrgenommenen Bewegung entgegen der Sakkadenrichtung („rückwärts").

Um das quantitative Maß der Referenz-Wirkung in Abhängigkeit von der Größe der transsakkadischen Verschiebung des Distraktors zu bestimmen, wurde im nächsten Schritt die induzierte Scheinbewegungsgröße ermittelt. Es wird hierbei von der Annahme ausgegangen, dass die Größe der Scheinbewegung der ZV entspricht, bei der die Versuchspersonen die Bewegungsrichtung des Zielreizes nicht eindeutig beurteilen konnten. Heben sich Scheinbewegung und stattgefundene ZV auf, so wird der Zielreiz als unbewegt wahrgenommen. Die Scheinbewegungsgröße kann somit über den 50%-Wert der Bewegungsbeurteilung des Zielreizes ermittelt werden. Alle 50%-Werte

wurden in Abhängigkeit von den DP_{post} durch ein Bootstrap-Verfahren (vgl. Kapitel 3.5) für jede Versuchsperson bestimmt. Die psychometrischen Funktionen in Abbildung 28 deuten den ermittelten Verlauf der Zielreiz-Beurteilung in Abhängigkeit von der DP_{post} über alle Versuchspersonen an.

Wird die Größe der induzierten Scheinbewegung in Abhängigkeit von der Größe der transsakkadischen Verschiebung betrachtet, so wird eine Aussage über das Verhältnis beider Größen zueinander möglich. Abbildung 30 stellt die Größe der induzierten Scheinbewegung für alle Versuchspersonen in Abhängigkeit von DP_{post} dar. Wird von der Annahme ausgegangen, dass die Referenz-Wirkung eines Distraktors konstant bleibt, solange dessen transsakkadische Verschiebung nicht bemerkt wird, sollte sich die Größe der induzierter Scheinbewegung linear zur Größe der Distraktor-Verschiebung verhalten. Eine lineare Regression durch die Datenpunkte ergab eine Steigung von 0,8 und einen nichtsignifikant von 0 verschiedenen y-Achsenabschnitt von 0,06 [$t=1,67$; $df=28$, $p=0,102$]. Der Korrelationskoeffizient R^2 der linearen Regression betrug 0,96. Eine einfaktorielle ANOVA bestätigt zudem einen signifikanten Einfluss des Faktors DP_{post} auf die Größe des Scheinbewegung [$F(4,20)=225,48$; $p<0,001$].

Um zu überprüfen, ob die bestimmten Scheinbewegungsgrößen von der ermittelten Regressionsgeraden signifikant abwichen, wurde zum einen eine einfaktorielle ANOVA mit unbekanntem Populationsparameter σ^2 gerechnet. Diese ergab keine signifikante Abweichung [$F(3,25)=1,56$; $p=0,223$]. Zum anderen wurden die Regressionsresiduen in Abhängigkeit von den gefitteten Werten abgetragen (siehe Abbildung 31). Die zufällige Verteilung bestätigt den linearen Zusammenhang der beiden Größen und weist nicht auf eine Abnahme der Scheinbewegungsgröße mit zunehmender Distraktor-Verschiebung hin. Die induzierte Scheinbewegung ist somit in dem getesteten Bereich linear zur Größe der Distraktor-Verschiebung.

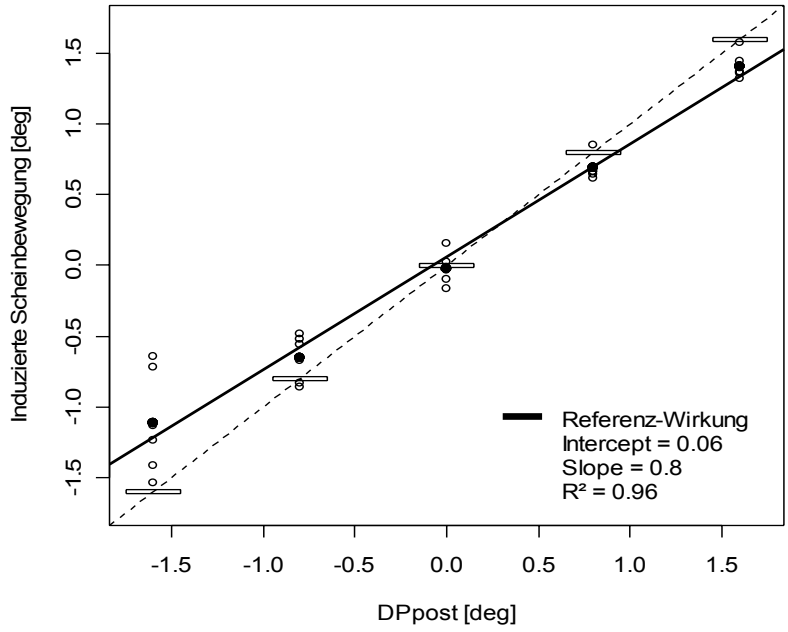


Abbildung 30: Größe der induzierten Scheinbewegungen jeder Versuchsperson in Abhängigkeit von der DP_{post}. Entspräche die Größe der induzierten Scheinbewegung des Zielreizes der Größe der Distraktor-Verschiebung, so ergäbe sich eine Steigung von 1 (angedeutet durch die gestrichelte Regressionsgerade). Die schwarze durchgehende Linie stellte die beste lineare Regression durch die ermittelten Scheinbewegungsgrößen dar. Die Referenz-Wirkung des Distraktors entspricht in dem getesteten Bereich 0,8. R^2 beträgt 0,96. Die Position des DP_{post} ist schematisch durch die Balken angedeutet.

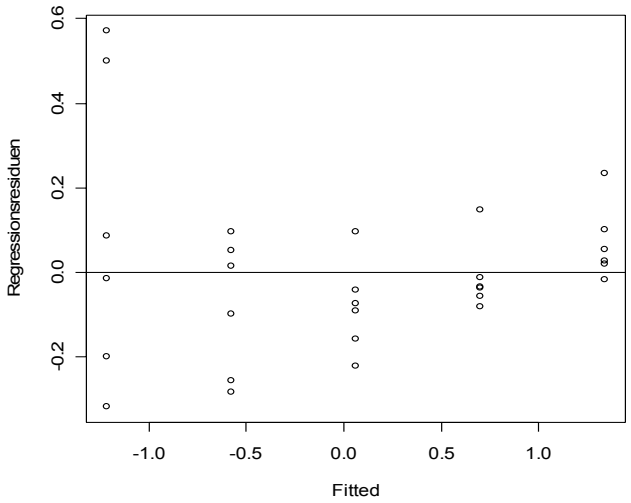


Abbildung 31: Überprüfung der linearen Regression durch Darstellung der Regressionsresiduen über den gefitteten Werten. Die zufällig verteilten Datenpunkte weisen nicht auf eine erwartete Abnahme der induzierten Scheinbewegung mit der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung hin.

4.2.4 Diskussion

Die Ergebnisse des Experimentes 1 bestätigen, dass das visuelle System die Null-Hypothese aufrechterhält, wenn innerhalb des abgesuchten Bereiches um den Landepunkt der Sakkade ein präsakkadisch präsentiertes Objekt gefunden wird. Die Größe des Bereiches, innerhalb dessen das System nach Übereinstimmungen suchte, umfasst in diesem Experiment für das mit dem Sakkadenziel horizontal ausgerichtete Objekt mindestens 26,7% der Sakkadenamplitude bzw. 1,6°. Dabei scheint dieser Bereich in Richtung der Sakkade etwas größer zu sein, da hier die Größe der induzierten Scheinbewegungen durch den Distraktor weniger streute.

In allen experimentellen Bedingungen wurde der Distraktor als Referenz für die Lokalisation des Zielreizes herangezogen. Obwohl eine größere transsakkadische Verschiebung zu einer größeren Diskrepanz zwischen der prä- und postsakkadisch vorgefundenen Distraktor-Position führte, ist es dem visuellen System nicht möglich, der egozentrisch kodierten Information mehr Gewicht bei Lokalisation des Zielreizes beizumessen. Stattdessen wurde die Position des Distraktors immer gleichermaßen als stabil wahrgenommen und die Bewegungsrichtung des zeitlich verzögert wiederkehrenden Zielreizes immer relativ zur Distraktor-Position beurteilt. Die Lokalisation des Zielreizes erfolgte somit unabhängig von der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung stets im gleichen Maße über die allozentrische Objektanordnung. Infolgedessen verhielt sich die Größe der induzierten Scheinbewegung linear zur Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung, und die Referenz-Wirkung des Distraktors blieb konstant. Die Referenz-Wirkung betrug über alle DP_{post} 0,8. Die Größe der induzierten Scheinbewegung entsprach daher 80% der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung. Die ermittelte Stärke der Referenz-Wirkung stimmt mit der bereits in anderen Studien für kleinere Distraktor-Verschiebungen gefundenen überein (Deubel, 2004). Hier betrug die Referenz-Wirkung zweier kollinearer unter und über dem Zielreiz angeordneter Linien 0,73.[*]

[*] In dem erwähnten Experiment von Deubel (2004) verschob sich der Distraktor transsakkadisch um ±1°. Die Stärke der Referenz-Wirkung des Distraktors wurde auch hier durch eine lineare Regression zwischen transsakkadischer Distraktor-Verschiebung und induzierter Scheinbewegung bestimmt.

Da die Referenz-Wirkung eines Distraktors unabhängig von der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebungen war, muss zur Lokalisation des zeitlich verzögerten Zielreizes immer die gleiche Information über die vorangegangenen Objektpositionen abgerufen worden sein. Es ist deshalb zu vermuten, dass bis zum Zusammenbruch der Null-Hypothese allein die präsakkadische Distraktor-Zielreiz-Anordnung bestimmt, welche sensorische Information zur postsakkadischen Lokalisation abgerufen wird. Diese Vermutung stützen auch die Befunde von Deubel (2004). Er konnte in seinen Experimenten zeigen, dass die Referenz-Wirkung eines Distraktors durch den präsakkadischen Abstand zwischen Distraktor und Zielreiz beeinflusst werden kann. Je größer der metrische Abstand wird, desto geringer beeinflusst eine transsakkadische Distraktor-Verschiebung die Lokalisation des zeitlich verzögerten Zielreizes (siehe Abbildung 23). Die Lokalisation des Zielreizes erfolgte bei größerem präsakkadischen Abstand somit stärker über die egozentrisch kodierte Objektposition.

Ist präsakkadisch kein horizontaler Versatz zwischen Zielreiz und Distraktor vorhanden, so wird auch postsakkadisch der Zielreiz exakt unterhalb des Distraktors zurückerwartet. Alle Versuchspersonen zeigten in Experiment 1 keinen Bias in der Beurteilung der Zielreiz-Bewegung, weshalb sich der y-Achsenabschnitt nichtsignifikant von 0 unterschied.

4.3 *Experiment 2 - Wirkung zweier postsakkadischer Distraktoren*

4.3.1 Fragestellung

In Experiment 1 wurde gezeigt, dass durch eine größer werdende Diskrepanz zwischen prä- und postsakkadisch vorgefundenen Objektpositionen die zur Lokalisation abgerufene sensorische Information nicht beeinflusst wird. In diesem Experiment sollte deshalb die Diskrepanz zwischen prä- und postsakkadisch vorgefundener Information erhöht werden. Hierzu wurde postsakkadisch innerhalb des vom visuellen System abgesuchten Bereiches ein zweiter Distraktor mit identischen Objektmerkmalen dargeboten. Somit wurde eine eindeutige Zuordnung des prä- und postsakkadisch vorgefundenen Distraktors erschwert. Die zur Orientierung abgerufene sensorische Information sollte, wie in Experiment 1, anhand der postsakkadischen Lokalisation des zeitlich verzögert erscheinenden Zielreizes bestimmt werden. Es gab drei Hypothesen darüber, wie sich die veränderte postsakkadische Darbietung auf die Zielreiz-Lokalisation auswirken könnte:

- Die Unzuordenbarkeit der Distraktoren könnte dazu führen, dass ähnlich wie im Blanking-Paradigma (vgl. Kapitel 1.10.2) Information über die egozentrisch kodierte Objektposition des Zielreizes abrufbar wird. Die Bestimmung der absoluten räumlichen Zielreiz-Position könnte in diesem Fall mit einer Sensitivitätssteigerung für transsakkadische Zielreiz-Verschiebungen nachgewiesen werden.
- Die Unzuordenbarkeit der Distraktoren könnte ebenso dazu führen, dass das visuelle System sich an dem postsakkadischen Distraktor orientiert, dessen Position sich näher an der ursprünglichen Zielreiz-Position befindet. Eine mögliche Gewichtung der Distraktoren bei der Zielreiz-Lokalisation könnte durch die induzierte Scheinbewegungsgröße nachgewiesen werden. Diese sollte in etwa dem Abstand des näher gelegenen Distraktors von der präsakkadischen Distraktor-Position entsprechen.

- Dienen beide postsakkadisch dargebotenen Distraktoren dem visuellen System als Referenz, so sollten beide Distraktoren Einfluss auf die Zielreiz-Lokalisation nehmen. Entsprechend sollte sich die Größe der induzierten Scheinbewegung aus dem Abstand zwischen dem Mittelpunkt der postsakkadischen Distraktorkonfiguration und der präsakkadischen Distraktor-Position ergeben.

4.3.2 Experimentelles Paradigma

Die Präsentation der Stimuli beruhte auf dem in Kapitel 4.1 erläuterten experimentellen Design. Zudem war die präsakkadische Stimuluspräsentation identisch mit der aus Experiment 1. Abbildung 32 zeigt exemplarisch den Ablauf einer Stimulusdarbietung. Zudem wird in Abbildung 33 ein Überblick über die prä- und postsakkadische Stimulusanordnung gegeben. Das Fixationskreuz wurde nach einem variablen Zeitintervall durch einen Zielreiz mit darüber angeordnetem Distraktor bei ±6° ersetzt ($DZh_{prä}$: 0°; $DZv_{prä}$: +0,5°). Mit der Detektion der Sakkade wurde der Zielreiz für ein Zeitintervall von 100 ms ausgeblendet. Anstelle der Darbietung eines postsakkadisch verschobenen Distraktors erfolgte in diesem Experiment eine postsakkadische Darbietung zweier Distraktoren.

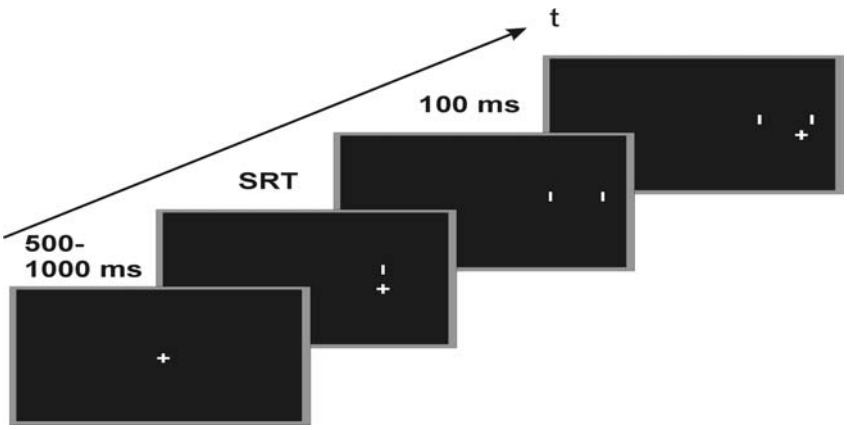


Abbildung 32: Zeitlicher Ablauf der Stimulusdarbietung aus Experiment 2. Mit Sakkadendetektion wurde der Zielreiz für ein Zeitintervall von 100 ms ausgeblendet. Der präsakkadische Distraktor wurde durch die Präsentation von zwei Distraktoren ersetzt.

Die beiden Distraktoren waren in Form und Größe identisch mit dem des einzelnen, präsakkadisch dargebotenen Distraktors. Sie waren parallel zueinander angeordnet und hatten einen konstanten horizontalen Abstand von 1,6°. Die postsakkadischen Distraktor-Positionen $DP_{post[1]}$ und $DP_{post[2]}$ zur ursprünglichen Zielreiz-Position werden im Folgenden zusammengefasst zu den Einzel-Distraktor-Positionen des postsakkadischen Doppel-Distraktors ($DDP_{post[1|2]}$). Postsakkadisch konnten sie an einer von fünf möglichen Positionen (DDP_{post}: [-1,6° | 0°]; [-1,2° | +0,4°]; [-0,8° | +0,8°]; [-0,4° | +1,2°]; [0° | +1,6°]) oberhalb des Zielreizes dargeboten werden ($DDZv_{post}$: [+0,5°/+0,5°]).

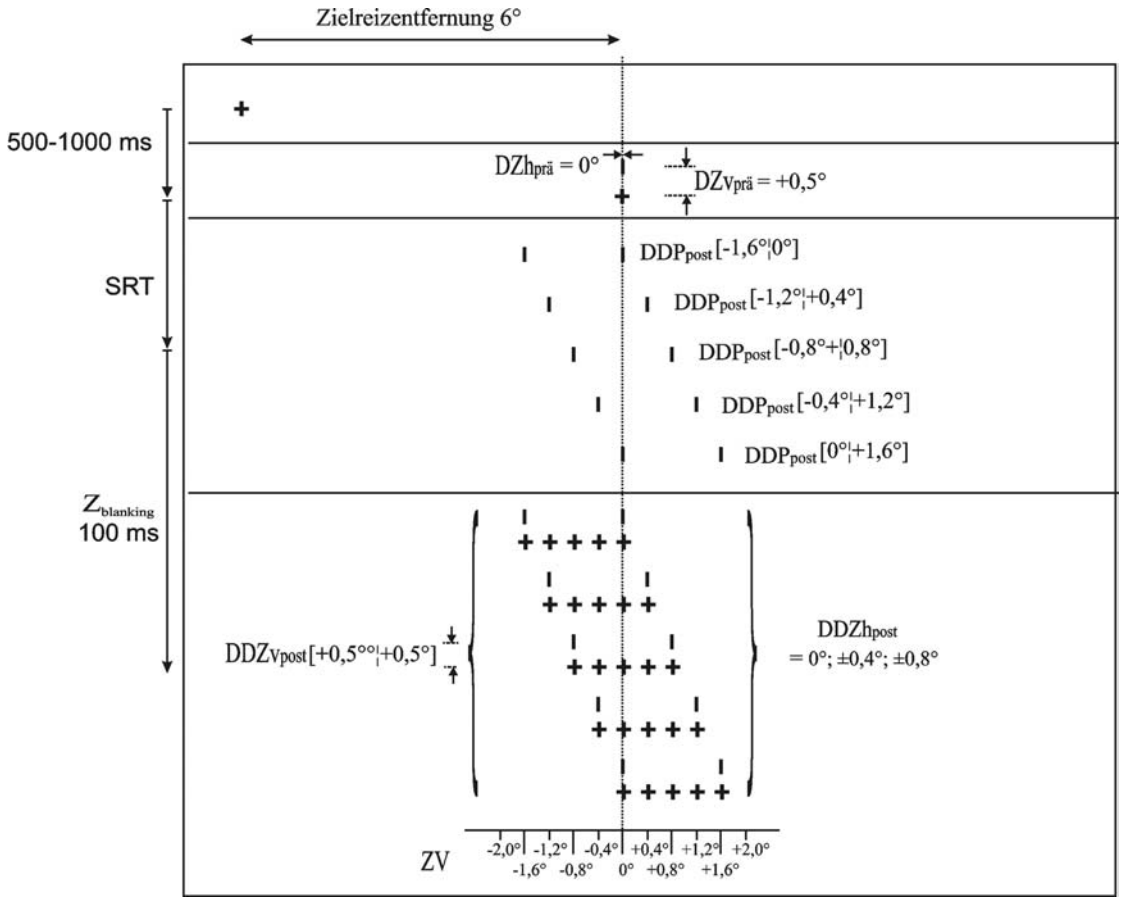


Abbildung 33: Überblick über die prä- und postsakkadischen Stimulusanordnungen. Es gab fünf mögliche Einzel-Distraktor-Positionen des postsakkadischen Doppel-Distraktors ($DDP_{post[1|2]}$: [-1,6° | 0°]; [-1,2° | +0,4°]; [-0,8° | +0,8°]; [-0,4° | +1,2°]; [0° | +1,6°]). Hierzu kehrte der Zielreiz nach einem Blanking-Intervall von 100 ms an einer von fünf möglichen Positionen relativ zum präsentierten Doppel-Distraktor wieder. Der Abstand zum Zielreiz wurde über die Distanz zwischen DDP_{post} und dem Zielreiz angegeben ($DDZh_{post}$: 0°; ±0,4°; ±0,8°).

Der wiederkehrende Zielreiz erschien immer an einer von fünf möglichen Positionen zwischen den Einzel-Distraktor-Positionen des postsakkadischen Doppel-Distraktors ($DDP_{post[1|2]}$). Der horizontale Abstand zwischen postsakkadischer Zielreiz-Position und dem Mittelpunkt des Doppel-Distraktors (DDP_{post}) wurde über die Entfernung Doppel-Distraktor-Zielreiz-Abstand ($DDZh_{post}$: 0°; ±0,4°; ±0,8°) angegeben.

Befand sich der Zielreiz exakt in der Mitte des postsakkadisch präsentierten Doppel-Distraktors (=DDP_{post}), so entspricht dies einer $DDZh_{post}$ von 0°. Wurde der Zielreiz unterhalb einer der postsakkadischen Einzel-Distraktor-Positionen dargeboten, so betrug die $DDZh_{post}$ entweder -0,8° oder +0,8°. Eine $DDZh_{post}$ war immer dann negativ, wenn der Zielreiz von DDP_{post} in Richtung des $DP_{post[1]}$ verschoben lag. Die Zielreiz-Verschiebung variierte über die einzelnen experimentellen Bedingungen und wird wie in Experiment 1 mithilfe DDP_{post} und $DDZh_{post}$ dargestellt.

Am Ende jedes Durchganges beurteilte die Versuchsperson mittels Tastendruck die Bewegung des Zielreizes in Bezug auf die Sakkadenrichtung („vorwärts“ vs. „rückwärts“). Danach startete der nächste Durchgang mit einem Fixationskreuz am Ort des Zielreizes.

In Experiment 2 gab es insgesamt 25 mögliche postsakkadische Doppel-Distraktor-Zielreiz-Anordnungen (5 DDP_{post} x 5 $DDZh_{post}$). Alle experimentellen Bedingungen wurden randomisiert pro Block sechsmal (dreimal pro Sakkadenrichtung) dargeboten. Insgesamt ergaben sich somit pro Block 150 Durchgänge. Die 900 Durchgänge, aus denen das gesamte Experiment bestand, wurden in zwei Sitzungen mit je drei Blöcken durchgeführt. Es nahmen acht Versuchspersonen (7♀, 1♂) im Alter von 22-25 Jahren an dem Experiment teil.

4.3.3 Ergebnisse

Von der statistischen Auswertung wurden 4,9% der Daten ausgeschlossen. In diesen Durchgängen verlor entweder der Eyetracker die Pupille der Versuchsperson, beispielsweise durch Lidschlag, oder die Latenz der ausgeführten Sakkade zum Zielreiz

lag nicht innerhalb des festgesetzten Zeitintervalls von 150-400 ms nach Erscheinen des Zielreizes.

Um den Einfluss der Doppel-Distraktoren auf die Zielreiz-Lokalisation zu bestimmen, wurde die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes in Abhängigkeit von den postsakkadischen Positionen des Doppel-Distraktors (DDP_{post}) betrachtet (siehe Abbildung 34). Es zeigte sich hierbei, dass die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes deutlich von der postsakkadischen Position des Doppel-Distraktors beeinflusst wurde. So beurteilten die Versuchspersonen eine gleich große Zielreiz-Verschiebung je nach der Position des Doppel-Distraktors unterschiedlich. Der durch ein Bootstrap-Verfahren ermittelte Verlauf der Zielreiz-Beurteilung in Abhängigkeit von der Doppel-Distraktor-Position lässt eine Verlagerung der zurückerwarteten Zielreiz-Position erkennen. So verschoben sich die psychometrischen Funktionen je nach der Position des Doppel-Distraktors parallel auf der Abszisse (Größe der Zielreiz-Verschiebung). Eine einfaktorielle ANOVA bestätigte einen signifikanten Einfluss des Faktors DDP_{post} auf die Bewegungsbeurteilung [$F(4,28)=72.416$; $p<0,001$].

Abbildung 35 stellt die Zielreiz-Beurteilung (in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) gemittelt über alle DDP_{post} in Abhängigkeit von $DDZh_{post}$ für jede Versuchsperson dar. Hierbei ist ein deutlicher Zusammenhang zwischen der relativen Lage des Zielreizes zu DDP_{post} und der wahrgenommenen Bewegungsrichtung des Zielreizes zu erkennen. So beurteilten die Versuchspersonen unabhängig von der Position des Doppel-Distraktors eine positive $DDZh_{post}$ als eine Vorwärtsbewegung des Zielreizes und negative $DDZh_{post}$ als Rückwärtsbewegung. Somit scheint sich das visuelle System am Mittelpunkt des Doppel-Distraktors zu orientieren, als wenn sich ein real vorhandener Distraktor an dieser Stelle befunden hätte.

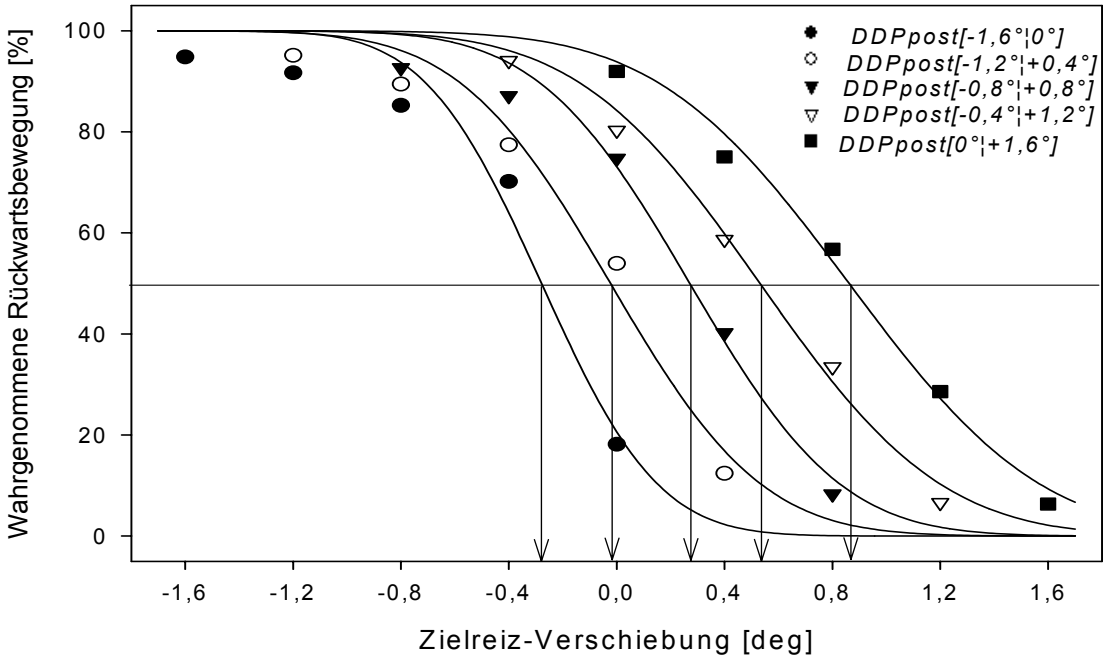


Abbildung 34: Wahrgenommene Bewegungsrichtung (in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) in Abhängigkeit von der Position des postsakkadisch präsentierten Doppel-Distraktors. Die 50%-Werte der psychometrischen Funktionen entsprechen der durch den Doppel-Distraktor induzierten Größe der Scheinbewegung.

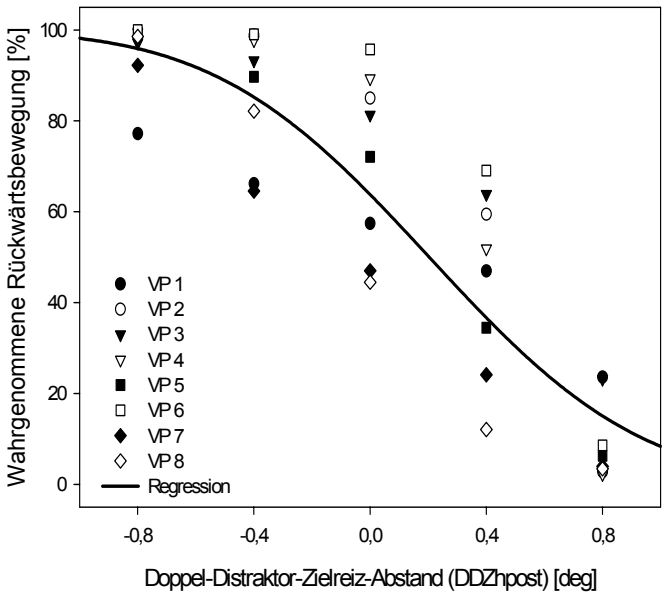


Abbildung 35: Beurteilung der ZV (in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) jeder Versuchsperson gemittelt über alle DDP_{post} in Abhängigkeit von dem postsakkadischen Abstand zwischen Doppel-Distraktor und Zielreiz ($DDZh_{post}$). Positive $DDZh_{post}$ führten überwiegend zu einer Beurteilung der Zielreiz-Bewegung in Sakkadenrichtung („vorwärts"), negative $DDZh_{post}$ zu einer wahrgenommenen Bewegung entgegen der Sakkadenrichtung („rückwärts").

Zur Bestimmung der Referenz-Wirkung wurde die induzierte Scheinbewegungsgröße des Zielreizes für jede DDP_{post} ermittelt. Wie in Experiment 1 wurden hierzu die Größen der Zielreiz-Verschiebung, bei denen die Versuchspersonen den Zielreiz als unbewegt beurteilt hätten, durch ein Bootstrap-Verfahren berechnet. Die ermittelten Größen der Scheinbewegungen sind in Abhängigkeit von der Lage DDP_{post} in Abbildung 36 dargestellt. Die Positionen der Einzel-Distraktoren sind jeweils mit einem Balken angedeutet. Hierbei ist zu erkennen, dass die Größe der induzierten Scheinbewegungen in etwa dem Abstand DDP_{post} zum ursprünglichen Sakkadenziel entsprach. Die durch die ermittelten Scheinbewegungsgrößen gelegte lineare Regression verdeutlicht die Korrelation zwischen der Größe der induzierten Scheinbewegung und DDP_{post}. Sie verläuft nahezu mittig zwischen den Positionen der Einzel-Distraktoren des postsakkadischen Doppel-Distraktors ($DDP_{post[1|2]}$). Eine einfaktorielle ANOVA ergab, dass der Abstand DDP_{post} zum Zielreiz einen hochsignifikanten Einfluss auf die Größe der induzierten Scheinbewegung hat [$F(4,28)=129.13$; $p<0,001$].

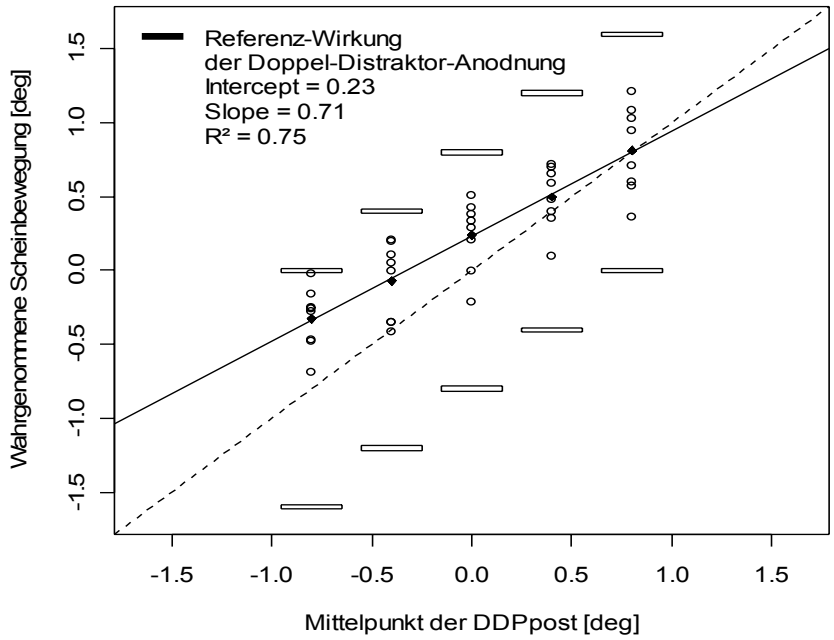


Abbildung 36: Abhängigkeit der induzierten Scheinbewegungsgröße von $DDP_{post.}$ für alle Versuchspersonen. Die gestrichelte Linie entspricht einer linearen Regression durch die Mittelpunkte von $DDP_{post[1|2]}$. In diesem Fall könnte die Größe der induzierten Scheinbewegung mit der Distanz DDP_{post} zur ursprünglichen Zielreiz-Position gleichgesetzt werden. Die durchgezogene schwarze Linie stellt die beste lineare Regression durch die ermittelten Scheinbewegungsgrößen dar. $DDP_{post[1|2]}$ sind schematisch durch die Balkenpärchen angedeutet.

Die Steigung der Regressionsgeraden betrug 0,71. Somit beträgt die Größe der induzierten Scheinbewegung durchschnittlich 71% der Distanz zwischen DDP_{post} und dem ursprünglichen Sakkadenziel. Der y-Achsenabschnitt unterschied sich mit 0,23 signifikant von 0 [t=6,13; df=38; p<0,001]. Der Korrelationskoeffizient R^2 beträgt 0,75. Trotz des verhältnismäßig niedrigen Korrelationskoeffizienten ergab die einfaktorielle ANOVA mit unbekanntem Populationsparameter σ^2 keine signifikante Abweichung der Datenpunkte von der linearen Regression [F(3,35)=0,04; p=0,990]. Zur Überprüfung der linearen Regression wurden die Regressionsresiduen über die gefitteten Werte abgetragen (siehe Abbildung 37). Die zufällige Verteilung der Regressionsresiduen bestätigt den linearen Zusammenhang zwischen der Größe $DDZh_{post}$ und der induzierten Scheinbewegungsgröße.

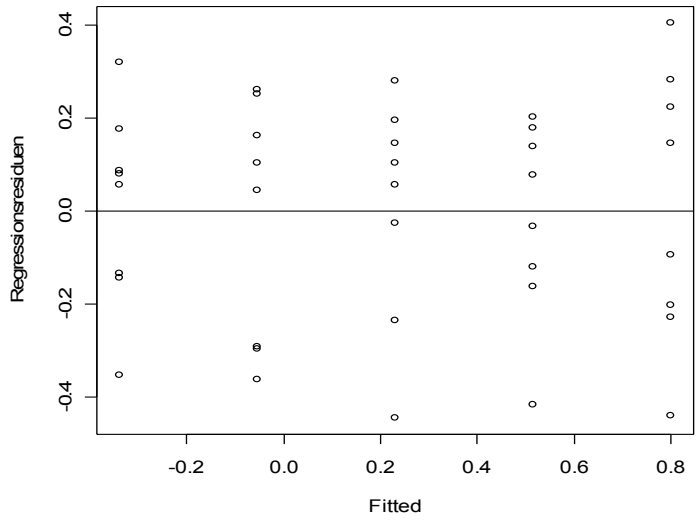


Abbildung 37: Verteilung der Regressionsresiduen über die gefitteten Werte. Die Verteilung weist auf einen linearen Zusammenhang hin.

4.3.4 Diskussion

In Experiment 2 sollte eine eindeutige Zuordnung des prä- und postsakkadisch präsentierten Distraktors verhindert werden. Hierzu wurden postsakkadisch zwei identische Distraktoren innerhalb des vom visuellen System abgesuchten Bereiches

dargeboten. Die Annahme, dass durch die Unzuordenbarkeit der postsakkadisch vorgefundenen Distraktoren die Zielreiz-Bewegung unabhängig von den Positionen der Distraktoren beurteilt werden könnte, bestätigte sich nicht. Es zeigte sich, dass die wahrgenommene Bewegungsrichtung signifikant durch die unterschiedlichen Positionen des Doppel-Distraktors beeinflusst wurde. Findet das visuelle System mit Sakkadenende gleichzeitig zwei Distraktoren vor, die sich aufgrund identischer Objektmerkmale nicht voneinander unterscheiden, so werden beide Distraktoren für die postsakkadische Zielreiz-Lokalisation herangezogen. Das visuelle System orientiert sich offensichtlich zur Beurteilung der Zielreiz-Bewegung an einem Schwerpunkt zwischen beiden präsentierten Distraktoren. Die Position des Schwerpunktes stimmte nahezu mit dem Mittelpunkt des Doppel-Distraktors überein, so dass positive Abstände von Doppel-Distraktor und Zielreiz ($DDZh_{post}$) von den Versuchspersonen im Allgemeinen als in Sakkadenrichtung („vorwärts“) bewegt beurteilt wurden. Negative Distanzen führten entsprechend zu Beurteilungen der Bewegungsrichtung entgegengesetzt der Sakkadenrichtung („rückwärts“). Das visuelle System geht somit davon aus, dass die Position des Schwerpunktes der zu erwartenden Position des zeitlich verzögert wiederkehrenden Zielreizes entspricht. Anstatt durch die Hilfe eines eindeutig bestimmten Distraktors wie in Experiment 1 beurteilt das visuelle System nun die Bewegungsrichtung des Zielreizes durch dessen relative Distanz zum Schwerpunkt der Distraktorkonfiguration.

Die Schwerpunktbildung zur Beurteilung der postsakkadischen Zielreiz-Lokalisation trat auch dann auf, wenn der zweite, völlig irrelevante Distraktor (jedoch mit den gleichen Objektmerkmalen) sogar in einer Entfernung von 1,6° (26,7% der Sakkadenamplitude) zur ursprünglichen präsakkadischen Distraktor-Position auftauchte. Das visuelle System war somit nicht in der Lage, anhand der egozentrisch kodierten Objektposition den Distraktor als Referenz für die Zielreiz-Lokalisation zu bevorzugen, dessen Position näher zur präsakkadisch präsentierten Distraktor-Position lag. Diese Schwerpunktbildung wird im Folgenden als „Schwerpunkt-Effekt“ bezeichnet.

Die Schwerpunktbildung beim Verarbeiten gleichzeitig dargebotener visueller Information ist ein bereits bekanntes Phänomen. So wurde eine Schwerpunktbildung ebenfalls nachgewiesen, wenn Sakkaden zu Zielreizen ausgeführt werden, bei deren Erscheinen gleichzeitig ein irrelevantes Objekt auftaucht. Spontane Sakkaden landen

hier aufgrund des „Schwerpunkteffektes“, oder auch „Global effect“ genannt, zwischen den beiden Objekten (Findlay, 1982; Deubel, 1996). Nur durch Vorwissen über die genaue Position des Sakkadenzieles und/oder willkürliche Anstrengung kann dieser Effekt geringfügig reduziert werden.

Die Referenz-Wirkung des Schwerpunktes für die postsakkadische Zielreiz-Lokalisation betrug 0,71 und entspricht somit annähernd der Wirkungsstärke des Einzel-Distraktors von Experiment 1 mit 0,8 oder der von Deubel (2004) bestimmten Referenz-Wirkung 0,73. Die Positionen der beiden postsakkadisch präsentierten Distraktoren wurden somit durch den Schwerpunkt zu einem virtuellen Referenz-Objekt zusammengefasst. Dieses beeinflusste die postsakkadische Zielreiz-Lokalisation so, als wenn ein real vorhandener Distraktor sich an dieser Stelle befunden hätte. Die durch den Schwerpunkt induzierte Größe der Scheinbewegung war über den getesteten Bereich linear zur Distanz zwischen der Schwerpunkt-Position und der präsakkadischen Distraktor-Position.

Auffällig war jedoch, dass die Versuchspersonen dazu tendierten, den vom Startpunkt der Sakkade weiter entfernt liegenden Distraktor bei der Schwerpunktbildung mehr Gewicht beizumessen. Infolgedessen verlagerte sich der Schwerpunkt vom eigentlichen Mittelpunkt des Doppel-Distraktors in Sakkadenrichtung um etwa 0,23.

Diese Gewichtung bei der Schwerpunktbildung könnte auf der gleichen Annahme des visuellen Systems basieren, die in Experiment 1 zu einer asymmetrischen Verschiebung des zum Wiederfinden von präsakkadisch dargebotenen Objekten abgesuchten Bereiches geführt hat. Eine mögliche Ursache für die beiden in Sakkadenrichtung verlagerten Gewichtungen könnte hierbei die Tatsache sein, dass Sakkaden in der Regel das Sakkadenziel um 10% unterschießen (vgl. Kapitel 1.2). Somit könnte das visuelle System es favorisieren, die erwarteten Objekte in Sakkadenrichtung zu suchen. Findet das visuelle System mit Sakkadenende aber gleichzeitig zwei Objekte vor, so könnte diese Erwartung zu einer Bevorzugung (stärkeren Gewichtung) des in Sakkadenrichtung liegenden Distraktors bei der Schwerpunktbildung geführt haben.

4.4 *Experiment 3 - Schwerpunkt-Effekt*

4.4.1 Fragestellung

Deubel (1996) beschrieb, dass spontan ausgeführte Sakkaden zwischen beiden Stimuli landen, wenn gleichzeitig mit dem Sakkadenziel ein weiteres Objekt in der Nähe des Sakkadenzieles erschien („Schwerpunkteffekt“ bzw. „Global effect“). Er wies darüber hinaus eine systematische Verlagerung des Schwerpunktes nach, wenn die relativen Intensitäten beider Stimuli verändert wurden. Auch andere Studien belegen, dass durch die Veränderung der Stimuluseigenschaften der Landepunkt der Sakkade entsprechend variierte werden konnte: Falls eines der Objekte größer oder heller war oder eines eine größere Punktdichte aufwies, verlagerte sich der Landepunkt der Sakkade in Richtung des markanteren Objektes (Findlay, 1982; Deubel & Wolf, 1982; Menz & Groner, 1987). Die Position des Schwerpunktes wird bei der Sakkadengenerierung somit nicht allein durch die Anordnung der beiden Objekte bestimmt, sondern wird jeweils unter Berücksichtigung stimulusspezifischer Reizattribute berechnet.

In Experiment 3 sollte überprüft werden, ob auch bei der postsakkadischen Lokalisation eine stimulusspezifische Berechnung des Schwerpunktes stattfindet. Durch eine Variation der beiden Distraktor-Größen sollten die physikalischen Reizattribute der Distraktoren verändert und eine mögliche Verlagerung des Schwerpunktes nachgewiesen werden. Hierbei wird angenommen, dass dem größeren Distraktor (demjenigen, von dem ein höhere „Energie“ ausgeht) bei der Bestimmung des Schwerpunktes mehr Gewicht beigemessen wird. Entsprechend sollte sich die Position des Schwerpunktes in Richtung des größeren Distraktors der postsakkadischen Distraktorkonfiguration verschieben. Eine Verlagerung des Schwerpunktes hätte Auswirkungen auf die Bewegungsbeurteilung eines zeitlich verzögert präsentierten Zielreizes, da die Position des Schwerpunktes dem Ort entspricht, an dem ein unbewegter Zielreiz zurückerwartet wird (vgl. Kapitel 4.3.4). Sollte also eine Gewichtung bei der Berechnung der Schwerpunkt-Position eintreten, so würde erwarten

werden, dass bei einer identischen Position des postsakkadisch dargebotenen Doppel-Distraktors allein der Wechsel der Distraktor-Anordnung dazu führt, dass der Zielreiz an unterschiedlichen Positionen zurückerwartet wird.

4.4.2 Experimentelles Paradigma

Das experimentelle Design entsprach weitgehend dem vorangegangen Experiment 2 (siehe Abbildung 38). Wieder begann das Experiment mit dem Auftauchen eines Zielreizes mit darüber angeordnetem Distraktor ($DZh_{prä}$: 0°, $DZv_{prä}$: +0,5°). Mit Detektion der sakkadischen Augenbewegung wurde der Zielreiz ausgeblendet ($Z_{blanking}$: 100 ms). Postsakkadisch wurden im Gegensatz zu Experiment 2 zwei unterschiedlich große Distraktoren präsentiert. Im Verhältnis zum präsakkadisch dargebotenen Distraktor (0,11° x 0,22°) wurde die Höhe des einen Distraktors halbiert (0,11° x 0,11°) und die des anderen verdoppelt (0,11° x 0,44°). Die Distraktoren befanden sich im gleichen vertikalen Abstand oberhalb des Zielreizes ($DDZv_{post}$: [+0,5° | +0,5°]). Es gab in diesem Experiment drei mögliche Positionen des Doppel-Distraktors (DDP_{post}: [-1,6° | 0°]; [-0,8° | +0,8°]; [0° | +1,6°]). Wie in Experiment 2 kam der Zielreiz immer relativ zu den DDP_{post} an einer von fünf möglichen Positionen zurück ($DDZh_{post}$: 0°; ±0,4°; ±0,8°).

Die beiden unterschiedlich großen Distraktoren wurden gleich häufig an $DP_{post[1]}$ und $DP_{post[2]}$ gezeigt. Somit gab es zwei mögliche Distraktor-Größen-Anordnungen (DG: [kurz | lang], [lang | kurz]) für jede DDP_{post}. Abbildung 38 präsentiert eine Übersicht über die sechs möglichen postsakkadischen Doppel-Distraktor-Anordnungen. Darüber hinaus zeigt die Abbildung eine für das Experiment 3 typische Abfolge einer Stimulussequenz. Am Ende jeder Stimulussequenz hatte die Versuchsperson die Aufgabe, die transsakkadische Zielreiz-Verschiebung in Bezug auf die Sakkadenrichtung zu beurteilen („vorwärts“ oder „rückwärts“).

Ein Block von Experiment 3 bestand aus 180 Durchgängen. Es gab 30 experimentelle Bedingungen (3 DDP_{post} x 2 DG x 5 $DDZh_{post}$), welche randomisiert sechsmal (dreimal pro Sakkadenrichtung) dargeboten wurden. An dem Experiment

nahmen insgesamt sechs Versuchspersonen (5♀, 1♂) im Alter von 22-25 Jahren teil. Jede Versuchsperson absolvierte sechs Blöcke in zwei separaten Sitzungen. Insgesamt bestand das Experiment aus 1080 Durchgängen.

