Aus der Neurologischen Klinik

Direktor Prof. Dr. H.-J. Freund

Untersuchungen der Augenbewegungen während einer kreisförmigen, zielgeführten Folgebewegung.

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors der Medizin

Der Medizinischen Fakultät der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf vorgelegt von

Johannes Reich

1997

Als Inauguraldissertation gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.

gez.: Univ.-Prof. Dr. Bender

Dekan

Referent: Univ.-Prof. Dr. H.-J. Freund
Korreferent: Priv-Doz. Dr. Hömberg

Carpe Diem

Vorwort

Mit dieser Arbeit habe ich sicherlich mehrere Ziele gleichzeitig verfolgt: zu allererst wollte ich mich intensiv mit einem Gebiet aus der menschlichen Motorik auseinandersetzen. Dazu bot sich das System der Blickmotorik aus mehrerer Hinsicht an. Eine nicht zu unterschätzende Rolle spielte sicherlich, daß in unserem Institut zu diesem Zeitpunkt ein Augenmeßplatz gerade seiner Reaktivierung harrte. Darüber hinaus ist die Blickmotorik wie kein anderer motorischer Bereich mit biokybernetischen Modellen durchdrungen, was es für jemanden mit einem zusätzlichen naturwissenschaftlichen Hintergrund sehr reizvoll macht, auf diesem Gebiet zu arbeiten. Sie zeichnet sich im Vergleich zur Skelettmotorik durch eine außergewöhnliche Einfachheit des ausführenden Systems aus. Ganze 6 Freiheitsgrade pro Auge enthält es, die sich, wie experimentelle Untersuchungen zeigen, in vielen Fällen auf die 2 der sogenannten Listingebene reduzieren lasssen. Ferner ist in keinem anderen sensomotorischen Subsystem die Perzeption und die Motorik so eng verzahnt wie im okulomotorischen. Die Stellung des Auges entscheidet darüber, was wir optisch wahrnehmen können und unsere Wahrnehmung besitzt direkten Einfluß auf die Stellung des Auges. All dies - nicht zuletzt auch die experimentell verhältnismäßig gut zugängliche Neuroanatomie im Hirnstamm - hatte zur Folge, daß man in keinem anderen Bereich der Motorik oder Sensorik so weit in der theoretischen Beschreibung der Physiologie gekommen ist wie dort.

Meinem Betreuer Prof. Dr. Freund möchte ich an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank für seine Unterstützung dieser Arbeit aussprechen. Sehr gefreut habe ich mich darüber, daß er mir über ein Jahr eine 19h-Stelle als studentische Hilfskraft zukommen ließ und mich später in seinem Institut als AiP übernahm. Sehr gut betreut fühlt ich mich auch von Herrn PD Dr. Dr. Hefter, der - trotz seiner Oberarztfunktion - außergewöhnlich viel Zeit und Mühe für mich und die bei dieser Arbeit auftretenden Kleinklein-Probleme aufbrachte. Bis zum Schluß begutachtete er kritisch etliche Vor- und Vorvorversionen dieser Arbeit. Gerne erinnere ich mich an mein PJ-Tertial in London am National Hospital for Neurology and Neurosurgery zurück, das mir u.a. Prof. Dr. Freund und Prof. Dr. McDonald ermöglichten, wo sich die Anfänge meiner Beschäftigung mit der analytischen Beschreibung des Scudderschen Sakkadenmodells finden. Dort ließ mich Graham Barnes und Susan Goodbody wohlwollend in ihrem Labor an den PCs werkeln und waren jederzeit bereit, mir zu helfen. Prof. Dr. Daunicht danke ich für sein Intersesse und seine Bereitschaft, das Koreferat dieser Arbeit zu übernehmen. Prof. Dr. Lenard möchte ich ebenfalls danken, sich als dritter Prüfer zur Verfügung gestellt zu haben.

Neben den Genannten haben viele andere aus unserem Labor direkten oder indirekten Anteil am Gelingen dieser Arbeit gehabt. Danken möchte ich v.a. Herrn Msc. Dohle, mit dem ich mein Arbeitszimmer und viele Gedanken nicht nur bezogen auf die Wissenschaft geteilt habe und auch Herrn Dr. Dr. Tass, Herrn Dr. Kessler und Herrn Dpl. Ing. Kuhlmann für ihre lebhafte Diskussionsbereitschaft und oft hilfreichen Ideen. Eine wesentliche Hilfe waren die Menschen, die sich mir völlig selbstlos und unentgeltlich stundenlang als Versuchspersonen zur Verfügung gestellt haben und leider auch an dieser Stelle ungenannt bleiben müssen.

Diejenigen, von denen ich die meiste Unterstützung erfahren habe, werden wie immer zuletzt erwähnt. Natürlich spreche ich von meiner Frau und meine Familie. Allein auf das Korrekturlesen weiter Teile dieser Arbeit durch meinen Vater ist die Beseitigung aller früheren Fehler zurückzuführen. Alle neuen Fehler im Rahmen letzter Änderungen gehen leider auf mein eigenes Konto. Ohne diese Menschen wäre mein Leben mit oder ohne diese Arbeit ärmer.

Inhaltsverzeichnis

Kapitel 1

Einführung

1.1 Überblick über diese Arbeit

Mit dieser Arbeit sollte der Zusammenhang zwischen glatten (Smooth Pursuit) und ruckartigen (Sakkaden) Augenfolgebewegungen unter Bedingungen untersucht werden, die es gestatten, den Einfluß prädiktiver Systeme auf die Art und Weise der Sakkadengenerierung aus einer glatten Folgebewegung heraus zu analysieren. Dazu wurden zwei Experimente gemacht. Im ersten Experiment wurde allein eine kreisförmige Folgebewegung untersucht und dabei die Eigenschaften des Smooth Pursuits wie auch die der automatisch auftretenden intermittierenden Sakkaden betrachtet. In einem zweiten Experiment ging es um die Eigenschaften willkürlicher, visuell geführter Sakkaden, die durch einen Zielsprung nach einem kreisförmigen Pursuit ausgelöst wurden.

Weiterhin ergab sich im Rahmen meiner Beschäftigung mit Modellen der Augenbewegung, insbesondere der Sakkadenentstehung, eine analytische Berechnung eines eindimensionalen Modells eines Neuronenverbundes, der möglicherweise an der Generierung der neuronalen Bursts für eine Sakkade beteiligt ist, die ebenfalls vorgestellt wird.

In diesem Kapitel wird ein kurzer Überblick über die zugrundeliegende Physiologie der Augenbewegungen gegeben. Bei einem inzwischen so intensiv untersuchten System kann dabei nur auf ausgewählte Bereiche eingegangen werden. Das bedeutet, daß der Schwerpunkt dieser Darstellung auf der Erzeugung der Sakkaden, dem Smooth Pursuit und der wechselseitigen Beziehung beider Systeme liegen wird.
Im theoretisch orientierten 2. Kapitel werden verschiedene Möglichkeiten der Darstellung von Augenbewegungen beschrieben und gezeigt, welche davon für die Beschreibung kreisförmiger Augenbewegungen am geeignetsten ist. Weiterhin wird das eindimensionale Modell des Sakkadengenerators nach Scudder [Scu88] analytisch berechnet und anhand dessen einige Überlegungen bezüglich positiver Rückkopplung mittels doppeltem negativem Feedback zur Erzeugung von Bursts in Neuronenpopulationen angestellt.
Im 3. Kapitel wird die Methodik der beiden Experimente dargelegt. Dazu werden erst die technischen Voraussetzungen beschrieben, anschließend der genaue Ablauf der Expe-

rimente und schließlich wird die Art der weiteren Auswertung und die zu analysierenden Parameter erläutert. Die Ergebnisse dieser Experimente werden in Kapitel 4 vorgestellt. Weite Teile der Analyse des I. Experiments beruhen auf der Reduktion der zweidimensionalen kreisförmigen Bewegung auf die Winkelabhängigkeit, d.h. auf einer Reduktion der Ortsvariable der Bewegung auf den Winkelanteil. Damit ist es möglich, die entsprechenden Variablen, wie Phase und Gain des Pursuits und Häufigkeit, Richtung und Amplitude der Sakkaden, anschaulich bezüglich weiterer Parameter außer dem Ort ihres Auftretens darzustellen. In der Auswertung des II. Experiments wird zunächst die SP-Strecke, die während der Reaktionszeit zurückgelegt wird, analysiert und untersucht, inwieweit diese bei der Sakkadenplanung der Reaktionssakkade berücksichtigt wurde. Anschließend wird darauf eingegangen, wie die Eigenschaften der visuell geführten Sakkaden durch den vorangegangenen Pursuit beeinflußt wurden. In Kapitel 5 werden die Ergebnisse diskutiert und in den Zusammenhang der in der Einführung beschriebenen Experimente anderer Autoren gesetzt. Es wird dargelegt, daß die sakkadische Aktivität während oder im Anschluß eines Pursuits ganz wesentlich zu einer gemeinsamen prädiktiven Strategie gehört, die das ZNS beim Folgen eines sich prädiktiv bewegenden Ziels verfolgt und daß die Dynamik der visuell geführten Willkürsakkade nur wenig durch den vorangegangenen Pursuit beeinflußt wird.

1.2 Die Physiologie der Augenbewegung

Zum Zwecke des Sehens lassen sich zwei fundamentale Funktionen der Augenmotorik unterscheiden, für die sich im Laufe der Evolution unterschiedliche Mechanismen ausgebildet haben ([Car91] p. 1): Blickstabilisierung (gaze-holding) und Blickführung (gaze-shifting). Erfolgreiche Blickstabilisierung ist dabei nicht als vollständig ruhendes Retinabild zu verstehen. Tatsächlich verschwindet jeder Seheindruck nach wenigen Sekunden, wenn die retinale Schlupfgeschwindigkeit zu klein wird [Yar67]. Es existiert für die von uns wahrgenommenen räumlichen Frequenzen eine optimale Schlupfgeschwindigkeit [Kel79b] und die Mechanismen der Blickstabilisierung sollen garantieren, daß die retinale Schlupfgeschwindigkeit sich um dieses Optimum bewegt, das von 0.15 $^o/s$ des okulären Drifts bei normaler Fixation bis etwa 2 $^o/s$ beim vestibulookulären- und optokinetischenReflex (VOR und OKR) reicht. ([Car91] pp. 4).

Mit der sowohl peripher (Netzhaut) als auch zentral (ZNS) erfolgenden Differenzierung des menschlichen Sehens in peripheres und zentrales Gesichtsfeld (Fovea), kommen Augenbewegungen, die die Fovea in eine neue Raumrichtung lenken, eine entscheidende Bedeutung zu. Sollen solche Bewegungen in vertretbarer Zeit durchgeführt werden, so führen sie zwangsläufig zur Übertretung der optimalen Schlupfgeschwindigkeit, sodaß hierfür im Laufe der Evolution ein hochspezialisierter neuronaler Mechanismus ausgebildet wurde, der diese Bewegungen so schnell wie nur eben möglich ausführen konnte: die Sakkadengenerierung. Unterscheiden sich die Charakteristika der Blickstabilisierung zwischen den einzelnen biologischen Spezies nur wenig, zeigen die Mechanismen der Blickführung charakteristische Adaptationen an die speziellen Bedürfnisse der entsprechenden Art, d.h. den Einfluß der ökologischen Nische auf das Sehsystem, was sich schon in der Stellung des Augenpaars äußert. Unter den Säugetieren besitzen Raubtiere, die ihr Sehsystem v.a. zum Erspähen von Beute verwenden, tendenziell nach vorwärts orientierte Augen mit erheblicher Gesichtsfeldüberlappung. Dies gilt insbesondere für den Menschen und die Affen, deren Augen genau nach vorne zeigen. Die Augen der Beutetiere sitzen eher seitlich, um einen ständigen Rundumblick zu gewährleisten. So kann der Feldhase, ohne sich zu bewegen, fast den gesamten Gesichtskreis von 360^o überblicken. (siehe [Joh01, Wal42, RD43, Hug77]).

Glatte Folgebewegungen (im angelsächsischen Sprachraum „Smooth Pursuit“ und in dieser Arbeit als SP abgekürzt) stellen einen Zwitter zwischen den bisher angerissenen Blickstabilisierungs- und Blickführungsbewegungen dar. Einerseits trägt der SP entscheidend zur Stabilisierung bewegter Objekte im Vordergrund des Sehfeldes bei und ist genau wie die anderen Stabilisierungsreaktionen nicht (oder nur unter ganz besonderen Umständen) bewußt kontrollierbar, andererseits ist er in seiner vollen Leistungsfähigkeit eine überaus komplexe und darüberhinaus phylogenetisch junge Fähigkeit des okulomotorischen Systems, die, Objekterkennung und Prädiktion einschließend, der Blickführung dient. Am besten ausgeprägt ist sie bei Tieren mit nach vorne stehenden Augen, mit ausgeprägten Foveas , d.h. bei Primaten und dem Menschen. Über den Ursprung des Folgesystems kann bisher nur spekuliert werden. Daß es sich aus dem optokinetischen System (OKS) entwickelt hat, ist eher unwahrscheinlich, da beide Systeme sehr unterschiedliche Eigenschaften besitzen. Das OKS dient zur Bildstabilisierung bei Bewegung großer Gesichtsfeldanteile und muß somit bei glatten Folgebewegungen zur Verfolgung kleiner Objekte, die eine entsprechend entgegengesetzte relative Bewegung des Hintergrundes auslösen, unterdrückt werden. Robinson [Rob81] nahm an, daß das Folgesystem sich aus einem Stabilisierungssystem entwickelt hat, dessen Aufgabe darin bestand, die Augen auf einem stationären Ziel zu halten.

Ich halte es für möglich, was mit Robinsons These in Einklang steht, daß der entscheidende Anstoß zur Entwicklung eines Folgesystems von der Entwicklung der vorderen Extremität zur Handfunktion ausging. Noch heute ist die Leistung des SP-Systems deutlich gesteigert, wenn man seiner eigenen Hand folgt [ML80, Boc87, GMI88, GVMIM88, VG92]. Insbesondere läßt die Fähigkeit, Gegenstände in der eigenen Hand permanent auf die Fovea abzubilden, eine wesentlich genauere Inspektion dieser Gegenstände zu. Für die Verwendung prädiktiver Systeme ist die Situation in gewissem Sinne optimal, da alle Informationen über die zukünftige Bewegung des Ziels aus einer (nämlich der Steuerung der eigenen) Hand stammen. Man könnte spekulieren, daß ein möglicher Kandidat für ein solches Stabilisierungssystem das Vergenzsystem darstellt, mit seiner Aufgabe, beide Augen stets so auszurichten, daß ein fusionierter Bildeindruck entstehen kann. Das Funktionieren dieses System setzt ebenfalls eine gewisse Objekt-Hintergrundtrennung voraus und arbeitet ebenfalls stetig [EVdSSC89, RW61a], d.h. kleine Vergenzfehler werden durch entsprechende glatte Vergenzbewegungen korrigiert. Weiterhin kann man davon ausgehen, daß das Vergenzsystem phylogenetisch älter als das SP-System ist, da die Funktion der Vergenzkontrolle zum Erlangen der Bildfusion von linkem und rechtem Augenbild zum Erlangen eines Tiefeneindrucks beim Stereosehen notwendig ist, was von der Fähigkeit des SP gänzlich unberührt bleibt. Im Gegensatz zum OKS muß das Vergenzsystem während des Pursuits auch nicht abgeschaltet werden, sondern trägt sicherlich mit zur genauen Ausrichtung beider Augen auf das zu verfolgende Ziel bei. Weiterhin liegen die an beiden Systemen im Hirnstamm beteiligten Neuronen z.T. dicht nebeneinander in denselben Kerngebieten wie z.B. dem Nucleus reticularis tegmenti pontis [GC95, SYBY91]. Diese Hypothese steht so gesehen auch nicht im Widerspruch zum Heringschen Prinzip [Her68], nachdem Vergenz und Versionsbewegungen des Auges durch unterschiedliche Kontrollsysteme geregelt werden.

1.2.1 Koordinatensysteme

In dieser Arbeit werden die Augenpositionen duch horizontale und vertikale Koordinaten beschrieben. Dies stellt, betrachtet man das Auge als starren Körper, der sich in einem Punkt um drei Freiheitsgrade bewegen kann, eine deutliche Vereinfachung dar, die ihre Rechtfertigung im sogenannten Listingschen Gesetz [vH67, FCVdB87, Hau89, MvOvG93, Cra94, SR94, TMF94, SZSK96] findet. Dazu sei zunächst das Euler-Theorem der Mechanik starrer Körper in Erinnerung gerufen (s.a. Kapitel 2), nachdem jede Orientierung eines in einem Punkt aufgehängten starren Körpers bezüglich einer Referenzposition durch eine Drehung um eine feste Achse mit einem entsprechenden Drehwinkel beschrieben werden kann. Das Listingsche Gesetz besagt nun, daß das Auge beim Fixieren nur solche Positionen einnimmt, deren zugeordnete Drehachsen alle in einer Ebene liegen (mit einer Standardabweichung von etwa 0.3-0.4^o), der sogenannten Listingschen Ebene. Die entsprechende Referenzposition senkrecht zu der Ebene heißt Primärposition. Während der Sakkaden und des Pursuits gilt dieses Gesetz mit einer Standardabweichung von etwa 1^o [SZSK96, TV90, TFA$^+$92]. Bezüglich der Primärposition genügt demnach ein zweidimensionaler Vektor, um die Augenposition mit großer Genauigkeit zu beschreiben. Die praktische Bedeutung dieses Gesetzes könnte in der in jeder Augenposition damit festgelegten Orientierung der Bilder beider Augen liegen, die die weiteren Verarbeitungsschritte der wechselseitigen Abbildung der Netzhautbilder zwecks Stereosehen stark vereinfachen dürfte. Daß dieses Listingsche Gesetz sich nicht aus der Biomechanik des Auges oder der Orientierung des Gleichgewichtsorgans ergibt, sondern eine vom ZNS vorgegebene Zwangsbedingung darstellt, sieht man an den Situationen, in denen sich die Listingebene verändert, bspw. im Rahmen des vestibulookulären Reflexes [CV91]. Weiterhin rotieren die Listingebenen temporalwärts, wenn die Augen konvergieren [MNV95], und sie werden durch den Einfluß der Schwerkraft verändert [HSHH92, MTFV94].

Aufgrund dieses neuronal vorgegebenen Zusammenhangs kann man sich bei vielen Untersuchungen von Augenbewegungen auf zwei Dimensionen beschränken, so auch in dieser Arbeit. Um die Physiologie der Augenbewegungen vollständig zu verstehen, muß man jedoch alle drei Freiheitsgrade betrachten. So wiesen Tweed und Vilis 1987 [TV87] darauf hin, daß hintereinander ausgeführte Rotationen nicht miteinander vertauschbar sind, daß damit insbesondere z.B. ein vom Gleichgewichtsorgan stammendes, der Winkelgeschwindigkeit proportionales Signal nicht einfach zur Kopfposition aufintegriert werden kann. Schnabolk und Raphan stellten 1994 [SR94] ein elegantes dynamisches Augenmodell vor, das davon ausgeht, daß sich das Auge in eine Position stellt, die durch das Gleichgewicht zwischen den aktiven, muskulär und den passiven, periorbital erzeugten Drehmomenten bedingt ist. Der Beitrag der Augenmuskeln zum Gesamtdrehmoment ist wegen der Vektornatur des Drehmoments addiditv. Vom rückstellenden Moment wird von Schnabolk und Raphan angenommen, daß es immer in Richtung einer zentralen Position wirkt. Das Listingsche Gesetz ist dann automatisch erfüllt, wenn der Drehmomentvektor der Augenmuskeln in der Listingebene zu liegen kommt, d.h. das effektiv die Augenposition bestimmende Signal nur zweidimensional ist. Die dritte Dimension, die Augentorsion um die optische Achse, ergab sich in diesem Modell allein aus den das Auge beschreibenden Differentialgleichungen. Damit wäre auch das dreidimensionale Integrationsproblem auf zwei Dimensionen zurückgeführt. Jedoch konnten Tweed et al. [TMF94] zeigen, daß die Regulierung der Torsion über diesen Mechanismus bei plötzlichen Änderungen der Augenposition, wie sie für Sakkaden typisch sind, wesentlich zu lange dauert und zu unphysiologisch großen Schwankungen führt, so daß eine aktive Regulierung wahrscheinlich ist. Für eine solche Regulierung der Torsion während einer Augenbewegung muß das zuständige System über die Information des aktuellen Drehvektors hinaus auch über eine Kenntnis der aktuellen Augenposition verfügen. Van Opstal et al. [VOH95] konnten solche Signale in den tiefen Schichten des Colliculus Superior in jüngster Zeit nachweisen. Die dortigen Neuronen kodierten topographisch den zweidimensionalen Verschiebungsvektor und ihre maximale Feuerrate wird durch die initiale Augenposition moduliert.

1.2.2 Sakkaden

Eigenschaften der Sakkaden

Sakkaden können unter sehr verschiedenen Bedingungen des Sehsystems ausgelöst werden: als stimulusgeführte Augenbewegung, reflexhaft, z.B. als schnelle Phase eines Nystagmus, oder auch als willkürliche Bewegung im Dunkeln nach einem erinnerten Ziel. Die an der Erzeugung dieser Sakkaden beteiligten Mechanismen zeigen z.T. erstaunliche Unabhängigkeit, was sich u.a. in unterschiedlichen Reaktionszeiten, Dauern [Bec89] oder an der individuellen Adaptation [Deu95] zeigt. Andererseits sind bestimmte Sakkadenparameter, wie z.B. ein dimensionsloser Krümmungsparameter [SVOVG90] bemerkenswert invariant gegenüber der Sakkadenart, weswegen diese als durch die gemeinsame Endstrecke aller Sakkaden bedingt angesehen werden.

Der wichtigste Parameter für die Sakkadendynamik ist sicherlich die Amplitude der Sakkade, d.h. der Winkel, um den das Auge um eine Achse durch eine Sakkade gedreht wird. Sowohl die Dauer wie auch die maximale Geschwindigkeit hängen im wesentlichen

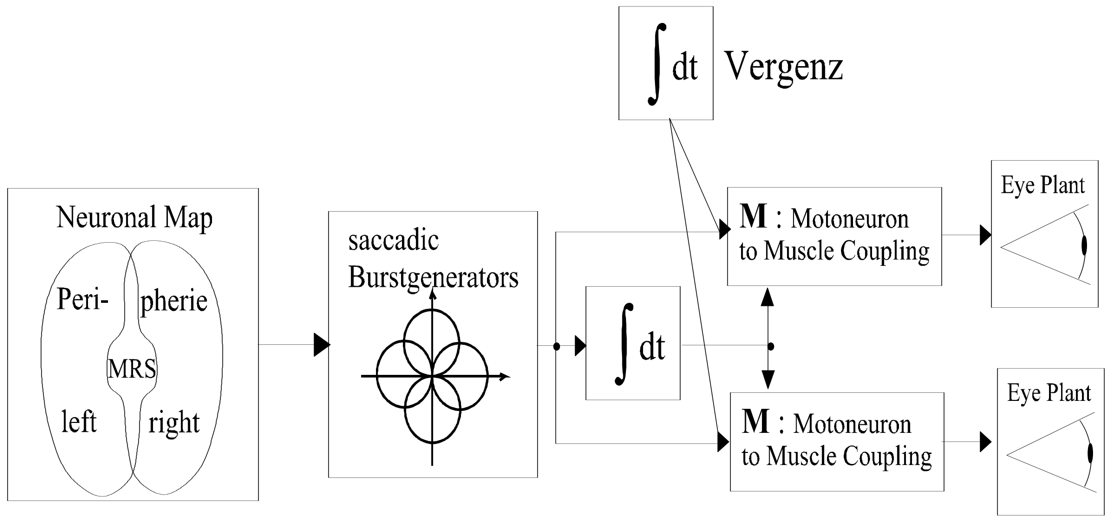


Abbildung 1.1: Schematisches Modell zur Erzeugung von Sakkaden. MRS : Macula Representing Spot.

von ihr ab. Eine größere Amplitude hat beim Menschen bis zu einer oberen Grenze, die je nach den Umständen bei bis zu ca. 800 ^{o}/s liegen kann, eine größere maximale Geschwindigkeit und eine längere Dauer zur Folge. Weitergehend wächst mit der Amplitude nur noch die Dauer. Dieser Zusammenhang wird in der Literatur als „main sequence“ [BCS75] bezeichnet. Diese „main sequence“ ist für jede Versuchsbedingung etwas anders, d.h. die maximal Geschwindigkeit und damit die Sakkadendynamik hängt von vielen weiteren Faktoren ab: der orbitalen Richtung, der Art der Zielpräsentation (optisch, akustisch, aus dem Gedächtnis, usw.), von dem Zustand der Aufmerksamkeit der Versuchsperson, usw.[Bec89].

Ein Modell der Sakkadenerzeugung

Die weitergehenden Betrachtungen sollen ausschließlich auf die Mechanismen, die bei der Auslösung von Sakkaden bei ruhendem Kopf wirksam sind, beschränkt werden. Um den Prozeß der Sakkadenerzeugung zu verdeutlichen, soll als genereller Rahmen zunächst ein schematisches Modell zur Sakkadengeneration vorgestellt werden, um anschließend auf die Details einzugehen. Dieses Modell ist in Abb. 1.1 gezeigt.

Die Erzeugung einer Sakkade verliefe in diesem Modell wie folgt: ein gewünschter Sakkadenvektor wird zweidimensional [VOHH$^+$91] topographisch auf einer neuronalen Karte, beispielsweise im Colliculus Superior codiert. Ein Triggersignal aktiviert die Burstgeneratoren, die einen jeweils topographisch gewichteten Input von der neuronalen Karte erhalten. Dabei existieren 2 Paare von Burstgeneratoren, die sich in erster Näherung mit der vertikalen und mit der horizontalen Richtung identifizieren lassen, die alle über einen gemeinsamen Pool von sogenannten Omnipauseneuronen (OPN) synchronisiert werden. Die Aufgabe der Burstgeneratoren besteht darin, die zunächst topographisch vorliegende Verschiebungsinformation in ein zeitliches, koordinatenkodiertes Signal umzusetzten und dabei die Synchronisation von horizontaler und vertikaler Komponente zu gewährleisten. Der Ausgang der Burstgeneratoren, der aus sogenannten „Medium lead burst neurons (MLB)" besteht, wird durch einen neuronalen Integrator aufsummiert, der dann das tonische Signal für die Motoneurone der Augenmuskeln beider Augen generiert. Diese wiederum bewirken ein überschüssiges Drehmoment, so daß die Augen jeweils in eine neue Position gelangen, in der von neuem sich die aktiven Drehmomente der Augenmuskeln mit den passiven Rückstellmomenten des periorbitalen Gewebes die Waage halten.

Bei diesem einfachen Bild müssen zwei Dinge im Auge behalten werden. Erstens muß, da das Auge als überdämpftes System in diese neue Position nur langsam kriechen würde ([Rob64]), ein gewisser Anteil des Bursts am Integrator vorbei direkt auf die Motoneurone gelenkt werde; und zum zweiten muß an irgendeiner Stelle der Übergang von der zweidimensionalen Kodierung eines Verschiebungsvektors auf die dreidimensionale Augenposition geschehen. Ich halte es für am plausibelsten, daß dies im Sinne von Schnabolk und Raphan (s. Abschnitt 1.2.1) geschieht, daß die Position des Auges in Ruhe sich aus dem Gleichgewicht der Drehmomente zwischen Muskeln und periorbitalen Federkräften ergibt und das effektive Ansteuerungsignal nur zweidimensional ist. Im Nichtgleichgewicht, d.h. während der Sakkaden oder auch im Pursuit müssen die resultierenden Abweichungen durch einen von den 4 Parametern Augenposition und Augenverschiebung abhängigen Einfluß korrigiert werden. Van Opstal und Hepp [VOH95] haben ein auf solchen Beobachtungen aufbauendes Modell des Colliculus Superior vorgestellt.

Sakkaden und Vergenz

In diesem Modell wird impliziert und mit dem Symbol für den Integrator der Vergenz angedeutet, daß Sakkaden konjugierte Augenbewegungen darstellen, die im Sinne des Heringschen Prinzips [Her68, RW61b] die Vergenz unbeeinflußt lassen und umgekehrt Vergenzbewegung nicht sakkadisch ausgeführt werden. Als zusätzlicher Eingang für die Motoneuronkerne der Augenmuskeln ist daher ein weiterer Integrator zu fordern, der für die unterschiedliche Vergenz aufkommt, d.h. der das tonische Signal für die relative Stellung der Augen zueinander liefert. Dies ist sicherlich nur eine Näherung. Tatsächlich fanden Collewijn und Erkelenz [CES88a], daß die Vergenz bei horizontalen Sakkaden mit Amplituden größer 5^o zwischen Zielen auf einem Isovergenzkreis um bis zu 3^o während und immerhin 0.3^o am Ende der Sakkade sich veränderte. Weiterhin wiesen dieselben Autoren [CES88b] nach, daß vertikale Sakkaden nach oben divergierende und nach unten konvergierende Anteile enthielten, wobei unklar blieb, ob diese Effekte auf neuronale oder mechanische Faktoren zurückzuführen sind. Enright [Enr84] und Erkelens et al. [ESC89] beobachteten teilweise diskonjugierte Sakkaden in kombinierten

Vergenz-Versions-Experimenten.

Planung des Sakkadenvektors

Geht man detaillierter auf dieses Modell ein, so stellt sich die Frage, welcherart der programmierte Sakkadenvektor ist. Ist es eher der Winkelfehler zum Zeitpunkt des Auftretens eines Zielsprungs oder eher der Winkelfehler zum Zeitpunkt des Sakkadenbeginns. Wie wird die Augenbewegung, die während der Reaktionszeit stattfindet bei der Planung und Durchführung der Sakkade berücksichtigt? Da dies eine wesentliche Fragestellung des zweiten Experiments dieser Arbeit ist, gehe ich an dieser Stelle ausführlich auf die von anderen Autoren geleistete Vorarbeit ein.

McKenzie und Lisberger [ML86] untersuchten an 3 Rhesusaffen die oben genannte Fragestellung. Sie trainierten Affen, zunächst von einem Fixationspunkt ausgehend, auf ein für 10 ms aufleuchtendes zweites Ziel zu blicken. Das 2. Ziel wurde nach 400 ms erneut gezeigt, um den Affen eine Korrektur zu erlauben. Im eigentlichen Experiment sollten sie während eines horizontalen Rampenstimulus von 30^o/s auf ein zweites Ziel vertikal davon sakkadieren, das ebenfalls für 10 ms aufleuchtete, während der Rampenstimulus verschwand. Das zweite Ziel wurde innerhalb einer Fläche von $\pm 12.5^o$ horizontal und 2.5-12.5^o vertikal randomisiert projiziert. Die Affen wurden belohnt, wenn eine Sakkade innerhalb der nächsten 400 ms ausgelöst wurde, die einen vertikalen Fehler von weniger als 3^o aufwies. McKenzie und Lisberger stellten fest, daß die im Anschluß an den Pursuit auftretenden vertikalen Sakkaden stärker mit dem Winkelfehler z.Zt. des Zielaufblitzens (von ihnen „retinal position error“ genannt), als mit dem Winkelfehler z.Zt. des Sakkadenbeginns („spatial error “) korrelierte, wobei ein Affe, der mit ähnlichen Experimenten schon Erfahrungen gemacht hatte, einen systematischen Trend zum „spatial error“ aufwies.

Schlag et al. [SSRD90] untersuchten 3 Makaken in einem sehr ähnlichen Experiment. Die drei Affen wurden zunächst darauf trainiert, wechselnd auf der Mattscheibe auftauchende Punkttargets anzuschauen, dann einem sich glatt bewegenden Ziel bis zu seinem Verschwinden zu folgen und schließlich einen Fixationspunkt anzuschauen, während ein weiterer Punkt woanders gezeigt wurde. Zwei der drei Affen trainierten im weiteren intensiv das eigentliche Experiment. Dieses bestand aus dem horizontalen Folgen eines sich glatt mit 16-28 ^{o}/s horizontal bewegenden Ziels. Nach einer zufällig variierenden Zeit wurde ein 2. Ziel für 26 ms vertikal versetzt gezeigt. Die Position dieses 2. Ziels wurde horizontal bzgl. dreier Positionen (rechts, Mitte, links) innerhalb einzelner Versuchssitzungen randomisiert und vertikal zwischen 6^o unterhalb und 1.5^o - 20^o oberhalb der horizontalen Folgebewegung zwischen den einzelnen Sitzungen randomisiert. Nach dem Verlöschen des sich horizontal bewegenden Ziels nach weiteren 600 ms (z.T. 800 ms) sollten die Affen auf die Position schauen, die durch das aufblitzende 2. Ziel gekennzeichnet worden war. Ähnlich wie bei McKenzie und Lisberger erhielten die Affen außer einer Belohnung, wenn die vertikale Position innerhalb von 4^o korrekt war, keinen Hinweis auf den tatsächlichen Fehler ihrer Sakkaden. Die Sakkaden korrelierten konsistent stärker mit dem Winkelfehler z.Zt des Sakkadenbeginns als mit dem Winkelfehler z.Zt. des Aufblitzens des 2. Ziels. Um den Einfluß der Dauer der Präsentation des 2. Ziels zu untersuchen, wurde dem dritten Affen das 2. Ziel unterschiedlich lange präsentiert (5, 30, 100 ms). Bei den beiden kürzeren Präsentationszeiten entsprachen die Sakkaden tendenziell eher dem Winkelfehler z.Zt. des Beginns der Präsentation des 2. Ziels als dem Winkelfehler z.Zt. des Beginns der Sakkade. Für die 100 ms - Bedingung trat der umgekehrte Fall ein. Ihre Schlußfolgerung war, daß Affen sehr wohl unter bestimmten Bedingungen die während eines SP zurückgelegte Strecke in die Berechnung eines Sakkadenvektors einbeziehen können. U.a. ausschlaggebend seien die Dauer der Präsentation und auch individuelle Variationen.

Ohtsuka [Oht94] führte wiederum ein ähnliches Experiment mit 4 Menschen durch. Diese mußten einer horizontalen Zielbewegung von 10^o links bis 10^o rechts von der Primärposition mit einer (randomisierten) Geschwindigkeit von 15, 30 oder 45^o/s solange folgen, bis diese erlosch. Währenddessen wurde randomisiert ein zweites punktförmiges Ziel an einer von 5 spezifizierten Positionen für 50 ms eingeblendet. Diese Positionen lagen 10^o über der horizontalen Zielbewegung und jeweils 10^o auseinander. Erlosch die glatte Ziel(1)bewegung, sollten die Probanden eine gedächtnisgeführte Sakkade auf das (erloschene) Ziel 2 machen. Die Richtung der Sakkaden korrelierte deutlich besser mit der Richtung zwischen Auge und Ziel(2) z.Zt. des Beginns der Sakkade als zu Beginn seiner Präsentation. Der mittlere Amplitudenfehler war mit 1.5 ± 1.2^o, 1.7 ± 1.8 und $^o 1.4 \pm 2.2^o$ für die drei Zielgeschwindigkeiten nicht signifikant von dieser abhängig. Die Reaktionszeiten der gedächtnisgeführten Sakkaden lag bei mittleren 375 ± 96 ms. Für visuell geführte Sakkaden nach dem Pursuit wurde eine mittlere Reaktionszeit von 210 ± 32 ms zum Vergleich angegeben. Mehr wurde jedoch über visuell geführte Sakkaden leider nicht berichtet.

Dies macht deutlich, daß das Bild einer einfachen Übertragung eines retinalen Fehlervektors auf den gewünschten Sakkadenvektor falsch ist, sondern daß für den Prozeß der Sakkadenplanung u.a. die Art der Zielpräsentation und das Motiv des Probanden ganz wesentlich ist. Die letzten zwei der zitierten Arbeiten setzen sich mit gedächtnisgesteuerten Sakkaden auseinander. In dieser Arbeit soll im II. Experiment der etwas spezielleren Frage nachgegangen werden, die auch von McKenzie und Lisberger untersuchten wurde, wie visuell geführte Sakkaden, die reaktiv durch einen Sprung des Ziels ausgelöst werden, eine allein während der Reaktionszeit mittels SP zurückgelegte Strecke inkorporieren.

Die vorgestellten Ergebnisse sprechen eher für den Aufbau eines internen Modells des Verschiebungsvektors im Sinne eines bestmöglichen Ratens für stimulusgetriggerte Sakkaden, dessen Ergebnis entscheidend davon abhängt, wie gut die Differenz zwischen der potentiellen Absprungposition und der Zielposition für das ZNS ermittelbar ist. Dazu hat Heiner Deubel (persönliche Mitteilung) eine interessante Beobachtung gemacht, daß unter bestimmten Bedingungen die Genauigkeit einer Sakkade mit wachsender Reaktionszeit zunimmt. In der Aufgabe, ein vorher bestimmtes Objekt aus einer Gruppe von mehreren benachbarten Objekten, die alle gleichzeitig plötzlich eingeblendet wurden, anzublicken, wiesen schnelle Sakkaden eher in den Schwerpunkt aller Objekte, wohingegen mit wachsender Reaktionszeit die Sakkaden im Mittel immer exakter wurden. Das bedeutet daß der „Rateprozeß“ bis zuletzt, d.h. bis kurz vor dem Auslösen einer reaktiven Sakkade abläuft. Interessant ist hierzu das von Carpenter [Car95] vorgestellte Modell des Entscheidungsprozeßes für die Auslösung reaktiver Sakkaden, das den Zeitpunkt des Auslösens der Sakkaden durch einen einfachen stochastischen Prozess, bestehend aus einem linear anwachsenden Faktor in Verbindung mit einer verrauschten Schwelle modelliert. Mit den Ergebnissen von Deubel könnte man vermuten, daß die Festlegung des Sakkadenvektors diesem Faktor entspricht.

Feedback

Bis zur Veröffentlichung des internen Feedback Modells des sakkadischen Burstgenerators von Robinson [Rob75] ging man von der Annahme aus, daß Sakkaden ballistisch ausgeführt werden, d.h. daß die Augenbewegung der Sakkade zu ihrem Beginn vollständig vorprogrammiert ist, da die Zeit für ein externes, d.h. optisches Feedback nicht ausreicht. Störungen der Augentrajektorie während einer Sakkade wären damit innerhalb der ausgeführten Sakkade nicht korrigierbar.

Robinson stellte damals ein quantitatives, eindimensionales Modell für die Erzeugung von Sakkaden vor, in dem die Erzeugung des sakkadischen Bursts durch ein internes Feedback der Augenposition kontrolliert wurde, d.h. die Burstneurone sollten im wesentlichen durch den „Motor error“, d.h. durch die Differenz zwischen der gewünschten Augenposition und einer sogenannten Efferenzkopie, die die instantane Augenposition kodierte, angetrieben werden. Das angenommene Feedbacksignal entsprach dem Ausgang des neuronalen Integrators. Als Burstneurone wurden sogenannte Medium Lead Burstneurone (MLB) identifiziert, die exclusiv vor (mit einer Latenz von weniger als 12ms) und während einer Sakkade feuern [MH94]. Exitatorische MLBs wirken in die Agonistenrichtung, inhibitorische in der Antagonistenrichtung [SHM86a, SHM86b].

Die deutlichsten experimentellen Hinweise auf die Rolle eines internen Feedbacks kamen aus Versuchen, in denen die Omnipauseneuronen (OPN) des Mesencephalons während einer Sakkade stimuliert wurden [Kel77, KF77, BKF+81]. Diese Zellen feuern, solange keine Sakkade vorkommt, mit einer konstanten Rate und stellen während einer Sakkade ihre Aktivitäten ein, so daß von ihnen angenommen wird, daß sie mit ihrer Aktivität die Burstzellen mit ihren hohen Gains in den sakkadenlosen Zeiten inhibieren (s.u.). Stimulation dieser Zellen während einer Sakkade führt zur deutlichen Geschwindigkeitsreduktion bis zum völligen Aussetzten der Sakkade. Nach Beendigung dieser Störung wird die Sakkade jedoch fortgesetzt und die Störung im wesentlichen kompensiert. Es gibt jedoch einige Experimente, die gegen die Verwendung des Signals des neuronalen Integrators im Rückkopplungskreis sprechen. So wiesen Jürgens et al. [JBK81] darauf hin, daß unter der Voraussetzung eines solches Positionsfeedback unter der Berücksichtigung von real auftretenden Delays schnelle Sakkaden etwas größer sein müßten als langsame. Tatsächlich wiesen sie das Gegenteil nach und postulierten einen eigenen Modellintegrator im Feedbackkreis mit einer deutlich kleineren Zeitkonstante, der das direkte Ausgangssignal der Burstgeneratoren erhalten sollte. Sparks et al. [SMP87] untersuchte den Effekt elektrischer Stimulationen an den horizontalen MLB in der Formatio reticularis pontis. Im Paradigma der gedächtnisgestützten Sakkaden wurden die Störung für die meisten Stimulationsstellen im Verlauf der Sakkaden korrigiert. Für einige Stellen jedoch war das nicht der Fall, so daß ein entsprechender Fehler der Endposition resultierte. In dieselbe Richtung weist die schon zitierte Arbeit von McKenzie und Lisberger [ML86], die zeigen konnten, daß Affen, die eine Sakkade zu einem nur 10 ms aufblitzenden Ziel machten, eine vor der Sakkade gemachte langsame Bewegung des Auges nicht berücksichtigten. Unter der Voraussetzung, daß es einen gemeinsamen neuronalen Integrator als gemeinsame Endstrecke aller konvergenter okulomotorischen Subsysteme gibt, spricht auch dies gegen die Verwendung seines Ausgangssignals in der internen Feedbackschleife.

Kodierung der Augenposition versus Kodierung der Augenverschiebung

In seinem Modell von 1975 war für Robinson die Augenposition relativ zum Kopf die zu regelnde Größe, weshalb er für sein weiter oben angesprochenes Feedbacksignal auch die Augenposition wählte. Damit kann die Sakkadenplanung nicht entprechend dem retinalen Koordinatensystem, sondern nur bezüglich einer auf die Kopfkoordinaten bezogenen, rekonstruierten Zielposition durchgeführt werden. Dies war mit ein Grund für Jürgens et al. [JBK81] das Robinsonsche Modell so zu modifizieren, daß nun der retinale Fehler, d.h. allein die beabsichtigte Augenverschiebung als Eingangssignal für den Burstgenerator diente. Scudder puplizierte dann 1988 [Scu88] ein Verschiebungsmodel, das nicht mehr mit linearen Elementen, sondern mit idealisierten Neuronen arbeitete und sich im wesentlichen an den neuroanatomischen und neurophysiologischen Gegebenheiten orientierte. Ein charakteristischer Unterschied beider Modelle findet sich bei Ausfall oder Einschränkung der OPN. Führt eine verminderte OPN-Tätigkeit im Robinson Modell aufgrund der hohen Verstärkungsfaktoren zu Oszillationen, kommt es im Modell nach Scudder zu einer Verringerung der maximalen Geschwindigkeit mit einer entsprechenden Verlängerung der Dauer der Sakkaden aufgrund einer gestörten Burstaufbauphase, was experimentell durch Kaneko [Kan90] bestätigt werden konnte. Wie Moschovakis und Highstein [MH94] schreiben, wären in einem sakkadische System, das durch die Augenposition programmiert wird, Neurone zu erwarten, die in ihrer Frequenz diese Augenposition kodieren und auf die MLB projizieren. Diese sind trotz intensiver Suche bisher nicht gefunden worden. Im Verschiebungsmodell hingegen sind Neurone zu erwarten, die in Abhängigkeit von der Augenverschiebung feuern, mit ihren Axonen auf die MLB projizieren und von den MLB axonale Projektionen erhalten. Solche Neuronen wurden von Moschovakis [MSHW91] im Ncl. interstitialis Cajal für nach unten gerichtete Sakkaden gefunden.

Aufgabe der Omnipause-Neuronen für die Sakkadengeneration

Die Omnipause- Neuronen der mesencephalen Formatio reticularis nehmen im System der Sakkadenerzeugung eine gewisse Sonderstellung ein, da sie im Gegensatz zu allen anderen beteiligten Strukturen nicht lateralisiert vorliegen. Sie projizieren (bei Affen und Katzen nachgewiesen) sowohl zu den vertikalen und horizontalen MLB [BECPF88, SEM87]. Direkte Kontakte der exitatorischen MLB auf die OPN, wie vom Sakkadengeneratormodell von Scudder nahegelegt, konnten bisher nicht nachgewiesen werden, wenn auch deren Axone z.T. in der Region der OPN terminieren [SHM86a], so daß u.U. noch ein Interneuron zwischen diesen beiden Zelltypen liegt. Für die Alternative, daß inhibitorische MLB in die OPN-Region projizieren, liegen bis jetzt keine Hinweise vor.

Den OPN können mehrere Aufgaben zugeschrieben werden, die alle im Modell des Aufbaus des sakkadischen Bursts nach Scudder [Scu88] sichtbar werden.

- Die MLB der Burstgeneratoren werden in den Modellen mit einem relativ hohen Gain angesteuert, was sie relativ anfällig für zufällige Störungen macht. Eine Aufgabe der OPN ist daher sicherlich, wie auch schon im 1. Modell von Robinson [Rob75] vorgeschlagen, diese Aktivitäten durch ihre inhibitorische Wirkung zu unterbinden.

- Durch gemeinsame Rückkoppelung der vertikalen und der horizontalen Komponenten auf einen gemeinsamen Pool von OPN kommt es im Modell zu einer zeitlichen Synchronisation der vertikalen und horizontalen Burstdauer, dem sogenannten „Component-stretching“ [SVOVG90], d.h. daß Anfang und Ende beider Komponenten einer schrägen Sakkade zeitlich zusammenfallen und schräge Sakkaden somit nur leicht gekrümmt sind.

- Ein doppeltes negatives Feedback sowohl von den MLB auf die OPN wie auch von den OPN auf die MLB spielt in dem Modell für den Burstaufbau nach Scudder eine entscheidende Rolle. Obwohl diese Schleife nur während einer sehr kurzen Zeit aktiviert ist, die in etwa dem Delay dieser Schleife entspricht, gibt dieses starke positive Feedback dem Burst den „richtigen Kick“. So konnte Kaneko [Kan90, Kan96] zeigen, daß Läsionen der OPN beim Affen zur Herabsetzung der maximalen Sakkadengeschwindigkeit mit entsprechend proportionaler Verlängerung der Sakkadendauer führt. Die analytischen Berechnungen im Kapitel 2 dieser Arbeit zeigen, daß je kleiner dieses Delay ist, desto eher entsprechen sich die Anzahl der Bursts von Eingangs- und Ausgangssignal des sakkadischen Burstgenerators nach Scudder.

1.2.3 glatte Folgebewegung (SP)

Der SP stellt eine glatte, konjugierte Folgebewegungen beider Augen dar, die den Zweck haben, ein sich relativ zum Kopf bewegendes Ziel kontinuierlich auf die Fovea abzubilden. Er sollte deutlich gegenüber einer anderen Gruppe von glatten Augenbewegungen abgegrenzt werden, die eine wesentlich reflexhaftere Organisation aufweisen, allen voran der vestibulookulomotorische Reflex (VOR) und der optokinetische Reflex (OKR). Ersterer erfüllt die Aufgabe, Bewegungen des Kopfes gegenüber der Umwelt, letzterer Bewegungen der Umwelt gegenüber dem Kopf auszugleichen. Tatsächlich führt die Anwesenheit eines strukturierten Hintergrundes während der glatten Folgebewegung eines einzelnen kleineren Objektes zu einer konfliktträchtigen Situation, in der der Reiz für den OKR unterdrückt werden muß, was zu einer etwas verminderten SP-Leistung führt [CT84].

Zwei Dinge zeichnen den menschlichen Pursuit vor anderen gewollten Bewegungen des menschlichen Körpers aus. Erstens ist er, obschon nur willentlich auslösbar, doch im wesentlichen an das Vorhandensein eines Stimulus gebunden, auch wenn sich Situationen konstruieren lassen, wie z.B. das Folgen der eigenen Hand in völliger Dunkelheit [Ste76] oder das Folgen eines retinalen Nachbildes [Kow90], in denen es auch ohne externen Stimulus zum Pursuit kommt. Zweitens ist das Pursuitsystem im Gegensatz zur restlichen Willkürmotorik kortikal ausgeprägt ipsilateral betont, d.h. die vorherrschenden Richtungen des Pursuits, die man beispielsweise bei Stimulation bestimmter Hirnareale erhält (siehe [KW89] für die MT, MST) sind nach ipsilateral ausgerichtet. Es scheint, daß das SP-System in seiner vollen Leistungsfähigkeit auf den Kortex angewiesen ist, daß es jedoch auch auf subkortikale Strukturen zurückgreift. So führt die einseitige Zerstörung der primär optischen Rinde im Affen zur dauernden Unfähigkeit zum SP wenn sich das Ziel im kontralateralen Hemifeld aufhält [SGD+87], wohingegen der Systemdefekt nach bilateralen Läsionen der primär optischen Rinde nach einer Erholungszeit von ca. 8 Wochen zu einem gewissen Maße rückbildungsfähig ist [ZTHB86].

Um die weitere Diskussion zu strukturieren, soll der Prozeß des SP zwischen 2 Fixationen nach äußeren Kriterien in 4 Abschnitte eingeteilt werden:

1. Im ersten Abschnitt, der **Latenzphase**, fixiert die Person einen ruhenden Gegenstand und nimmt gleichzeitig in einem Bereich der Retina, oft in der Peripherie, ein Objekt wahr, das sich mit einer bestimmten Geschwindigkeit bewegt. In diesen Abschnitt fällt die Entscheidung, ob überhaupt die Fixation aufgegeben werden soll, und die Position und die Geschwindigkeit des neu zu verfolgenden Ziels wird - bei ruhendem Auge - registriert.

2. Im nächsten Abschnitt, der **Initiierungsphase**, beschleunigt das Auge u.U. mit einer eingestreuten Sakkade auf die Zielgeschwindigkeit und erfaßt das anvisierte Ziel. Die Dauer dieser Phase liegt bei etwa 200-300 ms und damit in der Größenordnung der Reaktionszeit des okulomotorischen Systems von 100-150 ms. D.h. die ersten 100-150 ms der SP-Initiierung basiert im wesentlichen auf Informationen, die vor ihrem Beginn gesammelt wurden. Man nennt diesen Abschnitt der Initiierungsphase daher auch Open-Loop-Phase, da ein visuelles Feedback noch keine Wirkung entfaltet haben kann.

3. Der dritten Abschnitt stellt die **Erhaltungsphase** dar. Jetzt wird das Ziel bei optimaler Folgegenauigkeit immer exakt auf die Fovea projiziert. Damit sind die retinalen Fehlerinformationen wesentlich knapper, als in der anfänglichen Latenzphase. Der Regelkreis der Folgebewegung arbeitet jetzt unter Closed-Loop-Bedingungen, d.h. daß Informationen über den gemachten Fehler in die Steuerung der Bewegung einfließen können. Bestimmte Aspekte dieser Phase wurden mit dem 1. Experiments dieser Arbeit untersucht.

4. Im letzten Abschnitt, der **Abbruchphase**, wird der Pursuit abgebrochen und es wird erneut fixiert. Wäre das Pursuit System linear, sollte sich das Verhalten des Pursuits ähnlich wie in Abschnitt 2 beschreiben lassen. Dies ist jedoch nicht der Fall.

Diese Einteilung mag etwas künstlich anmuten; tatsächlich stützt sie sich v.a. auf das von Rashbass [Ras61] eingeführte experimentelle Paradigma des Step-Ramp-Stimulus, bei dem sich ein Ziel plötzlich nach einem anfänglichen Sprung (Step) beginnt, mit konstanter Geschwindigkeit in eine konstante Richtung zu bewegen (Ramp), die unabhängig von der Sprungrichtung variiert werden kann. Dennoch ist sie, ebenso wie dieses erfolgreiche Paradigma, sehr hilfreich im konzeptuellen Verständnis des Pursuitsystems. Daher sollen diese Abschnitte in der weiteren Diskussion als Leitfaden dienen, an hand derer auch die physiologischen Ergebnisse eingeordnet werden (siehe auch z.B. den Übersichtsartikel von Keller und Heinen [KH91] oder das Kapitel über SP von Pola und Hyatt in dem ausgezeichneten Buch von Carpenter [PW91]).

Latenz Phase

Zu dieser Phase ist relativ wenig bekannt, was nicht zuletzt daran liegt, daß hier keine motorische Reaktion vorliegt. Bisher kennt man im wesentlichen die Reaktionszeiten einzelner Zellen im visuellen ZNS. Liegt ihre Latenz ausreichend unter der motorischen, so liegt die Vermutung nahe, daß diese Gebiete etwas mit der Pursuitinitiierung zu tun haben. Aber schon bei Läsionen mit folgender Herabsetzung des Pursuitvermögens ist oft nicht zu klären, ob eher der Beginn oder die Erhaltung gestört sind.

Als wesentliche Bedingung für die Auslösung eines SP zusätzlich oder statt einer Sakkade konnte Rashbass [Ras61] die Geschwindigkeit des Ziels relativ zur Retina, d.h. die retinale Schlupfgeschwindigkeit identifizieren, indem er im Step-Ramp Paradigma die Zielbewegung dem initialen Sprung entgegensetzte, so daß das Ziel nach etwa 200ms seine initiale Position wieder kreuzte. Der Pursuit setzte dabei mit einer Latenz von etwa 150ms ohne Initialsakkade in Richtung der Zielbewegung ein, d.h. die glatte Folgebewegung führte initial die Zielbewegung! Zwar konnten Wyatt und Pola [WP81] zeigen, daß auch ein reiner Positionsfehler ohne retinale Schlupfgeschwindigkeit glatte Augenbewegungen auslösen kann, jedoch wird allgemein angenommen, daß der retinale Schlupf wesentlich stärker wirksam ist [RGG86].

Soll man neurophysiologisch entscheiden, ob ein Neuron an der Pursuitinitiierung beteiligt ist, so sprechen 2 Dinge dafür: einerseits sollte der Beginn ihrer Aktivität deutlich vor der motorischen Reaktion liegen und zum anderen sollten ihre rezeptiven Felder makulaferne Gebiete umfassen. Tatsächlich finden sich in dem kaudalen Anteil des Sulcus temporalis superior (STS) in der sogenannten mittleren Area temporalis (MT) solche Neuronen mit stark ekzentrischen rezeptiven Feldern, die sowohl richtungs- wie auch geschwindigkeitssensitiv sind [MvE83]. Dabei hängt die Feuerrate einzelner Neuronen von beiden Variablen, d.h. der Richtung und der Geschwindigkeit der Stimulusbewegung ab, so daß eine eindeutige Codierung nur von der Gesamtpopulation erreicht werden kann. Allerdings beträgt die Latenz eines typischen MT-Neurons 93 ms. Die frühesten Antworten der dortigen Neuronen wurden nach 40-60 ms gemessen, was bei einer Reaktionszeit der Affen bis zum Beginn des SP von etwa 100 ms [RLGO89] dafür spricht, daß der Cortex bei der Initiierung des SP nur eine Supervisorfunktion besitzt.

Läsionsstudien dieses Rindengebietes konnten eine topographische Verteilung der Neuronen bezüglich ihrer rezeptiven Felder zeigen [NWDM85]. Läsionen in einer MT-Region, deren Zentrum ihres rezeptiven Feldes im kontralateralen Hemifeld lag, führte erstens zu einem lokalen schweren Defizit in der Initiierung des Pursuit, wenn der Stimulus in diesem Bereich gezeigt wurde, und zweitens zu einer Dysmetrie einer u.U. auftretenden ersten catch-up-Sakkade. D.h. daß die Information der Zielrichtung und Geschwindigkeit in diesem Gebiet nicht mehr verarbeitet werden konnte. Beide Befunde normalisierten sich jedoch wieder innerhalb weniger Tage.

Initiierungsphase

1986 stellten Robinson et al. [RGG86] ein Modell des SP vor, das sich im wesentlichen auf die experimentelle Situation des Rashbasschen [Ras61] Step-Ramp-Paradigmas (s.o.) beschränkte. Die wichtigsten Phänomene, die bei der Verfolgung dieser unvorhersagbaren Bewegung auftraten, sind:

1. Es existiert ein festes Verhältnis zwischen der Zielgeschwindigkeit und der vom Auge erreichten maximalen Beschleunigung, die sogenannte „Main Sequence“ des SP. (Bei Sakkaden steht die Amplitude als geregelte Größe in einem (verhälnismäßig) festen Verhältnis zur maximalen Geschwindigkeit)

2. Beim Aufbau des Pursuits treten in der Folgegeschwindigkeit des Auges Oszillationen mit einer Frequenz von etwa 3.8 Hz auf, die nur wenig von der Zielgeschwindigkeit abhängen.

3. Der mittlere Steady-State-Gain betrug 0.95, wobei Werte über 1 bei einzelnen Personen reproduzierbar vorkamen.

4. Bei der Beendigung des SP traten keine Oszillationen der Geschwindigkeit auf, stattdessen fiel diese mit einer mittleren Halbwertszeit von 63 ms auf Null ab, die

von der Zielgeschwindigkeit unabhängig war, was auf einen von der Initiierung verschiedenen Mechanismus hindeutet.

D.h. dieses Modell beschrieb insbesondere nicht zusätzliche Kopfbewegungen, Prädiktion, die Beziehung zwischen SP und OKN und den Einfluß des Positionsfehlers auf den SP. Robinson et al. konnten zeigen, daß sich diese Phänomene mit einem einfachen Feedback-Modell nicht erklären lassen. Sie führten stattdessen angelehnt an Young et al. [YFvH68] ein positives internes Feedback ein, dessen Aufgabe im wesentlichen in der Auslöschung des negative Feedback via Retina bestand. Diese Aufhebung des negativen Feedback hat im weiteren zur Folge, daß das System gegenüber Änderungen interner Parameter sehr empfindlich wird, es somit auf eine ständige Fähigkeit zur Adaptation angewiesen ist. Tatsächlich ist das SP-System zu solchen plastischen Änderungen fähig ([OZC85]). Ein Problem dieses linearen Modells liegt in der erforderlichen unrealistischen Genauigkeit, mit der das interne Feedbacksignal die tatsächliche Augengeschwindigkeit kodieren muß.

Lisberger und Westbrook konnten 1985 [LW85] zeigen, daß die Initiierung des Pursuits sich aus 2 Phasen zusammensetzt. Innerhalb der ersten 20ms der SP-Bewegung wird das Auge zwar schon in Richtung des Ziels bewegt, seine Geschwindigkeit ist jedoch von der des Ziels im wesentlichen unabhängig. Erst in der darauffolgenden Zeit kommt es zu einer Anpassung an die Zielgeschwindigkeit. Dies deutet auf einen hierarchischen Aufbau der SP-Initiierung hin, bei der sich im Verlauf verschiedene Systeme beteiligen, nicht zuletzt Systeme, die eine Vorhersage der Zielbewegung verwenden. Dahingehend lassen sich auch die Ergebnisse deuten, die vor allem für die Erhaltungsphase gefunden wurden.

Erhaltungsphase

Wie gesehen, lassen sich wesentliche Aspekte in der Anfangsphase des SP ohne den Faktor der Prädiktion erklären. Während der Erhaltungsphase stellt sich allerdings das Problem, daß bei perfektem Pursuit gar kein retinaler Fehler mehr auftreten würde, d.h. daß wegen der Kleinheit des retinalen Fehlers eine eventuelle fehlerkorrigierende Feedbackschleife eine sehr hohe Verstärkung aufweisen müßte. Dies würde in Verbindung mit den unvermeindlichen Signallaufzeiten zur Instabilität führen. Um das System zu stabilisieren, schlug Young [You71] vor, daß die Zielgeschwindigkeit im ZNS so rekonstruiert wird, daß sie die Zielbewegung zum gegenwärtigen Zeitpunkt repräsentiert und damit Verzögerungen vermieden werden.

In der Tat spielt während der Erhaltungsphase des SP Prädiktion eine wesentliche Rolle. Zum Beispiel können rampenförmige [BJ85] oder auch sinusoidale [JKB88] Zielbewegungen, bei denen das Ziel ausgeblendet wird, für einige Sekunden aufrechterhalten werden. Weiterhin bricht die Pursuitfähigkeit bei der Überlagerung von Sinusstimuli nichtharmonischer Frequenz im Vergleich mit den Einzelfrequenzen zusammen

[CT84, BR89, DCSK95]. Deno et al. [DCSK95] unterscheiden zwischen Mechanismen zur Kurz- und zur Langzeitprädiktion, die bei unterschiedlichen Signalformen (Sinus, Dreieck, Bandpassgefiltertes Rauschen) verschieden wirksam werden können. Zur Kurzzeitprädiktion schlagen sie eine Taylorentwicklung vor (siehe auch [YY84, VdB88]), die aufgrund der darin enthaltenen höheren Ableitungen auch die Hochfrequenzbetonung im Gain erklären würde [CT84, BDE87, KLP96], der im Pursuit von Frequenzgemischen vorkommt. Die Mechanismen der Langzeitprädiktion sind wahrscheinlich sehr viel komplexer, so daß sich hierfür entsprechend viele verschiedene Ansätze in der Literatur finden (z.B. [SCF69b, SCF69a, NNO88, BM83, Kow89, BA91]).

Collewijn und Taminga [CT84] untersuchten die Folgebewegung verschiedener ein- und zweidimensionaler Zielbewegungen von 5 Probanden (weitere 5 teilweise), wobei zur Analyse der Folgebewegung diese in ihre sakkadischen und glatten Anteile zerlegt wurde. Die verschiedenen Signalformen waren sinusförmig (0.15-0.51 Hz, 7 oder 10^o Amplitude), dreieckig (0.06-0.52 Hz, 7 oder 10^o Amplitude) oder ein pseudozufälliges Frequenzgemisch aus 4 nichtharmonischen Frequenzen. Zusätzlich wurden diese Signale vor unterschiedlich ausgeleuchtetem Hintergrund gezeigt (dunkel, 11 cd/m^2 und strukturiert). Für die zweidimensionalen Signale wurden die eindimensionalen Signale 90^o phasenverschoben superpositioniert. Es fiel bei den meisten Probanden eine bevorzugte Sakkadierungsrichtung auf, ebenso war die Häufigkeit der Sakkadierung individuell deutlich unterschiedlich und diese Unterschiede waren über alle Frequenzen ausgeprägt. Der mittlere Gain über alle 5 Probanden für den kreisförmigen Pursuit bei diffus beleuchtetem Hintergrund (11cd/m^2) und bei Dunkelheit waren etwa 0.94 bei 0.153 Hz, 0.87 bei 0.275 Hz und 0.71 bei 0.519 Hz und einer Amplitude von 10^o. Dieser war signifikant höher als bei dem eindimensionalen Folgen sinsusoidaler Stimuli sowohl in x- wie in y-Richtung. Im Gegensatz dazu kam es bei der Kombination vertikaler und horizontaler dreieckiger Signalformen zu einem rautenförmigen Signal zu einer deutlichen Reduktion des reinen SP-Gains. Der Gesamtgain wurde in allen untersuchten Frequenzen durch Sakkaden wieder auf 1 gebracht. Die Phase unterschied sich bei keiner Frequenz signifikant von 0^o. Der mittlere Blickfehler stieg mit der Frequenz an und lag für die kreisförmige Bewegung mit 10^o Amplitude für beide Komponenten etwa bei 0.34^o für 0.153 Hz, 0.5^o für 0.275 Hz und 0.8^o für 0.519 Hz, wobei die vertikale Komponente etwas größere Fehler aufwies als die horizontale und bei diffus ausgeleuchtetem Hintergrund die kleinsten Fehler auftraten. Beim Folgen der pseudozufälligen Stimuli fand sich die schon erwähnte Betonung der höheren Frequenzanteile. Außerdem bemerkten die Autoren, daß die intersubjektiven Unterschiede des Folgemusters aus Sakkaden und SP deutlich größer waren als die Unterschiede zwischen den Versuchen einzelner Personen. Beim Folgen rhomboider Trajektorien fiel mit zunehmender Frequenz eine Verdrehung der Augen- gegenüber der Zieltrajektorie auf, die als Antizipation der Richtungsänderung in den Ecken des Rhombus gedeutet wurde. Bezüglich der intermittierend auftretenden Sakkaden stellten die Autoren fest, daß der mittlere Fehler vor einer Sakkade größer war als der mittlere Fehler der Pursuitbewegung, der wiederum etwas größer war als der mittlere Fehler nach einer Sakkade, d.h. daß die intermittierenden Sakkaden im Mittel korrigierend wirkten.

Die genaue Verteilung war jedoch sehr von den Stimulusbedingungen abhängig.

Ein Effekt der Langzeitprädiktion dürfte die charakteristische Weise sein, mit der die Augentrajektorien bei der Verfolgung hochprädiktiver Zielbewegungen deformiert werden, wie sie von Collewijn und Taminga beobachtet [CT84]wurde. Diese Effekte dürften eng mit der weiter unten nochmals angesprochenen antizipatorischen Auslösung der intermittierenden Sakkaden zusammenhängen. Die Untersuchung des Zusammenspiels verschiedener antizipatorischer Strategien beim Folgen eines sich prädiktiv bewegenden Ziels wird den Schwerpunkt des I. Experimentes bilden.

Abbruchphase

Wie wird der Pursuit abgebrochen? Wäre das Pursuitsystem linear, so müßten dieselben 3.8 Hz- Oszillationen wie zu Beginn beobachtet werden. Stattdessen beobachtete Robinson et al. [RGG86] einen exponentiellen Zerfall des SP mit einer Halbwertszeit von ca. 63 ms. Sie schlossen daraus, daß Fixation kein SP mit der Geschwindigkeit 0 ^{o}/s darstellt, sondern daß das SP-System tatsächlich ein Augenfolgesystem ist, das bei Bedarf zu- bzw. abgeschaltet werden kann mit jeweils unterschiedlichen Charakteristika für beide Vorgänge.
Pola und Wyatt [PW94] untersuchten das Ende eines Pursuits wiederum mit dem Ramp-Step Stimulus und variierten das dem Auge zurückgeführte optische Feedback nach dem Step. Sie erhielten dabei vom Feedback abhängige Zerfallszeiten des Pursuits und vermuteten daraufhin, daß der Zerfall des Pursuits durch ein einfaches negatives Feedbacksystem, das den Positionsfehler des Auges verwendet, bewirkt wird. Sie spekulierten, daß es sich dabei um den positionsabhängigen Teil des SP-Systems handeln könnte, der noch weiterhin aktiv ist, nachdem der geschwindigkeitsabhängige Anteil abgeschaltet wurde.

Der Zusammenhang zwischen Pursuit und intermittierend eingestreuten Sakkaden

Im allgemeinen wird angenommen, daß in einer Folgebewegung des Auges Sakkaden und SP zwei unterschiedliche Aufgaben erfüllen: Der SP regelt die Folgeschwindigkeit und sorgt dafür, daß die Geschwindigkeit des retinalen Schlupfes im optimalen Bereich bleibt, wohingegen Sakkaden einsetzten, sobald der absolute Blickfehler zu groß wird, sprich der gewünschte anzuschauende Blickbereich außerhalb der Fovea zu liegen kommt [Ras61, CT84]. Tatsächlich sind die intermittierend auftretenden Sakkaden im allgemeinen korrektiv, als daß der mittlere Positionsfehler nachher kleiner als vorher ist [CT84].

Der tatsächliche Zusammenhang ist jedoch wesentlich komplexer, wie nicht zuletzt diese Untersuchung zeigt. Erstens korrigiert das SP-System nicht allein die Geschwindigkeit, sondern auch die Position, was durch die Tatsache belegt wird, daß viele Menschen insbesondere nach einer gewissen Trainingsphase langsam sich bewegende Ziele fast gänzlich ohne sakkadische Unterbrechungen allein mittels SP verfolgen können, ohne daß sich ein Positionsfehler akkumuliert. Zweitens folgen tatsächlich nicht ein, sondern i.a. zwei Augen einem gemeinsamen Ziel. Alle vorhandenen Modelle zur Sakkadengeneration gehen aber nur von einem gemeinsamen Sakkadengenerator aus. Da nicht zu erwarten ist, daß der Blickfehler in rechtem und linkem Auge immer in die gleiche Richtung weist, kann unter der Vorraussetzung nur eines gemeinsamen Sakkadengenerators für die rechte und linke Seite nur ein mittlerer Positionsfehler beider Augen korrigiert werden.

Jürgens und Becker [JB75] stellten sich die Frage, wie das SP-System sich während einer Sakkade verhält. Überlagern sich beide Bewegungen im Sinne einer linearen Superposition während einer intermittierenden Sakkade? Dazu untersuchten sie horizontale Folgebewegungen nach Rampenstimuli, in die Sprünge verschiedener Amplitude und Richtung (+/-) überlagert wurden. Dabei stellten sie fest, daß Sakkaden, die in Richtung des Pursuits ausgelöst wurden, größer waren als Sakkaden, die in die entgegengesetzte Richtung ausgelöst wurden. Jedoch war das Verhältnis aus Amplitude zu Dauer beider Sakkadentypen identisch. Daraus schlossen sie, daß das SP-System während der Sakkaden „abgeschaltet“ wird und die während der Sakkade zurückgelegte Zielstrecke in die Programmierung der Sakkadenamplitude einfließt.

Dieselbe Fragestellung wurde durch ein Experiment von Viviani [Viv82] untersucht. Dabei mußten 2 Probanden einen Text lesen, der in 3 verschiedene Richtungen (horizontal, vertikal und schräg von links unten nach rechts oben) sinusoidal mit den Frequenzen 0.2, 0.6 und 1.0 Hz und einer Amplitude von $\pm 10^o$ bewegt wurde. Bei der langsamen Frequenz war das Lesen unabhängig von der Bewegungsrichtung nicht beeinträchtigt. Es soll speziell der Fall der vertikalen sinusoidalen Bewegung herausgestellt werden. Die Sakkadengröße war durch die Wortabstände im wesentlichen vorgegeben. Wenn sich die Pursuit- und die sakkadische Bewegung linear überlagern würden, bräuchte die vertikale Strecke, die das Auge während der Sakkade zurücklegt nicht in die Planung der Sakkade einfließen, die Sakkade dürfte nur eine horizontale Geschwindigkeitskomponente besitzen. D.h. die horizontale Geschwindigkeitskomponente v_h wäre gleich der Sakkadengeschwindigkeit v_s und die vertikale Geschwindigkeitskomponente v_v wäre gleich der Geschwindigkeit des Pursuits v_p. Für den Winkel zwischen der Horizontalen und der Richtung der Augenbewegung während der Sakkade φ müßte dann gelten: $\tan\varphi = \frac{\bar{v}_v}{\bar{v}_h} = \frac{\bar{v}_p}{\bar{v}_s}$.
Setzt der Pursuit hingegen während der Sakkade aus und wird die vertikale Strecke durch die Sakkade selbst zurückgelegt, so müssen die Sakkaden auch in dem vertikalen Anteil der Augentrajektorie ihre Spur hinterlassen, was der Fall war. Die obere Beziehung in ihrem zweiten Teil gilt dann nicht, der Winkel φ müßte kleiner sein. Leider wurde von Viviani dies nicht berechnet. Stattdessen überprüfte er die Beziehung zwischen der vertikalen und der schrägen Geschwindigkeitskomponente als $sin\varphi$, die jedoch für die mittleren Geschwindigkeitskomponenten trivialerweise erfüllt ist. Die von ihm festgestellte Streuung liegt möglicherweise an der Verwendung der Maximalgeschwindigkeiten anstelle der mittleren Geschwindigkeiten.

Van Geldern et al. [VGAE+90] untersuchte die Frage, inwieweit das Ablenken der Aufmerksamkeit vom reinen Folgen eines Ziels hin zu einer Aufgabe, die das aufmerksame Verfolgen des Ziels erfordert, den Pursuit verbessert. Dazu mußten die Probanden die Häufigkeit von Helligkeitsabsenkungen des Ziels zählen, das sich horizontal mit einer Frequenz von 0.43 Hz (3 Probanden) und 0.56 Hz (6 Probanden) bei einer Amplitude von 7.5^o bewegte. Für die Kontrollbedingung, in der die Aufmerksamkeit auf das Folgen selbst gerichtet war (vergleichbar dieser Arbeit), bestimmte er die mittlere Anzahl der Sakkaden pro Sekunde zu 1.93 /s (1.21 /s - 3.55 /s), die mittlere Amplitude zu 2.19^o ($1.44\ ^o$ - 2.86^o) und den mittleren Fehler der Folgebewegung zu 1.03^o (0.54^o - 1.7^o). In der Zählbedingung waren die Anzahl der Sakkaden, die mittlere Sakkadenamplitude sowie der mittlere Fehler signifikant für jeden Probanden kleiner. Weiterhin fielen ihnen Sakkadenpaare auf, die aus entgegengesetzten kleineren Sakkaden bestanden und in einem Abstand von etwa 100 - 400 ms den gewöhnlichen Pursuit unterbrachen. Solche Sakkadenpaare traten auch in den Experimenten zu dieser Arbeit auf (s. Abb. 4.1). Dies und die Tatsache, daß Sakkaden offensichtlich keine reine Korrekturfunktion haben konnten, ließ sie vermuten, daß die in den SP eingestreuten Sakkaden nicht reaktiv sondern antizipatorisch ausgelöst werden.

