

Vorwärtsmodelle und die Vorhersage des Bewegungsverlaufs

Ein Beitrag zur Erforschung interner motorischer Modelle

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Heinrich-Heine Universität

Düsseldorf

vorgelegt von

Stefanie Richter

aus Köln

Düsseldorf 2001

Aus dem Institut für Experimentelle Psychologie
Der Heinrich-Heine Universität Düsseldorf
(Prof. Dr. em. K.-Th. Kalveram)

Gedruckt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf (Dekan: Prof. Dr. Gerd Fischer)

Referent: Prof. Dr. em. K.-Th. Kalveram

1. Koreferent: Prof. Dr. R. Pietrowsky

2. Koreferent: Prof. Dr. J. Konczak

Tag der mündlichen Prüfung: 28.06.2001

Prüfer: Prof. Dr. em. K.-Th. Kalveram, Prof. Dr. R. Pietrowsky, Prof. Dr. F.-J. Hehl, Prof. Dr.
H.-J. Grabitz, Prof. Dr. C. Kirschbaum, Prof. Dr. J. Krauth, Prof. Dr. D. Schmid

Als elektronische Dissertation der Heinrich-Heine Universität veröffentlicht:

URL <http://www.ulb.uni-duesseldorf.de/diss/mathnat/2001/richter.html>

Zusammenfassung

1	Eine Einführung in die Bewegungskontrolle	8
1.1	Bewegungskontrolle durch Steuerung und Regelung	8
1.1.1	Steuerung	9
1.1.2	Regelung	9
1.2	Die physikalischen Eigenschaften des Effektorsystems	11
1.3	Probleme und Prinzipien der Bewegungskontrolle	13
1.3.1	Problem der Freiheitsgrade	13
1.3.2	Optimierungskriterien	14
1.3.3	Variabilität des Kontext	16
1.4	Das motorische Gedächtnis	16
1.5	Anforderungen an Modelle der Bewegungskontrolle	18
2	Modelle der Bewegungskontrolle	19
2.1	Generalisierte Motorische Programme und die Äquilibrium-Punkt-Theorie	19
2.1.1	Generalisierte Motorische Programme	19
2.1.1.1	Begriffsdefinition	19
2.1.1.2	Schema-Lernen	21
2.1.2	Äquilibrium-Punkt-Theorie	26
2.1.2.1	Invariante Charakteristiken und die Schwelle des tonischen Dehnungsreflexes	26
2.1.2.2	Untersuchungen zur Äquilibrium-Punkt-Theorie	29
2.1.2.3	Identifizierung von Kontrollsignalen	31
2.1.2.4	Die Form der virtuellen Trajektorie	33
2.1.3	Probleme des GMP- und Äquilibrium-Punkt-Modells	35
2.2	Interne Modelle	38
2.2.1	Eigenschaften interner Modelle	38
2.2.1.1	Arten interner Modelle	38
2.2.1.2	Adaptation interner Modelle	42
2.2.1.3	Modularität und Kopplung von internen Modellen	47
2.2.2	Befunde	48
2.2.2.1	Experimentelle Evidenz für interne Modelle	48
2.2.2.2	Der Einfluß des sensorischen Kanals	51

3	Fragestellungen	57
3.1	Experimentelle Evidenz für Vorwärtsmodelle	57
3.2	Der Einfluß des sensorischen Kanals	57
4	Experimentaltteil	58
4.1	Experiment 1a: Experimentelle Evidenz für Vorwärtsmodelle - Adaptation	60
4.1.1	Methode	60
4.1.1.1	Probanden	60
4.1.1.2	Versuchsablauf	60
4.1.1.3	Auswertung	62
4.1.2	Ergebnisse	65
4.1.2.1	Adaptation von Vorwärtsmodellen und der Einfluß des Lernmechanismus	65
4.1.2.2	Effekt der visuellen Anfangsinformation	67
4.1.2.3	Abhängigkeit des Fehlers von der Endposition	68
4.1.2.4	Der Fehler in der passiven Phase	70
4.1.2.5	Der Fehler in der Übungsphase	70
4.1.2.6	Der Fehler in der Test- und Retentionsphase	71
4.1.3	Zusammenfassung der Ergebnisse aus Experiment 1a	72
4.2	Experiment 1b: Experimentelle Evidenz für Vorwärtsmodelle - Generalisierung	73
4.2.1	Methode	73
4.2.1.1	Probanden	73
4.2.1.2	Versuchsablauf	73
4.2.1.3	Auswertung	74
4.2.2	Ergebnisse	74
4.2.2.1	Generalisierung von Vorwärtsmodellen	74
4.2.2.2	Abhängigkeit des Fehlers von der Endposition	75
4.2.2.3	Die Endposition in der Übungs- und Testphase	76
4.2.2.4	Der Fehler in der Übungsphase	77
4.2.3	Zusammenfassung der Ergebnisse aus Experiment 1b	77
4.3	Experiment 2: Integration dynamischer und kinematischer Vorwärtsmodelle	78
4.3.1	Methode	78
4.3.1.1	Probanden	78
4.3.1.2	Versuchsablauf	78
4.3.1.3	Auswertung	79

4.3.2	Ergebnisse.....	79
4.3.2.1	Einfluß der Verschiebung der Rückmeldung.....	79
4.3.2.2	Abhängigkeit des Fehlers von der Endposition.....	80
4.3.3	Zusammenfassung der Ergebnisse aus Experiment 2.....	80
5	Diskussion	81
5.1	Evidenz für Vorwärtsmodelle.....	81
5.1.1	Probanden können lernen, Endpositionen unter veränderten dynamischen Bedingungen zu schätzen.	81
5.1.2	Die Fähigkeit, Endpositionen bei mittleren Bewegungen zu schätzen, generalisiert tendenziell auf weite Bewegungen.	81
5.2	Rolle des sensorischen Kanals	82
5.2.1	Die visuelle Anfangsinformation hat keinen Einfluß auf das Lernen von Positionsschätzungen.....	82
5.2.2	Dynamische und kinematische Vorwärtsmodelle werden zusammen gelernt.....	84
5.2.3	Der Einfluß der Propriozeption.....	85
5.3	Vorwärtsmodelle werden am besten durch den Vorhersagefehler gelemnt	87
5.4	Die Übungs-, Test und Retentionsphase.....	89
5.5	Modelle der Bewegungskontrolle – Eine Integration	90
5.6	Limitationen und weitere Experimente.....	91
6	Schlußfolgerung	93
7	Literatur	94
8	Anhang	104
8.1	Liste der Abbildungen und Tabellen.....	104
8.1.1	Liste der Abbildungen.....	104
8.1.2	Liste der Tabellen	107
8.2	Bestimmung der Armträgheit	108
8.2.1	Messung.....	108
8.2.2	Berechnung.....	108

8.3	Beschreibung der Stichproben.....	109
8.4	Rohdaten.....	110
8.5	Auswertung / Teststatistiken.....	118
8.5.1	Experiment 1a - Adaptation.....	118
8.5.1.1	Effekt der Gruppe.....	118
8.5.1.2	Effekt der visuellen Anfangsinformation.....	118
8.5.2	Experiment 1b – Generalisierung.....	119
8.5.3	Experiment 2 – Integration dynamischer und kinematischer Vorwärtsmodelle.....	119

Zusammenfassung

Aktuelle Befunde sprechen dafür, daß neuronale Bewegungskontrolle durch sogenannte interne Modelle (IM) - inverse Modelle und Vorwärtsmodelle - realisiert wird. Inverse Modelle transformieren gewünschte Bewegungsziele in erforderliche Efferenzen und ermöglichen Bewegungssteuerung. Experimentelle Studien zeigen, daß sie durch Übung an veränderte Umweltbedingungen adaptierbar und auf ähnliche Bewegungen generalisierbar sind, d.h. die Eigenschaften z.B. des Arms im Sinne einer Regel repräsentieren. Vorwärtsmodelle transformieren efferente Kommandos in zu erwartende sensorische Konsequenzen und dienen der Prädiktion des Bewegungsverlaufs. Sie können z.B. dazu verwendet werden, ein zugehöriges inverses Modell zu trainieren, oder die Aktivitäten verschiedener Effektoren zu koordinieren. Experimentelle Studien konzentrierten sich bislang auf inverse Modelle. In der vorliegenden Untersuchungsreihe wurden daher Eigenschaften von Vorwärtsmodellen des Arms untersucht. Die Fragestellungen umfassen die Adaptation und Generalisierbarkeit von Vorwärtsmodellen, die Effizienz verschiedener Lernmechanismen, die Integration von Information über den Bewegungsverlauf und die dabei wirkenden Kräfte, sowie den Einfluß visueller Information über den Ausgangspunkt der Bewegung.

Untersucht wurden Beugebewegungen des rechten Unterarms mit konstantem Ausgangspunkt. Der Arm lag auf einem beweglichen Manipulandum und war für die Probanden nicht sichtbar. Sie saßen vor einem Schirm, auf den die Position des Hebels als Laserpunkt projiziert werden konnte. Durchzuführen waren Bewegungen über verschiedene, zufällig gewählte Distanzen (Experiment 1a und 2); in Experiment 1b war die Bewegungsweite vorgegeben. Die Dynamik des Arm-Hebel-Systems wurde über eine geschwindigkeitsabhängige Kraft modifiziert. Die Probanden sollten - nach unterschiedlichen Übungsphasen - in einer Testphase Positionsschätzungen vornehmen. Als abhängige Variable diente der Schätzfehler (Differenz zwischen geschätzter und tatsächlicher Endposition des Arms). Experiment 1a - Adaptation Die Probanden erhielten in der Übungsphase entweder direkt visuelle Rückmeldung über den Bewegungs-Endpunkt (Auto-Imitation), sollten zuerst ihre Armposition schätzen und erhielten dann eine Rückmeldung (Fehler-Lernen), oder sie erhielten keine visuelle Rückmeldung (Kontrolle). Zusätzlich wurde die visuelle Rückmeldung des Ausgangspunktes der Bewegung variiert. In der Übungsphase von Experiment 1b - Generalisierung wurden Positionsschätzungen bei Bewegungen mittlerer Weite geübt, in der Testphase sollten die Probanden Positionsschätzungen bei kurzen oder weiten Bewegungen durchführen. In Experiment 2 – Einfluß des sensorischen Kanals sollten die Probanden Positionsschätzungen nach einer Übungsphase mit „verschobener“ oder korrekter visueller Rückmeldung durchführen.

Die Ergebnisse von Experiment 1a liefern experimentelle Evidenz für die Adaptation von Vorwärtsmodellen des Arms; Probanden können lernen, Endpositionen unter veränderten dynamischen Bedingungen zu schätzen. Es konnte nicht nachgewiesen werden, daß Fehler-Lernen dabei effektiver ist als Auto-Imitation. Eine genaue Spezifikation des Ausgangspunktes der Bewegung durch visuelle Information führte nicht zu einer besseren Schätzleistung. Es fanden sich zudem nur relativ schwache Hinweise für die Generalisierbarkeit der Übungserfahrung (Experiment 1b). Das heißt, es ist nicht ausgeschlossen, daß die Vorhersage von Endposition mit Hilfe einer look-up-table realisiert wurde und daher nicht auf einer Repräsentation von Regeln beruht. Experiment 2 zeigte, daß sich Probanden von verschobener visueller Rückmeldung fehlleiten lassen. Dies spricht dafür, daß kinematische und dynamische Eigenschaften des Arms in ein Gesamtkonzept integriert werden.

1 Eine Einführung in die Bewegungskontrolle

Motorik und Sensorik wirken in zweifacher Weise zusammen. Einerseits können wir durch unseren Bewegungsapparat mit unserer Umwelt interagieren und auf sie in gewünschter Weise Einfluß nehmen. Andererseits werden Bewegungen durch Umweltgegebenheiten determiniert und müssen auf diese abgestimmt werden. Die Sensomotorik hat dieses Zusammenspiel von Wahrnehmung und Bewegung zum Gegenstand.

Aufgabe des motorischen Systems ist die Kontrolle von Bewegungen in Bezug auf bestimmte Umweltgegebenheiten. Dies wirft verschiedene Fragen auf: Welche Arten von Kontrolle gibt es, welche Vor- und Nachteile haben sie und wie ist das System beschaffen, das kontrolliert werden muß? Wodurch sind die Bewegungen des motorischen Systems gekennzeichnet und wie erklären verschiedene Autoren vor diesem Hintergrund das Erlernen und Durchführen angepaßter Bewegungen?

In jüngerer Zeit prägen zahlreiche Studien zu sogenannten „Internen Modellen“ die Literatur im Bereich der Bewegungskontrolle (Flanagan et al., 1999; Flanagan & Wing, 1997; Gandolfo, Mussa-Ivaldi & Bizzi, 1996; Thoroughman & Shadmehr, 1999; Timmann, Richter, Bestmann, Kalveram & Konczak, 2000; Wolpert, Ghahramani & Jordan, 1995; Wolpert & Kawato, 1998; Wolpert, Miall & Kawato, 1998). Interne Modelle beinhalten eine neuronale Repräsentation der Eigenschaften des motorischen Systems und können die Steuerung und Vorhersage von Bewegungen erklären. Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Untersuchung, ob und anhand welcher Mechanismen Modelle zur Vorhersage von Bewegungen gebildet werden können. Ist es möglich, sie an veränderte Umweltbedingungen anzupassen und wenn ja, wird dazu eher überwachtes oder nicht-überwachtes Lernen verwendet? Wie sind die „Vorhersage“-Modelle im Zentralen Nervensystem (ZNS) repräsentiert, eher als Regel oder als Ansammlung einzelner Paare von motorischen Befehlen und resultierenden sensorischen Konsequenzen? Schließlich sollte noch Information darüber gewonnen werden, welchen Einfluß visuelle und propriozeptive Information beim Erwerb solcher Modelle hat.

1.1 Bewegungskontrolle durch Steuerung und Regelung

Der motorische Apparat ist aus zahlreichen verschiedenen Komponenten zusammengesetzt. Zu ihnen gehören Strukturen des ZNS, die eher kontrollierende Funktionen ausüben (motorischer Cortex, Basalganglien, Cerebellum, motorische Kerngebiete im Hirnstamm) sowie die Effektoren, die die Bewegungen letztlich umsetzen (Muskeln, Gelenke). Welche verschiedenen Möglichkeiten des Zusammenwirkens gibt es für die Komponenten des motorischen Systems? In der

Systemtheorie werden zwei verschiedene Kontrollmodi unterschieden, die Steuerung und die Regelung (Kalveram, 1998; Schmidt, 1988). Sie unterscheiden sich dahingehend, welche Rolle sensorische Rückmeldungen für den Kontrollprozeß spielen.

1.1.1 Steuerung

Steuerung bezeichnet das Ablaufen eines Vorgangs nach einem vorher festgelegten Plan, Schema oder Programm, ohne daß eventuelle Folgen dieses Vorgangs oder Störungen berücksichtigt werden. Bei der Ampelschaltung z.B. wird keine Rücksicht auf eine mögliche Häufung des Verkehrsaufkommens zu einer bestimmten Tageszeit genommen, sie schaltet gemäß eines zuvor implementierten Zeitplans um. Gesteuerte Systeme sind nicht sensitiv für die Effekte ihrer Aktionen und daher in gewisser Weise unflexibel. Nur „vorhersehbare“ Veränderungen im Systemzustand können kompensiert werden, indem das Programm in entsprechender Weise abgeändert wird.

Bezogen auf Bewegungen bedeutet Steuerung, daß das ZNS bestimmte motorische Kommandos an den Muskelapparat aussendet, die unabhängig von den Umgebungsbedingungen umgesetzt werden. Steuerungsprozesse werden auch als „open-loop“ bezeichnet, da Information nur in eine Richtung, von der Kontrollinstanz zur Umwelt, verläuft. Der Steuerungsgedanke ist in Abbildung 1 veranschaulicht.

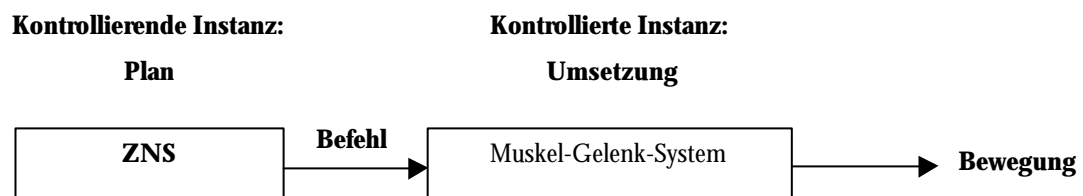


Abbildung 1: Bewegungssteuerung: Das ZNS sendet bestimmte motorische Befehle an den Muskelapparat, die unabhängig von den Umgebungsbedingungen in Bewegungen umgesetzt werden.

1.1.2 Regelung

Regelung beinhaltet die Berücksichtigung der Folgen eines Vorgangs für den künftigen Ablauf desselben. Es existiert möglicherweise auch ein Plan oder Programm, in welchen aber jederzeit verändernd eingegriffen werden kann. Regelprozesse sind also im Gegensatz zu Steuerprozessen flexibel: Abweichungen des Systemverhaltens von bestimmten Plänen können registriert und

kompensiert werden, indem der Regler ein entsprechendes Kommando an die ausführende Einheit gibt.

Ein klassisches Beispiel ist die Regelung der Raumtemperatur durch ein Thermostat. Die Raumtemperatur wird zunächst gemessen. Die aktuelle Temperatur („Ist-Wert“) wird dann mit der gewünschten Temperatur („Sollwert“) verglichen und mögliche Abweichungen nach oben oder unten ermittelt. Sie führen zu einer Verringerung oder Erhöhung der Aktivität der Heizungsanlage, so daß die Abweichung minimiert wird. Man nennt dies „negative Rückmeldung“, da Aktivitäten in Gang gesetzt werden, die den Fehler reduzieren sollen. Es gibt auch Systeme mit positiver Rückmeldung, d.h. die Aktivitäten des Effektors wirken in dieselbe Richtung wie der Fehler. Solche Systeme neigen aber dazu, sich aufzuschaukeln (der Raum wird z.B. immer wärmer), so daß positive Rückmeldung eher einen fehlerhaften Ausnahmezustand darstellt.

Regelmechanismen werden auch als „closed-loop“ bezeichnet, da der Informationsfluß im System kreisförmig geschlossen ist. Die Geschlossenheit des Systems birgt die Möglichkeit, flexibel auf Änderungen im Systemzustand zu reagieren. Die Regelung des Systemzustandes hat aber einen entscheidenden Nachteil. Er besteht darin, daß die Rückmeldung von Information über den Ist-Zustand des Systems sowie deren Verarbeitung und Weiterleitung in den meisten Systemen eine gewisse Mindestzeit erfordert. Daher wird der Effektor möglicherweise erst dann kompensatorisch aktiv, wenn das jeweilige Programm schon weiter fortgeschritten ist.

Ein Beispiel für schnelle Regelprozesse bei der Bewegungskontrolle ist der monosynaptische Eigenreflex. Er dient der Konstanthaltung der Muskellänge und hat eine Latenz von nur etwa 30ms (Schmidt, 1992). Zu den eher langsamen Regelprozessen in der Motorik gehören Zielfolgebewegungen, sog. „Trackingbewegungen“, bei denen ein sich bewegendes Ziel mit der Hand und/oder mit den Augen verfolgt werden soll (Schmidt, 1988). Abbildung 2 verdeutlicht das Regelungskonzept.

Es gibt natürlich auch Systeme, die sowohl Steuerungs- als auch Regelprozesse beinhalten. In diesen „hybriden“ Systemen sind z.B. Steuerprozesse in Regelprozesse eingebettet (oder umgekehrt). Hybride Modelle der Bewegungskontrolle werden im zweiten Abschnitt dieser Arbeit beschrieben. Sie nutzen die Schnelligkeit von Steuerprozessen unter Berücksichtigung der Notwendigkeit, Umweltveränderungen mit Hilfe von Regelprozessen flexibel in den Kontrollprozeß einzubeziehen.

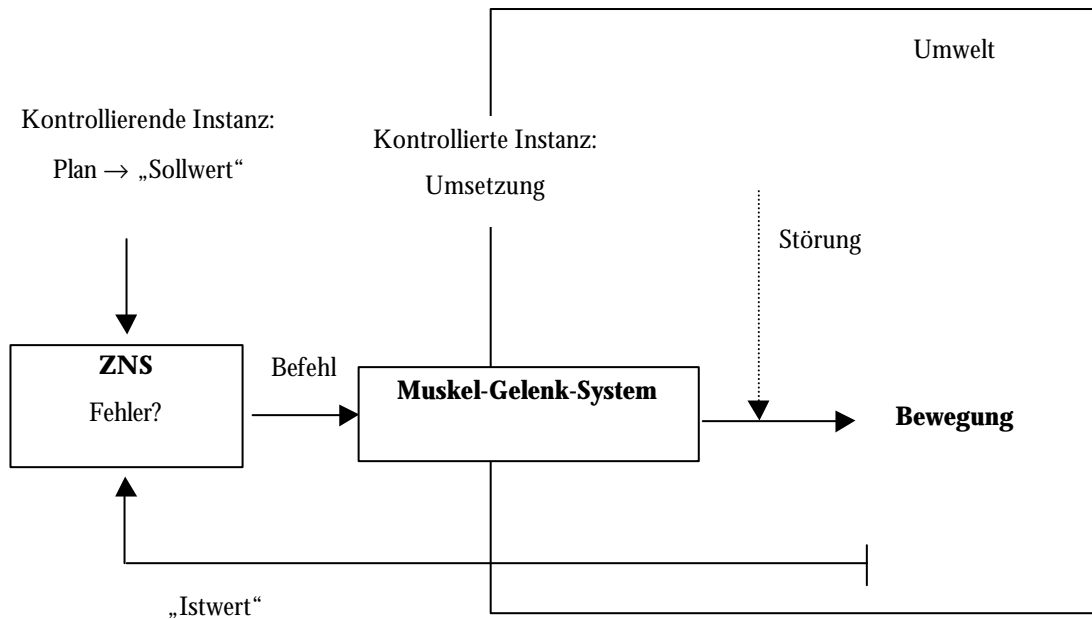


Abbildung 2: Bewegungsregelung: Die kontrollierende Instanz gibt einen Sollwert aus, der in einen motorischen Befehl umgerechnet wird. Dieser Befehl wird an das Muskel-Gelenk-System weitergeleitet und in Bewegungen umgesetzt. Eigen- und fremdverursachte Änderungen im Umweltzustand werden an die Kontrollinstanz zurückgemeldet. Dort werden mögliche Abweichungen vom Plan registriert und evtl. kompensatorische Aktivitäten (neue motorische Befehle) in Gang gesetzt.

1.2 Die physikalischen Eigenschaften des Effektorsystems

Welche physikalischen Eigenschaften weist ein Effektorsystem wie z.B. der Arm auf? Diese Frage ist von zentraler Bedeutung, da die Verlaufsmerkmale unserer Bewegungen, d.h. die Wirkungen zentraler Kommandos, zu einem Großteil durch die mechanischen Eigenschaften von Muskeln und Knochen bestimmt werden (Heuer, 1992). Darüber hinaus stellen diese mechanischen Eigenschaften weniger „zu kompensierende Störvariablen“ dar, als daß sie für die Bewegungskontrolle genutzt werden können. Diese Ansicht bildet z.B. die Grundlage der Äquilibrium-Punkt-Modelle der Bewegungskontrolle, die im zweiten Kapitel beschrieben werden (Kalveram, 1998; Latash, 1994b; Tuller, Turvey & Fitch, 1996).

Grundlegende Erkenntnisse zur Frage der Physik des Arms liefern z.B. Studien zu den Federeigenschaften des isolierten Muskels der Katze, der künstlich gereizt wird (Rack & Westbury, 1969). Der Muskel entwickelt eine Kraft, die u.a. von seiner Länge abhängt. Wenn der Muskel gedehnt wird, steigt seine Kraft mit zunehmender Länge auch dann, wenn er gar nicht aktiv ist (ähnlich einem Gummiband). Wie stark die Kraft des Muskels mit seiner Länge ansteigt, hängt davon ab, wie stark er durch künstliche Reizung bzw. die Motoneurone des Rückenmarks aktiviert wird. Bei geringen Frequenzen (3Hz) wächst die Kraft erst dann, wenn die Länge des Mus-

kels schon relativ groß ist. Der Anstieg der Kraft bei weiter zunehmender Länge ist dann gering. Wenn der Muskel mit höherer Frequenz gereizt wird, beginnt die Kraftentwicklung bei immer geringerer Länge und der Anstieg der Kraft mit der Länge nimmt zu. Mit anderen Worten: Die Feder (=Muskel) besitzt eine Ruhelage x_0 . Bei Dehnung wächst ihre Kraft (K) monoton zur Abweichung von der Ruhelänge: $K = c (x - x_0)$, wobei c die Elastizität und x die aktuelle Länge des Muskels darstellt. Je größer c ist, desto geringer ist die Elastizität und desto stärker steigt die Kraft mit der Dehnung an (Hill, 1938).

Soweit zur Biomechanik des *einzelnen* Muskels. Die kleinste mechanische Vorrichtung, die man für eine Bewegung benötigt, ist jedoch nicht ein einzelner Muskel, sondern ein Gelenk mit zwei gegeneinander arbeitenden Muskeln (bzw. Muskelgruppen). Jeder dieser Muskeln kann aktiv verkürzt, aber nicht aktiv gedehnt werden. Deshalb ist ein antagonistisches Muskelpaar erforderlich, um eine Gelenkdrehung zu erzeugen. Antagonistische Muskelgruppen werden als zwei gegeneinander arbeitende, gedämpfte Federn aufgefaßt. Gedämpft sind die Federn, weil es bei der Änderung ihrer Länge einen Widerstand gibt, der in erster Näherung der Geschwindigkeit proportional ist. Zwischen diesen beiden Federn ist eine Masse eingespannt, die dem bewegten Körperteil entspricht. Die beiden Federn F_1 und F_2 entwickeln zwei Drehmomente K_1 und K_2 , die in entgegengesetzter Richtung auf die Masse M einwirken. Die Drehmomente K_1 und K_2 hängen von den Elastizitätskoeffizienten c_1 und c_2 sowie den beiden Ruhelängen x_{10} und x_{20} ab. Die Ruheposition (Gleichgewichtsposition) der Masse liegt bei den Werten von x_1 und x_2 , bei denen $K_1 = K_2$. Wenn die Position der Masse geändert werden soll, muß das Verhältnis der beiden Drehmomente geändert werden, indem die Ruhelage und/oder der Elastizitätskoeffizient der Muskeln geändert wird (Heuer, 1992).

Neben dem Muskelapparat mit seinen spezifischen mechanischen Eigenschaften weist auch das Gelenksystem als Ganzes bestimmte Eigenheiten auf, die im Rahmen der Bewegungskontrolle berücksichtigt werden müssen – aber auch genutzt werden können. Dabei handelt es sich z.B. um die Trägheit des Muskel-Gelenk-Systems sowie die Tatsache, daß in einem System verbundener Gelenke auch reaktive Kräfte wirken. Veränderungen in einem Gelenk generieren kinetische Energie in den mit ihm verbundenen Gelenken, die wiederum auf das ursprüngliche Gelenk zurückwirken (Tuller et al., 1996). Auch externe Kräfte (wie z.B. die Schwerkraft) beeinflussen unsere Bewegungen. Konczak, Borutta und Dichgans (1997) zeigten, daß Kleinkinder bis zum 15. Monat lernen, die Schwerkraft bei der Bewegungskontrolle zu nutzen. Die Streckung des Ellenbogens erfolgte ab diesem Alter wesentlich seltener mit Hilfe einer Extensor-Aktivität als viel-

mehr dadurch, daß die Schwerkraft den Arm nach unten „zog“ und nur der Flexor aktiviert werden mußte, um die Streckung an der richtigen Stelle zu beenden.

1.3 Probleme und Prinzipien der Bewegungskontrolle

1.3.1 Problem der Freiheitsgrade

Ein wichtiges Problem bei der Bewegungskontrolle ist das der überschüssigen Freiheitsgrade. Wenn man von den „Freiheitsgraden“ (df: degree of freedom) eines räumlichen Systems spricht, meint man die kleinste Anzahl unabhängiger Koordinaten, die definiert werden muß, um die Position eines Elementes im System zu identifizieren. Wenn Systemelemente durch spezifische Funktionen von anderen abhängig sind, können sie nicht mehr frei variieren und die Freiheitsgrade des Systems verringern sich. Sie können bestimmt werden mit Hilfe der Formel $df = ND - C$, wobei N die Anzahl der Elemente und D die Dimensionalität des Systems angibt. C beschreibt die Anzahl der einschränkenden Bedingungen. Angenommen, ein System besteht aus zwei Punkten $A=(x_1, y_1)$ und $B=(x_2, y_2)$ im zweidimensionalen Raum. Sind diese Punkte unabhängig voneinander, so hat das System 4 Freiheitsgrade. Sind sie jedoch durch eine Linie der Länge L verbunden und gilt die Bedingung $(x_2 - x_1)^2 + (y_2 - y_1)^2 = L^2$, so reduzieren sich die Freiheitsgrade auf 3 (Turvey, Fitch & Tuller, 1996).

Das motorische System beinhaltet zahlreiche zu kontrollierende Freiheitsgrade. Um die Position des Arms im Raum in Gelenkkordinaten anzugeben, erfordert es allein schon die Spezifikation von sieben Werten: Die Schultergelenkposition (3 Dimensionen: horizontale Achse – vertikale Achse - Längsachse), die Ellenbogenstellung (1 Dimension: beugen-strecken), die Drehung des Unterarms (1 Dimension: Rotation) und die Handgelenkposition (2 Dimensionen: horizontale Achse – vertikale Achse). Geht man nicht vom Gelenksystem, sondern vom Muskelsystem oder gar einzelnen motorischen Einheiten aus, so kann man sich die Probleme vorstellen, vor die eine - wie auch immer geartete - Kontrollinstanz gestellt ist.

Diesem Problem liegt die Sichtweise zugrunde, daß es eine übergeordnete Instanz im ZNS gibt, die das Verhalten einzelner Systemkomponenten individuell steuert. Eine solche „adressenspezifische“-Kontrolle (Turvey et al., 1996) meint z.B., daß das ZNS spezifische Kommandos an einzelne Muskeln schickt, „sich um x cm zu kontrahieren“. Dies scheint ein höchst schwieriges, oft aber auch unzweckmäßiges Unterfangen zu sein, da z.B. viele Kombination von Muskelkontraktionen zwar möglich, aber nicht sinnvoll sind.

Die Lösung für das Problem der Freiheitsgrade liegt nach Bernstein (1967) darin, die Anzahl der zu kontrollierenden Einheiten durch Bildung sogenannter *koordinativer Strukturen* zu verringern. Sie bestehen aus Gruppen von Muskeln, die an einem Gelenk ansetzen und nur in ihrer Gesamtheit als funktionelle Einheit aktiviert werden können. Eine koordinative Struktur kann z.B. durch ein Masse-Feder-System realisiert werden, das das Gelenk zwingt, sich direkt zu seinem Ruhepunkt zu bewegen (Tuller et al., 1996). Andere Autoren (Schmidt, 1988) gehen allerdings davon aus, daß koordinative Strukturen durch motorische Programme realisiert werden (s. Kap.2.1).

1.3.2 Optimierungskriterien

Das ZNS hat aufgrund der vielen Freiheitsgrade zahlreiche Möglichkeiten, ein und dieselbe Bewegung durchzuführen. Nach welchen Prinzipien oder „Optimierungskriterien“ wird nun eine mögliche Bewegung ausgewählt? Die Optimierungskriterien können generell kinematischer oder dynamischer Art sein. Das heißt, sie können den Bewegungsverlauf betreffen oder die Kräfte, die Bewegungen verursachen. Sie spiegeln sich in bestimmten „stereotypischen“ Bewegungsmustern wider und können daher als Ausdruck der Bildung koordinativer Strukturen oder „Bewegungspläne“ aufgefaßt werden.

Eine häufige Beobachtung ist, daß einfache, *eingelenkige Bewegungen* des Arms ein eingipflig-symmetrisches Geschwindigkeitsprofil aufweisen. Dies hat Hogan (1984) dazu veranlaßt, die „Glätte“ von Bewegungen als Optimierungskriterium zu betrachten. Maximierung der Glätte meint dabei in einem mathematischen Sinne eine Minimierung des „Beschleunigungsaufwandes“ (Schneider, 1990), d.h. der Anzahl der Veränderungen der Beschleunigung über die Zeit. Da aber ein solches glockenförmiges Geschwindigkeitsprofil bei Bewegungen mit großen Anforderungen an die Zielgenauigkeit nicht zu beobachten ist, modifizierten Hogan und Flash (1987) das Glätte-Kriterium. Sie addierten einen Term zu der Optimierungs- oder Zielfunktion, der das Fehlerintegral zwischen Endposition und Zielposition minimiert. Auch Konczak et al. (1997) zeigten, daß die Zielerreichung ein wichtiges Kriterium bei der Durchführung von Greifbewegungen bei Kleinkindern darstellt.

Die Untersuchung von Konczak et al. (1997) ergab aber auch, daß in der Ontogenese eine Minimierung der Anzahl von Richtungswechseln der Kraft angestrebt wird. Damit wird eine dynamische Zielfunktion angesprochen. Eine weitere dynamische Zielfunktion ist z.B. die Minimierung des Kraftaufwandes („effort“), die von Hasan (1986) formuliert wurde. In diesem Modell wird das neuromuskuläre System als Masse-Feder-System aufgefaßt, wobei eine Minimierung des Kraftaufwandes eine Vermeidung unnötig hoher Steifigkeiten und damit Co-Kontraktionen anta-

gonistischer Muskelpaare bedeutet. Das Modell erklärt asymmetrische Geschwindigkeitsprofile und das Auftreten sogenannter triphasischer EMG-Muster: Bei einfachen, eingelenkigen Armbewegungen findet man häufig ein EMG-Muster mit a) einer Beschleunigungsaktivität des Agonisten, b) einer nachfolgenden Brems-Aktivität des Antagonisten bei elektrischer Ruhe des Agonisten und c) einer erneuten Aktivierung des Agonisten, um die Bewegung an der richtigen Stelle zu beenden. Diese Aktivitäten überlappen sich natürlich zu einem gewissen Grade, doch sind Phasen der alleinigen Aktivität eines Muskels deutlich zu erkennen. Damit können Bewegungen ohne größere Muskel-Co-Kontraktionen und damit –steifigkeiten zielgenau durchgeführt werden (s. z.B. Brown & Cooke, 1984).

Bei *mehrgelenkigen Bewegungen* des Arms finden sich auch glatte Bewegungskurven und symmetrische, eingipflige Geschwindigkeitsprofile, allerdings nur bezogen auf die Bewegungen der Hand (Morasso, 1981). Dies führte zu der Annahme, daß das ZNS Bewegungen in extrinsischen Hand-Koordinaten neuronal kodiert (und nicht in Form von körpernahen Gelenkkordinaten, d.h. Folgen von Gelenkwinkeln). Imamizu und Shimojo (1995) untersuchten Zielbewegungen mit verzerrter visueller Rückmeldung. Dabei zeigte sich, daß das mit einer Hand Gelernte fast vollständig auf die andere Hand übertragbar war. Die körpernahen Gelenk-Koordinaten sind seiten-spezifisch, die körperfernen dagegen nicht. Intermanualer Transfer sollte also nur möglich sein, wenn Lernen auf der Ebene extrinsischer Koordinaten stattfindet. Flash und Hogan (1985) zeigten, daß die genannten Eigenschaften der Handbewegungen mit Hilfe des Glätte-Kriteriums reproduziert werden können. Uno, Kawato und Suzuki (1989) postulierten im Gegensatz dazu ein dynamisches Optimierungs-Kriterium für Mehrgelenkbewegungen, nämlich das der Minimierung der Veränderung von Gelenkdrehmomenten (ähnlich wie bei Konczak et al., 1997).

Dynamische Zielfunktionen betreffen Drehmomentverläufe am Gelenk. Daher sollten Bewegungen mit dynamischen Zielfunktionen durch die Applikation externer Kräfte signifikant beeinflußt werden. Wird eine Bewegung dagegen in kinematischen Variablen (extrinsische Hand- oder intrinsische Gelenk-Koordinaten) geplant, sollten externe Kräfte und die Dynamik des motorischen Apparats selbst keine Rolle spielen. Adaptationsexperimente zeigen, daß externe Kräfte Bewegungstrajektorien durchaus beeinflussen. Es finden jedoch Anpassungsprozesse statt, die zu einer Wiederherstellung der Bewegungstrajektorien führen, wie sie vor Aufschalten des Kraftfeldes bestanden haben (Gandolfo et al., 1996; Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994). Diese Befunde sprechen eher für kinematische Zielfunktionen. Mit anderen Worten: Man plant bestimmte Bewegungstrajektorien und sucht dann in Abhängigkeit von den dynamischen Bedingungen motorische Kommandos, die die gewünschten Trajektorien generieren. Ob diese Trajektorien nun in

intrinsischen oder extrinsischen Koordinaten repräsentiert sind, hängt vermutlich von der Art der Bewegung (eingelenkig vs. mehrgelenkig) ab.