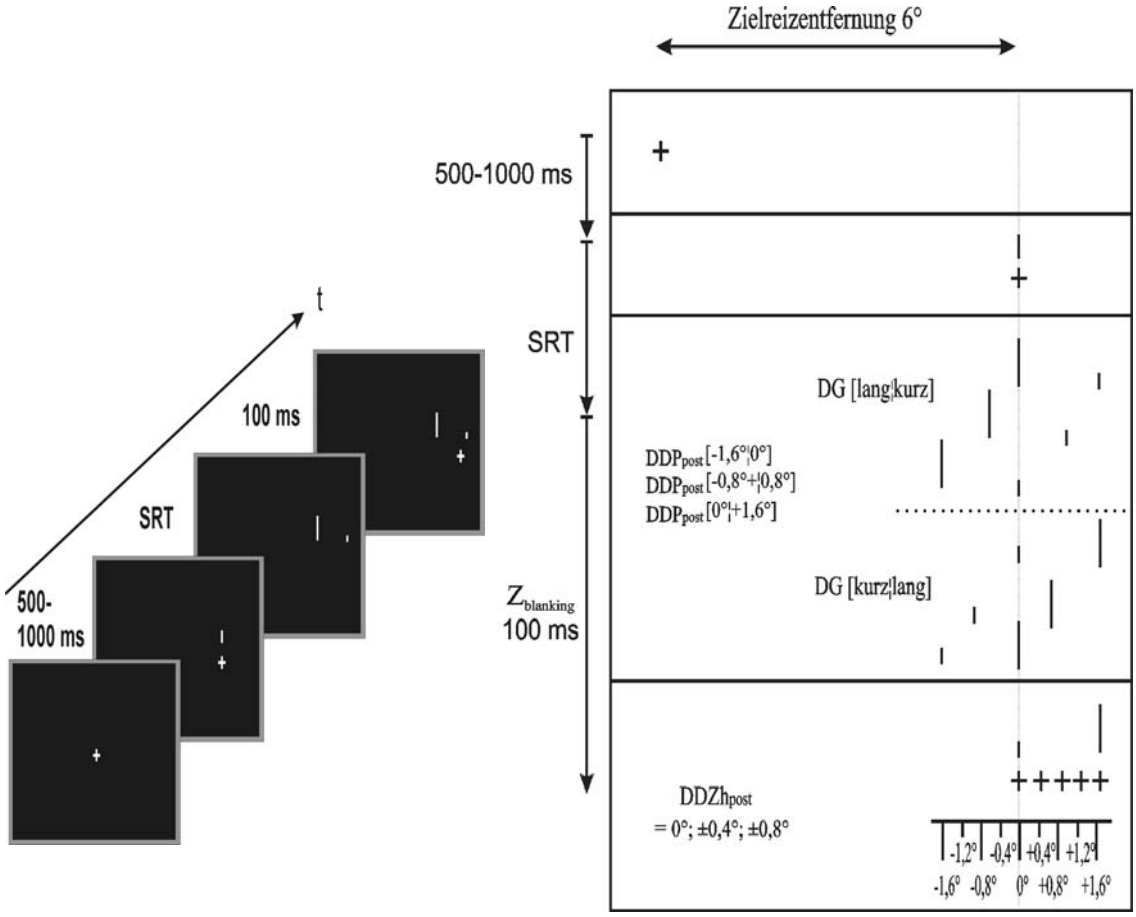


Abbildung 38: Ablauf und Aufbau des Experimentes 3. Der linke Teil der Abbildung stellt exemplarisch eine typische Stimulussequenz dar. Mit Sakkadendetektion wurde der Zielreiz mit darüber angeordnetem Distraktor ausgeblendet und ein Doppel-Distraktor bestehend aus zwei unterschiedlich großen Distraktoren eingeblendet. 100 ms später kehrte der Zielreiz zurück. Auf der rechten Seite der Abbildung sind die möglichen Distraktor- und Zielreiz-Positionen dargestellt. Durch die zwei möglichen Distraktor-Größen-Anordnungen (DG: [kurz │lang]; [lang │kurz]) und die drei möglichen DDP_{post} ([-1,6° │0°]; [-0,8° │+0,8°]; [0° │+1,6°]) ergaben sich insgesamt sechs mögliche Doppel-Distraktor-Anordnungen. Der Zielreiz kehrte immer symmetrisch zur DDP_{post} an einer von fünf möglichen $DDZh_{post}$ (0°; ±0,4°; ±0,8°) zurück. Die Positionen sind exemplarisch für eine DDP_{post} angedeutet.

4.4.3 Ergebnisse

Es mussten 3,1% der Daten von der statistischen Auswertung ausgeschlossen werden. In diesen Durchgängen verlor entweder der Eyetracker die Pupille der Versuchsperson, beispielsweise durch Lidschlag, oder die Latenz der ausgeführten Sakkade zum Zielreiz lag nicht innerhalb des festgesetzten Zeitintervalls von 150-400 ms nach Erscheinen des Zielreizes.

Um eine Beeinflussung der Distraktor-Größen-Anordnungen (DG: [kurz | lang]; [lang | kurz]) auf die Zielreiz-Lokalisation zu beurteilen, wurde die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes (in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) separat für jede der sechs möglichen Doppel-Distraktor-Anordnungen betrachtet (siehe Abbildung 39). Hierbei zeigte sich, dass sich die Distraktor-Größen-Anordnungen unabhängig von der Position des DDP_{post} auf die postsakkadische Zielreiz-Lokalisation auswirkten. Ein Wechsel der Distraktor-Größen-Anordnung bei einem an identischer Position dargebotenen postsakkadischen Doppel-Distraktor führte dazu, dass eine gleich große ZV unterschiedlich beurteilt wurde. Dies ist auch an den Verschiebungen der durch die Bewegungsbeurteilung gelegten psychometrischen Funktionen zu erkennen. Ein unbewegter Zielreiz wurde beim Wechsel der Distraktor-Größen-Anordnung daher an einer anderen Stelle zurückerwartet.

Eine zweifaktorielle ANOVA (DDP_{post} x DG) bestätigte sowohl einen signifikanten Haupteffekt für die Position des Doppel-Distraktors auf die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes [$F(2,10)=19{,}658$; $p<0{,}001$] als auch einen signifikanten Haupteffekt für die Position der unterschiedlich großen Distraktoren [$F(1,5)=16{,}452$; $p<0{,}01$]. Die Interaktion beider Faktoren war nichtsignifikant [$F(2,10)=0{,}9985$; $p=0{,}4024$].

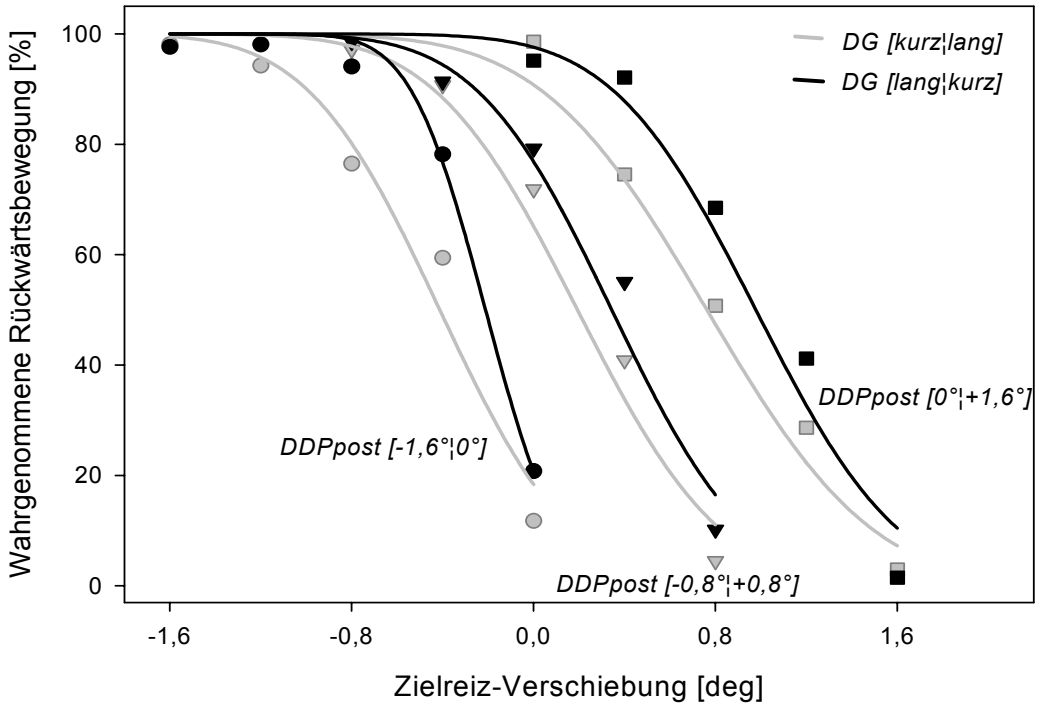


Abbildung 39: Vergleich der Bewegungsbeurteilung des Zielreizes in Abhängigkeit von Distraktor-Größen-Anordnungen (DG: [kurz | lang]; [lang | kurz]) und den drei möglichen DDP_{post} gemittelt über alle Versuchspersonen. Die symmetrische Verschiebung der Bewegungsbeurteilung bei allen drei DDP_{post} deutet auf einen konstanten Einfluss der Distraktor-Größen-Anordnung hin.

Die Versuchspersonen konnten die Bewegung des Zielreizes unabhängig von der Distraktor-Größen-Anordnung gleich gut beurteilen. Wie in Abbildung 40 zu sehen ist, verlaufen die durch die Bewegungsbeurteilung gelegten psychometrischen Funktionen zwar versetzt, aber annähernd parallel zueinander. Somit erwarteten die Versuchspersonen den zeitlich verzögert erschienenen Zielreiz tendenziell näher zur Position des kürzeren Distraktors zurück. Die Schwerpunkt-Position wurde folglich durch die postsakkadischen Distraktor-Größen-Anordnung beeinflusst.

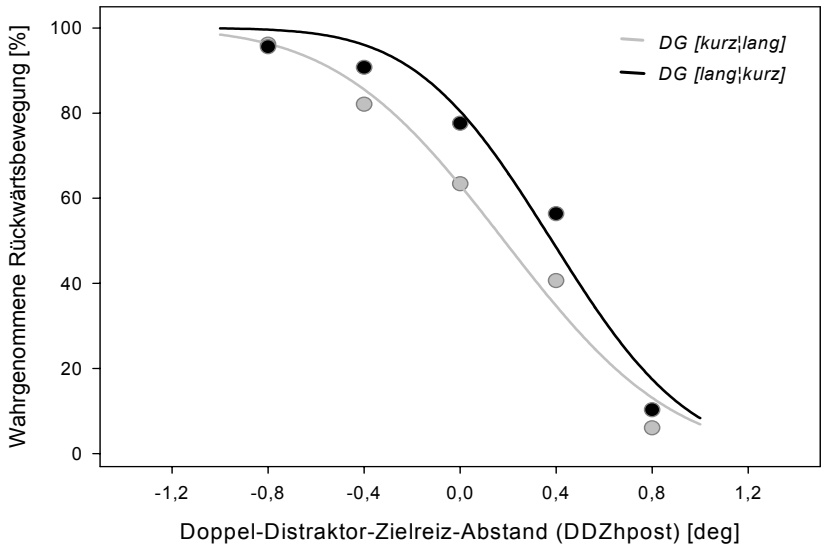


Abbildung 40: Einfluss der Distraktor-Größen-Anordnung auf die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes gemittelt über alle DDP_{post} und alle Versuchspersonen Die Versuchspersonen zeigten eine höhere Gewichtung des kürzeren Distraktors, so dass es zu einer Verlagerung der durch die Bewegungsbeurteilung gelegten psychometrischen Funktionen kam.

Wie in den vorangegangenen Experimenten wurde für jede Versuchsperson die Größe der induzierten Scheinbewegungen ermittelt, welche durch die sechs möglichen Doppel-Distraktor-Anordnungen hervorgerufen wurde. In Abbildung 41 sind die Größen der induzierten Scheinbewegungen in Abhängigkeit von den Abständen DDP_{post} zur ursprünglichen Zielreiz-Position dargestellt. Die Größen der induzierten Scheinbewegungen variierten sowohl mit den Positionen des Doppel-Distraktors als auch mit den Distraktor-Größen-Anordnungen.

Die durch die DDP_{post} induzierten Größen der Scheinbewegungen wurden für jede Distraktor-Größen-Anordnung mit einer linearen Regression gefittet. Für die Distraktor-Größen-Anordnung [lang│kurz] ergab sich eine Steigung von 0,75 mit einem y-Achsenabschnitt von 0,39. Der Korrelationskoeffizient R^2 betrug 0,86. Zu einem ähnlichen Ergebnis führte die Regression durch die Scheinbewegungsgrößen der Distraktor-Größen-Anordnung [kurz│lang]. Die Steigung betrug in dieser Bedingung 0,78 mit einem y-Achsenabschnitt von 0,21. Der Korrelationskoeffizient R^2 betrug 0,85. Ein gepaarter *t*-Test ergab einen signifikanten Unterschied der y-Achsenabschnitte der

Regressionsgeraden [t=-4,05; df=5; p<0,01]. Die Steigungen hingegen zeigten keine signifikanten Unterschiede [t=0,72; df=5; p=0,50]. Der Verlauf der Regressionsgeraden kann somit als versetzt und parallel bezeichnet werden.

Eine zweifaktorielle ANOVA (DDP_{post} x DG) zeigte jeweils einen signifikanten Einfluss auf die Scheinbewegungsgröße durch den Faktor DDP_{post} [F(2,10)=203,74; p<0,001] und den Faktor DG [F(1,5)=16,381; p<0,01], aber keine Interaktion der beiden Faktoren [F(2,10)=0,5682; p=0,5838].

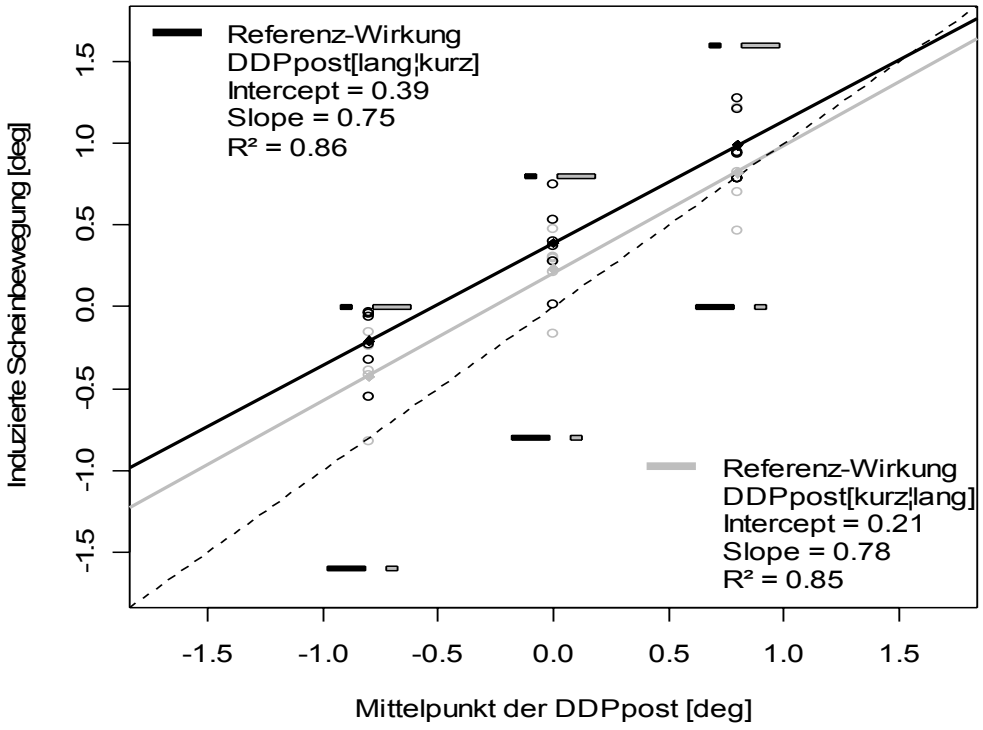


Abbildung 41: Einfluss DDP_{post} auf die induzierten Scheinbewegungsgrößen in Abhängigkeit von der Anordnung der beiden unterschiedlich großen Distraktoren. Da dem kleineren der beiden postsakkadischen Distraktoren bei der Bestimmung des Schwerpunktes mehr Gewicht beigemessen wurde, bestimmt seine postsakkadische Position stärker die Größe der induzierten Scheinbewegung. Die jeweilige Regressionsgerade für DDP_{post} [kurz | lang] (grau) bzw. DDP_{post} [lang | kurz] (schwarz) verschiebt sich somit in Richtung des kleineren Distraktors. Die Anordnungen der DDP_{post} sind schematisch durch die schwarzen und grauen Balken angedeutet.

4.4.4 Diskussion

In diesem Experiment sollte durch das Verändern der Distraktor-Größen eines postsakkadischen Doppel-Distraktors überprüft werden, ob bei der Berechnung des Schwerpunktes physikalische Reizattribute (Objektgröße) berücksichtigt werden. Die Ergebnisse zeigten, dass der Schwerpunkt einer Distraktorkonfiguration bei identischer postsakkadischer Position eines Doppel-Distraktors allein durch die Größen-Anordnung (DG: [kurz|lang] oder [lang|kurz]) verlagert und die Position des zurückerwarteten Zielreizes verändert wird. Die Verlagerung des Schwerpunktes war für jede der drei getesteten DDP_{post} gleich groß. Das heißt, die induzierten Scheinbewegungsgrößen unterschieden sich je nach Distraktor-Größen-Anordnungen jeweils um einen konstanten Betrag. Die Differenz der y-Achsenabschnitte der jeweiligen Regressionsgeraden ergab eine Verlagerung des Schwerpunktes von 0,09° [(0,39-0,21)/2] in Richtung der Position des kürzeren Distraktors. Die Stärke der Referenz-Wirkung von DDP_{post} wurde hingegen durch die Anordnungen der beiden Distraktoren nicht beeinflusst. Diese lag mit 0,75 bzw. 0,78 etwas höher als die in Experiment 2 ermittelte Referenz-Wirkung von 0,71.

Die Ergebnisse zeigen somit, dass bei Berechnung der Position des Schwerpunktes stimulusspezifische Eigenschaften berücksichtigt werden. Die Annahme, dass dem längeren Distraktor aufgrund der physikalischen Reizattribute (ausgehende Energie) mehr Gewicht bei der Berechnung des Schwerpunktes beigemessen wird, konnte nicht bestätigt werden. Demnach scheint sensorische Information über die Stimuluseigenschaften, wie die Größe, eine untergeordnete Rolle bei der Berechnung der Position des Schwerpunktes zu spielen. Stattdessen müssen andere positionsunabhängige Merkmale für die gefundene Beeinflussung verantwortlich sein. So könnten kognitive Prozesse bei der Gewichtung von Bedeutung gewesen sein. Es ist anzunehmen, dass Information über den präsakkadisch präsentierten Distraktor bei der postsakkadischen Lokalisation berücksichtigt wurde. Werden die Größen der dargebotenen Distraktoren verglichen, so fällt auf, dass sich der kurze Distraktor vom präsakkadischen Distraktor nur durch 16 Pixel (4 x 4), der lange Distraktor hingegen durch 32 Pixel (8 x 4) unterschied (siehe Abbildung 42). Die größere Ähnlichkeit könnte deshalb eine höhere Gewichtung des kürzeren Distraktors hervorgerufen haben.

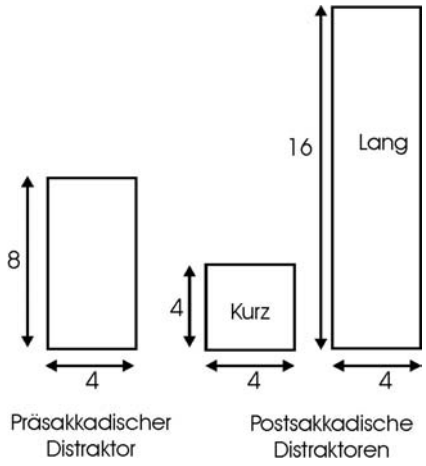


Abbildung 42: Vergleich der Größen von prä- und postsakkadisch präsentierten Distraktoren. Hierbei ist zu erkennen, dass der kürzere der postsakkadisch präsentierten Distraktoren eine höhere Analogie zum präsakkadisch präsentierten aufweist.

5 Bedeutung der präsakkadischen Information für die postsakkadische Lokalisation

In den vorangegangenen Experimenten 2 und 3 wurde gezeigt, dass in Situationen, in denen das visuelle System die präsakkadische Information nicht eindeutig der postsakkadischen zuordnen kann, der Schwerpunkt der dargebotenen Objekte gebildet und zur postsakkadischen Lokalisation herangezogen wird. Diese Schwerpunkt-Strategie könnte jedoch unabhängig von der präsakkadisch vorhandenen Information erfolgt sein. So kann vermutet werden, dass auch ohne die Präsentation eines präsakkadischen Distraktors die gleichen induzierten Scheinbewegungen durch einen postsakkadischen Doppel-Distraktor hervorgerufen werden.

Andererseits widersprechen die bisherigen Befunde auch nicht der Annahme einer Berücksichtigung der präsakkadischen Information bei der postsakkadischen Lokalisation. In beiden vorangegangenen Experimenten wurde der Distraktor präsakkadisch ohne horizontalen Versatz zum Zielreiz dargeboten ($DZh_{prä}$: 0°). Sollte die Position des Schwerpunktes mit der des präsakkadisch präsentierten Distraktors gleichgesetzt werden, so würde auch unter Einbeziehung der horizontalen Anordnung die Position des Schwerpunktes dem Ort des zurückerwarten Zielreizes entsprechen. Einen möglichen Hinweis, dass die präsakkadische Information auch beim Schwerpunkt-Effekt nicht ignoriert wird, liefern die Ergebnisse von Experiment 3. Die hier gefundene Verlagerung der Position des Schwerpunktes ließ sich nicht durch die physikalischen Eigenschaften der Distraktorkonfiguration erklären und könnte deshalb auf die höhere Analogie zwischen dem präsakkadischen und einem der postsakkadisch präsentierten Distraktoren zurückzuführen sein.

Aus Experimenten mit nur einem prä- und postsakkadisch vorhandenen Distraktor ist bereits bekannt, dass die horizontale Anordnung von Zielreiz und Distraktor über die Sakkade hinweg gespeichert und bei der postsakkadischen Lokalisation genutzt werden kann. So zeigte Deubel (2004), dass Versuchspersonen bei gleicher postsakkadisch vorgefundener Distraktor-Zielreiz-Anordnung die Bewegung des Zielreizes unterschiedlich beurteilten. Dieser Unterschied in der wahrgenommenen Bewegungsrichtung konnte nur durch die Einbeziehung der präsakkadischen Distraktor-

Zielreiz-Anordnung entstanden sein, denn diese führte dazu, dass sich verschiedene relative Änderungen zwischen der prä- und postsakkadischen Anordnung ergaben.

Sollte die präsakkadische Anordnung von Distraktor und Zielreiz ebenfalls bei der postsakkadischen Präsentation eines Doppel-Distraktors berücksichtigt werden, so müsste auch hier eine veränderte Zielreiz-Lokalisation bei gleicher postsakkadischer Anordnung von Doppel-Distraktor und Zielreiz nachweisbar sein. In Experiment 4 wurde deshalb präsakkadisch die horizontale und in Experiment 5 die vertikale Anordnung von Distraktor und Zielreiz variiert und deren Einfluss auf die postsakkadische Zielreiz-Lokalisation bestimmt. Ergäbe sich eine Verlagerung in der zurückerwarteten Zielreiz-Position, so würde deren Größe Hinweise liefern können, in welchem Umfang (Genauigkeit) Information über die relative Anordnung von Objekten zur postsakkadischen Orientierung zur Verfügung stehen. Information, die für die Orientierung nach der Sakkade eine besondere Relevanz hat, sollte entsprechend auch die postsakkadische Lokalisation stärker beeinflussen.

5.1 *Experiment 4 - Horizontale Anordnung von Distraktor und Zielreiz*

5.1.1 Fragestellung

In Experiment 4 sollte untersucht werden, ob trotz des Schwerpunkt-Effektes präsakkadische Information über die horizontale Anordnung von Distraktor und Zielreiz zur postsakkadischen Lokalisation abgerufen wird. Hierzu wurde präsakkadisch der Abstand beider Objekte horizontal variiert und die postsakkadische Anordnung des Doppel-Distraktors konstant gehalten.

Wird die präsakkadische Information über den horizontalen Versatz der Objekte bei der postsakkadischen Lokalisation berücksichtigt, so sollte ein unbewegter Zielreiz nicht wie in den Experimenten 2 und 3 an der Position des Schwerpunktes zurückerwartet werden. Bisher wurde die Position des Schwerpunktes als Referenz zur postsakkadischen Orientierung herangezogen, so als ob sich ein real vorhandenes Referenz-Objekt an dieser Stelle befunden hätte. Entsprechend sollte die Position des Schwerpunktes mit der Position des präsakkadischen Distraktors und nicht mit der des Zielreizes gleichgesetzt werden. Der Zielreiz hingegen sollte entsprechend der präsakkadischen Anordnung mit einem Versatz vom Schwerpunkt zurückerwartet werden (siehe Abbildung 43). Ein Zielreiz, welcher beispielsweise präsakkadisch in Sakkadenrichtung hinter dem Distraktor mit einem $DZh_{prä}$ von +0,4° dargeboten wurde, sollte nur dann als unbewegt beurteilt werden, wenn dieser auch postsakkadisch in Sakkadenrichtung hinter dem Schwerpunkt erscheinen würde. Käme es zu einer vollständigen Berücksichtigung der präsakkadischen Information, so würde der Zielreiz nur dann als unbewegt beurteilt werden, wenn dieser postsakkadisch mit einem $DDZh_{post}$ von +0,4° zurückkehrt.

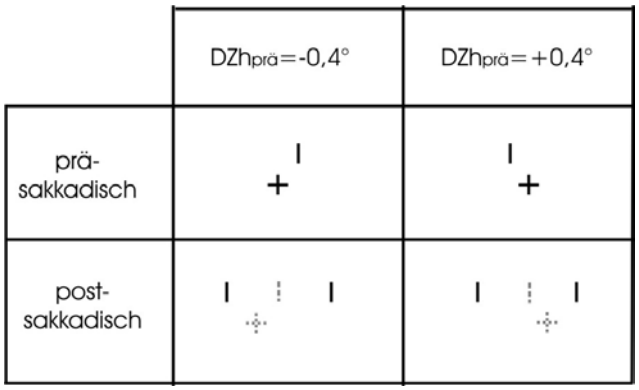


Abbildung 43: Exemplarische Darstellung der erwarteten Zielreiz-Lokalisation bei der Präsentation eines postsakkadischen Doppel-Distraktors, wenn Distraktor und Zielreiz präsakkadisch einen horizontalen Versatz aufwiesen. Sollte die präsakkadische Information über den horizontalen Versatz von Distraktor und Zielreiz zur postsakkadischen Orientierung genutzt werden, so ist zu erwarten, dass die Position des Schwerpunktes, angedeutet durch die gestrichelte Linie, mit der Position des präsakkadisch präsentierten Distraktors gleichgesetzt wird. Der zeitlich verzögert wiederkehrende Zielreiz sollte nur dann als unbewegt beurteilt werden, wenn dieser entsprechend der präsakkadischen Anordnung von Distraktor und Zielreiz (gestricheltes Kreuz) zurückkehrt. Eine Berücksichtigung der präsakkadischen Information würde deshalb bei identischer Position des Doppel-Distraktors zu unterschiedlichen Positionen des zurückerwarteten Zielreizes führen.

5.1.2 Experimentelles Paradigma

Das experimentelle Paradigma entsprach dem von Experiment 2. Lediglich der präsakkadisch präsentierte Distraktor wurde in seiner relativen Anordnung zum Zielreiz verändert. In Abbildung 44 ist exemplarisch der Ablauf und der Aufbau des Experimentes dargestellt. Anstelle des bisher mittig über dem Zielreiz angeordneten Distraktors erschien der Distraktor zwar immer noch über dem Zielreiz ($DZv_{prä}$: +0,5°), aber mit einem von zwei möglichen horizontalen Abständen auf ($DZh_{prä}$: ±0,4°). Form, Größe und Darbietungsdauer des Fixationskreuzes, des Zielreizes und der Distraktoren blieben unverändert. Es gab drei mögliche Positionen des postsakkadisch präsentierten Doppel-Distraktors (DDP_{post}: [-1,6° | 0°]; [-0,8° | +0,8°]; [0° | +1,6°]). Beide Distraktoren des postsakkadischen Doppel-Distraktors befanden sich oberhalb des Zielreizes ($DDZv_{post}$: [+0,5° | +0,5°]). Der für 100 ms ausgeblendete Zielreiz konnte wie in dem vorherigen Experiment an fünf möglichen $DDZh_{post}$ (0°; ±0,4°; ±0,8°) wiederkehren. Die Aufgabe der Versuchsperson bestand entsprechend der

vorangegangenen Experimente in der Diskrimination der transsakkadischen Zielreiz-Verschiebungsrichtung („vorwärts“ vs. „rückwärts“).

Ein Block von Experiment 4 bestand aus 180 Durchgängen. Es gab 30 experimentelle Bedingungen (3 DDP_{post} x 2 $DZ_{prä}$ x 5 $DDZh_{post}$), welche randomisiert sechsmal (dreimal pro Sakkadenrichtung) dargeboten wurden. Insgesamt bestand das Experiment aus 720 Durchgängen, die verteilt auf vier Blöcke dargeboten wurden. An dem Experiment nahmen sechs Versuchspersonen (5♀, 1♂) im Alter von 20-25 Jahren teil.

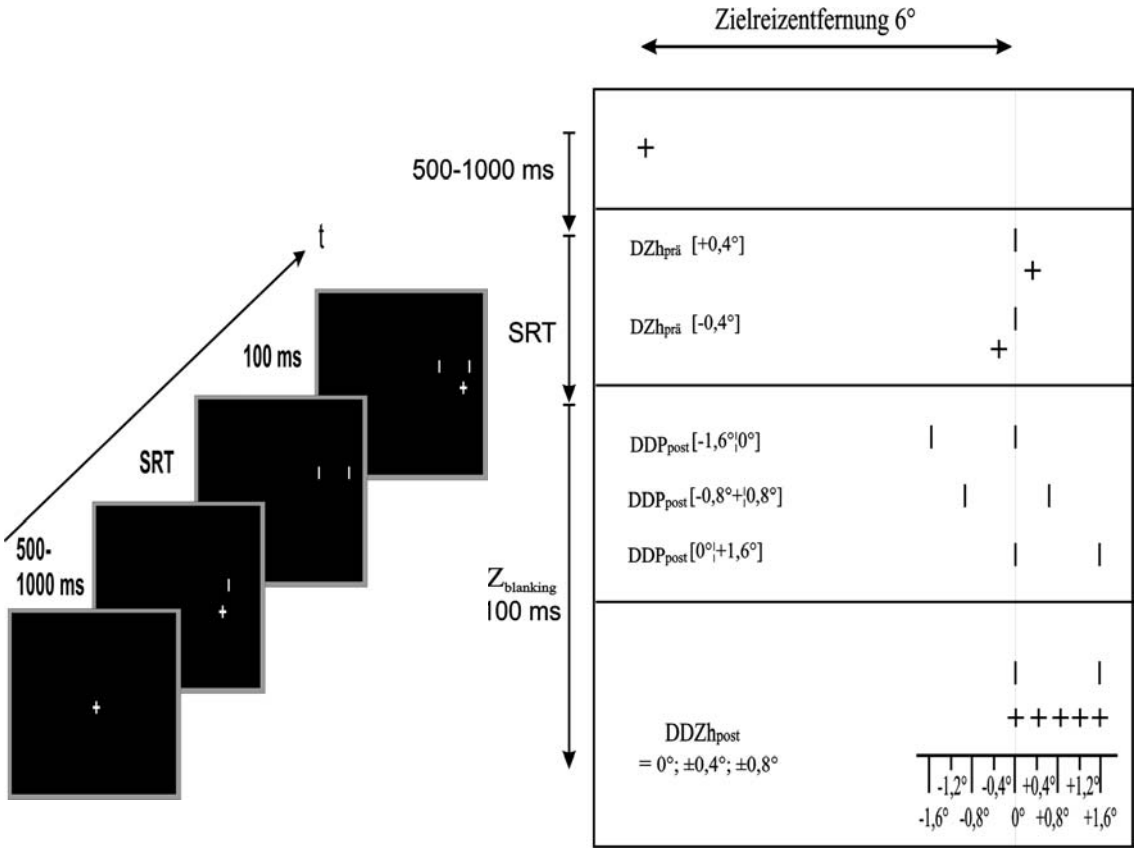


Abbildung 44: Exemplarischer Ablauf eines Durchganges und Aufbau des Experimentes 4. Der mit dem Zielreiz präsentierte Distraktor war nicht horizontal mit dem Zielreiz ausgerichtet, sondern erschien mit einem horizontalen Versatz ($DZh_{prä}$=±0,4°). Mit Sakkadenbeginn wurde der Zielreiz für ein Zeitintervall von 100 ms ausgeblendet und ein zweiter aufgabenirrelevanter Distraktor erschien. Es gab drei mögliche Positionen, an denen der postsakkadisch präsentierte Doppel-Distraktor dargeboten wurde (DDP_{post}: [-1,6° | 0°]; [-0,8° | +0,8°]; [0° | +1,6°]). Der Zielreiz kehrte immer relativ zum dargebotenen Doppel-Distraktor zurück ($DDZh_{post}$: 0°; ±0,4°; ±0,8°).

5.1.3 Ergebnisse

2,6% der Daten wurden von der statistischen Auswertung ausgeschlossen. In diesen Durchgängen verlor der Eyetracker entweder die Pupille der Versuchsperson oder die Latenz der ausgeführten Sakkade zum Zielreiz lag nicht innerhalb des festgesetzten Zeitintervalls von 150-400 ms nach Erscheinen des Zielreizes.

Um den Einfluss der präsakkadischen Distraktor-Zielreiz-Anordnung auf die postsakkadische Zielreiz-Lokalisation zu bestimmen, wurde die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes in Abhängigkeit von $DZh_{prä}$ und DDP_{post} betrachtet (siehe Abbildung 45). Hierbei zeigte sich, dass sowohl die präsakkadische Information über die horizontale Anordnung von Distraktor und Zielreiz als auch die postsakkadische Position des Doppel-Distraktors die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes beeinflusste. So wurde beispielsweise durch das Verändern der präsakkadischen Distraktor-Zielreiz-Anordnung eine ZV von -0,4° bei identischer DDP_{post} [-1,6° | 0°] bei einer $DZh_{prä}$ von -0,4° zu 31% und bei einer $DZh_{prä}$ von +0,4° zu 81% als rückwärts bewegt beurteilt. Eine ähnliche Beeinflussung der wahrgenommenen Zielreiz-Bewegung zeigt sich, wenn bei identischer präsakkadischer Anordnung von Distraktor und Zielreiz ein Wechsel der postsakkadischen Doppel-Distraktor-Position betrachtet wird. So wurde eine ZV von -0,4° bei einer $DZh_{prä}$ von -0,4° und einer DDP_{post} [-1,6° | 0°] in 31% und bei einer DDP_{post} [-0,8° | +0,8°] in 84% der Fälle als Rückwärtsbewegung eingeschätzt.

Wird der Verlauf der durch die Bewegungsbeurteilung gelegten psychometrischen Funktionen getrennt für jede der beiden präsakkadischen Distraktor-Zielreiz-Anordnungen betrachtet, so ist in Abbildung 45 zu erkennen, dass diese zwar versetzt, aber annähernd parallel zueinander verlaufen. Bei einem Vergleich der psychometrischen Funktionen zwischen den beiden präsakkadischen Distraktor-Zielreiz-Anordnungen fällt zudem auf, dass der Verlauf bei $DZh_{prä}$ +0,4° steiler ist als bei $DZh_{prä}$ -0,4°. Die Beurteilung der Zielreiz-Bewegung muss den Versuchspersonen demnach leichter gefallen sein, wenn sich der präsakkadisch dargebotene Distraktor in Sakkadenrichtung vor dem Zielreiz befand, als wenn er dahinter präsentiert wurde.

Eine zweifaktorielle ANOVA ($DZh_{prä}$ x DDP_{post}) bestätigte den Einfluss der beiden Faktoren auf die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes. So ergab sich sowohl ein signifikanter Haupteffekt für $DZh_{prä}$ [$F(1,5)=76,206$; $p<0,001$] als auch für DDP_{post} [$F(2,10)=20,673$; $p<0,001$] und eine signifikante Interaktion der beiden Faktoren [$F(2,10)=4,7296$; $p<0,05$].

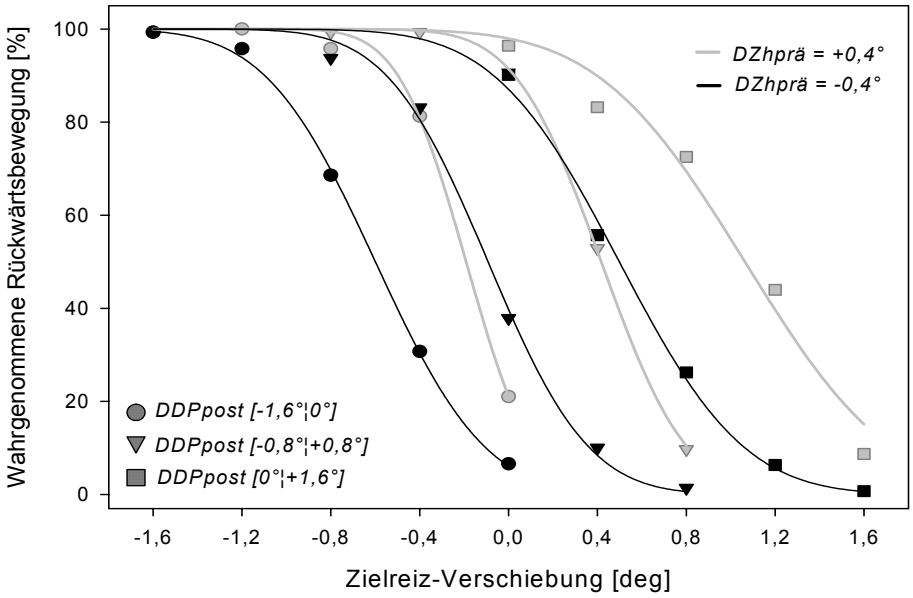


Abbildung 45: Wahrgenommene ZV (in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) gemittelt über alle Versuchspersonen in Abhängigkeit von der Größe ZV und den drei DDP_{post}. Die Bewegungsbeurteilung des Zielreizes ist unterteilt in die Bedingung $DZh_{prä}$ +0,4° (grau) und $DZh_{prä}$ -0,4° (schwarz). An dem parallelen Verlauf der psychometrischen Funktionen zeigt sich, dass die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes sowohl von der Position des Doppel-Distraktors als auch von der präsakkadische Distraktor-Zielreiz-Anordnung abhängig ist.

Abbildung 46 zeigt die Bewegungsbeurteilung von Zielreiz-Verschiebungen für die zwei möglichen präsakkadischen Distraktor-Zielreiz-Anordnungen in Abhängigkeit von $DDZh_{post}$. Hierbei ist zu erkennen, dass ein unbewegter Zielreiz je nach präsakkadischer Anordnung von Distraktor und Zielreiz an einer unterschiedlichen Position innerhalb der postsakkadischen Distraktorkonfiguration zurückerwartet wurde.

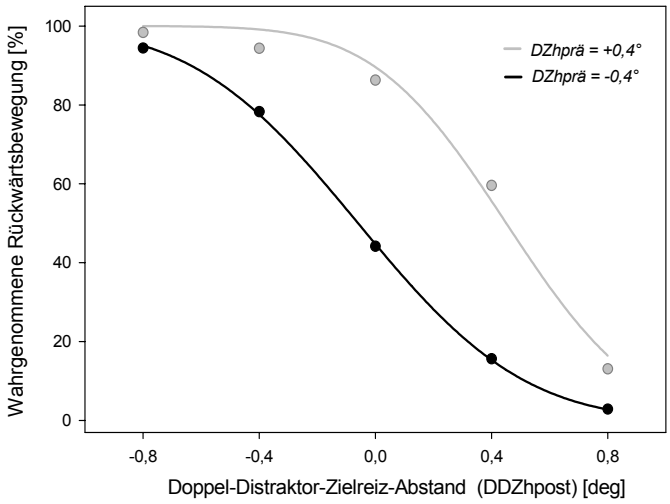


Abbildung 46: Wahrgenommene ZV (in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) gemittelt über alle DDP_{post} in Abhängigkeit von $DDZh_{post}$ und $DZh_{prä}$. In Abbildungen ist ein die Berücksichtigung der präsakkadische Anordnung bei der Beurteilung der Zielreizbewegung durch die Verlagerung der psychometrischen Funktion zu erkennen. Ein unbewegter Zielreiz wurde folglich je nach präsakkadischer Distraktor-Zielreiz-Anordnung an einer anderen Position zurückerwartet.

Um zu bestimmen, wie stark die präsakkadische Information bei der postsakkadischen Zielreiz-Lokalisation berücksichtigt wurde, erfolgte die Berechnung der induzierten Scheinbewegungsgrößen. Diese wurden für jede Versuchsperson in Abhängigkeit von DDP_{post} und $DZh_{prä}$ mit einem Bootstrap-Verfahren bestimmt. Abbildung 47 zeigt die ermittelten Scheinbewegungsgrößen in Abhängigkeit von der DDP_{post}. Die wahrgenommenen Scheinbewegungen sind für die beiden präsakkadischen Anordnungen jeweils getrennt abgetragen und mit einer linearen Regression gefittet worden.

Die Verlagerung der zurückerwarteten Zielreiz-Position führte zu jeweils unterschiedlichen Scheinbewegungsgrößen bei gleicher DDP_{post}. In Tabelle 1 sind die Ergebnisse der linearen Regression in Abhängigkeit von der $DZh_{prä}$ aus diesem Experiment und aus Experiment 2, in welchem sich der präsakkadisch dargebotene Distraktor über dem Zielreiz ($DZh_{prä}$: 0°) befand, dargestellt. In Experiment 2 wurde ein unbewegter Zielreiz nicht genau in der Mitte des Doppel-Distraktors sondern um 0,23° in Sakkadenrichtung versetzt zurückerwartet.

$DZh_{prä}$	Steigung	y-Achsenabschnitt	R^2
-0,4°	0,69	-0,06	0,79
0°	0,71	0,23	0,75
+0,4°	0,77	0,44	0,81

Tabelle 1: Vergleich der Regressionsgeraden, welche jeweils die Referenz-Wirkung des Schwerpunktes (Steigung) und die Größe der induzierten Scheinbewegung (y-Achsenabschnitt) für die unterschiedlichen $DZh_{prä}$ beschreiben. Die Regressionsgerade für $DZh_{prä}$ 0° stammt aus Experiment 2.

Werden hierzu die y-Achsenabschnitte der Regressionsgeraden von $DZh_{prä}$ +0,4° und -0,4° verglichen, so ist zu erkennen, dass ein unbewegter Zielreiz das eine Mal in Sakkadenrichtung um 0,44 und das andere Mal entgegengesetzt der Sakkadenrichtung um 0,06 vom Mittelpunkt der Distraktorkonfiguration zurückerwartet wurde. Die Verlagerung der zurückerwarteten Zielreiz-Position von +0,21 ($DZh_{prä}$ 0° vs. $DZh_{prä}$ +0,4°) und -0,29 ($DZh_{prä}$ 0° vs. $DZh_{prä}$ -0,4°) kann trotz der in verschiedenen Experimenten gewonnenen Daten somit als nahezu symmetrisch beschrieben werden.

Wie stark die Zielreiz-Beurteilung durch die Position des Doppel-Distraktors bestimmt wird, kann durch die Referenz-Wirkung angegeben werden. Die Referenz-Wirkung ergibt sich aus dem Verhältnis von induzierter Scheinbewegungsgröße und der Distanz des Doppel-Distraktors zur ursprünglichen Zielreiz-Position, und entspricht somit der Steigung der Regressionsgeraden. Bei $DZh_{prä}$ +0,4° betrug die Referenz-Wirkung 0,77, bei $DZh_{prä}$ -0,4° hingegen 0,69. Die Versuchspersonen orientierten sich somit weniger an dem Schwerpunkt der postsakkadisch präsentierten Distraktorkonfiguration, wenn der Distraktor präsakkadisch in Sakkadenrichtung hinter dem Zielreiz dargeboten wurde im Vergleich zu der präsakkadischen Bedingung, in der der Distraktor vor dem Zielreiz lag.

Statistisch wurde durch eine zweifaktorielle ANOVA ($DZh_{prä}$ x DDP_{post}) die Beeinflussung der Scheinbewegungsgröße durch die Faktoren $DZh_{prä}$ und DDP_{post} bestätigt. Hierbei ergaben sich zwei signifikante Haupteffekte: $DZh_{prä}$ [$F(1,5)=73,758$, $p<0,001$], DDP_{post} [$F(2,10)=172,86$; $p<0,001$]. Darüber hinaus war die Interaktion $DZh_{prä}$ x DDP_{post} signifikant [$F(2,10)=6,558$; $p<0,05$].

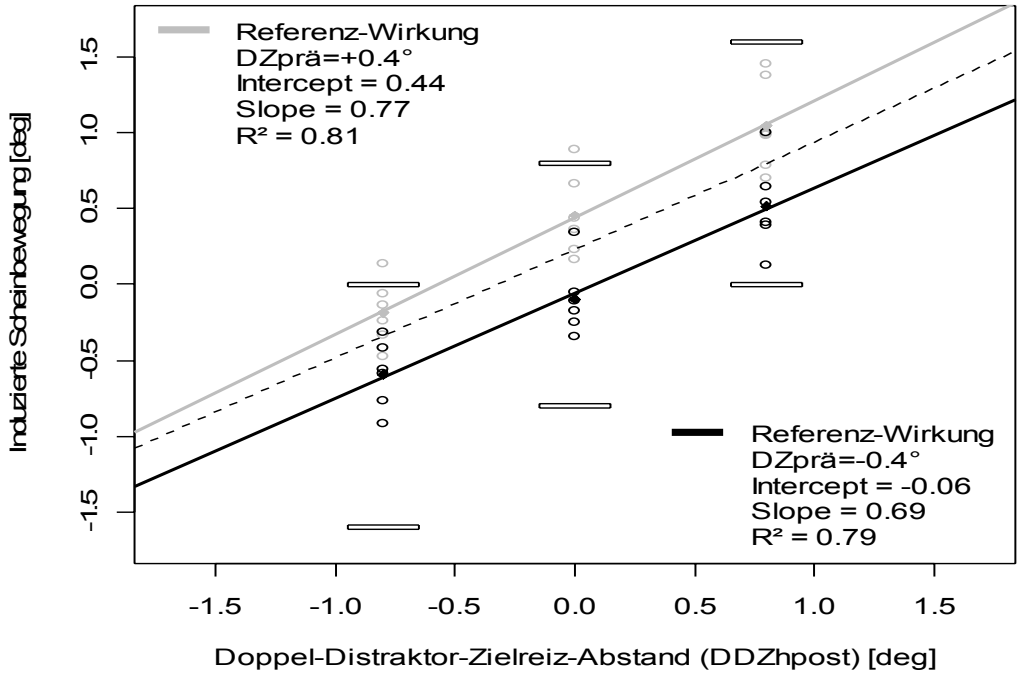


Abbildung 47: Induzierte Scheinbewegungsgröße in Abhängigkeit von DDP_{post} und den zwei möglichen $DZh_{prä}$ für jede Versuchsperson. Die durch die jeweiligen Scheinbewegungsgrößen gelegten Regressionsgeraden für $DZh_{prä}$ +0,4° (grau) und $DZh_{prä}$ -0,4° (schwarz) zeigen, dass der Zielreiz entsprechend der präsakkadischen Distraktor-Zielreiz-Anordnung vom Schwerpunkt (gestrichelte Linie) versetzt zurückerwartet wurde. Die Position des Schwerpunktes geht aus der zurückerwarteten Zielreiz-Position von Experiment 2 hervor. Hier konnte die Position des Schwerpunktes und des zurückerwarteten Zielreizes gleichgesetzt werden, da $DZh_{prä}$ 0° war. In Experiment 2 betrug die Referenz-Wirkung des Schwerpunktes 0,71, der y-Achsenabschnitt 0,23 und der Korrelationskoeffizient R^2 0,75**.**

5.1.4 Diskussion

Die Ergebnisse von Experiment 4 konnten zeigen, dass auch in Bedingungen, in denen die präsakkadische Information nicht eindeutig der postsakkadischen zugeordnet werden kann, die präsakkadisch präsentierte Information bei der Lokalisation berücksichtigt wird. So konnte nachgewiesen werden, dass bei einer identischen postsakkadischen Position des Doppel-Distraktors ein unbewegter Zielreiz an unterschiedlichen Positionen zurückerwartet wird. Diese Verlagerung der zurückerwarteten Zielreiz-Position kann nur auf die unterschiedliche horizontale Anordnung von präsakkadisch präsentiertem Distraktor und Zielreiz zurückgeführt

werden. Diese Anordnung muss über die Sakkade hinweg gespeichert und zur Lokalisation des Zielreizes abgerufen worden sein.