Zhao et al. [ZLR94] untersuchten den wechselseitigen Einfluß der Prädiktionsmechanismen des SP-Systems (stetig) und des sakkadischen Systems (rhythmisch) durch Präsentation von überlagerten horizontalen Zielsprüngen und sinusoidalen Signalen unterschiedlicher Frequenz und Phase. Sie konnten keinen Einfluß der Zielsprünge auf das SP-System feststellen, wohl aber eine starke Beeinträchtigung der sakkadischen Prädiktion im Sinne einer Verlängerung der sakkadischen Latenzen bei den meisten Probanden. Dies entspricht den eben angesprochenen Beobachtungen von Van Geldern et al., daß der Pursuit auch spontan für einige Zeit versetzt abläuft.

Es deutet alles darauf hin, daß in die Sakkadenplanung sowohl die SP-Strecke einfließen kann, die während der Planungszeit zurückgelegt wird, als auch die Strecke, die während der Sakkade zurückgelegt würde, wenn diese nicht stattfände. Dies ist ohne den Mechanismus der Prädiktion nicht möglich. D.h., daß bei der Planung, Programmierung und Auslösung von Sakkaden während einer SP-Bewegung die prädiktiven Systeme ganz wesentlich beteiligt sein müssen. Aufgabe dieser Arbeit soll sein, die Effekte zu identifizieren, die möglicherweise durch den Einfluß der prädiktiven Systeme des Pursuits auf das sakkadische System zustande kommen.

Koordinatensysteme der glatten Folgebewegung

Eine weitere Frage, die in dieser Arbeit gestreift wird, beschäftigt sich damit, inwieweit man das glatte Folgesystem des Menschen in zwei voneinander unabhängige Subsysteme bezüglich der x- und y- Koordinaten (der Listing-Ebene) aufteilen kann. Für das sakkadische System ist dies unter der Annahme einer Kopplung beider Subsysteme über die Omnipauseneuronen gelungen. Für den SP stellt sich aus folgendem Grund die Situation gänzlich anders dar. Spricht man über das sakkadische System, so meint man i.a. nur den efferenten Schenkel, d.h. den Teil des Systems, der an der Ausführung einer geplanten Sakkade beteiligt ist, weniger die Sakkadenplanung als solche. Für diesen ausführenden Ast gilt die eben angeführte Aufteilung in 2 gekoppelte eindimensionale Systeme in guter Näherung. Diese Reduktion ist beim System der glatten Folgebewegung aufgrund der starken Beteiligung kortikaler Vorgänge und der Prädiktion so nicht möglich. So wird z.B. auf der Ebene der Planung des SP im Kortex dessen Richtung topographisch und dessen Geschwindigkeit in der Feuerrate der entsprechenden Neuronen kodiert ([GMB94] für das frontale Augenfeld FEF). Eine solche getrennte Verarbeitung von Richtungs- und Geschwindigkeitsinformationen könnte eine Basis für manche der ausgeprägten nichtlinearen Effektes sein. Kettner et al. stellen in ihrem Artikel fest [KLP96], daß sich beide Pursuitrichtungen stark gegenseitig beeinflussen, daß z.B. das Hinzufügen einer zusätzlichen Frequenzkomponente auf einer Achse auch den Pursuit auf der anderen Achse deutlich stört.

Kapitel 2

Theoretischer Teil

Dieses Kapitel ist eher theoretisch ausgerichtet. Im ersten Teil wird kurz die Darstellung der Augenkoordinaten mittels Eulerwinkel und Rotationsvektoren beschrieben, um dann im weiteren die Bedeutung der Wahl der Beschreibung von Augenbewegungen für die in dieser Arbeit untersuchten Folgebewegungen eines auf eine Ebene projizierten Targets zu untersuchen. Im zweiten Teil wird das eindimensionale Modell des sakkadischen Burstgenerators nach Scudder [Scu88] analytisch betrachtet als Beispiel eines möglichen neuronalen Systems, in dem eine positive rückkoppelnde Schleife zur Bursterzeugung sich aus zwei hintereinandergeschalteten negativen Verstärkungsfaktoren ergibt.

2.1 Über die Rotation des Auges

Die Stellung des Auges in der Orbita kann bezüglich einer Primärposition, die als diejenige Stellung, die das Auge allein aufgrund der passiven Eigenschaften der Orbita von selbst einnimt, definiert ist, auf unterschiedliche Weise beschrieben werden. Diese Beschreibungen sind mathematisch zwar gleichwertig, aber in der Praxis von unterschiedlichem Nutzen, da sie sehr unterschiedliche Einblicke in die Struktur der Augenbewegungen erlauben.

Zunächst kann Die Orientierung eines Körpers, der an einem Punkt fixiert ist, bezüglich dieses Punktes und einer Primärposition durch 3 Winkel : ψ, φ, ϑ eindeutig festgelegt werden. Diese drei Winkel sind unabhängig voneinander, was sich in der Tatsache widerspiegelt, daß die Bewegung eines in einem Punkt befestigten Körpers in genau diesen drei Freiheitsgraden möglich ist. Diese Beschreibung ist in den Fickschen und Helmhotzschen Koordinatensystemen für das Auge realisiert worden. Ein Beispiel für die Definition solcher Winkel ist in Abb. 2.1 gegeben.

Die momentane Orientierung kann dann in einer dreidimensionalen Matrix U repräsentiert werden, deren 3 x 3 Koeffizienten $u_{ij} = u_{ij}(\varphi, \psi, \vartheta)$ von diesen Winkeln abhängen. Diese Matrix gibt an, wie das ursprüngliche Koordinatensystem mit dem um die Winkel $(\varphi, \psi, \vartheta)$ in der entsprechenden Reihenfolge gedrehten Koordinatensystem

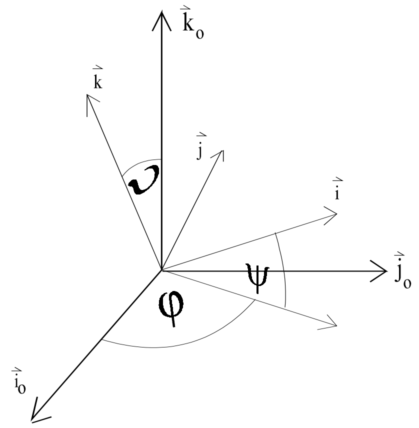


Abbildung 2.1: Darstellung eines Beispiels dreier Winkel, die die Orientierung eines festen Körpers im Raum eindeutig charakterisieren. Dabei bezeichnet (i0, j0, k0) das ursprüngliche und (i, j, k) das gedrehte Koordinatensystem.

des festen Körpers zusammenhängt. Die entsprechende Drehmatrix lautet.

$$\mathbf{U} = \begin{pmatrix} \cos\psi\cos\varphi - \sin\psi\sin\varphi\sin\vartheta & -\sin\varphi\cos\vartheta & \sin\psi\cos\varphi + \cos\psi\sin\varphi\sin\vartheta \\ \cos\psi\sin\varphi + \sin\psi\cos\varphi\sin\vartheta & -\cos\varphi\cos\vartheta & \sin\psi\sin\varphi - \cos\psi\cos\varphi\sin\vartheta \\ -\sin\psi\cos\vartheta & \sin\vartheta & \cos\psi\cos\vartheta \end{pmatrix} \tag{2.1}$$

Darüber hinaus kann nach dem Eulerschen Theorem (s. jedes beliebige Lehrbuch der theoretischen Mechanik) jede mögliche Position eines Körpers, der in einem Punkt befestigt ist, durch genau eine Drehung um eine Achse entlang eines Vektors $\mathbf{n}$ um einen Winkel α beschrieben werden, d.h. die Position wird jetzt bezüglich der Ausgangsposition nicht mehr durch 3, sondern durch 4 Parameter beschrieben, die nun voneinander abhängen. Dies wird in der Abb. 2.2 dargestellt. Die Länge des Vektors $\mathbf{n}$ spielt eigentlich keine Rolle, so daß man sie, um die Drehung vollständig zu charakterisieren, auf den Betrag α normieren könnte. Im weiteren wird n auf 1 normiert und der Drehwinkel α extra betrachtet.

Zur weiteren Rechnung wird als Hilfvektor das Lot $\mathbf{l}$ auf den Drehvektor $\mathbf{n}$ definiert:

$$\mathbf{l} = \mathbf{x} - (\mathbf{x}\mathbf{n})\mathbf{n} \tag{2.2}$$

Damit wird mit der Drehung der Vektor $\mathbf{x}$ in den Vektor $\mathbf{x}'$ überführt :

$$\mathbf{x}' = (\mathbf{x}\mathbf{n})\mathbf{n} + \mathbf{l}' \tag{2.3}$$

wobei $\mathbf{l}' = \mathbf{l}\cos\alpha + (\mathbf{n}\times\mathbf{l})\sin\alpha$ das neue Lot von $\mathbf{x}'$ auf $\mathbf{n}$ darstellt. Gedreht wird also nur der orthogonal zu $\mathbf{n}$ liegende Anteil des Vektors $\mathbf{x}$ in der von $\mathbf{l}$ und $(\mathbf{n}\times\mathbf{l})$ aufgespannten Ebene. Damit gilt für den neuen Vektor $\mathbf{x}'$:

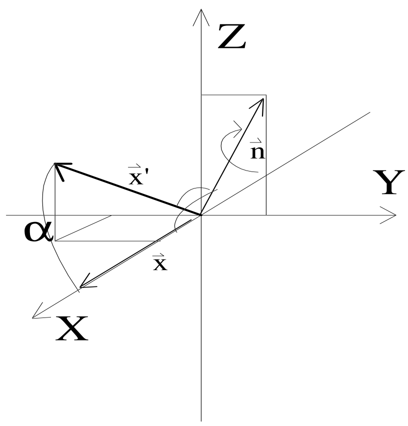


Abbildung 2.2: Nach dem Eulerschen Theorems mögliche Darstellung der Orientierung eines starren Körpers durch die Angabe eines Drehvektors n und eines Drehwinkels a.

$$\begin{aligned}\mathbf{x}' &= (\mathbf{xn})\mathbf{n} + \mathbf{l}\cos\alpha + (\mathbf{n}\times\mathbf{l})\sin\alpha \\ &= (\mathbf{xn})\,\mathbf{n} + (\mathbf{x} - (\mathbf{xn})\mathbf{n})\cos\alpha + (\mathbf{n}\times(\mathbf{x} - (\mathbf{xn})\mathbf{n}))\sin\alpha \\ &= \mathbf{x}\cos\alpha + (\mathbf{1} - \cos\alpha)\,(\mathbf{xn})\mathbf{n} + (\mathbf{n}\times\mathbf{x})\sin\alpha \qquad (2.4)\end{aligned}$$

Dies läßt sich als eine Beziehung der Art

$$\mathbf{x}' = \mathbf{Ux} \qquad (2.5)$$

schreiben, womit die unmittelbare Äquivalenz beider Darstellungen gezeigt ist. Dabei liefert der Übergang zur Transformationsmatrix **U** die finite Rotationsformel

$$u_{ij} = \delta_{ij}\cos\alpha + n_i n_j(1-\cos\alpha) - e_{ijk}n_k\sin\alpha \qquad (2.6)$$

Es wurde dabei und wird im weiteren die Einsteinsche Summenkonvention verwendet, d.h. über gleiche Indices wird summiert, ohne daß das Summenzeichen explizit aufgeführt wird. Das verwendete Levi- Chevita Symbol ϵ_{ijk} ist definiert als:

$$\epsilon_{ijk} = \begin{cases} +1 & : \text{ i=1, j=2, k=3 oder zyklisch vertauscht.} \\ \text{-1} & : \text{ i=2, j=1, k=3 oder zyklisch vertauscht.} \\ 0 & : \text{ sonst, d.h. wenn mindestens zwei Indices gleich sind.} \end{cases} \qquad (2.7)$$

Daraus folgt unmittelbar

$$\mathrm{tr}(\mathbf{U}) := u_{ii} = 1 + 2\cos\alpha \qquad (2.8)$$

2.2 Die kreisförmige Pursuitbewegung als einfachste ständige Bewegung des Auges

Jetzt soll dargestellt werden, in welchen Koordinatensystemen die Komlexität der Augenbewegung der der Zielbewegung entspricht. Dabei stellt sich heraus, daß unter bestimmten Voraussetzungen die kreisförmige Bewegung des Auges sich 1:1 auf die Bewegung eines Rotationsvektors mit konstanter Auslenkungsamplitude abbilden läßt. Dies könnte eine Erklärung für die von Collewijn und Taminga [CT84] gefundene Tatsache liefern, daß der Gain für eine kreisförmige Pursuitbewegung etwas höher ist als für die sinusoidale Pursuitbewegung allein in horizontaler oder vertikaler Richtung gleicher Frequenz und Amplitude.

2.2.1 Die Orientierung des Auges beim Blick auf die Punkte einer Ebene.

Zuerst wird das Verhältnis zwischen der Augenorientierung $\mathbf{n}$ und einem Targetvektor $\mathbf{p}$ in Ebenenkoordinaten abgeleitet unter der Voraussetzung, daß die Ebene senkrecht zur Blickrichtung nach vorwärts ausgerichtet ist.
Die Ebene wird durch den Aufpunkt der Ebene $\mathbf{d}$ und den senkrecht zur Ebene stehenden Einheitsvektor $\mathbf{e}$ der Länge 1 bestimmt. Die Ebenengleichung lautet:

$$E = \{\mathbf{x} | (\mathbf{x} - \mathbf{d})\mathbf{e} = 0\} \tag{2.9}$$

$\mathbf{x}$ ist der Vektor, der vom Ursprung auf einen Punkt der Ebene zeigt. Nach Gleichung (2.4) gilt dann für den um einen beliebigen Einheitsvektor $\mathbf{n}$ um α gedrehten Vektors **x'**:

$$\mathbf{x}' = \mathbf{x}\cos\alpha + (\mathbf{1} - \cos\alpha)(\mathbf{xn})\mathbf{n} + (\mathbf{nx})\sin\alpha \tag{2.10}$$

Steht $\mathbf{n}$ nicht senkrecht auf der Ebene E, so läßt sich der aus der Ebene herausgedrehte Vektor $\mathbf{x}'$ mittels eines Faktors a in Richtung des Ursprungs auf die Ebene projizieren, der sich berechnet nach:

$$(a\mathbf{x}' - \mathbf{d})\mathbf{e} = 0 \Leftrightarrow a = \frac{\mathbf{de}}{\mathbf{x}'\mathbf{e}} \tag{2.11}$$

Wie setzt sich nun eine kreisförmige Bewegung, die sich auf einer im Abstand d senkrecht zum Beobachter angebrachten Mattscheibe abspielt (so daß sein Auge in der Neutralposition genau den Kreismittelpunkt anschauen kann) in die Bewegung der Augenkoordinaten bei exakter Nachführung fort? Dazu sei die x-Achse entlang der Vorwärtsrichtung definiert, d.h.$\mathbf{e} = (1, 0, 0)^T$. Die Blickrichtung ist zunächst nach vorwärts gerichtet, so daß sich als Aufpunkt auf die Mattscheibe der Vektor $\mathbf{x} = (d, 0, 0)^T$ ergibt. Der Rotationsvektor $\mathbf{n} = (0, n_2, n_3)^T$ liege genau senkrecht zur Orientierung $\mathbf{e}$ der Betrachtungsebene, so daß eine Rotation von $\mathbf{x}$ um $\mathbf{n}$ um einen Winkel α einen gedrehten Vektor $\mathbf{x}'$

$$\mathbf{x}' = \mathbf{x}\cos\alpha + (\mathbf{n}\times\mathbf{x})\sin\alpha = d\begin{pmatrix} \cos\alpha \\ n_3\sin\alpha \\ -n_2\sin\alpha \end{pmatrix} \tag{2.12}$$

ergibt, der mittels $a = \frac{d}{(\mathbf{xe})\cos\alpha} = \frac{1}{\cos\alpha}$ wieder auf die Ebene projiziert werden kann. Diese Situation liegt vor, wenn die Listingebene parallel der Projektionsebene liegt und die Blickrichtung entlang der Primärposition gewählt wurde. Für die projizierten Koordinaten in der Ebene E gilt dann:

$$\begin{aligned} p_x &= ax_2' = d\tan\alpha n_3 \\ p_y &= -ax_3' = -d\tan\alpha n_2 \end{aligned} \tag{2.13}$$

Wenn man demnach senkrecht auf eine Ebene blickt, dann stehen bei fest vorgegebener Kreisamplitude α der Drehvektor **n** und der Projektionsvektor **p** in einem festen Verhältnis senkrecht zueinander (bzgl. der Ebene E ist der Projektionsvektor zweidimensional). Damit entspricht die Komplexität der Bewegung des Auges bezgl. der Koordinaten n_2 und n_3 der des Ziels, das durch den Projektionsvektor **p** festgelegt wird. Einer Kreisbewegung $\mathbf{p} = \mathbf{p}\binom{\cos\omega t}{\sin\omega t}$ entspricht damit eine um 90^o phasenverschobene Kreisbewegung des Rotationsvektors. Damit wird die vom ZNS auszuführende Bewegung auf das ständige lineare Nachführen des Rotationsvektors entsprechend dem rotierenden Zielpunkt beschränkt, wohingegen der Auslenkwinkel α konstant gehalten werden kann. Aufgrund der Resultate von Collewijn und Taminga [CT84] kann man nun vermuten, daß zumindest bei der oben angenommenen Anordnung eine ausschließliche Änderung der Orientierung des Drehvektors **n** bei konstanter Auslenkungsamplitude α für das ZNS etwas einfacher zu bewältigen ist als eine Änderung der Amplitude bei konstantem Drehvektor wie im eindimensionalen Fall. Im Falle eines linearen Steuerungssystems dürfte es diesen Unterschied nicht geben. Das ZNS kodiert die Augenposition jedoch erst am Schluß der gemeinsamen Endstrecke, d. h. auf der Ebene der neuronalen Integratoren vektoriell. Vorher, z.B. noch auf der Ebene der Planung des Smooth Pursuit im Kortex, werden dessen Richtung topographisch und dessen Geschwindigkeit in der Feuerrate der entsprechenden Neuronen kodiert ([GMB94] für das frontale Augenfeld). Eine solche getrennte Verarbeitung von Richtungs- und Geschwindigkeitsinformationen könnte die Basis dieses Effektes sein.

2.2.2 Korrespondenz zwischen Target- und Augenkoordinaten bei Verwendung der Winkel ψ, φ, ϑ

Um zu zeigen, daß die Entsprechung der Komplexität von Zielpunkt- und Augenkoordinaten tatsächlich von der Wahl der Augenkoordinaten abhängt, sei dieselbe Beziehung zwischen dem Projektionsvektor und den Augenkoordinaten für die Eulerschen Winkel $(\psi, \varphi, \vartheta)$ aus Abb.2.1 beschrieben, die ebenfalls zur Beschreibung der Augenposition geeignet sind.

Ausgangspunkt ist wie oben eine Blickrichtung in x - Richtung. Die Steuergrößen seien die Winkel ψ und φ. ϑ sei der Einfachheit halber gleich Null. Dann gilt für den um φ und ψ $(\vartheta = 0)$ gedrehten Blickvektor $\mathbf{x}'$:

$$\mathbf{x}' = \mathbf{U}\begin{pmatrix} d \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = d\begin{pmatrix} \cos\psi\cos\varphi \\ \cos\psi\sin\varphi \\ -\sin\psi \end{pmatrix} \tag{2.14}$$

und

$$\left\{ ad\begin{pmatrix} \cos\psi\cos\varphi \\ \cos\psi\sin\varphi \\ -\sin\psi \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} d \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}\right\}\begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = 0 \tag{2.15}$$

womit sich der Faktor a ergibt zu:

$$a = \frac{1}{\cos\psi\cos\varphi} \tag{2.16}$$

.

Damit gilt für die projizierten Koordinaten p_x und p_y in der Ebene E:

$$\begin{aligned} p_x &= ax_2' = d\tan\varphi \\ p_y &= -ax_3' = d\frac{\tan\psi}{\cos\varphi} \end{aligned} \tag{2.17}$$

.

Und damit

$$\begin{aligned} \varphi &= \arctan\frac{p_x}{d} \\ \psi &= \arctan\frac{p_y\cos\varphi}{d} \end{aligned} \tag{2.18}$$

.

Die Koordinaten des Zielpunktes und des Auges hängen nun wesentlich komplizierter zusammen. Die ins Spiel kommende nichtlineare Abweichung beträgt bei einem Winkel von 10^o für ψ max. 1.5% bei einem Winkel von 20^o 5.6% und bei einem Winkel von 30^o 11.5%. Dies rechtfertigt die im experimentellen Teil dieser Arbeit gemachte Identifizierung von Target- und Augenkoordinaten, da die in den Experimenten auftretende Kreisbewegung einen Öffnungswinkel von 12^o besaß. Der Fehler der dabei gemachten Näherung betrug damit maximal 0.25^o oder 2% und liegt damit deutlich unter dem abgeschätzen gesamten Positionsfehler von Auge und Infrarotmessystem, der etwa 1^o beträgt (s. Kapitel 3).

2.3 Das Modell des sakkadischen Burstgenerators nach Scudder

In diesem Abschnitt wird das Modell des sakkadischen Burstgenerators nach Scudder [Scu88] in einer etwas vereinfachten Form analytisch berechnet. Auch wenn heutzutage die Modelle der Sakkadengeneration, wie in der Einführung angedeutet, weiterentwickelt wurden, so ist dieses Modell nach wie vor interessant, da es einen Burst über einen Mechanismus eines doppelten negativen Feedbacks erzeugt und, obschon aus nichtlinearen Elementen aufgebaut, eine annähernd lineare Abbildung zwischen der Anzahl der Eingangs- und der Ausgangsimpulse gewährleistet.

Der sakkadische Burstgenerator hat die Aufgabe, eine topographisch vorliegende Fehlerinformation in ein geregeltes Signal für die einzelnen Augenmuskelpaare umzusetzen, so daß gewährleistet ist, daß die Augen möglichst schnell, d.h. sakkadisch, und möglichst akkurat diesen vorgegebenen Drehwinkel zurücklegen. Experimentell wurde gezeigt, daß die Sakkadengröße bestimmt wird durch das Produkt aus Burstfrequenz und Burstdauer des sakkadischen Burstgenerators, d.h. durch das zeitliche Integral seines Outputs bzw. durch die Gesamtzahl der abgegebenen Impulse [Kel74, VGRG81]. Damit stellt sich die Frage, wie diese beiden Parameter gleichzeitig kontrolliert werden, um eine akkurate Sakkade zu produzieren. Beide Parameter variieren sehr stark je nach Sakkadengröße, -Richtung oder auch experimentellem Setting.
Die Ansteuerung des Agonisten wird in einer Sakkade durch das Pulse- (Slide-) Step-Modell beschrieben. D.h. zur raschen Beschleunigung des Auges wird ein Aktivitätsburst ausgelöst, der rasch wieder abfällt und über eine kurze Gleitphase in einer höheren Grundaktivität als vorher endet, die das Auge nun in einer neuen Gleichgewichtsposition hält. Die Höhe des Pulses und die Höhe des Steps sind so aufeinander abgestimmt, daß das Auge als überdämpftes mechanisches System in seine neue Position hineingleitet, ohne aktiv abgebremst zu werden. Die Aktivität des Burstgenerators wird also einerseits zur Generierung der sakkadischen Beschleunigung als auch - via Integration - zur Errechnung des Steps, d.h. der neuen tonischen Innervation verwendet.
Scudder schlug 1988 [Scu88, Mos94, MSHW91] ein Modell des Burstgenerators vor, das sich im wesentlichen auf bis dahin bekannte Neuronenverbindungen stützte und die Neuronen dabei verhältnismäßig realistisch mit einer nichtlinearen Übertragungsfunktion (Ausgang = 0 für alle negativen Eingangssignale) modellierte. Für den eindimensionalen Fall ist es in Abb.2.3 dargestellt.

Die sogenannten Long Lead Burst Neuronen (LLBN) erhalten ein topographisch gewichtetes Eingangssignal SC_A bspw. vom Colliculus Superior, das die Amplitudeninformation der Sakkade enthält. Dabei wird von Burstform und Dauer angenommen, daß sie unabhängig von der Sakkadengröße sind [Kel79a, SM80]. Diese LLBN stellen nach Scudder Integratoren dar, die dieses Eingangssignal aufsummieren und an die eigentlichen Burstneuronen, die Exitatorischen Burst Neuronen (EBN) weitergeben. Diese werden erst aktiv, wenn die Summe aus dem EBN-Eingang und der konstanten Erregung

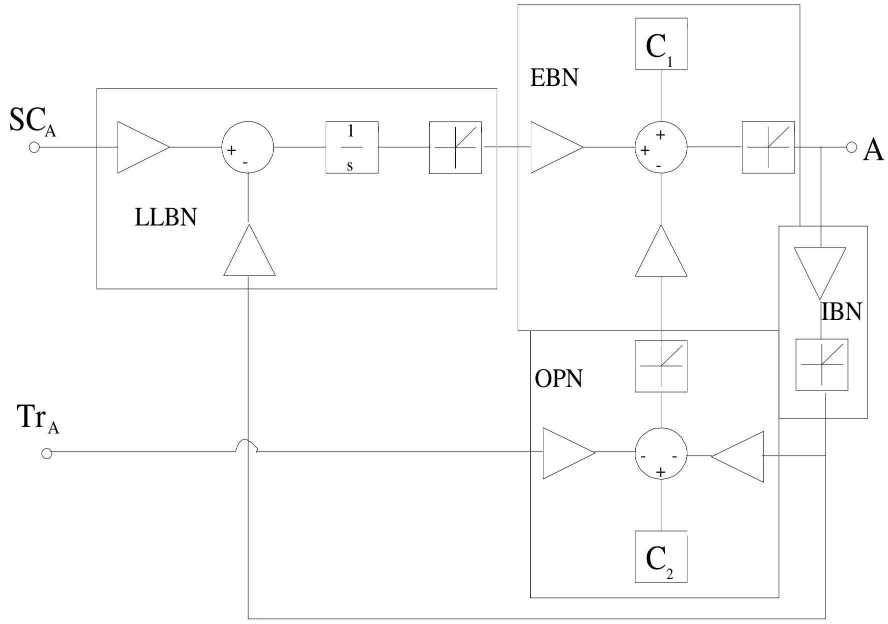


Abbildung 2.3: Das Modell des eindimensionalen sakkadischen Burstgenerators nach Scudder ([Scu88]). LLBN : Long Lead Burst Neurone, EBN : Exitatorische Burst Neurone, IBN : Inhibitorische Burst (Inter-) Neurone, OPN : Omnipause Neurone, SC_A : topographisch gewichteter Eingang, der die Amplitudeninformation der Sakkade enthält, Tr_A : Triggereingang, C_1 und C_2 repräsentieren konstante Vorinervationen.

C_1 die Inhibition durch die Omnipause Neuronen (OPN) übersteigt. Die Aktivität der OPN wird mit Beginn der Sakkade durch ein von der Sakkadenamplitude unabhängiges Triggersignal vermindert. Der sich aufbauende Burst schaltet sich nach Abklingen des Eingangssignals durch ein negatives Feedback des EBN-Ausgangs via eines von Scudder postulierten inhibitorischen Interneurons auf den LLBN-Integrator erst dann wieder ab, wenn die Gesamtzahl der Impulse des Burstgenerators in etwa der Gesamtzahl der Impulse des LLBN-Eingangs entspricht. Im zweidimensionalen Fall wird die Richtung der Sakkade in diesem Modell durch eine Aufteilung der Richtungskomponenten auf eine „horizontale“ und eine „vertikal/torsionale“ Komponente kodiert, die über einen gemeinsamen Satz von OPNs synchronisiert werden.

2.3.1 Die analytische Behandlung des eindimensionalen Burstgenerators nach Scudder

Ein Nachteil des Scuddermodells liegt in seiner durch die Nichtlinearität bedingten relativen Komplexität, die eine analytische Behandlung erschwert. Mit gewissen vereinfachenden Näherungen ist jedoch eine stückweise lineare Beschreibung möglich, wobei die einzelnen Phasen der Dynamik durch Stetigkeitsbedingungen miteinander verbunden werden. Als vereinfachende Näherungen werden zum einen Zeitdelays dort, wo sie relevant sind als Filter erster Ordnung approximiert. Zum anderen werden sowohl der Trigger Tr_A für die Sakkade wie auch das der Version proportionale Signal SC_A als Rechtecksignal angenommen. Obschon nur eine rudimentäre Näherung, gestattet sie doch tiefere Einblicke in die Natur dieses dynamischen Systems, die z.B. einer numerische Behandlung des allgemeinen Falls von 4 gekoppelten Burstgeneratoren die notwendige Orientierung verleihen sollte.

Die Neuronen werden von Scudder simuliert als nichtlineare Übertragungsfunktion der Form

$$f(x) = \begin{cases} x : x > 0 \\ 0 : x \leq 0 \end{cases} \tag{2.19}$$

mit einem zusätzlichen Delay von 1ms.

Bei der Vereinfachung erwies sich von den 3 Delays nur eines, das im weiteren mit τ bezeichnet wird, als relevant, da dieses eine algebraische Schleife für den in Phase 2 und 4 (s.u.) eintretenden Fall der Signale $X > 0$ und $Y > 0$ vermeidet. Diese Schleife spielt für den weiteren Burstaufbau eine wichtige Rolle. Das vereinfachte Modell wird in Abb.2.4 gezeigt. Die darin verwendete Symbolik der mathematischen Operationen orientiert sich an der Darstellung im Laplace-Raum. Alle Vorzeichen stecken jetzt in den Faktoren. Die beiden Signale X und Y, die für die Berechnung der Systemdynamik wesentlich sind, stellen dabei keine meßbare Neuronenaktivität dar, da sie jeweils vor den Übertragungsfunktionen der Neuronen liegen, sondern eher so etwas wie postsynaptische Potentiale, an denen sich die Gesamtinhibition und -exhibition der beteiligten Neuronengruppen mißt.
Für die Berechnung der dynamischen Gleichungen und der Signale wird von der Laplacetransformation [Mil95, Unb93] Gebrauch gemacht, die es gestattet, gewöhnliche Differentialgleichungen unter Berücksichtigung der Anfangsbedingungen in algebraische Gleichungen zu überführen.
Das Ziel ist, die Anzahl der abgegebenen Impulse des Burstgenerators in Abhängigkeit von den Eingangsgrößen und den Systemparametern zu berechnen und den vom Delay τ unabhängigen Anteil explizit anzugeben. Dazu werden im weiteren die entsprechenden Gleichungen bzgl. τ linearisiert.

Die im weiteren angegebene Größenabschätzungen lehnen sich an die in Tab. 2.1 aufgeführten Angaben an, die im wesentlichen der Originalarbeit von Scudder [Scu88]

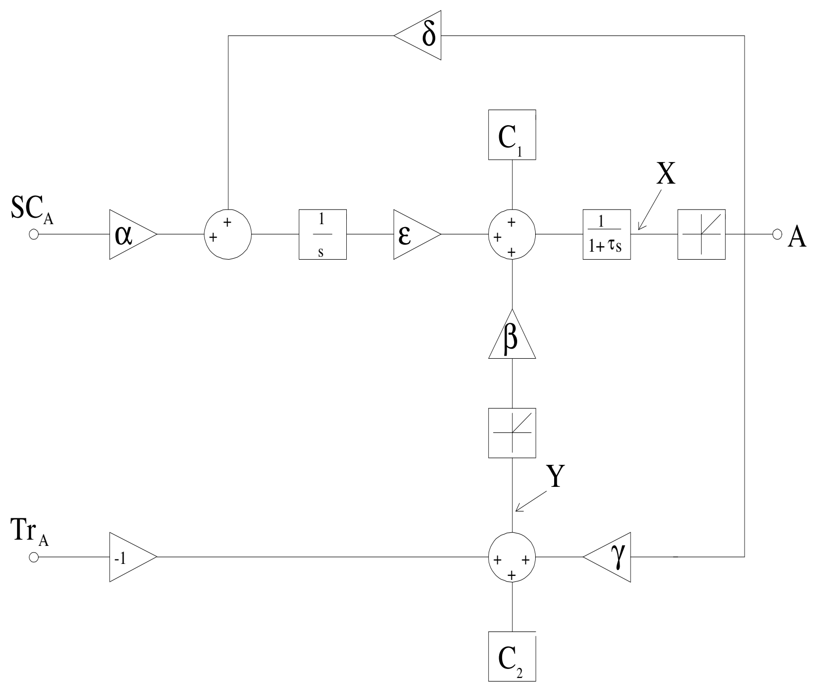


Abbildung 2.4: Das vereinfachte Modell des eindimensionalen sakkadischen Burstgenerators nach Scudder [Scu88], das in diesem Abschnitt algebraisch berechnet wird. SC_A : topographisch gewichteter Eingang, der die Amplitudeninformation der Sakkade enthält, Tr_A : Triggereingang. X, Y : Signale, die im weiteren zur Erläuterung dienen. Die verwendete Symbolik der mathematischen Operationen orientiert sich an ihrer Darstellung im Laplace-Raum, d.h. $\frac{1}{s}\hat{=}$Integration und $\frac{1}{1+\tau s}\hat{=}$Filter 1. Ordnung mit der Zeitkonstanten τ.

entstammen.

2.3.2 Die Signaldynamik

Die Dynamik des Systems wird für die Parameter aus Tab. 2.1 in Abb. 2.5 dargestellt. Sie hängt davon ab, ob die Signale X bzw. Y größer oder kleiner als Null sind. Die so entstehende Einteilung in verschiedene Phasen wird in Tab. 2.2 gezeigt. Die Zeiten zwischen den Phasen sind von T_1 - T_5 durchnummeriert.

Stückweise Zerlegung der Dynamik

In Abhängigkeit von den Vorzeichen der Signale X und Y sowie dem Eingangssignal muß die Dynamik des Systems in mehrere Abschnitte unterteilt werden (siehe Tab. 2.2).

Parameter

α	= 16.7	β	= -5	γ	= -0.5
δ	= -16.7	ϵ	= 0.9		
C_1	= 100	C_2	= 100		

Eingangssignale

SC_A	=	800 Impulse/s fuer 40ms (entspricht dann einer 10^o Sakkade)
Tr_A	=	60 Impulse/s fuer 40ms (unabhängig von der Sakkadengröße, das entspricht 60% von C_2)

Tabelle 2.1: Parameterwerte für den vereinfachten eindimensionalen sakkadischen Burstgenerator angelehnt an Scudder [Scu88]. Dieser gibt in seinem Artikel leider nur die Parameter für das vollständige Modell mit überkreuzter In- und Exhibition für die a- und antagonistischen Augenmuskeln an, das sich vom vereinfachten Modell teilweise unterscheidet.

Phase	Zeitraum	X	Y	SC_A bzw. Tr_A
1	T_0 - T_1	-	+	+
2	T_1 - T_2	+	+	+
3	T_2 - T_3	+	-	+
4	T_3 - T_4	+	-	0
5	T_4 - T_5	+	+	0
6	T_5 - Ende	-	+	0

Tabelle 2.2: Überblick über die Vorzeichen der Signale X, Y und SC_A im vereinfachten Scuddermodell, die über die stückweise Zerlegung der Systemdynamik entscheiden.

Die Übergänge zwischen den einzelnen Phasen erfordern die Berücksichtigung jeweils entsprechend gewählter Anfangsbedingungen, damit der zeitliche Verlauf der Signale der einzelnen Phasen stetig ineinander übergeht. Dazu werden die Signale X und Y in der i-ten Phase als $X_i(t) = X(t+T_{i-1})$ bezeichnet, d.h. in der Phase 1 :$X(t) = X_1(t)$, der Phase 2 : $X(t+T_1) = X_2(t)$, usw. Für Y(t) entsprechend. D.h in den Abschnitten werden die Signale indiziert und die Zeit t dafür vom jeweiligen Abschnittsanfang gezählt.

Überblick über den Signalablauf

Die verschiedenen Abschnitte der Dynamik werden jetzt kurz beschrieben:

1. **Latenzphase :** Hier entscheidet sich, ob überhaupt auf Grund der Eingangssignale ein Burst ausgelöst wird, d.h. ob die Auslöseschwelle überschritten wird. Das

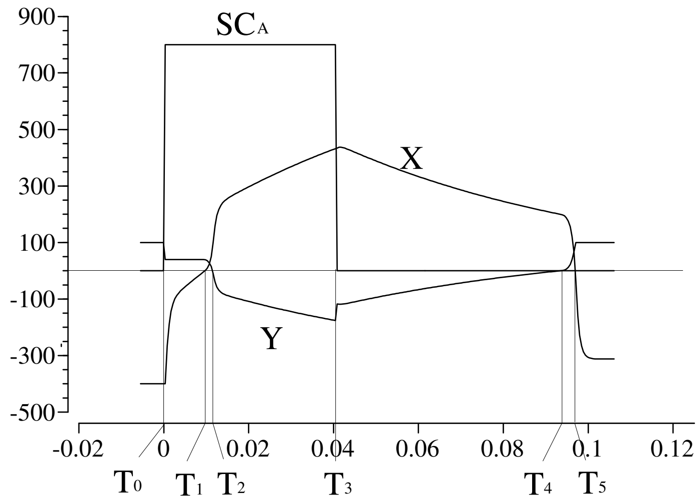


Abbildung 2.5: Die Signaldynamik des vereinfachten eindimensionalen Modells des Sakkadengenerators nach Scudder [Scu88], das in Abb. 2.4 dargestellt ist, für Rechtecksignale als Eingangssignale. Die Systemparamter entsprechen denen aus Tab. 2.1.

Feuern des Colliculus superior (SC) unterdrückt die OPN- Entladung mittels des von den Sakkadenparametern unabhängigen Triggersignals und lädt den LLBN-Integrator. Wirkt der Input der EBN insgesamt stimulierend, d.h. überwiegt die anwachsende LLBN- Erregung die abfallende OPN- Inhibition, beginnt mit dem Feuern der EBN die Phase2, der Burstaufbau.

2. **Burstaufbau :** Durch die zweifache Inhibition von IBN und OPN kommt es, solange beide Neurone noch nicht vollständig inhibieren zu einer positiven Rückkopplungsschleife, die die EBN- Erregung in kürzester Zeit (etwa von der Größe τ) massiv ansteigen läßt. Hören die OPN auf zu feuern, ist diese Phase auch schon beendet, der Burst im wesentlichen aufgebaut.

3. **Hauptburst 1. Teil :** Liegt immer noch ein positives Signal vom SC an den LLBN an, so steigert sich die Burstfrequenz der EBN weiter, jedoch weit langsamer als in der Aufbauphase, da das jetzt noch existierende negative Feedback via IBN zu den LLBN sogar bremsend wirkt.

4. **Hauptburst 2. Teil :** Die Eingangssignale und der Trigger vom SC sind wieder verstummt, damit zerfällt das EBN- Signal über die gerade erwähnte negative Feedbackschleife EBN- IBN- LLBN einfach exponentiell, bis die Inhibition der OPN so schwach wird, daß sie wieder erregt werden.

5. **Zusammenbruch des Burst :** Jetzt ist die gleiche Systemdynamik wie beim Burstaufbau gegeben, jedoch mit dem Unterschied, daß nun alle Eingänge Null sind

und damit die noch bestehende EBN- Erregung in kürzester Zeit zusammenbricht. Sind die EBN vollständig inhibiert, zerfällt der Zustand des Burstgenarators noch soweit, daß am EBN- Eingang nur noch die von den LLBN aufintegrierte Aktivität anliegt.

6. **Ruhephase :** Bis zum Beginn der nächsten Sakkade muß die Restaktivität der LLBN zerfallen, damit der Burstgenerator wieder in den Ausgangszustand kommt.

1. Phase : Latenzphase

Modelldynamik : Wird in Abb. 2.6 dargestellt

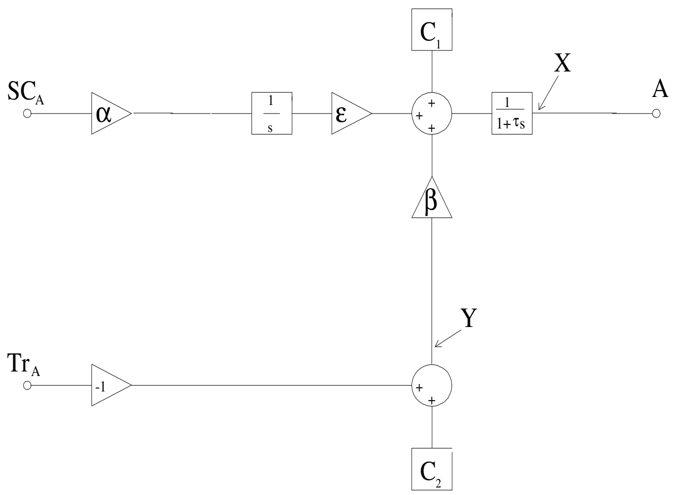


Abbildung 2.6: Darstellung des vereinfachten Scuddermodells in der Latenzphase.

Damit überhaupt eine Sakkade ausgelöst wird, muß das Signal X innerhalb der Triggerzeit größer als Null werden. D.h. die Phase 1 bestimmt die Latenz des Burstgenerators vom Beginn des Triggersignals bis zur Auslösung des Bursts.

Anfangsbedingungen

$$\begin{aligned} SC_A &= 0\,; \qquad Tr_A = 0 \\ X_1(0) &= \beta C_2 + C_1 \end{aligned} \tag{2.20}$$

Dynamische Gleichungen

$$(1+\tau s)X_1(s) = \frac{\alpha\epsilon}{s}SC_A + \beta(C_2 - Tr_A) + C_1 \tag{2.21}$$

Definitionen (Die Größenangaben ergeben sich aus den Werten von Tab.2.1):

$$\begin{aligned} A(s) &:= \alpha\epsilon SC_A = 12024 \\ B(s) &:= \beta(C_2 - Tr_A) + C_1 = -100 \end{aligned} \tag{2.22}$$

Mit der Berücksichtigung der Randbedingungen ungleich Null, wird aus $sX_1(s) \rightarrow sX_1(s) - X_1(0)$. Da C_1 und C_2 konstant sind und die Phase 1 mit den Signalen von $Tr_A(t)$ und $SC_A(t)$ als Rechteckimpulsen beginnt, gehen $A(s)$ und $B(s)$ über in $\frac{A}{s}$ und $\frac{B}{s}$. Damit gilt:

$$\begin{aligned} X_1(s) &= \frac{A}{s^2(1+\tau s)} + \frac{B}{s(1+\tau s)} + \frac{\tau X_1(0)}{1+\tau s} \\ &= -\frac{A\tau}{s(1+\tau s)} + \frac{A}{s^2} + \frac{B}{s(1+\tau s)} + \frac{\tau X_1(0)}{1+\tau s} \\ &= (-A\tau + B)\frac{\frac{1}{\tau}}{s\left(\frac{1}{\tau}+s\right)} + \frac{A}{s^2} + \frac{X_1(0)}{\frac{1}{\tau}+s} \end{aligned} \tag{2.23}$$

Daraus folgt für das Signal $X_1 = X_1(t)$ in der Zeitdomäne:

$$\begin{aligned} X_1(t) &= At + (-A\tau + B)\left(1 - e^{-\frac{t}{\tau}}\right) + X_1(0)e^{-\frac{t}{\tau}} \\ &= A\left(t - \tau\left(1 - e^{-\frac{t}{\tau}}\right)\right) + B\left(1 - e^{-\frac{t}{\tau}}\right) + X_1(0)e^{-\frac{t}{\tau}} \\ &= \alpha\epsilon SC_A(t-\tau) + (\alpha\epsilon\tau SC_A + \beta Tr_A)\, e^{-\frac{t}{\tau}} + [\beta(C_2 - Tr_A) + C_1] \end{aligned} \tag{2.24}$$

,

sowie für $Y_1(t)$:

$$Y_1(t) = C_2 - Tr_A \tag{2.25}$$

Dauer der Phase 1 Das Ende der Phase 1 wird bestimmt durch: $X_1(t) \geq 0$, d.h. T_1 bestimmt sich aus Gl. (2.24). 2 Fälle sollen betrachtet werden:

1. $\beta(C_2 - Tr_A) + C_1 \ll 0$: Das ist mit den in Tab. 2.1 angegebenen Werten der Fall. Damit wächst der erste Term der rechten Seite von Gl. (2.24) linear mit t und wird bei $T > \tau$ positiv. Die anderen beiden Terme sind negativ, wobei der zweite innerhalb von O(τ) auf Null abfällt. Das Ende der Phase 1 kommt demnach i.w. durch den Ausgleich des linear anwachsenden und des konstanten Terms zustande. Damit ergibt sich die Zeit T_1 näherungsweise durch den Ausgleich des ersten und des dritten Terms. Entsprechend ist $T_1 \gg \tau$ und es geht $e^{-\frac{t}{\tau}} \rightarrow 0$. D.h. aus

$$X_1(T_1) = \alpha\epsilon SC_A T_1 + \beta\,(C_2 - Tr_A) + C_1 + O(\tau) = 0 \tag{2.26}$$

folgt

$$T_1 = -\frac{\beta\,(C_2 - Tr_A) + C_1)}{\alpha\epsilon SC_A} + O(\tau) \tag{2.27}$$

2. $\beta(C_2 - Tr_A) + C_1 > 0$: Jetzt bestimmt sich T_1 aus dem Ausgleich des positiven konstanten Terms und des exponentiell abfallenden negativen Terms. Es gilt dann folgende Näherung für die Zeit T_1:

$$X_1(T_1) \cong [\beta(C_2 - Tr_A) + C_1] + \beta Tr_A e^{-\frac{t}{\tau}} \tag{2.28}$$

$$T_1 \cong -\tau \ln\left(1 - \frac{\beta C_2 + C_1}{\beta Tr_A}\right) = \tau \ln \frac{-\beta Tr_A}{\beta\,(C_2 - Tr_A) + C_1} \tag{2.29}$$

Dieser Wert variiert wegen des Logarithmus recht wenig.
Dieser Fall hat wahrscheinlich physiologischerseits keine Bedeutung, da damit auch ohne anliegendes Signal SC_A, allein durch den Trigger Tr_A, Sakkaden ausgelöst werden können, die in ihrer Amplitude dann nicht von einem Fehlervektor abhängen. Möglicherweise könnte dieser Effekt jedoch bei bestimmten Störungen des sakkadischen Systems, bspw. nach kleinen Hirninfarkten, die die C_2-Vorinnervation der OPN herabsetzen, auftreten.

Damit im ersten Fall überhaupt eine Sakkade ausgelöst werden kann, muß $T_1 < T_{\text{Trigger}}$ gelten. D.h. aus

$$-\frac{\beta\,(C_2 - Tr_A) + C_1}{\alpha\epsilon SC_A} < T_{\text{Trigger}} \tag{2.30}$$

folgt die Forderung

$$T_{\text{Trigger}} SC_A > -\frac{\beta\,(C_2 - Tr_A) + C_1}{\alpha\epsilon} \tag{2.31}$$

Damit existiert eine vom Burstgenerator vorgegebene untere Grenze für das Produkt aus der Größe des Ansteuersignals und seiner Dauer (was seinem zeitlichen Integral entspricht), unter der kein Burst generiert wird. Diese untere Grenze wird neben den Konstanten der Vorinnervation v.a. durch den Eingangsfaktor α und den internen Verstärkungsfaktor ϵ bestimmt. Um auch kleine Sakkaden erzeugen zu können, muß das Produkt aus beiden möglichst groß sein.

2. Phase : Bustaufbau

Modelldynamik : Wird in Abb. 2.7 dargestellt.

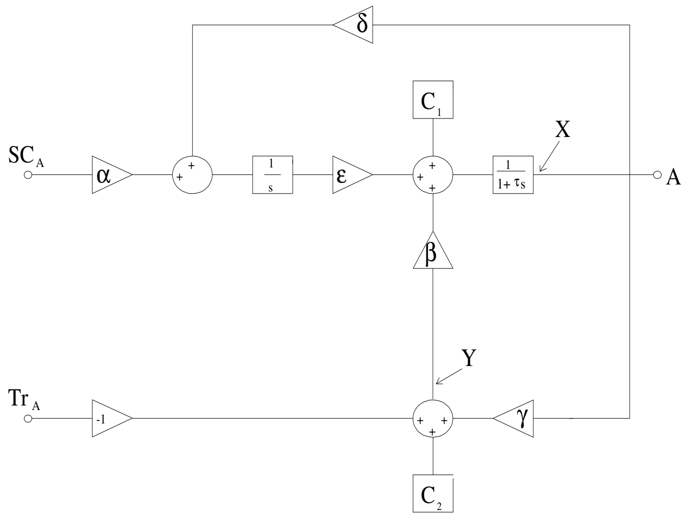


Abbildung 2.7: Darstellung des vereinfachten Scuddermodells in der Phase des Burstaufbaus.

Anfangsbedingungen

$$\begin{aligned} X_2(0) &= X_1(T_1) = 0; \qquad \dot{X}_2(0) = A \\ Y_2(0) &= C_2 - Tr_A \end{aligned} \tag{2.32}$$

Dynamische Gleichungen Die einfache Behandlung dieses Systems als Schleife mit positiver Rückkoppelung bei konstanten Eingängen führt nicht zum Ziel, da der Ausgangspunkt bei $X_2(0) = 0$ liegt und die positiv rückgekoppelte Schleife somit in einem wenn auch instabilen Gleichgewichtspunkt liegt. Damit tragen aber die geringen Änderungen am Eingang der positiven Rückkoppelungsschleife durch das Ansteigen des Integratorausganges zur Systemdynamik entscheidend bei.

Als dynamische Gleichung für $X_2(s)$ ergibt sich damit :

$$(1 + \tau s)X_2 = C_1 + \frac{\epsilon}{s}\left(\alpha SC_A + \delta X_2\right) + \beta\left(\gamma X_2 + C_2 - Tr_A\right)$$

$$s(1 + \tau s)X_2 - \epsilon\delta X_2 - \beta\gamma s X_2 = \alpha\epsilon SC_A + \beta s\left(C_2 - Tr_A\right) + sC_1$$

$$\left(\tau s^2 + (1 - \beta\gamma)s - \epsilon\delta\right)X_2 = \alpha\epsilon SC_A + s\left(C_1 + \beta\left(C_2 - Tr_A\right)\right)$$

$$\left(s^2 + \frac{1-\beta\gamma}{\tau}s - \frac{\epsilon\delta}{\tau}\right) X_2 = \frac{\alpha\epsilon}{\tau} SC_A + \frac{C_1 + \beta\left(C_2 - Tr_A\right)}{\tau} s$$

Berücksichtigt man Anfangsbedingungen ungleich Null, muß die linke Seite wie folgt ergänzt werden :

$$(\cdots)X_2(s) \rightarrow (\cdots)X_2(s) - sX_2(0) - \dot{X}_2(0) - \frac{1-\beta\gamma}{\tau}X_2(0) \tag{2.33}$$

und die rechte :

$$sC_1(s) \rightarrow sC_1(s) - C_1(T_1) = 0 \tag{2.34}$$

da $C_1(t) = C_1$ konstant ist und somit $C_1(s) = \frac{C_1}{s}$ und $C_1(T_1) = C_1$ gilt.
Entsprechend für den Term $(C_2(s) - Tr_A(s))$, da auch C_2 und Tr_A innerhalb der 2. Phase konstant sind.

Damit hängt $X_2(s)$ von C_1, C_2 und Tr_A nur noch über die Anfangsbedingungen ab und es ergibt sich mit $SC_A(s) = \frac{SC_A}{s}$

$$\begin{aligned} X_2(s) &= \frac{s^2 X_2(0) + s\left(\dot{X}_2(0) + \frac{1-\beta\gamma}{\tau}X_2(0)\right) + \frac{\alpha\epsilon}{\tau}SC_A}{s\left(s^2 + \frac{1-\beta\gamma}{\tau}s - \frac{\delta\epsilon}{\tau}\right)} && (2.35) \\ &= \frac{Z_1}{s} + \frac{Z_2}{s-s_2} + \frac{Z_3}{s-s_3} \qquad : \text{Partialbruchzerlegung} && (2.36) \end{aligned}$$

Als Nullstellen des Polynoms im Nenner $\left(s^2 + \frac{1-\beta\gamma}{\tau}s - \frac{\delta\epsilon}{\tau}\right)$ ergeben sich:

$$s_{2,3} = -\frac{1-\beta\gamma}{2\tau} \pm \sqrt{\left(\frac{1-\beta\gamma}{2\tau}\right)^2 + \frac{\delta\epsilon}{\tau}} \tag{2.37}$$

Mit der Näherung $\sqrt{1+\epsilon} \cong 1 + \frac{\epsilon}{2}$ (Taylorentwicklung)

$$\begin{aligned} a \pm \sqrt{a^2+\epsilon} &= a \pm \left(a + \frac{\epsilon}{2a}\right) \\ &= 1.)\quad 2a + \frac{\epsilon}{2a} \cong 2a \qquad 2.)\quad -\frac{\epsilon}{2a} \end{aligned}$$

ergibt sich näherungsweise für die beiden Nullstellen $s_{2,3}$ des Polynoms in s :

$$\begin{aligned} s_2 &= -\frac{1-\beta\gamma}{\tau} - \frac{\epsilon\delta}{1-\beta\gamma} + O(\tau) = -\frac{1-\beta\gamma}{\tau} + O(1) && (2.38) \\ s_3 &= \frac{\frac{\epsilon\delta}{\tau}}{\frac{1-\beta\gamma}{\tau}} + O(\tau) = \frac{\epsilon\delta}{1-\beta\gamma} + O(\tau) && (2.39) \end{aligned}$$

Im weiteren werden noch verwendet:

$$s_2 s_3 = -\frac{\epsilon\delta}{\tau} \qquad s_2 - s_3 = -\frac{1-\beta\gamma}{\tau} + O(1) \tag{2.40}$$

Die Partialbruchzerlegung (2.36) ergibt :

$$\begin{aligned} & Z_1(s-s_2)(s-s_3) + Z_2 s(s-s_3) + Z_3 s(s-s_2) \\ = \;& Z_1\left(s^2 - s(s_2+s_3) + s_2 s_3\right) + Z_2\left(s^2 - s s_3\right) + Z_3\left(s^2 - s s_2\right) \\ = \;& s^2\left(Z_1 + Z_2 + Z_3\right) + s\left(-(s_2+s_3)Z_1 - s_3 Z_2 - s_2 Z_3\right) + s_2 s_3 Z_1 \end{aligned} \tag{2.41}$$

Der Koeffizientenvergleich zwischen Gl. (2.35) und (2.41) führt auf:

$$s^2 \quad : \quad Z_1 + Z_2 + Z_3 = X_2(0) \tag{2.42}$$

$$s^1 \quad : \quad -(s_2+s_3)Z_1 - s_3 Z_2 - s_2 Z_3 = \dot{X}_2(0) + \frac{1-\beta\gamma}{\tau} X_2(0) \tag{2.43}$$

$$s^0 \quad = \quad s_2 s_3 Z_1 = \frac{\alpha\epsilon}{\tau} SC_A \tag{2.44}$$

Daraus ergeben sich die Koeffizienten der Partialbruchzerlegung Z_i als:

$$Z_1 = -\frac{\alpha}{\delta} SC_A \tag{2.45}$$

$$Z_2 = \frac{\dot{X}_2(0) + \left(\frac{1-\beta\gamma}{\tau} + s_2\right) X_2(0) - \frac{\alpha s_3}{\delta} SC_A}{s_2 - s_3} \tag{2.46}$$

$$Z_3 = -\frac{\dot{X}_2(0) + \left(\frac{1-\beta\gamma}{\tau} + s_3\right) X_2(0) - \frac{\alpha s_2}{\delta} SC_A}{s_2 - s_3} \tag{2.47}$$

Mit den Anfangsbedingungen (2.32) erhält man dann:

$$Z_2 = \frac{\alpha\epsilon SC_A - \frac{\alpha s_3}{\delta} SC_A}{s_2 - s_3} = \frac{\alpha\beta\gamma\epsilon\tau}{(1-\beta\gamma)^2} SC_A + O(\tau^2) \tag{2.48}$$

$$Z_3 \cong \left(1 - \frac{\beta\gamma\delta\epsilon\tau}{(1-\beta\gamma)^2}\right) \frac{\alpha}{\delta} SC_A \tag{2.49}$$

Damit ergibt sich für X(t) in Phase 2 folgende Lösung:

$$X(t+T_1) = X_2(t) = Z_1 + Z_2 e^{s_2 t} + Z_3 e^{s_3 t} \tag{2.50}$$

Für $Y(t)$ gilt:

$$Y_2(t) = \gamma X_2(t) + C_2 - Tr_A \tag{2.51}$$

Dauer der Phase 2 Phase 2 ist beendet, wenn $Y(t) = 0$, d.h.

$$X_2(T_2 - T_1) = -\frac{C_2 - Tr_A}{\gamma} \tag{2.52}$$

D.h. der Wert von $X_2(T_2 - T_1)$ hängt nur von den Eingängen zu Y ab und nicht von τ oder anderen Parametern.

Aus Gl. (2.50) und (2.52) folgt:

$$-\frac{C_2 - Tr_A}{\gamma} = Z_1 + Z_2 e^{s_2(T_2-T_1)} + Z_3 e^{s_3(T_2-T_1)} \tag{2.53}$$

Dabei ist wegen $T_2 - T_1 \ll 1$ und $1 - \beta\gamma = O(1)$ der Faktor $e^{s_3(T_2-T_1)} \cong 1$. Mit Gl.(2.42) und (2.32) folgt daher:

$$\begin{aligned} -\frac{C_2 - Tr_A}{\gamma} &\cong -Z_2 + Z_2 e^{s_2(T_2-T_1)} \\ &\cong \frac{\alpha\beta\gamma\epsilon\tau}{(1-\beta\gamma)^2} SC_A \left(-1 + e^{s_2(T_2-T_1)}\right) \end{aligned} \tag{2.54}$$

Daraus folgt:

$$T_2 - T_1 \cong \frac{1}{s_2} \ln\left(1 - \frac{(C_2 - Tr_A)(1-\beta\gamma)^2}{\alpha\beta\gamma^2\epsilon\tau SC_A}\right) \tag{2.55}$$

Da β negativ ist, ist das Argument des Logarithmus größer als 1 und damit der Beitrag des Logarithmus von der Ordnung $O(1)$. s_2 ist nach Gl. (2.38) von der Ordnung $O\left(\frac{1}{\tau}\right)$. Da der Logarithmus selbst für große Argumente nur wenig variiert (τ steht im Nenner!), gilt damit auch für kleine Signale SC_A:

$$T_2 - T_1 \cong O(\tau) \tag{2.56}$$

Schließlich müssen noch die Übergabeparameter an den nächsten Abschnitt der Dynamik, insbesondere $\dot{X}_2(T_2 - T_1)$ abgeschätzt werden. Aus Gl. (2.50) folgt:

$$\dot{X}_2(T_2 - T_1) = s_2 Z_2 e^{s_2(T_2-T_1)} + s_3 Z_3 e^{s_3(T_2-T_1)}$$

Der Term $Z_2 e^{s_2(T_2-T_1)}$ läßt sich mittels Gl. (2.54) abschätzen und damit gilt:

$$\begin{aligned} \dot{X}_2(T_2 - T_1) &\cong s_2\left(-\frac{C_2 - Tr_A}{\gamma} + Z_2\right) + s_3 Z_3 \\ &= -s_2 \frac{C_2 - Tr_A}{\gamma} + \dot{X}_2(0) \qquad (2.57) \\ &\cong \frac{(1-\beta\gamma)(C_2 - Tr_A)}{\gamma\tau} + \alpha\epsilon SC_A \qquad (2.58) \end{aligned}$$

3. Phase : Hauptburst 1.Teil

Modelldynamik : wird in Abb. 2.8 dargestellt.

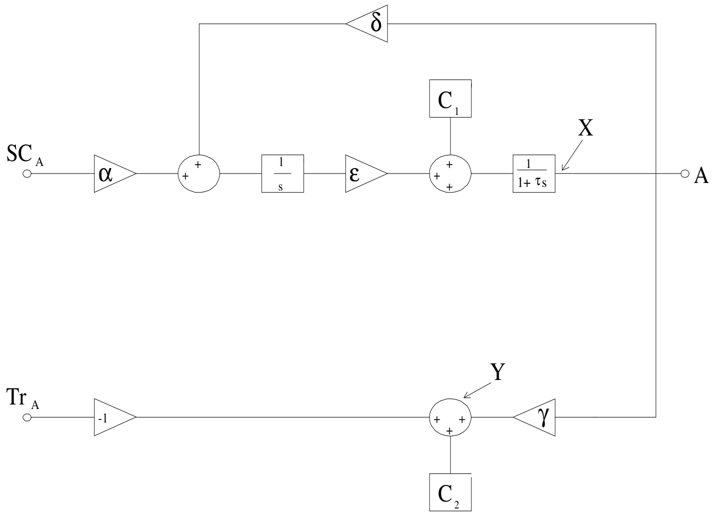


Abbildung 2.8: Darstellung des vereinfachten Scuddermodells in der ersten Phase des Hauptbursts.

Anfangsbedingungen

$$\begin{aligned} X_3(0) &= X_2(T_2 - T_1) = -\frac{C_2 - Tr_A}{\gamma}; \qquad Y_3(0) = 0 \\ \dot{X}_3(0) &\cong \frac{(1-\beta\gamma)(C_2 - Tr_A)}{\gamma\tau} + \alpha\epsilon SC_A \end{aligned} \tag{2.59}$$

Dynamische Gleichungen Würde man zur Vereinfachung nun auf ein Modell 1. Ordnung übergehen, d.h. auf die Verzögerung τ verzichten, ließe sich die Geschwindigkeit in den Anfangswerten nicht berücksichtigen, was zu einem großen Fehler beim erreichten Maximalwert der Burstfrequenz und damit später auch der Burstdauer führt. Die dynamischen Gleichungen müssen daher aus der Phase 2 übernommen werden mit $\beta = 0$.

Für X_3 gilt entsprechend Gl. (2.35):

$$X_3(s) = \frac{s^2 X_3(0) + s\left(\dot{X}_3(0) + \frac{X_3(0)}{\tau}\right) + \frac{\alpha\epsilon}{\tau} SC_A}{s\left(s^2 + \frac{s}{\tau} - \frac{\delta\epsilon}{\tau}\right)} \tag{2.60}$$

Wie in Phase 2 ergibt sich damit für die Nullstellen des Polynoms im Nenner (siehe Gl. (2.37), (2.38) und (2.39)):

$$s_{2,3} = -\frac{1}{2\tau} \pm \sqrt{\frac{1}{4\tau^2} + \frac{\delta\epsilon}{\tau}} \tag{2.61}$$

mit

$$s_2 = -\frac{\frac{\delta\epsilon}{\tau}}{-\frac{1}{\tau}} + O(\tau) = \delta\epsilon + O(\tau) \tag{2.62}$$

$$s_3 = -\frac{1}{\tau} - \delta\epsilon + O(\tau) = -\frac{1}{\tau} + O(1) \tag{2.63}$$

Eine Gl (2.36) und (2.41) entsprechende Partialbruchzerlegung führt mit $\beta = 0$ auf die Gl. (2.45 - 2.47) entsprechenden Gleichungen:

$$Z_1 = -\frac{\alpha}{\delta} SC_A \tag{2.64}$$

$$Z_2 = \frac{\dot{X}_3(0) + \left(\frac{1}{\tau} + s_2\right) X_3(0) - \frac{\alpha s_3}{\delta} SC_A}{s_2 - s_3} \tag{2.65}$$

$$Z_3 = \frac{\dot{X}_3(0) + \left(\frac{1}{\tau} + s_3\right) X_3(0) - \frac{\alpha s_2}{\delta} SC_A}{s_2 - s_3} \tag{2.66}$$

Mit den Anfangsbedingungen Gl. (2.59) für die Phase 3 führt das auf:

$$\begin{aligned} Z_2 &= \frac{\frac{(1-\beta\gamma)(C_2 - Tr_A)}{\gamma\tau} + \alpha\epsilon SC_A - \frac{C_2 - Tr_A}{\gamma\tau} + \frac{\alpha}{\delta\tau} SC_A}{\frac{1}{\tau}} + O(\tau) \\ &= \frac{\alpha}{\delta} SC_A - \beta(C_2 - Tr_A) + O(\tau) \end{aligned} \tag{2.67}$$

Für die weitere Rechnung definieren wir den zweiten Term der Übersichtlichkeit halber als K:

$$K := \beta(C_2 - Tr_A) \tag{2.68}$$

Für $X(t)$ in Phase 3 gilt mit den in diesem Abschnitt definierten s_i und Z_i wieder analog zu Gl.(2.50):

$$X(t + T_2) = X_3(t) = Z_1 + Z_2 e^{s_2 t} + Z_3 e^{s_3 t} \tag{2.69}$$

Da der letzte Term $Z_3 e^{s_3 t}$ mit $e^{-\frac{t}{\tau}}$ so schnell abfällt, daß er keine Rolle spielt, gilt für $X(t)$ in Phase 3:

$$X_3(t) = -\frac{\alpha}{\delta}SC_A + \left(\frac{\alpha}{\delta}SC_A - K\right)e^{\delta\epsilon t} + O(\tau) \tag{2.70}$$

Für $Y(t)$ gilt:

$$Y_3(t) = C_2 - Tr_A + \gamma X_3(t) \tag{2.71}$$

Dauer der Phase 3 Die Signale Tr_A und SC_A gehen nach der Zeit $T_{\mathrm{Trigger}} = T_3$ wieder auf Null. Das bedeutet für die bis dahin vergangene Zeit der Phase 3 mit Gl. (2.27):

$$\begin{aligned} T_3 - T_2 &= T_{\mathrm{Trigger}} - (T_2 - T_1) - T_1 \\ &\cong T_{\mathrm{Trigger}} + \frac{\beta\,(C_2 - Tr_A) + C_1}{\alpha\epsilon SC_A} \end{aligned} \tag{2.72}$$

4.Phase: Hauptburst 2.Teil

Modelldynamik Wie in Phase 3 (siehe Abb. 2.8).

Anfangsbedingungen

$$\begin{aligned} X_4(0) &\cong -\frac{\alpha}{\delta}SC_A + \left(\frac{\alpha}{\delta}SC_A - K\right)e^{\delta\epsilon(T_3-T_2)}; \qquad Y_4(0) = 0 \\ \dot{X}_4(0) &\cong (\alpha\epsilon SC_A - \delta\epsilon K)e^{\delta\epsilon(T_3-T_2)} \end{aligned} \tag{2.73}$$

Entwickelt man die Exponentialfunktion in Gl. (2.73) in einer Taylorreihe, so läßt sich $X_4(0)$ weiter umformen zu:

$$X_4(0) \cong \alpha\epsilon SC_A(T_3 - T_2) - K \tag{2.74}$$

Setzt man nach Gl. (2.27) und (2.56) für $T_2 = -\frac{K+C_1}{\alpha\epsilon SC_A} + O(\tau)$, dann folgt

$$X_4(0) \cong \alpha\epsilon SC_A T_3 + C_1 \tag{2.75}$$

Dynamische Gleichungen Die Dynamik ist wie in Phase 3. D.h. die Gleichung der Dynamik (2.60) kann übernommen werden mit β, SC_A und Tr_A gleich Null.

Die Lösungen der Partialbruchzerlegung können aus Gl. (2.64) - (2.66) übernommen werden, jedoch genügt es, Z_2 zu betrachten, da Z_1 nun gleich Null ist und der Term mit Z_3 wegen seines schnellen Abklingens wieder vernachlässigt werden kann.

$$\begin{aligned} Z_2 &= \frac{\dot{X}_4(0) + \left(\frac{1}{\tau} + s_2\right) X_4(0)}{s_2 - s_3} \\ &= X_4(0) + O(\tau) \end{aligned} \tag{2.76}$$

Damit besitzt die Dynamik dieser Phase annähernd die Ordnung 1 und es gilt:

$$X_4(t) = X_4(0)e^{\delta\epsilon t} + O(\tau) = X_3(T_3 - T_2)e^{\delta\epsilon t} + O(\tau) \tag{2.77}$$

Dauer der Phase 4 Das Ende der Phase 4 und damit das Ende des Hauptbursts wird durch $Y(t) > 0$, d.h. dem Wiedereinsetzen des OPN-Feuerns bestimmt:

$$Y_4(T_4 - T_3) = \gamma X_4(T_4 - T_3) + C_2 = 0 \tag{2.78}$$

Daraus folgt:

$$X_4(T_4 - T_3) = -\frac{C_2}{\gamma} \tag{2.79}$$

Damit ergibt sich für die Dauer der Phase 4 aus Gleichung (2.77):

$$T_4 - T_3 \cong \frac{1}{\delta\epsilon} \ln\left(-\frac{C_2}{\gamma X_4(0)}\right) \tag{2.80}$$

$X_4(0)$ aus Gl. (2.75) eingesetzt, ergibt:

$$T_4 - T_3 \cong -\frac{1}{\delta\epsilon} \ln\left(-\gamma \frac{\alpha\epsilon SC_A T_3 + C_1}{C_2}\right) \tag{2.81}$$

5. Phase: Zusammenbruch des Burst

Es herrscht dieselbe Dynamik, wie in Phase 2, nur ist jetzt sowohl Tr_A als auch SC_A gleich Null. Da die Phase 5 zum Gesamtburst nur vernachlässigbar beiträgt, wurde auf eine weitere Rechnung verzichtet. Da der Integrator am Ende des sakkadischen Bursts je nach Größe der Sakkade auf einen bestimmten Wert „aufgeladen“ wurde, unterscheidet sich der Endzustand des Generators von seinem Anfangszustand intern um eben diesen Betrag, d.h. die Inhibition der EBN nach einer Sakkade ist um die Ladung des Integrators im Vergleich zu vorher geringer. Deshalb muß der Integrator vor jeder neuen Sakkade entladen werden, bzw. seine Entladekonstante muß hinreichend groß im Vergleich zur Dauer der längstmöglichen Sakkade, aber hinreichend klein bezüglich der Gefahr der Überladung sein, was zum Dauerfeuer der EBNs führen würde. Ein lecker Integrator ist hier demnach notwendig.

2.3.3 Berechnung der Gesamtzahl aller abgegebenen Impulse

Die Gesamtzahl aller vom Burstgenerator in einem Burst abgegebenen Impulse N_{ges} berechnet sich aus der Fläche unter dem positiven X- Signal. Dabei brauchen in erster Näherung nur die Phasen 3 und 4 des Hauptburst berücksichtigt zu werden.

$$N_{\mathrm{ges}} \cong \int_{T_2}^{T_4} X(t)\,dt = \int_0^{T_3-T_2} X_3(t)\,dt + \int_0^{T_4-T_3} X_4(t)\,dt \tag{2.82}$$

Für das erste Integral gilt mit Gl. (2.70):

$$\int_0^{T_3-T_2} X_3(t)\,dt \cong -\frac{\alpha}{\delta} SC_A(T_3-T_2) + \frac{1}{\delta\epsilon}\left(\frac{\alpha}{\delta}SC_A - K\right)e^{\delta\epsilon(T_3-T_2)} - \frac{1}{\delta\epsilon}\left(\frac{\alpha}{\delta}SC_A - K\right) \tag{2.83}$$

Dies läßt sich wiederum mit Gl. (2.70) umformen zu :

$$= \quad -\frac{\alpha}{\delta}SC_A(T_3-T_2) + \frac{K}{\delta\epsilon} + \frac{X_3(T_3-T_2)}{\delta\epsilon} \tag{2.84}$$

Setzt man nach Gl. (2.27) und (2.56) wieder für $T_2 = -\frac{K+C_1}{\alpha\epsilon SC_A} + O(\tau)$, dann folgt:

$$= \quad -\frac{\alpha}{\delta}SC_AT_3 - \frac{C_1}{\delta\epsilon} + \frac{X_3(T_3-T_2)}{\delta\epsilon} + O(\tau) \tag{2.85}$$

Für das zweite Integral ergibt sich aus Gl. (2.77):

$$\int_0^{T_4-T_3} X_4(t)\,dt = \frac{X_3(T_3-T_2)}{\delta\epsilon}e^{\delta\epsilon(T_4-T_3)} - \frac{X_3(T_3-T_2)}{\delta\epsilon} + O(\tau) \tag{2.86}$$

Formt man den ersten Term der rechten Seite mit Gl. (2.77) und (2.79) um, so ergibt sich:

$$= \quad -\frac{C_2}{\gamma\delta\epsilon} - \frac{X_3(T_3-T_2)}{\delta\epsilon} + O(\tau) \tag{2.87}$$

Damit folgt für die Gesamtsumme der abgegebenen Impulse N_{ges} in erster Näherung:

$$N_{\mathrm{ges}} = -\frac{\alpha}{\delta}SC_AT_3 - \frac{1}{\delta\epsilon}\left(C_1 + \frac{C_2}{\gamma}\right) + O(\tau) \tag{2.88}$$

In Abb. 2.9 wird die Gesamtzahl der Burstimpulse, die sich aus der analytisch abgeleiteten Formel ergibt, verglichen mit der, die sich aus der numerischen Simulation für verschiedene Parameterkombinationen ergibt..

