

Benutzen okulo- und skelettmotorische
Zielfolgesysteme dieselben prädiktiven
Mechanismen?

Diplomarbeit in Physik

Friedemann Bunjes

Tübingen, Februar 1997

Vorwort

Es ist für mich als Physiker nicht nur deshalb reizvoll, in der Neurobiologie zu arbeiten, weil dies ein Gebiet ist, auf dem derzeit eine rege Forschungsaktivität herrscht, sondern auch, weil es die Möglichkeit bietet, über den Tellerrand „klassischer“ Sparten der Physik hinauszublicken und im interdisziplinären Dialog mit Wissenschaftlern aus einem anderen Fachgebiet fruchtbar zusammenzuarbeiten. Daß dies den Unmut einzelner auf sich zieht, die z.B. die „Qualität der physikalischen Ausbildung“ gefährdet sehen, bin ich gerne bereit, in Kauf zu nehmen.

Ich danke den Herren Prof. Dr. Peter Thier, Dr. Peter Dicke und Dr. Uwe Ilg für die wertvollen Anregungen und für die stete Bereitschaft zu Diskussion und Hilfestellung. Meiner Familie, insbesondere meiner Frau und meinen Kindern, danke ich für Geduld, Ermutigung und Ansporn. Außerdem gebührt Dank allen, die sich mir freiwillig als Versuchspersonen ausgeliefert haben (Ich weiß, es gibt schönere Freizeitbeschäftigungen ...).

Ich erkläre, daß ich diese Arbeit selbständig verfaßt habe und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Friedemann Bunjes, Februar 1997

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	4
1.1	Signalverarbeitung im Gehirn	4
1.2	Vorversuche	13
1.2.1	Folgebewegungen von Arm und Kopf	14
1.2.2	Elektrookulographie (EOG)	16
2	Zielfolgeexperimente	19
2.1	Methoden	19
2.1.1	Verwendete Reize	19
2.1.2	Versuchsaufbau	21
2.1.3	Versuchsablauf	22
2.1.4	Datenerfassung	24
2.1.5	Datenauswertung	28
2.2	Ergebnisse	37
2.2.1	Kohärenzen	40
2.2.2	Latenzen	45
2.2.3	Geschwindigkeitsfehler	49
2.2.4	Spektren	49

2.2.5	Korrelationen	64
3	Modellierung eines Prädiktors	68
3.1	Methoden	68
3.1.1	Neuronales Netz	69
3.1.2	Erweiterung des CEHT-Modells: PCEHAT-Modell	73
3.2	Simulationsergebnisse	74
3.2.1	Latenz, Kohärenz und vmse	74
3.2.2	Spektren	76
3.2.3	Reaktion auf ein Signal bandbegrenzten weißen Rauschens	79
4	Diskussion	83
4.1	Methodendiskussion	83
4.1.1	Fehlerabschätzung	83
4.1.2	Maße für die Güte von Folgebewegungen	84
4.2	Rekapitulation der Problemstellung	86
4.3	Interpretation der Ergebnisse	87
4.3.1	Zielfolgeexperimente	87
4.3.2	Modellierung	98
4.4	Perspektiven	101

Kapitel 1

Einleitung

1.1 Signalverarbeitung im Gehirn

Auf verschiedenen Ebenen wird versucht, Hinweise auf die Mechanismen der Signalverarbeitung im zentralen Nervensystem zu erhalten. Neben den neuroanatomischen Verfahren, die den strukturellen Aufbau des Gehirns erhellen, gibt es eine Reihe von Methoden, die es erlauben, Aussagen über funktionelle Aspekte zu machen. In der Elektrophysiologie wird die elektrische Aktivität von Nervenzellen gemessen. Dies geschieht einerseits an lebenden Gehirnschnitten, andererseits an intakten Gehirnen in Verbindung mit speziellen Aufgabenstellungen, die die Tiere zu bewältigen haben. Man versucht, in verschiedenen Teilen des Gehirns Zellen zu finden, die in definierten Verhaltenssituationen ansprechen (z.B. Zellen, deren elektrische Aktivität mit der Geschwindigkeit eines Blickzieles in eine bestimmte Richtung korreliert). Durch geschicktes Design von Experimenten und Abfragen subjektiver Eindrücke von Testpersonen versucht die Psychophysik Funktionsweisen von neuronalen Systemen zu ergründen. In aller Regel wird versucht, die gewonnenen Erkenntnisse anhand von Modellen zu erklären, die zwar, wie immer, mit Idealisierungen einhergehen, jedoch sehr oft auch Anregungen für weitere und genauere Experimente und Fragestellungen geben. Solche Modelle lassen sich mathematisch formulieren und, da sie meist für

eine analytische Lösung zu komplex sind, nur numerisch lösen. Manche Modellparameter sind variabel und gestatten damit eine Anpassung der Simulations- an die Versuchsergebnisse. Gelingt eine solche Anpassung nicht, so weiß man, daß (und im günstigsten Fall auch wo) das Modell geändert werden muß. Durch dieses Wechselspiel von Simulation und Experiment hofft man das Wissen um das, was im Gehirn vor sich geht, zu erweitern.

Invasive elektrophysiologische Experimente können an Menschen (abgesehen von einzelnen, klinisch begründeten intraoperativen Ableitungen) nicht vorgenommen werden. Im Rahmen der Psychophysik gibt es daher nur die Möglichkeit, Eindrücke von Versuchspersonen abzufragen, oder ihre motorischen Reaktionen auf definierte Reize genau zu messen. Welche der beiden Möglichkeiten man wählt, hängt von der jeweiligen Fragestellung ab. Ein Befragen der Probanden ergibt vor allem Auskünfte über die Wahrnehmung. Durch direkte Messung der motorischen Reaktionen kann man darüber hinaus hoffen, Antworten auf Fragen, die die Erzeugung dieser Bewegungen betreffen, zu bekommen. Diese letztere Methodik, die man „messende Verhaltensforschung“ nennen kann, habe ich im ersten Teil meiner Arbeit benutzt (Kapitel 2). Im zweiten Teil (Kapitel 3) habe ich Simulationen durchgeführt, um eine theoretische Reproduktion der praktischen Versuchsergebnisse zu versuchen.

In vielen Situationen des Alltags führen Menschen kombinierte Augen-, Hand- und Kopfbewegungen aus. Die meisten dieser Bewegungen dienen der Orientierung und Fortbewegung im Raum. Außerdem machen wir Greif- und Zeigebewegungen, um zum Beispiel Gegenstände zu ergreifen oder darauf hinzuweisen. Darüberhinaus treten jedoch auch Zielfolgebewegungen auf. Ein Beispiel dafür sind die Bewegungen eines Bogenschützen, der mit seinem Blick und dem Arm, der den Bogen hält, ein bewegtes Ziel anvisiert. Die glatten Augenfolgebewegungen sind als eigene Klasse von Augenbewegungen bekannt, die dazu dienen, bewegte Objekte auf der Fovea, dem Teil der Netzhaut, der am dichtesten mit Sehzellen besetzt ist, abzubilden.

Bewegt sich außer den Augen auch der Kopf, so ergibt sich die Geschwindigkeit¹ des Blickes im Raum aus der Summe von Augen- und Kopfgeschwindigkeit. Eine korrekte Folgebewegung mit der Hand läßt sich nur ausführen, wenn die Bewegung des Ziels wahrgenommen wird. Diese Wahrnehmung wird verbessert, wenn das Ziel mit dem Blick erfaßt wird. Bei einer Zielfolgebewegung wie im obigen Beispiel nutzt das Gehirn eine Reihe von Signalen, die von sensorischen Eingängen (visuell über die Netzhaut, propriozeptiv über Nervenzellen in den Muskeln, vestibulär über das Gleichgewichtsorgan im Innenohr, auditorisch über die Ohren, u.a.) stammen. Zur korrekten Ausführung der Bewegung müssen die Muskeln in Auge, Hals und Arm in genau abgestimmter Weise aktiviert werden. Die sensorischen Eingangssignale müssen also in geeignete Muskelreizungen transformiert werden. Für Augenfolgebewegungen bedeutet dies, daß die auf der Netzhaut registrierten Reize in Signale umgewandelt werden müssen, die die Augenmuskeln dazu veranlassen, die Augäpfel mit der richtigen Winkelgeschwindigkeit in die richtige Richtung zu drehen.

Auf einer abstrakten, vereinfachenden Ebene gibt es zwei prinzipiell denkbare Möglichkeiten, sensorische Eingänge (visuell, propriozeptiv, vestibulär, usw.) und motorische Ausgänge (dies können Nervenstränge sein, die einzelne Muskeln anregen, aber auch solche, die einen ganzen Bewegungsablauf auslösen) zu verbinden. Sie sind in Abbildung 1.1 dargestellt. Nimmt man an, jeder der S Eingänge wäre mit jedem der M Ausgänge verbunden, so benötigte das System $S \cdot M$ Verbindungen. Es ist aber auch denkbar, daß die Eingangssignale zunächst zu einer Zwischenstufe führen, wo sie z.B. dazu benutzt werden können, eine interne Repräsentation des wahrgenommenen Raumes zu erzeugen. Die erforderlichen Motorkommandos könnten mit Hilfe einer solchen Repräsentation erzeugt werden. Die Zahl der Verbindungen zwischen Ein-, Ausgängen und Zwischenstufe wäre dann $S + M$, also i.a. kleiner als im ersten Fall. Nimmt man an, die signalverarbeitenden Strukturen seien daraufhin optimiert, möglichst wenig Verbindungen zu haben, dann erscheint eine

¹In dieser Arbeit ist mit „Geschwindigkeit“ immer die Winkelgeschwindigkeit gemeint.

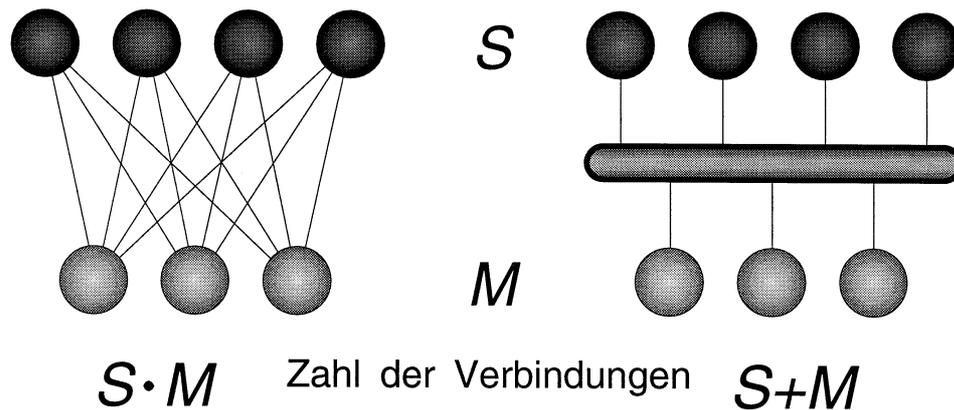


Abbildung 1.1: Zwei Möglichkeiten der Umwandlung sensorischer Eingangs- in motorische Ausgangssignale. Eine gemeinsame Verarbeitung der Eingänge reduziert i.a. die Zahl der nötigen Verbindungswege.

zentrale Verarbeitung in einer Zwischenstufe als wahrscheinlich. Andererseits ist eine dezentrale Organisation eher in der Lage, spezielle Eigenschaften der Systeme, etwa unterschiedliche interne Verzögerungen, aber auch den unterschiedlichen Einfluß willkürlicher Signale, zu berücksichtigen. Eine zum Teil separate Verarbeitung ergibt sich außerdem schon aus den unterschiedlichen Aufgaben der Teilsysteme (z.B. Wahrnehmung, Orientierung, Fortbewegung, Zeigen und Greifen).

Es stellt sich also die Frage, ob die Motorkommandos verschiedener motorischer Systeme (z.B. für Folgebewegungen von Auge, Kopf, Arm) auf einer zentralen Verarbeitungsstufe basieren und in welchem Maß die einzelnen Systeme unabhängig voneinander arbeiten. Den Grad der gemeinsamen Signalverarbeitung kann man mit Hilfe eines Mechanismus bestimmen, der möglicherweise Teil einer solchen Stufe ist. Die Prädiktion ist ein solcher Mechanismus. Was genau hat man unter dem Begriff Prädiktion zu verstehen? Würde man ihn wörtlich übersetzen, so müßte man annehmen, ein Mensch, der prädiktiv handelt, sei wirklich in der Lage, die Bewegung eines visuellen Ziels vor auszusehen. Dies ist aber mit dem Kausalitätsprinzip nicht

vereinbar. Prädiktion im hier gegebenen Zusammenhang bedeutet die Verkürzung von Reaktionszeiten durch Verbesserung der Voraussagen über das zukünftige Verhalten eines Reizes (Deno [14]). Besteht die Aufgabe eines Probanden zum Beispiel darin, einer Pendelschwingung mit Augen oder Hand zu folgen, so wird er nach kurzer Zeit in der Lage sein, der Bewegung ohne zeitliche Verzögerung zu folgen. Dies geht nur, weil er gelernt hat, die zu erwartende Position des Pendels vorherzusehen und damit die Zeitspanne, die er zur Aufnahme, Weiterleitung und Verarbeitung der visuellen Signale benötigt, auszugleichen. Üblicherweise wird in Laborversuchen kein Pendel als visuelles Ziel benutzt, sondern ein Lichtpunkt auf einem Schirm, der sich auch in weniger gleichmäßiger Weise bewegen läßt. Die Versuchsperson sitzt vor dem Schirm und wird aufgefordert, der Bewegung des Punktes mit dem Blick (und/oder dem Arm) zu folgen.

Die zahlreichen vorliegenden Arbeiten zur Prädiktion bei glatten Augenfolgebewegungen unterscheiden sich u.a. in der Art, wie der Lichtpunkt bewegt wurde und in der Auswertung der gewonnenen Daten. Daß das glatte Augenfolgesystem unter Umständen stark prädiktiv arbeitet, zeigen Experimente, bei denen während einer periodischen (sinusförmigen) Zielbewegung die Zielposition nicht mehr vorgegeben, sondern durch die aktuelle Augenposition bestimmt wird (Fovea-Stabilisation). Bei einer Frequenz von 0,85 Hz und einer Maximalgeschwindigkeit von $18^\circ/\text{s}$ wurde nach Beginn der Stabilisation noch fast eine halbe Schwingung ausgeführt, bevor eine Dämpfung auftrat (van den Berg [9]). Mehrere Autoren wiesen Prädiktion bei glatten Augenfolgebewegungen auch durch fortgesetzte Folgebewegungen nach plötzlichem Auslöschen des visuellen Ziels nach (Hammerton und Tickner [20], Flowers [17], Eckmiller und Mackeben [16], Whittaker und Eaholtz [45] und Becker und Fuchs [9]). Auch bei unbewußt ausgeführten optokinetischen Augenbewegungen, bei denen eine Folgebewegung durch Bewegung eines visuellen Panoramas ausgelöst wird, ist Prädiktion möglich (Ohashi, Barnes [37] und Barnes, Ruddock [7]). Dabei fixiert die Versuchsperson einen imaginären Punkt, während großflächige Strukturen (Streifen-

oder Punktmuster) im Hintergrund bewegt werden. Die Augen bewegen sich dann aufgrund des „Optokinetischen Effektes“ in Richtung des Hintergrundes. Daß bei diesen Augenbewegungen ebenfalls Reaktionszeiten verkürzt werden können, läßt den Schluß zu, daß Prädiktion ein Mechanismus ist, der nicht oder nur wenig einem willkürlichen Einfluß unterliegt. In der Arbeit von Ohashi und Barnes [37] wurden glatte Augenfolgebewegungen unter Verwendung von Rampenbewegungen² untersucht. Die Startzeiten waren, ebenso wie die Geschwindigkeiten der Reize, entweder zufällig oder vorhersehbar. Hierbei wurde deutlich, daß sowohl die Rate des Auftretens, als auch die Geschwindigkeit des Blickziels gespeichert wird und dann dazu dient, die Reaktionszeiten auszugleichen. Deno [14] zeigte, indem er das Blickziel entsprechend verschiedener Funktionen (Dreieck, Sinus, Sinus-Mischung, Schmalband- und Breitband-Rauschen) bewegte, daß sich Prädiktion bei glatten Augenfolgebewegungen grob in zwei Klassen einteilen lassen. Die erste Art Prädiktion ist ein Prozeß, der in relativ kurzer Zeit (bis einige hundert ms) erfolgt. Sie basiert auf einer Extrapolation der momentanen Zielgeschwindigkeit und ihrer Ableitungen. Diese Kurzzeitmechanismen sind besonders bei glatten Zielbewegungen, die keine deutliche Rhythmizität besitzen, von Vorteil. Bei periodischen Reizen wie der Dreiecksfunktion hingegen ermöglichen die Mechanismen der zweiten Kategorie, die über einen längeren Zeitraum (bis mehrere Sekunden) Zielinformationen speichern können, eine exaktere Folgebewegung, d.h. kürzere Reaktionszeiten. Solche Zielinformationen können zum Beispiel Nulldurchgänge von Zielort oder -geschwindigkeit sein. Voraussetzung für diese Mechanismen ist, daß das System diese charakteristischen Informationen detektieren und speichern kann. Für beide Arten von Prädiktion gibt es Modelle, die in Abschnitt 3.1 behandelt werden. Bei den in dieser Arbeit verwendeten Zielbewegungen (Sinus-Mischungen), die sowohl glatt, als auch rhythmisch sind, kommen sicher beide Mechanismen zum Tragen. Das schrittweise Erhöhen der

²Bei einer Rampenbewegung bewegt sich das visuelle Ziel zeitlich linear in konstanter Richtung über einen bestimmten Winkelbereich hinweg.

Bandbreite der Zielbewegung (s. 2.1.1) führt dazu, daß aufgrund der geringer werdenden Periodizität vor allem die Mechanismen der zweiten Art weniger effektiv arbeiten können. In verschiedenen früheren Arbeiten wurden solche Zielbewegungen schon benutzt, um glatte Augenfolgebewegungen zu analysieren (Michael und Jones [34], Yasui und Young [46], Barnes und Ruddock [7]). Dabei berechneten die Autoren die Fouriertransformierten der Augen- und der Stimulusposition $f_a(\omega)$ und $f_s(\omega)$. Aus diesen läßt sich das Amplitudenverhältnis $|f_a|/|f_s|$ und die Phasendifferenz $\phi_a(\omega) - \phi_s(\omega)$ (wobei ϕ der Winkel ist, den der komplexe Vektor f mit der reellen Achse bildet) je Frequenz ermitteln. Eine negative Phasendifferenz bedeutet dann eine zeitliche Verzögerung der Augenbewegung gegenüber der Zielbewegung. Es zeigten sich unter anderem negative und mit der Frequenz abnehmende Phasendifferenzen und abnehmende Amplitudenverhältnisse bei Frequenzen oberhalb 0,5 Hz.

Zum prädiktiven Verhalten der Skelettmotorik, insbesondere von Kopf- oder Armbewegungen, sind weniger Arbeiten als zu dem der Okulomotorik veröffentlicht worden. Bewegungen des Armes oder des Kopfes sind wesentlich komplizierter als Augenbewegungen. Beispielsweise sind für die Bewegung der Augäpfel nur sechs Muskeln je Auge vorhanden, während Bewegungen von Kopf und Arm auf Aktionen einer vielfach größeren Zahl von Muskeln basieren. Ein Unterschied bei Zielfolgebewegungen von Kopf und Arm ist, daß der Kopf die Position der Augen im Raum und damit den Blick mitbestimmt. Man findet, daß die Reaktionen des Blickes, also der Summe aus Augen- und Kopfposition, nicht im gleichen Maße stereotyp wie die der Augen sind, weil die Kopfbewegungen eine höhere Variabilität aufweisen. Die Variabilität des Blickes nimmt ab, je mehr der Kopf prädiktiv bewegt wird (Zangemeister und Stark [47]). Möglicherweise wird bei der Erzeugung prädiktiver Kopfbewegungen ein Bewegungsmuster gebildet, welches die Variabilität einschränkt. Eine besondere Bedeutung bei kombinierten Auge-Kopf-Bewegungen hat der „vestibulookuläre Reflex“ (VOR), eine Steuerung der Augenmuskeln durch das Gleichgewichtssystem,

der die Augen im Raum stabilisiert. Im Vestibularapparat befinden sich Sensoren, die Rotationsbeschleunigungen des Kopfes detektieren und in neuronale Signale umwandeln. Diese Signale lösen eine Aktivierung der Augenmuskeln aus, die bewirkt, daß die Augen sich entgegengesetzt zum Kopf drehen und dadurch die Augen- und Blickrichtung im Raum konstant bleibt. Dies ist wichtig für die Wahrnehmung einer stationären Umgebung, zum Beispiel wenn es darum geht, während der Bewegung des Kopfes einen entfernten Punkt fixieren zu können. Ist der Kopf an einer Zielfolgebewegung beteiligt, dann muß dieser Reflex unterdrückt werden, damit der Blick auf das sich bewegende Ziel gerichtet werden kann. Was die Unterdrückung bewirkt, ist strittig. Es könnte ein Signal des Augenfolgesystems oder ein organisatorisch höher angesiedelter Mechanismus dafür verantwortlich sein. Gresty und Leech [19] zeigten, daß bei der Verfolgung sinusförmiger Zielbewegungen, deren Frequenz 1 Hz übersteigt, der VOR nicht mehr vollständig unterdrückt wird. Das Defizit in der Folgebewegung wird durch Sakkaden³ ausgeglichen. Auch McKinley und Peterson [33] sowie Barnes und Lawson [6] fanden, daß die VOR-Unterdrückung zwischen 0,5 und 1,5 Hz stark abfällt, was sich in einem Absinken des Amplitudenverhältnisses und der Phasendifferenz zeigte. McKinley und Peterson sind der Auffassung, daß weniger ein Signal der Augenfolgebewegung, als eine auf Prädiktion basierende Modulation des Verstärkungsfaktors des VOR für seine Unterdrückung sorgt. Ebenfalls für eine gemeinsame neuronale Verarbeitung sprechen die Ergebnisse von Barnes und Grealy [5], die Ähnlichkeiten in den prädiktiven Eigenschaften von VOR und glatten Augenfolgebewegungen fanden. Es wäre denkbar, daß okulomotorische Systeme und VOR-Modulation auf die gleichen prädiktiven Mechanismen zugreifen. Die genannten Beispiele zeigen, daß die Prädiktion als möglicher gemeinsamer Mechanismus verschiedener sensomotorischer Systeme (z.B. für Kopf- und Augenbewegung) diskutiert wird.

³Sakkaden sind schnelle, ballistische Augenbewegungen mit Geschwindigkeiten von bis zu 1000°/s.

Die Rolle der Prädiktion bei Folgebewegungen des Armes wurde bisher noch weniger untersucht als bei Kopfbewegungen. Im allgemeinen wird sie mit Hilfe des Begriffs „Motorprogramm“ beschrieben: Dabei wird davon ausgegangen, daß es fest gespeicherte Bewegungsmuster gibt, die abgerufen und dabei den Gegebenheiten angepaßt werden können. Solche abgerufenen Muster könnten einer periodischen, visuellen Zielbewegung wegen der geringeren Verzögerung exakter als ein einfacher Fehler-Korrektur-Mechanismus, der die Armposition oder -geschwindigkeit aufgrund der aktuellen Differenz zur Zielposition oder -geschwindigkeit verändert, folgen, weil sie, einmal aktiviert, weniger Zeit zur Reizaufnahme und -leitung benötigen würden. Durch Übung ließe sich die Zahl der verfügbaren Programme vergrößern, das korrekte Programm schneller abrufen und konsistenter ausführen (Poulton [38]). Beide genannten Mechanismen, die Fehlerkorrektur und die Motorprogramme lassen sich den bei den Augenfolgebewegungen eingeführten Prädiktions-Klassen zuordnen: Eine momentane Korrektur von Armposition oder -geschwindigkeit arbeitet auf kurzen, das Abstimmen von Motorprogrammen hingegen eher auf längeren Zeitskalen. Daß die Ausführung von skelettmotorischen Bewegungen in Wirklichkeit nicht rein ballistisch abläuft, sieht man daran, daß die Armbewegung bei der Ausführung von Zeigebewegungen auf eine Änderung der Zielposition „im Flug“ reagiert (Georgopoulos et al. [18]). Van Donkelaar [42] untersuchte Armbewegungen in Reaktion auf rampenförmige Stimulusbewegungen, deren Geschwindigkeiten vorhersehbar waren oder aber nicht. Der Beginn der Bewegungen war identisch für die nicht vorhersehbaren, deutlich unterschiedlich aber für die erlernbaren Stimuli, was beweist, daß auch bei Armbewegungen ein Ausgleichen der Reaktionszeiten und damit Prädiktion möglich ist. Dieses Verhalten ähnelt dem von glatten Augenfolgebewegungen mit dem Unterschied, daß eine höhere Zeit zur Umwandlung der visuellen Signale in eine motorische Aktion (170 ms statt 100 ms beim Auge) ermittelt wurde. Koken und Erkelens [26] untersuchten mit sinusförmigen und pseudo-zufälligen (Sinus-Mischungen) Zielbewegungen, ob eine Folgebewegung der Hand Einfluß auf die Au-

genfolgebewegungen hat. Bei sinusförmiger Zielbewegung mit Frequenzen oberhalb 1 Hz enthielten die Augenbewegungen mehr und größere Sakkaden, wenn die Hand keine Folgebewegung ausführte. Bei pseudo-zufälliger Zielbewegung verschwand der Unterschied zwischen den Versuchen mit und ohne Handbewegung. Dies ist ein Hinweis darauf, daß prädiktive Mechanismen zu einer Kopplung der Bewegungen unterschiedlicher Folgesysteme führen könnten. Die zeitlichen Verzögerungen betragen 8 ms bei sinusförmiger und 200 ms bei pseudo-zufälliger Zielbewegung. Dies zeigt, daß auch bei Folgebewegungen des Armes die Fähigkeit, durch Prädiktion die Folgequalität zu verbessern, abnimmt, sobald die Zielbewegung komplexer wird. Arbeiten, die sich mit der Prädiktion bei kombinierten Auge-, Kopf- und Armbewegungen beschäftigen, sind mir nicht bekannt.

Soweit der Blick in die Literatur zum Thema „Prädiktion bei Folgebewegungen von Augen, Kopf und Arm“. Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß sinusförmige Stimulusbewegungen mit Frequenzen zwischen 0,5 und 1,5 Hz geeignet sind, um bei den Zielfolgesystemen von Auge, Arm und Kopf den für prädiktives Verhalten kritischen Bereich abzudecken. Die Erforschung des Versagens der prädiktiven Mechanismen verschiedener Zielfolgesysteme bei zunehmend komplizierter Zielbewegung könnte charakteristische Unterschiede oder Gemeinsamkeiten zutage fördern. Möglicherweise lassen diese dann Schlüsse über den Grad der gemeinsamen bzw. getrennten neuronalen Signalverarbeitung zu. Dies ist die zentrale Idee, die den Versuchen im ersten Teil dieser Arbeit zugrunde liegt.

1.2 Vorversuche

Als das System zur Arm- und Kopfbewegungsmessung (s. 2.1.4) in Betrieb genommen wurde, ergab sich die Möglichkeit, ein Experiment durchzuführen, welches mit den in Kapitel 2 beschriebenen Versuchen nur indirekt zu tun hat. Weil es die Prädiktion bei Folgebewegungen von Arm und Kopf aber deutlich zeigt, soll es hier be-

schrieben werden. Außerdem werde ich noch kurz auf die Probleme eingehen, die sich bei dem Versuch, die Augenbewegungen elektrookulographisch zu erfassen, ergaben.

1.2.1 Folgebewegungen von Arm und Kopf

Bahill [1] fand, daß das glatte Augenfolgesystem in der Lage ist, die Bewegung visueller Ziele, deren Geschwindigkeitsfunktion stetige, aber nicht differenzierbare Punkte enthält (dies sind z.B. die „Knicke“ einer Dreiecksfunktion), zu erlernen. Mit Hilfe des Systems zur Arm- und Kopfbewegungsmessung (s. 2.1.4) versuchte ich zu überprüfen, ob diese Fähigkeit bei Folgebewegungen des Armes und Kopfes ebenfalls vorhanden ist. Der Versuchsaufbau glich dem in Abschnitt 2.1.2 geschilderten. Insbesondere war der Raum so dunkel, daß der Proband die folgende Hand nicht sehen konnte. Der Proband bekam die Instruktion, dem Lichtpunkt mit ausgestrecktem Arm möglichst exakt hinterherzuzeigen und dabei den Kopf auf das Ziel auszurichten. Abbildung 1.2 zeigt den aus Parabelstücken zusammengesetzten Zeitverlauf der Zielposition, dessen Ableitung nach der Zeit (Geschwindigkeit) eine Dreiecksfunktion ist.

Die eindimensionale Kopf- und Handgeschwindigkeit wurde aus den dreidimensionalen Meßdaten wie in Abschnitt 2.1.5 beschrieben errechnet. Beide erreichten nach weniger als einem Zyklus eine Latenz von nahezu Null, was zeigt, daß das dreieckförmige Geschwindigkeitsmuster erlernt wurde. Damit war nachgewiesen, daß die Fähigkeit, prädiktive Folgebewegungen in dieser Art und Weise auszuführen, bei allen der hier behandelten Folgesysteme (Augen, Kopf und Arm) vorhanden ist.

Bei diesen Vorversuchen stellte sich heraus, daß die Folgebewegungen genauer, d.h. mit weniger zeitlicher Verzögerung ausgeführt werden können, wenn der Proband seine folgende Hand sehen kann und damit in der Lage ist, über visuelle Rückkopplung den Abstand zwischen Ziel und Hand zu minimieren. Bei sichtbarer Hand bilden die retinalen Signale über den Hand-Ziel-Abstand eine zusätzliche Informa-

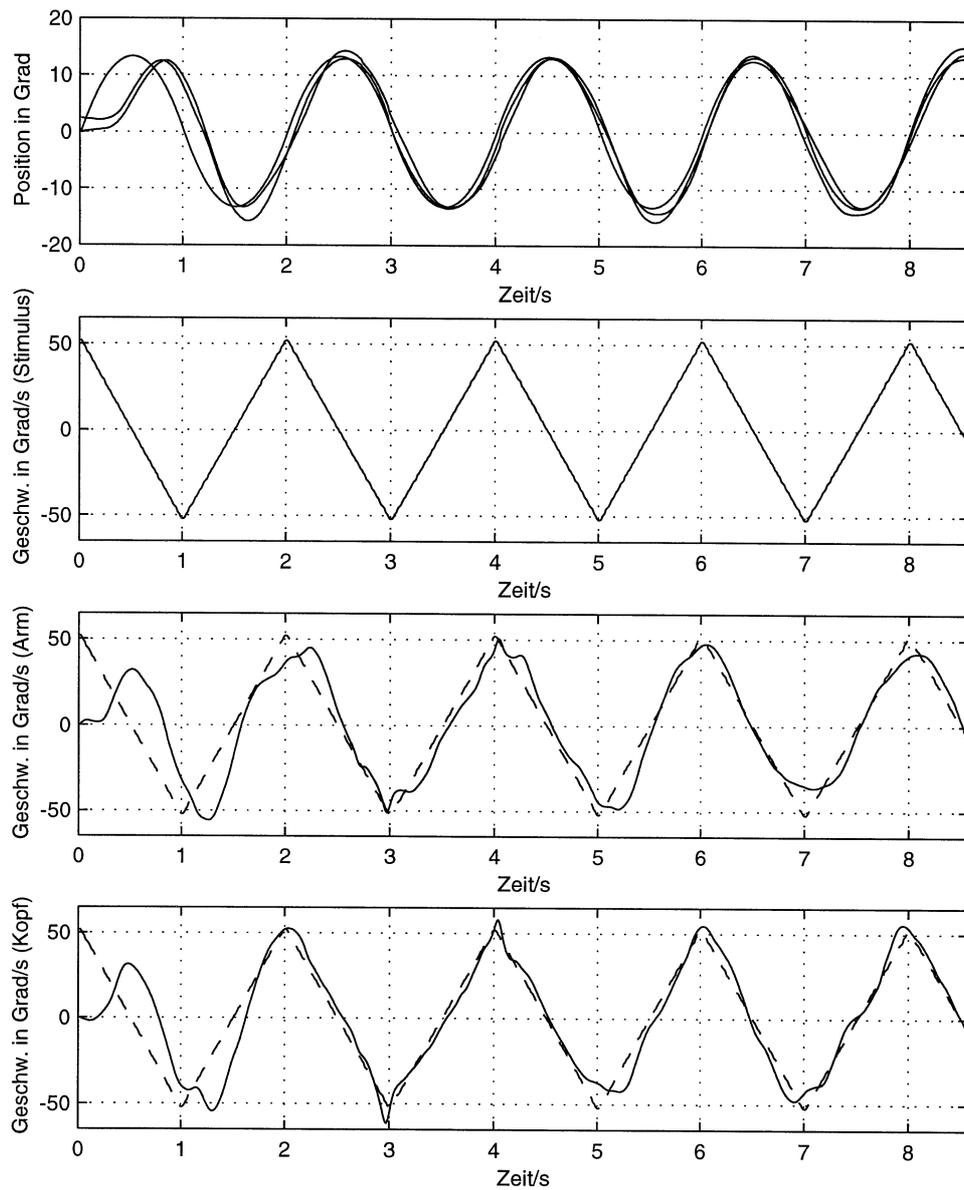


Abbildung 1.2: v.o.n.u.: 1. Stimulus-, Hand- und Kopfposition (im selben Diagramm), 2. Stimulusgeschwindigkeit, 3. Armgeschwindigkeit (Stimulusgeschwindigkeit gestrichelt), 4. Kopfgeschwindigkeit. Die Folgesysteme von Arm und Kopf sind in der Lage, eine Geschwindigkeitsspur zu erlernen, die stellenweise nicht differenzierbar ist. Außerdem verschwindet die Latenz fast vollständig.

tion, die benutzt werden kann, um die Folgebewegung zu optimieren. Diese Fehler-Minimierungsstrategie erfüllt aber nicht die eingangs gegebene Definition der Prädiktion als Verkürzung von Reaktionszeiten durch Verbesserung der Vorhersage des zukünftigen Verhaltens eines Reizes. Daher war es zur Untersuchung der Prädiktion bei Folgebewegungen des Armes von Vorteil, diese visuelle Rückkopplung auszuschließen. Die weiter unten beschriebenen Experimente fanden deshalb in einem abgedunkelten Raum statt, der es den Versuchspersonen unmöglich machte, ihre Hand zu sehen.

1.2.2 Elektrookulographie (EOG)

Nachdem die Hand- und Kopfmessungen brauchbare Daten geliefert hatten, benötigte ich ein System zur Messung von Augenbewegungen. Mit großer Genauigkeit lassen sich glatte Augenfolgebewegungen beim Menschen mit der sogenannten „search-coil-Methode“ registrieren. Dabei wird auf den Augapfel des Probanden eine Kontaktlinse aufgebracht, die eine konzentrische Spule enthält. Diese dient als Antenne für hochfrequente, elektromagnetische Wechselfelder, die mit unterschiedlichen Frequenzen entlang der drei Raumrichtungen eingestrahlt werden. Das mit der Spule empfangene Signal enthält dann Informationen über die vertikale und horizontale Augenposition. Die Vorteile dieses Verfahrens sind vor allem seine Genauigkeit über einen großen Winkelbereich, sein hohes Signal-zu-Rausch-Verhältnis und seine Unabhängigkeit gegenüber Lidschlüssen. Die Spulen-Methode kam allerdings, weil sie mit erhöhtem medizinischen Aufwand (Betäubungsmittel) und mit Risiken für die Hornhaut verbunden ist, bei mir nicht zum Einsatz.

Ich versuchte zuerst, die Augenbewegungen elektrookulographisch zu erfassen. Hierbei wird die Tatsache ausgenutzt, daß jeder Augapfel ein elektrischer Dipol ist. Ursache dafür ist eine Potentialdifferenz zwischen Cornea (Hornhaut) und Retina, die an der Cornea positiv ist und etwa 1 mV beträgt. Der Betrag dieser Potential-

differenz hängt von einer Reihe von Faktoren ab (u.a. Temperatur und Beleuchtung, Carpenter [12]). Sie verursacht im umliegenden Gewebe ein elektrisches Feld, welches mit der Augenposition variiert. Die Messung der Potentialdifferenzen zwischen einer Referenzelektrode (die zum Beispiel auf der Stirn klebt) und zwei Elektroden an den Schläfen ergibt ein Signal, welches von der horizontalen Augenposition abhängt. Um Änderungen des Hautwiderstandes zu minimieren, wird zwischen Elektroden und Haut eine leitfähige Paste eingebracht und eine Weile gewartet, bis sich das Signal stabilisiert. Das Elektrookulogramm ist weithin unabhängig von Kopfbewegungen und Lidschlüssen. Andererseits weist es jedoch den gravierenden Nachteil auf, daß das Signal aufgrund des veränderlichen Hautwiderstandes und der anderen, die Potentialdifferenz beeinflussenden Faktoren nicht stabil ist und daher driftet. Abbildung 1.3 faßt Messungen zusammen, die ich zur Erprobung der Tauglichkeit des EOG ausführte. Die Ergebnisse veranschaulichen die Instabilität des Signals. Weil ich aber über eine Zeitspanne von mindestens einer Minute ein stabiles Signal brauchte, konnte ich auch das EOG nicht benutzen. Die Driftprobleme beim EOG sind bekannt und z.B. in Carpenter [12] erläutert. Ein weiterer Nachteil des EOG ist sein ungünstiges Signal-zu-Rausch-Verhältnis.

Ich entschloß mich daher, ein System zur Augenbewegungsmessung zu bauen, das auf einem optischen Prinzip basierte. Es wird in Abschnitt 2.1.4 beschrieben.