1.3.3 Variabilität des Kontext

Erschwert wird die Bewegungskontrolle schließlich noch durch die Tatsache, daß Bewegungen in veränderlichen Kontexten stattfinden. Dies betrifft nicht nur die externe Umwelt, z.B. die unterschiedliche Lokalisation von Zielen im Raum, sondern auch die eigenen Gliedmaßen. Die Rolle verschiedener Muskeln variiert beispielsweise mit der Ausgangsposition („anatomische Variabilität“). Wenn der Arm locker neben dem Körper hängt, führt die Aktivierung des Pectoralmuskels zu einer Adduktion des Arms, wenn der Arm waagrecht neben dem Körper gehalten wird zu einer Abduktion. Ein Muskel kann also nicht einheitlich als Agonist oder Antagonist identifiziert werden, der ein Gelenk nur in eine Dimension bewegt. Die Effekte seiner Aktivität sind wesentlich komplexer. Ein bestimmter Innervationszustand des Muskels hat zudem keine festgelegte Bewegungskonsequenz, auch sie ist abhängig von der Ausgangsposition bzw. der Geschwindigkeit, mit der das Gelenk bewegt wird („mechanische Variabilität“). Ist der Arm z.B. gestreckt, so führt eine Aktivierung des Bizeps zu einer Beugung des Ellenbogengelenks. Wird das Ellenbogengelenk jedoch mit einer bestimmten Geschwindigkeit gestreckt, so führt eine Aktivierung des Bizeps zu einer Abbremsung der Streckung, einer Verlangsamung oder einer Beugung des Gelenks. Eine weitere wichtige Quelle mechanischer Variabilität ist die oben schon erwähnte Tatsache, daß es sich bei unseren Gelenken um Systeme verbundener Glieder handelt, an denen auch nicht-muskuläre, reaktive Kräfte wirken, die in komplexer Weise interagieren. Schließlich werden Kommandos des ZNS nicht ohne Modifikation an die Peripherie weitergeleitet. Das Rückenmark als wichtigste Umschaltstation für zentrale Efferenzen stellt eine eigenständige Organisation dar, die bestimmt, welches Kommando letztlich am Motoneuron ankommt („Physiologische Variabilität“; Turvey et al., 1996).

1.4 Das motorische Gedächtnis

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit Lern- oder Adaptationsprozessen bei einfachen, eingelenkigen Armbewegungen. Solche Lernprozesse gehen mit Veränderungen in motorischen Gedächtnisstrukturen einher. Das motorische Gedächtnis im weiteren Sinne dient als Speicher- und Abrufzentrale für gelernte sensomotorische Fähigkeiten, unabhängig von den bei der Aneignung der Bewegung beteiligten sensorischen Systemen (Kuhn, 1984). Wie wird der motorische Speicher gebildet und welches ist das physiologische Korrelat der motorischen Gedächtnisbildung? Wichtige Informationen liefern in diesem Zusammenhang neuere, u.a. neurophysiologische Stu-

dien. In diesen Experimenten soll nach dem Lernen einer kritischen Aufgabe eine andere Aufgabe durchgeführt werden. Von dieser nachgestellten Zusatzaufgabe wird angenommen, daß sie mit dem Lernen der kritischen Aufgabe interferiert und die Leistung in der Testphase beeinträchtigt (retroaktive Interferenz). Der Interferenzeffekt beruht auf einer Störung der Konsolidierungsphase, in welcher das in der Übungsphase Gelernte dauerhaft gespeichert wird.

In einer Untersuchung von Wise, Moody, Blomstrom und Mitz (1998) sollten Affen eine Trackingaufgabe durchführen. Die Autoren beobachteten den Adaptationsprozeß bei verschiedenen visuomotorischen Aufgaben (Bewegung eines Cursors auf einem Bildschirm durch einen Joystick). Sie fanden Veränderungen in der Aktivität primärmotorischer, supplementärmotorischer und prämotorischer corticaler Neurone. In diesem Zusammenhang von Bedeutung ist, daß diese Veränderungen noch lange nach Erreichen eines Leistungsplateaus zu beobachten waren. In ähnlicher Weise zeigten Shadmehr und Holcomb (1997) mit Hilfe von bildgebenden Verfahren, daß sich 6 Stunden nach Ende einer sensomotorischen Lernphase die neuronale Aktivität bei einer motorischen Aufgabe von präfrontalen Regionen zu prämotorischen, parietalen und cerebellären Cortexstrukturen verlagerte.

Shadmehr und Brashers-Krug (1997) zeigten, daß Probanden Armbewegungen in zwei verschiedenen Kraftfeldern nur dann gut lernen und über einen längeren Zeitraum (5 Monate) behalten konnten, wenn zwischen dem Lernen in den beiden Kraftfeldern ein Intervall von mindestens 5 Stunden lag. Entsprechend zeigten Brashers-Krug, Shadmehr und Bizzi (1996), daß eine Unterbrechung der Konsolidierungsphase durch eine nachgeschaltete Aufgabe innerhalb der ersten 4 Stunden nach Lernen der Primäraufgabe zu einer verschlechterten Leistung in der Primäraufgabe führte.

Shadmehr und Holcomb (1999) maßen den regionalen cerebralen Blutfluß während des Lernens von Armbewegungen in zwei verschiedenen Kraftfeldern. Auch hier wurde das Intervall zwischen dem Lernen des ersten und zweiten Kräftefeldes variiert. Im Fall des kurzen Pausenintervall (10 Minuten) kam es beim Lernen des zweiten Feldes zu einer Reaktivierung von Regionen, die beim Lernen des ersten Feldes aktiv waren (Putamen, dorsolateraler präfrontaler Cortex). Verhaltensmäßig war dies verbunden mit einer Perseveration des Bewegungsverhaltens, das im ersten Feld gezeigt wurde. Reaktivierung und Perseveration fanden sich bei dem längeren Intervall (5 Stunden) nicht. Dort zeigte sich eine starke Abnahme des Blutflusses im ventrolateralen präfrontalen Cortex. Zudem war der Nucleus caudatus aktiv, was während des Lernens des ersten Feldes nicht der Fall war. Perseveration eines konkurrierenden motorischen Speichers ist möglicherweise verbunden mit der Reaktivierung neuronaler Schaltkreise, die bei dessen Aneig-

nung aktiv waren. Der ventrolaterale präfrontale Cortex spielt möglicherweise eine wichtige Rolle bei der inhibitorischen Kontrolle konkurrierender motorischer Speicher.

Retrograde Interferenz-Effekte sind also experimentell nachweisbar, d.h. motorische Interpolationsaufgaben können die Retention gelernter Bewegungen beeinträchtigen. Entsprechend gibt es neurophysiologische Hinweise auf einen Konsolidierungsprozeß im motorischen Gedächtnis, der den beobachtbaren Lernprozeß überdauert. Veränderungen in bestimmten Hirnarealen (primärmotorischer, supplementärmotorischer und prämotorischer Cortex, präfrontalen Regionen, parietale und cerebelläre Cortexstrukturen, Basalganglien) sind auch dann noch zu beobachten, wenn die Leistung bereits ein Plateau erreicht hat. Die Ergebnisse der genannten Experimente sprechen für zwei strukturell und funktionell distinkte Stufen der motorischen Gedächtnisbildung: Eine kurzfristige, interferenz-anfällige und eine langfristige, stabile Speicherstufe.

1.5 Anforderungen an Modelle der Bewegungskontrolle

Modelle der Bewegungskontrolle müssen erklären, wie angesichts eines hoch-redundanten, variablen Effektorsystems mit spezifischen physikalischen Eigenschaften sensorische Ziele in der Umgebung erreicht werden. Dazu müssen Bewegungsziele (in extrinsischen Koordinaten) in Bewegungspläne (Zieltrajektorien) und letztere in effiziente Bewegungen (Kraftverläufe, Efferenzen) umgesetzt werden. Es finden also sensomotorische Transformationen zwischen verschiedenen Koordinaten- oder Bezugssystemen (extrinsisch → intrinsisch) und zwischen diskreten und seriellen Prozessen (Zielpunkte → Zieltrajektorien → Kraftverläufe) statt. Eine ausführliche Übersicht zu Bezugssystemen bei sensomotorischen Transformationen gibt Lacquaniti (1997). Eine effektive Instanz zur Kontrolle von Bewegungen („Kontroller“) sollte diese Funktionsweise und Eigenschaften des Systems kennen. Sie sollte zudem Informationen über den aktuellen Systemzustand abrufen und verwenden können, um flexibel auf Störungen reagieren zu können. Schließlich müssen die postulierten Modelle auf Strukturen und Prozesse im ZNS bezogen sein, das heißt es müssen neurophysiologische Korrelate oder Substrate der Bewegungskontrolle beschrieben werden.

2 Modelle der Bewegungskontrolle

2.1 Generalisierte Motorische Programme und die Äquilibrium-Punkt-Theorie

Im folgenden werden zwei Modelle der Bewegungskontrolle vorgestellt, die die Forschung im Bereich der Motorik in den letzten drei bis vier Jahrzehnten dominiert haben.

2.1.1 Generalisierte Motorische Programme

2.1.1.1 Begriffsdefinition

Eine kognitionspsychologische Vorstellung ist die, daß erlernte Bewegungen als motorische Programme – ähnlich einem Computerprogramm - im Gehirn gespeichert und jederzeit abrufbar sind. Voraussetzung für motorische Programmierung ist, daß die relevanten Kommandos an die Muskulatur (Amplitude und Dauer der Innervierung der entsprechenden Muskeln) vor der Bewegung feststehen (Keele, 1968). Das motorische Programm wird daher definiert als vorstrukturiertes Set zentraler Kommandos zur Durchführung von Bewegungen (James, 1890; Keele, 1968; Lashley, 1971). Wenn die Bewegung einmal begonnen hat, läuft sie ohne Rückgriff auf sensorische Rückmeldung über ihren Verlauf gemäß des Programms ab. Afferente Information über mögliche Fehler in der Bewegungsausführung können erst nach Programmablauf in einer neuen Bewegung mit aktualisiertem Programm verwertet werden.

Das Programm-Konzept basiert auf der Beobachtung, daß geplante Bewegungen auch ohne periphere Rückmeldung mit nur geringen Einbußen an Präzision möglich sind. Experimentell ist dies durch zahlreiche Studien mit deafferentierten Menschen (Kelso, 1977; Kelso, Holt & Flatt, 1980; Lashley, 1971; Provins, 1958) und Affen (Taub, 1976; Taub & Berman, 1968) belegt worden. Eine weitere wichtige Feststellung ist, daß willkürliche Bewegungen zu schnell durchgeführt werden können, um auf visueller oder propriozeptiver Rückmeldung zu beruhen, deren Verarbeitung aufgrund neuronaler Laufzeiten eine bestimmte Minstdauer erfordert.

Schmidt (1975, 1976, 1980, 1988) entwickelte eine Theorie der Bewegungskontrolle, die er „Modell der generalisierten motorischen Programme (GMP)“ nannte. Solche motorischen Programme sind insofern „generalisiert“, als sie auf größere *Klassen* von Bewegungen anwendbar sind. Dies ist aus zwei Gründen erforderlich. Angenommen wird zum einen, daß das ZNS sehr schnell mit *Speicherproblemen* konfrontiert wäre, wenn es für jede spezifische Bewegung ein im Gehirn gespeichertes Programm gäbe. Diese Annahme ist allerdings nie belegt worden und es ist natürlich prinzipiell möglich, für jede einzelne Bewegung ein eigenes Programm zu speichern. Dennoch erscheint dieses Vorgehen wenig effizient. Selbst wenn genug Speicherkapazität zur Verfü-

gung stünde, würde der Abruf des jeweils erforderlichen Programms – zumindest bei sequentieller Suche - umso länger dauern, je mehr Programme abgelegt sind. Dazu kommt, daß nicht erklärbar ist, wie das Individuum völlig *neue Bewegungen* produzieren kann, die noch nicht als Programm gespeichert sind.

GMPs spezifizieren invariante kinematische und dynamische Bewegungsmerkmale und beinhalten modifizierbare Parameter. Die Merkmale eines motorische Programms lassen sich durch ein Beispiel illustrieren: Raibert (1977) schrieb das Palindrom „able was I ere I saw elba“ unter fünf verschiedenen Bedingungen: 1. mit der rechten, dominanten Hand, 2. mit dem rechten Arm bei fixiertem Hand- und Ellenbogengelenk, 3. mit der linken Hand, 4. mit den Zähnen und 5. mit dem Fuß. Abgesehen von Unterschieden in der Größe, Geschwindigkeit und „Zittrigkeit“, mit der der Satz geschrieben wurde, wies er doch immer ein sehr ähnliches, markantes zeitlich-räumlich Muster auf. Zu den Invarianten des GMP gehören die Reihenfolge der Bewegungskomponenten, deren temporale Struktur sowie die relative Kraft. Die Parameter Gesamtdauer, Gesamtkraft und die verwendeten Muskeln müssen der neuen Situation angepaßt werden.

Studien zeigen, daß die relative Dauer einzelner Bewegungskomponenten (Shapiro, 1977; Summers, 1977) sowie deren relative Kraft (Hollerbach, 1978) bei Änderung der Gesamtdauer und Gesamtkraft annähernd konstant ist. Shapiro, Zernicke, Gregor und Diestal (1981) untersuchten die invarianten Merkmale von GMPs in einer Studie zum Gangrhythmus. Der Gang-Zyklus kann nach Philippon (1905) in vier Phasen eingeteilt werden. Die Schwungphase gliedert sich in eine Flexions- und erste Extensionsphase, die Standphase in eine zweite und dritte Extensionsphase. Beim Gehen mit zunehmender Geschwindigkeit blieb der Zeitanteil in jeder Gangphase konstant. Wenn die Probanden von Gehen in Joggen wechselten, änderte sich dieser Anteil und blieb wieder über verschiedene Jogging-Geschwindigkeiten gleich.

Studien zum bilateralen Transfer sprechen dafür, daß Programme unabhängig von den Effektoren definiert werden (Shapiro, 1977). Untersuchungen zur Koordination verschiedener Effektoren zeigen desweiteren, daß unterschiedliche Rhythmen (zeitlich-räumliche Muster) nur sehr schwer mit beiden Händen gleichzeitig zu klopfen sind. Es ist dagegen kein Problem, dasselbe Muster zu produzieren (Klapp, 1981; Klapp et al., 1985). Zudem findet man, daß sich die Dauer verschieden weiter Bewegungen der beiden Hände zu unterschiedlich großen Zielen aneinander angleicht (Kelso, Southard & Goodman, 1979), obwohl sie getrennt bei großen Zielen und kurzen Bewegungen schneller wäre als bei kleinen Zielen und großen Bewegungen (Fitts, 1954). Diese Befunde legen die Vermutung nahe, daß es schwierig ist, zwei verschiedene motorische Pro-

gramme „zeitgleich“ auszuführen und daß es andererseits leicht ist, dasselbe Muster auf zwei verschiedene Effektoren anzuwenden.

Der GMP-Ansatz ist ein hierarchischer Ansatz. Auf der obersten Ebene befindet sich eine informationsverarbeitende Instanz, die abhängig von der Ausgangsposition und den gewünschten Zielen („Reiz-Identifikation“) ein GMP und entsprechende Parameter auswählt („Reaktions-Selektion“ und „Reaktions-Programmierung“). Eine Ebene „tiefer“ ist das motorische Programm angesiedelt, daß die Reaktions-Spezifikationen umsetzt. Nur wenn das ausgewählte Bewegungsprogramm nicht korrekt ist (Fehler auf der Ebene der Reaktions-Selektion) muß ein neues GMP unter Beteiligung supraspinaler Zentren ausgewählt werden. Liegen dagegen lediglich Fehler in der Reaktionsdurchführung vor, so können diese mittels schneller Reflexprozesse kompensiert werden. Diese Modifikation des Programm-Konzeptes von reiner Steuerung zu einer Integration von Steuerung und Regelung war aufgrund der Beobachtung erforderlich, daß unerwartete Perturbationen während der Bewegung ohne gerichtete Aufmerksamkeit schneller als eine Reaktionszeit-Periode kompensiert werden können (z.B. Dewhurst, 1967).

Schmidt (1988, S. 237) schreibt:

„The motor program is an abstract representation of action that when activated produces movements without regard to sensory information indicating errors in selection. Once the program has been initiated, the pattern of action is carried out for at least one RT (Reaction Time, Anm. der Autorin) even if the environmental information indicates that an error in selection has been made. Yet, during the program's execution, countless corrections for minor errors can be executed that serve to ensure that the movement is carried out faithfully.“

Wie wird das GMP realisiert? Die Struktur eines motorischen Programms läßt sich nach Ansicht Schmidts (1988) mit Hilfe der „Impulse-Timing-Hypothese“ erklären. Das Programm kontrolliert die Anwendung von Kräften über die Zeit und damit den Impuls, die direkte Ursache von Bewegungen. Das Programm spezifiziert, wann, wie lang und wie stark bestimmte Muskeln aktiviert werden. Die resultierende Muskelaktivität produziert die Bewegung und spiegelt sich im EMG-Muster. Nach Schmidt (1988) ist das GMP als koordinative Struktur aufzufassen, da das Gelenk durch das GMP dazu gezwungen wird, sich als Einheit zu bewegen.

2.1.1.2 Schema-Lernen

Schmidt (1988) erklärt nicht genau, wie generalisierte motorische Programme erworben werden. Er nimmt an, daß verschiedene einzelne Bewegungen oder Bewegungskomponenten zu einem

GMP „verkettet“ werden bzw. daß angeborene Bewegungs-„Subroutinen“ zu größeren Einheiten zusammengefaßt werden. Auch die Kombination vorhandener Reflexe bietet eine Möglichkeit, wie GMPs durch Übung gelernt werden können. Er entwickelte jedoch eine Theorie zum Erwerb der Fähigkeit, GMPs adäquat zu *parametrisieren* (Schmidt, 1976, 1988). Sie wurde durch Bartletts Ideen zum Schemalernen inspiriert (Bartlett, 1932). Der Begriff „Schema“ steht ganz allgemein für eine abstrakte Gedächtnisrepräsentation von Ereignissen. Die Repräsentation wird dabei aufgefaßt als Konzept, Generalisierung oder Regel über das Ereignis, daß nicht in allen Details dargestellt ist. In Schmidts Schema-Theorie werden zwei Arten von Schemata unterschieden, die spezifisch für ein bestimmtes GMP sind: das Recall-Schema und das Recognition-Schema. Die Funktion dieser Gedächtnisspeicher ist abhängig von der Art der Bewegung.

Bei ballistischen (schnellen) Bewegungen dient das Recall-Schema der Bewegungsproduktion, d.h. es wählt angemessene Parameter für das an höherer Stelle im ZNS ausgewählte Programm aus. Das Recognition-Schema dient der Reaktions-Evaluation: Es bewertet die sensorische Rückmeldung, die mit der Reaktion einhergeht, und informiert das Individuum über Größe und Richtung des Handlungsfehlers. Bei langsamen Bewegungen hat das Recall-Schema keine besondere Bedeutung. Im Zentrum steht der Vergleich zwischen Rückmeldung und Sollwert. Das Recognition-Schema „drückt“ die Gliedmaße in kleinen Schritten in Richtung des Sollwerts und das Individuum stoppt die Bewegung, wenn Rückmeldung und Sollwert übereinstimmen. In diesem Fall gibt es keine Trennung zwischen ausführender und evaluierender Instanz mehr.

Wie werden die beiden Schemata gelernt? Nachdem eine Bewegung mit einem generalisierten Bewegungsprogramm durchgeführt wurde, speichert das Individuum vier Arten von Information: 1. Die Ausgangsbedingungen der Bewegung, 2. die Parameter, die dem Programm zugeordnet wurden, 3. die Ergebnisse der Bewegung im Sinne von „Knowledge of Results“ (KR) und 4. die sensorischen Konsequenzen der Bewegung (propriozeptiv, visuell und akustisch). Diese Information wird so lange gespeichert, bis ein Zusammenhang zwischen ihnen abstrahiert werden kann.

Das *Recall-Schema* speichert den Zusammenhang zwischen eingesetzten Parametern eines generalisierten motorischen Programms und dem Bewegungs“ergebnis“. Bei wiederholten Bewegungen mit demselben Programm, verschiedenen Parametern und damit verschiedenen Ergebnissen werden weitere Verknüpfungen gebildet. Das Individuum beginnt, eine Beziehung zwischen der Größe der Parameter und dem Bewegungsergebnis abzuleiten. Jedes „Datenpaar“ wird genutzt, um die Regel zu verfeinern. Nach der Anpassung des Schemas werden die Datenpaare jedoch nicht weiter gespeichert. Das Schema umfaßt auch Information über die Anfangsbedingungen

Das Modell macht einige wichtige Vorhersagen, die zahlreiche Untersuchungen angeregt haben. Probanden lernen Schemata, indem sie eine Reihe von Bewegungen mit demselben Programm und variierenden Parametern durchführen. Unter dieser Bedingung stehen verschiedene Datenpaare zur Verfügung, mit deren Hilfe Schemata abstrahiert werden können. Die Ableitung eines Schemas sollte umso leichter fallen, je mehr verschiedene Datenpaare gegeben sind. Da Regeln (und nicht Assoziationen) gelernt werden, sollten die Schemata zudem auf neue Bewegungen generalisiert werden können, die die Probanden vorher noch nicht durchgeführt haben.

Das allgemeine Paradigma zur Untersuchung des Recall- und Recognition-Schemas sieht folgendermaßen aus: Es gibt eine „Variabilitätsgruppe“, die mehrere Bewegungen derselben Klasse lernt sowie eine „konstante Gruppe“, die sich in der Lernphase auf eine Bewegung beschränkt (Hogan, 1977, zitiert nach Shapiro & Schmidt, 1982; Johnson & McCabe, 1977, zitiert nach Shapiro & Schmidt, 1982; McCracken & Stelmach, 1977; Zelaznik, 1977). Eine mögliche Aufgabe könnte beispielsweise darin bestehen, ein Hindernis auf einer Bahn mit einem Schieber in einer bestimmten Zeit umzustößen. Die Entfernung des Hindernisses würde in der Experimentalgruppe variieren und wäre in der Kontrollgruppe konstant. Anschließend würde in einer zweiten Phase des Experiments die Transferleistung, d.h. die Leistung bei einer *neuen* Bewegung derselben Klasse (z.B. bei einer anderen Entfernung des Hindernisses) untersucht. Angenommen wird, daß die Variabilitätsgruppe bei der neuen Aufgabe besser abschneidet als die konstante Gruppe, da sie das Schema aufgrund der höheren Variabilität der Übungsphase besser lernen konnte. Das genannte Beispiel beschreibt eine sogenannte „offene Aufgabe“, bei der der Bewegungsverlauf nur bis zu einem gewissen Zeitpunkt (hier: Abstoßen des Schiebers) beeinflusst werden kann. Ein anderes Beispiel für eine offene Aufgabe ist der Zielwurf. Das Paradigma wurde aber auch auf andere, nicht-offene Bewegungen angewendet (z.B. auf die Bewegung eines Hebels über eine bestimmte Distanz; Magill & Reeve, 1978).

Als abhängige Variable dient beim *Recall-Schema* meist der Handlungsfehler, d.h. die Differenz zwischen dem erwünschten und tatsächlich erreichten Ergebnis. Die Untersuchungsergebnisse zum „variability of practice“ – Paradigma beim Recall-Schema sind sehr uneinheitlich. Shapiro und Schmidt (1982) kommen zu dem Schluß:

„The results of these studies provide, at best, minimum support for the variability prediction for recall memory for adult subjects. Except for the Zelaznik (1977) experiment, however, the means are ordered in a way predicted by the theory, although the effects were generally not large enough to reach conventional levels of statistical significance“ (S.120).

Im Rahmen des *Recognition-Schemas* wurde die Fähigkeit untersucht, a) langsame Bewegungen durchzuführen oder b) den Handlungsfehler nach einer schnellen Bewegung einzuschätzen. In den Studien von Hogan (1977, zitiert nach Shapiro & Schmidt, 1982) und McCracken und Stelmach (1977) wurde neben dem Recall-Schema auch das Recognition-Schema untersucht. Es zeigte sich kein Unterschied in der Genauigkeit der Schätzung in der Transferaufgabe zwischen den variablen und den konstanten Gruppen.

Eine andere Art von Untersuchung erfordert den Vergleich der Leistung bei einer variablen Gruppe und einer Gruppe, die die Kriteriumsaufgabe selbst lernt. Bezogen auf das Recall-Schema fanden Johnson und McCabe (1977, zitiert nach Shapiro & Schmidt, 1982), Melville (1976) und Hawkins (1977, zitiert nach Shapiro & Schmidt, 1982) für verschiedene Bewegungsaufgaben, daß es keine Unterschiede zwischen der variablen Gruppe und der Kriteriumsgruppe gab. Dasselbe gilt für eine Studie zum Recognition-Schema von Williams und Rodney (1978). Die Tatsache, daß sich kein Unterschied zwischen den Gruppen zeigt, spricht nach Shapiro und Schmidt (1982) für die Schema-Theorie. Das Schema erklärt, wieso man eine neue Aufgabe beherrscht, auch wenn man nur ähnliche Aufgaben derselben Bewegungsklasse gelernt hat: Man lernt eine *Regel* über eine ganze Bewegungsklasse. Dabei ist es unerheblich, anhand welcher Bewegungen der Klasse diese Regel gelernt wird.

Welches ist das neurobiologische Korrelat generalisierter motorischer Programme und gibt es Evidenz für die Trennung zwischen Strukturen, die GMPs auswählen und Parameter setzen, und solchen, die die motorischen Programme dann tatsächlich ausführen? Allen und Tsukahara (1974) entwickelten ein Schema, das dem Assoziationscortex, den Basalganglien und den lateralen Anteilen des Cerebellum Planungs- und Programmierungsaktivitäten zuschreibt (Informationsverarbeitungsebene). Im primär motorischen Cortex (M1; GMP-Ebene) sollen die Ausgangssignale der übrigen motorischen Areale gebündelt und über die Pyramidenbahn zu den unteren spinalen Motoneuronen geschickt werden. Bestimmte Kleinhirnareale, die den efferenten Impulsen von M1 nachgeschaltet sind, haben die Aufgabe, die intendierten Bewegungen mit afferenter somatosensorischer Information aus der Peripherie zu vergleichen und gegebenenfalls Korrekturen zu veranlassen.

Im Gegensatz zu dieser Auffassung zeigten Alexander und Crutcher (1990), daß sowohl die Planungs- als auch die GMP-Ebene des motorischen Systems zu etwa gleichen Anteilen Neuronenpopulationen besitzen, die die raum-zeitliche Koordination des Bewegungszieles (Planung) sowie körpersegmentspezifische Information (GMP/Ausführung) kodieren. Die Arbeitsteilung Planung vs. Ausführung existiert demnach nicht. Sie setzt voraus, daß die verschiedenen Strukturen unter-

schiedliche Information kodieren. Zudem gibt es Evidenz für die Existenz von mindestens sechs prämotorischen Arealen im Frontalcortex, die nicht nur auf M1, sondern auch direkt auf spinale Motoneurone projizieren (Dum & Strick, 1991; He, Dum & Strick, 1993). Hirnareale in der mittleren Motorhierarchie projizieren ebenfalls nicht ausschließlich auf M1: Alexander, De Long und Crutcher (1992) und Hoover und Strick (1993) identifizierten fünf verschiedene Areale im Frontallappen, die alle direkten Input von den Basalganglien empfangen. Die Vorstellung, daß die vorrangige Aufgabe der prämotorischen kortikalen Areale, der Basalganglien und des Cerebellums darin besteht, für M1 relevante Information aufzubereiten und bereitzustellen, ist in dieser Form nicht haltbar.

Aus der Annahme des GMP folgt zudem, daß zentrale motorische Repräsentationen des jeweiligen Programms existieren müssen, die irgendwo im Gehirn abgelegt sind. Hier kommt am ehesten der primär motorische Cortex aufgrund seines somatotopen Aufbaus in Frage. Studien von Georgopoulos, Ashe, Smyrnis und Taira (1992) und Georgopoulos, Kettner, und Schwartz (1988) zeigen, daß Zellpopulationen in M1 nicht spezielle Innervierungsmuster der Armmuskulatur oder eine bestimmte Gelenkkonfiguration kodieren. Die abgeleiteten Zellen der Affen kodierten als Population die grobe Bewegungsrichtung der Arme und die Richtung der aufzuwendenden Kraft. Auch Studien von Donoghue, Suner und Sanes (1990) und Jacobs und Donoghue (1991) zeigen, daß kein eindeutiger Zusammenhang zwischen der Innervation eines bestimmten Muskels und einem definierten Ort auf der kortikalen Karte von M1 besteht. Die Vorstellung, sämtliche Bewegungstrajektorien seien als motorische Programme kortikal abgelegt und müßten lediglich durch Mithilfe der untergeordneten motorischen Hierarchien parametrisiert werden, kann nicht belegt werden. Es zeigt sich eher eine nicht-hierarchische Organisation des motorischen Systems, die eine parallele Informationsverarbeitung favorisiert (s. Konczak, 1996).

2.1.2 Äquilibrium-Punkt-Theorie

Die Vertreter der Äquilibrium-Punkt-Theorie befassen sich nicht mit motorischen Programmen und Programm-Parametern. Ihr Ansatz ist nicht kognitiv-psychologischer, sondern physiologischer Natur. Sie berufen sich bei der Erklärung von Bewegungen auf die mechanischen Eigenschaften des Muskel-Gelenksystems und fassen Bewegungskontrolle als durch das ZNS verursachte Veränderungen dieser Federeigenschaften auf.

2.1.2.1 Invariante Charakteristiken und die Schwelle des tonischen Dehnungsreflexes

Die Veränderung der Muskelkraft mit der Muskellänge im isolierten Tiermuskel läßt sich als sogenannte „invariante Charakteristik“ darstellen (Rack & Westbury, 1969; s. auch Kap.1.2). In

diesen Kraft-Längen-Diagrammen führt eine Erhöhung der künstlichen Muskelreizung zu einer Verschiebung der Kurve auf der x-Achse nach links und zu einer größeren Steigung. Mit anderen Worten: Je stärker der Muskel gereizt wird, umso geringer die Muskellänge, ab der es zu einer verstärkten Alpha-Motoneuron-Aktivität kommt und der Muskel Kraft produziert. Diese Länge des Muskels wird auch als Schwelle des tonischen Dehnungsreflexes (TDR) bezeichnet (Latash, 1993). Je stärker die Muskelreizung, umso schneller nimmt die Muskelkraft aber auch mit der Länge zu, d.h. umso größer ist die Muskelsteifigkeit. Eine unabhängige Kontrolle der Steifigkeit des Muskels - ohne Veränderung der Schwelle des TDR - ist danach nicht möglich.

Tonische Reflexe treten in Reaktion auf den *Grad der Ausprägung* eines rezeptorspezifischen Stimulus, wie z.B. der Muskellänge, auf. Phasische Reflexe reagieren im Gegensatz dazu auf *Veränderungen in der Ausprägung* eines Stimulus. Tonische Reflexe sind immer polysynaptisch und führen zu einer anhaltenden Muskelkontraktion. Phasische Reflexe führen zu einem Aktivitäts“burst“ und sind mono- und oligosynaptisch (Latash, 1993). Der tonische Dehnungsreflex verursacht eine anhaltende Veränderung der Aktivität autogener Alpha-Motoneurone in Reaktion auf eine veränderte Muskellänge.

Die Schwelle des TDR ist der einzige Parameter der Kraft-Längen-Kurve, der definiert werden muß, um die Effekte des absteigenden Signals zu beschreiben. Daher spricht man auch von monoparametrischer Kontrolle. In Abbildung 4A sind drei Kraft-Längen-Kurven abgebildet, λ steht dabei für die Schwelle des tonischen Dehnungsreflexes (streng genommen müßten die invarianten Charakteristiken in dieser Abbildung bei einer Verschiebung nach links auch noch eine größere Steigung aufweisen (s.o.)).

Die bisherigen Ausführungen beziehen sich auf Untersuchungen am Tiermuskel, der elektrisch gezielt mit bestimmten Frequenzen gereizt wurde und dessen Länge ebenso gezielt verändert werden konnte. Möchte man invariante Charakteristiken beim Menschen untersuchen, verlagert sich die Untersuchungseinheit vom einzelnen Muskel auf das Gelenk (z.B. das Ellenbogengelenk). Es interessieren auch nicht mehr Muskellänge und Muskelkraft, sondern der Gelenkwinkel und dessen Drehmoment.

Um – analog zum Tierexperiment – monoparametrische absteigende Signale zu realisieren, führte Feldman (1966) das „Do not intervene voluntary“-Paradigma ein. Das heißt, seine Probanden wurden aufgefordert, eine bestimmte Gelenkposition bei konstanter Lastapplikation einzunehmen und nicht willkürlich zu intervenieren, wenn sich die Last unerwartet änderte. Veränderungen des deszendierenden Signals wurden dadurch realisiert, daß die Probanden unterschiedliche

Anfangspositionen bei gleicher konstanter Last einnehmen sollten. Die Veränderung der Last entsprach der externen Veränderung der Muskellänge im Tierexperiment.

Der Versuchsaufbau führte zu Drehmoment-Gelenkwinkel-Kurven (invariante Charakteristiken), die den Kraft-Längen-Kurven des Tierexperimentes sehr ähnlich waren. Daher übernahm Feldman (1966) den Begriff „tonischer Dehnungsreflex“ zur Beschreibung seiner Daten, ohne daß die spezifischen internalen Mechanismen des TDR beim Menschen klar sind. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sie sich signifikant von denen beim Tier unterscheiden. Latash (1993) schreibt dazu:

„...the 'human tonic stretch reflex' is introduced as another abstraction without a clear neuronal counterpart“ (S. 20).

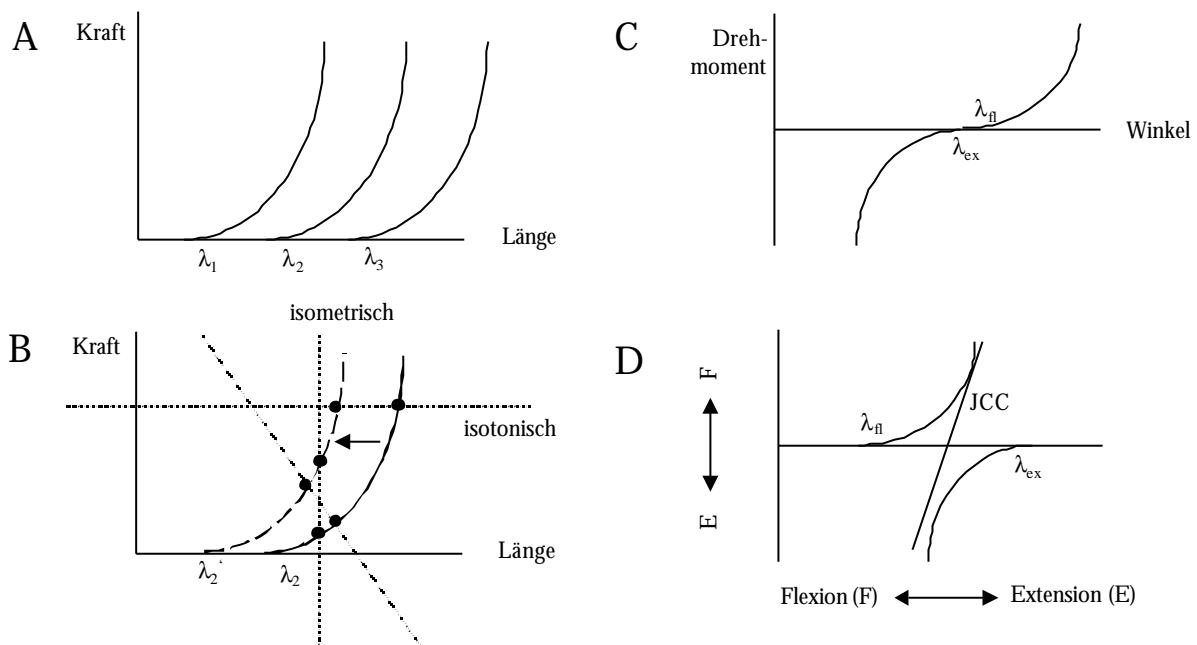


Abbildung 4: **A:** Es sind drei Kraft-Längen-Kurven abgebildet, λ steht für die Schwelle des tonischen Dehnungsreflexes. **B:** Der Äquilibrium-Punkt ist der Schnittpunkt zwischen der invarianten Charakteristik und der „Last-Charakteristik“. Er definiert den tatsächlichen Wert der Muskellänge und – kraft unter statischen Bedingungen. **C:** Die zentrale Kontrolle eines Gelenks kann mit Hilfe eines Paares von Variablen beschrieben werden, die jedem Muskel einen Wert für Lambda zuordnet: λ_{fl} für den Beuger (Flexor) und λ_{ex} für den Strecker (Extensor). **D:** Das Verhalten des Gelenks wird definiert als die algebraische Summe der beiden invarianten Charakteristiken (eine für den Flexor und eine für den Extensor) und der Last-Charakteristik („Joint Compliant Characteristic“, JCC).

Ein Gelenk wird immer von zwei antagonistischen Muskeln oder Muskelpaaren kontrolliert. Ihre zentrale Kontrolle kann mit Hilfe eines Paares von Variablen beschrieben werden, die jedem Muskel einen Wert für Lambda zuordnet: λ_{fl} für den Beuger (Flexor) und λ_{ex} für den Strecker

(Extensor). Dabei liegt die Kurve für den Antagonisten im negativen Bereich der Drehmoment-Achse, da der Extensor Kräfte produziert, die dem Agonisten entgegenwirken. Der Flexor ist rechts vom Schnittpunkt seiner Charakteristik mit der Winkelachse aktiv, der Extensor links davon (s. Abbildung 4C). Das Verhalten des Gelenks wird definiert als die algebraische Summe der beiden invarianten Charakteristiken und der Last-Charakteristik („Joint Compliant Characteristic“, JCC; s. Abbildung 4D).

Wenn λ_{fl} und λ_{ex} in die gleiche Richtung verschoben werden, so ist der eine Muskel mehr und der andere weniger aktiv (reziproke Aktivierung). Werden sie in unterschiedliche Richtung verschoben, so sind beide Muskeln stärker oder schwächer aktiviert (Co-Kontraktion). Auf Muskelebene wird die Veränderung der Schwelle des TDR daher durch reziproke Muskelaktivität, die Veränderung von Gelenksteifigkeit durch Muskel-Co-Kontraktion erklärt (Gribble, Ostry, Sanguinet & Laboissiere, 1998; Latash, 1992; Latash & Gottlieb, 1991; St-Onge, Adamovich & Feldman, 1997; St-Onge, Haiming & Feldman, 1993).