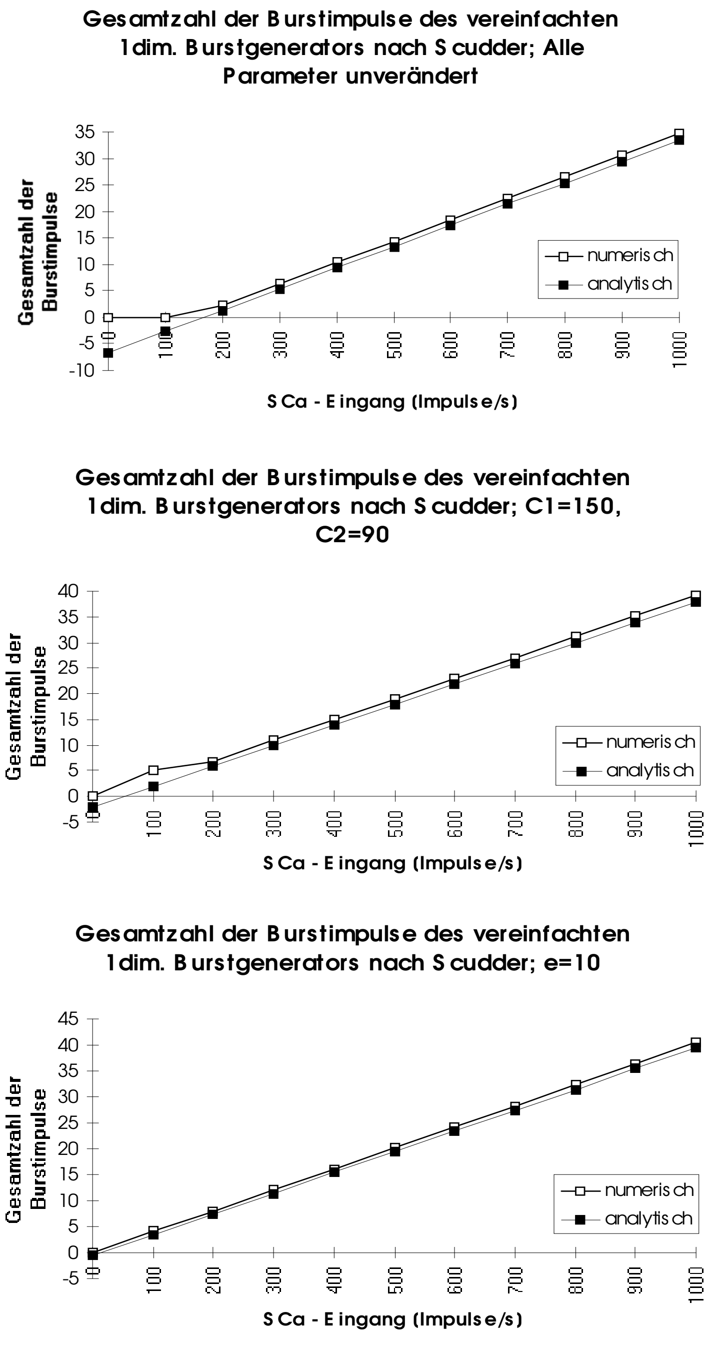


Abbildung 2.9: Darstellung des Vergleichs zwischen der numerischen Simulation und der analytischen Rechnung für die Gesamtzahl der vom vereinfachten eindimensionalen sakkadischen Burstgenerator nach Scudder [Scu88] abgegebenen Impulse in Abhängigkeit von dem SCA-Eingang für verschiedene Parameterkombinationen. Wenn nicht anders angegeben, entsprechen die Parameter denen in Tabelle 3.1 angegebenen.

2.3.4 Schlußfolgerungen

1. Obwohl sich der Burstgenerator aus nichlinearen Elementen (d.h. im Modell nur aus stückweise linearen) zusammensetzt, ist die Gesamtzahl der abgegebenen Impulse in erster Näherung nach Gl. (2.88) der Fläche unter dem Ansteuersignal aus dem Colliculus Superior proportional. Das bedeutet, daß die Information des den Burstgenerator ansteuernden Signals tatsächlich nicht allein in der topographischen Wichtung der Höhe des Eingangssignals liegt, sondern ebenfalls in der entsprechend gewichteten Anzahl der abgegebenen Impulse. Im Sinne einer topographischen Wichtung wäre es deshalb entscheidend, daß alle Generatoren auf der neuronalen Karte gleich viele Impulse unabhängig von ihrer Lage abgeben. D.h. der eigentliche Sinn in einem solchen zweistufigen Prozeß läge möglicherweise darin, zunächst auf einer neuronalen Karte topographisch lokalisiert Bursts mit einheitlicher Dauer und Amplitude zu erzeugen, die dann topographisch gewichtet durch den sakkadischen Burstgenerator erst in einem zweiten Schritt auf die Augenmuskelneurone geregelt, d.h. unter Erhalt des Produkts aus Impulszahl und topographischer Wichtung, übertragen wird. D.h. es müßte ein zweiter Rückkopplungskreis gefordert werden, der das Erreichen einer vorgegebenen Burstzahl kontrolliert. Dieser Weg ist z.B. in [MH94] beschrieben worden.

2. Die Höhe des Triggerimpulses hat nach Gl. (2.88) auf die Gesamtzahl der abgegebenen Impulse in erster Näherung keinen Einfluß.

3. Die Größe der Gesamtzahl läßt sich nach Gl. (2.88) sehr einfach über die Faktoren α bzw. δ beeinflussen. Denkbar wäre, daß an dieser Stelle das Kleinhirn langfristig modulierend eingreifen kann.

4. (Mit Einschränkung, da in diesem Bereich die gemachten Näherungen zum Teil ungültig werden) Der Offsett, d.h. die minimale Größe des SC_A Signals, das notwendig ist, um eine Sakkade zu triggern, wird in sehr einfacher Weise durch Gl. (2.27) festgelegt und läßt sich leicht und ohne das lineare Verhältnis zwischen der Fläche unter dem Eingangssignal (d.h. bei konstanter Signalzeit entsprechend der Signalhöhe) und dem Ausgangssignal, d.h. ohne α oder δ zu beeinflussen, durch eine möglichst große Wahl von ϵ minimieren. Auch der Einfluß des Triggers und der Vorinnervationskonstanten wird mit wachsendem ϵ immer kleiner. Wächst ϵ, nimmt der Signalverlauf die Form eines zunächst steilen Anstieges gefolgt von einem annähernd linearen Abfall an.

5. Die Dauer des Bursts $T_4 - T_3$ nach Abschaltung der Eingangssignale SC_A und Tr_A, d.h. die zeitliche Dauer des Burstsignals, die über die Dauer der Ansteuerungsignale hinausgeht, wird nach Gl. (2.81) im wesentlichen durch die Faktoren δ und ϵ bestimmt. Die tonische Innervation der OPN, C_2, und der EBN-Bias C_1 gehen logarithmisch ein. Scudder [Scu88] vermutete, die von den jeweiligen Bedingungen, z. B. bei reduzierter Aufmerksamkeit, abhängige, sehr unterschiedliche Dauer

von Sakkaden, wäre das Produkt einer Verkleinerung dieser Konstanten, die Keller [Kel77] beim Affen beschrieben hat. Möglich wäre jedoch auch eine Veränderung der Verstärkungsfaktoren δ bzw. ϵ, z.B. im Sinne eines verringerten Rekruitment der beteiligten Neuronenpopulationen.

2.4 Allgemeine Bemerkungen zu den neuronalen Übertragungsfaktoren und doppelt negativ rückgekoppelten Schleifen

Die analytische Behandlung des eindimensionalen Burstgenerators nach Scudder zeigt deutlich die wichtige Rolle, die eine doppelt negativ rückgekoppelte Schleife in dem Systemverhalten spielt. Dies soll an dieser Stelle zu einigen Bemerkungen über die Wahl von Gewichtsfaktoren in neuronalen Netzen anregen. Ein hoher positiver Verstärkungsfaktor, wie er oft in solchen Modellen angetroffen wird [Scu88, Mos94], von bspw. 8-10 impliziert, daß eine Neuronenpopulation auf jeden eingehenden Impuls entsprechend 8-10 mal feuert und das annähernd linear über einen Frequenzbereich von 0-500 Hz. Dies läßt sich in großen Neuronenverbänden durch eine kaskadenförmige Verschaltung erreichen, indem ein eingehender Neuronenimpuls bei mehreren Ausgangsneuronen einen weiteren Impuls auslöst. In kleinen Neuronenverbänden sind solche Mechanismen u.U. nicht vorhanden. Hier sind für Verstärkungsfaktoren größer als 1 u.U. nichtlineare Mechanismen, wie z.B. die Periodenverdopplung (z.B. [Sch89]) verantwortlich, die jedoch sicherlich keine höheren Verstärkungsfaktoren ermöglichen. Eine Hintereinanderschaltung mehrerer positiv verstärkender Neurone, als Ausweg zu hohen Verstärkungsfaktoren, führt zu entsprechend längeren Delays und stärkeren Nichtlinearitäten. Ganz im Gegenteil dazu stehen großen negativen Faktoren nichts im Wege. Negative Faktoren bedeuten, daß ein inhibitorischer Puls die Übertragung mehrerer exitatorischer Pulse verhindert, d.h. daß nun entsprechend mehr exitatorische Eingangspulse innerhalb eines bestimmten Zeitintervalls notwendig sind, um einen Ausgangspuls auszulösen. Solche Synapsen wären z.B. gut axonnah am Körper der Nervenzelle plaziert. Zwei hintereinandergeschaltete negative Verstärkungsfaktoren ergeben eine positive Verstärkung bei einem tolerierbaren Delay nur zweier Neuronen, so daß möglicherweise diese Anordnung zum Erreichen hoher positiver Verstärkungsfaktoren eine große Rolle in kleinen Neuronenverbänden im ZNS spielen könnte. Auf jeden Fall tritt eine solche Schleife, wie im vorigen Abschnitt gezeigt, im Modell des Burstgenerators nach Scudder auf. Urteilt man allein an Hand der Signalcharakteristik, die sich im analysierten Modell des Burstgenerators nach Scudder findet, so könnten sich solche doppelt negativ rückgekoppelte Schleifen überall dort finden, wo Neuronen plötzlich aus einer langsam ansteigenden Grundaktivität heraus einen steil ansteigenden Burst entwickeln. Dies findet sich z.B. im frontalen Augenfeld [BG85] oder eben in der paramedianen Formatio reticularis des Hirnstamms [MSHW91].

Kapitel 3

Methoden

In diesem Kapitel werden die Experimente beschrieben, die im Rahmen dieser Arbeit gemacht wurden. In einem ersten Experiment wurden dabei die Eigenschaften eines kreisförmigen Smooth Pursuits und der intermittierend auftretenden Sakkaden untersucht. In einem zweiten Experiment ging es um die Eigenschaften der Augenbewegung, die erfolgten, wenn aus einem zirkulären Pursuit heraus ein vorgegebenes stationäres Ziel angeblickt werden sollte. Diese Bewegung wurde hinsichtlich des zunächst erfolgenden Pursuits und der anschließenden Reaktionssakkade untersucht.

3.1 Versuchspersonen

In den im weiteren beschriebenen Versuchen nahmen 4 Probanden im Alter von 27, 28, 33 und 40 Jahren teil. Alle besaßen eine beidseitige volle Sehkraft und keine bekannten okulomotorischen Krankheiten. Die Versuchsperson 3 nahm nicht am Experiment I zur Untersuchung der Eigenschaften unwillkürlicher Sakkaden teil, so daß an diesem Experiment nur drei Versuchspersonen vermessen werden konnten.

3.2 Beschreibung des Versuchsaufbaus

Die Probanden saßen ca. 50 cm entfernt vor einer $60 \times 60\text{cm}^2$ großen, homogen eingetrübten Milchglasscheibe, die keine weiteren Strukturen aufwies. Auf diese Scheibe wurde mit Hilfe eines 1 mW HeNe-Lasergalvanometer (General Scanning GmbH, München) von hinten ein roter Punkt mit einem Durchmesser von etwa 1 mm projiziert. Dieses Lasergalvanometer wurde durch einen Computer mit einer Frequenz von 1000 Hz angesteuert. Ebenfalls von hinten wurde die Mattscheibe zusätzlich aus einer Entfernung von 60 cm mit einer Glühlampe, die unter einer Milchglaskugel befestigt war, mit einer Leistung von 0.6 W beleuchtet. Der sonstige Raum war abgedunkelt.
Die Probanden saßen so, daß sie mit beiden Augen geradeausschauend genau auf den Mittelpunkt der Laserprojektion blickten und in alle Richtungen einen projizierten Kreis mit einem Radius von 12^o (Blickwinkel) bequem durch das Augenmeßsystem der Firma

Ober sehen konnten. Der Kopf der Probanden wurde mit einer Beißplatte fixiert.
Der Kreis, auf dem alle Zielbewegungen abliefen, gab mit seinem Mittelpunkt die zentrale Sehachse vor und wurde um diese vom Probanden aus, wie in Abb. 3.1 gezeigt, in Grad eingeteilt.

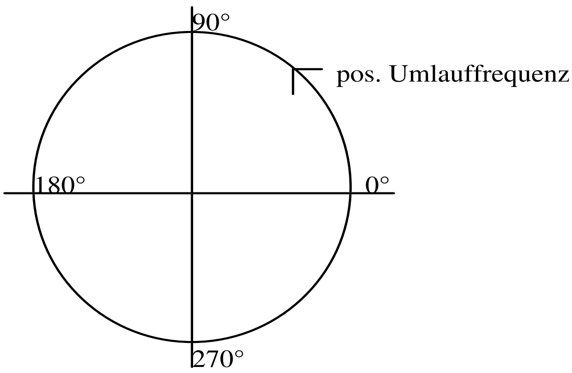


Abbildung 3.1: Darstellung der Winkelangaben [^{o} (Kreiswinkel)] im Kreis vom Probanden aus gesehen, auf dem die Zielpunkte im weiteren präsentiert wurden.

Es wird demnach sowohl der Blickwinkel wie auch der Kreiswinkel in [^{o}] angegeben. Dabei ist die Beziehung zwischen beiden, daß der Umfang des 12^o-Kreises einen Blickwinkel von $2\pi * 12^o = 75.398^o$ mißt.

3.2.1 Die verwendeten Augenmeßsysteme

Die wesentlichen Messungen der Augenpositionen in dieser Arbeit wurden mit dem **Infrarotmeßsystem** der Firma **Ober** (Schweden) namens Ober2 durchgeführt. Dieses System mißt die Augenposition anhand der Reflektion infraroten Lichts, das von ihm selbst mittels infrarot-LEDs ausgestrahlt wird, die je nach Stellung des Augapfels, insbesondere der Iris, variiert.
Die Vorteile dieses Augenmeßsystems liegen in seiner einfachen Handhabbarkeit, der Fähigkeit gleichzeitig zweidimensionale Aufnahmen von beiden Augen zu machen und in der Tatsache, daß eine Versuchsperson es über einen längeren Zeitraum tragen kann (>1h).
Seine Nachteile finden sich in seiner systembedingten Anfälligkeit gegenüber Störungen wie Zwinkern, Verrutschen, Änderungen des Irisdurchmessers und möglicherweise thermisch bedingten Drifts bei längeren (> 1 min) Aufnahmen. Ferner liegen bei einer Aufnahme die Achsen für horizontale und vertikale Augenbewegungen nicht senkrecht aufeinander, so daß die zweidimensionalen Meßdaten vor der weiteren Verwendung erst geeignet transformiert werden müssen (s.u.). Außerdem war keine Echtzeitkontrolle der gewonnenen Daten möglich, so daß einige Aufnahmen später auf grund von Augenzwinkern nicht verwendet werden konnten.

Die zeitliche Auflösung betrug 4 ms, d.h. die Meßfrequenz betrug 250 Hz. Die räumliche Auflösung wurde durch den 12-Bit Analog-/Digitalwandler vorgegeben, der einen Meßbereich von 0-4095 auf beiden Kanälen bot. Nach Setzen eines Meßfensters umfaßte der Wertebereich bei den Aufnahmen bei $\pm 12^o$ etwa 2000. D.h. das formale Auflösungsvermögen lag bei etwa 0.01^o. Der absolute Fehler des Gerätes während einer Messung wurde nach einer Transformation der Meßdaten (s.u.) auf etwa 0.5^o abgeschätzt.

Um die Genauigkeit und Leistungsfähigkeit des Ober-Systems abzuschätzen, wurde eine Kontrollmessung mit einem **elektromagnetischen System** der Firma **Skalar** gemacht. Dieses System mißt die Augenposition mittels einer Kontaktlinse, in die eine konzentrische Spule eingelassen ist und in die durch zwei orthogonale, extern erzeugte elektromagnetische Wechselfelder zwei Wechselspannungen erzeugt werden, deren Betrag dem Cosinus des jeweiligen Winkels zwischen dem Feld und der Spule proportional ist. Diese Daten wurden mit einem CED-System mit einer Auflösung von 12 Bit (0..4095) und einer Frequenz von 500 Hz aufgezeichnet.

Die Vorteile dieses Systems liegen in seiner sehr guten absoluten Genauigkeit ($< 0.1^o$), seiner hohen zeitlichen Auflösung und seinem besseren Signal-Rauschverhältnis (s.u.).
Seine Nachteile liegen in der komplexeren Bedienung, den notwendigen Kenntnissen bei der Applikation der Kontaktlinse, dem Eingesperrtsein in den Kasten, der durch die externen Spulen vorgegeben wird, sowie der Tragehöchstzeit von 1/2 Stunde.

3.2.2 Abschätzung der Beleuchtungsstärke während des Versuchs

Im folgenden wird die Beleuchtungsstärke der Mattscheibe abgeschätzt. Die Glühlampe hinter der Mattscheibe hatte ein Leistung von 0.6 Watt bei einer Betriebsspannung von 6 Volt. Damit läßt sich der von der Glühlampe ausgehende Lichtstrom F_G (bewertete Lichtleistung) in Tabellen als etwa 17 lm nachschlagen ([Sch80]). Das ergibt eine Lichtstärke I_G der Glühlampe von

$$I_G = \frac{F_G}{4\pi} = 1.35 \text{ cd [lm/sr]} \tag{3.1}$$

Daraus folgt als Beleuchtungsstärke E_M an der Mattscheibe:

$$E_M = \frac{I_G}{r^2} = \frac{1.353 \text{ cd}}{(0.6 \text{ m})^2} = 3.76 \text{ lx [lm/m}^2\text{]} \tag{3.2}$$

D.h. die Mattscheibe wird durch einen Lichtstrom F_M von etwa

$$F_M = 3.76 \text{ lx} * (0.6 \text{ m})^2 = 1.35 \text{ lm} \tag{3.3}$$

ausgeleuchtet. Unter der Annahme, daß der Lichtstrom an der Mattscheibe um ca 50% geschwächt und dann in alle Richtungen (d.h. auch nach hinten) gestreut wird, errechnet sich als Leuchtdichte der Mattscheibe L_M aus ihrer Lichtstärke I_M:

$$I_M = 0.5\,\frac{1.35\ \mathrm{lm}}{4\pi} = 0.05\ \mathrm{cd} \tag{3.4}$$

$$L_M = \frac{I_M}{\text{Abstrahlfläche}} = \frac{0.05\ \mathrm{cd}}{(0.6\ \mathrm{m})^2} = 0.15\ \mathrm{cd/m^2} \tag{3.5}$$

3.2.3 Synchronisation

Die Messung selbst verlief asynchron, d.h. die Ansteuerung des Lasers für die Generierung des Stimulus und die Aufzeichnung der Meßdaten durch das Ober2system wurde durch jeweils eigene Zeitgeber getaktet. Die Verbindung zwischen der Laseransteuerung, die den Versuchsablauf bestimmte, und dem messenden Ober2system bestand aus 2 Leitungen:

Mstat: zeigt den Meßstatus des Ober2systems an. Hi : Ober mißt, Low : Ober hält an.

Trigger: damit gibt die Lasersteuerung dem Obersystem den Meßstatus vor. Hi : Ober soll messen, Low : Ober soll anhalten.

Der Ablauf des Zusammenspiels zwischen dem Rechner der Laseransteuerung und dem Ober2system wurde durch die Besonderheiten des letzteren bestimmt. Dieses startete jede Messung mit dem Setzten eines Meßfensters um die zu diesem Zeitpunkt vorhandene Augenstellung. Dadurch wurde der Beginn der Messung nach Triggerung um ca. 20 ms verzögert. Eine weitere Besonderheit war, daß der Beginn der Bewegung des Lasers nicht gleich dem Beginn der eigentlichen Messung war. Dieser hing von den einzelnen Bedingungen des Experiments ab (s.u.) und erfolgte u.U. erst bis zu 10 Sekunden nach dem Anlaufen des Ziels.

Das Zusammenspiel funktionierte demnach folgendermaßen: Der Computer der Laseransteuerung (486, 33Mhz) triggerte durch Hi-setzen des Trigger-Signals das Ober2-system ganz zu Beginn des Versuchs, während der Proband in die Mitte des Bildschirms schaute. Daraufhin setzte das Ober2system innerhalb von etwa 20 ms ein Meßfenster um dieses Blickzentrum. War es damit fertig, signalisierte es auf der Mstat-Leitung, daß es nun in den Meßstatus überging. Daraufhin wurde die Messung durch Low-setzen des Triggersignals durch den Steuerrechner sofort angehalten und erst wieder zu Beginn der eigentlichen Messung mit einem Hi-setzen des Triggersignals gestartet.

Für eine Meßdauer von 10 s ergab sich bei einer Ansteuerfrequenz des Lasers von 1000 Hz eine Differenz der Meßdauer zwischen Obersystem und Steuerrechner von 4 ms, wovon 1 ms mit dem ersten Anhalten und 2 ms durch das neuerliche Starten verloren gingen. Bei einer Meßfrequenz des Obersystems von 250 Hz bedeutete das bei einem Meßfile von entsprechend 2500 Punkten eine Differenz von einem Meßpunkt. Diese Verzögerungen wurden in der weiteren Auswertung nicht berücksichtigt.

3.2.4 Räumliche Verzerrungen des Lasers

Um die Verzerrungen durch den Laser möglichst klein zu halten, wurde dieser vor den Messungen mittels eines an der Rückseite der Mattscheibe vorübergehend angebrachten Planspiegels so justiert, daß der Laserstrahl innerhalb einer Fehlergrenze von 3.5 mm auf sich selbst zurückgeworfen wurde, bei einem Abstand des Lasers zur Mattscheibe von etwa 1 m. Dies entspricht einer Abweichung des Laserstrahls in der Nullposition vom rechten Winkel bezüglich der Mattscheibe von etwa 0.1^o.

Die sich ergebenden Verzerrungen der Versuchsanordnung wurden mittels einer 5 x 5 Punktematrix untersucht. Alle Angaben wurden in cm auf der Mattscheibe gemessen, wobei der Laser maximal angesteuert wurde, d.h. der Wertebereich der Ansteuerung betrug sowohl in x- wie auch in y- Richtung zwischen 0..4095, was einem 12 Bit Digital-/Analogwandler entspricht. Das Ergebnis wird in Abb. 3.2 dargestellt.

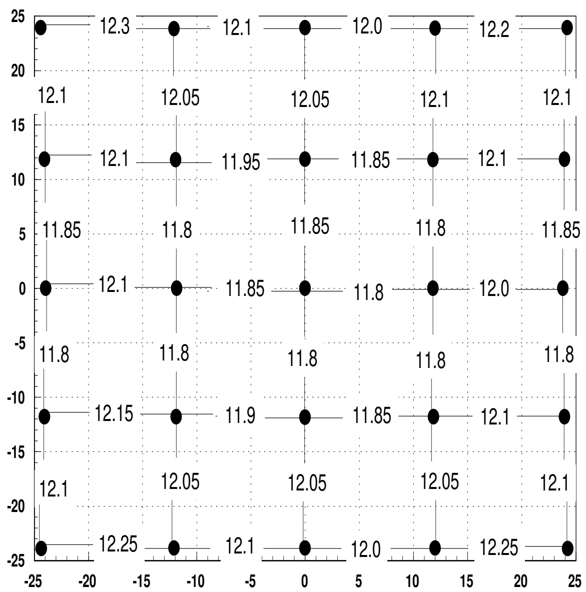


Abbildung 3.2: Zweidimensionale Darstellung der Isotropiewerte der Laseransteuerung. Alle Angaben in cm.

Zweidimensional ergaben sich nach außen in die Ecken leicht zipflig ausgezogene Verzerrungen. Die folgenden Messungen für die Experimente dieser Arbeit wurden mit einem maximalen Öffnungswinkel von 12^o betrieben, was bei einem Abstand der Versuchsperson von der Mattscheibe von 55 cm etwa 11.7 cm auf der Mattscheibe entsprach. Im inneren Quadrat, wo die Messungen stattfanden, betrug die Anisotropie weniger als

0.1/11.8, d.h. weniger als 1% oder 0.1^o für die Versuchsperson. Diese Verzerrungen wurden im weiteren nicht berücksichtigt.

3.3 Beschreibung der Experimente

3.3.1 Experiment I: Untersuchung intermittierend auftretender Sakkaden bei ausschließlich glatter Zielbewegung.

Die Aufgabe dieses Experimentes war, einem Zielpunkt mit den Augen zu folgen, der sich mit einer konstanten Geschwindigkeit auf einem (auf der Mattscheibe nicht dargestellten) Kreis mit einem Durchmesser von 12^o (vom Probanden aus gesehen) auf der Mattscheibe bewegte. Dabei wurden Kreisfrequenzen von ±0.2, ±0.3, ±0.5 und ±0.8 Hz verwendet, was einer Umlaufzeit von 5, 3.33, 2 und 1.25 Sekunden entsprach.

Der genaue Ablauf des Experiments war dann folgender: das Ziel erschien zunächst in der Mitte des Blickfeldes. Während der Proband dorthin schaute, setzte das Ober2system sein Meßfenster. Anschließend sprang das Ziel von der Mitte aus entweder nach rechts (bei positiver Umlauffrequenz) oder nach links (bei negativer Umlauffrequenz) mit dem vorgegebenen Blickwinkel von 12^o und beschleunigte im ersten Viertelkreis bis zum Erreichen der 90^o-Marke für die niedrigen Umlauffrequenzen von ±0.2 und ±0.3 Hz auf die entsprechende Geschwindigkeit. Eine positive Umlauffrequenz um den Blickmittelpunkt bedeutete, daß der Punkt sich vom Probanden aus gegen den Uhrzeigersinn bewegte, eine negative entsprechend im Uhrzeigersinn (siehe auch Abb. 3.1).
Die Messung begann dann oben in der 90^o-Position sowohl für positive als auch für negative Umlauffrequenzen. Der erste volle Kreis der Messung wurde später zur Entzerrung der Meßdaten verwendet (s.u.). Für die schnelleren Umlauffrequenzen wurde zunächst nur bis auf ±0.2 Hz beschleunigt und ein voller Kreis in dieser Geschwindigkeit durchfahren. Dieser Kreis diente später zur Entzerrung der Meßdaten. Beim erneuten Erreichen der 90^o-Marke wurde dann ohne Übergang die schnellere Umlauffrequenz vorgegeben. Der anschließende erste volle Kreis der schnelleren Umlauffrequenz wurde im weiteren nicht für die Auswertung verwendet.
Jede Messung wurde, um eventuelle Drifts möglichst zu vermeiden, auf etwa 15 Sekunden begrenzt. Die sich daraus ergebende Anzahl der zu verwertenden Kreisdurchläufe für jede Meßfrequenz läßt sich aus Tab. 3.1 ersehen. Tab. 3.2 zeigt die Anzahl der tatsächlich in die weitere Auswertung eingeflossenen Versuche für alle 3 Probanden und alle experimentellen Bedingungen.
Für den Zusammenhang zwischen der Umlauffrequenz des Laserpunktes auf der Kreisbahn und der tangentialen Winkelgeschwindigkeit für das folgende Auge ergibt sich bei einem Öffnungswinkel von 12^o:

$$\text{Winkelgeschwindigkeit} = 2\pi * \text{Umlauffrequenz} * \text{Öffnungswinkel} \tag{3.6}$$

Umlauf-frequenz [Kreise/s]	Winkelge-schwindig-keit [^{o}/s]	Meßdauer [s]	Anzahl der verwertbaren vollen Kreise	Anzahl der Experimente	Gesamtzahl der verwertbaren Kreise
0.2	15.08	15.1	3	70	210
0.3	22.62	13.5	4	40	160
0.5	37.7	17.1	5	14	70
0.8	60.31	16.4	8	10	80

Tabelle 3.1: Daten zum Experiment I, das intermittierend auftretende Sakkaden in der Smooth-Pursuit-Bewegung untersuchen soll.

Proband	-0.2 Hz	-0.3 Hz	-0.5 Hz	-0.8 Hz	+0.2 Hz	+0.3 Hz	+0.5 Hz	+0.8 Hz
1	56	40	14	10	67	38	15	10
2	19	40	14	10	19	37	13	10
4	70	40	14	10	68	40	13	10

Tabelle 3.2: Anzahl der tatsächlich verwendeten Versuchsfiles für alle Probanden und Bedingungen des Experimentes I. Bei den ±0.2 Hz Versuchen wurden bei Proband 2 nur jeweils 22 Versuche durchgeführt, bei dem -0.2 Hz Versuch von Proband 1 nur 60 statt 70. Alle anderen Abweichungen beruhen auf den weiter unten aufgeführten Ausschlußkriterien wie z.B. zu großen Fehlerwerten nach erfolgter Transformation (s.u.).

3.3.2 Experiment II: Untersuchung großer Willkürsakkaden aus einer glatten Folgebewegung heraus

In diesem Experiment sollte die Reaktion des Auges unter der Bedingung untersucht werden, daß aus einem zirkulären Pursuit heraus eine zielgesteuerte Sakkade gemacht wurde. Dabei ging es zum einen um die Eigenschaften des bis zur Reaktionszeit andauernden Smooth Pursuits, der nun ohne entsprechenden Stimulus weiterlief. Zum anderen waren die Eigenschaften der Reaktionssakkade selbst von Interesse. Dazu wurden 2 verschiedene Paradigmen verwendet:

±0.2 und ±0.5 Hz - Bedingung Wie in der Abb. 3.3 gezeigt, startete jeder Versuch mit dem Erscheinen des Zielpunktes in der Mitte des Blickfeldes, woraufhin das Obersystem das Meßfenster setzte. Anschließend sprang der Laser von der Mitte aus entweder nach rechts (bei positive Umlauffrequenz) oder nach links (bei negative Umlauffrequenz) in dem vorgegebenen Blickwinkel von 12^o und beschleunigte im ersten Viertelkreis, bis zum Erreichen der 90^o-Marke auf die vorgegebene Umlauffrequenz. Eine positive Umlauffrequenz um den Blickmittelpunkt bedeutete vom Probanden aus gesehen eine Bewegung gegen den Uhrzeigersinn, eine negative entsprechend in die andere Richtung. Dann wurden randomisiert 1 - 3 vollständige Kreise durchlaufen. Die Messung begann sowohl für positive als auch für negative Umlauffrequenzen, wenn das Ziel die 90^o-Marke zum vorletzten Mal erreicht hatte. Der nächste dann folgende volle Kreis wurde zur späteren Entzerrung der Meßdaten verwendet. Anschließend wurde der Kreisbogen bis zum Absprungwinkel durchlaufen, von wo aus der Punkt in den Ansprungwinkel sprang und dort für 1 Sekunden gezeigt wurde. Es wurden nur Sprünge durch den Kreismittelpunkt durchgeführt, ausgehend von den Absprungpositionen 0^o, 45^o, 90^o,..., 270^o und 315^o, d.h. jeder Sprung maß einen visuellen Winkel von 24^o. Die Reihenfolge dabei war pseudorandomisiert. Eine einzelne Messung dauerte maximal 11, ein einzelner Durchlauf zwischen 20-40 Sekunden. Jeder Sprung wurde 8 mal ausgeführt.

Ruhe - Bedingung (R) Alle Zielpositionen waren mit den Ab- und Ansprungpositionen aus den ± 0.2 und ± 0.5 Hz - Bedingungen identisch, d.h. gleichmäßig auf einem Kreis von 12^o Radius auf den Positionen 0^o, 45^o, 90^o,..., 270^o und 315^o verteilt. Nach dem initialen Erscheinen des Zielpunktes im Zentrum des Blickfeldes zum Setzten des Meßfensters wurden einzelne Zielpunkte mit einer pseudorandomisierten Dauer zwischen 0.8 - 1.2 Sekunden präsentiert. Diese Zielpunkte waren in konsekutive Paare aufgeteilt, so daß jeder zweite Zielsprung durch den Mittelpunkt des Kreises ging und somit einem Sprung in den ± 0.2 und ± 0.5 Hz - Bedingungen entsprach. Jeder Sprung wurde 16 mal ausgeführt.

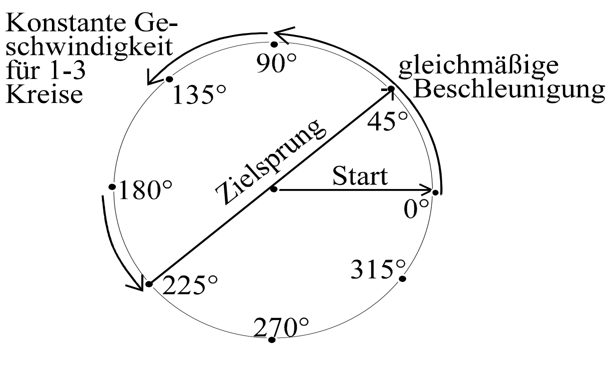


Abbildung 3.3: Darstellung des Versuchsablaufs für ein Ziel mit positiver Umlauffrequenz. Mit negativer Umlauffrequenz würde das Ziel zuerst mit einer Amplitude von 12^o nach links springen und in die entgegengesetzte Richtung laufen.

Zur Abschätzung der Genauigkeit des Obersystems wurde ein Teil des +0.2 Hz-Experiments mit jeweils 4 Sprüngen ab 0^o, 90^o, 180^o, 270^o mit den elektromagnetischen Induktionsspulen des Coil-Systems mit der Versuchsperson 2 wiederholt und dabei ihr rechtes Auge abgeleitet (s. Abb. 3.8).

3.4 Die weitere Datenaufbereitung

Die mit dem Ober2system gemessenen Daten mußten in mehreren Schritten aufbereitet werden. Zunächst mußten sie zeitlich gefiltert werden, wozu die Bestimmung der obersten Nutzfrequenz erforderlich war. Anschließend war es notwendig, die beiden Kanäle für die Aufnahme der horizontalen und der vertikalen Augenbewegungen zu entzerren. Dies geschah mittels einer affinen Transformation.

3.4.1 Filterung der Daten

Formalismus

Die gemessenen Daten mußten insbesondere zur Bestimmung der Geschwindigkeit und der Beschleunigung zeitlich gefiltert werden. Dies geschah mittels der schnellen Fouriertransformation nach folgendem Algorithmus:

1. Berechne die komplexe Fouriertransformierte **F** des Messignals.

2. Multipliziere jeden Fourierkoeffizienten, dessen zugehörige Frequenz ν_{koeff} größer als eine vorgegebene Grenzfrequenz ν_{grenz} ist, mit folgendem Faktor f:
   a : vorgegebener Dämpfungsfaktor

   $$f = a^{\frac{\nu_{\mathrm{koeff}}}{\nu_{\mathrm{grenz}}}-1} \tag{3.7}$$

   d.h. ab der Grenzfrequenz ν_{grenz} findet eine exponentielle Dämpfung mit dem Faktor a statt. Frequenzen mit ν_{grenz} werden um den Faktor 1, Frequenzen mit $2\nu_{\mathrm{grenz}}$ werden um den Faktor a gedämpft, usw.

3. Transformiere wieder zurück.

Die Grenzfrequenz wurde für die Augendaten durch eine Restanalyse bestimmt (siehe [Win90]), d.h. es wurde die Residualfunktion $R(\nu_{\mathrm{grenz}})$ zwischen dem gemessenen und dem gefilterten Signal für mehrere Filterfrequenzen bestimmt:

$$R(\nu_{\mathrm{grenz}}) = \sqrt{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}(x_i - \hat{x}_i)^2} \tag{3.8}$$

wobei	x_i	:	Rohdaten am i-ten Meßpunkt.
	$\hat{x}_i$	:	Gefilterte Daten am i-ten Meßpunkt.

Wird mit einer Frequenz gefiltert, die weit unter der größten Nutzfrequenz des Signals liegt, dann wird der Fehler entsprechend groß. Filtert man dagegen mit Frequenzen, die weit oberhalb der größten Nutzfrequenz liegen, so übernimmt man unnötig viel hochfrequentes Rauschen. Der Fehler eines perfekten Tiefpasses nimmt dann linear ab, bis er bei der halben Samplefrequenz Null erreicht. D.h. mit der Wahl der Grenzfrequenz geht man immer einen Kompromiß zwischen einer möglichst hohen Nutzfrequenz und möglichst wenig Rauschen ein. Dieses Problem wird durch das Wienersche Optimalfilter [Unb93] gelöst. Man erhält damit die Grenzfrequenz ν_{opt} eines perfekten Tiefpasses, indem man den durch das Rauschen bestimmten geraden Abschnitt der Residualfunktion R bis auf die Y-Achse extrapoliert und dann die Grenzfrequenz so wählt, daß deren Residuum gerade diesem Achsenabschnitt entspricht, wie es in Abb. 3.4 dargestellt wird.

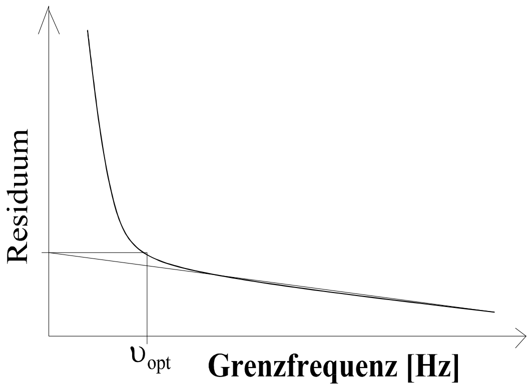


Abbildung 3.4: Bestimmung der Grenzfrequenz eines Wienerschen Optimalfilters.

Reale Daten

Das oben beschriebene Verfahren zur Bestimmung der Grenzfrequenz eines Tiefpaßfilters gilt streng genommen nur für ideale Tiefpaßfilter, die alle Signale mit einer höheren Frequenz als der Grenzfrequenz komplett eliminieren. Ein solches Filter, das einer Stufenfunktion im Frequenzraum entspricht, führt jedoch zu starken Oszillationen im Ortsraum, wie es in Abb 3.6 veranschaulicht wird. Es ist deshalb wünschenswert, Filter mit einer endlichen Flankensteilheit zu verwenden. Da diese immer weniger Signal eliminieren, als das Stufenfilter gleicher Grenzfrequenz, ist das Residuum immer kleiner als das des Stufenfilters. Ein solcher Vergleich ist in Abb. 3.5 für einen mit dem Coilsystem gemessenen Datensatz dargestellt.

Als Flankensteilheit wurde ein Faktor 5/Oktave gewählt. Zur Wahl der Grenzfrequenz dieses Filters wurde zunächst die Grenzfrequenz des Stufenfilters mit dem zugehörigen auf die Y-Achse extrapolierten Residuum R_W nach dem Winterschen Verfahren bestimmt. Als Grenzfrequenz wurde dann diejenige Frequenz gewählt, bei der das Residuum gleich dem auf die Y-Achse extrapolierten Residuum R_W des Stufenfilters war.

Zur Bestimmung der Grenzfrequenzen wurden die in Tabelle 3.3 beschriebenen Datensätze des rechten Auges ausgewertet. Die sich aus diesen Datensätzen nach dem eben beschriebenen Verfahren für das Stufenfilter als Angabe der tatsächlichen oberen Nutzfrequenz sowie für das 5/Oktave-Filter ergebenden Grenzfrequenzen sind ebenfalls in Tab. 3.3 angegeben.

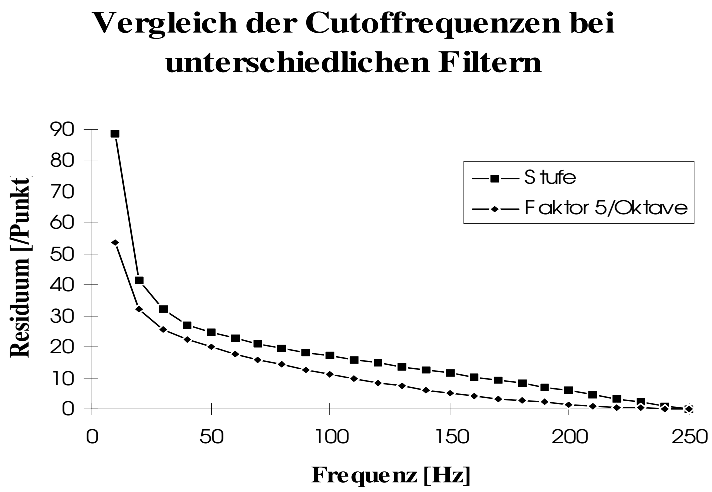


Abbildung 3.5: Darstellung der Residuen zur Bestimmung der Grenzfrequenz der Augendaten für einen Datensatz, der mit dem elektromagnetischen Coil-System erhoben wurde. Es werden zwei verschiedene Filtertypen miteinander verglichen: 1.) einfaches Stufenfilter im Frequenzraum (idealer Tiefpaß) und 2.) ein Filter mit einer Flankensteilheit von 5/Oktave. Man beachte, daß der lineare Zusammenhang zwischen dem Residuum und der Grenzfrequenz nur für die mit dem Stufenfilter gefilterten Daten bis etwa 50 Hz gilt. Damit kann das in Abb. 3.4 gezeigte Verfahren zur Bestimmung der Grenzfrequenz nur auf das Stufenfilter angewendet werden.

Die Daten des linken Auges waren für das Ober2system entsprechend. Man sieht, daß die Grenzfrequenzen, die sich für die Coildaten ergeben, zwischen den einzelnen Messungen sehr gut übereinstimmen, da die Standardabweichung bei 16 Messungen dort nur etwa 1^o beträgt. Die Aufnahmequalität des Ober2systems schwankte demgegenüber deutlich stärker.

In Abb 3.6 wird die Filterung eines Rechtecksignals mit den beiden Filtertypen 40 Hz, Stufe und 26 Hz mit Faktor 5/Oktave graphisch dargestellt. Ersteres führt zu einem Überschwingen von 17.6 % bei einer Anstiegssteilheit von 15 ms, letzteres zu einem Überschwingen von 11.0 % bei einer Anstiegssteilheit von 17 ms. Die Grenzfrequenz für das 5/Oktave-Filter, mit dem alle weiteren Datensätze verarbeitet wurden, wurde damit auf 26 Hz festgelegt.

Versuchsbedingung	Grenzfrequenz	
	Stufenfilter	5/Oktave-Filter
Alle Coil-Daten (16 Versuche) der Versuchsperson 2, die der +0.2 Hz-Bedingung des Experiments II entsprechen.	37.25±1.03 Hz	25.25±1.84 Hz
16 entsprechende Versuche der +0.2 Hz-Bedingung des Experimentes II derselben Person, jedoch mit dem Obersystem aufgenommen.	37.78±6.98 Hz	24.79±4.73 Hz
16 Versuche der Ruhe-Bedingung aus Experiment II der Versuchsperson 4.	31.11±2.91 Hz	22.83±2.49 Hz
Eine Auswahl von je 4 Vesuchen der Versuchsperson 4 aus den Bedingungen ±0.2 Hz und ±0.5 Hz von Experiment II.	34.24±10.3 Hz	23.83±7.01 Hz

Tabelle 3.3: Beschreibung der verschiedenen Datensätze des rechten Auges, die für die Bestimmung der Grenzfrequenz der Filterung verwendet wurden und Angabe der Grenzfrequenzen für das Stufenfilter und das 5/Oktave-Filter.

3.4.2 Datenkorrektur

Allgemeine Problematik

Das Augenmeßsystem der Firma Ober, das durch Reflektion von infraroter Strahlung die Position des Auges mißt, liefert nicht von vorneherein die unabhängigen, orthogonalen XY- Koordinaten des Auges. Stattdessen hängt sowohl die X- von der Y- Koordinate , wie auch umgekehrt die Y- von der X- Koordinate ab. Mathematisch formuliert bedeutet das, daß die beiden Basisvektoren, die die X- bzw. die Y- Richtung repräsentieren, nicht senkrecht aufeinander stehen. Mit einer linearen Transformation, die das „schiefe“ Koordinatensystem auf ein orthogonales abbildet, kann man die Daten in erster Näherung entzerren und die Unabhängigkeit der Koordinaten herstellen. Hinzu kommt, daß die entsprechenden Basisvektoren von Messung zu Messung unterschiedlich zueinander liegen, je nach Proband oder auch je nach Sitz der Brille. Eine einmalige Bestimmung der erforderlichen Transformationsparameter für alle weiteren Messungen ist daher nicht möglich. Es mußte vielmehr ein Verfahren gefunden werden, das es gestattete, aus den Meßdaten selbst die Parameter für die oben beschriebene lineare Transformation zu finden.

Dazu wurde angenommen, daß die Probanden während eines langsamen Pursuit dem Ziel mit einem verschwindenden mittleren Fehler folgen können. In der Tat wurde von Collewijn und Taminga [CT84] die Fähigkeit nachgewiesen, gerade kreisförmige Pursuitbewegung mit einem Gain von nahezu 1 und einer von 0 ununterscheidbaren

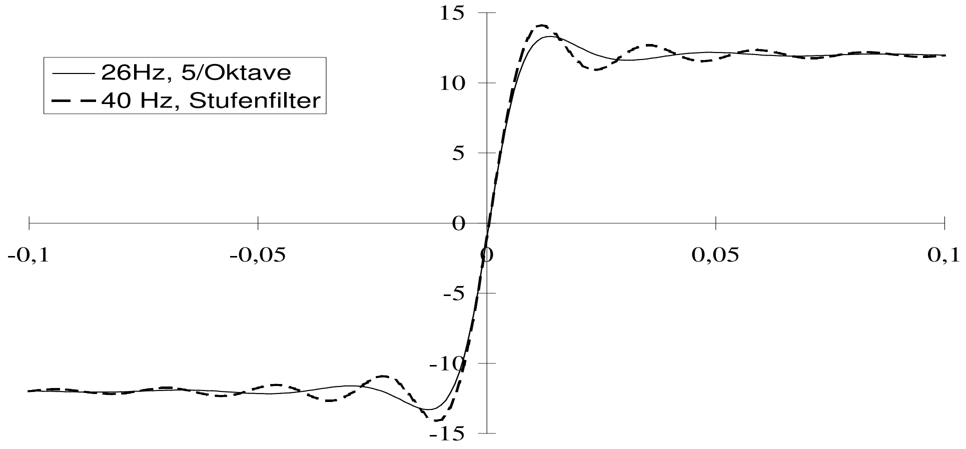


Abbildung 3.6: Darstellung einer gefilterten Rechteckflanke der Amplitude $\pm 12^o$ einerseits mit einem Stufenfilter mit einer Grenzfrequenz von 40 Hz und andererseits mit einem Faktor 5/Oktave - Filter mit einer Grenzfrequenz von 26 Hz.

Phasenverschiebung auszuführen.

Zur Überprüfung der Validität der transformierten Daten wurde für die bei der Berechnung der Transformationsparameter verwendeten Meßpunkte der mittlere Fehler zu den geforderten Sollwerten, d.h. den Zielkoordinaten, bestimmt (s. Tab. 3.4).

Die affine Transformation

Die gesuchte affine Transformation setzt sich zusammen aus einer Nullpunktsverschiebung **O** und einer linearen Transformation T.

Es seien $\mathbf{a}, \mathbf{b}, \mathbf{A}, \mathbf{B}, \mathbf{O} \in \mathcal{R}^{\mathbf{2}}$. **A**, **B** seien die orthonormalen Basisvektoren (d.h. orthogonal und von der Länge 1) des Koordinatensystems des Obersystems. **a**, **b** seien die Basisvektoren, die den gemessenen vertikalen und horizontalen Augenbewegungen entsprechen, **O** der Ursprung des Koordinatensystems $(\mathbf{a}, \mathbf{b})$. Damit gilt bzgl. der jeweiligen Basis $(\mathbf{a}, \mathbf{b})$ und $(\mathbf{A}, \mathbf{B})$:

$$\begin{aligned} \mathbf{a} = (1,0)_{ab} = (a_1, a_2)_{AB}, \qquad & \mathbf{b} = (0,1)_{ab} = (b_1, b_2)_{AB} \\ \mathbf{A} = (1,0)_{AB}, \qquad & \mathbf{B} = (0,1)_{AB} \end{aligned} \tag{3.9}$$

Dies wird in Abb. 3.7 dargestellt.

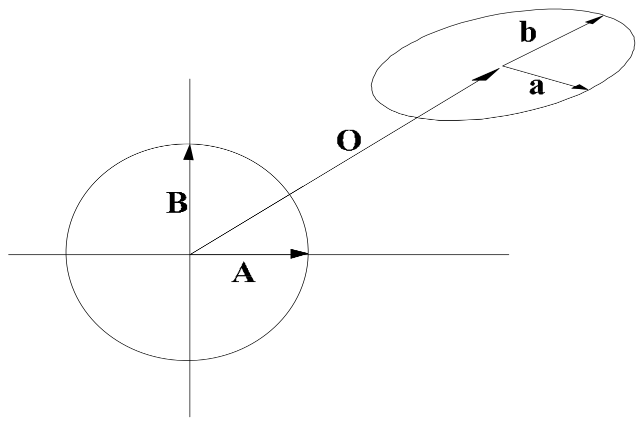


Abbildung 3.7: Darstellung der Beziehung zwischen den gemessenen Daten, die hier durch eine Ellipse repräsentiert werden und den transformierten Daten, die durch den Kreis um den Nullpunkt dargestellt werden.

Gesucht ist nun zunächst die lineare Transformation T von $(\mathbf{a}, \mathbf{b}) \rightarrow (\mathbf{A}, \mathbf{B})$, die sich, wie man leicht nachrechnen kann, ergibt zu:

$$T = \begin{pmatrix} a_1 & b_1 \\ a_2 & b_2 \end{pmatrix} \tag{3.10}$$

Als Transformationsformel für die Meßwerte $(x, y)_{AB}$ des Ober2systems auf orthogonale $(x, y)_{ab}$-Werte der Augenbewegung erhält man damit unter zusätzlicher Berücksichtigung der Nullpunktsverschiebung $\mathbf{O}$:

$$(x, y)_{ab} = T^{-1} \left((x, y)_{AB} - \mathbf{O}_{AB} \right) \tag{3.11}$$

Algorithmische Realisierung

Der Algorithmus sollte geeignet sein, beliebige Meßfiles an entsprechende Stimulifiles anzupassen, d.h. so zu transformieren, daß der quadratische Fehler für alle gültigen Punkte minimiert würde.
Als gültige Punkte wurden diejenigen definiert, bei denen man davon ausgehen konnte, daß ein gesunder Proband im Mittel mit nur kleinem Fehler tatsächlich den Stimulus angeschaut hatte. Dazu wurden zum einen die Pursuitbewegung und zum anderen das Fixieren eines vorgegebenen Punktes, ausschließlich aller Sakkaden und der vorangegangenen 100 ms gezählt. Das Ausschlußintervall wurde zu 100 ms gewählt, da Becker und Jürgens [BJ85] zeigen konnten, daß für die Planung der Amplitude einer Sakkade der mittlere Fixierungsfehler etwa der letzten 100 ms verwendet wird.
Bei allen Kreisbewegungen mit oder ohne Sprung diente der erste (langsame) Kreis als Eichreferenz, aus der die Transformationsparameter für die gesamte Messung bestimmt

wurden. Bei den alleinigen Sprüngen, d.h. der R-Bedingung des Experimentes II, diente der ganze Meßzeitraum der Bestimmung dieser Transformationsparameter.
Da die Bestimmung der Transformationsparameter nur auf den Abschnitten beruhte, die einer fehlerarmen Pursuitbewegung oder einer Fixation zugeschrieben werden konnten, jedoch die Bestimmung dieser Abschnitte die zuverlässige Detektion von Sakkaden und damit eine valide Transformation schon voraussetzten, wurde ein iteratives Vorgehen gewählt:

1. Bestimme für die affine Transformation erste Schätzwerte, indem für die X- und Y-Koordinaten des Meßfiles jeweils der Mittelwert und die Standardabweichung berechnet und auf die Mittelwerte und Standardabweichungen der Stimulifiles transformiert werden. Dabei ergibt sich der Vektor $\mathbf{O}$ aus der Transformation der Mittelwerte, die Matrix T als Diagonalmatrix aus der Transformation der Standardabweichungen. Mit diesen Werten wird eine erste Transformation des Datensatzes durchgeführt.

2. Definiere eine Fehlerfunktion E als mittleren quadratischen Abstand zwischen den transformierten Datenpunkten $\mathbf{x}'_i$ und den entsprechenden Zielpunkten $\mathbf{t}_i$ (im selben Koordinatensystem der Blickwinkel)

$$E = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N} (\mathbf{t}_i - \mathbf{x}_i)^2 \tag{3.12}$$

3. Erster Minimierungszyklus: Finde eine bessere Approximation noch ohne die Unterscheidung zwischen Sakkaden und Nichtsakkaden durch eine Minimierung der Fehlerfunktion E auf dem 6-dimensionalen Parameterraum. Als Minimierungsalgorithmus diente der Algorithmus nach Powell ([PTVF92], Seite 309ff.), der eine von beliebigen Parametern abhängige Funktion durch sukzessive eindimensionale Minimierungen minimiert. Ein solches allgemeines Verfahren bietet gegenüber einer Anpassung mittels der Methode der kleinsten Quadrate den Vorteil, daß auch nichtlinear parametrisierte Transformationen optimierbar wären. Aus Gründen der numerischen Effizienz wurde in diesem Schritt nur jeder 20. Meßpunkt berücksichtigt. Mit diesen Schätzwerten wird dann die nächste Transformation des gesamten Meßfiles durchgeführt.

4. Erster (und weiterer) Ausschluß der Sakkaden: Markiere in den Eichdaten alle diejenigen Punkte als gültig, die weder zu einer Sakkade, noch zu den 100 ms davor gehören. Verwende dazu den weiter unten beschriebenen Algorithmus zur automatischen Sakkadenerkennung.

5. Zweiter (und weitere) Minimierungszyklus: Minimiere die Fehlerfunktion E auf den zuvor als gültig markierten Punkten und verwende die so gefundenen Transformationsparameter, um das gesamte Meßfile zu transformieren.

Die letzten zwei Schritte 4.) und 5.) müßten so oft wiederholt werden, bis die Menge der gültigen Punkte, d.h. die erkannten Sakkaden in ihren Anfangs- und Endpunkten, sich nicht mehr verändert, also invariant bleibt. A priori kann nicht garantiert werden, daß eine solche invariante Punktmenge existiert, in der Praxis jedoch war die Bestimmung der Transformationsparameter nur wenig sensitiv bezüglich einer leichten Verschiebung der Anfangs- und Endpunkte der Sakkaden, so daß eine Wiederholung der Schritte 4.) und 5.) nicht notwendig war.

3.4.3 Qualität der Meßdaten

Beispiele für gefilterte und transformierte Daten

Um dem Leser einen Eindruck von den Ergebnissen des weiter oben beschriebenen Korrekturverfahrens zu geben, werden in Abb. 3.8 korrespondierende Messungen für das rechte Auge des Probanden 2 unter der Versuchsbedingung +0.2 Hz als methodischer Vergleich zwischen dem Ober2- und dem Coilsystem gezeigt. Eine Darstellung aller Daten (der rechten Augen) nach Filterung und Transformation, die in das II. Experiment eingegangen sind, findet sich in den Abb. 4.58 - 4.60. Die Daten des I. Experimentes werden nicht als Einzelspuren sondern nur kumuliert in den Abb. 4.3 - 4.5 wiedergegeben.

Fehler der Messungen

Leider war kein Instrument verfügbar, mit dem der Fehler des Auges, den es beim gerichteten Schauen macht, und der Fehler des Augenmessystems direkt und getrennt zu bestimmen gewesen wären, so daß nur eine Abschätzungen beider Beiträge möglich war. Dazu wurde eine Referenzmessung mit dem magnetischen Induktionssystem Coil gemacht, die eine ungefähre Trennung zwischen beiden Fehlerquellen erlaubte.

Um die Qualität der Meßdaten abzuschätzen, wurden für jede Transformation die folgenden Größen angegeben:

n [%] : Anteil der Punkte, die bei der Berechnung der Transformationsparameter einflossen, d.h. exklusive aller Sakkaden und davorliegender Abschnitte, an der Gesamtzahl der Punkte des Eichkreises. Ein großer Wert bedeutet, daß die Versuchsperson dem Eichkreis tatsächlich fast ausschließlich in einer glatten Bewegung gefolgt ist. Zu klein darf dieser Wert nicht werden, da dann u.U. zu wenig Punkte bei der Berechnung der Transformationsparameter berücksichtigt werden.

mittlerer Fehler : Wurzel aus dem mittleren quadratischen Fehler aller in die Berechnung der Transformationsparameter eingeflossenen Punkte. Ein großer Wert bedeutet nicht unbedingt, daß schlecht angepaßt wurde, sondern nur daß der mittlere

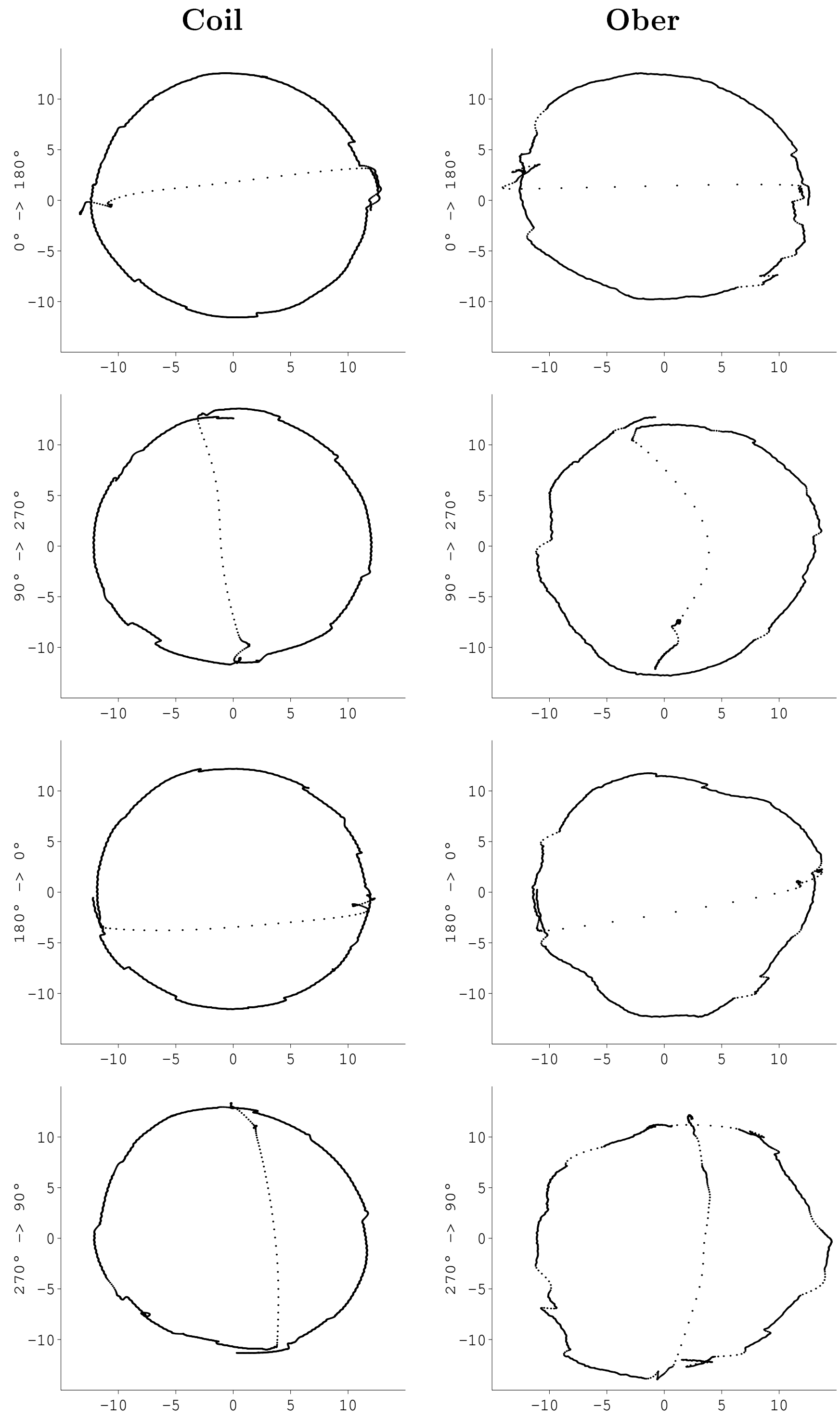


Abbildung 3.8: Vergleich der Augenmessungen zwischen dem Ober2- und dem Coilsystem für das rechte Auge des Probanden 2 unter der +0.2 Hz-Bedingung. Dargestellt wird ein vollständiger Kreis inklusive der großen Zielsakkade für die Sprünge $0^o \rightarrow 180^o$, $90^o \rightarrow 180^o$, $180^o \rightarrow 0^o$ und $270^o \rightarrow 90^o$. Die Meßfrequenz des Coilsystems betrug 500 Hz, die des Ober2systems 250 Hz.

Betrag des Fehlers für die berücksichtigten Punkte verhältnismäßig groß gewesen ist.

In Tab. 3.4 sind die mittleren Werte für die jeweiligen Experimente angegeben, inklusive der Standardabweichungen aller mittlerer Fehler eines Experiments, um einen Eindruck für die Streuung des Anpassungsfehlers zu geben. In die am Tabellenende stehenden Mittelwerte sind nur die Versuche mit Eichkreis eingegangen, da sich zeigte, daß die Anpassung an angesprungene Punkte der Experimente unter der R-Bedingung zu wesentlich größeren absoluten mittleren Fehlern führte, was möglicherweise an den relativ kurzen Fixationsintervallen von nur 0.8-1.2 Sekunden gelegen hat. Diese Werte gingen nicht in die Abschätzung des Meßfehlers des Obersystems ein, sondern wurden dem Auge selbst zugeschrieben.

re. Auge	Proband 1			Proband 2			Proband 3			Proband 4		
	n [%]	f [°]	sd	n [%]	f [°]	sd	n [%]	f [°]	sd	n [%]	f [°]	sd
Exp.I												
+ Umlauf	0.65	1.42	0.44	0.56	0.88	0.26	0.77	0.80	0.26	0.72	0.60	0.12
- Umlauf	0.51	0.84	0.26	0.48	0.51	0.20	0.71	0.95	0.34	0.69	0.52	0.15
Exp.II												
-0.2 Hz	0.39	0.95	0.27	0.71	1.25	0.39	0.75	0.71	0.21	0.84	0.57	0.12
+0.2 Hz	0.76	1.09	0.32	0.68	1.25	0.30	0.75	0.76	0.22	0.83	0.50	0.10
-0.5 Hz	0.62	1.06	0.29	0.62	1.03	0.26	0.51	0.60	0.11	0.74	0.53	0.13
+0.5 Hz	0.59	1.06	0.26	0.57	1.03	0.28	0.50	0.79	0.21	0.72	0.56	0.13
-0.5 Hz m.H.	0.61	1.21	0.37	0.51	0.80	0.22	0.74	0.69	0.22	0.90	0.66	0.15
+0.5 Hz m.H.	0.55	1.19	0.31	0.44	0.99	0.33	0.70	0.80	0.22	0.86	0.76	0.22
Ruhe	0.36	2.59	0.53	0.39	1.93	0.37	0.55	1.63	0.82	0.48	0.93	0.13
Mittelwert (ohne Ruhe)	0.58	1.10	0.31	0.57	0.96	0.28	0.67	0.76	0.22	0.78	0.58	0.14

li. Auge	Proband 1			Proband 2			Proband 3			Proband 4		
	n [%]	f [°]	sd	n [%]	f [°]	sd	n [%]	f [°]	sd	n [%]	f [°]	sd
Exp.I												
+ Umlauf	0.78	0.94	0.35	0.68	0.85	0.23	0.97	0.90	0.49	0.80	0.60	0.15
- Umlauf	0.77	0.98	0.40	0.61	0.62	0.17	0.97	0.75	0.30	0.76	0.65	0.13
Exp.II												
-0.2 Hz	0.64	0.61	0.24	0.68	0.94	0.24	0.89	0.69	0.30	0.86	0.70	0.14
+0.2 Hz	0.81	0.84	0.22	0.67	1.08	0.35	0.92	0.71	0.29	0.84	0.78	0.13
-0.5 Hz	0.65	0.78	0.21	0.63	0.96	0.23	0.67	0.63	0.20	0.77	0.84	0.25
+0.5 Hz	0.62	0.87	0.23	0.56	1.07	0.28	0.63	0.69	0.18	0.73	0.76	0.18
-0.5 Hz m.H.	0.68	0.81	0.25	0.55	0.71	0.20	0.81	0.73	0.20	0.91	0.66	0.15
+0.5 Hz m.H.	0.64	1.14	0.35	0.49	0.79	0.25	0.80	0.79	0.27	0.87	0.66	0.16
Ruhe	0.53	2.20	0.70	0.45	2.13	0.50	0.65	1.59	0.50	0.53	1.17	0.15
Mittelwert (ohne Ruhe)	0.69	0.87	0.28	0.60	0.87	0.24	0.83	0.73	0.27	0.81	0.70	0.16

Tabelle 3.4: Mittlerer Anpassungsfehler pro Meßpunkt der Eichkreise an die Sollwerte, d.h. an die Zielvorgabe für das Ober- System.

Die z.T. doch recht großen Unterschiede auch bei ein und derselben Versuchsperson (Bsp. mittlerer Fehler bei Proband 2, re. Auge: Exp. II, -0.2Hz: 1.25^o und Exp. I Nur Pursuit +: 0.51^o) lagen wahrscheinlich an der unterschiedlichen Tagesform. Die Oberbrille selbst wurde bei diesen Experimenten wiederholt auf und abgesetzt, so daß ein systematischer Fehler wegen schlechten Sitzes der Brille unwahrscheinlich erscheint. Auch die großen Differenzen bei dem Anteil der Punkte, die in die Berechnung der Transformationsparameter eingingen, der ein ungefähres Maß für den Anteil der glatten Folgebewegung an der Gesamtbewegung darstellt, sind ein Hinweis auf die wechselnde Form der Probanden zu den verschiedenen Zeitpunkten der Versuche.

Nach Filterung und Transformation der Coildaten ergab sich für diese 16 Versuche der in Tab. 3.5 dargestellte Anpassungsfehler.

n [%]	mittl. Fehler [^{o}]	sd
0.73	0.62	0.11

Tabelle 3.5: Mittlerer Anpassungsfehler pro Meßpunkt der Eichkreise an die Sollwerte für das Coil- System für das rechte Auge des Probanden 2 unter der +0.2Hz-Bedingung.

Der Fehler dieses Systems liegt mit weniger als 0.1^o deutlich unter dem des Blickfehlers des Auges. Verglichen mit dem entsprechenden Versuch dieses Probanden, gemessen mit dem Ober2system, ergibt sich eine Verminderung des Fehlers nach Transformation um 50 %. Betrachtet man jedoch die Messungen aller Versuchspersonen, insbesondere die des Probanden 4, so finden sich auch dort mittlere Korrekturfehler, die von derselben Größe von etwa 0.6^o sind. Von Rashbass [Ras61] und Young [You66] (siehe auch [Viv82]) wurde der kleinste Blickfehler, der noch eine Korrektursakkade auslösen konnte, die sogenannte „Dead Zone“, zu 0.5^o bestimmt. Diese „Dead Zone“ kann als Maß für die Genauigkeit des Positioniersystems des Auges angesehen werden. Nimmt man an, daß diese Ungenauigkeit auch beim Smooth Pursuit auftritt, so läßt sich der vom Auge selbst gemachte Fehler bei glatten Folgebewegungen auf eben diese 0.5^o schätzten. Tatsächlich ist der mittlere Fehler pro Punkt bei glatten Folgebewegungen individuell sehr unterschiedlich. Van Geldern et al. [VGAE+90] untersuchte den horizontalen Pursuit von 0.43 und 0.56 Hz bei einer Amplitude von 15^o bei 9 gesunden Probanden mit einem sehr genauen Augenmeßsystem, das auf dem 2. Purkinjereflex der Linse beruht. Dabei fanden sie für das Folgen eines unstrukturierten Ziels einen mittleren Fehler pro Punkt zwischen 0.59 und 1.7^o für die einzelnen Probanden.

Die von dem Ober2system zusätzlich erzeugte Ungenauigkeit läßt sich damit mittels der Tabelle 3.4 auf eine obere Grenze von etwa 0.5^o abschätzen.

Meßfiles mit einem mittleren Korrekturfehler größer als 2^o wurden verworfen.

Diese Fehlerabschätzung gilt in diesem Sinne nur für den globalen mittleren Fehler, mit dem jeder einzelne Meßpunkt behaftet ist. Für lokale Größen, wie die Geschwindigkeit und vielmehr noch die Beschleunigung spielt das Rauschen, d.h. der lokale Fehler, eine größere Rolle.

3.5 Beschreibung der verschiedenen Auswertungen

3.5.1 Automatische Erkennung der Sakkaden

Ziel war es, einen Algorithmus zu entwickeln, der folgende Bedingungen erfüllen sollte:

- Eine automatische Markierung der sakkadischen Bewegung, d. h. eine sichere Unterscheidung zu den glatten Folgebewegungen oder auch des Übergangs vom Fixieren in die glatte Folgebewegung sollte möglich sein.
- Der Algorithmus sollte sich leicht auf die Erkennung in Echtzeit für spätere Experimente mit Rückkopplung erweitern lassen.

Damit kam eine Unterscheidung mit Hilfe der Fouriertransformation wie beispielsweise bei [ESE89] nicht in Frage, da diese immer das vorherige Aufnehmen eines ganzen Datenabschnittes voraussetzt. Der hier vorgeschlagene Weg verwendet die berechneten Beschleunigungen der Augenkoordinaten, die nach dem 1. Newtonschen Gesetz [New87] den wirkenden Kräften und damit dem entscheidenden Parameter bei der meßbaren Initiierung einer Bewegung proportional sind. Im Prinzip wird jeder Meßpunkt zur Sakkade erklärt, dessen Beschleunigung einen bestimmten Wert überschreitet oder der zwischen zwei genügend nah beieinanderliegenden solchen Bereichen liegt. Kompliziert wird das Verfahren durch das in jedem Meßsignal vorhandene Rauschen, das bei der Berechnung der Beschleunigung sehr störend wirkt. Tatsächlich ließ sich für die Pursuitbewegung selbst keine vernünftige Beschleunigung berechnen, da sie im Rauschen unterging. Die mittlere Rauschamplitude des Beschleunigungsbetrags lag bei etwa 800 - 1000 $^o/s^2$ in den gemessenen Datenfiles; der eigentliche Betrag der Beschleunigung einer Kreisbewegung mit dem Radius von 12^o und einer Umlauffrequenz von 0.5 Hz liegt demgegenüber bei nur 118 $^o/s^2$. Wohl aber war sie für die Erkennung von Sakkaden gut geeignet, die es bei einer Strecke von 20^o auf Beschleunigungen von bis zu $50.000^o/s^2$ brachten.

Im einzelnen sieht der Algorithmus wie folgt aus:

1. Der Betrag der zweiten zeilichen Ableitung für die Augenkoordinaten bestimmte sich nach:

$$\mathbf{x}_i = (x_{i1}, x_{i2})$$

$$\mathbf{a}_i = \frac{d^2}{dt^2}\mathbf{x}_i = (\mathbf{x}_{i+1} - 2 * \mathbf{x}_i + \mathbf{x}_{i-1}) * \text{Abtastrate}^2$$

$$a_i = \|\mathbf{a}_i\| = \sqrt{a_{i1}^2 + a_{i2}^2}$$

.