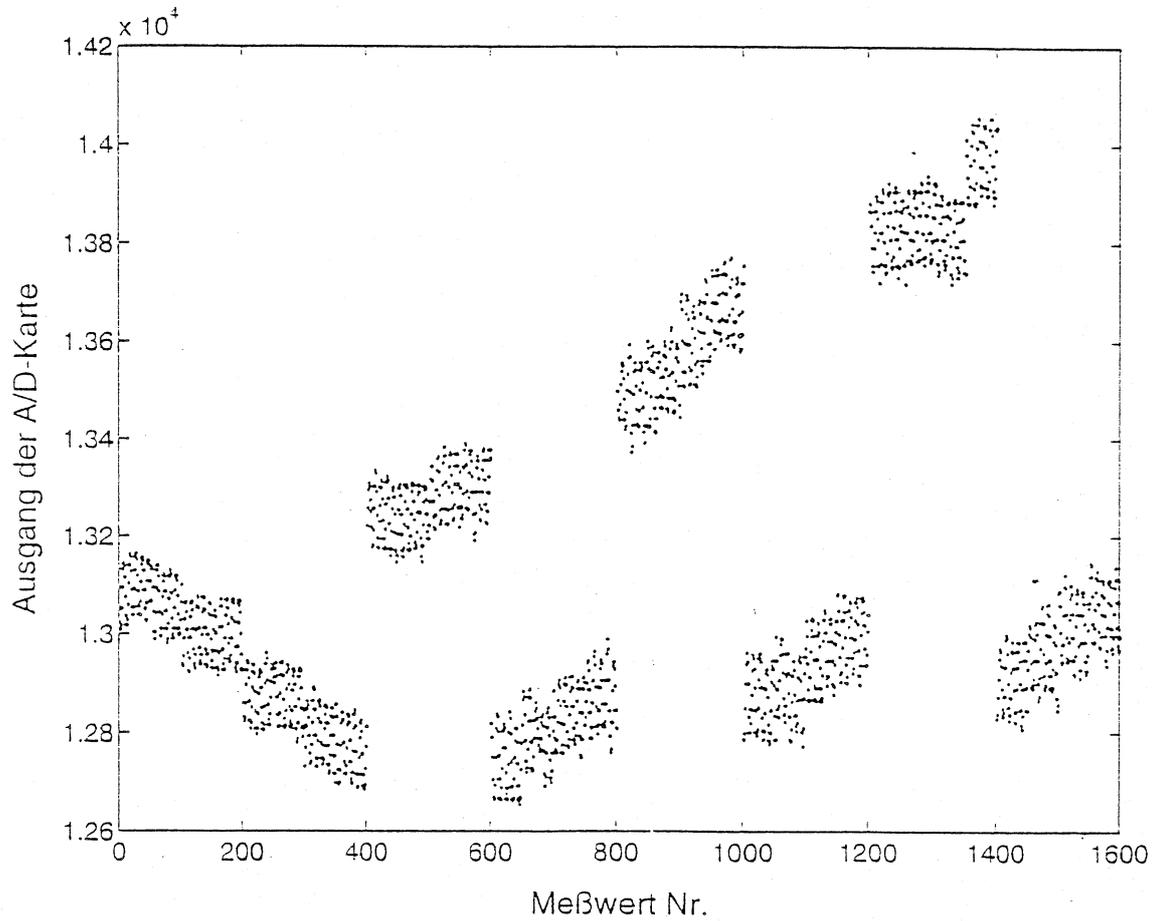


Abbildung 1.3: Driftprobleme beim EOG. Jeder Punkt entspricht einem Meßwert. Die Meßrate beträgt 250 Hz. Die Punktwolken sind Meßwerte für Blickrichtungen von $\pm 3^\circ$, $\pm 6^\circ$, $\pm 9^\circ$, und $\pm 12^\circ$. Die Abschnitte bis zur Fixation des Ziels sind weggelassen. Man beachte auch das beträchtliche Rauschen.

Kapitel 2

Zielfolgeexperimente

2.1 Methoden

2.1.1 Verwendete Reize

Es sind vielerlei Funktionen denkbar, die, wenn man einen visuellen Stimulus danach bewegt, aufgrund ihrer Rhythmizität prädiktive Bewegungen herausfordern: Rechteckfunktion (hin- und herspringender Punkt), Dreieckfunktion (Punkt kehrt plötzlich um), Parabelstücke, Stücke von Polynomen höherer Ordnung, Sinusfunktionen (ähnlich einer Pendelschwingung), etc. Zur Untersuchung von Folgebewegungen ist die Rechteckfunktion nicht sehr geeignet, weil keine glatte Fortbewegung gegeben ist. Möchte man herausfinden, wie die Fähigkeit nachläßt, interne Verzögerungen durch prädiktive Bewegungen auszugleichen, so ist es zweckmäßig, eine Zielbewegung mit variabler Prädiktibilität zu verwenden, die in etwa den kritischen Bereich abdeckt. Bei den Sinusfunktionen ist, im Vergleich zu den anderen genannten Funktionen, die Variation der Prädiktibilität, oder, anders gesagt, die Variation der Komplexität relativ problemlos zu bewerkstelligen. Man bildet eine Summe von Sinus-Funktionen, die sich in der Frequenz unterscheiden. Welche Rolle die beteiligten Frequenzen bei Augenfolgebewegungen spielen, wurde von Barnes und

Ruddock [7] eingehend untersucht. Sie kamen u.a. zu dem Ergebnis, daß das Nachlassen der Folgequalität vor allem vom Abstand der höchsten Frequenzkomponente zu den anderen, niedrigeren, abhängt. Je größer der Abstand ist, desto kleiner sind Amplitudenverhältnis und Phasendifferenz der kleinen Frequenzanteile. Für Folgebewegungen des Blickes, also Folgebewegungen, an denen sowohl die Augen als auch der Kopf beteiligt sind, wurden die Reaktionen auf Sinus-Mischungen von Barnes und Lawson [6] untersucht. Hier fand man eine Abnahme des Amplitudenverhältnisses von 0,95 auf 0,66 (Mittelwerte) bei den niedrigen beteiligten Frequenzen, sobald die höchste von 0,4 Hz auf 1,56 Hz anstieg. In der folgenden Definition der Prädiktibilität wird versucht, diese Ergebnisse zu berücksichtigen. Ich verwendete eine Mischung von fünf Sinusfunktionen, deren höchster Frequenzanteil sich mit abnehmender Prädiktibilität erhöht und von den anderen Komponenten entfernt. Einer zunehmenden Prädiktibilität entspricht eine abnehmende Komplexität der Funktion. Der Parameter k soll ein Maß für diese Komplexität (und damit gleichzeitig für die Prädiktibilität) sein: $k = 0$ entspricht einer einzigen Sinusfunktion ($f = 0,5$ Hz), also einer niedrigen Komplexität und hohen Prädiktibilität, $k = 1$ entspricht einer Summe von 5 Sinusfunktionen, wobei die Frequenzen von 0,5 bis 1,5 Hz verteilt sind, also einem Signal mit größerer Bandbreite und Komplexität und mit niedrigerer Prädiktibilität. Ist A die maximale Amplitude des Stimulus auf dem Bildschirm (bei mir ist $A = 13,3^\circ$), dann ist seine Position s zur Zeit t :

$$s(t) = \sin(2\pi t \cdot 0,5\text{Hz} + \phi_1) \cdot A \quad \text{für } k = 0, \quad \text{und} \quad (2.1)$$

$$s(t) = \sum_{i=1}^5 \frac{\sin(2\pi t \cdot f_i(k) + \phi_i)}{5} \cdot A \quad \text{für } k \in]0, 1] \quad (2.2)$$

mit Frequenzkomponenten

$$f_i(k) = 0,5\text{Hz} = \text{const.} \quad \text{für } i = 1, \quad \text{und} \quad (2.3)$$

$$f_i(k) = \frac{k}{\pi^{5-i}} \text{Hz} \quad \text{für } i = 2, 3, 4, 5 \quad (2.4)$$

und zufälligen Phasen

$$\phi_i \in [0, 2\pi]. \quad (2.5)$$

In Gleichung 2.4 wurde π verwendet, um zu verhindern, daß bei beteiligten Sinusfunktionen rationale Frequenzverhältnisse auftreten, die zu sich wiederholenden Mustern führen können. Somit war bei größeren k -Werten eine wirklich unvorhersehbare Stimulusbewegung sichergestellt. Der Parameter k wurde von 0 bis 1 in Schritten von 0,1 variiert. Das Spektrum, das sich dann für die elf Stimuli ergibt, zeigt Abbildung 2.20.

2.1.2 Versuchsaufbau

Die Reize wurden auf einem mit einer Bildwechselrate von 70 Hz betriebenen Bildschirm in Form eines vertikalen roten Strichs (Länge 3 mm bzw. 12 Bogenminuten, Breite 1 mm bzw. 4 Bogenminuten) präsentiert. Der Raum war soweit abgedunkelt, daß die Versuchsperson (VP) die auf das Ziel zeigende Hand nicht sehen konnte (s. 1.2.1). Ein unvermeidliches Restleuchten des Bildschirms bewirkte, daß die Bildschirmränder schwach erkennbar waren. Eine Information über die Position der zeigenden Hand war daraus aber nicht zu gewinnen. Ein Abdecken des Stimulus durch die zeigende Hand wurde durch einen horizontal und parallel zum Bildschirm angebrachten Stab verhindert. Er war so befestigt, daß die folgende Hand von unten dagegenstieß, bevor sie den Stimulus abdecken konnte (5 cm unter der Höhe des Stimulus und 20 cm vor dem Schirm). Die VP zeigte in Wirklichkeit somit knapp unter den Stimulus. Kam sie in Berührung mit dem Stab, so wußte sie, daß der Arm geringfügig zu senken war. Der Abstand der VP zum Schirm wurde der Armlänge angepaßt, damit die zeigende Hand bei ausgestrecktem Arm immer gleich weit vom Stimulus entfernt war. Je nach Armbeugung (0° bis 30° , der Ellenbogen war nicht

aufgestützt) betrug der Abstand der Fingerspitze zur Bildschirmmitte 1-6 cm. Der Winkelbereich, in dem sich das Ziel bewegte, wurde entsprechend abgestimmt, war also für alle Versuchspersonen gleich ($26,6^\circ$). Der sich aus der Tangentialprojektion des Ziels ergebende maximale Fehler war mit 1,2% (das entspricht ca. $0,2^\circ$, siehe Berechnung im Anhang) im Vergleich zu den Fehlern, die von der Auflösung der Meßgeräte und der Kalibrierung verursacht wurden, klein (Kapitel 4). Deshalb wurde der Tangentialfehler nicht korrigiert. Um eine Mitbewegung des Rumpfes möglichst einzuschränken, wurde der Brustkorb mit einem Gurt an die Stuhllehne gedrückt (natürlich so, daß es für die VP noch erträglich war!). Daß die Rumpfbewegung ausreichend eingeschränkt wurde, zeigen die in 4.3.1 erläuterten Kontrollversuche. Abbildung 2.1 zeigt schematisch den Versuchsaufbau.

2.1.3 Versuchsaufbau

Die elf Stimuli, die Parameterwerten von $k = 0, 0,1, \dots, 1$ entsprachen, wurden in pseudo-zufälliger Reihenfolge je eine Minute lang präsentiert, wobei ich die Antworten der ersten zehn Sekunden verwarf, um der VP die Möglichkeit zu geben, sich auf die Bewegung des Ziels einzustellen. Vor jedem der elf Durchgänge fand eine Kalibrierung des Augenpositionsmeßsystems statt (s. 2.1.5). Alle elf Durchgänge wurden dreimal wiederholt, wobei die Instruktion verändert wurde, um mit der Armbewegung die Bewegung des Blickes, der Augen und des Kopfes vergleichen zu können. Im ersten Fall wurde die VP aufgefordert, den roten Strich (s.o.) mit dem ausgestreckten Arm möglichst exakt zu verfolgen, und dabei Kopf und Augen so natürlich wie möglich zu bewegen. Im zweiten Fall wurde der Kopf mit Hilfe eines Beißbrettes fixiert. Dieses Brett war mit einem schnell aushärtenden Wachs versehen, in das die VP hineinbiß. Auch hier sollte dem Strich wieder möglichst genau mit ausgestrecktem Arm hinterhergezeigt werden. Die Kopfstütze, an der das Beißbrett befestigt war, schränkte die Zeigebewegung des Armes folgendermaßen ein: Wurde z.B. der rechte Arm zum Zeigen benutzt, so konnte das visuelle Ziel bei seiner maximalen

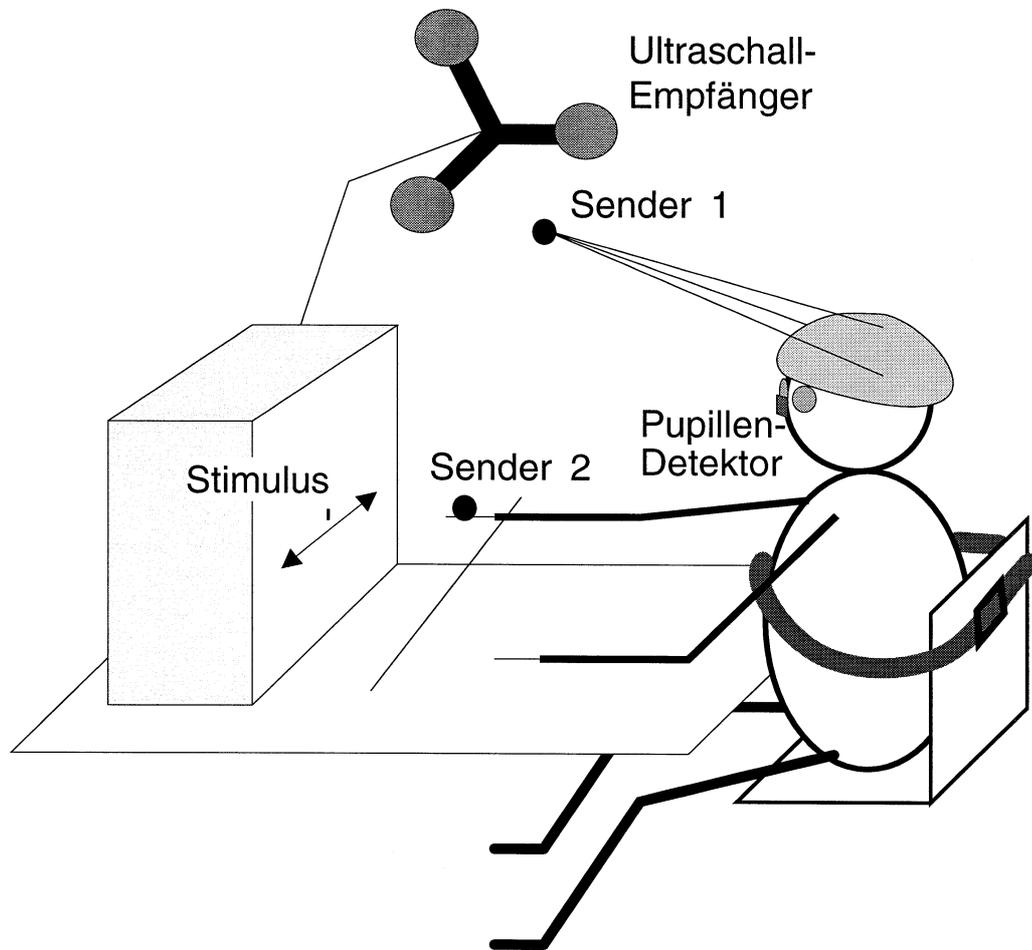


Abbildung 2.1: Schematischer Versuchsaufbau. Ultraschallsender, -empfänger und Pupillendetektor werden in Abschnitt 2.1.4 erklärt.

linken Auslenkung nur erreicht werden, wenn der Ellenbogen um ca. 10° zusätzlich gebeugt wurde. Um eine große Beteiligung des Kopfes an der Folgebewegung zu erhalten, bekam die VP im dritten Durchgang schließlich die Instruktion, das Ziel mit dem Arm und dem Kopf zu verfolgen, also die Augen im Kopf möglichst ruhen zu lassen. Alle drei Durchgänge wurden mit neun männlichen Versuchspersonen (eo, fb, hh, hr, md, mf, pd, rh, sh) im Alter von 21 bis 64 Jahren (64, 27, 25, 31, 28, 27, 35, 27, 21) und einer 60jährigen Probandin (rb) absolviert. Proband fb (ich selbst) war mehr als die anderen in den erfordernten Folgebewegungen geübt. Ein Durchgang von Proband hr stellte sich im Nachhinein wegen einer Störung bei der Registrierung der Augenpositionsdaten als unbrauchbar heraus (hr, Auge und Arm).

2.1.4 Datenerfassung

Zebris-Meßsystem für Punkte im Raum Kopf- und Augenbewegungen registrierte ich mit einem System der Fa. Zebris¹. Dieses System bestimmt durch Laufzeitmessung von Ultraschallpulsen zu drei raumfesten Mikrofonen die Koordinaten der Ultraschallsender. Einen dieser zylindrischen (Höhe 0,8 cm, Durchmesser 1,2 cm) Piezo-Sender, die mit jeweils 70 Hz getaktet waren, befestigte ich an einem Ring, der auf den Zeigefinger der auf den Bildschirm deutenden Hand gesteckt wurde, den anderen mit leichten Holzstangen an einem Fahrradhelm, so daß er beim Drehen des Kopfes annähernd einen Kreis mit einem Radius von 42 cm um die Drehachse des Kopfes beschrieb. Fahrradhelm, Stangen und Sender wiegen zusammen 340 g. Der Einfluß dieser zusätzlichen Masse auf die Bewegungsfähigkeit war, zumindest nach dem subjektiven Eindruck aller Versuchspersonen, unbedeutend. Das Zebris-System erreicht eine Genauigkeit von unter 1 mm in jeder Raumrichtung (s. Anhang). Dies entspricht weniger als 0,3% der von der zeigenden Hand zurückgelegten Strecke von 33 cm oder (bei einem Winkelbereich von $26,6^\circ$) einer Auflösung von $0,04^\circ$. Ein ähnliches System zur ultraschallgestützten Bewegungsmessung wird in Berners et al. [10]

¹Zebris Medizintechnik GmbH, Postfach 1143, 88305 Isny im Allgäu

ausführlich beschrieben.

Augenbewegungs-Meßbrille Das für die Augenbewegungsmessung nötige Infrarotsystem baute ich nach einem Schaltplan aus Carpenter [12] (s. Anhang). Es besteht aus einer modifizierten Schwimmbrille, an deren rechter Schale die Leuchtdioden, die Fotodiode und eine erste Verstärkerstufe befestigt sind. Die Ansteuerung der Leuchtdioden und die Verstärkung des Detektorsignals befinden sich auf einer Platine außerhalb der Brille. Das Prinzip der Augenpositionsmessung mit Leuchtdioden ist folgendes: Beleuchtet man das Auge mit einem Bündel annähernd paralleler Lichtstrahlen mit einem Durchmesser, der den der Pupille nicht wesentlich übersteigt, so hängt der Anteil des reflektierten Lichts von der Position der Pupille ab, weil Licht, welches auf diese fällt, im Innern des Auges zum Großteil absorbiert wird. Ein besseres Ergebnis erhält man, wenn man je ein Lichtbündel rechts und links neben die Pupille richtet, die Lichtquellen mit hoher Taktrate abwechselnd ein- und ausschaltet und die beiden Meßwerte voneinander abzieht. Man verwendet infrarotes Licht, um die Sicht der VP nicht zu beeinträchtigen. Der Bereich, in dem die Brille linear arbeitet, beträgt für die Horizontale ca. 20° , läßt sich aber mittels einer Kalibrierung erweitern (2.1.5). Bei normalen Lichtverhältnissen ändert sich der Durchmesser der Pupille ständig, was auch einen Einfluß auf den reflektierten Lichtanteil hat (Die Differenzmessung mit zwei Leuchtdioden hilft, den dadurch verursachten Fehler zu vermindern.). Dieses Problem spielte aber bei den von mir durchgeführten Experimenten keine Rolle, weil die Pupillengröße in dem dunklen Raum annähernd konstant blieb. Die beiden Infrarot-Leuchtdioden sind bei meinem System mit 100 kHz getaktet. Das Rauschen im Verhältnis zum Signal liegt bei dem von mir realisierten Element nach Gleichspannungsverstärkung bei 1% (50 mV Rauschen zu 5 V Signal), was einer Auflösung von $0,3^\circ$ entspricht (Abbildung 2.2). Das verstärkte Signal wurde über eine analog-digital-Wandlerkarte in einem PC mit einer Abtastrate von 250 Hz registriert und gespeichert. Dies war die minimale

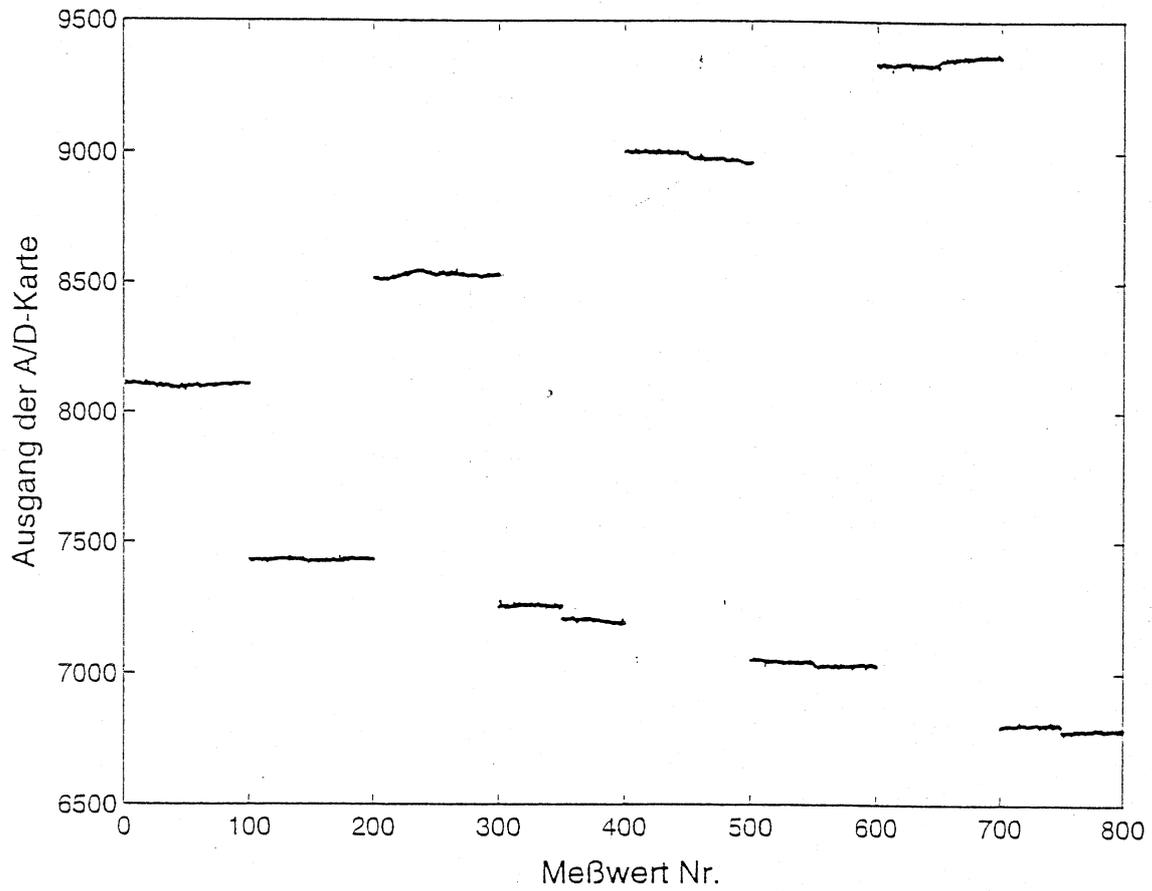


Abbildung 2.2: Kalibrierung der Infrarotbrille. Meßwerte für Blickrichtungen von $\pm 3^\circ$, $\pm 6^\circ$, $\pm 9^\circ$, und $\pm 12^\circ$. Man beachte das im Vergleich zum EOG (Abbildung 1.3) stabile und nur gering verrauschte Signal.

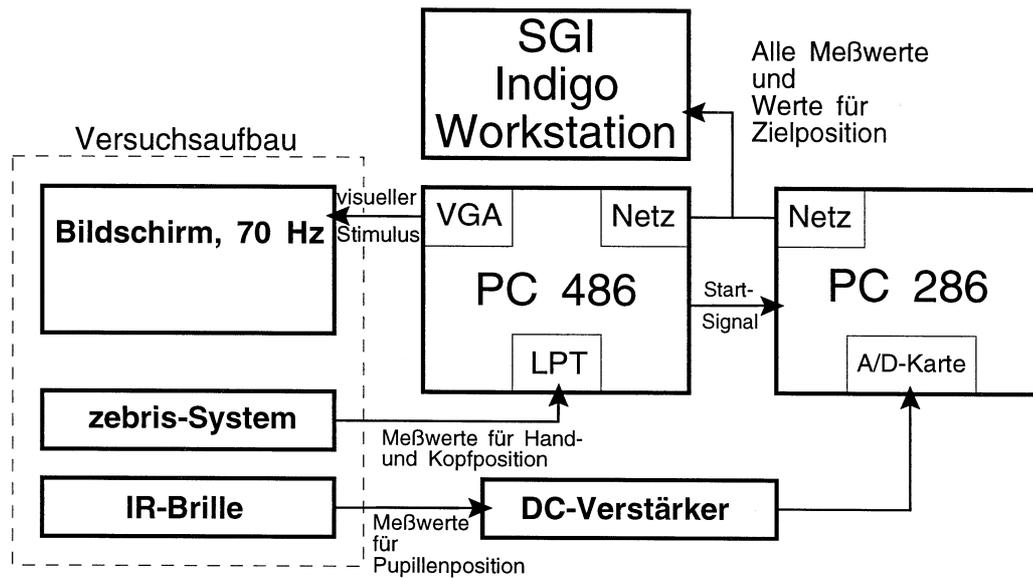


Abbildung 2.3: Datenfluß vom Stimulusrechner und den Meßsystemen zum Auswerterechner. Zur Synchronisation gibt der Stimulusrechner (PC 486) dem Augenposition-Meßrechner (PC 286) ein Signal, während die Messung läuft.

Abtastrate, die eine befriedigende Sakkadendetektion und -elimination ermöglichte (2.1.5).

Datenfluß Die Vernetzung der am Experiment beteiligten Rechner (1 PC zur Präsentation des Stimulus und Aufnahme der Daten vom Zebris-System, 1 PC zur Aufnahme der Augenpositionsdaten und eine Unix-Workstation zur Auswertung) zeigt Abbildung 2.3. Ein Signal von dem Rechner, in dem die Daten, die das Zebris-System lieferte, aufgezeichnet wurden, an den Rechner, der die Meßwerte der Infrarotbrille registrierte, diente zur Synchronisation. Damit war sichergestellt, daß alle aufgenommenen Daten aus demselben Zeitbereich stammten.

2.1.5 Datenauswertung

Kalibrierung von Hand- und Kopfposition Die dreidimensionale Bewegung der Hand im Raum mußte, ebenso wie die des Kopfes, mit der eindimensionalen Positionsänderung des roten Strichs, der als visuelles Ziel diente, verglichen werden. Um dies zu ermöglichen, war eine Kalibrierung erforderlich, in der die Hand- und Kopfposition mit der Position des Stimulus in Beziehung gesetzt wurde. Zu Beginn des Experiments registrierte ich die Hand- und Kopfposition, während die VP auf den Stimulus, der sich erst an seiner linken und dann an der rechten maximalen Auslenkung befand (a und b in Abbildung 2.4), mit Hand und Kopf zeigte. Durch die gemessenen Positionen der Hand wurde eine Gerade im Raum definiert, in deren unmittelbarer Umgebung die Zeigebewegung der Hand stattfand. Die registrierten Kopfpositionen definierten einen Kreisbogen, auf dem sich der Ultraschallsender im Idealfall bewegt hätte. Die Bewegungen der Ultraschallsender waren nicht auf die so festgelegten Kurven beschränkt, sondern besaßen eine gewisse Freiheit, die zu Abweichungen von der Gerade (Hand) und dem Kreisbogen (Kopf) führten. Um diese dreidimensionalen Abweichungen von den idealen Kurven bemessen zu können, wurde mit Hand und Kopf noch je ein dritter, zusätzlicher Punkt fixiert. Als Position der Hand definierte ich dann die Projektion des Vektors vom Mittelpunkt der Geraden zur aktuellen Handposition auf die Gerade a-b (Abbildung 2.4). Diese errechnete Handposition ließ sich nun in einen Winkel² umrechnen und mit den Winkeln vergleichen, in denen sich Auge und Kopf relativ zur Geradeausrichtung befanden. Der Winkel, den die Sagittalebene des Kopfes mit der Verbindungslinie Kopfmittelpunkt-Bildschirmmitte bildete, wurde in einem ähnlichen Verfahren bestimmt (s. Anhang). Somit waren für Kopf- und Handwinkel eindimensionale Funktionen vorhanden. Diese Funktionen wurden differenziert und gefiltert (Butterworth-Filter 2. Ordnung, Grenzfrequenz 7 Hz). Die so berechneten Geschwindigkeiten konnten nun mit der-

²Es handelt sich dabei um den Winkel, den die Verbindungslinie Kopfmittelpunkt-Hand mit der Linie Kopfmittelpunkt-Bildschirmmitte einschließt.

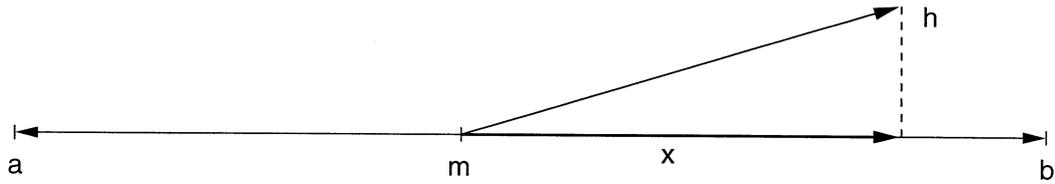


Abbildung 2.4: a und b sind Punkte im Raum, die gemessen wurden, indem die VP auf das Ziel bei maximaler Auslenkung nach links bzw. rechts zeigte. m ist der Mittelpunkt der Verbindungslinie a-b. Ist h die Position der zeigenden Hand zu einem späteren Zeitpunkt, dann ergibt sich der Wert x aus der Projektion des Vektors m-h auf die Verbindungslinie a-b. Aus x läßt sich dann direkt der Winkel, den die Verbindungslinie Kopfmittelpunkt-Hand mit der Linie Kopfmittelpunkt-Bildschirmmitte einschließt, bestimmen.

jenigen des Stimulus verglichen werden.

Kalibrierung der IR-Brille und Desakkadierung Infrarotsysteme zur Augenbewegungsmessung arbeiten bei größeren Augenauslenkungen nicht mehr linear. Dies liegt daran, daß der Anteil des reflektierten und detektierten Lichts nicht weiter abnimmt, sobald die gesamte Pupille beleuchtet wird. Wandert sie bei größeren Augenauslenkungen wieder aus dem Leuchtfleck der Leuchtdiode hinaus, dann nimmt der Reflexionsanteil sogar wieder zu. Diese Nichtlinearität läßt sich rechnerisch korrigieren, indem man eine Funktion definiert, die einem Meßwert der A/D-Karte die korrekte Gradzahl zuordnet. Als geeignete Funktion erwies sich ein Polynom dritten Grades (s. Abbildung 2.5).

Sakkaden, die zur Zielverfolgung beitrugen, verursachten Spitzen in den Geschwindigkeitsfunktionen der Augen, wie sie in denjenigen von Ziel, Kopf und Arm nicht vorkamen. Die im nächsten Abschnitt eingeführten Auswertemethoden lieferten aber nur dann zufriedenstellende Resultate, wenn eine ausreichende Ähnlichkeit

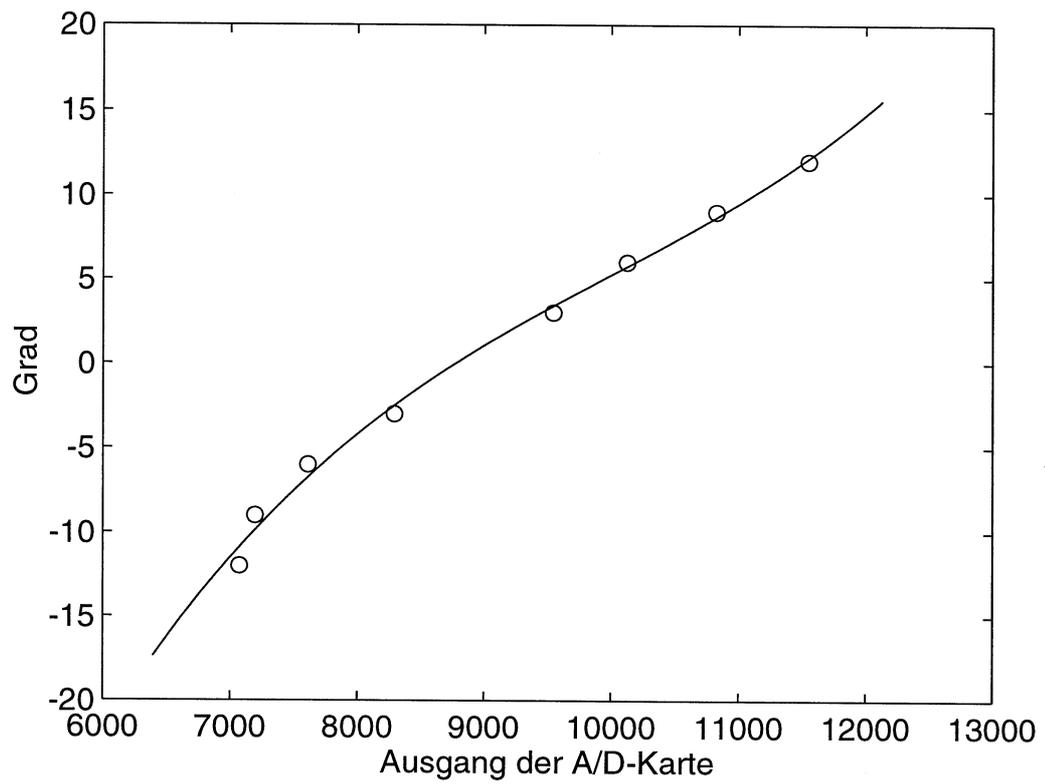


Abbildung 2.5: Kalibrierung der Infrarotbrille. In die Mittelwerte für Blickrichtungen von $\pm 3^\circ$, $\pm 6^\circ$, $\pm 9^\circ$, und $\pm 12^\circ$ wird ein Polynom dritten Grades gefittet.

der zu vergleichenden Funktionen gegeben war. Somit ergab sich die Notwendigkeit, zunächst diese Spitzen zu detektieren und zu eliminieren. Im Endeffekt wurde also nur die Geschwindigkeit der glatten Augenfolgebewegungen mit der der anderen Folgesysteme verglichen. Eine in der Literatur vielfach zu findende Vorgehensweise ist die, Sakkaden anhand eines Geschwindigkeits- oder Beschleunigungskriteriums zu detektieren. Ich ging entsprechend vor:

1. Ableiten der Augenposition ergibt die Augengeschwindigkeit;
2. Filterung (Butterworth-Filter 2. Ordnung, Grenzfrequenz 12,5 Hz);
3. nochmaliges Ableiten ergibt die Beschleunigung des Auges;
4. der Absolutbetrag der Beschleunigungsspur zeigt für jede Sakkade zwei lokale Maxima, die typischerweise einen
5. Schwellenwert³ von $500^\circ/s^2$ überschreiten;
6. nun wird die Sakkade aus der Geschwindigkeitsspur eliminiert und zwischen Beginn und Ende linear interpoliert.

Es läßt sich bei diesem Verfahren allerdings nicht ganz ausschließen, daß manche Sakkaden nicht erkannt werden oder einzeln auftretende Maxima in der Beschleunigung zu Fehlinterpretationen führen. Lidschlußartefakte mit einer Dauer von über 120 ms konnten mit dem verwendeten Algorithmus nicht vollständig eliminiert werden und verursachten ebenfalls Artefakte. Nicht eliminierte Sakkaden hatten Geschwindigkeiten bis zu 120 ms. Schließlich erhält man also eine Geschwindigkeitsspur, in der bis auf wenige Ausnahmen keine Sakkaden und Lidschlüsse mehr enthalten sind (s. Abbildung 2.6). Die geschilderte Desakkadierung liefert also im Idealfall den Teil

³Der Schwellenwert ist ein Kompromiß. Ist er zu klein, so entstehen Artefakte, weil auch Beschleunigungen der langsamen Augenfolgebewegungen als Sakkaden interpretiert werden. Ist er zu groß, bleiben zu viele der Sakkaden unentdeckt.

der Augenfolgegeschwindigkeit, der nicht von Sakkaden verursacht wird. Das bedeutet, daß dieser Geschwindigkeitsteil betragsmäßig unter der Stimulusgeschwindigkeit bleibt, und zwar je mehr, umso stärker Sakkaden an der Folgebewegung beteiligt sind.

Will man aus der Geschwindigkeit des Kopfes im Raum H und der der Augen im Kopf E diejenige des Blickes im Raum G berechnen, so darf man nur dann einfach die Summe $G = E + H$ der beiden Größen nehmen, wenn der Abstand der Augen zum Bildschirm D groß gegen ihre Entfernung von der Drehachse des Kopfes R ist. Ist das nicht der Fall, dann kann die Translation der Augen im Raum mit Hilfe der in Leigh und Zee [30] angegebenen Formel

$$G = E + H\left(1 + \frac{R}{D}\right) \quad (2.6)$$

berücksichtigt werden. Bei mir war $1 + \frac{R}{D} = 1,154$.

Beispiele für berechnete Geschwindigkeiten aus Meßdaten von Blick (aus Kopf- und Augendaten) und Arm für drei Arten von Stimulusbewegung zeigt Abbildung 2.7.

Maße für die Güte der Folgebewegungen Um die prädiktiven Mechanismen der verschiedenen Folgesysteme an der Grenze ihres Arbeitsbereiches beurteilen zu können, braucht man Größen, die die Güte der jeweiligen Folgebewegungen beschreiben. In dieser Arbeit werden folgende Maße verwendet:

1. Kohärenzfunktion

Da alle gemessenen Funktionen hier in digitalisierter Form vorliegen, sind alle Berechnungen zeitdiskret durchzuführen. Aus der in der Zeit t kontinuierlichen Zielgeschwindigkeitsfunktion $s(t)$ und der Geschwindigkeitsfunktion von Auge, Blick, Kopf oder Hand $f(t)$ werden die diskreten Funktionen $s(m)$ und $f(m)$, wobei $m = 1, 2, 3, \dots, N$ die Indizes der Zeitpunkte $t_m = m/r$ (Abtastrate r , hier 70 Hz) sind, an denen eine Messung stattgefunden hat. Die Kohärenzfunk-

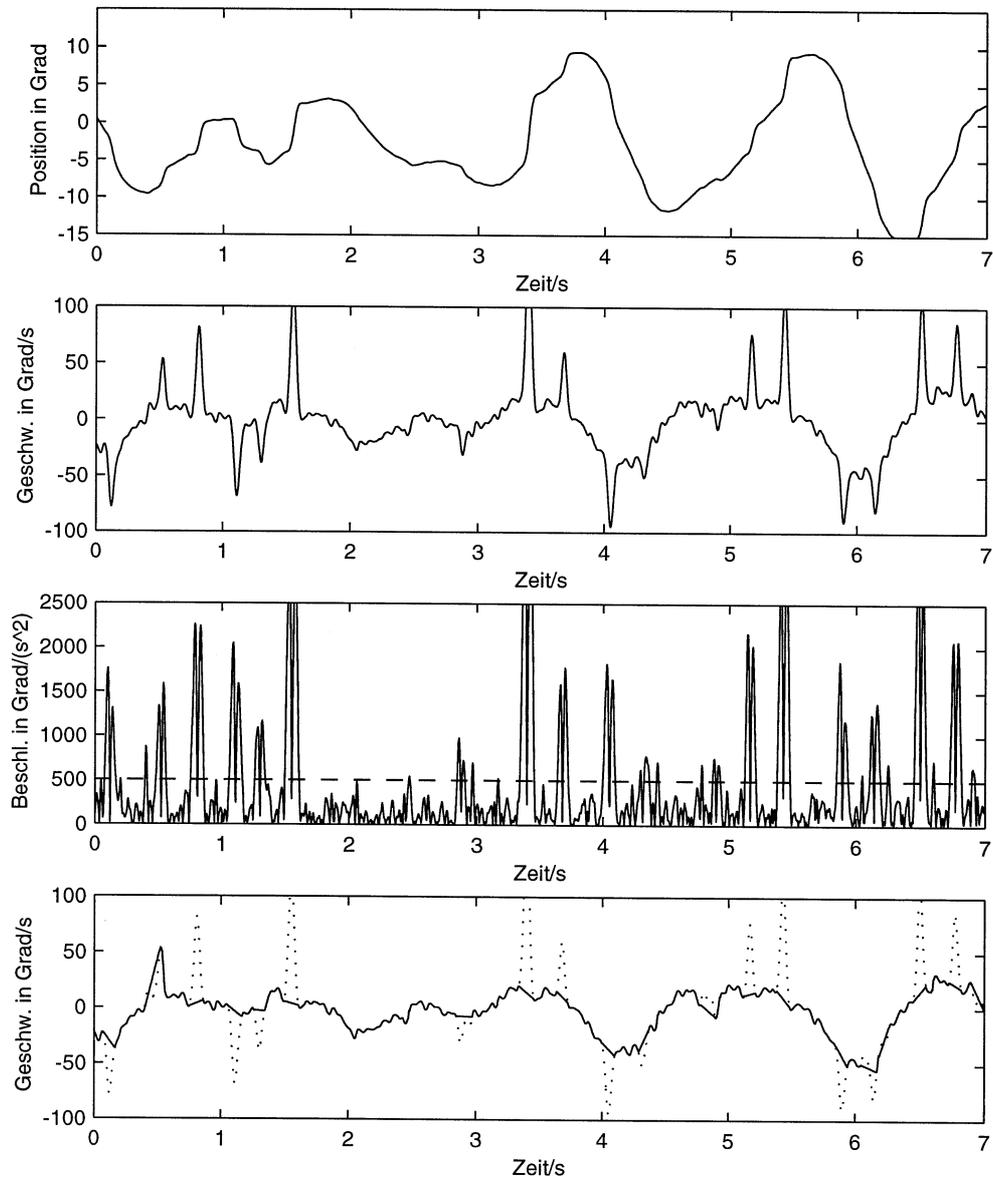


Abbildung 2.6: Desakkadierung der Geschwindigkeitsspur durch Definition eines Schwellenwertes für die Beschleunigung und lineare Interpolation. v.o.n.u.: Augenposition, Augengeschwindigkeit, Absolutbetrag der Augenbeschleunigung, desakkadierte Augengeschwindigkeit (sakkadeneliminierte Bereiche gepunktet).

