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

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 Geschwindigkeit[1] des Blickes im Raum aus der Summe von Augen- und Kopfgeschwindigkeit. Eine korrekte Folgebewegung mit der Hand läst 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

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

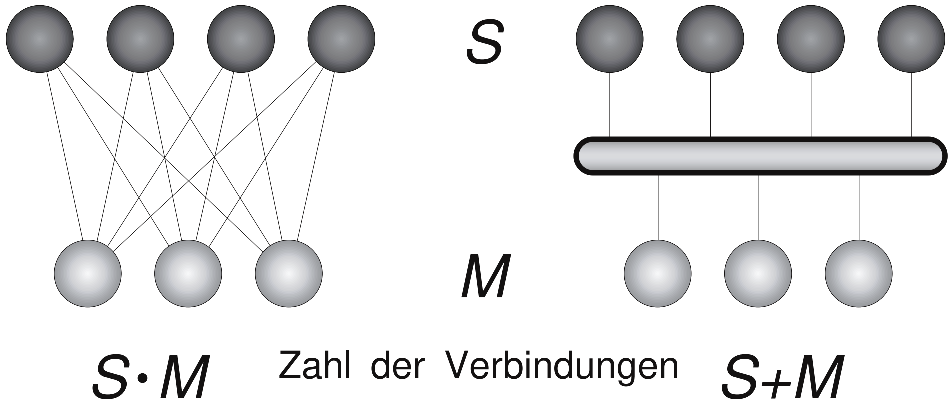

Abbildung 1.1: Zwei Möglichkeiten der Umwandlung sensorischer Eingangs- in motorische Ausgangssignale. Eine gemeinsame Verarbeitung der Eingänge reduziert i.a. die Zahl der nötigen Verbindungswege.

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 vorauszusehen. 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 $18°/s$ 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 (Streifenoder 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 Rampenbewegungen[2] 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

[2]Bei 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 Sakkaden[3] 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.

[3]Sakkaden 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 Augenfolgebewegungen 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 betrugen 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 beschrieben 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-

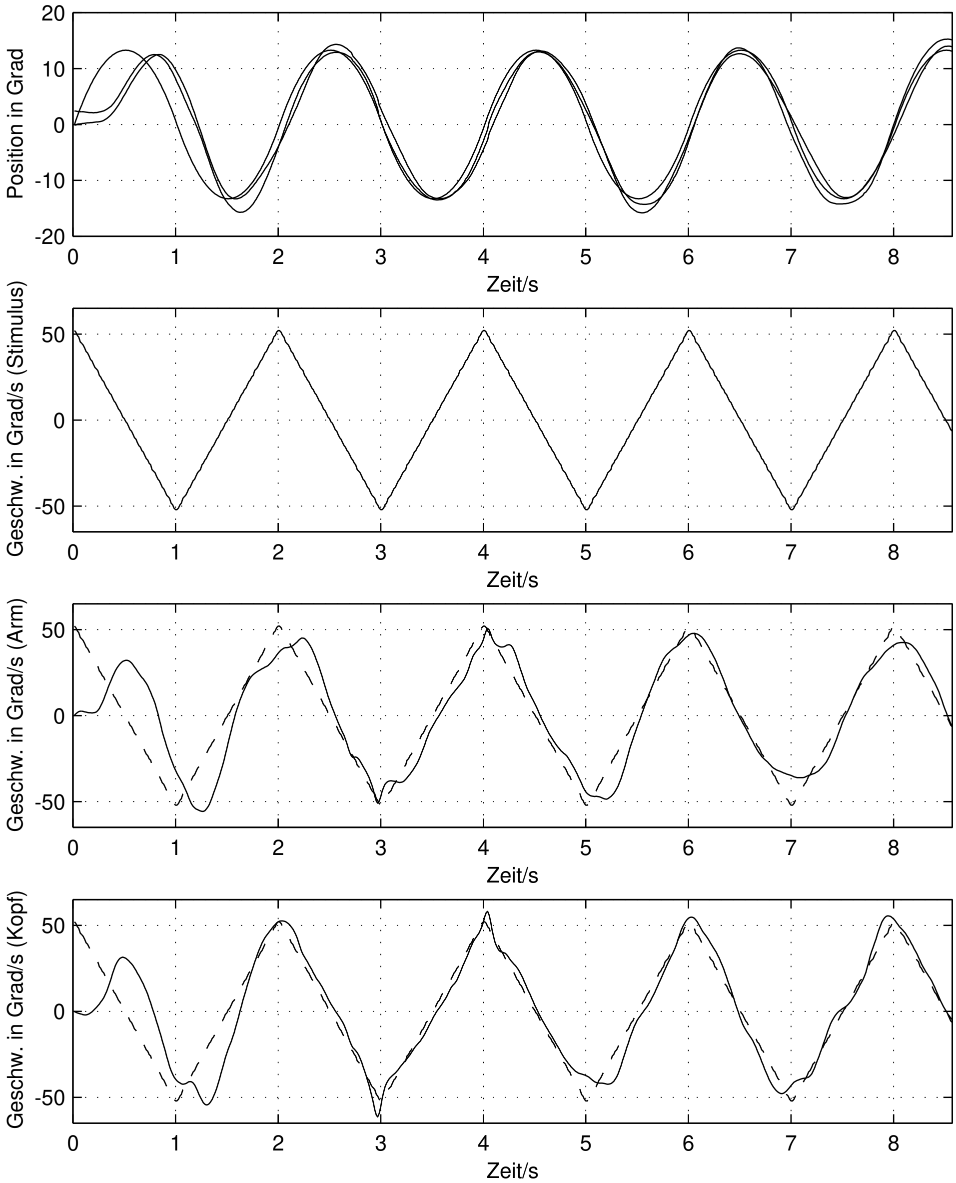

Abbildung 1.2: v.o.n.u.: 1. Stimulus-, Hand- und Kopfposition (im selben Diagramm), 2. Stimulusgeschwindigkeit, 3. Armgeschwindigkeit (Stimulusgeschwindigkeit gestrichelt), 4. Kopfgeschwindigkeit. Die Folgesysteme von Arm und Kopf sind in der Lage, eine Geschwindigkeitsspur zu erlernen, die stellenweise 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 Potentialdifferenz 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 Augenpositionen von $\pm 3°, \pm 6°, \pm 9°$, und $\pm 12°$ relativ zum Kopf. Man beachte die Instabilität des Signals und das beträchtliche Rauschen.