Werden die Positionen, an denen ein unbewegter Zielreiz zurückerwartet wurde, mit denen aus Experiment 2 verglichen, in welchem der Distraktor präsakkadisch ohne horizontalen Versatz zum Zielreiz dargeboten wurde, so kann die Verlagerung der zurückerwarteten Zielreiz-Position als nahezu symmetrisch beschrieben werden. Die Annahme, dass das visuelle System zur postsakkadischen Orientierung die Position des Schwerpunktes mit der des präsakkadischen Distraktors gleichsetzt und den Zielreiz relativ dazu lokalisiert, konnte in diesem Experiment bestätigt werden.

Ein Zielreiz, der sich präsakkadisch in Sakkadenrichtung hinter dem Distraktor befand, wurde auch postsakkadisch in Sakkadenrichtung hinter der Position des Schwerpunktes zurückerwartet. In Experiment 2 hingegen, in welchem die präsakkadische Distraktor-Zielreiz-Anordnung keinen horizontalen Versatz aufwies, wurde der Zielreiz entsprechend am Ort des Schwerpunktes der Distraktorkonfiguration zurückerwartet.

Die Verlagerung der Zielreiz-Position betrug durchschnittlich 0,25° ($DZh_{prä}$ 0° vs. $DZh_{prä}$ ±0,4°) vom Schwerpunkt. Ein Vergleich dieser Größe mit der Größe des präsakkadischen Versatzes (0,4°) zeigt, dass über 60% der präsakkadischen Distanz bei der postsakkadischen Lokalisation berücksichtigt wurde.

Die gefundene Stärke der Referenz-Wirkung unterschied sich signifikant zwischen den Bedingungen $DZh_{prä}$ +0,4° und $DZh_{prä}$ -0,4°. Lag der präsakkadisch dargebotene Distraktor zwischen Sakkadenstart- und Sakkadenziel-Position ($DZh_{prä}$ +0,4°), so orientierte sich das visuelle System postsakkadisch stärker an der Position des postsakkadisch präsentierten Doppel-Distraktors bzw. an dessen Schwerpunkt. Dies erleichterte darüber hinaus den Versuchspersonen die postsakkadische Zielreiz-Lokalisation. Ein präsakkadisch vor dem Sakkadenziel dargebotener Distraktor scheint somit für das visuelle System einen höheren Stellenwert als postsakkadische Orientierungshilfe zu besitzen, als ein Distraktor, der sich präsakkadisch hinter dem Sakkadenziel befindet. Dieser Befund ist jedoch nicht konsistent mit den Ergebnissen von Deubel (2004). Er konnte bei der Präsentation eines prä- und postsakkadischen Distraktors keine Abhängigkeit der Referenz-Wirkung von der Position des Distraktors (vor oder hinter dem Sakkadenziel) nachweisen (vgl. Abbildung 23).

5.2 *Experiment 5 - Vertikale Anordnung von Distraktor und Zielreiz*

5.2.1 Fragestellung

In Experiment 5 sollte überprüft werden, ob Information über die vertikale Anordnung von Distraktor und Zielreiz über die Sakkade hinweg gespeichert und bei der postsakkadischen Lokalisation berücksichtigt wird. Hierzu wurde präsakkadisch ein Distraktor entweder ober- oder unterhalb des Zielreizes dargeboten. Der postsakkadisch präsentierte Doppel-Distraktor bestand gleichfalls aus einem ober- und unterhalb des horizontalen Meridians dargebotenen Distraktor (siehe Abbildung 48).

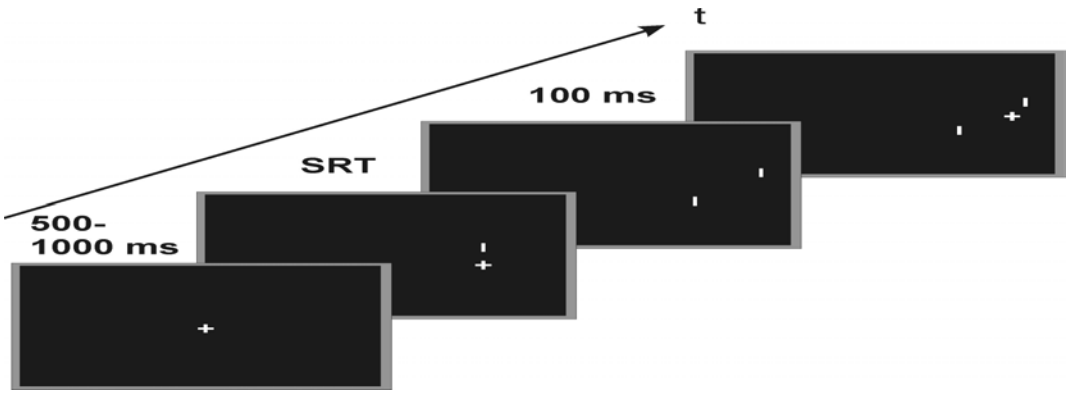


Abbildung 48: Anordnung der prä- und postsakkadisch dargebotenen Stimuli von Experiment 5. Präsakkadisch wurde ein Distraktor ober- oder unterhalb des Zielreizes dargeboten. Mit Sakkadenbeginn wurden der Zielreiz und der Distraktor ausgeblendet und ein Doppel-Distraktor präsentiert. Der Doppel-Distraktor bestand immer aus einem oberhalb und einem unterhalb des horizontalen Meridians angeordneten Distraktor. 100 ms nach Beginn der sakkadischen Augenbewegung kehrte der ausgeblendete Zielreiz auf dem horizontalen Meridian zurück.

Falls es ungeachtet der vertikal sehr klar zu unterscheidenden Distraktoren zu einem Schwerpunkt-Effekt bei der postsakkadischen Lokalisation käme, so wurde vermutet, dass demjenigen Distraktor aus der Distraktorkonfiguration mehr Gewicht

beigemessen wird, der auch präsakkadisch dargeboten wurde. Im linken Teil der Abbildung 49 sind exemplarisch die zwei möglichen prä- und postsakkadischen Distraktor-Anordnungen dargestellt. Der rechte Teil der Abbildung zeigt die vorhergesagte Verlagerung des Schwerpunktes in Richtung des präsakkadisch dargebotenen Distraktors. Es ist hiernach zu erwarten, dass ein an identischer postsakkadischer Position präsentierter Doppel-Distraktor unterschiedliche Zielreiz-Lokalisationen hervorruft, da die Position des zurückerwarteten Zielreizes sich immer in Richtung desjenigen Distraktors verlagert, dessen vertikale Anordnung mit der des präsakkadischen präsentierten Distraktors übereinstimmt.

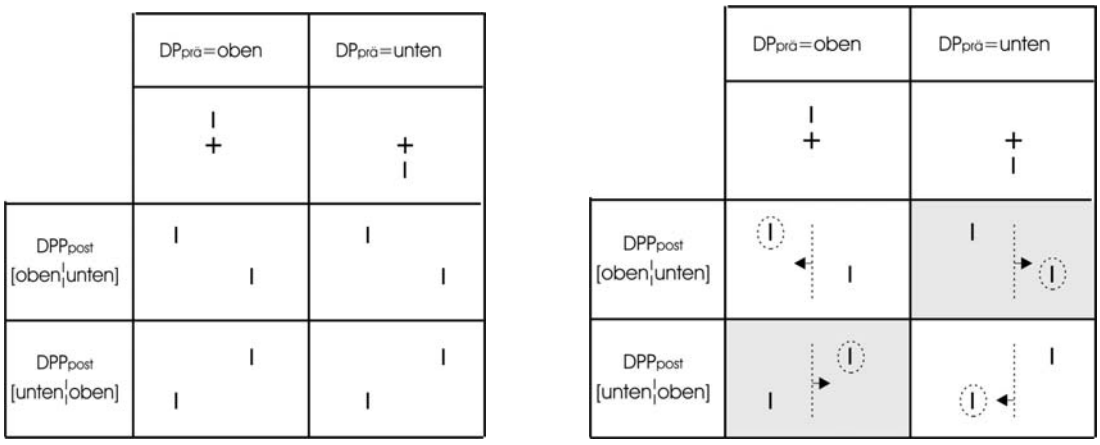


Abbildung 49: Übersicht über die möglichen prä- und postsakkadischen Distraktor-Anordnungen (links) und deren vorhergesagte Beeinflussung auf die Zielreiz-Lokalisation (rechts). Zur Beurteilung der Bewegung des zeitlich verzögert präsentierten Zielreizes sollte zwar der Schwerpunkt als Referenz dienen, aber dessen Position sollte stärker durch die Position des präsakkadisch dargebotenen Distraktors bestimmt werden. Die vorhergesagte Richtung der Verlagerung ist in Abhängigkeit von den vier möglichen Distraktor-Anordnungen im rechten Teil der Abbildung durch die Pfeile angedeutet. In den beiden grau bzw. weiß hinterlegten Bedingungen sollte die Verlagerung bezüglich der Größe und Richtung annähernd identisch sein.

5.2.2 Experimentelles Paradigma

Das experimentelle Paradigma unterschied sich aufgrund der vertikalen Anordnungen der Distraktoren von dem in Experiment 2 vorgestellten Design. Abbildung 50 stellt die experimentellen Bedingungen schematische in einer Übersicht dar. In diesem Experiment erschien der Distraktor präsakkadisch ohne horizontalen

Versatz ($DZh_{prä}$ 0°) entweder ober- oder unterhalb des Zielreizes ($DZv_{prä}$: ±0,5°). Postsakkadisch gab es drei mögliche Positionen des Doppel-Distraktors (DDP_{post}: [-1,6° | 0°]; [-0,8° | +0,8°]; [0° | +1,6°]). Diese bestanden jeweils aus einem ober- oder unterhalb des horizontalen Meridians angeordneten Distraktor ($DDZv_{post}$: [-0,5° | +0,5°]; [+0,5° | -0,5°]). Beide möglichen Anordnungen des Doppel-Distraktors ([-0,5° | +0,5°]; [+0,5° | -0,5°]) wurden gleich häufig an jeder DDP_{post} dargeboten. Der 100 ms nach dem Sakkadenbeginn zurückkehrende Zielreiz erschien auf dem horizontalen Meridian an einer von fünf möglichen Positionen zwischen dem Doppel-Distraktor ($DDZh_{post}$: 0°; ±0,4°; ±0,8). Am Ende jedes Durchganges beurteilten die Versuchspersonen die transsakkadische Bewegungsrichtung des Zielreizes („vorwärts“ vs. „rückwärts“).

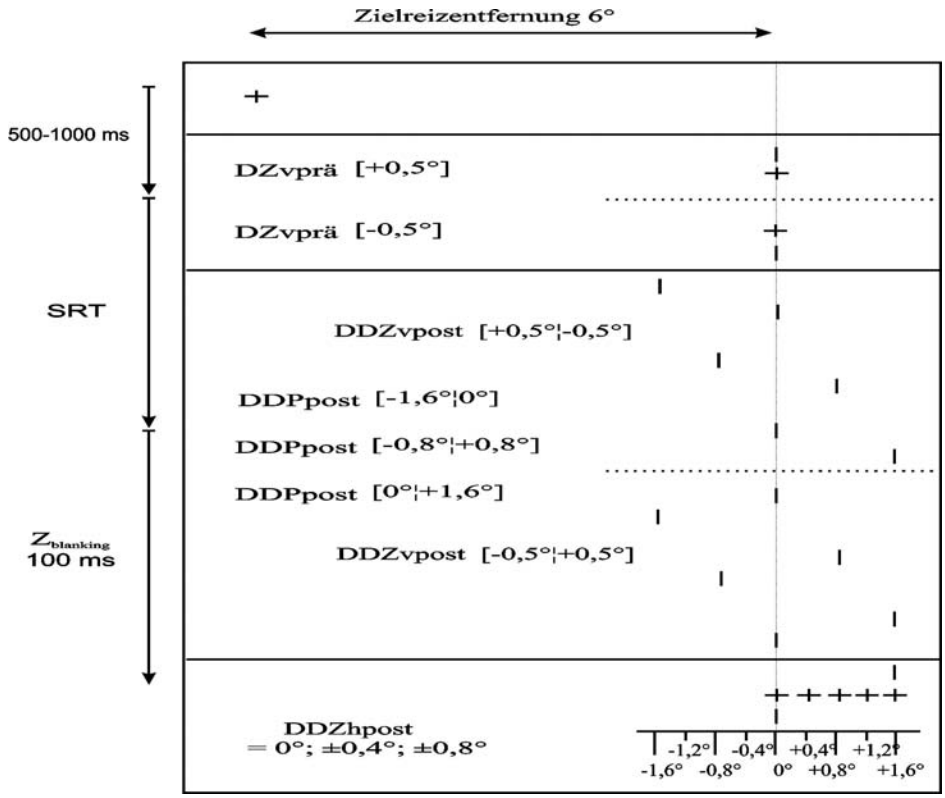


Abbildung 50: Schematische Darstellung der prä- und postsakkadisch dargebotenen Stimulusanordnung. Der präsakkadisch präsentierte Distraktor konnte sich ober- oder unterhalb des Zielreizes befinden ($DZv_{prä}$: ±0,5°). Postsakkadisch gab es drei mögliche Positionen des Doppel-Distraktors (DDP_{post}: [-1,6° | 0°]; [-0,8° | +0,8°]; [0° | +1,6°]). An jeder DDP_{post} ergaben sich zwei mögliche vertikale Anordnung der Distraktoren, so dass zusätzlich zwischen $DDZv_{post}$ [-0,5° | +0,5°] und $DDZv_{post}$ [+0,5° | -0,5°] unterschieden werden musste. Der nach dem Blanking-Intervall von 100 ms zurückkehrende Zielreiz kam immer relativ zur DDP_{post} zurück ($DDZh_{post}$: 0°; ±0,4°; ±0,8).

Das Experiment bestand insgesamt aus 60 Bedingungen (2 $DZv_{prä}$ x 2 $DDZv_{post}$ x 3 DDP_{post} x 5 $DDZh_{post}$), die pro Block randomisiert zweimal (einmal pro Sakkadenrichtung) dargeboten wurden. Die 840 Durchgänge des Experimentes wurden auf sieben Blöcke verteilt dargeboten. Es nahmen insgesamt sechs Versuchspersonen im Alter von 22-25 Jahren (6♀) an dem Experiment teil.

5.2.3 Ergebnisse

Es mussten 3,7% der Daten von der statistischen Analyse ausgeschlossen werden. In diesen Fällen war entweder die Latenz der ausgeführten Sakkade nicht innerhalb von 150-400 ms nach Erscheinen des Zielreizes erfolgt, oder der Eyetracker verlor die Pupille der Versuchsperson während der Stimulusdarbietung eines Durchganges.

In Abhängigkeit davon an welcher Stelle sich der präsakkadisch präsentierte Distraktor beim postsakkadischen Doppel-Distraktor befindet, sollte der Zielreiz näher an der $DP_{post[1]}$ bzw. an der $DP_{post[2]}$ zurückerwartet werden. Dies wurde sowohl für den präsakkadisch oberhalb des Zielreizes als auch für den unterhalb des Zielreizes dargebotenen Distraktor vorhergesagt (vgl. Abbildung 49). Die vertikale Position des Distraktors sollte keinen Unterschied in der Zielreiz-Lokalisation hervorrufen. Zur Vereinfachung der Auswertung wurde deshalb nur differenziert zwischen der Position des präsakkadisch dargebotenen Distraktors und dessen Position innerhalb des postsakkadisch dargebotenen Doppel-Distraktors. Es ergeben sich somit die zwei Bedingungen $DZv_{prä}$ an $DP_{post[1]}$ und $DZv_{prä}$ an $DP_{post[2]}$ des Doppel-Distraktors.

Um die Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation durch die vertikale Anordnung der Distraktoren zu beurteilen, wurde die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes in Abhängigkeit von der Position des Doppel-Distraktors (DDP_{post}) und von der vertikalen Anordnung betrachtet (siehe Abbildung 51). Hierbei zeigte sich, dass die Position des postsakkadisch dargebotenen Distraktors die Lokalisation des Zielreizes sehr stark beeinflusste. Unabhängig von der vertikalen Anordnung der Distraktoren kam

es zu einer Verlagerung der zurückerwarteten Zielreiz-Position, wenn der Doppel-Distraktor postsakkadisch an einer anderen Position präsentiert wurde. Die präsakkadische Anordnung des Distraktors zum Zielreiz wurde bei der postsakkadischen Lokalisation nur in geringem Maße berücksichtigt. Die durch die Zielreiz-Beurteilung gelegten psychometrischen Funktionen zeigen, dass sich die Position des zurückerwarteten Zielreizes nur geringfügig in Richtung desjenigen Distraktors der Distraktorkonfiguration verlagerte, der die gleiche vertikale Anordnung wie der präsakkadisch präsentierte aufwies.

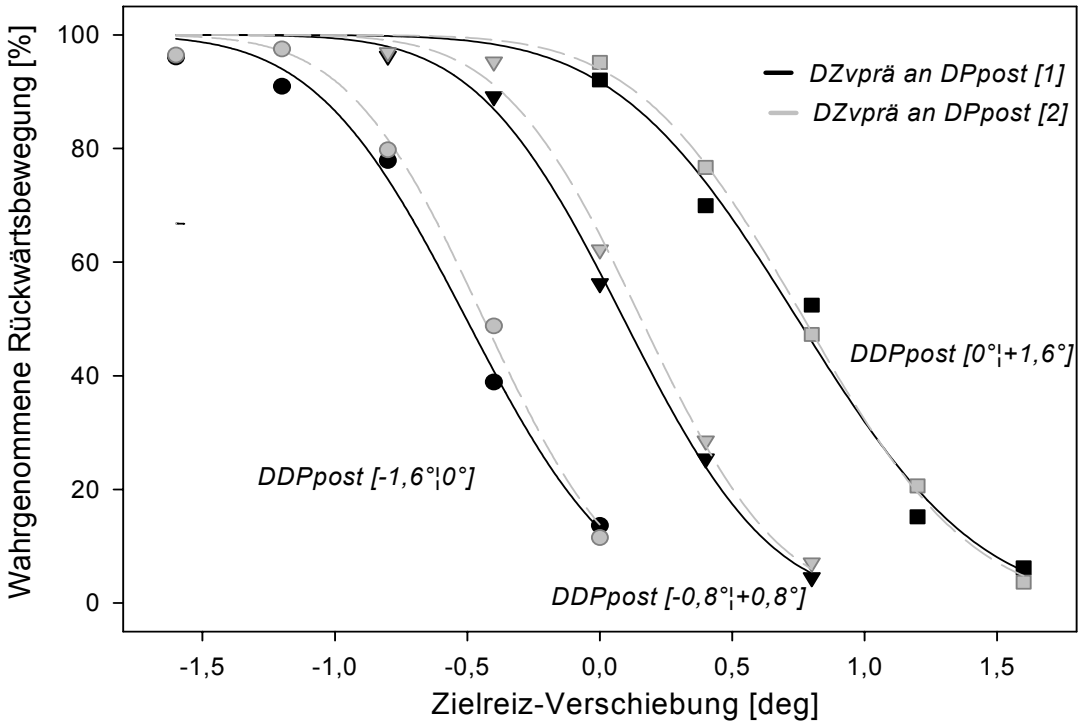


Abbildung 51: Wahrgenommene Bewegung des Zielreizes (in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) gemittelt über alle Versuchspersonen in Abhängigkeit von DDP_{post} und der vertikalen Ausrichtung. Die Beurteilung der Zielreiz-Verschiebung fiel je nach Position des postsakkadischen Doppel-Distraktors unterschiedlich aus. Aber auch bei identischer Position des Doppel-Distraktors und gleicher Zielreiz-Verschiebung variierte die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes leicht. Je nachdem an welcher Stelle sich der Distraktor mit der gleichen präsakkadischen Anordnung in der postsakkadischen Distraktorkonfiguration befand, wurde der Zielreiz näher an der $DP_{post[1]}$ (schwarze Linie) oder an der $DP_{post[2]}$ (grau gestrichelte Linie) zurückerwartet.

Eine zweifaktorielle ANOVA (vertikale Anordnung x DDP_{post}) bestätigte nur einen signifikanten Haupteffekt für den Faktor DDP_{post} auf die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes [$F(2,10)=12,067$; $p<0,01$]. Die vertikale Anordnung von prä- und postsakkadischer Distraktorkonfiguration beeinflusste die Beurteilung von Zielreiz-Verschiebungen marginal [$F(1,5)=5,457$; $p=0,067$]. Der parallele Verlauf aller psychometrischen Funktionen in Abbildung 51 weist des Weiteren darauf hin, dass die Sensitivität für Zielreiz-Verschiebungen nicht durch Interaktion der beiden Faktoren beeinflusst wurde [$F(2,10)=0,684$; $p=0,527$].

Um die Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation zu bestimmen, wurden die Größen der induzierten Scheinbewegungen für jede Versuchsperson in Abhängigkeit von DDP_{post} und der vertikalen Anordnung durch ein Bootstrap-Verfahren ermittelt. Abbildung 52 zeigt die Größe der induzierten Scheinbewegung in Abhängigkeit von der DDP_{post}. Für jede der beiden Bedingungen $DZv_{prä}$ an $DP_{post[1]}$ und $DZv_{prä}$ an $DP_{post[2]}$ des Doppel-Distraktors wurden die wahrgenommenen Scheinbewegungen getrennt abgetragen und mit einer linearen Regression gefittet. Die y-Achsenabschnitte der Regressionsgeraden zeigen, dass die Position des zurückerwarteten Zielreizes in Richtung desjenigen Distraktors der Distraktorkonfiguration tendierte, der die gleiche vertikale Anordnung wie der präsakkadisch präsentierte Distraktor aufwies. Die Verlagerung der zurückerwarteten Position war jedoch nichtsignifikant [$t=-2,01$, $df=5$; $p=0,10$]. Auch die Steigungen der beiden Regressionsgeraden unterschieden sich nicht [$t=0,34$; $df=5$; $p=0,75$]. Somit orientiert sich das visuelle System zur postsakkadischen Lokalisation des Zielreizes nur an der Position des Schwerpunktes der Distraktorkonfiguration.

Der Einfluss der postsakkadischen Doppel-Distraktor-Position auf die Größe der induzierten Scheinbewegung bestätigte sich auch in der zweifaktoriellen ANOVA (vertikale Anordnung x DDP_{post}), in welcher der Faktor DDP_{post} einen signifikanten Haupteffekt aufwies [$F(1,5)=170,31$; $p<0,001$]. Die vertikale Anordnung von prä- und postsakkadischer Distraktorkonfiguration [$F(1,5)=0,029$; $p=0,1005$] sowie die Interaktion der beiden Faktoren [$F(2,10)=0,0004$; $p=0,793$] hatten keinen signifikanten Einfluss.

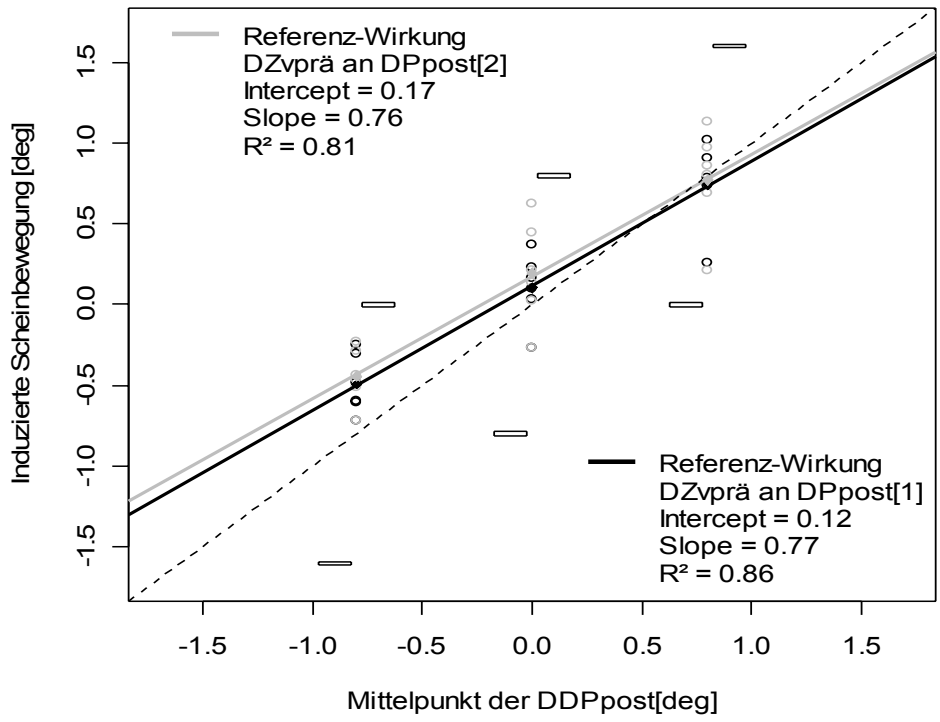


Abbildung 52: Vergleich der induzierten Scheinbewegungsgrößen in Abhängigkeit von der Position des Doppel-Distraktors und der vertikalen Anordnung. Es zeigte sich, dass die Größe der induzierten Scheinbewegung maßgeblich durch die Position des Doppel-Distraktors beeinflusst wurde. Die vertikale Anordnung des präsakkadisch präsentierten Distraktors beeinflusste die Zielreiz-Lokalisation nichtsignifikant, tendenziell kann jedoch die Verlagerung der zurückerwarteten Zielreiz-Position erkannt werden. Die graue Regressionsgerade beschreibt die zurückerwartete Zielreiz-Position bei $DZv_{prä}$ an $DP_{post[1]}$ und die schwarze Regressionsgerade die Bedingung $DZv_{prä}$ an $DP_{post[2]}$.

5.2.4 Diskussion

Die Ergebnisse des Experimentes bestätigen die Existenz einer Schwerpunkt-Strategie des visuellen Systems zur postsakkadischen Lokalisation. Die Strategie wird immer dann angewandt, wenn postsakkadisch zwei Objekte (mit ähnlichen Objektmerkmalen) gleichzeitig vorgefunden werden. Das visuelle System konnte zur postsakkadischen Orientierung nicht (bzw. nur geringfügig) denjenigen Distraktor der Distraktorkonfiguration bevorzugen, der die gleiche vertikale Anordnung wie der präsakkadisch präsentierte Distraktor aufwies. So orientiert sich das visuelle System auch bei vertikal auf unterschiedlicher Höhe angeordneten Distraktoren am

Schwerpunkt des Doppel-Distraktors. Dieser dient dem visuellen System als Referenz, so als ob sich ein real vorhandenes Referenz-Objekt an dieser Stelle befunden hätte. Infolgedessen induziert eine horizontale Abweichung der Schwerpunkt-Position von der präsakkadischen Distraktor-Position eine Scheinbewegung. Die Größe der Scheinbewegung betrug durchschnittlich 76% bzw. 77% der sich transsakkadisch ergebenden horizontalen Distanz. Die Referenz-Wirkung mit 0,76 bzw. 0,77 ist somit konsistent mit den Ergebnissen der vorangegangenen Experimente.

Information über die vertikale Anordnung des präsakkadisch präsentierten Objektes wurde bei der postsakkadischen Orientierung nicht (bzw. nur geringfügig) berücksichtigt, deshalb kann vermutet werden, dass dieser Information bei Ausführung von horizontalen Sakkaden eine untergeordnete Bedeutung beigemessen wird. Eine mögliche Erklärung hierfür könnte eventuell in der Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion sakkadischer Augenbewegungen begründet liegen. Sakkaden weisen in Bezug auf die Sakkadenamplitude eine wesentlich größere sensomotorische Ungenauigkeit auf als bezüglich der Sakkadenrichtung. Um sich postsakkadisch besser orientieren zu können, benötigt es daher vorrangig Information über die relativen Objektanordnungen parallel zur Sakkadenrichtung. Genau diese konnten auch postsakkadisch zur Lokalisation abgerufen werden, wie die Ergebnisse von Experiment 4 zeigen. Viele Autoren beschreiben das transsakkadische Gedächtnis als kapazitätslimitiert. Irwin (1992) beispielsweise nahm an, dass nur 3-4 „position-plus-identity units“ über die Sakkade hinweg gespeichert werden (vgl. Kapitel 1.10.4). Der Befund, dass vorrangig Information über die relativen Objektanordnungen parallel zur Sakkadenrichtung zur postsakkadischen Orientierung zur Verfügung steht, könnte daher für eine optimale Nutzung des kapazitätslimitierten transsakkadischen Gedächtnisses sprechen.

6 Auswirkungen von zeitlicher Verfügbarkeit visueller Information auf die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität

Um die visuelle Stabilität (Raumkonstanz) nach den Sakkaden aufrecht zu erhalten, muss mit Sakkadenende innerhalb eines Bereiches um den Landepunkt der Sakkade visuelle Information vorgefunden werden. Wie sowohl die Ergebnisse der vorangegangenen Experimente als auch die Befunde von Deubel et al. (2002) zeigen, ist es hierbei nicht zwingend notwendig, dass die postsakkadisch vorgefundenen Objekte bereits in der vorangegangenen Fixation dargeboten wurden. Die Annahme, dass die Welt während der sakkadischen Augenbewegung stabil bleibt (Null-Hypothese, Kapitel 1.10.5), wurde bisher nur dann aufgegeben, wenn postsakkadisch keine konkrete visuelle Information vorgefunden wurde.[*]

Deshalb kann vermutet werden, dass für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität nicht nur die räumliche, sondern auch die zeitliche Verfügbarkeit der postsakkadischen Information einen hohen Stellenwert besitzt. In den nachfolgenden Experimenten sollte deshalb die postsakkadisch vorgefundene Information in ihrer zeitlichen Verfügbarkeit variiert und deren Auswirkungen auf die visuelle Stabilität anhand der Zielreiz-Lokalisation bestimmt werden.

[*] Das Fehlen konkreter visueller Information mit Sakkadenende kann beispielsweise hervorgerufen werden durch das kurzzeitige Ausblenden der Stimuli (Blanking-Paradigma; Deubel et al., 1996), durch ein großflächiges Verdecken der Sakkadenzielregion (Deubel et al., 2002) oder durch transsakkadische Verschiebungen, die so groß sind, dass die Objekte postsakkadisch nicht innerhalb, sondern außerhalb des tolerierten Bereiches aufgefunden werden.

6.1 *Experiment 6 - Einfluss der Blanking-Dauer auf die Wirkung von Referenz-Objekten*

6.1.1 Fragestellung

Mit Hilfe des Blanking-Paradigmas (vgl. Kapitel 1.10.2; Deubel et al., 1996) wurde gezeigt, dass die absolute räumliche Position eines Zielreizes immer dann bestimmt werden konnte, wenn dieser mit Sakkadenbeginn kurzzeitig ausgeblendet wurde. Die gesteigerte Sensitivität für transsakkadische Zielreiz-Verschiebungen wurde damit erklärt, dass dem visuellen System, sobald es unmittelbar am Ende der sakkadischen Augenbewegung keine Information vorfindet, andere Informationsquellen, wie beispielsweise die egozentrisch kodierte Objektposition und das extra-retinale Signal, zur Orientierung zu Verfügung stehen. Der Blanking-Effekt wurde bisher allerdings nur bei der Präsentation eines Objektes nachgewiesen. Es ist jedoch zu vermuten, dass auch ein kurzzeitiges Ausblenden von zwei Objekten mit Sakkadenbeginn dazu führt, dass die Null-Hypothese zusammenbricht und eine Bestimmung der absoluten räumlichen Positionen beider Objekte durch den Abruf der egozentrisch kodierten Objektpositionen möglich wird.

Um diese Annahme zu überprüfen, wurde in diesem Experiment erstmalig der Einfluss von Blanking-Intervallen auf die Referenz-Wirkung eines Distraktors untersucht. Hierzu wurden sowohl der Distraktor als auch der Zielreiz mit Sakkadenbeginn für unterschiedlich lange Zeitintervalle ausgeblendet. Wie in den vorangegangenen Experimenten folgte jedoch die postsakkadische Zielreizdarbietung immer der des Distraktors. Als Maß für die Referenz-Wirkung des Distraktors diente das Verhältnis zwischen der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung und der Größe der induzierten Scheinbewegung. Sollte das Blanking zweier Objekte ebenfalls die Sensitivität für Objektverschiebungen steigern, so würde erwartet werden, dass ein nach dem Ausblenden versetzt wiederkehrender Distraktor als bewegt wahrgenommen wird. Durch das Registrieren der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung sollte die Änderung der allozentrischen Objektanordnung bei der

Lokalisation des zeitlich verzögert erscheinenden Zielreizes berücksichtigt werden. Je genauer die Verschiebung des Distraktors wahrgenommen werden kann, desto weniger sollte die Zielreiz-Lokalisation beeinflusst werden. Es wird deshalb angenommen, dass sich mit zunehmender Blanking-Dauer die Erkennung der Distraktor-Verschiebung verbessert und die Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation bzw. der Referenz-Wirkung des Distraktors entsprechend abnimmt.

6.1.2 Experimentelles Paradigma

Jeder Durchgang startete mit der Präsentation eines Fixationskreuzes (Größe: 0,2°), welches für ein variables Zeitintervall von 500-1100 ms sichtbar war. Mit dem Erlöschen erschien ein in Form und Größe identischer Zielreiz auf dem horizontalen Meridian bei ±6°. In drei Viertel aller Durchgänge erschien gleichzeitig mit dem Zielreiz ein für die Aufgabe irrelevanter Distraktor. Abbildung 53 stellt exemplarisch eine für Experiment 6 typische Stimulussequenz dar. Der Distraktor bestand aus zwei kollinear ausgerichteten Rechtecken mit den Maßen 0,11° x 0,22° (Breite x Höhe), welche ober- und unterhalb des Zielreizes angeordnet waren. Ihr vertikaler Abstand zum horizontalen Meridian betrug ($DZv_{prä}$: ±2,44°). Dieser wurde während des gesamten Durchganges nicht verändert (DZv_{post}: ±2,44°). Mit der Detektion der Sakkade zum Zielreiz wurden sowohl der Zielreiz als auch der Distraktor für ein variables Zeitintervall ausgeblendet. Es gab drei mögliche Distraktor-Blanking Intervalle ($D_{blanking}$: 0 ms; 100 ms; 400 ms). Danach kehrte der Distraktor an eine von drei möglichen Positionen zurück (DP_{post}: 0°, ±1°). Die Präsentation des Zielreizes erfolgte immer nach dem Distraktor mit einer Verzögerung (Δt) von 100 ms. Somit ergaben sich ebenfalls drei mögliche Blanking-Intervalle für den Zielreiz ($Z_{blanking}$: 100 ms; 200 ms; 500 ms). Der Zielreiz konnte transsakkadisch um vier mögliche Beträge relativ zur ursprünglichen Zielreiz-Position verschoben werden (ZV: ±0,4°; ±1,0°).

Ein Viertel der Durchgänge eines Blockes waren Kontrollbedingungen. In diesen wurde nur der Zielreiz, aber kein Distraktor dargeboten. Die Blanking-Intervalle des Zielreizes sowie die Größen der transsakkadischen Zielreiz-Verschiebungen

entsprachen den experimentellen Bedingungen, in denen ein Distraktor präsentiert wurde.

Die Aufgabe der Versuchsperson bestand in der Beurteilung der Zielreiz-Verschiebung. Mittels Tastendruck sollte entschieden werden, ob sich der Zielreiz in Sakkadenrichtung („vorwärts“) oder entgegengesetzt der Sakkadenrichtung („rückwärts“) verschoben hatte. Nach dem Drücken der Antworttaste verschwand der Distraktor und der Zielreiz diente als Fixationskreuz für den nächsten Durchgang.

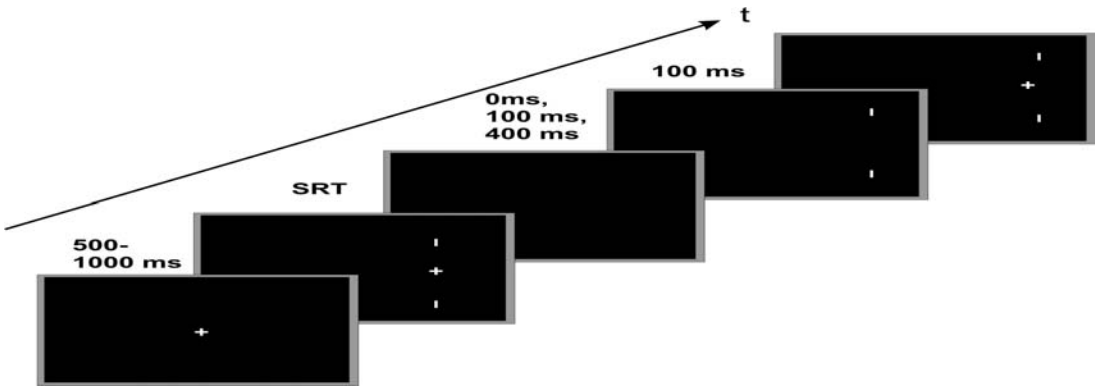


Abbildung 53: Zeitliche Darbietung der Stimuli in einem Durchgang, in dem der Distraktor präsent war. Um eine Sakkade auszulösen, erschienen ein Zielreiz und ein Distraktor bei 6°. Mit Sakkadenbeginn wurde sowohl der Zielreiz als auch der Distraktor für unterschiedlich lange Zeitintervalle ausgeblendet ($D_{blanking}$: 0 ms; 100 ms; 400 ms; $Z_{blanking}$ =100 ms; 200ms; 500ms). Die postsakkadische Zielreizdarbietung erfolgte immer mit einer Verzögerung (Δt) von 100 ms nach der Distraktordarbietung.

Ein Block des Experimentes bestand aus 48 experimentellen Bedingungen, welche pro Block viermal (zweimal pro Sakkadenrichtung) dargeboten wurden. In 36 Bedingungen war prä- und postsakkadisch ein Distraktor vorhanden (3 DP_{post} x 4 ZV x 3 $Z_{blanking}$). Die restlichen 12 Bedingungen waren Kontrollbedingungen, in denen kein Distraktor dargeboten wurde (4 ZV x 3 $Z_{blanking}$). Die insgesamt 1152 Durchgänge des Experimentes wurden auf sechs Blöcke verteilt dargeboten. Es nahmen insgesamt sechs Versuchspersonen im Alter von 20-36 Jahren (4♀, 2♂) an dem Experiment teil.

6.1.3 Ergebnisse

Von der statistischen Analyse mussten 5,2% der Daten ausgeschlossen werden. Während der Erhebung dieser Daten hat der Eyetracker entweder die Pupille der Versuchsperson verloren oder die von der Versuchsperson ausgeführte Sakkade erfolgte nicht innerhalb des festgesetzten Zeitintervalls von 150-400 ms nach Erscheinen des Zielreizes.

In der Auswertung der Kontrollbedingungen, in welchen weder prä- noch postsakkadisch ein Distraktor vorhanden war, wurde zunächst getestet, ob die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes von der Zielreiz-Verschiebung (ZV) und der Dauer des Zielreiz-Blanking abhängig war. Abbildung 54 zeigt die Bewegungsbeurteilung der Ziel-Verschiebung anhand psychometrischer Funktionen für die drei unterschiedlichen Zielreiz-Blanking-Bedingungen gemittelt über alle Versuchspersonen. Wie zu erwarten war, gab es eine Abhängigkeit der wahrgenommenen Bewegungsrichtung des Zielreizes von der stattgefundenen Zielreiz-Verschiebung. Dieser Befund bestätigte sich ebenfalls durch einen signifikanten Haupteffekt des Faktors ZV [$F(3,15)=109,57$; $p<0,001$] in einer zweifaktoriellen ANOVA (ZV x $Z_{blanking}$). Jedoch entschied der Faktor ZV nicht allein über die wahrgenommene Zielreiz-Verschiebung, denn es ergab sich darüber hinaus noch eine signifikante Interaktion der beiden Faktoren ZV x $Z_{blanking}$ [$F(6,30)=2,71$; $p<0,05$]. Die Interaktion ist auf einen Sensitivitätsanstieg bei 200 ms zurückzuführen. Wie in Abbildung 54 zu erkennen ist, verläuft die durch die Bewegungsbeurteilung des Zielreizes gelegte psychometrische Funktion für die Blanking-Bedingungen 100 ms und 400 ms flacher als die für ein Blanking von 200 ms. Der Verlauf der psychometrischen Funktionen für die verschiedenen Blanking-Bedingungen zeigt zudem einen horizontalen Versatz auf. Tendierten die Versuchspersonen bei einem kürzeren Blanking noch dazu, die Zielreiz-Entfernung zu überschätzen, so nahm diese Tendenz mit zunehmender Dauer des Blanking-Intervalls ab, bis diese sogar leicht unterschätzt wurde. So wurde bei einem Blanking von 100 ms eine ZV von 0,06°, bei einem Blanking von 400 ms hingegen eine ZV von -0,12° als unbewegt beurteilt. In der zweifaktoriellen ANOVA (ZV x $Z_{blanking}$) zeigte der Faktor $Z_{blanking}$ jedoch keinen

signifikanten Einfluss auf die wahrgenommene Bewegungsrichtung des Zielreizes [F(2,10)=2,46; p=0,16].

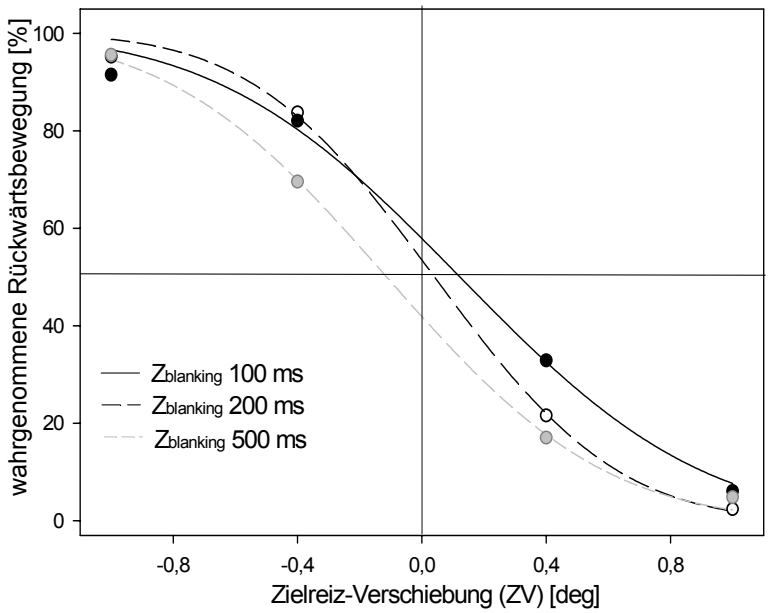


Abbildung 54: Verlauf der wahrgenommenen Zielreiz-Bewegung aller Versuchspersonen anhand psychometrischer Funktionen für die drei unterschiedlich langen Zielreiz-Blanking-Intervalle. Die wahrgenommene Richtung der Zielreiz-Verschiebung (dargestellt in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) zeigt eine deutliche Abhängigkeit von der Größe und Richtung der Zielreiz-Verschiebung. Wie an dem steileren Verlauf der psychometrischen Funktion zu erkennen, war die Zielreiz-Beurteilung bei einem Blanking-Intervall von 200ms am genauesten. Des Weiteren tendierten die Versuchspersonen im Mittel bei einem länger andauernden Blanking des Zielreizes seltener dazu, den Zielreiz in Sakkadenrichtung versetzt zurückzuerwarten.

Abbildung 55 zeigt die Auswirkungen der Blanking-Dauer auf die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen (in % korrekt) gemittelt über alle Versuchspersonen. Die Graphik bietet einen genaueren Überblick über die Auswirkungen der Blanking-Dauer auf die Zielreiz-Beurteilungen in Abhängigkeit von deren Größe. Die erwähnte Sensitivitätssteigerung bei einem Blanking-Intervall von 200 ms tritt für alle Zielreiz-Verschiebungen unabhängig von deren Größe auf. Bei einem Blanking-Intervall von 400 ms tendierten die Versuchspersonen dazu, den Zielreiz entgegen der Sakkadenrichtung zurückzuerwarten. Dies führte zwar zu einer Steigerung in der Sensitivität für Verschiebungen in Sakkadenrichtung, reduzierte aber gleichfalls

die Erkennungsleistung von kleineren Verschiebungen des Zielreizes entgegen der Sakkadenrichtung.

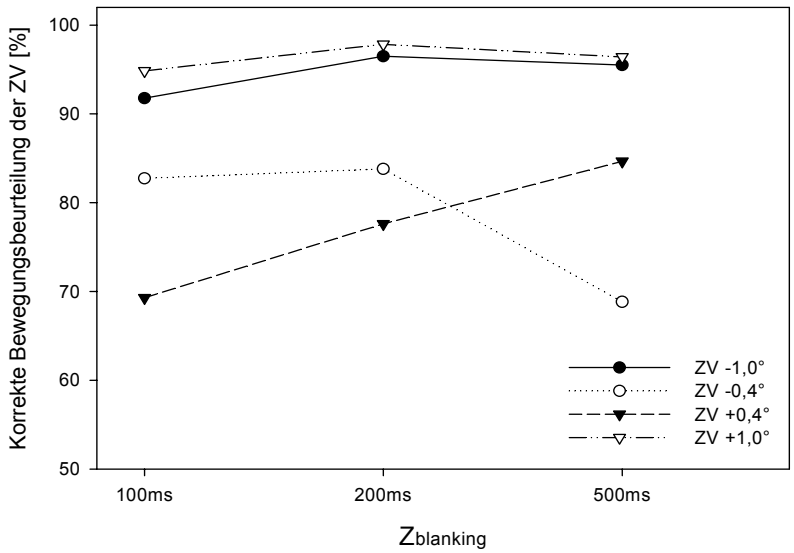


Abbildung 55: Erkennungsleistung (in % korrekt) für die vier möglichen Zielreiz-Verschiebungen gemittelt über alle Versuchspersonen. Bei einer Verlängerung des Blanking-Intervalls von 100 auf 200 ms konnte die Erkennbarkeit transsakkadisch stattgefundener Zielreiz-Verschiebungen noch leicht verbessert werden. Ein Blanking von 500 ms wirkte sich gerade auf die Erkennbarkeit von kleineren Zielreiz-Verschiebungen dramatisch aus. So sank einerseits die Anzahl der korrekt erkannten Verschiebungen, wenn die Verschiebungen entgegen der Sakkadenrichtung stattfanden, andererseits stieg sie aber für Verschiebungen in Sakkadenrichtung. Die eingetretenen Veränderungen können auf eine Verschiebung der zurückerwarteten Zielreiz-Position zurückgeführt werden. Wurde die Position des zurückkehrenden Zielreizes bei kürzeren Blanking-Intervallen noch in Sakkadenrichtung verschoben, so tendierten die Versuchspersonen bei einem längeren Blanking dazu, den Zielreiz entgegen der Sakkadenrichtung zurückzuerwarten.