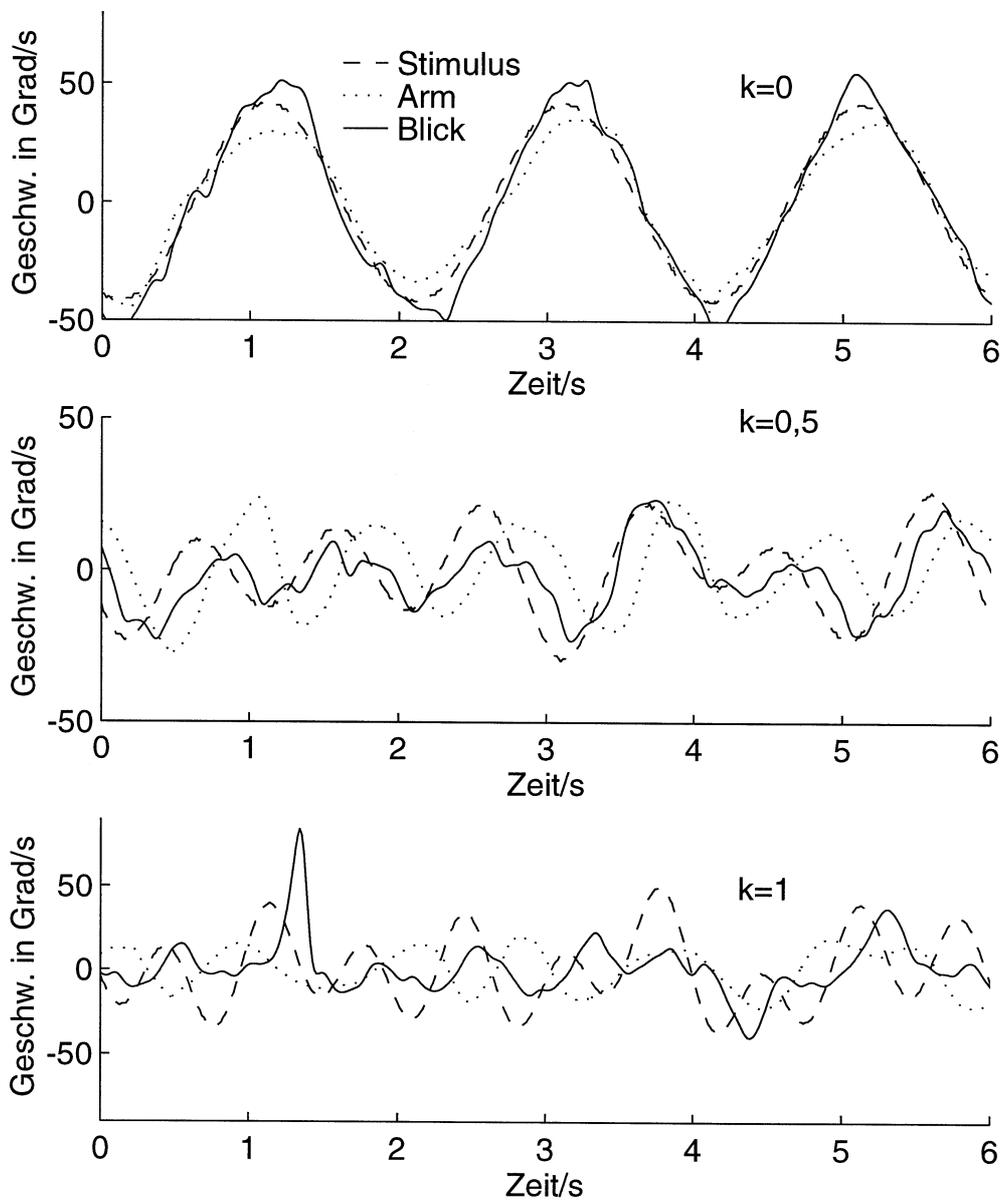


Abbildung 2.7: Beispiele für Geschwindigkeitsspuren von Blick, Arm und Ziel. Der Parameter k für die Komplexität der Zielbewegung hat von oben nach unten die Werte 0, 0,5 und 1.

tion zwischen den Funktionen $s(m)$ und $f(m)$ ist definiert als

$$K_{s,f}(n) = \frac{X_{s,f}(n)}{\sqrt{A_s \cdot A_f}} \in [-1, 1] \quad (2.7)$$

wobei

$$X_{s,f}(n) = \begin{cases} \frac{1}{N-n} \sum_{i=0}^{N-n} s(i) \cdot f(i+n) & \text{für } 0 \leq n < N \\ \frac{1}{N-|n|} \sum_{i=n}^N s(i) \cdot f(i+n) & \text{für } -N < n \leq 0 \end{cases} \quad (2.8)$$

die Kreuzkorrelationsfunktion und

$$A_s = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N s^2(i) = X_{s,s}(0), \quad A_f = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N f^2(i) = X_{f,f}(0) \quad (2.9)$$

die Quadratsumme (oder die Autokorrelationsfunktion an der Stelle 0) der Funktionen s und f ist. Die Kohärenzfunktion ist also die auf $[0, 1]$ normierte Kreuzkorrelationsfunktion (in der Literatur wird die Kohärenzfunktion auch ab und zu als Kreuzkorrelationsfunktion bezeichnet). Das Entstehen der Kreuzkorrelation kann man sich klarmachen, wenn man sich vorstellt, daß die beiden Funktionen schrittweise übereinandergeschoben und dabei das Produkt im überlappenden Bereich aufsummiert wird. Sind die beiden Funktionen identisch, dann hat die Kohärenzfunktion ein Maximum mit Wert 1, welches genau in der Mitte liegt. Folgebewegungen laufen aber meistens der Zielbewegung hinterher und sehen ihr auch nicht immer gleich. Dies hat zur Folge, daß das Maximum einen Wert kleiner als 1 hat (das Maximum der Kohärenzfunktion wird in der Folge der Einfachheit halber als „Kohärenz“ bezeichnet) und leicht von der Mitte verschoben ist. Die Verschiebung entspricht einem zeitlichen Mittelwert der *Latenz*, also des Nachlaufens. Bei der Berechnung des Maximums der Kohärenzfunktion ergibt sich ein Problem, weil die Funktionen s und f nicht periodisch fortgesetzt, sondern im nicht überlappenden Bereich Null gesetzt werden. Daher ist das Maximum, also die Kohärenz, abhängig von der Latenz, d.h. mit steigender Latenz erhält

man kleinere Kohärenzen, auch wenn die Funktionen einen identischen Verlauf haben. Dieser Effekt läßt sich, wie im Anhang gezeigt wird, von 2,7% auf 0,4% verkleinern, wenn man die Funktionen fenstert, d.h. mit einer Funktion multipliziert, die an den Rändern allmählich auf Null abfällt. Ich verwendete ein Hamming-Fenster⁴ (Cosinus mit Offset). Weil bei der Desakkadierung die Augenfolgebewegung auf den Anteil der glatten Augenfolgebewegungen reduziert wurde, ist die Kohärenz der Augengeschwindigkeit auch ein Maß für die Sakkadenbeteiligung an der Bewegung. Die 50 Sekunden langen Datensätze wurden in drei Abschnitte geteilt, aus denen fünf sich überlappende Fenster gebildet wurden (0-16,7 s, 8,3-25 s, 16,7-33,3 s, 25-41,7 s, und 33,3-50 s). In diesen Fenstern wurden Kohärenz und Latenz berechnet. Dadurch wurde der Informationsverlust durch die Fensterung ausgeglichen und es wurde möglich, Mittelwert und Standardabweichung zu bestimmen. Bei Parameterwerten nahe eins, also schwer zu folgender Zielbewegung, besaß die Kohärenzfunktion kein einheitliches Maximum in den Fenstern, mit unbrauchbaren Werten für die Latenz (z.B. 1729 ms, 157 ms, 157 ms, 200 ms und 186 ms als Latenzen der Handgeschwindigkeit bei Parameter $k = 0,8$ und Proband sh). Diese Werte wurden verworfen.

2. Mittlerer quadratischer Geschwindigkeitsfehler

Als ein Maß für die Übereinstimmung der beiden Kurven verwendete ich außerdem den mittleren quadratischen Geschwindigkeitsfehler

$$vmse = \sum_{m=1}^N \frac{(s(m) - f(m))^2}{N}. \quad (2.10)$$

Er wurde nicht in Fenstern, wie Kohärenzen und Latenzen, sondern Punkt für Punkt berechnet. Mittelwert und Standardabweichung ergaben sich dann aus

⁴Die Koeffizienten w eines Hamming-Fensters der Länge n berechnen sich nach $w(i+1) = 0.54 - 0.46 \cos(2\pi \frac{i}{n-1})$, $i = 0, \dots, n-1$. (Aus Krauss et al. [28])

diesen Werten. Die Funktion f verschob ich dabei um die aus der Kohärenzfunktion ermittelte Latenz, um die Schwankungen des vmse während des Folgens klein zu halten. Dies war allerdings nur sehr beschränkt möglich, was man an den großen Fehlerbalken in den Abbildungen 2.17-2.19 erkennen kann.

3. Spektren

Aufschluß über die Qualität der Folgebewegungen sollte schließlich auch das Leistungsdichtespektrum liefern. Weil die Zielbewegung aus fünf eindeutig bestimmten Frequenzen zusammengesetzt war, wurde es damit u.a. möglich, zu erkennen, ob etwa den hohen oder den niedrigen Frequenzen besser gefolgt werden konnte. Das Amplitudenquadrat

$$P(m) = |S(m)|^2 \tag{2.11}$$

der mit einem „FFT-Algorithmus“ berechneten Fouriertransformierten

$$S(m) = \sum_{n=0}^{N-1} s(n)e^{-2\pi imn/N} \tag{2.12}$$

liefert für eine Funktion s das Leistungsdichtespektrum („power spectrum density“), aus dem hervorgeht, wie stark ein Frequenzintervall in der Funktion enthalten ist.

2.2 Ergebnisse

Beispiele von Geschwindigkeiten aus Teilen einzelner Versuchsdurchgänge zeigen Abbildungen 2.7 (Blick folgt natürlich, Kopf frei), 2.8 (Auge folgt, Kopf fixiert) und 2.9 (Kopf folgt, VP versucht, Augen im Kopf in Geradeausrichtung zu halten). In Abbildung 2.10 sind die Gruppenmittelwerte (alle Probanden) der Kohärenzen (erste Diagrammzeile), der Latenzen relativ zum Ziel (zweite Diagrammzeile) und der mittleren quadratischen Geschwindigkeitsfehler (vmse, velocity mean square error, dritte Diagrammzeile) für alle drei Instruktionen (Blick-, Auge-, Kopf-Folgebewegung,

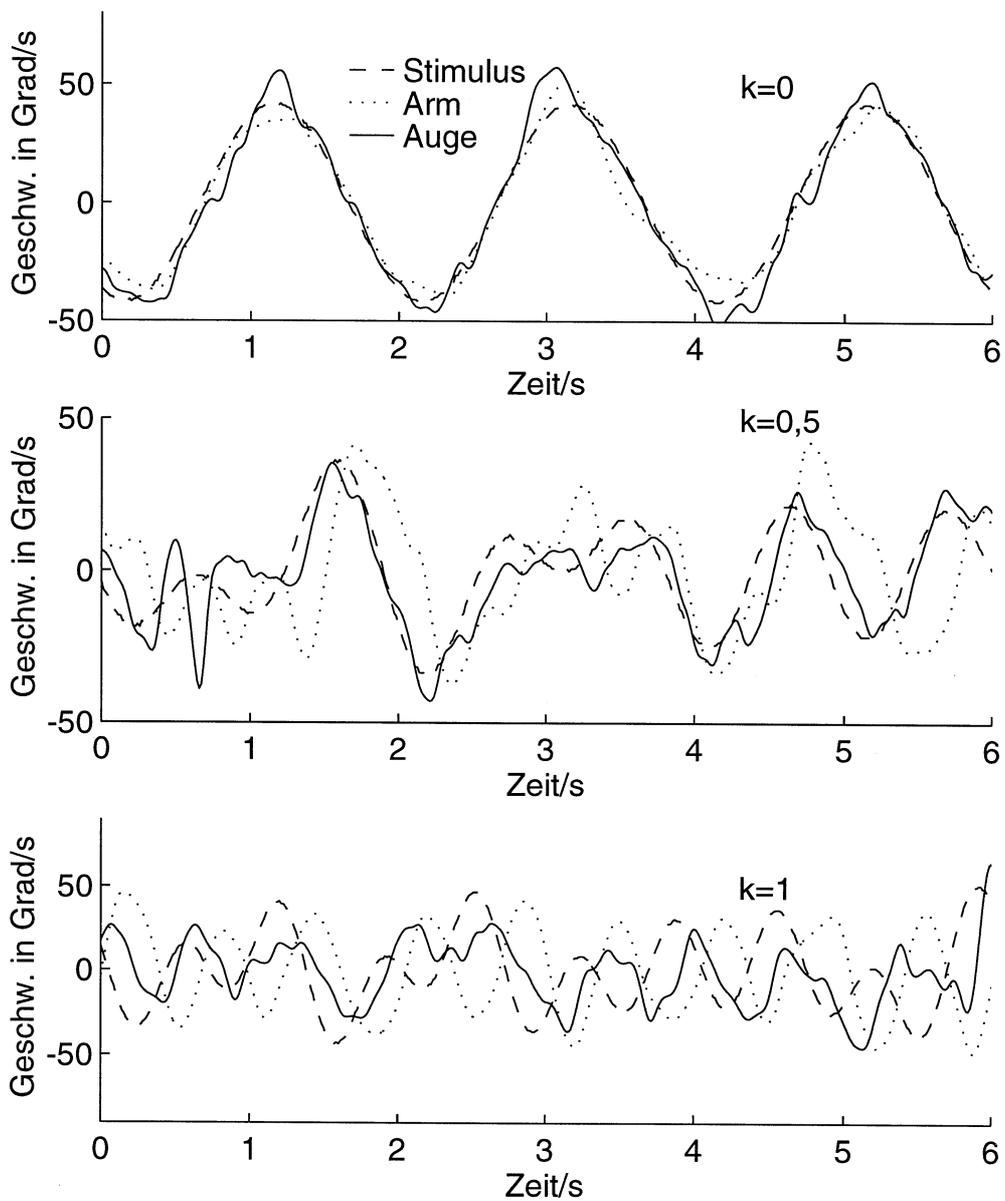


Abbildung 2.8: Beispiele für Geschwindigkeitsspuren von Auge, Arm und Ziel. Der Parameter k für die Komplexität der Zielbewegung hat von oben nach unten die Werte 0, 0,5 und 1.

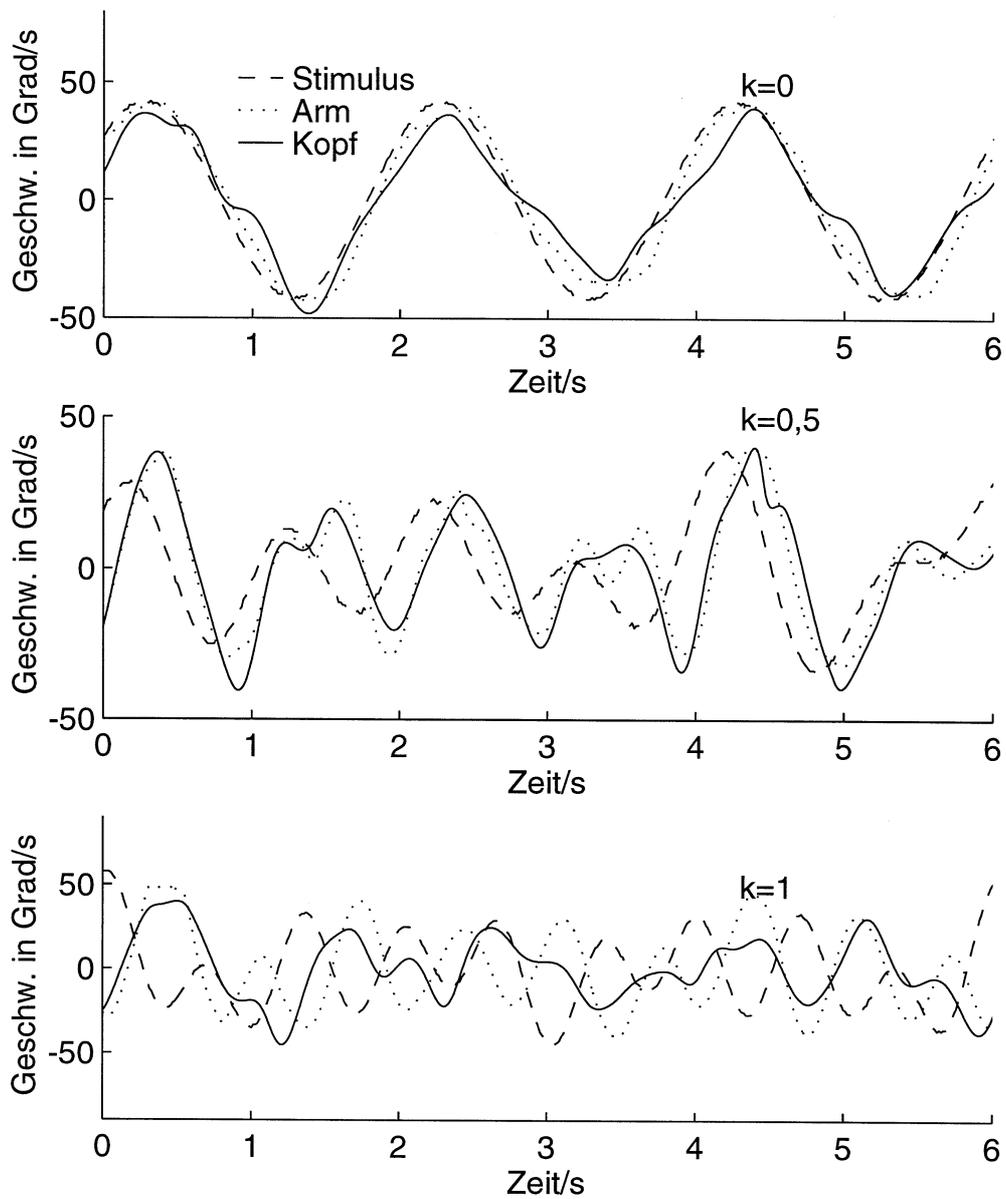


Abbildung 2.9: Beispiele für Geschwindigkeitsspuren von Kopf, Arm und Ziel. Der Parameter k für die Komplexität der Zielbewegung hat von oben nach unten die Werte 0, 0,5 und 1.

Diagrammspalten) gegen den Parameter für die Zielbewegungskomplexität k aufgetragen. In den folgenden Abschnitten sollen diese Diagramme erläutert und die Ergebnisse der einzelnen Probanden gezeigt werden.

2.2.1 Kohärenzen

Die Mittelwerte der Kohärenzen der Armgeschwindigkeit fallen bei allen drei Versuchstypen monoton mit steigendem k von über 0,98 bei $k = 0$ auf ca. 0,7 bei $k = 1$ ab. Der Abfall ist bis $k = 0,6$ nahezu linear. Darüber hinaus bleiben die Mittelwerte konstant (Arm/Blick) oder fallen weniger steil ab (Arm/Auge und Arm/Kopf). Die Mittelwerte der Blickgeschwindigkeitskohärenzen liegen um ca. 0,1 bis 0,2 unter denen der Armgeschwindigkeit. Oberhalb von $k = 0,5$ fallen sie kontinuierlich ab und sinken noch weiter unter die mittleren Armgeschwindigkeitskohärenzen. Die mittleren Augengeschwindigkeitskohärenzen haben den gleichen Verlauf wie die Arm-Kohärenzen, liegen jedoch um ca. 0,1 darunter. Auch der Verlauf der mittleren Kopf-Kohärenzen gleicht sehr weitgehend dem der Arm-Kohärenzen, wobei die Differenz hier mit 0,02 bis 0,03 deutlich kleiner ist. In den Abbildungen 2.11-2.13 sind für jede VP (Zeile) die Kohärenzen für Blick, Auge und Kopf (Spalte) im Vergleich mit denjenigen der Armbewegung gegen den Parameter k ($k = 0$: niedrige, $k = 1$: hohe Komplexität) aufgetragen. Auch in den Daten der einzelnen Versuchspersonen werden die Ergebnisse, die man aus den Mittelwerten ablesen kann, sichtbar. Allerdings streuen die Werte, insbesondere die von Blick- und Augengeschwindigkeitskohärenz sehr stark, wobei sie allerdings in der Regel unter den Arm-Kohärenzen bleiben. Der gleichmäßige Verlauf in Arm- und Kopfgeschwindigkeitskohärenz ist bei allen Probanden gut zu erkennen.

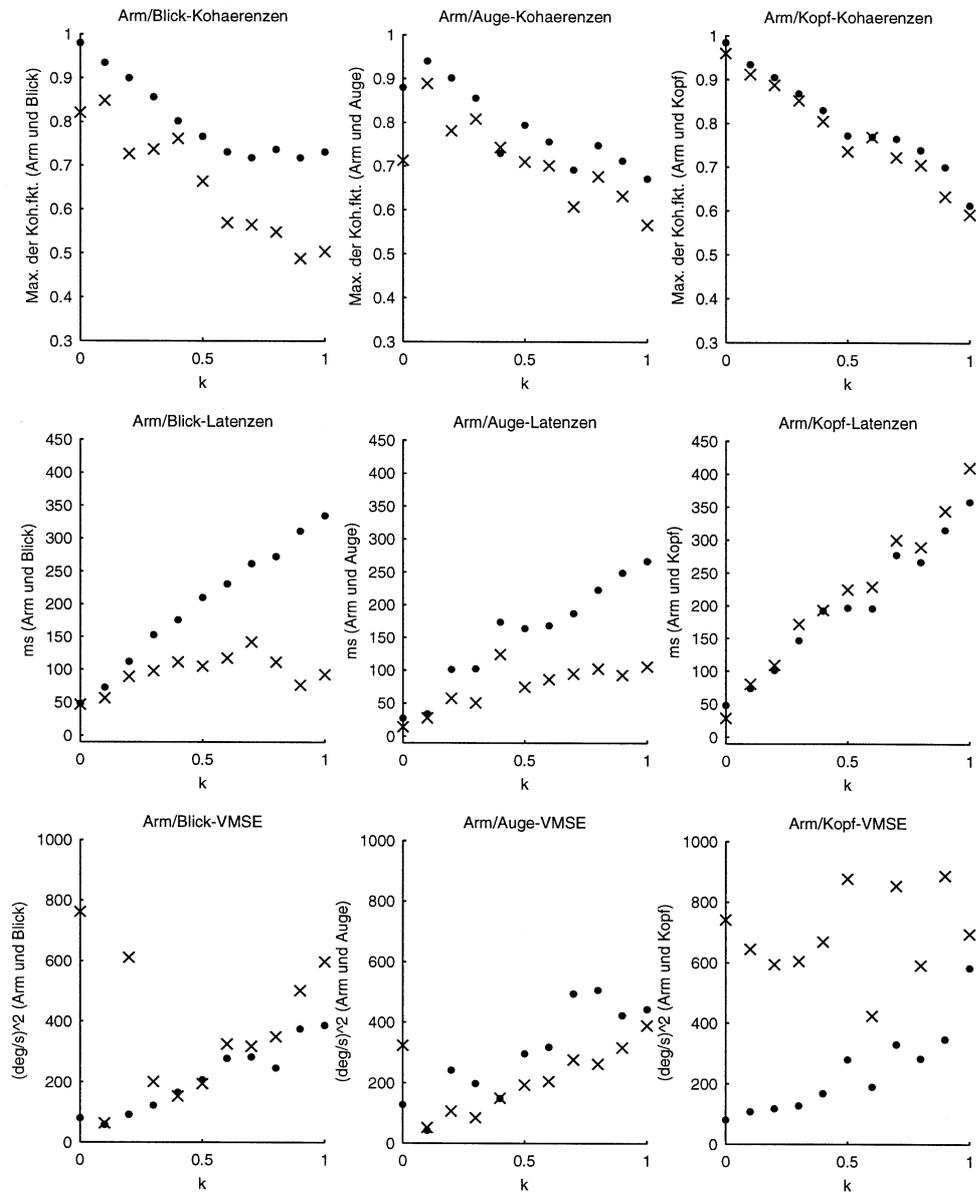


Abbildung 2.10: Die Gruppenmittelwerte der Kohärenzen, Latenzen und quadratischen Geschwindigkeitsfehler (v.o.n.u.) von Kopf-, Blick- und Augengeschwindigkeit (v.l.n.r, Kreuze) im Vergleich mit denen der Armgeschwindigkeit (Punkte), aufgetragen gegen den Komplexitätsparameter k .

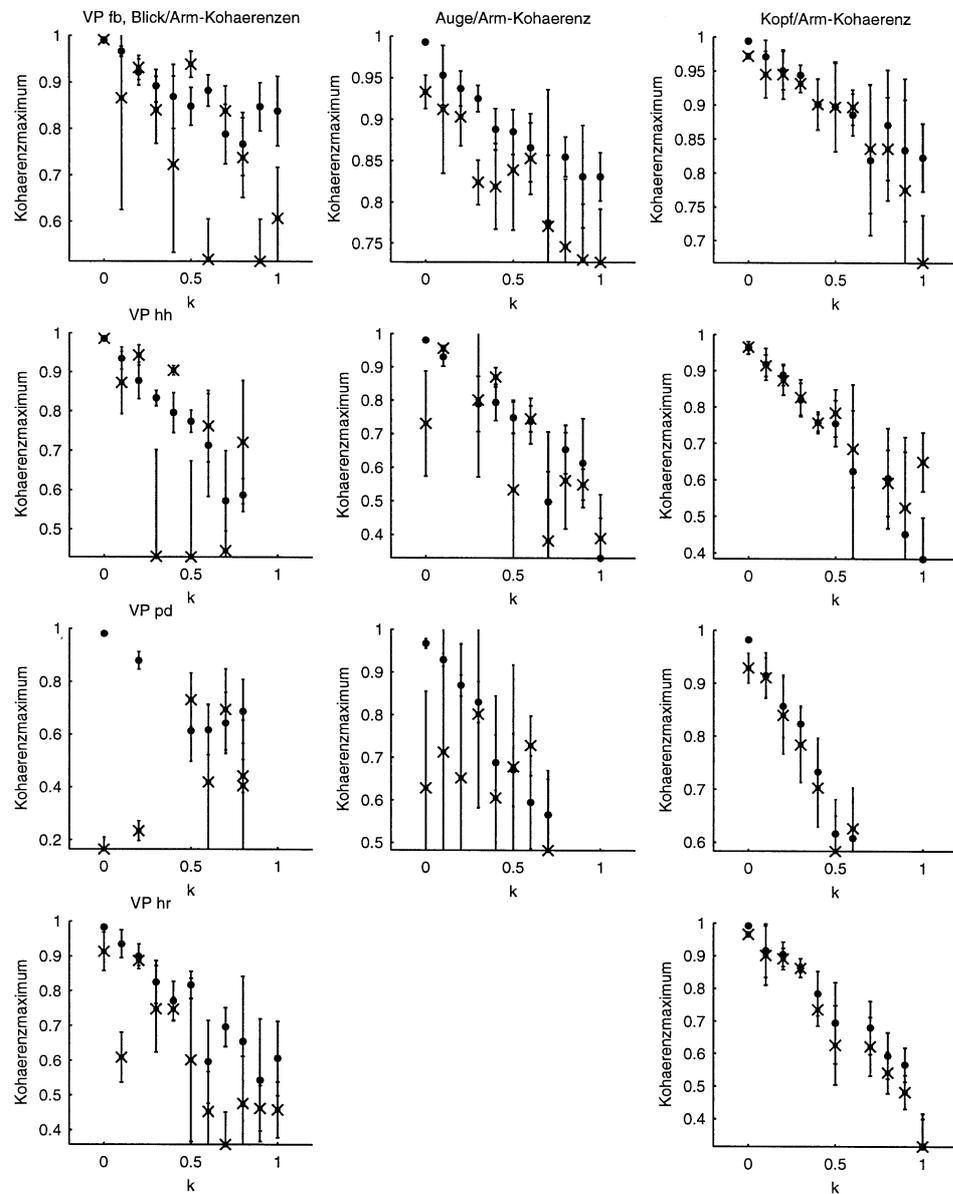


Abbildung 2.11: Die Kohärenzen von Blick-, Auge- und Kopfgeschwindigkeit (Kreuze) und die der Armgeschwindigkeit (Punkte), aufgetragen gegen den Parameter k , der die Komplexität und Prädiktibilität der Stimulusbewegung kennzeichnet. Versuchspersonen fb, hh, pd und hr.

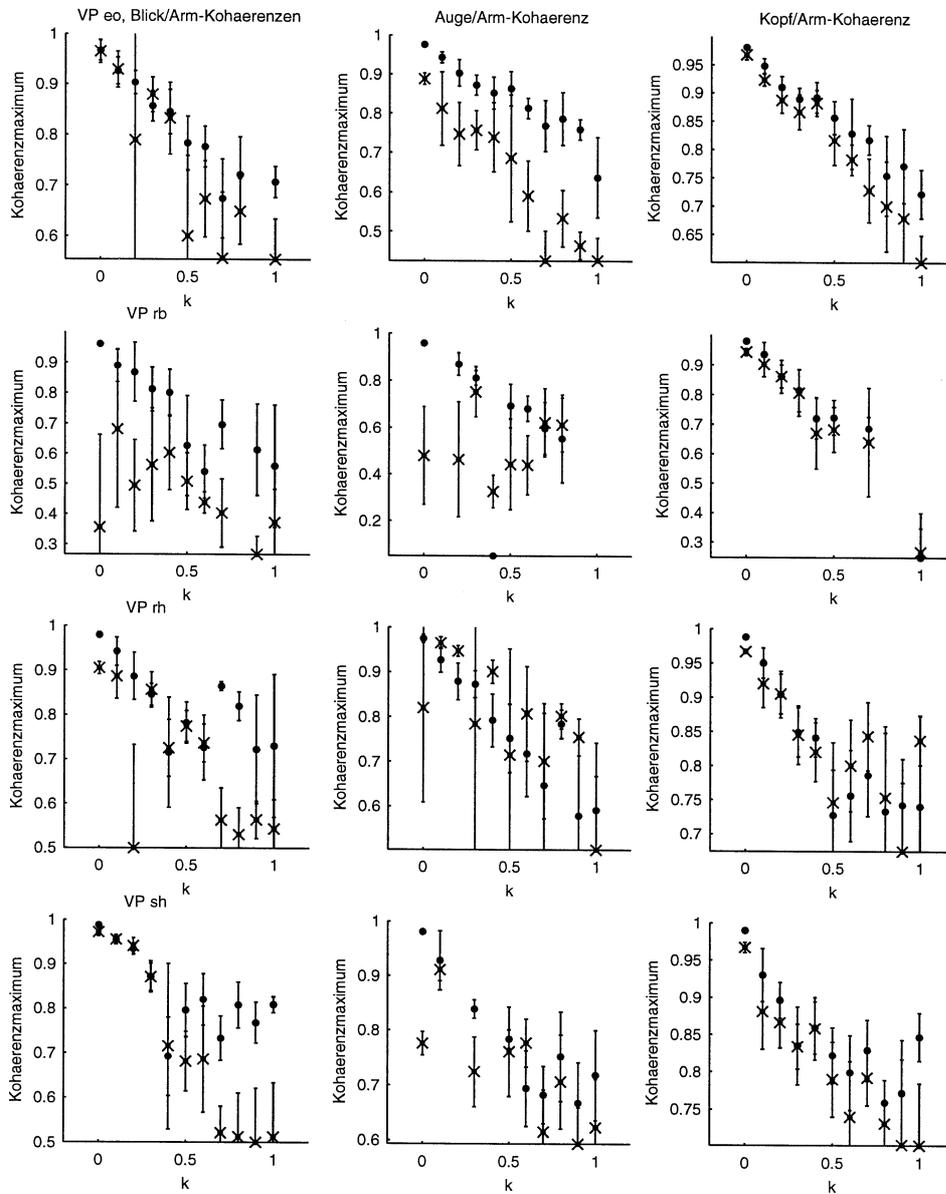


Abbildung 2.12: Die Kohärenzen von Blick-, Auge- und Kopfgeschwindigkeit (Kreuze) und die der Armgeschwindigkeit (Punkte), aufgetragen gegen den Parameter k . Versuchspersonen eo, rb, rh und sh.

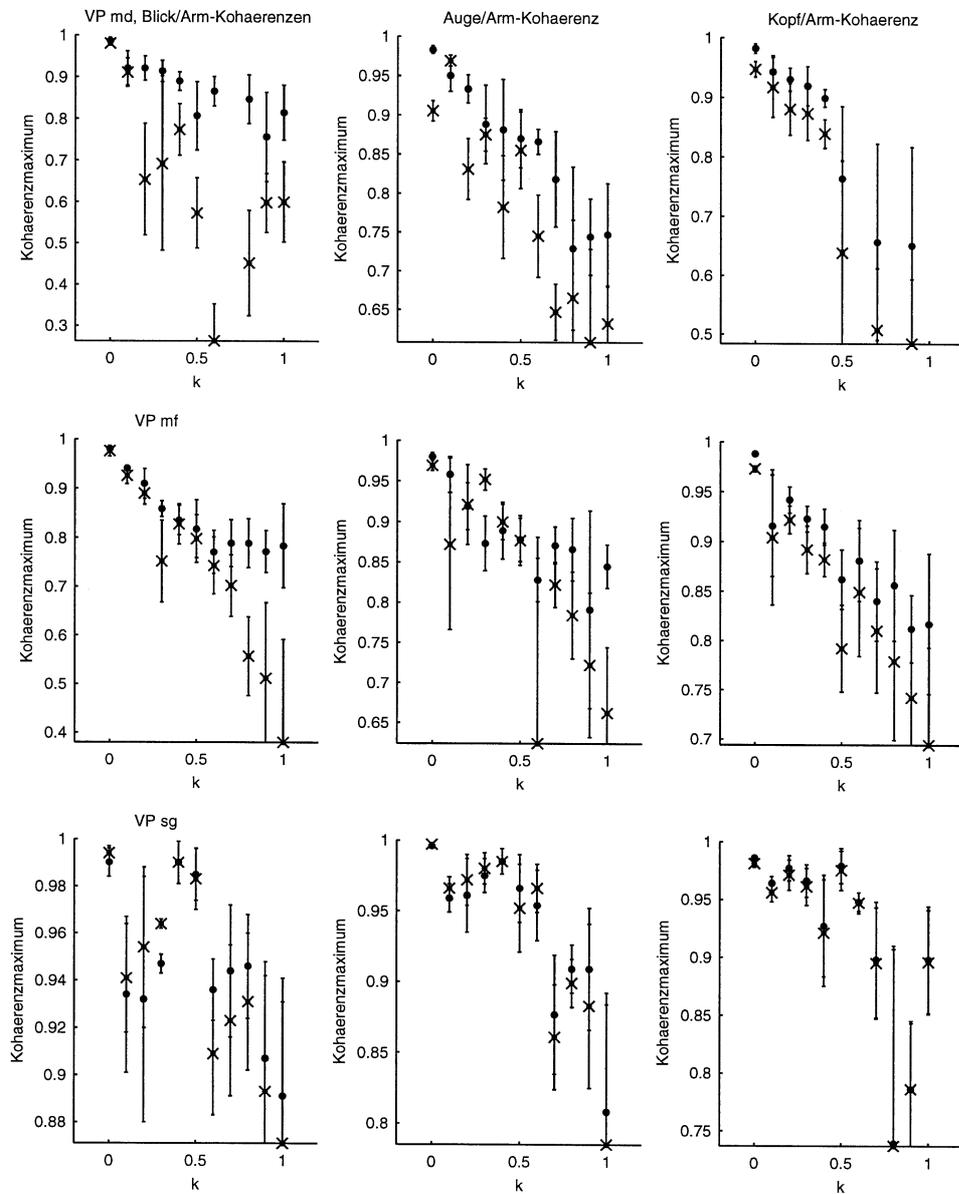


Abbildung 2.13: Die Kohärenzen von Blick-, Auge- und Kopfgeschwindigkeit (Kreuz) und die der Armgeschwindigkeit (Punkte), aufgetragen gegen den Parameter k . Versuchspersonen md und mf und Simulationsergebnisse (sg).