Warum spricht man nun von Äquilibrium-Punkt-Modellen? Der tatsächliche Gelenkwinkel und das Drehmoment hängen nicht nur vom zentralen Kommando ab, sondern auch von eventuell applizierten externen Lasten. Der Äquilibrium-Punkt (ÄP) ist der Schnittpunkt zwischen der invarianten Charakteristik und der „Last-Charakteristik“. Die Last-Charakteristik ist im Falle einer isometrischen Kraft senkrecht zur X-Achse, im Falle einer isotonischen Kraft parallel dazu (s. Abbildung 4B). Wenn sich eine der beiden Kurven verlagert (Veränderung der Last und/oder des motorischen Kommandos), so verändert sich natürlich auch der Äquilibrium-Punkt. Der Äquilibrium-Punkt definiert den Gelenkwinkel, an dem sich Gelenk-Drehmoment und Lastkraft die Waage halten, d.h. im Gleichgewicht sind. Diesen Äquilibriumpunkt nimmt das System dann aufgrund seiner mechanischen Eigenschaften „automatisch“ ein. Das Äquilibrium-Punkt-Modell kann nicht nur erklären, wie neue Positionen eingenommen werden, sondern auch, wie Positionen angesichts von Störungen schnell wieder eingenommen werden. Wenn eine bestimmte Gleichgewichtsposition eingestellt wurde, in der sich die Kräfte von Agonist und Antagonist die Waage halten, dann wird eine Perturbation wie bei einer Feder durch die rückstellende Kraft ausgeglichen.

2.1.2.2 Untersuchungen zur Äquilibrium-Punkt-Theorie

Eine Voraussage des Äquilibrium-Punkt- bzw. Lambda-Modells ist, daß das motorische System nicht wissen muß, wo sich z.B. der Arm befindet, um ihn zu einer neuen Lokalisation zu bewegen. Das Kontrollsignal kodiert lediglich den Endpunkt der Bewegungen bzw. den damit korrespondierenden Äquilibrium-Punkt. Unabhängig von der Ausgangslage wird dieser anhand der

mechanischen Gelenkeigenschaften erreicht. Polit und Bizzi (1978, 1979) untersuchten Affen mit deafferentierten Vorderbeinen. Sie sollten im Dunkeln auf ein Ziel zeigen. Das Ziel wurde unsichtbar, sobald der Affe die Bewegung begann. Die abhängige Variable war die Endposition. Die Bewegungen wurden auf verschiedene Art und Weise gestört, indem zum Beispiel die initiale Position des Arms unerwartet verändert oder eine zusätzliche Last ohne Vorankündigung auf den Hebel appliziert wurde, auf dem der Arm des Affen lag. Schließlich konnte auch ein kurzer Kraftimpuls die Bewegungen des Tieres stören. Die Ergebnisse zeigen, daß die Affen auch nach der Deafferentierung immer das Ziel erreichten, egal, in welche Richtung die Störung wirkte und ob sie den Arm über das Ziel hinaus beförderte. Das gleiche Ergebnis zeigte sich auch für die anderen Störungsarten. Dabei waren die ungestörten „Baseline“-Bewegungen vor und nach der Operation identisch.

Die Ergebnisse sprechen für die Äquilibrium-Punkt-Theorie und gegen die Theorie der motorischen Programme. Das motorische Programm hätte den Arm des Affen angesichts der Störungen nur dann an das richtige Ziel bringen können, wenn Rückmeldungen vorhanden gewesen wären, die zur Aktualisierung des Programms geführt hätten. Es ist jedoch zum einen unklar, ob die Deafferentierung wirklich komplett war und ob über die Knochen geleitete Vibrationen das ZNS erreichen und als Rückmeldung dienen konnten. Desweiteren ist nicht sicher, daß man die Ergebnisse direkt auf den Menschen übertragen kann. Möglicherweise wird die Äquilibrium-Punkt-Kontrolle auch nur in dieser speziellen Aufgabe, d.h. aufgrund der Untersuchungsanordnung genutzt, nicht aber bei „normalen“ Bewegungen. Wie ist die Relevanz des Modells für die normale Bewegungskontrolle?

In einer Studie von Schmidt und McGown (1980) sollten gesunde Probanden schnelle Armflexionen in einer gegebenen Bewegungszeit durchführen. Der Arm lag auf einem beweglichen Hebel. Unerwartet wurde die Masse des Hebels vor der Bewegung erhöht oder verringert. Es sollten horizontale und vertikale Bewegungen durchgeführt werden. Bei den horizontalen Bewegungen zeigten sich folgende Ergebnisse: Der Endpunkt wurde unabhängig von der Modifikation der Lastbedingungen erreicht. Was sich jedoch veränderte, war die Bewegungszeit. Sie nahm zu, wenn die Masse erhöht wurde, und ab, wenn die Masse verringert wurde. Die Ergebnisse sind mit der Äquilibrium-Punkt Theorie vereinbar. Möglicherweise benutzten die Probanden aber auch Rückmeldungen, um die neuen Lastbedingung zu erfassen und ein neues motorisches Programm zu generieren. Um dies zu überprüfen, wurde das Experiment mit vertikalen Bewegungen wiederholt. Hier sagt die Äquilibrium-Punkt-Theorie voraus, daß der Endpunkt durch die Veränderung der Last beeinflusst werden sollte. Die zusätzliche Last verlagert den ÄP aufgrund der

Schwerkraft bei erhöhter Masse nach unten und bei verringerter Masse nach oben. Danach sollte es bei erhöhter Masse zu Unterschießen, bei verringerter Masse zu Überschießen kommen. Diese Voraussagen wurden erfüllt. Die Bewegungsgeschwindigkeit wurde ebenfalls beeinflusst: Erhöhungen der Masse führten zu einer Verlängerung der Bewegungszeit, Verringerungen der Masse zu einer Verkürzung. Auch diese Befunde sind mit der Äquilibrium-Punkt-Theorie vereinbar. Programmtheoretiker würden vorhersagen, daß die Bewegungszeit unbeeinflusst bleibt, da in dem Programm eine bestimmte Bewegungsdauer festgelegt ist.

Diese Befunde beschränken sich jedoch nur auf einfache, eindirektionale Bewegungen. Welche Ergebnisse zeigen sich bei komplizierteren Bewegungen? Um diese Frage zu beantworten, untersuchten Schmidt und McGown (1980) horizontale Bewegungen mit Umkehrpunkten, deren Dauer festgelegt war. Zusätzlich wurde, analog zum vorherigen Experiment, die Masse des Hebels unerwartet erhöht oder verringert. Die Umkehrpunkte waren näher, wenn Masse addiert wurde, und weiter, wenn Masse weggenommen wurde. Die Äquilibrium-Punkt-Theorie würde hier vorhersagen, daß die Endpunkte von der Masse unbeeinflusst blieben, wie es in dem Experiment mit einfachen horizontalen Bewegungen der Fall war. Das GMP-Modell kann die Ergebnisse erklären: Der geplante Kraft-Parameter reichte nicht aus (bei zusätzlicher Masse) oder war zu hoch (bei verringerter Masse), so daß es zu Unter- oder Überschießen der Umkehrpunkte kam.

2.1.2.3 Identifizierung von Kontrollsignalen

Bei einfachen, eingelenkigen Bewegungen wird die Äquilibrium-Punkt-Theorie also durchaus durch einige Befunde gestützt. Im Jahre 1991 entwickelten Latash und Gottlieb einen Algorithmus, der es erlaubte „virtuelle Trajektorien“ zu rekonstruieren. Diese virtuellen Trajektorien repräsentieren nach Ansicht der Autoren Zeitveränderungen in dem angenommenen Kontrollparameter λ . Aufgabe der Probanden war es, langsame und schnelle Eingelenksbewegungen durchzuführen und nicht willkürlich zu intervenieren, wenn sich die externe Kraft unerwartet veränderte.

Die Autoren bildeten für bestimmte Zeitpunkte (100ms, 200ms, 300ms, ... 800ms; gemessen ab einem bestimmten Anfangskriterium) Paare von Drehmomenten und Gelenkwinkeln von ihren Probanden. Diese Paare wurden mit Hilfe einer Regressionsgerade für jeden der 8 Zeitpunkte gefittet und die Steigung ($\text{Nm}/^\circ$) und der Schnittpunkt mit der x-Achse der Kurve ($^\circ$) für jeden Zeitpunkt bestimmt. Die virtuelle Trajektorie ergab sich aus dem Zeitverlauf der x-Achsen-Schnittpunkte, die Steifigkeit aus dem Zeitverlauf der Steigungen der Regressionsgeraden.

Die virtuelle Trajektorie wurde mit einer gemittelten Trajektorie der tatsächlichen Bewegungen verglichen und es zeigte sich folgendes Ergebnis: Bei langsamen Bewegungen folgte die gemittelte Trajektorie der virtuellen Trajektorie und es zeigte sich keine auffällige Veränderung der Gelenksteifigkeit. Bei den schnellen Bewegungen war die virtuelle Trajektorie n-förmig (s. Abbildung 5) und die Gelenksteifigkeit nahm zur Mitte der Bewegung hin zu.

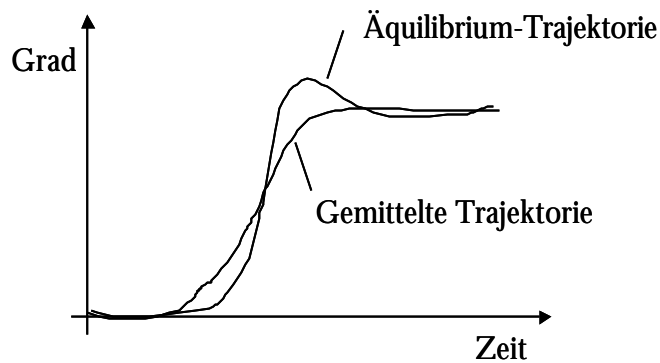


Abbildung 5: Bei schnellen Bewegungen fanden Latash und Gottlieb (1991) n-förmige virtuelle Trajektorien, die die tatsächliche Position zunächst führten, ihr dann folgten und sie schließlich wieder leicht führten.

Auch Konczak, Brommann und Kalveram (1999) entwickelten einen Algorithmus zur Identifizierung zeitabhängiger Veränderungen von Gelenksteifigkeit und virtueller Trajektorie bei Unterarmbewegungen. Er wies eine wesentlich höhere Zeitauflösung auf als der von Latash und Gottlieb (1991). Der Algorithmus beruht auf der Lösung der Modellgleichung mit Hilfe der Methode der kleinsten Quadrate. Die Modellgleichung berücksichtigt neben dem Äquilibriumpunkt und der Steifigkeit als dritten Parameter die Dämpfung¹ des Masse-Feder-Systems und erlaubt daher validere Parameterschätzungen. Die Methode erfordert, im Gegensatz zu der von Latash und Gottlieb (1991), nur einen einzigen Bewegungsdurchgang einer Person und ist auch nicht auf die Applikation einer externen Kraft angewiesen.

Parameterschätzungen aus simulierten und empirisch gewonnenen Daten (Haltebewegungen und eingelenkige Willkürbewegungen) dienten als Eingangsvariablen für die Bewegungssimulation, in der beide Arten von Bewegungen gut reproduziert werden konnten.

¹ Über die Dämpfung des Muskel-Gelenk-Systems macht das Lambda-Modell keine Aussagen. Es ist aber bekannt, daß es bei der Änderung der Muskellänge einen Widerstand gibt, der der Geschwindigkeit proportional ist, so daß antagonistische Muskelgruppen als zwei gegeneinander arbeitende, *gedämpfte* Federn aufzufassen sind. (Heuer, 1992).

Bei den Haltebewegungen war die virtuelle Trajektorie annähernd konstant, Dämpfung und Steifigkeit waren zunächst konstant und nahmen bei Bewegungsende zu. Bei schnellen Willkürbewegungen war die virtuelle Trajektorie n-förmig wie bei Latash und Gottlieb (1991), Dämpfung und Steifigkeit nahmen annähernd linear über die Bewegung hinweg zu.

Unterschiede zu Latashs Befunden zeigen sich also in der Steifigkeit, die hier am Ende der Bewegung zunahm, bei Latash jedoch in der Bewegungsmittle. Dies beruht wahrscheinlich auf Unterschieden in den verwendeten Modellen. Das Modell von Konczak et al. (1999) berücksichtigt neben Äquilibriumspunkt und Steifigkeit zusätzlich noch die Dämpfung und entspricht damit eher der Realität als das von Latash und Gottlieb (1991), in dem die Dämpfung vernachlässigt wird. Entsprechend zeigten Konczak et al. (1999), daß ihr Drei-Parameter-Modell Bewegungsdaten besser rekonstruieren konnte als ein reduziertes Modell ohne Berücksichtigung der Dämpfung. In der Studie von Latash und Gottlieb (1991) wurden die Parameter lediglich identifiziert, in der Studie von Konczak et al. (1999) wurden die Parameterschätzungen dagegen zusätzlich noch durch die Rekonstruktion der ursprünglichen Bewegungen überprüft. Es könnten noch genauere Aussagen über die Gültigkeit der Modelle gemacht werden, wenn man überprüfen würde, ob neue Bewegungen der Probanden vorhergesagt werden können.

2.1.2.4 Die Form der virtuellen Trajektorie

Innerhalb der Gruppe der Lambda-Theoretiker sind zwei Aspekte umstritten. Zum einen gibt es unterschiedliche Ansichten darüber, wie die Antagonistenaktivität kontrolliert wird (reflexiv oder zentral). Feldman (1966) vermutet, daß sich die zentrale Kontrollvariable Lambda nur am Anfang der Bewegung verändert und die Aktivität des Beugers kontrolliert. Die Antagonistenaktivität zur Abbremsung der Bewegung beruht auf den Effekten des tonischen Dehnungsreflexes: Die Dehnung des Antagonisten führt zu einer Spindelaktivierung und einer nachfolgenden Aktivierung der Alpha-Motoneurone. Latash (1994a) geht dagegen von einer unabhängigen zentralen Kontrolle von Latenz und Amplitude der Antagonistenaktivität aus.

Damit in Zusammenhang steht die Frage, ob die virtuelle Trajektorie rampenförmig ist und in der Nähe des Geschwindigkeitspeaks endet (Feldman, Adamovich & Levin, 1995) oder einen n-förmigen Verlauf hat und bis zum Ende der Bewegung andauert (Konczak et al., 1999; Latash & Gottlieb, 1991; s. Abbildung 5). Die zu der n-Form führende Rückwärts-Verlagerung der virtuellen Trajektorie ist nach Latash (1994a) notwendig, um die Antagonistenaktivität mit der zentral spezifizierten Latenz zu generieren.

Im Jahre 1994 untersuchte Latash Muster elektromyographischer Aktivität bei schnellen Willkürbewegungen unter Applikation einer trägen Last (Latash, 1994a). Die Probanden führten in zwei Serien schnelle Ellenbogenbewegungen durch. In der ersten Serie wurde bei der Hälfte der Durchgänge die Last unerwartet reduziert. In der zweiten Serie wurde keine Last appliziert. Die beiden genannten Lambda-Modelle machen folgende Voraussagen bei unerwartet veränderter Last. *Feldman-Modell*: Die Antagonisten-Latenz verändert sich, da sie durch den Bewegungsverlauf definiert ist. *Latash-Modell*: Es zeigt sich keine Veränderung der Antagonisten-Latenz, da sie zentral programmiert ist. Die Ergebnisse zeigten keine Veränderung der Antagonisten-Latenz in unerwartet entlasteten und ungestörten Durchgängen (Serie 1) und eine Abnahme der Antagonisten-Latenz bei erwarteter Entlastung (Serie 2). Die Daten stehen in Einklang mit Latashs (1994a) Version des Lambda-Modells.

In der Studie von Feldman et al. (1995) führten die Probanden ungestörte schnelle Ellenbogenflexionen durch. In zufälligen Durchgängen wirkte den Bewegungen eine Federkraft entgegen. Die Probanden erhielten keine visuelle Rückmeldung und wurden instruiert, der Störung nicht entgegenzuwirken. Die gestörten Bewegungen endeten zu einer Zeit, bei der in den ungestörten Kontrolldurchgängen die Maximalgeschwindigkeit erreicht wurde. Zudem war die Maximalgeschwindigkeit und die Bewegungsdistanz geringer als in den ungestörten Durchgängen. Da das Kontrollmuster nicht willkürlich geändert wurde („do not intervene voluntary“-Paradigma), wurde die Verlagerung des Äquilibriumpunktes, die in einer geringeren Maximalgeschwindigkeit und Bewegungsdistanz resultierte, durch die externe Last verursacht. Die reduzierte Bewegungszeit wurde als oberste Grenze für die Dauer der Äquilibriumpunkt-Verlagerung angesehen: Das System muß einerseits nach einer gewissen Transitionszeit, die durch die dynamischen Eigenschaften des Systems (Arm + externe Kraft) definiert wird, den Äquilibrium-Punkt erreichen. Andererseits kann die Zeit zur Verlagerung des Äquilibrium-Punktes nicht länger sein als die Bewegungszeit.

Nach Wegnahme der Kraft erreichten die Probanden in einer „zweiten“ Bewegung die Zielposition genauso akkurat wie in Kontrolldurchgängen ohne Kraft. Die Ergebnisse sprechen dafür, daß Verlagerungen der virtuellen Trajektorie von kurzer Dauer sind und spätestens bis zum Erreichen der Maximalgeschwindigkeit in ungestörten Durchgängen enden. Die Befunde sprechen aber auch gegen die n-Förmigkeit der virtuellen Trajektorie. Die zu der n-Form führende Rückwärts-Verlagerung dient dazu, die Antagonistenaktivität mit der zentral spezifizierten Latenz zu generieren. Die Antagonistenaktivität war aber während der ersten Bewegung (mit Last) unter-

drückt und daher scheinbar nicht „vorprogrammiert“. Erst nach Wegnahme der Kraft kam es zu einer Verringerung der Agonisten- und einer Verstärkung des Antagonisten-Aktivität.

Gribble et al. (1998) modellierten zweigelenkige Bewegungen auf der Basis des Lambda-Modells. Das verwendete Modell war sehr detailliert; es berücksichtigte mehrere Muskeln mit ihren charakteristischen Eigenschaften (Abhängigkeit der Kraft von der Muskellänge und Geschwindigkeit ihrer Änderung, graduelle Kraftentwicklung über die Zeit, passive Elastizität, längen- und geschwindigkeitsabhängige afferente Inputs), Reflexe, Kontrollsignale und die Gelenkdynamik. Sie nutzten einen Algorithmus von Gomi und Kawato (1996), um virtuelle Trajektorien aus simulierten Werten für die Steifigkeit, Dämpfung und Gelenkinematik zu berechnen. Wie bei Gomi und Kawato (1996) fanden sie n-förmige virtuelle Trajektorien, die die aktuelle Trajektorie zunächst führten und ihr gegen Bewegungsende folgten. Der Verlauf der Gelenksteifigkeit war ebenfalls nicht-monoton. Diese Trajektorien wurden aber aus Bewegungen rekonstruiert, die auf *rampenförmigen* Kontrollsignalen und konstanten Co-Kontraktionssignalen beruhten. Die Autoren simulierten auch Eingelenksbewegungen, in die sie rampenförmige Kontrollsignale und einen konstanten Co-Kontraktionsbefehl eingaben. Rekonstruktionen der virtuellen Trajektorien analog zu Latash und Gottlieb (1991) führten wieder zu n-förmigen Trajektorien. Die Autoren führen die Unterschiede in den Ergebnissen (*n-förmige* Rekonstruktionen der virtuellen Trajektorie bei Eingabe von *rampenförmigen* Kontrollsignalen in die Simulation) auf zu einfache Modelle der Kraft-Generierung bei Gomi und Kawato (1996) und Latash und Gottlieb (1991) zurück. Auch St-Onge et al. (1993) und St-Onge et al. (1997) führten Simulationen durch, die eher für rampenförmige Kontrollsignale sprechen.

2.1.3 Probleme des GMP- und Äquilibrium-Punkt-Modells

GMP-Modell. Das Modell der generalisierten motorischen Programme und die Schema-Theorie lassen einige Fragen offen. ♦ Zum einen ist unklar, wie GMPs gelernt werden. Diese Frage muß beantwortet werden, wenn man Bewegungskontrolle erklären will. Schmidt (1988) beschränkt sich darauf, die Parametrisierung schon vorhandener GMPs zu erklären. ♦ Zudem gibt es wenig *direkte* experimentelle Evidenz für die Existenz von GMPs, auch wenn der Gedanke eines generalisierten Programms mit invarianten Merkmalen und modifizierbaren Parametern durch einige Befunde indirekt gestützt wird (Hollerbach, 1978; Kelso et al., 1979; Klapp, 1981; Klapp et al., 1985; Raibert, 1977; Shapiro, 1977; Shapiro et al., 1981; Summers, 1977). ♦ Die Tatsache, daß einfache Eingelenksbewegungen ohne Kenntnis des Anfangspunktes zielgenau durchgeführt werden können (Polit & Bizzi, 1979), spricht gegen die Theorie der GMPs und für die Äquilibri-

umpunkt-Theorie. Bei komplizierteren Bewegungen (Schmidt, 1980; Schmidt & McGown, 1980) sieht es dagegen anders aus, die Äquilibriumpunkt-Theorie kann die Ergebnisse hier nicht erklären. Dies spricht für unterschiedliche Anwendungsbereiche der beiden Kontrollkonzepte. ♦ Desweiteren sind die Befunde zum Erwerb des Recall- und Recognition-Schemas mittels „Variability of Practice“-Paradigma uneinheitlich. Die Vorhersage, daß variable Übung zu einer besseren Leistung in einer Zielaufgabe führt als Übung bei nur einer Alternativaufgabe wurde nicht bestätigt. ♦ Dazu kommt, daß neurobiologische Untersuchungen weniger für die von Schmidt postulierte Trennung von Planungs- und Ausführungsprozessen als für eine parallele Informationsverarbeitung sprechen (Konczak, 1996). ♦ Schließlich wird die sensomotorische Transformation völlig ausgeklammert. Es wird nicht erklärt, wie zu sensorischen Zielen die passenden GMPs, sprich motorischen Kommandos, gefunden werden.

Äquilibrium-Punkt-Modell. Das Äquilibrium-Punkt Modell weist mehrere Schwierigkeiten auf. ♦ Zunächst einmal ist unklar, wie die virtuelle Trajektorie nun tatsächlich beschaffen ist. Ist sie n-förmig, wie Latash annimmt oder rampenförmig, wie Feldman und seine Mitarbeiter vermuten? Das verwendete Verfahren zur Rekonstruktion oder Identifizierung der Modell-Parameter sowie die Detailliertheit der verwendeten Modelle scheinen hier einen großen Einfluß zu haben. Das von Latash verwendete Verfahren ist insofern kritisch zu beurteilen, als Daten von mehreren Probanden zusammengefaßt werden müssen, um Verläufe der virtuellen Trajektorie rekonstruieren zu können. Zudem ist das Modell relativ einfach, da es nur die Parameter Äquilibriumpunkt und Steifigkeit berücksichtigt, die noch dazu nur unter Anwendung einer externen Kraft identifiziert werden können. Die Untersuchungen von Gribble et al. (1998), St-Onge et al., 1993 und St-Onge et al. (1997), die auf sehr detaillierten Modellen beruhen, sprechen für rampenförmige Kontrollsignale. ♦ Ein allgemeiner Kritikpunkt an den Untersuchungen zum Lambda-Modell ist das verwendete „Do not intervene voluntary“-Paradigma. Inwieweit es - auch gut geübten Probanden - tatsächlich möglich ist, einen motorischen Befehl angesichts von Änderungen in den externen Kraft-Bedingungen konstant zu halten, ist fraglich und nicht überprüfbar. ♦ Zudem ist unklar, wie Bewegungsziele in virtuelle Trajektorien „überführt“ werden. Diese Frage klammert Latash (1993) explizit aus:

„... there is a smart and experienced homunculus sitting at the upper level who gets proprioceptive information from the afferent sources, combines it with information from other sources, and generates relevant descending signals to the intermediate level (=spinale Strukturen, Anmerkung der Autorin) based on the task (will) and memory. ... We shall restrict ourselves to analysis of the intermediate level of signal proc-

essing in the introduced scheme of voluntary motor control; we will pretend that, on the one hand, we give up the attempt to understand how the upper level generates correct descending commands, and, on the other hand, we know how the output signals are processed by the lower level leading to joint angle and torque changes (S.3-4).“

◆ Das Lambda-Modell befaßt sich nicht mit der Frage des motorischen Lernens. Klar ist, daß sich Bewegungsmuster kinematischer und dynamischer Art beim Erlernen neuer motorischer Fähigkeiten signifikant ändern. Wie können solche Änderungen im Rahmen der Äquilibrium-Theorie erklärt werden? In Abbildung 6 sind die beiden Modelle noch einmal zusammengefaßt.

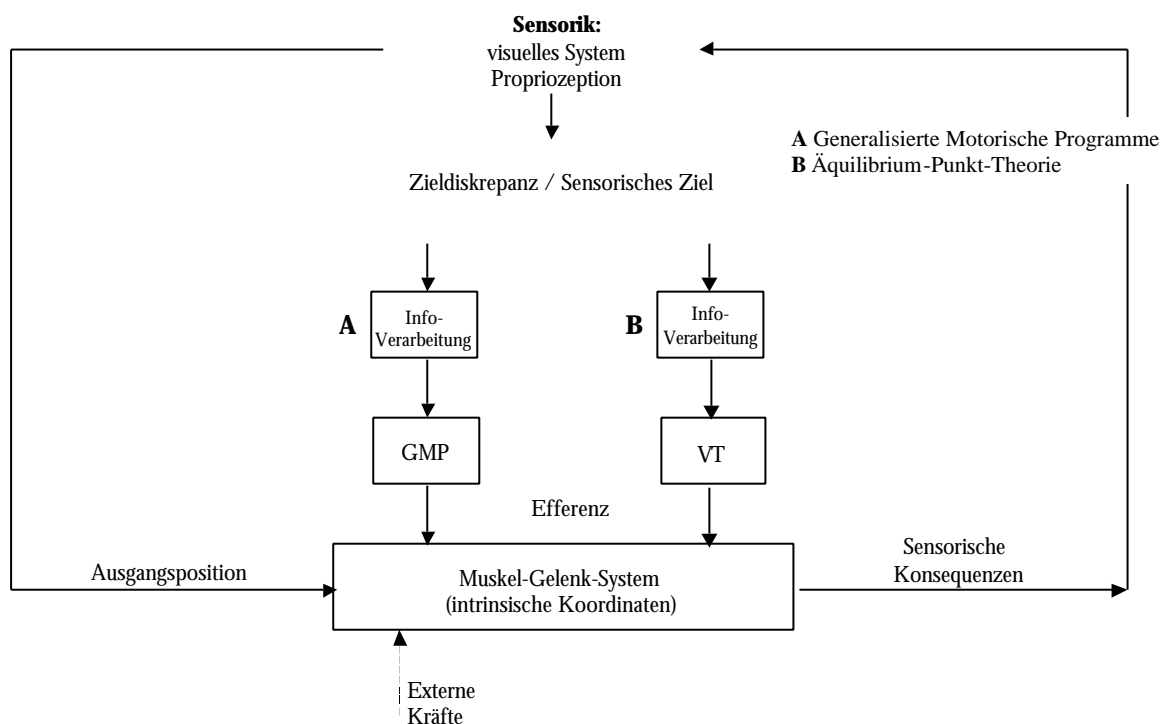


Abbildung 6: Sowohl der Ansatz der generalisierten motorischen Programme als auch das Äquilibrium-Punkt-Modell gehen von einem mehrstufigen Kontrollsystem aus. Es beinhaltet eine übergeordnete Entscheidungsinstanz, die aus der Ausgangsposition und dem gewünschten Ziel die Zieldiskrepanz bestimmt (GMP-Ansatz) bzw. das sensorische Ziel zur Verfügung stellt (ÄP-Ansatz). Dazu wird in einem nächsten Schritt das passende GMP bzw. eine virtuelle Trajektorie (VT) gewählt. Die Umsetzung erfolgt am Muskel-Gelenk-System und führt zu spezifischen sensorischen Konsequenzen, die der informationsverarbeitenden Instanz zurückgemeldet werden.

2.2 Interne Modelle

Die beiden zuvor beschriebenen Modelle befassen sich mit motorischer Kontrolle auf einer „mittleren“ Ebene - zwischen Prozessen der Informationsverarbeitung einerseits und Aktivitäten des Muskel-Gelenk-Systems andererseits. Beide Modelle weisen also mindestens drei Ebenen auf, beschränken sich in ihrer Analyse aber auf die Ausgangsvariablen der zweiten Ebene. Ein umfassenderes Modell der Bewegungskontrolle, das nun vorgestellt wird, befaßt sich mit allen drei Ebenen: Der Umsetzung von Zielen in Bewegungspläne und von Bewegungsplänen in Kraftverläufe oder Efferenzen.

2.2.1 Eigenschaften interner Modelle

In den Theorien zu internen Modellen (IM) wird eine neuronale Repräsentation der Zusammenhänge zwischen motorischen Kommandos und ihren sensorischen Konsequenzen postuliert. Dieser Zusammenhang hängt natürlich von den „inneren“ Eigenschaften des Effektororgans ab. Daher implementieren z.B. Zajac und Winters (1990) und Kalveram (1998) die Masse-Feder-Eigenschaften des Arms explizit in ein internes Modell seiner Funktionsweise. Im IM-Ansatz werden sowohl Aspekte aus Robotik, Ingenieurwissenschaft und Kybernetik als auch Vorstellungen über künstliche neuronale Netze vereint (Jordan & Rumelhart, 1992; Kalveram, 1998; Miall, Weir, Wolpert & Stein, 1993; Wolpert & Kawato, 1998; Wolpert et al., 1998). Interne Modelle bilden die „Schnittstelle“ zwischen Sensorik und Motorik: Sie ermöglichen einerseits, Bewegungsziele in Bewegungspläne und letztere in effiziente Bewegungen umzusetzen. Andererseits können anhand von internen Modellen aber auch Vorhersagen über die Effekte motorischer Kommandos gemacht und z.B. die Aktivitäten verschiedener Effektoren koordiniert werden. Im allgemeinen können zwei Arten von internen Modellen unterschieden werden: Vorwärts-Modelle und inverse Modelle (Jordan & Rumelhart, 1992; Miall et al., 1993; Wolpert et al., 1995; Wolpert & Kawato, 1998).

2.2.1.1 Arten interner Modelle

Die *inversen Modelle* invertieren den kausalen Fluß des motorischen Systems: Das Ereignis, das einen gewünschten Zustand produziert, wird aus dem aktuellen und dem Zielzustand des Arms geschätzt. Inverse Modelle können daher als Kontrollinstanz fungieren, da sie in der Lage sind, gewünschte Bewegungszustände in einem Steuer-Modus herzustellen (Jordan & Rumelhart, 1992; Kalveram, 1998; Miall & Wolpert, 1996; Wolpert & Kawato, 1998). Abbildung 7B veranschaulicht das Konzept des inversen Modells. Man unterscheidet die inverse Kinematik und die inverse Dynamik. Erstere beschreibt die Transformation von Zielkoordinaten („extrinsische Kinematik“)

zu Zielwinkeln („intrinsic Kinematik“, Kalaska, 1995), also z.B. von den räumlichen Koordinaten der Fingerspitze im Raum zur erforderlichen Folge von Ellenbogenwinkeln. Die inverse Dynamik beschreibt die Transformation von Zielwinkeln zu den erforderlichen Kräften (Kalveram, 1998) oder Efferenzen (Wolpert & Kawato, 1998). Hier wird also unterschieden zwischen der inversen Dynamik des Arms (Transformation von Zielwinkeln zu Kräften) und der inversen Dynamik des Muskels (Transformation von Kräften zu Efferenzen; Bhushan & Shadmehr, 1999). Die Durchführung visuell geleiteter Bewegungen erfordert sowohl kinematische als auch dynamische Transformationen: Zunächst werden Zielkoordinaten in Zielwinkel, danach Zielwinkel in erforderliche Kräfte oder Efferenzen transformiert.

Ein Problem der inversen Modellierung liegt in deren Uneindeutigkeit; dasselbe Resultat kann aufgrund der zahlreichen Freiheitsgrade des motorischen Systems auf sehr unterschiedliche Weise erzeugt werden. Im Gegensatz dazu findet man aber experimentell sehr stereotype Bewegungen, die z.B. durch eine Minimierung des Beschleunigungsaufwandes gekennzeichnet sind (s. Kap. 1.3.2). Ergebnisse von Adaptationsexperimenten in Kraftfeldern (Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994; Gandolfo, 1996) sprechen für solche *kinematischen* Zielfunktionen: Man plant bestimmte Bewegungstrajektorien und sucht in Abhängigkeit von den dynamischen Bedingungen motorische Kommandos, die die gewünschten Trajektorien generieren. Durch solche Zielfunktionen werden die Freiheitsgrade des Systems eingeschränkt.

Vorwärtsmodelle können ausgehend von sensorischer Information über den aktuellen Zustand des Arms sowie einer Kopie des motorischen Kommandos den nächsten Zustand - die nächste Position - des Arms schätzen. Abbildung 7A schematisiert ein solches Vorwärtsmodell. Man unterscheidet die Vorwärts-Kinematik und die Vorwärts-Dynamik (Jordan & Rumelhart, 1992; Kalveram, 1998). Die Vorwärts-Dynamik bestimmt die Transformation von Efferenzen oder Kräften in Folgen von Gelenkwinkeln, die Vorwärts-Kinematik beschreibt die Transformation von Gelenkwinkeln in Zielkoordinaten. Ist z.B. zu Beginn der Bewegung ein Gelenkwinkel gegeben und wirkt eine Efferenz auf die Muskeln, so resultiert eine Winkelfolge, die eindeutig von den Eingangsvariablen Anfangswinkel und Efferenz abhängt und zu einem bestimmten Zielpunkt führt. Vorwärtsmodelle sind also kausal. Bhushan und Shadmehr (1999) differenzieren noch genauer zwischen der Vorwärtsdynamik des Muskels (Transformation von Efferenzen zu Kräften) und der Vorwärtsdynamik des Arms (Transformation von Kräften in Folgen von Gelenkwinkeln). Schon in dem von v. Holst (1954) präsentierten Reafferenzprinzip bzw. dem Korrelationspeicher - Modell von Held (1961) werden „Vorwärtsmodelle“ sensomotorischer Transformatio-

nen beschrieben, mit deren Hilfe sensorische Konsequenzen bestimmter motorischer Handlungen geschätzt werden können.

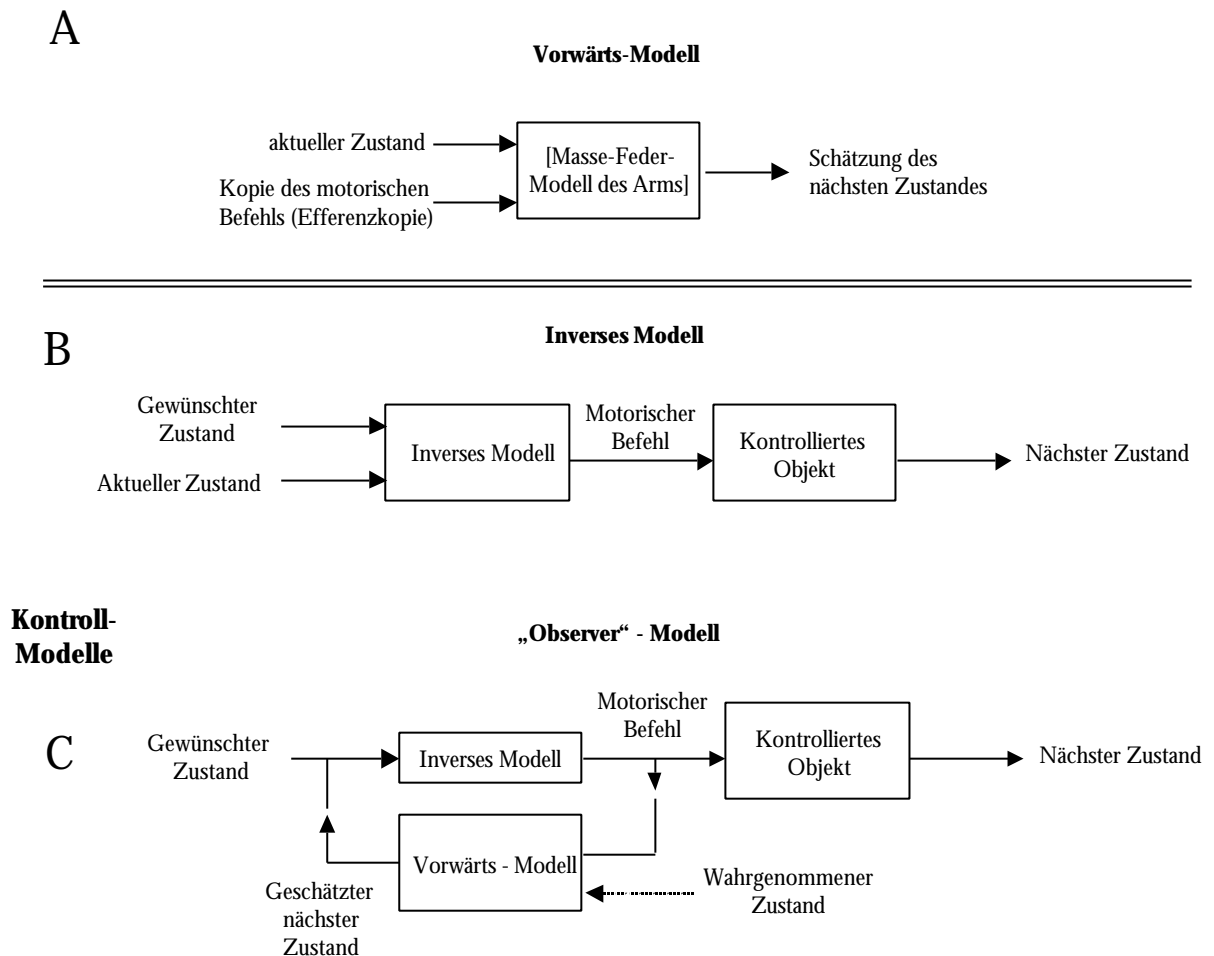


Abbildung 7: Schemazeichnung von Vorwärtsmodellen und inversen Modellen. **A:** Vorwärtsmodelle schätzen anhand von Information über den Ausgangspunkt der Bewegung und der Efferenzkopie den nächsten Zustand des kontrollierten Objektes (z.B. die nächste Armposition). **B:** Inverse Modelle dienen der Bewegungskontrolle. Sie bestimmen, ausgehend von dem gewünschten Zustand und der Ausgangsposition des Arms, den erforderlichen motorischen Befehl. **C:** Smith-Predictor-Modelle setzen Vorwärtsmodelle zur Bewegungskontrolle ein. Zusätzlich zu einem inversen Modell in Vorwärtsrichtung wird ein eindeutiges Vorwärts-Modell auf dem Rückmeldekreis implementiert. Mit dessen Hilfe können die Konsequenzen des motorischen Befehls noch vor dem Eintreffen der tatsächlichen Rückmeldung vorhergesagt werden. Dadurch erhält das System ein negatives Feedback-Signal, das zur Rückmeldung der aktuellen Position verwendet werden kann.