Abbildung 56 zeigt den Verlauf der wahrgenommenen Zielreiz-Bewegung aller Versuchspersonen anhand psychometrischer Funktionen für die einzelnen experimentellen Bedingungen, in denen ein Distraktor prä- und postsakkadisch präsentiert wurde. Obwohl der Distraktor einen großen vertikalen Abstand (±2,44°) zum Zielreiz hatte, ist eine deutliche Veränderung in der wahrgenommenen Bewegungsrichtung des Zielreizes in Abhängigkeit von der Position des postsakkadisch präsentierten Distraktors zu erkennen. Diese Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation durch die Position des postsakkadisch präsentierten Distraktors war unabhängig von der

Blanking-Dauer des Distraktors. Somit konnte auch ein länger andauerndes Blanking nicht verhindern, dass der Distraktor als Referenz für die postsakkadische Lokalisation des zeitlich verzögert präsentierten Zielreizes herangezogen wurde.

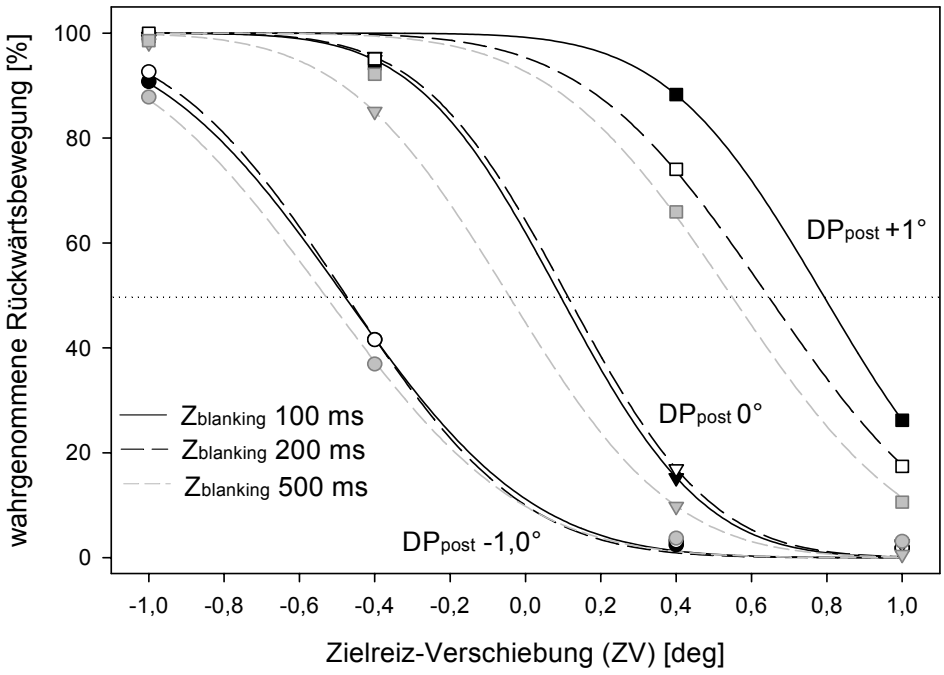


Abbildung 56: Wahrgenommene Bewegungsrichtungen für die Verschiebungen des Zielreizes in den experimentellen Bedingungen mit Distraktor gemittelt über alle Versuchspersonen. Wie anhand des Verlaufes der Zielreiz-Beurteilung (in % wahrgenommene Rückwärtsbewegung) zu erkennen ist, beeinflusste eine transsakkadische Verschiebung des Distraktors die Lokalisation des Zielreizes maßgeblich. Auch ein länger andauerndes Blanking konnte nicht verhindern, dass der Distraktor als Referenz für die postsakkadische Lokalisation diente. Die Beurteilung hing somit von der transsakkadischen Verschiebung des Distraktors sowie der stattgefundenen ZV ab.

Wie bereits in der Kontrollbedingung ohne Distraktor führte ein länger andauerndes Blanking zu einer Verlagerung der zurückerwarteten Zielreiz-Position. So wurde der Zielreiz bei einem kurzen Blanking-Intervall als unbewegt beurteilt, wenn er leicht versetzt in Sakkadenrichtung zurückkehrte. Bei einem länger andauernden Blanking-Intervall wurde der Zielreiz hingegen entgegengesetzt zur Sakkadenrichtung zurückerwartet.

Diese Befunde bestätigten sich auch in einer dreifaktoriellen ANOVA (DP_{post} x ZV x $Z_{blanking}$). So ergaben sich drei signifikante Haupteffekte: DP_{post} [F(2,10)=59,08;

p<0,001], ZV [F(3,15)=670,79; p<0,001], $Z_{blanking}$ [F(2,10)=10,49; p<0,01]. Zudem war Interaktion der beiden Faktoren DP_{post} und ZV signifikant [F(6,140)=78,44; p<0,001].

Die Ergebnisse der ANOVA bestätigen des Weiteren, dass die Wirkung eines Distraktors auf die wahrgenommene Richtung der Zielreiz-Verschiebung nicht durch ein länger andauerndes Blanking abnimmt (DP_{post} x $Z_{blanking}$) [F(4,140)=1,24; p=0,30]. Auch konnte durch ein länger andauerndes Blanking weder eine Verschlechterung noch Verbesserung in der Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen erzielt werden (ZV x $Z_{blanking}$) [F(6,140)=0,60; p=0,73]. Es ergab sich außerdem keine signifikante Dreifach-Interaktion (DP_{post} x ZV x $Z_{blanking}$ [F(12,140)=1,27; p=0,24]), somit war die wahrgenommene Verschiebung des Zielreizes nicht von allen drei Faktoren abhängig.

Um die Referenz-Wirkung des Distraktors in Abhängigkeit von der Blanking-Dauer zu betrachten, wurde die induzierte Scheinbewegung des Zielreizes für jede Versuchsperson über ein Bootstrap-Verfahren bestimmt. Abbildung 57 zeigt die Größe der induzierten Scheinbewegung für alle Versuchspersonen. Hierbei ist zu erkennen, dass die Größe der induzierten Scheinbewegung von der Position des postsakkadisch präsentierten Distraktors, also von der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung, abhängig war. In der statistischen Auswertung mit einer zweifaktoriellen ANOVA (DP_{post} x $Z_{blanking}$) bestätigte sich die Beeinflussung der Scheinbewegungsgröße durch den Faktor DP_{post}. Es ergab sich ein signifikanter Haupteffekt [F(2,10)=58,68; p<00,1]. Das Verhältnis zwischen der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung und induzierter Scheinbewegungsgröße (=Referenz-Wirkung) betrug durchschnittlich 0,52. Die insgesamt schwächere Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation durch transsakkadische Verschiebungen des Distraktors im Vergleich zu den vorangegangenen Experimenten ist auf die größere Distanz von Distraktor und Zielreiz zurückzuführen. Die Vermutung, dass die Referenz-Wirkung durch die Blanking-Dauer beeinflusst wird, wie die Änderung der Steigung der Regressionsgeraden vermuten lässt, bestätigt sich nicht in der ANOVA. So war die Interaktion der beiden Faktoren DP_{post} und $Z_{blanking}$ nichtsignifikant [F(4,20)=0,94; p=0,46]. Die Größe der induzierten Scheinbewegung durch die postsakkadische Position des Distraktors blieb mit zunehmender Dauer des Blanking-Intervalls konstant. Es konnte jedoch beobachtet werden, dass sich die Position des zurückerwarteten

Zielreizes mit zunehmender Blanking-Dauer verschob. Die Versuchspersonen tendierten dazu, bei einem länger andauernden Blanking den Zielreiz nicht mehr in Sakkadenrichtung, sondern entgegengesetzt zur Sakkadenrichtung zurückzuerwarten. Hierdurch verlagerten sich die y-Achsenabschnitte der Regressionsgeraden. Mit zunehmender Blanking-Dauer nahmen diese stetig ab. Den Einfluss der Blanking-Dauer auf die Scheinbewegung bestätigt der Haupteffekt des Faktors $Z_{blanking}$ [$F(2,10)=7{,}60$; $p<0{,}01$] in der ANOVA.

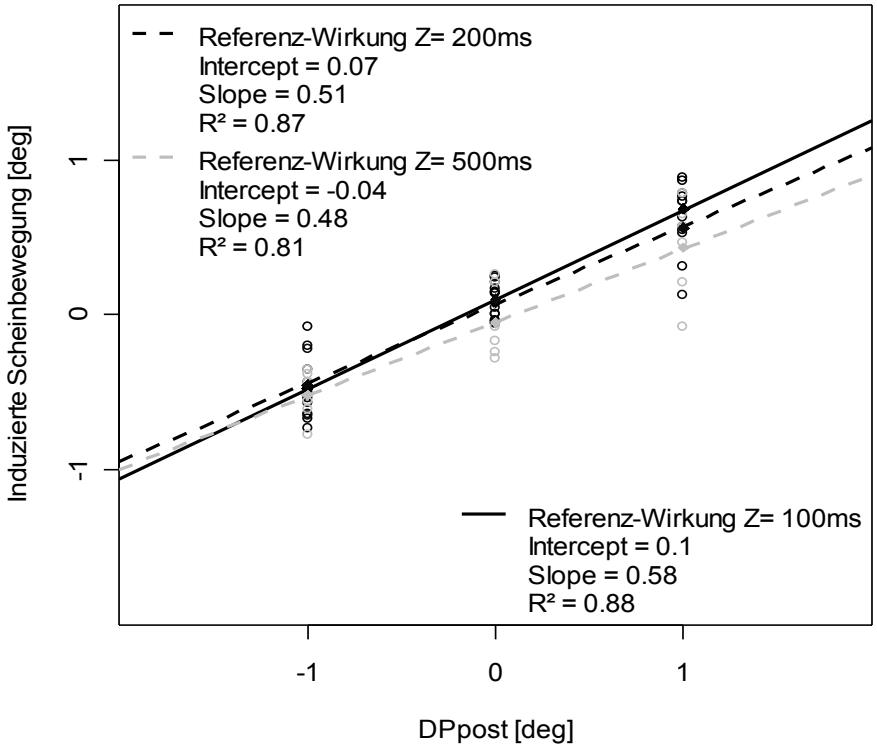


Abbildung 57: Größen der induzierten Scheinbewegungen in Abhängigkeit von der Blanking-Dauer des Distraktors für alle Versuchspersonen. Auch bei unterschiedlich langen Blanking-Intervallen diente der Distraktor immer als Referenz-Objekt für die Lokalisation des ihm 100 ms später folgenden Zielreizes. Folglich bestand zwischen der induzierten Scheinbewegung und der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung ein konstantes Verhältnis. Mit zunehmendem Blanking-Intervall verschob sich die induzierte Scheinbewegungsgröße, wie an der Änderung des y-Achsenabschnittes (Intercept) zu sehen ist.

6.1.4 Diskussion

Die Ergebnisse der Kontrollbedingungen, in denen kein Distraktor präsentiert wurde, zeigten, dass transsakkadische Zielreiz-Verschiebungen auch nach einer längeren Blanking-Dauer beurteilt werden können. Die Sensitivität für Zielreiz-Verschiebungen bei einer Blanking-Dauer von 500 ms unterschied sich nicht von der bei einer Blanking-Dauer von 100 ms. Somit ist die über die Sakkade hinweg aufrechterhaltene Information der präsakkadischen Zielreiz-Position noch lange nach der Sakkade abrufbar. Auch die Befunde von Irwin (1991) bestätigen, dass die aufrechterhaltene Gedächtnisrepräsentation besonders langlebig ist. In seiner Studie blieb die Sensitivität für Veränderungen innerhalb einer prä- und postsakkadisch dargebotenen Punkte-Matrix nahezu unverändert, auch wenn die postsakkadische Darbietung bis zu 5000 ms verzögert wurde (vgl. Kapitel 1.10.4).

Ein weiterer Befund des Experimentes ist, dass sowohl in der Kontrollbedingung als auch in den experimentellen Bedingungen mit Distraktor dazu tendierte wurde, den Zielreiz mit zunehmender Blanking-Dauer an einer Stelle zurückzuerwarten, die näher zum Startpunkt der Sakkade hin verschoben lag. Die Entfernung des Zielreizes wurde demzufolge mit zunehmender Präsentationsverzögerung stärker unterschätzt. Dieses Phänomen ist bereits bei der Lokalisation von kurzzeitig dargebotenen Objekten unter Fixationsbedingungen nachgewiesen worden (Sheth & Shimojo, 2001). Im Durchschnitt beträgt hier die Unterschätzung der Zielreizentfernung etwa 10%. Die Unterschätzung der Zielreizentfernung nimmt jedoch weiter zu, je später die Abfrage der Objekt-Lokalisation erfolgt (vgl. Kapitel 1.2). Sheth und Shimojo begründeten die zunehmende Unterschätzung mit einem systematischen Zerfall des räumlichen Arbeitsgedächtnisses. In dieser Arbeit soll dieses Phänomen jedoch nicht weiter erörtert werden, da die Rolle des Distraktors bei der Lokalisation des Zielreizes im Vordergrund stand.

Die Annahme, dass die Beeinflussung der postsakkadischen Zielreiz-Lokalisation durch ein Blanking von Distraktor und Zielreiz verhindert werden könnte, wurde durch die Ergebnisse des Experimentes nicht bestätigt. Auch mit einem Blanking des Distraktors diente die Position des postsakkadisch zuerst dargebotenen Distraktors als Referenz, und die Lokalisation des Zielreizes erfolgte unverändert über die allozentrisch kodierte Objektanordnung. Zwar führte ein länger andauerndes

Ausblenden der Objekte zu einer leichten Abnahme der Referenz-Wirkung, jedoch war diese nichtsignifikant. Die Referenz-Wirkung betrug über alle Blanking-Intervalle durchschnittlich 0,52. Die im Vergleich zu den vorangegangenen Experimenten niedrigere Referenz-Wirkung ist auf den größeren vertikalen Abstand von Distraktor und Zielreiz zurückzuführen.

Die konstante Referenz-Wirkung des Distraktors ist insoweit erstaunlich, da vermutet wurde, dass ein Blanking des Distraktors die Wahrnehmung der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung ermöglicht. Ein Blanking, welches bei der Darbietung eines Objektes zu einer Steigerung der Sensitivität für Objektverschiebungen führte (Deubel et al., 1996), löste hingegen keine Sensitivitätssteigerung für Verschiebungen des Distraktors aus. Seine Position muss in allen Blanking-Bedingungen konstant wahrgenommen worden sein, denn das Verhältnis zwischen Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung und der Größe der induzierten Scheinbewegung blieb durch das Blanking unverändert. Der Blanking-Effekt tritt somit nicht auf, wenn postsakkadisch visuelle Information schnell aufeinander folgend dargeboten wird. Die Präsentationsverzögerung zwischen der postsakkadischen Darbietung von Distraktor und Zielreiz betrug in allen Blanking-Bedingungen 100 ms. Insofern liegt die Vermutung nahe, dass die Wirkungsstärke eines Referenz-Objektes nicht nur durch die präsakkadische Distanz zwischen Distraktor und Zielreiz (räumliche Parameter) beeinflusst wird (Deubel, 2004), sondern auch durch die Verzögerung in der Darbietung zweier postsakkadischer Objekte (zeitliche Parameter). So konnten die Ergebnisse dieses Experimentes nachweisen, dass bei konstanter postsakkadischer Präsentationsverzögerung zwischen Distraktor und Zielreiz auch die Referenz-Wirkung des Distraktors konstant bleibt. In den nachfolgenden Experimenten sollte nun die Verzögerung zwischen der postsakkadischen Präsentation zweier Objekte variiert werden, um weitere Aussagen über die Bedeutung der zeitlichen Verfügbarkeit für die Wirkung von Referenz-Objekten treffen zu können.

6.2 *Experiment 7 - Entstehung von Referenz-Objekten bei der postsakkadischen Lokalisation*

6.2.1 Fragestellung

Die Bildung von Referenz-Objekten zur postsakkadischen Lokalisation scheint eine effektive Strategie des visuellen Systems zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität zu sein, wenn mit dem Sakkadenende schnell aufeinander folgende Information dargeboten wird. In der folgenden Studie sollte dieser Strategie gezielt nachgegangen werden.

In Experiment 6 konnte gezeigt werden, dass eine transsakkadische Verschiebung des Distraktors unabhängig von dessen zeitlichen Erscheinen nach dem Sakkadenende nicht erkannt und einer Verschiebung des Zielreizes zugeordnet wurde. Die Referenz-Wirkung eines Distraktors blieb daher solange konstant, wie ein zu beurteilendes Objekt (Zielreiz) mit der gleichen Verzögerung präsentiert wurde. Ohne eine zeitlich verzögerte Darbietung allerdings ist davon auszugehen, dass eine transsakkadische Verschiebung in etwa gleich gut dem jeweiligen Objekt zugeschrieben werden kann.

Im Nachfolgenden wurde daher das zeitliche Erscheinen zweier postsakkadischer Objekte variiert, um zu untersuchen, wie viel Zeit zwischen der Präsentation zweier Objekte liegen kann, bevor eines der beiden zum Referenz-Objekt für die Lokalisation des anderen herangezogen wird. Das bisher verwendete Paradigma wurde dahingehend geändert, dass anstelle des aufgabenirrelevanten Objektes (Distraktor) nun ein zweiter Zielreiz präsentiert wurde. Statt die Bewegungsrichtung des Zielreizes zu beurteilen, sollten die Versuchspersonen in diesem Experiment entscheiden, welcher der beiden Zielreize transsakkadisch verschoben wurde. Die Versuchspersonen wussten, dass sich während jedes Durchganges immer nur einer der Zielreize verschieben konnte.

Sollte aufgrund des zeitlichen Erscheinens der Zielreize die Orientierung nach der Sakkade anhand von Referenz-Objekten erfolgen, so wurde folgendes erwartet: Die

Erkennung von transsakkadischen Verschiebungen des zuerst präsentierten Zielreizes sollte abnehmen, da dieser als Referenz für die Lokalisation des zeitlich verzögerten Zielreizes dient. Gleichzeitig sollte eine transsakkadische Verschiebung des Referenzreizes eine Scheinbewegung des zweiten Zielreizes induzieren. Durch die unterschiedlich lang andauernder Präsentationsverzögerung zwischen der postsakkadischen Zielreizdarbietung konnte zudem untersucht werden, ob die Lokalisation anhand von Referenz-Objekten bei kontinuierlicher Darbietung eines Zielreizes nach der gleichen Präsentationsverzögerung einsetzt, wie nach einem Blanking der beiden Zielreize.

6.2.2 Experimentelles Paradigma

Der Ablauf der Stimuluspräsentation ist in Abbildung 58 schematisch dargestellt. Zu Beginn jedes Durchganges wurde ein Fixationskreuz in Form eines großen X (Diagonale: 0,4°) präsentiert. Dieses erlosch nach einem variablen Zeitintervall von 500-1100 ms und es erschienen gleichzeitig zwei übereinander angeordnete Zielreize in einer Entfernung von 6°. Die Zielreize waren in Form und Größe identisch mit dem Fixationskreuz. Sie waren symmetrisch ober- und unterhalb des horizontalen Meridians angeordnet. Der Abstand vom horizontalen Meridian bis zum Kreuzmittelpunkt betrug sowohl prä- als auch postsakkadisch ±0,56°. Zur Unterscheidung der Zielreize diente somit ihre vertikale Position (Pos: oben; unten). Alle Versuchspersonen waren instruiert, so schnell wie möglich in die Mitte der auftauchenden Zielreize zu blicken.

Die an die Sakkadendetektion gekoppelte Stimulusdarbietung kann in zwei Blanking-Bedingungen unterteilt werden: „Einzelblanking“ und „Doppelblanking“. In der Einzelblanking-Bedingung wurde mit Beginn der Sakkade nur einer der Zielreize ausgeblendet, während der andere kontinuierlich dargeboten wurde. In der Doppelblanking-Bedingung verschwanden beide Zielreize und der erste kehrte nach 200 ms zurück. Um die Präsentationsreihenfolge beschreiben zu können, wurde der kontinuierlich bzw. der zuerst dargebotene Zielreiz im Folgenden immer als Z1, der nachfolgende entsprechend als Z2 bezeichnet. Hierbei konnte mit der gleichen

Häufigkeit der obere als auch der untere Zielreiz, der zeitlich verzögert präsentierte sein. Die sich ergebende zeitliche Differenz in der Präsentation aufgrund der Blanking-Dauer von Z1 und Z2 war sowohl in der Einzel- als auch in der Doppelblanking-Bedingung konstant. Es gab vier mögliche Blanking-Differenzen (Δt: 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms). Im Folgenden wird der Begriff Blanking-Differenz und Präsentationsverzögerung synonym verwendet.

Eine Blanking-Differenz beispielsweise von Δt=70 ms bedeutete in der Einzelblanking-Bedingung, dass Z2 dem kontinuierlich dargebotenen Z1 mit einer Verzögerung von 70 ms folgte. Das Blanking des Z1 betrug somit 0 ms, das von Z2 70 ms. In der Doppelblanking-Bedingung betrug das Blanking von Z1 immer 200 ms. Sollte Z2 mit einer Blanking-Differenz von Δt=70 ms der Darbietung von Z1 folgen, so betrug das Blanking von Z2 folglich 270 ms.

Während jedes Durchganges wurde einer der beiden Zielreize transsakkadisch in horizontaler Richtung verschoben. Die Größe der ZV betrug 1° und konnte in Sakkadenrichtung (ZV +1°) oder entgegengesetzt der Sakkadenrichtung (ZV -1°) erfolgen. Da nur ein Zielreiz pro Durchgang verschoben wurde, wiesen die Zielreize am Ende jedes Durchganges einen horizontalen Versatz von 1° auf. Bei dem verschobenen Zielreiz handelte es sich in der Hälfte der Durchgänge um den oberen, in der anderen Hälfte um den unteren Zielreiz. Gleichzeitig konnte es sich bei dem verschobenen Zielreiz in der Hälfte der Durchgänge um Z1, in der anderen Hälfte um den zeitlich verzögert präsentierten Z2 handeln. Somit ergaben sich vier Möglichkeiten für die Präsentation des bewegten Zielreizes:

Z1=„oben“ und bewegt,

Z1=„unten“ und bewegt,

Z2=„oben“ und bewegt,

Z2=„unten“ und bewegt.

Am Ende jedes Durchganges entschied die Versuchsperson mittels Tastendruck, welcher der beiden Zielreize („oben“ oder „unten“) sich während des Durchganges verschoben hatte. Nach dem Drücken der Antworttaste erloschen die beiden Zielreize und ein Fixationskreuz erschien mittig auf dem horizontalen Meridian zwischen den beiden zuvor präsentierten Zielreizen.

Zusätzlich zu den erwähnten Blanking-Differenzen gab es in jeder Blanking-Bedingung (Einzelblanking, Doppelblanking) noch eine Kontrollbedingung, in welcher die Blanking-Differenz (Δt) 0 ms betrug. Eine zeitliche Unterscheidung aufgrund der Präsentationsreihenfolge in Z1 bzw. Z2 konnte hier nicht erfolgen, da beide Zielreize gleichzeitig präsentiert wurden. Bei dem verschobenen Zielreiz konnte in diesen Bedingungen nur zwischen den Positionen „oben“ und „unten“ unterschieden werden.

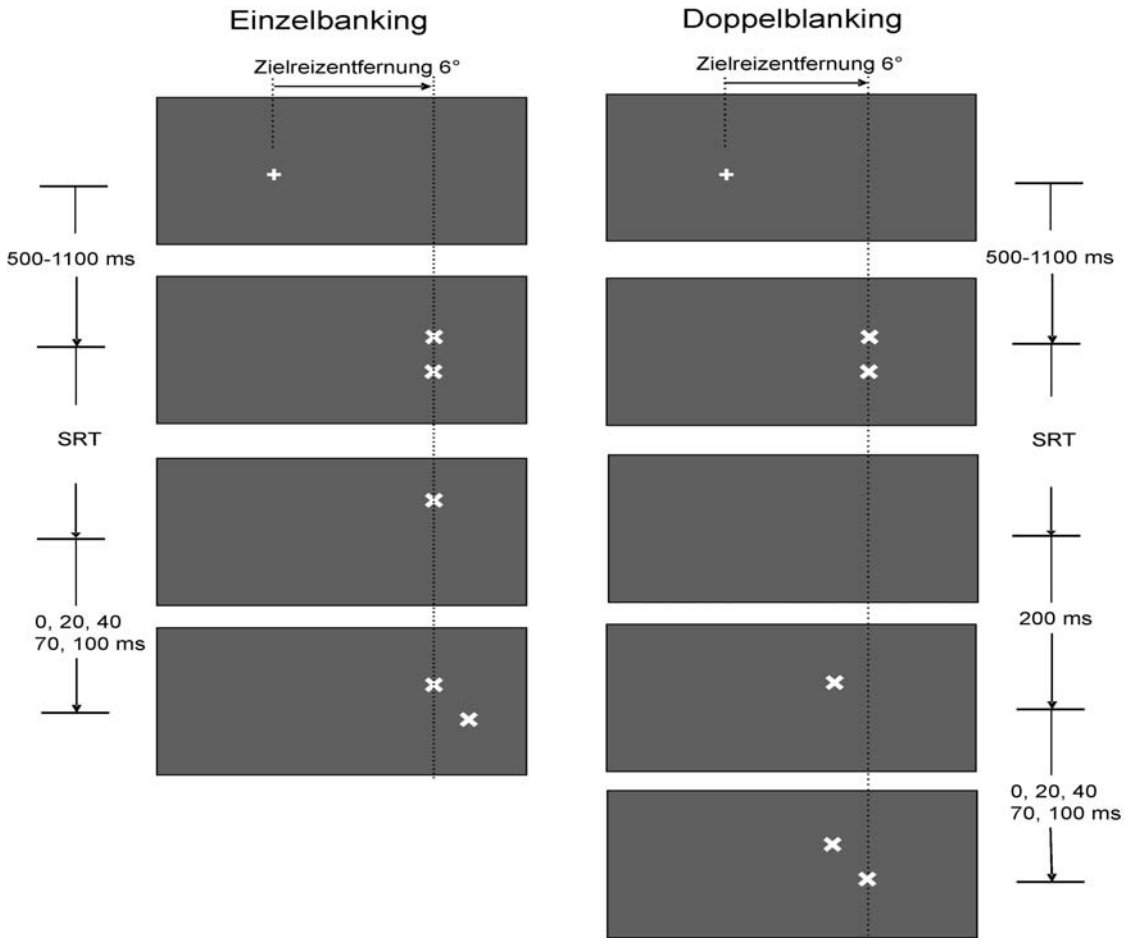


Abbildung 58: Zeitliche Abfolge der Stimuluspräsentation von Experiment 7. Nach einem variablen Zeitintervall erschienen zwei Zielreize in einer Entfernung von 6°. Zu diesen sollten die Versuchspersonen eine Sakkade ausführen. Mit Sakkadenbeginn wurde in der Einzelblanking-Bedingung einer der Zielreize, in der Doppelblanking-Bedingung beide Zielreize ausgeblendet. In der Doppelblanking-Bedingung kehrte der erste Zielreiz immer nach einem Zeitintervall von 200 ms zurück. Die Präsentation des zweiten Zielreizes folgte der des ersten Zielreizes unabhängig von der Blanking-Bedingung immer mit einem der fünf möglichen Blanking-Differenzen (Δt: 0 ms; 20ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms).

Das Experiment bestand aus 64 experimentellen Bedingungen mit Blanking-Differenzen (Δt: 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms) und 8 Kontrollbedingungen ohne Blanking-Differenz (Δt: 0 ms). In beiden gab es zwei mögliche Positionen (Pos: oben; unten) des bewegten Zielreizes. Dieser konnte sich transsakkadisch in zwei Richtungen bewegen (ZV: ±1°). Bei der postsakkadischen Darbietung gab es die Bedingungen Einzelblanking und Doppelblanking. In den Bedingungen mit Blanking-Differenzen gab es zudem die Differenzierung in der Präsentationsreihenfolge zwischen Z1 und Z2.

Die insgesamt 72 experimentellen Bedingungen wurden pro Block randomisiert zweimal (einmal pro Sakkadenrichtung) dargeboten. Das Experiment beinhaltete 1728 Durchgänge, diese wurden auf zwölf Blöcke verteilt dargeboten. Die zwölf Blöcke wurden in drei separaten Sitzungen absolviert. Es nahmen insgesamt sieben Versuchspersonen im Alter von 23-28 Jahren (6♀, 1♂) an dem Experiment teil.

6.2.3 Ergebnisse

Von der statistischen Auswertung wurden 3,9% der Daten ausgeschlossen. Während dieser Durchgänge verlor der Eyetracker die Pupille der Versuchsperson oder die von der Versuchsperson ausgeführte Sakkade lag nicht innerhalb des festgesetzten Zeitintervalls von 150-400 ms nach dem Erscheinen der Zielreize.

Um zu überprüfen, welche Auswirkungen das zeitliche Erscheinen der Zielreize auf die postsakkadische Lokalisation hatte, wurde die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen betrachtet. In der Abbildung 59 sind die Durchschnittswerte der korrekt zugeordneten Zielreiz-Verschiebungen (in %) sowohl für die Kontrollbedingungen als auch für die experimentellen Bedingungen mit Blanking-Differenzen in Abhängigkeit von den zeitlichen Faktoren Blanking-Bedingung (Einzelblanking, Doppelblanking), Blanking-Differenz (Δt: 0 ms; 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms) und Präsentationsreihenfolge (Z1; Z2) dargestellt. Zudem ist in Tabelle 2 (siehe S. 220) eine Auflistung der durchschnittlichen Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen nicht nur in Abhängigkeit von den zeitlichen Parametern, sondern auch von den

räumlichen Parametern Position des bewegten Zielreizes (Pos: oben; unten) und Richtung der Zielreiz-Verschiebung (ZV: ± 1°) zu finden.

Bevor die Auswirkungen von postsakkadischen Präsentationsverzögerungen auf die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen näher untersucht wurden, erfolgte eine Auswertung der Kontrollbedingungen, in denen die Zielreize entweder beide kontinuierlich oder beide mit einer gleich langen Blanking-Dauer von 200 ms dargeboten wurden. Die Ergebnisse der Kontrollbedingung liefern die Grundlage für die spätere Betrachtung. Sie zeigen die generelle Sensitivität des visuellen Systems für Verschiebungen bei der postsakkadischen Lokalisation auf.

In den Kontrollbedingungen ergab eine dreifaktorielle ANOVA, in welcher die Erkennbarkeit von Zielreiz-Verschiebungen in Abhängigkeit von den Faktoren Zielreiz-Verschiebung (ZV: ±1°), Position des bewegten Zielreizes (Pos: oben; unten) und Blanking-Bedingung (Einzelblanking, Doppelblanking) getestet wurden, signifikante Haupteffekte für alle drei Faktoren. Es zeigte sich, dass transsakkadische Verschiebungen signifikant häufiger erkannt wurden, wenn der Zielreiz sich in Sakkadenrichtung bewegte (ZV [$F(1,6)=9,03$; $p<0,05$]). Bei Verschiebungen in Sakkadenrichtung betrug die durchschnittliche Erkennungsleistung 88%. Verschiebungen entgegengesetzt der Sakkadenrichtung konnten im Vergleich dazu nur zu durchschnittlich 75% korrekt zugeordnet werden. Der Sensitivitätsunterschied in Abhängigkeit von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung war unabhängig von der Position des Zielreizes (Position x ZV [$F(1,24)=0,22$; $p=0,64$]). Verschiebung des unteren Zielreizes konnten jedoch signifikant besser erkannt werden als die des oberen Zielreizes [$F(1,6)=7,27$; $p<0,05$]. So wurden unabhängig von der Richtung (±1°) Verschiebungen des unteren Zielreizes zu durchschnittlich 87% erkannt, während die des oberen Zielreizes im Mittel nur zu 77% korrekt beurteilt wurden. In der statistischen Auswertung bestätigte sich auch der von Deubel et al. (1996) beschriebene Blanking-Effekt. Ein an die sakkadische Augenbewegung gekoppeltes Blanking-Intervall von 200 ms beider Zielreize führte zu einer signifikanten Steigerung der Erkennungsleistung (Blanking-Bedingung [$F(1,6)=23,21$; $p<0,01$]). Anstelle von durchschnittlich 77% bei der kontinuierlichen Darbietung konnten nach einem Blanking der beiden Zielreize im Mittel 87% korrekt beurteilt werden. Diese Sensitivitätssteigerung (Blanking-Effekt)

trat unabhängig von der Position des verschobenen Zielreizes auf (Position x Blanking-Bedingung [F(1,24)=0,09; p=0,76]). Auch die Richtung der Zielreiz-Verschiebung war nicht von Bedeutung. Es wurden sowohl Verschiebungen in als auch entgegengesetzt zur Sakkadenrichtung durch ein Blanking der Zielreize besser erkannt (ZV x Blanking-Bedingung [F(1,24)=0,79; p=0,38]). Es ergab sich auch keine Interaktion aller drei Faktoren Position x ZV x Blanking-Bedingung [F(1,24)=0,02; p=0,87].

In den experimentellen Bedingungen, in denen eine Differenz in der Blanking-Dauer vorlag, sollte vorrangig der Entstehung von Referenz-Objekten nachgegangen werden. Hierbei stand das zeitliche Erscheinen der postsakkadischen Information mit dessen Auswirkungen auf die Lokalisation im Vordergrund. Die nachfolgende Betrachtung beschränkt sich deshalb auf die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen in Abhängigkeit von den zeitlichen Faktoren: Blanking-Bedingung (Einzelblanking, Doppelblanking), Blanking-Differenz (Δt: 20 ms, 40 ms, 70 ms, 100 ms) und Präsentationsreihenfolge (Z1; Z2). Die raumbezogenen Faktoren, wie die Position des bewegten Zielreizes (Pos: oben; unten) und die Richtung der Zielreiz-Verschiebung (ZV ±1°), wurden aus diesem Grunde von der nachfolgenden Betrachtung ausgeschlossen.

Eine dreifaktorielle ANOVA, in welcher die Erkennbarkeit von Zielreiz-Verschiebungen in Abhängigkeit von den Faktoren Blanking-Bedingung (Einzelblanking, Doppelblanking), Blanking-Differenz (Δt: 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms) und Präsentationsreihenfolge (Z1; Z2) getestet wurden, ergab drei signifikante Haupteffekte. Wie in der Kontrollbedingung war die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen gemittelt über alle Bedingungen besser, wenn beide Zielreize ausgeblendet wurden (Blanking-Effekt) [F(1,6)=12,49; p<0,05]. War nach dem Ende der Sakkade eine Differenz* in der Präsentation der Zielreize vorhanden, so reduzierte sich die Erkennung von Verschiebungen desjenigen Zielreizes, der als erstes präsentiert wurde (Z1) und die des zweiten präsentierten (Z2) stieg an (Präsentationsreihenfolge [F(1,6)=262,39; p<0,001]). Die Erkennbarkeit für Verschiebungen von Z1 sank mit

* Im Durchschnitt dauerte die Primärsakkade 28,5 ms. Bei einer Blanking-Differenz Δt=20 ms in der Einzelblanking Bedingung war auch der zweite Zielreiz bereits wieder vorhanden, wenn die sakkadische Augenbewegung beendet war. Hier trat somit nach dem Ende der Sakkade keine Differenz in der Präsentation der Zielreize auf.

zunehmender Blanking-Differenz unter 50% (Zufallsniveau), folglich wurde dieser mit zunehmender Dauer der Präsentationsverzögerung als stabil wahrgenommen. Seine Position diente als Referenz für die Lokalisation von Z2. Die Erkennungsleistung für Verschiebungen von Z2 stieg mit zunehmender Blanking-Differenz an, dieser wurde somit häufiger als bewegt beurteilt. Jede sich ergebende Änderung in der Anordnung der beiden postsakkadisch dargebotenen Zielreize wurde demzufolge mit zunehmender Blanking-Differenz einer Verschiebung von Z2 zugeschrieben (Präsentationsreihenfolge x Blanking-Differenz [$F(3,60)=72,60$; $p<0,001$]). Somit beeinflusste sowohl die Dauer der Präsentationsverzögerung (Blanking-Differenz) als auch die Präsentationsreihenfolge der Zielreize die Bewegungserkennung maßgeblich. Die Interaktion Blanking-Bedingung x Präsentationsreihenfolge war nichtsignifikant [$F(1,60)=1,90$; $p=0,17$]. Somit ist die Entstehung von einem Referenz-Objekt zur postsakkadischen Lokalisation unabhängig von dem zeitlichen Erscheinen von Z1. Dieser diente sowohl bei der Präsentation ohne Blanking oder als auch mit Blanking als Referenz.

Der zuerst präsentierte Zielreiz wurde jedoch in der Doppelblanking-Bedingung mit zunehmender Blanking-Differenz weniger stark als Referenz zur Lokalisation herangezogen. Die Erkennungsleistung von dessen Verschiebungen sank in der Blanking-Differenz in geringerem Maße als in der Einzelblanking-Bedingung. Somit müssen, um die absolute Erkennungsleistung für Verschiebungen bzw. die Referenz-Wirkung von Z1 in Abhängigkeit von dem zeitlichen Erscheinen der Zielreize angeben zu können, alle drei Faktoren einbezogen werden. Dies bestätigte sich auch in der signifikanten Dreifach-Interaktion Blanking-Bedingung x Präsentationsreihenfolge x Blanking-Differenz [$F(3,60)=18,82$; $p<0,001$].

Ohne eine Unterteilung in der Präsentationsreihenfolge nahm die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebung mit zunehmender Dauer der Präsentationsverzögerung ab (Blanking-Differenz [$F(3,18)=39,39$; $p<0,001$]). Dies galt sowohl in der Einzel- als auch in der Doppelblanking-Bedingung, jedoch war die Abnahme der Erkennungsleistung mit zunehmender Blanking-Differenz in der Doppelblanking-Bedingung geringer als in der Einzelblanking-Bedingung (Blanking-Bedingung x Blanking-Differenz [$F(3,60)=2,92$; $p<0,05$]).

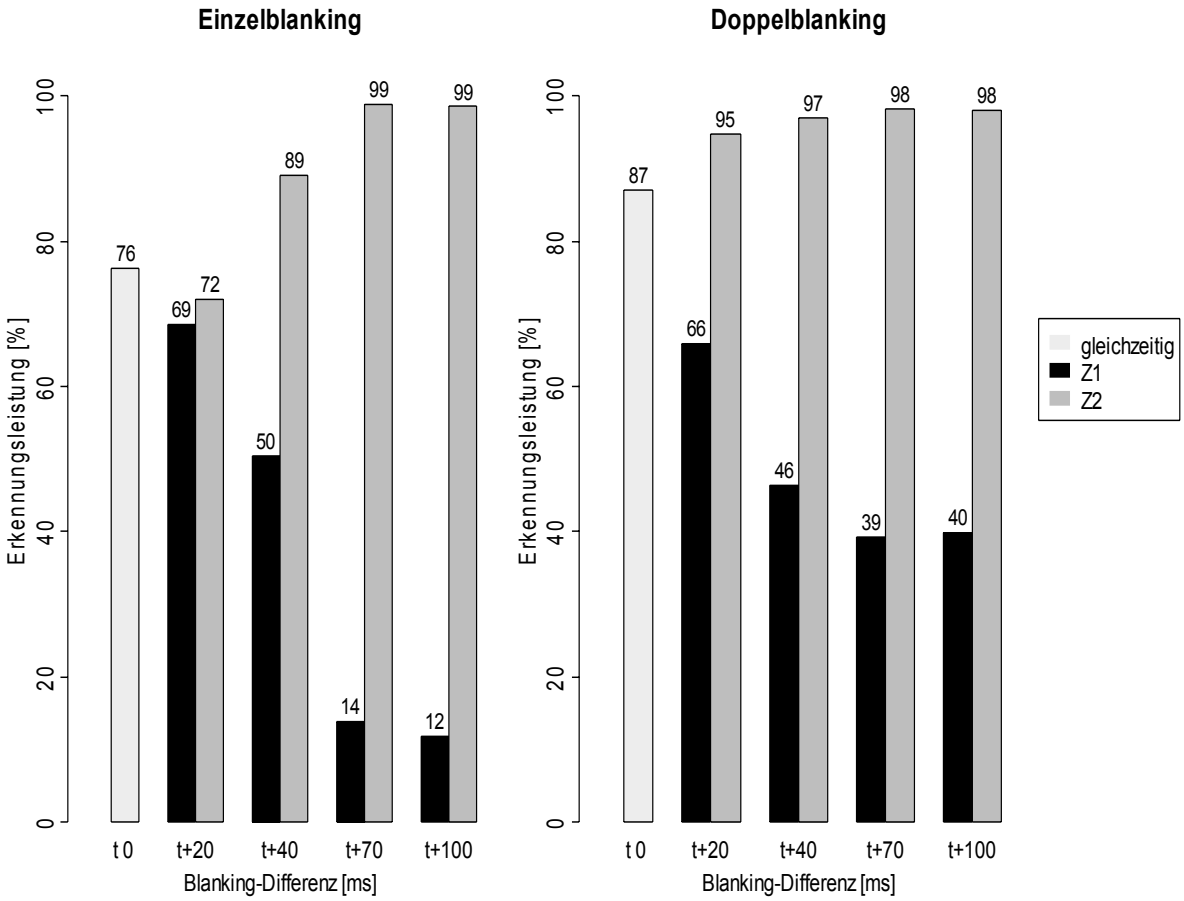


Abbildung 59: Erkennungsleistung von Verschiebungen der Zielreize in Abhängigkeit von deren Präsentationsreihenfolge und der sich ergebenden Blanking-Differenz. Die Daten sind unterteilt in Einzelblanking-Bedingung (links) und Doppelblanking-Bedingung (rechts). Hellgrau dargestellt sind die Kontrollbedingungen, in denen die beiden Zielreize gleichzeitig präsentiert wurden. Ein Blanking der beiden Zielreize führte zu einer signifikanten Verbesserung in der Zuordnung der Zielreiz-Verschiebung. Ergab sich in der Präsentation der Zielreize eine zeitliche Differenz, so wurde die Bewegung immer dem zeitlich verzögerten Zielreiz zugeordnet. Folglich sankt die Erkennung von Verschiebungen des zuerst präsentierten Zielreizes (Z1), während die des zweiten präsentierten Zielreizes (Z2) anstieg.

6.2.4 Diskussion

Die Beeinflussung der Zielreiz-Beurteilung aufgrund der zeitlichen Verfügbarkeit visueller Information hat gezeigt, dass die postsakkadische Lokalisation anhand eines Referenz-Objektes einsetzte, sobald sich am Ende der sakkadischen Augenbewegung eine Differenz in der Stimuluspräsentation ergab. Dies galt sowohl in der Einzelblanking-Bedingung, in der einer der Zielreize kontinuierlich dargeboten

wurde, als auch in der Doppelblanking-Bedingung, in der beide Zielreize für unterschiedlich lange Blanking-Intervalle ausgeblendet wurden. Obwohl in der Kontrollbedingung durch ein gleich langes Blanking beider Zielreize eine deutliche Steigerung der Sensitivität für Verschiebungen hervorgerufen werden konnte (Blanking-Effekt, vgl. Kapitel 1.10.2), bevorzugte das visuelle System bei schnell aufeinander folgender Präsentation der Zielreize die allozentrisch kodierte Objektanordnung zur Orientierung. Die Annahme, dass die Welt sich während sakkadischer Augenbewegungen nicht verändert (Null-Hypothese, vgl. Kapitel 1.10.5), tritt somit nicht nur in Kraft, wenn nach dem Sakkadenende visuelle Information vorhanden ist. Es scheint ebenfalls die Strategie des visuellen Systems zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität zu sein, wenn Stimuli nach dem Sakkadenende in einer schnellen Abfolge präsentiert werden. In diesem Fall wird der zuerst präsentierte Stimulus als dasjenige Objekt angesehen, welches mit einer höheren Wahrscheinlichkeit unverändert bzw. stabil gewesen ist. Diese Annahme führte dazu, dass die Erkennung von Verschiebungen des ersten Zielreizes nicht nur auf Zufallsniveau sondern eindeutig darunter sank. Der zunehmend stabil wahrgenommene Zielreiz diente dem visuellen System als Referenz für die Lokalisation des ihm zeitlich verzögert folgenden Zielreizes. Hierdurch induzierte eine Verschiebung des zuerst präsentierten Stimulus eine Scheinbewegung des ihm folgenden zweiten Objektes, da sich eine Änderung in der allozentrischen Objektanordnung ergab. An der Steigerung in der Erkennungsleistung für Zielreiz-Verschiebung des zweiten präsentierten Zielreizes bzw. aus der Abnahme des zuerst präsentierten Zielreizes kann auf die Größe der induzierten Scheinbewegung geschlossen werden.

Zusammenfassend kann aus den Befunden folgendes über die Entstehung von Referenz-Objekten und deren Beeinflussung der postsakkadischen Lokalisation geschlossen werden: Die postsakkadische Lokalisation anhand eines Referenz-Objektes setzt ein, sobald die Präsentationsverzögerung nach dem Ende der sakkadischen Augenbewegung mehr als 10 ms beträgt. In der Einzelblanking-Bedingung war dies der Fall nach einer Präsentationsdifferenz von 40 ms, da die sakkadische Augenbewegung im Durchschnitt 28,5 ms andauerte. Auch nach einem Blanking zweier Zielreize erfolgt die postsakkadische Lokalisation anhand eines Referenz-Objektes, wenn sich eine Blanking-Differenz ergibt. Die Referenz-Wirkung ist jedoch im Vergleich zur

Einzelblanking-Bedingung etwas reduziert, so scheint das visuelle System einen geringen Nutzen aus dem Blanking ziehen zu können. Aber in beiden Blanking-Bedingungen gilt die Regel: „first come, first serve“. Die maximale Referenz-Wirkung eines Objektes für die postsakkadische Lokalisation eines zeitlich verzögert präsentierten Objektes wird erreicht ab einer Präsentationsdifferenz von etwa 40 ms nach Ende der sakkadischen Augenbewegung (70 ms-28,5 ms). Danach blieb die Referenz-Wirkung sowohl in der Einzel- als auch in der Doppelblanking-Bedingung konstant. Es ist jedoch zu vermuten, dass die Präsentation des zweiten Stimulus in der Doppelblanking-Bedingung innerhalb eines bestimmten Zeitintervalls erscheinen muss, damit dieser die Sensitivität für Verschiebungen des zuerst präsentierten Zielreizes beeinflusst.

6.3 *Experiment 8 - Entstehung von Referenz-Objekten während der Fixation*

6.3.1 Fragestellung

Die Ergebnisse der beiden vorangegangenen Experimente belegen, dass bei schnell aufeinander folgender Darbietung zweier Objekte zur postsakkadischen Orientierung das zuerst präsentierte als Referenz-Objekt genutzt wird. Dies galt auch für die Doppelblanking-Bedingung, wenn beide Zielreize erst lange nach dem Ende der sakkadischen Augenbewegung zeitversetzt wiederkehrten. Die gefundene Strategie zur Lokalisation der Objekte muss daher nicht zwingend an die sakkadische Augenbewegung gekoppelt sein.

In diesem Experiment sollte der Frage nachgegangen werden, ob eine analoge Zielreiz-Lokalisation bei zeitlich versetzter Darbietung unter Fixationsbedingungen auftritt. Hierzu wurden die Zielreize in 6° Peripherie mit den gleichen zeitlichen Variationen wie in Experiment 7 präsentiert. Um die Fixation zu halten, wurde den Versuchspersonen während der Stimulusdarbietung eine Fixationshilfe in Form eines kleinen Kreuzes dargeboten. Sollte das visuelle System generell annehmen, dass ein zeitlich früher aufgefundenes Objekt dasjenige ist, welches sich nicht verändert hat, so müsste eine Änderung der allozentrischen Objektanordnung auch in der Fixationsbedingung dem zeitlich verzögert präsentierten Stimulus zugeordnet werden. Entsprechend sollte die Erkennungsleistung für Verschiebungen des zuerst präsentierten Zielreizes abnehmen und die des zweiten präsentierten Zielreizes ansteigen.