2. In den Auswertungen zu Experiment I wurde zur Bestimmung des Grenzwertes a_{grenz} für den Betrag der Beschleunigung $\|\mathbf{a}\|$ zunächst die statistische Verteilung dieses Betrages ermittelt und deren Maximum und der Wert a_{10} bestimmt, bei dem der Betrag erstmals auf 10 % des Maximums abgefallen ist. Diese beiden Parameter dienten im weiteren dazu, das Ausmaß des Rauschens abzuschätzen. Als Grenzwert für den Beschleunigungsbetrag hat sich das Doppelte von a_{10} bewährt:

$$a_{\text{grenz}} = 2 * a_{10}.$$

   Durch den Verzicht auf feste Grenzwerte konnte die Auswertung der einzelnen Files optimiert werden, da es hier auf die Erkennung kleiner Sakkaden ankam. Die Werte für a_{grenz} lagen typischerweise zwischen 1000 und 3000 $^o/\text{s}^2$.
   In den Auswertungen zu Experiment II wurde dagegen ein Wert von $3000^o/\text{s}^2$ festgelegt. Wegen der hohen erreichten Werte für die Beschleunigungen von bis zu 50.000 $^o/\text{s}^2$ bei großen Sakkaden von etwa 20^o, spielte der genaue Grenzwert für die Bestimmung des Sakkadenanfangs und -endes der großen Willkürsakkaden keine wesentliche Rolle.

3. Markiere alle Punkte x_i, mit $a_i > a_{\text{grenz}}$.

4. Verbinde die markierten Punkte auf folgende Weise: 3 hintereinander markierte Punkte bilden einen gültigen Sakkadenanfang. D.h. das Auge muß für eine Sakkade mindestens 3 Meßpunkte lang über der Grenzbeschleunigung liegen. Diese Bedingung hat sich in Ihrer besseren Spezifizität gegenüber einer höher gewählten Grenzbeschleunigung und weniger geforderten Punkten bewährt.
   Kommt der nächste markierte Punkt innerhalb einer gewissen Zeit (25 ms), dann wird die entdeckte Sakkade bis dorthin ausgedehnt. D.h. die Kraft kann innerhalb einer Sakkade auch kurzfristig verschwinden, wenn sie innerhalb der Sakkade die Richtung ändert (d.h. von Beschleunigung auf Bremsen umschaltet, was der Normalfall ist.) Diese Zeit muß kürzer sein als die Zeit, die zwischen 2 Sakkaden auftritt, ebenfalls kurz genug, um die Fehlerwahrscheinlichkeit durch das Rauschen genügend klein zu halten, und lang genug, um tatsächlich zusammenhängende Abschnitte aneinanderzufügen.

Eine Erweiterung auf eine Echtzeiterkennung ist leicht möglich durch die Verwendung einer fest vorgegebenen Grenzbeschleunigung. Das Erkennen des Beginns einer

Sakkade ist dann innerhalb dreier Meßwerte, des Endes innerhalb von 25 ms (gegebenenfalls auch schneller) möglich.

Zur Beantwortung der Frage ob bei kleiner Beschleunigung sich das Auge mitten in einer Sakkade befindet, wäre auch der Rückgriff auf die Geschwindigkeit denkbar gewesen. Dies wurde aber nicht weiter verfolgt.

3.5.2 Zur Auswertung des Experimentes I

Wäre das Pursuitsystem ein lineares System, so wäre die Auswertung eines Experimentes, das dieses System beschreiben soll, in seinen Inhalten fest vorgegeben. Es würde allein darum gehen, die Frequenzabhängigkeit des Verstärkungsfaktors (Gain) und der Phasenverschiebung zwischen Eingang, d.h. der Zielbewegung, und Ausgang, d.h. der Augenbewegung, zu charakterisieren. Ein lineares System wäre mit diesen Angaben vollständig beschrieben. Auch für ein nichtlineares System beinhaltet diese Form der Beschreibung selbstverständlich wichtige Informationen und ist deshalb auch auf das System des Smooth Pursuits schon mehrfach angewendet worden (z.B. [DCSK95] für einen Überblick).
In dieser Arbeit wurde jedoch ein anderer Weg gewählt. Da in den Vorexperimenten aufgefallen war, daß in einer zweidimensionalen Pursuitbewegung ähnliche Sakkaden immer wieder an ähnlichen Stellen gemacht wurden (s. Abb. 4.1), sollten die Eigenschaften des Pursuits und der intermittierend auftretenden Sakkaden kumulativ in ihrer Abhängigkeit vom Ort sowie der Pursuitgeschwindigkeit und Richtung untersucht werden. Durch diese Art der Analyse sollte vor allem der Zusammenhang zwischen der Pursuitbewegung und den intermittierend auftretenden Sakkaden untersucht werden, der anscheinend wesentlich über das bloße Auslösen von fehlerkorrigierenden Aufholsakkaden hinausgeht.
Das Vorgehen bei der Auswertung dieses Experiments war eher deskriptiv. Da das Verhalten der einzelnen Personen z.T. recht unterschiedlich war und eine einfache Mittelung über diese Personen viele interessante Details verwischt hätte, werden die Ergebnisse aller 3 Probanden einzeln demonstriert. Dies ist - zumindest bzgl. der Anzahl der Diagramme - eher aufwendig.
In der Auswertung des Experiments I wurde, bis auf die Bestimmung der relativen Häufigkeit der Augenposition in kartesischen Koordinaten, der Kreis auf dem das Ziel lief in 48 jeweils 7.5^o breite Sektoren von $[0^o..7.5^o)$, $[7.5^o..15^o)$, ..., $[352.5^o, 360^o)$ aufgeteilt und die im weiteren aufgeführten Eigenschaften für diese Sektoren, u.U. noch in Abhängigkeit anderer Variablen ermittelt. D.h. die ursprünglich zweidimensionale Bewegung wurde unter der Annahme, daß sie im wesentlichen auf dem Kreis abläuft, auf eine Dimension, genauer den Kreiswinkel von $0..360^o$, abgebildet. Diese Sektoren messen am Kreisradius (der einen Blickwinkel von 12^o mißt) damit einen Blickwinkel von $2\pi * 12^o/48 = 1.57^o$.

Es wurden bestimmt:

- Die relative Häufigkeit der Augenpositionen in kartesischen und polaren Koordinaten bezogen auf die Gesamtzahl der Meßpunkte. D.h. die Summe aller Häufigkeiten ergibt 1. Bei einer Gleichverteilung über alle n=48 Rubriken wäre der Wert der relativen Häufigkeit 1/48.

- Die relative Häufigkeit des Vorkommens einer Bewegungsrichtung des SP in einem Kreissektor bezogen auf die Gesamtzahl der Meßpunkte, die der SP-Bewegung zugerechnet wurden. Die Richtung der SP-Bewegung wird gegen den Uhrzeigersinn gezählt, d.h. bei positiver Umlauffrequenz entspricht ein positiver Winkel der SP-Richtung einer Drehung in den Kreis hinein, ein negativer Winkel entspricht einer Drehung aus dem Kreis heraus. Bei einer negativen Umlauffrequenz ist es gerade umgekehrt. Dies wird in Abb. 3.9 dargestellt.

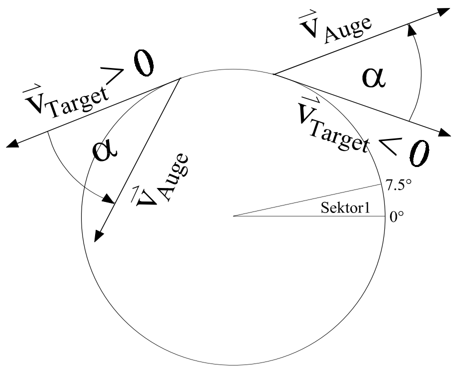


Abbildung 3.9: Definition des Winkels α zwischen der Bewegungsrichtung des Ziels und der des Auges für positive und negative Umlauffrequenzen. Weiterhin ist der erste von 48 Sektoren von $0..7.5^o$ eingetragen.

- Integriert man die mittlere Richtung des SP über den Kreis auf, so sollte man, perfekten mittleren SP vorausgesetzt, die mittlere Augenposition erhalten. Um dies zu verifizieren, wurde via eines modifizierten Eulerverfahrens die Position berechnet, die sich aus der Integration allein der mittleren SP-Richtung ergibt und mit der gemessenen mittleren Position in polaren Koordinaten verglichen.

- Der mittlere Verstärkungsfaktor des Systems (Gain) und die mittlere Phase des Pursuits in Abhängigkeit von dem Kreiswinkel und der Bewegungsrichtung, bezogen auf die vorher ermittelte Häufigkeit des Vorkommens des jeweiligen SP-Zustandes.

- Die Häufigkeit der Sakkaden sowie ihr Anteil an der gesamten, vom Auge zurückgelegten Wegstrecke in Abhängigkeit von der Umlauffrequenz.

- Die Häufigkeit des Auftretens eines Sakkadenanfangs pro durchlaufenen Kreis in Abhängigkeit von der Position (Kreiswinkel) des Beginns der Sakkaden und der

Sakkadenrichtung. Diese Richtung wird bezüglich eines sich mitbewegenden Koordinatensystems bestimmt, das im Anfangspunkt der Sakkade so verankert wird, daß die 0^o-Richtung tangential zu einem durch diesen Punkt verlaufenden Kreis liegt. Die Richtung der Sakkade wird dann wie die Bewegungsrichtung des SP gegen den Uhrzeigersinn gezählt.

- Das Ausmaß der Korrektur der Augenposition durch die intermittierenden Sakkaden durch das Verhältnis der tangentialen bzw. radialen Fehlerkomponente jeweils vor und nach den Sakkaden.

- Die mittlere Amplitude und Richtung der intermittierend auftretenden Sakkaden in Abhängigkeit von dem Kreiswinkel des Beginns der Sakkade und der Sakkadenrichtung. Dabei wird für die Bestimmung dieser Größen vektoriell gemittelt. D. h. sei $\mathbf{s}_{ij} = A_{ij}\binom{\cos\alpha_j}{\sin\alpha_j}$ die mittlere Sakkade mit dem Kreissektorindex i und dem Richtungssektorindex j und h_{ij} ihre Häufigkeit. Die mittlere Sakkade ist dann definiert als:

$$\bar{\mathbf{s}} = \frac{\sum_{ij} h_{ij} A_{ij}\binom{\cos\alpha_i}{\sin\alpha_i}}{\sum_{ij} h_{ij}} \tag{3.13}$$

  Die mittlere Amplitude ergibt sich damit zu $\sqrt{\bar{s}_x^2 + \bar{s}_y^2}$ und der mittlere Winkel als $\arctan\frac{\bar{s}_y}{\bar{s}_x}$. Diese mittlere Amplitude ist immer kleiner als die einfache Mittelung $\frac{\sum_{ij} h_{ij} A_{ij}}{\sum_{ij} h_{ij}}$.

- Die zeitliche Korrelation des Auftretens der Sakkaden des linken und rechten Auges. Dazu wurde für die zu analysierende Pursuitzeit zu jeder Sakkade, die rechts bzw. links auftrat, untersucht, ob und in welcher Zeit im jeweils anderen Auge ebenfalls eine Sakkade auftrat (Zeitfenster von ± 40 ms). D.h. es wurde die Anzahl der Sakkaden des linken Auges ermittelt, die in Abhängigkeit von einem Zeitintervall Δt nach oder vor dem Beginn einer Sakkade des rechten Auges auftraten. Zu dieser Auswertung wurde für die Sakkadenbestimmung des rechten und linken Auges jeweils einheitlich der größere der beiden Grenzwerte für die Beschleunigung zu grunde gelegt.

3.5.3 Zur Auswertung des Experimentes II

Auswertung des SP während der Reaktionszeit

Zunächst wurde die glatte Folgebewegung des Auges untersucht, die sich zwischen dem Zielsprung und der Hauptsakkade (s.u.) abspielte. Dazu wurden nur Augentrajektorien verwendet, die in dieser Zeit keine weiteren Sakkaden aufwiesen. Zu den Zeitpunkten t_0 = Zielsprung, t_0 + 20 ms, ..., t_0 + 240 ms wurden jeweils die folgenden 4 Parameter bestimmt:

Tangentialgeschwindigkeit [^{o}/s]

relative Bewegungsrichtung : Differenzwinkel [^{o} (Kreiswinkel)] zwischen der Richtung der Augenbewegung und der Richtung der Zielbewegung. Dabei wurde hier aus Darstellungsgründen das Vorzeichen des Winkels für negative Umlauffrequenzen umgekehrt wie sonst definiert. Damit zeigen positive relative Bewegungsrichtungen für beide Umlaufrichtungen in diesem Fall beidesmal in den Kreis hinein.

Phasenfehler : Differenz [^{o} (Kreiswinkel)] zwischen dem Kreiswinkel der Augen- und dem der Zielposition. Ein positiver Wert bedeutet, daß das Auge zeitlich gesehen führt, daß also für positive Umlauffrequenzen der Kreiswinkel des Auges größer als der des Ziels ist und daß für negative Umlauffrequenzen er entsprechend kleiner als der des Ziels ist.

Radialer Fehler : Differenz [^{o} (Blickwinkel)] der Radien der Augen- und der Zielposition. Ein positiver Wert bedeutet, daß das Auge außerhalb des 12^o-Kreises liegt.

Damit eine früh einsetzende Hauptsakkade diese Werte nicht verfälscht, wurde jede Augenspur nur bis zu dem Zeitpunkt für die Berechnung der Mittelwerte dieser Größen verwendet, wie der Beginn der Hauptsakkade noch mindestens 20 ms entfernt war.

Auswertung der Haupsakkade

Bei der Analyse der Reaktion im Experiment II wurde festgestellt, daß sie sich aus mehreren Teilen zusammensetzte:

1. Eine eventuelle kleine erste Sakkade, bei der nicht zu klären ist, ob sie schon die Reaktion darstellt oder nicht.
2. Die erste Hauptsakkade.
3. Eventuell nachfolgende Sakkaden.

Daher mußten gewisse Kriterien gefunden werden, die eine automatische Erkennung der wesentlichen Reaktionsakkade gestatteten. In der Auswertung des II. Experiments wurden ausschließlich Sakkaden berücksichtigt, die die folgenden Bedingungen erfüllten:

- Der absolute Positionsfehler z.Zt. des Zielsprungs war kleiner als 4^o (Blickwinkel).
- Die Amplitude der Sakkade war größer als 12^o (Blickwinkel).
- Die Reaktionszeit lag zwischen 40 und 370 ms.
- Die Sakkade dauerte nicht länger als 150 ms.

Andernfalls wurde der Versuch verworfen. Von den 1536 durchgeführten Versuchen des Experiments II (8 Sakkaden pro Position, bei 8 Sprungpositionen pro Bedingung, 5 Versuchsbedingungen pro Proband, wobei in der R-Bedingung 16 Sakkaden pro Position erfolgten und 4 Probanden) war das bei 110, d.h. bei 7.2% der Fall. Aufgeschlüsselt auf die einzelnen Probanden wurden bei Proband 1 32 (8.3%), bei Proband 2 58 (15%), bei Proband 3 21 (5.5%) und bei Proband 4 3 (0.8%) der Versuche verworfen. Bei einzelnen Versuchsbedingungen wurden im Einzelfall maximal 3 von 8 Sakkaden verworfen.

Diese Sakkaden wurden hinsichtlich der folgenden Parameter untersucht:

Reaktionszeit (RT) : Differenz [ms] zwischen dem Zeitpunkt des ersten Meßpunktes der Hauptsakkade und dem Zeitpunkt des Zielsprungs.

Dauer (DUR) : Quotient [ms] aus der Anzahl der Meßpunkte einer Sakkade und der Samplefrequenz.

Amplitude (AMP) : die Strecke [^{o} (Blickwinkel)] zwischen ihrem ersten und letzten Meßpunkt.

Maximale Geschwindigkeit (Vmax) : der größten Betrag [^{o}/s] der ersten Zeitableitung aller Meßpunkte der jeweiligen Sakkade, d.h. es wurde nicht interpoliert.

Mittlere Krümmung (AVC) : s.u.

Mittlere Abweichung von der mittleren Krümmung (MDAVC) : s.u.

Totaler Fehler (F_tot) : Fehler des Auges [^{o} (Blickwinkel)] zum Ziel am Ende der Sakkade.

radialer Fehler (F_rad) : radialer Anteil des Fehlers des Auges [^{o} (Blickwinkel)] zum Ziel am Ende der Sakkade.

Winkelfehler (F_wkl) : Winkelanteil [^{o} (Kreiswinkel)] des Fehlers des Auges zum Ziel am Ende der Sakkade.

Relative Sakkadenrichtung (Sk_wkl) : der Winkel [^{o} (Kreiswinkel)] zwischen der Richtung der Sakkade und der Richtung des entsprechenden Zielsprungs.

relative Absprungposition der Sakkade (Sk_pos) : der Winkel [^{o} (Kreiswinkel)] zwischen der Absprungposition des Auges und des Ziels.

Die Fehlerkomponenten und die relative Richtung und Position der Sakkaden werden für eine Sakkade beispielhaft in Abb. 3.10 dargestellt, die aus einem Pursuit negativer Umlauffrequenz durch einen Zielsprung an der Position 270^o ausgelöst wird und die 90^o-Position als Zielpunkt hat.

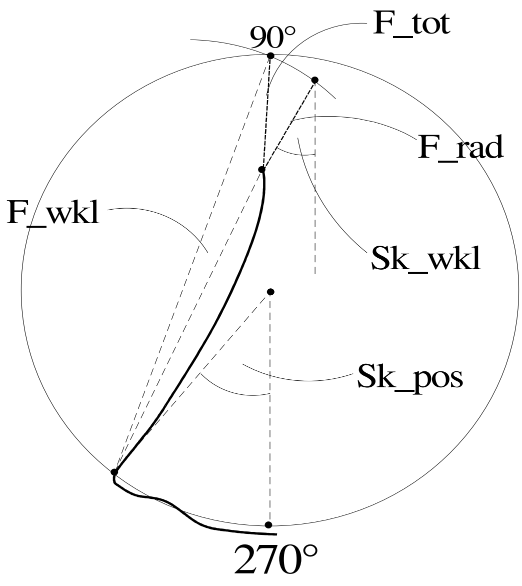


Abbildung 3.10: Darstellung der Winkel F_wkl, Sk_pos und Sk_wkl sowie der Strecken F_tot und F_rad einer Sakkade, der ein Pursuit negativer Umlauffrequenz vorausgegangen ist und die auf einen Zielsprung $270^o \rightarrow 90^o$ hin ausgelöst wurde.

Krümmung der Sakkaden

In der Literatur finden sich bisher verschiedene Maße für die Krümmung von Sakkadentrajektorien:

- Die Differenz zwischen der Richtung der Sakkade in einer bestimmten Anfangszeit (z.B. 20 ms) und der entgültigen Richtung der Sakkade, z.B. [FH84] oder [VGVOR87]. Da man sich dabei auf eine willkürliche Anfangszeit beziehen muß, ergeben sich für gleiche räumliche Trajektorien, die mit unterschiedlicher Geschwindigkeit durchlaufen werden, verschiedene Krümmungen.

- Verhältnis aus der größten senkrechten Abweichung zu der gesamten vom Auge zurückgelegten Strecke, z.B. [SVG90]. Ein Halbkreis beliebigen Radius hätte somit die Krümmung 0.5. Der Nachteil hierbei liegt v.a. darin, daß dieses Maß etwas ad hoc wirkt, insbesondere keine Erweiterung bezüglich einer Streuung um einen Mittelwert zuläßt. Damit bekommen s- förmige Sakkaden genau dieselbe Krümmung zugewiesen, wie einfach gebogene Sakkaden, ohne daß ersichtlich wäre, wie dieses Konzept auf eine solche Unterscheidung ausgedehnt werden könnte.

Ich habe mich daher entschlossen, als Maß für die Krümmung der Sakkadentrajektorie die mathematisch definierte Krümmung K einer zweidimensionalen Kurve zu verwenden (z.B. [BN85]). Die Krümmung einer Kurve in einem Punkt ist anschaulich gleich dem Reziproken des Krümmungsradius. D.h. ein Kreis mit einem Radius von 12^o besitzt eine Krümmung von 0.083 $[1/^o]$. Die mittlere Krümmung der Sakkade ergibt sich dann aus der Summe aller Krümmungen der einzelnen Meßpunkte, gewichtet mit dem jeweiligen Abstand zu den Nachbarpunkten und normiert durch die Bogenlänge der Trajektorie. Da jede variierende Größe allein durch ihren Mittelwert nur unzureichend beschrieben wird, wird weiterhin noch die Streuung als zweiter Parameter angegeben, um zwischen s- förmigen und geraden Sakkaden zu unterscheiden. Formal schreibt sich das wie folgt:

die Trajektorie der Sakkade ist in der Parameterform durch

$$x_i = x(t_i), y_i = y(t_i), \qquad i = 1..n \tag{3.14}$$

gegeben. Die Krümmung K_i in einem Punkt $(x_i,\, y_i)$ zur Zeit t_i berechnet sich zu:

$$K_i = \frac{\dot{x}_i \ddot{y}_i - \dot{y}_i \ddot{x}_i}{\left(\dot{x_i}^2 + \dot{y_i}^2\right)^{3/2}} \tag{3.15}$$

Die mittlere Krümmung K_{mittel} der Sakkade ergibt sich damit mit

$$s_i = \sqrt{(x_{i+1} - x_i)^2 + (y_{i+1} - y_i)^2} \qquad \text{und} \qquad s_{\text{ges}} = \sum_{i=1}^{n-1} s_i \tag{3.16}$$

zu

$$K_{\text{mittel}} = \frac{1}{s_{\text{ges}}} \sum_{i=1}^{n} s_i K_i \tag{3.17}$$

Das Quadrat der Abweichung von der mittleren Krümmung ergibt sich zu:

$$\begin{aligned} D^2\left(K_{\text{mittel}}\right) &= \frac{1}{s_{\text{ges}}} \sum_{i=1}^{n} s_i \left(K_{\text{mittel}} - K_i\right)^2 \\ &= \frac{1}{s_{\text{ges}}} \sum_{i=1}^{n} s_i K_i^2 - \left(K_{\text{mittel}}\right)^2 \end{aligned} \tag{3.18}$$

Um den geometrischen Aspekt der Sakkadenkrümmung zu betonen, um den es ja eigentlich geht, der auch von Smit et al. [SVG90] gemeint war, wird im weiteren sowohl die mittlere Krümmung als auch ihre Abweichung mit der halben Sakkadenamplitude multipliziert und damit dimensionslos gemacht. D.h. ein Halbkreis hat dann als mittlere Krümmung die dimensionslose 0.5, anstatt seines inversen Radius und eine Abweichung von Null. Damit sind die Ergebnisse dieser Arbeit auch gut mit denen von Smit et al.[SVG90] vergleichbar. Damit wird definiert:

$$\text{AVC} := K_{\text{mittel}} * \frac{\text{AMP}}{2} \qquad \text{und} \qquad \text{MDAVC} := D\left(K_{\text{mittel}}\right) * \frac{\text{AMP}}{2} \tag{3.19}$$

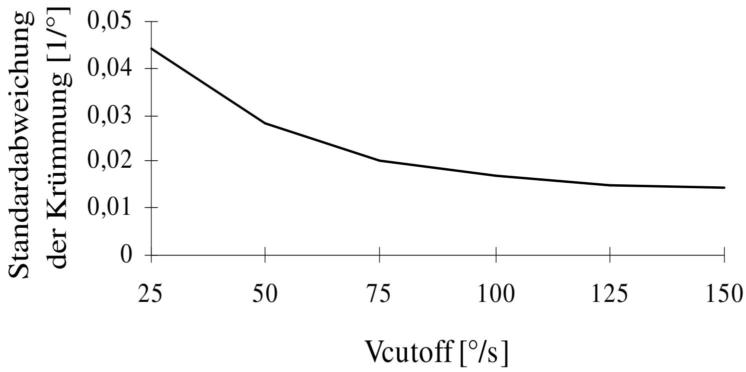


Abbildung 3.11: Darstellung der Abhängigkeit der mittlere Abweichung der mittleren Krümmung von einer Grenzgeschwindigkeit für die Versuchsbedingung -0.2Hz des Experimentes II der Versuchsperson 4 von der Grenz-Tangentialgeschwindigkeit v_{grenz} bei der Berechnung der Mittelwerte der Krümmung.

Ein Problem bei der Berechnung dieser Größe ist jedoch der Anfang und insbesondere das Ende einer Sakkade. Hier treten v.a. am Ende, das u.U. von einer abschließenden Gleitphase nicht unterschieden werden kann, außergewöhnlich große Krümmungswerte auf, die bis zur Umkehr der Bewegungsrichtung auf kleinstem Raum führen können, was den eigentlich interessierenden Wert der mittleren Krümmung der Haupstrecke der Sakkade unzulässig verfälscht. Das sieht man gut in Abb. 3.11 in der die mittlere Abweichung von der mittleren Krümmung für die Versuchsbedingung -0.2Hz des Experimentes II der Versuchsperson 4 in Abhängigkeit von der Grenz-Tangentialgeschwindigkeit v_{grenz} gezeigt wird. D.h. nur Meßpunkte mit Geschwindigkeitswerten über diesem v_{grenz} flossen in die Bildung der mittleren Krümmung einer Sakkade ein. Man sieht, daß die Abweichungen mit zunehmender Grenzgeschwindigkeit deutlich abnehmen, d.h. die Sakkadenkrümmungen ein einheitlicheres Verhalten zeigen.

In der weiteren Auswertung wurde daher $v_{\mathrm{grenz}} = 100^o/s$ gewählt.

Kapitel 4

Experimenteller Teil - Auswertung der Daten

Der experimentelle Teil dieser Arbeit umfaßte 2 Teile. Der erste beschäftigt sich mit den Eigenschaften intermittierend auftretender Sakkaden während einer glatten Folgebewegung. Der zweite untersucht die Modulation der Eigenschaften großer, zielgerichteter Sakkaden durch eine vorangegangene glatte Folgebewegung.

4.1 Experiment I

Bei den Vorexperimenten zu dieser Arbeit fiel auf, daß die Sakkaden innerhalb einer kreisförmigen SP-Bewegung nicht isotrop über den ganzen Kreis verteilt waren, d.h. es kamen nicht alle Sakkadengrößen und Richtungen an allen Winkelpositionen gleich häufig vor, was zu erwarten wäre, wenn es sich bei diesen Sakkaden um reine Aufholsakkaden zur Korrektur eines zufälligen, isotrop verteilten Positionsfehlers gehandelt hätte. Es traten offensichtlich Sakkaden von charakteristischer Richtung und Form an bestimmten Stellen im Kreis in reproduzierbarer Weise auf. In Abb. 4.1 wird dies exemplarisch anhand eines Ausschnittes einer SP-Bewegung des rechten Auges von Proband 4 bei -0.2 Hz, die 2 komplette Kreisumläufe umfaßt, dargestellt. Die einander ähnlichen Sakkaden, die in beiden Umläufen auftreten, sind dabei etwas stärker gezeichnet. In Abb. 4.2 werden als Beispiel einer schnellen Pursuitbewegung die (transformiert und gefilterten) Daten von 16 Kreisumläufen des rechten Auges von Proband 2 unter der + 0.8 Hz- Bed. gezeigt. Auch hier sieht man, daß es zu charakteristischen Abweichungen der Augenfolgebewegung von der kreisförmigen Trajektorie kommt, in dem das Auge zwischen 90^o und 180^o eher etwas innerhalb des Kreises liegt und zwischen 270^o und 360^o eher etwas außerhalb des Kreises.

Die weitere Auswertung ist daher ein Versuch, die Verteilung dieser Eigenschaften der Sakkaden und die Eigenschaften der SP-Bewegung zu charakterisieren. Dazu wurde, wie in den Methoden beschrieben, eine glatte Kreisbewegung mit einem Radius von 12^o und den Umlauffrequenzen von $\pm$ 0.2, 0.3, 0.5 und 0.8 Hz als Zielbewegung vorgegeben

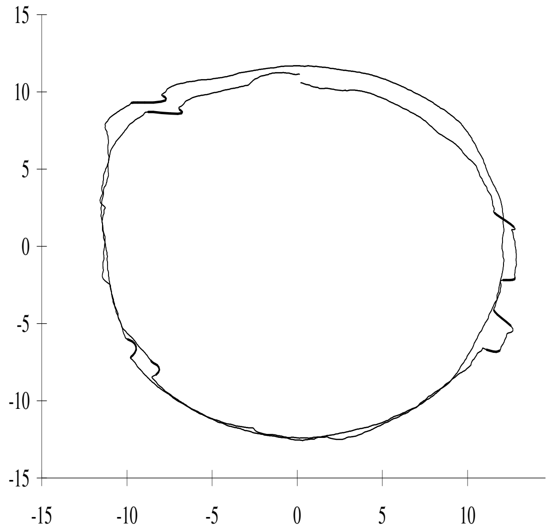


Abbildung 4.1: Darstellung des Auftretens ähnlicher Sakkaden an ähnlichen Orten während zweier Kreisumläufe einer SP-Bewegung des rechten Auges von Proband 4 bei -0.2 Hz (d.h. im Uhrzeigersinn). Die einander ähnlichen Sakkaden, die in beiden Umläufen auftreten, sind dabei markiert worden. Auch die Sakkadenpaare bei 3 und 4 Uhr gehören jeweils zum ersten und zweiten Umlauf.

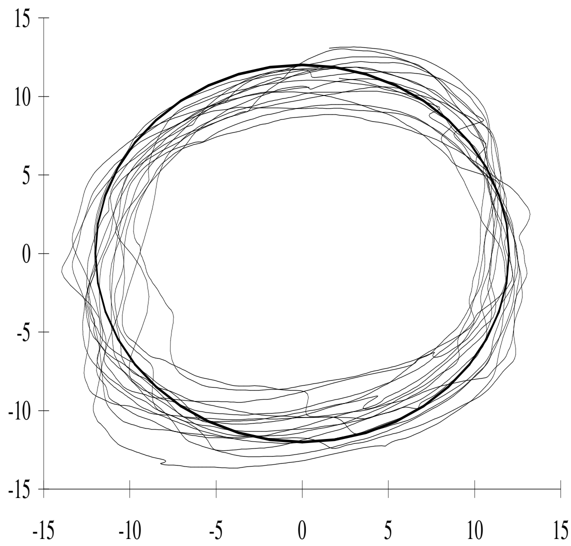


Abbildung 4.2: Darstellung der Rohdaten von 16 Kreisumläufen des rechten Auges von Proband 2 bei der +0.8 Hz-Bedingung zusammen mit einem Referenzkreis von 12^o Radius.

und die intermittierenden Sakkaden sowie die glatte Folgebewegung nach den ebenfalls im Methodenteil beschriebenen Parametern analysiert. Dabei wurde in allen Fällen, bis auf die Bestimmung der zeitlichen Korrelation zwischen dem linken und dem rechten Auge im letzten Teil dieses Abschnittes, ausschließlich das rechte Auge der Probanden untersucht.

4.1.1 Die kumulierten Originaldaten in kartesischen Koordinaten

In den Abbildungen 4.3 - 4.5 wird die Häufigkeit des Aufenthaltes des rechten Auges der Probanden in kartesischen Koordinaten dargestellt. Dazu wurde das Blickfeld in $0.5^o \times 0.5^o$ große Felder eingeteilt, in denen die Häufigkeit des Auftretens der jeweiligen in das Feld fallenden Augenkoordinaten gezählt wurde. Die Summe aller Felder wurde anschließend auf 1 normiert. Zusätzlich wurde der Vorgabekreis mit den mittleren Fehlervektoren aller Punkte, die in die jeweiligen Kreissektoren fielen, eingezeichnet. Weiterhin wird der mittlere Positionsfehler pro Meßpunkt bestimmt und in den Diagrammen angegeben.

Diese Darstellungsart eignet sich gut dazu, einen ersten Überblick über die Veränderungen der mittleren Augentrajektorie mit der Umlauffrequenz und -richtung für die einzelnen Probanden zu erhalten.

In den Darstellung der kumulierten Aufenthaltsorte in kartesischen Koordinaten der jeweils rechten Augen von Proband 1,2 und 4 in Abb. 4.3 - 4.5 sind die auf den ersten Blick erkennbaren Unterschiede zwischen den Probanden recht groß. Jeder scheint bei höheren Umlauffrequenzen eine etwas andere Strategie zu verfolgen. Die Abweichungen bei ± 0.2 und ± 0.3 Hz liegen für alle Probanden etwa im Rahmen der Meßgenaugkeit. Um so erstaunlicher ist die Abweichung bei Proband 2, der auch schon bei -0.2 Hz eine ganz ähnliche Deformation der Augenspur zeigt wie bei den Frequenzen von -0.5 und -0.8 Hz. Auch bei Proband 1 und 4 sind die jeweiligen Deformationen der Frequenzpaare von jeweils +0.5 und +0.8 sowie -0.5 und -0.8 Hz sehr ähnlich.

Insgesamt sieht man, daß es mit wachsender Frequenz zu probandentypischen Verformungen der Augentrajektorie kommt und daß der Blickfehler alles andere als isotrop über den Kreis verteilt ist.

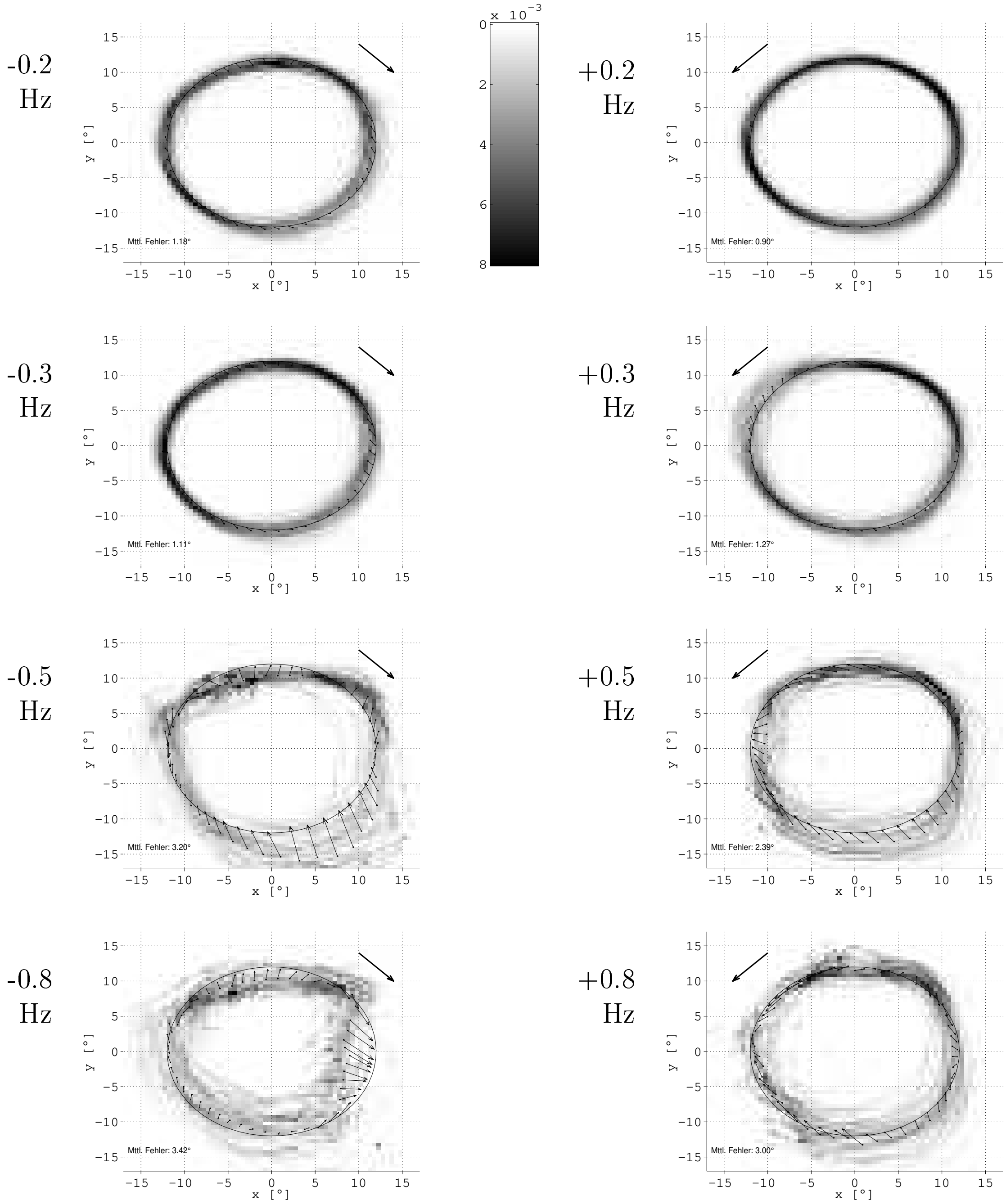


Abbildung 4.3: Kumulative Häufigkeit des Aufenthaltortes des rechten Auges des Probanden 1 in kartesischen Koordinaten für alle Umlauffrequenzen. Weiterhin ist der Sollkreis von 12^o eingezeichnet, auf dem das Ziel sich bewegte, sowie der mittlere Fehlervektor aller Punkte, die in den jeweiligen Kreissektor fielen. Im rechten bzw. linken oberen Quadranten ist die Bewegungsrichtung dargestellt. Links unten wird der mittlere Fehler pro Punkt der Folgebewegung (nicht des Eichkreises!) angegeben.

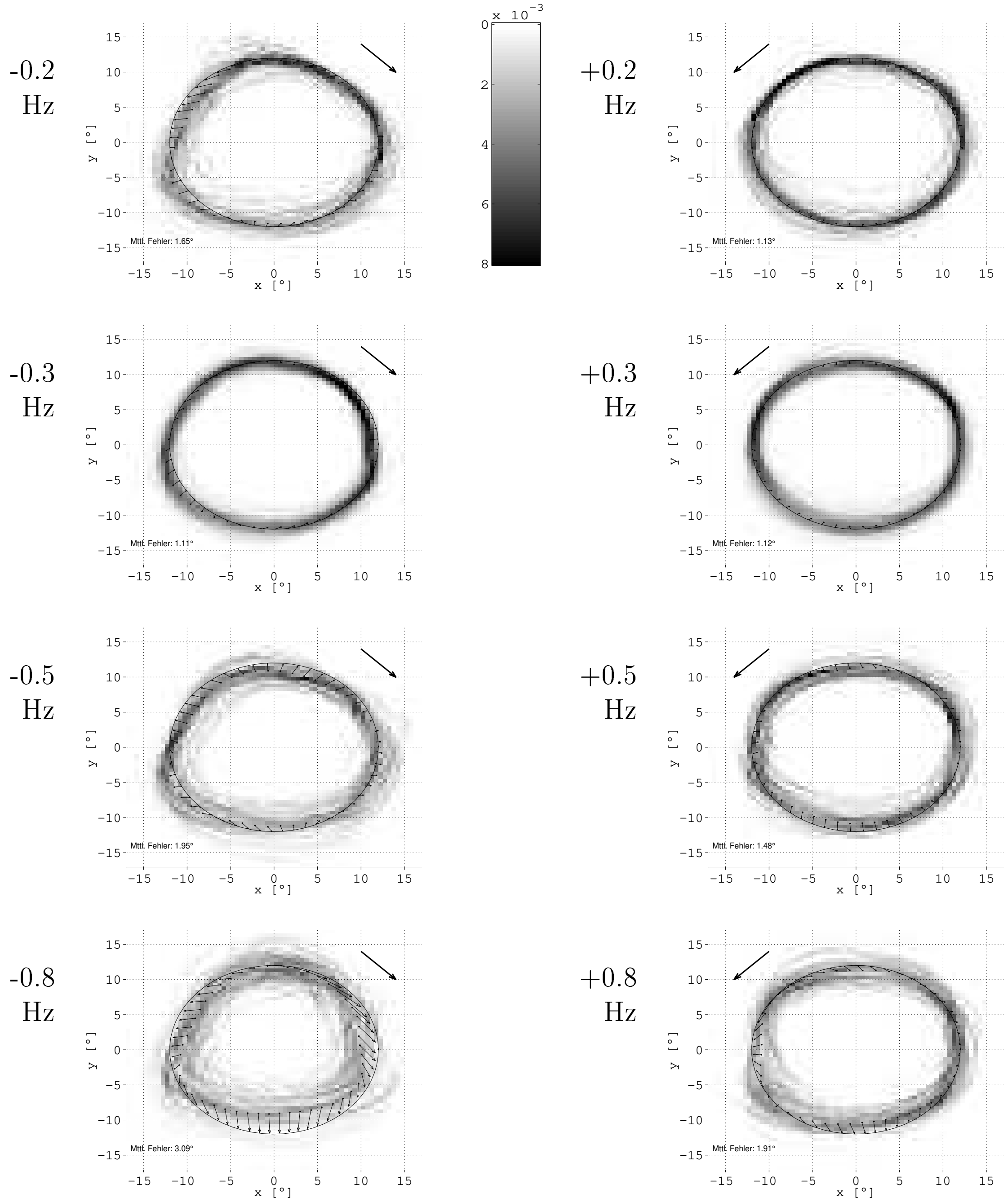


Abbildung 4.4: Kumulative Häufigkeit des Aufenthaltortes des rechten Auges des Probanden 2 in kartesischen Koordinaten für alle Umlauffrequenzen. Die Abbildung ist sonst wie Abb. 4.3 aufgebaut.

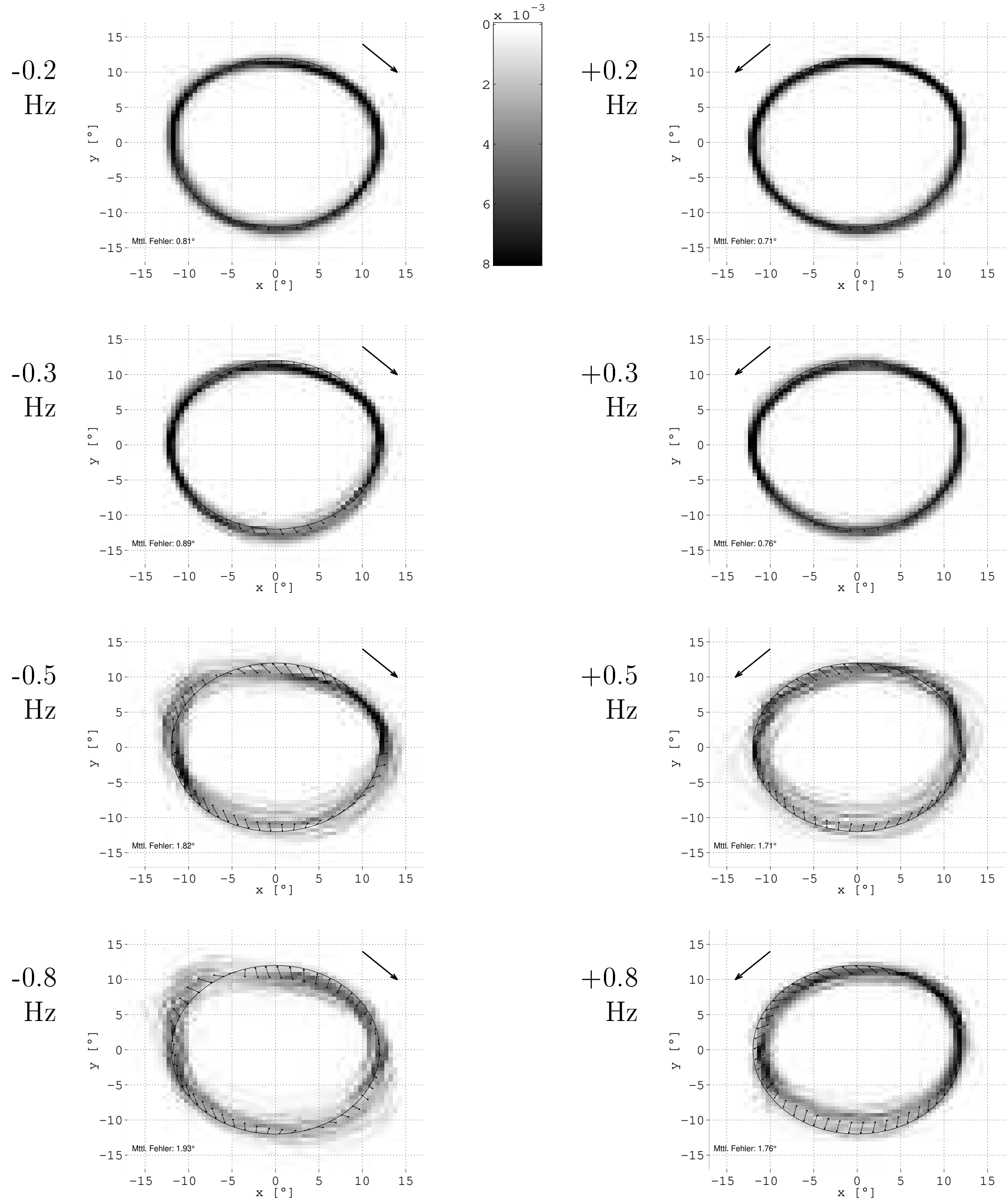


Abbildung 4.5: Kumulative Häufigkeit des Aufenthaltortes des rechten Auges des Probanden 4 in kartesischen Koordinaten für alle Umlauffrequenzen. Die Abbildung ist sonst wie Abb. 4.3 aufgebaut.

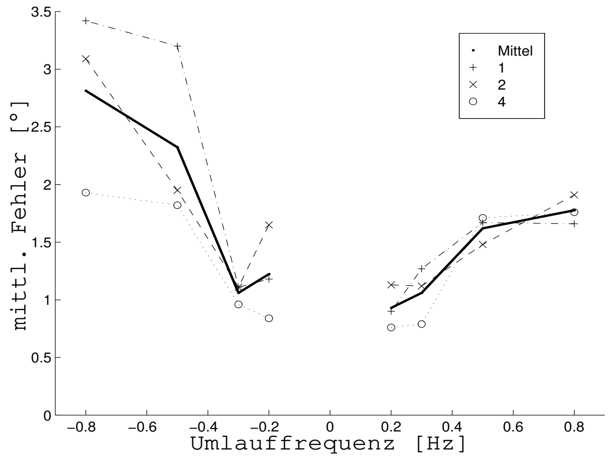


Abbildung 4.6: Darstellung des mittleren Fehlers pro Punkt relativ zur Zielbewegung für das rechte Auge aller Probanden und Umlauffrequenzen.

Wie in Abb. 4.6 dargestellt, wächst der mittlere Fehler [^{o}] des rechten Auges pro Punkt mit der Umlauffrequenz. Auffällig ist weiterhin, daß der mittlere Fehler pro Punkt für die Bewegung gegen den Uhrzeigersinn (+ Umlaufrichtung) im Mittel bei allen 3 Probanden kleiner und insgesamt einheitlicher ist, als für die Bewegung im Uhrzeigersinn (- Umlaufrichtung).

Die gute Anpassung der Augenbewegung an den Kreis bei den niedrigen Umlauffrequenzen für alle drei Probanden stellt außerdem eine gute Validierung der Transformationsprozedur dar.

4.1.2 Die kumulierten Originaldaten in polaren Koordinaten

In den Abbildungen 4.7- 4.9 wird wie in den Abbildungen 4.3- 4.5 nochmals die kumulierte Position des rechten Auges dargestellt, jetzt jedoch in polaren Koordinaten. D.h. die Position des Auges wird statt in den x- und y- Koordinaten nun mittels des Radius r und des Winkels α dargestellt. Es gilt :$\binom{x}{y} = r\binom{\cos\alpha}{\sin\alpha}$. Dazu wurde für jeden Meßpunkt mit $r = \sqrt{x^2 + y^2}$ und $\alpha = \arctan\frac{y}{x}$ die polare Darstellung gefunden. Der Radius wurde zum besseren Vergleich zu vorher wiederum in 0.5^o große Intervalle, der Winkel in 7.5^o große Intervalle eingeteilt. Damit läßt sich die schon vorher gemachte Beobachtung, der probandentypischen frequenzabhängigen Veränderungen der mittleren Augentrajektorien noch besser darstellen, insbesondere läßt sie sich zu der im nächsten Abschnitt zu ermittelnden mittleren SP-Richtung in Beziehung setzen.

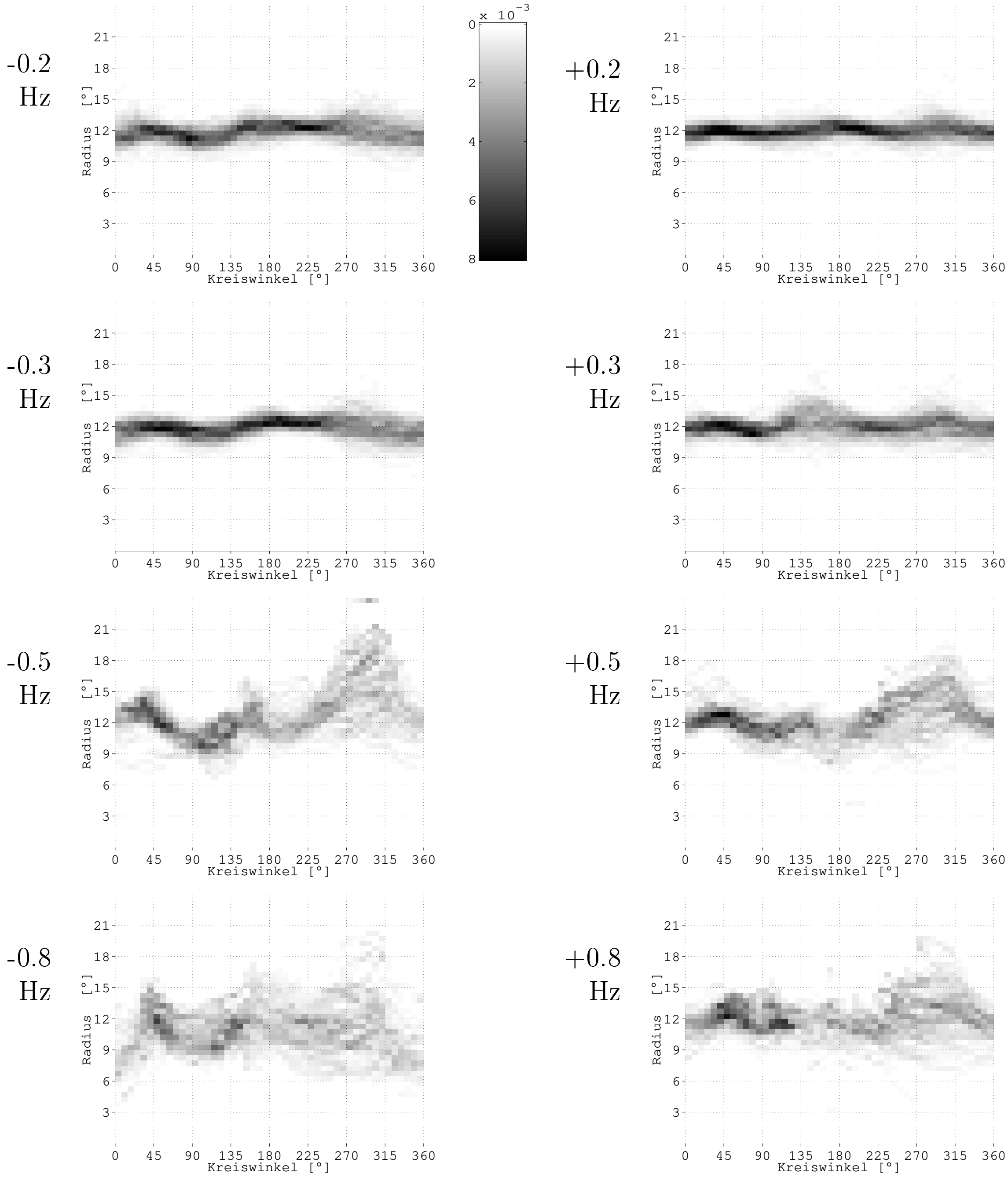


Abbildung 4.7: Kumulative Häufigkeit des Aufenthaltsortes des rechten Auges des Probanden 1 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und dem Radius [^{o}] für alle Umlauffrequenzen. Es ist die Darstellung derselben Daten wie in den Abbildungen 4.3- 4.5, jedoch in polaren Koordinaten.

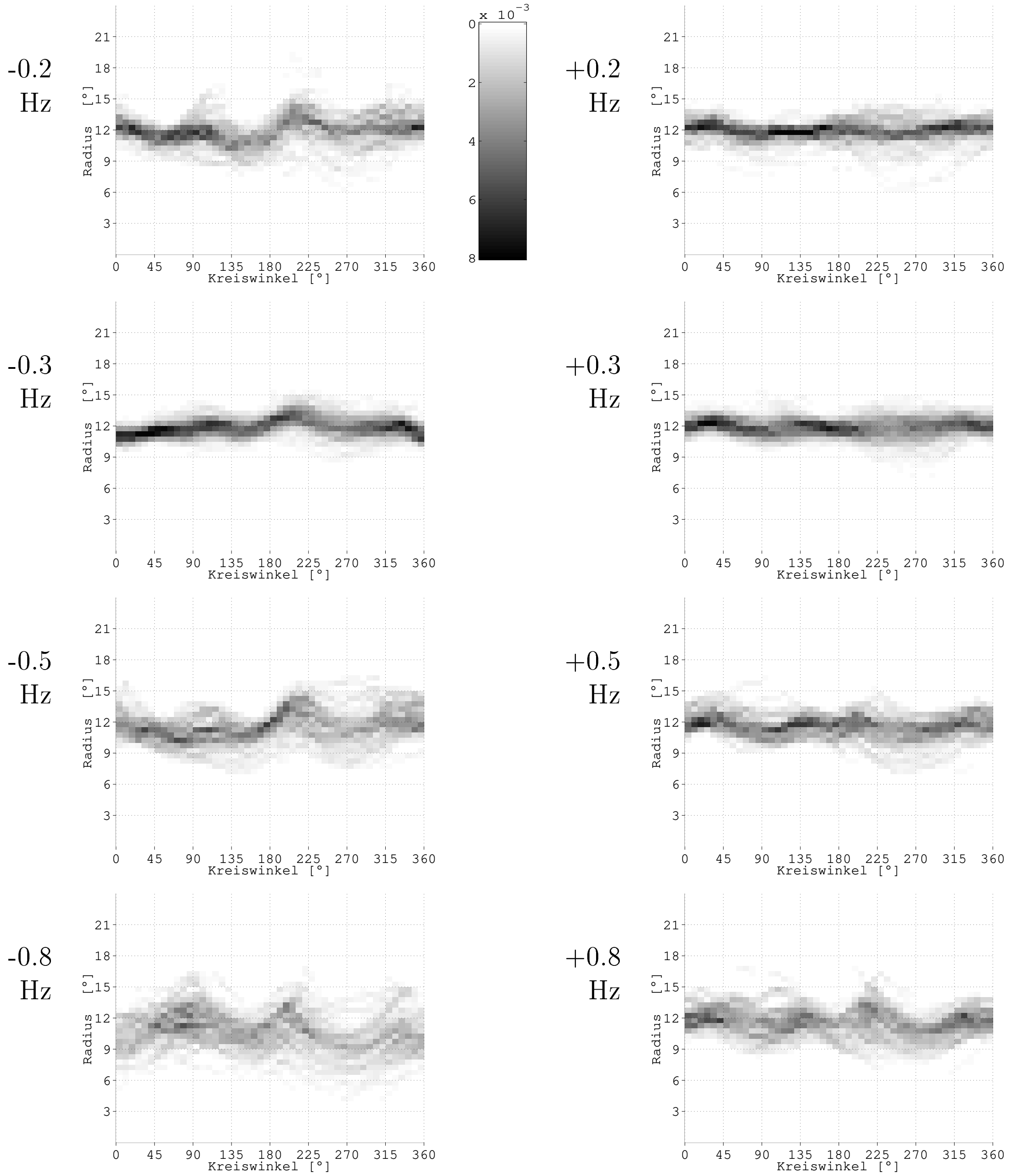


Abbildung 4.8: Kumulative Häufigkeit des Aufenthaltsortes des rechten Auges des Probanden 2 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und dem Radius[^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

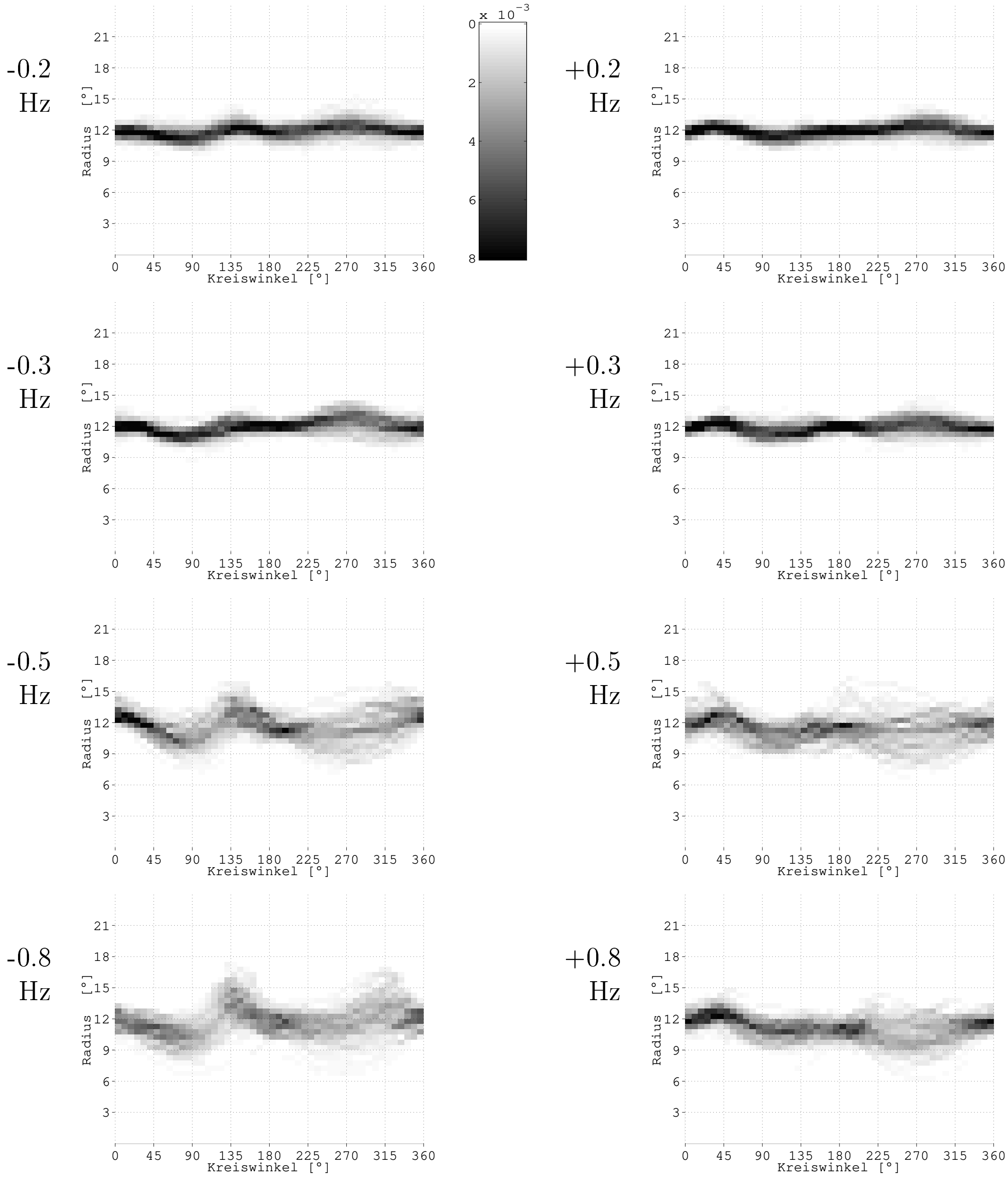


Abbildung 4.9: Kumulative Häufigkeit des Aufenthaltsortes des rechten Auges des Probanden 4 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und dem Radius [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

Die Häufigkeit der Bewegungsrichtung der glatten Folgebewegung in Abhängigkeit vom Kreiswinkel

In diesem Abschnitt wird allein die kumulative Häufigkeit des SP analysiert. Dabei wurden alle Sakkaden nach der in Kapitel 3.5.1 beschriebenen Methode vor der weiteren Auswertung in den Daten markiert und im weiteren nicht berücksichtigt.

Von der radialen Abhängigkeit der Bewegung wurde abgesehen, die Bewegung wurde sozusagen auf den Kreis projiziert. Als zweite Variable wurde die Bewegungsrichtung eingeführt. Damit läßt sich untersuchen, an welcher Stelle im Kreis welche Richtung des Pursuit wie häufig war. Insbesondere ist diese Angabe später bei der Berechnung des mittleren Gain und der mittleren Phase ebenfalls in Abhängigkeit dieser 2 Parameter notwendig.

Dazu wurde die Bewegungsrichtung wie in Kapitel 3.5.2 (Abb. 3.9) beschrieben festgelegt. Es ergibt sich damit die in Tab. 4.1 angegebene Beziehung zwischen der Richtung der Bewegung α und der Umlauffrequenz ν:

	$\alpha > 0$	$\alpha < 0$
$\nu > 0$	$\rightarrow$ Kreisinnere	$\rightarrow$ außen
$\nu < 0$	$\rightarrow$ außen	$\rightarrow$ Kreisinnere

Tabelle 4.1: Beziehung zwischen der Richtung der Bewegung α und der Umlauffrequenz ν. Z.B. entspricht bei positiver Umlauffrequenz ($\nu > 0$) eine positive Bewegungsrichtung ($\alpha > 0$) einer Bewegung in den Kreis hinein.

Die Bewegungsrichtung wurde ebenso wie der Kreis in 7.5^o große Intervalle eingeteilt, wobei jedoch von -180^o bis 180^o gezählt wurde.

Zusätzlich zu den kumulierten Daten der einzelnen Probanden, die in den Abb. 4.10 - 4.12 zu sehen sind, wurden diese auf die beiden Koordinaten projiziert, um die Abhängigkeiten von den Einzelvariablen zu verdeutlichen, was in den Abb. 4.13 und 4.14 dargestellt wird.

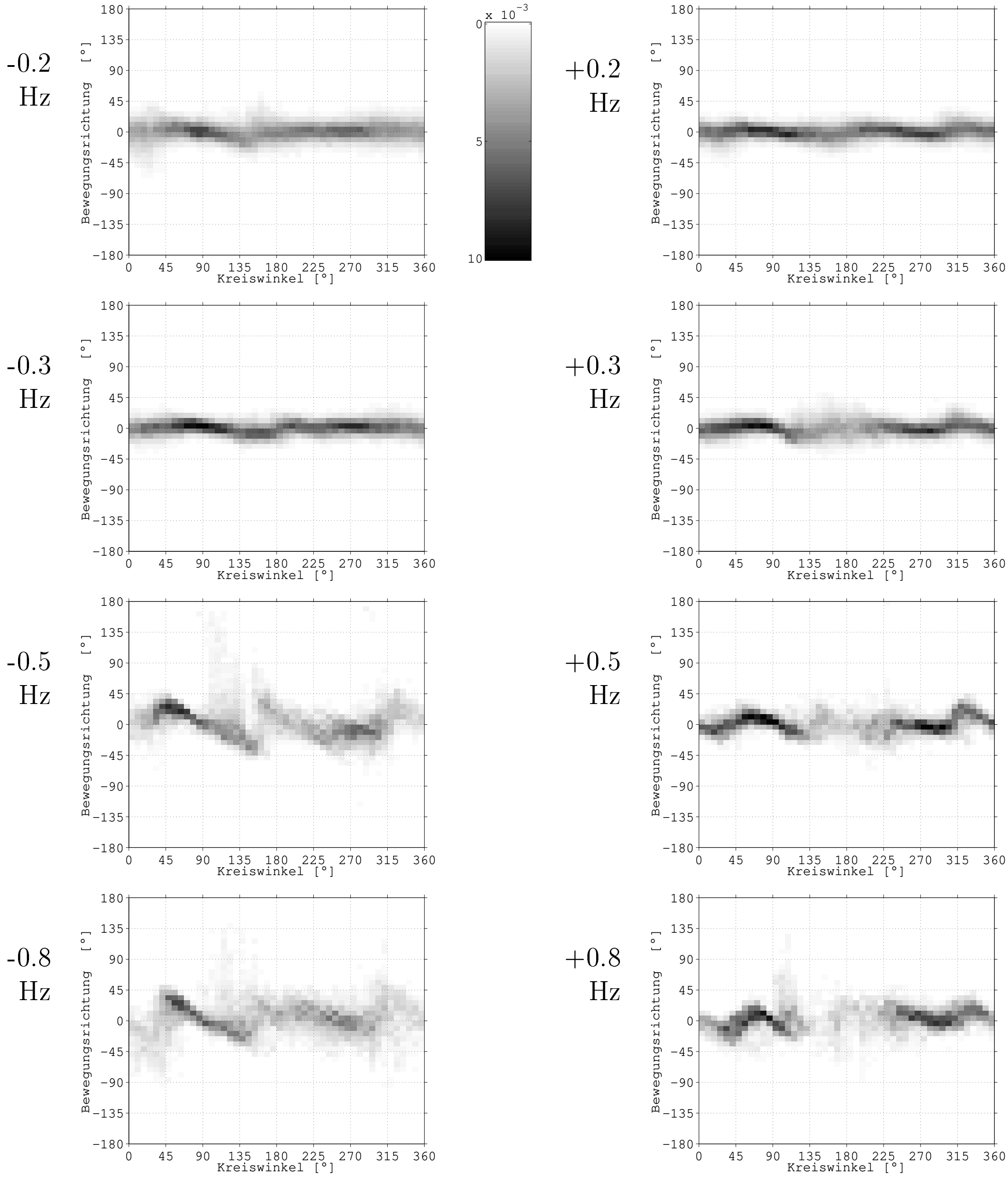


Abbildung 4.10: Kumulative Häufigkeit des SP des rechten Auges des Probanden 1 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und der Richtung der Bewegung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

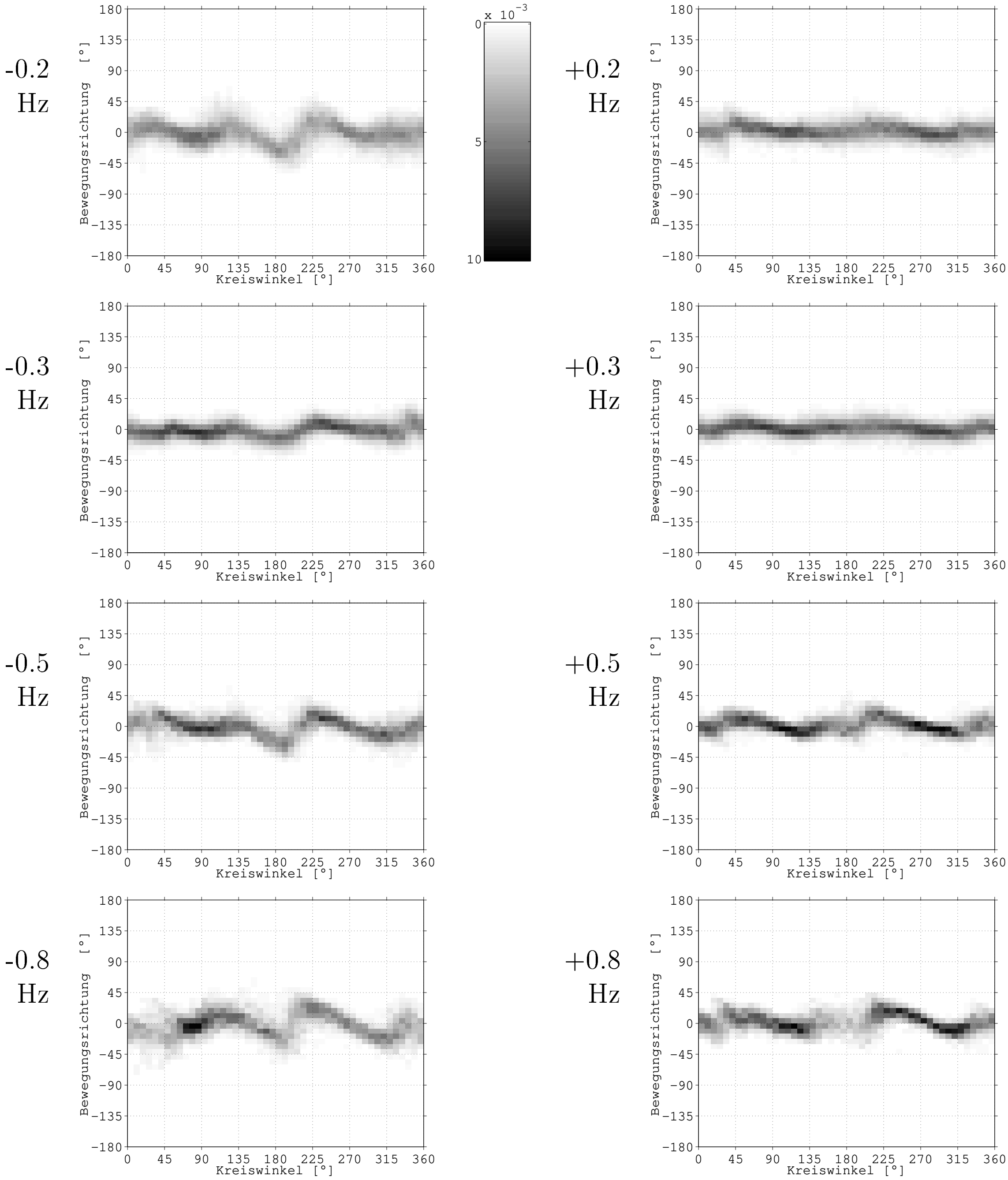


Abbildung 4.11: Kumulative Häufigkeit des SP des rechten Auges des Probanden 2 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und der Richtung der Bewegung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

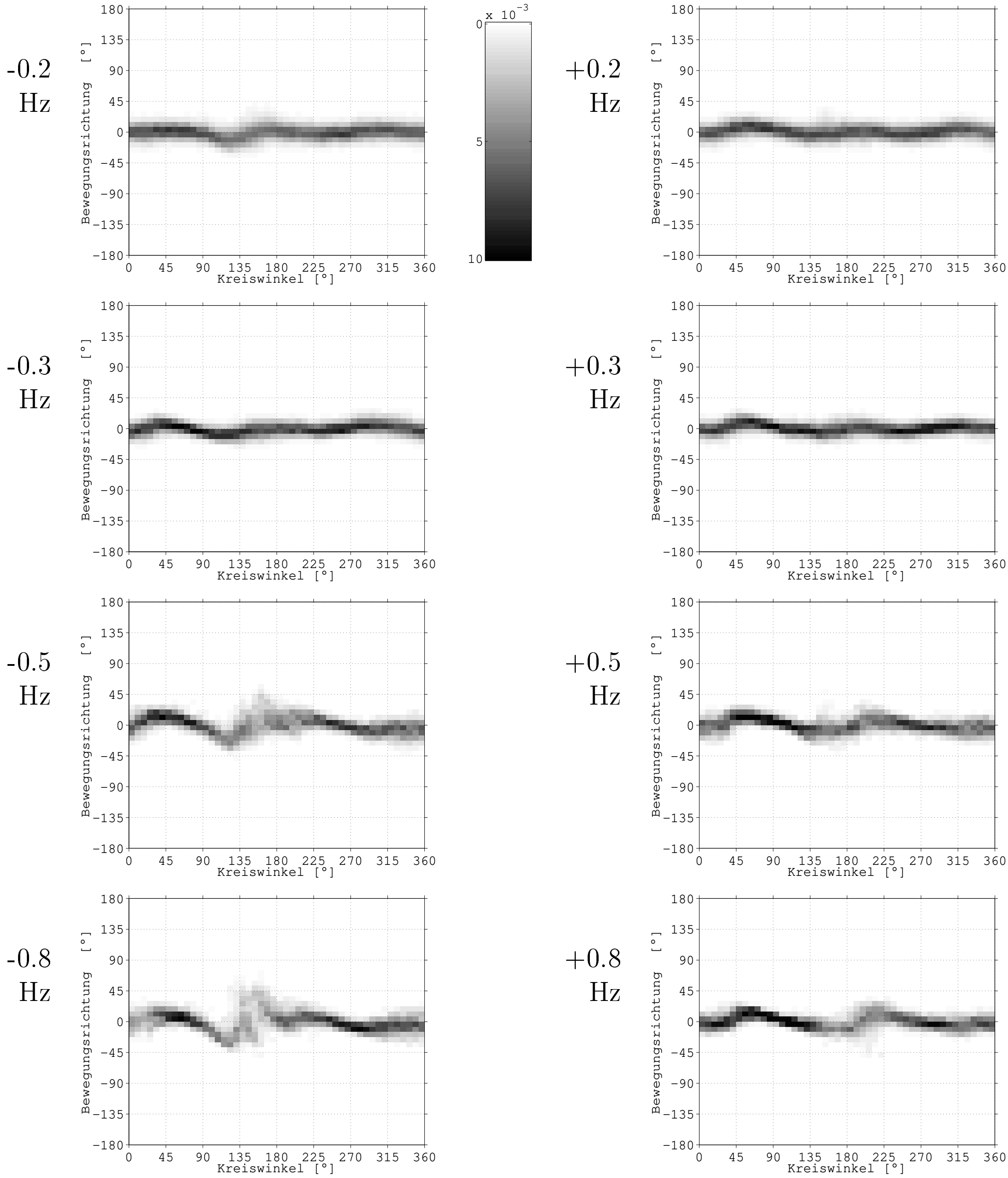


Abbildung 4.12: Kumulative Häufigkeit des SP des rechten Auges des Probanden 4 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und der Richtung der Bewegung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

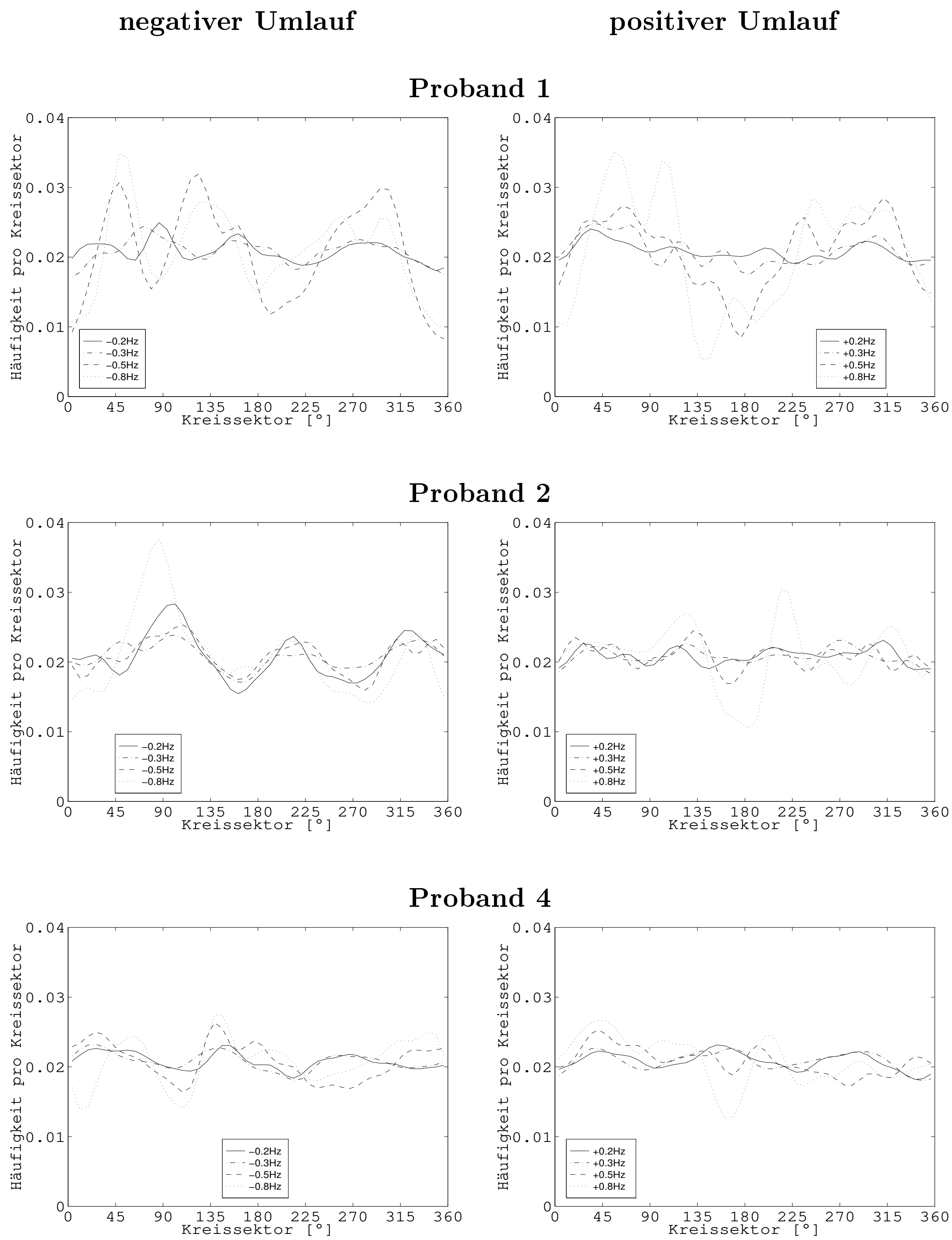


Abbildung 4.13: Kumulative Häufigkeit des SP des rechten Auges pro 7.5^o-Sektor in Abhängigkeit vom Kreiswinkel $[^o]$ für alle Umlauffrequenzen und Probanden. Bei völliger Isotropie der Verteilung müßte ihr Wert konstant bei $1/48 = 0.0208$ liegen.