Aufgrund ihrer Fähigkeit, das Verhalten des kontrollierten Objektes zu simulieren und damit zukünftige Bewegungszustände vorherzusagen, sind Vorwärts-Modelle in zweifacher Hinsicht von Bedeutung. Einerseits können sie genutzt werden, um die Aktivität verschiedener Effektoren zu koordinieren, andererseits fungieren sie in den sogenannten Observer-Modellen als Teil einer neuronalen Instanz der Kontrolle von Bewegungen (Miall & Wolpert, 1996).

In den Observer-Modellen (Bhushan & Shadmehr, 1999; Miall et al., 1993; Smith, 1959) wird zusätzlich zu einem inversen Modell in Vorwärtsrichtung ein Vorwärts-Modell auf einem schnellen Rückmeldekreis implementiert (s. Abbildung 7C). Mit Hilfe des Vorwärts-Modells können die Konsequenzen des motorischen Befehls sehr schnell und noch vor dem Eintreffen der tatsächlichen Rückmeldung vorhergesagt werden. Dadurch erhält das System eine negative Rückmeldung, die als Eingangsvariable in das inverse Modell - zur Vermittlung des aktuellen Zustands - verwendet werden kann.

Diese „Zustandsrückführung“ ist auch ein zentraler Aspekt des Modells von Kalveram (1998). Seiner Ansicht nach erhält ein inverses dynamische Modell als Eingangsinformation einen Winkelbeschleunigungsplan, der von einem zentralen Mustergenerator erzeugt wird. Dieser Plan beinhaltet eine Beschleunigungs- und eine Entschleunigungsphase und führt im Idealfall einer funktionierenden inversen Dynamik zu dem gewünschten Ziel. Das inverse dynamische Modell braucht zu jedem Zeitpunkt der Bewegung Information über die Geschwindigkeit und Position des Arms, um dessen Federeigenschaften schätzen und kompensieren und einen adäquaten motorischen Befehl generieren zu können. Die dafür erforderliche propriozeptive Information steht aber aufgrund systeminhärenter Laufzeiten erst mit einiger Latenz zur Verfügung. Das inverse dynamische Modell wird daher mit Hilfe von Schätzwerten für diese Zustandsgrößen des Systems betrieben, die aus der ein- bzw. zweifachen Integration des Beschleunigungssignals gewonnen wird (Zustandsrückführung durch ein Vorwärtsmodell).

Kalverams Modell umfaßt zwei Ebenen. Auf der diskreten oder *parallelen Ebene* werden Vergleiche zwischen Ist- und Sollwerten vorgenommen: Zu Bewegungsbeginn wird die Zieldiskrepanz, d.h. die Abweichung zwischen der aktuellen und der gewünschten Position, bestimmt. Sie definiert wiederum die Amplitude des Beschleunigungsplans. Nach Ende der Bewegung wird die erreichte Position mit der gewünschten Position verglichen und der Fehler berechnet. Dieser Fehler kann dazu verwendet werden, die Amplitude des Beschleunigungsplan oder die Parameter des inversen dynamischen Modells bei der nächsten Bewegung zu modifizieren. Der Mustergenerator übernimmt also die Transformationen zwischen der parallelen und seriellen bzw. der extrinsischen und intrinsischen Repräsentationsebene, die sich in ihrer Zeitabhängigkeit unterscheiden: Zieldiskrepanz (diskret, extrinsische Kinematik) → Beschleunigungsplan (seriell, intrinsische Kinematik). Auf der *seriellen Ebene* wird der Beschleunigungsplan in erforderliche Kräfte umgesetzt (inverse Dynamik).

2.2.1.2 Adaptation interner Modelle

Interne Modelle müssen an sich ändernde dynamische Bedingungen angepaßt werden können. Viele Systemparameter, die das dynamische Verhalten des Arms bestimmen, verändern sich sowohl während der Ontogenese als auch auf einer kürzeren Zeitskala, wenn z.B. ein Objekt gehoben werden soll. Lernprozesse in internen Modellen gehen in den sogenannten konnektionistischen Ansätzen auf Erfahrungen beim Lernen künstlicher neuronaler Netze zurück (Imamizu & Shimojo, 1995). Sie werden als Analogie des repräsentierten Systems verstanden (Jordan & Rumelhart, 1992; Kalveram, 1993, 1998; Wolpert & Kawato, 1998; Wolpert et al., 1998; s. Kap. 2.2.2.1). Die wesentlichen Eigenschaften der Nervenzelle werden dazu in ein Computerprogramm implementiert. Man geht von einem Netz verbundener Einheiten aus, die Information über „Synapsen“ aufnehmen und über „Axone“ weitergeben können. Die Übertragungsrichtung (hemmend vs. erregend) und -stärke der Synapsen wird durch negative oder positive Faktoren festgelegt, mit denen die Eingangsinformation multipliziert wird. Wie beim natürlichen Neuron wird eine Einheit nur dann aktiv (d.h. sie gibt eine Zahl aus), wenn der aus mehreren gewichteten Eingaben summierte Wert eine bestimmte Schwelle überschreitet. Diese Schwellenfunktion kann verschiedene Formen annehmen (z.B. linear oder sigmoid). Die Anzahl und Komplexität der Verschaltungen in künstlichen Netzen ist natürlich bei Weitem nicht so hoch wie die im Zentralen Nervensystem (10^{11} Neurone, 10^{15} Verbindungen (Hinton, 1993)). Netzwerke aus künstlichen Neuronen können lernen, bestimmte biologische und nicht-biologische Funktionen zu simulieren, indem sich die synaptischen Übertragungsfaktoren verändern. Man unterscheidet das überwachte und das nicht-überwachte Lernen. Der Begriff „überwacht“ bezieht sich dabei auf die Tatsache, daß eine übergeordnete Instanz (ein „Lehrer“) dem Netz einen Sollwert zur Verfügung stellt, mit dem der Ausgang des Netzes verglichen wird.

Beim *überwachten Lernen* „präsentiert“ man dem Netz einige Lernbeispiele, die aus Aktivierungsmustern für die Eingabe-Einheit und den zugehörigen gewünschten Aktivierungsmustern für die Ausgabe-Einheit bestehen. Dann wird ermittelt, wie gut die tatsächliche mit der gewünschten Ausgabe übereinstimmt. Der Fehler wird an das Ausgangs-Neuron und an die vorgeschalteten Neurone „rückwärts“ durch das Netz geschickt und die Gewichte jeder Verbindung werden anhand des Fehlers so verändert, daß das Netz eine bessere Annäherung an das gewünschte Ergebnis erzielt. Die Weiterleitung des Fehlers in Rückwärts-Richtung wird durch den sog. Backpropagation-Algorithmus realisiert (Hinton, 1993). Eine synaptische Verbindung zwischen zwei Neuronen gewinnt beim *nicht-überwachten Lernen* an Stärke, wenn präsynaptische und postsynaptische Aktivierung über einen bestimmten Zeitraum zusammentreffen. Dieses sogenannte „Hebbsche Lernen“ kann als Kreuz-Korrelation aufgefaßt werden, bei der das Produkt aus den Variablen

präsynaptische und postsynaptische Aktivität über die Zeit integriert wird (Kalveram, 1999). Das Hebb'sche Lernen gilt als biologisch plausibles Prinzip der synaptischen Modifikation. Es wird auf physiologischer Ebene mit der Langzeit-Potenzierung (LTP) bzw. – depression in Verbindung gebracht (Kalveram, 1999; Pennartz, 1997). Während also beim überwachten Lernen explizit ein „Lehrer“ erforderlich ist, der dem Netz das gewünschte Ereignis für jedes Trainingsbeispiel bereitstellt, kommt Hebbsches Lernen ohne einen solchen Lehrer aus. Überwachtes Lernen kann aber - im Gegensatz zum nicht-überwachten Lernen - als zielgerichtet aufgefaßt werden.

Adaptation von inversen Modellen. Beim Erlernen inverser Modelle stehen theoretisch mindestens drei Methoden zur Verfügung. Zum einen können inverse Modelle über die *Auto-Imitation* gelernt werden (Kalveram, 1998). Hierbei wird die Verknüpfung von Ein- und Ausgangsvariablen des inversen Modells gelernt, ohne daß explizite Bewegungsziele oder Handlungsfehler erforderlich sind (nicht-überwachtes Lernen). Andererseits gibt es aber auch Autoren, die den Handlungsfehler als für den Lernprozeß fundamentale Variable ansehen (s. Abbildung 8B). Dieses *Fehler-Lernen* wird von Jordan und Rumelhart (1992) als distal überwachtes Lernen, von Kawato, Furawaka und Suzuki (1987) und Kawato und Gomi (1992b) als Lernen durch Rückmelde-Fehler bezeichnet. Die direkte inverse Modellierung ist wie die Auto-Imitation nicht zielgerichtet, gehört aber dennoch zu den überwachten Lernprozessen: Ein motorisches Kommando wird an den Effektor geschickt und löst eine Bewegung aus. Die sensorischen Konsequenzen dieser Bewegung werden an das inverse Modell geschickt, welches einen motorischen Befehl schätzt. Diese Schätzung wird mit der tatsächlichen motorische Befehl verglichen und der Fehler an das inverse Modell zurückgesandt (Jordan und Rumelhart, 1992; Kalveram, 1998).

Kalveram (1998) favorisiert die Auto-Imitation als Lernmechanismus. Mit ihrer Hilfe werden die grundlegenden Strukturen des inversen Modells gelernt, d.h. die „Verschaltungen“ des neuronalen Netzes, die das Modell repräsentieren. Er geht davon aus, daß die Dynamik und Kinematik des Arms durch ein Masse-Feder-System beschrieben wird. Dies wird durch eine Differentialgleichung mathematisch dargestellt, in die Werte für die Trägheit, Dämpfung und Steifigkeit des Gelenks eingehen. Diese Parameter müssen bei der Anwendung des inversen Modells geschätzt und in dieses eingespeist werden. Sie können, wenn das inverse Modell einmal auto-imitativ gelernt wurde, unter veränderten dynamischen Bedingungen entweder wieder durch Auto-Imitation oder durch den Handlungsfehler aktualisiert werden. Die Anwendbarkeit der Auto-Imitation wird durch Computersimulationen belegt. Ein sogenannter „blinder Lehrer“ sendet dabei ungerichtete Efferenzen aus, die einerseits Bewegungen verursachen und andererseits als Lerneingang für das inverse Modell dienen. Blind ist der Lehrer deshalb, weil er mit seinen Efferenzen kein

spezielles Ziel verfolgt. Die resultierenden Afferenzen werden ebenfalls in das inverse Modell geleitet, wo eine Verknüpfung zwischen Efferenz und Afferenz vorgenommen wird. Diese Verknüpfung ist nur dann eindeutig, wenn die Afferenz allein aus der ausgegebenen Efferenz resultiert, d.h. keine externen Störungen auf das System wirken. Sie ist zudem nicht rein assoziativ, sondern repräsentiert die Gesetzmäßigkeit, mit der der Ausgang des Modells an den Eingang geknüpft ist. Demzufolge ist auch eine Generalisierung des induktiv Gelernten möglich. Kalveram trennt strikt zwischen der Lern- und der Kannphase: Erst wenn das inverse Modell über die Auto-Imitation gelernt ist, kann es selbst zur Bewegungskontrolle verwendet werden. Solange das Modell noch nicht gelernt ist, gibt es keinen direkten Weg eine Handlung zu produzieren, die mit einem gewünschten Ergebnis korrespondiert. Dies ist nur mit Hilfe des zielgerichteten Fehler-Lernens, z.B. dem distal überwachten Lernen möglich.

Distal überwachtetes Lernen erfordert die Verknüpfung von gewünschten sensorischen Zielen zu Efferenzen, die unter Berücksichtigung der Umgebungsbedingungen zu den Zielzuständen führen. Die Information, die zum Erlernen des inversen Modells zur Verfügung steht, ist das "distale" Ergebnis in sensorischen Koordinaten. Der Handlungsfehler, d.h. die Differenz zwischen dem gewünschten und tatsächlich erreichten Zustand, liegt in exterozeptiven Koordinaten vor. Er ist nicht zum Lernen des inversen Modells geeignet, da der Lernprozeß darauf abzielt, den motorischen Befehl zu ändern. Der Fehler muß also in ein kompensatorisches motorisches Kommando übersetzt werden. Zu Beginn der Lernphase produziert ein noch inkorrektes inverses Modell zufällige Efferenzen und der größte Teil der Kontrolle wird durch eine Rückmelde-Instanz realisiert. Der Handlungsfehler wird an ein zuvor oder parallel gelerntes Vorwärtsmodell geschickt, das daraus den Fehler im motorischen Kommando berechnen kann. Je präziser das inverse Modell gelernt ist, umso geringer ist die Rolle der Rückmelde-Instanz; das System verlagert sich automatisch von Rückmelde-Kontrolle hin zu inverser Kontrolle. Jordan und Rumelhart (1992) führten Simulationsstudien durch, die für das von ihnen postulierte Modell sprechen. Das von Kawato und seinen Mitarbeitern präsentierte Rückmelde-Fehler Lernen (Kawato et al., 1987; Kawato & Gomi, 1992b, Wolpert et al., 1998) ähnelt dem distal überwachten Lernen. Es wird auch eine Rückmelde-Instanz postuliert, die den Handlungsfehler in einen Fehler im motorischen Befehl transformiert. Dieser wirkt einerseits auf das kontrollierte Objekt und wird andererseits als Trainingssignal für das inverse Modell gebraucht (s. Abbildung 8B). Auch hier wird parallel ein Vorwärtsmodell gelernt, die Fehlertransformation (Handlungsfehler – Fehler im motorischen Befehl) wird aber von dem Rückmelde-Kontroller übernommen.

Nach Ansicht Kalverams (1998) können Handlungsfehler in einer Aktualisierung der Parameter des inversen Modells (serielle Ebene), oder aber in einer Aktualisierung der Amplitude des Beschleunigungsplans (parallele Ebene) resultieren. Es ist unklar, wann welche Alternative gewählt wird. Da Untersuchungen zur Adaptation an externe Kraftfeldern nicht dafür sprechen, daß motorisches Lernen mit einer Änderung von Zieltrajektorien einhergeht (Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994; Gandolfo, 1996), scheint es unwahrscheinlich, daß Modifikationen an den Plänen vorgenommen werden. Vielmehr sprechen sie dafür, daß die Pläne beibehalten, und nur die Kräfte geändert werden, die zur Realisation der Trajektorie erforderlich sind.

Thoroughman und Shadmehr (1999) fanden elektromyographische Korrelate der Bildung eines inversen Modells. Die Probanden lernten, ein Manipulandum in einem Kraftfeld zu bewegen. Am Anfang des Trainings wurde die Komponente des Elektromyogramms, die dem Kraftfeld entgegenwirkte, mit Verzögerung generiert. Die Reaktion wurde also geregelt. Mit der Zeit trat der Peak dieser Komponente immer früher während der Bewegung auf und wurde damit gesteuert. Das ZNS nutzt möglicherweise die verspätete, reflexive Reaktion als „Schablone“ für die prädiktive Reaktion. Dies ist mit der Vorstellung vereinbar, daß der Handlungsfehler a) von einem Rückmelde-Kontroller zur Generierung kompensatorischer Efferenzen und b) zur Aktualisierung des inversen Modells genutzt wird.

Adaptation von Vorwärtsmodellen. Um ein Vorwärts-Modell angesichts kurz- oder langfristiger Veränderungen der Biomechanik des Arms aktualisieren zu können, müssen Diskrepanzen zwischen der Modellschätzung und dem tatsächliche Verhalten des Systems (=Vorhersage-Fehler) dem System wieder zugeführt werden. (Jordan & Rumelhart, 1992; Witney, Goodbody & Wolpert, 1999). Diese Fehlerinformation steht aber aufgrund von systemimmanenten Verzögerungen in der Rückmeldung von sensorischen Bewegungskonsequenzen erst mit einiger Latenz zur Verfügung. Die durch das Vorwärts-Modell gebildete Schätzung der Rückmeldung muß also solange verzögert werden, bis die tatsächliche Rückmeldung eintritt. Nur so können Diskrepanzen zwischen beiden bestimmt werden. Diese Synchronisation ist mittels eines sogenannten Verzögerungs-Modells möglich, daß die Systemlaufzeiten schätzen kann (Miall et al., 1993; Smith, 1959).

Möglicherweise werden Vorwärtsmodelle aber auch einfach dadurch gelernt, daß man die Effekte der eigenen motorischen Kommandos registriert und an das Modell zurückmeldet. Dadurch wird die Ausgangsvariable (sensorische Effekte) mit der Eingangsvariable (motorische Kommandos) verknüpft (Kalveram, 1998). Es findet kein Vergleich zwischen dem erwarteten und dem tatsächlichen Ergebnis statt. Auch bei den Vorwärtsmodellen kann man also überwachte und nicht-überwachte Lernmechanismen unterscheiden. Beim überwachten Lernen tritt an die Stelle des

Handlungsfehlers der Vorhersagefehler, beim nicht-überwachten Lernen gibt es prinzipiell keine Unterschiede zwischen inversem und Vorwärtsmodell: Gelernt werden Verknüpfungen zwischen ausgesendeten Efferenzen und resultierenden Reafferenzen. Die Lernmechanismen sind in Abbildung 8A veranschaulicht.

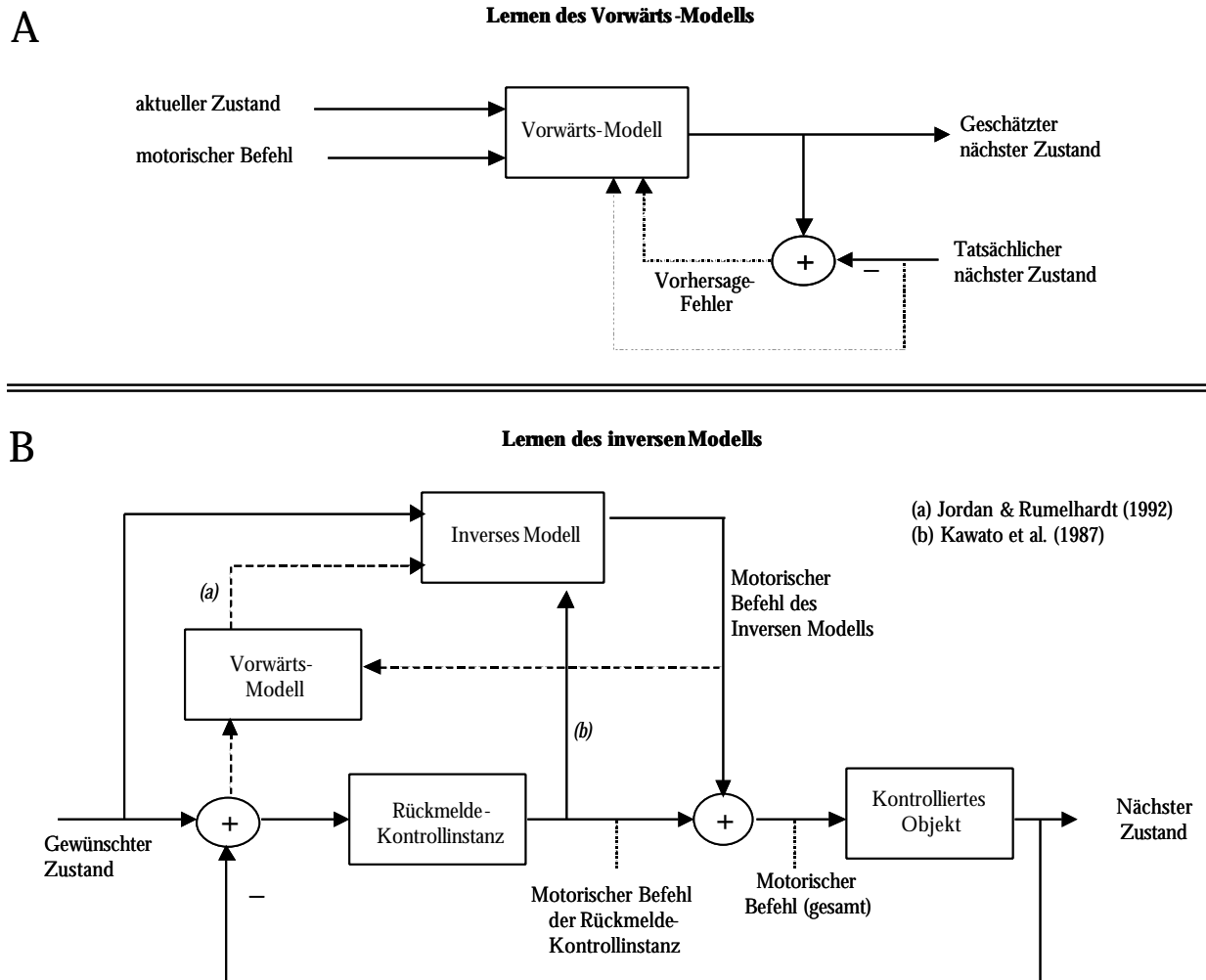


Abbildung 8: Lernmechanismen von Vorwärts- und inversen Modellen **A: Fehlerlernen.** Fehler in der internen Simulation (= Vorhersage-Fehler) werden dem System wieder zugeführt. **Auto-Imitation.** Die Effekte der eigenen motorischen Kommandos werden registriert und diese Ausgangsvariablen mit der Eingangsvariable (motorisches Kommando) verknüpft. **B: Distal überwachtes Lernen.** In der frühen Lernphase produziert ein noch inkorrekt inverse Modell zufällige Efferenzen; der größte Teil der Kontrolle wird durch eine Fehlerkorrigierende Rückmelde-Kontrollinstanz realisiert. Das Vorwärtsmodell bestimmt den Fehler im motorischen Kommando und trainiert das inverse Modell, der Vorhersage-Fehler wird zum Lernen des Vorwärts-Modells genutzt (nicht abgebildet). Je besser das inverse Modell gelernt ist umso geringer die Rolle der Rückmelde-Kontrollinstanz. **Rückmelde-Fehler Lernen.** Die Rückmelde-Kontrollinstanz transformiert den Handlungsfehler in einen Fehler im motorischen Befehl. Dieser wirkt einerseits auf das kontrollierte Objekt und wird andererseits als Trainingssignal für das inverse Modell gebraucht

Modell-Lernen im Cerebellum. Nach Ansicht von Wolpert und Kawato (1998) und Wolpert et al. (1998) sind inverse Modelle im Cerebellum lokalisiert. Die Zieltrajektorien sowie sensorische Information über den aktuellen Zustand des kontrollierten Systems gelangen über Moosfasern und Parallelfasern in den cerebellären Cortex. Diese Input-Information resultiert in sogenannten „simple spikes“, die den motorischen Befehl repräsentieren. Handlungsfehler werden durch die Rückmelde-Kontrollinstanz in Fehler im motorischen Kommando transformiert und gelangen über Kletterfasern in das inverse Modell. Die Purkinjezellen generieren daraufhin „komplexe Spikes“. Die Rückmelde-Kontrollinstanz ist in prämotorischen Strukturen, z.B. im Rückenmark oder Hirnstamm lokalisiert. Im Falle von Augenfolgebewegungen wird der motorische Fehler in der inferioren Olive ermittelt, die ihrerseits u.a. Information aus dem accessorischen optischen System und dem Prätektum erhält. Dieses „Cerebellar Feedback Error Learning-Modell“ wird direkt durch neurophysiologische Studien im Cerebellum des Affen bei Augenfolgebewegungen gestützt (Gomi et al., 1998; Kobayashi et al., 1998). Jüngere physiologische Studien und Experimente mit bildgebenden Verfahren liefern weitere Hinweise für die Existenz des CBFEL-Modell, u.a. für visuell geleitete Armbewegungen (Imamizu, 1997; Kitazawa, Kimura & Yin, 1998). Es gibt auch Hinweise für *Vorwärtsmodelle* im Cerebellum. Experimentelle Untersuchungen zur Prädiktionsfunktion von Vorwärtsmodellen zeigen eine Beeinträchtigung von cerebellären Patienten im Vergleich zu gesunden Kontrollen (Timmann et al., 2000; Vercher & Gauthier, 1988).

2.2.1.3 Modularität und Kopplung von internen Modellen.

Der „modulare Ansatz“ (Wolpert & Kawato, 1998; Wolpert et al., 1998) nimmt an, daß ein Controller in der Lage sein muß, angemessene motorische Kommandos in unterschiedlichsten Kontexten zu generieren. Wenn es nur ein Modell für alle Kontexte gäbe, so wären die resultierenden Handlungsfehler groß und das Modell müßte sehr oft adaptiert werden. Die Autoren nehmen an, daß mehrere Controller nebeneinander existieren und jeder für einen anderen Kontext verantwortlich ist. Diese Sichtweise hat mehrere Vorteile. Zum einen kann man ein Modell adaptieren, ohne ein anderes zu beeinflussen. Zum anderen kann man vorhandene Modelle zu neuen kombinieren, so daß Bewegungen in einer Vielzahl von Kontexten möglich sind. Für den modularen Ansatz spricht die Beobachtung, daß *D*adaptation, genauso wie *R*adaptation schneller ist als *A*daptation. Dies wird damit erklärt, daß einfach zwischen Modellen gewechselt, und nicht neu gelernt werden muß. Damit in Einklang steht die in Kapitel 1.4 beschriebene Beobachtung, daß man Bewegungen in zwei verschiedenen Kraftfeldern durchführen kann, wenn die Pause zwischen dem Lernen der beiden Felder groß genug ist.

Jedes inverse Modell ist mit einem Vorwärtsmodell gekoppelt, das die Konsequenzen der Bewegung vorhersagen kann. Wenn die Vorhersagen des Vorwärtsmodells gut sind, erhält das korrespondierende inverse Modell den Hauptanteil am Fehler-Signal. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein bestimmtes Vorwärtsmodell den gegenwärtigen Kontext repräsentiert, wird aus dem Vorhersagefehler bestimmt. Je kleiner der Fehler ist, umso größer die Verantwortlichkeit des Modells. Das Vorwärtsmodell kann allerdings erst zur Verantwortlichkeitsschätzung genutzt werden, wenn die Resultate der Bewegung bekannt sind. Der „Verantwortlichkeits-Prädiktor“ schätzt die Verantwortlichkeit daher *vor* der Bewegung anhand von sensorischer Kontextinformation. Die vorherige Schätzung des Prädiktors wird mit der Schätzung des Vorwärtsmodells verrechnet und dient als Lerneingang für den Prädiktor. Die Vorwärtsmodelle mit hoher Verantwortlichkeit (kleinem Vorhersagefehler) erhalten proportional mehr Fehlerinformation als Module mit geringer Verantwortlichkeit. Auf diese Weise sind das inverse Modell und das Vorwärtsmodell beim Lernen eng gekoppelt.

2.2.2 Befunde

2.2.2.1 Experimentelle Evidenz für interne Modelle

Adaptationsstudien. Experimentelle Evidenz für inverse dynamische Modelle liefern Studien zur Adaptation an externe Kraftfelder (z.B. Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994; Gandolfo et al., 1996; Conditt, Gandolfo & Mussa-Ivaldi, 1997). Die Probanden der Studie von Shadmehr und Mussa-Ivaldi (1994) sollten Zielbewegungen in einem geschwindigkeitsabhängigen Kraftfeld durchführen. Die Bewegungen der Probanden waren anfänglich verzerrt im Vergleich zu den Bewegungen ohne Kraftfeld (Baseline-Bedingung), mit der Zeit wurden sie den Baseline-Bewegungen aber immer ähnlicher. Die Wiederherstellung der ursprünglichen Leistung spricht für einen motorischen Adaptationsprozeß: Zu demselben Bewegungsplan werden andere motorische Befehle generiert als am Anfang des Adaptationsprozesses. Die Autoren analysierten auch die Reaktionen auf die Wegnahme des Kraftfeldes nach der Trainingsphase. Die resultierenden Trajektorien stellten Spiegelbilder der anfänglichen Adaptations-Trajektorien dar (Nacheffekte). Das heißt die Probanden machten Fehler in entgegengesetzter Richtung. Dies spricht dafür, daß der motorische Kontroller in der Übungsphase ein Modell des Kraftfeldes gebildet hat, das das ZNS nutzt, um die – nun nicht mehr vorhandenen - Kräfte vorherzusagen und zu kompensieren. Zu analogen Ergebnissen kamen Gandolfo et al. (1996) und Conditt et al. (1997), die Adaptationsprozesse bei anderen Arten von Armbewegungen untersuchten.

Es gibt meines Wissens keine Studie, die die Adaptation von Vorwärtsmodellen in ähnlich direkter Weise untersucht, wie es gerade für die inversen Modellen dargestellt wurde. Das heißt es gibt keine Untersuchungen, in denen Probanden lernen sollen, die eigenen Bewegungskonsequenzen (z.B. die Endposition der Bewegung) unter veränderten dynamischen Bedingungen zu schätzen. Es gibt aber dennoch einige Befunde, die für die Existenz von Vorwärtsmodellen sprechen. In einer Studie von Flanagan und Wing (1993) sollten die Probanden horizontale und vertikale Bewegungen in unterschiedlichen Geschwindigkeiten durchführen und dabei einen Gegenstand halten. Die Lastkraft variierte mit der Bewegung aufgrund von Trägheit und Schwerkraft. Die Ergebnisse zeigen, daß die Griffkraft synchron mit der Lastkraft moduliert wurde: Sie trat zeitgleich mit der maximalen Lastkraft auf. Reflexive Veränderungen der Griffkraft in Reaktion auf *unerwartete* Laständerungen treten dagegen verzögert (60-90ms) auf (Johansson & Westling, 1987). Auch Flanagan und Wing (1997) zeigten, daß die Griffkraft beim Halten von Objekten während einfacher Armbewegungen an verschiedene Arten von Lasten (träge, viskos und elastisch) angepaßt wurde, so daß beide Kräfte parallel fluktuierten. Die Kommandos für die Griffkraft waren nicht an die Befehle für die Armbewegungen gekoppelt (Zunahme der Griffkraft beim Anheben, dann konstante Griffkraft und Absinken am Ende der Bewegung). Es scheint eher so zu sein, daß bei der Durchführung der Armbewegungen die Variation der Lastkraft antizipiert und die Griffkraft ohne Verzögerung an die Lastkraft angepaßt wurde. Analoge Ergebnisse liefern Studien zur zeitlichen Koordination von Auge- und Handbewegungen bei Affen (Vercher & Gauthier, 1988) und Menschen (Vercher & Gauthier, 1992) bei selbstbewegten Zielen. Die Trajektorie des Arms wird vorhergesagt, so daß das Ziel mit den Augen akkurat verfolgt werden kann.

Generalisierungsstudien. Die Repräsentation interner Modelle kann auf einem Kontinuum von strukturiert nach tabellarisch beschrieben werden (Imamizu, Uno & Kawato, 1995). Eine *strukturierte Repräsentation* beinhaltet ein idealisiertes, physikalisches Strukturmodell des motorischen Apparates. Sie wird durch mathematische Funktionen beschrieben, welche mit Hilfe bestimmter physikalischer Parameter (Länge der Gliedmaßen, Winkelposition etc.) spezifiziert werden müssen. Die mathematische Struktur wird aus einer Reihe von Beispielen abstrahiert, d.h. gelernt wird nicht eine spezielle Bewegung, sondern die Fähigkeit zur Generalisierung (ähnlich, wie es in der Schema-Theorie von Schmidt (1988) beschrieben wird). Strukturierte Repräsentationen erlauben globale Generalisierung über den gesamten Arbeitsbereich. *Tabellarische Repräsentationen* (look-up-tables, Atkeson, 1989) kommen ohne analytische Beschreibung des motorischen Apparates aus. Input-Output Verknüpfungen sind in einer Tabelle abgelegt, aus der sie bei Bedarf abgelesen werden können. Im Falle inverser Modelle umfassen die Input-Koordinaten die gewünschten Ziele, die Output-Koordinaten die gewünschten Winkeltrajektorien oder Drehmo-

mentverläufe bzw. Efferenzen. Tabellarische Repräsentationen arbeiten ohne computationalen Verzögerungen, Input-Output-Tabellen können aber sehr groß werden und erlauben keine Generalisierung. Die *konnektionistische Repräsentation* ist zwischen den beiden Extremen strukturierter und tabellarischer Repräsentation angesiedelt und beruht auf neuronalen Netzen. Die Struktur des motorischen Systems ist implizit in der Struktur und den synaptischen Gewichten des Netzes enthalten. Die zu verändernden Parameter sind hier die synaptischen Gewichte, die jedoch nicht mit bestimmten physikalischen Parametern korrespondieren. Konnektionistische Repräsentationen erlauben lokale Generalisierung. Es gibt natürlich auch Mischformen der Repräsentation. In dem Modell von Kalveram (1998) wird die Physik des Arms durch eine Differentialgleichung beschrieben, in die u.a. die Feder-Parameter Reibung, Steifigkeit und Äquilibrium-Position eingehen. Die mathematische Struktur wird durch ein neuronales Netz wiedergegeben, das durch die Auto-Imitation gelernt wird. Die Parameter können über den Handlungsfehler an die Umweltbedingungen angepaßt werden.

Stellen interne Modelle nun tatsächlich strukturierte Repräsentationen der Dynamik und Kinematik des motorischen Systems dar oder sind sie lediglich Ausdruck einer assoziativen Verknüpfung zwischen sensorischen und motorischen Koordinaten, die in einer Tabelle abgelegt sind? Eine Reihe von „Generalisierungs“-Studien befaßte sich mit dieser für den Modellgedanken kritischen Frage. Shadmehr und Mussa-Ivaldi (1994) fanden Nacheffekte in Arbeitsbereichen, in denen sich die Probanden in der Adaptationsphase nicht bewegt hatten. Das anfänglich erworbene Modell wurde nicht nur auf den Adaptationsbereich angewendet, sondern auch auf angrenzende Bereiche. Diese Nacheffekte bei neuen Bewegungen sprechen für den Transfer des Gelernten und damit für Generalisierung. Adaptation beruhte also nicht auf look-up-tables, in denen lediglich Paare von sensorischen Konsequenzen und motorischen Kommandos in Form einer „Tabelle“ abgelegt sind, sondern tatsächlich auf einem internen Modell der Effektdynamik und -kinematik.

Gandolfo et al. (1996) untersuchten ebenfalls Adaptationsprozesse in externen Kraftfeldern. Sie zeigten analog zu Shadmehr und Mussa-Ivaldi (1994), daß die Fähigkeit zur Kompensation externer Kräfte nicht auf räumliche Lokalisationen beschränkt ist, an denen die Kraftfelder zuvor erfahren wurden. Die Probanden waren auch in der Lage, Kräfte in benachbarten Arbeitsbereichen zu kompensieren. Die Adaptation nahm aber kontinuierlich und schnell mit zunehmender Distanz vom ursprünglichen Arbeitsbereich ab. Dies spricht für ein *lokales* Modell, das einen bestimmten, eingegrenzten Arbeitsbereich abdeckt. Lokale Generalisierung visuomotorischen Lernens fand sich auch in einer Studie von Imamizu et al., 1995, die Zielbewegungen unter verän-

derter visueller Rückmeldung untersuchten. Lokale Modelle sind mit den Überlegungen zu multiplen (kontextspezifischen) internen Modellen vereinbar (s.o.).

Eine weitere Alternative zum lokalen Modell-Lernen ist das Lernen zeitlicher Sequenzen von Kräften entlang einer Trajektorie („Rote-Learning“). In einer Studie von Conditt et al. (1997) generalisierte das Lernen von Bewegungen in externen Kraftfeldern über *verschiedene Arten von Bewegungen*, die jedoch *dieselben Regionen des externen Kraftfeldes* besuchten. Dieses Ergebnis spricht gegen „Rote-learning“.

Es gibt meines Wissens keine Studien zur Generalisierbarkeit von Vorwärtsmodellen. Wenn man lernt, Endpositionen in einem Arbeitsbereich zu schätzen, kann man dann auch in angrenzenden Bereichen besser schätzen? Sind Vorwärtsmodelle also tatsächlich Modelle der Effektdynamik und -kinematik? Diese Frage ist bislang nicht geklärt.

Einfluß des Lernmechanismus. Welche der beiden vorgestellten Arten der Lernens - Auto-Imitation oder Fehler-Lernen - wird bei der Adaptation interner Modelle angewendet? Diese Frage wurde meines Wissens bisher weder für inverse noch für Vorwärtsmodell geklärt. Alltagsbeobachtungen legen die Vermutung nahe, daß Erwachsene eher das zielgerichtete Fehler-Lernen nutzen. Die Vorstellung eines blinden Lehrers, der ungerichtete Bewegungen produziert und dabei interne Modelle trainiert, läßt sich eher auf das erstmalige Erlernen von internen Modellen in der Ontogenese anwenden. In der Regel scheint bei Erwachsenen eine Vorstellung davon zu existieren, welche Bewegung in etwa produziert werden soll bzw. welche sensorischen Konsequenzen bei bestimmten Efferenzen zu erwarten sind. Solange ein internes Modell noch nicht gelernt ist, gibt es bei der Auto-Imitation jedoch keine Möglichkeit, eine Handlung zielgerichtet auszuführen bzw. die zu erwartenden sensorischen Konsequenzen zu schätzen. Es ist anzunehmen, daß Menschen in unbekanntem Situationen ein Modell anwenden, von dem sie glauben, daß es in der gegebenen Situation am ehesten paßt und dieses Modell dann anhand des Fehlers aktualisieren. Dafür spricht die Untersuchung zu inversen Modellen von Thoroughman und Shadmehr (1999), die zeigte, daß das ZNS die verspätete, reflexive Reaktion auf das Aufschalten eines Kraftfeldes als „Schablone“ für die prädiktive Reaktion nutzt. Dies ist mit der Vorstellung vereinbar, daß der Handlungsfehler von einem Rückmelde-Kontroller zur Generierung kompensatorischer Efferenzen und zur Aktualisierung des inversen Modells genutzt wird.