6.3.2 Experimentelles Paradigma

Das experimentelle Paradigma war annähernd identisch mit dem aus Experiment 7. Die Versuchspersonen führten jedoch keine Sakkade aus, sondern waren instruiert während eines gesamten Durchganges ein Kreuz (Größe: 0,2°) zu fixieren. In Abbildung 60 ist exemplarisch der Ablauf des Experimentes dargestellt. Das

Fixationskreuz erschien zu Beginn eines Blockes in der Mitte des Bildschirmes. Nach einem variablen Zeitintervall von 500-1100 ms erschienen zwei große Kreuze (Diagonale: 0,4°) ober- und unterhalb des horizontalen Meridians in 6° Entfernung. Diese wurden für 180 ms dargeboten, dies entsprach in etwa der Latenzzeit der Sakkaden aus Experiment 7. Danach folgte die Stimulusdarbietung entsprechend der einzelnen experimentellen Bedingungen. Wie zuvor entschieden die Versuchspersonen am Ende jedes Durchganges, welches der beiden peripheren Kreuze sich bewegt hatte („oben“ oder „unten“). Danach wurden alle präsentierten Stimuli ausgeblendet und ein neues Fixationskreuz erschien mittig zwischen den vorherigen Zielreiz-Positionen.

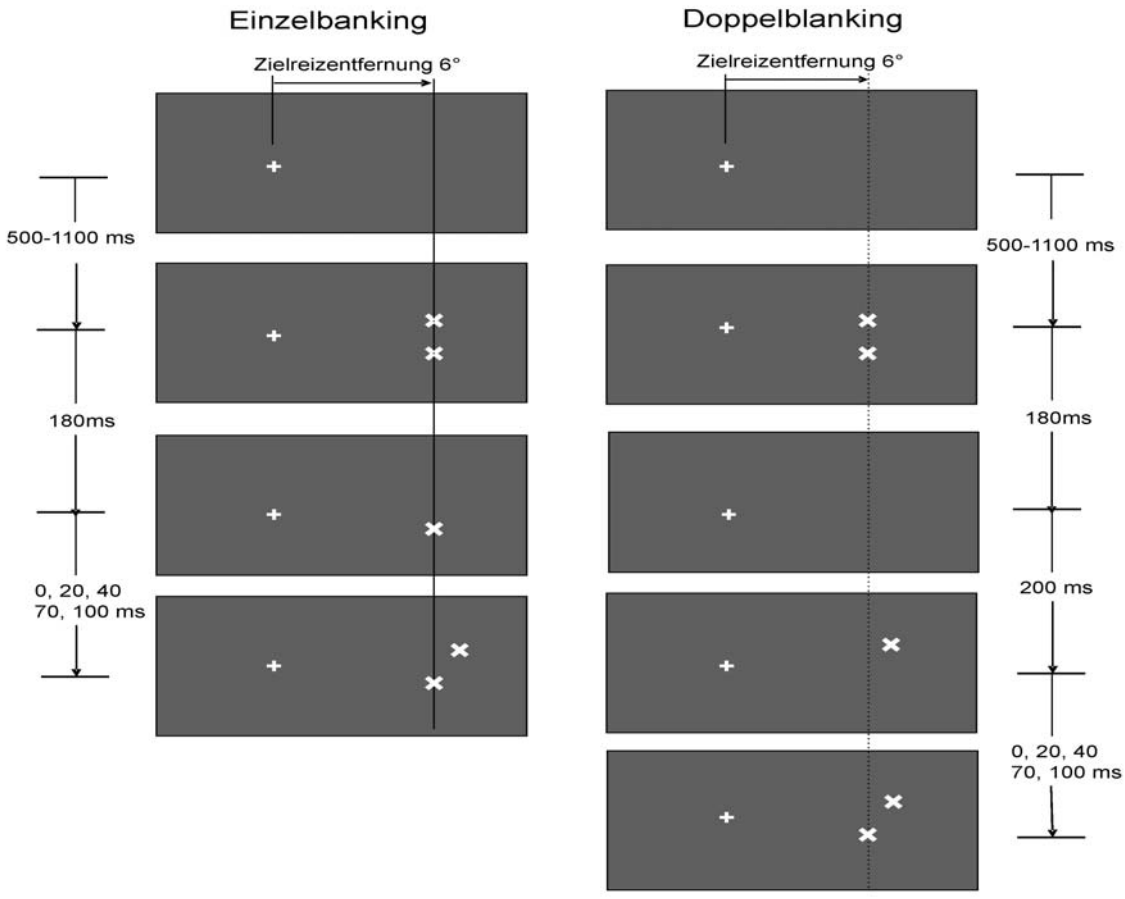


Abbildung 60: Zeitlicher Ablauf der Stimuluspräsentation von Experiment 8. Ein Durchgang begann mit der Präsentation eines Fixationskreuzes. Dieses sollte während der gesamten Darbietung einer Stimulussequenz fixiert werden. Nach einem variablen Zeitintervall erschienen zwei Zielreize in einer Entfernung von 6° für 180 ms. In der Einzelblanking-Bedingung wurde danach einer der Zielreize, in der Doppelblanking-Bedingung beide Zielreize ausgeblendet. In der Doppelblanking-Bedingung kehrte der erste Zielreiz immer nach einem Zeitintervall von 200 ms zurück. Die Präsentation des zweiten Zielreizes folgte der des ersten Zielreizes unabhängig von der Blanking-Bedingung immer mit einem der fünf möglichen Blanking-Differenzen (Δt: 0 ms; 20ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms).

Das Experiment bestand aus 64 Durchgängen mit Blanking-Differenz (Δt: 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms) und 8 Kontrollbedingungen ohne Blanking-Differenz (Δt: 0 ms). Es gab immer zwei mögliche Positionen (Pos: oben; unten) des bewegten Zielreizes. Dieser konnte während jedes Durchganges in eine von zwei Richtungen verschoben werden (ZV: ±1°). Bei den Darbietungen konnte zwischen zwei Bedingungen unterschieden werden: Einzelblanking (nur ein Zielreiz wurde kurzzeitig ausgeblendet) und Doppelblanking (beide Zielreize wurden ausgeblendet). In den Bedingungen mit Blanking-Differenzen ergab sich zudem eine Differenzierung in der Präsentationsreihenfolge zwischen Z1 und Z2.

Die insgesamt 72 experimentellen Bedingungen wurden pro Block randomisiert zweimal (einmal pro Sakkadenrichtung) dargeboten. Das Experiment beinhaltete 1008 Durchgänge, diese wurden verteilt auf zwei Sitzungen in sieben Blöcke dargeboten. Es nahmen insgesamt sieben Versuchsperson im Alter von 22-25 Jahren (6♀, 1♂) an dem Experiment teil.

6.3.3 Ergebnisse

Es mussten insgesamt 7,4% der Daten von der statistischen Analyse ausgeschlossen werden. Die Versuchsperson führte hier entweder eine Sakkade zu den peripher erscheinenden Zielreizen aus oder der Eyetracker verlor die Pupille der Versuchsperson während der Stimulusdarbietung.

Um zu überprüfen, welche Auswirkungen die zeitliche Verfügbarkeit visueller Information auf die Lokalisation zweier Zielreize unter Fixationsbedingungen hatte, wurde die Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen betrachtet. In der Abbildung 61 ist die Erkennungsleistung für die korrekt zugeordneten Zielreiz-Verschiebungen sowohl für die Kontrollbedingungen als auch für die experimentellen Bedingungen mit Blanking-Differenzen in Abhängigkeit von den zeitlichen Faktoren Blanking-Bedingung, Blanking-Differenz und Präsentationsreihenfolge dargestellt. Zudem ist in Tabelle 3 (siehe S. 221) eine Auflistung der durchschnittlichen Erkennungsleistung in

Abhängigkeit von allen getesteten Faktoren (Pos, ZV, Blanking-Bedingung, Blanking-Differenz, Präsentationsreihenfolge) zu finden.

Um die generelle Sensitivität des visuellen Systems für Verschiebungen unter Fixationsbedingungen zu bestimmen, erfolgte, wie in Experiment 7, zuerst eine Auswertung der Kontrollbedingungen, in denen die Zielreize entweder beide kontinuierlich oder beide mit einer gleich langen Blanking-Dauer von 200 ms (Δt: 0 ms) dargeboten wurden. Diese Befunde liefern die Grundlage für die spätere Betrachtung der Lokalisation mit Präsentationsverzögerung.

In den Kontrollbedingungen ergab eine dreifaktorielle ANOVA, in welcher die Beeinflussung der Erkennbarkeit von Zielreiz-Verschiebungen in Abhängigkeit von den Faktoren Zielreiz-Verschiebung (ZV: ±1°), Position des bewegten Zielreizes (Pos: oben; unten) und Blanking-Bedingung (Einzelblanking, Doppelblanking) getestet wurden, signifikante Haupteffekte für zwei der getesteten Faktoren.
Wurden beide Zielreize kontinuierlich dargeboten, so war die Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen nahezu perfekt (99%). In der Doppelblanking-Bedingung hingegen, in der beide Zielreize für 200 ms ausgeblendet wurden, reduzierte sich die Erkennbarkeit für Verschiebungen auf durchschnittlich 73% (Blanking-Bedingung [$F(1,6)=64,21$; $p<0,001$]). Die Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen in Richtung des Fixationskreuzes betrug durchschnittlich 95% und war über alle Bedingungen deutlich höher als für Verschiebungen des Zielreizes in Richtung der Peripherie. Diese wurden im Mittel zu 77% korrekt erkannt (ZV: [$F(1,6)=9,42$; $p<0,05$]). Dieser Leistungsunterschied in Abhängigkeit von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung vergrößerte sich, sobald beide Zielreize mit einem Blanking-Intervall präsentiert wurden. Dies spiegelte sich auch in der signifikanten Interaktion der beiden Faktoren ZV x Blanking-Bedingung wider [$F(1,24)=32,55$; $p<0,001$]. Unter Fixationsbedingungen wurden Verschiebungen des oberen und des unteren Zielreizes gleich gut erkannt. Somit hatte die Position des bewegten Zielreizes keinen signifikanten Einfluss auf die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebung (Pos: [$F(1,6)=3,18$; $p=0,12$]). Dies galt unabhängig von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung (ZV x Position [$F(1,24)=0,15$; $p=0,70$]) und von der Blanking-Bedingung (Position x Blanking-Bedingung [$F(1,24)=2,15$; $p=0,16$]). Auch die Dreifach-

Interaktion aller getesteten Faktoren war nichtsignifikant (ZV x Position x Blanking-Bedingung [$F(1,24)=3,06$; $p=0,09$]).

In den Bedingungen mit unterschiedlicher Blanking-Dauer der Zielreize wurde auf eine Auswertung der räumlichen Parameter, wie die Richtung der Zielreiz-Verschiebung (ZV: ±1°) und die Position des bewegten Zielreizes (Pos: oben; unten), verzichtet. Wie in Experiment 7 stand auch in diesem Experiment die Entstehung von Referenz-Objekten bei der Objektlokalisation im Vordergrund der Untersuchung. Die nachfolgende Betrachtung beschränkt sich deshalb auf die Erkennungsleistung von ZV in Abhängigkeit von den zeitlichen Faktoren: Blanking-Bedingung (Einzelblanking, Doppelblanking), Blanking-Differenz (Δt: 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms) und Präsentationsreihenfolge (Z1; Z2).

Eine dreifaktorielle ANOVA, in welcher die Erkennbarkeit von Zielreiz-Verschiebungen in Abhängigkeit von den zeitlichen Parametern getestet wurde, ergab signifikante Haupteffekte für alle drei getesteten Faktoren. Wie in den Kontrollbedingungen war die Erkennungsleistung von Verschiebungen in der Doppelblanking-Bedingung signifikant schlechter verglichen zur Einzelblanking-Bedingung [$F(1,6)=162,16$; $p<0,001$]. Ein weiterer Faktor, der die Bewegungserkennung beeinflusste, war die Präsentationsreihenfolge [$F(1,6)=85,78$; $p<0,001$]. Verschiebungen des zuerst präsentierten Zielreizes (Z1) wurden deutlich schlechter erkannt als Verschiebungen des zeitlich verzögert folgenden Zielreizes (Z2). Dieser Unterschied in der Erkennungsleistung stieg mit zunehmender Blanking-Differenz an. Je länger die Präsentation von Z2 verzögert wurde, desto stärker reduzierte sich die Erkennung von Verschiebungen des zuerst präsentierten Zielreizes, bis diese in der Einzelblanking-Bedingung bis auf Chance Level bzw. in der Doppelblanking-Bedingung sogar darunter sank. Das heißt, auch in der Fixationsbedingung wurde die Position von Z1 zunehmend als stabil wahrgenommen und konnte somit für die Lokalisation des zeitlich verzögert präsentierten Zielreizes (Z2) als Referenz dienen. Die Erkennbarkeit von Verschiebungen des zweiten Zielreizes war bereits ohne zeitversetzte Darbietung nahezu perfekt und konnte durch die Referenz-Wirkung von Z1 in der Einzelblanking-Bedingung nicht weiter ansteigen. So

blieb sie auch bei zeitversetzter Darbietung unverändert (perfekt). In der Doppelblanking-Bedingung hingegen erleichterte die Referenz-Wirkung die Erkennbarkeit von Verschiebungen von Z2. Änderungen der allozentrischen Objektanordnung wurden nun Z2 zugeschrieben, weshalb die Sensitivität anstieg.

Die zunehmende Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation in Abhängigkeit von der Präsentationsreihenfolge und der Blanking-Differenz zeigte sich auch in der signifikanten Interaktion der Faktoren Blanking-Differenz x Präsentationsreihenfolge [$F(3,60)=30,47$; $p<0,001$]. In der Doppelblanking-Bedingung, in welcher die Erkennbarkeit signifikant reduziert war, diente mit zunehmender Blanking-Differenz die Position des Z1 als Referenz, somit konnte die Erkennbarkeit von Verschiebungen des Z2 ansteigen, während die des Z1 weiter abnahm. Werden die beiden Blanking-Bedingungen gemittelt über alle Blanking-Differenzen verglichen, so reduzierte sich die Erkennbarkeit von Verschiebungen des Z1 in der Doppelblanking-Bedingung stärker als die von Z2 (Blanking-Bedingung x Präsentationsreihenfolge [$F(1,60)=67,59$; $p<0,001$]). Zudem trat aufgrund des bereits erreichten Leistungsmaximums in der Erkennbarkeit von Verschiebungen des Z2 in der Einzelblanking-Bedingung eine Dreifach-Interaktion auf, da nur in der Doppelblanking-Bedingung die Erkennbarkeit von Verschiebungen mit zunehmender Blanking-Differenz ansteigen konnte (Blanking-Bedingung x Blanking-Differenz x Präsentationsreihenfolge [$F(3,60)=4,39$; $p<0,01$]).

Wird der Faktor Blanking-Differenz für sich alleine betrachtet, so tritt unabhängig von der Präsentationsreihenfolge und der Blanking-Bedingung mit zunehmender Blanking-Differenz eine Verschlechterung in der Erkennbarkeit von Zielreiz-Verschiebungen auf [$F(3,18)=18,42$; $p<0,001$]. Diese Abnahme mit zunehmender Blanking-Differenz ist in der Einzelblanking-Bedingung größer als in der Doppelblanking-Bedingung (Blanking-Bedingung x Blanking-Differenz [$F(3,60)=2,92$; $p<0,05$]).

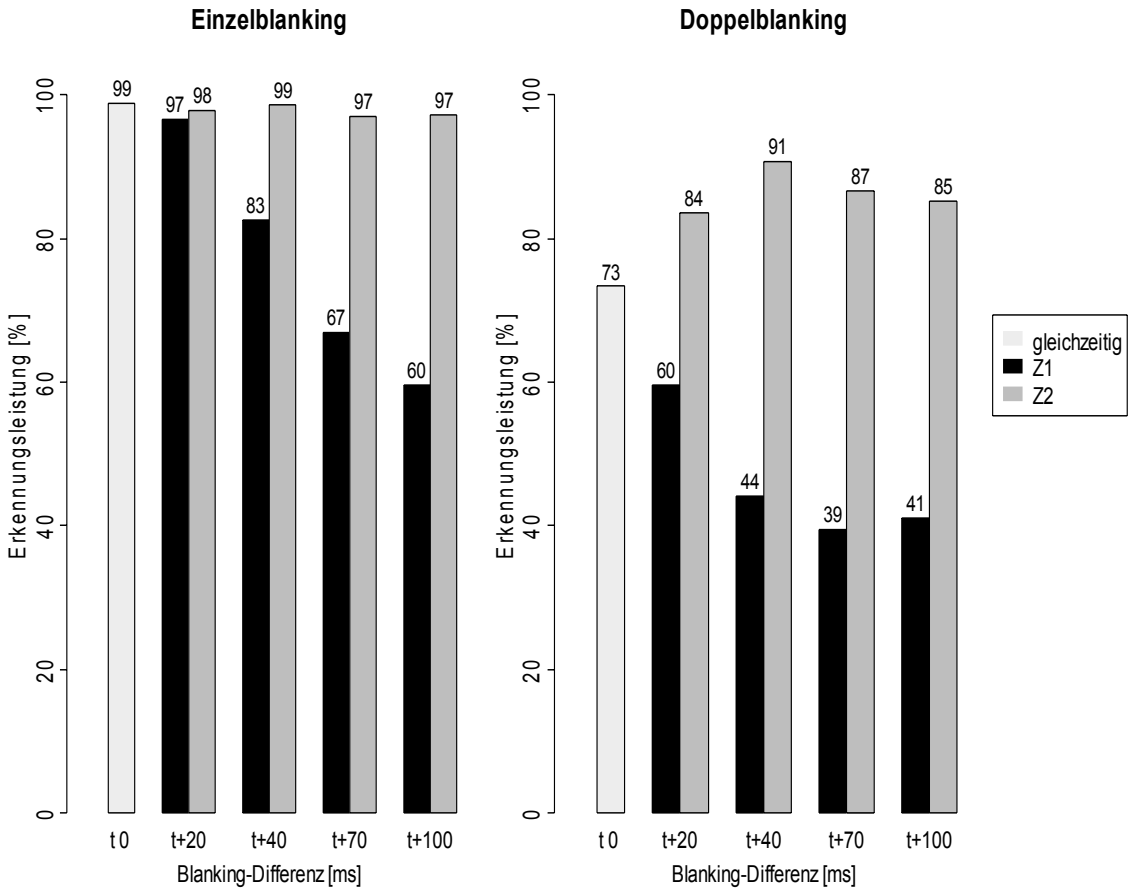


Abbildung 61: Erkennungsleistung von Verschiebung der Zielreize in Abhängigkeit von deren Präsentationsreihenfolge und der sich ergebenden Blanking-Differenz in der Zielreizpräsentation. Die Daten sind unterteilt in Einzelblanking-Bedingung (links) und Doppelblanking-Bedingung (rechts). Hellgrau dargestellt sind die Kontrollbedingungen in der beide Zielreize gleichzeitig präsentiert wurden. Ein Blanking beider Zielreize führte zu einer signifikanten Verschlechterung in der Zuordnung der Zielreiz-Verschiebung. Ergab sich in der Präsentation der Zielreize eine zeitliche Differenz, so wurde die Bewegung immer dem zeitlich verzögerten Zielreiz zugeordnet. Folglich sankt die Erkennung von Verschiebungen des zuerst präsentierten Zielreizes (Z1), während die des zweiten präsentierten Zielreizes (Z2) anstieg.

6.3.4 Diskussion

Die Ergebnisse des Experimentes zeigten, dass auch unter Fixationsbedingungen die zeitliche Darbietungsreihenfolge eine entscheidende Rolle auf die wahrgenommene Raumkonstanz hat. So führte allein das Aus- und Einblenden eines unbewegten Objektes dazu, dass eine Verschiebung des kontinuierlich dargebotenen Zielreizes (um 1° in 6° Peripherie) kaum noch erkannt wurde. Die Erkennungsleistung von

Verschiebungen des kontinuierlich dargebotenen Zielreizes sank mit zunehmender Präsentationsdifferenz von nahezu perfekt (99%) auf etwas über Zufallsniveau (60%). Diese Befunde lassen vermuten, dass sich das visuelle System bei schnell aufeinander folgender visueller Information zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität immer an dem zuerst präsentierten Zielreiz orientiert. Es scheint eine Annahme des visuellen Systems zu existieren, nach der dem zuerst vorgefundenen Objekt eine besondere Bedeutung beigemessen wird. Das visuelle System geht davon aus, dass es sich bei dem zuerst vorgefundenen Objekt um dasjenige handelt, welches sich (mit einer höheren Wahrscheinlichkeit) nicht verändert hat. Dies konnte unabhängig von der Blanking-Bedingung gezeigt werden. In der Doppelblanking-Bedingung konnte zudem gezeigt werden, dass nicht nur die Sensitivität für Verschiebungen des zuerst präsentierten Zielreizes (Z1) abnahm, sondern auch dass dessen Position als Referenz für die Lokalisation des zeitlich verzögert erschienenen Zielreizes (Z2) diente. Im Gegensatz zu der Wirkung eines Blankings mit Sakkadenbeginn führte das Blanking in der Fixationsbedingung dazu, dass die Erkennungsleistung von knapp 100% auf knapp 75% sank. Durch das kurze Ausblenden der Zielreize für 200 ms wird somit nur noch die Hälfte der Verschiebungen korrekt zugeordnet. Erschienen die Zielreize nach dem Blanking mit einer Präsentationsverzögerung, so konnte auch in der Fixationsbedingung nachgewiesen werden, dass ein verschobener, aber stabil wahrgenommener Z1 eine Scheinbewegung des zeitlich verzögert präsentierten Zielreizes induzierte. Wie bei der postsakkadischen Lokalisation stieg die Erkennungsleistung von Verschiebungen des Z2 an, da die Änderung der allozentrischen Objektanordnung dazu führte, dass dieser nun häufiger als bewegt beurteilt wurde.

In diesem Experiment konnte somit gezeigt werden, dass auch unter Fixationsbedingungen Referenz-Objekte zur Orientierung genutzt werden. Der zeitliche Verlauf ist dabei ähnlich dem Verlauf, der in Experiment 7 für die postsakkadische Lokalisation gefunden wurde. Ab einer Präsentationsverzögerung von mehr als 20 ms kommt es zu eine deutlichen Abnahme der Sensitivität für Verschiebungen von Z1. Somit scheint bei schnell aufeinander folgender Präsentation zweier Objekte generell die Regel „first come, first serve“ zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität zu gelten.

In vielen Studien wurde bereits nachgewiesen, dass sowohl ein abruptes Ein- als auch Ausschalten eines Stimulus die visuelle Aufmerksamkeit auf sich zieht (Hikosaka et al., 1993). Es ist deshalb zu vermuten, dass das Aus- und/oder das Einschalten des Stimulus in diesem Experiment die visuelle Aufmerksamkeit derart auf sich gezogen hat, dass keine Beurteilung einer Bewegung des kontinuierlich dargebotenen Zielreizes mehr möglich war. Nach Irwin und Carlson-Radvansky (1996) kann durch eine Delokalisation der visuellen Aufmerksamkeit eine Art „kognitive Suppression“ von höher geordneten Verarbeitungsprozessen hervorgerufen werden (vgl. Kapitel 1.5). Sie postulierten, dass eine Delokalisation der visuellen Aufmerksamkeit immer dann eintritt, wenn die visuelle Informationsaufnahme unterbrochen wird, wie beispielsweise durch Blinzeln oder kurzzeitiges Einfügen eines leeren Bildschirmes. Unter diesen Bedingungen ist das visuelle System ebenfalls in der Detektion von Veränderungen deutlich eingeschränkt (Simons, Franconeri & Reimer, 2000). Im Gegensatz zu dem Phänomen, welches auch unter dem Begriff „change blindness“ bekannt ist (Rensink et al., 1997; Simons & Levin, 1997), wurde in diesem Experiment die Informationsaufnahme in der Einzelblanking-Bedingung jedoch nicht völlig unterbrochen.

Nach den Ergebnisse dieses Experimentes ist zu vermuten, dass die Annahme des visuellen Systems über eine stabile Welt (Null-Hypothese, vgl. Kapitel 1.10.5), nicht nur nach sakkadischen Augenbewegungen gilt, sondern für alle Objekte angewendet wird, die außerhalb des Aufmerksamkeitsfokus liegen. Somit könnte eine Verlagerung des Aufmerksamkeitsfokus durch das Aus- und/oder das Einschalten des verzögert erschienenen Zielreizes möglicherweise die reduzierte Bewegungserkennung erklären.

6.4 *Experiment 9-10: Referenz-Objekt oder „Apparent motion“*

6.4.1 Fragestellung

Verschiedene Studien belegen, dass sowohl durch das Ein- als auch durch das Ausschalten eines Stimulus Aufmerksamkeit angezogen wird (Hikosaka et al., 1993). So kann beispielsweise durch das kurzeitige Aufblitzen eines Punktes unmittelbar vor der Darbietung eines Balkens die Illusion erzeugt werden, dass der Balken, obwohl dieser physikalisch als Ganzes präsentiert wurde, sich sukzessive von dem Ort des zuvor gesehenen Punktes her ausdehnt. Diese Illusion wird auch „line-motion“ genannt. Hikosaka et al. (1993) legten die Illusion als einen Nachweis einer beschleunigten Verarbeitung visueller Information aufgrund der vorangegangenen Aufmerksamkeitsverlagerung zum kurzeitig aufblitzten Punkt aus. Andere Autoren (Kawahara et al., 1996; Downing & Treisman, 1997) wiederum begründeten, dass das Zustandekommen der Bewegungswahrnehmung auf einer Scheinbewegung beruhe, die dadurch zustande käme, dass das visuelle System beide Objekte jeweils als ein Teilstück eines ganzen Objektes interpretiere. Durch die Integration der schnell aufeinander folgenden Objekte käme es zu einer Scheinbewegung, ähnlich der, die unter dem Begriff „apparent motion“ bekannt ist (siehe Kapitel 1.9).

In den Experimenten 7 und 8 wiesen beide Zielreize am Ende jedes Durchganges einen horizontalen Versatz auf. So besteht daher die Möglichkeit, dass es ähnlich wie in den zuvor erwähnten Beispielen zu einer Integration kam und der horizontale Versatz der beiden Zielreize die Bewegungsillusion (Scheinbewegung) hervorgerufen hat. Diese Integration würde entsprechend eine Bewegungswahrnehmung („apparent motion“) von dem zuerst präsentierten Zielreiz in Richtung des ihm folgenden Zielreizes induzieren. Es kann deshalb nicht ausgeschlossen werden, dass die gefundene Scheinbewegung in den Experimenten 7 und 8 nicht wie vermutet durch ein Referenz-Objekt induziert wurde, sondern das diese auf einer Bewegungsintegration basiert, denn beides hätte zu der gleichen Aussage der Versuchspersonen geführt.

In den zwei folgenden Kontrollexperimenten sollte aus diesem Grunde der Frage nachgegangen werden, wodurch die Beeinflussung der Bewegungswahrnehmung entstanden war. Hierzu wurde das experimentelle Design der beiden vorangegangenen Experimente 7 und 8 dahingehend geändert, dass die zwei Zielreize zu Beginn jedes Durchganges einen horizontalen Versatz von 1° aufwiesen und nach der Zielreiz-Verschiebung sich übereinander angeordnet befanden.

Sollte die gefundene Bewegungswahrnehmung tatsächlich auf einer Integration visueller Information beruhen, wie sie bei zeitlich und räumlich versetzt dargebotenen Objekten bereits nachgewiesen wurde, so sollte die wahrgenommene Bewegungsrichtung nur noch in vertikaler Richtung erfolgen (vlg. Abbildung 62).

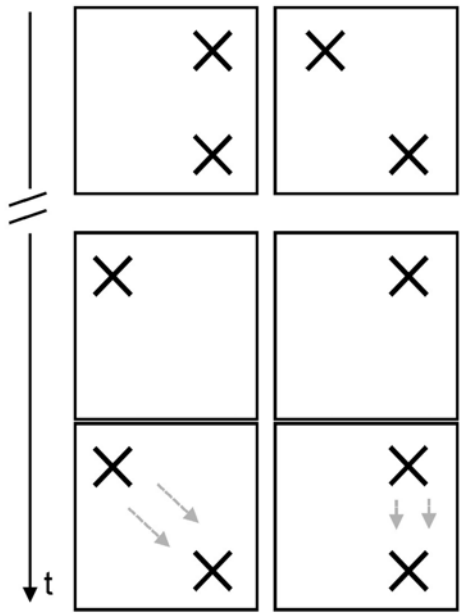


Abbildung 62: Vorhersage der wahrgenommenen Bewegungsrichtungen die bei einer Integration zeitlich und räumliche versetzt dargebotener Objekte entstehen. Sollte die wahrgenommene Bewegung durch eine Integration der schnell aufeinander folgenden Darbietungen entstanden sein, so hätte der horizontale Versatz im alten Versuchsdesign (links) eine Bewegungswahrnehmung in horizontaler Richtung hervorgerufen. Entsprechend hätte die Versuchsperson den unteren Zielreiz als horizontal bewegt beurteilt. Stehen die Zielreize am Ende des Durchganges jedoch übereinander (neues Versuchsdesign rechts), so würde eine Bewegungswahrnehmung in vertikaler Richtung entstehen, die der Versuchsperson keinen Anhaltspunkt für eine horizontale Bewegung liefert.

Ist die gefundene Bewegungswahrnehmung auf die Referenz-Wirkung des zuerst präsentierten Objektes zurückzuführen, so sollte weiterhin die gleiche Beeinflussung in der Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen zu finden sein. Unabhängig von den Positionen der Zielreize zueinander sollte der zuerst präsentierte Zielreiz als stabil und der verzögert erschienene Zielreiz als bewegt beurteilt werden. Zudem sollte die Größe der induzierten Scheinbewegung durch das Referenz-Objekt in

etwa der aus den vorangegangenen Experimenten entsprechen, da sich am Ende der Darbietung die gleiche Änderung in der allozentrischen Zielreiz-Anordnung ergibt.

6.4.2 Experimentelles Paradigma

Die Darbietung der Stimuli erfolgte nach dem in Experiment 7 bzw. Experiment 8 beschriebenen Design. Lediglich die horizontale Anordnung der Zielreize wurde verändert. In Abbildung 63 ist sowohl der zeitliche Ablauf der Stimuluspräsentation als auch die Veränderung der Stimulusanordnung exemplarisch angedeutet. So wurden die Zielreize zu Beginn eines Durchganges (präsakkadisch bzw. für die ersten 180 ms) mit einem horizontalen Versatz dargeboten. Danach erfolgte die Zielreiz-Verschiebung. Diese betrug ±1°. Pro Durchgang konnte sich immer nur einer der Zielreize verschieben. Damit die Zielreize am Ende des Durchganges übereinander stehen konnten (in einer Entfernung von 6° zum ursprünglichen Fixationskreuz), musste einer der Zielreize zu Beginn bei 6°, der andere je nach Richtung der Verschiebung bei 5° bzw. 7° erscheinen.

Das Experiment bestand aus 64 Durchgängen mit Blanking-Differenz (Δt: 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms) und 8 Kontrollbedingungen ohne Blanking-Differenz (Δt: 0 ms). Der bewegte Zielreiz konnte sich an zwei Positionen befinden (Pos: oben; unten) und konnte während jedes Durchganges in eine von zwei Richtungen verschoben werden (ZV: ±1°). Es gab zwei mögliche Blanking-Bedingungen: In der Einzelblanking Bedingung wurde immer nur einer der Zielreize, in der Doppelblanking-Bedingung wurden beide Zielreize ausgeblendet. In den Bedingungen mit Blanking-Differenzen ergab sich zudem eine Differenzierung in der Präsentationsreihenfolge zwischen Z1 und Z2.

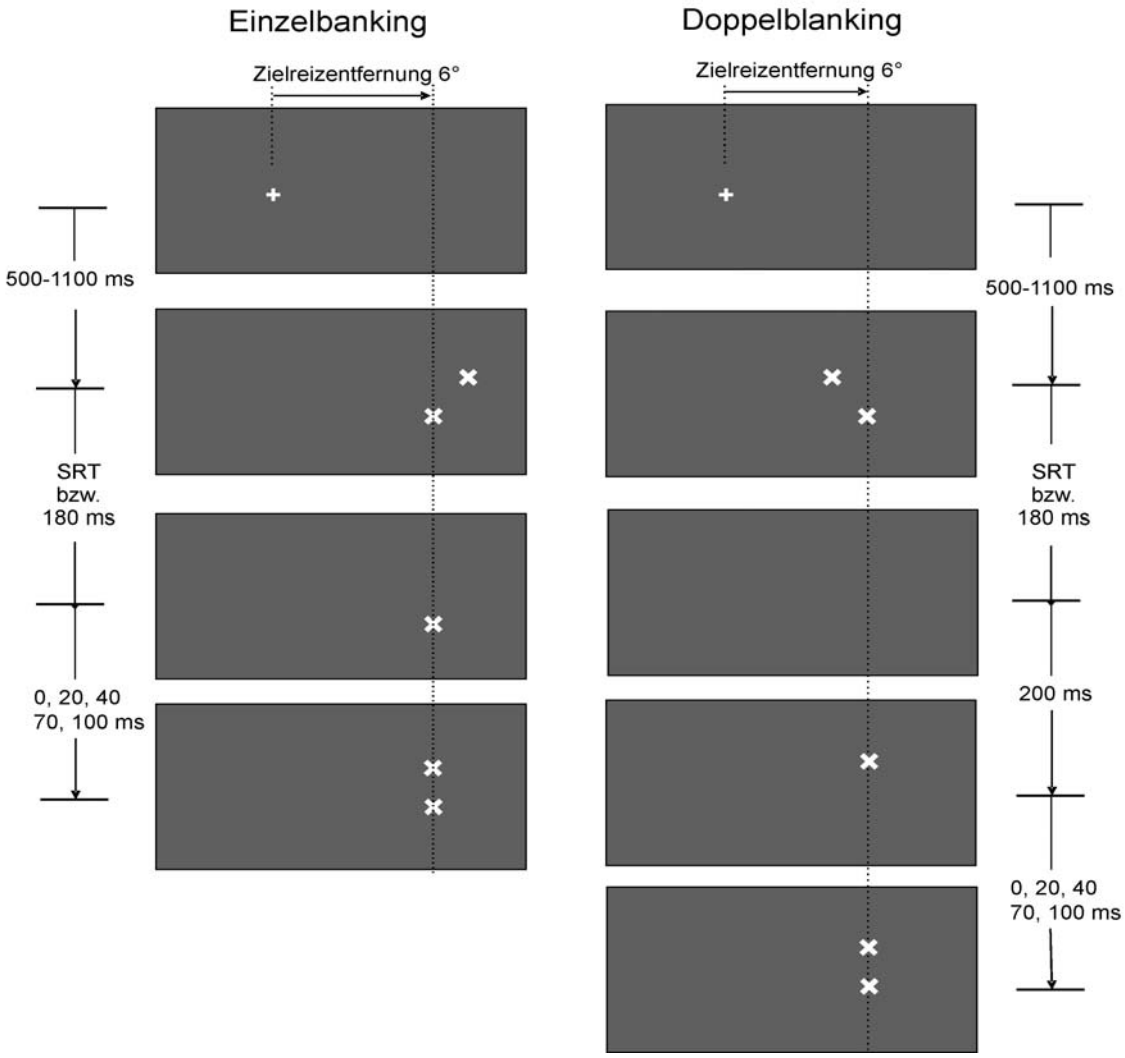


Abbildung 63: Exemplarische Darstellung der zeitlichen Abfolge in der Präsentation sowie die Anordnung der Stimuli von Experiment 9 und 10. Die peripher erschienenen Zielreize wiesen zu Beginn eines Durchganges einen horizontalen Versatz von 1° auf. Während eines Durchganges verschob sich immer einer der Zielreize so, dass sich beide Zielreize am Ende des Durchganges in 6° Entfernung zum ursprünglichen Ausgangspunkt befanden. Die zeitliche Abfolge in der Stimuluspräsentation war identisch zu den Experimenten 7 und 8. Es wurde unterschieden zwischen Einzelblanking-Bedingung, in der nur einer der Zielreize und Doppelblanking-Bedingung, in der beide Zielreize kurzzeitig ausgeblendet wurden. In der Doppelblanking-Bedingung kehrte der erste Zielreiz immer nach einem Zeitintervall von 200 ms zurück. Die Präsentation des zweiten Zielreizes folgte der des ersten Zielreizes unabhängig von der Blanking-Bedingung immer mit einer der fünf möglichen Blanking-Differenzen (Δt: 0 ms; 20ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms). In Experiment 10 blieb zudem während der gesamten Stimulusdarbietung das Fixationskreuz sichtbar.

6.4.2.1 Experiment 9 - Sakkaden

Die insgesamt 72 experimentellen Bedingungen (vgl. Kapitel 6.2.2) wurden pro Block randomisiert zweimal (einmal pro Sakkadenrichtung) dargeboten. In zwei separaten Sitzungen wurden die 1008 Durchgänge des Experimentes auf sieben Blöcke verteilt dargeboten. Es nahmen insgesamt fünf Versuchspersonen im Alter von 23-29 Jahren (4♀, 1♂) an dem Experiment teil.

6.4.2.2 Experiment 10 - Fixation

Die insgesamt 72 experimentellen Bedingungen (vgl. Kapitel 6.3.2) wurden pro Block randomisiert zweimal (einmal pro Sakkadenrichtung) dargeboten. In zwei separaten Sitzungen wurden die 1008 Durchgänge des Experimentes auf sieben Blöcke verteilt dargeboten. Es nahmen insgesamt drei Versuchspersonen im Alter von 23-28 Jahren (3♀) an dem Experiment teil.

6.4.3 Ergebnisse

6.4.3.1 Experiment 9 - Sakkaden

In dem Kontrollexperiment mit sakkadischen Augenbewegungen mussten 9,2% der Daten von der statistischen Auswertung ausgeschlossen werden. Während dieser Durchgänge führte die Versuchsperson entweder die Sakkade nicht innerhalb des festgesetzten Zeitintervalls von 150-400 ms nach Erscheinen der Zielreize aus oder der Eyetracker verlor während der Stimulusdarbietung die Pupille der Versuchsperson.

Um zu überprüfen, wodurch die Beeinflussung in der Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen eingetreten war, wurden die Ergebnisse dieses Experimentes mit denen aus Experiment 7 verglichen. Sollte die räumliche Anordnung der postsakkadischen Stimuluskonfiguration die Bewegungswahrnehmung des verzögert

präsentierten Zielreizes hervorgerufen haben, so dürfte nun aufgrund des geänderten experimentellen Designs keine Beeinflussung der Erkennungsleistung durch die postsakkadische Präsentationsreihenfolge eintreten. In Abbildung 64 sind für beide Experimente die Erkennungsleistungen für die korrekt zugeordneten Zielreiz-Verschiebungen in Abhängigkeit der zeitlichen Faktoren (Blanking-Bedingung, Blanking-Differenz und Präsentationsreihenfolge) dargestellt. In Tabelle 4 (siehe S. 222) ist eine Auflistung der durchschnittlichen Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen nicht nur in Abhängigkeit von den zeitlichen Parametern, sondern auch von den räumlichen Parametern Position des bewegten Zielreizes (Pos: oben; unten) und Richtung der Zielreiz-Verschiebung (ZV: ± 1°) zu finden.

Um statistisch zu überprüfen, ob die zeitlichen Parameter die gleichen Auswirkungen auf die Lokalisation der Zielreize hatten, wurden in diesem Experiment die Faktoren Blanking-Bedingung, Blanking-Differenz und Präsentationsreihenfolge betrachtet und mit der Einflussnahme aus Experiment 7 verglichen. Auf eine Auswertung der raumbezogenen Parameter, wie die Position des bewegten Zielreizes (Pos: oben; unten) und die Richtung der Zielreiz-Verschiebung (ZV: ±1°), wurde verzichtet, da diese durch die geänderte Stimulusanordnung nicht vergleichbar waren.

Der Einfluss der geänderten postsakkadischen Stimulusanordnung auf die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen wurde zuerst für die Kontroll-Bedingung, in welcher die beiden Zielreize ohne Blanking-Differenz (Δt: 0 ms) dargeboten wurden, betrachtet. Eine einfaktorielle ANOVA über den Faktor Blanking-Bedingung ergab, dass die Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen sich signifikant verbesserte, wenn beide Zielreize mit Sakkadenbeginn für 200 ms ausgeblendet wurden [$F(1,4)=9{,}21$; $p<0{,}05$]. Auch bei der geänderten Stimulusanordnung trat demnach durch das Blanking beider Zielreize der von Deubel et al. (1996) beschriebene Blanking-Effekt auf (vgl. Kapitel 1.10.2). Wurden beide Zielreize kontinuierlich dargeboten, so war die Sensitivität für Verschiebungen aufgrund der bestehenden Annahme, dass die Welt sich während der sakkadischen Augenbewegung nicht verändert, deutlich geringer (Null-Hypothese, vgl. Kapitel 1.10.5).

Wird die Erkennungsleistung der Kontrollbedingung mit der von Experiment 7 verglichen, so fällt auf, dass durch die geänderte Stimulusanordnung die Anzahl der korrekt zugeordneten Zielreiz-Verschiebungen sich bei kontinuierlicher Darbietung der beiden Zielreize unterscheiden. Sind die Zielreize postsakkadisch übereinander angeordnet, so ist die Erkennungsleistung (63%) verglichen zu der bei versetzter Anordnung (76%) signifikant geringer. Ein *t*-Test über die Erkennungsleistung der beiden Experimente für die Einzelblanking-Bedingung bestätigt diese Vermutung [t=3,24; df=6,18; p<0,05]. Werden beide Zielreize mit Sakkadenbeginn gleich lange ausgeblendet, so hat die räumliche Anordnung der postsakkadischen Zielreize keinen Einfluss auf die Erkennungsleistung. Ein *t*-Test über die Erkennungsleistung der beiden Experimente für die Doppelblanking-Bedingung war nichtsignifikant [t=1,44; df=6,46; p=0,20].

Ergab sich mit Sakkadenende eine Verzögerung in der Zielreizpräsentation, so ist in Abbildung 64 zu erkennen, dass in diesem, wie in Experiment 7, die Erkennungsleistung von der Präsentationsreihenfolge abhängig war. So reduzierte sich die Erkennungsleistung von Verschiebungen des zuerst präsentierten Zielreizes (Z1) sowohl zeitlich als auch betragsmäßig analog in beiden Experimenten. Gleiches gilt für Verschiebungen des verzögert erschienenen Zielreizes (Z2). Hier stieg die Erkennungsleistung mit zunehmender Dauer der Präsentationsverzögerung an.

Eine dreifaktorielle ANOVA (Blanking-Bedingung x Blanking-Differenz x Präsentationsreihenfolge) bestätigte die signifikante Beeinflussung der Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen durch den Faktor Präsentationsreihenfolge [F(1,4)=807,5; p<0,01]. Ein Vergleich der absoluten Erkennungsleistung für Verschiebungen von Z1 in diesem (43%) mit der aus Experiment 7 (42%) ergab keinen signifikanten Unterschied [t=-0,21; df=6,71; p=0,84]. Ähnliches galt für Verschiebungen von Z2. In diesem Experiment wurden Verschiebungen von Z2 durchschnittlich zu 88% in Experiment 7 zu 93% korrekt erkannt. Die Erkennungsleistungen unterschieden sich somit in den beiden Experimenten nur geringfügig. Statistisch ergab ein *t*-Test einen marginal signifikanten Unterschied [t=2,27; df=6,82; p=0,058].

Auch die weiteren Ergebnisse der dreifaktoriellen ANOVA glichen den Ergebnissen von Experiment 7. So ergab sich des Weiteren ein signifikanter

Haupteffekt für den Faktor Blanking-Bedingung [$F(1,4)=40,76$; $p<0,01$]. Wurde einer der Zielreize kontinuierlich dargeboten, so konnten verglichen zu der Doppelblanking-Bedingung weniger Zielreiz-Verschiebungen korrekt zugeordnet werden. Ein Ausblenden beider Zielreize führte auch, wenn diese mit Sakkadenende zeitversetzt zurückkehrten, zu einer Verbesserung in der Erkennungsleistung (Blanking-Effekt). Der Faktor Blanking-Differenz war in diesem Experiment nichtsignifikant, da die Erkennungsleistung von Z1 im gleichen Verhältnis reduzierte, wie die von Z2 anstieg [$F(3,12)=1,58$; $p=0,25$]. Wird der Faktor Blanking-Differenz für die beiden Blanking-Bedingungen getrennt betrachtet, so nimmt die Erkennungsleistung von Verschiebungen in der Einzelblanking-Bedingung leicht ab, während die in der Doppelblanking-Bedingung leicht ansteigt. Somit ergab sich eine signifikante Interaktion der Faktoren Blanking-Differenz x Blanking-Bedingung [$F(3,40)=3,02$; $p<0,05$].

Wie stark die Erkennungsleistung von Z1 sank bzw. die von Z2 anstieg, war zum einen von der Blanking-Differenz und zum anderen von der Blanking-Bedingung abhängig. So wurde Z1 für die Beurteilung der Bewegung von Z2 umso stärker herangezogen, je länger die Verzögerung in der Präsentation der beiden Zielreize andauerte. Die Referenz-Wirkung von Z1 stieg folglich mit zunehmender Blanking-Differenz an (Präsentationsreihenfolge x Blanking-Differenz [$F(3,40)=43,27$; $p<0,001$]). Zudem war die Referenz-Wirkung von Z1 in der Einzelblanking-Bedingung größer als in der Doppelblanking-Bedingung (Präsentationsreihenfolge x Blanking-Bedingung [$F(1,40)=17,81$; $p<0,001$]). In der Doppelblanking-Bedingung war die Erkennbarkeit von Verschiebungen des Z1 für alle Bedingungen mit Blanking-Differenz annähernd gleich. Somit fiel die Erkennbarkeit von Verschiebungen nicht mit zunehmender Blanking-Differenz wie in der Einzelblanking-Bedingung. Um die absolute Erkennungsleistung von Verschiebungen des Z1 und des Z2 angeben zu können, benötigte es somit der Angabe aller drei Faktoren. Dies bestätigte sich ebenfalls in der signifikanten Dreifach-Interaktion Präsentationsreihenfolge x Blanking-Bedingung x Blanking-Differenz [$F(3,40)=39,67$; $p<0,001$]. Damit zeigten die zeitlichen Faktoren statistisch einen ähnlichen Einfluss auf die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen, wie bereits zuvor in Experiment 7.