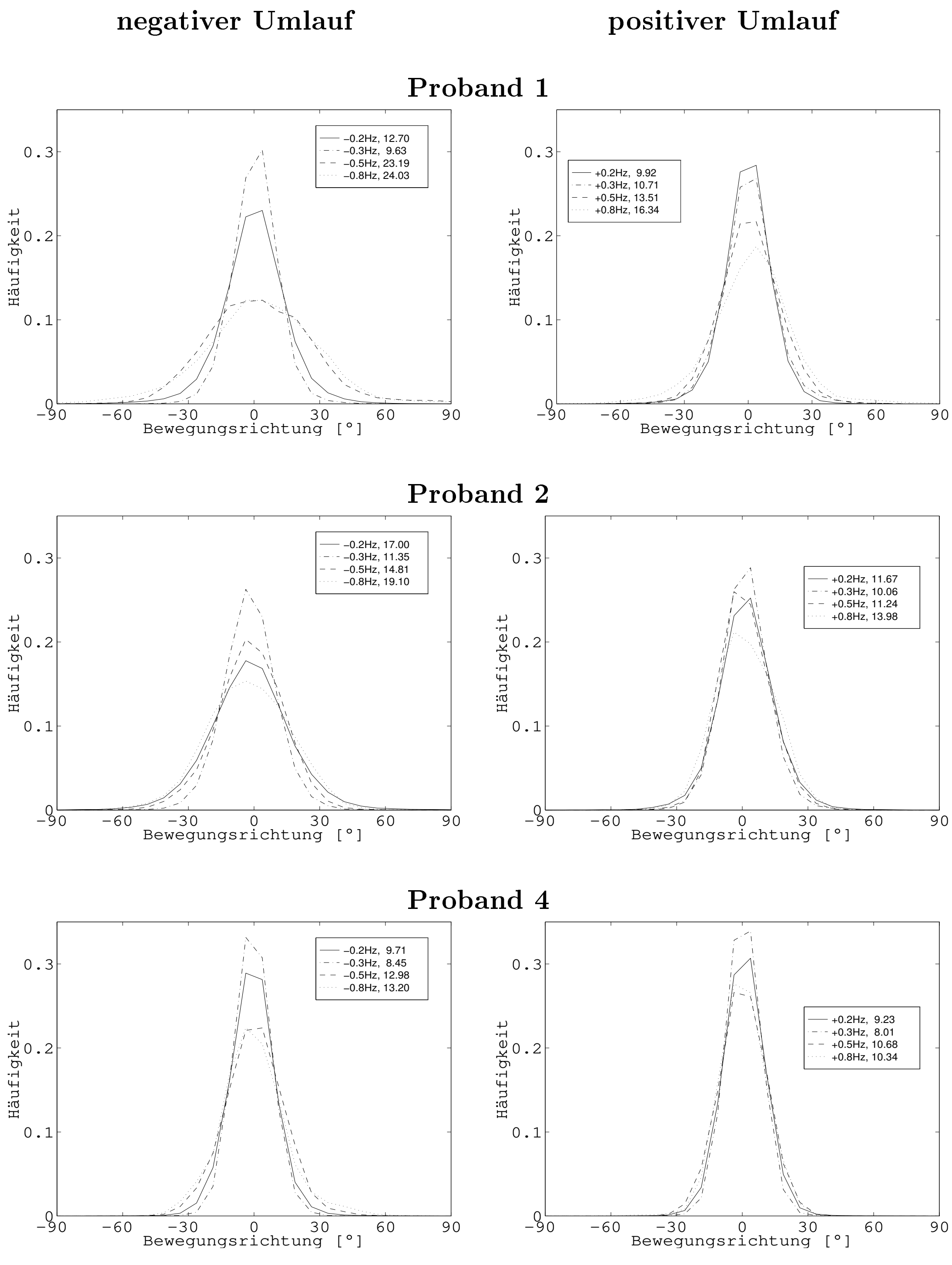


Abbildung 4.14: Kumulative Häufigkeit des SP des rechten Auges pro 7.5^o-Sektor in Abhängigkeit von seiner Richtung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen und Probanden. Die Zahlen in den Legenden geben die Standardabweichung einer angepaßten Gaußverteilung mit dem Maximum bei Null an.

Richtungsintegration Im Vergleich zu den Abbildungen 4.7- 4.9 ist die zweite Variable in diesem Abschnitt nicht die Position, sondern die Richtung des SP. Beide Darstellungen ergänzen sich insofern, als die Darstellung der kumulativen Häufigkeit bezüglich des Kreissektors und der Bewegungsrichtung die Veränderung der Position, die allein durch den Pursuit bedingt wird, in der Zeit beschreibt. D.h. das Integral der kumulativen Bewegungsrichtung müßte bei alleinigem Pursuit genau die entsprechende mittlere Position zur Folge haben. Dies läßt sich unter Verwendung eines modifizierten Eulerverfahrens überprüfen. Die dabei von den Augen erreichte Genauigkeit lag etwa bei 2^o (s.Abb. 4.17) bei einer Strecke von insgesamt $2\pi * 12^o = 75.4^o$ (d.h. 2.7%), was in etwa der Auflösung (1.75^o) entsprach. Die einzelnen Werte stehen in den Legenden der Abb. 4.16. Dieses modifizierte Eulerverfahren wendet den Sinussatz zur Berechnung des radialen Abstandes der Augenposition aus seiner mittleren Richtung an.

Es sei r_i der mittlere Radius im Kreissegment i, β_i die mittlere Bewegungsrichtung, α die Auflösung, d.h. der (konstante) Öffnungswinkel eines Kreissegments. Dann berechnet sich der Radius r_{i+1} wie folgt:

$$\epsilon_i := 90^o - \frac{\alpha}{4} - \beta_i$$

$$\gamma_i := 90^o - \frac{\alpha}{4} + \beta_i$$

$$r_{i+1} = r_i \frac{\sin \epsilon_i}{\sin \gamma_i} \frac{\sin \epsilon_{i+1}}{\sin \gamma_{i+1}} \tag{4.1}$$

In Abb. 4.15 ist diese Art der Integration für ein Signal der Form $f(x) = 12 + \sin(x) + 2\cos(x)$ dargestellt. Im zweiten Teil dieser Abb. ist das Differenzsignal aus dem eigentlichen und dem durch Integration der Richtung gewonnenen Signal zu sehen. Ein negativer Abstand bedeutet, daß das via Integration berechnete Signal größer ist als das direkt berechnete Positionssignal.

In Abb. 4.16 ist dieses Differenzsignal für alle Probanden und Frequenzen aufgetragen. Die mittlere Differenz wurde dabei auf Null gesetzt. Es fällt auf, daß Proband 1 bei schnellen Frequenzen die deutlichsten Abweichungen zeigt, ohne daß diese sich global zu großen, systematischen Richtungsabweichungen addieren. Proband 2 zeigt bei -0.8 Hz eine deutliche Abweichung zwischen Positions- und integriertem Richtungssignal bei etwa 0^o (bzw. 360^o) sowie um die 180^o bei +0.8 Hz. Proband 4 zeigt solche Abweichungen bei -0.8 Hz im Winkelbereich um 120^o und um 340^o sowie bei +0.8 Hz im Bereich von 160^o. In diesen Bereichen ist die mittlere Pursuitrichtung demnach nicht geeignet, die Position des Auges suffizient zu erklären, so daß für diese Abweichungen Sakkaden verantwortlich sein müssen. Für diesen Zusammenhang spricht auch, daß Proband 4, der von den drei Probanden den besten Pursuit zeigte, bei den schnellen Umlauffrequenzen, wie in Abb. 4.39 zu sehen ist, zeitlich etwas vor diesen Winkelbereichen Maxima der

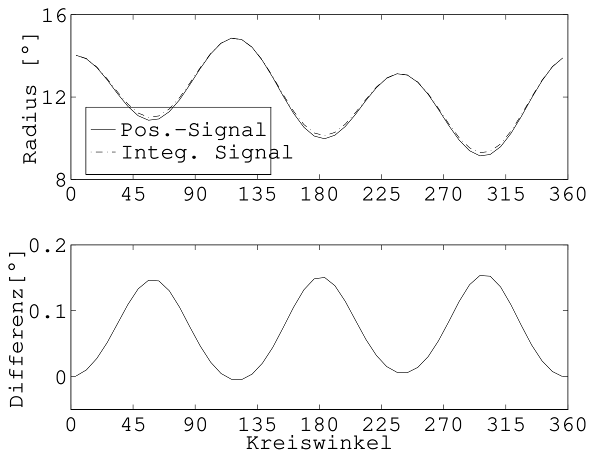


Abbildung 4.15: Darstellung des Ergebnisses der Richtungsintegration nach Euler. Im ersten Bild wird sowohl das ursprüngliche Signal $f(x) = 12 + \sin(x) + 2\cos(x)$ gezeigt wie auch das Ergebnis der Integration nach dem im Text beschriebenen Verfahren. Im zweiten Bild wird die Differenz beider Signale dargestellt. Der durch den Algorithmus gemachte Fehler ist damit wesentlich kleiner als die in den Daten auftretenden Werte.

Sakkadenhäufigkeit aufweist.

In Abb. 4.17 wird der kumulierte Abstand [^{o}] zwischen den beiden Signalen, der in den Legenden angegeben war, gezeigt. Man sieht primär einen Unterschied zwischen den Probanden, der sich jedoch im Rahmen der Auflösung von 1.75^o bewegt.

negativer Umlauf **positiver Umlauf**

Proband 1

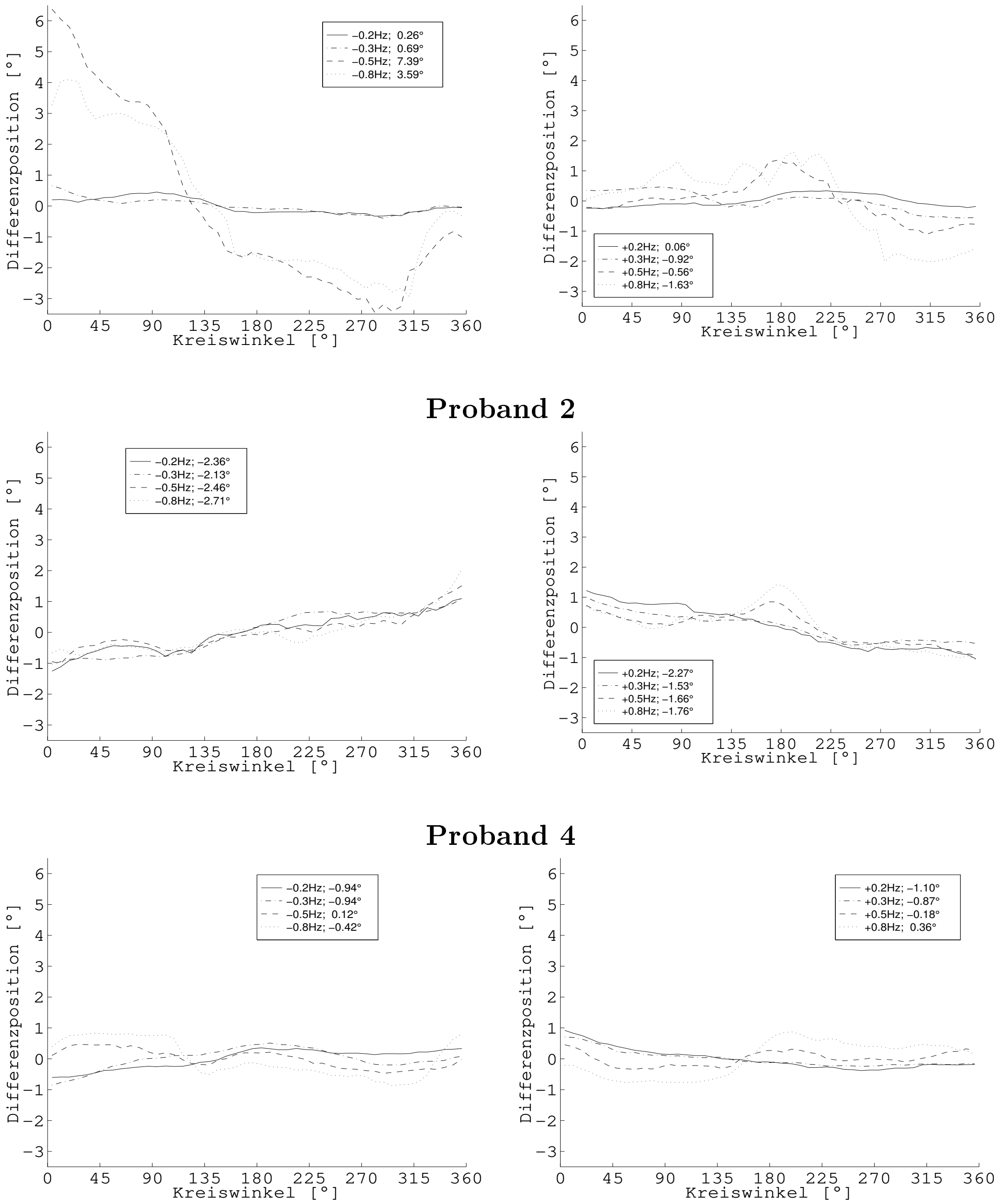


Abbildung 4.16: Darstellung der Differenz zwischen den Positions- und den integrierten Richtungssignalen für alle Probanden und Umlauffrequenzen. Die zusätzliche Zahl in der Legende gibt die kumulierte Gesamtabweichung über den vollen Kreis in [°] an. Alle Signale wurden mit einem harmonischen Filter 10. Ordnung gefiltert.

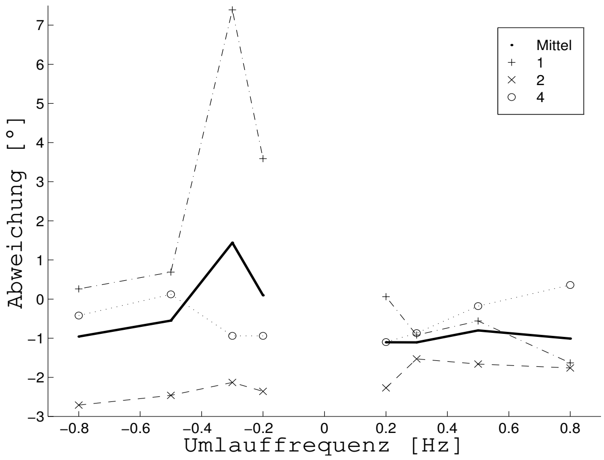


Abbildung 4.17: Darstellung der kumulierten Abweichung [Blickwinkel ^{o}] zwischen dem allgemeinen mittleren Positionssignal und dem integrierten mittleren Signal der Pursuitrichtung.

Breitere Verteilungen Betrachtet man Abb. 4.14, so sieht man einen deutlichen Trend zu breiteren Verteilungen bei schnelleren Umlaufgeschwindigkeiten. Dies wurde durch das Anpassen einer Gaußkurve und der Angabe der Standardabweichung quantifiziert, was in Abb. 4.18 wiedergegeben ist.

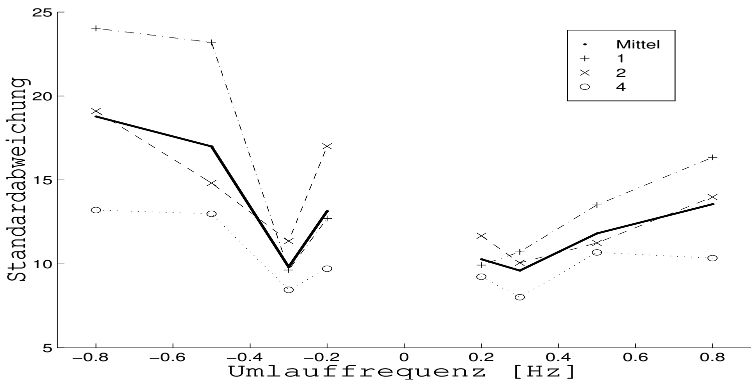


Abbildung 4.18: Darstellung der Breite der Verteilung der Pursuit-Richtungen in Abhängigkeit von der Umlauffrequenz.

Insgesamt sieht man eine deutliche Verbreiterung der Verteilung mit zunehmender Frequenz, wobei in beiden Umlaufrichtungen die Breite der Verteilungen bei ± 0.3 Hz etwas kleiner ist als bei 0.2 Hz. D.h. bei ± 0.3 Hz streuen die Richtungen des Pursuits am wenigsten um die vorgegebene Targetrichtung. Wie beim mittleren Fehler (vergl. Abb.4.6) ist die Streuung zwischen den Probanden und die Verteilungsbreite selbst für die negative Umlaufrichtung deutlich größer.

Modellbetrachtungen Einen Teil des Verlaufs der von Kreiswinkel und Bewegungsrichtung abhängigen kumulierten Pursuitdaten läßt sich mit einem Modell aus zwei konstanten Gainfaktoren in x- und y-Richtung erklären. Der Verlauf der theoretischen Abhängigkeit der Pursuitrichtung vom Kreiswinkel ist in Abb. 4.19 für unterschiedliche konstante Verhältnisse der Gains in x- und y-Richtung dargestellt.

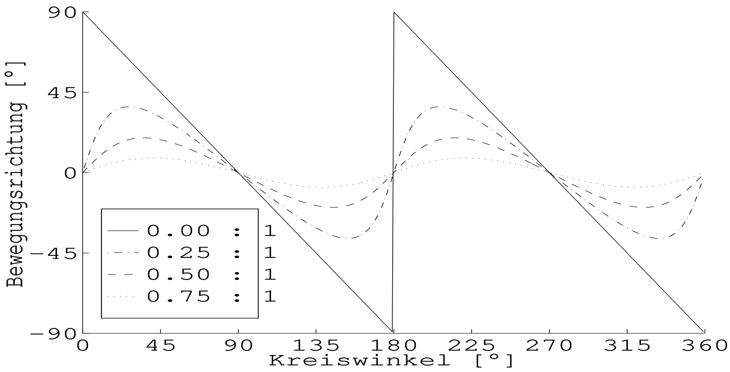


Abbildung 4.19: Darstellung der theoretischen Abhängigkeit der Pursuitrichtung vom Kreiswinkel für unterschiedliche konstante Verhältnisse der Gains in x- und y-Richtung.

Diese Beziehung berechnet sich wie folgt:
Ohne Phasenverschiebung werden die Targetbewegung $\binom{x_0}{y_0}$ und die Augenbewegung $\binom{x}{y}$ für positive bzw. negative Umlauffrequenzen beschrieben durch:

$$\begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} \cos \omega t \\ \sin \omega t \end{pmatrix} \qquad \text{und} \qquad \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b_x \cos \omega t \\ b_y \sin \omega t \end{pmatrix} \tag{4.2}$$

Damit gilt für die Tangentialvektoren:

$$\mathbf{t}_0 = \begin{pmatrix} -\sin \omega t \\ \cos \omega t \end{pmatrix} \qquad \text{und} \qquad \mathbf{t} = \frac{1}{|\%|} \begin{pmatrix} -b_x \sin \omega t \\ b_y \cos \omega t \end{pmatrix} \tag{4.3}$$

Und damit folgt für den Winkel α zwischen $\mathbf{t}$ und $\mathbf{t}_0$:

$$\cos \alpha = \frac{b_x \sin^2 \omega t + b_y \cos^2 \omega t}{\sqrt{b_x^2 \sin^2 \omega t + b_y^2 \cos^2 \omega t}} \tag{4.4}$$

Der cos läßt für den Winkel α 2 Lösungen zu, aus denen man sich die jeweils gültige heraussuchen muß. Dies ist im ersten und dritten Quadranten die positive und im 2. und 4. Quadranten die negative Lösung. Da ω nur in Gestalt von Quadraten auftaucht, ist dieser Ausdruck für positive und negative Umlauffrequenzen gleich. Charakteristisch ist ein flacher Abfall bei 90^o und 270^o sowie ein steiler Anstieg bei 0^o und 180^o. Verläufe dieser Art finden sich bei allen Probanden in den höheren Umlauffrequenzen, jedoch werden die Winkelbereiche z.T. nicht eingehalten, z.T. sind die Kurven sogar 3-gipflig.

Diese Diskrepanzen können zum einen an einer zusätzlichen Phasenverschiebung, zum anderen an einem vom Kreiswinkel in komplexerer Weise abhängigen Gain liegen. Beides soll im folgenden untersucht werden.

4.1.3 Der Gain der glatten Folgebewegung

In diesem Abschnitt wird der mittlere Gain des SP in Abhängigkeit der beiden Variablen Kreiswinkel [^{o}] und Bewegungsrichtung [^{o}] analysiert, die auch schon im vorangegangenen Abschnitt untersucht wurden. Die Sakkaden wurden wiederum vor der Analyse entfernt. In Abb. 4.20 - 4.22 wird der mittlere Gain in Abhängigkeit beider Variablen helligkeitskodiert dargestellt. In Abb. 4.23 wird der mittlerer Gain allein in Abhängigkeit vom Kreiswinkel, in Abb. 4.24 allein in Abhängigkeit von der Bewegungsrichtung gezeigt.

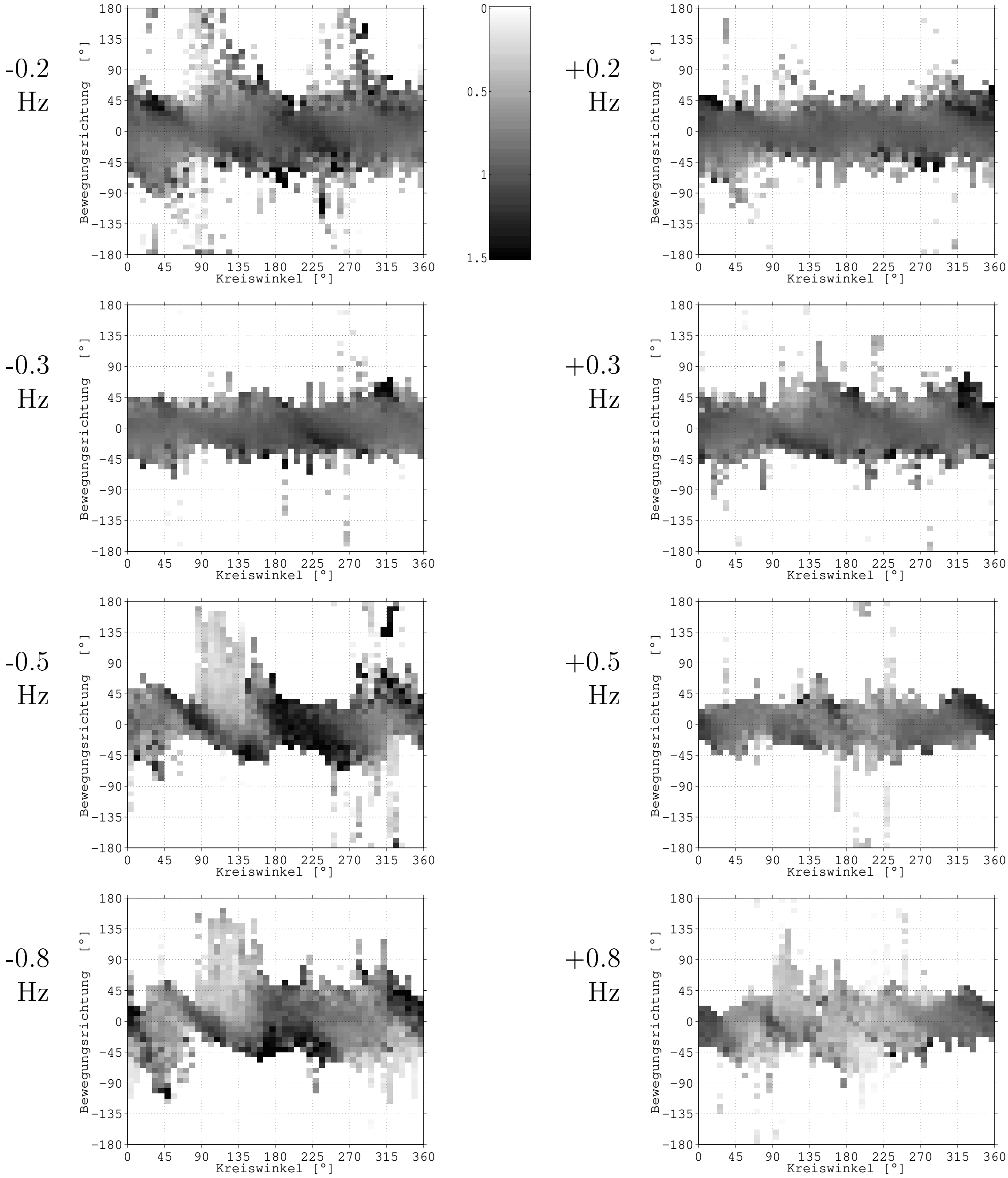


Abbildung 4.20: Mittlerer Gain des SP des rechten Auges des Probanden 1 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und der Richtung der Bewegung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

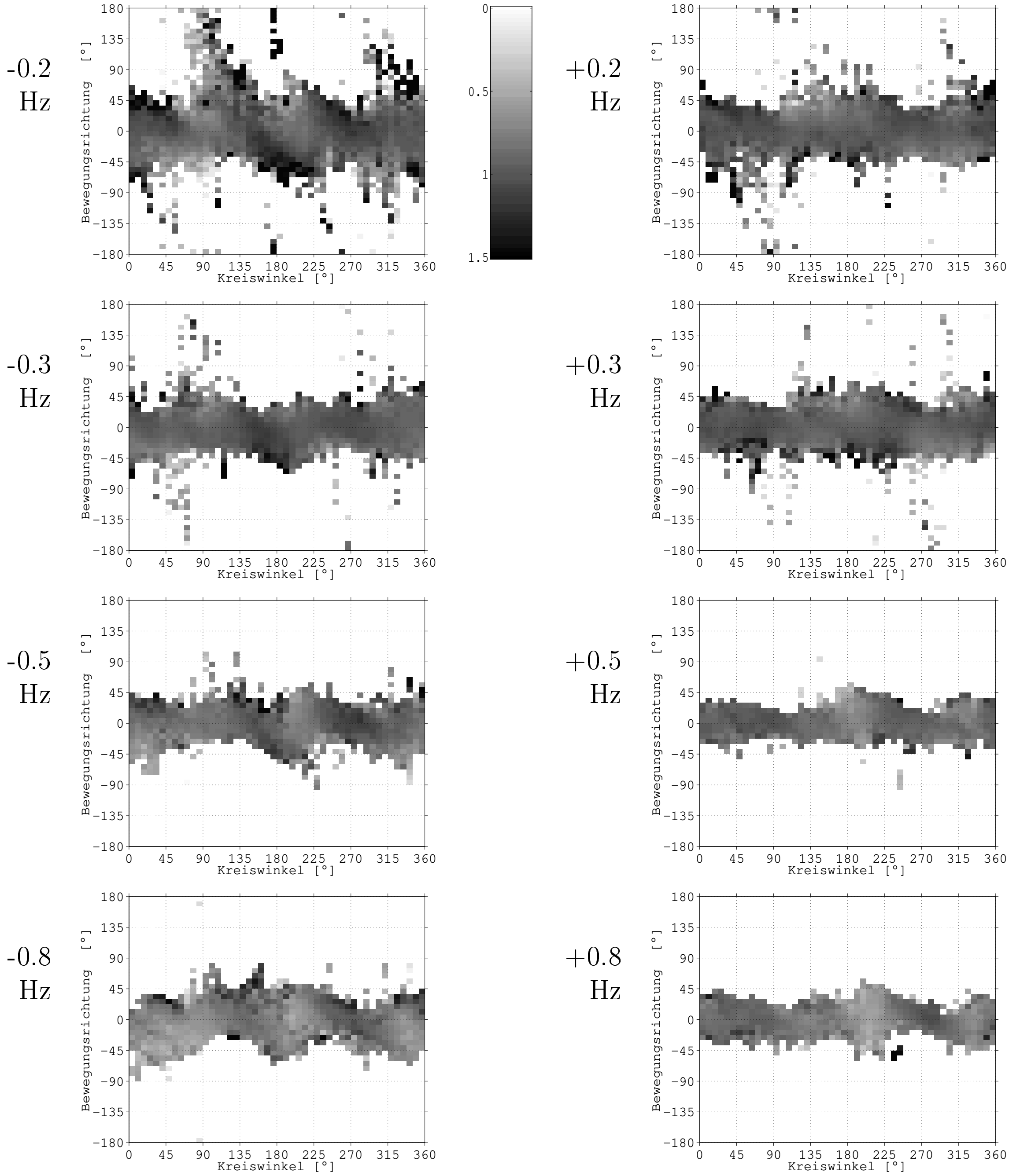


Abbildung 4.21: Mittlerer Gain des SP des rechten Auges des Probanden 2 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und der Richtung der Bewegung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

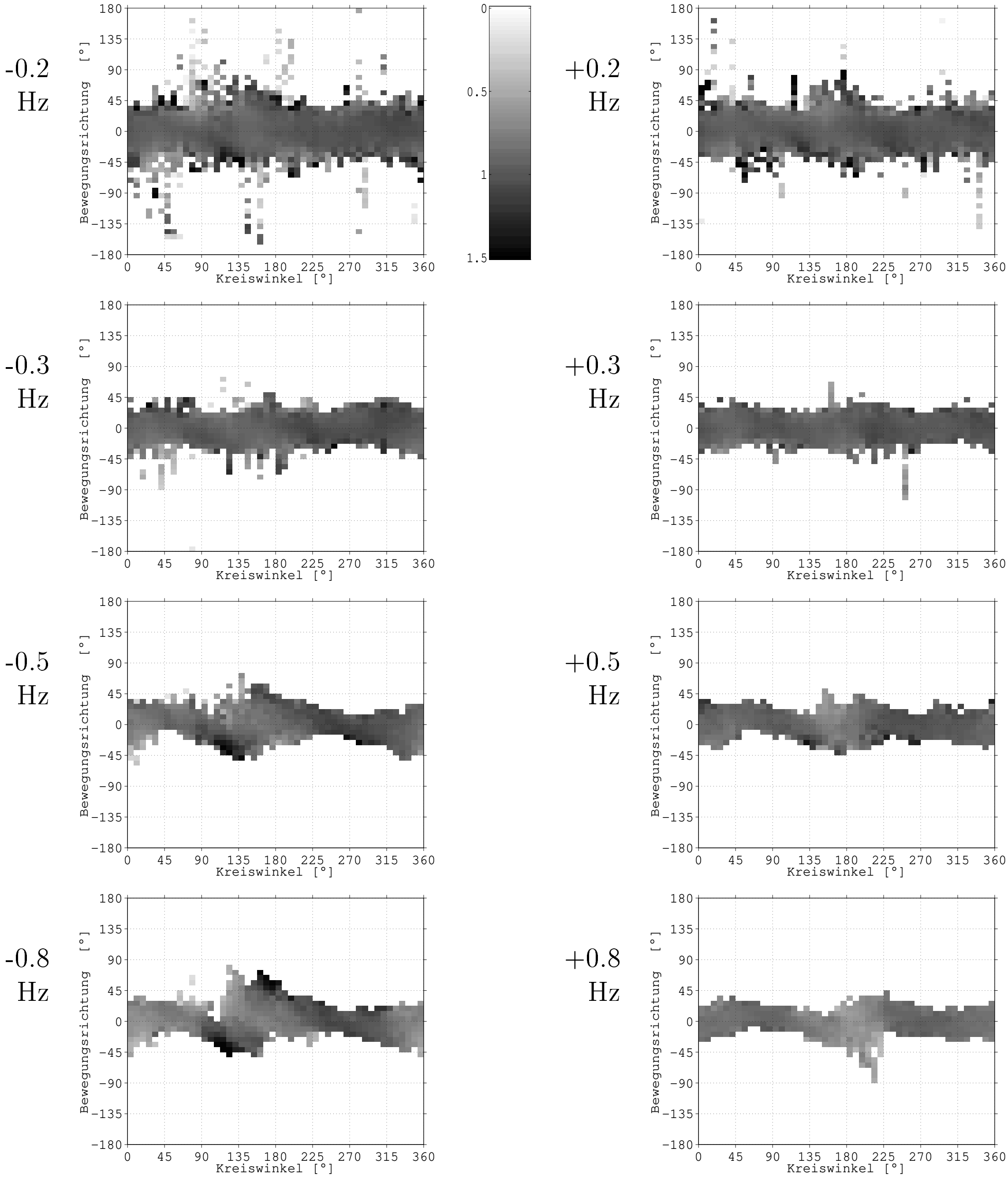


Abbildung 4.22: Mittlerer Gain des SP des rechten Auges des Probanden 4 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und der Richtung der Bewegung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

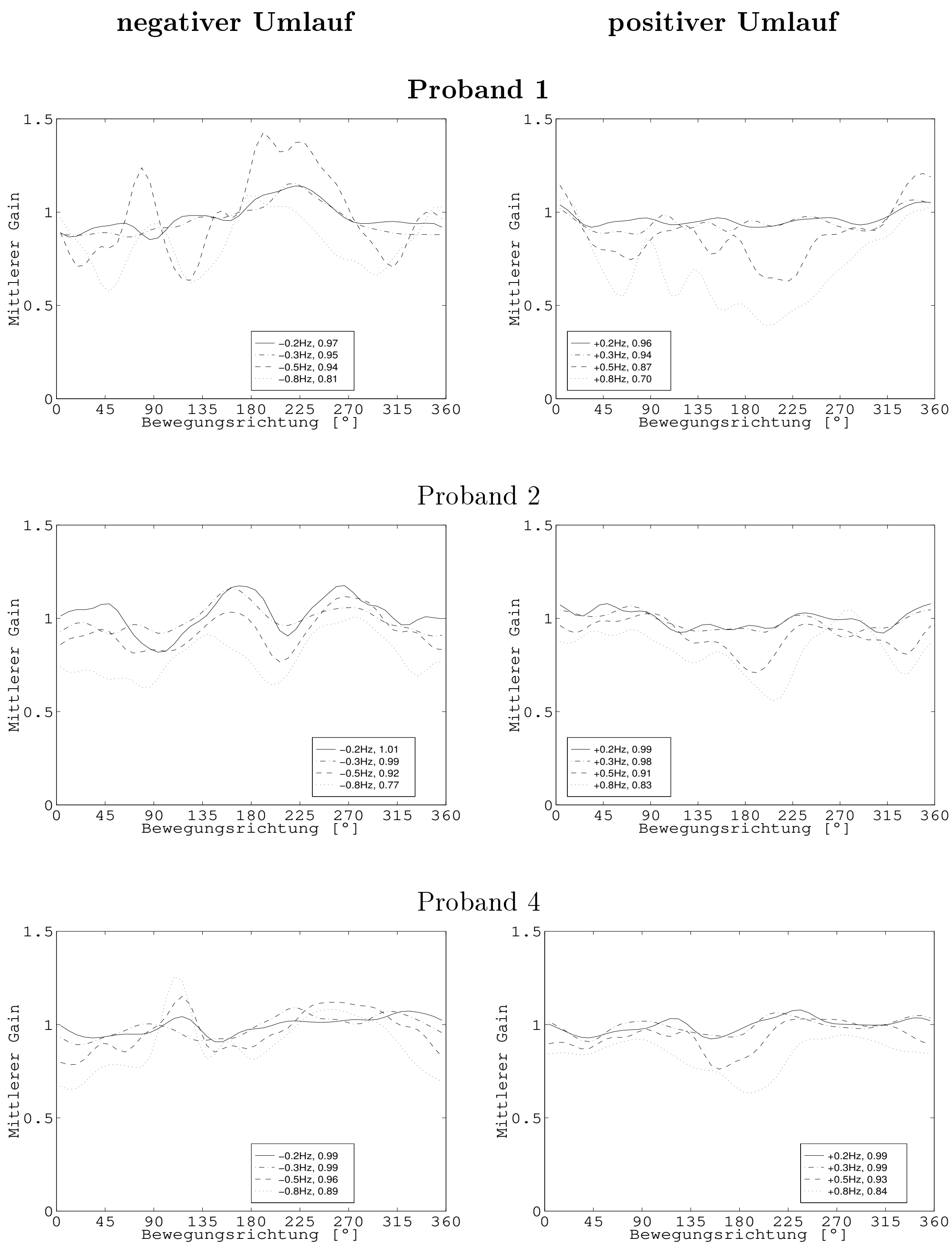


Abbildung 4.23: Mittlerer Gain des SP des rechten Auges in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] für alle Umlauffrequenzen und Probanden. Die Zahlen in den Legenden geben den totalen mittleren Gain an. Dieser wird nochmals in Abb. 4.25 dargestellt.

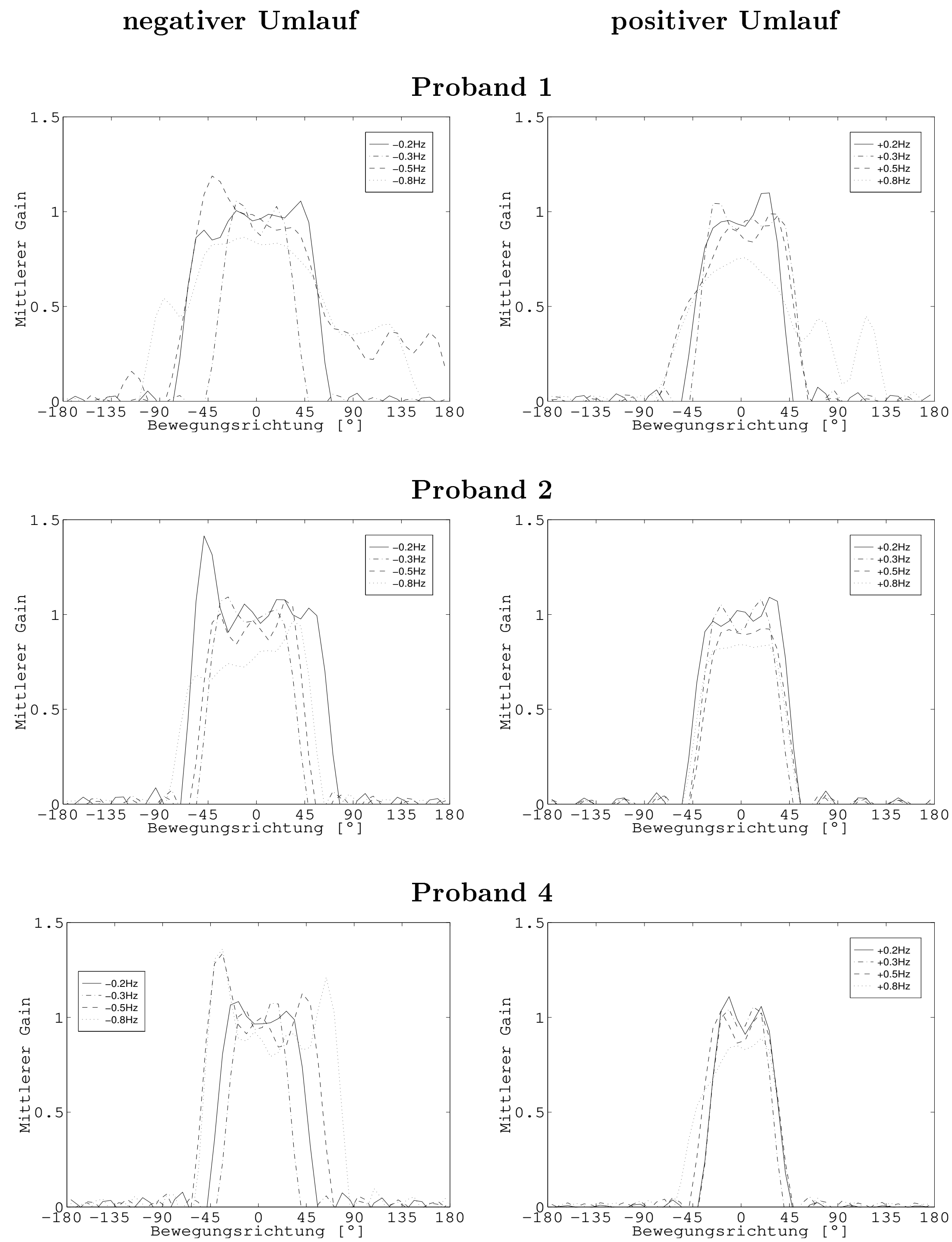


Abbildung 4.24: Mittlerer Gain des SP des rechten Auges in Abhängigkeit von seiner Richtung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen und Probanden. Dabei wurden nur Feldeinträge bei der Mittelung berücksichtigt, die mindestens einen Anteil von $\frac{0.5}{48*48} = 2.17 \cdot 10^{-4}$ hatten.

Bei der Betrachtung von Proband 1 in Abb 4.20 fällt in allen Darstellungen der negativen Umlauffrequenzen ein diagonales Muster bei 90^o und 225^o auf. Es findet sich eine gewisse reziproke Beziehung zwischen der Häufigkeit des SP und dem mittleren Gain, die in der Kreiswinkelabhängigkeit des Gains von Proband 2 für alle negativen Umlauffrequenzen zu sehen ist, die exakt antizyklisches Verhalten zu seiner Häufigkeit zeigt. Dies ist verständlich, da eine schnellere Bewegung dazu führt, daß man sich am entsprechenden Ort weniger oft aufhält. In der Abhängigkeit des Gains von der Bewegungsrichtung fällt auf, daß die jeweiligen Verteilungen für die Frequenzen bis ± 0.5Hz in der Geradeausrichtung häufig eine Delle besitzen, d.h. für Richtungen, die leicht von der Geradeausrichtung abweichen einen etwas erhöhten Gain aufweisen. Diese Richtungen sind ebenfalls seltener, wie Abb. 4.14 gezeigt hat. Untersucht man die Abb. 4.20 - 4.22 dahingehend noch einmal genauer, fällt diese Tendenz eines erhöhten Gains am Rand der Verteilung nochmals ins Auge.

In Abb. 4.25 wird der totale Gain der Probanden in Abhängigkeit von der Umlauffrequenz dargestellt. Man sieht das bekannte symmetrische Abfallen für höhere Frequenzen von etwa 1 bei ± 0.2 Hz auf etwa 0.8 bei ± 0.8 Hz. Daran kann man sehen, daß die Gainschwankungen über den Kreis gerade bei höheren Frequenzen diese Variationen bzgl. der Frequenz bei weitem übersteigen.

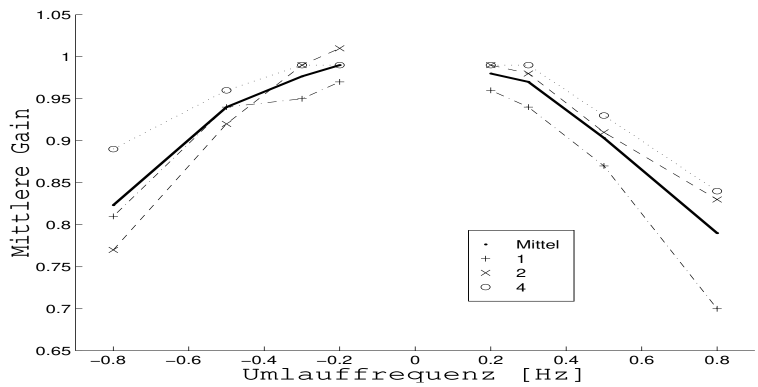


Abbildung 4.25: Mittlerer Gain des SP der Probanden 1,2 und 4 über alle Versuche gemittelt in Abhängigkeit von der Umlauffrequenz.

Es läßt sich wieder fragen, wie die Abhängigkeit des mittleren Gains vom Kreiswinkel für das einfache Modell aus 2 konstanten Gains jeweils für die x- und y- Richtung aussähe. Wird das Ziel wieder mit Gleichung 4.2 beschrieben, so gilt für den Gain g:

$$g = \frac{|v|}{|v_0|} = \frac{\sqrt{b_x^2 \sin^2 \omega t + b_y^2 \cos^2 \omega t}}{A^2} \tag{4.5}$$

Dieser Zusammenhang wird in Abb. 4.26 für verschiedene Verhältnisse von b_x zu b_y dargestellt.

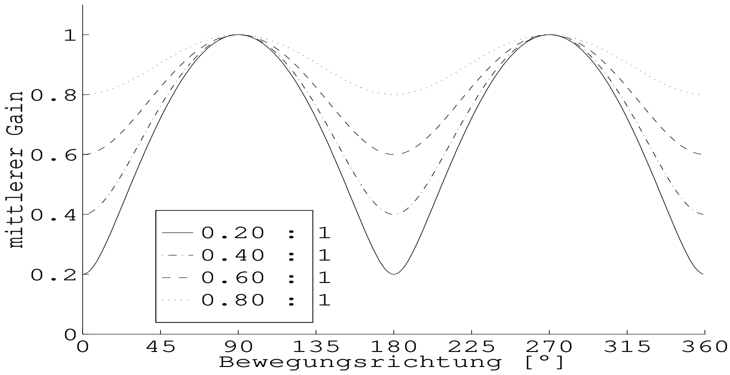


Abbildung 4.26: Theoretische Abhängigkeit des totalen Gains vom Kreiswinkel unter der Voraussetzung zweier konstanter unterschiedlicher Gains für horizontalen und vertikalen SP.

Diese Abhängigkeit zeigt zwei ausgeprägte Maxima bei der Position des jeweils größeren Gains, d.h. bei 90^o und 270^o, respektive 2 Minima bei der Position der Richtung des niedrigeren Gains. Eine solche Situation findet sich ansatzweise bei den schnellen negativen Frequenzen von Proband 4, spiegelt aber ansonsten nicht die realen Daten wider.

4.1.4 Die Phase der glatten Folgebewegung

In diesem Abschnitt wird die mittlere Phase des SP wie vorher in Abhängigkeit der beiden Variablen Kreiswinkel [^{o}] und Bewegungsrichtung [^{o}] analysiert. Die Sakkaden wurden wiederum vor der Analyse entfernt. In Abb. 4.27 - 4.29 wird die mittlere Phase in Abhängigkeit beider Variablen helligkeitskodiert dargestellt. In Abb. 4.30 wird die mittlere Phase allein in Abhängigkeit vom Kreiswinkel, in Abb. 4.31 allein in Abhängigkeit von der Bewegungsrichtung gezeigt.

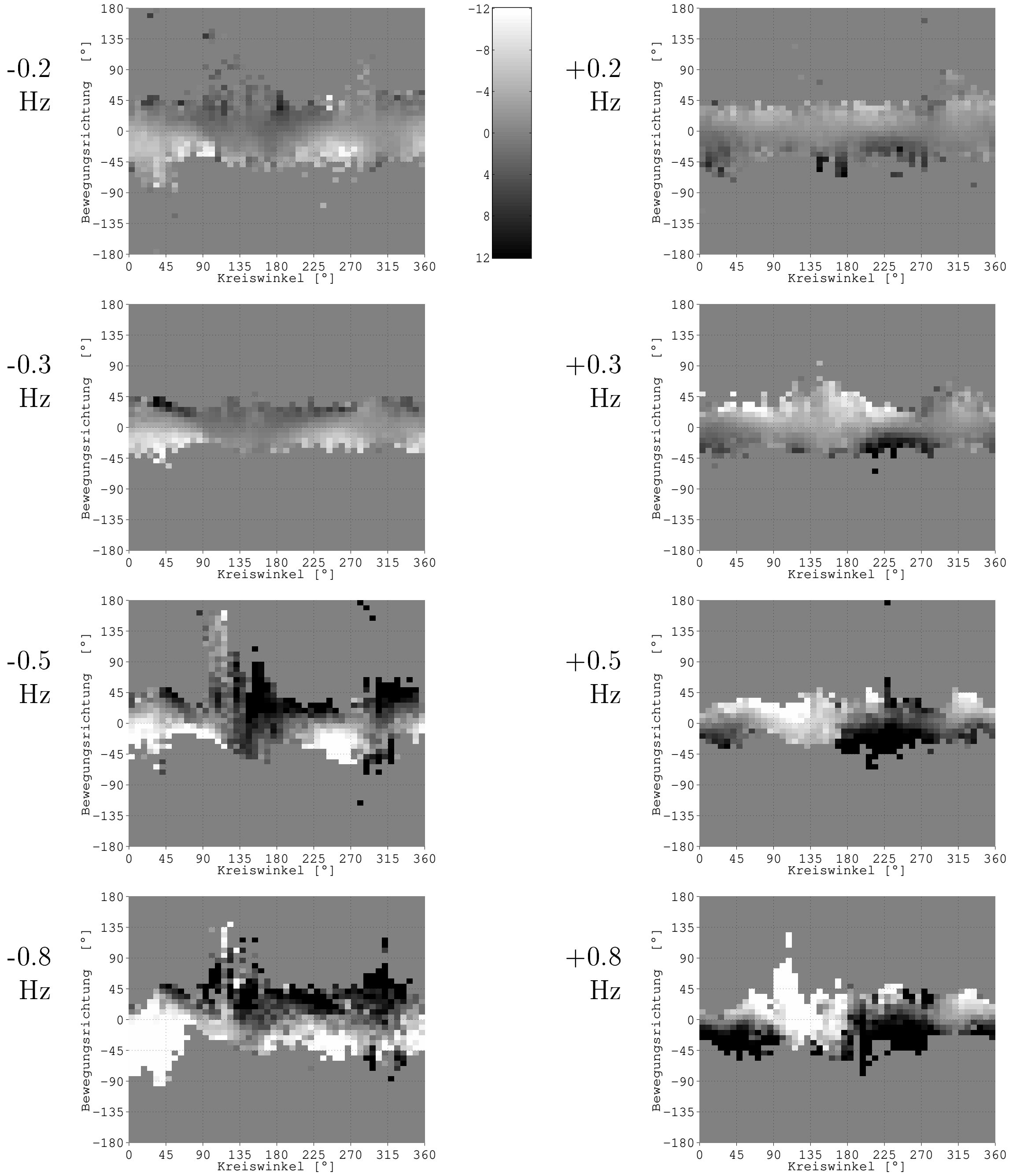


Abbildung 4.27: Mittlere Phase des SP des rechten Auges des Probanden 1 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und der Richtung der Bewegung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

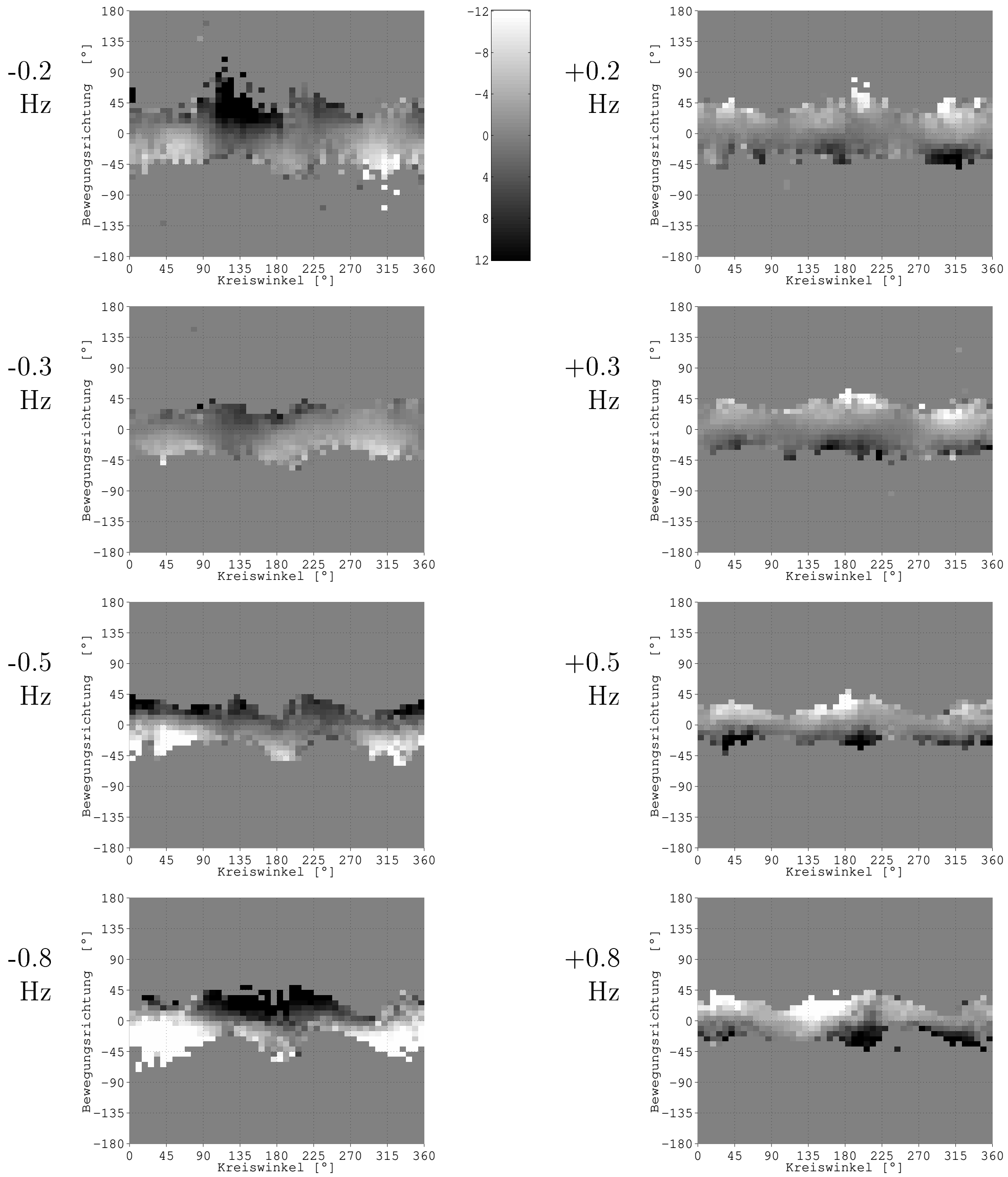


Abbildung 4.28: Mittlere Phase des SP des rechten Auges des Probanden 2 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und der Richtung der Bewegung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

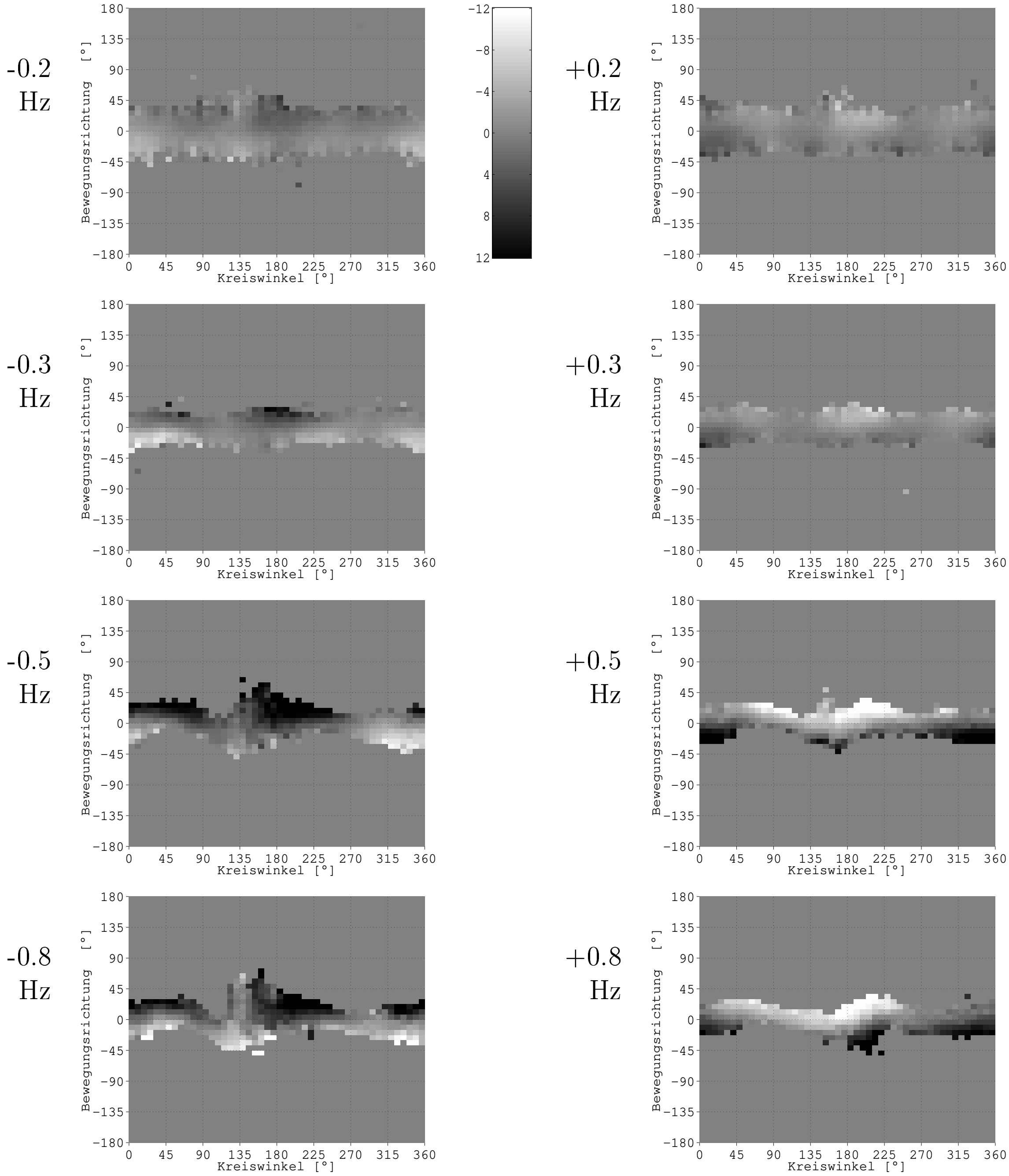


Abbildung 4.29: Mittlere Phase des SP des rechten Auges des Probanden 4 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] und der Richtung der Bewegung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

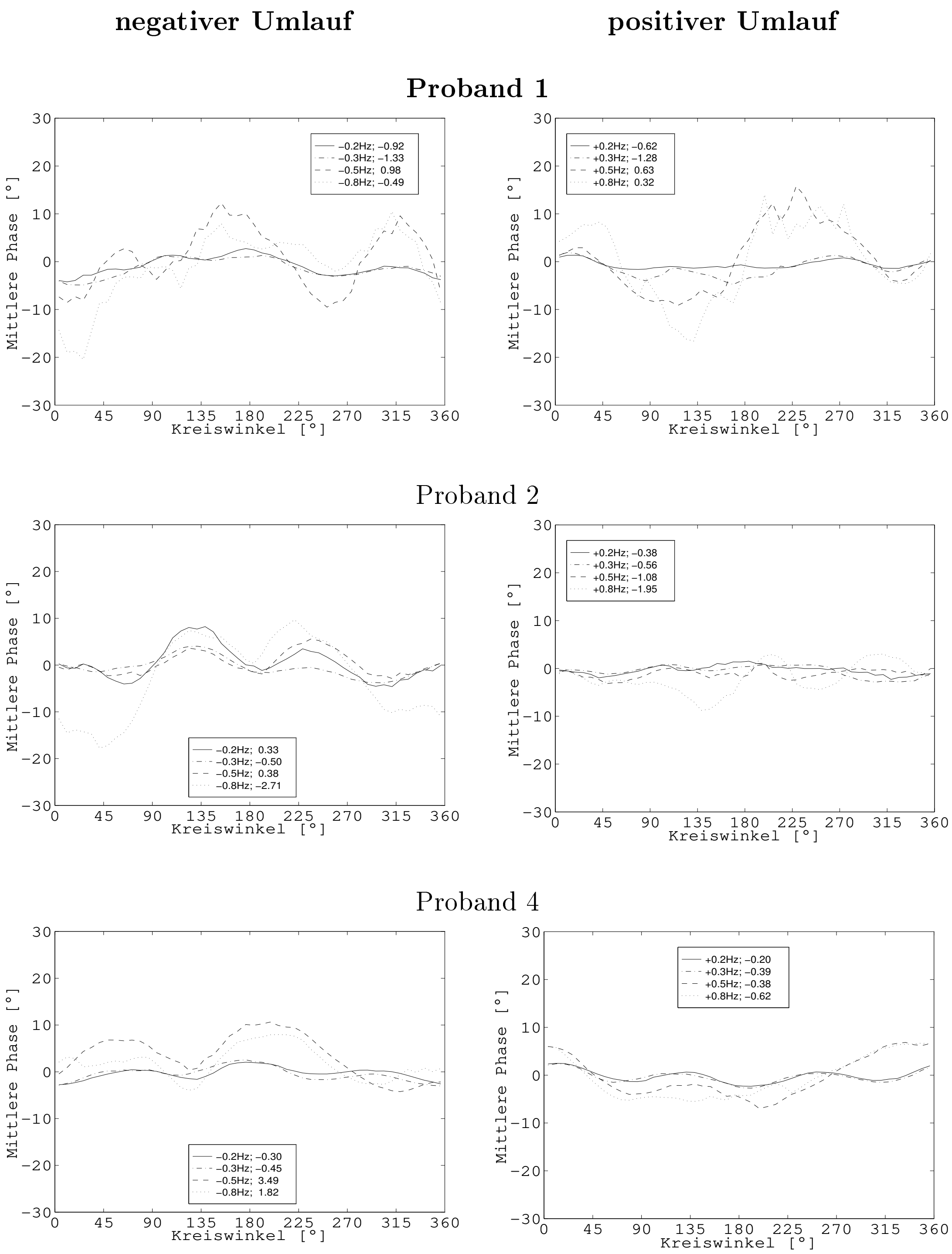
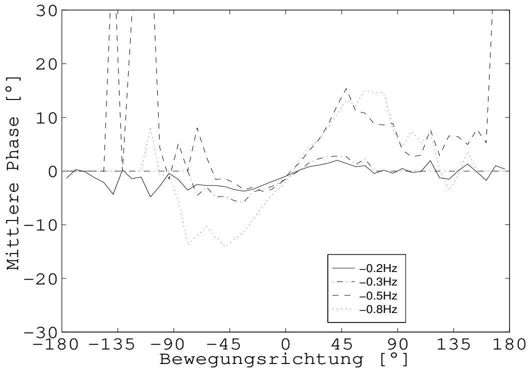
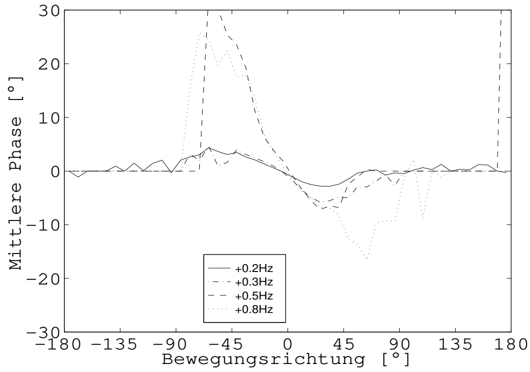


Abbildung 4.30: Mittlere Phase des SP des rechten Auges in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] für alle Umlauffrequenzen und Probanden.

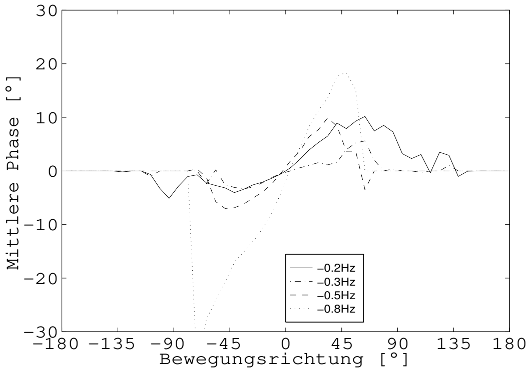
negativer Umlauf **positiver Umlauf**

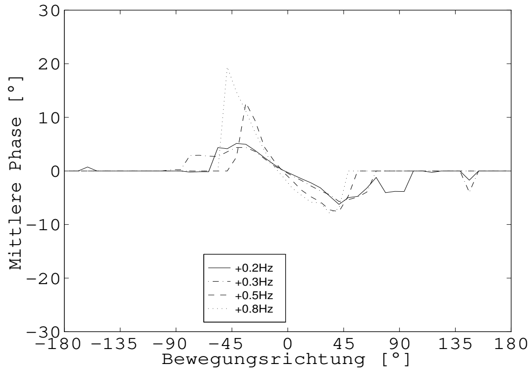
Proband 1



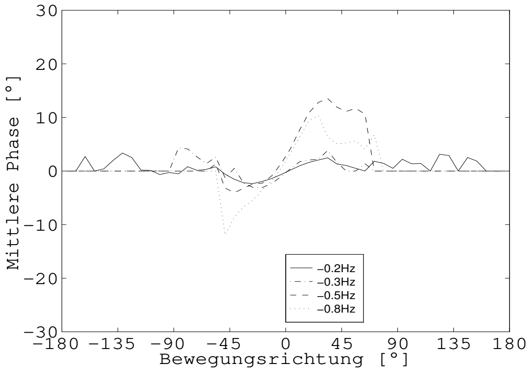


Proband 2





Proband 4



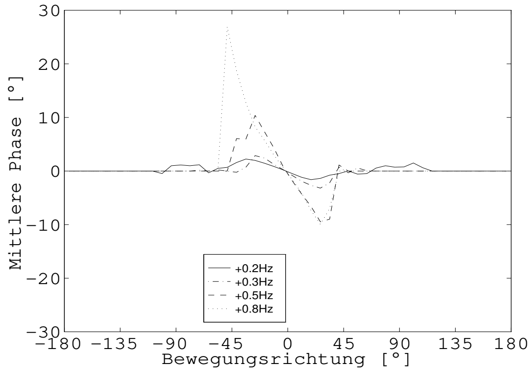


Abbildung 4.31: Mittlere Phase des SP des rechten Auges in Abhängigkeit von seiner Richtung [^{o}] für alle Umlauffrequenzen und Probanden. Dabei wurden nur Felder mit mindestens 10 Einträgen berücksichtigt.

In den helligkeitskodierten Abbildungen 4.27 - 4.29 fällt auf, daß bei negativer Umlauffrequenz die helleren Bereiche, d.h. die negativen Phasen eher für negative Bewegungsrichtungen, d.h. in den Kreis hinein, auftreten. Bei positiver Umlauffrequenz ist dies für positive Bewegungsrichtungen, d.h. ebenfalls in den Kreis hinein, der Fall. Dies spiegelt sich auch in Abb. 4.31 sehr schön wider, wo mit zunehmender Umlauffrequenz die mittlere Phase ein zunehmendes Gefälle zwischen den Bewegungsrichtungen nach innen versus nach außen aufweist. Dieser Effekt findet sich bei allen Probanden.

Die Abhängigkeit der mittleren Phase vom Kreiswinkel korreliert gut mit dem mittleren Gain, jedoch, wie zu erwarten, mit einer gewissen Phasenverschiebung.

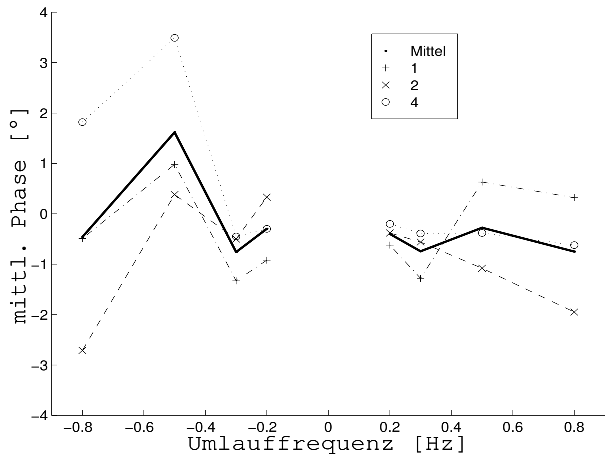


Abbildung 4.32: Darstellung der totalen mittleren Phase des SP des rechten Auges aller Probanden und Frequenzen.

In Abb. 4.32 wird nochmals die totale mittlere Phase für alle Probanden und Frequenzen gezeigt. Nach der Transformationsprozedur ist, wie zu erwarten, die mittlere Phase der Augenbewegung für die Umlauffrequenzen von ± 0.2 und ± 0.3 Hz etwa 0^o. Aber auch Abweichungen der höheren Umlauffrequenzen bleiben mit um die 2^o im Bereich der Meßgenauigkeit. Bemerkenswert ist der Vergleich zu den wesentlich größeren systematischen Abweichungen der Phase in ihrer Abhängigkeit einerseits von der Bewegungsrichtung und andererseits von dem Kreiswinkel, die mindestens eine Größenordnung größer sind.

4.1.5 Die Häufigkeit der intermittierenden Sakkaden

Jetzt sollen die Eigenschaften der intermittierenden Sakkaden untersucht werden. Zunächst wird in diesem Abschnitt die Häufigkeit der Sakkaden in Abhängigkeit der beiden Variablen Ort ihres Beginns, dem Kreiswinkel [^{o}] und Richtung [^{o}] untersucht. Die Richtung der Sakkaden wird dabei wieder wie die Richtung des SP relativ zur Bewegungsrichtung des Ziels betrachtet. Es gilt damit wieder die Tabelle 4.1.