2.2.2.2 Der Einfluß des sensorischen Kanals

Interne Modelle sind vor, während und nach der Bewegung auf sensorische Information angewiesen, die den Organismus über Ausgangspunkt, Verlauf und Ergebnis der Bewegung in

Kenntnis setzt. Sensorische Information wird aber mit Verzögerung zurückgemeldet. Dies ist v.a. während der Bewegung problematisch, hier kann die sensorische Rückmeldung jedoch durch die Schätzungen eines Vorwärtsmodell (schnelle Zustandsrückführung im Sinne eines Observer-Modells) ersetzt werden. Zwei Arten von sensorischer Information scheinen im Zusammenhang mit Armbewegungen besonders von Bedeutung zu sein: Visuelle und propriozeptive Information. Das visuelle System liefert Information über die Umwelt, auf die die Bewegungen bezogen sind, aber – je nach Situation - auch über die Stellung der Gelenke des Arms zueinander („Exteropropriozeption“) und in Relation zur Umgebung. Die Propriozeption registriert nur die Gelenkstellung des Arms. Was ist über den Einfluß dieser beiden sensorischen Kanäle in Bezug auf interne Modelle bekannt?

Visuelle Information. Buneo, Boline, Soechting und Poppele (1995) untersuchten mit Hilfe von Computersimulationen mögliche Ursachen von spezifischen Fehlern in den Armbewegungen deafferentierter Patienten. Das Fehlermuster wurde durch eine Simulation mit einem unpräzisen inversen Modell reproduziert, das durch eine zufällige Variabilität in der Generierung der Gelenkdrehmomente gekennzeichnet war. Ghez und Sainburg (1995) verglichen die Leistung von gesunden Kontrollpersonen mit denen deafferentierter Patienten. Die Probanden sollten Bewegungen mit Richtungswechseln in einer Ebene und ohne visuelles Feedback während der Bewegung durchführen. Die Patienten machten bestimmte Fehler, die darauf hindeuteten, daß sie die bei der Bewegung entstehenden interagierenden Gelenkdrehmomente nicht kompensieren konnten. Die Fehler reduzierten sich nach einer Übungsphase mit visuellem Feedback. Die genannten Studien legen die Vermutung nahe, daß die Probleme deafferentierter Patienten bei der Bewegungsproduktion aus einer fehlerhaften Drehmomentproduktion resultieren. Visuelle Exteropropriozeption kann bei der Bildung eines inversen Modells zur Schätzung des Gelenkdrehmoments scheinbar fehlerhafte oder nicht vorhandene propriozeptive Information ersetzen.

Es ist unklar, welchen Einfluß kontinuierliche visuelle Rückmeldung während der Bewegung bei intakter Propriozeption hat. Eine Studie von Jansen-Osmann, Beirle, Richter, Konczak und Kalveram (eingereicht) spricht dafür, daß gesunde Erwachsene nicht auf visuelle Rückmeldung während der Bewegungen angewiesen sind. Teilweise Rückmeldung über den Bewegungsanfangs- und Endpunkt führte nicht zu ungenaueren Bewegungen als kontinuierliche visueller Rückmeldung über die Position des Arms. Im Gegensatz dazu zeigten Spijkers und Spellerberg (1995), daß sich die Zielgenauigkeit mit dem Prozentsatz visueller Rückmeldung über Arm- und Zielposition verringerte. Das heißt je kürzer die Zeitdauer, über die visuelle Rückmeldung gegeben war, umso ungenauer waren die Bewegungen. Dies galt sowohl für die Variation der Rückmeldung am

Anfang der Bewegung als auch am Ende. Connolly und Goodale (1999) fanden verlängerte Bewegungszeiten unter der Bedingung fehlender visueller Rückmeldung über den sich bewegenden Arm. Unterschiede in den Ergebnissen der zitierten Studien beruhen vermutlich auf der Art der untersuchten Aufgaben. Die Probanden der Studie von Spijkers sollten in einer vorgegebenen Bewegungszeit das Ziel erreichen und sahen in den Phasen ohne visuelle Rückmeldung auch das Ziel nicht. In der Studie von Connolly und Goodale wurden Greifbewegungen untersucht. Festzuhalten bleibt, daß visuelle Information über den Bewegungsverlauf zwar wichtig, aber nicht unentbehrlich zu sein scheint, sofern Propriozeption gegeben ist. Bei relativ einfachen Bewegungen ohne Zeitvorgaben und kontinuierlich sichtbarem Ziel, wie sie von Jansen-Osmann et al. untersucht wurden, scheint die Rolle kontinuierlicher visueller Rückmeldung noch geringer zu sein.

Propriozeption. Welchen Einfluß hat die Propriozeption bei der Vorhersage des Bewegungsverlaufs? Blakemore, Goodbody und Wolpert (1998) zeigten, daß die Vorhersage der Konsequenzen eigener Handlungen nicht allein anhand der Efferenzkopie möglich ist. Eine Hand hielt ein Objekt, dessen Lastkraft durch die Aktivität der anderen Hand oder durch einen Roboter verändert wurde. Die Griffkraft war höher und trat erst mit einiger Verzögerung auf, wenn die Lastkraft extern durch den Roboter verursacht wurde. Sie war geringer und wurde ohne Verzögerung mit der Lastkraft moduliert, wenn die Lastkraft selbst produziert wurde. Wenn die nicht-haltende Hand die Last indirekt über einen Joystick generierte, war das Ergebnis analog zu der Bedingung mit externer Kraftproduktion. Präzise prädiktive Griffkraft-Modulationen der haltenden Hand waren also abhängig von sensorischer Rückmeldung der modifizierenden Hand, d.h. einer Kraft-Rückmeldung, die gleich groß war wie die, die auf die haltende Hand wirkte, nur in entgegengesetzter Richtung.

In einer späteren Studie zeigten Blakemore, Frith und Wolpert (1999), daß selbst produzierte Bewegungen (taktile Stimulation der Handinnenfläche durch einen Roboter, der von der Versuchsperson selbst kontrolliert wurde) zu einer geringeren taktilen Empfindung führte als fremdverursachte Stimulation. Eine notwendige Voraussetzung für diesen Effekt war, daß der taktile Stimulus und der ihn verursachende motorische Befehl zeitlich und räumlich korrespondierten. Das Ausmaß der Abschwächung der Empfindung war proportional zum Fehler zwischen dem vorhergesagten und dem tatsächlichen sensorischen Feedback. Dieser Effekt ist schon seit langem unter dem Begriff „Reafferenzprinzip“ bekannt. Afferenzen, die eigenverursacht sind, werden mithilfe der Efferenzkopie „gelöscht“, um Fremdanteile an der Afferenz herauszufiltern (von

von Holst & Mittelstaedt, 1950). Eine solche Auslöschung der Reafferenz findet scheinbar nicht statt, wenn keine zeitlich-räumliche Kongruenz zwischen Efferenz und Reafferenz besteht.

Witney et al. (1999) untersuchten, wie ein internes Vorwärtsmodell die zeitlichen Konsequenzen eines motorischen Kommandos lernt. Sie verwendeten den gleichen Versuchsaufbau wie Blakemore et al. (1998). In der Hauptphase des Versuchs wurden zeitliche Verzögerungen zwischen den Manipulationen der einen Hand und den Effekten dieser Handlung auf das Objekt in der anderen Hand appliziert (250ms). Eine anfängliche reaktive, verzögerte Griff-Kraft-Anpassung ging über in eine angemessene antizipatorische Griff-Kraft-Modulation. Es zeigte sich jedoch keine prädiktive Modulation, wenn die Objektbewegungen nicht durch den Probanden, sondern durch einen Roboter pseudorandomisiert (im Mittel alle 2,5s) verursacht wurden. Die Anpassung der Griffkraft an die Lastkraft war in dieser Bedingung auch dann verzögert, wenn die Lastkraft 550ms früher durch einen Ton angekündigt wurde. Im Prinzip wurden also die Bedingungen „eigenverursacht – vorhersagbar“, „fremdverursacht – vorhersagbar (Ton)“ und „fremdverursacht – nicht vorhersagbar“ realisiert und nur in der ersten Bedingung konnte eine prädiktive Modulation der Griffkraft beobachtet werden.

Im Gegensatz zu Witney et al. (1999) zeigten Timmann et al. (2000), daß fremdverursachte, vorhersagbare kurze Störungen (140ms) einer Armposition schneller kompensiert werden konnten als fremdverursachte, *un*vorhersagbare, kurze Störungen, die in längere Störungen (1400ms) eingebettet waren. In der vorhersagbaren Bedingung konnten antagonistische Muskeln zur Abbremsung der Bewegung wesentlich früher („prädiktiv“) aktiviert werden. Bei den unvorhersagbaren Störungen beruhte die Kompensation auf länger dauernden Rückmeldeprozessen. Die Probanden erwarteten eine lange Störung, die keine Bremsaktivität erforderte und waren nicht auf eine frühe Bremsaktivität eingestellt. Die Unterschiede in der Reaktion auf vorhersagbare, externe Kraftveränderungen in dieser Studie und der von Witney et al. (1999) liegen möglicherweise in der Modalität des Triggers: In der Studie von Witney et al. (1999) wurde die Greifaktivität durch ein akustisches Signal getriggert, bei Timmann et al. (2000) durch Muskeldehnung. Im ersten Fall liegt der Trigger im Effektororgan (Muskeln des Arms), im zweiten Fall nicht.

Die Prädiktion (Zustandsrückführung durch das Vorwärtsmodell) wird bei selbstverursachten Bewegungen oder Stimulationen also langfristig scheinbar nur dann „genutzt“, wenn sie mit der darauffolgenden tatsächlichen propriozeptiven Rückmeldung konsistent ist (Blakemore et al., 1998; Blakemore et al., 1999; Witney et al., 1999). Entsprechend können die eigenen Bewegungen nur dann mit vorhersagbaren externen Kräften koordiniert werden, wenn diese auf das Effektororgan wirken, also propriozeptiv erfaßt werden (Timmann et al., 2000). Die oben beschriebene

nen Schwierigkeiten der deafferentierten Patienten liegen möglicherweise darin begründet, daß die Patienten die Prädiktion durch das Vorwärtsmodell nicht mit der tatsächlichen propriozeptiven Rückmeldung abgleichen können. Demzufolge steht ihnen aber auch kein präzises Vorwärtsmodell zur Verfügung, mit deren vorhergesagter propriozeptiver Rückmeldung sie das inverse Modell korrekt anwenden könnten.

Visuelle Information über den Ausgangspunkt der Bewegung. Während der Bewegung ist visuelle Rückmeldung also scheinbar nur dann zwingend erforderlich, wenn keine propriozeptive Information gegeben ist, mit der die Zustandsrückführung überprüft werden kann. Nach der Bewegung liefert das visuelle System wichtige Information über den Handlungsfehler, d.h. den Erfolg der Bewegung in Bezug auf das extrinsische Ziel (Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994; Kalveram, 1998; Jansen-Osmann et al., eingereicht). Welchen Einfluß hat visuelle Information über die Anfangsposition, also *vor* der Bewegung? Sie definiert zusammen mit dem Bewegungsziel bei inversen Modellen den Bewegungsplan. Daher ist anzunehmen, daß die Bewegungsteuerung umso besser ist, je genauer die Zieldiskrepanz und damit der Plan spezifiziert ist. In entsprechender Weise zeigte die Untersuchung von Jansen-Osmann et al. (eingereicht), daß Erwachsene auf visuelle Rückmeldung der Ausgangsposition und des Handlungsfehlers angewiesen waren, um zielgerichtete Armbewegungen zu lernen. Vindras, Desmurget, Prablanc und Viviani (1998) zeigten, daß Fehler bei Zeigebewegungen auf einer inkorrekten Schätzung der Ausgangsposition der Bewegung beruhten. Die Fehler verringerten sich unter visueller Rückmeldung. Die Ergebnisse sprechen nach Ansicht der Autoren dafür, daß die Bewegungen vektoriell geplant wurden, daß heißt bezogen auf ihre Distanz und Richtung vom Ausgangspunkt (im Gegensatz zu Endpunkt-Kontrolle, s. Kap.2.1.2). Psychophysische Befunde sprechen dafür, daß eine visuo-propriozeptive, multimodale Repräsentation eine bessere Lokalisation der Hand ermöglicht als propriozeptive oder visuelle Information allein (Desmurget, Rossetti, Prablanc, Stelmach & Jeannerod, 1995; Rossetti, Desmurget, Prablanc, 1995; van Beers, Sittig und Denier van der Gon, 1996). Bei den Vorwärtsmodellen beruht die Schätzung des Bewegungsverlaufs auf der Efferenzkopie und Information über die Ausgangsposition der Bewegung. Auch hier erscheint es plausibel anzunehmen, daß die Leistung des Vorwärtsmodells umso besser ist, je genauer dessen Eingangsinformation spezifiziert ist. Diese Annahme wurde meines Wissens bisher noch nicht überprüft.

Kopplung von kinematischen und dynamischen Modellen. Neben der Kopplung von Paaren von inversen und Vorwärtsmodellen, wie sie unter 2.2.1.3 beschrieben wird, ist auch eine Integration von kinematischen und dynamischen internen Modellen denkbar. Dynamische Modelle beziehen sich schwerpunktmäßig auf den propriozeptiven, kinematische Modelle eher auf den visuellen Kanal.

Eine Verbindung von kinematischen und dynamischen internen Modellen wurde von Flanagan et al. (1999) für inverse Modelle untersucht. Ihre Probanden sollten ein kinematisches Modell (Bewegungen der Hand führten zu Bewegungen des Cursors gemäß einer rotationalen Transformation von 60° oder -60°), ein dynamisches Modell (Bewegungen in einem viskösen Kraftfeld) und eine Kombination beider Modelle lernen. Eine Gruppe lernte die beiden Modelle zunächst separat und sollte sie dann kombinieren, in einer anderen Gruppe wurde zunächst das kombinierte Modell gelernt, das nachfolgend „zerlegt“ werden sollte. Wenn zuerst separat das kinematische (Zielpunkt \rightarrow Zieltrajektorie) und dynamische Modell (Zieltrajektorie \rightarrow Zielkraft) gelernt wurde, war die Leistung in der kombinierten Transformation im Vergleich zur anderen Gruppe besser. Das heißt die Probanden konnten die gelernten Einzeltransformation koppeln (Zielpunkt \rightarrow Zieltrajektorie \rightarrow Zielkraft). Das Bindeglied ist hierbei die Zieltrajektorie, d.h. der Bewegungsplan. Der Fehler des kinematischen Modells war im Vergleich zur anderen Gruppe kleiner, wenn die Probanden zuvor die kombinierte Transformation gelernt hatten. Die Isolation der dynamischen Transformation (Zieltrajektorie \rightarrow Zielkraft) aus der Gesamttransformation (Zielpunkt \rightarrow Zieltrajektorie \rightarrow Zielkraft) war aber nicht möglich. Diese Beobachtung spricht dafür, daß das Lernen der dynamischen und kinematischen Transformation ein integrativer Prozeß ist, daß heißt man lernt die Transformation „Zielpunkt \rightarrow Zielkraft“, ohne die dazwischenliegenden Transformationen genau „aufzudröseln“. Propriozeptive und visuelle Information über die Bewegungsdynamik und -kinematik werden möglicherweise zu einem Modell integriert. Zum Erlernen von dynamischen und kinematischen Transformationen bei Vorwärtsmodellen gibt es meines Wissens keine experimentellen Untersuchungen. Hier sind weitere Experimente erforderlich

3 Fragestellungen

Der Schwerpunkt experimenteller Untersuchungen zu internen Modellen lag bislang auf den inversen Modellen, die der Bewegungssteuerung dienen. Die folgenden Experimente sollen einen Beitrag dazu leisten, unser Wissen über Vorwärtsmodelle der Dynamik und Kinematik des Arms zu erweitern.

3.1 Experimentelle Evidenz für Vorwärtsmodelle

- ◆ *Adaptation von Vorwärtsmodellen.* Gibt es direkte experimentelle Evidenz für die Existenz von neuronal repräsentierten Vorwärtsmodellen des Arms? Das heißt können Probanden lernen, die Endposition einer Bewegung unter veränderten dynamischen Bedingungen zu schätzen?
- ◆ *Generalisierung von Vorwärtsmodellen.* Kann man nachweisen, daß die Adaptation von Vorwärtsmodellen in einem Arbeitsbereich auf angrenzende Arbeitsbereiche generalisierbar ist? Lernt man tatsächlich „Regeln“ über die Dynamik und Kinematik des Effektors oder lediglich punktuelle sensomotorische Verknüpfungen, die in einer look-up-table abgelegt sind?
- ◆ *Einfluß des Lernmechanismus.* Welchen Einfluß hat die Art des Lernsignals, d.h. ist überwachtes Lernen (durch den Vorhersagefehler) effektiver als nicht-überwachtes Lernen (Auto-Imitation)?

3.2 Der Einfluß des sensorischen Kanals

- ◆ *Effekt der visuellen Anfangsinformation.* Welchen Einfluß hat visuelle Information über die Ausgangsposition der Bewegung für die Schätzungen des Vorwärtsmodells? Es ist anzunehmen, daß die Schätzung umso besser ist, je genauer diese Eingangsinformation spezifiziert ist.
- ◆ *Integration kinematischer und dynamischer Vorwärtsmodelle.* Ist das Lernen von dynamischen und kinematischen Vorwärtsmodellen ein integrativer Prozeß, d.h. werden die Einzeltransformationen zu einem Gesamtmodell zusammengefaßt?

Insgesamt wurden drei Experimente durchgeführt, die die genannten Fragestellungen abdecken. Experiment 1 befaßt sich mit der *Adaptation von Vorwärtsmodellen*, dem *Einfluß des Lernmechanismus* und dem *Effekt der visuellen Anfangsinformation*. Experiment 2 untersucht die *Generalisierung von Vorwärtsmodellen*. In Experiment 3 wird die *Integration kinematischer und dynamischer Vorwärtsmodelle* untersucht.

4 Experimententeil

Im folgenden werden drei Experimente vorgestellt, in denen Probanden unter verschiedenen Bedingungen lernen sollten, Endpositionen von Bewegungen zu schätzen. Als Trainingssignale für Vorwärtsmodelle wurde einerseits die Auto-Imitation (s. (1) in Abbildung 9) verwendet, andererseits aber auch der Vorhersagefehler, d.h. die Diskrepanz zwischen der Modell-Schätzung und dem tatsächlichen Output des Systems (s. (2) Abbildung 9).

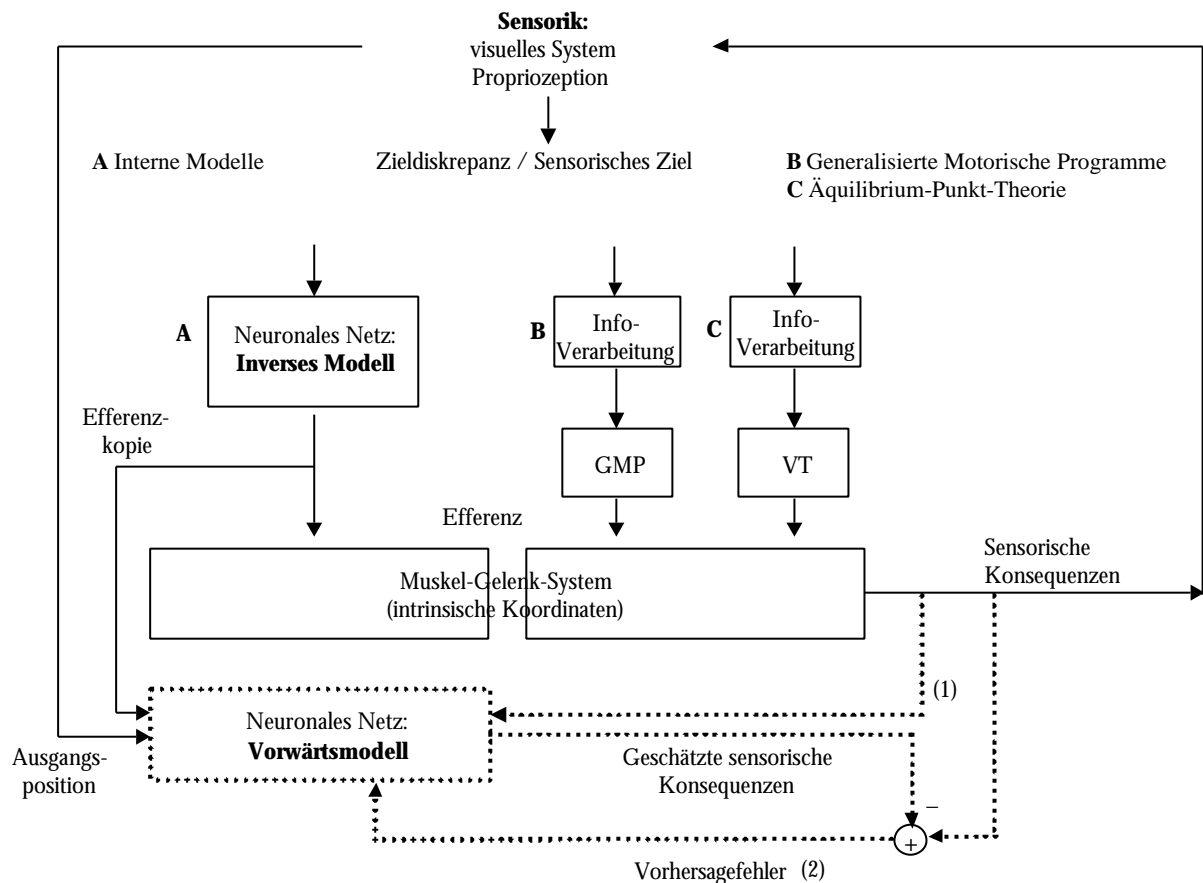


Abbildung 9: **A:** Das *inverse Modell* bestimmt zu gewünschten sensorischen Zielen die erforderlichen Drehmomentverläufe oder Efferenzen. Eine Kopie dieser Efferenz sowie Information über die Ausgangsposition des Arms bilden den Eingang des *Vorwärtsmodells*, das die zu erwartenden sensorischen Konsequenzen schätzen kann. Das Vorwärtsmodell kann gelernt werden, indem (1) die sensorischen Konsequenzen an das Modell zurückgesendet und mit den Eingangsvariablen verknüpft werden. Oder indem (2) die geschätzte sensorische Konsequenz mit der tatsächlichen Konsequenz verglichen und ihre Diskrepanz an das Modell zurückgesendet wird (Vorhersagefehler). Zum direkten Vergleich der vorgestellten Theorien der Bewegungskontrolle ist unter **B** und **C** noch mal der GMP-Ansatz und die Äquilibrium-Punkt-Theorie dargestellt (grau unterlegt).

Bei allen drei Experimenten wurde dieselbe Apparatur verwendet. Die Probanden (Pbn) saßen bequem auf einem Stuhl. Der rechte Arm wurde im Schultergelenk um ca. 90° abduziert, der Unterarm lag dabei auf einem horizontalen, beweglichen Hebel, dessen Drehpunkt sich unter

dem Ellenbogengelenk befand. Die Hand des Probanden lag in neutraler Position (0° Pronation/Supination) in einer entsprechend geformten Schale. Am vorderen Ende des Hebels war ein Laserpointer angebracht. Mit dessen Hilfe konnte die Zeigerichtung des Hebels und damit die Armposition auf einen halbrunden Schirm projiziert werden, der sich ca. 1,5m vor dem Pb befand. Der Arm des Pb war durch eine Styroporplatte abgedeckt und somit nicht sichtbar. Während aller Bewegungen war eine geschwindigkeitsabhängige (Reibungs-) Kraft von 2 cNm/(°/sek) auf den Hebel geschaltet, die die Bewegungen der Pbn proportional zur Geschwindigkeit verstärkte. Die Kraft wurde über einen Drehmomentmotor generiert, der mit dem Hebel verbunden war. Die Winkelposition des Hebels wurde mittels eines am distalen Ende der Hebelachse angebrachten Potentiometers bestimmt. Der Versuchsaufbau ist in Abbildung 10 schematisch dargestellt.

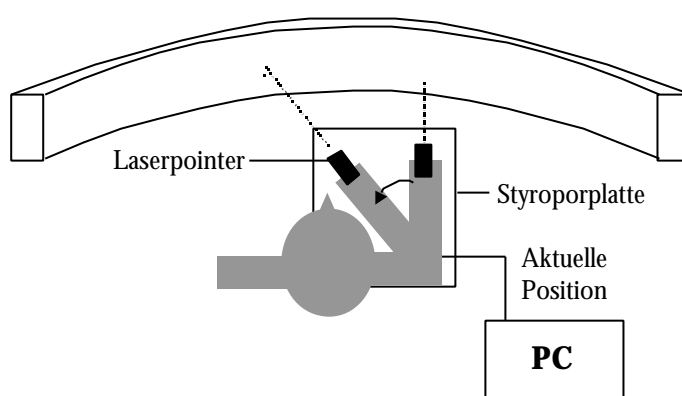


Abbildung 10: Versuchsaufbau. Weitere Erläuterungen s. Text.

Alle Pbn füllten einen Fragebogen zu persönlichen Daten sowie das Edinburgh Händigkeit-Inventar (Oldfield, 1971) aus. Die Kurzform des Edinburgh Händigkeit-Inventars erfaßt anhand von 10 Items die Handpräferenz bei verschiedenen einfachen Alltagstätigkeiten, z.B. dem Schreiben oder Zähneputzen. Die Pbn sollen jeweils durch Punktvergabe angeben, wie stark ihre Handpräferenz ist (2 Punkte für eine Hand: Starke Präferenz, 1 Punkt für eine Hand: Schwache Präferenz, je ein Punkt für jede Hand: Keine Präferenz). Aus der Anzahl der Punkte jeder Hand wird ein Lateralitäts-Quotient bestimmt: $(\Sigma \text{ rechts} - \Sigma \text{ links}) / (\Sigma \text{ rechts} + \Sigma \text{ links})$. Außerdem wurden Länge und Umfang von Unterarm sowie der Hand gemessen, um mittels eines anthropometrischen Modells die Trägheit (J) des Arms zu berechnen (Clauser, McConville & Young, 1969; Dempster, 1955; s. Anhang). Ausführliche Tabellen zu Händigkeit, Armträgheit, Alter und Geschlecht aller untersuchten Probanden finden sich im Anhang (Kapitel 8.3).

4.1 Experiment 1a: Experimentelle Evidenz für Vorwärtsmodelle - Adaptation

Das erste Experiment diente der Klärung folgender Fragen: Gibt es direkte experimentelle Evidenz für die Existenz von Vorwärtsmodellen? Das heißt können Probanden lernen, Endpositionen von Bewegungen unter veränderten dynamischen Bedingungen zu schätzen? Welchen Einfluß hat die Art des Lernsignals, d.h. ist überwachtes Lernen (durch den Vorhersagefehler) effektiver als nicht-überwachtes Lernen (Auto-Imitation)? Welchen Einfluß hat visuelle Information über die Ausgangsposition der Bewegung? Es wird angenommen, daß die Leistung des Vorwärtsmodells besser ist, wenn die Eingangsinformation des Vorwärtsmodells durch visuelle Rückmeldung genauer spezifiziert ist. In einem eher explorativen Sinne wurde desweiteren überprüft, wie gut die Schätzung von Endpositionen ist, wenn nur die Propriozeption vorhanden ist (passive Bewegungen). Schließlich sollten in einer Retentionsphase Hinweise darüber gewonnen werden, wie stabil gelernte Vorwärtsmodelle sind.

4.1.1 Methode

4.1.1.1 Probanden

Insgesamt nahmen an der ersten Untersuchung 60 Pbn (35 weiblich, 25 männlich) im Alter von 19 bis 41 Jahren ($M = 26,5$) teil. Sie gaben schriftlich ihr Einverständnis zur Teilnahme an der etwa 1½-stündigen Untersuchung. Je 5 Frauen und Männer (bzw. 6 Frauen und 4 Männer) wurden einer der sechs Versuchsgruppen per Zufall zugeordnet. Alle Pbn waren nach eigener Einschätzung Rechtshänder. Die Durchführung der Kurzform des Edinburgh Händigkeit-Inventar ergab Lateralitätsquotienten von 25 bis 100 ($M = 84,7$), die Trägheit von Unterarm und Hand variierte zwischen 0,0541 und 0,1687 ($M = 0,0962$).

4.1.1.2 Versuchsablauf

Das Adaptationsexperiment gliederte sich in vier Abschnitte oder „Phasen“: 1. Passive Phase: Die Versuchsleiterin (VI) bewegte den Arm des Probanden auf dem Hebel 20 mal von der Ausgangsposition (0°) über verschiedene, zufällige Distanzen (bis maximal etwa $45-50^\circ$) hinweg nach links. Im Anschluß an jede einzelne Unterarmflexion fuhr sie mit einem Zeigestock über den Schirm und der Pb sagte „Stop“, wenn die VI mit dem Stock über die Stelle fuhr, die der geschätzten Verlängerung der Handspitze (=Mittelfinger) auf dem Schirm entsprach. Dabei wurde die Zeigerichtung des Stocks abgewechselt, d.h. in geraden Durchgängen zeigte die VI von links nach rechts und in ungeraden Durchgängen von rechts nach links. Dies diente dazu, mögliche Einflüsse der Zeigerichtung auf die Richtung und Größe des Fehlers auszubalancieren. Der genannte Punkt wurde markiert und numeriert. Da weder der Arm noch seine Position auf dem

Schirm erkennbar waren, konnte diese Schätzung in der passiven Phase allein anhand der Propriozeption durchgeführt werden. In den nachfolgenden Phasen sollten die Probanden ihren Arm *aktiv* über verschiedene, selbstgewählte Distanzen (bis maximal etwa 45-50°) hinweg „ziellos“ nach links bewegen, d.h. den Unterarm beugen². Dabei wurden die Probanden instruiert, sich möglichst schnell zu bewegen:

2. Übungsphase: Die Pbn sollten 40 Flexionsbewegungen durchführen. In dieser Übungsphase wurden drei Gruppen mit unterschiedlicher Information über den *Endpunkt* der Bewegung unterschieden. Hierdurch wurden die verschiedenen Lernmechanismen (Auto-Imitation vs. Vorhersagefehler) realisiert:

Auto-Imitations-Gruppe (AI-Gruppe): Unmittelbar nach dem Ende jeder Bewegung (Geschwindigkeit < 2°/sek) wurde der Laserpointer eingeschaltet und die Probanden sahen den Laserpunkt auf dem Schirm. So bekamen sie Information darüber, in welche Richtung bzw. auf welche Stelle auf dem Schirm der Hebel und damit ihr Unterarm zeigte. *Vorhersagefehler-Gruppe (Vf-Gruppe)*: Am Ende jeder Bewegung sollten die Pbn mit Hilfe des oben beschriebenen Verfahrens die geschätzte Zeigerichtung ihres Unterarms angeben. Nach der Schätzung – die Vl zeigte mit dem Stab noch auf die geschätzte Stelle auf dem Schirm – erhielt der Proband über den Laserpointer Information über die tatsächliche Position seines Arms. Dadurch, daß sowohl der Laserpointer als auch die geschätzte Armposition gegeben waren, wußten die Probanden, wie stark und in welche Richtung sie sich verschätzt hatten. *Kontrollgruppe*: In dieser Kontrollbedingung sollten die Probanden lediglich ziellose Flexionsbewegungen unterschiedlicher Amplitude durchführen. Sie erhielten weder visuelle Rückmeldung über die Endposition (wie in der AI-Gruppe), noch über den Schätzfehler (Vf-Gruppe).

Innerhalb jeder Gruppe, die durch die Art des Lernmechanismus definiert ist (AI-Gruppe, Vf-Gruppe bzw. Kontrollgruppe), wurde nochmals eine Zweiteilung vorgenommen. Die eine Hälfte der Probanden jeder Gruppe erhielt *in allen aktiven Phasen* (d.h. in der Übungs-, Test- und Retentionsphase, s.u.) visuelle Information über den Ausgangspunkt der Bewegung, die andere Hälfte nicht.

3. Testphase: Hier sollten die Pbn 20 Flexionsbewegungen durchführen. Nach jeder Bewegung schätzten sie die Zeigerichtung ihres Unterarms wie beschrieben ein, erhielten aber keinerlei visu-

² Entsprechend dieser Instruktion war der Schirm einfarbig weiß gehalten, ohne bestimmte Merkmale, die als potenzielle Ziele hätten fungieren können.

elle Information über den Bewegungsendpunkt. Die Testphase diente der Überprüfung der Schätzleistung im Anschluß an die – je nach Gruppe unterschiedliche - Lernphase.

4. Retentionsphase: Die Retentionsphase entsprach der Testphase und wurde 30 Minuten nach dem letzten Durchgang der Testphase begonnen. Die Retentionsphase wurde durchgeführt, da es nur wenig Untersuchungen zum längerfristigen Behalten interner Modelle – vor allem Vorwärtsmodelle - gibt. Einerseits ist denkbar, daß es über die Pause – im Sinne der Verfallstheorie des Vergessens (Kuhn, 1984) - zu einem Verblässen der Gedächtnisrepräsentation kommt. Andererseits ist es aber auch möglich, daß die Leistung über die Pause hin gleich bleibt oder sogar besser wird, da Konsolidierungsprozesse stattfinden, wie sie u.a. in den Interferenz-Untersuchungen von Brashers-Krug et al. (1996) und Shadmehr und Brashers-Krug (1997) beschrieben werden.

Die Untersuchung der Retention dient dazu, erste Hinweise zur Stabilität interner Modelle zu gewinnen. In der passiven Phase sollten die Probanden einerseits mit der Schätzprozedur vertraut gemacht und andererseits Information darüber gewonnen werden, wie genau Positionsschätzungen sind, die nur auf Propriozeption beruhen. Entscheidend für die o.g. Fragestellungen ist jedoch der Vergleich der Testphase in den verschiedenen Versuchsgruppen.

4.1.1.3 Auswertung

Die tatsächliche Position des Arms wurde über den angeschlossenen Computer gespeichert. Die vom Pb geschätzte Position wurde nachträglich ermittelt, indem der Hebel bei eingeschalteter Rückmeldung von der VL in die geschätzte Position gebracht und diese gespeichert wurde. Die Bewegungskurven wurden mit einer Rate von 520 Hz abgetastet und mit einem 12 bit Analog-Digital Wandler (ME-300-Interface, Meilhaus) digitalisiert. Danach wurden sie gefiltert (rekursiver 10Hz Butterworth-Tiefpaß-Filter 2. Ordnung) und anschließend zur Bestimmung der Geschwindigkeit differenziert. Mittels einer Software-Routine (Matlab 5.2) wurde die tatsächliche Position am Bewegungsende sowie die geschätzte Position ermittelt und verglichen. Dies wird im folgenden genauer beschrieben.

Da der Computer die Position des Hebels über einen längeren Zeitraum erfaßte, gab es nicht nur *einen* Wert für die tatsächliche und geschätzte Endposition, sondern nur zeitabhängige Trajektorien. Anhand dieser Trajektorien mußten aussagekräftige Werte für die tatsächliche und geschätzte Endposition ermittelt werden. Bezüglich der tatsächliche Position wurde zunächst berechnet, wann der Hebel zum Stillstand kam. Dieser Punkt wurde definiert als erstmaliges Unterschreiten von 3% der maximalen Geschwindigkeit. Wenn die Geschwindigkeit nach diesem Zeitpunkt noch einen negativen Geschwindigkeitspeak aufwies, wurde das Bewegungsende als der Zeit-

punkt definiert, an dem die Geschwindigkeit das erste Mal wieder größer oder gleich Null war. Ab diesem Zeitpunkt wurde die Position über 500 Datenpunkte gemittelt. Bei der geschätzten Position wurde über die ersten 500 Datenpunkte gemittelt. Die so gewonnenen Mittelwerte wurden subtrahiert (mittlere tatsächliche Position – mittlere geschätzte Position) und der Betrag gebildet. Anschließend wurde für jeden Probanden individuell über die Schätzfehler der einzelnen Phasen gemittelt. Der mittlere absolute Schätzfehler bildet die abhängige Variable³; Abbildung 11 veranschaulicht dessen Bestimmung.

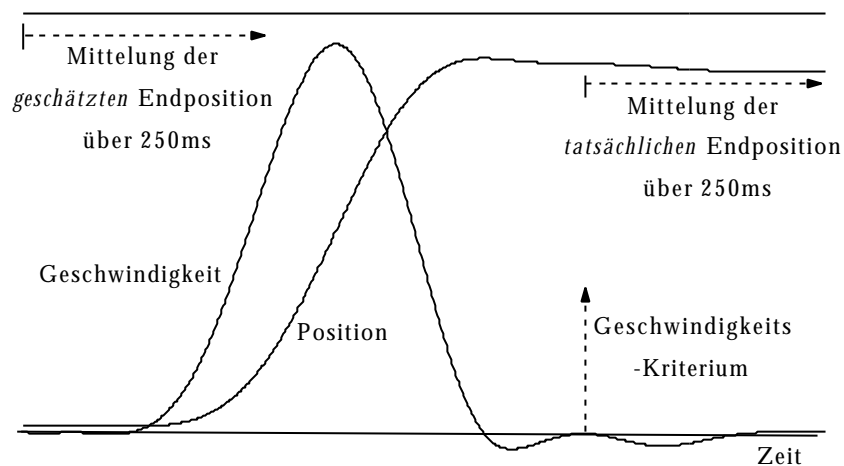


Abbildung 11: Die Bestimmung des Schätzfehlers als absolute Differenz zwischen tatsächlicher und geschätzter Position. Weitere Erläuterungen s. Text.