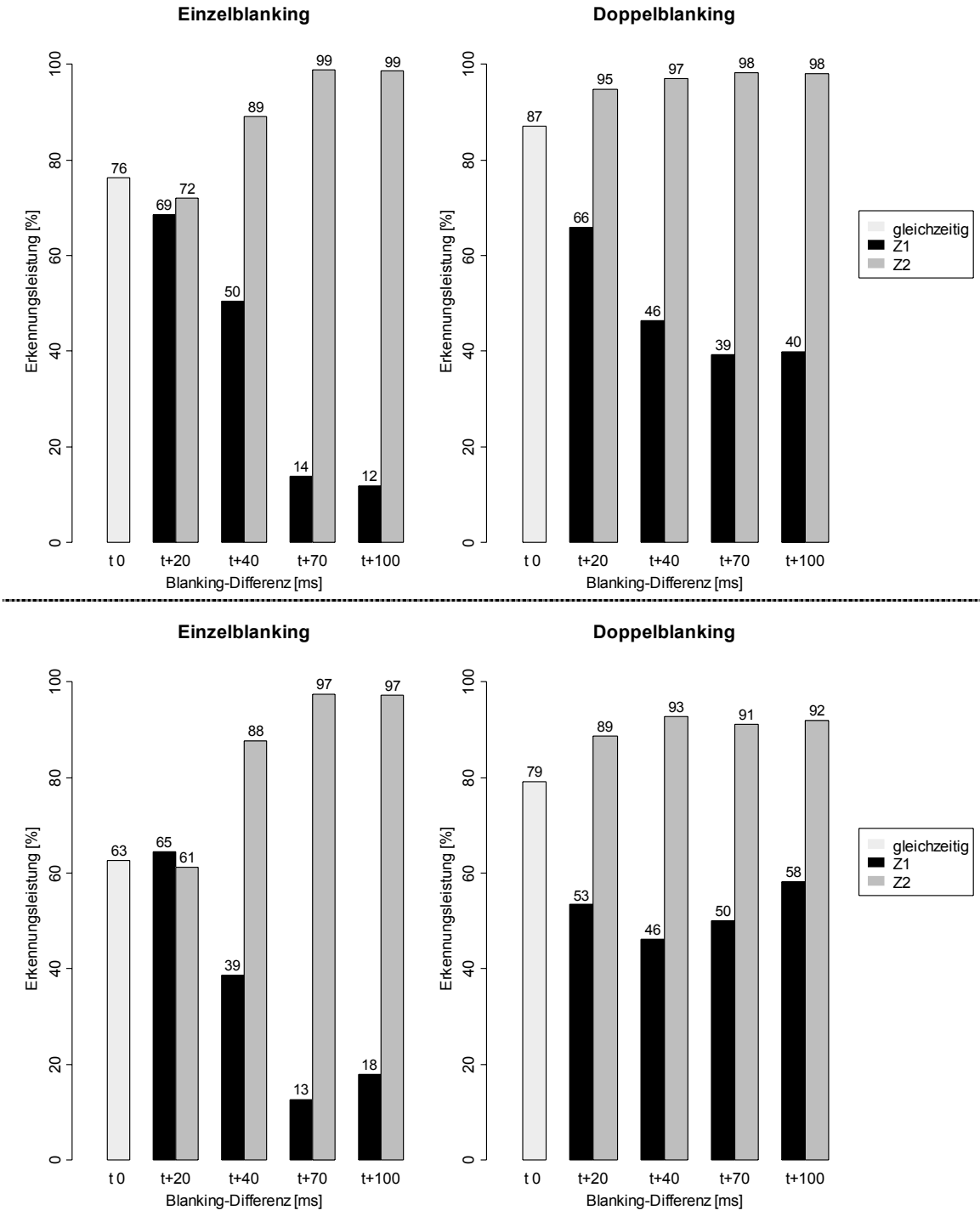


Abbildung 64: Sakkadische Bedingung - Vergleich der Ergebnisse von Experiment 7 (oben) und Experiment 9 (unten). Beide Experimente unterschieden sich durch die prä- und postsakkadische Anordnung der Zielreize. Sind die Zielreize postsakkadisch untereinander angeordnet (Experiment 9), so ist die Erkennungsleistung von transsakkadischen Zielreiz-Verschiebungen erschwert. In beiden Experimenten jedoch konnte sowohl der Blanking-Effekt bei $\Delta t=0$ ms als auch die Bildung von Referenz-Objekten bei der Präsentation mit Blanking-Differenzen nachgewiesen werden. Es gilt die Regel: „first come, first serve“.

6.4.3.1 Experiment 10 - Fixation

In dem Kontrollexperiment ohne Augenbewegungen (Fixation) mussten 4,9% der Daten von der statistischen Auswertung ausgeschlossen werden. Die Versuchsperson führte hier entweder eine Sakkade zu den peripher erscheinenden Zielreizen aus oder der Eyetracker verlor die Pupille der Versuchsperson während der Stimulusdarbietung.

In diesem Experiment sollte durch die geänderte Zielreiz-Anordnung überprüft werden, ob die Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation in der Fixationsbedingung durch eine Bewegungsintegration (apparent motion) oder durch die Bildung eines Referenz-Objektes entstanden war. Hierzu wurden die Ergebnisse dieses Experimentes mit denen aus Experiment 8 verglichen und überprüft, ob die Auswirkungen der zeitlichen Verfügbarkeit von visueller Information auf die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen in beiden Experimenten identisch war. In Abbildung 65 sind für beide Experimente die Erkennungsleistungen für die korrekt zugeordneten Zielreiz-Verschiebungen in Abhängigkeit der zeitlichen Faktoren (Blanking-Bedingung, Blanking-Differenz und Präsentationsreihenfolge) dargestellt. In Tabelle 5 (siehe S. 223) ist zudem eine Auflistung der durchschnittlichen Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen für alle getesteten Faktoren (Pos, ZV, Blanking-Bedingung, Blanking-Differenz und Präsentationsreihenfolge) zu finden.

Um statistisch zu überprüfen, ob die zeitlichen Parameter die gleichen Auswirkungen auf die Lokalisation der Zielreize hatten, wurden in diesem Experiment die Faktoren Blanking-Bedingung, Blanking-Differenz und Präsentationsreihenfolge betrachtet und mit der Einflussnahme aus Experiment 8 verglichen. Auf eine Auswertung der raumbezogenen Parameter, wie die Position des bewegten Zielreizes (Pos: oben; unten) und die Richtung der Zielreiz-Verschiebung (ZV: ±1°), wurde verzichtet, da diese durch die geänderte Stimulusanordnung nicht vergleichbar waren.

Der Einfluss der geänderten postsakkadischen Stimulusanordnung auf die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen wurde zuerst für die Kontrollbedingung betrachtet. Wurden beide Zielreize kontinuierlich präsentiert, so war

die Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen perfekt (100%). Wurden beide Zielreize für 200 ms ausgeblendet, so sank die Erkennungsleistung auf durchschnittlich 62%. Eine einfaktorielle ANOVA bestätigte den signifikanten Einfluss des Faktors Blanking-Bedingung auf die Erkennungsleistung [$F(1,2)=173,56$; $p<0,01$]. Ein Vergleich der Erkennungsleistung dieses Experimentes mit der aus Experiment 8 durch einen *t*-Test ergab, dass die Anordnung der Zielreize bei kontinuierlicher Darbietung beider Zielreize keinen Einfluss auf die Erkennung nahm [$t=-1,96$; $df=6$; $p=0.10$]. Wurden die Zielreize hingegen für eine Dauer von 200 ms ausgeblendet, so sank die Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen stärker, wenn beide Zielreize am Ende der Präsentation übereinander ausgerichtet waren im Vergleich zu einer versetzten Anordnung. So betrug in diesem Experiment die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen in der Doppelblanking-Bedingung durchschnittlich 62%, in Experiment 8 hingegen durchschnittlich 73% [$t=2,63$; $df=6,42$; $p<0.05$].

Wurde einer der Zielreize kurzzeitig ausgeblendet (Δt: 20 ms, 40 ms, 70 ms, 100 ms), so ist in Abbildung 65 zu erkennen, dass sich die Sensitivität für Verschiebungen des kontinuierlich dargebotenen Zielreizes (Z1) durch das Ausblenden deutlich reduzierte. Wie in Experiment 8 sinkt die perfekte Erkennungsleistung auf etwas über Zufallsniveau. Ähnliches gilt in der Doppelblanking-Bedingung. Ein *t*-Test gemittelt über alle Bedingungen bestätigte, dass die Erkennungsleistung für Verschiebungen von Z1 in diesem Experiment sich nichtsignifikant von der aus Experiment 8 unterscheidet [$t=0,75$; $df=6,09$; $p=0,48$]. Z1 wurde somit unabhängig von der Anordnung der Zielreize am Ende der Präsentation als Referenz zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität genutzt.

Die Erkennungsleistung von Verschiebungen des zeitlich verzögert präsentierten Zielreizes (Z2) blieb in der Einzelblanking-Bedingung unverändert (100%). In der Doppelblanking-Bedingung, in welcher die Erkennung von Verschiebungen deutlich erschwert war, diente Z1 als Referenz für die Beurteilung der Position von Z2. Hierdurch wurden Verschiebungen von Z2 häufiger erkannt. Jedoch führte die geänderte Zielreiz-Anordnung in diesem Experiment dazu, dass die Erkennungsleistung nicht im gleichen Verhältnis wie in Experiment 8 anstieg [$t=-2,34$; $df=8,03$; $p<0,05$].

Eine dreifaktorielle ANOVA (Blanking-Bedingung x Blanking-Differenz x Präsentationsreihenfolge) bestätigte die signifikante Beeinflussung der Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen durch den Faktor Präsentationsreihenfolge [$F(1,2)=49,73$; $p<0,05$]. Auch für die beiden weiteren getesteten Faktoren ergaben sich signifikante Haupteffekte. Wie in der Kontrollbedingung ohne zeitversetzte Darbietung, sank bei zeitversetzter Präsentation der Zielreize mit Blanking die Erkennungsleistung gegenüber der Bedingung, in der einer der Zielreize kontinuierlich dargeboten wurde (Blanking-Bedingung [$F(1,2)=136,01$; $p<0,01$]). Je länger die Präsentationsverzögerung andauerte, desto schlechter war im Durchschnitt die Erkennungsleistung (Blanking-Differenz $F(1,2)=6,39$; $p<0,05$]). Bei einer Betrachtung der Präsentationsverzögerung für die beiden Blanking-Bedingungen zeigte sich, dass die Erkennungsleistung in der Einzelblanking-Bedingung signifikant stärker mit zunehmender Blanking-Differenz abnahm als in der Doppelblanking-Bedingung (Blanking-Differenz x Blanking-Bedingung [$F(3,20)=4,18$; $p<0,05$]).

Auch die weiteren Ergebnisse der dreifaktoriellen ANOVA glichen den Ergebnissen von Experiment 8, jedoch waren sie aufgrund der kleinen Gruppe von Versuchspersonen (3) häufig an der Grenze zur Signifikanz. Der Einfluss der Präsentationsreihenfolge mit zunehmender Blanking-Differenz auf die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebung war auch in diesem Experiment signifikant (Blanking-Differenz x Präsentationsreihenfolge [$F(3,20)=4,73$; $p<0,05$]). Werden die beiden Blanking-Bedingungen gemittelt über alle Blanking-Differenzen verglichen, so reduzierte sich die Erkennbarkeit von Verschiebungen des Z2 in der Doppelblanking-Bedingung etwas stärker als die von Z1. Statistisch war die Interaktion der beiden Faktoren Blanking-Bedingung und Präsentationsreihenfolge jedoch nichtsignifikant [$F(1,20)=3,58$; $p=0,07$]. Obwohl wie in Experiment 8 in der Einzelblanking-Bedingung die Erkennungsleistung von Verschiebungen des Z2 konstant blieb und die in der Doppelblanking-Bedingung aufgrund der Referenz-Wirkung von Z1 gering anstieg, führte dies in diesem Experiment nicht zu einer Interaktion aller drei Faktoren (Blanking-Bedingung x Blanking-Differenz x Präsentationsreihenfolge [$F(3,20)=2,08$; $p=0,13$]). Somit entsprach die Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation durch die zeitlichen Faktoren statistisch nicht exakt der aus Experiment 8. Zurückzuführen ist dies jedoch auf die geringe Datenmenge.

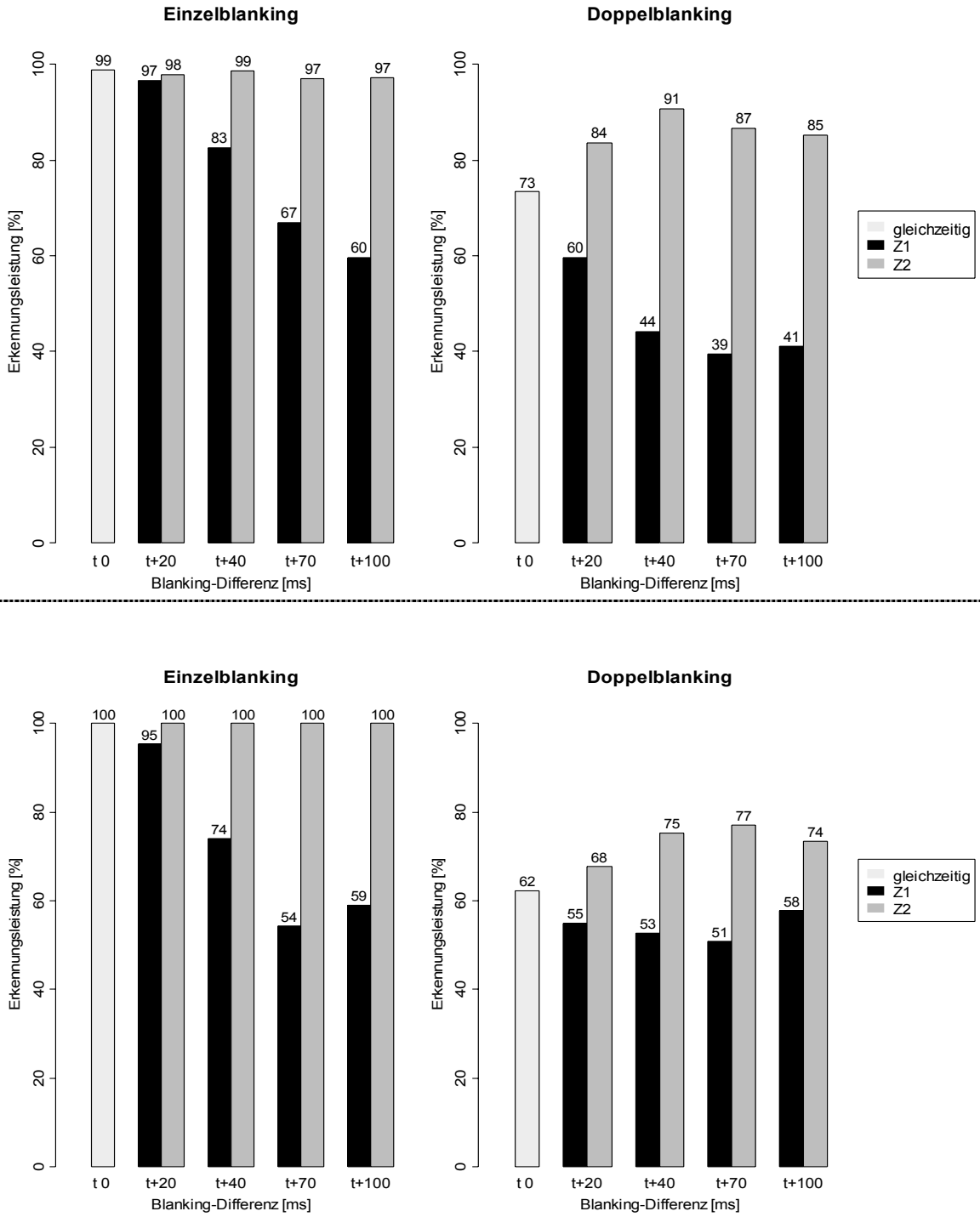


Abbildung 65: Fixationsbedingung - Vergleich der Ergebnisse von Experiment 8 (oben) und Experiment 10 (unten). Beide Experimente unterschieden sich durch die Anordnung der Zielreize. Sind die Zielreize am Ende des Durchganges untereinander angeordnet (Experiment 10), so ist die Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen generell erschwert. Ein Blanking verursachte in beiden Experimenten eine signifikante Reduzierung der Erkennungsleistung. Die Präsentation beider Zielreize mit Blanking-Differenzen führte nach der Regel „first come, first serve“ zu einer Abnahme bei der Erkennung von Verschiebungen des ersten Zielreizes (Z1) und einer Zunahme der Erkennung von Verschiebungen des zweiten Zielreizes (Z2).

6.4.4 Diskussion

Die Ergebnisse der beiden Experimente 9 und 10 konnten nachweisen, dass auch bei geänderter Zielreiz-Anordnung eine Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation eintritt, sobald die Präsentationsverzögerung mehr als 20 ms beträgt. Die in den vorangegangenen Experimenten 7 und 8 gefundene Beeinflussung ist demnach auf die Referenz-Wirkung des ersten Zielreizes zurückzuführen. Durch die zeitversetzte Darbietung wurde der Zielreiz, welcher zuerst dargeboten wurde, als Referenz für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität herangezogen. Seine Position diente als Ausgangspunkt für die Lokalisation des nachfolgenden Zielreizes. Die erwartete Position für den zurückerwarteten Zielreiz basierte vorwiegend auf der allozentrisch kodierten Zielreiz-Anordnung. Entsprach diese Position nicht der relativen Zielreiz-Anordnung in der Ausgangssituation, so musste es sich bei dem verzögert präsentierten Zielreiz (Z2) folglich um den bewegten Zielreiz handeln.

Die Ergebnisse der Kontrollexperimente belegen, dass die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität folglich nicht nur während sakkadischen Augenbewegungen auf der Annahme beruht, dass die Welt sich nicht verändert (Null-Hypothese). Die Annahme scheint vielmehr eine allgemein gültige Strategie zu sein, die immer dann gilt, wenn die visuelle Informationsaufnahme nur beschränkt erfolgen konnte oder diese gar unterbrochen wurde. Es konnte gezeigt werden, dass unabhängig von der Stimulusanordnung die postulierte Annahme des visuellen Systems „first come, first serve“ gilt.

Der Anordnung der Zielreize fällt nur eine untergeordnete Bedeutung bei der Bewegungsbeurteilung der Zielreiz-Verschiebung zu. Zwar erleichterte eine versetzte Anordnung der Zielreize am Ende eines Durchganges die Beurteilung, jedoch waren die Positionen der Zielreize nicht ausschlaggebend für die gefundene Bewegungsillusion. Die Erleichterung in der Bewegungsbeurteilung lässt vermuten, dass in den vorangegangen Experimenten mit horizontal versetzter Zielreizdarbietung eine Integration der schnell aufeinander folgenden Darbietungen zu einer kleinen Scheinbewegung geführt hatte. Diese war betragsmäßig jedoch wesentlich kleiner als die durch das Referenz-Objekt induzierte Scheinbewegung. Da beide die gleiche

Richtung aufwiesen summierten sie sich in den vorangegangenen Experimenten und erleichterten somit die Bewegungsbeurteilung.

6.5 *Experiment 11 - Abhängigkeit der Referenz-Wirkung von der Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion*

6.5.1 Fragestellung

Die Ergebnisse von Deubel und Bridgeman (eingereicht) haben gezeigt, dass transsakkadische Objektverschiebungen parallel zur Sakkadenrichtung um den Faktor 1.8 schlechter erkannt werden als gleich große Verschiebungen orthogonal zur Sakkadenrichtung. Der Sensitivitätsunterschied in Abhängigkeit von der Richtung wird mit dem sensomotorischen Rauschen einer sakkadischen Reaktion erklärt. So weisen die Sakkaden in Bezug auf die Sakkadenamplitude eine größere Ungenauigkeit auf als im Vergleich zu der Sakkadenrichtung. Niemeier et al. (2003) konnten darüber hinaus eine lineare Korrelation zwischen der Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion und der Sensitivität für Objektverschiebungen nachweisen.

Es ist zu vermuten, dass die Größe der sensomotorischen Ungenauigkeit einer Sakkade ebenfalls Folgen auf die Wirkung von Referenz-Objekten haben könnte. So sollte die Bedeutung eines Referenz-Objektes als postsakkadische Lokalisationshilfe steigen, wenn Verschiebungen parallel zur Sakkadenrichtung beurteilt werden im Vergleich zu orthogonalen Verschiebungen. Um die Annahme zu testen, wurden in diesem Experiment die Zielreize sowohl parallel als auch orthogonal zur Sakkadenrichtung verschoben. Sollte ein Referenz-Objekt bei der Beurteilung paralleler Zielreiz-Verschiebungen einen höheren Stellenwert besitzen, so könnte sich dies in folgenden Veränderungen der Zielreiz-Beurteilung auswirken:

Zum einen könnte die Entstehung von Referenz-Objekten bei zeitlich versetzter Darbietung der Zielreize zu unterschiedlichen Zeitpunkten einsetzen. So sollte die Erkennungsleistung bei parallelen Verschiebungen schon nach kürzeren, bei orthogonalen Verschiebungen erst nach länger andauernden Blanking-Differenzen durch die Präsentationsreihenfolge der Zielreize beeinflusst werden. Zum anderen könnte die Wirkungsstärke eines Referenz-Objektes mit der Bewegungsrichtung des Zielreizes (parallel; orthogonal) variieren. In diesem Fall sollten sich transsakkadische Verschiebungen eines Referenz-Objektes bei der Beurteilung paralleler Zielreiz-

Verschiebungen stärker auf die Lokalisation des zeitlich verzögert erscheinenden Zielreizes auswirken als bei der Beurteilung orthogonaler Verschiebungen.

6.5.2 Experimentelles Paradigma

Abbildung 68 liefert eine Übersicht über die möglichen Stimuluspräsentationen. Jeder Block startete mit einem Fixationskreuz (Größe: 0,2°), welches nach einem variablen Zeitintervall von 500-1100 ms durch das Erscheinen zweier Zielreize abgelöst wurde. Einer der Zielreize hatte die Form eines Kreuzes (Diagonale: 2,4°) der andere die eines Kreises (Durchmesser: 2,8°). Der Mittelpunkt zwischen beiden Zielreizen befand sich immer in diagonaler Richtung 6° entfernt vom Fixationskreuz. Der Abstand zwischen den Zielreizen betrug 1°. Mit der Detektion der Sakkade zu den Zielreizen, wurde einer der Zielreize um 1° verschoben. Die Richtung der Verschiebung war abhängig von der Sakkadenrichtung. So konnte sich bei einer Sakkade in Richtung 45° bzw. 225° einer der Zielreize orthogonal verschieben. Bei einer Sakkade in Richtung 135° bzw. 315° hingegen verschob sich einer der Zielreize parallel zur Sakkadenrichtung (siehe Abbildung 66). Am Ende jedes Durchganges befanden sich die Zielreize jedoch unabhängig von der Richtung ihrer Verschiebung immer diagonal zum Ausgangspunkt ausgerichtet (siehe Abbildung 67), so dass die Stellung der Zielreize keinen Hinweis auf den verschobenen Zielreiz lieferte.

Die Aufgabe der Versuchsperson bestand am Ende jedes Durchganges darin, den bewegten Zielreiz mittels Tastendruck zu benennen („Kreis“ oder „Kreuz“). Danach verschwanden beide Zielreize und ein neues Fixationskreuz erschien in der Mitte der zuvor präsentierten Zielreiz-Anordnung.

Wie in den Experimenten zuvor wurde die zeitliche Darbietung der Zielreize mit Sakkadenbeginn variiert. So gab es eine Einzelblanking-Bedingung, in der nur einer der Zielreize mit Sakkadenbeginn kurzzeitig ausgeblendet wurde und eine Doppelblanking-Bedingung, in der beide Zielreize mindestens für 200 ms verschwanden. Es konnte sowohl der Kreis als auch das Kreuz der zuerst präsentierte Stimulus nach der Sakkade sein. Der zweite Stimulus folgte der Präsentation des ersten Zielreizes immer mit einer Präsentationsverzögerung. Es gab vier mögliche Blanking-Differenzen (Δt: 20 ms;

40 ms; 70 ms; 100 ms) und eine Kontrollbedingung, in der die Blanking-Differenzen (Δt) 0 ms betrug.

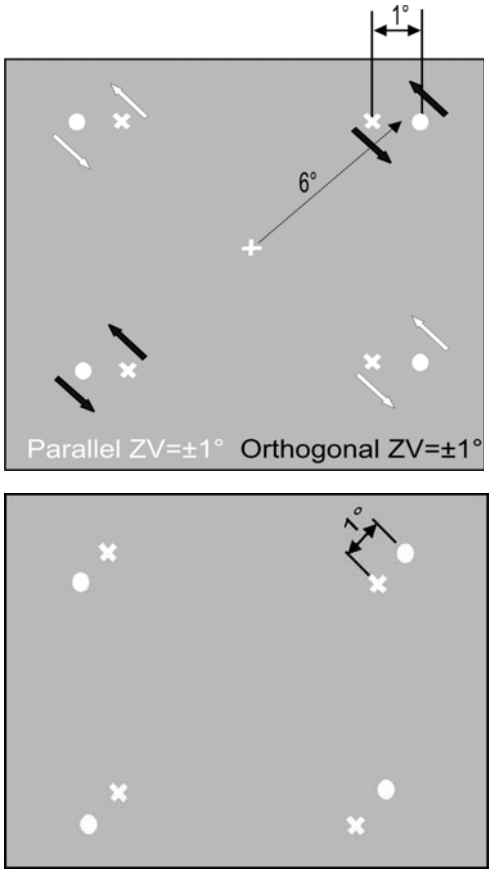


Abbildung 66: Darstellung der möglichen Zielreiz-Anordnungen sowie der möglichen Richtungen der Zielreiz-Verschiebungen. Pro Durchgang erschienen zwei Zielreize (Kreis und Kreuz). Ihr Abstand zueinander betrug 1°. Es gab vier mögliche Positionen relativ zum Fixationskreuz an denen sie erscheinen konnten. Der Mittelpunkt der Zielreiz-Anordnung befand sich immer in diagonaler Richtung 6° entfernt vom Fixationskreuz. Während der Sakkade verschob sich einer der Zielreize (entweder Kreis oder Kreuz) um 1°. Die Zielreiz-Verschiebung erfolgte bei Sakkaden in 45° und 225° in orthogonaler Richtung zur Sakkade. Bei Sakkaden in 135° und 315° fand eine parallele Verschiebung zur Sakkadenrichtung statt.

Abbildung 67: Darstellung der möglichen postsakkadischen Anordnungen der Zielreize. Nach der Zielreiz-Verschiebung befanden sich die Zielreize unabhängig von Richtung der Verschiebung immer diagonal zum Ausgangspunkt ausgerichtet. Ihr Abstand zueinander betrug wie zu Beginn 1°. Nach dem Drücken der Antworttaste verschwanden beide Zielreize und ein neuer Durchgang begann. Das neue Fixationskreuz erschien in der Mitte der zuletzt dargebotenen Zielreiz-Anordnung.

Das Experiment bestand aus insgesamt 72 experimentellen Bedingungen. 8 der experimentellen Bedingungen waren Kontrollbedingungen, hier gab es keine Blanking-Differenz (Δt: 0 ms) zwischen den Zielreizen. Die restlichen 64 Bedingungen wiesen hingegen eine Blanking-Differenz (Δt:20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms) auf. Der bewegte Zielreiz konnte die Form eines Kreises oder eines Kreuzes besitzen (Zielreiz-Form: Kreis; Kreuz). Die Zielreiz-Verschiebung konnte in zwei möglichen Richtungen zur Sakkadenrichtung erfolgen (ZV: parallel; orthogonal). In den Bedingungen mit Blanking-Differenz konnte des Weiteren in der Präsentationsreihenfolge der Zielreize (Z1; Z2) unterschieden werden.

Die 72 experimentellen Bedingungen wurden pro Block randomisiert zweimal (je einmal pro Sakkadenrichtung) dargeboten. Das Experiment bestand insgesamt aus

1008 Durchgängen, die in sieben Blöcken mit je 144 Durchgängen präsentiert wurden. Es nahmen sieben Versuchspersonen (7♀) im Alter von 22-25 Jahren an dem Experiment teil.

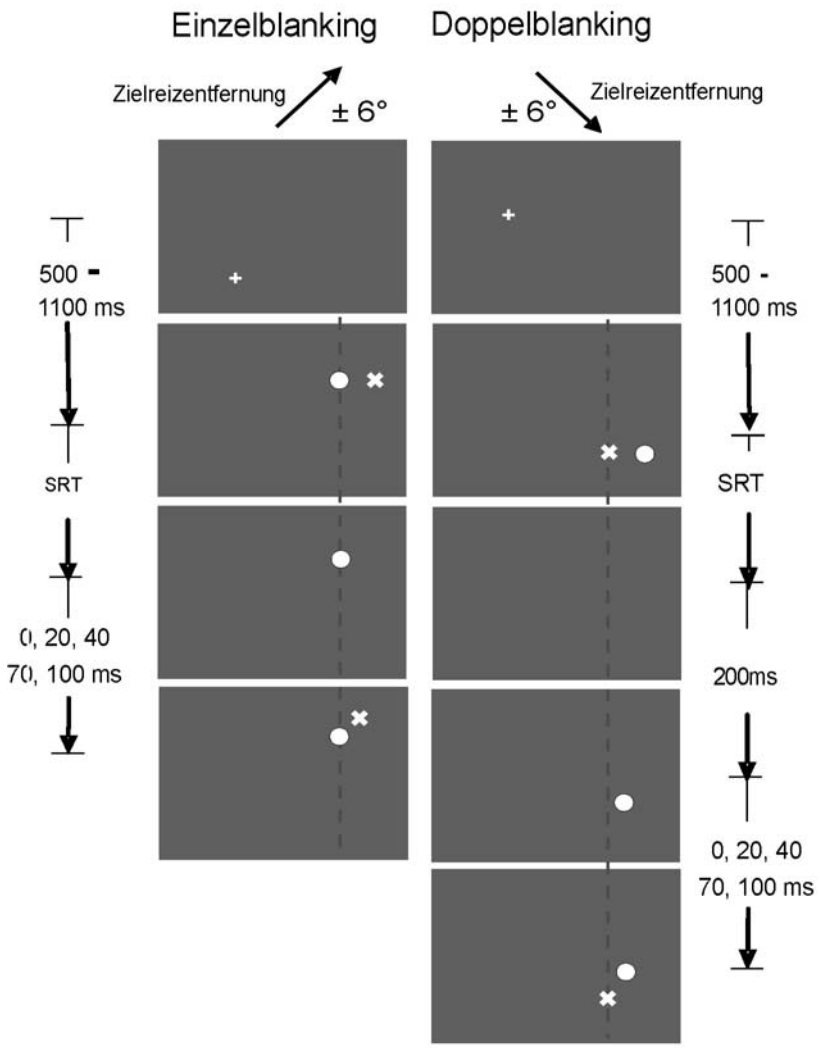


Abbildung 68: Übersicht über den zeitlichen Verlauf der Stimulusdarbietung. In der Einzelblanking-Bedingung wurde stets einer der Zielreize kontinuierlich dargeboten, der andere verschwand für unterschiedlich lang andauernde Zeitintervalle (Blanking-Differenz Δt: 0 ms; 20 ms; 40 ms, 70 ms; 100 ms). In der Doppelblanking-Bedingung wurden beide Zielreize aufgeblendet. Einer der Zielreize kehrte immer nach 200 ms zurück, der andere folgte nach den bereits genannten Blanking-Differenzen. Während der sakkadischen Augenbewegung wurde einer der Zielreiz um 1° verschoben, hierbei konnte es sich sowohl um den zuerst präsentierten als auch um den zweiten Zielreiz handeln.

6.5.3 Ergebnisse

Es mussten 8,9% der Daten von der statistischen Analyse ausgeschlossen werden. Zum einen weil in diesen Durchgängen der Eyetracker die Pupille der Versuchsperson verloren hatte und zum anderen weil die von der Versuchsperson ausgeführte Sakkade nicht im festgesetzten Zeitintervall von 150-400 ms nach Erscheinen der Zielreize erfolgt war.

Um zu überprüfen, ob zur Lokalisation einem Referenz-Objekt bei Verschiebungen parallel zur Sakkadenrichtung eine höhere Bedeutung beigemessen wird als bei Verschiebungen orthogonal zur Sakkadenrichtung, wurden die korrekt zugeordneten Verschiebungen der Zielreize in Abhängigkeit von der Richtung der Verschiebung und den zeitlichen Präsentationsparametern betrachtet. In Abbildung 69 ist ein Vergleich der beiden Verschiebungsrichtungen (ZV: parallel; orthogonal) für die beiden Blanking-Bedingungen (Einzelblanking/Doppelblanking) in Abhängigkeit von der Präsentationsreihenfolge (Z1; Z2) und der Blanking-Differenz (Δt: 0ms, 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms) dargestellt. Zudem ist in Tabelle 6 (siehe S. 224) eine Auflistung der durchschnittlichen Erkennungsleistung in Abhängigkeit von allen getesteten Faktoren (Zielreiz-Form, ZV, Blanking-Bedingung, Blanking-Differenz, Präsentationsreihenfolge) zu finden.

Die Betrachtung der korrekt zugeordneten Zielreiz-Verschiebungen begann mit der Auswertung der Kontrollbedingungen. In diesen wurden die Zielreize entweder beide kontinuierlich oder beide mit einer gleich langen Blanking-Dauer von 200 ms dargeboten. Die hier gefundene Erkennungsleistung spiegelt die jeweilige Sensitivität des visuellen Systems für parallele bzw. orthogonale Verschiebungen zur Sakkadenrichtung wider und bildet somit die Basis für die im Anschluss folgende Auswertung. In den Kontrollbedingungen wurde des Weiteren untersucht, ob die Form des Zielreizes einen Einfluss auf die Zielreiz-Beurteilung hatte.

Die statistische Auswertung der Kontrollbedingungen ohne Blanking-Differenz (Δt: 0 ms) erfolgte mit einer dreifaktorielle ANOVA, welche die Abhängigkeit der korrekt zugeordneten Zielreiz-Verschiebungen von den Faktoren Form des Zielreizes,

Richtung der Zielreiz-Verschiebung und Blanking-Bedingung untersuchte. Es zeigte sich, dass die Form (Kreis; Kreuz) des Zielreizes keinen signifikanten Einfluss auf die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen hatte [$F(1,6)=0,16$; $p=0,71$]. Verschiebungen eines Kreuzes konnten genauso gut erkannt werden, wie die eines Kreises. Des Weiteren ergab sich ein signifikanter Haupteffekt für die Richtung der Zielreiz-Verschiebung [$F(1,6)=21,0$; $p<0,01$]. Zielreiz-Verschiebungen wurden demnach besser erkannt, wenn sich der Zielreiz orthogonal (80%) anstelle von parallel (73%) zur Sakkadenrichtung verschob. Sowohl bei orthogonaler als auch bei paralleler Verschiebung des Zielreizes trat eine Verbesserung in der Erkennung auf, wenn beide Zielreize gleich lange ausgeblendet wurden im Vergleich zu der Einzelblanking-Bedingung, in der beide Zielreize kontinuierlich dargeboten wurden. Der eingetretene Blanking-Effekt (vgl. Kapitel 1.10.2) bestätigt sich auch statistisch durch einen signifikanten Haupteffekt des Faktors Blanking-Bedingung [$F(1,6)=6,07$; $p<0,05$]. Wie in Abbildung 69 zu erkennen ist, war der Blanking-Effekt für parallele Verschiebungen größer als für orthogonale. Unterschieden sich die Erkennungsleistungen in der Einzelblanking-Bedingung für parallele und orthogonale noch signifikant [$t=3,92$; $df=6$; $p<0,001$], so waren diese nach einem Blanking annähernd identisch [$t=0,35$; $df=6$; $p=0,74$]. In der ANOVA bestätigt sich dieses jedoch nicht. Die Interaktion beider Faktoren Blanking-Bedingung x ZV war nichtsignifikant [$F(1,24)=1,99$; $p=0,17$]. Der Blanking-Effekt trat des Weiteren unabhängig von der Zielreiz-Form auf. Die Verbesserungen in der Erkennungsleistung für Verschiebungen des Kreises und des Kreuzes waren somit identisch (Zielreiz-Form x Blanking-Bedingung [$F(1,24)=1,33$; $p=0,26$]). Auch gab es keine Interaktion zwischen der Richtung der Zielreiz-Verschiebung und der Form des Zielreizes [$F(1,24)=4,03$; $p=0,06$] oder allen drei Faktoren (Zielreiz-Form x Blanking-Bedingung x ZV [$F(1,24)=0,20$; $p=0,66$]).

Die Auswertung der experimentellen Bedingungen mit Blanking-Differenz erfolgte ohne Berücksichtigung des Faktors Zielreiz-Form. Wie bereits in den Kontrollbedingungen gezeigt, beeinflusste die Form des Zielreizes die Erkennungsleistung von Verschiebungen nichtsignifikant. In den experimentellen Bedingungen mit Blanking-Differenz stand die Auswertung der korrekt zugeordneten Zielreiz-Verschiebungen in Abhängigkeit von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung

und dem zeitlichen Erscheinen der Zielreize nach der Sakkade im Vordergrund. Sollten Referenz-Objekte zur Orientierung nach den Sakkaden früher bzw. stärker bei parallelen Objektverschiebungen herangezogen werden, so wurde erwartet, dass die Erkennungsleistung für Zielreiz-Verschiebungen stärker von der Präsentationsreihenfolge und der Dauer der Präsentationsverzögerung abhängig ist. In einer statistischen Auswertung müssten sich demnach Interaktionen der Faktoren Präsentationsreihenfolge bzw. Blanking-Differenz mit dem Faktor ZV ergeben.

Die statistische Auswertung der Erkennungsleistung erfolgte mit einer vierfaktoriellen ANOVA (ZV x Präsentationsreihenfolge x Blanking-Differenz x Blanking-Bedingung). Bei einer Betrachtung der Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen zeigte sich, dass unabhängig von dem zeitlichen Erscheinen der Zielreize orthogonale Zielreiz-Verschiebungen besser erkannt wurden als parallele [$F(1,6)=11,04$; $p<0,05$]. Werden die Zielreize zeitversetzt dargeboten, so sinkt die Erkennungsleistung für Verschiebungen des zuerst präsentierten Zielreizes (Z1) und die für den zweiten präsentierten Zielreiz (Z2) steigt an. Die ANOVA ergab für den Faktor Präsentationsreihenfolge einen signifikanten Haupteffekt [$F(1,6)=82,90$; $p<0,001$]. Die Beeinflussung der Erkennungsleistung durch die Präsentationsreihenfolge galt unabhängig von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung, weshalb die Interaktion der Faktoren ZV x Präsentationsreihenfolge nichtsignifikant war [$F(1,150)=0,02$; $p=0,90$]. Der zuerst präsentierte Zielreiz diente immer als Referenz für die Lokalisation des ihm folgenden Zielreizes. Auch die Referenz-Wirkung von Z1 setzte sowohl für orthogonale als auch für parallele Verschiebungen zum gleichen Zeitpunkt ein (ZV x Blanking-Differenz [$F(3,150)=1,57$; $p=0,20$]). Bis auf eine Interaktion waren auch alle weiteren Interaktionen mit dem Faktor ZV (parallel; orthogonal) nichtsignifikant. Dies bestätigt die Vermutung, dass die Entstehung und Stärke von Referenz-Objekten unabhängig von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung ist.

ZV x Blanking-Differenz x Präsentationsreihenfolge [$F(3,150)=0,36$; $p=0,79$],
ZV x Blanking-Bedingung x Präsentationsreihenfolge [$F(1,150)=0,01$; $p=0,92$],
ZV x Blanking-Bedingung x Blanking-Differenz [$F(3,150)=0,31$; $p=0,82$].

Die signifikante Interaktion trat mit dem Faktor Blanking-Bedingung auf. Bei einer Betrachtung der Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen in Abhängigkeit von den beiden Blanking-Bedingungen zeigte sich, dass orthogonale

Verschiebungen nur dann besser erkannt werden, wenn einer der Zielreize kontinuierlich dargeboten wurde (Einzelblanking-Bedingung). Wurden beide Zielreize ausgeblendet, so konnten beide Verschiebungsrichtungen gleich gut erkannt werden. Wie bereits in den Kontrollbedingungen beschrieben, trat auch in den Bedingungen mit Blanking-Differenz durch das Blanking beider Zielreize eine geringe Verbesserung in der Erkennung von orthogonalen und eine große Verbesserung in der Erkennung von parallelen Zielreiz-Verschiebungen auf (Blanking-Bedingung x ZV [$F(1,150)=4,41$; $p<0,05$]). Durch die geringe Verbesserung in der Erkennung von orthogonalen Zielreiz-Verschiebungen war ein Blanking beider Zielreize gemittelt über alle Bedingungen gerade nichtsignifikant [$F(1,6)=5,69$; $p=0,05$]. Somit konnte in diesem Experiment erstmalig kein eindeutiger Blanking-Effekt bei zeitversetzter Darbietung nachgewiesen werden.

Ansonsten bestätigte die ANOVA die bereits schon in Experimente 7 und 9 beschriebenen Auswirkungen der zeitlichen Verfügbarkeit visueller Information auf die postsakkadische Lokalisation. Ohne eine Unterteilung der Präsentationsreihenfolge in Z1 und Z2 nahm die Erkennung gemittelt über alle Faktoren mit zunehmender Blanking-Differenz leicht ab, weshalb der Faktor Blanking-Differenz einen signifikanten Haupteffekt aufwies [$F(3,6)=8,13$; $p<0,01$]. Die Reduzierung der Erkennbarkeit mit zunehmender Blanking-Differenz trat sowohl in der Einzel- als auch in der Doppelblanking-Bedingung auf. Dies bestätigt auch die nichtsignifikante Interaktion der beiden Faktoren Blanking-Differenz x Blanking-Bedingung [$F(3,150)=1,94$; $p=0,13$].

Bei einer Betrachtung der Auswirkungen zeitlicher Verfügbarkeit von visueller Information auf die Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen mit einer Unterteilung der Präsentationsreihenfolge ist erkennbar, dass die Sensitivität für Verschiebungen von Z1 durch ein Blanking beider Zielreize deutlich gegenüber der kontinuierlichen Darbietung in der Einzelblanking-Bedingung anstieg (50% auf 68%). Die Sensitivität für Verschiebungen von Z2 hingegen konnte sich nicht im gleichen Verhältnis erhöhen. Sie stieg von durchschnittlich 86% in der Einzelblanking-Bedingung auf durchschnittlich 89% in der Doppelblanking-Bedingung an. Dies bestätigt auch die signifikante Interaktion der Faktoren Blanking-Bedingung x Präsentationsreihenfolge [$F(1,150)=30,17$; $p<0,001$]. Je länger die Präsentationsverzögerung zwischen Z1 und Z2

andauerte, desto stärker reduzierte sich die Erkennungsleistung von Verschiebungen des Z1. Ungefähr im gleichen Verhältnis stieg mit zunehmender Dauer der Präsentationsverzögerung die von Z2 an. Folglich war auch die Interaktion der Faktoren Blanking-Differenz x Präsentationsreihenfolge signifikant [$F(3,150)=25,77$; $p<0,001$].

Wie stark das visuelle System sich zur postsakkadischen Lokalisation an Z1 orientiert ist, wie in den Experimenten zuvor, abhängig von allen drei zeitlichen Faktoren. Nur durch die Angabe der Präsentationsreihenfolge, der Blanking-Differenz und der Blanking-Bedingung kann die Erkennungsleistung von Verschiebungen bestimmt werden [$F(3,150)=18,67$; $p<0,001$]. Die Richtung der Zielreiz-Verschiebung zeigte auch in einer Vierfach-Interaktion keine Beeinflussung auf die Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen (ZV x Blanking-Differenz x Präsentationsreihenfolge x Blanking-Bedingung [$F(3,150)=0,39$; $p=0,76$]).

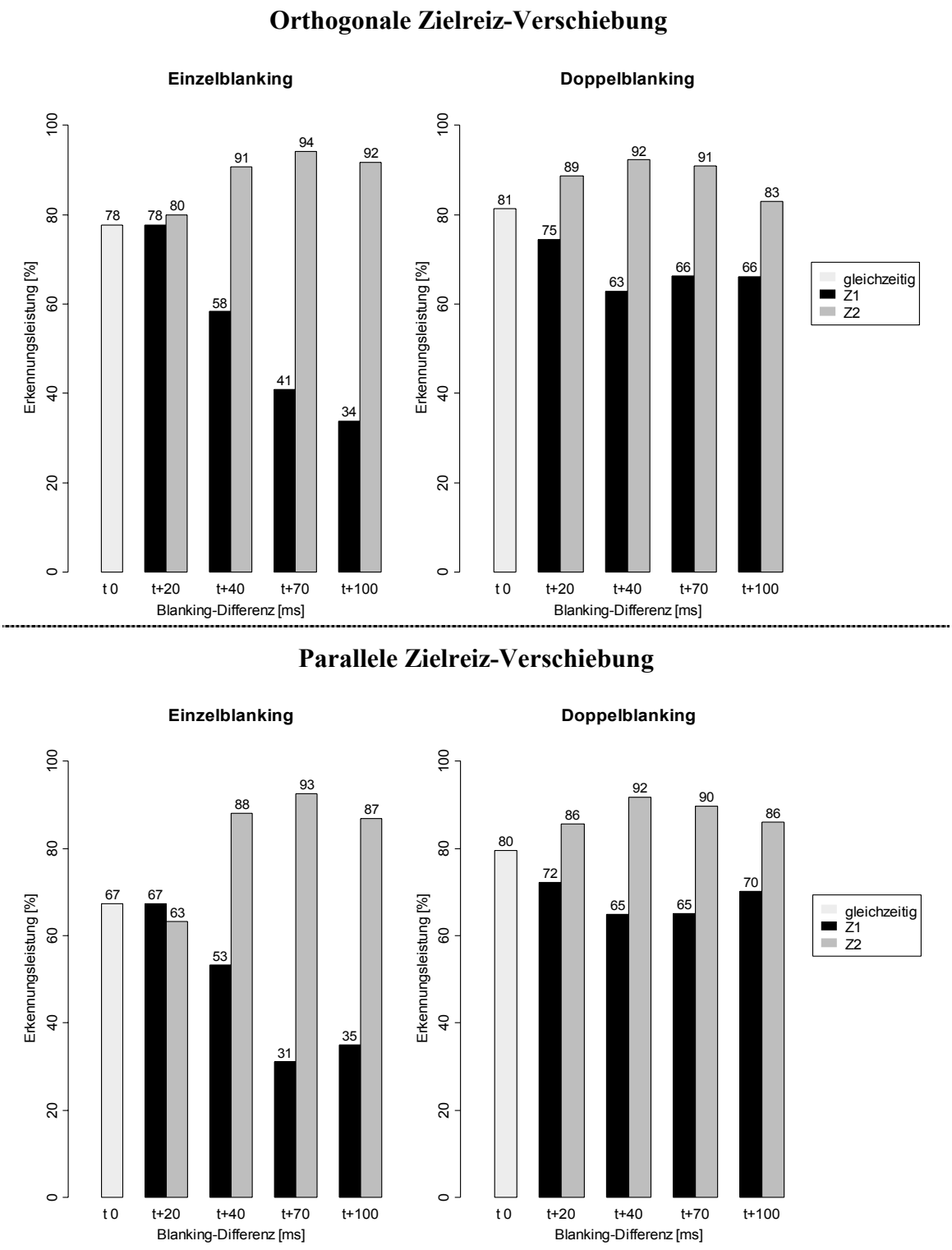


Abbildung 69: Vergleich der Erkennungsleistung von orthogonalen (oben) und parallelen (unten) Zielreiz-Verschiebungen in Abhängigkeit von dem zeitlichen Erscheinen der Zielreize. In der Einzelblanking-Bedingung ist die Erkennungsleistung paralleler ZV signifikant schlechter als die für orthogonale ZV. Durch ein Blanking beider Zielreize wird diese Diskrepanz aufgehoben. Bei zeitlich versetzter Darbietung der Zielreize wird zur postsakkadischen Lokalisation der zuerst präsentierte Zielreiz als Referenz herangezogen. Die Referenz-Wirkung ist unabhängig von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung und setzt nach der gleichen Dauer der Präsentationsverzögerung ein.