Bevor wie in den vorangegangenen Abschnitten die Häufigkeit der Sakkaden in Abhängigkeit der beiden Variablen Kreiswinkel und Sakkadenrichtung dargestellt wird, sollen erst ein paar allgemeine Resultate über die Häufigkeit der Sakkaden und die relative Strecke, die das Auge sakkadisch zurücklegt, im Vergleich zur Gesamtstrecke dargestellt werden.

Die mittlere Anzahl der Sakkaden pro Umlauf, d.h. pro zurückgelegtem Blickwinkel und pro Zeit ist für alle Probanden in Abb. 4.33 dargestellt.

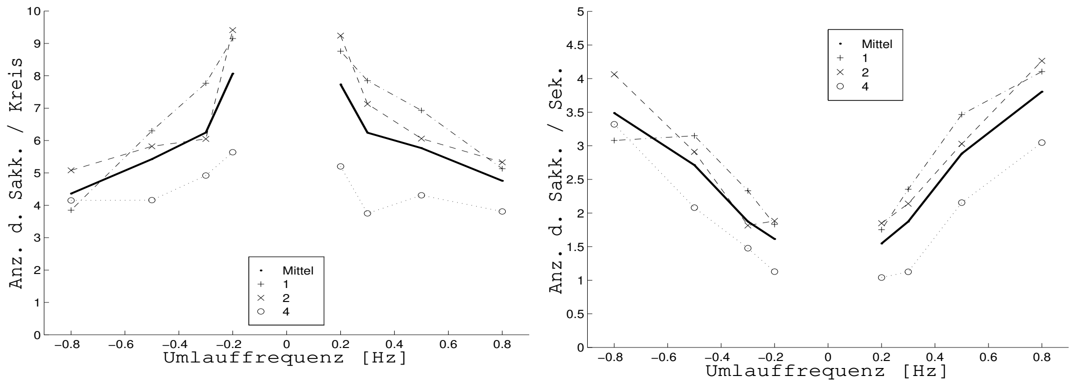


Abbildung 4.33: Mittlere Anzahl der Sakkaden pro Umlauf [75.4^{o-1}] und pro Zeit [s^{-1}] der Probanden 1,2 und 4 in Abhängigkeit von der Umlauffrequenz.

Zunächst fällt eine klare Abhängigkeit der Anzahl der Sakkaden von der Umlauffrequenz auf. Dabei wächst die Anzahl der Sakkaden pro Zeit $\bar{n}_{Sakk.}[s^{-1}]$ bei allen drei Versuchspersonen mit wachsendem Betrag der Umlauffrequenz annähernd linear an. Die interpersonellen Unterschiede scheinen deutlich weniger frequenzabhängig sondern eher konstant zu sein. Unterstellt man diese Linearität, so gilt mit ν als der Umlauffrequenz:

$$\bar{n}_{Sakk.}[s^{-1}](\nu) = a\nu + b \tag{4.6}$$

Wegen der Beziehung

$$\bar{n}_{Sakk.}[s^{-1}](\nu) = \nu * \bar{n}_{Sakk.}[\text{Umlauf}^{-1}](\nu) \tag{4.7}$$

gilt aber auch

$$\bar{n}_{Sakk.}[\text{Umlauf}^{-1}](\nu) = a + \frac{b}{\nu} \tag{4.8}$$

Damit entspricht a der Anzahl der Sakkaden pro zurückgelegtem Blickwinkel bei einer (idealisiert angenommenen) beliebig hohen Umlauffrequenz und b entspricht der Anzahl der Sakkaden pro Zeit bei einer beliebig kleinen Umlauffrequenz. Für die Mittelwerte ergibt sich für negative Umlauffrequenzen die Gleichung : $y = -3.2x + 0.98$ und für positive Umlauffrequenzen $y = 3.85x + 0.79$. D.h. daß die Sakkadenfrequenz für verschwindenden Pursuit einen recht einheitlichen Wert von etwa 0.9 Sakkaden pro Sekunde und für sehr schnellen Pursuit eine obere Grenze von ca. 3.5 Sakkaden pro Umlauf (=75.39^o) erreicht. U.U. wird diese Größe durch den Zusammenhang zwischen der Sakkadendauer und der Sakkadengröße begrenzt. So dauert ein Umlauf in der ± 0.8 Hz - Bedingung 1.25 Sekunden, was bei einer Zeit zwischen den Sakkaden von 100 ms und einer Sakkadendauer von 150 ms max. 5 Sakkaden pro Umlauf zuläßt.

Die vom Auge zurückgelegte Gesamtstrecke pro Umlauf und der relative Anteil der Sakkaden an der Gesamtstrecke in Abhängigkeit von der Umlauffrequenz ist in Abbildung 4.34 dargestellt.

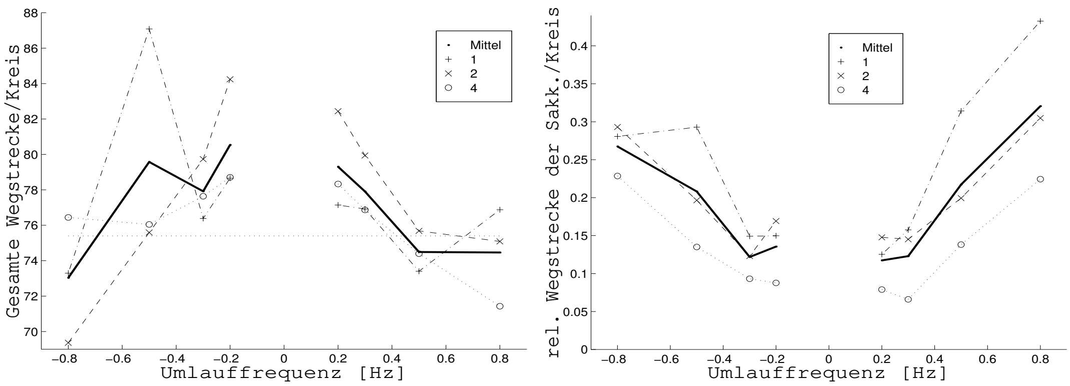


Abbildung 4.34: Darstellung der vom rechten Auge der Probanden 1,2 und 4 zurückgelegten Gesamtstrecke pro Umlauf und des relativen Anteils der Sakkaden an dieser Strecke in Abhängigkeit von der Umlauffrequenz. Im rechten Diagramm ist die Vorgabe der Gesamtstrecke von $2\pi * 12^o$ eingezeichnet.

Die Gesamtstrecke weicht von der Vorgabe von 75.39^o Blickwinkel pro Umlauf um bis zu mehr als 10% ab mit sinkender Tendenz bei erhöhtem Betrag der Umlauffrequenz. Der relative Anteil der Sakkaden an dieser Strecke wächst jedoch erst bei höheren Umlauffrequenzen deutlich an. Bei Umlauffrequenzen kleiner als ± 0.3 Hz scheint der Anteil nicht unter ein bestimmtes Plateau, das bei den Probanden zwischen 10 und 20 % liegt, abzusinken. Da die vom Auge zurückgelegte Gesamtstrecke bei niedrigen Umlauffrequenzen die tatsächliche Zielstrecke um durchaus mehr als 10 % übersteigen kann und eine reziproke Relation zwischen Sakkadenhäufigkeit pro Umlauf und gesamter zurückgelegter

Strecke pro Umlauf existiert, liegt die Vermutung nahe, daß bei niedrigen Frequenzen Sakkaden im Sinne einer Korrekturbewegung keine große Rolle spielen. Das wird im nächsten Abschnitt genauer untersucht werden.

Als nächstes werden die Häufigkeitsverteilungen dargestellt. In den Abb. 4.36 - 4.38 wird die Abhängigkeit der Häufigkeit des Sakkadenbeginns von den beiden Variablen Kreiswinkel und Sakkadenrichtung zunächst helligkeitskodiert für die einzelnen Probanden und in den Abbildungen 4.39 und 4.40 in Abhängigkeit jeweils des Kreiswinkels und der Sakkadenrichtung dargestellt.

Die in den Abb. 4.36 - 4.38 dargestellten Häufigkeitsverteilungen für das Auftreten der Sakkaden zeigen charakteristische Anisotropien. Es treten in der Tat Sakkaden in allen Richtungen auf, zumindest bei langsamen Umlauffrequenzen, also auch Sakkaden, die der Bewegungsrichtung des Ziels genau entgegengesetzt sind, jedoch nicht an jeder Kreisposition gleich häufig. Es scheinen zwei Bereiche zu existieren, in denen Sakkaden vornehmlich generiert werden, die in nichtlinearer Weise von den Variablen Kreiswinkel und Bewegungsrichtung abhängen. Diese beiden vom Kreiswinkel abhängigen Vorzugsrichtungen sieht man auch schön in Abb. 4.35, in der die Häufigkeit der vorkommenden Sakkadenrichtung im jeweiligen Kreissegment in einem Polardiagramm für den Probanden 2, für die Umlaufrichtungen ±0.2 Hz, eingezeichnet wurde.

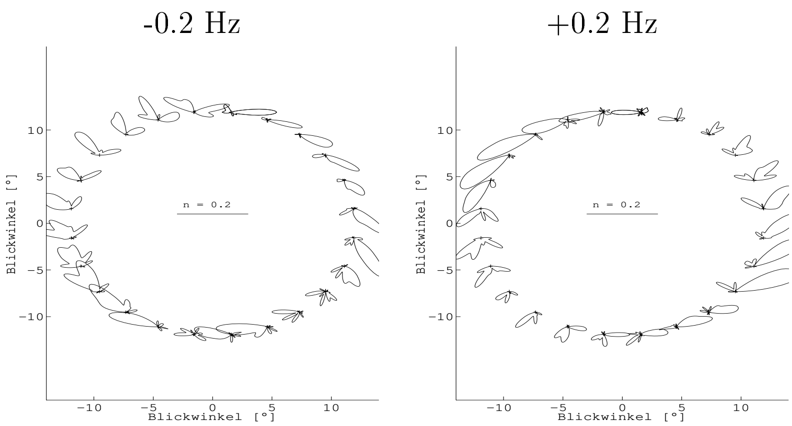


Abbildung 4.35: Darstellung der Sakkadenvorzugsrichtung am Beispiel des Probanden 2, ±0.2 Hz, mittels Polardiagramme, die in dem Punkt aufgehängt wurden, der der Mitte des jeweiligen Kreissektors entspricht. Der Radius der Polardiagramme entspricht der Häufigkeit der Sakkaden, die Richtung im Polardiagramm entspricht der Sakkadenrichtung in kartesischen Koordinaten, wird also nicht auf die jeweilige Bewegungsrichtung des Ziels bezogen. Zu beachten ist, daß der Kreis nur in 24 Sektoren aufgeteilt wurde. Damit ist die Häufigkeit pro Sektor etwa doppelt so groß wie in den Abbildungen 4.36 - 4.38.

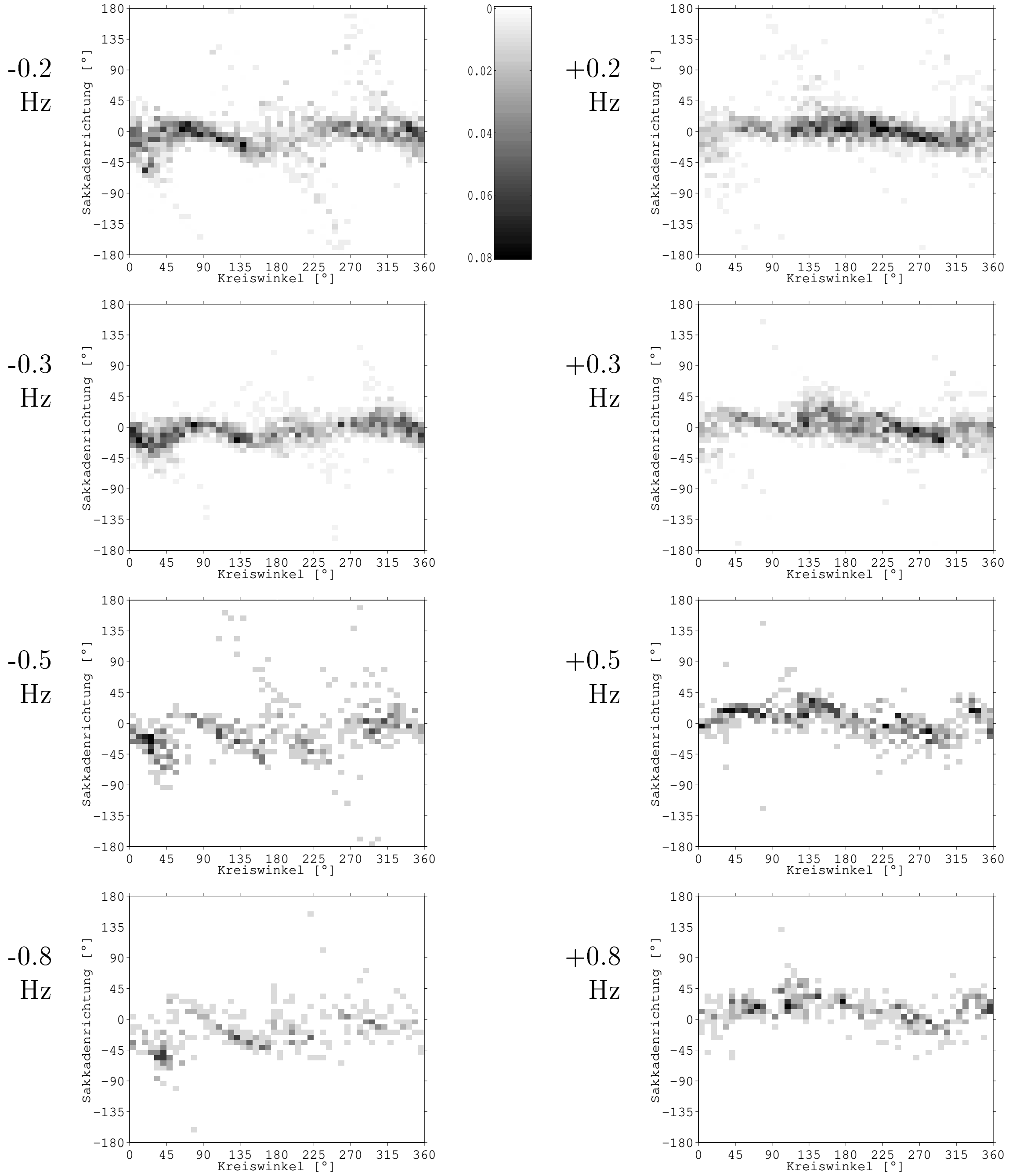


Abbildung 4.36: Häufigkeit der intermittierenden Sakkaden des rechten Auges des Probanden 1 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel des Sakkadenbeginns [^{o}] und der Richtung der Sakkade [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

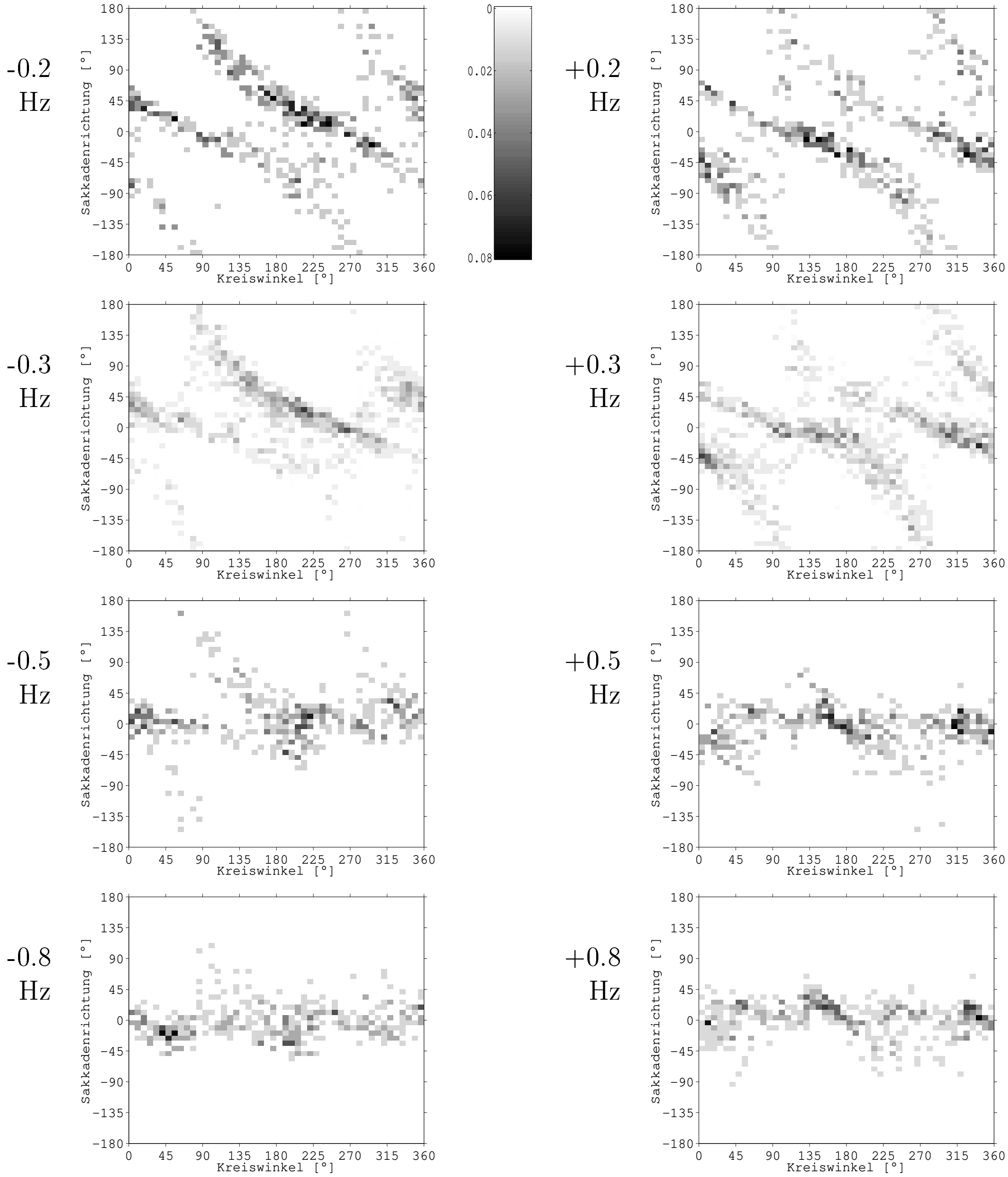


Abbildung 4.37: Häufigkeit der intermittierenden Sakkaden des rechten Auges des Probanden 2 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel des Sakkadenbeginns [^{o}] und der Richtung der Sakkade [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

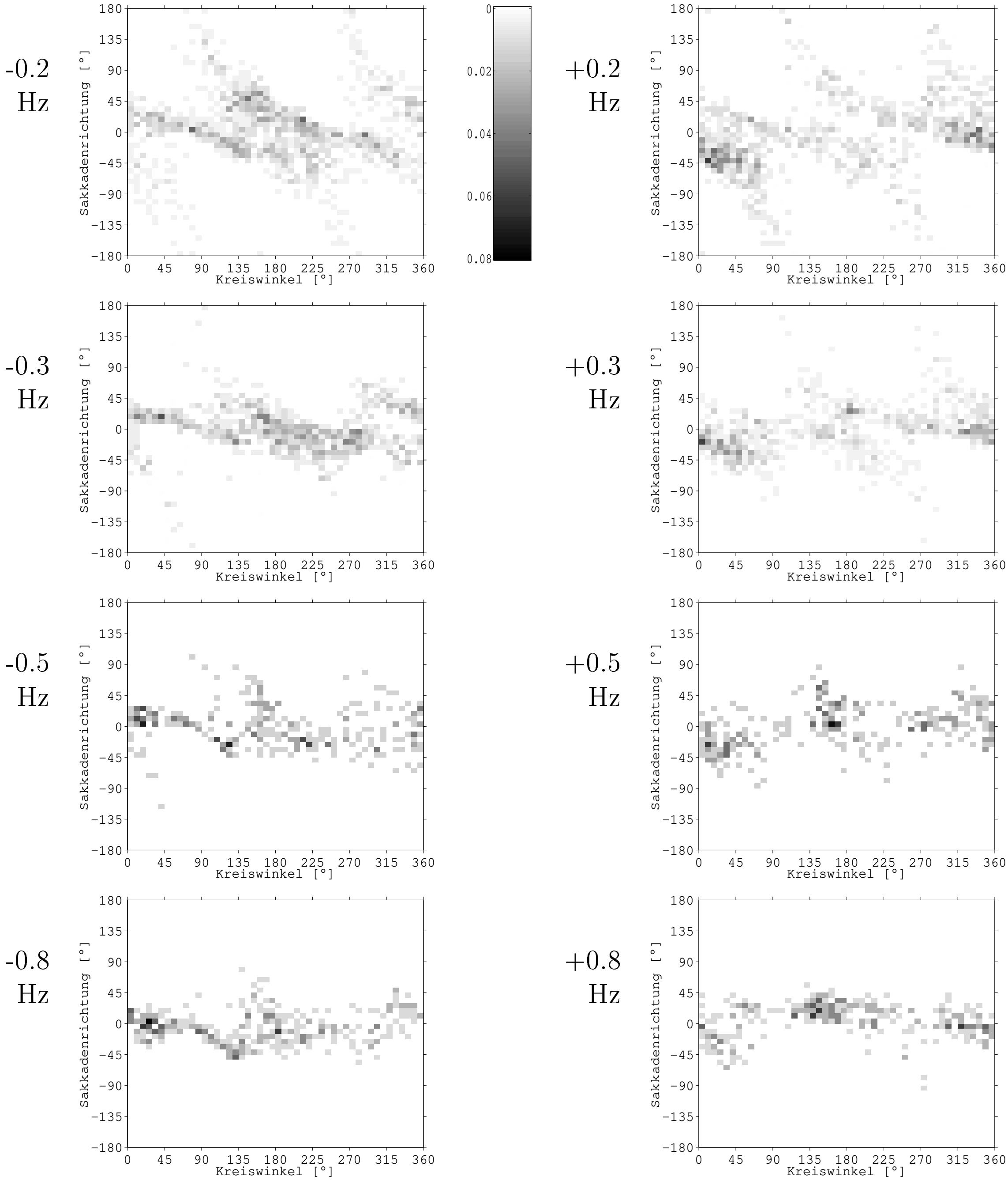
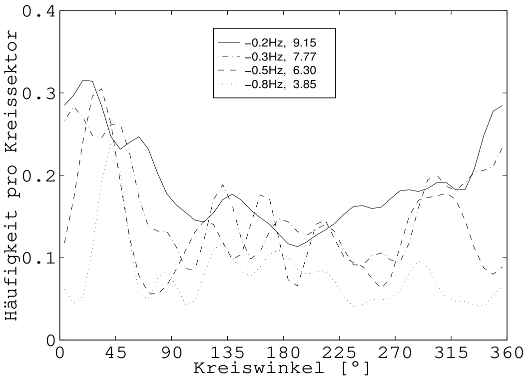
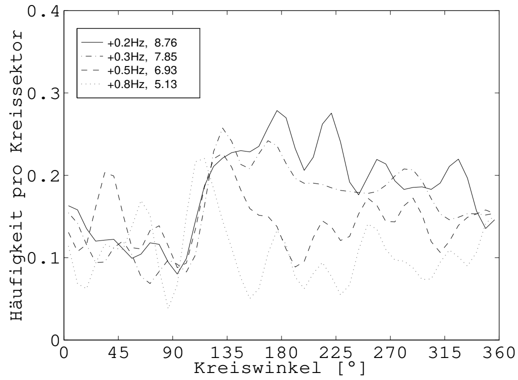


Abbildung 4.38: Häufigkeit der intermittierenden Sakkaden des rechten Auges des Probanden 4 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel des Sakkadenbeginns [^{o}] und der Richtung der Sakkade [^{o}] für alle Umlauffrequenzen.

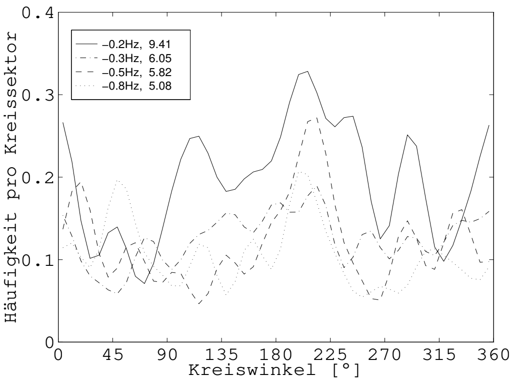
negativer Umlauf **positiver Umlauf**

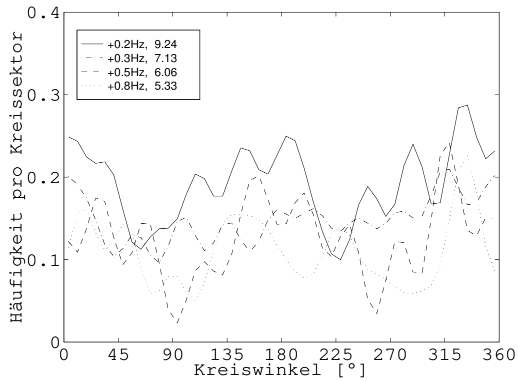
Proband 1



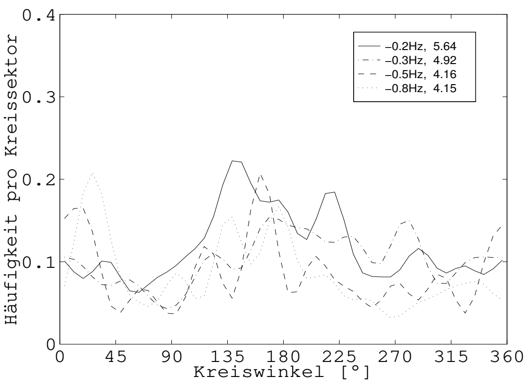


Proband 2





Proband 4



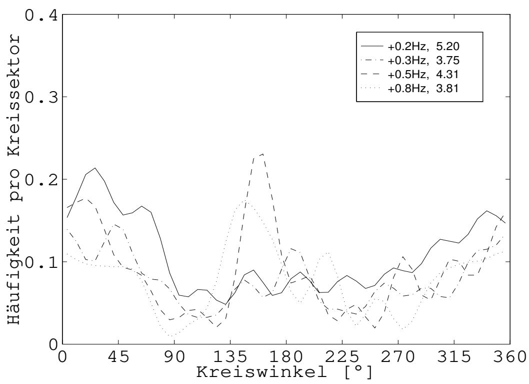


Abbildung 4.39: Häufigkeit der Sakkaden des rechten Auges pro Kreissektor in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] für alle Umlauffrequenzen und Probanden. Die Zahlen in der Legende geben die mittlere Zahl der Sakkaden pro Umlauf bei der entsprechenden Umlauffrequenz an, siehe auch Abb. 4.33.

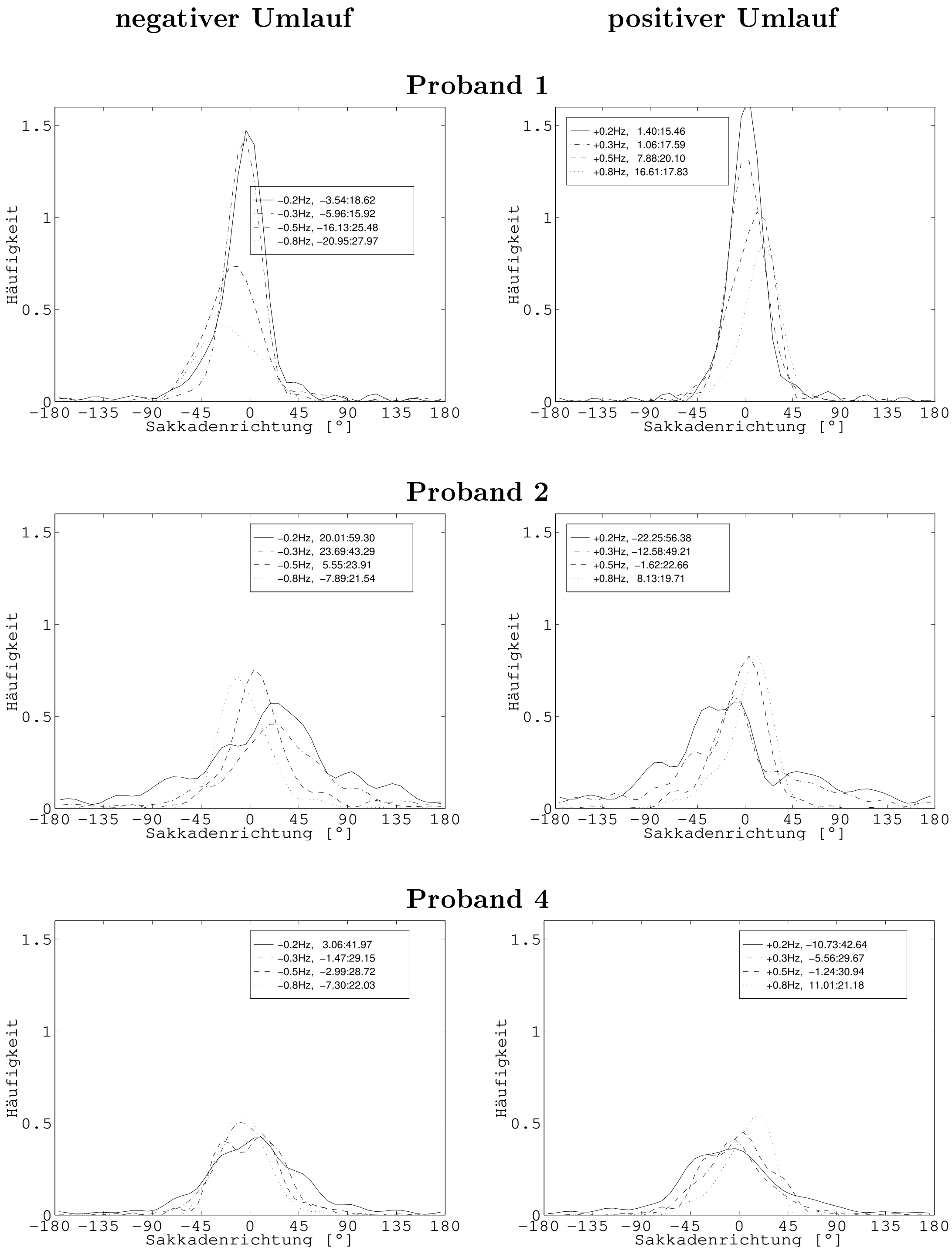


Abbildung 4.40: Häufigkeit der Sakkaden des rechten Auges pro Richtungssektor in Abhängigkeit von der Richtung [^{o}] der Sakkade für alle Umlauffrequenzen und Probanden. Die erste Zahl in der Legende gibt die Position des Maximums, die zweite Zahl gibt die Standardabweichung eine angepaßten Gaußkurve wieder. Diese werden in Abb. 4.41 und 4.42 wiedergegeben.

Mit zunehmender Umlauffrequenz fallen die Sakkaden weg, die stärker gegen die Bewegungsrichtung des Ziels geneigt waren, d.h. die Verteilung müßte bzgl. der Bewegungsrichtung schmaler werden. Dies ist auch bei Proband 2 und 4 der Fall, wie man an den Standardabweichungen sehen kann, die an die Verteilungen aus der Abb. 4.40 angepaßt wurden und die in Abb. 4.41 gezeigt werden. Bei Proband 1 findet sich eine solche Verschmälerung mit zunehmender Umlauffrequenz nicht, was sich daraus erklärt, daß bei ihm auch bei niedrigen Umlauffrequenzen keine Sakkaden mit starker Richtungsabweichung vorkommen.

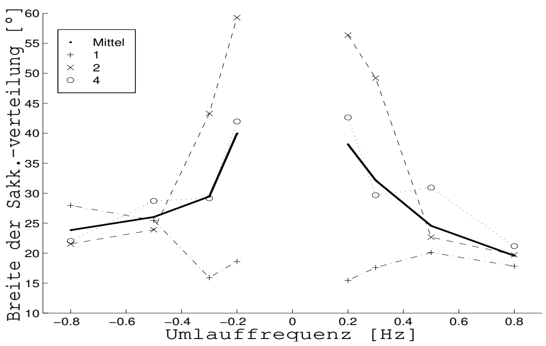


Abbildung 4.41: Standardabweichung der angepaßten Gaußkurven an die Verteilung der Sakkaden über die Sakkadenrichtungen für die Probanden 1,2 und 4 in Abhängigkeit von der Umlauffrequenz.

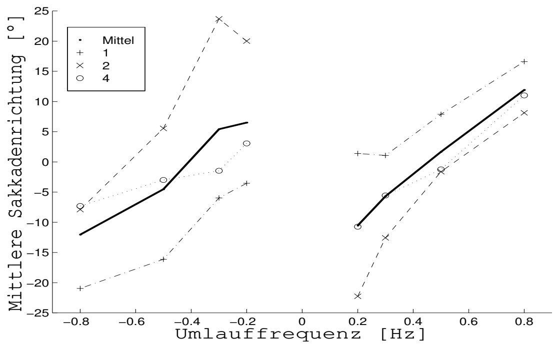


Abbildung 4.42: Lage des Maximums der angepaßten Gaußkurven an die Verteilung der Sakkaden über die Sakkadenrichtungen für die Probanden 1,2 und 4 in Abhängigkeit von der Umlauffrequenz. Vergleiche mit Abb. 4.55, wo im Gegensatz zu hier vektoriell gemittelt wurde.

Es verändert sich jedoch nicht nur die Breite der Verteilung, sondern auch die Lage des Maximums, wie es in der Abb. 4.42 gezeigt wird.

Es findet sich eine für beide Umlaufrichtungen symmetrische Situation, wo mit zunehmendem Betrag der Umlauffrequenz sich die häufigst vorkommende Sakkadenrichtung ins Innere des Kreises verschiebt. Diese Symmetrie gilt nicht nur bezogen auf den Mittelwert der Probanden, sondern auch bezogen auf die einzelnen Probanden, d.h. Proband 2 macht in beiden Umlaufrichtungen insbesondere bei niedrigen Umlauffrequenzen deutlich mehr Sakkaden nach außen als Proband 1. Proband 4 nimmt eine Mittelstellung ein. Wie häufig nach außen gerichtete Sakkaden bei niedrigen Umlauffrequenzen vorkommen, sieht man exemplarisch in der Polardiagrammabb. 4.35.

Die in Abb. 4.39 dargestellte Abhängigkeit der Sakkadenhäufigkeit von der Position im Kreis zeigt, daß in vertikaler Richtung häufiger sakkadiert wird als in horizontaler Richtung. Ansonsten läßt sich bei den Probanden kein einheitlicher Trend ablesen.

4.1.6 Die Fehlerkorrektur durch intermittierende Sakkaden

Als nächstes sollte untersucht werden, inwieweit die intermittierenden Sakkaden tatsächlich korrektiv wirken. Dazu wurde der Positionsfehler jeweils zu Beginn und zum Ende einer Sakkade bestimmt und gegeneinander aufgetragen. Der Fehler wurde dazu in zwei Anteile aufgeteilt: eine Komponente, die in die tangentiale Richtung der Targetbewegung wies und damit die Phase korrigierte, und eine Komponente, die in die radiale Richtung wies. Erstere wurde konsequenterweise in den Einheiten des Kreiswinkels, letztere in den Einheiten des visuellen Winkels angegeben. In den Abbildungen 4.44 - 4.49 werden diese Fehlerkomponenten für alle gemessenen Sakkaden gezeigt, wobei jeder Punkt einer Sakkade entspricht mit dem anfänglichen Fehler als x- und dem abschließenden Fehler als y-Koordinate. D.h. die Steigung einer Ausgleichsgerade durch diese Punktwolke gibt den Faktor an, um den sich der Fehler durch die Sakkaden im Mittel verändert.

Wie man in Abb. 4.43 sieht, liegen die Fehlerkorrekturfaktoren sowohl für die radialen wie auch die Winkelanteile bei niedrigen Frequenzen bis ±0.5 Hz bei etwa 0.8 und wird erst mit wachsender Frequenz bei ±0.8 Hz mit etwa 0.6 deutlich kleiner. Das heißt, daß Sakkaden den Blickfehler des Auges bei niedrigen Frequenzen im Mittel um den Faktor 1.25 und bei der höheren Frequenz von ±0.8 Hz im Mittel um den Faktor 1.7 verkleinern. Zusammen mit der Tatsache der erhöhten Sakkadenfrequenz bei höheren Umlauffrequenzen (s. Abb. 4.33) spielt der korrigierende Einfluß der Sakkaden erst bei höheren Frequenzen eine wesentliche Rolle.

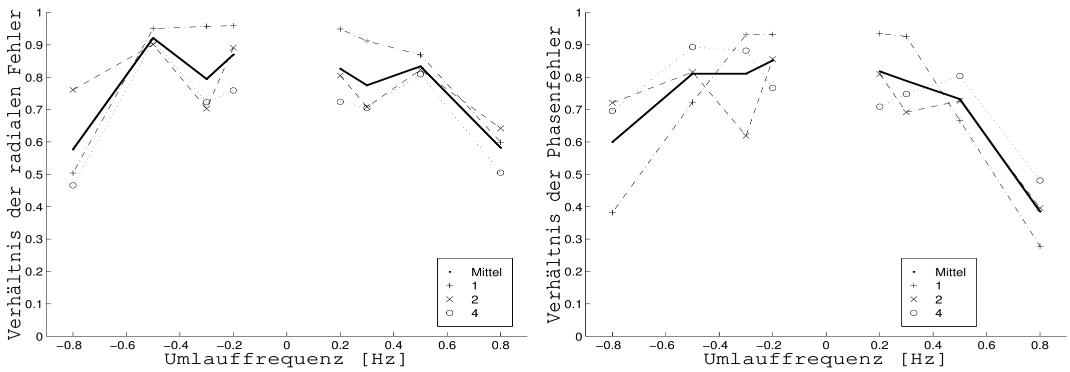


Abbildung 4.43: Darstellung des mittleren Verhältnisses der Blickfehler vor und nach den Sakkaden.

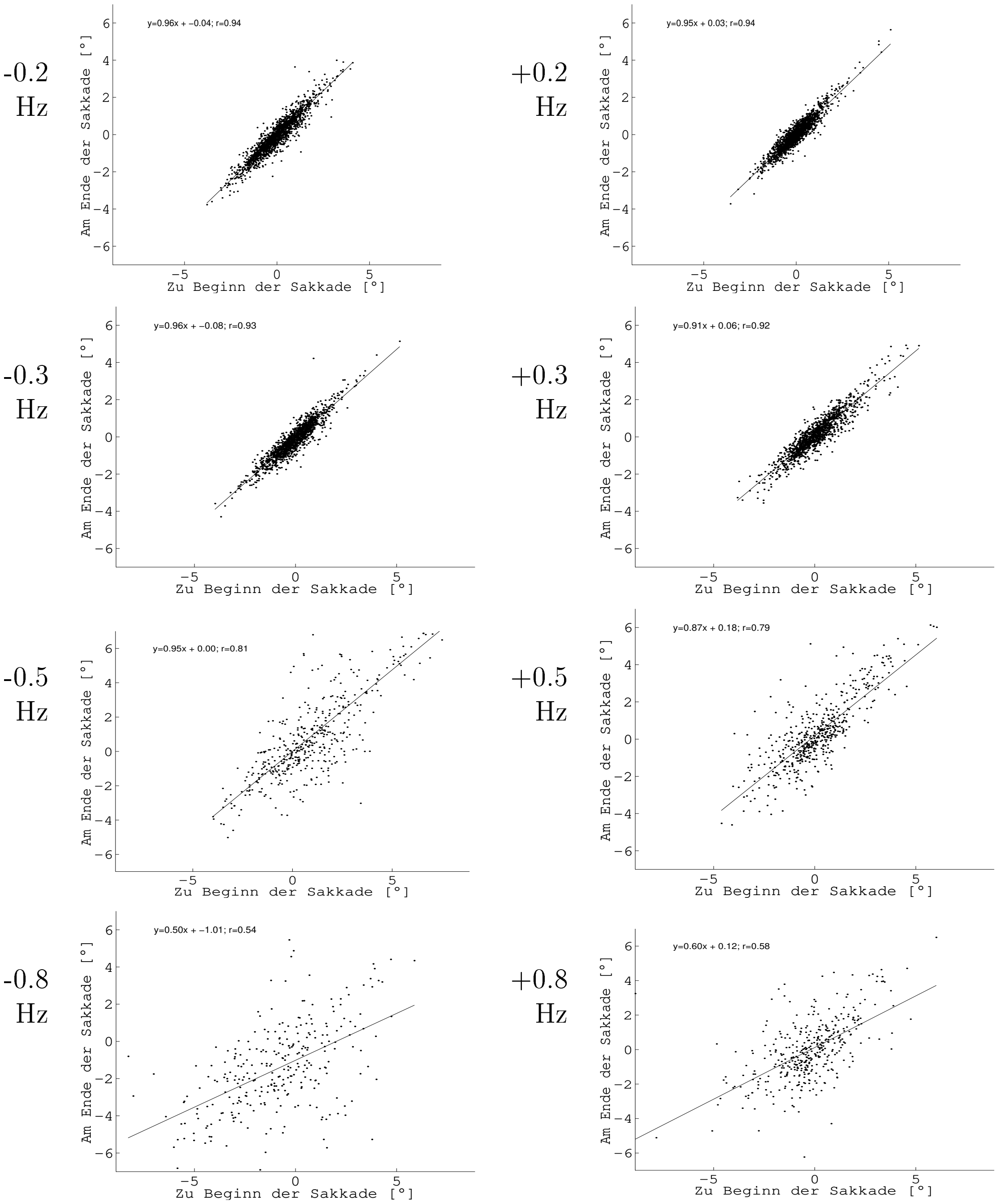


Abbildung 4.44: Darstellung der Verteilung des radialen Fehlers in Einheiten des visuellen Winkels [^{o}] nach der Sakkade in Abhängigkeit des radialen Fehlers in entsprechenden Einheiten zu Beginn der Sakkade für das rechte Auge des Probanden 1.

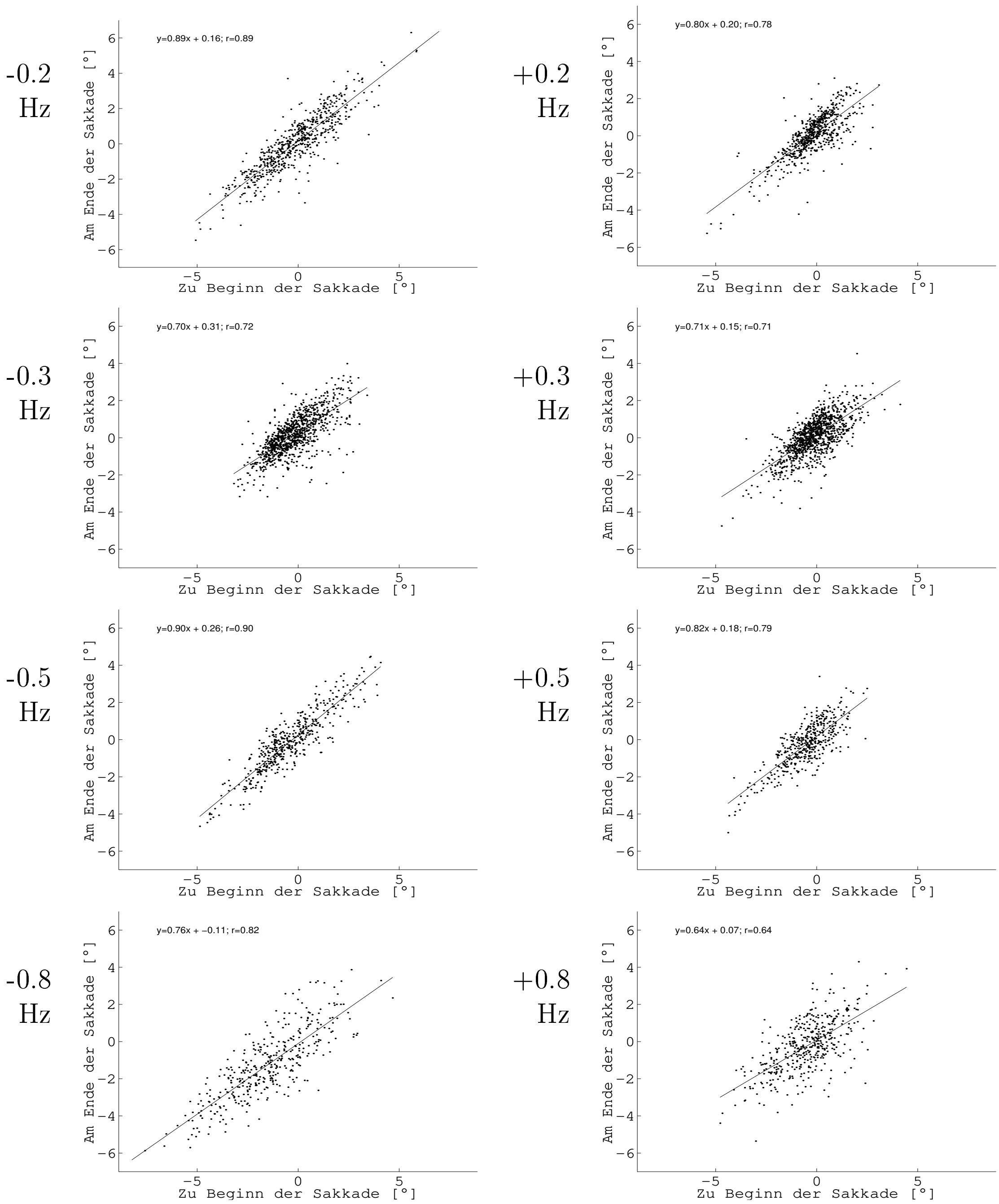


Abbildung 4.45: Darstellung der Verteilung des radialen Fehlers in Einheiten des visuellen Winkels [^{o}] nach der Sakkade in Abhängigkeit des radialen Fehlers in entsprechenden Einheiten zu Beginn der Sakkade für das rechte Auge des Probanden 2.

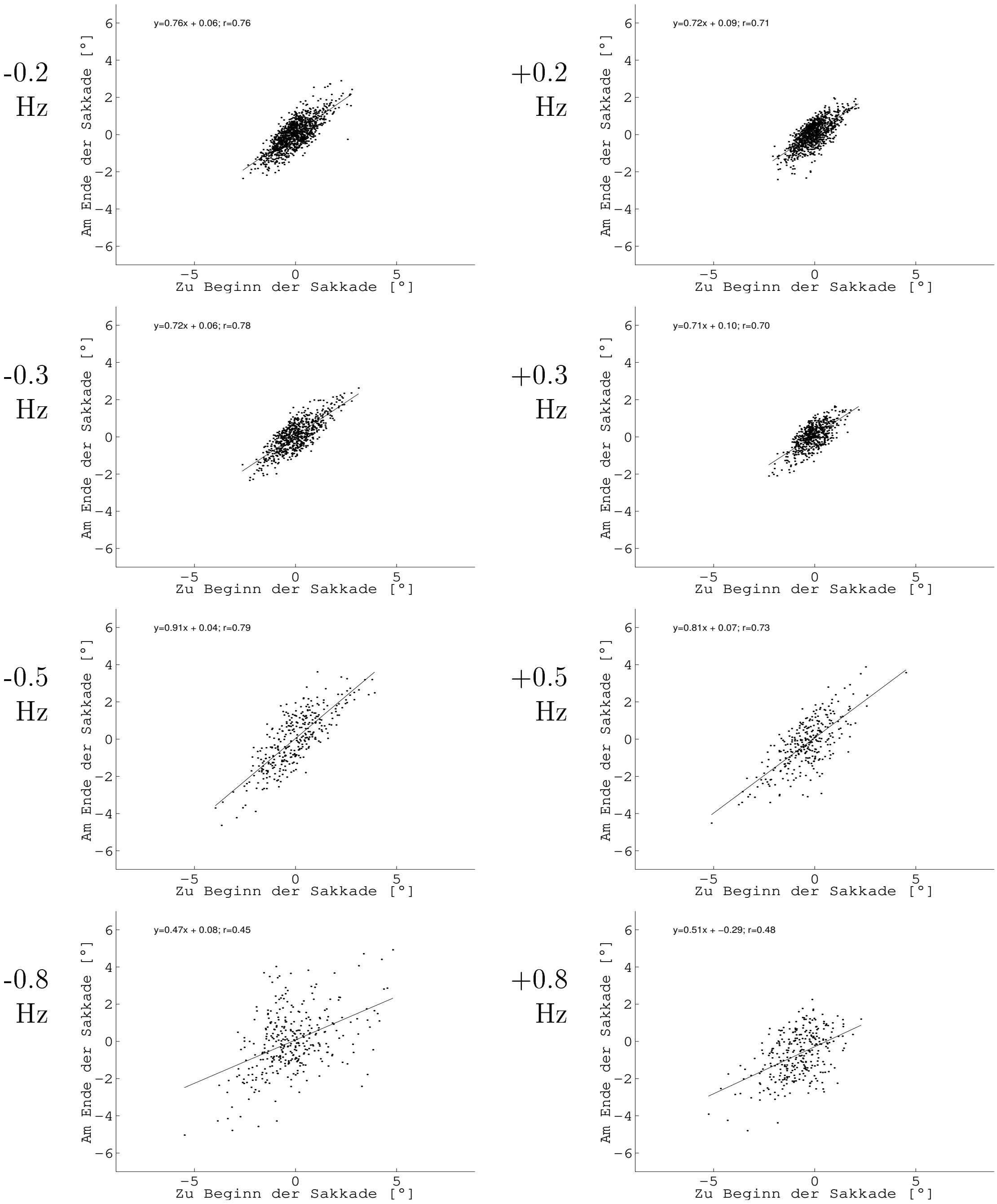


Abbildung 4.46: Darstellung der Verteilung des radialen Fehlers in Einheiten des visuellen Winkels [^{o}] nach der Sakkade in Abhängigkeit des radialen Fehlers in entsprechenden Einheiten zu Beginn der Sakkade für das rechte Auge des Probanden 4.

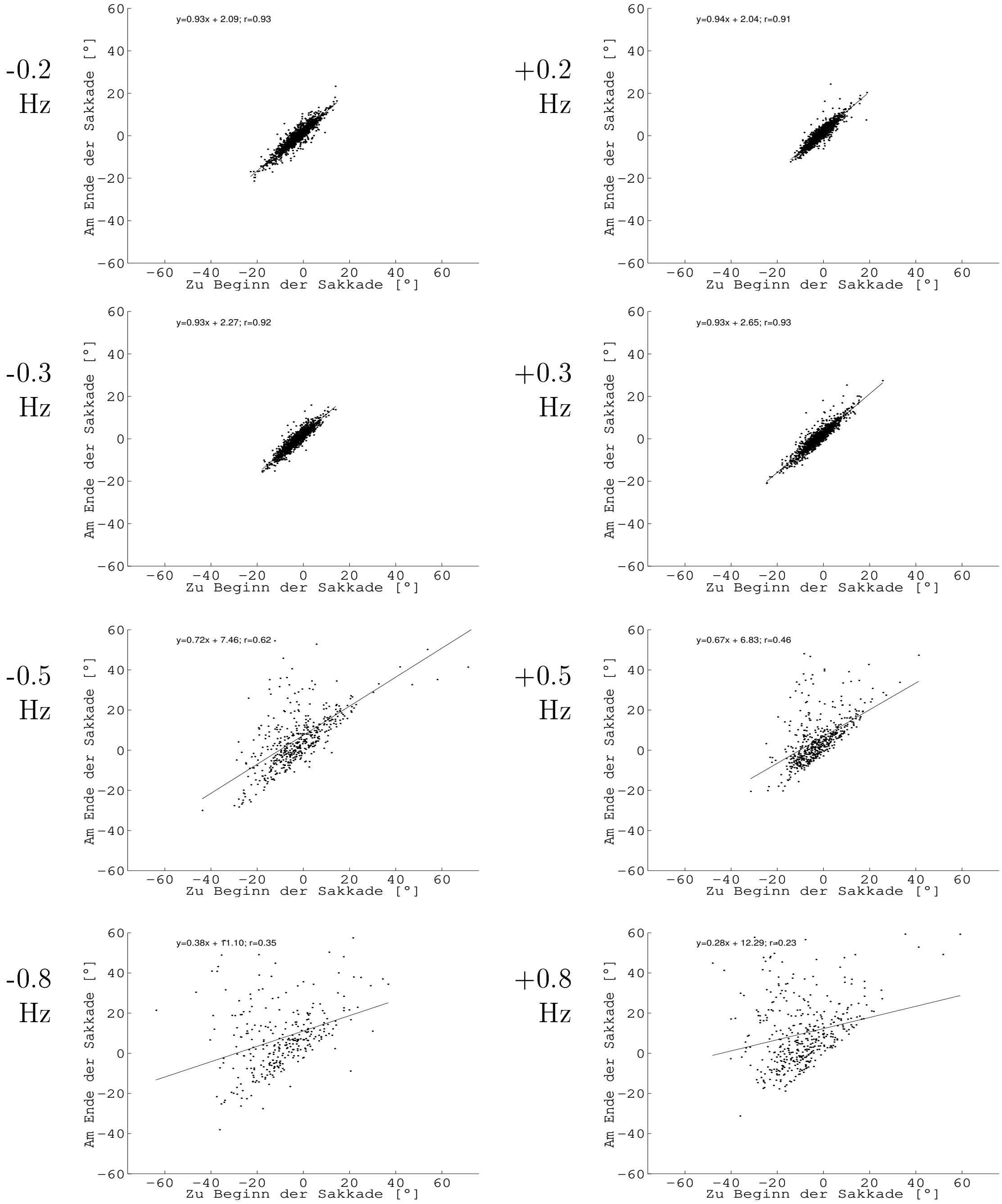


Abbildung 4.47: Darstellung der Verteilung des tangentialen Fehlers in Einheiten des Kreiswinkels [^{o}] nach der Sakkade in Abhängigkeit des tangentialen Fehlers in entsprechenden Einheiten zu Beginn der Sakkade für das rechte Auge des Probanden 1.

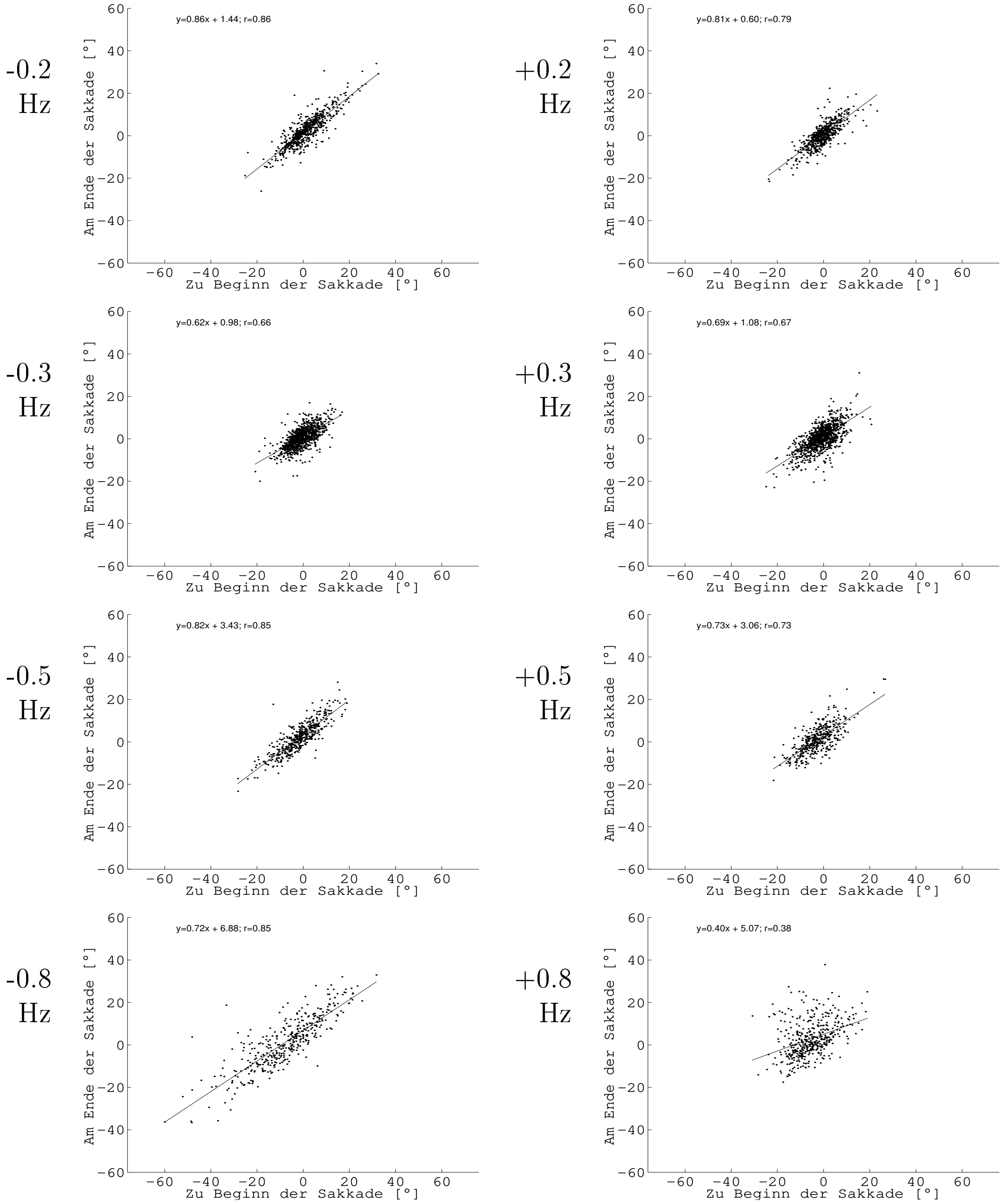


Abbildung 4.48: Darstellung der Verteilung des tangentialen Fehlers in Einheiten des Kreiswinkels [^{o}] nach der Sakkade in Abhängigkeit des tangentialen Fehlers in entsprechenden Einheiten zu Beginn der Sakkade für das rechte Auge des Probanden 2.

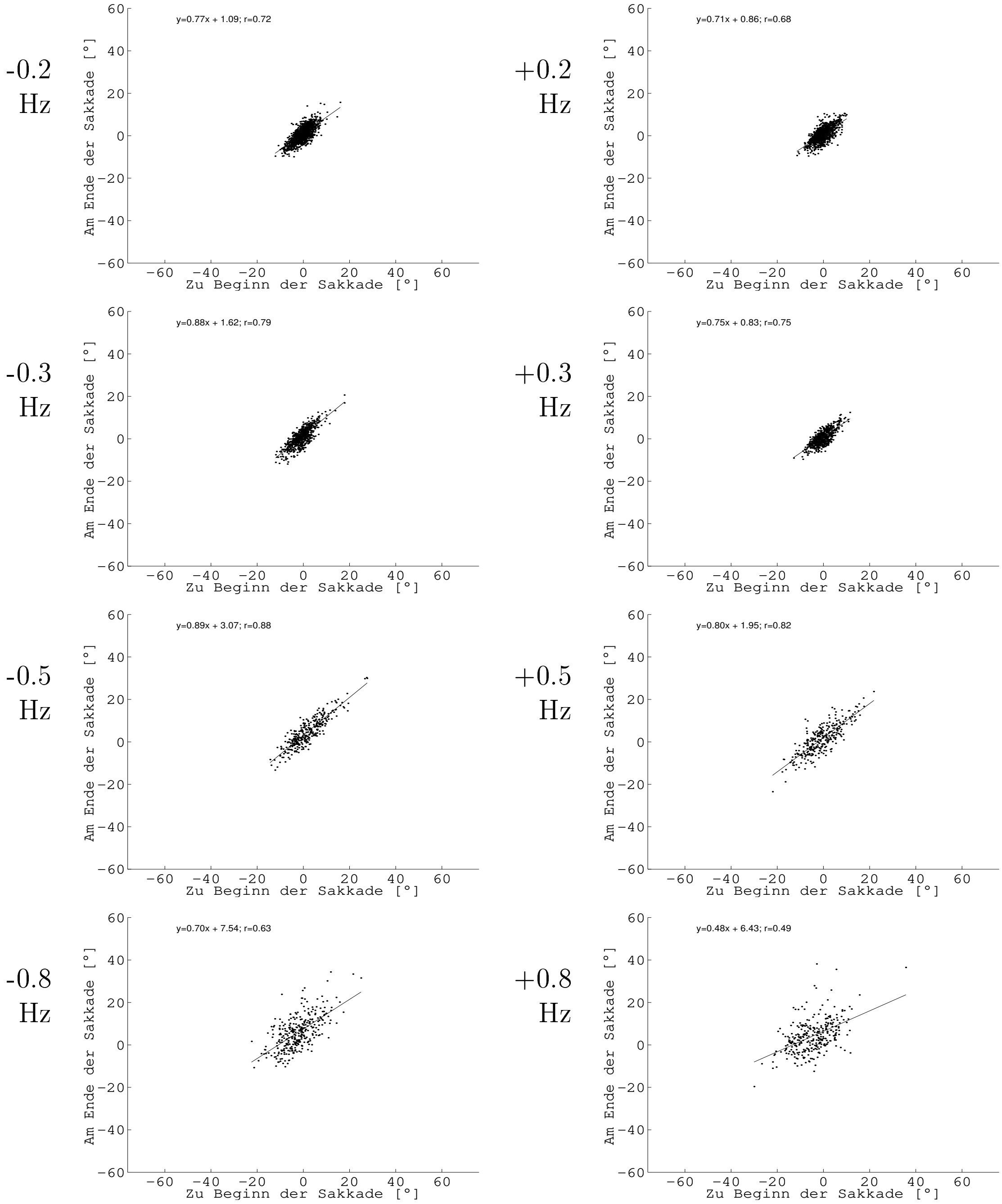


Abbildung 4.49: Darstellung der Verteilung des tangentialen Fehlers in Einheiten des Kreiswinkels [^{o}] nach der Sakkade in Abhängigkeit des tangentialen Fehlers in entsprechenden Einheiten zu Beginn der Sakkade für das rechte Auge des Probanden 4.

4.1.7 Die mittlere Amplitude intermittierender Sakkaden

In diesem Abschnitt wird die mittlere Amplitude der intermittierenden Sakkaden wiederum in Abhängigkeit der beiden Variablen Kreiswinkel [^{o}] und Sakkadenrichtung [^{o}] analysiert. Die Darstellung erfolgt wie gehabt zunächst helligkeitskodiert für die einzelnen Probanden in den Abb. 4.50 - 4.52 und anschließend in Abhängigkeit von jeweils einer der Variablen in den Abb. 4.53 und 4.54.

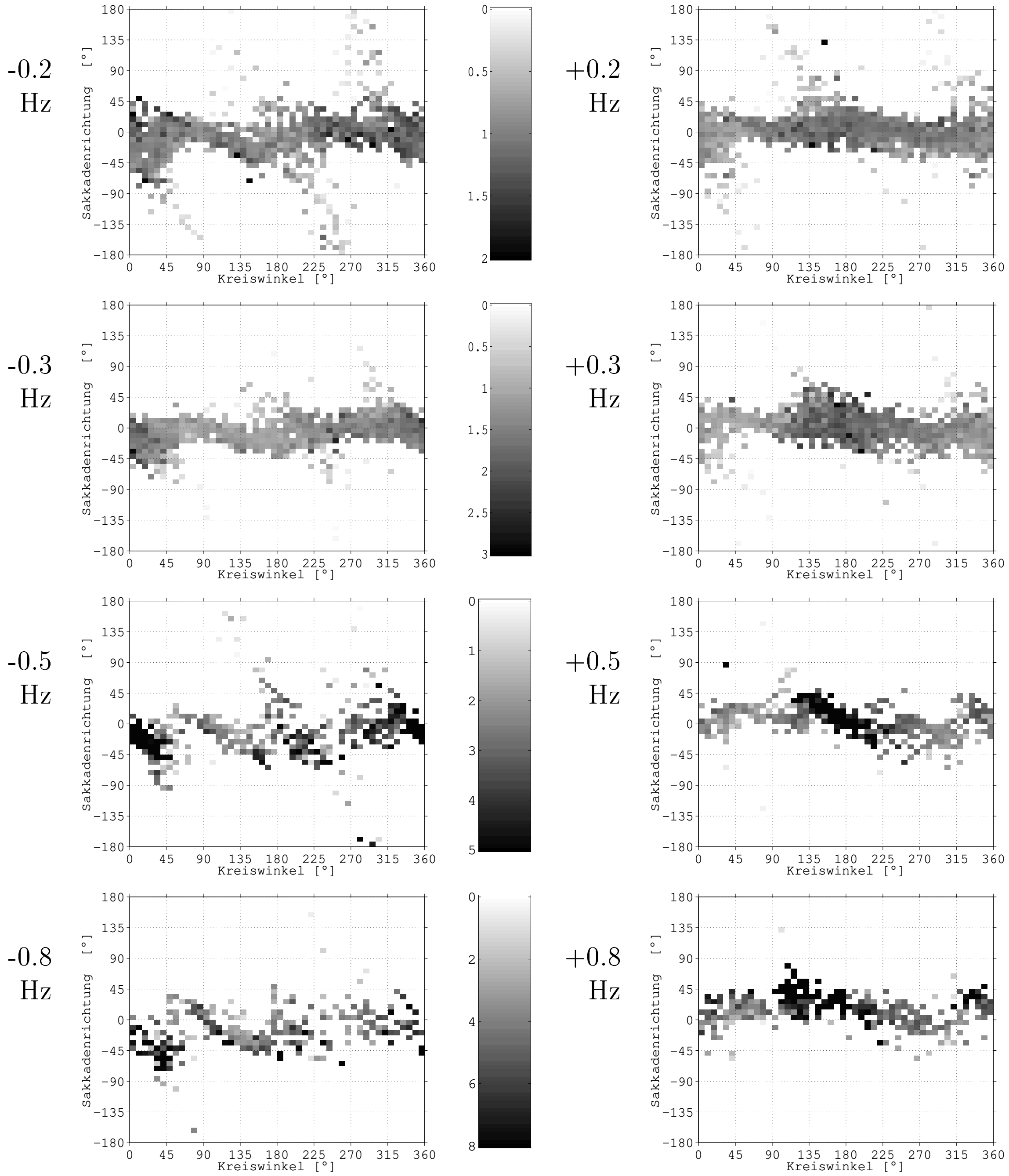


Abbildung 4.50: Mittlere Sakkadenamplitude des rechten Auge des Probanden 1 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel des Auftretens der Sakkade [^{o}] und der Richtung der Sakkade [^{o}] für alle Umlauffrequenzen. Man beachte den unterschiedlichen Maßstab für die verschiedenen Frequenzen.

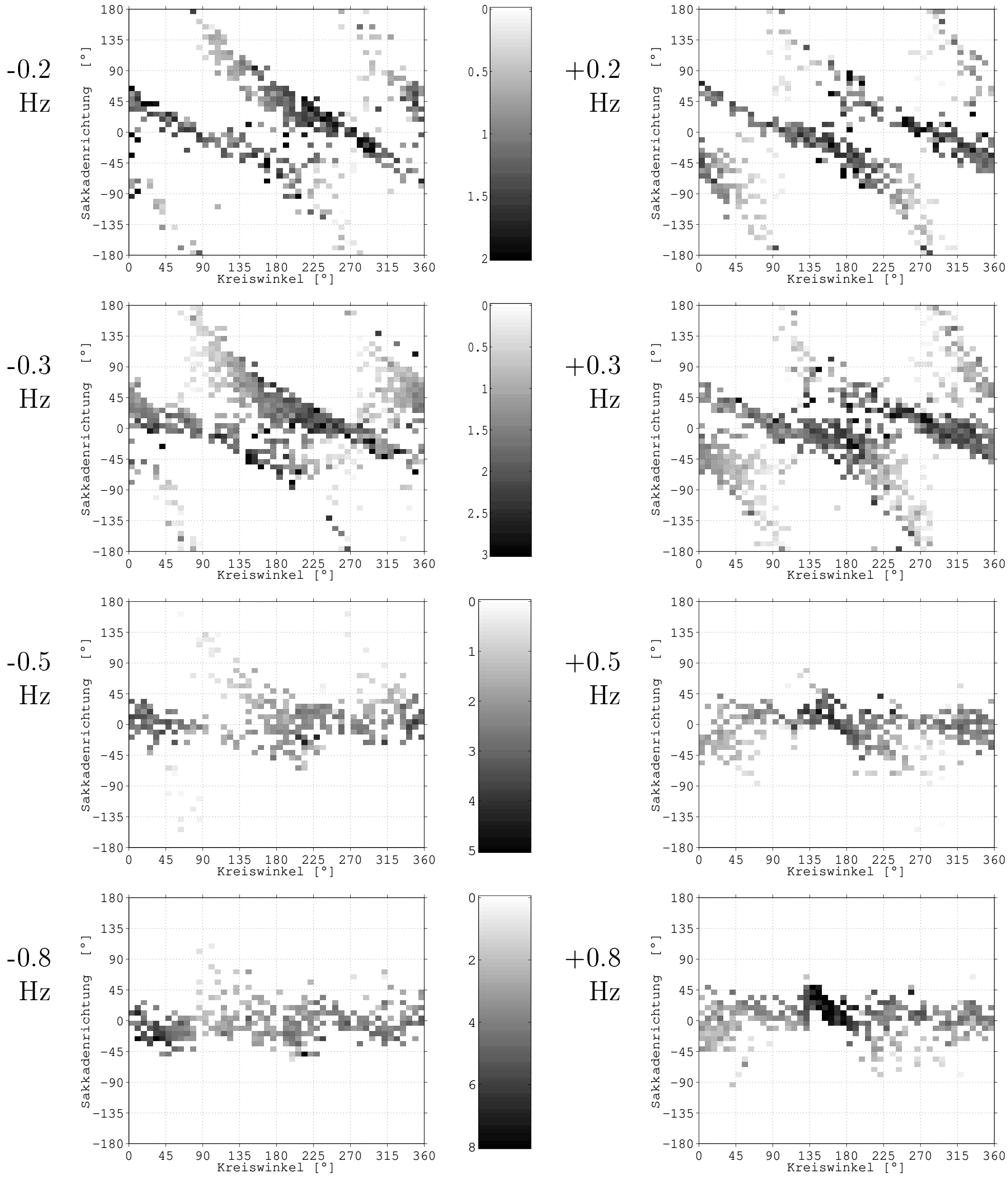


Abbildung 4.51: Mittlere Sakkadenamplitude des rechten Auge des Probanden 2 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel des Auftretens der Sakkade [^{o}] und der Richtung der Sakkade [^{o}] für alle Umlauffrequenzen. Man beachte den unterschiedlichen Maßstab für die verschiedenen Frequenzen.