2.2.2 Latenzen

Die mittleren Latenzen der Armgeschwindigkeit steigen bei den Versuchen mit freiem Kopf (Arm/Blick und Arm/Kopf) annähernd linear von 50 ms bei $k = 0$ auf ca. 350 ms bei $k = 1$ an. Bei dem Versuch mit fixiertem Kopf steigen sie bis $k = 0,3$ in gleicher Weise, darüber hinaus aber etwas langsamer auf 275 ms bei $k = 1$. Die mittleren Kopfgeschwindigkeitslatenzen steigen bis $k = 0,4$ nahezu identisch mit denen der Armgeschwindigkeit. Auch bei größeren Werten von k liegen sie nur um ca. 25 ms darüber. Der Verlauf der Blick- und Augengeschwindigkeitslatenzen gleicht hingegen nur bis $k = 0,3$ dem der Arm-Latenzen. Bei k -Werten zwischen 0,4 und 1 bleiben sie bei ca. 100 ms in etwa konstant und schwanken dabei um ca. 80 ms. Weil die Arm-Latenzen in diesem Bereich annähernd linear ansteigen, entfernen sie sich von den Blick- und Augen-Latenzen auf bis zu 250 ms (Blick) bzw. 175 ms (Auge). Die Abbildungen 2.14-2.16 zeigen für alle Versuchspersonen die Latenzen der Geschwindigkeiten von Blick, Auge, Kopf und Arm. Der Verlauf der Kopfgeschwindigkeitslatenzen mit k ist bei allen Versuchspersonen im Rahmen der Fehlergrenzen mit dem der Armgeschwindigkeitslatenzen identisch: Ein nahezu linearer Anstieg von 50 ms bis 100 ms bei $k = 0$ auf 250 ms bis 400 ms bei $k = 1$ mit unterschiedlicher Steigung, je nach VP. Vereinzelt (fb, eo, mf) erkennt man etwas (20-80 ms) höhere Kopf-Latenzen. Die Latenzen von Blick- und Augengeschwindigkeit zeigen bei allen VP das im Gruppenmittel auftretende Verhalten: Sie steigen bis $k = 0,3$ (höchster Frequenzanteil 0,8 Hz, Bandbreite 0,3 Hz) auf 100-150 ms an, wobei sie sich kaum von den Latenzen der Armgeschwindigkeit unterscheiden. Bei höheren k -Werten bleiben sie konstant (z.B. hh, rh, mf) oder fallen sogar wieder ab (z.B. sh, md). Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich bis etwa $k = 0,3$ okulo- und skelettmotorische Systeme hinsichtlich der Latenzen ähnlich verhalten, oberhalb von $k = 0,3$ aber deutliche Unterschiede aufweisen.

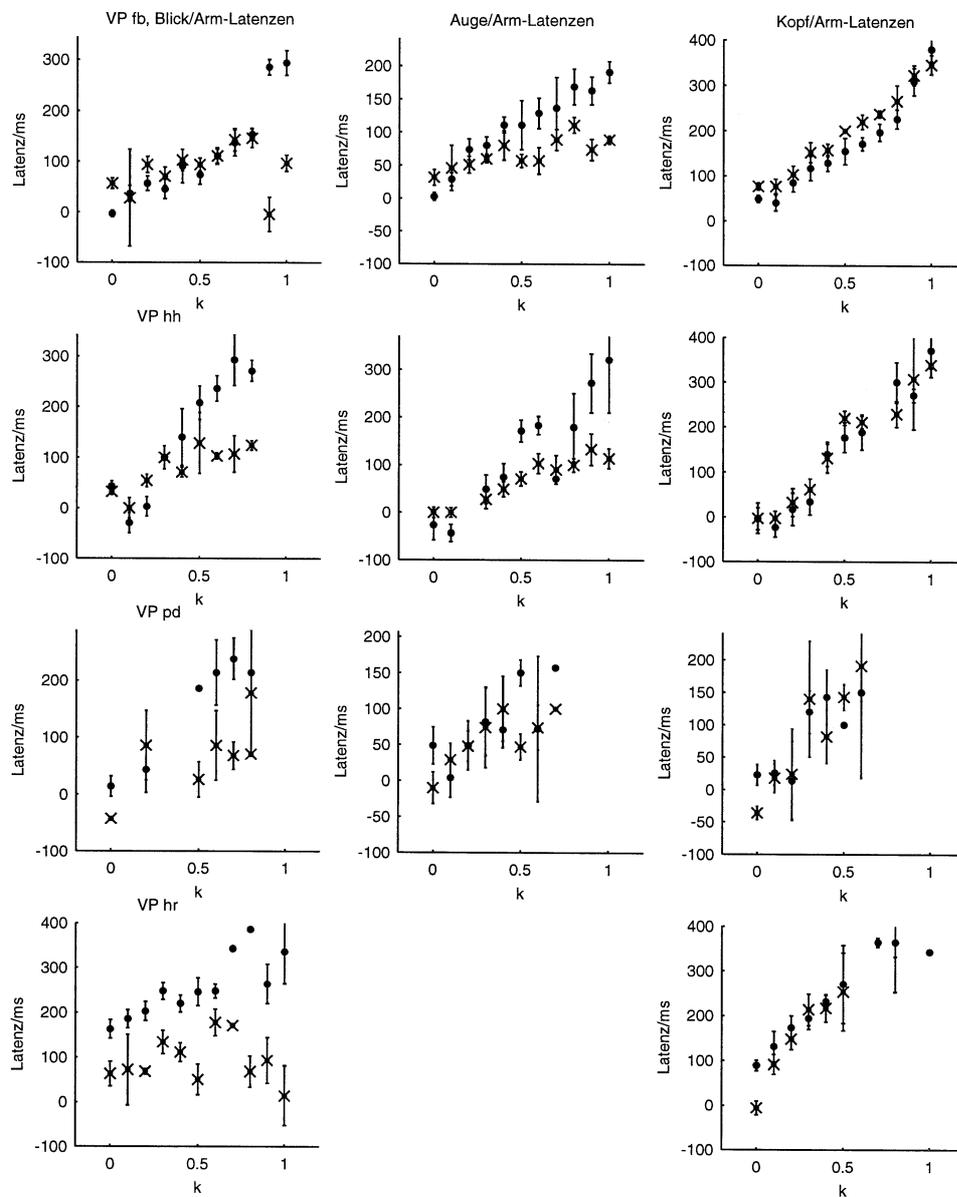


Abbildung 2.14: Die Latenzen von Blick-, Augen- und Kopfgeschwindigkeit (Kreuze) und die der Armggeschwindigkeit (Punkte), aufgetragen gegen den Parameter k , der die Komplexität bzw. Prädiktibilität der Zielbewegung kennzeichnet. Versuchspersonen fb, hh, pd und hr.

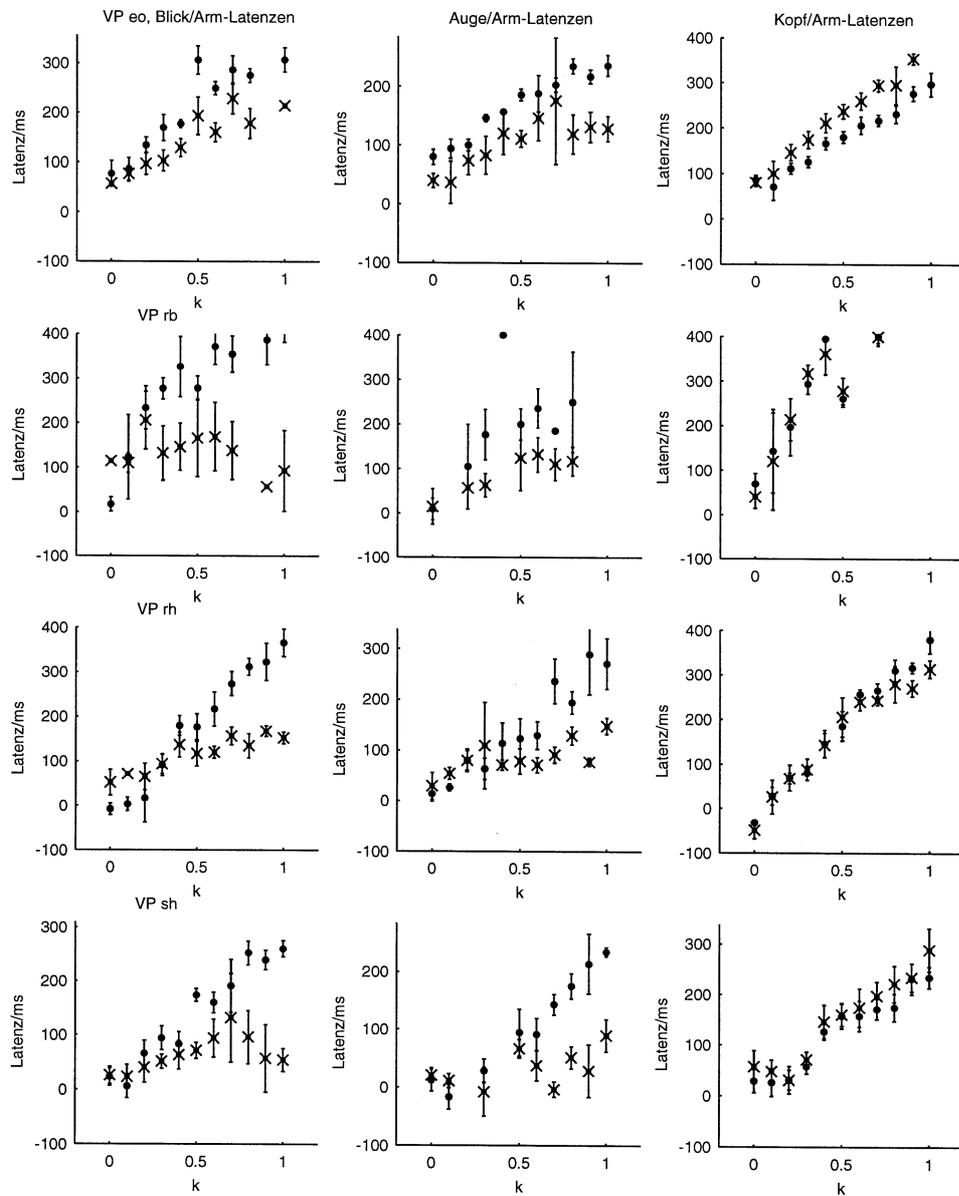


Abbildung 2.15: Die Latenzen von Blick-, Augen- und Kopfgeschwindigkeit (Kreuze) und die der Armgeschwindigkeit (Punkte), aufgetragen gegen den Parameter k . Versuchspersonen eo, rb, rh und sh.

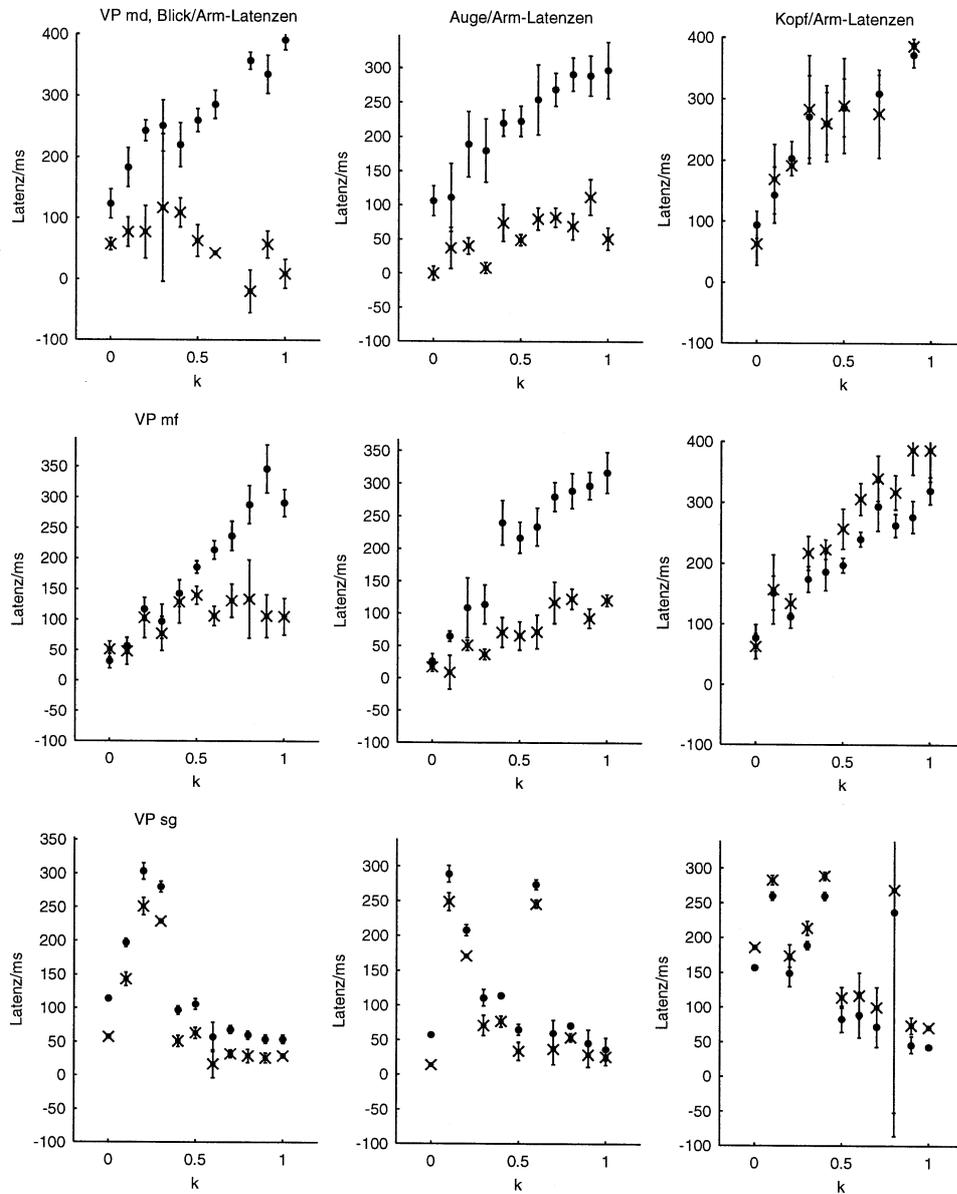


Abbildung 2.16: Die Latenzen von Blick-, Augen- und Kopfgeschwindigkeit (Kreuze) und die der Armgeschwindigkeit (Punkte), aufgetragen gegen den Parameter k . Versuchspersonen md und mf und Simulationsergebnisse (sg).

2.2.3 Geschwindigkeitsfehler

Die Gruppenmittelwerte der Arm-vmse steigen von ca. $100^\circ/s^2$ bei $k = 0$ auf $400^\circ/s^2$ bis $600^\circ/s^2$ bei $k = 1$ an. Bis $k = 0,4$ ist ihr Verlauf in den Versuchen mit freiem Kopf (Arm/Blick und Arm/Kopf) relativ monoton, oberhalb von $k = 0,4$ nimmt die Streuung der Arm-vmse aber zu und sie schwanken wie im Arm/Auge-Versuch um ca. $100^\circ/s^2$. Bei den Arm/Blick- und Arm/Auge-Versuchen, bei denen das Auge an der Folgebewegung maßgeblich beteiligt war, verlaufen die vmse der Blick- und Augengeschwindigkeiten ähnlich denen der Arm-vmse. Bei den Versuchen, in denen mit dem Kopf gefolgt werden sollte, liegen die Kopf-vmse jedoch deutlich ($500^\circ/s^2$ bis $700^\circ/s^2$) darüber und zeigen bei ca. $300^\circ/s^2$ Streuung auch keinen monotonen Anstieg mehr. Die vmse aller Probanden sind in den Abbildungen 2.17-2.19 gegen k aufgetragen. Bei allen vmse ist ein monotoner Anstieg der Standardabweichungen mit steigendem k zu verzeichnen. Die vmse der Arm-, Blick- und Augenfolgebewegungen lassen keine signifikanten Unterschiede erkennen. Bei sieben der zehn VP (pd, hr, rh, eo, sh, md, mf) liegen die Kopf-Fehler über den Arm-vmse (um bis zu 600% bei Proband md).

2.2.4 Spektren

Die Spektren der Geschwindigkeitsfunktionen von Blick und Auge im Vergleich mit denen der Zielgeschwindigkeit sind für je zwei VP in den Abbildungen 2.20-2.24 dargestellt. Die Spektren der Kopf- und Armgeschwindigkeiten zeigen die Abbildungen 2.25-2.29.

Um die Teile der Spektren hervorzuheben, die den größten Beitrag zu den jeweiligen Folgebewegungen leisteten, wurde eine Schwelle für den Zehner-Logarithmus des Amplitudenquadrats festgelegt. Als geeigneter Schwellenwert, der das Rauschen mit niedriger Leistungsdichte ausreichend unterdrückte, erwies sich 6,7. Es werden also nur die Anteile des Spektrums, die darüberliegen, sichtbar.

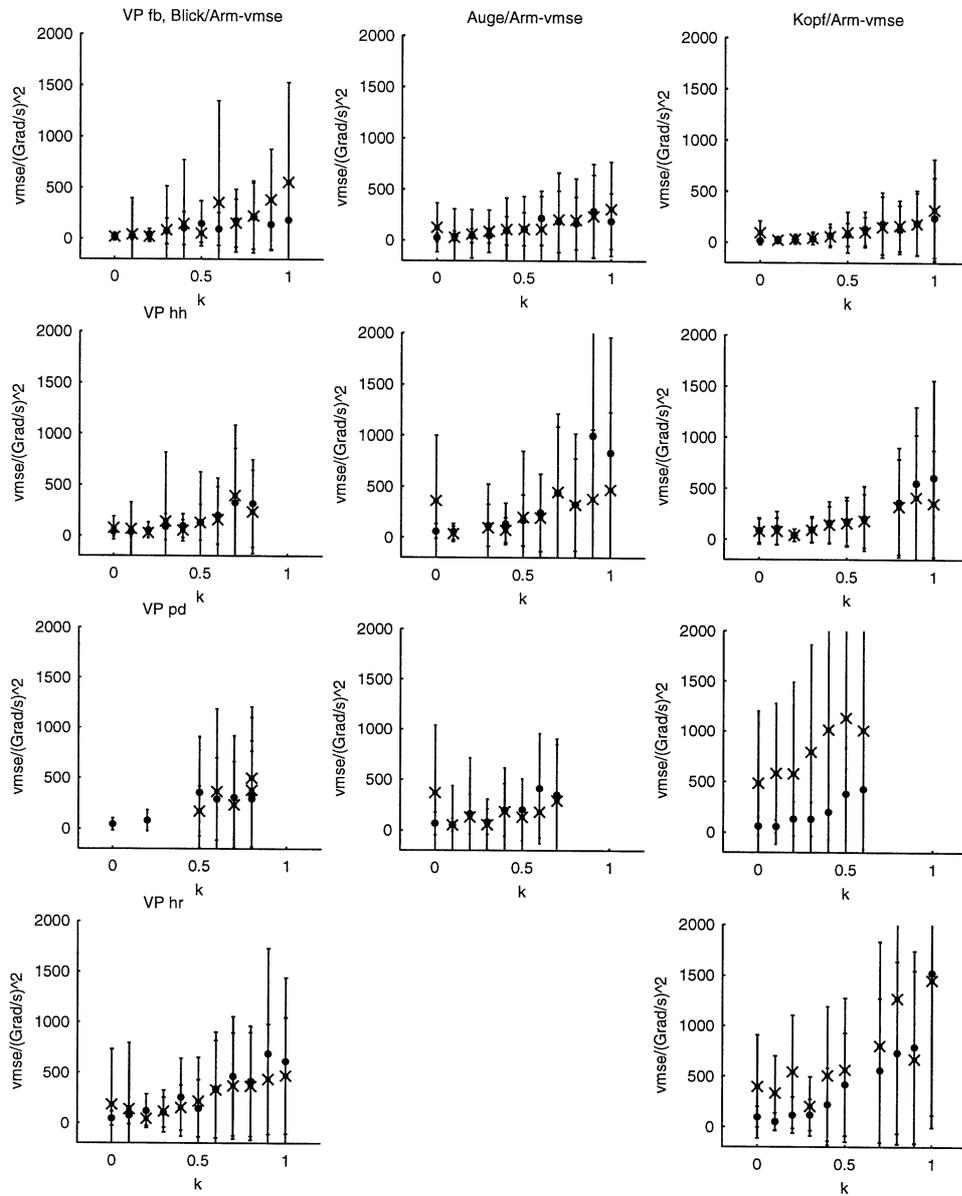


Abbildung 2.17: Die mittleren quadratischen Geschwindigkeitsfehler ($vmse$, velocity mean square error) von Blick-, Auge- und Kopfbewegung (Kreuze) und die der Armbewegung (Punkte), aufgetragen gegen den Parameter k , der die Komplexität bzw. Prädiktibilität der Zielbewegung kennzeichnet. Versuchspersonen fb, hh, pd und hr.

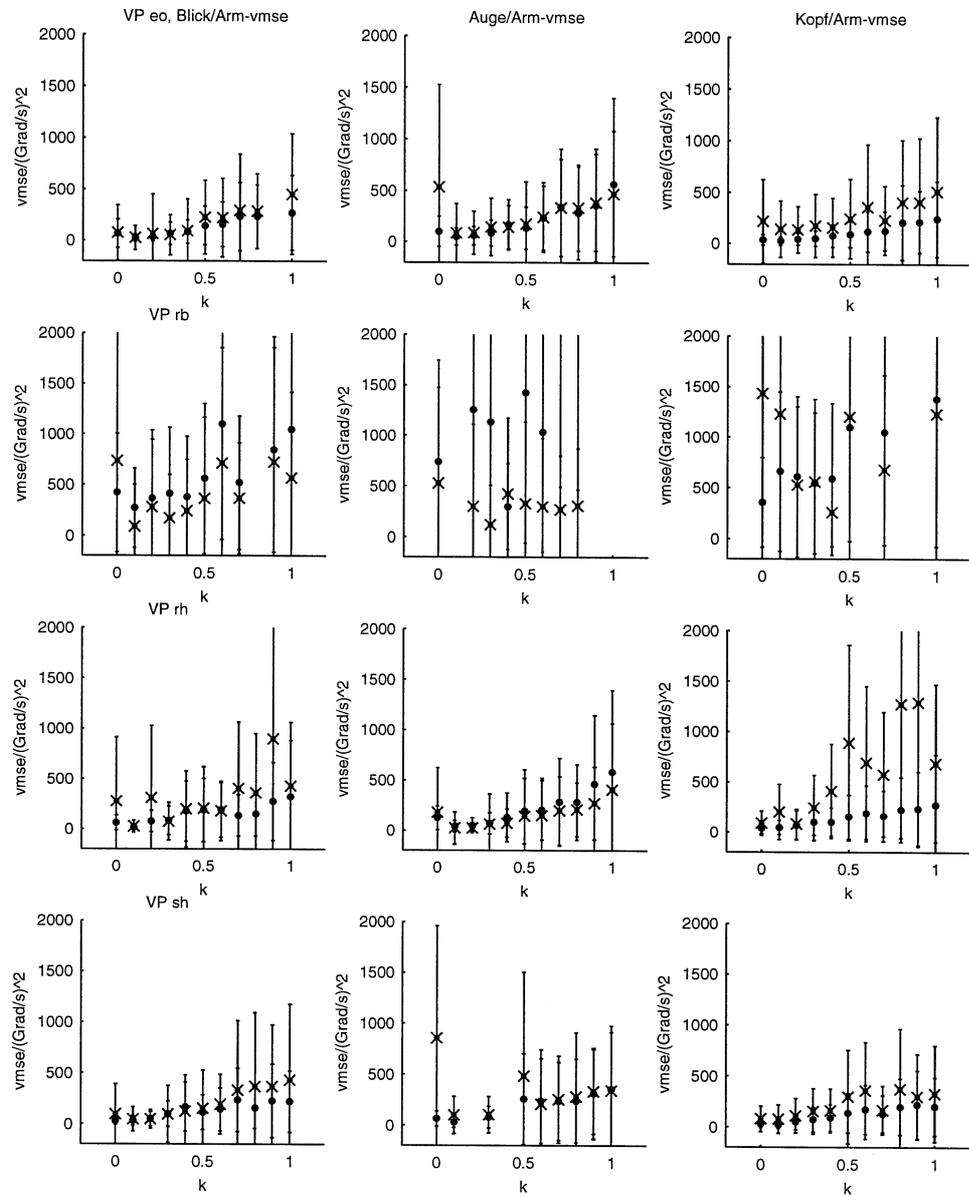


Abbildung 2.18: Die mittleren quadratischen Geschwindigkeitsfehler (vmse) von Blick-, Auge- und Kopfbewegung (Kreuze) und die der Armbewegung (Punkte), aufgetragen gegen den Parameter k . Versuchspersonen eo, rb, rh und sh.

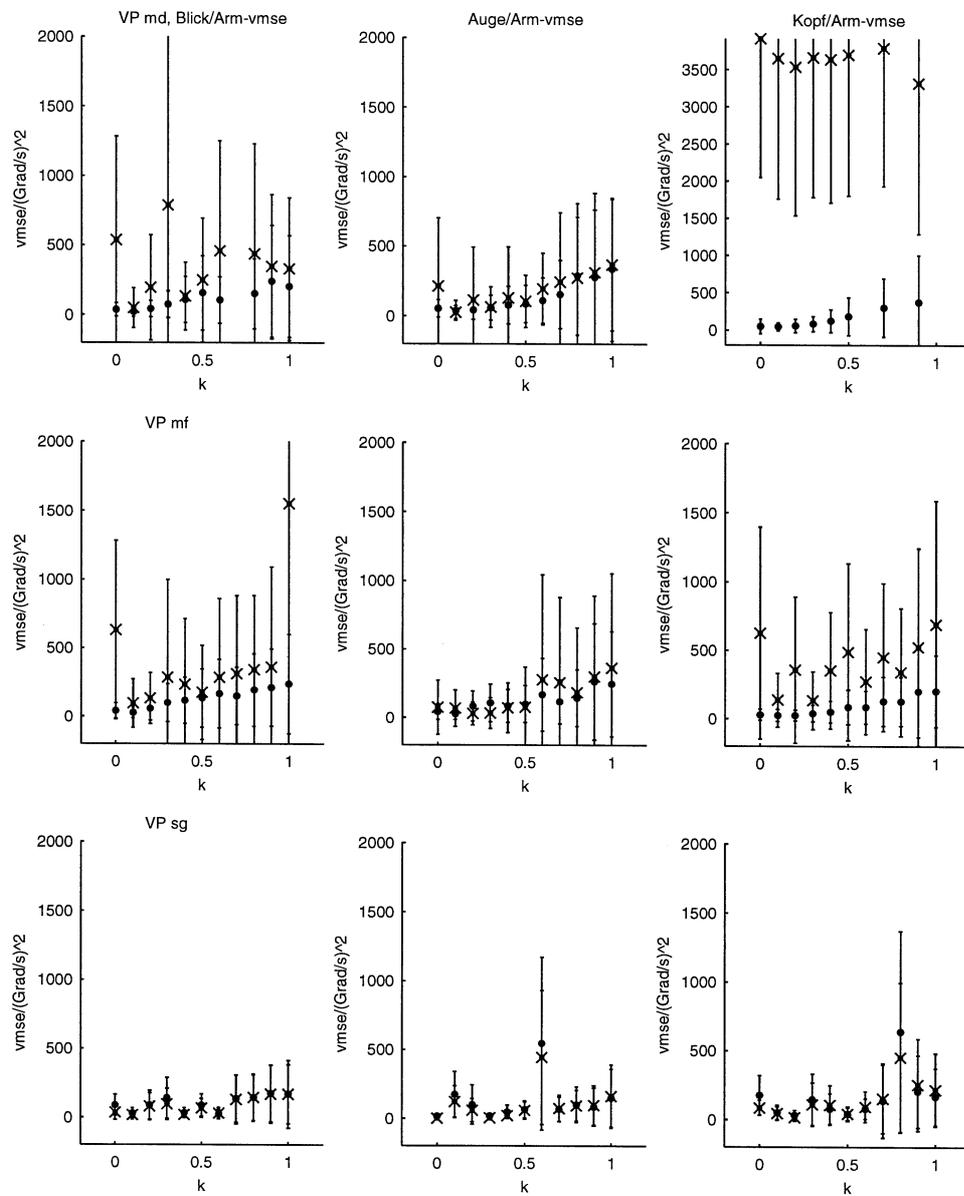


Abbildung 2.19: Die mittleren quadratischen Geschwindigkeitsfehler (vmse) von Blick-, Auge- und Kopfbewegung (Kreuze) und die der Armbewegung (Punkte), aufgetragen gegen den Parameter k . Versuchspersonen md und mf und Simulationsergebnisse (sg).

Ungenügend eliminierte Sakkaden oder Lidschlüsse verursachten in den Spektren von Auge und Blick Artefakte, die stark störten. Aus diesem Grund wurde es, um die Übersichtlichkeit und Auswertbarkeit der Diagramme so gut wie möglich zu erhalten, notwendig, Spektren einzelner Versuchsdurchgänge (d.h. zu einzelnen Werten von k gehörende Spektren) zu verwerfen. Die Frage, auf die hin die dargestellten Spektren untersucht werden sollen, ist nun die, ob und in welchem Maß die in der Zielbewegung enthaltenen Frequenzkomponenten von den einzelnen Folgesystemen reproduziert werden können.

Bei sieben von zehn VP (fb, hh, eo, rh, sh, md, mf) sind Spektren für Blick oder Auge zu erkennen, die die Charakteristika der Eingangsspektren widerspiegeln. Es zeigt sich, daß die der Zielbewegung zugrundeliegenden Frequenzkomponenten bis hinauf zu $k = 1$ in den Antworten reflektiert werden. Die Amplitudenquadrate der niedrigeren Frequenzanteile fallen bei den Augen- und Blickbewegungen einiger VP (fb, hh, eo, rh, md, mf) gegenüber denjenigen der höchsten jedoch deutlich schneller ab. Die Leistungsdichte des höchsten Frequenzanteils der Augen- und Blickgeschwindigkeit bleibt mit steigendem k bei sechs der zehn VP (fb, hh, rh, sh, md, mf) annähernd konstant oder nimmt zu. Bei einer VP (eo) läßt sich ein Absinken oberhalb von $k = 0,7$ (Auge) bzw. $k = 0,5$ (Blick) feststellen.

Auch bei den meisten Spektren der Arm- und Kopfgeschwindigkeit bleiben die Amplitudenquadrate der höchsten Frequenzkomponente konstant oder steigen leicht an (Kopfbewegung: fb, hh, eo, rh, sh, mf; Armbewegung: fb, hh, eo, rh, sh, md, mf). Bei den Probanden pd und hr tritt oberhalb von $k = 0,6$ bzw. $k = 0,7$ eine Abschwächung des höchsten Frequenzanteils zugunsten niedrigerer Frequenzen auf. Die Amplitudenquadrate der niedrigeren Frequenzkomponenten bleiben bei sechs der zehn VP konstant oder steigen an (Kopfbewegung: fb, pd, hr, rh, mf, md; Armbewegung: fb, pd, , hr, sh, md, mf). Jedoch geht mit steigendem k bei drei VP die Leistungsdichte der niedrigen Komponenten auf einen Bruchteil der Stimulusanteile zurück (Kopfbewegung: hh, eo, sh; Armbewegung: hh, eo, rh). Bei sechs VP (pd,

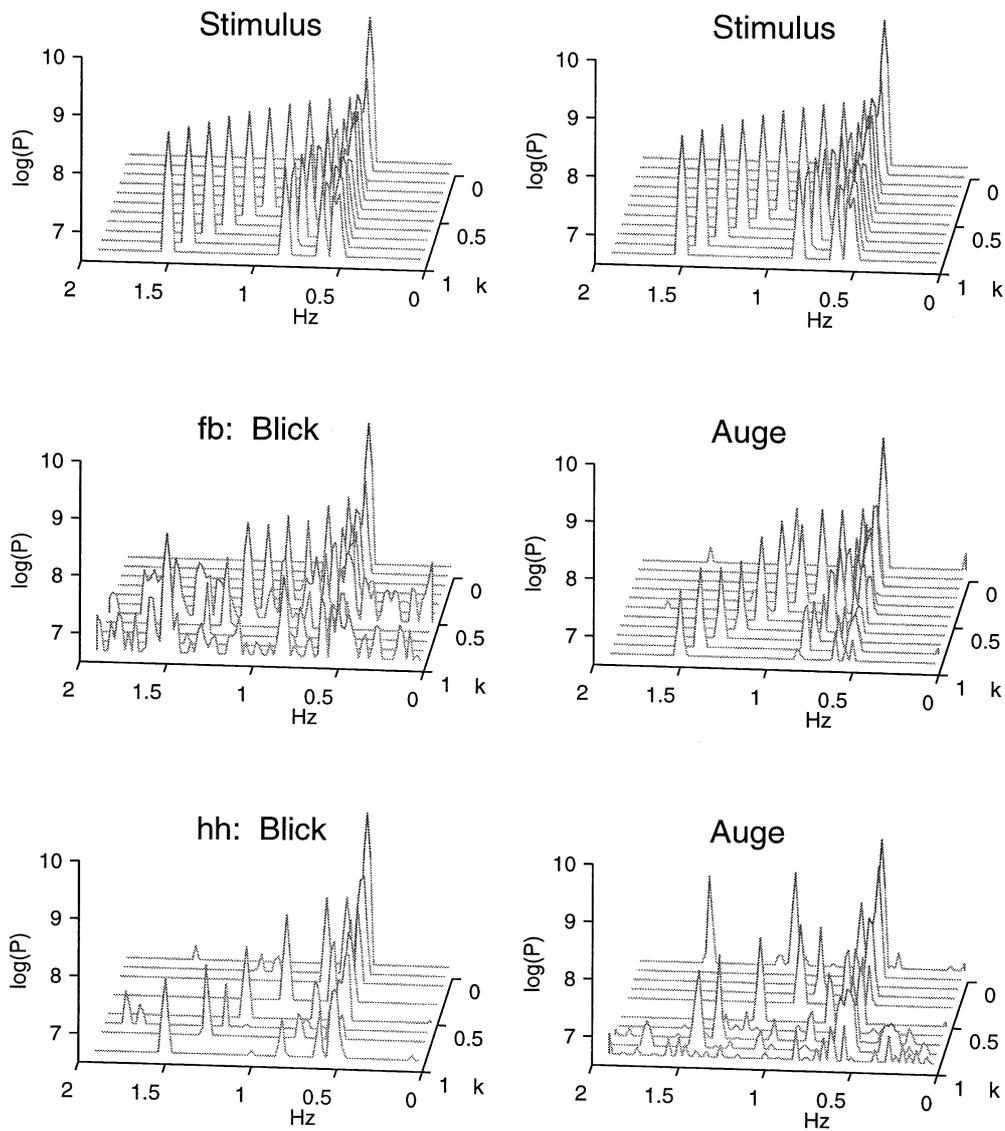


Abbildung 2.20: Die Leistungsdichtespektren $P = |S|^2$ (S ist die in Gleichung 2.12 definierte Fouriertransformierte) der Geschwindigkeitsspur von Stimulus, Blick und Auge für Parameterwerte $k = 0, \dots, 1$ und die Versuchspersonen fb und hh.

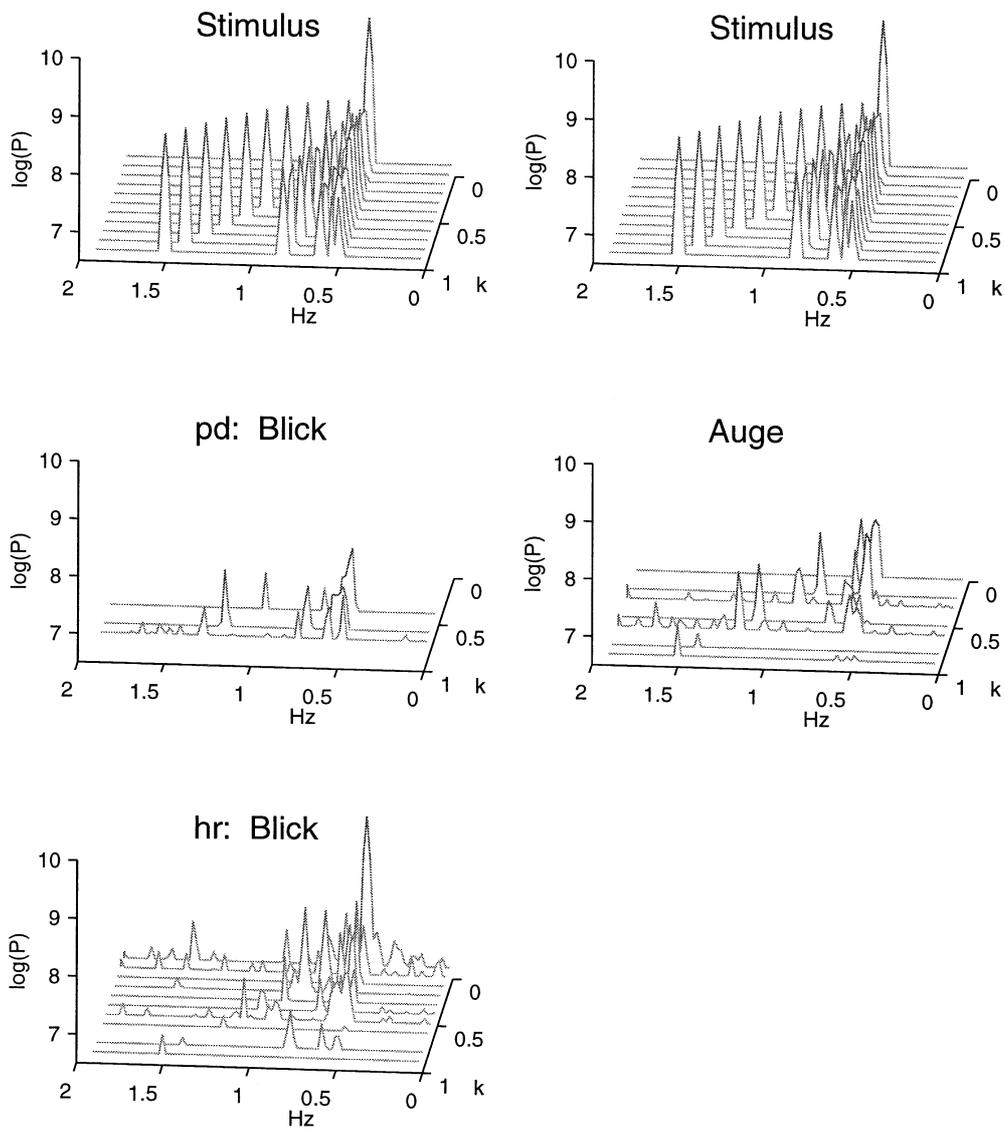


Abbildung 2.21: Die Spektren der Geschwindigkeitsspur von Stimulus, Blick und Auge für Parameterwerte $k = 0, \dots, 1$ und die Versuchspersonen pd und hr.