6.5.4 Diskussion

Bei der Betrachtung der Erkennungsleistung in Abhängigkeit von der Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion konnte die von Niemeier et al. (2003) und Deubel (2004) beschriebene Korrelation beider Faktoren nur teilweise repliziert werden. So zeigten die Ergebnisse in der Einzelblanking-Bedingung eine höhere Erkennungsleistung für orthogonale als für parallele Zielreiz-Verschiebungen. Dieser Sensitivitätsunterschied konnte sowohl in den Kontrollbedingungen als auch in den experimentellen Bedingungen mit zeitverzögerter Darbietung der Zielreize nachgewiesen werden. Wurden die Zielreize jedoch beide mit Sakkadenbeginn ausgeblendet, so verschwand der Sensitivitätsunterschied in Abhängigkeit von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung. In der Doppelblanking-Bedingung konnten parallele und orthogonale Verschiebungen gleich gut erkannt werden. In diesem Experiment konnte somit gezeigt werden, dass die Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion nur dann berücksichtigt wird, wenn mindestens einer der Zielreize mit Sakkadenende vorgefunden wird. Das Blanking beider Zielreize scheint daher einen Abruf der egozentrisch kodierten Objektpositionen und des extra-retinalen Signals dahingehend zu ermöglichen, dass die Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion vernachlässigt werden konnte.

Die Ergebnisse des Experimentes belegten des Weiteren, das die Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion weder einen Einfluss auf die Entstehung noch auf den Stellenwert eines Referenz-Objektes für die postsakkadische Lokalisation hat. So entstanden Referenz-Objekte zur Beurteilung von Zielreiz-Verschiebungen unabhängig von der Richtung der Verschiebung nach der gleichen Blanking-Differenz. Bereits eine Präsentationsverzögerung von 20 ms nach dem Sakkadenende genügt, damit der zuerst präsentierte Zielreiz (Z1) als Referenz-Objekt zur Lokalisation des zweiten präsentierten Zielreizes (Z2) herangezogen wird. Unabhängig von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung gilt: „first come, first serve“. Die gefundene Blanking-Differenz zur Entstehung von Referenz-Objekten ist konsistent mit der Blanking-Differenz die bereits in Experiment 7 und Experiment 9 gefunden wurde.

Je länger die Präsentationsverzögerung zwischen der Zielreiz-Darbietung andauerte, desto stärker orientierte sich das visuelle System zur Beurteilung von Z2 an

der Position von Z1. Dies galt sowohl für die Beurteilung von parallelen als auch für die von orthogonalen Verschiebungen. Beweis hierfür ist der äquivalente Verlauf der Erkennungsleistung sowohl für den zuerst präsentierten als auch dem ihm folgenden Zielreiz in Abhängigkeit von der Dauer der Präsentationsverzögerung. Wie in den vorherigen Experimenten mit zeitversetzter Darbietung der Objekte, diente Z1 als Referenz-Objekt für die Lokalisation von Z2. Die Beurteilung der Zielreiz-Verschiebung erfolgte vorwiegend über die allozentrisch kodierte Zielreiz-Anordnung. Da die Änderung der allozentrischen Zielreiz-Anordnung unabhängig von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung immer 1° betrug, induzierte eine Verschiebung von Z1 immer eine gleich große Scheinbewegung in orthogonaler bzw. in paralleler Richtung von Z2. Es zeigte sich, dass allein die zeitliche Differenz zwischen dem Erscheinen der Objekte die Bedeutung eines Referenz-Objektes und damit die Stärke der Beeinflussung der postsakkadischen Lokalisation bestimmte. Eine Korrelation zwischen der Referenz-Wirkung und der Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion konnte in diesem Experiment nicht nachgewiesen werden.

Zusammenfassend kann aus den Ergebnissen geschlossen werden, dass die Ungenauigkeit der sakkadischen Augenbewegung nur dann auf die Sensitivität von Verschiebungen Einfluss nimmt, wenn unmittelbar mit Sakkadenende visuelle Information vorgefunden wird. Aufgrund der ungenaueren sensomotorischen Reaktion erhält ein Referenz-Objekt jedoch keinen höheren Stellenwert. Werden die Stimuli zeitversetzt dargeboten, so bevorzugt das visuelle System die allozentrisch kodierte Objektanordnung zur Orientierung nach den Sakkaden. Die allozentrische Anordnung der Zielreize gewinnt darüber hinaus mit zunehmender Präsentationsverzögerung für die Lokalisation eines verzögert erscheinenden Objektes an Bedeutung. So reduzierte sich in der Einzelblanking-Bedingung mit zunehmender Präsentationsverzögerung der Unterschied in der Erkennungsleistung von parallelen und orthogonalen Zielreiz-Verschiebungen.

7 Allgemeine Diskussion

Seit vielen Jahren beschäftigt sich die Wissenschaft mit der Frage, wie es dem visuellen System möglich ist, die wahrgenommene Raumkonstanz während der Ausführung sakkadischer Augenbewegungen aufrechtzuerhalten. Aus Befunden bisheriger Studien kann geschlossen werden, dass die visuelle Information der vorangegangenen Fixation nicht vernachlässigt, sondern zumindest teilweise über die Sakkade hinweg aufrechterhalten und bei der postsakkadischen Verarbeitung genutzt wird. So konnte eine schnellere Verarbeitung der visuellen Information, beispielsweise an den Latenzzeiten von den Sakkaden (Khayat et al., 2004) oder beim Benennen von Wörtern (Pollatsek & Rayner, 2001) immer dann nachgewiesen werden, wenn die visuelle Information prä- und postsakkadisch zueinander konsistent war (vgl. Kapitel 1.10.1). Die Hypothese von McConkie und Rayner (1976), dass die gespeicherte Information als eine Art vollständige Repräsentation ähnlich einer Photographie der vorangegangenen Fixation vorläge, konnte jedoch in mehreren Studien nicht belegt werden (Irwin et al., 1983; Bridgeman & Mayer, 1983). Stattdessen vermuten einige Autoren (Irwin, 1991, 1992; Deubel et al., 1996), dass die im transsakkadischen Gedächtnis über die vorangegangene Fixation aufrechterhaltene Repräsentation als undetailliert, abstrakt, limitiert und aufmerksamkeitsbasiert beschrieben werden kann. Hierfür spricht auch die geringe Sensitivität für transsakkadische Veränderungen, die in vielen Studien nachgewiesen wurde (Currie et al., 2000; Deubel et al., 2002; Henderson & Hollingworth, 2002).

Die Speicherung der Positionen sowie der Anordnungen des Sakkadenzieles und der in der Nähe gelegenen Objekte erfolgt sowohl über allozentrisch (betrachter-unabhängig) als auch über egozentrisch (betrachter-bezogen) kodierte Koordinaten. Zur postsakkadischen Orientierung stehen dem visuellen System somit zwei mögliche Gedächtnisrepräsentationen zur Verfügungen.

Findet das visuelle System mit Sakkadenende die von ihm erwartete Information vor, so verlässt es sich bei der postsakkadischen Orientierung vorwiegend auf einen Vergleich der vorhandenen mit der gespeicherten allozentrischen Objektanordnung. Ergeben sich hierbei keine Änderungen, so wird die Welt als stabil wahrgenommen

(Null-Hypothese, vgl. Kapitel 1.10.5; Deubel et al., 1996). Die allozentrisch kodierte Gedächtnisrepräsentation wird auch dann herangezogen, wenn die Position eines zeitlich verzögert erscheinenden Objektes bestimmt werden soll. Deubel et al. (1998; Deubel 2004) konnten durch die Lokalisation eines mit Sakkadenbeginn kurzzeitig ausgeblendeten Zielreizes nachweisen, dass dieser immer gemäß der relativen präsakkadischen Anordnung zu einem mit Sakkadenende vorgefunden Objekten zurückerwartetet wurde. Diente ein transsakkadisch verschobenes, aber mit Sakkadenende vorgefundenes Objekt als Referenz für die Lokalisation des Zielreizes, so induzierte dieses eine Scheinbewegung des Zielreizes. Je stärker die Referenz-Wirkung eines Objektes ist, desto mehr entspricht die Größe der transsakkadischen Verschiebung der Größe der induzierten Scheinbewegung des zeitlich verzögert wiederkehrenden Objektes (Referenz-Objekte, vgl. Kapitel 1.10.3).

Findet das visuelle System hingegen am Ende der Sakkade keine Information vor, weil diese beispielsweise kurzzeitig ausgeblendet oder großflächig verdeckt wurde, so konnte eine Sensitivitätssteigerung für transsakkadische Veränderungen nachgewiesen werden (Blanking-Paradigma, vgl. Kapitel 1.10.2; Deubel et al., 1996). Unter besonderen Bedingungen bricht demzufolge die (Null-)Hypothese zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität nach den Sakkaden zusammen und ein Abruf der absoluten räumlichen Position von Objekten über egozentrisch kodierte und extra-retinale Information ist möglich.

Gemäß der in Kapitel 2 aufgeführten Zielsetzung sollte in dieser Arbeit die Rolle von visuellen Referenzen für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität gezielt untersucht werden. Die vorliegende Arbeit teilte sich hierbei in die drei folgenden Themenkomplexe auf:

- Im ersten Teil (Experimente 1-3) sollte die zur Lokalisation abrufbare sensorische Information genauer charakterisiert werden. Durch Variieren der postsakkadisch zur Verfügung stehenden Stimuli sollte überprüft werden, welche Auswirkungen ein immer größer werdender Widerspruch der gespeicherten und der vorgefundenen Objektpositionen auf die zur Lokalisation eines Zielreizes abgerufene sensorische Information hat.

- In einer zweiten Untersuchungsserie (Experimente 4-5) stand eine genauere Beschreibung der über die Sakkade hinweg gespeicherten Information im Vordergrund. Aus den eintretenden Veränderungen in der Objektlokalisation bei einer konstant vorgefundenen postsakkadischen Stimuluskonfiguration sollten Rückschlüsse auf die Bedeutung der präsakkadischen Information getroffen werden.
- Die Experimente im dritten Teil der Arbeit (Experimente 6-11) analysierten die Auswirkungen von zeitlicher Verfügbarkeit visueller Information auf den Erhalt der visuellen Stabilität. Hierbei lag ein Untersuchungsschwerpunkt in der Entstehung von Referenz-Objekten und des zeitlichen Verlaufs, in welchem diese die postsakkadische Lokalisation beeinflussen. Zudem wurden auch erstmalig unter Fixationsbedingungen die Auswirkungen eines kurzzeitigen Ausblendens von Objekten auf die Lokalisation betrachtet.

7.1 *Toleranzbereich des visuellen Systems für das Wiederfinden präsakkadisch dargebotener Objekte*

Mit Sakkadenende sucht das visuelle System nach Übereinstimmungen zwischen der präsakkadisch gespeicherten und der postsakkadisch vorgefundenen Information. Findet das visuelle System hierbei die erwarteten Objekte innerhalb eines Toleranzbereiches ohne Änderung der allozentrischen Objektanordnung vor, so wird die Welt als stabil wahrgenommen (Null-Hypothese, Deubel et al., 1996). Dies bestätigen auch die Befunde der Experimente 1-5. Obwohl in diesen Experimenten Objekte transsakkadisch um bis zu 1,6° bei einer Sakkade von 6° (dies entspricht einem Betrag von 26,7% der Sakkadenamplitude) verschoben wurden, nahmen die Versuchspersonen diese Änderung selten bewusst wahr. Dieser verhältnismäßig hohe Betrag liegt wahrscheinlich in der geringen Anzahl der dargebotenen geometrischen Elemente begründet. So konnte das visuelle System nicht an zusätzlichen Referenzpunkten orientieren. Die gefundene Größe des Toleranzbereiches ist konsistent mit den Ergebnissen früherer Studien, welche die Sensitivität von Objektverschiebungen gleichfalls an einfachen geometrischen Stimuli untersuchten (Bridgeman et al., 1975).

7.2 *Interaktion allozentrisch und egozentrisch kodierter Objektpositionen bei der postsakkadischen Lokalisation*

Bisher konnte gezeigt werden, dass zur Lokalisation eines zeitlich verzögert erscheinenden Zielreizes die Position eines mit Sakkadenende vorgefundenen Objektes als Referenz dienen kann (Deubel, 2004, vgl. Kapitel 1.10.3). Je näher das vorgefundene Objekt präsakkadisch zum Zielreiz lag, desto stärker ruft das visuelle System zur postsakkadischen Lokalisation des Zielreizes die allozentrisch kodierte Gedächtnisrepräsentation ab und desto wahrscheinlicher wird der Zielreiz in der gleichen relativen Objektanordnung zurückerwartet. Daraus konnte gefolgert werden, dass die zur postsakkadischen Lokalisation abgerufene sensorische Information von dem metrischen Abstand der präsakkadisch präsentierten Objekte abhängig ist.

In Experiment 1 wurde überprüft, ob auch das Maß an Übereinstimmung von prä- und postsakkadischen Objektpositionen einen Einfluss auf die zur Lokalisation eines Zielreizes abgerufene sensorische Information nehmen kann. Durch unterschiedlich große transsakkadische Distraktor-Verschiebungen wurde die postsakkadisch zur Verfügung stehende Information dahingehend variiert, dass ein immer größer werdender Widerspruch zwischen den allozentrisch und den egozentrisch kodierten Objektpositionen entstand. An der zurückerwarteten Zielreiz-Position zeigte sich, dass die zur Bestimmung der Position abgerufene sensorische Information stets identisch war. Der Zielreiz wurde unabhängig von der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung immer gemäß der präsakkadischen Anordnung im gleichen Abstand zur Position des postsakkadischen Distraktors zurückerwartet. Erstmalig konnte gezeigt werden, dass die Referenz-Wirkung eines präsakkadisch im gleichen Abstand zum Zielreiz dargebotenen Distraktors unabhängig von der Größe dessen transsakkadischer Verschiebung konstant bleibt. Infolgedessen induzierte der als Referenz dienende Distraktor eine Scheinbewegung des Zielreizes, deren Größe sich linear zur Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung verhielt (vgl. Abbildung 30). In Experiment 1 betrug die Größe der induzierten Scheinbewegung immer um die 80% der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung. Es ist anzunehmen, dass diese lineare Korrelation solange bestehen bleibt, bis die (Null-)Hypothese zur

Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität aufgrund der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung außer Kraft gesetzt wird. Innerhalb dieser Toleranzgrenze beeinflusst eine größer werdende Diskrepanz zwischen der egozentrisch kodierten und der postsakkadisch vorgefundenen Distraktor-Position nicht die zur Lokalisation des Zielreizes abgerufene sensorische Information.

Um die Qualität der Übereinstimmung von prä- und postsakkadisch präsentierten Objekten weiter zu reduzieren, wurde in dem folgenden Experiment (2) eine eindeutige Zuordnung der dargebotenen Objekte verhindert. Hierzu wurden postsakkadisch anstelle eines verschobenen Distraktors nun zwei Distraktoren (mit identischen Objektmerkmalen) innerhalb des abgesuchten Bereiches (±1,6° um die präsakkadische Distraktor-Position) dargeboten. Wie die Lokalisation des zeitlich verzögerten Zielreizes ergab, konnte dessen zurückerwartete Position trotz der unklaren Zuordenbarkeit des prä- und postsakkadisch präsentierten Distraktors nicht, wie beispielsweise im Blanking-Paradigma, über die egozentrisch kodierte Gedächtnisrepräsentation bestimmt werden. Das visuelle System konnte auch nicht denjenigen Distraktor zur postsakkadischen Lokalisation heranziehen, dessen Position näher zu der präsakkadisch präsentierten Zielreiz-Position lag. Es zeigte sich vielmehr, dass das visuelle System zwei gleichzeitig mit Sakkadenende vorgefundene Objekte (mit kongruenten Objektmerkmalen) annähernd gleichwertig zur postsakkadischen Lokalisation heranzieht, indem es zur Orientierung den Schwerpunkt der Stimuluskonfiguration nutzte (vgl. Abbildung 36). Hierbei konnte der zweite irrelevante Distraktor sogar in einer Entfernung von 1,6° (26,7% der Sakkadenamplitude) zum ursprünglichen Distraktor auftauchen.

Auch Deubel et al. (1998) konnten zeigen, dass ein Distraktor nicht präsakkadisch vorhanden sein muss, damit dieser die postsakkadische Lokalisation beeinflusst. So reichte ein kurzzeitiges Präsentieren eines Distraktors innerhalb des Blanking-Intervalls eines Zielreizes aus, um dessen zurückerwartete Position zu verändern (vgl. Abbildung 19).

Die Lokalisation anhand des Schwerpunktes der Stimuluskonfiguration wurde im Rahmen dieser Arbeit als **Schwerpunkt-Effekt** bezeichnet. In den Ergebnissen der Experimente 2-5 zeigte sich, dass zur postsakkadischen Orientierung die Position des Schwerpunktes vom visuellen System herangezogen wurde, so als ob sich ein real

vorhandenes Referenz-Objekt an dieser Stelle befunden hätte. Infolgedessen induziert auch der Schwerpunkt der Stimuluskonfiguration eine Scheinbewegung des Zielreizes, wenn die Position des Schwerpunktes nicht mit der Position des präsakkadischen Distraktors übereinstimmt. Durchschnittlich betrug die Größe der induzierten Scheinbewegung 75% der Distanz zwischen dem präsakkadisch präsentierten Distraktor und dem Schwerpunkt der postsakkadischen Distraktorkonfiguration.

Eine Schwerpunktbildung beim Verarbeiten gleichzeitig dargebotener visueller Information konnte bereits bei der Generierung von Sakkaden nachgewiesen werden. Spontan ausgeführte Sakkaden zu Zielreizen, bei deren Erscheinen gleichzeitig ein irrelevantes Objekt auftauchte, landeten aufgrund des „Schwerpunkteffektes“, oder auch „Global effect“ genannt, zwischen den beiden Objekten (Findlay, 1982; Deubel, 1996). Hierbei bestimmten visuelle Eigenschaften der dargebotenen Stimuli maßgeblich den Landepunkt der Sakkade (vgl. Kapitel 1.2).

Auch die Berechnung des Schwerpunktes einer Distraktorkonfiguration erfolgt unter Berücksichtigung von stimulusspezifischen Eigenschaften. So konnte zwar keine Beeinflussung aufgrund sensorischer Stimuluseigenschaften, wie beispielsweise durch die Größe der Distraktoren, nachgewiesen werden, stattdessen scheinen aber andere positionsunabhängige Merkmale für eine systematische Verlagerung der Position des Schwerpunktes verantwortlich gewesen zu sein. Es ist daher ist zu vermuten, dass kognitive Prozesse bei der Gewichtung der Distraktoren eine Rolle gespielt haben. In Experiment 3 beispielsweise trat eine Verlagerung der Position des Schwerpunktes aufgrund einer höheren Analogie in der Größe zwischen dem präsakkadischen und einem der postsakkadisch präsentierten Distraktoren auf (vgl. Abbildung 41).

7.3 *Bedeutung der präsakkadischen Information bei der postsakkadischen Lokalisation*

Inwieweit die präsakkadische Information Einfluss auf die postsakkadische Lokalisation nehmen kann, untersuchte bereits Deubel (2004) anhand von Bewegungsbeurteilungen eines Zielreizes. Er präsentierte präsakkadisch einen Distraktor und einen Zielreiz in verschiedenen horizontalen Anordnungen. Die Position des Zielreizes blieb während des gesamten Durchganges konstant, jedoch wurde der Zielreiz für kurze Zeit mit Sakkadenbeginn ausgeblendet und der kontinuierlich dargebotene Distraktor verschoben. Obwohl sich der Zielreiz nie bewegte, entstanden bei einer identischen postsakkadischen Anordnung von Distraktor und Zielreiz unterschiedliche Bewegungswahrnehmungen des Zielreizes. Der wahrgenommene Bewegungseindruck ergab sich durch die Änderung der relativen Anordnung zwischen den prä- und postsakkadisch präsentierten Objekten.

In der vorliegenden Arbeit wurde der Abruf präsakkadischer Objektanordnungen detaillierter untersucht. Hierzu wurde überprüft, ob sich die zurückerwartete Zielreiz-Position bei gleichen postsakkadischen Anordnungen eines Doppel-Distraktors vom Schwerpunkt der Distraktorkonfiguration verlagern konnte. In Experiment 3 wurde gezeigt, dass sich die Position des zurückerwarteten Zielreizes in Richtung desjenigen Distraktors der Distraktorkonfiguration verschieben konnte, dessen Größe eine höhere Analogie zu dem präsakkadisch dargebotenen Distraktor aufwies. Jede Verlagerung der zurückerwarteten Zielreiz-Position liefert daher Anhaltspunkte auf die im transsakkadischen Gedächtnis gespeicherte Information. Zudem erbringt die Größe der Verlagerung Hinweise auf die Bedeutung der präsakkadischen Information für die Orientierung nach den Sakkaden.

In Experiment 4 wurde präsakkadisch die horizontale Anordnung von Distraktor und Zielreiz variiert. In der postsakkadischen Zielreiz-Lokalisation zeigte sich, dass die Information über die horizontale Anordnung der präsakkadisch präsentierten Objekte auch dann abgerufen wird, wenn die postsakkadisch vorgefundene Information nicht eindeutig der präsakkadischen zugeordnet werden kann. Es konnte bei konstanter postsakkadischer Anordnung eines Doppel-Distraktors gezeigt werden, dass der Zielreiz

an unterschiedlichen Positionen zurückerwartet wurde. Die Verlagerung der zurückerwarteten Zielreiz-Position war darauf zurückzuführen, dass die Position des präsakkadisch präsentierten Distraktors mit der Position des Schwerpunktes gleichgesetzt und der Zielreiz gemäß der vorherigen horizontalen Objektanordnung zurückerwartet wurde (vgl. Abbildung 43). Die Ergebnisse des Experimentes 4 verifizieren, dass sich das visuelle System am Schwerpunkt einer Distraktorkonfiguration orientiert, so als würde sich ein real vorhandenes Referenz-Objekt an dieser Stelle befinden. Der Versatz der zurückerwarteten Zielreiz-Position vom Schwerpunkt der Distraktorkonfiguration entsprach über 60% des präsakkadischen Abstandes von Distraktor und Zielreiz (vgl. Abbildung 47). Diese Ergebnisse bestätigen somit den Befund von Deubel (2004), dass Information über die horizontale Anordnung der präsakkadisch dargebotenen Objekte bei der postsakkadischen Lokalisation abgerufen wird. Darüber hinaus spricht die Größe der verlagerten Zielreiz-Position dafür, dass dieser Information eine hohe Bedeutung bei der postsakkadischen Orientierung zukommt.

In Experiment 5 wurde präsakkadisch die vertikale Anordnung von Distraktor und Zielreiz variiert und postsakkadisch ein Doppel-Distraktor präsentiert, der sich aus je einem Distraktor ober- und unterhalb des Meridians mit einem horizontalen Versatz von 1,6° zusammensetzte. Anhand der postsakkadischen Zielreiz-Lokalisation konnte gezeigt werden, dass sich das visuelle System ohne Berücksichtigung des vertikalen Versatzes der postsakkadischen Distraktoren am Schwerpunkt der Distraktorkonfiguration orientiert (vgl. Abbildung 52). Das visuelle System konnte nicht (bzw. nur begrenzt) denjenigen Distraktor der Distraktorkonfiguration zur postsakkadischen Orientierung bevorzugen, der die gleiche vertikale Anordnung des präsakkadisch präsentierten Distraktors zum Zielreiz aufwies.

Die Ergebnisse der Experimente 4 und 5 sprechen deshalb dafür, dass dem visuellen System nur bedingt Information bezüglich der allozentrischen Objektanordnung zur postsakkadischen Lokalisation zur Verfügung steht. Diese scheint schwerpunktmäßig auf die Objektanordnungen kollinear zur Sakkadenrichtung ausgerichtet zu sein. Eine mögliche Erklärung hierfür könnte in der Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion sakkadischer Augenbewegungen begründet liegen. Sakkaden weisen in Bezug auf ihre Amplitude eine wesentlich größere sensomotorische

Ungenauigkeit auf als bezüglich ihrer Richtung (vgl. Kapitel 1.2). Eine stärkere Gewichtung der Objektanordnungen kollinear zur Sakkadenrichtung spricht dafür, dass die im transsakkadischen Gedächtnis gespeicherte Information insbesondere darauf ausgerichtet ist, den Landepunkt der Sakkade in Sakkadenrichtung exakt bestimmen zu können. Wird dieses Ergebnis unter dem Gesichtspunkt betrachtet, dass die im transsakkadischen Gedächtnis aufrechterhaltene Repräsentation höchstwahrscheinlich in ihrer Kapazität begrenzt ist (vgl. Kapitel 1.10.4), so deutet der Befund, dass präsakkadische Objektanordnungen parallel, aber nur bedingt orthogonal zur Sakkadenrichtung gespeichert werden, auf eine optimale Nutzung der kapazitätslimitierten transsakkadischen Gedächtnisrepräsentation hin.

Im Vergleich zu dem von Deubel (2004) verwendeten Paradigma bietet die Verlagerung der zurückerwarteten Zielreiz-Position bei einem Doppel-Distraktor die Möglichkeit, die zur Lokalisation verfügbare Information detaillierter zu beschreiben. Je nach Größe der Verlagerung kann beurteilt werden, wie exakt diese Information über die Sakkade hinweg aufrechterhalten wurde. Darüber hinaus kann anhand des Schwerpunkt-Effektes nicht nur der Abruf räumlicher Parameter nachgewiesen werden. Die Ergebnisse von Experiment 3 und 5 beispielsweise konnten zeigen, dass die Größe des präsakkadisch präsentierten Distraktors stärker bei der postsakkadischen Lokalisation berücksichtigt wird als dessen vertikale Anordnung. Es ist daher vorstellbar, in weiteren Studien mithilfe des Schwerpunkt-Effektes den Abruf von charakteristischen Objektmerkmalen, wie beispielsweise Form oder Farbe, bei der postsakkadischen Lokalisation zu analysieren. In zukünftigen Untersuchungen könnten zudem die Auswirkungen von physikalischen Reizattributen, wie beispielsweise Helligkeit oder Kontrast, auf die Orientierung nach den Sakkaden weiter nachgegangen werden.

7.4 *Auswirkungen von zeitlicher Verfügbarkeit visueller Information auf die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität*

Bereits Bridgeman et al. (1975) konnten zeigen, dass die Sensitivität für Verschiebungen sehr gering ist, wenn das transsakkadisch verschobene Objekt bei Sakkadenende (kontinuierlich) dargeboten wird. Ist hingegen mit Sakkadenende keine visuelle Information vorhanden, weil das Objekt beispielsweise mit Sakkadenbeginn ausgeblendet und erst nach dem Ende der Sakkade versetzt wieder eingeblendet wird, so steigt die Sensitivität für transsakkadische Verschiebungen signifikant an (Blanking-Paradigma, vgl. Kapitel 1.10.2). Die mit Sakkadenende vorgefundene Information spielt somit für das Erkennen von transsakkadischen Verschiebungen und für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität eine bedeutende Rolle. Es wird vermutet, dass ein Abruf der egozentrisch kodierten Objektpositionen und des extra-retinalen Signals zur postsakkadischen Lokalisation nur dann möglich ist, wenn unmittelbar am Ende der sakkadischen Augenbewegung keine visuelle Information vorhanden ist. Diese Vermutung stützen auch die Befunde der Experimente 1-5, denn sie zeigen, dass auch bei einem großen Widerspruch der prä- und postsakkadischen Information kein Abruf der egozentrisch kodierten Objektpositionen zur Lokalisation erfolgte, da mit Sakkadenende visuelle Information innerhalb des Toleranzbereiches vorgefunden wurde.

Die Ergebnisse von Experiment 6 konnten zudem belegen, dass die Fähigkeit des visuellen Systems, nach einem Blanking die egozentrisch kodierten Objektpositionen für die postsakkadische Lokalisation abzurufen, verloren geht, wenn die Darbietung von Stimuli nach dem Blanking zeitversetzt erfolgt. Anhand der postsakkadischen Lokalisation eines Zielreizes, welcher immer 100 ms nach dem postsakkadischen Erscheinen des Distraktors präsentiert wurde, konnte gezeigt werden, dass die Referenz-Wirkung des Distraktors unabhängig von der Blanking-Dauer ist, die dieser mit Sakkadenbeginn ausgeblendet wird. Das heißt, unabhängig von dessen Erscheinen nach dem Sakkadenende wird die Position des Distraktors immer gleichermaßen als Referenz zur Lokalisation des zeitlich verzögert erscheinenden

Zielreizes herangezogen. Ein nach dem Ende der Sakkade versetzt erschienener Distraktor induzierte daher eine Scheinbewegung des Zielreizes, deren Größe äquivalent zu der eines kontinuierlich dargebotenen Distraktors war (vgl. Abbildung 57). Zur Bestimmung der zurückerwarteten Zielreiz-Position wurde folglich immer die gleiche sensorische Information abgerufen. Eine Sensitivitätssteigerung für transsakkadische Verschiebungen, wie Deubel et al. (1996) sie beschrieben hatten, konnte bei zeitverzögerter Darbietung von Distraktor und Zielreiz nicht nachgewiesen werden.

Dieser Befund konnte in Experiment 7 (zeitversetzte Darbietung zweier Zielreize nach der Sakkade) dahingehend repliziert werden, dass auch bei der Bewegungsbeurteilung zweier Zielreize immer derjenige als Referenz-Objekt zur postsakkadischen Orientierung diente, der nach der Sakkade zuerst präsentiert wurde. In der postsakkadischen Darbietung der Objekte reichte eine Präsentationsverzögerung von etwa 10 ms aus, um die postsakkadische Lokalisation der Zielreize zu verändern (vgl. Abbildung 59). Es zeigte sich, dass die Erkennungsleistung von transsakkadischen Verschiebungen des zuerst präsentierten Zielreizes mit zunehmender Präsentationsverzögerung signifikant abnahm, während die des zweiten präsentierten Zielreizes anstieg. Dies galt sowohl wenn einer der Zielreize als auch wenn beide Zielreize unterschiedlich lange mit Sakkadenbeginn ausgeblendet wurden. Obwohl in Experiment 7 eine Sensitivitätssteigerung für Zielreiz-Verschiebungen nachgewiesen werden konnte, wenn beide Zielreize nach dem Blanking gleichzeitig zurückkehrten (Blanking-Effekt), war bei zeitversetzter Darbietung nach dem Blanking die Präsentationsreihenfolge wieder entscheidend für die Erkennung von Zielreiz-Verschiebungen. In dieser Arbeit wurde daher postuliert, dass das visuelle System bei schnell aufeinander folgender Präsentation von Objekten zur postsakkadischen Lokalisation von der Regel **„first come, first serve“** ausgeht. Nach dieser Regel nimmt das visuelle System an, dass es sich bei dem zuerst vorgefundenen Stimulus immer um denjenigen handelt, der mit einer höheren Wahrscheinlichkeit unverändert bzw. stabil geblieben ist. Deshalb wird jede sich ergebende Änderung in der allozentrischen Zielreiz-Anordnung dem zeitlich verzögert präsentierten Zielreiz zugeschrieben.

Wie bedeutend die Präsentationsreihenfolge für die Lokalisation von Objekten ist, wurde auch in Experiment 8 (zeitversetzte Darbietung zweier Zielreize) unter Fixationsbedingungen gezeigt. Wie bei der postsakkadischen Lokalisation diente auch

in der Fixationsbedingung die Position des zuerst präsentierten Zielreizes dem visuellen System als Referenz zur Beurteilung eines zeitlich verzögert erschienenen Objektes. Es konnte sogar gezeigt werden, dass die perfekte Bewegungserkennung eines kontinuierlich dargebotenen Reizes dadurch beeinträchtigt wird, dass ein unbewegter Reiz aus- und wieder eingeblendet wurde. So führte das kurze Ausblenden eines Zielreizes für 100 ms dazu, dass eine Verschiebung eines kontinuierlich dargebotenen Zielreizes um 1° (in 6° Entfernung zum Fixationskreuz) nicht mehr erkannt werden konnte (vgl. Abbildung 61). Stattdessen induzierte eine Verschiebung des zuerst präsentierten Zielreizes eine Scheinbewegung des zweiten Zielreizes. Referenz-Objekte entstehen somit nicht nur bei der Lokalisation zeitlich verzögert dargebotener Objekte nach den Sakkaden, sondern sind ebenfalls Bestandteil einer Strategie des visuellen Systems zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität unter Fixationsbedingungen. Referenz-Objekt wird dasjenige Objekt, welches zuerst gefunden wird. Hierbei reicht eine Präsentationsverzögerung von 20 ms aus. Bei schnell aufeinander folgender Information bedient sich das visuelle System somit immer der Regel „first come, first serve“ zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität. Die maximale Referenz-Wirkung eines des zuerst vorgefundenen Objektes wurde bei einer Präsentationsverzögerung von 40 ms erreicht.

7.5 *Sensomotorische Ungenauigkeit und deren Auswirkung auf die Bedeutung visuellerer Referenzen*

Wie gut transsakkadische Verschiebungen erkannt werden können, ist unter anderem abhängig von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung. Deubel und Bridgeman (eingereicht) fanden in ihrer Studie eine um den Faktor 1.8 höhere Sensitivität für transsakkadische Verschiebungen orthogonal zur Sakkadenrichtung im Vergleich zu Verschiebungen parallel zur Sakkadenrichtung (vgl. Abbildung 7). Niemeier et al. postulierten zudem, dass eine lineare Korrelation zwischen der Ungenauigkeit der sensomotorischen Reaktion und der Sensitivität für Objektverschiebungen besteht (vgl. Kapitel 1.2).

Es wurde daher vermutet, dass ein Referenz-Objekt als Lokalisationshilfe an Bedeutung gewinnen könnte, wenn transsakkadische Verschiebungen parallel anstelle von orthogonal zur Sakkadenrichtung beurteilt werden sollen. Experiment 11 untersuchte die Stärke der Beeinflussung durch ein Referenz-Objekt anhand der Lokalisation zweier Objekte in Abhängigkeit von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung (parallel/orthogonal). Hierbei konnte nachgewiesen werden, dass die Ungenauigkeit der sakkadischen Augenbewegungen weder auf die zeitliche Entstehung noch auf die Wirkungsstärke von Referenz-Objekten einen Einfluss hat. Wie in den Experimenten 7-10 setzte die Beeinflussung der Zielreiz-Lokalisation aufgrund der Präsentationsreihenfolge sowohl bei parallelen als auch bei orthogonalen Zielreiz-Verschiebungen ab einer Präsentationsverzögerung von 20 ms ein. Zudem war die Stärke der Beeinflussung in der Erkennung von parallelen und orthogonalen Zielreiz-Verschiebungen identisch. Somit gilt unabhängig von der Richtung der Zielreiz-Verschiebung die Regel: „first come, first serve“. Welchen Stellenwert ein Referenz-Objekt bei der postsakkadischen Lokalisation erhält, ist somit unabhängig von dem sensomotorischen Rauschen einer sakkadischen Reaktion. Vielmehr entscheidet die Dauer der Präsentationsverzögerung inwieweit die Beurteilung über die allozentrisch kodierte Objektanordnung erfolgt.

Die Ergebnisse des Experimentes 11 replizieren darüber hinaus die Befunde von Niemeier et al. (2003) und Deubel und Bridgeman (eingereicht). So war die Sensitivität

für transsakkadische Verschiebungen in orthogonaler Richtung signifikant höher als für Verschiebungen parallel zur Sakkadenrichtung. Dies galt jedoch nur, wenn mit dem Sakkadenende einer der Zielreize bereits vorhanden war. Werden beide Zielreize mit Sakkadenbeginn ausgeblendet, so dass mit Sakkadenende keine visuelle Information vorgefunden wird, so ergab sich keine Korrelation zwischen der Erkennungsleistung und der sensomotorischen Ungenauigkeit. Das visuelle System scheint demnach die Ungenauigkeit der sakkadischen Augenbewegungen nur dann bei der postsakkadischen Orientierung zu berücksichtigen, wenn unmittelbar mit Sakkadenende Information vorgefunden wird.

7.6 *Veränderung der postsakkadischen Lokalisation aufgrund zeitlicher Verfügbarkeit von visueller Information*

Werden unmittelbar vor und während der sakkadischen Augenbewegung zwei Objekte in schnell aufeinander folgender Sequenz (Präsentationsverzögerung <76 ms) dargeboten, so konnten Morrone, Ross und Burr (eingereicht) zeigen, dass die Präsentationsreihenfolge in umgekehrter Abfolge wahrgenommen wurde (vgl. Kapitel 1.8). So beurteilten die Versuchspersonen den zeitlich verzögert dargebotenen Stimulus als den zuerst präsentierten. Diese Umkehrung in der Zeitwahrnehmung führten Morrone, Ross und Burr auf einen Reorganisationsprozess zurück, der schon unmittelbar vor einer Sakkade beginnt und neben der Raumrepräsentation auch das Zeitgefüge beeinträchtigt (vgl. Kapitel 1.6).

Inwieweit der Faktor Zeit die Lokalisation von Objekten auch nach den Sakkaden beeinflusst, zeigen die Ergebnisse von Experiment 6 (Einfluss der Blanking-Dauer auf die Referenz-Wirkung). Hier konnte durch die Zielreiz-Lokalisation nachgewiesen werden, dass bei einem kurz andauernden Blanking der Stimuli (100 ms) die Zielreizentfernung durchschnittlich überschätzt wird. So lag die zurückerwartete Zielreiz-Position nicht an ihrer ursprünglichen Position, sondern in Sakkadenrichtung versetzt davon. Diese Fehllokalisation nahm mit zunehmender Blanking-Dauer der Stimuli signifikant ab. Je länger das Blanking andauerte, desto stärker wurde der Zielreiz an einer Position, die sich näher zum Startpunkt der Sakkade befand, zurückerwartet. Bei einer Blanking-Dauer der Stimuli von 500 ms wurde die Zielreizentfernung nicht mehr über- sondern unterschätzt.

Eine Unterschätzung der Zielreizentfernung mit zeitlich verzögerter Abfrage konnte ebenfalls von Sheth und Shimojo (2001) bei der Lokalisation von kurzzeitig dargebotenen Objekten unter Fixationsbedingungen nachgewiesen werden. Sollen unter Fixationsbedingungen kurzzeitig dargebotene Objekte lokalisiert werden, so kann beobachtet werden, dass die Zielreizentfernung durchschnittlich um 10% zu gering eingeschätzt wird (vgl. Kapitel 1.2). Erfolgt die Abfrage der Lokalisation nach einer länger andauernden Verzögerung so nimmt Fehllokalisation des kurzzeitig

dargebotenen Objektes zu. Sheth und Shimojo begründeten den Anstieg mit einem systematischen Zerfall des räumlichen Arbeitsgedächtnisses.

Sowohl zur Bestimmung der zurückerwarteten Zielreiz-Position bei einem an die Sakkade gekoppelten Blanking als auch bei der verzögerten Lokalisation eines kurzzeitig dargebotenen Objektes unter Fixationsbedingungen muss auf eine gespeicherte Gedächtnisrepräsentation zurückgegriffen werden. Es ist daher zu vermuten, dass beide Lokalisationen auf der gleichen oder einer charakteristisch ähnlichen Gedächtnisrepräsentation basieren. Dies würde auch die Annahme von Irwin (1991) bestätigen. Er vermutete aufgrund der ähnlichen charakteristischen Eigenschaften, dass es sich bei dem visuellen Kurzzeitgedächtnis und dem transsakkadischen Gedächtnis um identische Speicherformen handeln könnte (vgl. Kapitel 1.10.4).

7.7 *Hypothesen über die Entstehung von Referenz-Objekten*

Werden unter Fixationsbedingungen zwei statische Objekte schnell aufeinander folgend dargeboten, so kann diese visuelle Information (unter bestimmten Voraussetzungen) zu einer Bewegungswahrnehmung eines einzelnen Objektes integriert werden („apparent motion“, vgl. Kapitel 1.9). Auch über die Sakkade hinweg konnte eine solche räumlich-zeitliche Integration zu einer Bewegungswahrnehmung nachgewiesen werden, jedoch war diese auf ein kleines Areal begrenzt (Melcher & Morrone, 2003).

Es wäre deshalb vorstellbar, dass die in den Experimenten 7 und 8 (zeitversetzte Darbietung nach der Sakkade bzw. während der Fixation) gefundene induzierte Scheinbewegung nicht auf ein Referenz-Objekt, sondern auf die Integration zweier schnell aufeinander folgender Darbietungen von Objekten zurückzuführen ist. Die Experimente 9 und 10 (ebenfalls zeitversetzte Darbietung nach der Sakkade bzw. während der Fixation) dienten der Kontrolle der in den Experimenten 7 und 8 gefundenen „first come, first serve“ Regel. Durch eine geänderte Zielreiz-Anordnung am Anfang und am Ende eines Durchganges sollte überprüft werden, ob die wahrgenommenen Scheinbewegungen tatsächlich ein Nachweis für die Existenz von Referenz-Objekten sind. Wiesen die Objekte in den Experimenten 7 und 8 noch einen horizontalen Versatz am Ende des Durchganges auf, der eine horizontale Scheinbewegung induzieren konnte, so waren die Objekte in den Kontrollexperimenten 9 und 10 zu Beginn versetzt und am Ende symmetrisch übereinander ausgerichtet. Die Ergebnisse der Kontrollexperimente bestätigen, dass die wahrgenommenen Scheinbewegungen nicht aufgrund der Anordnung der Objekte entstanden waren. Wie in den Experimenten 7 und 8 induzierte ein verschobenes Objekt, wenn es zuerst präsentiert wurde, eine Scheinbewegung des zweiten Zielreizes. Die Lokalisation anhand von Referenz-Objekten hatte den gleichen zeitlichen Verlauf. Auch die Erkennungsleistung für Verschiebungen des zuerst präsentierten und die des zweiten Zielreizes waren in etwa identisch zu der von Experiment 7 und 8. Die geänderte Zielreiz-Anordnung hatte nur einen geringfügigen Einfluss auf die Erkennungsleistung von Zielreiz-Verschiebungen. Es ist daher auszuschließen, dass die wahrgenommenen

Scheinbewegungen auf eine räumlich-zeitliche Bewegungsintegration zurückzuführen sind.

In den Experimenten mit sakkadischen Augenbewegungen (5,7,9 und 11) entstanden Referenz-Objekte zur postsakkadischen Lokalisation auch dann, wenn die zeitlich versetzt präsentierten Objekte lange nach dem Ende der sakkadischen Augenbewegung* erschienen. Somit widerspricht die gefundene Lokalisation auch den nachfolgenden Vermutungen über die Entstehung von Referenz-Objekten:

Matsumiya und Uchikawa (2003) beispielsweise postulierten, dass die Beeinflussung der Zielreiz-Beurteilung durch ein Referenz-Objekt nur durch den mit der sakkadischen Augenbewegung einhergehenden Reorganisationsprozess entstanden sei (vgl. Kapitel 1.6). Aus dem zeitlich analogen Verlauf der sakkadischen Kompression (Verzerrung der Raumwahrnehmung in Richtung des Sakkadenzieles) und der Sensitivitätsreduzierung von transsakkadischen Objektverschiebungen folgerten sie, dass die Entstehung von Referenz-Objekten eine Folge der verzerrten Raumwahrnehmung ist. So wird ein Referenz-Objekt nur deshalb als stabil wahrgenommen, weil die Größe der eingetretenen sakkadischen Kompression der Größe der transsakkadischen Verschiebungen entsprach. Die Ergebnisse dieser Arbeit belegen jedoch eindeutig, dass ein transsakkadisch verschobenes Objekt auch dann als stabil wahrgenommen wird, wenn dieses erst nach dem Ende der Sakkade, also lange nachdem der Reorganisationsprozess beendet ist, erscheint.

Die Annahme, dass ein Referenz-Objekt aufgrund eines Reorganisationsprozesses während der Sakkade als stabil wahrgenommen wird, stützen des Weiteren neurophysiologische Befunde. Diese weisen darauf hin, dass der Erhalt der visuellen Stabilität auf einer antizipatorischen Verschiebung rezeptiver Felder in

* Die Blanking-Dauer des zuerst wiederkehrenden Zielreizes betrug in der Doppelblanking Bedingung der Experimente 7,9 und 11 konstant 200 ms. Die sakkadische Augenbewegung dauerte im Durchschnitt aber nur 28,5 ms. Somit erfolgte die Präsentation des ersten Objektes etwa 170 ms nach dem Ende der sakkadischen Augenbewegung. In Experiment 6 erschien der mit Sakkadenbeginn ausgeblendete Distraktor sogar knapp 400 ms nach dem Ende der sakkadischen Augenbewegung, ohne dass seine Referenz-Wirkung beeinträchtigt wurde.

retinotop organisierten Arealen beruht. In solchen retinotop organisierten Arealen* konnte nachgewiesen werden, dass Zellen präsakkadisch sowohl auf das kurze Präsentieren eines Stimulus in ihrem alten als auch auf eine Stimuluspräsentation in ihrem zukünftigen rezeptiven Feld reagieren (vgl. Kapitel 1.6). Durch das gleichzeitige Feuern dieser Zellen könnte erreicht werden, dass die visuelle Stabilität über die Sakkade hinweg aufrechterhalten wird. Obgleich die neurophysiologischen und psychophysischen Befunde der perisakkadischen, dynamischen Raumrepräsentationen in beeindruckender Weise übereinstimmen, kann die Entstehung von Referenz-Objekten nicht allein auf einem Reorganisationsprozess während der Sakkaden beruhen. Stattdessen muss die in dieser Arbeit nachgewiesene Entstehung von Referenz-Objekten zur Lokalisation lange nach dem Sakkadenende (Experimente 6,7,9 und 11) als auch während der Fixation (Experiment 8 und10) durch andere Faktoren hervorgerufen worden sein.

Die Beeinflussung der Bewegungserkennung bei schnell aufeinander folgender Darbietung könnte möglicherweise auf ein Überschreiben oder Löschen der vorherigen Gedächtnisrepräsentation zurückgeführt werden. So könnte das Aus- und/oder Einschalten des Zielreizes in der Fixationsbedingung vorübergehend die Aufmerksamkeit derart auf sich gezogen haben, dass die Signale über die Bewegungsänderung nicht bewusst verarbeitet wurden. Irwin und Carlson-Radvansky (1996) bezeichneten dieses Phänomen als „kognitive Suppression“ von höher geordneten Funktionen. Sie postulierten, dass eine „kognitive Suppression“ immer dann eintritt, wenn eine Unterbrechung der visuellen Informationsaufnahme stattfindet, wie beispielsweise beim Blinzeln oder beim kurzzeitigen Einfügen eines leeren Bildschirms (vgl. Kapitel 1.5). Unter diesen Bedingungen ist das visuelle System ebenfalls in der Detektion von Veränderungen deutlich eingeschränkt (Simons, Franconeri & Reimer, 2000). Im Unterschied zu der Erscheinung, die unter dem Begriff „change blindness“ bekannt ist (Rensink et al., 1997; Simons & Levin, 1997), war in den Experimenten 8 und 10 unter Fixationsbedingungen eine Beeinflussung der Bewegungserkennung auch dann nachzuweisen, wenn nur die Präsentation eines Stimulus unterbrochen wurde.

* In dem lateralen intraparietalen Areal (LIP; Duhamel et al., 1992), dem Superior Colliculus (SC; Walker et al., 1995), in V4 (Moore et al., 1998; Mazer & Gallant, 2003) und im frontalen Augenfeld (FEF; Umeno & Goldberg, 1997).

In dieser Arbeit wurde daher postuliert, dass die Annahme des visuellen Systems über eine stabile Welt (Null-Hypothese, vgl. Kapitel 1.10.5), nicht nur unmittelbar nach sakkadischen Augenbewegungen gilt, sondern für alle Objekte angewendet wird, die außerhalb des Aufmerksamkeitsfokus liegen. Somit könnte eine Verlagerung des Aufmerksamkeitsfokus durch das Aus- und/oder Einschalten des verzögert erschienenen Zielreizes möglicherweise die reduzierte Bewegungserkennung und die Entstehung von Referenz-Objekte erklären.