Eine nicht-parametrische statistische Auswertung (Fisher-Pitman-Test für zwei unabhängige Stichproben⁴) wurde *nur für die Testphase* vorgenommen. Die Testphase ist die eigentlich interessierende, da sich hier die Effekte der verschiedenen Übungsphasen direkt zeigen sollte. Es wurden folgende Vergleiche angestellt:

³ Die individuellen Fehlerwerte dieses und der folgenden Experimente sind – zusammen mit der mittleren Endposition - dem Anhang zu entnehmen (Kapitel 8.4).

⁴ Der Fisher-Pitman-Test ist ein nicht-parametrisches Verfahren zur Bestimmung von Unterschieden zwischen zwei unabhängigen Stichproben (z.B. Experimentalgruppe vs Kontrollgruppe) mit intervallskalierten Daten. In diesem Permutationstest wird die exakte bedingte Wahrscheinlichkeit bestimmt, die beobachtete Datenkonfiguration unter der Nullhypothese (kein Unterschied oder entgegengerichteter Unterschied) zu finden. Unter H_0 treten alle möglichen Kombinationen von n Experimentalwerten mit gleicher Wahrscheinlichkeit auf. Die bedingte Wahrscheinlichkeit für ein sehr extremes Ergebnis ist bezogen auf diese Wahrscheinlichkeit sehr klein. Treten in dem Experiment solche „extremen“ Ergebnisse auf, muß H_0 verworfen werden (Krauth, 1988).

- A**
1. Kontrollgruppe vs. AI-Gruppe - mit visueller Anfangsinformation
 2. Kontrollgruppe vs. AI-Gruppe - ohne visuelle Anfangsinformation
- B**
1. Kontrollgruppe vs Vf-Gruppe - mit visueller Anfangsinformation
 2. Kontrollgruppe vs Vf-Gruppe - ohne visuelle Anfangsinformation
- C**
1. AI-Gruppe vs Vf-Gruppe - mit visueller Anfangsinformation
 2. AI-Gruppe vs Vf-Gruppe - ohne visuelle Anfangsinformation
- D**
1. Mit visueller Anfangsinformation vs ohne – Kontrollgruppe
 2. Mit visueller Anfangsinformation vs ohne – AI-Gruppe
 3. Mit visueller Anfangsinformation vs ohne – Vf-Gruppe

Die durchgeführten Vergleiche – je zwei unter A, B und C sowie drei unter D - wurden mit Hilfe der Edgington-Prozedur⁵ zusammengefaßt. Das heißt, es mußten insgesamt vier statistische Vergleiche (A-D) bei der Alpha-Korrektur berücksichtigt werden.

Aufgrund der Instruktion, sich ziellos zu bewegen, war es nicht möglich, die Endposition der Bewegungen direkt zu kontrollieren. Zeigten die Probanden jedoch die Tendenz, nur kurze (mittlere, weite) Bewegungen durchzuführen, so wurden sie von der VI aufgefordert, ihre Bewegungsweite stärker zu variieren. Um mögliche Zusammenhänge zwischen der Endposition und dem Schätzfehler aufzudecken, wurden Rang-Korrelationen berechnet. Unter Berücksichtigung dieser Korrelationsberechnungen wurde das α -Niveau (0,05) bei 0,01 angesetzt (4 statistische Vergleiche sowie Korrelationsberechnung; 0,05/5). Der Versuchsablauf und die statistischen Vergleiche sind in Abbildung 12 dargestellt.

⁵ Mit Hilfe der Edgington-Prozedur können mehrere unabhängige Testresultate, die dasselbe Problem betreffen, zu einem Gesamt-Resultat zusammengefaßt werden. Eine Zusammenfassung aller Daten und Berechnung nur eines statistischen Tests resultiert aufgrund der größeren Heterogenität und damit Varianz der Stichproben möglicherweise in einer Verdeckung von Effekten trotz größerer Stichprobe. Zudem ist bei Vorliegen von Interaktionseffekten eine vernünftige Interpretation nicht möglich, wenn alle Stichproben zusammengefaßt werden (Krauth, 1988).

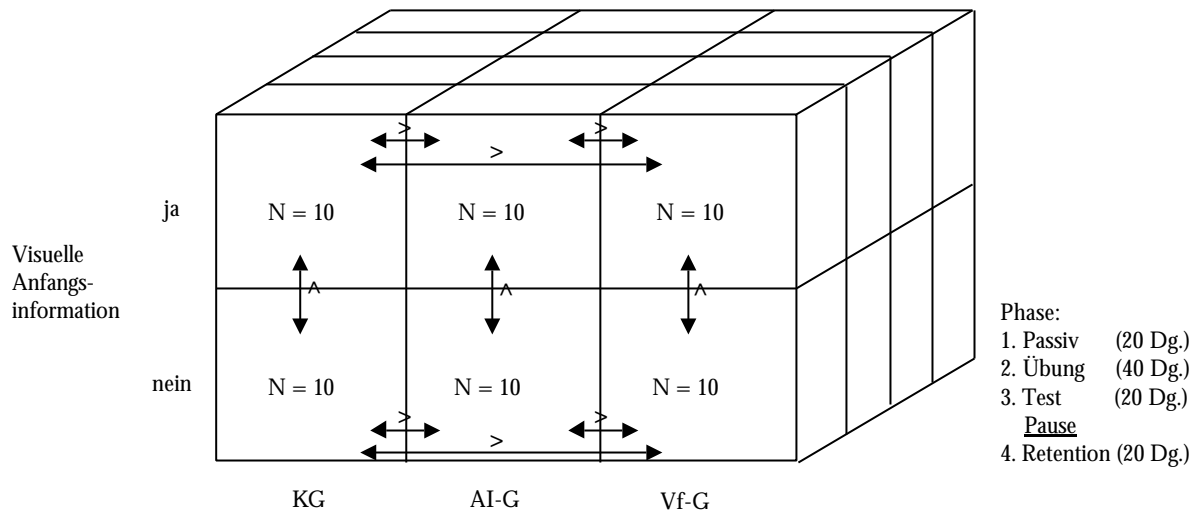


Abbildung 12: Versuchsaufbau von Experiment 1a. KG: Kontrollgruppe, AI-G: Auto-Imitations-Gruppe, Vf-G: Vorhersagefehler-Gruppe, Dg: Durchgang. Die Pfeile stellen die durchgeführten statistischen Vergleiche, die „größer als“- Zeichen geben die Richtung des erwarteten Unterschiedes im Schätzfehler an.

4.1.2 Ergebnisse

4.1.2.1 Adaptation von Vorwärtsmodellen und der Einfluß des Lernmechanismus

Eine im Vergleich zur Kontrollgruppe signifikant bessere Testleistung konnte nur in der Vf-Gruppe nachgewiesen werden ($P_{\text{gesamt}} = 0,0018$). Die AI-Gruppe unterschied sich nicht signifikant von der Kontrollgruppe ($P_{\text{gesamt}} = 0,0140$). Es konnte zudem kein Unterschied zwischen den beiden Experimentalgruppen (Vf-Gruppe vs AI-Gruppe) nachgewiesen werden ($P_{\text{gesamt}} = 0,0533$). Die Ergebnisse des Fisher-Pitman-Tests sind im folgenden für die verschiedenen Gruppenvergleiche mit Z- und p-Werten aufgeführt und in Abbildung 13 veranschaulicht (s. auch Tabelle 1):

A Kontrollgruppe vs AI-Gruppe:

Ohne visuelle Anfangsinformation: $Z = -2,687$, $p = 0,0036$;

Mit visueller Anfangsinformation: $Z = -0,979$, $p = 0,1638$;

Edgington-Prozedur: $P_{\text{gesamt}} = \mathbf{0,0140}$ (nicht signifikant).

B Kontrollgruppe vs Vf-Gruppe:

Ohne visuelle Anfangsinformation: $Z = -2,906$, $p = 0,0018$;

Mit visueller Anfangsinformation: $Z = -1,575$, $p = 0,0576$;

Edgington-Prozedur: $P_{\text{gesamt}} = \mathbf{0,0018}$ (signifikant).

C AI-Gruppe vs Vf-Gruppe:

Ohne visuelle Anfangsinformation: $Z=-1,195$, $p=0,1160$;

Mit visueller Anfangsinformation: $Z=-0,805$, $p=0,2104$;

Edgington-Prozedur: $P_{\text{(gesamt)}} = \mathbf{0,0533}$ (nicht signifikant)

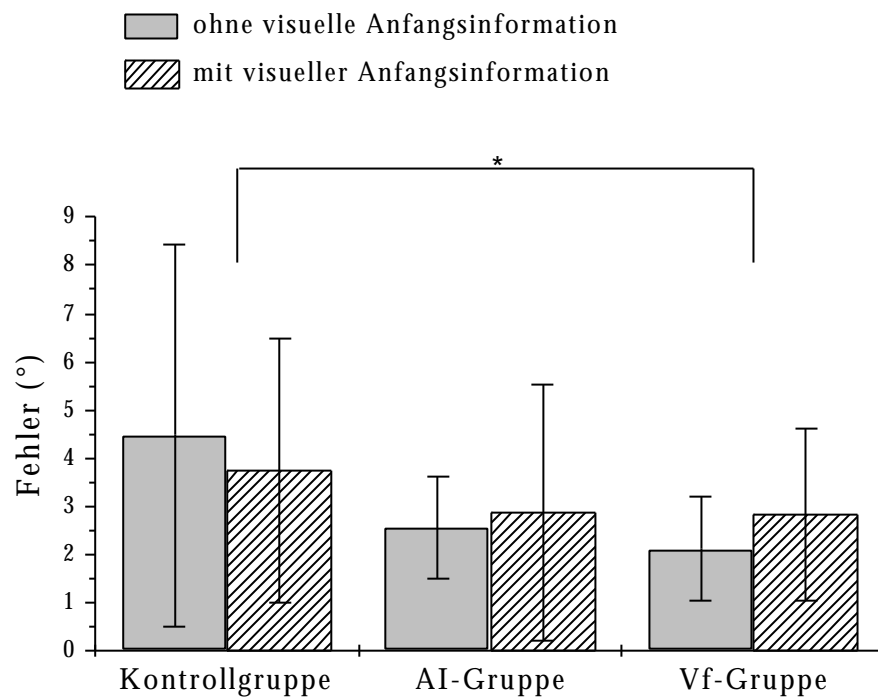


Abbildung 13: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) in der Testphase in den sechs Gruppen

Zwei Aspekte sollten berücksichtigt werden. Zum einen überschreitet der p-Wert des statistischen Vergleichs zwischen AI-Gruppe und Kontrollgruppe nur knapp das gewählte Signifikanzniveau ($p=0,0140$ bei einem α -Niveau von 0,01). Zum anderen sind die p-Werte aller statistischen Vergleiche in der Bedingung ohne visuelle Anfangsinformation auffallend kleiner als in der Bedingung mit visueller Anfangsinformation. Abbildung 14 verdeutlicht dies: In der Bedingung ohne visuelle Anfangsinformation ist die Differenz zwischen den beiden Experimentalgruppen einerseits und der Kontrollgruppe andererseits stärker ausgeprägt.

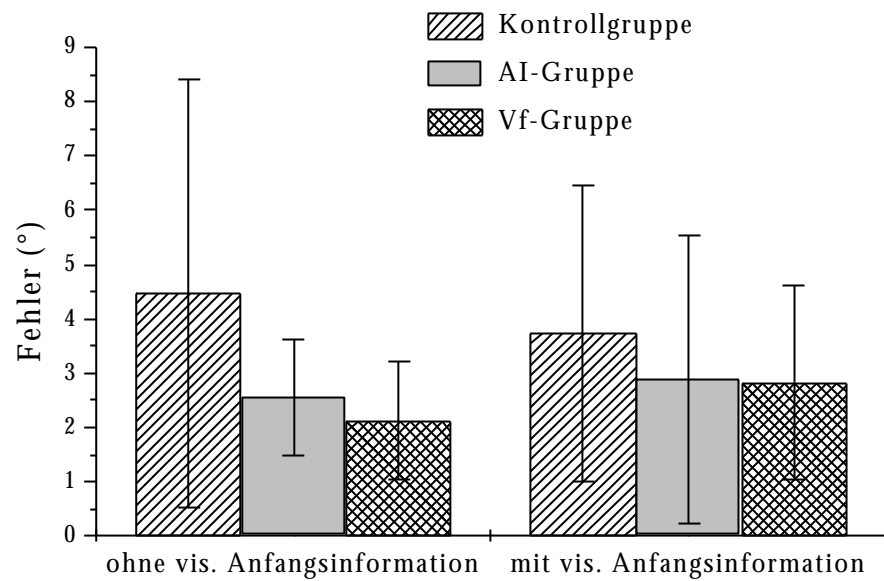


Abbildung 14: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) in der Testphase, getrennt für die Bedingung mit und ohne visuelle Anfangsinformation

Tabelle 1: Median und Interquartil-Differenz (IQD) des Fehlers (°) in den sechs Gruppen und allen Phasen. VA: Visuelle Anfangsinformation.

Phase	Gruppe	Ohne VA		Mit VA	
		Median	IQD	Median	IQD
Passiv	Kontrolle	4,88	2,09	4,91	1,32
Übung	Kontrolle	%	%	%	%
Test	Kontrolle	4,48	3,95	3,74	2,72
Retention	Kontrolle	5,75	4,28	3,17	1,93
Passiv	AI-Gruppe	3,28	1,27	4,76	2,49
Übung	AI-Gruppe	%	%	%	%
Test	AI-Gruppe	2,55	1,07	2,89	2,66
Retention	AI-Gruppe	3,18	1,02	3,34	2,57
Passiv	Vf-Gruppe	4,51	1,81	2,84	1,69
Übung	Vf-Gruppe	2,57	1,08	2,70	1,71
Test	Vf-Gruppe	2,11	1,09	2,83	1,78
Retention	Vf-Gruppe	2,67	2,48	2,70	2,29

4.1.2.2 Effekt der visuellen Anfangsinformation

Die visuelle Anfangsinformation hatte *keinen* Einfluß auf die Fehlerwerte in der Testphase (**D**). Nach der Edgington-Prozedur ergab sich ein Gesamt-P-Wert von $P_{\text{Gesamt}} = 0,8239$. Bei dem gewählten α -Niveau von 0,01 ist dieser Test nicht signifikant. Die einzelnen Z- und p-Werte lauten

wie folgt. Kontrollgruppe: $Z=-0,626$, $p=0,2657$; AI-Gruppe: $Z=0,997$, $p=0,8406$ und Vf-Gruppe: $Z=1,151$, $p=0,8751$. Auch bei Betrachtung der Einzeltests zeigt sich also kein Hinweis darauf, daß sich die visuelle Anfangsinformation in einer bestimmten Gruppe in spezifischer Weise fördernd auf die Schätzleistung auswirkt (s. Abbildung 13 und Tabelle 1).

4.1.2.3 Abhängigkeit des Fehlers von der Endposition

Um mögliche Zusammenhänge zwischen der Endposition ($^{\circ}$) und dem Schätzfehler aufzudecken, wurden für die Daten der Testphase Rang-Korrelationen berechnet. Sie sind in Tabelle 2 aufgeführt. Eine hohe, aber nicht signifikante, Korrelation findet sich in der AI-Gruppe ohne visuelle Anfangsinformation ($r=0,7454$). Davon abgesehen lassen sich keine systematischen Zusammenhänge erkennen.

Tabelle 2: Rang-Korrelationen und p-Werte des Fehlers ($^{\circ}$) mit der Endposition ($^{\circ}$) in der Testphase. VA: Visuelle Anfangsinformation.

Gruppe (N=10)	Ohne VA		Mit VA	
	r	p > r	r	p > r
Kontrolle	0,5878	0,0739	0,2606	0,4671
AI-Gruppe	0,7454	0,0133	0,5515	0,0984
Vf-Gruppe	0,3212	0,3655	-0,3575	0,3104

In Abbildung 15 ist zum Vergleich die Endposition ($^{\circ}$) in den sechs Gruppen (Median und Interquartil-Differenz) abgebildet. Lediglich in der Kontrollgruppe mit visueller Anfangsinformation scheint die Endposition tendenziell etwas geringer zu sein als in den anderen Gruppen. Hier ist die Variabilität aber auch vergleichsweise größer.

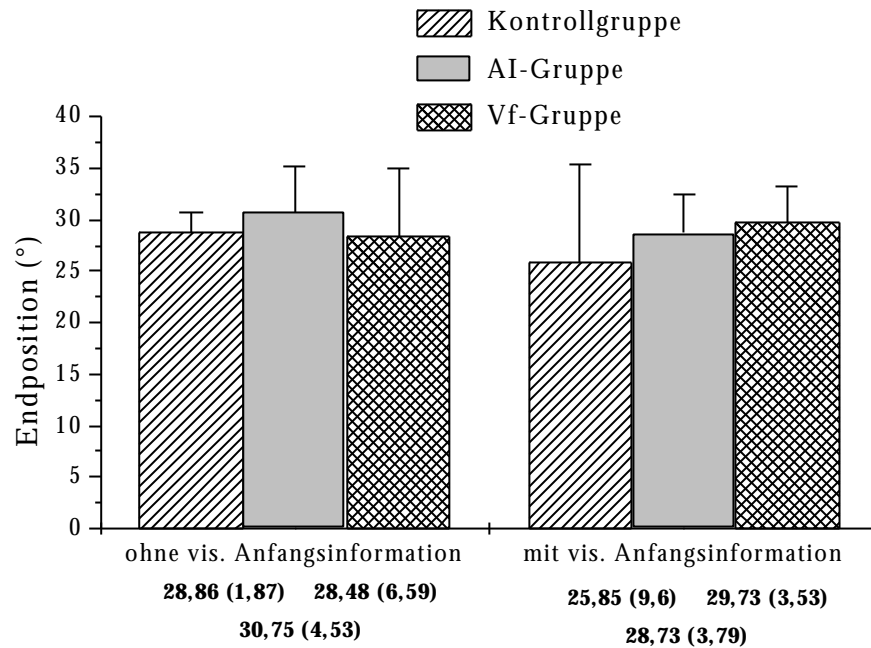


Abbildung 15: Median und Interquartil-Differenz der Endposition in den sechs Versuchsgruppen (KG: Kontrollgruppe, AI-G: Auto-Imitations-Gruppe, Vf-G: Vorhersagefehler-Gruppe)

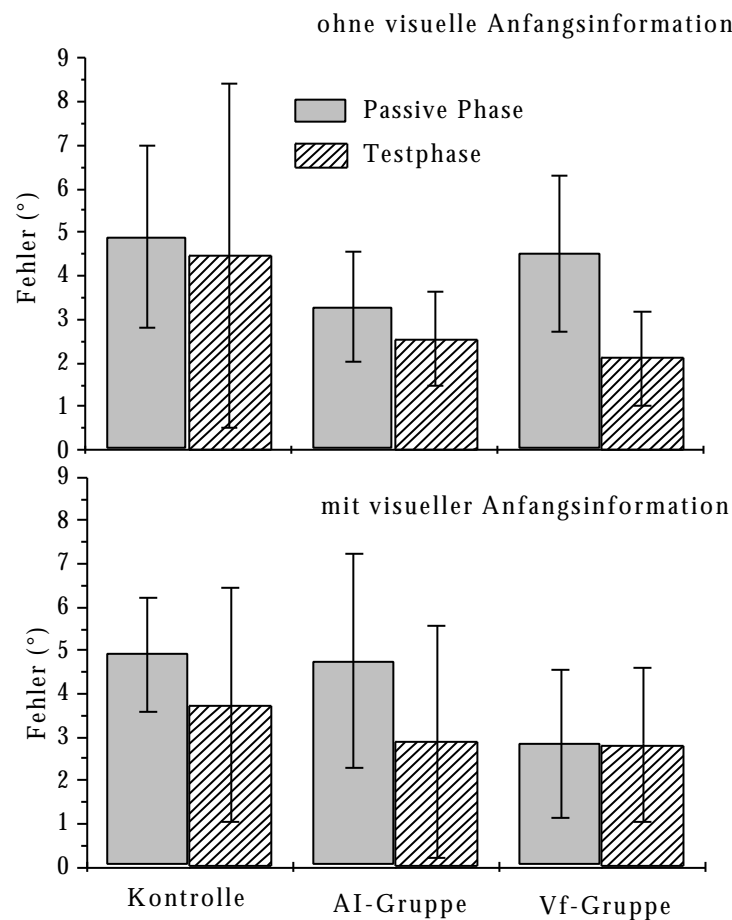


Abbildung 16: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) in der passiven Phase und der Testphase in allen drei Gruppen, getrennt für die Bedingung mit und ohne visuelle Anfangsinformation

Abgesehen von den Gruppen- und Bedingungsunterschieden sowie den Korrelationsberechnungen wurden *keine* statistischen Tests durchgeführt, da die Einführung der passiven Phase und der Retentionsphase eher explorativen Zwecken diene. Wenn also bei der Beschreibung der Untersuchungsphasen im weiteren von „Unterschieden“ gesprochen wird, so sollten diese vorsichtig interpretiert werden, da damit noch nichts über deren Signifikanz ausgesagt wird.

4.1.2.4 Der Fehler in der passiven Phase

Die passive Phase diene u.a. der Überprüfung der Frage, wie gut die Probanden die Endposition allein anhand der Propriozeption schätzen können. Abbildung 16 zeigt Mediane und Interquartil-Differenzen des Fehlers (°) in der passiven Phase und der Testphase für alle 6 Gruppen, die zugehörigen Werte finden sich in Tabelle 1. Abgesehen von der Vf-Gruppe mit visueller Anfangsinformation und der Kontrollgruppe ohne visuelle Anfangsinformation ist der Fehler in der Testphase tendenziell geringer als in der passiven Phase.

4.1.2.5 Der Fehler in der Übungsphase

Abbildung 17 zeigt den Median und die Interquartil-Differenz des Fehlers (°) der Vf-Gruppe in der passiven Phase, Übungs- und Testphase, getrennt für die Bedingungen mit und ohne visuelle Anfangsinformation. In der Bedingung ohne visuelle Anfangsinformation ist der Fehler in der Übungsphase tendenziell etwas kleiner als in der passiven Phase und in etwa genauso groß wie in der Testphase. In der Bedingung mit visueller Anfangsinformation zeigen sich tendenziell keine Unterschiede zwischen den Phasen (s. auch Tabelle 1).

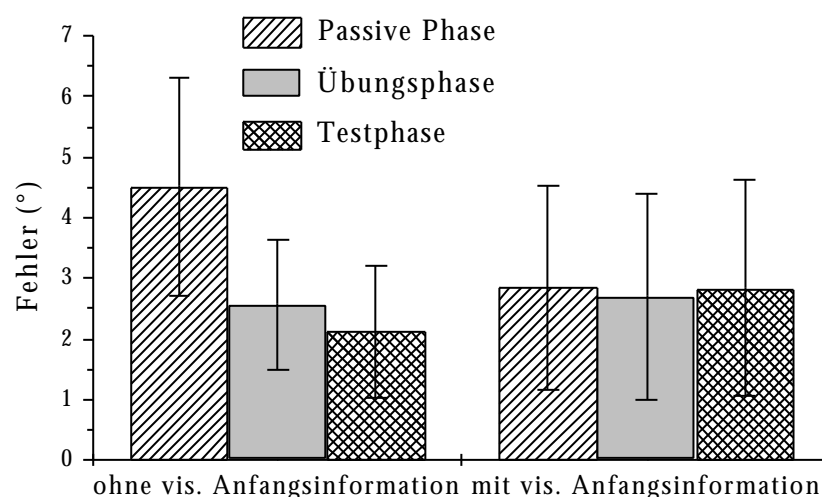


Abbildung 17: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) der Vf-Gruppe in der passiven Phase, Übungs- und Testphase, getrennt für die Bedingungen mit und ohne visuelle Anfangsinformation

In Abbildung 18 sieht man den Median und Interquartil-Differenz des Fehlers ($^{\circ}$), der über die ersten und letzten 10 Durchgängen der Übungsphase jedes Pb der Vf-Gruppe mit und ohne visuelle Anfangsinformation gemittelt wurde. Eine leichte Abnahme-Tendenz des Medians findet sich in beiden Gruppen. In der Gruppe ohne visuelle Anfangsinformation nimmt die auffallend große Variabilität über die Übungsphase tendenziell etwas ab; in der Gruppe mit visueller Anfangsinformation ist sie am Anfang und am Ende des Übungsblockes in etwa gleich.

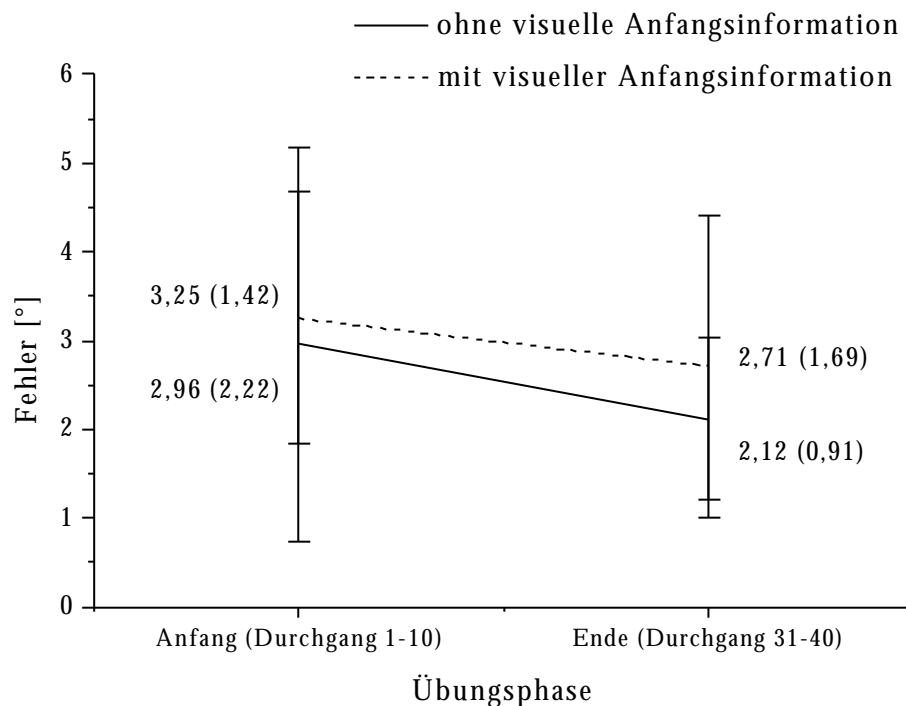


Abbildung 18: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers ($^{\circ}$) in den ersten und letzten 10 Durchgängen der Übungsphase für die Vf-Gruppe mit und ohne visuelle Anfangsinformation

4.1.2.6 Der Fehler in der Test- und Retentionsphase

Abbildung 19 zeigt den Median und die Interquartil-Differenz des Fehlers ($^{\circ}$) in der Test- und Retentionsphase, getrennt für die drei Gruppen und die Bedingungen mit und ohne visuelle Anfangsinformation (s. auch Tabelle 1). Die beiden Phasen zeigen keine auffälligen Unterschiede. Lediglich in der Kontrollgruppe ohne visuelle Anfangsinformation ist der Fehler in der Retentionsphase tendenziell etwas größer als in der Testphase, hier ist die Variabilität aber auch auffallend groß.

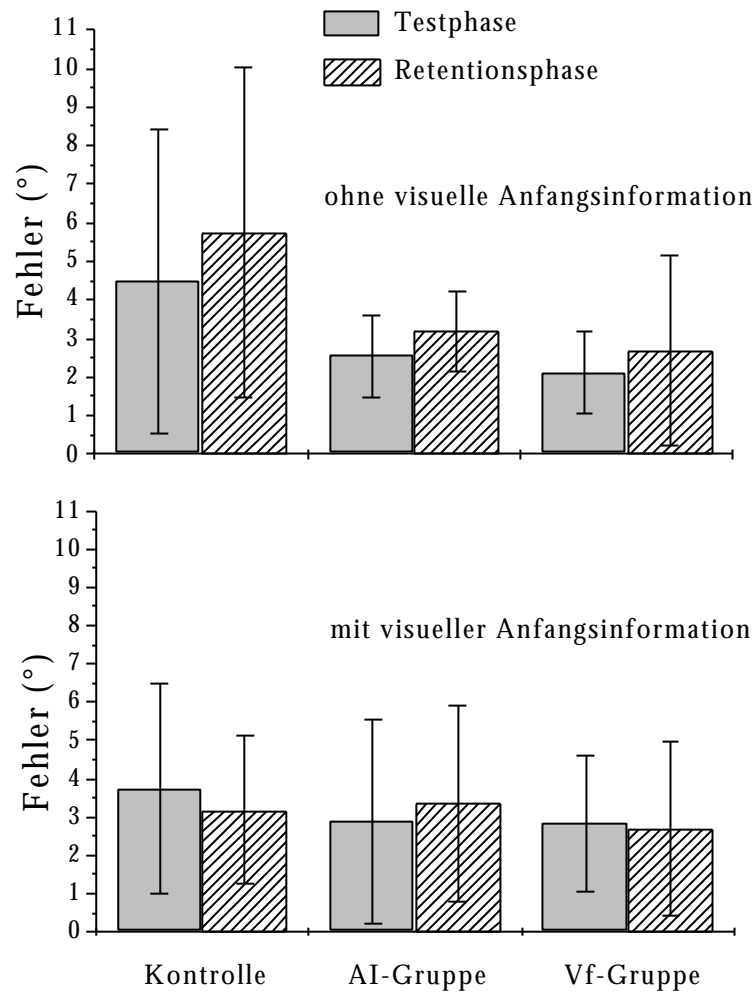


Abbildung 19: Median und Interquartil-Differenz des Fehler (°) in der Test- und Retentionsphase, getrennt für die drei Gruppen und die Bedingung mit und ohne visuelle Anfangsinformation

4.1.3 Zusammenfassung der Ergebnisse aus Experiment 1a

- ◆ Die Vf-Gruppe schätzt die Endposition signifikant besser als die Kontrollgruppe.
- ◆ Der statistische Vergleich zwischen AI-Gruppe und Kontrollgruppe verfehlt knapp das Signifikanzniveau.
- ◆ Es zeigt sich kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Experimentalgruppen.
- ◆ Die visuelle Anfangsinformation hat keinen nachweisbaren Einfluß auf die Schätzleistung.
- ◆ Die Gruppenunterschiede (Kontrollgruppe vs. Vf-Gruppe und AI-Gruppe) sind in der Bedingung ohne visuelle Anfangsinformation stärker ausgeprägt als in der mit visueller Anfangsinformation.

4.2 Experiment 1b: Experimentelle Evidenz für Vorwärtsmodelle - Generalisierung

Mit Hilfe des *zweiten Experiments* sollte überprüft werden, ob die Adaptation von Vorwärtsmodellen in einem Arbeitsbereich auf angrenzende Arbeitsbereiche generalisierbar ist. Wenn man gelernt hat, Endpositionen bei Bewegungen mittlerer Amplitude zu schätzen, kann man dieses Wissen dann auf kurze oder weite Bewegungen übertragen?

4.2.1 Methode

4.2.1.1 Probanden

Insgesamt nahmen an der zweiten Untersuchung 40 Probanden (20 weiblich, 20 männlich) im Alter von 20 bis 39 Jahren ($M = 28,1$) teil. Sie gaben schriftlich ihr Einverständnis zur Teilnahme an der etwa 30-minütigen Untersuchung. Je 5 Frauen und Männer wurden einer der vier Versuchsgruppen (2 Experimental- und 2 Kontrollgruppen) per Zufall zugeordnet. Alle Pbn waren nach eigener Einschätzung Rechtshänder. Das Händigkeits-Inventar ergab Lateralitätsquotienten von 30 bis 100 ($M = 89,5$), die Trägheit von Unterarm und Hand variierte zwischen 0,0533 und 0,1794 ($M = 0,0972$).

4.2.1.2 Versuchsablauf

Das zweite Experiment gliederte sich in zwei Phasen: 1. Übungsphase: Die Pbn der zwei *Experimentalgruppen* bewegten ihren Arm 40 mal von der Ausgangsposition (0°) über mittlere Distanzen hinweg nach links. Im Anschluß an jede Bewegung wurde eine Positionsschätzung - analog zu der in Experiment 1a - vorgenommen. Nach der Schätzung erhielt der Pb über den Laserpointer eine Rückmeldung über die tatsächliche Armposition. Die Pbn der zwei *Kontrollgruppen* bewegten ihren Arm 40 mal von der Ausgangsposition (0°) über mittlere Distanzen hinweg nach links. Sie erhielten keinerlei visuelle Rückmeldung über ihre Armposition.

2. Testphase: Hier sollten die Pbn je einer Experimental- und Kontrollgruppe 20 *kurze*, und die Probanden der anderen Experimental- und Kontrollgruppe 20 *weite* Flexionsbewegungen durchführen. Alle Probanden wurden explizit darauf hingewiesen, daß sich die Instruktionen „kurz“ und „weit“ (Testphase) bzw. „mittel“ (Übungsphase) auf die Bewegungsamplitude, und nicht auf die Bewegungsdauer oder -geschwindigkeit bezieht. Nach jeder Bewegung sollte der Pb die Position seines Armes schätzen, er erhielt aber keine visuelle Information. In keiner der vier Gruppen wurde der Ausgangspunkt der Bewegung visuell zurückgemeldet. Es wurden also zwei Vf- und zwei Kontrollgruppen ohne visuelle Anfangsinformation analog zu Experiment 1a realisiert.

Der Unterschied liegt hier in der Bewegungsamplitude, die sich zwischen der Übungs- und Testphase unterschied.

4.2.1.3 Auswertung

Wie in Experiment 1a wurde die tatsächliche Position des Arms über den angeschlossenen Computer gespeichert. Die vom Pb geschätzte Position wurde nachträglich ermittelt, indem der Hebel bei eingeschalteter Rückmeldung von der VL auf die geschätzte Position gebracht und diese Position gespeichert wurde. Die Trajektorien wurden daraufhin gefiltert und der Schätzfehler bestimmt, der nachfolgend individuell über die Übungs- und Testphase gemittelt wurde. Um Generalisierung zu überprüfen wurden die Schätzleistungen in der Testphase – getrennt für die Gruppen mit kurzen und weiten Testbewegungen – zwischen der Experimental- und Kontrollgruppe verglichen (s. Abbildung 20). Auch im zweiten Experiment wurde dazu der Fisher-Pitman-Test für zwei unabhängige Stichproben auf die Schätzfehler der Testphase angewendet. Das α -Niveau wurde bei 0,0167 angesetzt (0,05/3), da zusätzlich zu den zwei Fisher-Pitman-Tests wieder Rang-Korrelationen zwischen dem Schätzfehler und der Endposition berechnet wurden.

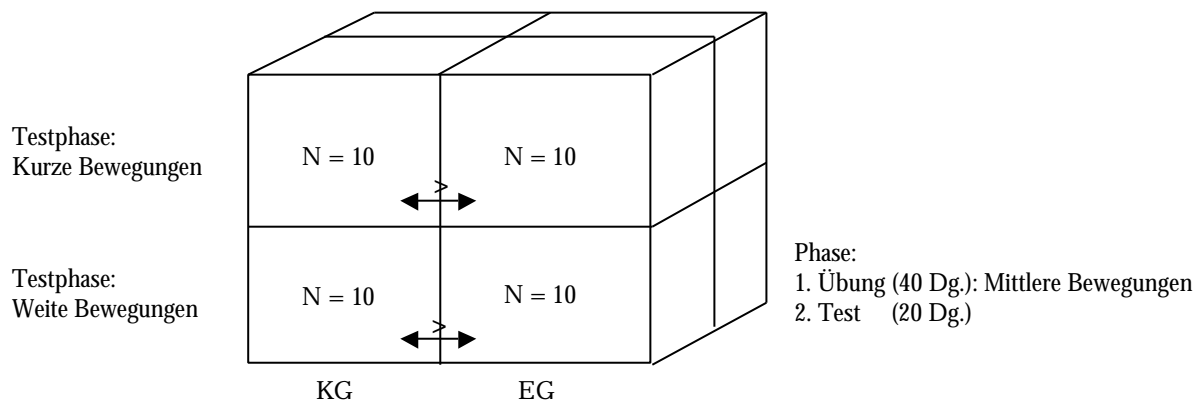


Abbildung 20: Versuchsaufbau von Experiment 1b. KG: Kontrollgruppe, EG: Experimentalgruppe. Die Pfeile stellen die durchgeführten statistischen Vergleiche, die „größer als“-Zeichen geben die Richtung des erwarteten Unterschiedes im Schätzfehler an (s. auch Ergebnisteil).

4.2.2 Ergebnisse

4.2.2.1 Generalisierung von Vorwärtsmodellen

In der Testphase mit kurzen Bewegungen ergab sich ein Z-Wert von 1,129 für den Unterschied zwischen Experimental- und Kontrollgruppe. Bei einem p-Wert von 0,871 wird dieser Vergleich nicht signifikant. Beim Vergleich der Experimental- und Kontrollgruppe mit weiten Testbewegungen ergab sich ein Z-Wert von -1,672, der bei einem p-Wert von 0,047 ebenfalls nicht signifikant wird. Das heißt es konnte nicht nachgewiesen werden, daß sich das Üben von Positions-

schätzungen bei mittleren Bewegungen förderlich auf Positionsschätzungen bei kurzen oder weiten Bewegungen auswirkt. In Abbildung 21 ist der Median sowie die Interquartil-Differenz des Fehlers (°) für die einzelnen Gruppen und Phasen dargestellt; die entsprechenden Werte finden sich in Tabelle 3. Es fällt auf, daß der Fehler bei den weiten Testbewegungen in der Kontrollgruppe größer ist als in der Experimentalgruppe. Dies ist eine erwartungsgemäße Tendenz, die sich auch in einem relativ kleinen p-Wert (0,047) ausdrückt. Auffallend ist hier jedoch die große Variabilität (IQD).