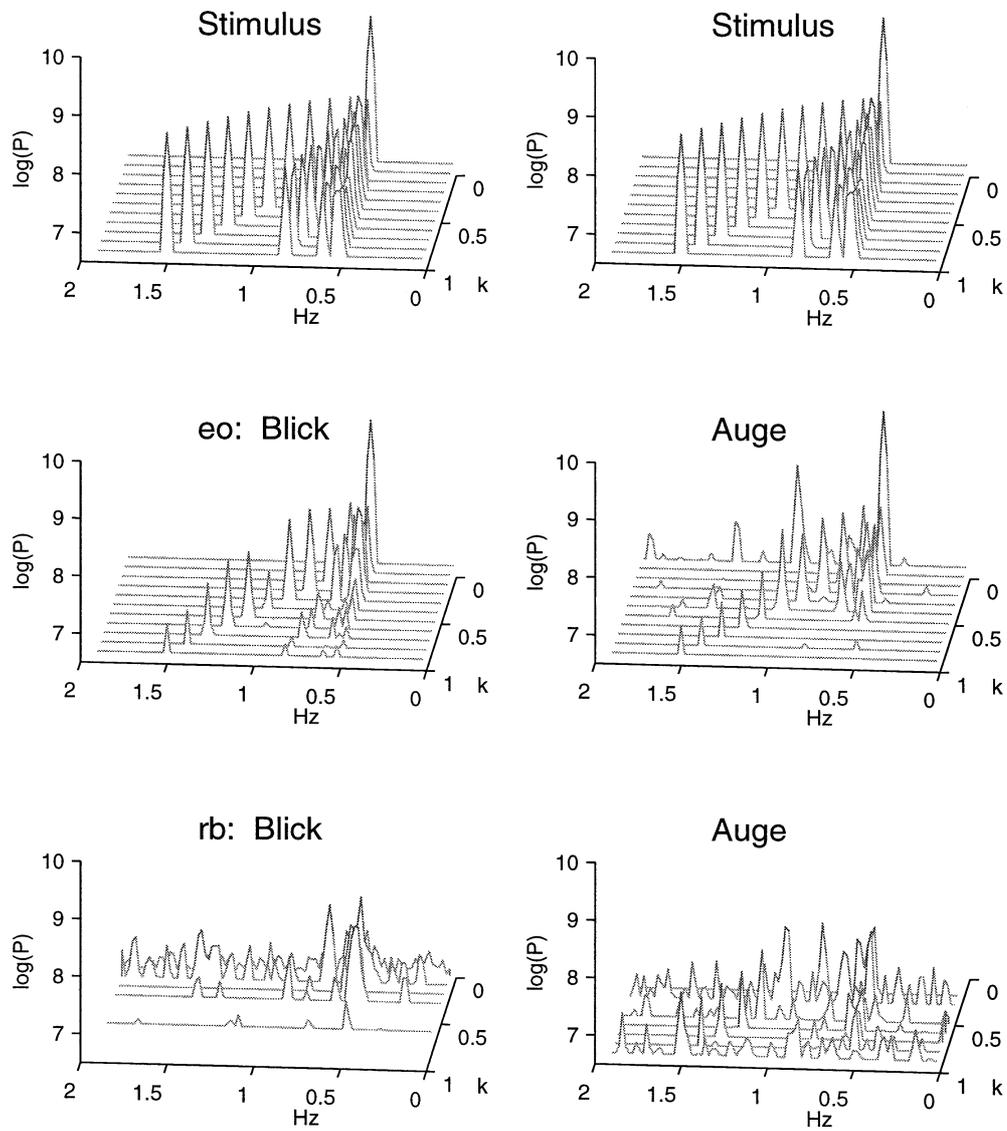


Abbildung 2.22: Die Spektren der Geschwindigkeitsspur von Stimulus, Blick und Auge für Parameterwerte $k = 0, \dots, 1$ und die Versuchspersonen eo und rb.

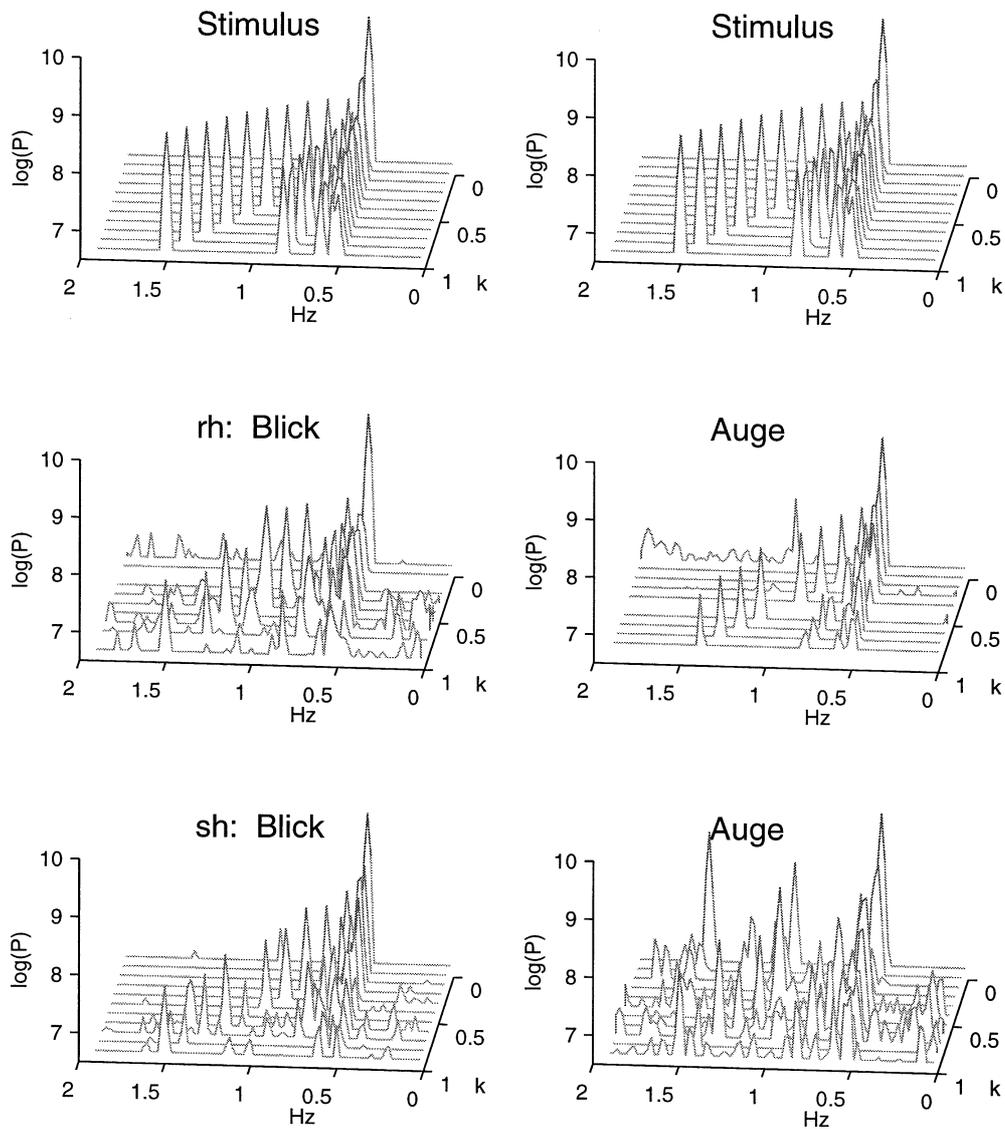


Abbildung 2.23: Die Spektren der Geschwindigkeitsspur von Stimulus, Blick und Auge für Parameterwerte $k = 0, \dots, 1$ und die Versuchspersonen rh und sh.

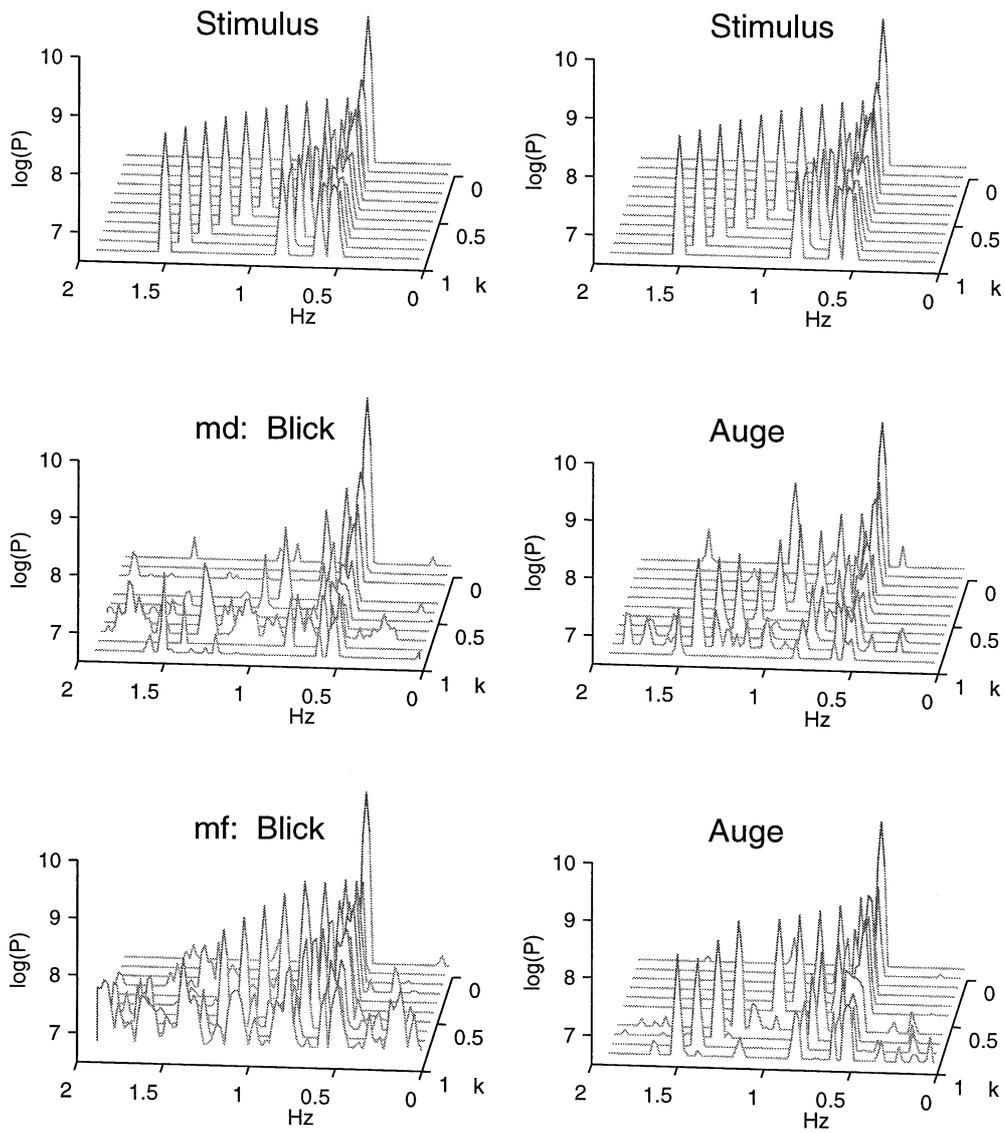


Abbildung 2.24: Die Spektren der Geschwindigkeitsspur von Stimulus, Blick und Auge für Parameterwerte $k = 0, \dots, 1$ und die Versuchspersonen md und mf.

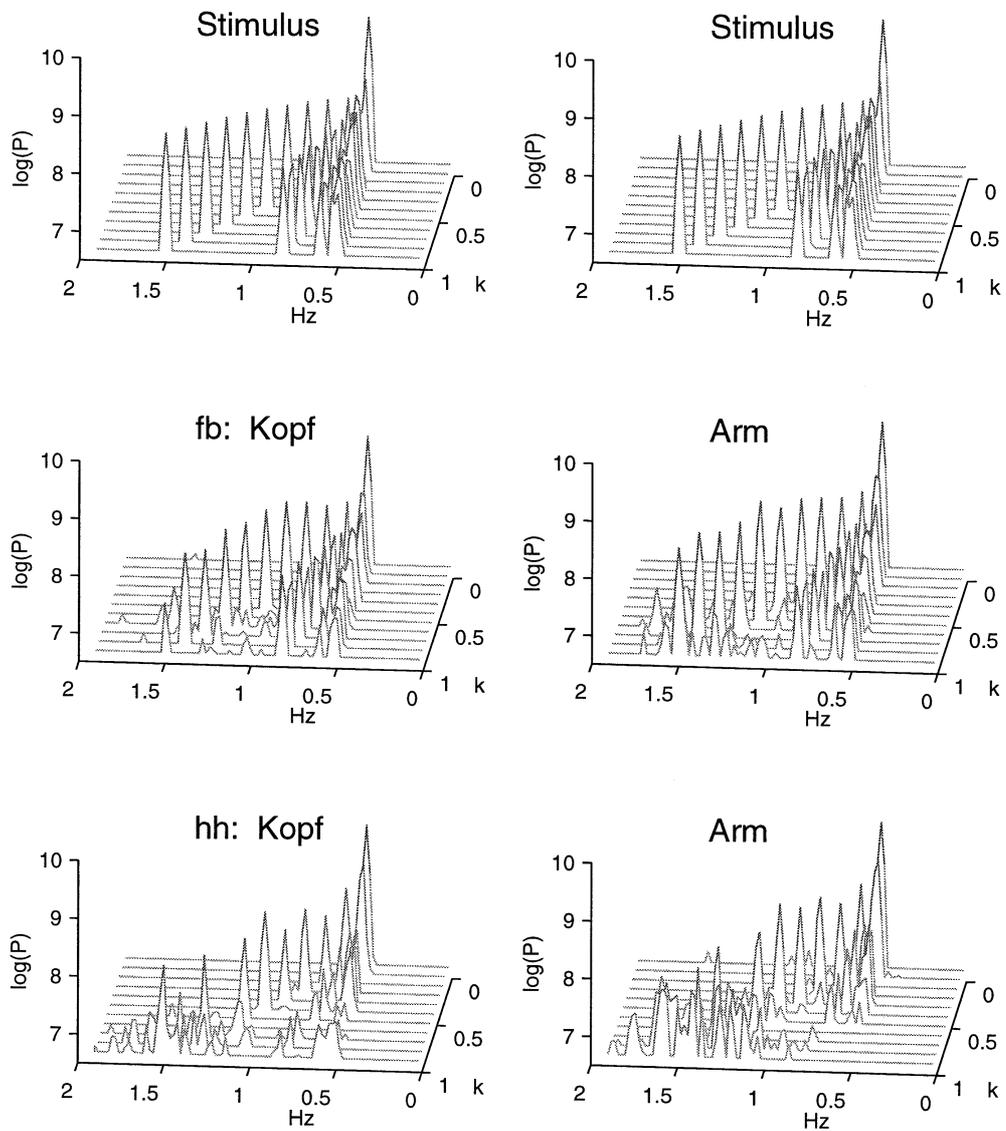


Abbildung 2.25: Die Spektren der Geschwindigkeitsspur von Stimulus, Kopf und Arm für Parameterwerte $k = 0, \dots, 1$ und die Versuchspersonen fb und hh.

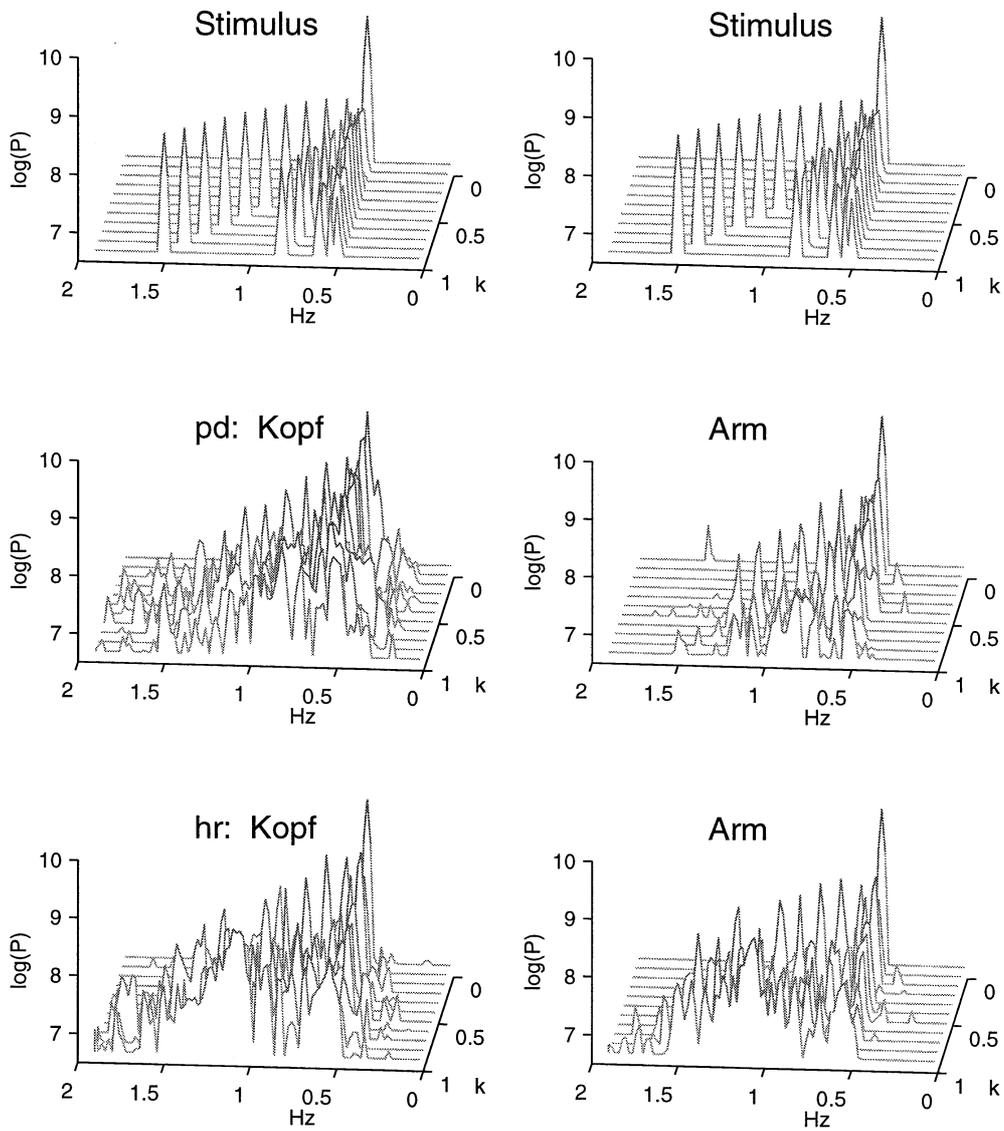


Abbildung 2.26: Die Spektren der Geschwindigkeitsspur von Stimulus, Kopf und Arm für Parameterwerte $k = 0, \dots, 1$ und die Versuchspersonen pd und hr.

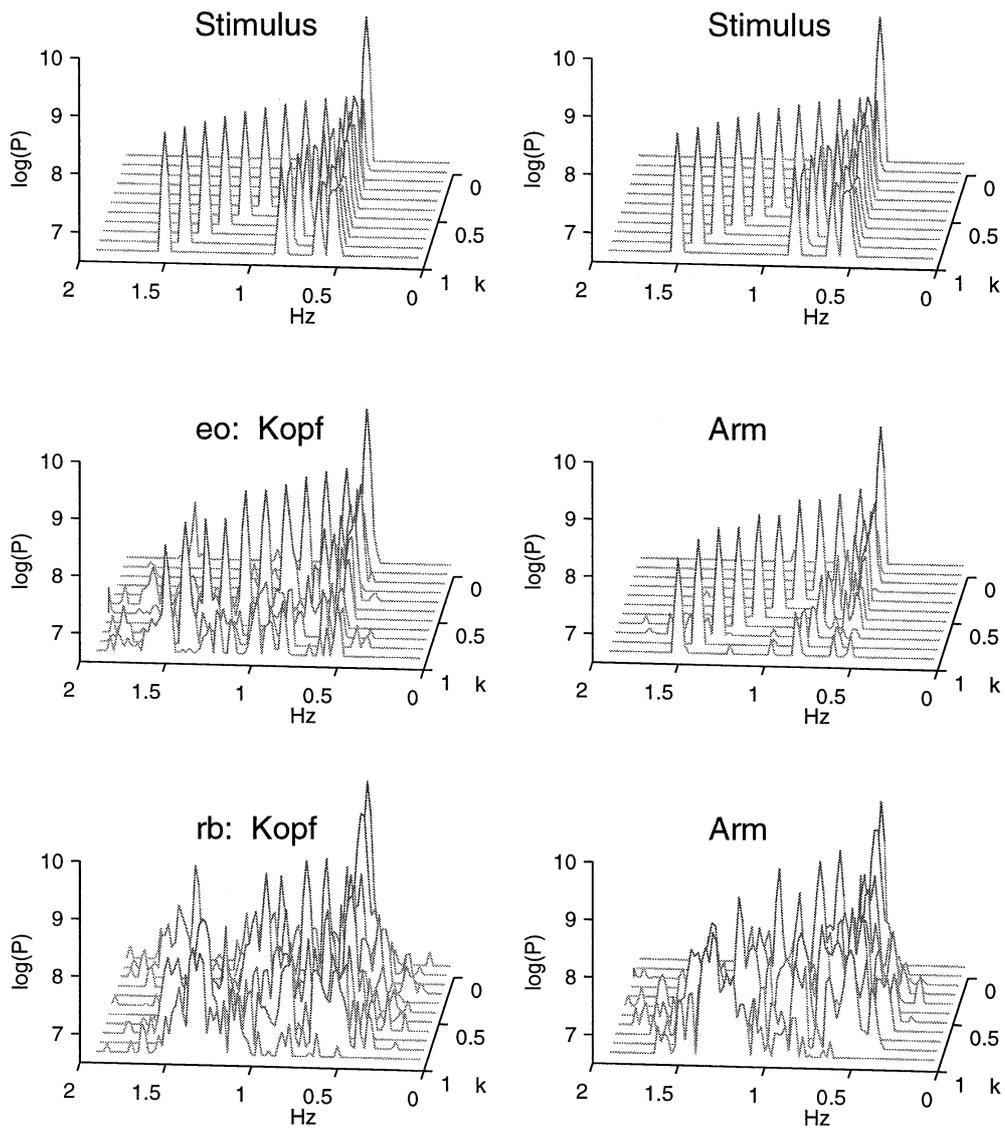


Abbildung 2.27: Die Spektren der Geschwindigkeitsspur von Stimulus, Kopf und Arm für Parameterwerte $k = 0, \dots, 1$ und die Versuchspersonen eo und rb.

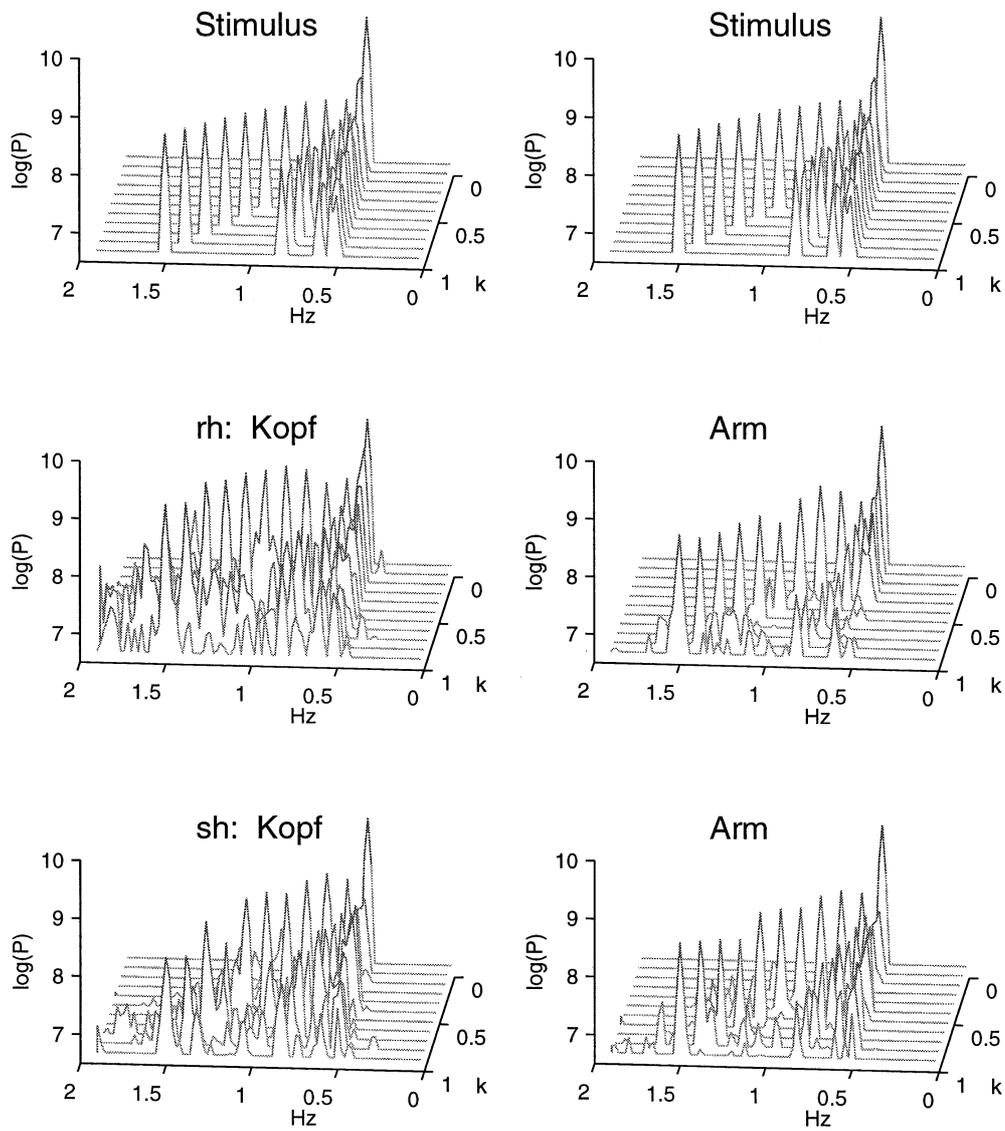


Abbildung 2.28: Die Spektren der Geschwindigkeitsspur von Stimulus, Kopf und Arm für Parameterwerte $k = 0, \dots, 1$ und die Versuchspersonen rh und sh.

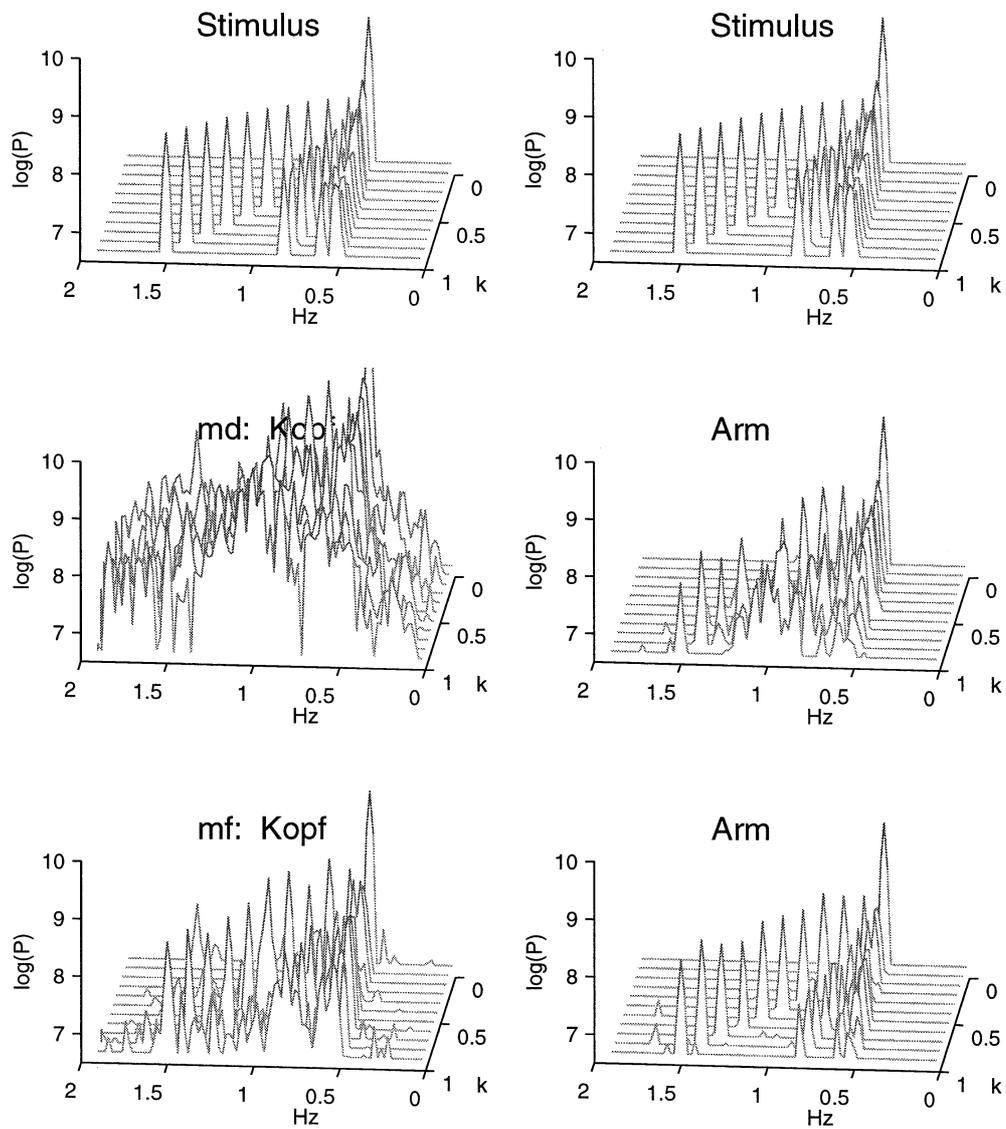


Abbildung 2.29: Die Spektren der Geschwindigkeitsspur von Stimulus, Kopf und Arm für Parameterwerte $k = 0, \dots, 1$ und die Versuchspersonen md und mf.

hr, rb, rh, sh, mf, md) tritt in den Spektren der Kopfgeschwindigkeit der Effekt auf, daß die Amplitudenquadrate einer Vielzahl von anderen Frequenzen zwischen denen, die auch in der Stimulusgeschwindigkeit enthalten sind, stark hervortreten. Zum Teil bewirkt diese Verstärkung, daß die einzelnen Komponenten gar nicht mehr zu trennen sind (md, rb, pd).

2.2.5 Korrelationen

Um zu klären, ob Korrelationen der verschiedenen Folgesysteme in den Größen Kohärenz, Latenz und mittlerer quadratischer Geschwindigkeitsfehler bestehen, wurden die Werte aller Versuchspersonen für je zwei der Systeme gegeneinander aufgetragen (Abbildung 2.30).

Die *Kohärenzen* (erste Diagrammzeile), die ja ein Maß für die Ähnlichkeit der Kurven sind, korrelieren für Kopf- und Armgeschwindigkeit am besten (rechtes Diagramm). Die Kohärenzen der Augengeschwindigkeit weichen hingegen deutlich stärker von denen der Armgeschwindigkeit ab (mittleres Diagramm), während die Kohärenzen der Blickbewegung mit denen der Armbewegung wegen der hier gegebenen Kopfbe- teiligung wieder stärker übereinstimmen (linkes Diagramm). Bei Kohärenzen kleiner als 0,9 finden sich für Augen- und Blickgeschwindigkeit kleinere Werte als für die Armgeschwindigkeit.

Ähnlich ist es bei den *mittleren quadratischen Geschwindigkeitsfehlern* (dritte Dia- grammzeile). Es ist eine Tendenz zu größeren Fehlern bei Augen- und Blickgeschwin- digkeit (linkes und mittleres Diagramm, Ordinate) im Vergleich zu denen der Arm- geschwindigkeit (Abszisse) erkennen. Noch extremer ist das Verhältnis der Fehler der Kopfgeschwindigkeit (rechtes Diagramm, Ordinate) zu den vmse der Armgeschwin- digkeit (Abszisse): Die Kopf-vmse sind bis auf sehr wenige Ausnahmen deutlich größer als die Arm-vmse.

Die deutlichsten Unterschiede im Verhalten von Okulo- und Skelettmotorik zei-

gen sich in den *Latenzen* (zweite Diagrammzeile). Die skelettmotorischen Latenzen (Kopf- und Armggeschwindigkeit) stimmen in hohem Maß überein (rechtes Diagramm). Eine erkennbare Abweichung von der Einheitsgeraden ist, wie eine Überprüfung mittels Regression zeigt (Abbildung 2.31), nicht gegeben. Das bedeutet, daß die skelettmotorischen Latenzen im Versuchspersonenmittel gleich groß sind. Dennoch wurde bei drei Versuchspersonen eine etwas größere Kopf- Latenz festgestellt (Abschnitt 2.2.2).

Ganz anders als die Latenzen der Kopfbewegung verhalten sich die Latenzen von Augen- und Blickgeschwindigkeit im Vergleich zu denen der Armggeschwindigkeit (linkes und mittleres Diagramm). Bis ca. 80 ms korrelieren sie noch, steigen die Arm-Latenzen aber darüber hinaus, so bleiben die Latenzen von Blick und Auge annähernd konstant. Sie bleiben unter 150 ms bis 200 ms, während die Latenzen der Armggeschwindigkeit auf über 300 ms ansteigen.

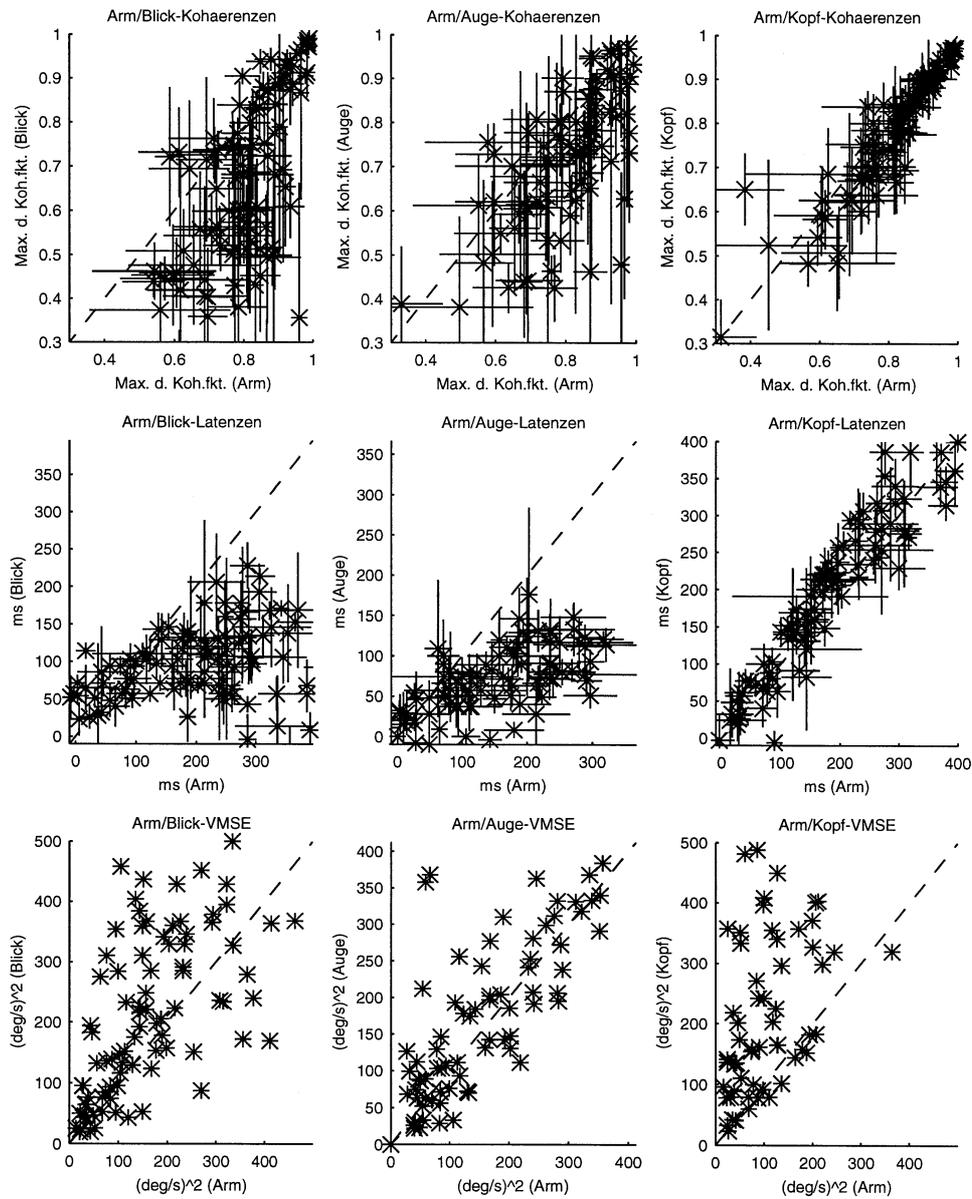


Abbildung 2.30: Die Korrelation der Kohärenzen, Latenzen und quadratischen Geschwindigkeitsfehler (v.o.n.u.) von Kopf-, Blick- und Augengeschwindigkeit (v.l.n.r, Ordinate) mit denen der Armgeschwindigkeit (Abszisse). Der deutlichste Unterschied zwischen okulo- und skelettmotorischen Systemen zeigt sich bei den Latenzen: Die Latenzen der Augen- und Blickgeschwindigkeit bleiben unter 200 ms, während die Latenzen der Armgeschwindigkeit auf über 300 ms ansteigen. Bei den vmse fehlen aus Gründen der Übersichtlichkeit die Fehlerbalken.

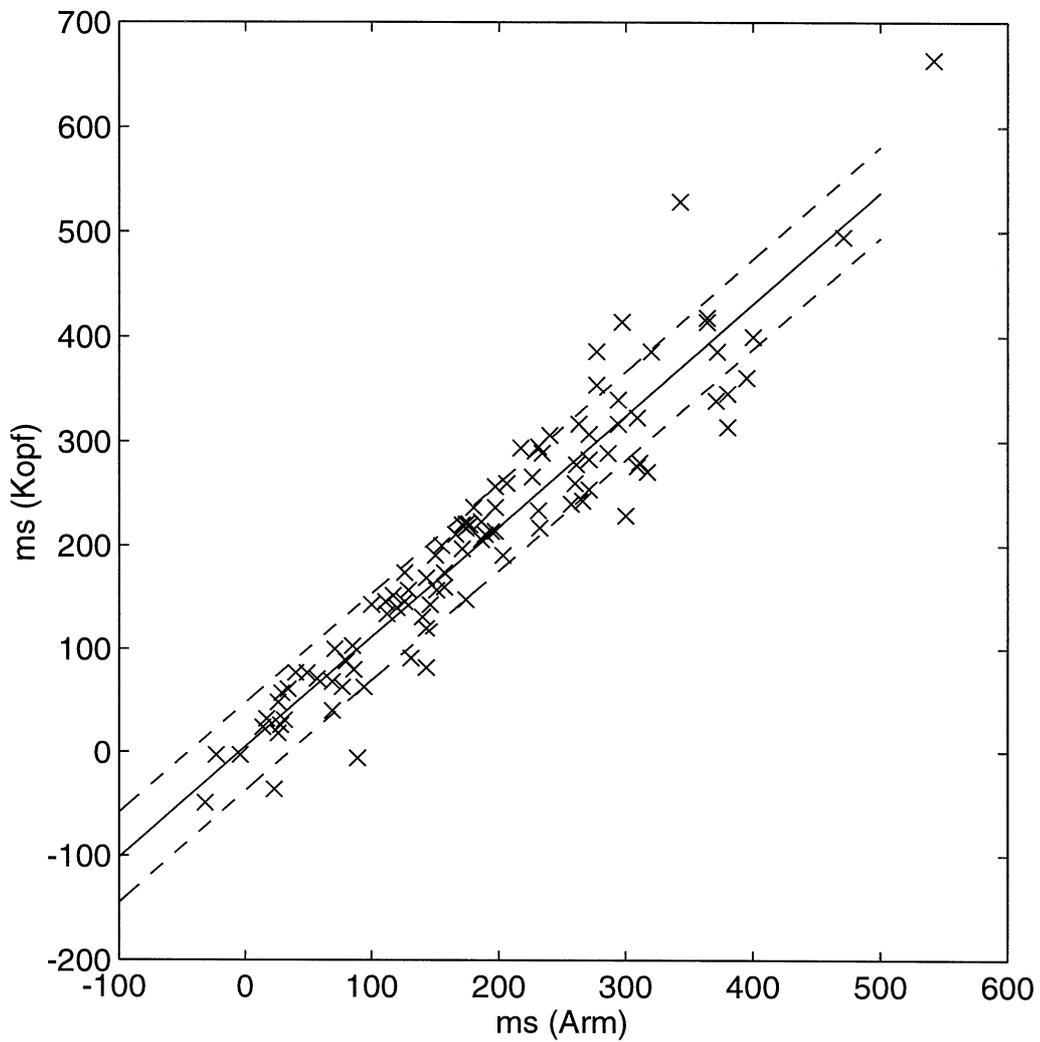


Abbildung 2.31: Die Latenzen von Arm- und Kopfgeschwindigkeit korrelieren gut. Die Ausgleichsgerade hat eine Steigung von 1,05 und schneidet die x-Achse bei -4 ms. Die 50%-Konfidenz-Kurven scheiden sie bei -44 ms und 36 ms, woraus folgt, daß sich die Latenzen nicht wesentlich unterscheiden.