7.8 *Implikationen für die Reference Object Theory*

Die im Kapitel 1.10.6 vorgestellte „reference object theory“ von Deubel et al. (Deubel & Schneider 1994, Deubel et al., 1996, 1998) und die „saccadic target theory“ von McConkie und Currie (1996; Currie et al., 2000) basieren auf der Annahme, dass der Region um das Sakkadenziel eine besondere Bedeutung bei der postsakkadischen Lokalisation zukommt. Bevor eine Sakkade zum Zielreiz ausgeführt werden kann, werden besondere zur Identifizierung wichtige Merkmale der Region um den Sakkadenzielreiz im transsakkadischen Gedächtnis gespeichert. Die aufrechterhaltene Information entspricht einer abstrakten allozentrisch kodierten Gedächtnisrepräsentation. Jedoch ist ein Vergleich egozentrisch kodierter Information möglich, wenn unmittelbar mit dem Sakkadenende keine visuelle Information im abgesuchten Bereich vorgefunden wird (Blanking-Effekt, vgl. Kapitel 1.10.2).

Die Ergebnisse dieser Arbeit sind größtenteils konform mit den in diesen Theorien getroffenen Annahmen zur Aufrechterhaltung der visuellen Information nach den Sakkaden. So konnte bestätigt werden, dass ein mit Sakkadenende im abgesuchten Bereich vorgefundenes Objekt als Referenz zur Lokalisation von zeitlich verzögert erscheinenden Objekten herangezogen wird. Ebenso konnte bei einem gleich langen Blanking der Zielreize nachgewiesen werden, dass beim Fehlen visueller Information am Ende der Sakkade die Annahme über eine stabile Welt (Null-Hypothese) zusammenbricht und infolgedessen eine Steigerung der Sensitivität für transsakkadische Verschiebungen zu verzeichnen ist (Experimente 7, 9 und 11). In dieser Arbeit konnte zudem erstmalig dokumentiert werden, dass das Fehlen visueller Information am Ende der Sakkade nicht prinzipiell zum Zusammenbruch der Null-Hypothese führen muss. So bleibt die Annahme über eine stabile Welt weiterhin bestehen, wenn Objekte nach dem Blanking-Intervall nicht gleichzeitig, sondern schnell aufeinander folgend zurückkehren. Analog zu einem mit Sakkadenende im abgesuchten Bereich vorgefundenen Objekt dient dasjenige Objekt, welches zuerst präsentiert wurde, als Referenz für die Lokalisation nachfolgender Objekte. Zusammen mit den Ergebnissen von Deubel (2004) kann der Stellenwert eines Referenz-Objektes für die postsakkadische Lokalisation nun genauer charakterisiert werden:

Ein Objekt wird umso stärker als Referenz für die Lokalisation eines zeitlich verzögert erscheinenden Zielreiz herangezogen, je näher sich dieses Objekt präsakkadisch beim Sakkadenziel befindet (vgl. Abbildung 23). Nimmt die präsakkadische Distanz zwischen Distraktor und Zielreiz zu, so wird die Position des zurückerwarteten Zielreizes weniger über die allozentrisch und mehr über die egozentrisch kodierte Gedächtnisrepräsentation bestimmt. Einen besonderen Stellenwert bei der postsakkadischen Lokalisation erhalten vertikal mit dem Zielreiz ausgerichtete Objekte. Ihre Referenz-Wirkung nimmt im Vergleich zu horizontal versetzten Objekten mit zunehmender Distanz zum Zielreiz deutlich langsamer ab.

Andere Faktoren, wie beispielsweise die Diskrepanz zwischen prä- und postsakkadisch vorgefundener Objektposition beeinflussen die Referenz-Wirkung nicht, solange das Referenz-Objekt innerhalb des vom visuellen System abgesuchten Bereiches gefunden wird (vgl. Abbildung 30). Auch die sensomotorische Ungenauigkeit der sakkadischen Reaktion (Experiment 11) sowie die Reizschwellenunterschiede für transsakkadische Verschiebungen im oberen und unteren Gesichtsfeld (Experiment 7) können bei zeitversetzter Darbietung nach den Sakkaden die zur Lokalisation abgerufene sensorische Information nicht beeinflussen. So ist zwar die Erkennungsleistung für orthogonale Verschiebungen signifikant besser als die für parallele – und die Erkennungsleistung für Verschiebungen im unteren Teil des Gesichtsfeldes besser als die im oberen – wenn die Objekte mit Sakkadenende gleichzeitig vorhanden sind, aber bei zeitversetzter Darbietung haben diese Faktoren weder einen Einfluss auf die Entstehung von Referenz-Objekten noch auf deren Referenz-Wirkung. Über die zur postsakkadischen Lokalisation abgerufene sensorische Information bei zeitversetzter Darbietung entscheiden daher maßgeblich die Dauer der Präsentationsverzögerung und die metrische Anordnung, in welcher die Objekte präsakkadisch dargeboten wurden.

Werden postsakkadisch zwei Objekte gleichzeitig vorgefunden, so berechnet das visuelle System zur postsakkadischen Orientierung den Schwerpunkt der Stimuluskonfiguration. An welcher Stelle sich der Schwerpunkt innerhalb der Stimuluskonfiguration befindet, darüber bestimmen neben physikalischen Reizattributen der Objekte auch kognitive Prozesse. Setzt sich die postsakkadische Stimuluskonfiguration beispielsweise aus zwei Stimuli mit identischen

Objektmerkmalen zusammen, so befindet sich die Position des Schwerpunktes nicht exakt in der Mitte der Konfiguration, sondern liegt verlagert zum weiter in Sakkadenrichtung entfernten Stimulus (vgl. Abbildung 36). Es ist anzunehmen, dass dem weiter in Sakkadenrichtung entfernt liegenden Stimulus deshalb mehr Gewicht bei der Berechnung der Schwerpunkt-Position beigemessen wird, weil die Sakkaden häufiger das Sakkadenziel unter- als überschießen. Daraus resultierend könnte das visuelle System vermuten, dass die präsakkadisch präsentierten Objekte verstärkt in Sakkadenrichtung vorgefunden werden.

7.9 *Bedeutung der Befunde für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität*

Die Bildung von Referenz-Objekten scheint eine effektive Strategie des visuellen Systems zu sein, um die visuelle Stabilität aufrechtzuerhalten. So konnte in dieser Arbeit nachgewiesen werden, dass Referenz-Objekte immer dann entstanden, wenn Objekte schnell aufeinander folgend dargeboten wurden. Die zeitliche Verfügbarkeit visueller Information spielt somit sowohl nach den Sakkaden als auch während der Fixation eine bedeutende Rolle für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität. Die von Deubel et al. (1996) postulierte Annahme des visuellen System, dass sich die Welt während sakkadischer Augenbewegungen nicht verändert (Null-Hypothese), scheint daher eine generelle Strategie zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität zu sein. So geht das visuelle System bei zeitversetzter Darbietung davon aus, dass der zuerst präsentierte Stimulus derjenige ist, welcher sich nicht verändert hat. Hierbei reicht bereits eine Präsentationsverzögerung von 20 ms aus und Veränderungen in der Objektanordnung werden nun häufiger dem zeitlich verzögert erscheinenden Stimulus zugeschrieben. Zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität gilt daher immer die Regel „first come, first serve“.

Bisher wurde davon ausgegangen, dass die Annahme einer stabilen Welt am Ende der sakkadischen Augenbewegungen als Vorkehrung zum Schutz bei ungenau ausgeführten Sakkaden dient. Diese Vorkehrung wird benötigt, da zum einen eine vollständige Aufrechterhaltung der visuellen Information aus der vorangegangenen Fixation in egozentrisch kodierten Objektpositionen die Aufnahmekapazität des transsakkadischen Gedächtnisses überschreiten würde (vgl. Kapitel 1.10.4). Zum anderen wurde nachgewiesen, dass ein Abruf und Vergleich der gespeicherten mit der postsakkadisch vorgefundenen Information zur Aufrechterhaltung der visuellen Information zu lange andauern würde (vgl. Kapitel 1.3). Da nicht nur die Kapazität des transsakkadischen Gedächtnisses begrenzt ist, sondern auch die des visuellen Kurzzeitgedächtnisses, erscheint es zweckmäßig, dass das visuelle System auch bei schnell aufeinander folgender Darbietung von Objekten unter Fixationsbedingungen

oder lange nach dem Ende der Sakkade von der Null-Hypothese ausgeht und diese immer auf den zuerst vorgefundenen Stimulus anwendet.

In dieser Arbeit lag ein Schwerpunkt vor allem in der Entstehung von Referenz-Objekten. Da bereits in früheren Studien eine Lokalisation anhand von Referenz-Objekten nach einem Blanking von 100 ms nachgewiesen wurde, betrug in den Experimenten dieser Arbeit die Zeitverzögerung, die zwischen der Präsentation des ersten und des zweiten Stimulus lag, maximal 100 ms (Deubel et al., 1998). Sollte die Präsentationsverzögerung zwischen den beiden Stimuli vergrößert werden, so ist jedoch davon auszugehen, dass dies weitere Auswirkungen auf die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität hat. Beispielsweise ist bei einer postsakkadischen Darbietung mit Blanking oder in der Fixationsbedingung ohne Blanking zu erwarten, dass die Präsentation des zweiten Stimulus nicht beliebig lange verzögert werden kann, ohne dass die Sensitivität für Verschiebungen des zuerst präsentierten Objektes wieder ansteigt. In beiden Bedingungen ist ohne das Erscheinen eines zweiten Objektes die Bewegungserkennung nahezu perfekt. Deshalb kann davon ausgegangenen werden, dass auch bei einem Erscheinen eines zweiten Objektes, lange nach einer Verschiebung des ersten Objektes, dieses die Erkennungsleistung nicht mehr beeinflusst. In weiteren Studien wäre deshalb zu prüfen, welche Auswirkungen zeitversetzte Darbietungen von Objekten mit Präsentationsverzögerungen von mehr als 100 ms auf die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität haben. Die Dauer der Präsentationsverzögerung bei der die Sensitivität des zuerst präsentierten Stimulus wieder unbeeinflusst ist, könnte hierbei Hinweise liefern auf die zur expliziten Lokalisation eines Objektes benötigte Verarbeitungszeit.

8 Zusammenfassung

Um sich visuell in der Umgebung zu orientieren, werden etwa dreimal pro Sekunde schnelle ruckartige Augenbewegungen ausführt, so genannte Sakkaden. Sakkadische Augenbewegungen dienen dazu, Objekte aus der Peripherie in der Fovea, der Stelle des schärfsten Sehens, abzubilden. Die schnellen Bewegungen der Augen über größere Distanzen führen dabei zu einem „Verschmieren“ des Netzhautbildes. Aufgrund der unterbrochenen Informationsaufnahme und der geänderten Objektanordnung auf der Netzhaut muss sich das visuelle System nach jeder Sakkade wieder neu orientieren. Aus vorausgegangenen Studien ist bekannt, dass sich das visuelle System am Sakkadenende an vorgefundenen Objekten orientiert und deren Position für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität als stabil annimmt (Null-Hypothese; Deubel et al., 1996). Diese Objekte werden als Referenz-Objekte oder auch als „Landmarken“ bezeichnet (Deubel et al., 1998, 2002; Deubel 2004).

Im Rahmen dieser Arbeit wird in elf experimentalpsychologischen Versuchen die Bedeutung visueller Referenzen für die Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität analysiert. Im Mittelpunkt stehen dabei folgende Fragestellungen: Welche sensorische Information wird zur postsakkadischen Orientierung abgerufen? Wovon ist die Referenz-Wirkung eines Objektes abhängig? Und wann entstehen Referenz-Objekte?

In den Experimenten wurden einfache geometrische Stimuli auf einem Monitor dargeboten. Die Erfassung der Augenbewegungen erfolgte mittels eines SRI 5.5 Generation Dual-Purkinje-Image-Eyetrackers. Die zur Lokalisation abgerufene sensorische Information bzw. die Referenz-Wirkung eines Objektes wurde anhand der Bewegungsbeurteilung eines Zielreizes bestimmt, der mit Sakkadenbeginn kurzzeitig ausgeblendet wurde. Im Wesentlichen wurden drei Situationen betrachtet: In den ersten Experimenten wurde zunächst untersucht, inwieweit sich die Zielreiz-Lokalisation veränderte, wenn mit Sakkadenende ein bzw. zwei aufgabenirrelevante Objekte (Distraktoren) an unterschiedlichen Positionen vorgefunden wurden. In einer zweiten Untersuchungsserie wurden Veränderungen der Zielreiz-Lokalisation in Abhängigkeit von verschiedenen präsakkadischen Objektanordnungen betrachtet. Den Abschluss bildete eine umfangreiche Analyse, in welcher die Auswirkungen zeitlicher

Verfügbarkeit visueller Information sowohl nach den Sakkaden als auch unter Fixationsbedingungen auf die Lokalisation von Zielreizen untersucht wurden.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass ein mit Sakkadenende vorhandener Distraktor als Referenz für die Lokalisation des Zielreizes dient. Der mit Sakkadenbeginn ausgeblendete Zielreiz wird an derjenigen Position relativ zum Distraktor zurückerwartet, die der Anordnung der Objekte vor der Sakkade entspricht. Wird der Distraktor transsakkadisch verschoben, induziert er eine Scheinbewegung des Zielreizes. Erstmalig konnte nachgewiesen werden, dass zwischen der Größe der induzierten Scheinbewegung und der Größe der transsakkadischen Distraktor-Verschiebung eine lineare Korrelation besteht. Das heißt, die Referenz-Wirkung eines Distraktors ist unabhängig von der Größe seiner transsakkadischen Verschiebung konstant, solange die Annahme einer stabilen Welt aufrechterhalten bleibt. Die zur Lokalisation des Zielreizes abgerufene sensorische Information wird daher nicht durch die veränderte Position des Distraktors modifiziert.

Werden postsakkadisch anstelle eines Distraktors gleichzeitig zwei Distraktoren vorgefunden, so bevorzugt das visuelle System zur Orientierung nicht denjenigen Distraktor, dessen Position näher zu der des präsakkadisch präsentierten liegt. Entgegen zuvor getroffener Annahmen zeigte sich, dass stattdessen der Schwerpunkt der Stimuluskonfiguration als Referenz für die Zielreiz-Lokalisation dient, so als würde sich ein real vorhandenes Objekt an dessen Position befinden (Schwerpunkt-Effekt). An welcher Stelle der Schwerpunkt innerhalb der Stimuluskonfiguration liegt, bestimmen neben physikalischen Reizattributen auch positionsunabhängige Merkmale. Fiel die präsakkadische Distraktor-Position und die Position des postsakkadischen Schwerpunktes nicht zusammen, so entsprach die Größe der induzierten Scheinbewegung ca. 75% dieser Distanz. In den Bedingungen mit einem einzelnen real vorhandenen Distraktor betrug diese im Vergleich ca. 80% der Distanz.

Anhand der postsakkadisch zurückerwarteten Zielreiz-Position konnte zudem gezeigt werden, dass die horizontale, nicht aber die vertikale Anordnung der präsakkadisch präsentierten Distraktor-Zielreiz-Konfiguration bei der Lokalisation berücksichtigt werden. Die zur Orientierung nach den Sakkaden abgerufene Information scheint daher maßgeblich darauf ausgelegt zu sein, die Amplitude und nicht die Richtung der ausgeführten Sakkade zu bestimmen.

Die Untersuchung der Entstehung von Referenz-Objekten zeigte, dass die Lokalisation anhand eines Referenz-Objektes einsetzt, wenn nach Sakkadenende die Verzögerung in der Präsentation zweier Objekte mehr als 20 ms beträgt. Wie nach der Regel „first come, first serve“ nutzt das visuelle System das zuerst vorgefundene Objekt als Referenz zur Aufrechterhaltung der visuellen Stabilität und geht davon aus, dass sich dieses mit einer höheren Wahrscheinlichkeit nicht verändert hat. Infolgedessen werden Änderungen der Objektanordnung immer dem zeitlich verzögert erscheinenden Objekt zugeordnet. Die maximale Referenz-Wirkung des zuerst vorgefundenen Objektes wird bei einer Präsentationsverzögerung von 40 ms erreicht. Es zeigte sich zudem, dass die Entstehung und die Wirkung eines Referenz-Objektes unabhängig davon sind, wie genau die sensomotorische Reaktion einer Sakkade ist.

Die Lokalisation anhand von Referenz-Objekten ist nicht an die sakkadische Augenbewegung gekoppelt, sondern tritt auch in Situationen auf, in denen die Sensitivität für Verschiebungen nahezu perfekt ist. Die Entstehung von Referenz-Objekten konnte sowohl bei zeitversetzter Präsentation zweier Objekte lange nach der Sakkade als auch unter Fixationsbedingungen nachgewiesen werden. So wird beispielsweise die Verschiebung eines kontinuierlich dargebotenen Zielreizes unter Fixationsbedingungen nicht erkannt, wenn dieser für ein in der Nähe präsentiertes Objekt, welches kurzzeitig aus- und wieder eingeschaltet wird, als Referenz dient.

Als Fazit dieser Arbeit kann daher Folgendes festgehalten werden: Die bisherige Annahme, dass Referenz-Objekte nur aufgrund eines Reorganisationsprozesses während der Sakkade entstehen, konnte nicht bestätigt werden. Die Orientierung anhand von Referenz-Objekten scheint bei schnell aufeinander folgender visueller Information als eine generelle Strategie zu dienen, um die visuelle Stabilität aufrechtzuerhalten. Der Grund hierfür dürfte in den begrenzten Speicherkapazitäten des transsakkadischen Gedächtnisses bzw. des visuellen Kurzzeitgedächtnisses liegen sowie in dem zu zeitintensiven Abruf und Vergleich egozentrisch kodierter Objektpositionen. Die Anordnung der dargebotenen Objekte sowie deren zeitliche Verfügbarkeit sind die Faktoren, die maßgeblich darüber entscheiden, wie stark ein Referenz-Objekt zur Lokalisation herangezogen bzw. welche sensorische Information abgerufen wird.

Abkürzungsverzeichnis

2AFC	two alternative forced choice procedure
Δt	Präsentationsverzögerung/ Blanking Differenz
$D_{blanking}$	Dauer des Distraktor-Blankings
DDP_{post}	postsakkadische Doppel-Distraktor-Position
$DDP_{post[1\|2]}$	Einzel-Distraktor-Positionen des postsakkadischen Doppel-Distraktors
$DDZh_{post}$	postsakkadischer Doppel-Distraktor-Zielreiz-Abstand horizontal
$DDZv_{post[1\|2]}$	postsakkadischer Doppel-Distraktor-Zielreiz-Abstand vertikal
DG	Distraktor-Größen-Anordnungen
DPI-Eyetracker	Dual-Purkinje-Image-Eyetracker
DP_{post}	postsakkadische Distraktor-Position
$DP_{post[1]}$	näher zum ursprünglichen Fixationsort gelegene DP_{post}
$DP_{post[2]}$	weiter entfernt zum ursprünglichen Fixationsort gelegene DP_{post}
$DZh_{prä}$	präsakkadischer Distraktor-Zielreiz-Abstand horizontal
DZh_{post}	postsakkadischer Distraktor-Zielreiz-Abstand horizontal
$DZv_{prä}$	präsakkadischer Distraktor-Zielreiz-Abstand vertikal
DZv_{post}	postsakkadischer Distraktor-Zielreiz-Abstand vertikal
FEF	Frontales Augenfeld
hMT+	human middle temporal complex
LIP	laterales intraparietales Areal
MST	mediales superiores temporales Areal
MT	mediales temporales Areal
M-Zellen	midget Zellen

SC	superior Colliculus
SRT	sakkadische Reaktionszeit (Sakkadenlatenz)
STS	superiorer temporaler Sulcus
P-Zellen	parasol Zellen
VIP	ventrales intraparietales Areal
V4	extrastriäres Areal 4 des visuellen Kortex
V7	extrastriäres Areal 7 des visuellen Kortex
$Z_{blanking}$	Dauer des Zielreiz-Blankings
ZV	Zielreiz-Verschiebung
Z1	zuerst präsentierter Zielreiz
Z2	zweiter präsentierter Zielreiz

Tabellen

Blanking-Differenz Δt	EINZELBLANKING								DOPPELBLANKING 200ms							
	ZV „entgegen“ der Sakkadenrichtung				ZV „in“ der Sakkadenrichtung				ZV „entgegen“ der Sakkadenrichtung				ZV „in“ der Sakkadenrichtung			
	gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation			
	Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten	
0 ms	63%		75%		79%		89%		77%		87%		88%		96%	
	erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt	
	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten
20 ms	63%	44%	54%	74%	80%	90%	73%	87%	56%	65%	95%	94%	69%	74%	97%	94%
40 ms	39%	50%	80%	88%	50%	66%	94%	96%	35%	46%	94%	97%	51%	57%	97%	99%
70 ms	10%	9%	98%	100%	13%	23%	98%	100%	19%	37%	96%	99%	45%	54%	98%	99%
100 ms	3%	6%	97%	98%	10%	28%	99%	100%	30%	43%	98%	98%	37%	52%	99%	98%

Tabelle 2: Durchschnittliche postsakkadische Erkennungsleistung von Experiment 7. Dargestellt für Zielreiz-Verschiebungen des oberen und unteren Zielreizes sowohl in den experimentellen Bedingungen mit Blanking-Differenzen (Δt: 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms), als auch für jene aus den Kontrollbedingungen, in denen die Zielreize beide gleichzeitig erschienen (Δt: 0 ms).

Tabellen

Blanking-Differenz Δt	EINZELBLANKING								DOPPELBLANKING 200ms							
	ZV in Richtung Fovea				ZV in Richtung Peripherie				ZV in Richtung Fovea				ZV in Richtung Peripherie			
	gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation			
	Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten	
0 ms	97%		100%		99%		100%		95%		89%		47%		62%	
	erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt	
	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten
20 ms	99%	99%	98%	100%	95%	94%	96%	98%	85%	82%	94%	97%	30%	39%	63%	80%
40 ms	88%	91%	100%	100%	64%	86%	98%	97%	68%	69%	99%	99%	17%	21%	71%	91%
70 ms	74%	84%	100%	99%	51%	61%	92%	97%	53%	77%	98%	97%	10%	17%	64%	89%
100 ms	78%	73%	99%	100%	43%	46%	93%	97%	61%	82%	98%	99%	6%	16%	58%	86%

Tabelle 3: Durchschnittliche Erkennungsleistung unter Fixationsbedingungen (Experiment 8). Dargestellt für Zielreiz-Verschiebungen des oberen und unteren Zielreizes sowohl in den experimentellen Bedingungen mit Blanking-Differenzen (Δt: 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms), als auch für jene aus den Kontrollbedingungen, in denen die Zielreize beide gleichzeitig erschienen (Δt: 0 ms).

Tabellen

Blanking-Differenz Δt	EINZELBLANKING								DOPPELBLANKING 200ms							
	ZV „entgegen“ der Sakkadenrichtung				ZV „in“ der Sakkadenrichtung				ZV „entgegen“ der Sakkadenrichtung				ZV „in“ der Sakkadenrichtung			
	gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation			
	Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten	
0 ms	34%		50%		82%		86%		64%		68%		85%		94%	
	erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt	
	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten
20 ms	38%	59%	31%	49%	72%	89%	83%	86%	30%	32%	78%	81%	66%	85%	97%	95%
40 ms	14%	19%	73%	86%	47%	73%	98%	92%	19%	32%	85%	84%	61%	70%	100%	100%
70 ms	5%	8%	92%	98%	12%	25%	98%	100%	27%	35%	78%	89%	68%	73%	97%	100%
100 ms	8%	14%	97%	97%	15%	35%	97%	98%	36%	42%	86%	86%	76%	81%	98%	97%

Tabelle 4: Durchschnittliche postsakkadische Erkennungsleistung von Experiment 9. Dargestellt für Zielreiz-Verschiebungen des oberen und unteren Zielreizes sowohl in den experimentellen Bedingungen mit Blanking-Differenzen (Δt: 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms), als auch für jene aus den Kontrollbedingungen, in denen die Zielreize beide gleichzeitig erschienen (Δt: 0 ms).

Tabellen

Blanking-Differenz Δt	EINZELBLANKING								DOPPELBLANKING 200ms							
	ZV in Richtung Fovea				ZV in Richtung Peripherie				ZV in Richtung Fovea				ZV in Richtung Peripherie			
	gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation			
	Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten		Zielreiz oben		Zielreiz unten	
0 ms	100%		100%		100%		100%		30%		43%		80%		98%	
	erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt	
	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten	Zielreiz oben	Zielreiz unten
20 ms	87%	100%	100%	100%	95%	100%	100%	100%	20%	21%	33%	58%	83%	98%	88%	98%
40 ms	53%	70%	100%	100%	78%	98%	100%	100%	25%	20%	45%	65%	73%	95%	93%	100%
70 ms	35%	38%	100%	100%	74%	75%	100%	100%	13%	25%	53%	73%	78%	90%	88%	98%
100 ms	53%	48%	100%	100%	65%	75%	100%	100%	33%	35%	45%	60%	73%	95%	93%	98%

Tabelle 5: Durchschnittliche Erkennungsleistung unter Fixationsbedingungen (Experiment 10). Dargestellt für Zielreiz-Verschiebungen des oberen und unteren Zielreizes sowohl in den experimentellen Bedingungen mit Blanking-Differenzen (Δt: 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms), als auch für jene aus den Kontrollbedingungen, in denen die Zielreize beide gleichzeitig erschienen (Δt: 0 ms).

Tabellen

Blanking-Differenz Δt	EINZELBLANKING								DOPPELBLANKING 200ms							
	ZV „ parallel“ zur Sakkadenrichtung				ZV „orthogonal“ zur Sakkadenrichtung				ZV „ parallel“ zur Sakkadenrichtung				ZV „orthogonal“ zur Sakkadenrichtung			
	gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation				gleichzeitige Präsentation			
	Kreis		Kreuz		Kreis		Kreuz		Kreis		Kreuz		Kreis		Kreuz	
0 ms	72%		62%		81%		74%		71%		88%		80%		81%	
	erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt		erster bewegt		zweiter bewegt	
	Kreis	Kreuz	Kreis	Kreuz	Kreis	Kreuz	Kreis	Kreuz	Kreis	Kreuz	Kreis	Kreuz	Kreis	Kreuz	Kreis	Kreuz
20 ms	69%	66%	56%	68%	82%	75%	89%	71%	67%	77%	82%	89%	76%	72%	93%	84%
40 ms	56%	51%	84%	92%	62%	55%	94%	87%	60%	70%	92%	91%	64%	63%	95%	90%
70 ms	29%	33%	92%	93%	44%	37%	93%	96%	59%	70%	87%	92%	66%	66%	90%	91%
100 ms	36%	34%	90%	85%	36%	32%	95%	88%	64%	76%	86%	87%	70%	63%	87%	79%

Tabelle 6: Durchschnittliche Erkennungsleistung paralleler und orthogonaler Verschiebungen zur Sakkadenrichtung (Experiment 11). Dargestellt für Zielreiz-Verschiebungen des Kreises und des Kreuzes sowohl in den experimentellen Bedingungen Blanking-Differenzen (Δt: 20 ms; 40 ms; 70 ms; 100 ms), als auch für jene aus den Kontrollbedingungen, in denen die Zielreize beide gleichzeitig erschienen (Δt: 0 ms).

Literaturverzeichnis

Awater, H., & Lappe, M. (2004). Perception of visual space at the time of pro- and anti-saccades. *J Neurophysiol, 91*(6), 2457-2464.

Bell, C. (1823). On the motions of the eye, and illustrations of the use of muscles and nerves of the orbit. *Philosophical Transactions of the Royal Society (London), 113*, 166-168.

Bridgeman, B., Hendry, D., & Stark, L. (1975). Failure to detect target displacement of the visual world during saccadic eye movements. *Vision Research, 15*, 719-722.

Bridgeman, B., & Mayer, M. (1983). Failure to integrate visual information from successive fixations. *Bulletin of the Psychonomic Society, 21*, 285--286.

Bridgeman, B., & Fisher, B. D. (1990). Saccadic suppression of displacement is strongest in central vision. *Perception, 19*(1), 103-111.

Bridgeman, B., & Macknik, S. L. (1995). Saccadic suppression relies on luminance information. *Psychological Research, 58*(3), 163-168.

Brockmole, J. R., Carlson, L. A., & Irwin, D. E. (2002). Inhibition of attended processing during saccadic eye movements. *Perception & Psychophysics, 64*(6), 867-881.

Burr, D., & Ross, J. (1982). Contrast sensitivity at high velocities. *Vision Research, 23*, 3567-3569.

Burr, D., Morrone, C., & Ross, J. (1994). Selective suppression of the magnocellular visual pathway during saccadic eye movements. *Nature, 371*(6497), 511-513.

Burr, D. C., Morrone, M. C., & Ross, J. (2001). Seperate visual representations for perception and action revealed by saccadic eye movements. *Current Biology, 11*, 798-802.

Campbell, F. W., & Wurtz, R. H. (1978). Saccadic omission: Why we do not see a grey-out during a saccadic eye movement. *Vision Research, 18*(10), 1297-1303.

Castet, E., & Masson, G. S. (2000). Motion perception during saccadic eye movements. *Nature Neuroscience, 3*(2), 177-183.

Chekaluk, E., & Llewellyn, K. R. (1990). Visual stimulus input, saccadic suppression, and detection of information from the postsaccade scene. *Perception & Psychophysics, 48*(2), 135-142.

Coppola, D., & Purves, D. (1996). The extraordinarily rapid disappearance of entopic images. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 93*(15), 8001-8004.

Crane, D., & Steele, C. (1985). Generation-V Dual-Purkinje-Image eyetracker. *Appl Opt, 24*, 527–537.

Currie, C. B., McConkie, G. W., Carlson-Radvansky, L. A., & Irwin, D. E. (2000). The role of the saccade target object in the perception of a visually stable world. *Perception & Psychophysics, 62*(4), 673-683.

Deubel, H., & Wolf, W. (1982). The programming of correction saccades by retinal feedback. *Investigative Ophthalmology & Visual Science, 22 (Suppl.)*, p.86.

Deubel, H., Wolf, W., & Hauske, G. (1982). Corrective saccades: Effect of shifting the saccade goal. *Vision Research, 22*, 353-364.

Deubel, H., Elsner, T., & Hauske, G. (1987). Saccadic eye movements and the detection of fast-moving gratings. *Biol Cybern, 57*(1-2), 37-45.

Deubel, H., & Schneider, W. X. (1994). Perceptual stability and postsaccadic visual information: Can man bridge a gap? *Behavioral and Brain Sciences, 17*, 259-260.

Deubel, H., & Bridgeman, B. (1995). Fourth purkinje image signals reveal eye-lens deviations and retinal image distortions during saccades. *Vision Research, 35*(4), 529-538.

Deubel, H., & Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object recognition: evidence for a common attentional mechanism. *Vision Research, 36*(12), 1827-1837.

Deubel, H., Schneider, W. X., & Bridgeman, B. (1996). Postsaccadic target blanking prevents saccadic suppression of image displacement. *Vision Research, 36*(7), 985-996.

Deubel, H. (1996). Visual processing and cognitive factors in the generation of saccadic eye movements. In W. Prinz & B. Bridgeman (Eds.), *Handbook of Perception and Action (Perception)* (pp. 143-189). London, New York: Academic Press.

Deubel, H., Bridgeman, B., & Schneider, W. X. (1998). Immediate post-saccadic information mediates space constancy. *Vision Research, 38*, 3147-3159.

Deubel, H., O´Ragan, J. K., & Radach, R. (2000). Attention, information processing and eye movement control. In A. Kennedy, R. Radach, D. Heller & J. Pynte (Eds.), *Reading as a Perceptual Process* (pp. 355-376). Oxford: Elsevier.

Deubel, H., Schneider, W. X., & Bridgeman, B. (2002). Transsaccadic memory of position and form. In J. Hyönä, D. Munoz, W. Heide & R. Radach (Eds.), *The brain`s eye: Neurobiological and clinical aspects of oculomotor research* (pp. 165-180). Amsterdam: Elsevier Science.

Deubel, H., Bridgeman, B., & Schneider, W. X. (2004). Different effects of eyelid blinks and target blanking on saccadic suppression of displacement. *Perception & Psychophysics, 66*(5), 772-778.

Deubel, H. (2004). Localization of targets across saccades: Role of landmark objects. *Visual Cognition, 11*(2/3), 173-202.

Deubel, H., & Bridgeman, B. (eingereicht). Saccadic suppression of displacement: effect of direction and of corrective saccades.

Diamond, M. R., Ross, J., & Morrone, C. (2000). Extraretinal control of saccadic suppression. *Journal of Neuroscience, 20*, 3449-3455.

Ditterich, J., Eggert, T., & Straube, A. (2000). The role of the attention focus in the visual information processing underlying saccadic adaptation. *Vision Research, 40*(9), 1125-1134.

Dodge, R. (1903). Five types of eye movement in horizontal meridian plane of the field of regard. *American Journal of Physiology, 8*, 300-306.

Downing, P. E., & Treisman, A. M. (1997). The line-motion illusion: attention or impletion? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 23*(3), 768-779.

Duhamel, J.-R., Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1992). The updating of the representation of the visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science, 255*, 90-92.

Efron, B. (1979). Bootstrap, Another Look at Jackknife. *The Annals of Statistics, 7*, 1-26.

Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for eye movements. *Vision Research, 22*, 1033-1045.

Garcia-Pérez, M. A., & Peli, E. (2001). Intrasaccadic perception. *Journal of Neuroscience, 21*(18), 7313-7322.

Germeys, F., De Graef, P., Panis, S., Van Eccelpoel, C., & Verfaillie, K. (2004). Transsaccadic intergration of bystander locations. *Visual Cognition, 11*(2/3), 203-234.

Gibson, J. J. (1966). *The senses considered as perceptual systems*. Boston: Houghton Mifflin.

Goldstein, E. B. (Ed.). (2002). *Sensation and Perception*. Pacific Grove, California: Wadsworth.

Grüsser, O.-J., Krizic, A., & Weiss , L.-R. (1987). Afterimage movement during saccades in the dark. *Vision Research, 27*(2), 215-226.

Hayhoe, M. M., Lachter, J., & Feldman, J. (1991). Integration of form across saccadic eye movements. *Perception, 20*(3), 393-402.

Helmholtz, H. (1866). *Handbuch der physiologischen Optik*. Leipzig, Hamburg: Voss.

Henderson, J. M., & Hollingworth, A. (2002). Global transsaccadic change blindness during scene perception. *Psychological Science, 14*(5), 493-497.

Heywood, C., & Churcher, J. (1981). Direction-specific and position-specific effects upon detection of displacements during saccadic eye movements. *Vision Research, 21*(2), 255-261.

Hikosaka, O., Miyauchi, S., & Shimojo, S. (1993). Focal visual attention produces illusory temporal order and motion sensation. *Vision Research, 33*(9), 1219-1240.

Holt, E. B. (1903). Eye movement and central anaesthesia. *Harward Psychological Studies, 1*, 3-45.

Ihaka, R., & Gentleman, R. (1996). A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics, 5*(3), 299-314.

Irwin, D. E., Yantis, S., & Jonides, J. (1983). Evidence against visual integration across saccadic eye movements. *Perception & Psychophysics, 34*, 49-57.

Irwin, D. E. (1991). Information integration across saccadic eye movements. *Cognitive Psychology, 23*(3), 420-456.

Irwin, D. E. (1992). Memory for position and identity across eye movements. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 18*, 307-317.

Irwin, D. E., & Carlson-Radvansky, L. A. (1996). Cognitive suppression during saccadic eye movements. *Psychological Science, 7*, 83-88.

Irwin, D. E. (1998). Lexical processing duruing saccadic eye movements. *Cognitive Psychology, 3*, 1-27.

Irwin, D. E., & Brockmole, J. R. (2000). Mental rotation is suppressed during saccadic eye movements. *Psycholgical Bulletin & Review, 7*, 654-661.

Irwin, D. E., & Brockmole, J. R. (2004). Suppressing where but not what: the effect of saccades on dorsal- and ventral-stream visual processing. *Psychological Science, 15*(7), 467-473.

Kaiser, M., & Lappe, M. (2004). Perisaccadic mislocalisation orthogonal to the saccade direction. *Neuron, 41*, 293-300.

Kandel, E. R., Schwartz, J. H., & Jessell, T. M. (2000). *Principles of Neural Science*: McGraw-Hill Education (ISE Editions).

Kawahara, J., Yokosawa, K., Nishida, S., & Sato, T. (1996). Illusory line motion in visual search: attentional facilitation or apparent motion? *Perception, 25*(8), 901-920.

Kerzel, D. (2002). Memory for the position of stationary objects: disentangling foveal bias and memory averaging. *Vision Research, 42*(2), 159-167.

Khayat, P. S., Spekreijse, H., & Roelfsema, P. R. (2004). Visual information transfer across eye movements in the monkey. *Vision Research, 44*, 2901–2917.

Kleiser, R., Seitz, R. J., & Krekelberg, B. (2004). Neural Correlates of saccadic suppression in humans. *Current Biology, 14*, 386–390.

Krekelberg, B., Kubischik, M., Hoffmann, K.-P., & Bremmer, F. (2003). Neural correlates of visual localisation and perisaccadic mislocalization. *Neuron, 37*, 537-545.

Kusunoki, M., & Goldberg, M. E. (2003). The time course of perisaccadic receptive field shifts in the lateral intraparietal area of the monkey. *Journal of Neurophysiology, 89*(3), 1519-1527.

Lappe, M., Awarter, H., & Krekelberg, B. (2000). Postsaccadic visual references generate presaccadic compression of space. *Nature, 403*, 892-895.

Latour, P. L. (1962). Visual threshold during eye movements. *Vision Research, 2*, 261-262.

MacAskill, M. R., Jones, R. D., & Anderson, T. J. (2003). Saccadic suppression of displacement: Effects of illumination and background manipulation. *Perception, 32*, 463-474.

Mack, A., & Rock, I. (1998). *Inattentional blindness*. Cambridge: The MIT Press.

MacKay, D. M. (1973). Visual stability and voluntary eye movements. In R. Jung (Ed.), *Handbook of sensory physiology: Central visual information* (pp. 307-331). Berlin: Springer.

Macknik, S. L., Fisher, B. D., & Bridgeman, B. (1991). Flicker distorts visual space constancy. *Vision Research, 31*(12), 2057-2064.

Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., & Hubel, D. H. (2004). The role of fixational eye movements in visual perception. *Nat Rev Neurosci, 5*(3), 229-240.

Matin, E. (1974). Saccadic suppression: a review and an analysis. *Psychol Bull, 81(12)*, 899-917.

Matin, E., Shao, K. C., & Boff, K. R. (1993). Saccadic overhead: Information-processing time with and without saccades. *Perception & Psychophysics, 53*, 372-380.

Matsumiya, K., & Uchikawa, K. (2001). Apparent size of an object remains uncompressed during presaccadic compression of visual space. *Vision Research, 41*, 3039-3050.

Matsumiya, K., & Uchikawa, K. (2003). The role of presaccadic compression of visual space in spatial remapping across saccadic eye movements. *Vision Research, 43*, 1969-1981.

Mazer, J. A., & Gallant, J. L. (2003). Goal-related activity in V4 during free viewing visual search. Evidence for a ventral stream visual salience map. *Neuron, 40*(6), 1241-1250.

McConkie, G. W., & Rayner, K. (1976). Identifying the span of the effective stimulus in reading: Literature review and theories of reading. In H. Singer & R. B. Ruddell (Eds.), *Theoretical models and processes of reading* (pp. 137-162). Newark, DE: International Reading Association.

McConkie, G. W., & Zola, D. (1979). Is visual information integrated across successive fixations in reading? *Perception & Psychophysics, 25*(3), 221-224.

McConkie, G. W., & Currie, C. B. (1996). Visual stability across saccades while viewing complex pictures. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 22*(3), 563-581.

Melcher, D., & Morrone, M. C. (2003). Spatiotopic temporal integration of motion across saccades. *Nature Neuroscience, 6*(8), 877-881.

Menz, C., & Groner, R. (1987). Saccadic programming with multiple targets under different task conditions. In J. K. O´Ragan & D. T. Levin (Eds.), *Eye movements: From physiology to cognition*. Amsterdam: North-Holland.

Michels, L., & Lappe, M. (2004). Contrast dependency of saccadic compression and suppression. *Vision Research, 44*(20), 2327-2336.

Mishkin, M., & Ungerleider, L. G. (1982). Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behavioural Brain Research, 6*(1), 57-77.

Moore, T., Tolias, A. S., & Schiller, P. H. (1998). Visual representations during saccadic eye movements. *Proc. Natl. Sci. USA, 95*, 8981-8984.

Morrone, M. C., Ross, J., & Burr, D. (1997). Apparent position of visual targets during real and simulated saccadic eye movements. *Journal of Neuroscience, 17*, 7941-7953.

Morrone, C., Ross, J., & Burr, D. (eingereicht). Saccades cause relativistic compression of time as well as space. *Nature*.

Müsseler, J., van der Heijden, A. H. C., Mahmud, S. H., Deubel, H., & Ertsey, S. (1999). Relative mislocalization of briefly presented stimuli in the retinal periphery. *Perception & Psychophysics, 61*(8), 1646-1661.

Müsseler, J., & van der Heijden, A. H. C. (2004). Two spatial maps contributing to perceived space: Evidence from a relative mislocalization. *Visual Cognition, 11*(2/3), 235-254.

Niemeier, M., Crawford, J. D., & Tweed, D. B. (2003). Optimal transsaccadic integration explains distorted spatial perception. *Nature, 422*(6927), 76-80.

Palmer, S. E. (1999). *Vision science - photons to phenomenology*. Cambridge, Masseachusetts: MIT Press.

Pollatsek, A., Rayner, K., & Collins, W. E. (1984). Integrating pictorial information across eye movements. *Journal of Experimental Psychology: General, 113*(3), 426-442.

Pollatsek, A., & Rayner, K. (2001). The information that is combined across fixations may be different for static and moving objects. *Psychologica Belgica, 41*, 75-87.

Purkinje, J. (1825). Über die Scheinbewegungen, welche im subjectiven Umfang des Gesichtssinnes vorkommen. *Bulletin der naturwissenschaftlichen Section der Schlesischen Gesellschaft, 4*, 9-10.

Rayner, K., McConkie, G. W., & Zola, D. (1980). Integrating information across eye movements. *Cognitive Psychology, 12*(2), 206-226.

Rayner, K., & Pollatsek, A. (1983). Is visual information integrated across saccades? *Perception & Psychophysics, 34*, 39-48.

Rensink, R. A., O`Regan, J. K., & Clark, J. J. (1997). To see or not to see: The need for attention to perceive change in scenes. *Psychological Science, 8*(5), 368-373.

Ripley, B. D. (2001). The R project in statistical computing. *MSOR Connections The newsletter of the LTSN Maths, Stats & OR Network, 1*(1), 23-25.

Ross, J., Morrone, M. C., & Burr, D. C. (1996). Suppression of the magnocellular pathways during saccades. *Behavioural Brain Research, 80*(1), 1-8.

Ross, J., Morrone, M. C., & Burr, D. C. (1997). Compression of visual space before saccades. *Nature, 386*(10), 589-601.

Ross, J., Morrone, M. C., Goldberg, M. E., & Burr, D. C. (2001). Changes in visual perception at the time of saccades. *Trends in Cognitive Sciences, 24*(2), 113-121.

Schlag, J., & Schlag-Rey, M. (1995). Illusory localization of stimuli flashed in the dark before saccades. *Vision Research, 35*(16), 2347-2357.

Sherrington, C. S. (1918). Observations on the sensual role of the proprioceptive nerve supply of the extrinsic eye muscles. *Brain, 41*, 332-343.

Sheth, B. R., & Shimojo, S. (2001). Compression of space in visual memory. *Vision Research, 41*, 329-341.

Simons, D. J., & Levin, D. T. (1997). Change blindness. *Trends in Cognitive Sciences, 1*(7), 261-267.

Simons, D. J., Franconeri, S. L., & Reimer, R. L. (2000). Change blindness in the absence of a visual disruption. *Perception, 29*(10), 1143-1154.

Simons, D. J. (2000). Current approaches to change blindness. *Visual Cognition, 7*, 1-15.

Sperry, R. W. (1950). Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *Journal of Comparative and Physiological Psychology, 43*, 482-489.

Thiele, A., Henning, P., Kubischik, M., & Hoffmann, K. P. (2002). Neural mechanisms of saccadic suppression. *Science, 29*(295), 2460-2462.

Thornton, I. M., & Fernandez-Duque, D. (2000). An implicit measure of undetected change. *Spatial Vision, 14*(1), 21-44.

Uchikawa, K., & Sato, M. (1995). Saccadic suppression of achromatic and chromatic responses measured by increment-threshold spectral sensitivity. *JOSA A: Optics, Image Science & Vision, 12*, 661-666.

Umeno, M. M., & Goldberg, M. E. (1997). Spatial processing in the monkey frontal eye field. I. Predictive visual responses. *J Neurophysiol, 78*(3), 1373-1383.

van der Heijden, A. H. C., van der Geest, J. N., de Leeuw, F., Krikke, K., & Müsseler, J. (1999). Sources of position-perception error for small isolated targets. *Psychological Research, 62*(1), 20-35.

Verfaillie, K. (1997). Transsaccadic memory for the egocentric and allcentric position of a biological-motion walker. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 23*(3), 739-760.

Volkmann, F. C., Riggs, L. A., Moore, R. H., & White, K. D. (1978). Contrast sensitivity during saccadic eye movements. *Vision Research, 18*(9), 1193-1199.

von Holst, E., & Mittelstaedt, H. (1950). Das Reafferenzprinzip (Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie). *Naturwissenschaften, 37*, 464-476.

Walker, M. F., Fitzgibbon, E. J., & Goldberg, M. E. (1995). Neurons in the monkey superior colliculus predict the result of impending saccadic eye movements. *J Neurophysiol, 73*, 1988-2003.

Wolf, W., & Deubel, H. (1993). *Enhanced vision with saccadic eye movements: An artefact due to phosphor persistence of display screens?* Paper presented at the 15 th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society, New York.

Zrenner, E. (1983). Neurophysiological aspects of color vision mechanisms in the primate retina. In J. D. Mollon & L. T. Sharpe (Eds.), *Color Vision: Physiology and Psychophysics* (pp. 195-210). London: Academic Press.

Lebenslauf

Geboren	09.05.1975 Weinheim an der Bergstraße
1994	Hochschulreife
1994-1997	Augenoptikerlehre
1997-1998	Ausübung des Berufes Augenoptik
10/1998	Beginn des Studiums Augenoptik/Optometrie an der TFH Berlin
2000/2001	20-wöchiges Praxissemester in der Augenabteilung der Schlosspark-Klink Berlin
04/2002	Abschluss der Zusatzausbildung zur Funktionaloptometristin
10/2002	Abschluss des Studiums als Dipl. Augenoptiker/Optometristin
2002-2005	Promotion an der Ludwig-Maximilian-Universität in München im Rahmen der DFG Forschergruppe (480) „Temporale Dynamik bei der visuellen Objekt- und Ereignisverarbeitung“

Veröffentlichungen:

- Koch, C. & Deubel, H. (2003). How visual landmarks affect the detection of stimulus displacement across saccades. *Perception, 32* (Suppl.), 113.
- Koch, C. (2004). *Funktional-Optometrie*. Mainz: WVAO.