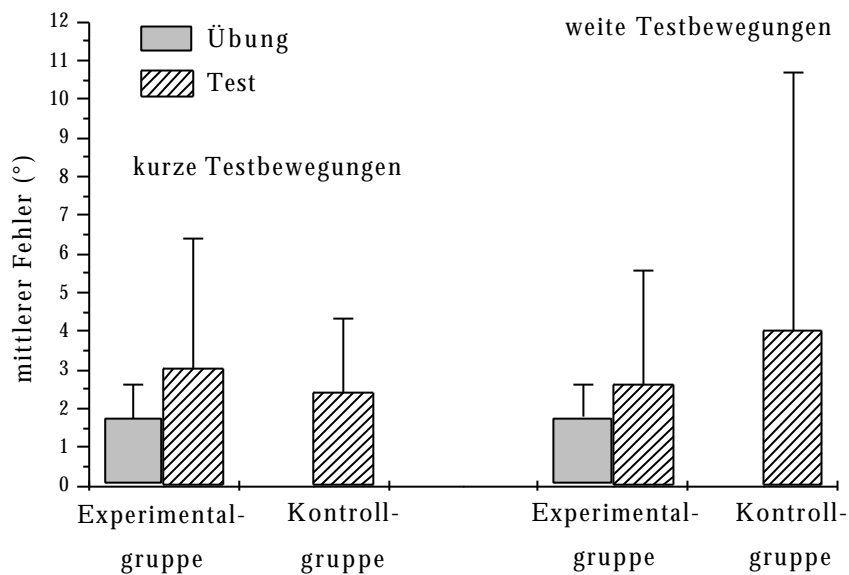


Abbildung 21: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) in den vier Gruppen und zwei Phasen

Tabelle 3: Median und Interquartil-Differenz (IQD) des Fehlers (°) in den vier Gruppen und zwei Phasen. KG-kurz: Kontrollgruppe mit kurzen Testbewegungen, KG-weit: Kontrollgruppe mit weiten Testbewegungen, EG-kurz: Experimentalgruppe mit kurzen Testbewegungen, EG-weit: Experimentalgruppe mit weiten Testbewegungen

Gruppe	Übungsphase		Testphase	
	Median	IQD	Median	IQD
KG-kurz	%	%	2,42	1,89
EG-Kurz	1,75	0,89	3,02	3,37
KG-weit	%	%	4,01	6,69
EG-weit	1,77	0,84	2,64	2,95

4.2.2.2 Abhängigkeit des Fehlers von der Endposition

Analog zum Adaptationsexperiment wurde auch hier überprüft, ob es signifikante Korrelationen zwischen der Endposition und dem Fehler in der Testphase gab. Diese Analyse wurde nur für die Testphase der Gruppen mit den weiten Testbewegungen durchgeführt, in denen sich zumindest in der Tendenz der erwartete Gruppen-Unterschied zeigt. In der Kontrollgruppe korreliert die

Endposition zu -0.1030 mit dem Fehler ($p > r = 0,7770$). In der Experimentalgruppe beträgt die Korrelation 0.0061 ($p > r = 0,9867$). Es zeigen sich keine systematischen Zusammenhänge.

4.2.2.3 Die Endposition in der Übungs- und Testphase

Abbildung 22 zeigt den Median und die Interquartil-Differenz der Endposition ($^{\circ}$) in der Übungs- und Testphase für alle vier Gruppen. Dieser Vergleich dient der Überprüfung des Versuchsdesigns: In der Instruktion wurden die Probanden aufgefordert, „mittlere“ (Übungsphase) bzw. „kurze“ oder „weite“ Bewegungen (Testphase) durchzuführen. Dabei konnte die tatsächliche Bewegungsamplitude nicht direkt kontrolliert werden. Die Abbildung macht deutlich, daß in der Übungs- und Testphase tendenziell tatsächlich unterschiedliche Bewegungen durchgeführt wurden. In der Experimentalgruppe mit weiten Testbewegungen ist der Unterschied zwischen Test- und Retentionsphase etwas größer als in der entsprechenden Kontrollgruppe (s. auch Tabelle 4).

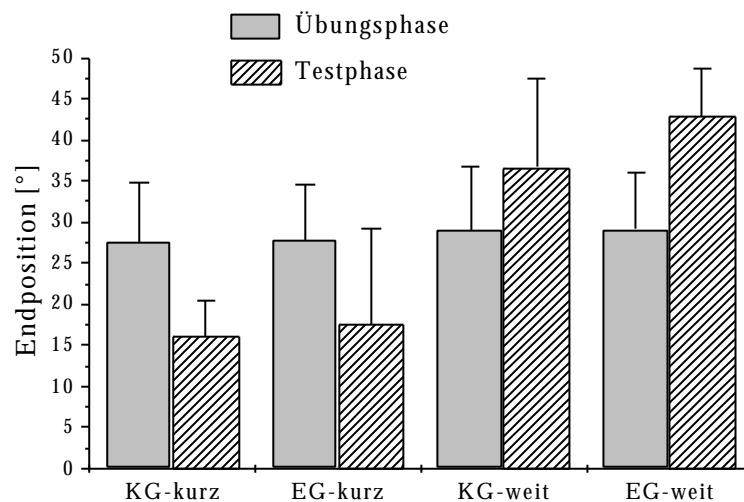


Abbildung 22: Median und Interquartil-Differenz der Endposition ($^{\circ}$) in der Übungs- und Testphase in allen vier Gruppen. KG-kurz: Kontrollgruppe mit kurzen Testbewegungen, KG-weit: Kontrollgruppe mit weiten Testbewegungen, EG-kurz: Experimentalgruppe mit kurzen Testbewegungen, EG-weit: Experimentalgruppe mit weiten Testbewegungen

Tabelle 4: Median und Interquartil-Differenz (IQD) der Endposition ($^{\circ}$) in der Übungs- und Testphase in allen vier Gruppen. KG-kurz: Kontrollgruppe mit kurzen Testbewegungen, KG-weit: Kontrollgruppe mit weiten Testbewegungen, EG-kurz: Experimentalgruppe mit kurzen Testbewegungen, EG-weit: Experimentalgruppe mit weiten Testbewegungen

Gruppe	Übungsphase		Testphase	
	Median	IQD	Median	IQD
KG-kurz	27,52	7,41	16,17	4,28
EG-kurz	27,81	6,65	17,63	11,68
KG-weit	29,04	7,7	36,69	10,69
EG-weit	29,15	6,83	42,92	5,88

4.2.2.4 Der Fehler in der Übungsphase

Um zu überprüfen, ob sich die Schätzleistung im Verlauf der Übungsphase verändert, wurde der Schätzfehler über die ersten und letzten fünf Durchgänge jedes Probanden gemittelt. In Abbildung 23 ist der Median und die Interquartil-Differenz des Anfangs- und Endfehlers (°) zu sehen. Es scheint, daß sich die Übung vor allem in einer Reduktion der Variabilität der Schätzleistung ausdrückt. Eine leichte Abnahme-Tendenz des Medians findet sich v.a. in der Experimentalgruppe mit weiten Testbewegungen.

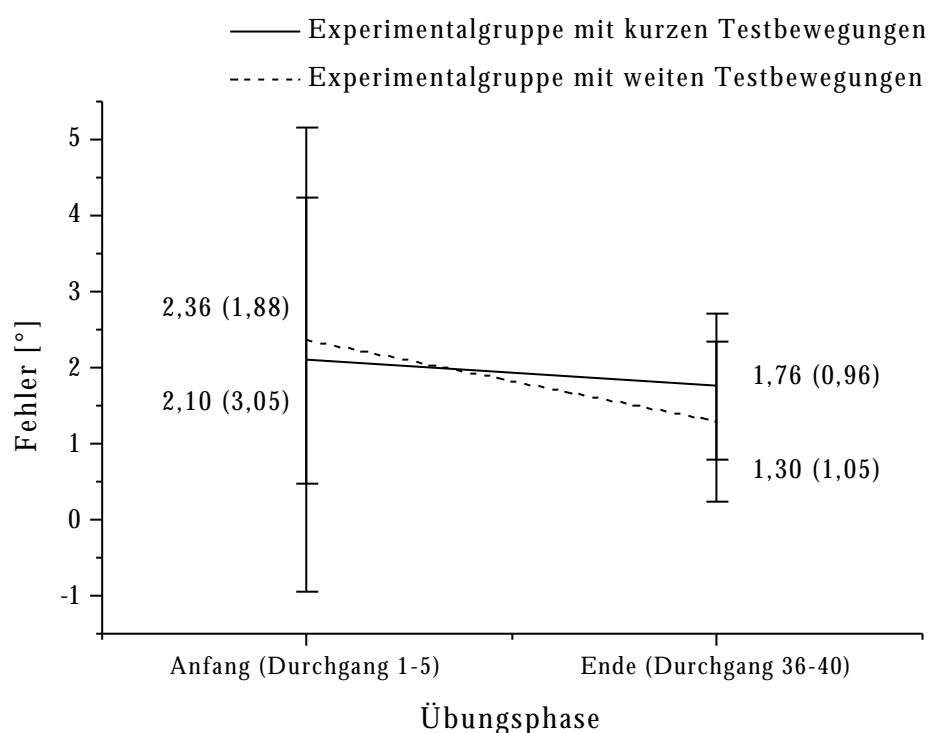


Abbildung 23: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) in den ersten und letzten 5 Durchgängen der Übungsphase für die Experimentalgruppe mit kurzen und weiten Testbewegungen

4.2.3 Zusammenfassung der Ergebnisse aus Experiment 1b

- ◆ Es konnte nicht nachgewiesen werden, daß sich das Üben von Positionsschätzungen bei mittleren Bewegungen förderlich auf Positionsschätzungen bei kurzen oder weiten Bewegungen auswirkt.
- ◆ Tendenziell fand sich jedoch ein erwartungsgemäßer Unterschied zwischen Experimental- und Kontrollgruppe mit weiten Testbewegungen.

4.3 Experiment 2: Integration dynamischer und kinematischer Vorwärtsmodelle

Das letzte Experiment sollte klären, ob sich Probanden bei der Einschätzung ihrer Armposition in der Testphase durch verschobene visuelle Rückmeldung während der Übungsphase fehlleiten lassen. Wenn dies zutrifft, spricht das einerseits für einen vergleichsweise starken Einfluß der visuellen Information bei der Positionsschätzung. Andererseits würde eine Fehlleitung dafür sprechen, daß die Vorwärtsdynamik (verbindet Kräfte und Trajektorien) und die Vorwärtskinematik (verknüpft Trajektorien und Endpunkte) in einem Modell gelernt werden.

4.3.1 Methode

4.3.1.1 Probanden

An der Untersuchung nahmen 20 Probanden (10 weiblich, 10 männlich) im Alter von 19 bis 35 Jahren ($M = 24,8$) teil. Sie gaben schriftlich ihr Einverständnis zur Teilnahme an der etwa 30-minütigen Untersuchung. Je 5 Frauen und Männer wurden einer der 2 Versuchsgruppen per Zufall zugeordnet. Alle Pbn waren nach eigener Einschätzung Rechtshänder. Das Händigkeits-Inventar ergab Lateralitätsquotienten von 30 bis 100 ($M = 86,5$), die Trägheit von Unterarm und Hand variierte zwischen 0,0608 und 0,1463 ($M = 0,0959$).

4.3.1.2 Versuchsablauf

Das Experiment gliederte sich in zwei Phasen. 1. Übungsphase: Die Pbn der Experimental- und Kontrollgruppe bewegten ihren Arm 40 mal von der Ausgangsposition (0°) über zufällige Distanzen hinweg nach links. Im Anschluß an jede Bewegung sahen die Probanden ihre Armposition mittels Laserpunkt auf dem Schirm. Die Anfangsposition wurde nicht visuell zurückgemeldet (AI-Gruppe ohne visuelle Anfangsinformation aus Experiment 1a). *Experimentalgruppe*: Die Probanden erhielten eine *inkorrekte* Rückmeldung über die tatsächliche Armposition (Verschiebung des Laserpunktes um 6° nach links). *Kontrollgruppe*: Die Pbn erhielten eine *korrekte* Rückmeldung über ihre tatsächliche Armposition (keine Verschiebung).

2. Testphase: Hier sollten die Pbn der Experimental- und Kontrollgruppe 20 Flexionsbewegungen über zufällige Distanzen hinweg durchführen. Nach jeder Bewegung sollten sie die Position ihres Armes schätzen, erhielten aber keine Information über den Schätzfehler. In dieser Studie wurde die Auto-Imitation verwendet, obwohl Experiment 1a die Vermutung nahelegt, daß der Vorhersagefehler besser zum Erlernen des Vorwärtsmodells geeignet ist. Die Entscheidung für die Auto-Imitation liegt darin begründet, daß die Probanden die Verschiebung der Rückmeldung nicht bemerken sollten. Sie sollten daher durch den Versuchsaufbau nicht explizit dazu gebracht werden, Vergleiche zwischen der tatsächlichen und geschätzten Position vorzunehmen. Auf die

visuelle Darstellung des (verschobenen) Anfangspunktes wurde ebenfalls verzichtet, da sie den Probanden möglicherweise Anhaltspunkte für die Verschiebung gegeben hätte. Am Ende der Untersuchung wurden die Probanden der Experimentalgruppe befragt, ob sie die Verschiebung der Rückmeldung bemerkt haben.

4.3.1.3 Auswertung

Wie in Experiment 1a und b wurde die tatsächliche Position des Arms über den angeschlossenen Computer gespeichert. Die vom Pb geschätzte Position wurde nachträglich ermittelt, indem der Hebel bei eingeschalteter Rückmeldung von der VL auf die geschätzte Position gebracht und diese Position gespeichert wurde. Die Trajektorien wurden daraufhin gefiltert und der Schätzfehler bestimmt, der nachfolgend individuell über die Testphase gemittelt wurde. Der einzige Unterschied zu den vorherigen Experimenten bestand darin, daß hier nicht der absolute, sondern der tatsächliche Fehler in die Berechnung einging. Es wurde eine Überschätzung der tatsächlichen Armposition erwartet, die sich, wenn der Fehler als Differenz „tatsächliche Position – geschätzte Position“ bestimmt wird, in negativen Fehlern äußern sollte. Die statistische Auswertung erfolgte wieder mit Hilfe des Fisher-Pitman-Tests für unabhängige Stichproben. Unter Berücksichtigung von Korrelationsberechnungen zwischen dem Fehler und der Endposition wurde das α -Niveau (0,05) bei 0,025 angesetzt. Der Versuchsablauf und die durchgeführten statistischen Vergleiche sind in Abbildung 24 dargestellt.

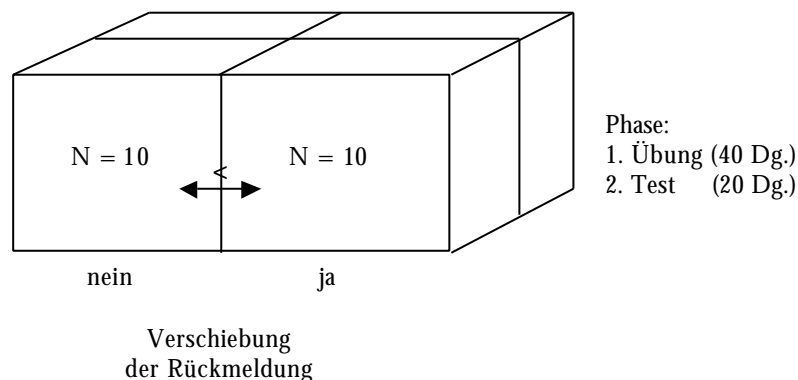


Abbildung 24: Versuchsaufbau von Experiment 2. Der Pfeil stellt den durchgeführten statistischen Vergleich dar, das „größer als“-Zeichen gibt die Richtung des erwarteten Unterschiedes im Schätzfehler an.

4.3.2 Ergebnisse

4.3.2.1 Einfluß der Verschiebung der Rückmeldung

In Abbildung 25 sieht man, daß der Median des Fehlers in der Gruppe ohne Verschiebung des Laserpointers annähernd Null ist. In der Gruppe mit Verschiebung des Laserpointers ist der Me-

dian deutlich negativ. Der Fisher-Pitman-Test für unabhängige Stichproben ergab einen Z-Wert von $-3,071$. Der Unterschied zwischen den Gruppen ist bei dem gewählten α -Niveau von $0,025$ signifikant ($p=0,001$). Die Verschiebung der visuellen Rückmeldung um 6° führte zu einer Überschätzung der Armposition um etwa 3° , d.h. die Fehlleitung war nicht komplett. Dennoch ergab die Befragung der Probanden, daß ihnen die Verschiebung der visuellen Rückmeldung nicht bewußt war.

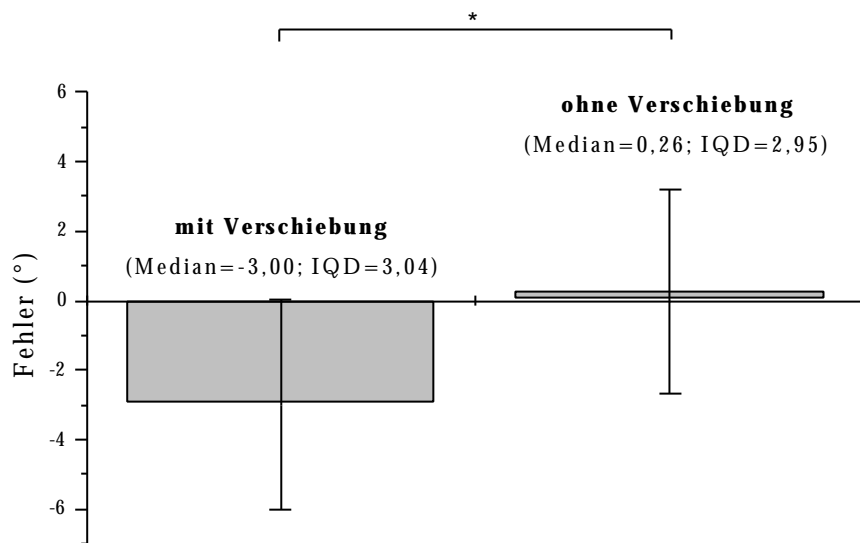


Abbildung 25: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers ($^\circ$) in der Testphase in den Gruppen mit und ohne Verschiebung des Laserpointers

4.3.2.2 Abhängigkeit des Fehlers von der Endposition

Analog zum ersten Experiment wurde auch hier überprüft, ob sich Zusammenhänge zwischen dem Fehler und der Endposition zeigen. In der Gruppe ohne Verschiebung des Laserpointers zeigt sich eine Korrelation von $r=0,5152$ ($p>r=0,1276$), in der Gruppe mit Verschiebung des Laserpointers beträgt sie $0,3818$ ($p>r=0,2763$). Es zeigen sich demnach keine systematischen Zusammenhänge.

4.3.3 Zusammenfassung der Ergebnisse aus Experiment 2

- ◆ Der Schätzfehler ist in der Gruppe mit Verschiebung des Laserpointers signifikant kleiner als in der Gruppe ohne Verschiebung des Laserpointers.
- ◆ Die Fehlleitung durch die visuelle Rückmeldung ist nicht komplett.

5 Diskussion

5.1 Evidenz für Vorwärtsmodelle

5.1.1 Probanden können lernen, Endpositionen unter veränderten dynamischen Bedingungen zu schätzen.

In der vorliegenden Versuchsreihe wurde erstmals gezeigt, daß Probanden mit Hilfe des Vorhersagefehlers lernen können, Endpositionen unter veränderten dynamischen Bedingungen (Applikation einer Reibungskraft) zu schätzen. Dies zeigt sich in signifikant kleineren Fehlern in der Testphase der Vf-Gruppe im Vergleich zur Kontrollgruppe. Im Adaptationsexperiment (1a) sollten die Probanden sowohl in der Übungs- als auch in der Testphase zufällige Bewegungen über den gesamten Arbeitsbereich durchführen. Ob dabei wirklich ein Modell der Kinematik und Dynamik des Arms gelernt wurde, das auf andere Arbeitsbereiche übertragbar ist, sollte mit Experiment 1b (Generalisierung) überprüft werden.

5.1.2 Die Fähigkeit, Endpositionen bei mittleren Bewegungen zu schätzen, generalisiert tendenziell auf weite Bewegungen.

Wenn man Positionsschätzungen bei mittleren Bewegungen mit Hilfe des Vorhersagefehlers gelernt hat, kann dieses Wissen in der Tendenz höchstens auf weitere Bewegungen übertragen werden. Bei den weiten Testbewegungen verfehlt der Unterschied zwischen Experimental- und Kontrollgruppe knapp das Signifikanzniveau, bei den kurzen Testbewegungen läßt sich auch in der Tendenz kein Unterschied zwischen der Experimental- und Kontrollgruppe nachweisen. Hier sind die Fehlerwerte absolut gesehen zwar relativ klein, bezogen auf die Bewegungsamplitude aber eher als groß einzuschätzen. Diese Überlegung spricht dagegen, daß es sich hier einfach um einen Deckeneffekt handelt.

Liegt der mangelnde Effekt v.a. in der Bedingung mit kurzen Testbewegungen möglicherweise daran, daß die Testbewegungen zu weit von den Übungsbewegungen entfernt liegen, so daß sie nicht mehr von demselben Modell erfaßt werden? Gegen diese Interpretation spricht, daß die Generalisierung des Gelernten auf weite Bewegungen scheinbar besser möglich ist als die Übertragung auf kurze Bewegungen, obwohl beide sich in ihrer Amplitude tendenziell gleich stark von den mittleren Bewegungen unterscheiden.

Möglicherweise ist aber nicht nur die Amplitudendifferenz der Übungs- und Testbewegung von Bedeutung. Bei den kurzen Testbewegungen müssen die Probanden der Experimentalgruppe

intrapolieren, d.h. von den mittleren Übungsbewegungen „zurückrechnen“. Bei den langen Testbewegungen müssen sie über den mittleren Amplitudenbereich hinaus *extrapolieren*. Die Probanden der Experimentalgruppe mit weiten Testbewegungen nutzen möglicherweise Information über den in der Übungsphase explorierten mittleren Arbeitsbereich als Orientierungspunkt bzw. neuen „Anfangspunkt“ für die Testbewegungen und profitieren daher mehr von der Übung. Das heißt aber auch, daß die kurzen und weiten Testbewegungen nicht direkt vergleichbar sind, da sie zwei verschiedene Generalisierungsmechanismen umfassen.

Die Ergebnisse weisen darauf hin, daß die Probanden durch die Übung von Positionsschätzungen bei mittleren Bewegungen Wissen über weitere, aber nicht kürzere Bewegungen erwerben. Sie können das Gelernte scheinbar eher extra- als intrapolieren. Eine vorsichtige Interpretation ist, daß Modelle teilweise generalisierbar sind. Die Generalisierbarkeit hängt möglicherweise davon ab, in welchem Bereich - in Bezug auf die Übungserfahrung - die Bewegungen durchgeführt werden. Es sind weitere Experimente erforderlich, um diese Interpretation abzusichern und gegebenenfalls ihre Ursache zu klären.

Man könnte zum Beispiel die Amplitude der Testbewegungen feiner abstufen und sich nur auf die weiten Bewegungen konzentrieren. Wenn sich auch unter diesen Bedingungen keine sicheren Hinweise für Generalisierung zeigen, dann ist das Lernen so lokal, daß die Vorhersage von Endpositionen mit Hilfe einer look-up-table realisiert werden kann. Der Begriff eines „Modells“ wäre dann eher irreführend, da keine Regeln gelernt werden. Die Ergebnisse des vorliegenden Experimentes (1b) reichen jedoch nicht aus, um hierzu eine eindeutige Aussage zu machen.

5.2 Rolle des sensorischen Kanals

5.2.1 Die visuelle Anfangsinformation hat keinen Einfluß auf das Lernen von Positionsschätzungen.

Die visuelle Anfangsinformation hatte keinen Effekt auf die Schätzleistung in der Testphase. Es konnte nicht nachgewiesen werden, daß Positionsschätzungen unter visueller Anfangsinformation besser sind als ohne. Die einfachste Erklärung hierfür wäre, daß die Probanden den Anfangspunkt ihrer Bewegung auf dem Schirm ohnehin erahnten, zumal dieser konstant war. Gegen diese Erklärung spricht, daß sich die Probanden nach Ende des Experiments zum Teil dahingehend äußerten, daß ihnen gar nicht genau klar war, wo die Bewegung anfang.

Dazu kommt, daß die p-Werte der Unterschiede zwischen Experimental- und Kontrollgruppe in der Bedingung ohne visuelle Anfangsinformation wesentlich kleiner sind, d.h. dort sind die Ef-

fekte stärker. Die Fehlerwerte der Kontrollgruppe ohne visuelle Anfangsinformation sind im Vergleich zur Kontrollgruppe mit visueller Anfangsinformation größer. In den Experimentalgruppen ist es genau umgekehrt. Die Fehler der Experimentalgruppen mit visueller Anfangsinformation sind im Vergleich zur Bedingung ohne visuelle Anfangsinformation größer. Zudem ist die Variabilität in den Experimentalgruppen mit visueller Anfangsinformation größer als in denen ohne. Eine mögliche Interpretation dieser Beobachtung, die durch ein neues Experiment überprüft werden müßte, ist die folgende: Es ist denkbar, daß die unterschiedlichen Anfangsbedingungen zu unterschiedlichen Strategien der Bewegungsplanung und -durchführung (inverses Modell) führen, die in der Folge auch die Positionsschätzung (Vorwärtsmodell) beeinflussen: In den Experimentalgruppen *ohne* visuelle Anfangsinformation gibt es nur Information über den Bewegungsendpunkt. Damit wird möglicherweise eine Endpunktkontrolle im Sinne der Äquilibrium-Punkt-Theorie nahegelegt. In den Experimentalgruppen *mit* visueller Anfangsinformation wird vielleicht eher Prozeßkontrolle nahegelegt. Prozeßkontrolle bezieht sich nicht speziell auf generalisierte motorische Programme im Sinne Schmidts (1988), sondern generell auf die Überlegung, daß Bewegungen ausgehend von ihrer Ausgangsposition geplant werden (Vindras et al. 1998; Lacquaniti, 1997; Kalveram, 1998). Dieser Bezug zum Bewegungs-Ausgangspunkt erweist sich möglicherweise aufgrund der negativen Reibungskraft als weniger effektive Strategie als die Endpunktkontrolle: Die negative Reibung führt dazu, daß der Arm bei gleichem motorischen Befehl viel weiter bewegt wird. Plant man die zu überwindende Distanz und wählt den dazu erforderlichen motorischen Befehl, so sollte diese dynamische Veränderung die Schätzung verschlechtern. Plant man dagegen den Endwinkel, so sollte der Einfluß der Reibungskraft geringer sein. Dies könnte in den Experimentalgruppen ohne visuelle Anfangsinformation sowohl zu kleineren Fehlern als auch zu einer geringeren Variabilität führen.

Die genannten Strategien beziehen sich auf das *inverse Modell*, das heißt auf die Umsetzung von Zielen in erforderliche Gelenkdrehmomente, die sich möglicherweise auf die Positionsschätzung – eine Leistung des *Vorwärtsmodells* – auswirkt. Bhushan und Shadmehr (1999) modellierten ein Observer-Modell mit einem inversen Modell, das Bewegungen über die Spezifikation eines Äquilibrium-Punktes steuerte. Die Autoren formulierten den Zusammenhang zwischen inversem Modell und Vorwärtsmodell und der Wahrnehmung der Ausgangsbedingungen folgendermaßen:

„...the descending commands are not specifying a particular torque. Rather, the commands are specifying an equilibrium-like state for the distal visco-elastic system. The forward model integrates the descending neural command over a 200ms period given some initial state of the system. Therefore, even when the ini-

tial states are incorrect due to noise, the output from the forward model tends toward the actual state of the system because of the equilibrium properties of the system that is being controlled” (S. 52).

Mit anderen Worten, in einem Äquilibrium-Punkt-Kontroll-System muß das Vorwärtsmodell den Äquilibrium-Punkt schätzen, der erreicht wird, nicht aber den Verlauf der Bewegung. Diese Punktschätzung ist weniger auf die genaue Spezifikation des Ausgangspunktes angewiesen als die Verlaufsschätzung, da der Äquilibrium-Punkt per se unabhängig von der Ausgangsposition definiert ist.

5.2.2 Dynamische und kinematische Vorwärtsmodelle werden zusammen gelernt

Das Experiment zur Integration von dynamischen und kinematischen Vorwärtsmodellen zeigt, daß sich Probanden bei der Einschätzung ihrer Armposition von einer verschobenen visuellen Rückmeldung fehlleiten lassen. Das heißt sie *überschätzen* ihre Armposition bei einer Verschiebung der Rückmeldung nach links. Dabei ist den Probanden nicht bewußt, daß die Rückmeldung in der Übungsphase nicht korrekt mit der tatsächlichen Armposition übereinstimmt. Die Probanden verknüpfen die dynamische Vorwärtstransformation (Kraft \rightarrow Trajektorie) mit einer damit inkonsistenten kinematischen Transformation (Trajektorie \rightarrow Endpunkt). Dies ist nur möglich, wenn die Probanden während des Lernens nicht trennen zwischen der Frage, zu welcher Trajektorie die Kraft, und zu welchem Endpunkt die Trajektorie führt. Es fällt den Probanden nicht auf, daß die aus der aufgewendeten Kraft resultierende Trajektorie nicht mit der Trajektorie übereinstimmt, die den Bewegungs-Endpunkt generiert. Dies hängt möglicherweise auch damit zusammen, daß die Ausgangsposition der Bewegung nicht sichtbar war.

Wie ist diese Überlegung mit der einleitend erwähnten Annahme konstanter Bewegungspläne in Einklang zu bringen? In der Studie von Shadmehr und Mussa-Ivaldi (1994), in der sich Adaptation an ein Kraftfeld in einer Wiederherstellung der Baseline-Trajektorien äußerte, wurde nur die Dynamik der Bewegung modifiziert. Das dynamische Modell mußte so aktualisiert werden, daß zu bestimmten Ziel-Trajektorien andere Kräfte generiert wurden. Wenn sich Kinematik *und* Dynamik verändern, muß entschlüsselt werden, zu welchen Anteilen sensorische Bewegungskonsequenzen auf die Einzel-Modelle zurückgehen. Da - im Gegensatz zu Änderungen der Dynamik - veränderte kinematische Bedingungen im Alltag wahrscheinlich eher selten auftreten, ist anzunehmen, daß Probanden nicht geübt darin sind, diese Aufschlüsselung vorzunehmen.

Es fällt auf, daß die Fehlleitung nicht komplett ist: Die Experimentalgruppe überschätzt die tatsächliche Armposition um etwa 3° , bei einer Verschiebung der visuellen Rückmeldung um 6° .

Dies spricht dafür, daß die Probanden bei ihren Positionsschätzungen einen „Kompromiß“ wählen zwischen der Information, die ihnen das visuelle System vermittelt und der Information, die die Propriozeption zur Verfügung stellt. Das heißt, visuelle Information wird zwar sehr stark gewichtet, aber die Propriozeption wird nicht komplett vernachlässigt. Damit in Zusammenhang steht auch die Interpretation, daß die „Auflösung“ der Propriozeption nicht sehr hoch ist und daß daher Propriozeption, Efferenz und visuelle Information zu einem „Gesamtmodell“ integriert werden. Es gibt zudem Untersuchungen, die zeigen, daß die propriozeptive Wahrnehmung verblaßt, wenn sie nicht durch visuelle Information rekaliert wird (Block, 1890; Paillard und Brouchon, 1968; Craske und Crawshaw, 1975; Velay, 1984; Wann und Ibrahim, 1992) bzw. daß visuelle Information die Propriozeption im Falle einer Nicht-Übereinstimmung dominiert (Rock, 1966; Welch, Widawski, Harrington & Warren, 1979; mon-Williams, Wann, Jenkinson & Rushton, 1979).

Die Ergebnisse stehen im Einklang mit der Studie von Flanagan et al. (1999), die zeigte, daß das ZNS inverse dynamische und kinematische Modelle zur Kompensation verschiedener Transformationen kombinieren, aber nicht exakt trennen kann. Sie sprechen desweiteren dagegen, daß die Bewegungskinematik ein von der Bewegungsdynamik getrennter Prozeß ist, wie es z.B. in dem Modell von Kalveram (1998) postuliert wird. Weitere Aufschlüsse zur Trennung von Kinematik und Dynamik würde die Untersuchung zweigelenkiger Armbewegungen erbringen. Dort ist der Zusammenhang zwischen der Gelenktrajektorie und dem Endpunkt der Bewegung weniger direkt.

Im Hinblick auf Observer-Modelle wäre es interessant zu überprüfen, wie sich die Probanden nach einer Übungsphase mit verschobener Rückmeldung bei zielgerichteten Bewegungen verhalten. Anzunehmen wäre, daß die Probanden das Ziel unterschätzen, da die Zustandrückführung des Vorwärtsmodells die Armposition systematisch überschätzt. „Übernimmt“ das inverse Modell den Fehler des Vorwärtsmodells, so spricht dies für eine Observer-Struktur des Controllers.

5.2.3 Der Einfluß der Propriozeption

In der ersten Phase des Adaptationsexperimentes (1a) sollten die Probanden Positionsschätzungen nach passiven Bewegungen vornehmen. Hier stand den Probanden nur die Propriozeption (während *und* nach der Bewegung) zur Positionsschätzung zur Verfügung. Abgesehen von der Vf-Gruppe mit und der Kontrollgruppe ohne visuelle Anfangsinformation fanden sich tendenziell Verbesserungen der Schätzleistung in der Testphase im Vergleich zur passiven Phase. Das

heißt, wenn eine aktive Übungsphase mit visueller Endpunktinformation voranging, konnte man in der Testphase in der Tendenz besser schätzen, als es allein anhand der Propriozeption möglich war. In der Vf-Gruppe mit visueller Anfangsinformation war der Schätzfehler in der passiven Phase schon relativ gering und vergleichsweise geringer als in allen anderen Gruppen. Hier liegt also möglicherweise ein Deckeneffekt vor. Wie bereits erwähnt, beruhen die gefunden Gruppeneffekte aber stärker auf der Bedingung ohne visuelle Anfangsinformation. Zudem ist der Fehler in der Testphase dieser Gruppe trotz besserer Leistungen in der passiven Phase größer als in der Vf-Gruppe ohne visuelle Anfangsinformation.

Nach der Bewegung „fühlen“ die Probanden die Endposition des Arms, die über die Propriozeption zurückgemeldet wird. Es ist also prinzipiell möglich, daß die Probanden lediglich lernten, propriozeptiv wahrgenommene Endpositionen (Ellenbogenwinkel) mit extrinsischen Koordinaten (dem visuell dargebotenen Laserpunkt auf dem Schirm) zu verknüpfen. Die Efferenz und möglicherweise auch die Bewegungstrajektorie würden in diesem Fall überhaupt keine Rolle für die Schätzung spielen (d.h. es würde nur die Vorwärtskinematik und nicht die Vorwärtskinematik *und* -dynamik gelernt). Dagegen sprechen die Unterschiede zwischen der Bedingung mit und ohne visuelle Anfangsinformation im Adaptationsexperiment: Wenn nur die Verknüpfung zwischen dem wahrgenommenen Ellenbogenwinkel und dem visuell dargebotenen Laserpunkt auf dem Schirm gelernt würde, sollte der Unterschied zwischen Experimentalgruppen und Kontrollgruppe in beiden Bedingungen visueller Anfangsinformation gleich stark ausgeprägt sein. Dies ist aber nicht der Fall: Die Effekte sind in der Bedingung ohne visuelle Anfangsinformation stärker ausgeprägt. Gegen eine einfache Verknüpfung von propriozeptiv wahrgenommenen Winkeln und visuelle wahrgenommenen Endpunkten spricht auch die Instabilität der propriozeptiven Wahrnehmung (Block, 1890; Paillard und Brouchon, 1968; Craske und Crawshaw, 1975; Velay, 1984; Wann und Ibrahim, 1992)

In beiden Kontrollgruppen war die Schätzung in der Testphase tendenziell variabler als in der passiven Phase. Dies ist möglicherweise ein Effekt der auf den Hebel geschalteten Kraft: Die Propriozeption allein erlaubt konsistentere Schätzungen als die Propriozeption plus Efferenzen, wenn letztere nicht mehr die gleichen Effekte haben wie unter normalen Bedingungen: Unter negativer Reibungskraft führt die Anwendung derselben Muskelkraft zu viel weiteren Bewegungen, als es normalerweise der Fall ist. Dies spricht, genau wie das Experiment mit verschobener visueller Rückmeldung, dafür, daß man nicht nur die Propriozeption zur Schätzung heranzieht, sondern auch alle andere verfügbare Information (hier: Efferenzen), auch wenn sie nicht mehr valide sind. Um den Einfluß der Propriozeption *direkt* zu erfassen, müßten die Effekte der Aus-

schaltung propriozeptiver Information (z.B. bei deafferentierten Patienten) auf die Schätzung von Armpositionen untersucht werden.

5.3 Vorwärtsmodelle werden am besten durch den Vorhersagefehler gelernt

In der vorliegenden Untersuchung konnte nicht nachgewiesen werden, daß die Adaptation des Vorwärtsmodells mittels Vorhersagefehler effektiver ist als die Adaptation mittels Auto-Imitation. Für den mangelnden Unterschied zwischen der AI-Gruppe und der Vf-Gruppe gibt es mindestens vier Erklärungen: 1. Die Lernmechanismen unterscheiden sich tatsächlich nicht. 2. Die Lernmechanismen unterscheiden sich, dieser Unterschied konnte im vorliegenden Experiment nicht belegt werden. 3. Es gibt auch in der AI-Gruppe so etwas wie einen Vorhersagefehler, indem die Probanden implizit/unbewußt und unaufgefordert die Endposition des Arms einschätzen und diese implizite Schätzung mit der tatsächlichen Position vergleichen (beide Gruppen sind de facto Vf-Gruppen). 4. Die Probanden der Vf-Gruppe nutzen nur die Endpunkt- und nicht die Fehler-Information zum Erwerb des Modells (beide Gruppen sind de facto AI-Gruppen). Möglichkeit 2 erscheint am wahrscheinlichsten, da sowohl in der Bedingung mit als auch in der Bedingung ohne visuelle Anfangsinformation ein Trend dahingehend zu erkennen ist, daß der Fehler in der Vf-Gruppe geringer ist als in der AI-Gruppe. Die Effektivität der beiden Lernmechanismen ließe sich möglicherweise genauer klären, wenn man die Dauer der Übungsphase variieren würde. Wenn der Vorhersagefehler insofern effektiver ist, als daß *schneller* gelernt wird, so würden Unterschiede zwischen AI- und Vf-Gruppe umso deutlicher zutage treten, je weniger Übungsdurchgänge gegeben sind.