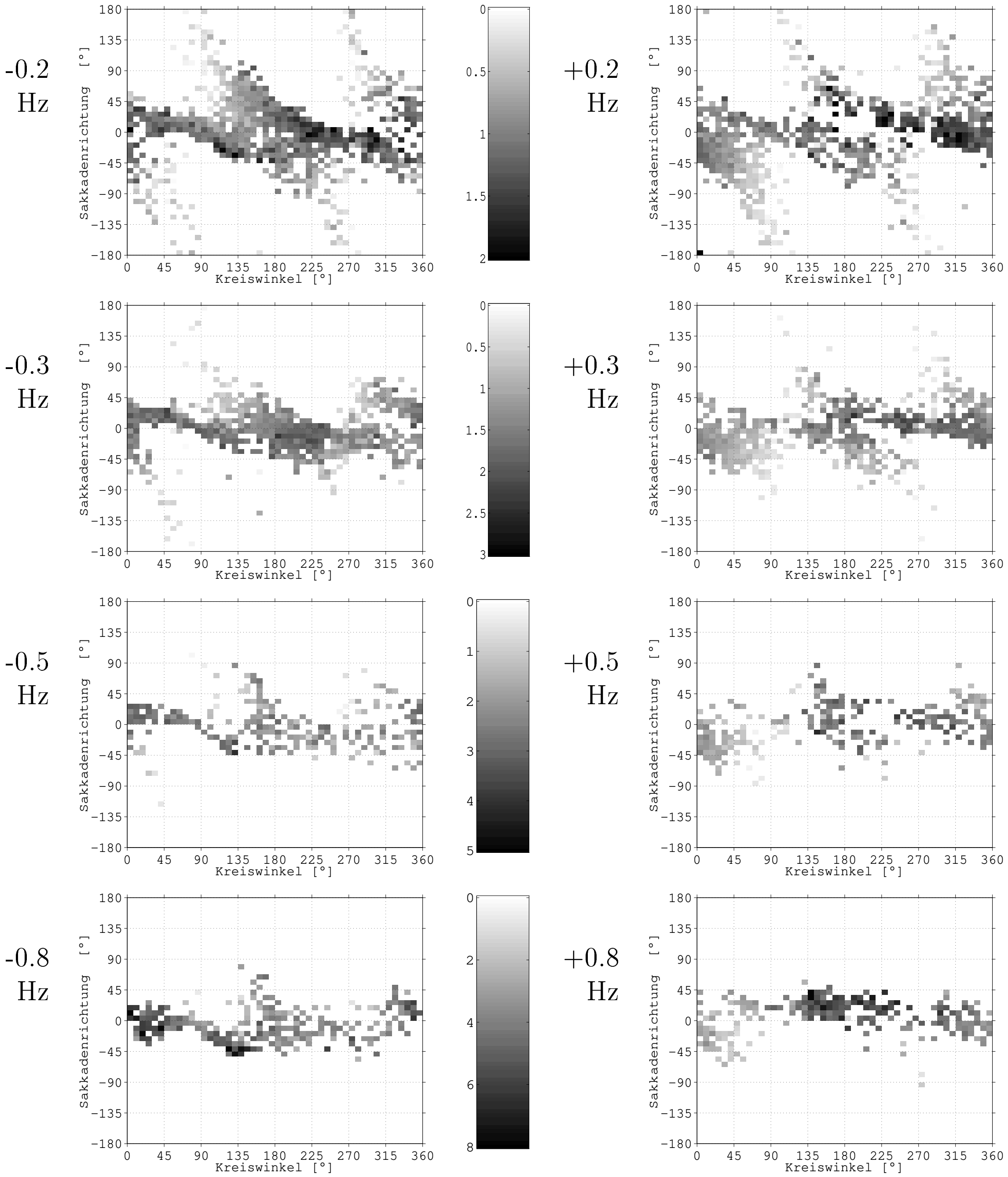


Abbildung 4.52: Mittlere Sakkadenamplitude des rechten Auge des Probanden 4 in Abhängigkeit vom Kreiswinkel des Auftretens der Sakkade [^{o}] und der Richtung der Sakkade [^{o}] für alle Umlauffrequenzen. Man beachte den unterschiedlichen Maßstab für die verschiedenen Frequenzen.

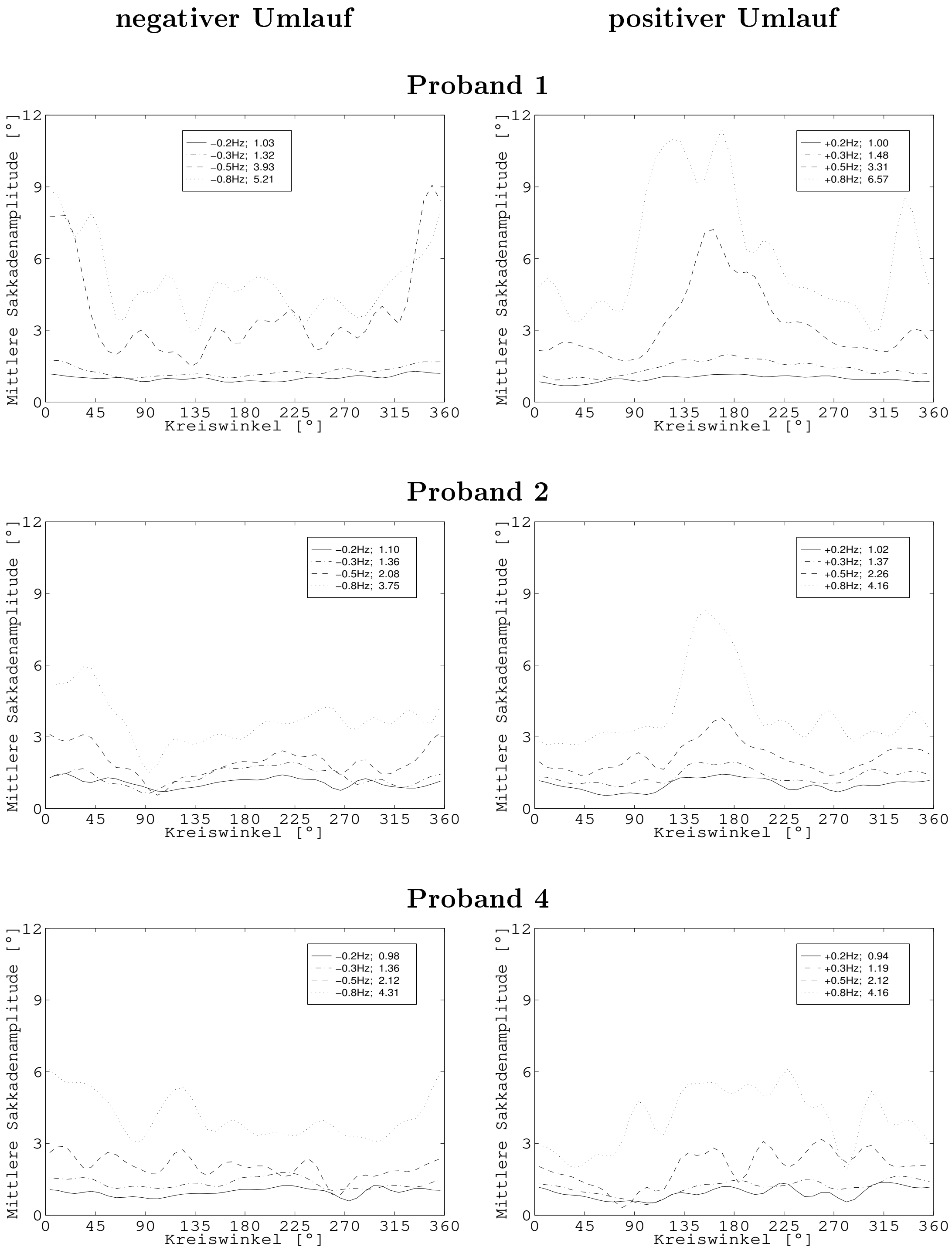


Abbildung 4.53: Mittlere Amplitude der Sakkaden des rechten Auges in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] für alle Umlauffrequenzen und Probanden. Die Zahl in der Legende ist die mittlere Amplitude der Sakkaden, die durch einfache Mittelung über alle Amplituden gewonnen wurde.

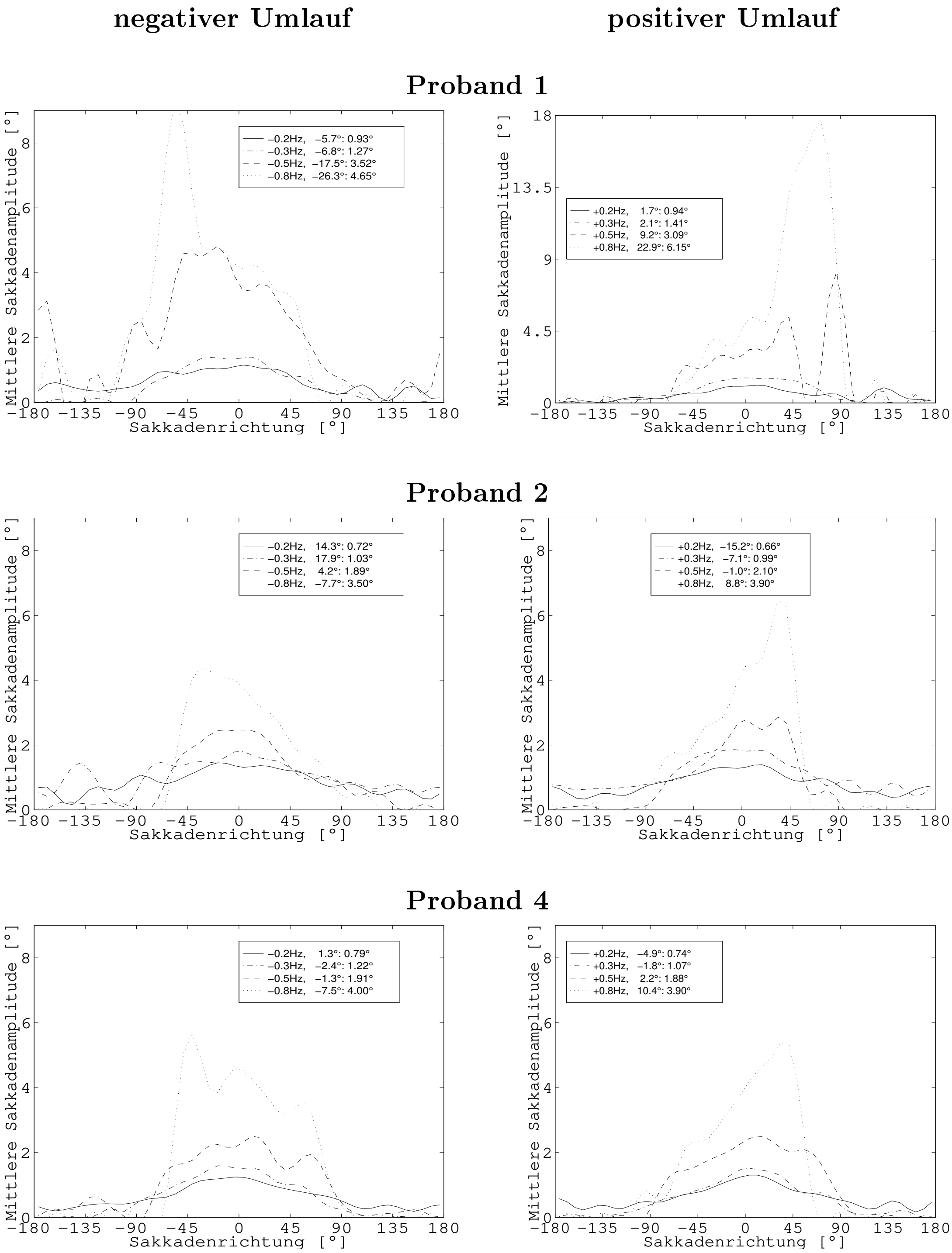


Abbildung 4.54: Mittlere Amplitude der Sakkaden des rechten Auges in Abhängigkeit von der Richtung [^{o}] der Sakkaden für alle Umlauffrequenzen und Probanden. Die erste Zahl in der Legende ist die mittlere Richtung, die zweite Zahl die mittlere Amplitude der Sakkaden, die durch vektorielle Mittelung gewonnen wurde, siehe auch Abb. 4.55. Man beachte den doppelten Wertebereich der Abbildung für Proband 1 bei positivem Umlaufsinn.

In Abb. 4.53 fällt eine ausgeprägte Abhängigkeit der Sakkadenamplituden vom Kreiswinkel für die hohen Umlauffrequenzen auf. Proband 1 und 2 machen die größten Sakkaden sowohl bei hoher positiver wie auch bei hoher negativer Umlauffrequenz in Abwärtsrichtung, Proband 4 nur in geringer Ausprägung. Der Winkelbereich dieser Amplitudenüberhöhung korrespondiert mit der verringerten, diffuseren Aufenthaltshäufigkeit in diesem Gebiet, die in Abb. 4.7 - 4.9 dargestellt wird. Wiederum ist dieser Effekt bei Proband 4 nur schwach ausgeprägt.
Bei dem Verlauf der mittleren Amplitude in Abhängigkeit von der Sakkadenrichtung, die in Abb. 4.54 gezeigt wird, kann man einen klaren Trend zu schiefen Verteilungen derart erkennen, daß für höhere Umlauffrequenzen die mittlere Amplitude für Sakkaden, die in den Kreis gerichtet sind, größer ist als für nach außen gerichtete Sakkaden.

Die mittlere Richtung und die mittlere Amplitude wurden über eine vektorielle Mittelung gewonnen. Es wurde sozusagen die mittlere Sakkade bestimmt. Die Daten für die einfache Mittelung der Amplitude sind in den Legenden der Abbildung 4.53 angegeben. Die Ergebnisse werden in der Abb. 4.55 gezeigt.

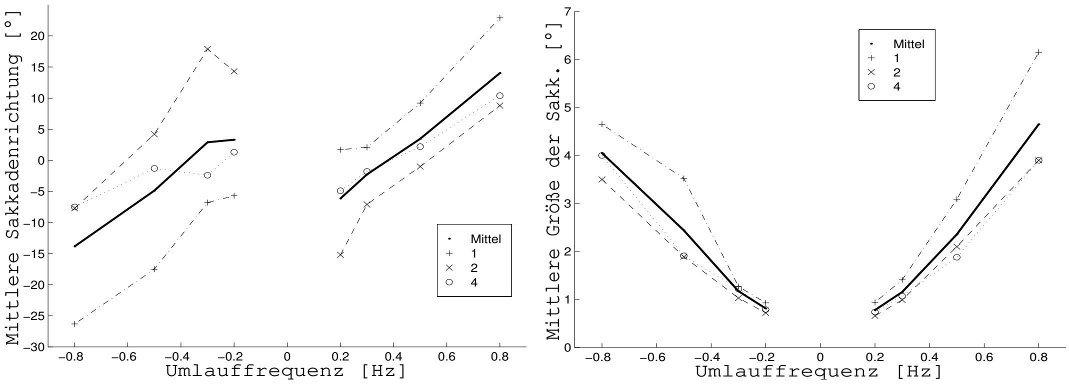


Abbildung 4.55: Die mittlere Richtung [^{o} (Kreiswinkel)] und die mittlere Amplitude [^{o} (Blickwinkel)] der intermittierenden Sakkaden des rechten Auges der Probanden 1,2 und 4 in Abhängigkeit von der Umlauffrequenz. Im Gegensatz dazu stellt Abb. 4.42 die häufigste Sakkadenrichtung dar.

Es fällt auf, daß die mittlere Amplitude mit der Umlauffrequenz überlinear zunimmt. In die mittlere Richtung oder besser die Richtung der mittleren Sakkade fließt zum einen die Tatsache ein, daß nach innen gerichtete Sakkaden mit zunehmender Umlauffrequenz häufiger werden (s. Abb. 4.42) und zum anderen, daß, wie in Abb. 4.54 gezeigt wird, in das Kreisinnere gerichtete Sakkaden mit zunehmender Umlauffrequenz überproportional größer werden. Beides zusammen schlägt sich in einer deutlichen Verschiebung der mittleren Richtung der Sakkaden in Richtung des Kreisinneren nieder.

4.1.8 Zeitliche Korrelation der Sakkaden von rechtem und linkem Auge

In diesem letzten Abschnitt der Auswertung des I. Experiments soll untersucht werden, wie gut die Sakkaden von rechtem und linkem Auge in ihrer Anfangszeit korrelieren. Dazu wurde, wie im Abschnitt 3.5.2 erläutert, innerhalb eines Zeitfenster von ± 40 ms die Häufigkeit eines Sakkadenbeginns des linken Auges in Abhängigkeit des Zeitintervalls Δt, bezogen auf den Beginn der Sakkade des rechten Auges, bestimmt. Bei der Sakkadenbestimmung nach dem Verfahren aus Abschnitt 3.5.1 wurde für das rechte und das linke Auge einheitlich die jeweils höhere Grenzbeschleunigung zu grunde gelegt. Die so gewonnenen Funktionen sind in Abb. 4.57 dargestellt.

Man sieht, daß die Breite der zeitlichen Korrelation der Sakkaden zwischen rechtem und linkem Auge für alle Umlauffrequenzen innerhalb der Meßgenauigkeit von 4 ms bleibt. In Abb. 4.56 sind nochmals die Standardabweichungen von den an die Daten aus Abb. 4.57 angepaßten Gaußkurven zu sehen. Das bedeutet, daß sowohl das rechte wie auch das linke Auge im Rahmen der Meßgenauigkeit synchron sakkadieren.

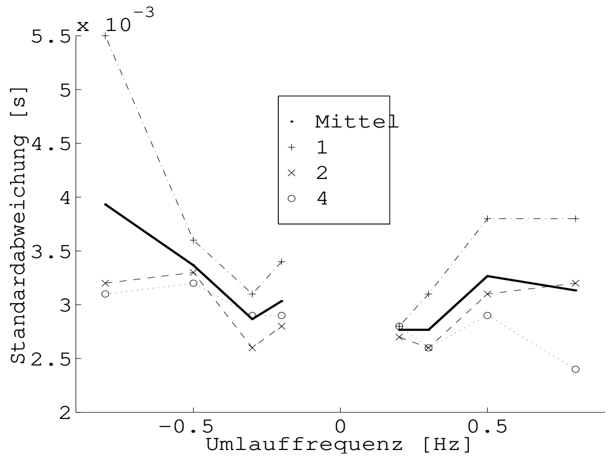


Abbildung 4.56: Breite der Standardabweichung [s] der zeitlichen Korrelation der Sakkaden des rechten und linken Auges.

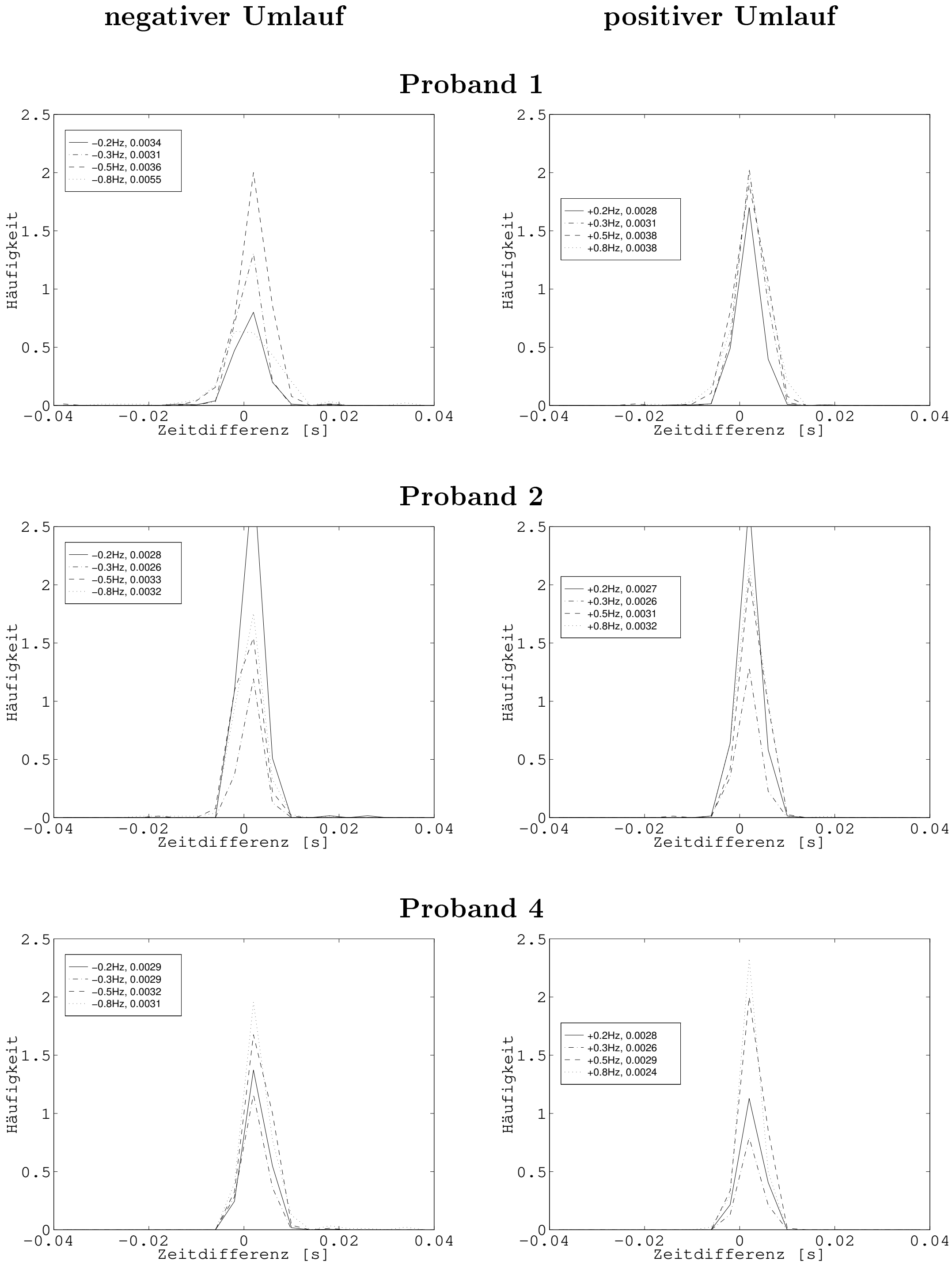


Abbildung 4.57: Häufigkeit der Sakkaden des linken Auges in Abhängigkeit vom Auftreten einer Sakkade des rechten Auges. Die Zahlen in den Legenden geben die Breite der Standardabweichung einer angepaßten Gaußkurve in Sekunden an.

4.2 Experiment II

In einem zweiten Experiment sollten die Eigenschaften großer Willkürsakkaden untersucht werden, die aus einer glatten Folgebewegung heraus gemacht wurden. Dazu sollten die Probanden, wie im Methodenteil beschrieben, einer kreisförmigen Zielbewegung mit einem Öffnungswinkel von 12^o folgen. Nach 1-3 durchlaufenen Kreisen sprang dann das Ziel von den Stellen 0^o, 45^o, ..., 315^o mit einem 24^o, dem Durchmesser des Kreises entsprechenden Sprung an die gegenüberliegende Stelle des Kreises und verlöschte nach einer weiteren Sekunde. Die Zielbewegung wurde dabei hinsichtlich der Geschwindigkeit (0.2 und 0.5 Hz) und der Umlaufrichtung (+ und -) variiert.

Es flossen, wie im Methodenteil beschrieben, nur Augentrajektorien in die weitere Auswertung ein, deren absoluter Positionsfehler z.Z. des Zielsprungs kleiner als 4^o (Blickwinkel) war, deren Amplitude der ersten Hauptsakkade über 12^o lag, die eine Reaktion zwischen 40 - 370 ms aufwiesen und die nicht länger als 150 ms dauerten. Die Ergebnisse des Detektionsalgorithmus mit diesen Einschränkungen kann in den Abb. 4.58 - 4.60 betrachtet werden. Dort sind alle in die Auswertung eingeflossenen Augentrajektorien gezeigt. Die Augentrajektorien sind jeweils vom Zeitpunkt des Zielsprungs bis zum Ende der ersten großen Reaktionssakkade dargestellt.

Man sieht, daß die Probanden sich etwas qualitativ unterscheiden. In der Ruhe-Bedingung scheint Proband 1 die 135^o-Position nur schlecht anzublicken. Ob dies ein Transformationsartefakt ist oder auf der nur kurzen Fixationszeit beruht, läßt sich leider nicht entscheiden. Ferner sieht man deutlich den unterschiedlichen Verlauf der schrägen Sakkaden, die zunächst eine deutliche Dominanz der horizontalen Geschwindigkeitskomponente zeigen, was am ausgeprägtesten bei Proband 2 und etwas weniger aber immer noch gut erkennbar bei Proband 3 und 4 zu erkennen ist. In den Bedingungen mit vorangehendem Pursuit sieht man insbesondere bei der höheren Frequenz sehr schön, daß der Pursuit über die gesamte Reaktionszeit hinweg aufrechterhalten wird und daß diese, während der Reaktionszeit erfolgte Bewegung, in die programmierte Richtung der Hauptsakkade eingeplant wird. Insbesondere in den schnellen Umlauffrequenzen ist bei Proband 3 und 4 gut zu sehen, wie die Sakkaden erst ca. 45^o später im Kreis ausgelöst werden, um dann gegen den korrekten Zielpunkt zu springen. Diese Eigenschaften des SP während der Reaktionszeit, und die Eigenschaften der anschließenden ersten großen Reaktionssakkaden sollen im weiteren quantitativ untersucht werden.

4.2.1 Die Folgebewegung während der Reaktionszeit

Bevor auf die weitere Auswertung eingegangen wird, soll zunächst anhand der Abbildung 4.61 veranschaulicht werden, was im einzelnen zu erwarten ist, wenn das Auge, wie behauptet vor seiner Reaktion noch um einen Winkel α weiterläuft und diese Strecke Δ in die Reakionssakkade inkorporiert wird.

Läuft das Auge, wie dargestellt, vor seiner Reaktion noch um einen Winkel α weiter, so muß, um das Auge ins Ziel zu lenken, nicht eine Sakkade mit der Richtung senkrecht nach oben und der Amplitude A, sondern eine Sakkade A', die um einen Winkel $\frac{\alpha}{2}$ gegen die Richtung des Zielsprungs geneigt ist, ausgelöst werden. Die relative Absprungposition ist gleich der Differenz zwischen den Winkeln der Sprungpositon des Auges und des Ziels und wird mit Sk_pos bezeichnet. Die relative Richtung der Sakkade ist die Differenz zwischen den Winkeln der Sprungrichtung der Sakkade und des Ziels und wird mit Sk_wkl bezeichnet.

Als erstes soll quantitativ untersucht werden, inwieweit die Sk_pos α und der Sk_wkl tatsächlich linear von der Frequenz abhängen. Beide Größen werden in Abb. 4.62 dargestellt. Damit die Fehlerbalken der einzelnen Probanden sichtbar gemacht werden konnten, wurden die Mittelwerte und Standardabweichungen zu jeder Umlauffrequenz für die einzelnen Probanden bzgl. der x-Achse etwas versetzt aufgetragen. Die angegebenen Ausgleichsgeraden wurden durch eine Regression über alle Punkte und nicht über die der eingezeichneten Mittelwerte eines Probanden gewonnen.

Man sieht eine hervorragende Korrelation zwischen Sk_pos und der Umlauffrequenz ν. Die Korrelation zwischen Sk_wkl und ν ist etwas schlechter. Der Grund dafür liegt zum einen an der etwas größeren Streuung der Werte für die einzelnen Umlauffrequenzen. Zum anderen weichen für die Probanden 2, 3, und 4 die relativen Sakkadenrichtungen von ± 0.2 und ± 0.5 Hz systematisch von der Lage auf einer Geraden ab, was u.U. an den längeren Reaktionszeiten der ± 0.2 Hz- Bedingung liegt (s.u.)

Unter der Voraussetzung, daß das Auge innerhalb der (von der Umlauffrequenz zunächst als unabhängig angenommenen) Reaktionszeit mit unverminderter Geschwindigkeit weiterläuft, ist zwischen der Reaktionszeit RT, der Umlauffrequenz ν und dem durchlaufenen Kreiswinkel Sk_pos die folgende Beziehung zu erwarten:

$$\mathrm{Sk\_pos} = 360^o * \mathrm{RT} * \nu \tag{4.9}$$

Für die mittlere Reaktionszeit RT gilt dann:

$$\mathrm{RT} = \frac{1}{360^o} \frac{\mathrm{Sk\_pos}}{\nu} \tag{4.10}$$

Dabei ist zu beachten, daß diese Beziehung nur für Umlauffrequenzen $\nu \neq 0$ gilt. Die entsprechenden Daten werden in der Tabelle 4.2 gezeigt.

Die Übereinstimmung zwischen dem aus $\frac{\mathrm{Sk\_pos}}{\nu}$ berechneten Verhältnis von $\frac{\mathrm{Sk\_pos}}{2\nu}$ und dem gemessenen Verhältnis $\frac{\mathrm{Sk\_wkl}}{\nu}$ ist bei Proband 2, 3 und 4 bis auf etwa 1^o genau, Proband 1 zeigt etwas größere Abweichungen. Das bedeutet, daß der Sk_wkl im Rahmen der Meßgenauigkeit im Mittel tatsächlich dem halben Winkel von Sk_pos entspricht. Die als zu klein abgeschätzten $\mathrm{RT}_{\mathrm{ber}}$ deuten darauf hin, daß die Sk_pos zu klein ist, d.h. daß die Annahme einer konstanten Winkelgeschwindigkeit während der gesamten Reaktionszeit nicht zutreffend war.

Proband	$\frac{\text{Sk\_pos}}{\nu}$ [°/Hz]	$\frac{\text{Sk\_pos}}{2\nu}$ [°/Hz]	$\frac{\text{Sk\_wkl}}{\nu}$ [°/Hz]	RT_{ber} [ms]	RT_{gem} [ms]
1	65.3	32.65	25.8	181	222±25
2	73.8	36.9	37.2	205	250±32
3	70.9	35.45	36.8	197	247±28
4	68.7	34.35	33.9	191	218±19

Tabelle 4.2: Tabelle der gemessenen mittleren Verhältnisse aus relativer Sprungposition Sk_pos und der Umlauffrequenz ν, der mittleren Verhältnisse aus relativer Sakkadenrichtung und Umlauffrequenz ν, die daraus berechnete mittleren Reaktionszeiten RT_{ber} und die aus den Daten bestimmten mittleren Reaktionszeiten RT_{gem}.

Zur Klärung dieser Frage wurde die glatte Folgebewegung während der RT bezüglich der Tangentialgeschwindigkeit, der Richtung der Tangentialgeschwindigkeit und dem radialen und dem Phasenfehler für alle Bedingungen zu den Zeiten t_0 = Zielsprung, t_0 + 20 ms , ..., t_0 + 240 ms untersucht. Dabei flossen nur vorangegangene SP-Bewegungen ein, in denen die große Reaktionssakkade die erste Sakkade war, die detektiert werden konnte und diese Bewegungen auch nur bis zum Zeitpunkt, der 20 ms vor dem Anfang dieser Sakkade lag. Damit sind sakkadenbedingte Artefakte ausgeschlossen. Da sich die Versuchspersonen in den wesentlichen Effekten nur geringfügig unterschieden, wurde für die Darstellung in Abb. 4.63 über sie gemittelt.

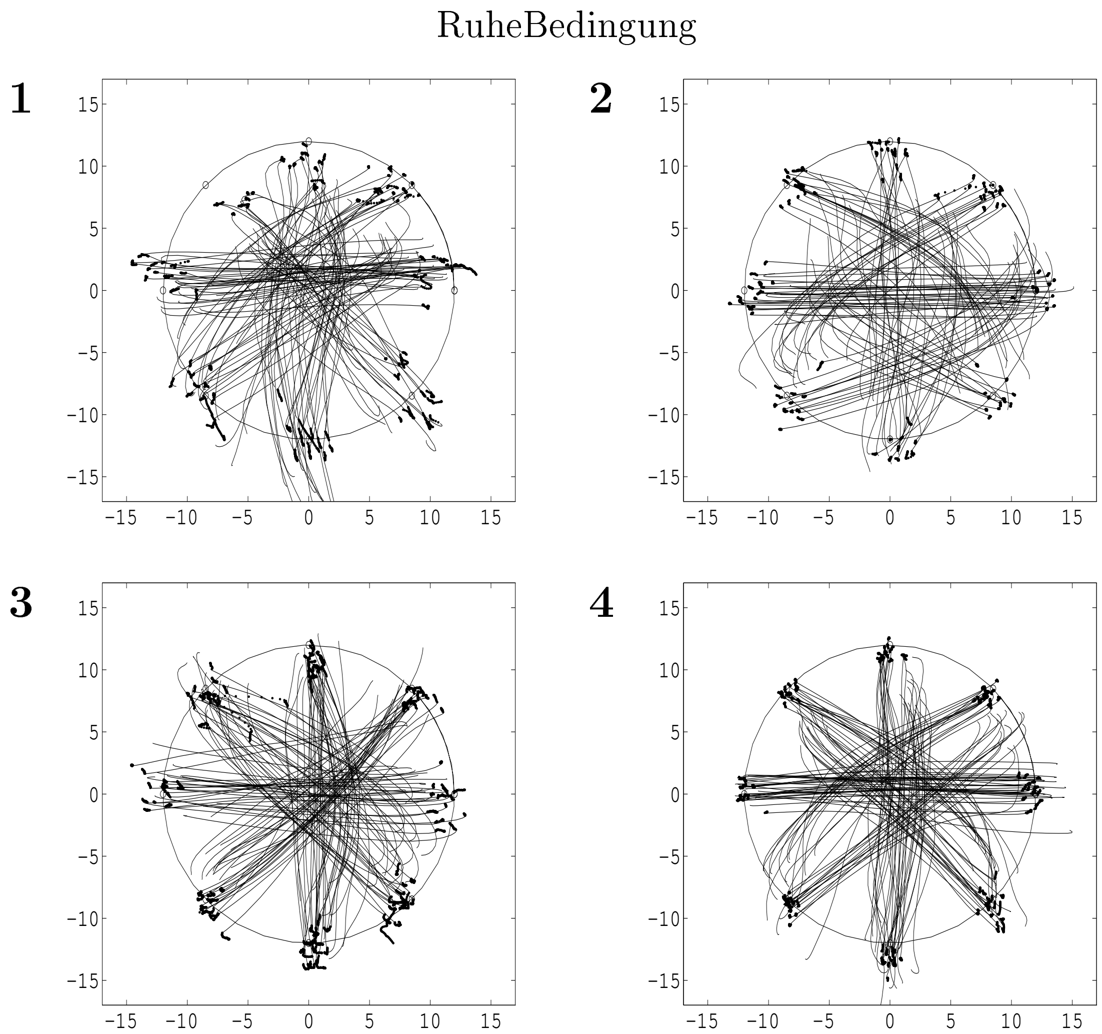


Abbildung 4.58: Gesamtdarstellung aller Daten des Experiments II für die Ruhe - Bedingung für die Probanden 1-4.

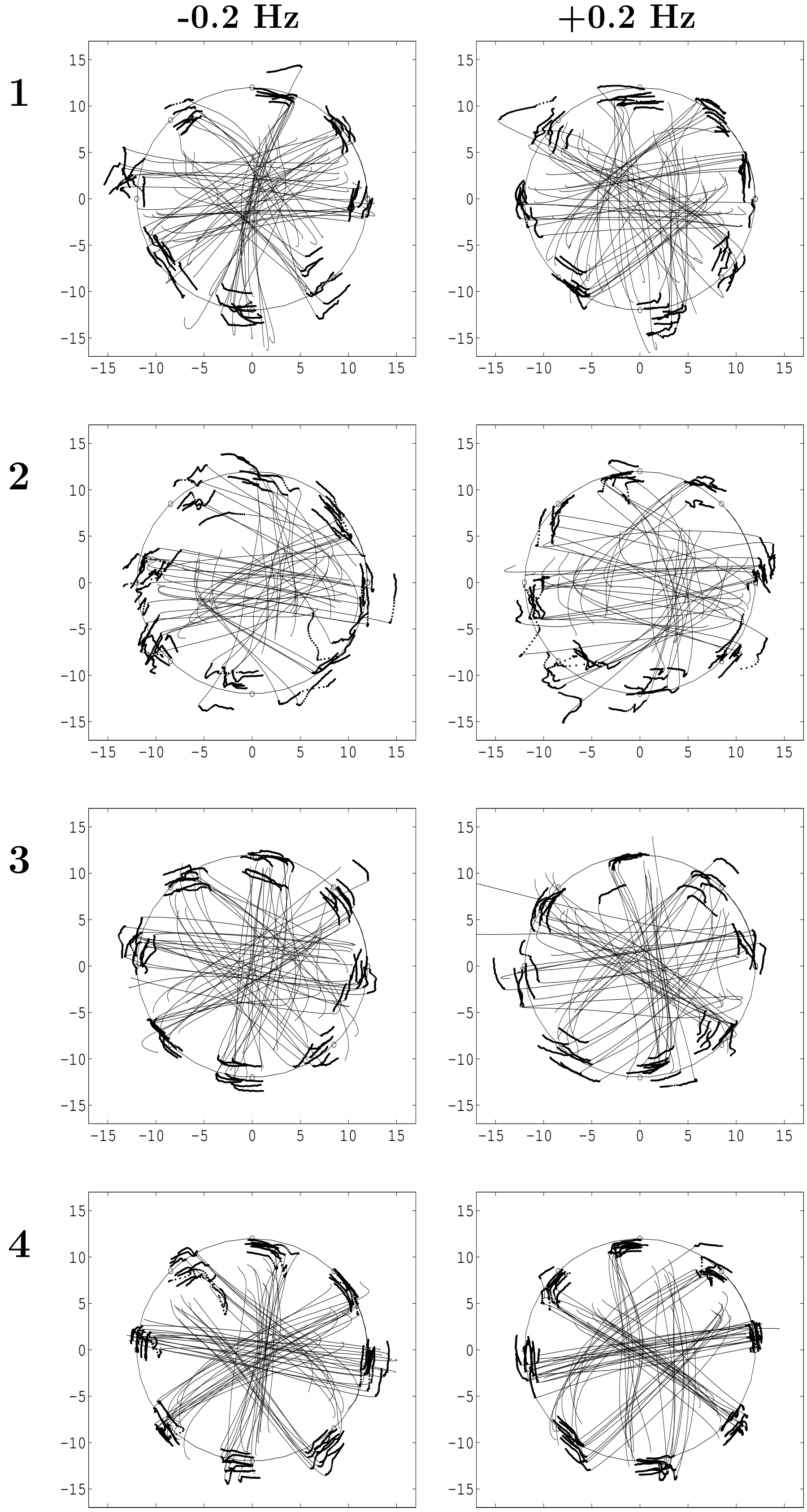


Abbildung 4.59: Gesamtdarstellung aller Daten des Experiments II für die ±0.2 Hz - Bedingung für die Probanden 1-4.

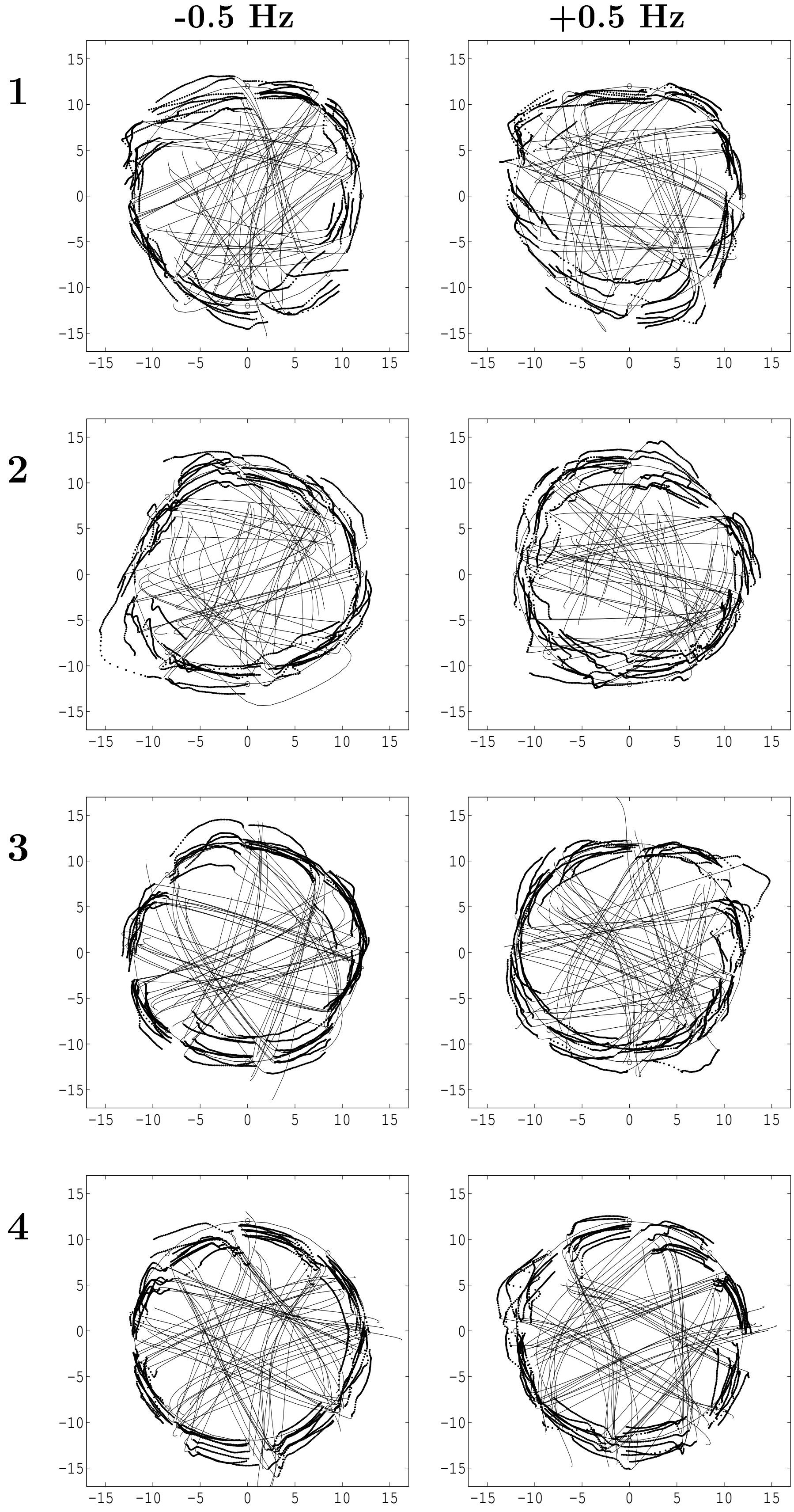


Abbildung 4.60: Gesamtdarstellung aller Daten des Experiments II für die ±0.5 Hz - Bedingung für die Probanden 1-4.

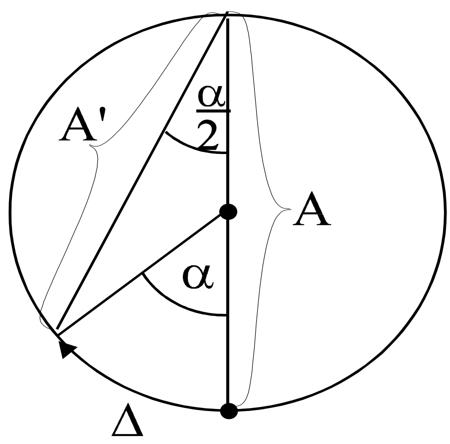


Abbildung 4.61: Darstellung der Winkel- und Amplitudenverhältnisse einer Sakkade, die erst nach einem Kreiswinkel α ausgelöst wird und dann gegen den gegenüberliegenden Kreispunkt springt Es gilt: $A' = A \cos \alpha$.

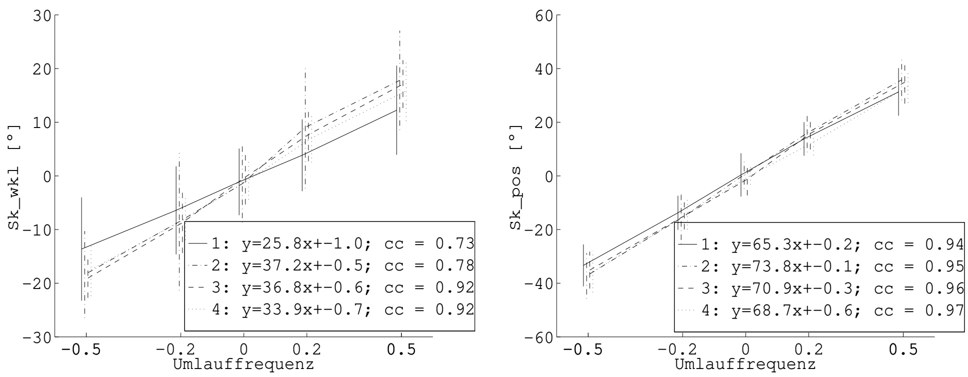


Abbildung 4.62: Darstellung der Abhängigkeit des während der Reaktion durchlaufenen Winkels Sk_pos [^{o}] und der relativen Richtung Sk_wkl der Sakkaden [^{o}]. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichung für die einzelnen Probanden bei der jeweiligen Umlauffrequenz an. Die angegebenen Ausgleichsgeraden wurden durch eine Regression über alle Punkte eines Probanden gewonnen.

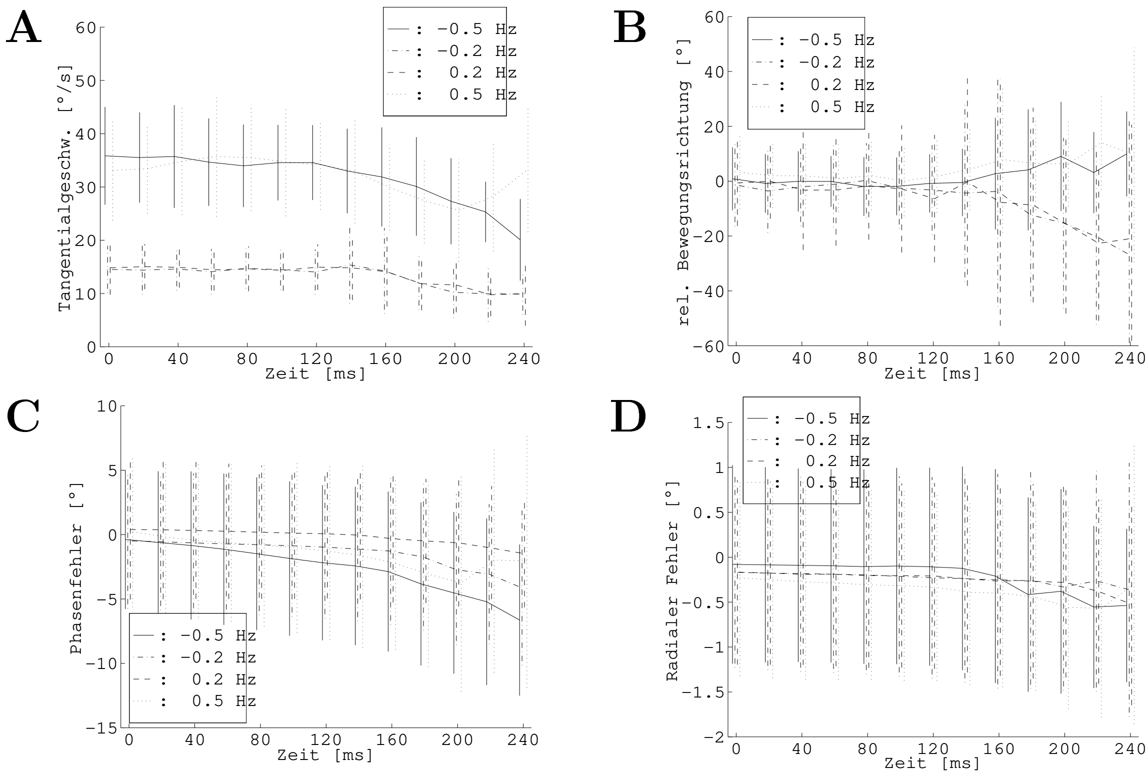


Abbildung 4.63: Darstellung der Tangentialgeschwindigkeit (A), der Richtung der Tangentialgeschwindigkeit (B), des Phasen- (C) und des radialen (D) Fehlers der SP-Bewegungen zu den Zeitpunkten t_0 = Zielsprung, t_0 + 20 ms , ..., t_0 + 240 ms für die ±0.2 und ±0.5 Hz- Bedingungen. Über die Probanden wurde dabei gemittelt. Die mittlere Richtung der Tangentialgeschwindigkeiten ist so definiert, daß ein positiver Wert - unabhängig von der Bewegungsrichtung - eine Bewegung in den Kreis hinein anzeigt, ein negativer Wert eine Bewegung aus dem Kreis heraus

Zunächst einmal ist bemerkenswert, daß, entsprechend unseren ersten Beobachtungen, innerhalb der ersten ca. 120 ms der Kreisbewegung ohne nennenswerte Störung gefolgt wird. Weiter verhalten die untersuchten Größen sich recht unterschiedlich.

Die mittlere Tangentialgeschwindigkeit scheint für die niedrigen Umlauffrequenzen von 0.2 Hz nach etwa 140 ms, für die höheren Umlauffrequenzen etwas früher nach ca. 120 ms stetig abzusinken und ist bei 200 ms auf etwa 9.88 ^{o}/s (66% von 15.08^o/s) bzw. 26.2 ^{o}/s (69% von 37.70^o/s) abgefallen.

Man beachte, daß in der Abb. 4.63B die mittlere Richtung der Tangentialgeschwindigkeiten aus Darstellungsgründen so definiert ist, daß ein positiver Wert - unabhängig von der Bewegungsrichtung, d.h. im Gegensatz zu den in Experiment I verwendeten Definitionen - eine Bewegung in den Kreis hinein anzeigt, ein negativer Wert eine Bewegung aus dem Kreis heraus. Damit verhält sich die mittlere Richtung der Tangentialgeschwindigkeiten für niedrige und höhere Umlauffrequenzen unterschiedlich. Für höhere Umlauffrequenzen bewegt sich das Auge ab etwa 140 ms im Mittel tendentiell ein klein wenig in den Kreis hinein, wohingegen es sich für niedrige Umlauffrequenzen ab diesem Zeitpunkt im Mittel deutlich nach außen bewegt. Insgesamt nimmt ab diesem Zeitpunkt die Streuung der Richtungen deutlich zu, d.h. die Bewegungsrichtung variiert deutlich mehr.

Beim Phasenfehler ist keine klare Grenze zu sehen, ab der er deterioriert. Für alle Umlauffrequenzen wird er mit der Zeit stetig negativer, das Auge bleibt also mehr und mehr zurück, für die höheren Umlauffrequenzen etwas mehr. Der Anstieg der Phase der +0.5Hz - Bedingung ab 200 ms ist wahrscheinlich auf das Wegfallen derjenigen Augentrajektorien im Mittellungsprozeß zurückzuführen, die 20 ms später sakkadierten. Die mittlere Reaktionszeit der $\pm$0.5 Hz- Bedingungen lag bei etwa 230 ms (s.u.).

Der radiale Fehler verhält sich die ersten 140 ms äußerst konstant bezüglich seines Mittelwertes und der Streuung, so daß die Abweichungen zwischen den Mittelwerten der einzelnen Bedingungen als systematische Fehler der Messungen gedeutet werden können. Ab 140 ms kommt etwas „Unruhe“ ins Spiel, die Mittelwerte fluktuieren etwas, mit einer leichten Tendenz ins negative, die Streuung wird etwas größer.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Bewegungen gleicher Frequenz sich fast identisch verhalten, die Umlaufrichtung im Mittel demnach keine Rolle spielt. Die mittlere Tangentialgeschwindigkeit nimmt zwischen ca 120-140ms bis 200 ms um etwa ein Drittel ab, insbesondere nimmt die Streuung der Richtung der Augenbewegung dann deutlich zu. Bei niedrigen Umlauffrequenzen besitzt das Auge die Tendenz, ab diesem Zeitpunkt etwas von der kreisförmigen Trajektorie nach außen abzuweichen.

4.2.2 Statistische Analyse der Reaktionssakkade

Als nächstes sollte die erste große Reaktionssakkade untersucht werden. Die Bedingung für eine nach dem Zielsprung auftretende Sakkade, als solche erfaßt und ausgewertet zu werden, wurden eingangs in diesem Kapitel aufgeführt. Diese Sakkaden wurden hinsichtlich der Parameter Reaktionszeit (RT), Dauer (DUR), Amplitude (AMP), Maximale Geschwindigkeit (Vmax), Mittlere Krümmung (AVC), Mittlere Abweichung von der mittleren Krümmung (MDAVC), Totaler Fehler (F_tot), radialer Fehler (F_rad) und Winkelfehler (F_wkl) untersucht.

Als erstes wurde dazu eine statistische Analyse der Variablen mittels einer Varianzanalysen durchgeführt. Dazu wurden die ±0.2 Hz- und ±0.5 Hz- Bedingungen bezüglich der Faktoren Proband (1 2 3 4), Sprungposition des Ziels (0^o, 45^o, ..., 315^o), Frequenz (0.2 und 0.5 Hz) und Umlaufrichtung (+ -) analysiert. Eine weitere Varianzanalyse bezüglich der Faktoren Proband, Sprungposition des Ziels, Frequenz und Seite (linkes und rechtes Auge), die den Einfluß des Faktors der Seite untersuchte, brachte keine nennenswerten Ergebnisse und wird deshalb nicht weiter aufgeführt.

Die Ergebnisse der ersten Varianzanalyse sind in der Tabelle 4.3 dargelegt. Da es bei dieser Analyse weniger um den Nachweis von mehr oder weniger signifikanten Wahrscheinlichkeiten, als vielmehr um eine Orientierung zur weiteren Analyse der Abhängigkeiten der Daten ging, wurden nur die F-Werte und nicht die Wahrscheinlichkeiten angegeben. F-Werte über 5 waren immer hochsignifikant ($p < 0.001$).

Als Sprungposition wird die Sprungposition des Ziels bezeichnet und nicht die der Sakkade. Das hat den Vorteil, daß sich die statistische Auswertung vereinfacht. Bei Größen, die stark von der Richtung der ausgeführten Sakkade abhängen, wie z.B. Vmax oder AVC, ist dadurch zu erwarten, daß es, mit zunehmender Umlauffrequenz und damit zunehmender Differenz aus Sprungposition des Ziels und des Auges, zu einer frequenzabhängigen Phasenverschiebung bzgl. der Sprungposition des Ziels kommt.

FWerte der Haupteekte

	Proband	Sprungpos.	Freq.	Umlaufrchtg.
RT	296.0	27.0	414.4	2.3
DUR	63.2	48.3	107.0	0.0
AMP	358.9	49.0	27.2	0.9
Vmax	177.1	180.8	5.2	2.2
AVC	11.5	215.8	0.1	120.1
MDAVC	53.7	28.0	13.6	0.3
F_tot	282.6	37.3	18.2	0.8
F_wkl	9.2	80.1	2.3	2.8
F_rad	326.4	69.1	31.9	2.7
Sk_wkl	6.2	51.2	0.0	8881
Sk_pos	0.5	4.0	2.7	28362

FWerte der Zweierinteraktionen

	Proband & Sprungpos.	Proband & Freq.	Proband & Umlaufrchtg.	Sprungpos. & Freq.	Sprungpos. & Umlaufrchtg.	Freq. & Umlaufrchtg.
RT	4.5	10.8	0.2	5.7	4.6	0.8
DUR	9.3	10.9	1.5	8.1	6.5	11.7
AMP	16.7	19.3	8.0	11.5	13.8	6.1
Vmax	22.6	18.0	11.7	9.1	23.2	1.7
AVC	13.7	0.3	3.4	11.7	45.0	69.9
MDAVC	6.4	0.2	4.9	8.0	39.6	0.2
F_tot	13.3	31.7	1.7	8.3	1.7	2.8
F_wkl	15.6	2.5	33.6	11.8	10.0	8.0
F_rad	19.7	28.4	5.1	7.2	8.0	2.2
Sk_wkl	15.4	1.3	49.8	16.2	9.5	1194
Sk_pos	5.1	0.6	23.2	5.8	8.4	4552

Tabelle 4.3: Ergebnisse der Haupteffekte und der Zweierinteraktionen der Varianzanalyse bzgl. der Faktoren Proband (1 2 3 4), Sprungposition (0^o, 45^o, ..., 315^o), Frequenz (0.2 und 0.5 Hz) und Umlaufrichtung (+ und -). Die Abhängigkeit der Variablen Sk_wkl und Sk_pos ist zum Vergleich mit aufgeführt worden.

4.2.3 Die Reaktionszeit (RT)

Die RT wurde v.a. durch die zwei Faktoren Frequenz > Proband beeinflußt. Dies wird in Abb. 4.64 dargestellt.

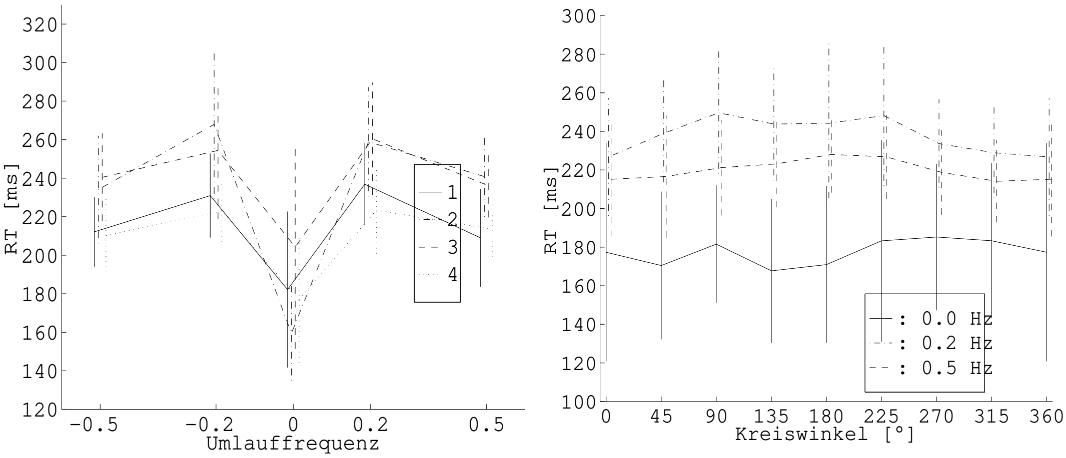


Abbildung 4.64: Darstellung der Abhängigkeit der Reaktionszeit (RT) von der Umlauffrequenz für die einzelnen Probanden incl. der Standardabweichungen, sowie der Abhängigkeit der mittleren RT aller Probanden vom Betrag der Umlauffrequenz und der Sprungposition incl. der Standardabweichungen.

Alle Probanden zeigen, wenn auch auf unterschiedlichem Niveau, eine einheitliche Abhängigkeit. Man sieht ein klares Maximum der Reaktionszeit für die langsame Umlauffrequenz, das nicht von der Bewegungsrichtung abhängt. In der Ruhe-Bedingung zeigen alle Probanden im Mittel die kürzesten Reaktionszeiten.

Die längeren RT bei niedrigeren Umlauffrequenzen liefern eine Erklärung für die in Abb. 4.62 dargestellten systematischen Abweichungen der Sk_pos von Proband 2, 3 und 4 von der Geraden. Die Sk_pos dieser Frequenzen liegt im Vergleich zu den Werten der höheren Frequenzen etwas zu hoch bzw. zu tief. Wegen der längeren RT läuft das Auge demnach währenddessen einen verhältnismäßig größeren Winkel Sk_pos.

4.2.4 Die Sakkadendauer (DUR)

Die wesentliche Varianz der DUR wurde durch die Faktoren Frequenz > Proband > Sprungposition verursacht. Dies wird in Abb. 4.65 veranschaulicht.

Die am längsten dauernden Sakkaden finden sich einheitlich bei allen Probanden in der Ruhebedingung. Mit vorangehendem SP ist die Dauer etwas kürzer, wobei dieser Effekt mit höherer Umlauffrequenz ausgeprägter ist. Über alle Probanden gemittelt zeigt sich eine ausgeprägte Modulation durch die Sprungposition. Sakkaden, die nach

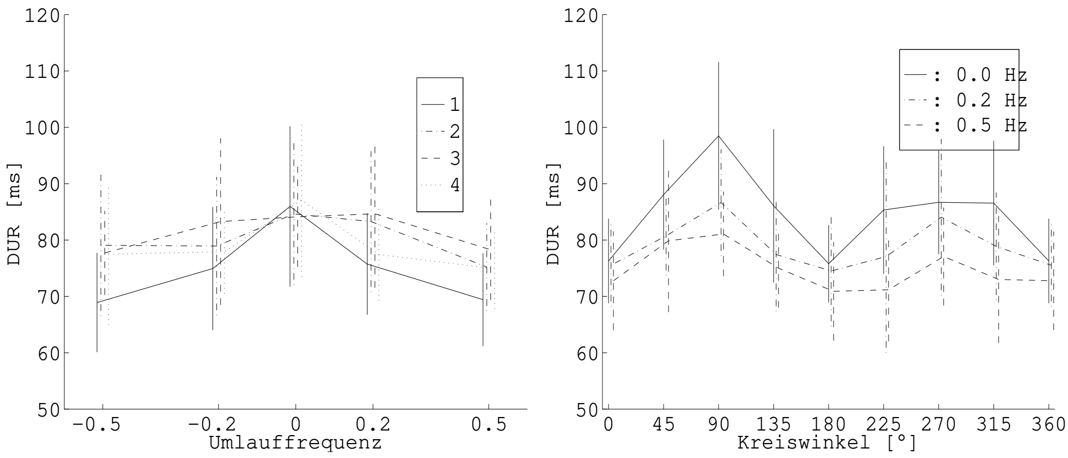


Abbildung 4.65: Darstellung der Abhängigkeit der Sakkadendauer (DUR) von der Umlauffrequenz für die einzelnen Probanden incl. der Standardabweichungen, sowie der Abhängigkeit der mittleren DUR aller Probanden vom Betrag der Umlauffrequenz und der Sprungposition incl. der Standardabweichungen.

vertikalen Zielsprüngen ausgelöst werden, sind deutlich länger als die nach horizontalen Sprüngen..

4.2.5 Die Sakkadenamplitude (AMP)

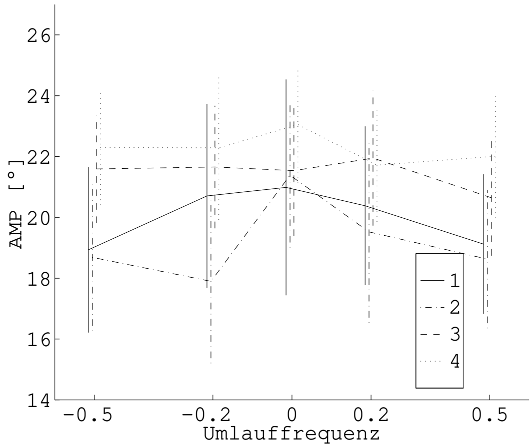
Die AMP wurde von den Faktoren Proband $\gg$ Sprungposition $>$ Frequenz beeinflußt, was in Abb. 4.66 dargestellt wird.

In der Ruhebedingung ist die über alle Probanden gemittlete AMP in den schrägen Richtungen kleiner als in der horizontalen und in der Aufwärtsrichtung deutlich kleiner als in der Abwärtsrichtung. Mit zunehmender Umlauffrequenz nimmt die AMP v.a. dort ab, wo sie vorher groß war, d.h. in der horizontalen und in der nach unten gerichteten Richtung. Die vorher ausgeprägten Unterschiede bzgl. der Sprungposition werden nivelliert.

4.2.6 Die Maximalgeschwindigkeit (Vmax)

Die wesentlichen Faktoren, die die Vmax modulierten waren Sprungposition $\cong$ Proband. Dies wird in Abb. 4.67 dargestellt.

Der Einfluß der Probanden zeigt sich v.a. in den unterschiedlichen Niveaus. Die Sprungposition hingegen führt zu einer ausgesprochenen periodische Modulation von Vmax, die in der Mittellung über alle Probanden eine von der Umlauffrequenz abhängige Phasenverschiebung erkennen läßt. Zur Erklärung dieser Phasenverschiebung muß an die Abb. 4.61 bzw. 4.62 erinnert werden. Der Faktor Sprungposition stellt die Sprungposition des Ziels dar, nicht die effektive Sprungposition der Sakkaden. Diese ist wegen der



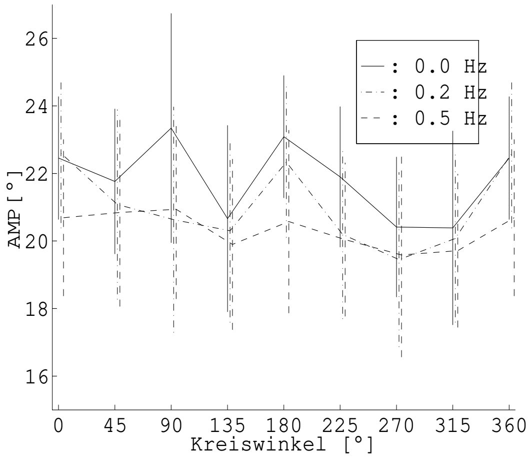


Abbildung 4.66: Darstellung der Abhängigkeit der Sakkadenamplitude (AMP) von der Umlauffrequenz für die einzelnen Probanden incl. der Standardabweichungen, sowie der Abhängigkeit der mittleren AMP aller Probanden von dem Betrag der Umlauffrequenz und der Sprungposition incl. der Standardabweichungen.

Reaktionszeit um einen Winkel Sk_pos in die jeweilige Bewegungsrichtung verschoben. Ist die Vmax eine Eigenschaft der Sakkade, die im wesentlichen durch ihre Richtung bestimmt wird, müßte diese Phasenverschiebung exakt der Änderung der Sakkadenrichtung entsprechen. Dies ist für die Phasenverschiebung der über alle Probanden gemittelten Vmax tatsächlich in guter Näherung der Fall, wie es in Abb. 4.68 gezeigt wird. Die Phase wurde als die Stelle des Maximums der Kreuzkorrelation zwischen den Vmax-Funktionen der Bedingungen mit vorangegangenem Pursuit und der Ruhe- Bedingung gefunden (siehe Anhang A.1). Als Verhältnis zwischen Phasen- und Umlauffrequenzänderung ergibt sich zu 28.5^o/Hz, im Vergleich zu den der Änderung der relativen Sakkadenrichtung zur Umlauffrequenz von 33.4^o/Hz entsprechend der Abb. 4.62.

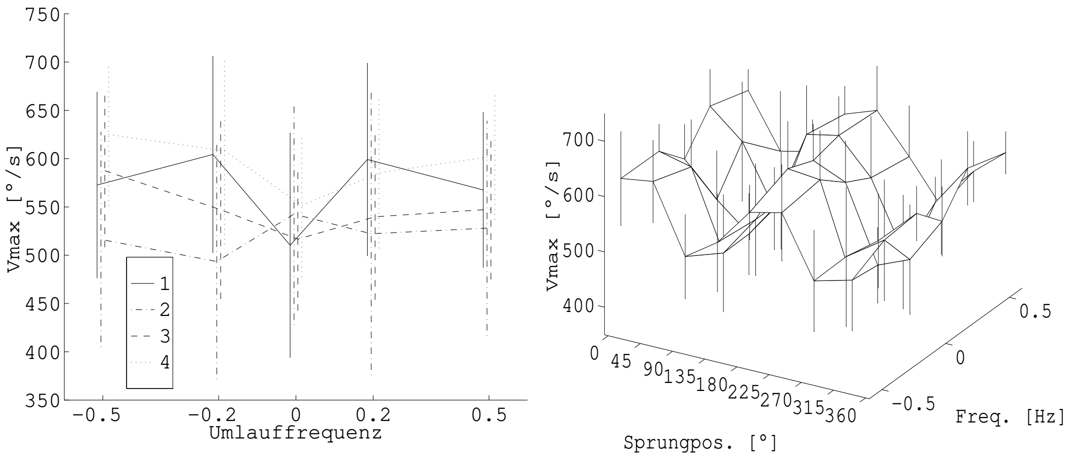


Abbildung 4.67: Darstellung der Abhängigkeit der Maximalgeschwindigkeit (Vmax) von der Umlauffrequenz für die einzelnen Probanden incl. der Standardabweichungen, sowie der Abhängigkeit der mittleren Vmax aller Probanden von der Umlauffrequenz und der Sprungposition incl. der Standardabweichungen.

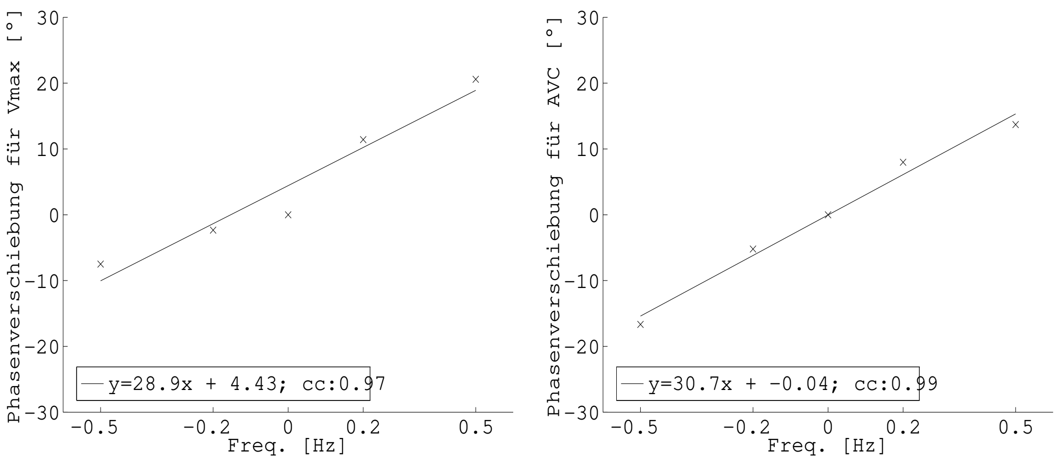


Abbildung 4.68: Darstellung der Beziehung zwischen der Phasenverschiebung und der Umlauffrequenz für die über alle Probanden gemittelte maximale Geschwindigkeit (Vmax) und mittlere Krümmung (AVC) der Sakkaden.

4.2.7 Die mittlere Sakkadenkrümmung (AVC)

Die AVC spielt im Vergleich zu den bisher untersuchten Größen offensichtlich eine Sonderrolle, gemäß ihren besonderen Abhängigkeiten, deren Wertigkeit wie folgt lautet: Sprungposition > Umlaufrichtung > Umlaufrichtung & Frequenz > Sprungposition & Umlaufrichtung. Der Proband spielt keine nennenswerte Rolle. Dies wird in Abb. 4.69 gezeigt.

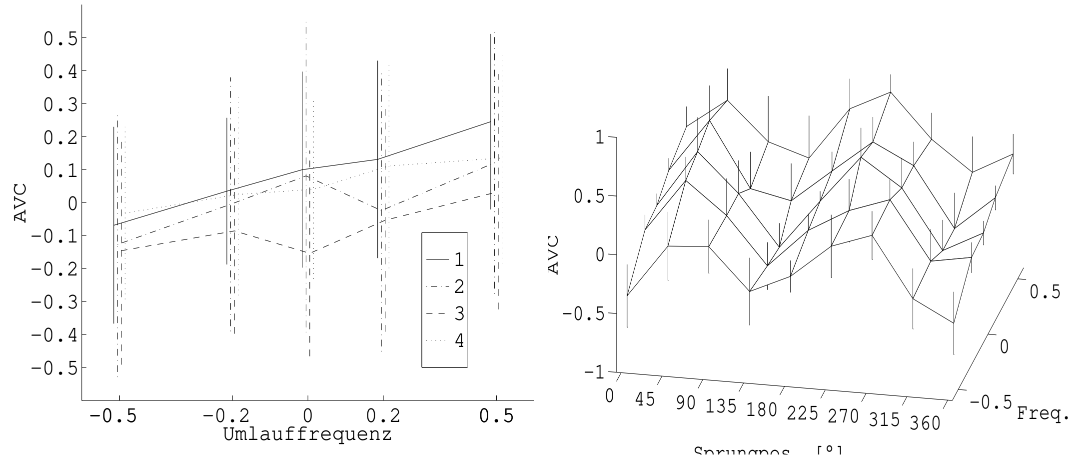


Abbildung 4.69: Darstellung der Abhängigkeit der mittleren Sakkadenkrümmung (AVC) von der Umlauffrequenz für die einzelnen Probanden incl. der Standardabweichungen, sowie der Abhängigkeit der mittleren AVC aller Probanden von der Umlauffrequenz und der Sprungposition incl. der Standardabweichungen.

Die AVC wird noch ausgeprägter als die Vmax durch die Sprungposition moduliert. Das linke Diagramm in Abb. 4.69 zeigt wiederum eine von der Umlauffrequenz abhängige Phasenverschiebung. Das Verhältnis aus Phasenverschiebung und Umlauffrequenzänderung ist mit 30.7^o/Hz, wie der rechte Teil der Abb. 4.68 verrät, wiederum von derselben Größenordnung wie das aus der Änderung der relativen Sakkadenrichtung und der Umlauffrequenz von 33.4^o/Hz aus Abb. 4.62. Man beachte, daß der Einfluß der Probanden auf die AVC im Vergleich zur Vmax sehr gering ist und dennoch die über alle Probanden gemittelten Werte beider Größen bezüglich der Modulation durch die Sprungposition ein sehr ähnliches Verhalten zeigen.

Weiterhin wird die über alle Sprungpositionen gemittelte AVC, wie der rechte Teil der Abb. 4.69 zeigt, für alle Probanden linear durch die Umlauffrequenz beeinflußt. D.h. daß die Umlaufrichtung und Frequenz auf die mittlere Krümmung der Sakkaden gleichsinnig einwirken, d.h. eine im bzw. gegen den Uhrzeigersinn geführte Bewegung verursacht im Mittel eine eher im bzw. gegen den Uhrzeigersinn gekrümmte Sakkade. Damit hat die vorangegangene Pursuitbewegung einen kleinen aber deutlichen Einfluß auf die intrinsischen Eigenschaften der Sakkaden.

4.2.8 Die mittlere Abweichung von der mittleren Sakkadenkrümmung (MDAVC)

Die MDAVC wird wieder deutlich stärker von den Probanden > Sprungposition & Umlaufrichtung > Sprungposition beeinflußt, wie es in Abb. 4.70 veranschaulicht wird.