Kapitel 3

Modellierung eines Prädiktors

3.1 Methoden

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, ist es üblich, Modellvorstellungen von den Vorgängen im Gehirn zu entwickeln. Konkrete Ausformulierungen solcher Modelle sind meist biokybernetische Schaltungen, die den neuronalen Signalfluß vereinfacht darstellen. Mit Hilfe solcher Modelle lassen sich Beobachtungen zusammenfassen und im günstigen Fall Hypothesen über die Signalverarbeitung falsifizieren. Es wurden insbesondere schon eine Reihe von Modellen entwickelt, die dazu beitragen sollen, ein Verständnis der prädiktiven Mechanismen zu entwickeln. In Anlehnung an die von Deno [14] vorgeschlagenen zwei Arten von Prädiktion, den auf kürzeren und den auf längeren Zeitskalen arbeitenden Mechanismen (s. 1.1), lassen sich die veröffentlichten Prädiktor-Modelle grob in zwei Klassen einteilen:

Prädiktoren, die auf einer Extrapolation der momentanen Zielgeschwindigkeit und ihrer Ableitungen basieren, wurden von Werner und Vossius [44] und von Lisberger et al. [32] vorgestellt. Werner und Vossius benutzen eine Taylor-Entwicklung der Zielposition, deren Koeffizienten aus der vergangenen Zieltrajektorie ermittelt werden. Lisberger et al. begnügen sich mit einer Extrapolation erster Ordnung.

Prädiktoren für metronomartige, periodische Zielbewegungen benutzen einen Frequenzdetektor, der dem System mitteilt, wann mit dem nächsten Reiz oder einer charakteristischen Reizänderung (etwa einer Umkehr der Bewegungsrichtung) zu rechnen ist. Barnes und Asselman [3] z.B. benutzen einen solchen Detektor, der in der intern berechneten, tatsächlichen Augengeschwindigkeit Periodizitäten ermittelt. Ähnlich funktioniert der „Target-Selective Adaptive Controller“ von Bahill und McDonald [2], ein phasengekoppelter Funktionengenerator. Dieser erreicht zwar eine Latenz von Null, allerdings benutzen die Autoren im wesentlichen vorgeschaltete Zielbewegungsfunktionen.

Ein Modell eines prädiktiven Mechanismus, der in der Lage ist, periodische Zielbewegungen, mit denen er bisher nicht konfrontiert war, zu „erlernen“ und dadurch die Latenz von Folgebewegungen bezüglich der Zielbewegung zu reduzieren, fehlt in der Literatur.

Im Folgenden wird der Versuch unternommen, einen solchen Prädiktor in Form eines Neuronalen Netzes zu konstruieren und diesen in ein Modell für Folgebewegungen von Auge, Kopf und Arm zu integrieren. Gelingt der Versuch, so ist gezeigt, daß man zur Realisierung eines Prädiktors keine vorgeschalteten Funktionen in Form eines Funktionengenerators braucht, sondern daß schon ein relativ einfaches Netzwerk in der Lage ist, auch komplexere Zielbewegungen zu „erlernen“ und so Informationen zur Verkürzung von Reaktionszeiten zu gewinnen.

3.1.1 Neuronales Netz

Seit mehreren Jahrzehnten gibt es Bemühungen, die neuronale Struktur des Gehirns mit auf Digitalrechnern implementierten Modellen nachzubilden. Die so entwickelten Neuronalen Netze werden mittlerweile in vielen Bereichen erfolgreich eingesetzt. Sie sind vor allem zur Realisierung hochdimensionaler und nichtlinearer Abbildungen geeignet. Anwendung finden sie in der Zeitreihenanalyse (z.B. Aktienkurse),

in Steuerungs- und Regelungsanlagen, in der Mustererkennung (z.B. Schrift- oder Spracherkennung) oder der Datenkompression und -aufbereitung. In der Gehirnforschung sollen Neuronale Netze vor allem das Verständnis für das Funktionieren der Signalverarbeitungsprozesse im Nervensystem erhöhen. Neuerdings werden die symmetrischen und homogenen Netze der Anfangszeit durch Strukturen ersetzt, die Erkenntnisse der Anatomie und Physiologie berücksichtigen. Einen Überblick über den Stand der Modellierung von Gehirnfunktionen gibt z.B. Cotteril [13].

Hier soll untersucht werden, ob ein relativ einfaches Neuronales Netz in der Lage ist, integriert in ein Modell für Folgebewegungen als Prädiktor zu arbeiten und ob sich damit experimentelle Ergebnisse aus dem ersten Teil dieser Arbeit reproduzieren lassen. Die Verwendung Neuronaler Netzwerke hat den Vorteil, daß sie die Möglichkeit bietet, Voraussagen über die Eigenschaften von Neuronen zu machen, die experimentell überprüft werden können. Es kann aber auch der umgekehrte Weg beschritten werden, nämlich Modellneurone mit experimentell ermittelten Eigenschaften zu versehen um die Leistung des auf ihnen basierenden Netzwerkes zu analysieren.

Wie kann nun die Struktur eines Prädiktor-Netzes aussehen? Weil die Eingangswerte gleichzeitig in das Netzwerk eingespeist werden, muß man zuerst die Annahme machen, daß die erkannte Zielgeschwindigkeit für eine gewisse Zeitspanne gespeichert werden kann. Wie groß man diese Zeitspanne wählen muß, ist zunächst nicht festgelegt. Ich wählte als Eingangsvektor für den Prädiktor elf Geschwindigkeitswerte im Abstand von 10 ms (Abbildung 3.1). Dieser Abstand ermöglichte eine ausreichende Abtastrate in dem 100 ms-Intervall. Aus diesen Werten $T(t_0 - t)$ mit $t = 0$ ms, 10 ms, ... , 100 ms sollte das trainierte Netz die zukünftige Zielgeschwindigkeit $T(t_0 + \Delta t)$ berechnen und damit dem Modellsystem ermöglichen, seine internen Verzögerungen (die v.a. den endlichen Reizleitungsgeschwindigkeiten im Nervensystem entsprechen) auszugleichen.

Als Neuronales Netzwerk verwendete ich ein dreistufiges Netz mit elf Eingängen, fünf

„hidden units“ und einem einzelnen Ausgang. Fünf „hidden units“ erwiesen sich im Laufe der Simulationen als kleinstmögliche Zahl, mit der ein Prädiktor auszustatten war, wenn er funktionieren sollte. Jeder der Eingänge e_i war mit jeder der „hidden units“ h_j gewichtet ($\mathbf{W}_{j,i}^2$) verbunden. Ihre Ausgänge führten, wieder gewichtet (w_j^1) zu der Ausgangszelle des Netzwerks. Mit der sigmoidalen Aktivierungsfunktion

$$f(x) = \frac{1}{1 + \exp(-x)} \quad (3.1)$$

und den Offset-Vektoren \vec{o}_1 und \vec{o}_2 gilt dann:

$$a = f(\vec{w}^1 \cdot \vec{h} + \vec{o}_1) \quad (3.2)$$

$$\vec{h} = f(\mathbf{W}^2 \cdot \vec{e} + \vec{o}_2). \quad (3.3)$$

Zum Trainieren des Netzwerks benutzte ich die bewährte „Backpropagation-Methode“, in der die Gewichte je nach Fehler verändert werden (Kinnebrock [25], S. 39 ff, Beweis der Konvergenz: S. 134 f). Es wurde ein Algorithmus mit variabler Lernrate und Impuls verwendet, wie er in Rumelhart et al. [39] und Vogl et al. [43] erläutert ist. Als Satz von Eingangsvektoren und Ausgangsgrößen zum Training benutzte ich die in Abbildung 3.1 symbolisch dargestellten Werte $T(t_{10}), \dots, T(t_0)$ aus einer der im Experiment verwendeten Zielbewegungen, wobei ich den relevanten Zeitabschnitt in Schritten von 50 ms über den Datensatz hinwegschob. Dies entspricht einer Abtastrate von 20 Hz, was die maximale Stimulusfrequenz (1,5 Hz) um das mehr als 13fache übersteigt. Damit ist die Bedingung des Abtasttheorems, welches die doppelte Grenzfrequenz des Signals als Abtastrate fordert, erfüllt. Das Netzwerk wurde in 400 Zyklen jeweils mit allen aus dem Hinwegschieben gewonnenen Trainingsgrößen konfrontiert¹. Für alle der 11 im Experiment verwendeten Parameterwerte k wurde das Netzwerk nicht während, sondern vor der Simulation trainiert („off-line“). Dem Fehler, mit dessen Hilfe das Netzwerk trainiert wird,

¹Dadurch wurde erreicht, daß das Netz, wie auch die Versuchsperson im Experiment, für alle Parameterwerte die gleiche Zeit hatte, um sich auf die Stimulusbewegung einzustellen. Bei Definition einer Abbruchbedingung über eine Fehlergrenze wäre das nicht der Fall gewesen.

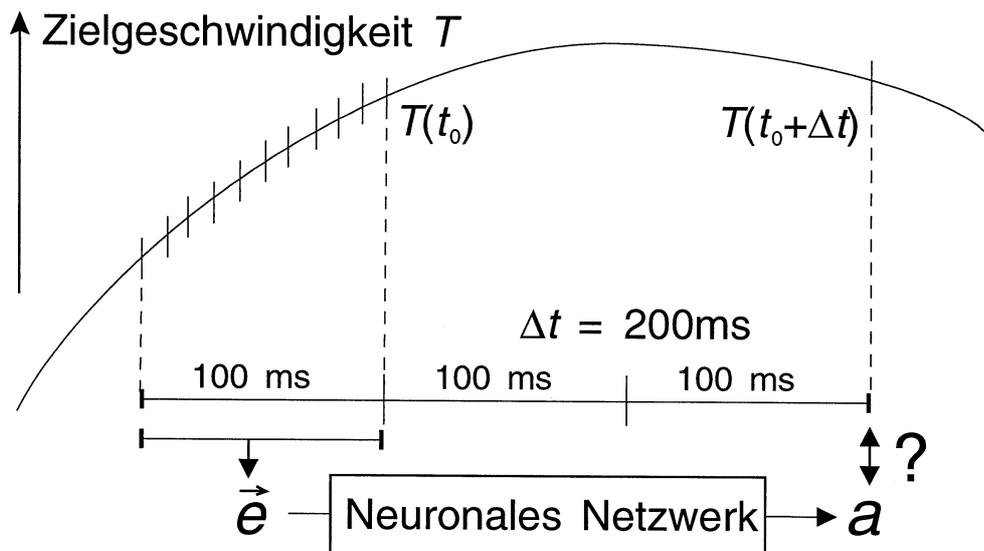


Abbildung 3.1: Das Neuronale Netzwerk soll aus 11 Eingangswerten $T(t_{10}), \dots, T(t_0)$, die einem Abschnitt der Zielgeschwindigkeit entsprechen, die Geschwindigkeit $T(t_0 + \Delta t)$ zu einem späteren Zeitpunkt vorhersagen.

könnte in der Realität der retinale Fehler, d.h. der Abstand vom Ziel-Bild zur Fovea, entsprechen. Die bei der Simulation verwendete Testfunktion war nicht identisch mit der Trainingsfunktion, auch wenn sie mit dem selben Parameter k erzeugt worden war.

3.1.2 Erweiterung des CEHT-Modells: PCEHAT-Modell

Ein Modell für kombinierte Augen-Kopf-Folgebewegungen (combined eye-head-tracking, CEHT-Modell) wird in Dicke und Thier [15] vorgestellt. Eine detaillierte Darstellung dieses Modells, auf welchem das von mir verwendete beruht, ist im Anhang zu finden. Die zentralen Ideen bei diesem Modell sind

1. daß interne Rekonstruktionen von Augengeschwindigkeit relativ zum Kopf \vec{E} und Kopfgeschwindigkeit im Raum \vec{H} (Efferenzkopien) dazu benutzt werden, zusammen mit der Geschwindigkeit des Ziel-Bildes auf der Netzhaut \vec{R} die Geschwindigkeit des Ziels im Raum $\vec{T}' = \vec{R} + \vec{E} + \vec{H}$ zu berechnen,
2. daß diese Größe \vec{T}' das Eingangssignal für Augen- und Kopfmotorik bildet und schließlich,
3. daß die Kopfgeschwindigkeit von der des Auges im Raum abgezogen wird, so daß der Blick dem Ziel korrekt folgen kann (Dies ist gleichbedeutend mit der Aussage, daß bei kombinierten Kopf-Auge-Folgebewegungen der VOR aktiv ist. Lanman et al. [29]).

Der Grad der willkürlich bestimmten Beteiligung des Kopfes an der Bewegung läßt sich dabei von 0 bis 100% voreinstellen.

Ich erweiterte dieses Modell in zwei Punkten:

1. Ich nahm an, daß die Repräsentation der Zielgeschwindigkeit im Raum auch als Eingang für das Folgesystem des Armes dient. Dies entspricht der Variante mit einer „zentralen Zwischenstufe“ aus Abbildung 1.1. Weil Arm- und

Kopfmotorik in den Experimenten des ersten Teils große Übereinstimmung zeigten (Abschnitt 2.2.5), wurde das Folgesystem des Armes durch eine ähnliche Übertragungsfunktion wie das des Kopfes dargestellt².

2. Ich nahm ferner an, daß ein neuronaler Prädiktor genau diese Zielrepräsentation analysiert und die geschätzte Zielgeschwindigkeit zu einem Zeitpunkt in naher Zukunft ausgibt. Will man nur einen einzigen Prädiktor für alle Folgesysteme (Arm, Kopf und Auge) einsetzen, dann muß dieser Zeitpunkt so gewählt sein, daß er ihre durch Verzögerungselemente und Übertragungsfunktionen verursachten internen Verzögerungen gerade ausgleicht. Aufgrund der Unterschiede in diesen internen Verzögerungen ist man gezwungen, hier einen Kompromiß zu machen (Dies wäre ein Argument dafür, daß zumindest Teile der Prädiktion nicht von einer einheitlichen, zentralen Instanz, sondern für jedes der Systeme speziell verarbeitet werden.). Er liegt bei mir bei einer Vorhersagezeit von $\Delta t = 200$ ms.

Mit den geschilderten Änderungen verfügte ich also über ein Modell für prädiktive, kombinierte Augen-, Kopf- und Arm-Folgebewegungen (predictive combined eye-head-arm tracking, PCEHAT-Modell, Abbildung 3.2). Eine Frage ist nun, ob sich mit diesem Modell Ergebnisse aus den im ersten Teil dargestellten Experimenten reproduzieren lassen.

3.2 Simulationsergebnisse

3.2.1 Latenz, Kohärenz und vmse

Die Differentialgleichungen des PCEHAT-Modells wurden mit einem dynamischen Runge-Kutta-Verfahren fünfter Ordnung integriert. Die drei Versuchstypen des er-

²Der Unterschied besteht darin, daß die Zeitkonstanten statt 200 s² und 150 s bei der Übertragungsfunktion des Armes 150 s² und 100 s betragen.

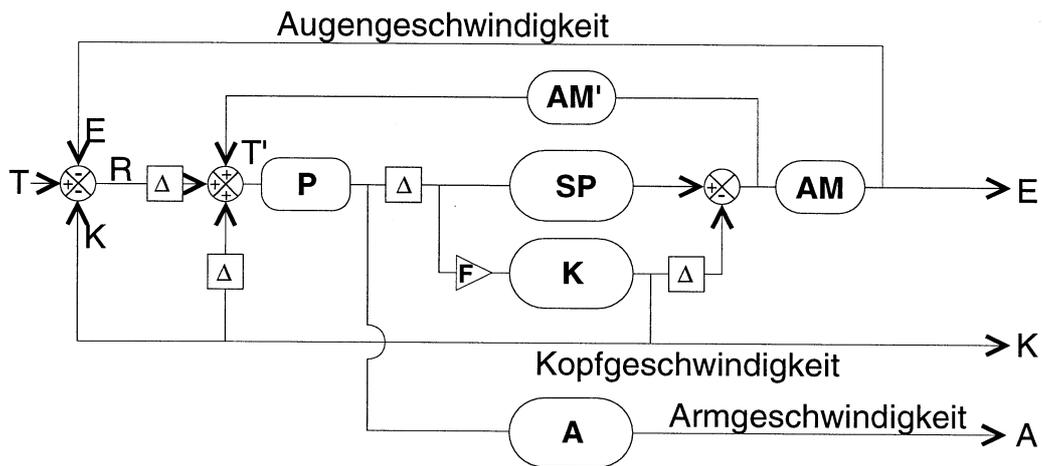


Abbildung 3.2: Das PCEHAT-Modell. Es sind: Δ : Verzögerungen, P: neuronaler Prädiktor, F: Kopf-Mitbewegungsfaktor (0..100%), SP: System für langsame Augenfolgebewegungen, K: Kopfmotorik, A: Armmotorik, AM: Augenmotorik, AM': interne Kopie der Augenmotorik; Geschwindigkeiten: T: Ziel im Raum, R: Zielbild auf der Retina, E: Auge im Kopf, K: Kopf im Raum, A: Arm im Raum, T': Rekonstruktion des Ziels im Raum

sten Teils (Ziel natürlich verfolgen, Ziel mit großem Kopf-Anteil verfolgen, Kopf fixiert) wurden simuliert, indem für die Mitbewegung des Kopfes 0, 50 und 95% angenommen wurde. Stimulusgeschwindigkeits-Funktionen vom gleichen Schwierigkeitsgrad (Parameter k) wie beim Training des neuronalen Prädiktors, aber nicht identische, bildeten den Eingang des Modells. Dies ist zulässig, weil es hier nicht darum ging, zu prüfen, in welchem Maß ein fertig trainiertes Netzwerk in der Lage ist, zu generalisieren, d.h. auch für andere als die gelernten Funktionen die Prädiktion zu leisten, sondern lediglich um die Frage, ob es möglich ist, ein Netzwerk auf diese Aufgabe hin erfolgreich zu trainieren. Es wurde aus Zeitgründen nur über eine Zeit von 10 s integriert und nicht über die vollen 50 s der Präsentationen im Experiment. Abbildungen 2.13, 2.16 und 2.19 zeigen jeweils in der untersten Zeile die Kohärenzen, Latenzen und mittleren quadratischen Geschwindigkeitsfehler der Ausgangsfunktionen des Modells, die wie in 2.1.5 beschrieben berechnet wurden.

Die Kohärenzen fallen mit steigendem k von Werten über 0,98 auf bis zu 0,75 ab, was sich in etwa mit den experimentellen Daten deckt. Die Latenzen steigen, schneller als die experimentell ermittelten Latenzen, schon bei den ersten drei Parameterwerten auf ca. 300 ms an. Anstatt aber, wie im Experiment, darüber hinaus konstant zu bleiben, fallen sie rasch auf unter 100 ms ab. Die Latenzen unter 100 ms zeigen, daß die internen Verzögerungen größtenteils ausgeglichen werden können, da Auge, Kopf und Arm dem Ziel bei einem Modell ohne Prädiktor um 200-300 ms hinterherlaufen. In Abbildung 3.3 sind exemplarisch die Simulationsergebnisse für eine Kopfbeteiligung von 50% und Parameterwerte von $k = 0, 0,2$ und $0,8$ dargestellt.

3.2.2 Spektren

Die im Vergleich zu den Versuchen im ersten Teil um ein fünftel kürzere Dauer der einzelnen Stimulusbewegungen (10 s statt 50 s) zog eine kleinere Frequenzauflösung nach sich. Wie die Spektren der simulierten Geschwindigkeiten zeigen

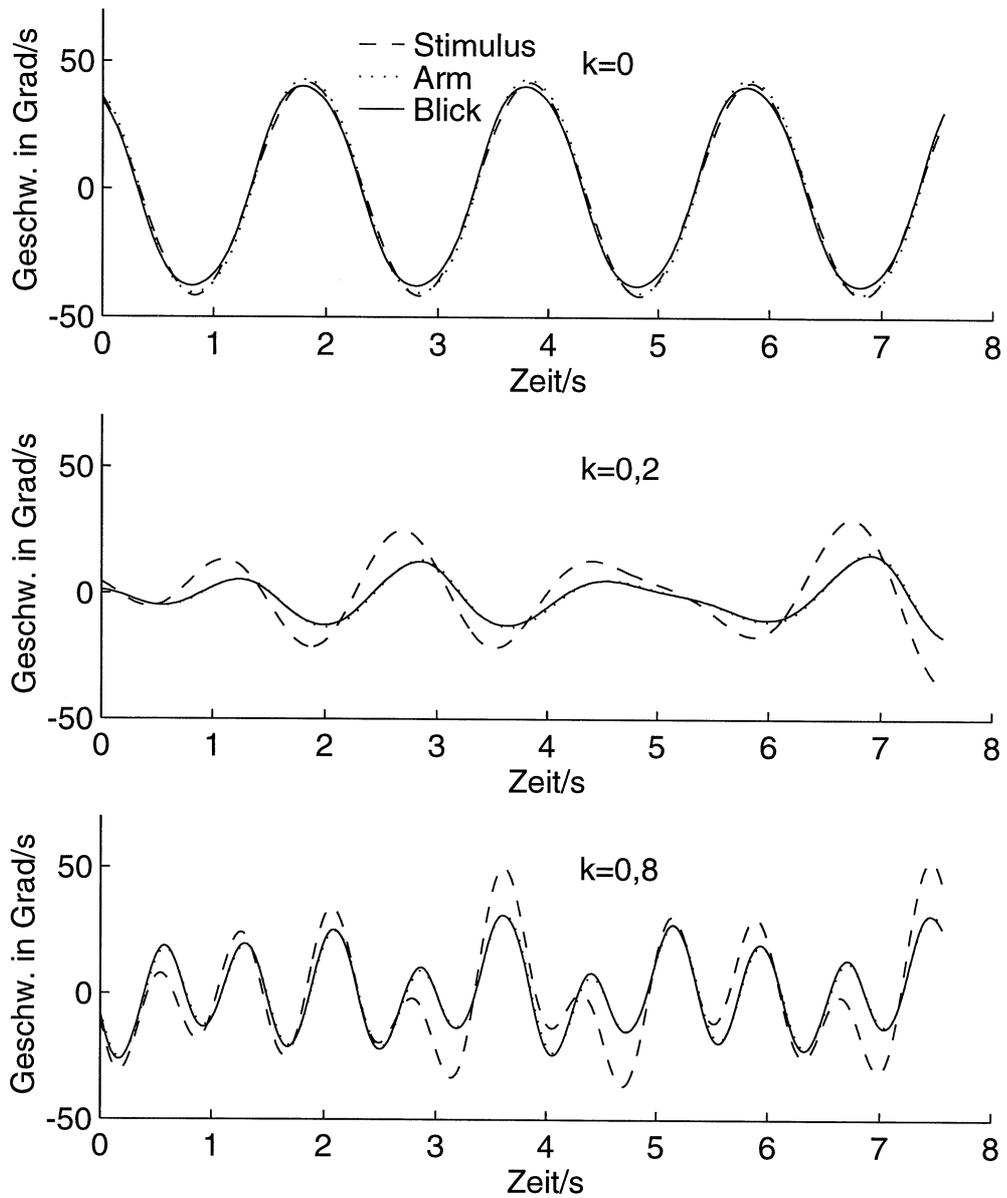


Abbildung 3.3: Beispiele simulierter Blick- (durchgezogen) und Armgeschwindigkeiten (gepunktet, Stimulusgeschwindigkeit gestrichelt). Die Parameterwerte betragen von oben nach unten $k = 0, 0,2$ und $0,8$ und zeigen damit gerade die Simulationen, bei denen die Latenz klein bzw. maximal ist.

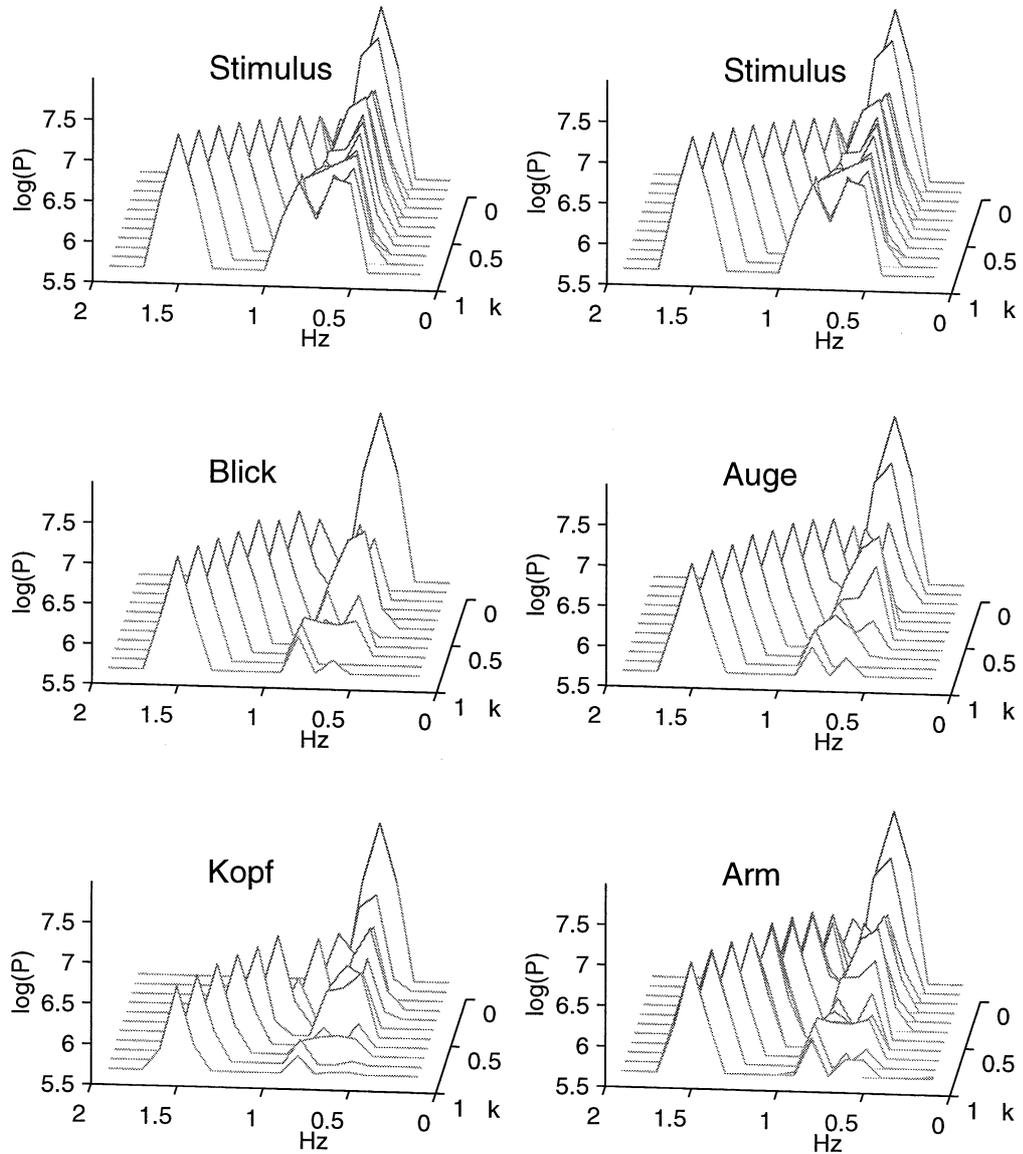


Abbildung 3.4: Spektren von Stimulus und simulierter Blick-, Augen-, Kopf- und Armbewegung. Die untere Schwelle zur Darstellung beträgt hier 5,7. Die Amplitudenquadrate der niedrigen Frequenzkomponenten sinken mit zunehmendem k wie bei einigen Versuchspersonen ab.

(Abbildung 3.4), konnte dennoch der bei einigen VP aufgetretene Effekt der Abschwächung der niedrigen beteiligten Frequenzanteile mit fallender Prädiktibilität der Zielbewegung (d.h. steigendem k) bei nahezu konstanter höchster Komponente reproduziert werden.

3.2.3 Reaktion auf ein Signal bandbegrenzten weißen Rauschens

Um einerseits diesen Abschwächungseffekt genauer zu studieren (Welcher Frequenzbereich ist davon betroffen? Wirkt das Modellsystem als Hochpaß oder als Bandpaß?), und andererseits die Reaktion des Neuronalen Netzes auf eine Funktion zu testen, die sich von seiner Trainingsfunktion stärker unterscheidet (also seine Generalisierungsfähigkeit), benutzte ich außerdem eine Mischung von 50 Sinus-Funktionen, die den Frequenzbereich von 0,5 bis 5 Hz abdeckten. Das Netzwerk wurde mit einer Zielbewegung trainiert, die einem Parameterwert von $k = 0,5$ entsprach. Aus Abbildung 3.5, die Simulationsergebnisse für eine Kopfbeteiligung von 50% zeigt, läßt sich entnehmen (indem man z.B. ausmißt, wie weit die lokalen Maxima auseinanderliegen), daß die Latenz, mit der der Zielbewegung gefolgt wird, bei ca. 150 ms liegt. Das bedeutet, daß, auch wenn die Trainingsfunktion nur Frequenzen von 0,5 Hz bis 1 Hz enthielt, der Prädiktor arbeitete und die internen Verzögerungen teilweise ausglich (Die Latenzen bei einem Modell ohne Prädiktor liegen bei 200-300 ms). Damit wird dem vorgestellten neuronalen Prädiktor eine, wenn auch begrenzte, Fähigkeit zur Generalisierung bescheinigt.

Abbildung 3.6 zeigt die Spektren der Simulationsergebnisse. Der beteiligte Frequenzbereich wird gut erfaßt. Seine Grenzen sind bei den simulierten Geschwindigkeitspektren nicht ganz so scharf wie in den Spektren der Zielgeschwindigkeit. Eine Asymmetrie im Frequenzverhalten, etwa eine Abschwächung bei niedrigen beteiligten Frequenzen wie in den Spektren des vorherigen Abschnitts, ist hier nicht mehr

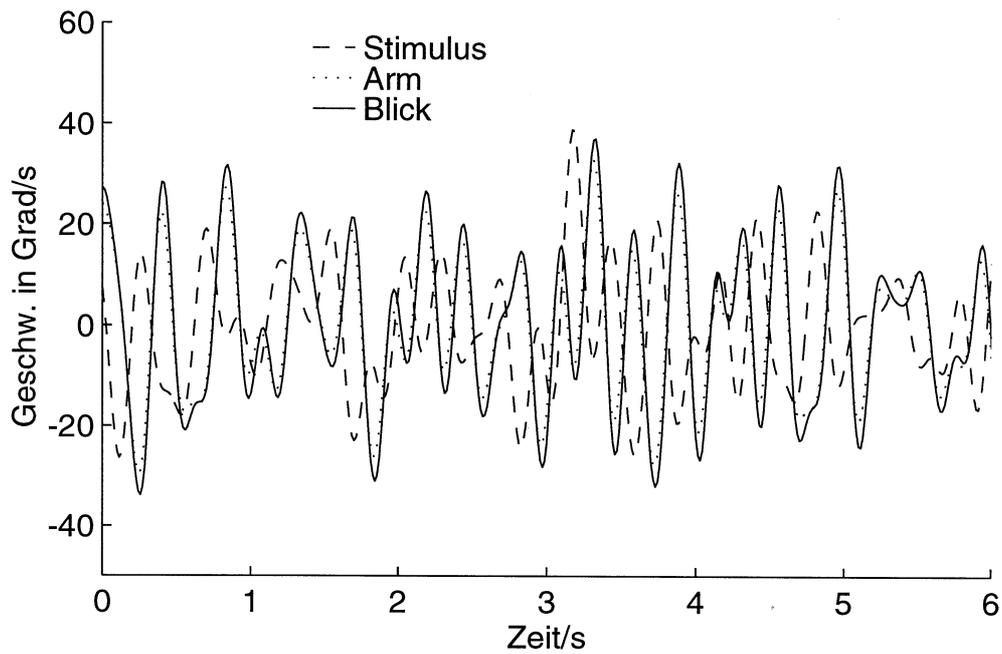


Abbildung 3.5: Simulationsergebnisse bei einer Stimulusbewegung, die einen ganzen Frequenzbereich abdeckt. Arm- und Blickgeschwindigkeit laufen der Zielgeschwindigkeit um ca. 150 ms hinterher. Dies ist weniger, als bei einem Modell ohne Prädiktor.

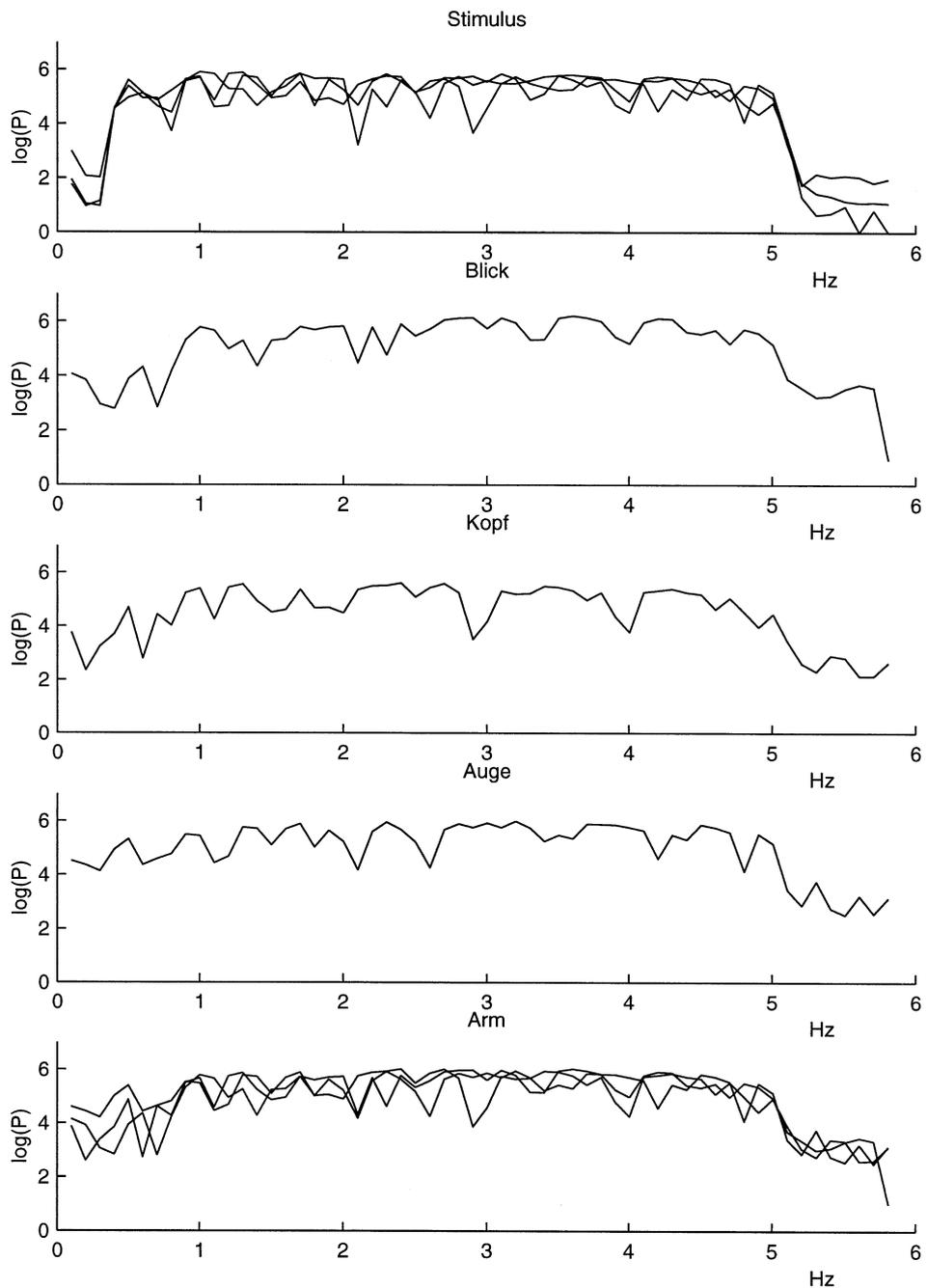


Abbildung 3.6: Spektren der Simulationsergebnisse bei einer Stimulusbewegung, die einen ganzen Frequenzbereich abdeckt. Für Stimulus- und Armbewegung sind die Spektren aller drei Versuchstypen (Kopfbeteiligung 0%, 50% und 95%) angegeben. Das Modell mit neuronalem Prädiktor kann die Frequenzen des bandbegrenzten weißen Rauschens gut erfassen. Eine Bevorzugung höherer Frequenzen tritt hier nicht mehr auf.

zu erkennen. Das Hoch- oder Bandpaßverhalten des Modells scheint also von der speziellen Form der Eingangsfunktion abzuhängen.

Diese Eigenschaft des Modells könnte experimentell überprüft werden. Dazu müßte man die verschiedenen Spektren der Folgebewegungen von Versuchspersonen untersuchen, die sich durch Variation der Frequenzbereiche, aus denen die Zielbewegung aufgebaut ist, ergäben. Diese Experimente konnten aus Zeitgründen nicht mehr durchgeführt werden.

Kapitel 4

Diskussion

4.1 Methodendiskussion

4.1.1 Fehlerabschätzung

Die nachfolgenden Überlegungen dienen dazu, abzuschätzen, ob Resultate methodische Artefakte darstellen, oder durch Besonderheiten der Methodik mitbestimmt waren:

Die Verwendung des Ultraschallsystems ermöglichte bei der Messung von Kopf- und Handposition in hohem Grad freie und natürliche Bewegungen. Dies geschah allerdings auf Kosten der Meßgenauigkeit.