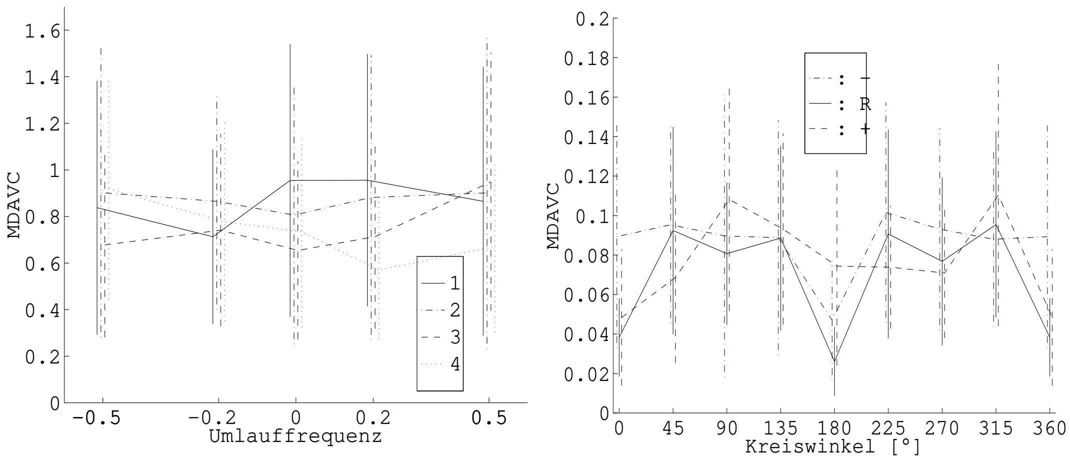


Abbildung 4.70: Darstellung der Abhängigkeit der mittleren Abweichung von der mittleren Sakkadenkrümmung (MDAVC) von der Umlauffrequenz für die einzelnen Probanden incl. der Standardabweichungen, sowie der Abhängigkeit der mittleren MDAVC aller Probanden von der Umlaufrichtung und der Sprungposition incl. der Standardabweichungen.

In der Abhängigkeit der MDAVC von der Sprungposition fällt auf, daß in der Ruhebedingung allein die horizontalen Sakkaden eine sehr geringe MDAVC aufweisen. D.h. die vertikalen Sakkaden, die ebenfalls eine AVC von etwa Null haben, weisen eine verhältnismäßig hohe MDAVC auf, d.h. diese müssen S-förmig gekrümmt sein, was sich an den Abbildungen 4.58 - 4.60 nachvollziehen läßt. Bei positiver Umlauffrequenz verschwindet das Minimum bei 180^o, d.h. die MDAVC der Sakkaden von links nach rechts nimmt gegenüber der MDAVC der Sakkaden von rechts nach links zu, bei negativer Umlauffrequenz ist es genau umgekehrt, d.h. das Minimum bei 0^o verschwindet. Das Minimum der MDAVC bleibt also dort erhalten, wo die an den SP anschließende Sakkade eine im Vergleich zur Ruhe-Bedingung zusätzliche, nach unten gerichtete Komponente aufweist.

4.2.9 Die Fehler der Sakkaden

Der von den Sakkaden gemachte Gesamtfehler (F_tot) wurde, wie in den Methoden beschrieben, in einen Winkelanteil (F_wkl) tangential zum Kreis und einen radialen Anteil (F_rad) aufgeteilt, die beide ein deutlich unterschiedliches Verhalten zeigen. Die Reihenfolge der Abhängigkeiten für F_tot lautet: Proband ≫ Sprungposition > Proband & Frequenz, für F_wkl: Sprungposition > Proband & Umlaufrichtung und für F_rad:

Proband $\gg$ Sprungposition $>$ Frequenz $>$ Proband & Sprungposition bzw. Frequenz. Dies kann man in der Abb. 4.71 sehen.

Zunächst fällt auf, daß Proband 1 und 2 deutlich größere F_rad machen als Proband 3 und 4. Dies findet seine Entsprechung in den kleineren AMP der Probanden 1 und 2 (s. Abb. 4.66). Auch der über alle Probanden gemittelte F_rad verhält sich in seiner Abhängigkeit von den Sprungpositionen etwa umgekehrt zu den entsprechenden Sakkadenamplituden (s. Abb. 4.66), d.h. z.B. in der Ruhe-Bedingung ist er minimal bei 0^o, 90^o und 180^o. Insgesamt ist er eher negativ, was dem bekannten Unterschießen der Sakkaden entspricht.

Der F_wkl hingegen zeigt ein gänzlich anderes Verhalten. Erstens ist er über positive wie negative Winkel gleichermaßen verteilt und zeigt auch keine über alle Probanden einheitliche Tendenz der Beeinflussung durch die Umlauffrequenz und zweitens zeigt er einen bezgl. 0^o bzw. 180^o fast punktsymmetrischen Verlauf, der nur wenig von dem Betrag der Umlauffrequenz beeinflußt wird. D.h. der F_wkl an den Stellen 135^o, 90^o und 45^o entsprechen in etwa den negativen F_wkl an den jeweiligen Stellen 225^o, 270^o und 315^o. Es existiert demnach ein von der Sprungposition der Sakkade abhängiger systematischer Winkelfehler, der relativ wenig durch die Umlauffrequenz beeinflußt wird. Sakkaden der 135^o-Position machen einen positiven Winkelfehler, kommen also bei einer Winkelposition größer als 315^o an, Sakkaden der 225^o-Position machen einen negativen Winkelfehler. Das bedeutet für beide Sakkaden, daß der vertikale Anteil zu klein ist. Aber auch Sakkaden der 270^o-Position machen einen negativen Winkelfehler, d.h. sie springen im Mittel zu weit nach rechts. Sakkaden bei 45^o und 315^o weisen ebenfalls etwas zu kleine vertikale Komponenten auf, wenn auch nicht so ausgeprägt, wie die Sakkaden bei 135^o und 225^o. Die oben angesprochene „Punktsymmetrie“ bedeutet demnach nichts anderes, daß die vertikale Komponenten der Sakkaden, die auf schräge Zielsprünge folgen, relativ unabhängig von der Umlauffrequenz, eine zu kleine vertikale Komponente besitzen.

Der Verlauf des F_tot ergibt sich dann in etwa als Überlagerung der beiden Teilfehler.

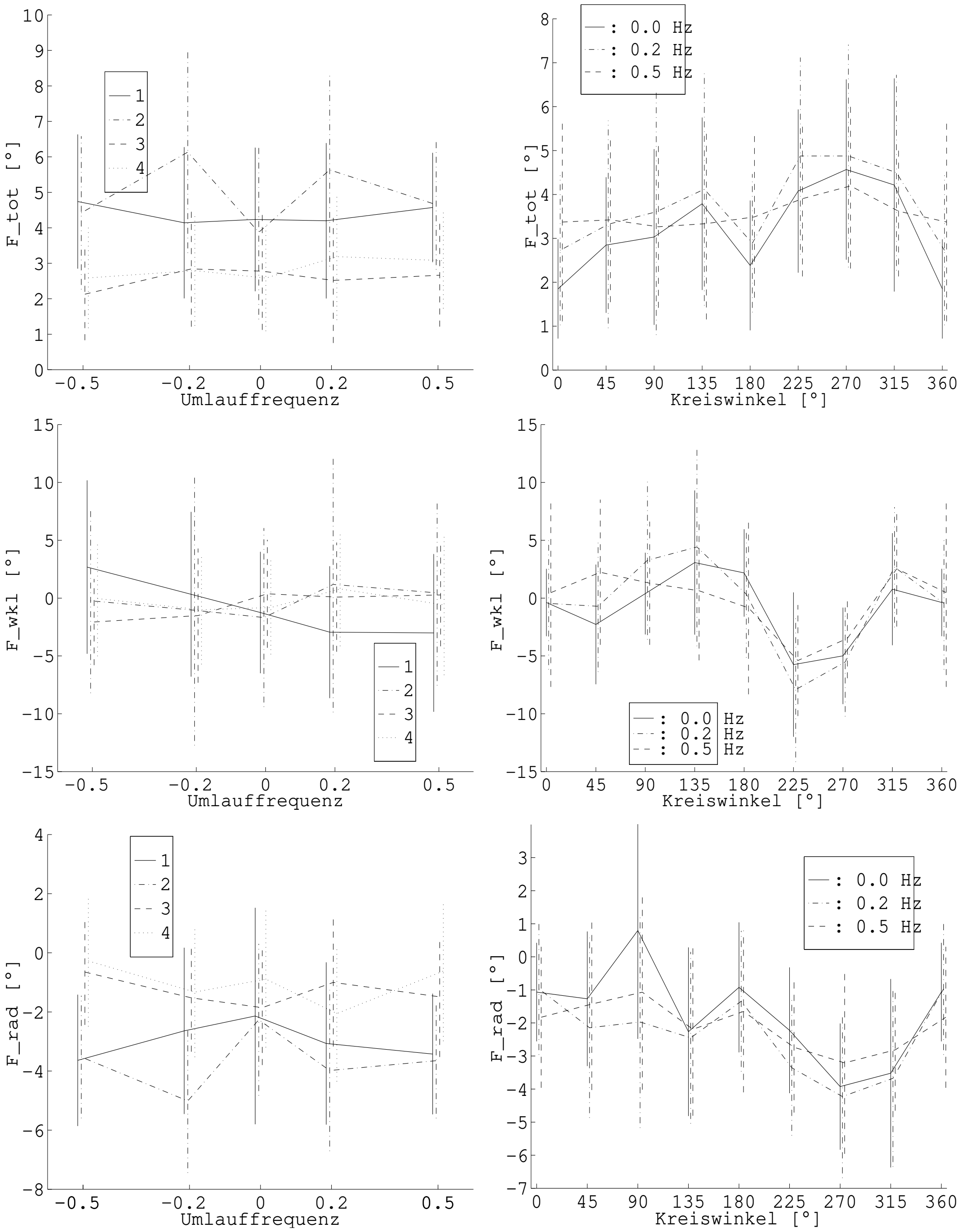


Abbildung 4.71: Darstellung der Abhängigkeit des totalen Sakkadenfehlers (F_tot), des tangentialen Anteils (F_wkl) und des radialen Anteils (F_rad) von der Umlauffrequenz für die einzelnen Probanden incl. der Standardabweichungen, sowie der Abhängigkeit der mittleren Fehler aller Probanden von dem Betrag der Umlauffrequenz und der Sprungposition incl. der Standardabweichungen. Beachte, daß F_tot und F_rad in Blickwinkel [^{o}] und der F_wkl in Kreiswinkel [^{o}] angegeben wird.

Kapitel 5

Diskussion

5.1 Experiment I: Strategien im Kreis

Bisher haben sich die meisten Untersuchungen darauf beschränkt, jeweils die prädiktiven Eigenschaften des sakkadischen und des SP-Systems getrennt zu untersuchen. So unterscheiden sich die Struktur der Prädiktionssysteme deutlich. Bei rhythmisch präsentierten Stimuli verschwindet die sakkadische Latenz erst nach 5-10 Halbzyklen [DJ63], bei sinusoidalen Zielbewegungen kommt es dagegen schon nach ca. einer viertel Periode zu antizipatorischem Verhalten [BM83].
Eine Ausnahme waren Zhao et al. [ZLR94], die jedoch beide Systeme nur in Hinblick auf eine gegenseitige Störung untersuchten. Im weiteren soll gezeigt werden, daß die Ergebnisse des I. Experimentes dieser Arbeit dafür sprechen, daß die Trajektorie des Auges beim Folgen sich zirkulär bewegender Stimuli wesentlich durch beide Prädiktionsmechanismen zu erklären ist, daß es demnach zu kooperativen Wechselwirkungen beider Prädiktionsmechanismen kommt.

5.1.1 Der Fehler der Bewegung, die Sakkadenfrequenz und Amplitude

Die auffälligsten, allen Probanden gemeinsamen Strategien sind sicherlich die Steigerung der Sakkadenfrequenz etwa linear (Abb. 4.33) und die Steigerung der mittleren Sakkadenamplitude überlinear (Abb. 4.55) mit der Umlauffrequenz, die nicht verhindern konnten, daß der mittlere Fehler mit der Umlauffrequenz deutlich anwuchs (Abb. 4.6).
Zum Vergleich gibt es in der Literatur u.a. folgende Angaben: Van Geldern et al. [VGAE+90] untersuchte den horizontalen SP mit einer Frequenz von 0.43 Hz (3 Probanden) und 0.56 Hz (6 Probanden) bei einer Amplitude von 7.5^o. Er bestimmte die mittlere Anzahl der Sakkaden pro Sekunde zu 1.93 /s (von 1.21 /s - 3.55 /s), die mittlere Amplitude zu 2.19^o ($1.44\ ^o$ - 2.86^o) und den mittleren Fehler pro Punkt zu 1.03^o (0.54^o - 1.7^o). Der mittlere Fehler bei kreisförmigem Folgen bei einer Amplitude von $\pm 10^o$ in

der Studie von Collewijn und Taminga [CT84] war 0.34^o für 0.153 Hz, 0.5^o für 0.275 Hz und 0.8^o für 0.519 Hz.
Die in dieser Arbeit bei einer Frequenz von 0.5 Hz ermittelten 2.8 Sakkaden/s bei einer mittlerer Amplitude von 2.4^o stimmen damit gut überein. Der mittlere Fehler dieser Arbeit zeigte dasselbe Ansteigen mit der Frequenz wie bei Collewijn und Taminga, ist jedoch um 0.5^o-0.8^o, bei der -0.5 Hz-Bed. sogar um 1.5^o größer. Der zusätzliche Fehler in der Größenordnung von 0.5^o liegt zu einem gewissen Teil an der größeren Amplitude (12^o im Gegensatz zu 10^o bei Collewijn) der Bewegung und der entsprechend größeren Tangentialgeschwindigkeit. Es könnte auch sein, daß die an dieser Studie teilnehmenden Probanden einen größeren individuellen Fehler gemacht haben. Der wesentliche Anteil dieser Abweichungen dürfte jedoch an dem verwendeten Meßsystem Ober2 liegen und wurde in dieser Größe im Methodenteil abgeschätzt. Collewijn und Taminga führten ihre Messungen mit einem elektromagnetischen Coilsystem durch, Van Geldern mit einem Tracker des 2. Purkinjebildes auf der Hinterwand der Augenlinse, die beide deutlich genauer sind. Die größere Abweichung für die Probanden 1 und 2 bei schnellen negativen Umlauffrequenzen läßt sich so nicht erklären. Zumindest für die -0.8 Hz-Bed. für Proband 1 läßt sich sagen, daß dieser an der 45^o Position derart häufige (Abb. 4.36) und große (Abb. 4.50) Sakkaden senkrecht nach unten macht, daß seine mittlere Trajektorie dieser Bedingung in Abb. 4.3 in dem Winkelbereich von $\pm 45^o$ im wesentlichen durch diese Sakkadenform geprägt ist, wie sie z.B. auch in Abb. 4.60 an der 45^o-Position zu sehen ist. Diese ausgeprägte Sakkadierung korreliert auch mit den großen Abweichungen von Proband 1 zwischen der gemessenen Position und der durch Integration der Richtungsdaten des SP gewonnen Position für die schnellen negativen Umlauffrequenzen in Abb. 4.16.

5.1.2 Die mittlere sakkadisch zurückgelegte Strecke (MSS)

Weder in der Auswertung der mittleren Sakkadenamplituden bezüglich des Kreiswinkels (Abb. 4.53), noch in der der mittleren Häufigkeit der Sakkaden (Abb. 4.39) ließ sich eine probandenübergreifende Strategie der Sakkadengenerierung erkennen, abgesehen von einer generellen Amplitudenvergrößerung mit zunehmender Frequenz. Das ändert sich, wenn man beide Größen zusammen betrachtet: das Produkt aus der relativen Häufigkeit der Sakkade pro Kreissektor und Umlauf und der mittleren Sakkadenamplitude in diesem Kreissektor ergibt anschaulich eine mittlere sakkadisch zurückgelegte Strecke [^{o}] pro Umlauf (im weiteren mit MSS abgekürzt), die in diesem Kreissektor ihren Ausgang nimmt. Anders betrachtet liefert diese Größe die wesentliche Information über die tatsächliche Relevanz der sakkadischen Bewegung, die in dem jeweiligen Sektor ihren Anfang nimmt. Dies wird in Abb. 5.1 für alle Probanden und Frequenzen dargestellt.

Man sieht, daß alle Probanden in unterschiedlichem Ausmaß bei hohen Frequenzen ein ähnliches Verhalten zeigen. Bei negativen hohen Umlauffrequenzen finden sich die wesentlichen MSS im Winkelbereich um 45^o, was bedeutet, daß an dieser Stelle die mittlere Bewegung einen erheblichen sakkadischen Anteil besitzt. Bei positiven hohen Umlauffrequenzen findet sich die wesentlichen MSS im Winkelbereich zwischen 135 und

180^o. Beidesmal entspricht dies einer nach unten geführten Bewegung. Proband 2 zeigt weiterhin noch größere MSS-Anteile jeweils etwa 180^o versetzt in beiden Umlaufrichtungen, was eine gewisse Symmetrie bezüglich der auf- und abwärts gerichteten Bewegung bedeutet.
Diese Konzentration der MSS auf nur kleine Winkelbereiche im Kreis bedeutet nichts anderes als eine rhythmische Generierung von Sakkaden, deren Frequenz durch die Umlauffrequenz des Ziels vorgegeben wird. Die ganze Augentrajektorie wird darauf ausgerichtet, daß die Sakkaden in diesem Winkelbereich eine ausgezeichnete Stellung besitzen.

Interessant ist, daß in der MSS der einzelnen Probanden die beiden Faktoren der mittleren Häufigkeit und der mittleren Amplitude offensichtlich eine verschieden gewichtete Rolle spielen, daß sich an dieser Aufteilung eine gewisse individuelle Strategie ablesen läßt. Proband 1 und 2 erhöhen ihre mittlere Sakkadenamplitude an den genannten Stellen ganz erheblich, während bei Proband 4 eine solche Anisotropie nur der Tendenz nach ausgeprägt ist.

Vergleicht man den Verlauf der MSS mit der kumulativen Häufigkeit der glatten Folgebewegung (Abb. 4.13), so sieht man, daß die Maxima der MSS wie zu erwarten ein Minimum der kumulativen Häufigkeit zur Folge hat. Damit sind die ausgeprägtesten Minima dieser kumulativen Häufigkeit zwar erklärt, nicht jedoch deren gesamter welliger Verlauf (z.B. das ausgeprägte Minimum bei Proband 1, -0.5/8 Hz bei ca.180^o oder das Minimum bei Proband 2, -0.5/8 Hz bei ca. 270^o).

Die MSS erlaubt auch eine Erklärung der Abweichungen zwischen der mittleren Position des Auges, so wie sie aus den Meßdaten stammt und der mittleren Position des Auges, so wie sie aus den Daten der mittleren Bewegungsrichtung der glatten Folgebewegung durch Integration gewonnen wurden (s. Abb. 4.16) Auch hier gehen die Maxima der MSS entprechenden Veränderungen der Positionsdifferenz voraus.

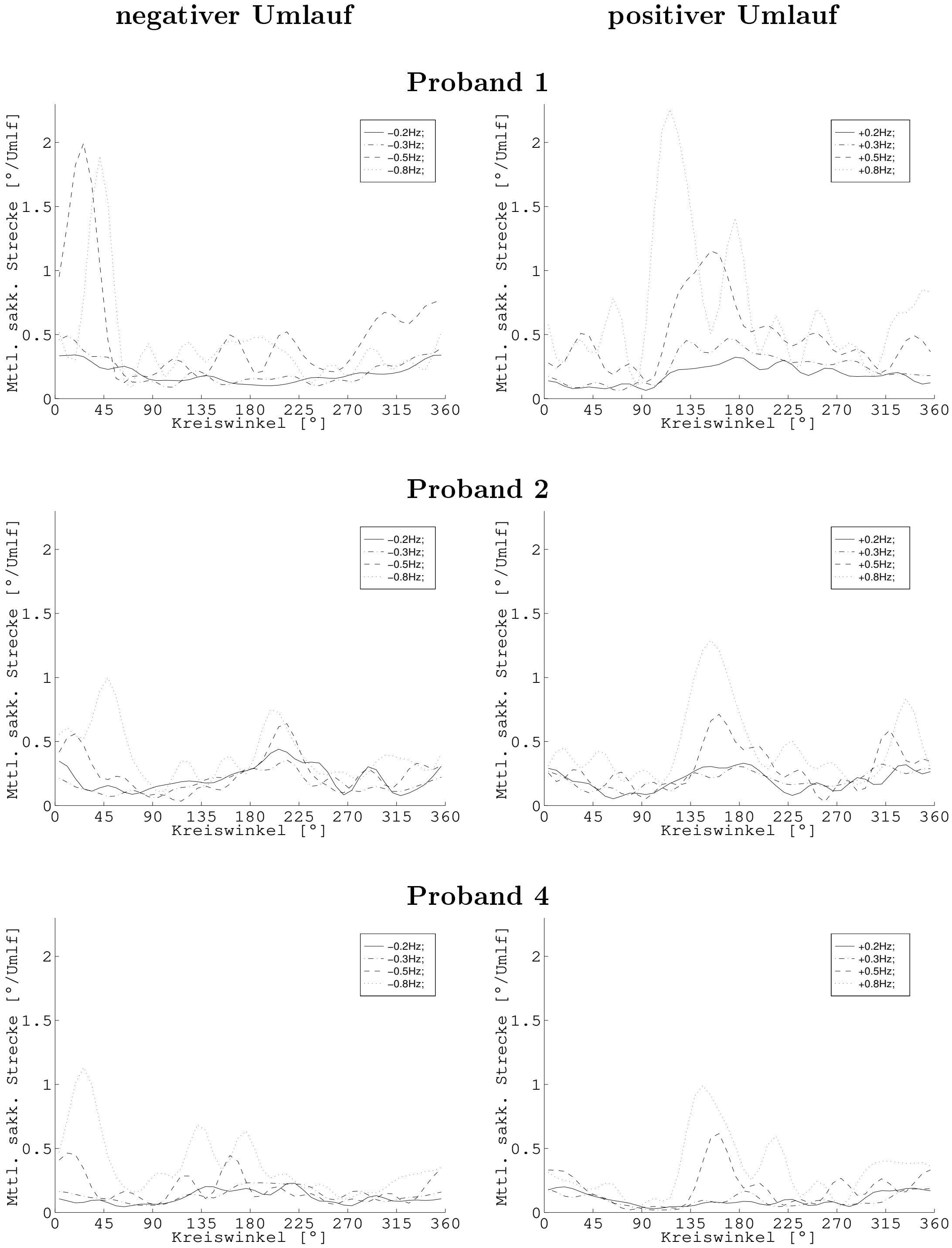


Abbildung 5.1: Mittlere sakkadische Wegstrecke [^{o}/Umlauf] des rechten Auges in Abhängigkeit vom Kreiswinkel [^{o}] für alle Umlauffrequenzen und Probanden. Die Funktionen wurden mit einem harmonischen Filter 10. Ordnung gefiltert.

Die MSS muß natürlich auch bei dem Zusammenhang zwischen den Verteilungen von Gain (Abb. 4.23) und Phase (Abb. 4.30) bezüglich des Kreiswinkels berücksichtigt werden, da die MSS natürlich Einfluß auf die Phase der SP Bewegung hat.

5.1.3 Der tatsächliche Anteil der Korrektur durch die Sakkaden

Die Abbildungen 4.44 - 4.49, die die Verteilung der Fehler vor und nach den Sakkaden anzeigen, bzw. Abb. 4.43, in der der mittlere relative Korrekturfaktor gezeigt wird, um den sich der Blickfehler pro Sakkade in Abhängigkeit von der Umlauffrequenz verändert, geben nur ein unvollständiges Bild der Veränderung der Bedeutung der wachsenden Fehlerkorrektur der Sakkaden mit wachsender Zielfrequenz wieder. Weiterhin zu berücksichtigen ist zum einen die zunehmende Sakkadenfrequenz (s. Abb. 4.33) sowie der größer werdende mittlere Fehler (s. Abb. 4.6). Geht man davon aus, daß das Auge vor jeder Sakkade den mittleren Blickfehler macht und dieser jedesmal um den Winkel (1 - Korrekturfaktor)*Mittlerer Blickfehler korrigiert wird, dann berechnet sich der mittlere Blickwinkel, um den das Auge pro Sekunde durch Sakkaden korrigiert wird, durch das Produkt aus den drei Faktoren, d.h.:

$$\text{totale sakk. Korrektur} = (1 - \text{Korrekturfaktor}) * \text{Anzahl d. Sakk./s} * \text{mittl. Fehler} \tag{5.1}$$

Dies wird in Abb. 5.2 dargestellt.

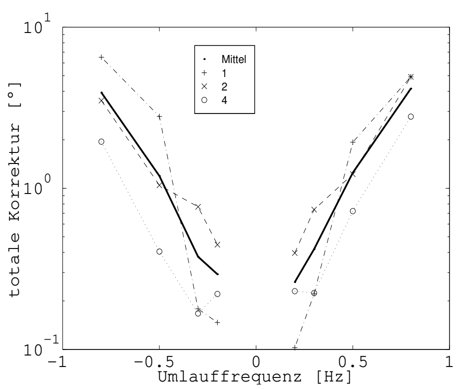


Abbildung 5.2: Darstellung der mittleren totalen sakkadischen Korrektur [°] pro Sekunde, als des Produkts aus (1 - mittlerer Korrekturfaktor), mittlere Anzahl der Sakkaden pro Sekunde und mittlerem Fehler. Die Y-Achse trägt eine logarithmische Skalierung.

Man sieht die annähernd exponentielle Abhängigkeit der totalen sakkadischen Korrektur pro Zeit von der Umlauffrequenz im betrachteten Frequenzbereich. Das bedeutet ein Verhältnis zwischen der totalen sakkadischen Korrektur bei ± 0.2 Hz und ± 0.8 Hz von ca. 1:14. D.h. der Blickwinkel, der pro Sekunde durch Sakkaden korrigiert wird, ist bei ±0.8 Hz 14 mal so groß wie bei ±0.2 Hz.

5.1.4 Die Anisotropie der Sakkadenverteilung

Hochinteressant sind auch die Anisotropien der Sakkadenverteilung und deren Veränderung mit zunehmender Zielgeschwindigkeit. Proband 2 und 4 weisen eine sehr breite Verteilung der Sakkaden bezüglich ihrer Richtung für die langsamen Umlauffrequenzen auf (s. Abb. 4.37 - 4.35) Zwar kommen bei der langsamen Umlauffrequenz alle Sakkadenrichtungen vor, jedoch nicht überall. In den Abb. 4.37 und 4.38 gibt es in den Graphiken für die langsamen Umlauffrequenzen jeweils zwei deutlich voneinander abgegrenzte Gebiete, in denen Sakkaden auftreten. In den Abbildungen der Sakkadenhäufigkeit der -0.2Hz-Bed. des Probanden 2 kreuzt das erste Gebiet etwa bei einem Kreiswinkel von 90^o die Nullinie, das zweite Gebiet etwa bei 270^o. D.h. an den Stellen 90^o und 270^o werden v.a. Sakkaden in Geradeausrichtung gemacht. An den Kreiswinkeln 270^o und 90^o liegen diese Verteilungen bei etwa $\pm 180^o$, d.h. es treten dort auch Sakkaden entgegengesetzt zur Bewegungsrichtung auf. An allen anderen Stellen im Kreis treten keine Sakkaden in der zur Bewegung entgegengesetzten Richtung auf. Das bedeutet, daß Sakkaden einer bestimmten Richtung nur an bestimmten Orten, sprich bei bestimmten Richtungen des SP bevorzugt ausgelöst werden. Da das Folgesystem nicht linear ist, heißt das nicht, daß in alleinigem vertikalem Folgen keine Sakkaden entgegen der Bewegungsrichtung auftrteten können. Ein Vergleich der Häufigkeit solcher Sakkaden für das isoliert vertikale und horizontale Folgen wäre jedoch interessant.
Diese Anisotropien ändern sich mit der Umlauffrequenz, wie es die Abb. 4.41 und 4.42 zeigen. Einerseits wird die Breite der Verteilung bezüglich der vorkommenden Sakkadenrichtungen deutlich schmaler, wenn sie vorher breit war, d.h. daß die Sakkaden jetzt eher in eine Vorzugsrichtung erfolgen. Und zweitens ändert sich die Vorzugsrichtung der Sakkaden in Richtung des Kreisinneren.

Was könnte die Ursache dieser Effekte sein? Zunächst zur Anisotropie der Sakkadenverteilung bei niedrigen Umlauffrequenzen. Da der vom Auge gemachte Fehler bei den niedrigen Umlauffrequenzen zum überwiegenden Teil nicht durch die Sakkaden korrigiert wird, und wesentliche Anisotropien des Fehlers erst bei höheren Umlauffrequenzen auftreten, scheidet eine Anisotropie des Blickfehlers als Ursache dieser Sakkadenverteilung aus. Tatsache ist auch, daß der Mensch aus der Fixation heraus von jedem Punkt zu jedem Punkt sakkadieren kann, so daß es ein eng mit dem SP zusammenhängendes Phänomen sein muß. Meine Idee ist, daß dieser Effekt Ausdruck der Anisotropie der Muskelansteuerung des Auges sein könnte, d.h. daß das SP-System bei der antizipatorischen Auslösung der intermittierenden Sakkaden die Geometrie der Augenmuskeln berücksichtigt. Das neuronale Korrelat dieser Hypothese könnte in den direkten Verbindungen zwischen dem Kleinhirn und den primär motorischen Kerngebieten der Okulomotorik liegen [CC85]. Das Kleinhirn spielt bei den prädiktiven Mechanismen des SP eine große Rolle (z.B. [KH91]). Da das okulomotorische System das einzige motorische System des Menschen ist, für das solche direkten Verbindungen zwischen dem Kleinhirn und primär motorischen Kernen bisher nachgewiesen werden konnten, würde dies bedeuten, daß dieser Effekt spezifisch für dieses System ist.

Der Trend, mit zunehmender Umlauffrequenz eher in Richtung des Kreisinneren zu sakkadieren wird ergänzt durch die gleichzeitige überproportionale Zunahme der mittleren Sakkadenamplitude der Sakkaden (Abb. 4.54), die in diese Richtung weisen. Beides ist Ausdruck der Tatsache, daß bei höheren Umlauffrequenzen die größte MSS in der Umgebung der 45^o, respektive 135^o - Marke für nach unten gerichtete Sakkaden auftritt. Diese Sakkaden sind verglichen mit der dort schrägen Bewegungsrichtung eher senkrecht nach unten, d.h. in den Kreis hinein gerichtet. Je höher die Frequenz, desto ausgeprägter ist dieser Effekt.

5.2 Experiment II

5.2.1 Zerfall des Pursuits

Für den Beginn erster Anzeichen eines Zerfalls des vormaligen Pursuits hat sich bei der langsamen Umlauffrequenz etwa 140 ms, bei der schnelleren etwa 120 ms ergeben. Dies stimmt gut mit den aus der Literatur bekannten Werten von etwa 130 ms überein [SVY62].

Robinson et al. [RGG86] untersuchte auch das Ende des Pursuits bei Verwendung eines Ramp-Step Stimulus für die Zielgeschwindigkeiten von 5, 10, 20 und 30^o/s und erhielt einen ungefähren exponentiellen Abfall der Pursuitgeschwindigkeit mit einer Halbwertszeit von im Mittel 63 ms. Unterstellt man im II. Experiment einen exponentiellen Zerfall der Pursuitgeschwindigkeit, der nach 130 ms einsetzt und in 70 ms auf einen Wert von 67.5 % abfällt, erhält man eine Halbwertszeit von 123 ms. Wahrscheinlich liegt dieser größere Wert an den im Vergleich zu Robinson et al. anderen Versuchsbedingungen. In deren Experimenten machte das Ziel als Stopreiz einen Sprung auf den vermuteten Haltepunkt des Auges in Bewegungsrichtung im Sinne eines Ramp-Step-Stimulus. In dem Experiment dieser Arbeit wurde der Stopreiz jedoch 24^o peripher angeboten und daher wahrscheinlich etwas später erkannt. Diese Vermutung würde auch mit den Resultaten von Zhao et al. [ZLR94] übereinstimmen, die je nach Feedback-bedingung unterschiedliche Zerfallszeiten beobachtet haben. Daß die Pursuitgeschwindigkeit graphisch nicht exponentiell abfallend imponiert, liegt wahrscheinlich an den Auswahlkriterien für die Stichprobe. Trajektorien gingen nur solange in den Mittellungsprozeß ein, wie die Reaktionssakkade mindestens noch 20 ms entfernt lag. Durch das Wegfallen dieser Trajektorien blieben u.U. nur diejenigen übrig, die eine verhältnismäßig längere Zerfallszeit aufwiesen.

5.2.2 Sakkadenplanung

Bezüglich der Sakkadenplanung läßt sich eine klare Aussage machen. Das Verhältnis von nahezu $\frac{1}{2}$ zwischen den Steigungen der Ausgleichsgeraden zwischen der Umlauffrequenz und Sk_pos einerseits und Sk_wkl andererseits, wie es in Abb. 4.62 dargestellt wird, ist ein eindeutiger Hinweis darauf, daß die während der Reaktionszeit zurückgelegte Strecke in die Planung und Ausführung der Sakkade eingegangen ist. Interessant ist nun in der Tat die Frage, wie sehr dieser Effekt von der Dauer der Zielpräsentation oder der Regelmäßigkeit der Zielsprünge abhängt. Möglicherweise sind über den Einfluß dieser Faktoren die widersprüchlichen Ergebnisse von McKenzie und Lisberger [ML86], Schlag et al. [SSRD90], Ohtsuka [Oht94] zu erklären. Ein wesentliches Problem des McKenzieschen Versuchs (s. Abschnitt 1.2.2)dürfte sein, daß letztlich unklar bleibt, ob die Affen tatsächlich das tun wollten was sie sollten, schließlich wurden sie nur für die vertikale und nicht für eine Gesamtgenauigkeit belohnt.

Die Reaktionszeiten von im Mittel 239±32 ms für die ±0.2 Hz- und 220±25 ms für die ±0.5 Hz- Bedingung stehen in Einklang zur Reaktionszeit von 210±32 ms der visuell geführten Sakkaden des Experimentes von Ohtsuka [Oht94]. Leider gibt Ohtsuka nicht die Frequenz des SP vor den visuell geführten Sakkaden an. Auf jeden Fall war die mittlere Reaktionszeit der gedächtnisgeführten Sakkaden, die aus einer SP-Bewegung mit Geschwindigkeiten zwischen 15-45^o/s ausgelöst wurden, mit 375±96 ms deutlich länger.

Weder der radiale noch der Winkelfehler der visuell geführten Sakkaden wurde wesentlich durch die Pursuitgeschwindigkeit beeinflußt, wie die Abb. 4.71 zeigt. Der Winkelfehler war annähernd gleich um 0^o verteilt, der radiale Fehler entsprach dem bekannten Unterschießen der Sakkaden. Hier zeigten sich allein perönliche Unterschiede und eine darüber hinausgehende generelle Tendenz vertikale Abstände stärker zu unterschätzen als horizontale.

Wie verändern sich nun die Eigenschaften der Sakkaden mit der Umlauffrequenz? Die Werte der Steigung der Ausgleichsgeraden zwischen der Umlauffrequenz und der Phasenverschiebung von Vmax und AVC von jeweils 28.9 und 30.7 sind ähnlich groß wie die 33.4 der Ausgleichsgeraden zwischen der Umlauffrequenz und dem Sk_wkl. Dies ist ein guter Hinweis darauf, daß sich sowohl Vmax als auch AVC in ihrer Modulation durch den Kreiswinkel nicht durch den vorangehenden Pursuit beeinflussen lassen, sondern nur von der tatsächlichen Richtung der Sakkade abhängen. Die in dieser Arbeit gefundene Modulation der AVC ist etwas größer als die von Smit und Gisbergen [SVG90] gefundene. Dies liegt möglicherweise daran, daß sie zentrifugale Sakkaden untersuchten, die von der Primärposition ausgingen, während die hier untersuchten Sakkaden immer über den Kreismittelpunkt geführt wurden. Wahrscheinlich ist dies auch Ausdruck des etwas anderen Krümmungsmaß, das bei Ihnen nur die Krümmung im Scheitelpunkt der Sakkade berücksichtigt.

Darüberhinaus zeigt die über die Kreiswinkel gemittelte AVC noch eine proportionale Abhängigkeit von der Umlauffrequenz (Abb. 4.69). Das bedeutet, daß die Krümmung der Sakkaden im Mittel bei einem im Uhrzeigersinn verlaufenden SP selber etwas mehr im Uhrzeigersinn gekrümmt sind. Bei Bewegungen gegen den Uhrzeigersinn entsprechen umgekehrt.

5.3 Ausblick

In dieser Arbeit sind eine ganze Reihe neuer Effekte untersucht worden. Dazu gehören die Interaktion der prädiktiven Systeme des SP und der Sakkaden, die klare Berücksichtigung der während der Reaktionszeit zurückgelegten Strecke in die Planung der Sakkade, sowie die Beeinflussung der intrinsischen Sakkadenparameter wie der AVC durch einen vorangegangenen SP.

Besonders die kooperative oder auch destruktive Interaktion der prädiktiven Systeme beider Augenbewegungstypen dürfte ein spannendes Gebiet sein. Die weitere Entwicklung der Ideen dieser Arbeit könnte sich auf zwei Gleisen bewegen. Erstens sollte man versuchen, mit Hilfe von Modellen die Ideen dieser Arbeit nachzuvollziehen. So könnte sich herausstellen, daß adäquate Modelle des SP auf ein detailierte Augenmodell angewiesen sind, in dem der Aufbau des muskulären Apparates Berücksichtigung findet. Weiterhin ist es jetzt an der Zeit, die beobachteten Effekte an speziellen Krankengruppen zu überprüfen. Voruntersuchungen zu dieser Studie hatten ergeben, daß bspw. Parietallappengeschädigte nur einen eingeschränkten SP beim Folgen einer zirkulären Trajektorie aufwiesen, der durch sehr reguläre Sakkadierungsmuster durchbrochen war. Da die wesentliche Kalibrationsbedingung des im Mittel perfekten Folgens bei diesen Menschen nicht gegeben ist, müßte dies jedoch mit einem anderen Augenmeßsystem geschehen.

Abbildungsverzeichnis

Tabellenverzeichnis

Literaturverzeichnis

[BA91] G.R. Barnes and P.T. Asselman. The mechanism of prediction in human smooth pursuit eye movements. *J. Physiol.*, 439:439–461, 1991.

[BCS75] A. T. Bahill, M. R. Clark, and L. Stark. The main sequence, a tool for studying human eye movements. *Math. Biosci.*, 24(191-204), 1975.

[BDE87] G.R. Barnes, S.F. Donnelly, and R.D. Eason. Predictive velocity estimation in the pursuit reflex response to pseudorandom and step displacement stimuli in man. *J. Physiol. (Lond)*, 389:111–136, 1987.

[Bec89] Wolfgang Becker. Metrics. In Wurtz and Goldberg, editors, *The neurobiology of saccadic eye movements*, pages 13–67. Elsevier Science Publishers BV, 1989.

[BECPF88] J.A. Büttner-Ennever, B. Cohen, M. Pause, and W. Fries. Raphe nucleus of the pons containing omnipause neurons of the oculomotor system in the monkey, and its homologue in man. *J. Comp. Neurol.*, 267:307–321, 1988.

[BG85] C. J. Bruce and M.E. Goldberg. Primate frontal eye field. I. Single neurons discharging before saccades. *J. Neurophysiol.*, 53:603–635, 1985.

[BJ85] W. Becker and R. Jürgens. Prediction in the oculomotor system: smooth pursuit during transient disappearance of a visual target. *Exp. Brain Res.*, 57:562–575, 1985.

[BKF+81] W. Becker, W. M. King, A. F. Fuchs, R. Jürgens, G. Johanson, and H. H Kornhuber. Accuracy of goal-directed saccades and mechanisms of error correction. In A. F. Fuchs and W. Becker, editors, *Progress in Oculomotor Research*, pages 29–37. Elsevier, Amsterdam,, 1981.

[BM83] A.T. Bahill and J.D. McDonald. Model emulates human smooth pursuit system producing zero-latency target tracking. *Biol. Cybern.*, 48:213–222, 1983.

[BN85] Bronstein and Nikolaevic. *Taschenbuch der Mathematik.* Verlag Harri Deutsch, Thun Frankfurt/Main, 1985.

[Boc87] O. Bock. Coordination of arm and eye movements in tracking of sinusoidally moving targets. *Behav. Brain Res.*, 24:93–100, 1987.

[BR89] G.R. Barnes and C. J. S. Ruddock. Factors affecting the predictability of pseudo-random motion stimuli in the pursuit reflex of man. *J. Physiol.*, 408:137–165, 1989.

[Car91] R. H. S. Carpenter. *Eye movements*, volume 8 of *Vision and visual dysfunction*. Macmillan Press LTD, 1991.

[Car95] R. H. S. Carpenter. Neural computation of log likelihood in the control of saccadic eye movements. *Nature*, 377:59–62, 1995.

[CC85] M. B. Carpenter and R. J. Cowie. Connections and oculomotor projections of the superior vestibular nucleus and cell group 'y'. *Brain Res.*, 336:265–287, 1985.

[CES88a] H. Collewijn, C. J. Erkelenz, and R. M. Steinmann. Binocular coordination of human horizontal saccadic eye movements. *J. Physiol.*, 404:157–182, 1988.

[CES88b] H. Collewijn, C.J. Erkelenz, and R.M. Steinmann. Binocular co-ordination of human vertical saccadic eye movements. *J. Physiol.*, 404:183–197, 1988.

[Cra94] J. D. Crawford. The oculomotor neural integrator uses a behavior-related coordinate system. *J. Neurosci.*, 14(11):6911–6923, 1994.

[CT84] Han Collewijn and Ernst P. Tamminga. Human smooth and saccadic eye movements during voluntary pursuit of different target motions on different backgrounds. *Journal of Physiology*, 351:217–250, 1984.

[CV91] J.D. Crawford and T. Vilis. Axes of eye rotation and listing's law during rotations of the head. *J. Neurophysiol.*, 68:432–448, 1991.

[DCSK95] D.C. Deno, W.F. Crandall, K. Sherman, and E.L. Keller. Characterization of prediction in the primate visual smooth pursuit system. *BioSystems*, 34:107–128, 1995.

[Deu95] Heiner Deubel. Separate adaptive mechanisms for the control of reactive and volitional saccadic eye movements. *Vision Res*, 35(23/24):3529–3540, 1995.

[DJ63] P. J. Dallos and R. W. Jones. Learning behaviour of the eye fixation control system. *IEEE Trans. on Automatic Control, AC - 8*, pages 218–227, 1963.

[Enr84] J. T. Enright. Vergence mediated by saccades. *J Physiol (Lond.)*, 350:9–31, 1984.

[ESC89] C. J. Erkelens, R. M. Steinmann, and H. Collewijn. Ocular vergence under natural conditions. II. Gaze shifts between real targets differing in distance and direction. *Proc R Soc Lond B*, 236:441–465, 1989.

[ESE89] E. Engelken, K.W. Stevens, and J.D. Enderle. Computer analysis of smooth pursuit eye movement. In *Paper Nr.89-0221*. ISA, 1989.

[EVdSSC89] C. J. Erkelens, J. Van der Steen, R. M. Steinmann, and H. Collewijn. Ocular vergence under natural conditions. I. Continuous changes of target distance along the median plane. *Proc R Soc Lond B*, 236:417–440, 1989.

[FCVdB87] L. Ferman, H. Collewijn, and A.V. Van den Berg. A direct test of listing's law. I. Human ocular torsion measured in static tertiary positions. *Vision Res.*, 27:929–938, 1987.

[FH84] J. M. Findlay and L. R. Harris. Small sakkades to double- stepped targets moving in two dimensions. In A. G. Gale and F. Johnson, editors, *Theoretical and applied aspects in eye movement research.*, pages 71–78. Elsevier, Amsterdam, 1984.

[GC95] Paul D. R. Gamlin and Robert J. Clarke. Single-unit activity in the primate nucleus reticularis tegmenti pontis related to vergence and ocular accomodation . *J Neurophsiol.*, 73(5):2115–2119, 1995.

[GMB94] J. P. Gottlieb, M. G. MacAvoy, and C. J. Bruce. Neural responses related to smooth-pursuit eye movements and their correspondence with electrically ellicited smooth eye movements in the primate frontal eye field. *J. Neurophysiol.*, 72(4):1634–1653, 1994.

[GMI88] G. M. Gauthier and F. Mussa-Ivaldi. Oculo-manual tracking of visual targets in monkeys: role of the afferent information in the control of arm and eye movements. *Exp. Brain Res.*, 73:138–154, 1988.

[GVMIM88] G. M. Gauthier, J.-L. Vercher, F. Mussa-Ivaldi, and E. Marchetti. Oculomanual tracking of visual targets: control learning, coordination control and coordination model. *Exp. Brain Res.*, 73:138–154, 1988.

[Hau89] W. Haustein. Consideration on listing's law and the primary position by means of a matrix description of eye position control. *Biol. Cybern.*, 60:411–420, 1989.

[Her68] E. Hering. *The Theory of Binocular Vision.* Plenum Press, NY., 1868. Transl. 1977.

[HSHH92] T. Haslwanter, D. Straumann, B. J. Hess, and V. Henn. Static roll and pitch in the monkey: shift and rotation of listing's plane. *Vision Res.*, 32(7):1341–8, 1992.

[Hug77] A. Hughes. The topography of vision in mammals of contrasting life styles. In F. Crescitelli, editor, *Handbook of Sensory Physiology*, volume 7, pages 614–642. Springer, Berlin, 1977.

[JB75] R. Jürgens and W. Becker. Is there a linear addition of saccades and pursuit movements? In G. Lennerstrand and P. Bach-y Rita, editors, *Basic mechanisms of ocular motility.*, pages 525–529. Oxford, University Press, 1975.

[JBK81] R. Jürgens, W. Becker, and H. H.. Kornhuber. Natural and drug-induced variations of velocity and duration of human saccadic eye movements: Evidence for a control of the neural pulse generator by local feedback. *Biol. Cybern.*, 39:87–96, 1981.

[JKB88] R. Jürgens, H. H.. Kornhuber, and W. Becker. Prediction and strategy in guman smooth pursuit eye movements. In U. Leur, G.and Lass and S. Josephine, editors, *Eye Movement Research, Physiological and Psychological Aspects.* Toronto: C.J. Hogrefe, 1988.

[Joh01] G.L. Johnson. Contributions to the comparative anatomy of the mamalian eye, chiefly based on ophthalmologic examination. *Philos. Trans. R. Soc. B.*, 194:1–82, 1901.

[Kan90] C. R. S. Kaneko. Tests of two models of the neural saccade generator: saccadic eye movement deficits following obotenic acid lesions of the nuclei raphe interpositus and prepositus hypoglossi in monkey. Presented at Satellite Symp. Barany Soc. Meet.,16th, Tokyo, 1990.

[Kan96] C. R. S. Kaneko. Effect of ibotenic acid lesions of the omnipause neurons on saccadic eye movements in rhesus macaques. *J. Neurophysiol.*, 75(6):2229–2242, 1996.

[Kel74] E.L. Keller. Participation of medial pontine reticular formation in eye movement generation in monkey. *J. Neurophysiol.*, 37:316–332, 1974.

[Kel77] E. L. Keller. Control of saccadic eye movements by midline brain stem neurons. In Baker and A. Berthoz, editors, *Control of Gaze by Brain Stem Neurons*, pages 327–336. Elsevier, Amsterdam, 1977.

[Kel79a] E.L. Keller. Colliculoreticular organization of the oculomotor system. In R. Granit and O. Pompeiano, editors, *Progress in Brain Research. Reflex Contol of Posture and Movement.*, volume 50, pages 725–734, 1979.

[Kel79b] D.H. Kelly. Motion and vision. II. Stabilized spatiotemporal surface. *J. Opt. Soc. Am.*, 69:1340–1349, 1979.

[KF77] W. M. King and Fuchs A. F. Neuronal activity in the mesencephalon related to vertical eye movements. In R. Baker and A. Berthoz, editors, *Control of Gaze by Brain Stem Neurons.*, pages 319–326. Elsevier, Amsterdam, 1977.

[KH91] E.L. Keller and S.J. Heinen. Generation of smooth-pursuit eye movements: neuronal mechanisms and pathways. *Neuroscience Research*, 11:79–107, 1991.

[KLP96] Ronald E. Kettner, Hoi-Chung Leung, and Barry W. Peterson. Predictive smooth pursuit of complex two-dimensional trajectories in monkey: component interactions. *Exp. Brain Res.*, 108:221–235, 1996.

[Kow89] E. Kowler. Cognitive expectations, not habits, control anticipatory smooth oculomotor pursuit. *Vision Res.*, 29:1049–1057, 1989.

[Kow90] E. Kowler. The role of visual and cognitive processes in the control of eye movements. In E. Kowler, editor, *Eye movements and Their Role in Visual and Cognitive Processes.*, pages 1–70. Elsevier, Amsterdam, 1990.

[KW89] H. Komatsu and R. H. Wurtz. Modulation of pursuit eye movements by stimulation of cortical areas MT and MST. *J. Neurophysiol.*, 62:31–47, 1989.

[LW85] S.G. Lisberger and L.E. Westbrook. Properties of visual input that initiate horizontal smooth pursuit eye movements in monkeys. *J. Neurosci.*, 5:1662–1673, 1985.

[MH94] A. K. Moschovakis and S. M. Highstein. The anatomy and physiology of primate neurons that control rapid eye movements. *Annu. Rev. Neurosci.*, 17:465–488, 1994.

[Mil95] Otto Mildenberger. *System und Signaltheorie.* Friedrich Vieweg & Sohn Verlagsgesellschaft mbH., 3 edition, 1995.

[ML80] J.A. Mather and J.R. Lackner. Visual tracking of active and passive movements of the hand. *J. Exp. Psychol.*, 32:307–315, 1980.

[ML86] A. McKenzie and S. G. Lisberger. Properties of signals that determine the amplitude and direction of saccadic eye movements in monkeys. *Journal of Neurophysiology*, 56(1):196–207, 1986.

[MNV95] S. Mikhael, D. Nicolle, and T. Vilis. Rotaton of listing's plane by horizontal, vertical and oblique prism-induced vergence. *Vision Res.*, 35(23-24):3243–3254, 1995.

[Mos94] A. K. Moschovakis. Neural network simulations of the primate oculomotor system. i. the vertical saccadic burst generator. *Biol. Cybern.*, 70:291–302, 1994.

[MSHW91] A. K. Moschovakis, C. A. Scudder, S. M. Highstein, and J. D. Warren. Structure of the primate oculomotor burst generator. II. Medium lead burst neurons with downward on-directions. *J. Neurophysiol.*, 65:218–229, 1991.

[MTFV94] H. Misslisch, D. Tweed, M. Fetter, and T. Vilis. The influence of gravity on Donder's law for head movements. *Vision Res.*, 34(22):3017–3025, 1994.

[MvE83] J. H. R. Maunsell and D. C. van Essen. Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed and orientation. *J. Neurophysiol.*, 49:1127–1147, 1983.

[MvOvG93] A. W. H. Minken, A. J. van Opstal, and J. A. M. van Gisbergen. Three-dimensional analysis of strongly curved saccades elicited by double step stimuli. *Exp. Brain Res.*, 93:521–533, 1993.

[New87] Isaac Newton. Philosophiae naturalis principia mathematica, 1687. Deutsch: Mathematische Grundlagen der Naturwissenschaft, J. Wolfers, 1872.

[NNO88] P. D. Neilson, M. D. Neilson, and N. L. O'Dwyer. Internal models and intermittency: A theoretical account of human tracking behaviour. *Biol. Cybern.*, 58:101–112, 1988.

[NWDM85] W. T. Newsome, R. H. Wurtz, M. R. Dürsteler, and A. Mikami. Deficits in visual motion processing following ibotenic acid lesions of the middle temporal visual area of the macaque monkey. *J. Neurosci.*, 5:825–840, 1985.

[Oht94] Kenji Ohtsuka. Properties of memory-guided saccades toward targets flashed during smooth pursuit in human subjects. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 35:509–514, 1994.

[OZC85] L. M. Optican, D. S. Zee, and F. C. Chu. Adaptive responses to ocular muscle weakness in human pursuit and saccadic eye movements. *J. Neurophysiol.*, 54:110–122, 1985.

[PTVF92] William H. Press, Saul A. Teukolsky, William T. Vetterling, and Brian P. Flannery. *Numerical Recipes in C.* Cambridge University Press, 1992.

[PW91] J. Pola and H.J. Wyatt. Smooth pursuit. response characteristics, stimuli and mechanisms. In R. H. S. Carpenter, editor, *Eye Movements*, volume 8 of *Vision and Visual Dysfunction*. The MacMillan Press Ltd., 1991.

[PW94] J. Pola and H. J. Wyatt. Smooth pursuit eye movement: target velocity starts it; target position stops it. In A.F. Fuchs, T. Brandt, U Büttner, and Zee D., editors, *Contemporary Ocular Motor and Vestibular Research: A Tribute to David A. Robinson, International Meeting Eibsee 1993.*, pages 142–148. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1994.

[Ras61] C. Rashbass. The relationship between saccadic and smooth tracking eye movements. *Journal of Physiology (London)*, 159:326–338, 1961.

[RD43] A. Rochon-Duvigneaud. *Les Yeux et la Vision des Vertebrés*. Paris: Masson, 1943.

[RGG86] D.A. Robinson, J.L. Gordon, and S.E. Gordon. A model of the smooth pursuit eye movement system. *Biological Cybernetics*, 55:43–57, 1986.

[RLGO89] S. K. Rauguel, L. Lagae, B. Gulyas, and G.A. Orban. Response latencies of visual cells in macaque areas V1, V2 and VS. *Brain Res.*, 493:155–159, 1989.

[Rob64] D. A. Robinson. The mechanics of human saccadic eye movement. *J. Physiol.*, 174:245–264, 1964.

[Rob75] D. A. Robinson. A quantitative analysis of extraocular muscle cooperation and squint. *Invest. Ophthalm.*, 14:801–825, 1975.

[Rob81] D. A. Robinson. Control of eye movements. In J. M. Bookhart, V. B. Mountcastle, V. B. Brooks, and M. D. Geiger, S. R.and Bethesda, editors, *Handbook of Physiology, Sect. 1*, volume 2. Am Physiological Soc., 1981.

[RW61a] C. Rashbass and G. Westheimer. Disjunctive eye movements. *J. Physiol. (Lond.)*, 159:339–360, 1961.

[RW61b] C. Rashbass and G. Westheimer. Independence of conjugate and disjunctive eye movements. *J. Physiol. (Lond.)*, 159:361–364, 1961.

[SCF69a] G.J. St-Cyr and D. H. Fender. Nonlinearities of the human oculomotor system: gain. *Vision Res.*, 9:1235–1246, 1969.

[SCF69b] G.J. St-Cyr and D. H. Fender. Nonlinearities of the human oculomotor system: time delays. *Vision Res.*, 9:1491–1503, 1969.

[Sch80] G. Schröder. *Technische Optik*. Kamprath Vogel Verlag, 1980.

[Sch89] Heinz Georg Schuster. *Deterministic Chaos, An Introduction.* VCH Verlagsgesellschaft mbH, D-Weinheim, 1989.

[Scu88] C. A. Scudder. A new local feedback model of the saccadic burst generator. *J. Neurophysiol.*, 59(5):1455–1475, 1988.

[SEM87] A. Strassman, C. Evinger, and R.A. McCrea. Anatomy and physiology of intracellularly labelled omnipause neurons in the cat and squirrel monkey. *Exp. Brain Res.*, 67:436–440, 1987.

[SGD+87] M. A. Segraves, M. E. Goldberg, S.-Y. Deng, C. G. Bruce, L. G. Ungerleider, and M. Mishkin. The role of striate cortex in the guidance of eye movements in the monkey. *J. Neurosci.*, 7:3040–3058, 1987.

[SHM86a] A. Strassman, S. M. Highstein, and R. A. McCrea. Anatomy and physiology of saccadic burst neurons in the alert squirrel monkey. I. Exitatory burst neurons. *J. Comp. Neurol.*, 249:337–357, 1986.

[SHM86b] A. Strassman, S. M. Highstein, and R. A. McCrea. Anatomy and physiology of saccadic burst neurons in the alert squirrel monkey. II. Inhibitory burst neurons. *J. Comp. Neurol.*, 249:358–380, 1986.

[SM80] D. L. Sparks and L. E. Mays. Movement fields of saccade-related burst neurons in the monkey superior colliculus.. *Brain Res*, 190:39–50, 1980.

[SMP87] D. L. Sparks, L. E. Mays, and J.D. Porter. Eye movements induced by pontine stimulation: interaction with visually-triggered saccades. *J. Neurophysiol.*, 58:300–318, 1987.

[SR94] C. Schnabolk and T. Raphan. Modeling three-dimensional velocity-to-position transformation in oculomotor control. *J. Neurophysiol.*, 71(2):623–638, 1994.

[SSRD90] John Schlag, Madeleine Schlag-Rey, and Paul Dassonville. Saccades can be aimed at the spatial location of targets flashed during pursuit. *Journal of Neurophysiology*, 64(2):575–581, 1990.

[Ste76] M.J. Steinbach. Eye tracking of self-moved targets: the role of efference. *J. Exp. Psychol.*, 82:366–376, 1976.

[SVG90] A. C. Smit and J. A. M. Van Giesbergen. An analysis of curvature in fast and slow human saccades. *Experimental Brain Research*, 81:335–345, 1990.

[SVOVG90] A. C. Smit, A. J. Van Opstal, and J. A. M. Van Gisbergen. Component stretching in fast and slow oblique saccades in human. *Exp. Brain Res.*, 81:325 – 334, 1990.

[SVY62] L. Stark, G. Vossius, and L. R. Young. Predictive control of eye tracking movements. In *Trans. IRE Prof. Grp. on Human Factors in Electronics, HFE - 3*, pages 52–56, 1962.

[SYBY91] D.A. Suzuki, T. Yamada, K Betelak, and R.D. Yee. Smooth-pursuit eye movement related activity in monkey nucleus reticularis tegmenti pontis. *Soc Neurosci Abstr*, 17:459, 1991.

[SZSK96] D. Straumann, D. S. Zee, D. Solomon, and P. D. Kramer. Validity of listing's law during fixations, saccades, smooth pursuit eye movements, and blinks. *Exp Brain Res*, 112:135–146, 1996.

[TFA+92] D. Tweed, M. Fetter, S. Andreadaki, E. Koenig, and J. Dichgans. Three-dimensional properties of human pursuit eye movements. *Vision Res*, 32:1225–1238, 1992.

[TMF94] D. Tweed, H. Misslisch, and M. Fetter. Testing models of the oculomotor velocitiy-to-position transformation. *J. Neurophysiol.*, 72(3):1452–1429, 1994.

[TV87] D. Tweed and T. Vilis. Implications of rotational kinematics for the oculomotor system in three dimensions. *J. Neurophysiol.*, 58:832–849, 1987.

[TV90] D. Tweed and T. Villis. Geometric relations of eye position and velocity vectors during saccades. *Vision Res*, 30:111–127, 1990.

[Unb93] R. Unbehauen. *Systemtheorie, Grundlagen für Ingenieure.* R. Oldenbourg Verlag München Wien., 6 edition, 1993.

[VdB88] A.V. Van den Berg. Human smooth pursuit during transient perturbations of predictable and unpredictable target movements. *Exp. Brain Res.*, 72:95–108, 1988.

[VG92] J. L. Vercher and G. M. Gauthier. Oculo-manual coordination control: ocular and manual tracking of visual targets with delayed visual feedback of the hand motion. *Exp. Brain Res.*, 90:599–609, 1992.

[VGAE+90] Peter Van Geldern, Samuel Anderson, Herman Edward, Sergey Lebedev, and Wai Hon Tsui. Saccades in pursuit eye tracking reflect motor attention processes. *Comprehensive Psychiatry*, 31(3):253–260, 1990.

[VGRG81] J. A. M. Van Gisbergen, D. A. Robinson, and S. Gielen. A quantitativ analysis of generation of saccadic eye movements by burst neurons. *J. Neurophysiol.*, 45:417–442, 1981.

[VGVOR87] J. A. M. Van Gisbergen, A. J. Van Opstal, and J. G. H. Roebroek. Stimulus- induced midflight modification of saccade trajectories. In J. K. O'Regan and A. Lévy-Schoen, editors, *Eye movements: from physiology to cognition.*, pages 27 – 36. Elsevier, Amsterdam, 1987.

[vH67] H. von Helmholtz. *Handbuch der physiologischen Optik*, volume 3. Hamburg:Voss, 1867. Nachgedruckt in: Treatise on physiological optics. Southall JPC, (engl. Übersetzung). Opt Soc Am 3:44-51, 1925.

[Viv82] P. Viviani. The coordination of pursuit and saccadic eye movements in the scanning of a moving scene. In A. Roucoux and M. Crommelinck, editors, *Physiological and Pathological Aspects of Eye Movements.*, pages 51–76. Dr W. Junk Publisher, The Hague, Boston, London, 1982.

[VOH95] A.J. Van Opstal and K. Hepp. A novel interpretation for the collicular role in saccade generation. *Biol Cybern*, 73:431–445, 1995.

[VOHH+91] A. J. Van Opstal, K. Hepp, B.J.M. Hess, D. Straumann, and V. Henn. Two- rather than three-dimensional representation of saccades in monkey superior colliculus. *Science*, 252:1313–1315, 1991.

[Wal42] G. L. Walls. *The Vertebrate Eye.* NY: Hafner, 1942.

[Win90] D. A. Winter. *Biomechanics and Motor Contol of Human Movement.* John Wiley and Sons, Inc., 1990.

[WP81] H.J. Wyatt and J Pola. Slow eye movments to eccentric targets. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 21:477–483, 1981.

[Yar67] A. L. Yarbus. *Eye Movements and Vision (English Translation).* NY: Plenum Press, 1967.

[YFvH68] L.R. Young, J.D. Forster, and N. van Houtte. A revised stochastic sampled data model for eye tracking movements. In *Fourth Ann. NASA - University Conference on Manual Control.* University of Mitchigan, Ann Arbor, Michigan, 1968.

[You66] L.R. Young. The dead zone to saccadic eye movements. In *Proc. Symp. Biomed. Eng. (Milwaukee)*, volume 1, pages 360–362, 1966.

[You71] L. R. Young. Pursuit eye tracking movements. In P. Bach-y Rita, C. C. Collins, and J. E. Hyde, editors, *The Control of Eye movements.*, pages 429–444. NY: Academic Press, 1971.

[YY84] S. Yasui and L. R. Young. On the predictive control of foveal eye tracking and slow phases of optokinetic and vestibular nystagmus. *J. Physiol. (Lond.)*, 347:17–33, 1984.

[ZLR94] D. L. Zhao, A. G. Lasker, and D. A. Robinson. Interactions of simultaneous saccadic and pursuit prediction. In A.F. Fuchs, T. Brandt, U Büttner, and Zee D., editors, *Contemporary Ocular Motor and Vestibular Research: A Tribute to David A. Robinson, International Meeting Eibsee 1993.*, pages 171–180. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1994.

[ZTHB86] D. S. Zee, S. J. Tusa, S. J. Herdman, and G. Butler, S. J.and Gucer. The acute and chronic effect of bilateral occipital lobectomy on eye movements in monkey. In E. Keller and D. Zee, editors, *Adaptive Processes in the Visual and Oculomotor Systems.*, pages 267–274. Pergamon, New York, 1986.

Anhang A

Mathematischer Anhang

A.1 Bestimmung der Phasenverschiebung zwischen zwei diskreten Signalen

Zunächst seien die beiden Signale f_m und g_m (m=1..N) gegeben, zwischen deren harmonisch Interpolierten die Phasenverschiebung im Sinne des Maximums der Kreuzkorrelation bestimmt werden soll.

Das Signal f_m und seine diskrete Fouriertransformierte F_m genügen der Beziehung:

$$\mathrm{f}_m = \sum_{n=0}^{N-1} \mathrm{F}_n \exp^{\frac{2\pi inm}{N}} \qquad \text{bzw.} \qquad \mathrm{F}_n = \frac{1}{N} \sum_{m=0}^{N-1} \mathrm{f}_m \exp^{\frac{-2\pi inm}{N}} \tag{A.1}$$

Die Korrelation corr zwischen zwei Signalen f und g ist definiert als:

$$\mathrm{corr(g,\, h)}_n = \sum_{k=0}^{N-1} \mathrm{f}_{n+k}\mathrm{g}_k \tag{A.2}$$

Das diskrete Korrelationstheorem besagt, daß die Fouriertransformierte der diskreten Korrelation zweier reeller Funktionen f und g $\mathrm{CORR(g,\, h)}_n$ gleich dem Produkt der Fouriertransformierten von f und der komplex konjugierten Fouriertransformierten von g ist:

$$\mathrm{CORR(g,\, h)}_n = \mathrm{G\ H}^* \tag{A.3}$$

Die diskrete Fouriertransformation liefert alle Koeffizienten für einen exakten harmonischen Fit. Mit der Berechnung der Korrelation auf diese Weise berechnet man sozusagen automatisch die Kreuzkorrelation zwischen zwei harmonisch interpolierten Signalen. Die Phasenverschiebung ergibt sich dann als Maimum dieser Korrelationsfunktion.

Anhang B

Abkürzungen

AMP Amplitude einer Sakkade

DUR Dauer einer Sakkade

EBN Exitatorische Burst Neuronen des Sakkadengenerators

F_tot Totaler Fehler der Reaktionssakkade aus Experiment II

F_wkl Winkelfehler der Reaktionssakkade aus Experiment II

F_rad Radialer Fehler der Reaktionssakkade aus Experiment II

IBN Inhibierende Burst Neuronen des Sakkadengenerators

LLBN Long Lead Burstneuronen des Sakkadengenerators

MLB Medium Lead Burstneurone des Sakkadengenerators

MSS mittlere sakkadische Strecke: das Produkt aus mittlerer Häufigkeit und mittlerer Amplitude pro Kreissektor

MT mittlere Area temporalis des Großhirns

OPN Omnipause Neuronen des Sakkadengenerators

OKR optokinetischer Reflex

RT Reaktionszeit einer Sakkade

SC_A topographisch gewichteter Eingang des Modells des Sakkadengenerators nach Scudder

Sk_pos Relative Position der Reaktionssakkade aus Experiment II

Sk_pos Relative Richtung der Reaktionssakkade aus Experiment II

SP Smooth Pursuit oder auch glatte Folgebewegung des Auges

STS Sulcus temporalis superior des Großhirns

Tr_A Tiggereingang des Modells des Sakkadengenerators nach Scudder

VOR Vestibulookulärer Reflex

VOS Vestibulookuläres System

ZNS Zentrales Nervensystem

Anhang C

Lebenslauf

Johannes Reich, geb. am 12.11.1966 in Jugenheim an der Bergstraße
Vater: Eberhard Reich
Mutter: Brigitte Reich, geb. Schlerf
Familienstand: verheiratet mit Christine Reich, geb. Giesemann, seit dem 30.9.1994. 2 Kinder, Samuel und Markus, beide geboren am 24.8.1997

7 / 72 - 6 / 75	Grundschule in Frankfurt am Main / Harheim.
7 / 75 - 6 / 85	Besuch der vierten Klasse, der Förderstufe und des Georg-Büchner-Gymnasiums in Bad Vilbel.
13.6.1985	Abitur, Note: 1.3
7 / 85 - 9 / 86	Ableistung des 15- monatigen Grundwehrdienstes.
10 / 86 - 9 / 88	Studium der Physik (Diplom) an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen.
15.9.1988	Vordiplom in Physik, Note - sehr gut - (1,0).
4 / 89 - 3 / 92	Studium der Humanmedizin und Physik an der Justus-Liebig-Universität Gießen.
21.8.1990	Physikum, Note -gut- (2.0).
29.8.1991	I. Staatsexamen in Humanmedizin, Note -gut- (2,0).
Seit 1992	Mitglied der Studienstiftung des deutschen Volkes.
4 / 92 - 9 / 93	Studium an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf als Zweithörer.
14.9.1993	II. Staatsexamen in Humamedizin, Note -gut- (1,66).
10 / 93 - 9 / 94	Praktisches Jahr in Remscheid (Universität Bochum), davon Wahlfach Neurologie für 4 Monate in London am National Hospital for Neurology and Neurosurgery.
17.10.1994	III. Staatsexamen Note - gut - und damit die Ärztliche Prüfung mit der Gesamtnote - gut - (1,83) abgeschlossen.
10 / 94 - 9 / 96	Studium der Physik an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.

9.10.1996	Diplom in Physik mit der Note - sehr gut - bestanden. Diplomarbeit, betreut von Herrn Prof. Dr. W.J. Daunicht, mit dem Thema: Erweiterung der Modellierung von Armbewegungen im dreidimensionalen Raum um Pronation und Supination.
7 / 95 - 12 / 96	Arzt im Praktikum in der Neurologischen Klinik der Universität Düsseldorf unter der Leitung von Prof. Dr. H.-J. Freund.
Seit 7 / 97	Wissenschaftlicher Mitarbeiter in der Arbeitsgruppe Neuroprothetik von Prof. Dr. W.J. Daunicht im Neurologischen Therapiecentrum Düsseldorf.

- Zusammenfassung der med. Dissertation von Johannes Reich- Untersuchungen der Augenbewegungen während einer kreisförmigen, zielgeführten Folgebewegung.

Einführung: Der Schwerpunkt dieser Arbeit liegt auf der Untersuchung der Interaktion des sakkadischen und des glatten Folgesystems des menschlichen Auges mittels einer hochprädiktiven (kreisförmigen), zielgeführten Bewegung. Weiterhin wird in einem theoretischen Teil ein spezielles neuronales Teilmodell der Sakkadenentstehung, das die Erzeugung des sakkadischen Bursts beschreibt und intern eine doppelte negative Rückkopplung verwendet, analytisch berechnet.

Methoden: Es wurden 2 Experimente gemacht. Zur Messung wurde das auf Infrarotreflektion beruhende Ober2-System verwendet. Im I. Experiment folgten drei Probanden mit beiden Augen einer kreisförmigen Bewegung eines punktförmigen Stimulus mit 12^o Amplitude und unterschiedlicher Frequenz ν (±0.2, ±0.3, ±0.5, ±0.8 Hz). Im II. Experiment wurde bei 4 Probanden nach einer ebensolchen Bewegung von ±0.2 und ±0.5 Hz nach 1-3 durchlaufenen Kreisen ein Zielsprung von den Positionen 0, 45, ..., 315^o zur gegenüberliegenden Seite des Kreises ausgelöst und das Ziel dort für eine weitere Sekunde gezeigt.

Ergebnisse des I. Experiments: Die Modulation der mittleren Phase und Gain der glatten Folgebewegung (SP) durch die Kreisposition wurden wesentlich durch die mittlere sakkadische Strecke (MSS), als dem Produkt aus mittlerer Sakkadenamplitude und mittlerer Sakkadenhäufigkeit, bestimmt. Eine allen Probanden gemeinsame Strategie war die überlineare Zunahme der MSS für die abwärtsgerichtete Bewegung mit ν. Die mittlere Sakkadenfrequenz war etwa linear von ν abhängig. Die Sakkadenverteilung in Abhängigkeit von der Kreisposition und der Differenzrichtung von Ziel- und Augenbewegung war v.a. bei langsamem ν stark anisotrop.

Ergebnisse des II. Experiments: während der ersten 130 ms nach dem Zielsprung veränderte sich der SP nicht signifikant. In den nächsten 70 ms fiel die Tangentialgeschwindigkeit auf ca 67.5% ab. Das Verhältnis zwischen dem Differenzwinkel aus der Sprungposition des Auges und der des Ziels (Sk_pos) und ν betrug 69.6^o/Hz, das Verhältnis zwischen dem Differenzwinkel aus Sakkaden- und Zielsprungrichtung (Sk_wkl) und ν betrug 33.4^o/Hz. Die Maximalgeschwindigkeit und die Krümmung der Hauptsakkade wurden durch ν bezogen auf die Sakkadenrichtung nur wenig beeinflußt.

Diskussion: Die gefundene topographische und temporale Verteilung der intermittierenden Sakkaden im Kreis spricht für eine im Mittel rhythmisch gesteuerte, antizipatorische Auslösung bei prädiktiver Augenbewegung im Sinne einer kooperativen Wechselwirkung zwischen dem rhythmischen und dem stetigen Prädiktionsmechanismus des sakkadischen bzw. des glatten Augenfolgesystems.

Das Verhältnis von $\frac{1}{2}$ zwischen den Verhältnissen von Sk_pos bzw. Sk_wkl zu ν, sowie die nur geringe Beeinflußung der intrinsischen Dynamik der Sakkaden durch ν zeigt, daß die während der Reaktionszeit zurückgelegte Strecke des Auges in der Planung der reaktiven Sakkaden berücksichtigt werden kann.

Die doppelt negative Rückkopplung zur Erzeugung hoher positiver Verstärkungsfaktoren könnte bei der Bursterzeugung kleiner Neuronenverbände ein allgemein verwendetes Prinzip darstellen.