Fehler traten auf bei der Kalibrierung, wenn die Versuchsperson instruiert war, Kopf und Hand auf einen Lichtpunkt auszurichten. Dies kann man nur mit beschränkter Genauigkeit. Es geht aber sicher mit einem Fehler, der deutlich kleiner als 1° ist. Der bei der Kalibrierung der Infrarotbrille durchgeführte Fit eines Polynoms dritter Ordnung verursachte Fehler bis zu 2° .

Weitere Fehler traten bei der Projektion der dreidimensionalen Bewegung der Hand auf eine Gerade und bei der Umrechnung der Kopf-Sender-Position in den Drehwin-

kel auf. Die gemessenen maximalen Abweichungen von den idealen Spuren (Gerade bzw. Kreisbogen) betragen bei der Hand 4 cm (senkrecht zur Bildschirmenebene und senkrecht zur Horizontalen) und beim Kopf 3 cm (in vertikaler Richtung), dies entspricht Fehlern von unter 0,8% bzw. $0,2^\circ$ bei der Handposition und unter 1,4% bzw. $0,4^\circ$ bei der Kopfposition.

Die Fehler, die sich aus der Auflösung der verwendeten Geräte ergeben, betragen für die Infrarotbrille 1% bzw. $0,3^\circ$ und für das Zebris-System 0,3% bzw. $0,04^\circ$ (s. 2.1.4).

Die Tangentialprojektion des visuellen Stimulus hatte einen Fehler von höchstens 1,2% oder $0,2^\circ$ zur Folge (s. Anhang).

Die maximal möglichen Positionsfehler summierten sich also zu $1,7^\circ$ für die Kopfwinkel, zu $1,5^\circ$ für die Handwinkel und zu $2,5^\circ$ für die Augenwinkel. Dieser maximale Positionsfehler sei α . Bei einer Zielbewegungsfrequenz von 0,5 Hz brauchte das Ziel 1 s, um eine halbe Schwingung auszuführen und dabei den Winkelbereich von $26,6^\circ$ zu überstreichen. Hatte der Parameter k den maximalen Wert 1, dann bewegte sich das Ziel mit einer maximalen Frequenz von 1,5 Hz. Dies entspricht für eine halbe Schwingung der Dauer von $1/3$ s. Der Geschwindigkeitsfehler ergibt sich dann bei der niedrigsten Frequenz zu $\Delta v = \alpha \cdot 1/s$ und bei der höchsten Frequenz zu $\Delta v = \alpha \cdot 3/s$. Bei den maximal aufgetretenen Zielgeschwindigkeiten von $50^\circ/s$ liegt also der maximale Geschwindigkeitsfehler zwischen $\Delta v = \alpha/50^\circ$ und $\Delta v = \alpha \cdot 3/50^\circ$. Der maximale Geschwindigkeitsfehler betrug also für die Kopfbewegung 3,4% bis 10,2%, für die Handbewegung 3% bis 9% und für die Augenbewegung 5% bis 15%.

4.1.2 Maße für die Güte von Folgebewegungen

Die verwendeten Maße (Kohärenz, Latenz, vmse, Spektren) sind unterschiedlich gut geeignet, Differenzen in der Arbeit der verschiedenen Folgesysteme nachzuweisen. In diesem Abschnitt sollen die Vor- und Nachteile der Maße beleuchtet werden.

Die Kohärenzen erwiesen sich als ein geeignetes Maß für den Grad der Sakkaden-

beteiligung an der Folgebewegung von Auge und Blick, weil die Desakkadierung die Ähnlichkeit der Funktionen von Augen- bzw. Blickgeschwindigkeit und Zielgeschwindigkeit herabsetzte. Ansonsten kann man von den Kohärenzen nur den Grad der Ähnlichkeit zwischen Folge- und Zielgeschwindigkeitsfunktionen ablesen, über die Ursachen einer hohen oder niedrigen Übereinstimmung sagen sie nichts aus.

Anders ist es bei den Latenzen, die direkt die Fähigkeit zu prädictivem, d.h. reaktionszeitverkürzendem Verhalten widerspiegeln. Problematisch dabei war aber, daß Latenzerhöhungen auch durch andere als neuronale Mechanismen (z.B. mechanische Trägheit) bewirkt werden können. Bei komplexer werdender Zielbewegung, und damit einer geringeren Übereinstimmung im Verlauf der Geschwindigkeiten, konnte es vorkommen, daß die Lage des Maximums der Kohärenzfunktion nicht der Verzögerung der Folgegeschwindigkeit entsprach. Das bedeutet, daß das Latenzbestimmungsverfahren über die Kohärenzfunktion ab einer gewissen Unähnlichkeit der Folgegeschwindigkeitsfunktionen aufhört, korrekt zu arbeiten.

Die $vmse$, die ein Maß für die punktweise Abweichung der Folgegeschwindigkeitsfunktionen von der Zielgeschwindigkeit darstellen, geben, wie die Kohärenzen, keinen Aufschluß über die Ursachen, die einer nachlassenden Folgequalität zugrundeliegen. Zudem sind sie bei sinusförmigen Zielgeschwindigkeiten mit großen Schwankungen behaftet. Diese kommen daher, daß die Differenz an den Schnittpunkten der Geschwindigkeitskurven von Folge- und Zielbewegung Null wird, und dazwischen ein lokales Maximum erreicht. Durch Verschieben der Folgegeschwindigkeit um die mittels Kohärenzfunktion ermittelte Latenz versuchte ich, allerdings nur mit begrenztem Erfolg, diese Schwankungen klein zu halten. Als Vergleichsmittel für das Verhalten der verschiedenen Folgesysteme sind die $vmse$, wie die große Streuung bei den Korrelationen (Abbildung 2.30, untere Zeile) zeigt, wenig geeignet. Empfindlich reagierten sie allerdings auf die bei manchen VP aufgetretenen erhöhten Kopfgeschwindigkeiten.

Die Leistungsdichtespektren hatten den Vorteil, daß mit ihnen die Fähigkeit der

Folgesysteme, die Frequenzkomponenten der Zielgeschwindigkeit zu erfassen, direkt sichtbar gemacht werden konnte. Dadurch wurden die Unterschiede in der Reaktion auf hohe bzw. niedrige Frequenzanteile analysierbar. Problematisch dabei war die große Empfindlichkeit der Spektren für Störungen durch Artefakte, und die hohe Variabilität zwischen den VP.

4.2 Rekapitulation der Problemstellung

Ziel der im ersten Teil dieser Arbeit durchgeführten Versuche war, durch Aufspüren von Unterschieden und Gemeinsamkeiten im prädiktiven Verhalten der Zielfolgesysteme von Auge, Kopf und Arm herauszufinden, in welchem Maß eine gemeinsame oder getrennte neuronale Signalverarbeitung vorliegt. Insbesondere war zu klären, ob sich die Folgesysteme des Armes und des Kopfes hinsichtlich des Versagens prädiktiver Mechanismen bei zunehmend komplexer Zielbewegung von dem Folgesystem der Augen unterscheiden.

Im zweiten Teil sollte ein Prädiktor in Form eines Neuronalen Netzes modelliert werden, der in der Lage wäre, zunächst unbekannte Zielbewegungsfunktionen zu erlernen. Damit wäre gezeigt, daß solche Funktionen nicht fest gespeichert vorliegen müssen, sondern sich auch dynamisch den Erfordernissen (d.h. der jeweiligen Zielbewegung) anpassen können. Außerdem sollte versucht werden, mit diesem Prädiktor, eingebettet in ein Modell für kombinierte Folgebewegungen von Auge, Hand und Kopf, Ergebnisse des ersten, experimentellen Teils dieser Arbeit zu reproduzieren.

4.3 Interpretation der Ergebnisse

4.3.1 Zielfolgeexperimente

Nachlassen der Folgequalität

Deno [14] ermittelte Latenzen glatter Augenfolgebewegungen in Reaktion auf unterschiedliche Zielbewegungsfunktionen. Für eine Sinusfunktion der Frequenz 0,9 Hz wurde eine Latenz von 20 ms, für eine Sinus-Mischung mit vier Frequenzen zwischen 0,4 Hz und 1,2 Hz 70 ms und für ein zwischen 0,5 Hz und 1 Hz bandbegrenztes Rauschen 150 ms gemessen. Ein Vergleich mit den von mir gemessenen mittleren Latenzen der Augengeschwindigkeit, wie sie in Abbildung 2.10 im mittleren Diagramm der obersten Reihe (Kreuze) dargestellt sind, zeigt hervorragende Übereinstimmung. In der Einleitung wurden Arbeiten zitiert, in denen die Autoren Sinus-Mischungen als Zielbewegungsfunktionen benutzten, um die Folgebewegungen von Auge (Michael und Jones [34], Yasui und Young [46], Barnes und Ruddock [7]) und Blick (Gresty und Leech [19], McKinley und Peterson [33], Barnes und Lawson [6]) zu untersuchen. Sie fanden eine Abnahme der Amplitudenverhältnisse und Phasendifferenzen bei Frequenzen der Zielbewegung zwischen 0,5 Hz und 1,5 Hz. Auch diese Ergebnisse konnten reproduziert werden. Der maximale Frequenzanteil, der in den hier verwendeten Zielbewegungen enthalten ist, steigt von 0,5 Hz bei $k = 0$ auf 1,5 Hz bei $k = 1$. Die mittleren Kohärenzen von Augen- und Blickgeschwindigkeit fallen, wenn k von 0 auf 1 steigt, deutlich ab. Die mittleren Latenzen, die mit den Phasendifferenzen zu vergleichen sind, steigen von 0 ms (Augengeschwindigkeit) bzw. 50 ms (Blickgeschwindigkeit) auf ca. 100 ms an. Für Folgebewegungen des Arms decken sich die ermittelten Latenzen mit denen von Koken und Erkelens [26], die bei sinusförmiger Zielbewegung (Frequenz zwischen 0,7 Hz und 1,5 Hz) 8 ms und bei Sinus-Mischungen (vier Frequenzen zwischen 0,5 Hz und 1,5 Hz) 200 ms fanden. Über die Reproduktion der genannten Ergebnisse hinaus konnte gezeigt werden, daß

für Kopfbewegungen (wenn die Instruktion war, die Folgebewegung möglichst mit dem Kopf und weniger mit den Augen durchzuführen) in diesem Frequenzbereich ebenfalls ein Anstieg der Kohärenzen und ein Abfall der Latenzen mit steigendem k gegeben ist. Damit steht fest, daß Zielbewegungsfrequenzen zwischen 0,5 Hz und 1,5 Hz für alle untersuchten Zielfolgesysteme den kritischen Bereich abdecken, in dem die Folgequalität nachläßt. Ob sich in den Details dieses Nachlassens Hinweise auf gemeinsame oder unterschiedliche prädiktive Mechanismen finden lassen, wird in den nächsten Abschnitten untersucht. Zunächst werden noch Effekte beschrieben, die einen wesentlichen Einfluß auf die Ergebnisse hatten, aber keine Schlüsse bezüglich der gemeinsamen oder getrennten neuronalen Signalverarbeitung zulassen.

Desakkadierung und Artefakte reduzieren Werte für Augen- und Blickgeschwindigkeitskohärenzen

Sowohl in den Gruppenmittelwerten (Abbildung 2.10), als auch in den Daten der einzelnen Probanden (Abbildungen 2.11- 2.13), sowie in der Darstellung der Korrelationen (Abbildung 2.30) findet man, daß die Kohärenzen von Augen- und Blickgeschwindigkeit kleiner sind als die des Armes. Es lassen sich dafür zwei Ursachen angeben:

1. Erstens bewirkt die Elimination der Sakkaden eine Kohärenzreduktion. Die Augenfolgegeschwindigkeit ohne Sakkaden gleicht der Zielgeschwindigkeit umso weniger, je mehr Sakkaden gemacht werden (s. 2.1.5). Daß die mittleren Kohärenzen der Blickgeschwindigkeit oberhalb von $k = 0,5$ (maximale Frequenzkomponente 1 Hz) unter denen der Augengeschwindigkeit liegen (dies zeigt sich auch in den Korrelationen), ist ein Hinweis darauf, daß bei einer Beteiligung des Kopfes an der Folgebewegung mit zunehmender Komplexität der Zielbewegung mehr Sakkaden nötig sind. Dies könnte für ein Nachlassen der VOR-Unterdrückung sprechen, wie es auch von Gresty und Leech [19],

McKinley und Peterson [33] und Barnes und Lawson [6] für Frequenzen um 1 Hz festgestellt wurde.

2. Als zweite Ursache für verminderte Kohärenzen kommen ungenügend eliminierte Sakkaden und Lidschlüsse in Frage. Der verwendete Desakkadierungsalgorithmus konnte durch unvermeidliche, einzeln auftretende lokale Maxima im Absolutbetrag der Augenbeschleunigung „aus dem Tritt“ gebracht werden und außerdem Lidschlüsse mit einer Dauer über 120 ms nicht vollständig eliminieren. Beides führte zu Artefakten, die die Kohärenz reduzierten, den vmse erhöhten (Abbildung 2.30, linkes und mittleres Diagramm in der untersten Zeile) und auch Auswirkungen bei den Leistungsdichtespektren hatten (Abschnitt 2.2.4).

Unterschätzung der Kopfgeschwindigkeit

Bei sechs VP (pd, hr, eo, rh, md, mf) war zu beobachten, daß, wenn die Instruktion gegeben war, dem Ziel möglichst mit dem Kopf zu folgen und die Augen im Kopf ruhen zu lassen, die Geschwindigkeit der ausgeführten Kopfbewegung die Zielgeschwindigkeit betragsmäßig z.T. erheblich (bis zu 600%) überstieg. Ein Beispiel dafür zeigt Abbildung 4.1. Die großen Kopfgeschwindigkeiten spiegeln die übermäßige Beschleunigung des Kopfes im Bemühen um eine große Kopf-Beteiligung an der Bewegung wider. Kopfgeschwindigkeit und/oder -beschleunigung scheinen also von den VP unterschätzt worden zu sein.

Die großen Kopfgeschwindigkeiten bewirkten im Vergleich zur Armgeschwindigkeit größere Kopf-vmse, wie sie in den Gruppenmittelwerten (Abbildung 2.10, rechts unten), in den vmse der betroffenen VP (Abbildungen 2.17- 2.19) sowie in den Korrelationen von Kopf- und Arm-vmse (Abbildung 2.30, rechts unten) zu finden sind. Auch einige der Leistungsdichtespektren der Kopfgeschwindigkeit zeigen diese willkürlichen Einflüsse: Frequenzen, die nicht den in der Zielbewegung enthaltenen

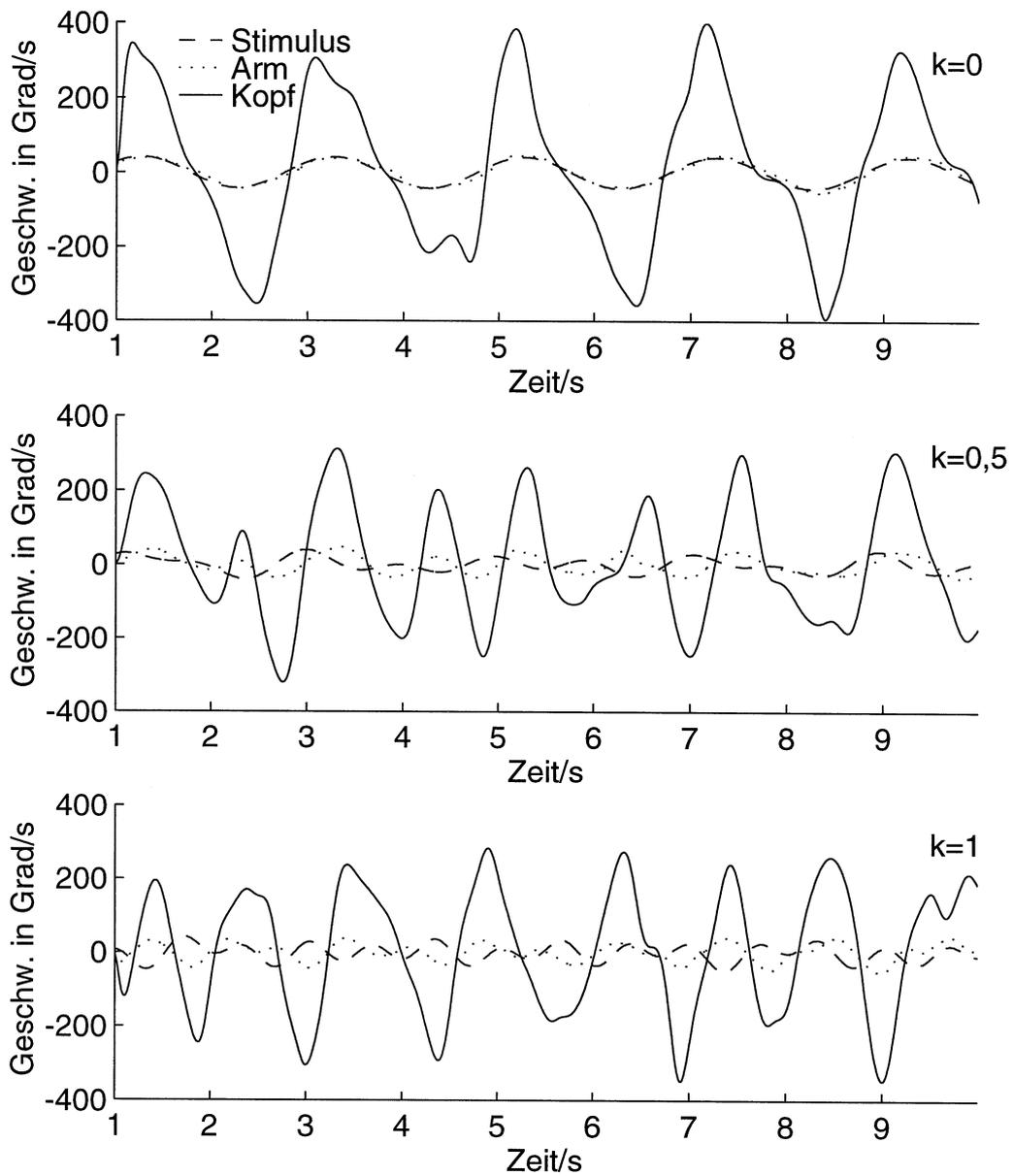


Abbildung 4.1: Beispiel von Geschwindigkeitsspuren von Kopf, Arm und Ziel für $k = 0, 0,5, 1$. Der Proband (md) hatte die Instruktion, das Ziel möglichst mit dem Kopf zu verfolgen. Die Kopfgeschwindigkeit übersteigt die von Ziel und Arm um bis zu 600% .

entsprechen, zeigen eine erhöhte Leistungsdichte, was im Extremfall dazu führt, daß einzelne Frequenzkomponenten der Zielbewegung nicht mehr aufgelöst werden können.

Daß Kopfbewegungen mehr der Willkür unterliegen als Augenbewegungen, ist bekannt. Es ist möglich, Bewegungen des Kopfes bewußt zu steuern, während man z.B. glatte Augenfolgebewegungen i.d.R. nur bei Vorhandensein eines visuellen Ziels durchführen kann (versucht man, einem imaginären Ziel zu folgen, so macht man Sakkaden). Die Latenz von Augenbewegungen bei einem zu unvorhersehbaren Zeitpunkt hin- und herspringenden Ziel wird weniger als die von Kopfbewegungen durch den Willen der VP, eine bestimmte Bewegung auszuführen, beeinflußt. Dies zeigt die Arbeit von Zangemeister und Stark [48]. Zifotovsky et al. [49] fanden heraus, daß der Kopf illusorischen Zielbewegungen (erzeugt durch ein dem visuellen Ziel hinterlegtes bewegtes Hintergrundmuster) folgt, das Auge hingegen nur dem tatsächlich präsentierten Signal.

Für Augenbewegungen alleine gibt Kowler [27] allerdings zu bedenken, daß kognitive Prozesse wie etwa Erwartungen, die Prädiktion glatter Augenfolgebewegungen beeinflussen können.

Einschwingvorgänge und Lerneffekte ausgeschlossen?

Man kann die berechtigte Frage stellen, ob die Anpassung des Verhaltens der VP an die präsentierte Zielbewegung in den ersten zehn Sekunden, dem Abschnitt, in dem noch keine Datenaufnahme erfolgte, abgeschlossen ist, oder ob Einschwing- und Lerneffekte noch länger andauern. Mit folgender Argumentation läßt sich begründen, daß es zum Ausschluß solcher Effekte ausreichend war, zehn Sekunden abzuwarten: VP fb (ich selbst) hatte wesentlich länger als alle anderen VP die Gelegenheit, die geforderten Bewegungen einzuüben¹. Sollten die ersten zehn Sekunden

¹Dies ergab sich bei der Programmierung und dem Testen des Meßprogramms.

der Zielpräsentation für ein Erlernen dieser Bewegungen durch die anderen VP nicht ausgereicht haben, so müßten die Folgebewegungen von fb erkennbar exakter, d.h. mit kleineren Latenzen, größeren Kohärenzen, kleineren vmse und besser reproduzierten Zielgeschwindigkeitsspektren ausgeführt worden sein. Da solche Unterschiede zu den anderen VP nicht auszumachen sind (es finden sich immer andere VP, deren Folgebewegungsqualität mindestens der von fb entspricht), kann man davon ausgehen, daß Lerneffekte die Ergebnisse der Messungen hinreichend wenig bis gar nicht beeinflußt haben. Gegen einen wesentlichen Einfluß von Einschwingvorgängen später als zehn Sekunden nach Beginn der Zielbewegung spricht die Tatsache, daß die Latenzen und Kohärenzen, die im ersten der fünf Fenster berechnet wurden, sich nicht von den Werten der später folgenden Fenster unterschieden. Nichtsdestoweniger ist die Frage nach der Natur solcher Einschwingvorgänge interessant, nicht zuletzt deshalb, weil sie ebenfalls die Möglichkeit bietet, die verschiedenen Zielfolgesysteme zu vergleichen. Ein solcher Vergleich würde allerdings den Rahmen dieser Arbeit sprengen und muß daher zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Spektren zeigen Hochpaßverhalten der Folgesysteme

Die Leistungsdichtespektren aller Folgesysteme zeigen, wenn auch nur bei einem Teil der VP (Augen-, Blick- und Kopffolgebewegung: 6 von 10 VP, Armfolgebewegung: 7 von 10 VP), mit zunehmender Bandbreite der Zielbewegung eine stärkere Unterdrückung bei den niedrigen als bei den hohen beteiligten Frequenzbereichen. Für Augenfolgebewegungen wird dieser Effekt auch von Deno [14], und Barnes, Donnelly et al. [4], für Folgebewegungen mit Kopfbeteiligung von Barnes und Rudock [7], und für Arm-Folgebewegungen von Koken und Erkelens [26] beschrieben. Alle Arbeiten fanden sinkende Amplitudenverhältnisse bei den niedrigen beteiligten Frequenzen, sobald die höchste Komponente 1 Hz überstieg. Ich konnte dies bestätigen und darüber hinaus ein ähnliches Verhalten bei Folgebewegungen mit maximaler Kopfbeteiligung feststellen. Die Ursachen dieses Abschwächungseffektes lassen sich

derzeit nicht genau benennen. Man kann ihn lediglich plausibel machen, indem man feststellt, daß es zweckmäßig ist, sich bei einer komplizierteren Zielbewegung auf die höchste beteiligte Frequenz zu konzentrieren, weil damit schnelle Änderungen besser antizipiert werden können. Üblicherweise besitzen schnelle Änderungen in unserer Umgebung eine höhere Relevanz als langsame, weil sie eher eine Gefahr signalisieren. Es ist denkbar, daß deshalb eine Konzentration auf höhere Frequenzen, d.h. schnellere Änderungen der Zielposition stattfindet. Weil das im zweiten Teil dieser Arbeit vorgestellte Modell auch ein solches Hochpaßverhalten zeigte, wird weiter unten nochmals auf diesen Effekt eingegangen.

Gleiches Verhalten bei beweglichem und fixiertem Kopf?

Eine Reihe von Autoren fand bei der Untersuchung von Folgebewegungen des Blickes (bei Kopfbeteiligung) bzw. der Augen (bei fixiertem Kopf) als Reaktion auf verschiedenartig bewegte visuelle Ziele zwischen den Versuchen, in denen der Kopf fixiert, und jenen, in denen er an der Folgebewegung beteiligt war, keine deutlichen Unterschiede in den Antworten: Barnes und Grealy [5] (für periodische, metronomartige Zielbewegungen), Lanman, Bizzi und Allum [29] (für Dreieck- und Sinusfunktionen), Leigh, Sharpe et al. [31] (für Sinusfunktionen) und Barnes und Lawson [6] (für Sinusmischungen). Es gibt zwei Tatsachen in den Ergebnissen dieser Arbeit, die hingegen auf Unterschiede hinweisen:

1. Weiter oben wurde schon darauf eingegangen, daß die im Vergleich zu den Augengeschwindigkeiten oberhalb von $k = 0,5$ reduzierten Kohärenzen bei Folgebewegungen des Blickes (Kopf frei) auf eine erhöhte Sakkadenaktivität und damit indirekt auf ein Nachlassen der VOR-Unterdrückung hinweisen.
2. Bei den Korrelationen der Kohärenzen von Blick- und Augengeschwindigkeit mit denen der Armgeschwindigkeit (Abbildung 2.30, erste Zeile, linkes und mittleres Diagramm) tritt, vor allem im Bereich über 0,9, wo eine ver-

gleichsweise große Übereinstimmung in den Funktionen (Folgegeschwindigkeit und Zielgeschwindigkeit) herrscht, eine größere Streuung bei freiem Kopf (Arm/Blick) als bei fixiertem Kopf (Arm/Auge) auf. Dies hat seine Ursache in der starken Übereinstimmung der Arm- und Kopfgeschwindigkeitskohärenzen (rechtes Diagramm). Ist der Kopf bei der Folgebewegung beteiligt, so überträgt sich ein Teil dieser Übereinstimmung auf die Blickgeschwindigkeit.

Abgesehen von diesen Tatsachen ist das Verhalten des Blickes bei fixiertem und freiem Kopf weitgehend identisch. Dies läßt den Schluß zu, daß die Augenbewegungen, zumindest bei Frequenzen der Zielbewegung, die 1 Hz nicht übersteigen, in der Lage sind, mögliche Fehler in der Folgebewegung des Kopfes, wie sie die annähernd linear ansteigenden Latenzen bei der Kopf-Folgebewegung anzeigen (Abbildung 2.10, zweite Zeile, rechtes Diagramm), voll auszugleichen.

Gemeinsamkeiten und Unterschiede im Verhalten okulo- und skelettmotorischer Folgesysteme

Auf den bei allen Folgesystemen aufgetretenen Effekt des stärkeren Beteiligens hoher Frequenzanteile an der Folgebewegung wurde schon im vorletzten Abschnitt eingegangen.

Die Folgebewegungen von Arm und Kopf weisen in den Latenzen und Kohärenzen übereinstimmende Reaktionen auf, die sich bei den einzelnen VP, den Gruppenmittelwerten (Abbildung 2.10, oberes und mittleres Diagramm der rechten Spalte) sowie den Korrelationen (Abbildung 2.30, oberes und mittleres Diagramm der rechten Spalte) feststellen lassen. Auch wenn drei VP eine etwas größere Kopf-Latenz zeigten, so ist, wenn man die Latenzen von Kopf- und Armgeschwindigkeit aller VP zueinander in Beziehung setzt, kein signifikanter Unterschied gegeben (Abbildung 2.31). Man könnte vermuten, daß diese Übereinstimmung auf eine mechanische Kopplung der Bewegungen von Arm und Kopf über den Rumpf, der nicht völlig in

seiner Bewegungsfähigkeit eingeschränkt war, zurückzuführen sei. Um die Einflußnahme der Zeigebewegung des Armes auf die Reaktionen des Kopfes zu überprüfen, wurde ein Kontrollexperiment durchgeführt, bei dem die Armbewegung unterlassen und nur eine Zielfolgebewegung unter möglichst großer Kopfbeteiligung durchgeführt wurde. Die in Abbildung 4.2 gezeigten Ergebnisse stellen klar, daß für die starke Korrelation der Latenzen und Kohärenzen von Kopf- und Armbewegung eine mögliche mechanische Kopplung über den Rumpf keine Rolle spielt. Bei Blickänderungen während Zeige- und Greifbewegungen fanden auch Smeets, Hayhoe und Ballard [40] eine Korrelation in den Latenzen sowie in den Maximalgeschwindigkeiten von Kopf und Arm.

Definiert man prädiktives Verhalten als die Fähigkeit, durch verbesserte Voraussagen bezüglich der zukünftigen Zielbewegung Reaktionszeiten zu verkürzen, dann liegt es nahe, gemeinsame prädiktive Mechanismen in den Folgesystemen von Auge, Kopf und Arm in der Abhängigkeit der Geschwindigkeitslatenzen von dem Parameter für die Komplexität bzw. Unprädiktibilität der Zielbewegung k zu suchen. Um zu entscheiden, ob die Übereinstimmung in den Latenzen von Arm- und Kopfgeschwindigkeit mit gemeinsamen Signalverarbeitungsprozessen zu tun hat oder nicht, ist es hilfreich, die Ursachen für den Verlauf der Latenzen mit k zu kennen. Es lassen sich zwei Mechanismen für den Anstieg der Latenz bei zunehmend komplexer Zielbewegung verantwortlich machen:

1. Ist die Zielbewegung vorhersehbar (wie bei einer Pendelschwingung), dann ist die Latenz bei perfekt funktionierender Prädiktion null. Bei zunehmend unvorhersehbarer Zielbewegung wird nach und nach die Rechenzeit zur Fehlererkennung und -kompensation größer, je nachdem, wie stark die Zielposition oder -geschwindigkeit von der erwarteten abweicht. Irgendwann ist die maximal benötigte Zeit erreicht und die Latenz bleibt konstant. Diesen Verlauf findet man bei den Folgesystemen von Auge und Blick, wo das mit einem im Vergleich zu Kopf oder Arm geringen Trägheitsmoment ausgestattete Auge

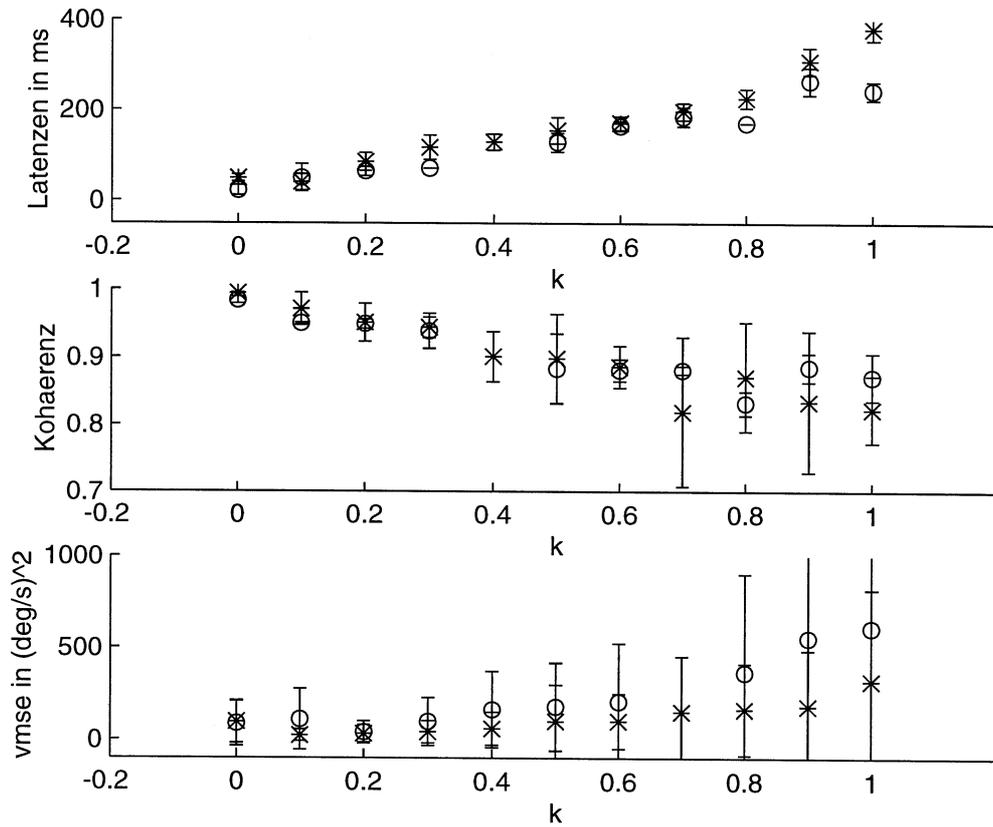


Abbildung 4.2: Bei einem Kontrollexperiment mit alleiniger Kopf-Folgebewegung (Kringel) zeigten sich keine Unterschiede zum Experiment mit kombinierter Kopf-Arm-Folgebewegung (Kreuz). Deshalb kann man einen Einfluß der Zeigebewegung auf die Kopfgeschwindigkeit weitestgehend ausschließen.

den wesentlichen Teil der Folgebewegung leistet.

2. Der zweite Mechanismus kommt dann zum Tragen, wenn eine mechanische Trägheit die Bewegung behindern kann. Dazu müssen ein genügend hohes Trägheitsmoment und eine Zielbewegung, die ausreichende Beschleunigungen erfordert, vorhanden sein. Das Trägheitsmoment von Kopf und Arm übersteigt das des Auges um ein Vielfaches. Die Maximalbeschleunigungen in den präsentierten Zielbewegungen nehmen, wenn k von 0 auf 1 steigt, von $200^\circ/\text{s}^2$ auf ca. $400^\circ/\text{s}^2$ zu.

Ist der monotone, annähernd lineare Anstieg der Latenzen bei den Folgebewegungen von Arm und Kopf auf die letzteren, mechanischen Einflüsse zurückzuführen? Wenn ja, gilt dies für alle Parameterwerte, oder nur, wenn k einen gewissen Betrag überschreitet? Bei drei VP (fb, eo, mf) wurde eine um 20 ms bis 80 ms höhere Kopf-Latenz festgestellt, wobei sich die Kopf-Latenzen bei diesen VP mit steigendem k von den Arm-Latenzen entfernen. Auch die Gruppenmittelwerte zeigen ab $k = 0,5$ etwas (ca. 25 ms) höhere Kopf-Latenzen. Dies entspricht einem Verhalten, wie man es von ähnlichen, aber mit unterschiedlichen Trägheits- und Drehmomenten ausgestatteten mechanischen Systemen erwarten würde. Mit steigender Komplexität der Zielbewegung sollten diese Unterschiede immer deutlicher hervortreten. Es gibt noch ein weiteres Indiz, welches den Einfluß mechanischer Trägheit zeigt und einen Hinweis auf den k -Bereich gibt, in dem sich dieser Einfluß in höheren Latenzen niederschlägt: In Abschnitt 2.1.3 wurde darauf hingewiesen, daß bei den Versuchen mit fixiertem Kopf die Armbewegung nur eingeschränkt möglich war. Es wurde wegen der Kopfstütze erforderlich, bei der Zeigebewegung den Ellenbogen zu beugen. Weil dadurch, zumindest bei einem Teil der Zeigebewegung, eine geringere Masse (nämlich nur der Unterarm) bewegt werden mußte, würde man eine Reduktion der mechanisch bedingten Armgeschwindigkeitslatenzen im Vergleich zu den Versuchen mit freiem Kopf erwarten. Tatsächlich zeigen die Gruppenmittelwerte (Abbildung 2.10,

zweite Zeile) der Arm-Latenzen bei den Versuchen mit fixiertem Kopf (Arm/Auge) ab $k = 0,3$ eine Abweichung von dem quasilinearen Anstieg mit k , den sie bei den anderen Versuchen aufweisen. Sie steigen flacher an, bis sie bei $k = 1$ Latenzen von 275 ms erreichen. Bei Bewegungen ohne Kopfstütze (freier Kopf) werden hingegen 350 ms erreicht. Wenn diese Abflachung eine Folge der durch die Einschränkung der Armbewegung verminderten mechanischen Trägheit ist, dann kann man davon ausgehen, daß dieser mechanische Einfluß auf die Latenzen bei k -Werten bis 0,3 (dies entspricht Latenzen bis ca. 100 ms) klein gegenüber den oben unter 1. genannten Mechanismen des Versagens der Prädiktion ist. Dies wiederum bedeutet, da sich die Geschwindigkeitslatenzen aller Zielfolgesysteme in diesem Bereich nicht wesentlich unterscheiden (Abbildungen 2.10 und 2.30, jeweils zweite Zeile), daß die prädiktiven Mechanismen ein übereinstimmendes Verhalten zeigen und damit die Hypothese eines zentralen Prädiktors gestützt wird.

4.3.2 Modellierung

Der Ansatz, einen Prädiktor in Form eines Neuronalen Netzes zu modellieren, hatte eine Reihe von Vorteilen:

- Im Gegensatz zu anderen systemtheoretischen Modellen werden weniger „technische“ Voraussetzungen wie Funktionengeneratoren oder Regelungsschleifen mit Addierern und Subtrahierern oder anderen Schaltungselementen benötigt, was eine Annäherung des Modells an die biologischen Gegebenheiten bewirkt.
- Neuronale Netzwerke sind dynamisch und generalisierungsfähig, d.h. sie sind in der Lage, sich in einem gewissen Grad selbständig den Erfordernissen (in dem hier gegebenen Fall den Zielgeschwindigkeitsfunktionen) anzupassen.
- Der Netzwerkansatz bietet die Möglichkeit, experimentell ermittelte Eigenschaften einzelner Neurone oder von Neuronengruppen im Modell zu berücksichtigen.

sichtigen oder aber Eigenschaften von Modellneuronen mit experimentellen Daten zu vergleichen.

Andererseits war die Verwendung eines Neuronalen Netzwerks auch mit Nachteilen behaftet:

- Auch wenn ein Netzwerk die gestellten Aufgaben bewältigen kann, so ist es doch meistens schwierig bis unmöglich, genau zu sagen, welches die Mechanismen sind, die der Problemlösung zugrundeliegen. Man lernt daher u.U. weniger über den Aufbau biologischer Systeme als bei systemtheoretischen Modellen, die aus einfacheren Verschaltungen einzelner Komponenten aufgebaut sind.
- Das von mir verwendete „Backpropagation“-Verfahren besitzt kaum biologische Plausibilität. Es sind zwar andere Trainingsmethoden, wie globale Fehlerrückgaben oder Netze mit Rückkopplung möglich, aber diese Netzwerke sind ebenfalls nicht frei von Problemen (fehlende oder unzureichende Konvergenz).

Das von mir verwendete Neuronale Netzwerk war in der Lage, Zielgeschwindigkeitsfunktionen, mit denen es vor dem Training nicht konfrontiert war, zu erlernen, und damit eine Vorhersage der zukünftigen Zielgeschwindigkeit zu bewerkstelligen. Damit ist gezeigt, daß man zur Realisierung eines Prädiktors keine vorgespeicherten Funktionen in Form eines Funktionengenerators braucht, sondern daß schon ein relativ einfaches Netzwerk in der Lage ist, auch komplexe Zielbewegungen zu „erlernen“. Eingebettet in das PCEHAT-Modell arbeitete das Netzwerk als Prädiktor, d.h. es reduzierte die Latenzen der simulierten Folgebewegung durch Abschätzen der zukünftigen Zielgeschwindigkeit. Dies funktionierte auch bei Funktionen, die nicht identisch mit den Trainingsfunktionen waren, was beweist, daß das Netzwerk eine gewisse Generalisierungsfähigkeit besitzt. Mit zunehmender Komplexität der Zielbewegung stiegen die Latenzen der Folgegeschwindigkeiten rasch an (auf bis zu 300 ms bei $k = 0,3$), fielen dann aber wieder auf Werte

unter 100 ms ab. Dies widerspricht den experimentellen Ergebnissen, bei denen die Latenzen entweder monoton anstiegen, oder anstiegen und bei ca. 100 ms annähernd konstant blieben. Ursache dieser Differenzen könnten die nur durch eine relativ einfache Übertragungsfunktion modellierten Folgesysteme von Kopf und Arm, aber auch weitere, im Modell unberücksichtigt gebliebene Signalverarbeitungsprozesse sein. Zur Verbesserung des PCEHAT-Modells bietet sich hier eine Verknüpfung mit vorhandenen biomechanischen Modellen an.

Das Modell zeigt die auch bei einigen VP aufgetretene Eigenschaft, daß die höheren Frequenzanteile der Zielgeschwindigkeit mit zunehmender Komplexität stärker in den Antworten der Folgesysteme enthalten sind als die niedrigen Anteile. Es wäre denkbar, daß dies mit der endlichen Breite des Bereiches der Zielbewegung zu tun hat, aus dem die Eingangswerte des Neuronalen Netzes stammen. Eventuell kann für hohe Frequenzen mehr Information aus diesem Bereich herausgezogen werden, als für niedrige. Dem widerspricht allerdings, daß bei der simulierten Folgebewegung mit einem bandbegrenzten weißen Rauschen als Zielgeschwindigkeitsfunktion keine Bevorzugung höherer Frequenzen mehr auftritt. Wäre nur der begrenzte Eingangswertebereich für das Hochpaßverhalten verantwortlich, so müßte der gleiche Effekt auch hier zu erkennen sein. Im Gegensatz zu diesen Simulationen stehen hingegen die Ergebnisse von Deno [14]. Er ermittelte das Spektrum von glatten Augenfolgebewegungen bei Affen und verwendete ein bandbegrenztes weißes Rauschen, welches allerdings nur den Frequenzbereich von 0,5 Hz bis 1 Hz abdeckte. Er fand qualitativ den gleichen Verlauf wie bei einer Mischung aus vier Sinusfunktionen, wo ein um ca. 0,2 größeres Amplitudenverhältnis bei 1 Hz gegenüber dem bei 0,5 Hz auftrat (1 zu 0,8). Angesichts dieses Ergebnisses bleibt es unklar, welche Ursache das Hochpaßverhalten der Folgesysteme hat.

Zusammenfassend läßt sich aber sagen, daß die in dieser Arbeit benutzte Kombination aus einem systemtheoretischen und einem Netzwerkansatz geeignet war, wichtige experimentelle Ergebnisse zu reproduzieren und darüber hinaus eine Reihe von We-

gen eröffnet hat, weitere Vergleiche von Modell und Experiment durchzuführen.

4.4 Perspektiven

Eine Reihe von Experimenten und Simulationen bieten sich an, um die Resultate dieser Arbeit zu überprüfen und die Schlußfolgerungen zu verfeinern:

- Eine Untersuchung der Einschwingvorgänge nach dem Beginn einer Zielbewegung könnte weitere Unterschiede und Gemeinsamkeiten im Verhalten der verschiedenen Zielfolgesysteme zutage fördern.
- Auch die Analyse von Lerneffekten, d.h. der Fähigkeit, durch Training die Folgequalität zu verbessern, böte Vergleichsmöglichkeiten.
- Ein Experiment mit künstlich erhöhter Masse des Armes z.B. könnte die Bedeutung der Einflüsse mechanischer Trägheit genauer klären.
- Für Folgebewegungen in Reaktion auf ein bandbegrenzttes weißes Rauschen mit Frequenzen zwischen 0,5 Hz und 5 Hz als Zielbewegung sagt das Modell voraus, daß die Latenzen bei ca. 150 ms liegen sollten und daß es keinen bevorzugten Frequenzbereich geben dürfe. Diese Voraussagen können experimentell überprüft werden.
- An dem vorgestellten Modell könnte man durch Variation der Zeitspanne, der die Eingangswerte des neuronalen Prädiktors entnommen werden, und des Frequenzgehalts der Zielgeschwindigkeit versuchen, die Frage zu beantworten, welcher Teil des Modells für das beobachtete Hochpaßverhalten verantwortlich ist. Ist es das Neuronale Netz, das CEHAT-Modell oder das Zusammenspiel der beiden?
- Die biologische Plausibilität des Modells ließe sich durch Verwendung realistischerer Trainingsverfahren und eine genauere Modellierung der Arm- und

Kopfmotorik erhöhen.

- Außerdem besteht die Möglichkeit, die Eigenschaften des Neuronalen Netzes, z.B. die Geschwindigkeitsabhängigkeit der „hidden units“, genauer zu untersuchen. Dadurch könnte eine Vergleichsmöglichkeit mit elektrophysiologisch gewonnenen Daten geschaffen werden.

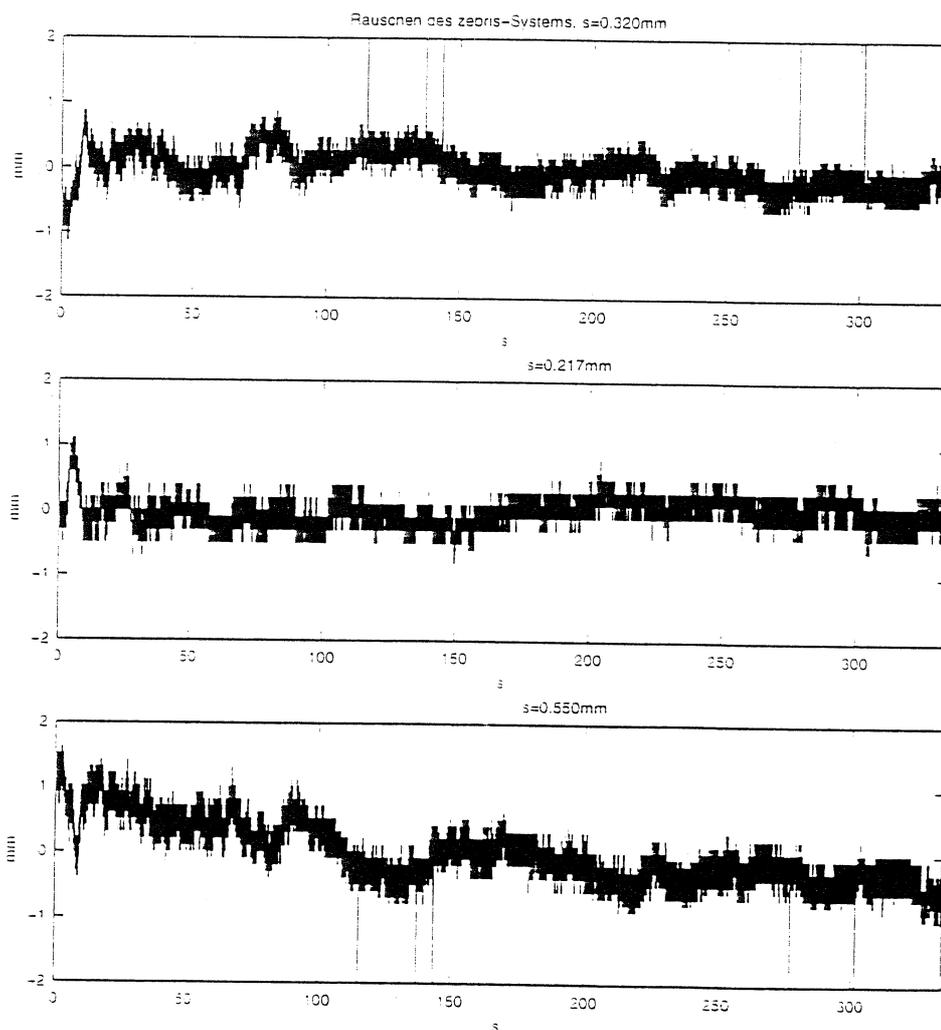
Wie in Abschnitt 4.3.1 ausgeführt, sind die Ergebnisse dieser Arbeit geeignet, die Hypothese eines gemeinsamen neuronalen Prädiktors für die verschiedenen Zielfolgesysteme zu untermauern. Das Substrat der Prädiktion bleibt weitgehend unbekannt. Die wenigen relevanten Daten weisen v.a. auf Teile des Kleinhirns. So fanden etwa Moschner, Zangemeister und Demer [35], daß schnelle, antizipatorische glatte Augenfolgebewegungen von der intakten Funktion des Kleinhirns abhängen. Im Flocculus, einem Teil des Kleinhirns, fand man bei Affen Signale, die retinale Bildverschiebung, Blickgeschwindigkeit und Zielgeschwindigkeit kodieren. An Moosfasern im Flocculus fand Noda [36] Repräsentationen der Zielgeschwindigkeit, die einen Phasenvorlauf (entsprechend einer Führungszeit von ca. 125 ms) zur wirklichen Zielgeschwindigkeit zeigten. Auch in einem anderen okulomotorisch aktiven Teil des Kleinhirns (Vermis) fand man Zellen, die die Zielgeschwindigkeit als Summe von Augengeschwindigkeit und retinaler Bildgeschwindigkeit codieren (Kase et al. [24]). Ein weiterer Kandidat für prädiktive Signalverarbeitung sind die frontalen Augenfelder, in denen z.B. Bruce und Goldberg [11] Neurone fanden, die vor visuell geführten Sakkaden aktiv waren. Angesichts dieser Befunde ist damit zu rechnen, daß Prädiktion eine Eigenschaft ist, die an mehreren Stellen gleichzeitig und sich über größere neuronale Bereiche erstreckend auftritt. Fortschritte könnten hier durch die Untersuchung von Patienten mit umschriebenen, krankheitsbedingten Hirnläsionen in Experimenten, die den hier geschilderten gleichen, erzielt werden.

Ich hoffe, daß die Ergebnisse dieser Arbeit ein Mosaiksteinchen bilden können, das hilft, eines Tages ein besseres Bild von den prädiktiven Mechanismen im Gehirn zu bekommen.

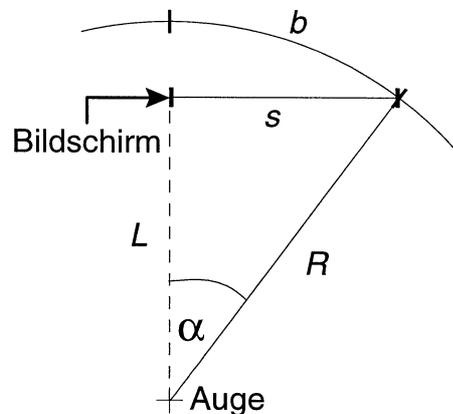
Anhang

Rauschen des zebris-Systems.

Ein Ultraschallsender wurde auf der Tischplatte vor dem Bildschirm befestigt und die drei Raumkoordinaten über 5 1/2 Minuten gemessen. Die Standardabweichungen des Signals betragen in den drei Raumrichtungen 0,32 mm, 0,22 mm und 0,55 mm.



Berechnung des durch die Tangentialprojektion verursachten Fehlers



Die halbe Sehne $s = 16,5 \text{ cm}$ ist die Strecke, die zwischen Mittelpunkt des Bildschirms und maximaler Zielauslenkung liegt.

Die Bogenlänge b ergibt sich aus dem Winkel α und dem Radius R zu

$$b = \alpha \cdot \frac{\pi}{180^\circ} \cdot R,$$

wobei R der Radius des Kreises ist, auf dem das Ziel korrekterweise laufen müßte.

Mit der Entfernung Auge-Bildschirm $L = 70 \text{ cm}$ ist

$$R = \frac{L}{\cos \alpha}.$$

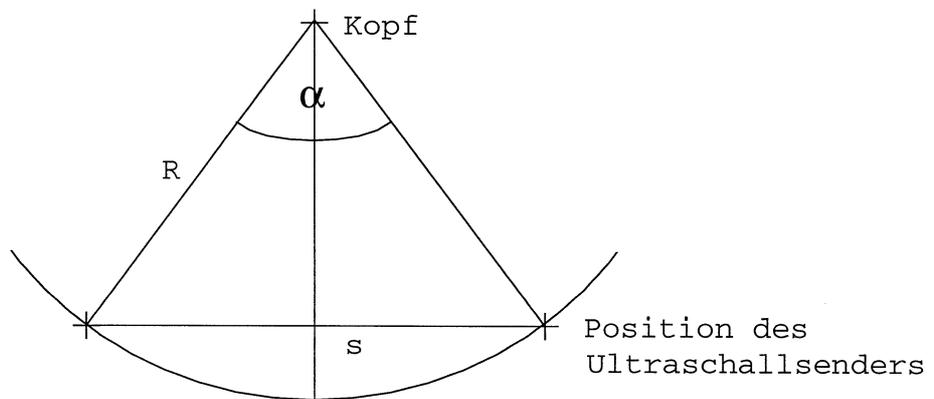
Der Fehler F , der durch die Projektion auf den Bildschirm entsteht, ist mit

$$\alpha = \arctan\left(\frac{16,5 \text{ cm}}{70 \text{ cm}}\right)$$

$$F = 1 - \frac{s}{b} = 1 - \frac{16,5 \text{ cm} \cdot 180^\circ \cdot \cos \alpha}{\alpha \cdot \pi \cdot 70 \text{ cm}} \simeq 0,012.$$

Er ist also $F = 1,2\% \simeq 0,16^\circ$.

Berechnung des Kopf-Winkels mittels Kalibrierung

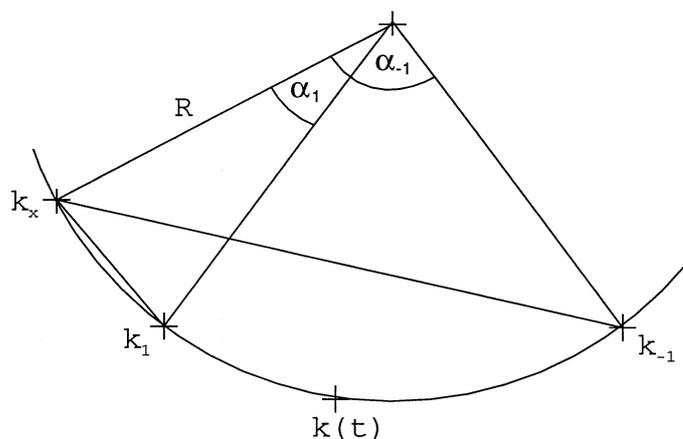


Radius R , Sehne s und Winkel α hängen folgendermaßen zusammen:

$$\sin\left(\frac{\alpha}{2}\right) = \frac{s}{2R},$$

oder:

$$\alpha = 2 \arcsin\left(\frac{s}{2R}\right).$$



Es seien die Vektoren \vec{k}_1 , \vec{k}_{-1} und \vec{k}_x durch Ausrichten des Kopfes auf die maximal rechte und linke Zielauslenkung und eine abseits liegende Position bestimmt.

Dann ergeben sich die entsprechenden Winkel des Kopfes aus

$$\alpha_1 = 2 \arcsin\left(\frac{|\vec{k}_1 - \vec{k}_x|}{2R}\right)$$

und

$$\alpha_{-1} = 2 \arcsin\left(\frac{|\vec{k}_{-1} - \vec{k}_x|}{2R}\right).$$

Der Winkel des Kopfes zur Zeit t ist, wenn $\vec{k}(t)$ der Vektor des Senders ist,

$$\alpha(t) = 2 \arcsin\left(\frac{|\vec{k}(t) - \vec{k}_x|}{2R}\right).$$

Den auf $[-1, 1]$ normierten Kopfwinkel erhält man schließlich aus

$$\alpha'(t) = \frac{2\alpha(t) - \alpha_1 - \alpha_{-1}}{\alpha_1 - \alpha_{-1}}.$$

Abhängigkeit der Kohärenz von der Latenz

Die Kohärenzfunktion entsteht durch sukzessives Übereinanderschieben und Integrieren des Produkts der beiden beteiligten Funktionen im überlappenden Bereich. Werden die Funktionen nicht periodisch fortgesetzt, so ergibt sich folgender Effekt: Wenn die Funktionen bis auf eine Verschiebung identisch sind, dann ist das Maximum der Kohärenzfunktion, die Kohärenz, nicht immer eins, sondern abhängig von der Verschiebung (Latenz). Abbildung 4.3 zeigt diese Abhängigkeit. Es wird angenommen, einer sinusförmigen Zielbewegung werde ideal gefolgt, mit einer zeitlichen Verzögerung von 0-0,9 s. Die Frequenz entspricht mit 0,5Hz derjenigen aus dem Experiment, die Länge des betrachteten Zeitabschnitts ist identisch mit dem bei der Auswertung verwendeten. Nimmt die Latenz auf 900 ms zu, so sinkt die Kohärenz auf ca. 0,983. Grund für dieses Absinken sind die Unterschiede in den Funktionen, die sich durch das Abschneiden an den Rändern ergeben. Der Einfluß dieser Unterschiede läßt sich deutlich verringern, wenn man die Funktionen fenstert, d.h. mit einer Funktion multipliziert, die zu den Enden hin auf null abfällt (Abbildung 4.4). Hier sinkt die Kohärenz nur auf 0,996, was einem Fehler von 0,4% entspräche. Der Fehler wird noch kleiner, wenn man berücksichtigt, daß die experimentell ermittelten Latenzen 400 ms nicht wesentlich übersteigen. Da die Abnahme der Kohärenz mit steigender Frequenz der Funktionen weniger wird, ist bei Sinus-Mischungen mit höheren beteiligten Frequenzen auch kein größerer Fehler zu erwarten.

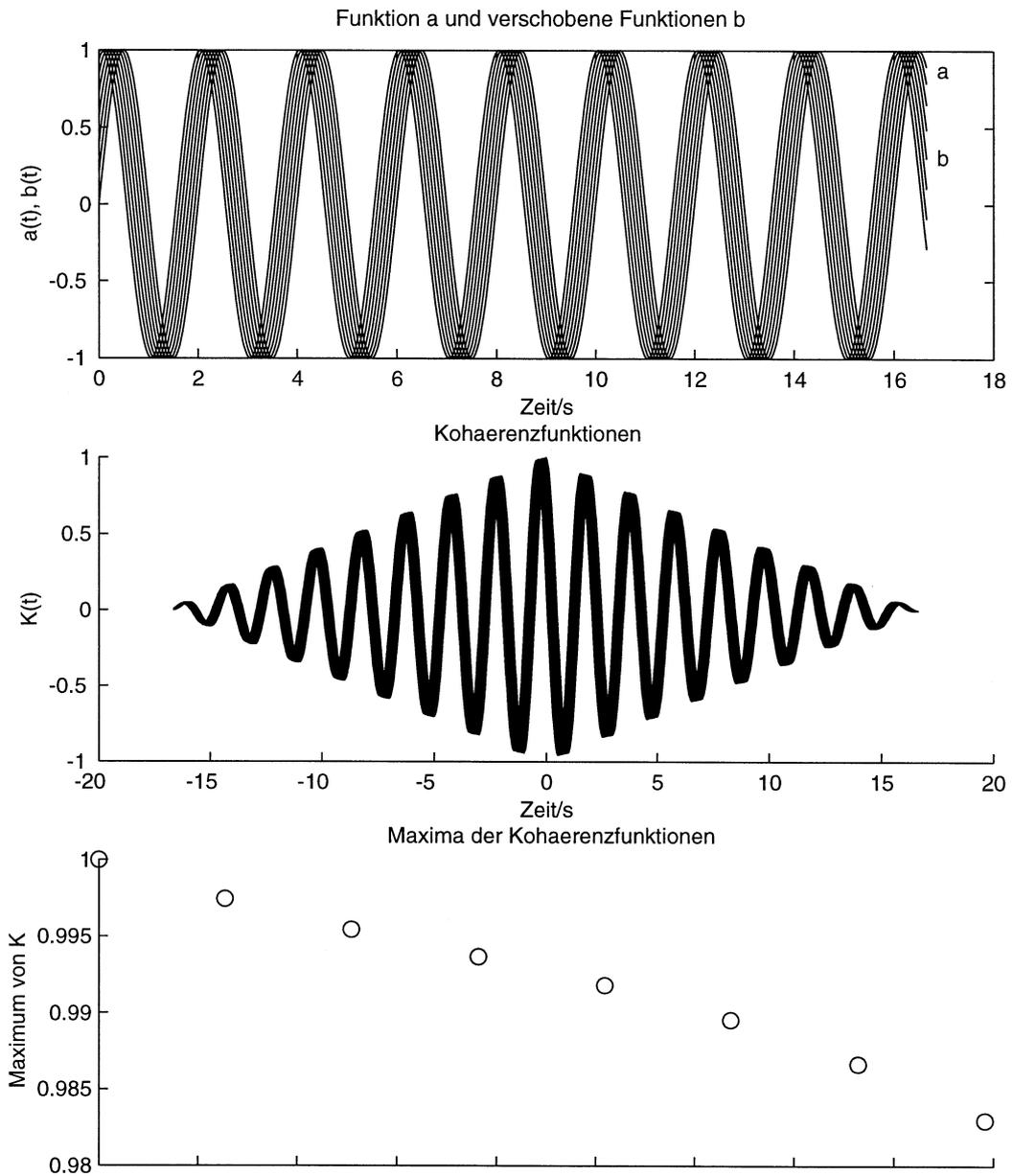


Abbildung 4.3: Die Abhängigkeit der Kohärenz von der Latenz. Es wurde eine ideale Folgebewegung mit verschiedenen zeitlichen Verzögerungen angenommen.

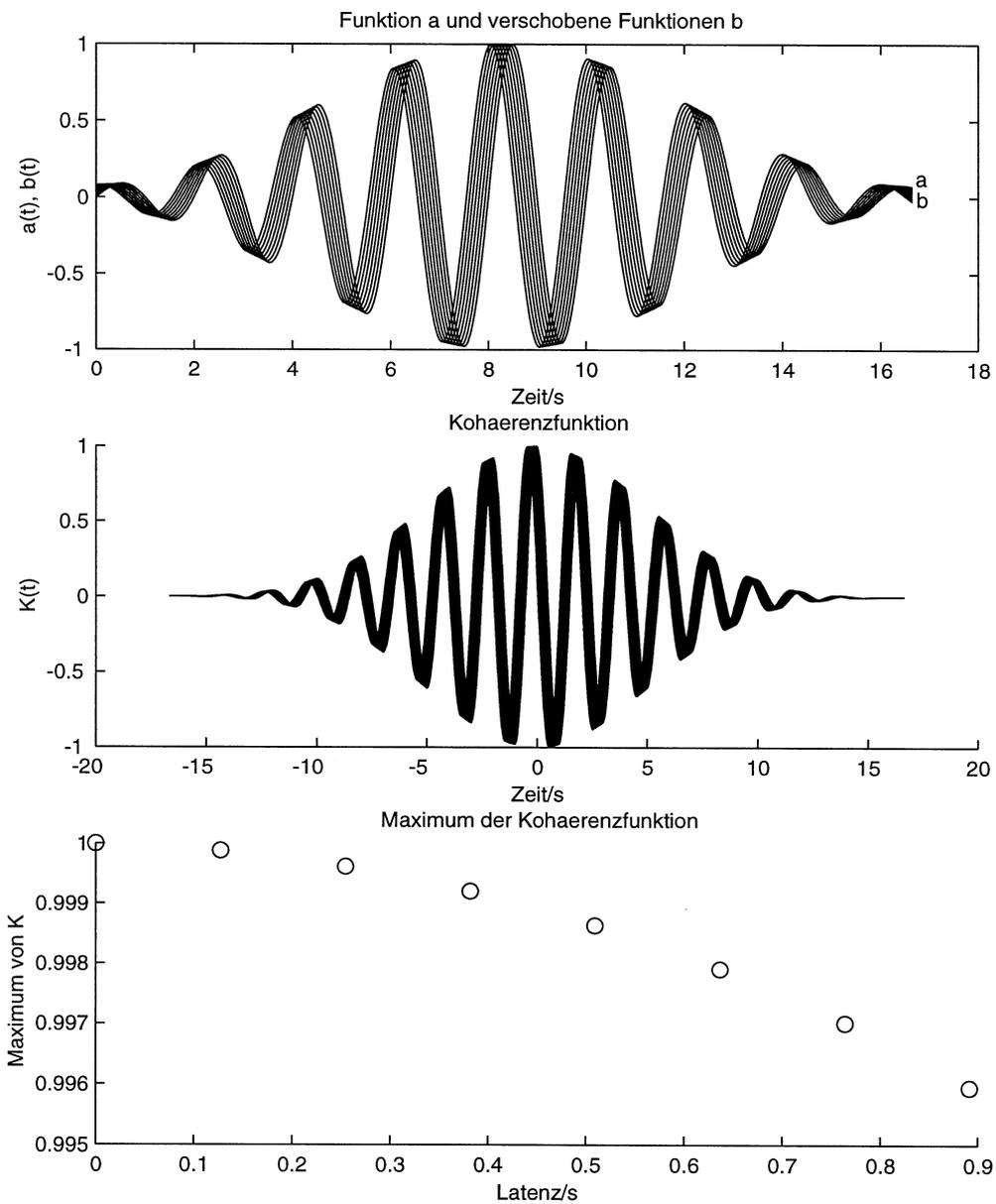
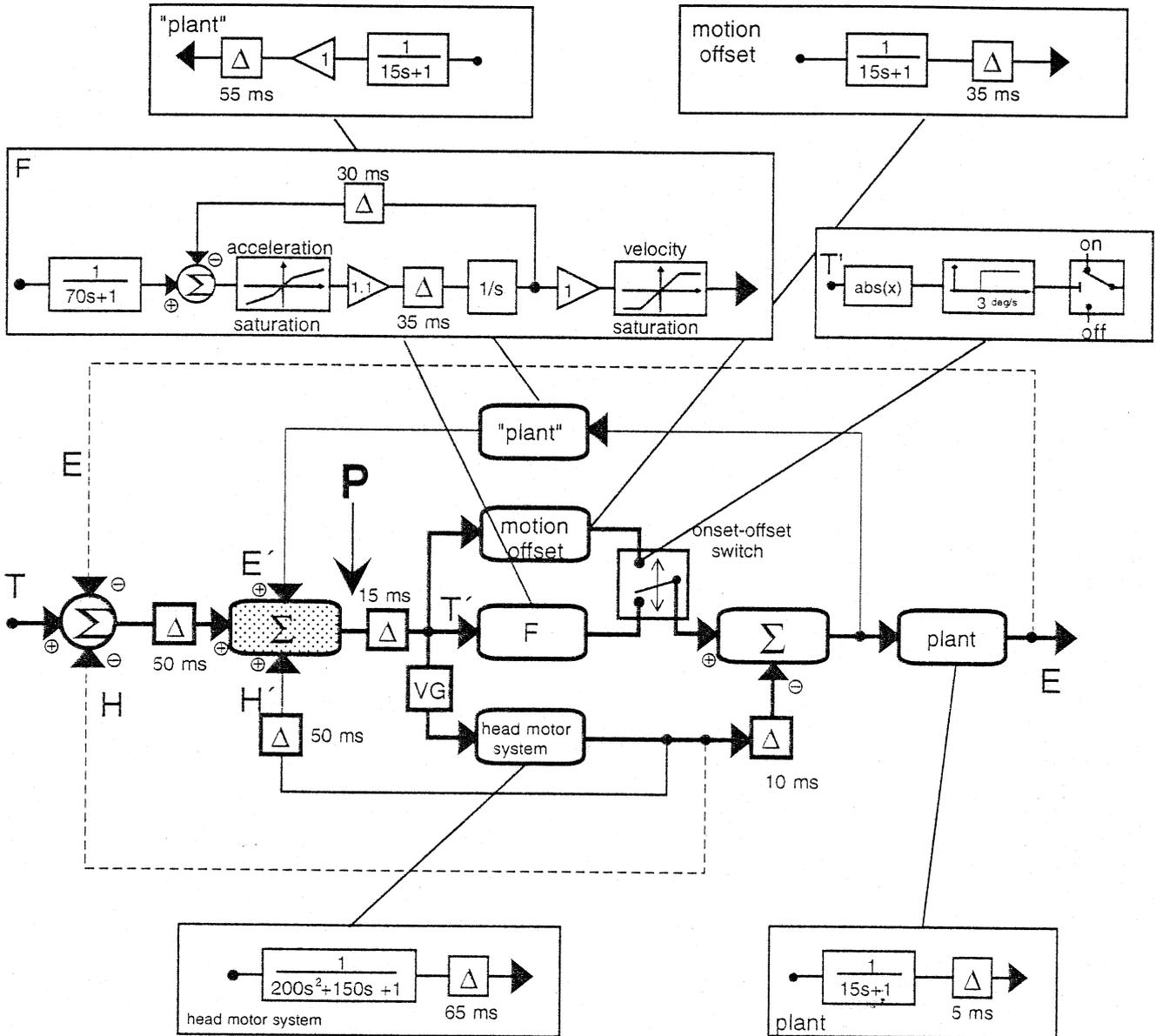


Abbildung 4.4: Die Kohärenz sinkt deutlich weniger ab, wenn die Eingangsfunktionen gefenstert werden.

Das CEHT-Modell aus Dicke und Thier [15]



- neuronal feed forward connection
- ⋯→ physical interaction
- ⋯→ efference copy / reafference
- △ time delay

- VG variable gain
- F eye premotor systems
- MST-I network
(in dieser Arbeit durch einen einfachen Summierer ersetzt)

P An dieser Stelle (intern rekonstruierte Zielgeschwindigkeit) wurde in dieser Arbeit der neuronale Prädiktor und das Folgesystem des Arms eingefügt.

Literaturverzeichnis

- [1] Bahill, A.T., McDonald, J.D. (1983) Smooth Pursuit Eye Movements in Response to Predictable Target Motions. *Vision Res* 23: 1573-1583
- [2] Bahill, A.T., McDonald, J.D. (1983) Model Emulates Human Smooth Pursuit System Producing Zero-Latency Target Tracking. *Biol Cybern* 48: 213-222
- [3] Barnes, G.R., Asselman, P.T. (1991) The Mechanism of Prediction in Human Smooth Pursuit Eye Movements. *J of Physiol* 439: 439-461
- [4] Barnes, G.R., Donnelly, S.F., Eason, R.D. (1987) Predictive Velocity Estimation in the Pursuit Reflex Response to Pseudo-Random and Step Displacement Stimuli in Man. *J of Physiol* 389: 111-136
- [5] Barnes, G.R., Grealy, M.A. (1992) The Role of Prediction in Head-Free Pursuit and Vestibuloocular Reflex Suppression. *Ann of the NY Acad of Sci* 656: 687-694
- [6] Barnes, G.R., Lawson, J.F. (1989) Head-Free Pursuit in the Human of a Visual Target Moving in a Pseudo-Random Manner. *J Physiol* 410: 137-155
- [7] Barnes, G.R., Ruddock C.J.S (1988) Factors Affecting the Predictability of Pseudo-Random Motion Stimuli in the Pursuit Reflex of Man. *J Physiol* 408: 137-165

- [8] Becker, W. and Fuchs, A.F. (1985) Prediction in the Oculomotor System: Smooth Pursuit during Transient Disappearance of a Visual Target. *Exp Brain Res* 57: 562-575
- [9] van den Berg, A.V. (1988) Human Smooth Pursuit during Transient Perturbations of Predictable and Unpredictable Target Movement. *Exp Brain Res* 72: 95-108
- [10] Berners, A.C. et al. (1995) An Ultrasonic Time-of-Flight System for Hand Movement Measurement. *Physiol Meas* 16:203-211
- [11] Bruce, C.J., Goldberg, M.E. (1985) Primate Frontal Eye Fields. I. Single Neurons Discharging before Saccades. *J Neurophysiol* 53: 603-635
- [12] Carpenter, R.H.S.: *Movement of the Eyes*, Appendix 1, Pion, London, pp. 405-426
- [13] Cotteril, R.M.J.: *Models of Brain Function*, Cambridge University Press, Cambridge 1989
- [14] Deno, D.C., et al. (1995) Characterization of prediction in the primate visual smooth pursuit system. *BioSystems* 34: 107-128
- [15] Dicke, P.W., Thier, P. (1997) The Role of Cortical Area MSTI in a Model of Combined Smooth Eye-Head Pursuit. *Eingereicht.*
- [16] Eckmiller, R., Mackeben, M. (1978) Pursuit Eye Movements and their Neural Control in the Monkey. *Pflugers Arch.* 377: 15-23
- [17] Flowers, K.A. (1978) The Predictive Control of Behavior: Appropriate and Inappropriate Actions beyond the Input in a Tracking Task. *Ergonomics*, 21: 109-122

- [18] Georgopoulos, A.P., Kalaska, J.F., Massey, J.T. (1981) Spatial Trajectories and Reaction Times of Aimed Movements: Effects of Practice, Uncertainty, and Change in Target Location. *J Neurophysiol* 46: 725-743
- [19] Gresty, M., Leech, J., (1977) Coordination of the Head and Eyes in Pursuit of Predictable and Random Target Motion. *Aviat Space Environ Med* 48: 741-744
- [20] Hammerton, M., Tickner, A.H. (1970) The Effects of Temporary Obscuration of the Target on a Pursuit Tracking Task. *Ergonomics* 13: 723-725
- [21] Huebner, W.P., et al. (1992) Experimental Test of a Superposition Hypothesis to Explain the Relationship between the Vestibuloocular Reflex and Smooth Pursuit During Horizontal Combined Eye-Head Tracking in Humans, *J Neurophysiol* 68:1775-1791
- [22] Johnston, J.L., Sharpe, J.A. (1994) The Initial Vestibulo-Ocular Reflex and its Visual Enhancement and Cancellation in Humans. *Exp Brain Res* 99: 302-308
- [23] Fischer, H., Kaul, H.: *Mathematik für Physiker*, Bd.1, 2., überarb. Aufl., Teubner, Stuttgart 1990
- [24] Kase, M., Noda, H., Suzuki, D.A., Miller, D.C. (1979) Target Velocity Signals of Visual Tracking in Vermal Purkinje Cells of the Monkey. *Science* 205: 717-20
- [25] Kinnebrock, W.: *Neuronale Netze*, R. Oldenbourg, München 1992
- [26] Koken, P.W., Erkelens, C.J. (1992) Influences of Hand Movements in Tracking Tasks in Man. *Exp Brain Res* 88: 657-664
- [27] Kowler, E. (1989) Cognitive Expectations, not Habits, Control Anticipatory Smooth Oculomotor Pursuit. *Vision Res* 29: 1049-1057
- [28] Krauss, T.P., Shure, L., Little, J.N.: *Signal Processing Toolbox User's Guide*, The MathWorks, Inc., Natick, Mass. 1994

- [29] Lanman, J., Bizzi, E., Allum, J. (1978) The Coordination of Eye and Head Movement during Smooth Pursuit. *Brain Res* 153: 39-53
- [30] Leigh, R.J., Zee, D.S.: *The Neurology of Eye Movements*, zweite Auflage, Kapitel 7, S. 244, F.A. Davis, Philadelphia 1991
- [31] Leigh, R.J., Sharpe, J.A., Ranalli, P.J., Thurston, S.E., Hamid, M.A. (1987) Comparison of Smooth Pursuit and Combined Eye-Head Tracking in Human Subjects with Deficient Labyrinthine Function. *Exp Brain Res* 66: 458-464
- [32] Lisberger, S.G., Evinger, C., Johanson, G.W., Fuchs, A.F. (1981) Relationship between Eye Acceleration and Retinal Image Velocity during Foveal Smooth Pursuit in Man and Monkey. *Exp Brain Res* 66: 458-464
- [33] McKinley, P.A., Peterson, B.W. (1985) Voluntary Modulation of the Vestibuloocular Reflex in Humans and its Relation to Smooth Pursuit. *Exp Brain Res* 60: 454-464
- [34] Michael, J.A., Jones, G.M. (1964) Dependence of Visual Tracking Capability upon Stimulus Predictability. *Vision Res* 6: 707-716
- [35] Moschner, C., Zangemeister, W.H., Demer, J.L. (1996) Anticipatory Smooth Eye Movements of High Velocity Triggered by Large Target Steps: Normal Performance and Effect of Cerebellar Degeneration. *Vision Res* 36: 1341-1348
- [36] Noda H. (1986) Mossy Fibres Sending Retinal-Slip, Eye and Head Velocity Signals to the Flocculus of the Monkey. *J Physiol* 379: 39-60
- [37] Ohashi, N., Barnes, G.R. (1995) A Comparison of Predictive and Non-Predictive Ocular Pursuit under Active and Passive Stimulation Conditions in Humans. *J Vestib Res.* Im Druck.
- [38] Poulton, E.C. Human manual control. In: *Handbook of Physiology - The Nervous System II*, Chapter 30, pp. 1337-1389

- [39] Rumelhart, D.E., Hinton, G.E., Williams, R.J. (1986) Learning Representations by Back-Propagating Errors. *Nature* 323: 533-536
- [40] Smeets, J.B.J., Hayhoe, M.M., Ballard, D.H. (1996) Goal-Directed Arm Movements Change Eye-Head Coordination. *Exp Brain Res* 109: 434-440
- [41] van Donkelaar, P., Lee, R.G., Gellman, R.S. (1994) The Contribution of Retinal and Extraretinal Signals to Manual Tracking Movements. *Exp Brain Res* 99: 155-163
- [42] van Donkelaar, P., Lee, R.G., Gellman, R.S. (1992) Control Strategies in Directing the Hand to Moving Targets. *Exp Brain Res* 91:151-161
- [43] Vogl, T.P., Mangis, J.K., Rigler, A.K., Zink, W.T., Alkon, D.L. (1988) Accelerating the Convergence of the Backpropagation Method. *Biol Cybern* 59: 257-263
- [44] Werner, J., Vossius, G. (1972) Die Informationsverarbeitung der höheren Zentren des Systems der Augenbewegung. *Kybernetik* 10: 44-49
- [45] Whittaker, S.G., Eaholtz, G. (1982) Learning Patterns of Eye Motion for Foveal Pursuit. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 23: 393-397
- [46] Yasui, S., Young, L.R. (1984) On the Predictive Control of Foveal Eye Tracking and Slow Phases of Optokinetic and Vestibular Nystagmus. *J Physiol* 347: 17-33
- [47] Zangemeister, W.H., Stark, L. (1982) Types of Gaze Movement: Variable Interactions of Eye and Head Movements. *Exp Neurol* 77: 563-577
- [48] Zangemeister, W.H., Stark, L. (1982) Gaze Latency: Variable Interactions of Head and Eye Latency. *Exp Neurol* 75: 389-406
- [49] Zivotofsky, A.Z. et al. (1995) Tracking of Illusory Target Motion: Differences between Gaze and Head Responses. *Vision Res* 35:3029-3035