Aus dieser Interpretation darf nicht der Schluß gezogen werden, daß die Auto-Imitation unwirksam zum Erlernen von Positionsschätzungen ist. Der Unterschied zwischen AI-Gruppe und Kontrollgruppe verfehlt nur knapp das Signifikanzniveau, der p-Wert ist aber dennoch sehr klein. Die Korrelationsberechnungen sprechen dafür, daß der Fehler in der AI-Gruppe ohne visuelle Anfangsinformation mit der Endposition zusammenhängt. Die mangelnde Stärke des Gruppenunterschieds zwischen der AI-Gruppe und der Kontrollgruppe geht aber vermutlich nicht alleine darauf zurück, da die Endpositionen der AI-Gruppe tendenziell nicht anders sind als die der Kontrollgruppe. Eine Erklärung der Ergebnisse wäre, daß Menschen im Normalfall den Vorhersagefehler zur Aktualisierung von Vorwärtsmodellen benutzen, daß sie aber, wenn es die Situation nahelegt, auch in der Lage sind, über die Auto-Imitation zu lernen.

Bezüglich der signifikant besseren Schätzleistung der Vf-Gruppe im Vergleich zur Kontrollgruppe könnte man argumentieren, daß die Experimentalgruppe die Schätzprozedur einfach besser

beherrscht, da sich die Anzahl der Durchgänge mit Schätzung zwischen den Gruppen unterscheidet (60 vs. 20 Schätzdurchgänge vor der Testphase). Dagegen spricht aber die Tatsache, daß auch die AI-Gruppe ohne visuelle Anfangsinformation gemessen am p-Wert im Vergleich zu ihrer Kontrollgruppe besser abschneidet, obwohl diese genau die gleiche Erfahrung mit dem Schätzverfahren hat. Das möglicherweise bessere Beherrschen des Schätzverfahrens scheint also nicht ausschlaggebend für das Ergebnis zu sein.

In dem Zusammenhang stellt sich die Frage, ob die Anwendung einer bestimmten Lernstrategie altersabhängig ist: Es wäre denkbar, daß Kinder im Gegensatz zu Erwachsenen eher den ungezielten, autoimitativen Lernmechanismus präferieren. Aufgrund ihres noch nicht so gut ausgeprägten Wissens über die Funktionsweise der eigenen Gliedmaßen geht es bei den Kindern weniger um die Validierung vorhandener Modelle als vielmehr darum, Erfahrungen über die eigene Motorik zu sammeln. Hinweise für noch nicht voll entwickelte interne Modelle bei Kindern finden sich in einer Studie von Konczak et al. (eingereicht) und Jansen-Osmann et al. (eingereicht). In beiden Studien zeigt sich – allerdings für *inverse* interne Modelle – daß Kinder zwischen vier und zwölf Jahren noch nicht über präzise interne Modell verfügen.

Untersuchungen zum Schema-Lernen („Variability of Practice“-Paradigma des GMP-Ansatzes) zeigen, daß Kinder – anders als Erwachsene – sehr von variabler Übung profitieren (für eine Übersicht s. Shapiro & Schmidt, 1982). Im Rahmen des internen Modell-Ansatzes könnte man diesen Befund auch damit erklären, daß Kinder durch variable Übung mehr Information über die Effekte ihrer eigenen motorischen Kommandos erhalten und dadurch in nachfolgenden, neuen Aufgaben besser abschneiden als Kinder, die nicht variabel übten.

Desweiteren stellt sich die Frage, ob die Adaptation eine Aktualisierung des „normalen“ oder die Bildung eines zusätzlichen Modells beinhaltet. Diese Frage ist mit Hilfe des vorliegenden Experiments nicht zu klären. Für die Bildung eines zusätzlichen Modells sprechen einleitend beschriebene Beobachtungen zu De- und Readaptationsprozessen: Eine Umstellung auf den „normalen“ Zustand ist sehr schnell möglich, genauso wie das erneute Adaptieren an bestimmte dynamische oder kinematische Veränderungen (s. Wolpert & Kawato, 1998). Wenn ein zusätzliches Modell gelernt wird, so ist anzunehmen, das dessen Erwerb von dem „normalen“ Modell ausgeht, aber getrennt gespeichert wird.

Interessant wäre schließlich die Überprüfung einer Hypothese von Doya (1999) zum neurophysiologischen Korrelat von überwachten und nicht-überwachten Lernprozessen mit Hilfe des vorliegenden Untersuchungsparadigmas. Sie besagt, daß das Kleinhirn für überwachtetes Lernen, die

Basalganglien für Verstärkungslernen und der cerebrale Cortex für nicht-überwachtes Lernen zuständig ist. Das Konzept befaßt sich mit globalen Lernstrategien, d.h. damit, *wie* die Strukturen arbeiten. Daher lassen sich nach Ansicht Doyas auch Befunde neuerer Studien in das Konzept integrieren, die den „motorischen“ Strukturen Cerebellum und Basalganglien nicht-motorische Funktionen zuschreiben. Doya präsentiert anatomische, physiologische und theoretische Evidenz für sein Konzept und auch Kawato et al. (1987), Kawato und Gomi (1992a) und Kawato und Gomi (1992b) liefern mit Studien zum „Cerebellar Feedback Error Learning“ Belege für die überwachte Lernfunktion des Cerebellums. Man könnte z.B. zwei Gruppen von Kleinhirnpatienten untersuchen. Eine Gruppe würde Positionsschätzungen mittels Vorhersagefehler, die andere Gruppe mittels Auto-Imitation lernen. Gemäß Doyas Hypothese wäre zu erwarten, daß die Probanden der AI-Gruppe signifikant besser abschneiden als die der Vf-Gruppe. In zwei Gruppen von Patienten mit Läsionen des cerebralen Cortex wäre genau der entgegengesetzte Unterschied zu erwarten.

5.4 Die Übungs-, Test und Retentionsphase

Sowohl im Adaptations- als auch im Generalisierungsexperiment zeigt sich über die Übungsphase eine geringe Abnahme des Schätzfehlers. Neben dieser leichten Abnahmetendenz des Medians fällt aber auch auf, daß die Variabilität des Fehlers abnimmt, d.h. die Schätzungen der Probanden sind gegen Ende der Übungsphase konsistenter. Die Übung wirkt sich also scheinbar weniger dahingehend aus, daß der Fehler geringer wird, als daß Probanden sicherer in ihren Schätzungen werden.

Es zeigen sich nur sehr geringe Veränderungen von der Testphase zur Retentionsphase hin; lediglich in der Kontrollgruppe ohne visuelle Anfangsinformation findet man tendenziell eine Verschlechterung, die vielleicht auf nachlassender Konzentration in der vergleichsweise „langweiligen“ Aufgabe (keinerlei visuelle Information) beruht. Insgesamt lassen sich diese Veränderungen, die zudem nicht auf ihre Signifikanz hin getestet wurden, aufgrund ihrer geringen Ausprägung und der zum Teil sehr großen Variabilität aber nur sehr schwer interpretieren. Hinzu kommt, daß zur Untersuchung der Retention im Prinzip ein modifizierter Untersuchungsplan hätte herangezogen werden müssen: „Übung – Retention“ im Vergleich zu „Übung – Pause – Retention“. Da die Retentionsfrage aber hier nicht im Vordergrund stand, sondern der Einfluß der verschiedenen Übungsphasen auf die Testphase, wurde für alle Probanden der Aufbau Übung – Test – Pause – Retention gewählt.

Die geringen Veränderungen sprechen dafür, daß die dreißigminütige Pause keinen großen Einfluß auf die Lernleistung hat. In den Untersuchungen von Shadmehr und Brashers-Krug (1997) und Shadmehr und Holcomb (1999) zeigte sich, daß sich die Leistung in einer Primäraufgabe (Bewegungen in einem Kraftfeld) verschlechterte, wenn unmittelbar nach dem Lernen dieser Aufgabe eine zweite – motorische – Aufgabe (Bewegungen in einem anderen Kraftfeld) zwischengeschaltet wurde. Wenn zwischen dem Lernen der ersten und zweiten Aufgabe eine längere Zeitspanne lag, zeigte sich diese Verschlechterung nicht. Wenn also keine retrograde Interferenz gegeben ist, scheint es gut möglich, die gelernten Bewegungen über einen längeren Zeitraum (hier 30 Minuten, in den Untersuchungen von Shadmehr und Brashers-Krug (1997) und Shadmehr und Holcomb (1999) etwa 5 Stunden) zu behalten.

5.5 Modelle der Bewegungskontrolle – Eine Integration

Die Theorie der generalisierten motorischen Programme und der Ansatz der internen Modelle weisen konzeptuelle Ähnlichkeiten auf. Das Recall-Schema speichert – ähnlich wie ein inverses Modell – eine Regel über den Zusammenhang zwischen sensorischen Zielen, Anfangsbedingungen und erforderlichen motorischen Befehlen (=Parametern). Das Recognition-Schema speichert den Zusammenhang zwischen dem gewünschten sensorischen Ziel, den Anfangsbedingungen und den zu erwartenden sensorischen Konsequenzen und ähnelt damit einem Vorwärtsmodell. Die genannten Transformationen des Recall- und Recognition-Schemas finden jedoch auf einer anderen Ebene statt: Die Schemata finden Parameter bzw. schätzen das Ergebnis zu an anderer Stelle ausgewählten spezifischen Programmen.

Eine weitere Ähnlichkeit zeigt sich in der Modularität. Sowohl in der GMP-Theorie als auch bei den internen Modellen wird die Notwendigkeit gesehen, Bewegungskontrolle modular zu konzeptionalisieren und von kontextspezifischen Programmen bzw. Modellen auszugehen. Modularität hängt eng zusammen mit Generalisierbarkeit. Sowohl bei den internen Modellen als auch bei generalisierten motorischen Programmen ist der Gültigkeitsbereich auf eine Reihe ähnlicher Bewegungen begrenzt. Die Repräsentation neuronaler Kontrolle ist weder spezifisch auf eine Bewegung begrenzt, noch ist ein Modell oder Programm für alle Bewegungen zuständig. Schließlich findet sich sowohl bei den motorischen Programmen als auch bei den internen Modellen eine mehr oder weniger strikte Trennung zwischen Ausführung und Evaluation von Bewegungen, d.h. inversen Modellen und Recall-Schemata auf der einen und Vorwärtsmodellen und Recognition-Schemata auf der anderen. Die Tatsache, daß Konzepte wie Generalisierbarkeit, Modularität

und Trennung zwischen Ausführung und Evaluation wiederkehrende Begriffe sind, spricht dafür, daß sie für die Beschreibung motorischer Kontrolle zentral sind.

Trotz dieser Ähnlichkeiten in den Konzepten sollte aber nicht der Eindruck entstehen, daß der GMP- und der interne Modell-Ansatz austauschbar sind. Es gibt keine direkten experimentellen Belege für GMPs und auch keine neurophysiologischen Hinweise dafür, daß das ZNS Bewegungen tatsächlich hierarchisch über die Parametrisierung festgelegter raum-zeitlicher Bewegungsmuster realisiert.

Auch die Äquilibrium-Punkt-Theorie bietet keine echte Alternative zum Modell-Konzept. Befunde, die diese Theorie stützen, beschränken sich lediglich auf Eingelenksbewegungen. Der wichtigste Kritikpunkt ist, daß sowohl die Äquilibrium-Punkt-Theorie als auch der GMP-Ansatz die erforderlichen Transformationen zwischen den sensorischen Systemen und der Realisierung von Bewegungen durch das motorische System ausklammern.

Die zitierten Studien zu internen Modellen liefern dagegen überzeugende Befunde zu der Frage, wie und wo Bewegungskontrolle neuronal realisiert ist. Eine Integration der Ansätze ist aber z.B. insofern möglich, als der motorische Anteil der internen sensomotorischen Transformation möglicherweise in bestimmten Situationen Endpunktkontrolle beinhaltet. Das heißt die inverse Transformation generiert zu gegebenen sensorischen Zielen in der Umwelt Äquilibrium-Punkte des Gelenks, ohne den Drehmomentverlauf direkt zu spezifizieren und den Anfangspunkt der Bewegung zu kennen (Bushan & Shadmehr, 1999; Shadmehr, 1995).

5.6 Limitationen und weitere Experimente

Das wichtigste Problem der vorliegenden Arbeit ist, daß keine statistisch signifikanten Belege dafür gefunden wurden, daß Modelle generalisierbar sind. Es fanden sich lediglich schwache Hinweise für eine teilweise Generalisierung des Lernens von mittleren auf weite Bewegungen, nicht aber von mittleren auf kurze Bewegungen. Zu klären bleibt, ob hier tatsächlich zwei verschiedene Arbeitsbereiche untersucht wurden, die nicht miteinander vergleichbar sind. Hier zeigt sich das Problem, theoretisch und experimentell zwischen der Generalisierbarkeit und Modularität interner Modelle zu unterscheiden; wann werden Bewegungen noch bzw. nicht mehr von demselben Modell erfaßt? Dazu könnte z.B. eine feinere Abstufung der Bewegungsamplitude der

weiten Bewegungen, sowie eine Variation des Bewegungsanfangspunktes genauere Aufschlüsse geben. Es läßt sich anhand der vorliegenden Daten nicht mit Sicherheit klären, wie Vorwärtsmodell der Armdynamik und –kinematik repräsentiert sind – als Regeln oder look-up tables.

Es stellt sich desweiteren die Frage, warum sich keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen dem Lernen aus Vorhersagefehlern und der Auto-Imitation gezeigt haben. Die Rolle der verschiedenen Lernmechanismen könnte genauer untersucht werden, indem die Dauer der Übungsphase variiert würde: Möglicherweise unterscheiden sich die Lernstrategien in der Schnelligkeit, mit der gelernt wird. Führten die Probanden der AI-Gruppe implizite Schätzungen durch oder nutzten die Probanden der Vf-Gruppe nur die Rückmeldung? Möglicherweise könnte über die Instruktion mehr Einfluß auf etwaige Strategien genommen werden. Eine anschließende Befragung der Probanden würde zudem möglicherweise zusätzliche Information liefern.

Bei den hier untersuchten Bewegungen gab es nur einen Freiheitsgrad, d.h. die Probanden konnten ihren Unterarm lediglich im Ellenbogengelenk bewegen. Damit ist der Endpunkt direkt mit dem Ellenbogenwinkel korreliert und eine Schätzung des Endpunktes entspricht der Schätzung des Winkels. Bei Mehrgelenksbewegungen ist dies nicht der Fall. Daher bietet es sich an, das vorliegende Paradigma auf Mehrgelenksbewegungen anzuwenden, bei denen der Zusammenhang zwischen Gelenkwinkeln und der Endposition weniger eng ist. Damit könnte zum einen weitere Information zur Trennung von Bewegungs kinematik und -dynamik gewonnen werden, zum anderen könnte überprüft werden, ob Mehrgelenksbewegungen anderen Kontroll- bzw. Lernmechanismen unterliegen wie die hier untersuchten Eingelenksbewegungen.

Möglicherweise wäre der Einfluß visueller Anfangsinformation größer, wenn kompliziertere Bewegungen (z.B. Mehrgelenksbewegungen) untersucht würden. Untersuchungen zur Äquilibrium-Punkt-Theorie zeigen, daß einfache Eingelenksbewegungen nicht auf die Kenntnis der Anfangsposition der Bewegung angewiesen sind. Bei Mehrgelenksbewegungen wird die Äquilibrium-Punkt-Theorie aber weniger durch experimentelle Befunde gestützt.

Es sind weitere Untersuchungen erforderlich, um manche in der Diskussion angeführten Interpretation abzusichern. Dazu gehört die Überlegung, daß die visuelle Anfangsinformation eine bestimmte Kontrollstrategie nahelegt, Endpunktkontrolle vs Verlaufskontrolle. Genauer zu untersuchen ist außerdem die Stabilität von internen Modellen, d.h. die Retention. Die vorliegenden Ergebnisse sprechen dafür, daß das Gelernte über einen Zeitraum von mindestens einer halben Stunde behalten wird.

Weitere offene Fragen sind: Wie entwickeln sich Vorwärtsmodelle in der Ontogenese? Werden vorhandene Modelle aktualisiert oder neue Modelle gelernt? Dazu könnte man z.B. Positionsschätzungen unter verschiedenen Arten von Reibungen lernen lassen. Welche Struktur hat der motorische Kontroller? Die Annahme eines Observer-Modells könnte überprüft werden, indem Probanden das Vorwärtsmodell mit Verschiebung der visuellen Rückmeldung lernen und dann Zielbewegungen durchführen sollen. Verfehlen die Probanden das Ziel? Schließlich wäre es auch interessant, erinnerte Position schätzen zu lassen. Damit könnte geklärt werden, welchen Einfluß die propriozeptive Information während des Haltens der Endposition für die Schätzung hat.

6 Schlußfolgerung

In dieser Arbeit wurde erstmalig gezeigt, daß es experimentelle Evidenz für Vorwärtsmodelle gibt, mit deren Hilfe Endpositionen unter veränderten dynamischen Bedingungen geschätzt werden können. Es fanden sich allerdings nur relativ schwache Hinweise für die Generalisierbarkeit der Übungserfahrung. Wenn sich auch in weiteren, verfeinerten Untersuchungen keine Hinweise für eine Generalisierbarkeit von Vorwärtsmodellen zeigen, kann man nicht davon ausgehen, daß tatsächlich Regeln gelernt werden. Die Vorhersage von Endpositionen könnte dann durch das „Ablesen“ sensomotorischer Datenpaare aus einer „Assoziationstafel“ erklärt werden. Unabhängig davon, ob Regeln oder sensomotorische Verknüpfungen im Sinne einer look-up-table gelernt wurden, sprechen die Daten dafür, daß die kinematischen und dynamischen Eigenschaften des Arms in ein Gesamtkonzept integriert werden. Es sind weitere Untersuchungen erforderlich, um das Wissen über motorische Vorwärtsmodelle zu erweitern und damit ein kompletteres Bild über die motorische Kontrolle durch interne motorische Modelle zu gewinnen. Das hier vorgestellte Paradigma liefert dafür einen geeigneten Rahmen.

7 Literatur

Alexander, G.E. & Crutcher, M.D. (1990). Neural representations of the target (goal) of visually guided arm movements in three motor areas of the monkey. Journal of Neurophysiology, 64, 164-178.

Alexander, G.E., De Long, M.R. & Crutcher, M.D. (1992). Do cortical and basal ganglionic motor areas use "motor programs" to control movement? Behavioral and Brain Sciences, 15, 656-665.

Allen, G. & Tsukahara, N. (1974). Cerebrocerebellar Communication Systems. Physiological Reviews, 54, 957-1006.

Atkeson, C.G. (1989). Learning arm kinematics and dynamics. Annual Review of Neuroscience, 12, 157-183.

Bartlett, F.C. (1932). Remembering. Cambridge: University Press.

Bernstein, N. (1967). The coordination and regulation of movement. London: Pergamon Press.

Bhushan, N. & Shadmehr, R. (1999). Computational nature of human adaptive control during learning of reaching movements in force fields. Biological Cybernetics, 81, 39-60.

Blakemore, S.J., Frith, C.D. & Wolpert, D.M. (1999). Spatio-temporal prediction modulates the perception of self-produced stimuli. Journal of Cognitive Neuroscience, 11, 551-559.

Blakemore, S.J., Goodbody, S.J. & Wolpert, D.M. (1998). Predicting the consequences of our own actions: The role of sensorimotor context estimation. Journal of Neuroscience, 18, 7511-7518.

Block, A.M. (1890). Expériences sur les sensations musculaires. Revue Scientifique, 45, 294-301.

Brashers-Krug, T., Shadmehr, R. & Bizzi, E. (1996). Consolidation in human motor memory. Nature, 382, 252-255.

Brown, S.H. & Cooke, J.D. (1984). Initial agonist burst duration depends on movement amplitude. Experimental Brain Research, 55, 523-527.

Buneo, C.A., Boline, J., Soechting, J.F. & Poppele, R.E. (1995). On the form of the internal model for reaching. Experimental Brain Research, 104, 467-479.

Clauser, C.E., McConville, J.T. & Young, J.W. (1969). Weight, volume, and center of mass of segments of the human body. In Technical Report AMRL-TR (pp.69-70). Dayton, Ohio: Wright Patterson Air Force Base.

Conditt, M.A., Gandolfo, F. & Mussa-Ivaldi, F.A. (1997). The motor system does not learn the dynamics of the arm by rote memorization of past experience. Journal of Neurophysiology, *78*, 554-560.

Connolly, J.D. & Goodale, M.A. (1999). The role of visual feedback of hand position in the control of manual prehension. Experimental Brain Research, *125*, 281-286.

Craske, B. & Crawshaw, M. (1975). Shifts in kinesthesia through time and after active and passive movements. Perceptual and Motor Skills, *40*, 755-761.

Dempster, W.T. (1955). Space requirements of the seated operator. In Technical Report WADC-TR (pp. 55-159). Dayton, Ohio: Wright Patterson Air Force Base.

Desmurget, M., Rossetti, Y., Prablanc, C., Stelmach, G.E. & Jeannerod, M. (1995). Representation of hand position prior to movement and motor variability. Canadian Journal of Physiology and Pharmacology, *73*, 262-272.

Dewhurst, D.J. (1967). Neuromuscular control system. IEEE Transactions on Biomedical Engineering, *14*, 55-159.

Donoghue, J.P., Suner, S. & Sanes, J.S. (1990). Dynamic organisation of primary motor cortex output to target muscles in adult rats. II. Rapid reorganisation following motor nerve lesions. Experimental Brain Research, *79*, 492-503.

Doya, K. (1999). What are the computations of the cerebellum, the basal ganglia and the cerebral cortex? Neural Networks, *12*, 961-974.

Dum, R.P. & Strick, P.L. (1991). The origin of corticospinal projections from premotor areas in the frontal lobe. Journal of Neuroscience, *11*, 667-689.

Feldman, A.G. (1966). Functional tuning of the nervous system during control of movement or maintenance of a steady posture II - Controllable parameters of the muscles. Biofizika, *11*, 498-508.

Feldman, A.G., Adamovich, S.V. & Levin, M.F. (1995). The relationship between control, kinematic and electromyographic variables in fast single-joint movements in humans. Experimental Brain Research, *103*, 440-450.

Fitts, P.M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. Journal of Experimental Psychology, *47*, 381-391.

Flanagan, J.R., Nakano, E., Imamizu, H., Osu, R., Yoshioka, T. & Kawato, M. (1999). Composition and decomposition of internal models in motor learning under altered kinematic and dynamic environments. Journal of Neuroscience, *19*(RC34).

Flanagan, J.R. & Wing, A.M. (1993). Modulation of grip force with load force during point-to-point arm movements. Experimental Brain Research, *95*, 131-143.

Flanagan, J.R. & Wing, A.M. (1997). The role of internal models in motion planning and control: Evidence from grip force adjustments during movements of hand-held loads. Journal of Neuroscience, *17*, 1519-1528.

Flash, T. & Hogan, N. (1985). The coordination of the arm movements: An experimentally confirmed mathematical model. Journal of Neuroscience, *7*, 1688-1703.

Gandolfo, F., Mussa-Ivaldi, F.A. & Bizzi, E. (1996). Motor learning by field approximation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A., *93*, 3843-3846.

Georgopoulos, A.P., Ashe, J., Smyrnis, N. & Taira, M. (1992). The motor cortex and the coding of force. Science, *256*, 1692-1695.

Georgopoulos, A.P., Kettner, R.E. & Schwartz, A.B. (1988). Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. II. Coding of the direction of movement by a neuronal population. Journal of Neuroscience, *8*, 2928-2937.

Ghez, C. & Sainburg, R. (1995). Proprioceptive control of interjoint coordination. Canadian Journal of Physiology and Pharmacology, *73*, 273-284.

Gomi, H. & Kawato, M. (1996). Equilibrium-point control hypothesis examined by measured arm stiffness during multijoint movement. Science, *272*, 117-120.

Gomi, H., Shidara, M., Takemura, A., Inoune, Y., Kawano, K. & Kawato, M. (1998). Temporal firing patterns of purkinje cells in the cerebellar ventral paraflocculus during ocular following responses in monkeys. I. Simple spikes. Journal of Neurophysiology, *80*, 818-831.

Gribble, P.L., Ostry, D.J., Sanguinet, V. & Laboissiere, R. (1998). Are complex control signals required for human arm movement? Journal of Neurophysiology, *79*, 1409-1424.

Hasan, Z. (1986). Optimized movement trajectory and joint stiffness in unperturbed inertial loaded movements. Biological Cybernetics, *53*, 373-382.

Hawkins, B. (1977). Variability of practice in a pursuit tracking task: A test of schema theory. Unpublished Master's Thesis, Dalhousie University. [Zit. n. Shapiro & Schmidt, 1982]

He, S.Q., Dum, R.P. & Strick, P.L. (1993). Topographic organization of corticospinal projections from the frontal lobe: Motor areas on the lateral surface of the hemisphere. Journal of Neuroscience, *13*, 952-980.

Held, R. (1961). Exposure-history as a factor in maintaining stability of perception and coordination. Journal of Nervous and Mental Diseases, *132*, 26-32.

Heuer, H. (1992). Psychomotorik. In H. Spada (Ed.), Lehrbuch Allgemeine Psychologie (2, ed., pp. 495-559). Bern: Hans Huber.

Hill, A.V. (1938). The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. Proceedings of the Royal Society, *126B*, 136-195

Hinton, G.E. (1993). Wie neuronale Netze aus Erfahrung lernen. Spektrum der Wissenschaft, Spezial 1, Gehirn und Geist, 96-105.

Hogan, J.C. (1977). The effect of varied practice on the accuracy of ballistic movements: A test of Schmidt's schema theory, unpublished manuscript. [Zit. n. Shapiro & Schmidt, 1982]

Hogan, N. (1984). An organizing principle for a class of voluntary movements. Journal of Neuroscience, 4, 2745-2754.

Hogan, N. & Flash, T. (1987). Moving gracefully: Quantitative theories of motor coordination. Trends in Neuroscience, 10, 170-174.

Hollerbach, J.M. (1978). A study of human motor control through analysis and synthesis of handwriting (Ph.D. Dissertation): Massachusetts Institute of Technology.

Hoover, J.E. & Strick, P.L. (1993). Multiple output channels in the basal ganglia. Science, 259, 819-821.

Imamizu, H. (1997). Separated modules for visuomotor control and learning in the cerebellum: A functional MRI study. Neuro Image, 5, 5598.

Imamizu, H. & Shimojo, S. (1995). The locus of visual-motor learning at the task or manipulator level: Implications from intermanual transfer. Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 21, 719-733.

Jacobs, M. & Donoghue, J.P. (1991). Reshaping the cortical motor map by unmasking latent intracortical connections. Science, 251, 944-947.

James, W. (1890). The principles of psychology. (Vol. 1). New York: Holt.

Jansen-Osmann, P., Beirle, S., Richter, S., Konczak, J. & Kalveram, K.-T. (eingereicht). Die Rolle visuellen Feedbacks für den Erwerb inverser motorischer Modelle bei Kindern und Erwachsenen.

Johansson, R.S. & Westling, G. (1987). Signals in tactile afferents from the fingers eliciting adaptive motor responses during precision grip. Experimental Brain Research, 66, 141-154.

Johnson, R.W. & McCabe, J.F. (1977). Variability of practice on a ballistic task: A test of schema theory, unpublished manuscript. [Zitiert nach Shapiro & Schmidt, 1982]

Jordan, M. I. & Rumelhart, D. E. (1992). Forward models: Supervised learning with a distal teacher. Cognitive Science, 16, 307-354.

Kalaska, J.F. (1995). Reaching movements: Implications from connectionist models. In Arbib, M. A. (Ed.), The Handbook of Brain Theory and Neural Networks. Cambridge: MIT Press.

Kalveram, K.T. (1993). A neural network model enabling sensorimotor learning: Application to the control of arm movements and some implications for speech motor control and stuttering. Psychological Research, *55*, 299-314.

Kalveram, K.T. (1998). Wie das Individuum mit seiner Umwelt interagiert. Lengerich: Papst Publishers.

Kalveram, K.T. (1999). A modified model of the Hebbian synapse and its role in motor learning. Human Movements Science, *18*, 185-199.

Kawato, M., Furawaka, K. & Suzuki, R. (1987). A hierarchical neural network model for the control and learning of voluntary movements. Biological Cybernetics, *56*, 1-17.

Kawato, M. & Gomi, H. (1992a). The cerebellum and VOR/OKR learning models. Trends in Neuroscience, *15*, 445-453.

Kawato, M. & Gomi, H. (1992b). A computational model of four regions of the cerebellum based on feedback error learning. Biological Cybernetics, *68*, 95-103.

Keele, S.W. (1968). Movement control in skilled motor performance. Psychological Bulletin, *70*, 387-403.

Kelso, J.A.S. (1977). Motor control mechanisms underlying human movement production. Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, *3*, 529-543.

Kelso, J.A.S., Holt, K.G. & Flatt, A.E. (1980). The role of proprioception in the perception and control of human movement: Toward a theoretical reassessment. Perception and Psychophysics, *28*, 45-52.

Kelso, J.A.S., Southard, D.L. & Goodman, D. (1979). On the nature of human interlimb coordination. Science, *203*, 1029-1031.

Kitazawa, S., Kimura, T. & Yin, P. (1998). Cerebellar complex spikes encode both destination and errors in arm movements. Nature, *392*, 494-497.

Klapp, S. (1981). Temporal compatibility in dual motor tasks II: Simultaneous articulation and hand movements. Memory and Cognition, *9*, 398-401.

Klapp, S., Hill, M.D., Tyler, J.G., Martin, Z.E., Jagacinski, R.J. & Jones, M.R. (1985). On marching to two different drummers: Perceptual aspects of the difficulties. Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, *11*, 814-827.

Kobayashi, Y., Kawano, K., Takemura, A., Inoune, Y., Kitama, T., Gomi, H. & Kawato, M. (1998). Temporal firing patterns of purkinje cells in the cerebellar ventral paraflocculus during ocular following responses in monkeys. II. Complex spikes Journal of Neurophysiology, *80*, 832-848.

Konczak, J. (1996). Benutzt das Gehirn "Motorische Programme" zur Steuerung von Bewegungen? In Daus, R., Blichke, K., Marschall, F. & Müller, H. (Eds.), Kognition und Motorik (1 ed., Vol. 73, pp. 37-51). Hamburg: Czwalina.

Konczak, J., Borutta, M. & Dichgans, J. (1997). The development of goal-directed reaching in infants. II. Learning to produce task-adequate patterns of joint torque. Experimental Brain Research, **113**, 465-474.

Konczak, J., Brommann, K. & Kalveram, K.-T. (1999). Identification of time-varying stiffness, damping and equilibrium position in human forearm movements. Motor Control, **3**, 394-413.

Konczak, J., Jansen-Osmann, P. & Kalveram, K.-T. (eingereicht). How children learn motor models of their arms.

Krauth, J. (1988). Distribution free statistics: An application oriented approach. Amsterdam: Elsevier.

Kuhn, W. (1984). Motorisches Gedächtnis: Behalten und Vergessen im motorischen Kurzzeitgedächtnis. Schorndorf: Hofmann.

Lacquaniti, F. (1997). Frames of references in sensorimotor coordination. In Jeannerod, M. & Grafman, J. (Eds.), Handbook of Neuropsychology (Vol. 11). Amsterdam: Elsevier.

Lashley, K.S. (1971). The accuracy of movement in the absence of excitation from the moving organ. American Journal of Physiology, **42**, 169-194.

Latash, M.L. (1992). Virtual trajectories, joint stiffness, and changes in the limb natural frequency during single-joint oscillatory movements. Neuroscience, **49**, 209-220.

Latash, M.L. (1993). Control of human movements. Illinois: Human Kinetics.

Latash, M.L. (1994a). Control of fast elbow movement: A study of electromyographic patterns during movements against unexpectedly decreased inertial load. Experimental Brain Research, **98**, 145-152.

Latash, M.L. (1994b). Reconstruction of equilibrium trajectories and joint stiffness patterns during single joint voluntary movements under different instructions. Biological Cybernetics, **71**, 441-450.

Latash, M.L. & Gottlieb, G.L. (1991). Reconstructing of shifting elbow joint compliant characteristics during fast and slow movements. Neuroscience, **43**, 697-712.

Magill, R.A. & Reeve, T.G. (1978). Variability of practice in learning and retention of a novel motor response. Perceptual and Motor Skills, **46**, 107-110.

McCracken, H.D. & Stelmach, G.E. (1977). A test of the schema theory of discrete motor learning. Journal of Motor Behavior, **9**, 193-201.

Melville, D.S. (1976). Test of motor schema theory: Performance of a rapid movement task in the absence of knowledge of results (Doctoral dissertation): University of Iowa.

Miall, R.C., Weir, D.J., Wolpert, D.M. & Stein, J.F. (1993). Is the cerebellum a smith predictor? Journal of Motor Behavior, *25*, 203-216.

Miall, R.C. & Wolpert, D.M. (1996). Forward models for physiological motor control. Neural Networks, *9*, 1265-1279.

Mon-Williams, M., Wann, J.P., Jenkinson, M. & Rushton, K. (1997). Synaesthesia in the normal limb. Proceedings of the Royal Society of London, *264*, 1007-1010.

Morasso, P. (1981). Spatial control of arm movements. Experimental Brain Research, *42*, 223-227.

Oldfield, R.C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh Inventory. Neuropsychologia, *9*, 97-113.

Paillard, J. & Brouchon, M. (1968). Active and passive movements in the calibration of position sense. In Freedman S.J. (ed.) The neuropsychology of spatially oriented behavior (pp. 35-56). Illinois: Dorsey Press.

Pennartz, C.M.A. (1997). Reinforcement learning by hebbian synapses with adaptive thresholds. Neuroscience, *81*, 303-319.

Philippson, M (1905). L'autonomie et la centralisation dans le systeme nerveux des animaux. Trav. Lab. Physiology Institute solvay (Bruxelles), *7*, 1-208.

Polit, A. & Bizzi, E. (1978). Processes controlling arm movements in monkeys. Science, *201*, 1235-1237.

Polit, A. & Bizzi, E. (1979). Characteristics of motor programs underlying arm movements in monkeys. Journal of Neurophysiology, *42*, 183-194.

Provins, K.A. (1958). The effect of peripheral nerve block in the appreciation and execution of finger movements. Journal of Physiology, *143*, 55-61.

Rack, P.M.H. & Westbury, D.R. (1969). The effect of length and stimulus rate on tension in the isometric cat soleus muscle. Journal of Physiology, *204*, 443-460.

Raibert, M.H. (1977). Motor control and learning by the state-space model (Technical Report): Artificial Intelligence Laboratory, MIT.

Rock, I. (1966). The nature of visual perception. New York: Basic.

Rossetti, Y., Desmurget, M. & Prablanc, C. (1995). Vectorial coding of movement: Vision, proprioception or both? Journal of Neurophysiology, *74*, 457-463.

Schmidt, R.A. (1975). A schema theory of discrete motor skill learning. Psychological Review, *82*, 225-260.

Schmidt, R.A. (1976). Control processes in motor skills. Exercise and Sports Sciences Review, 4, 229-261.

Schmidt, R.A. (1980). Past and future issues in motor programming. Research Quarterly for Exercise and Sport, 51, 122-140.

Schmidt, R.A. (1988). Motor Control and Learning - A behavioral Emphasis (2nd ed.). Illinois: Human Kinetics Publishers.

Schmidt, R.A. & McGown, C.M. (1980). Terminal accuracy of unexpectedly loaded rapid movements: Evidence for a mass-spring mechanism in programming. Journal of Motor Behavior, 12, 149-161.

Schmidt, R.F. (1992). Memorix Spezial Physiologie. Weinheim: VCH.

Schneider, K. (1990). Der Beschleunigungsaufwand als quantitative Beschreibung des Bewegungsflusses. Sportwissenschaft, 20, 192-199.

Shadmehr, R. (1995). Equilibrium Point Hypothesis. In Arbib, M. A. (Ed.), The Handbook of Brain Theory and Neural Networks. Cambridge: MIT Press.

Shadmehr, R. & Brashers-Krug, T. (1997). Functional stages in the formation of human long-term motor memory. Journal of Neuroscience, 17, 409-419.

Shadmehr, R. & Holcomb, H.H. (1997). Neural correlates of motor memory consolidation. Science, 277, 821-825.

Shadmehr, R. & Holcomb, H.H. (1999). Inhibitory control of competing motor memories. Experimental Brain Research, 126, 235-251.

Shadmehr, R. & Mussa-Ivaldi, A. (1994). Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. The Journal of Neuroscience, 14, 3208-3224.

Shapiro, D.C. (1977). A preliminary attempt to determine the duration of a motor program. In Landers, D.M. & Christina, R.W. (Eds.), Psychology of motor behavior and sport (Vol. 1). Illinois: Human Kinetics.

Shapiro, D.C. & Schmidt, R.A. (1982). The schema theory: Recent evidence and developmental implications. In Kelso, J.A.S. & Clark, J.E. (Eds.), The development of movement control and coordination. New York: Wiley.

Shapiro, D.C., Zernicke, R.F., Gregor, R. J. & Diestal, J.D. (1981). Evidence for generalized motor programs using gait pattern analysis. Journal of Motor Behavior, 13, 33-47.

Smith, O.J.M. (1959). A controller to overcome dead time. ISA Journal, 6, 28-33.

Spijker, W. & Spellerberg, S. (1995). On-line visual control of aiming movements? Acta Psychologica, 90, 333-348.

St-Onge, N., Adamovich, S.V. & Feldman, A.G. (1997). Control processes underlying elbow flexion movements may be independent of kinematic and electromyographic patterns: Experimental study and modelling. Neuroscience, *79*, 295-316.

St-Onge, N., Haiming, Q. & Feldman, A.G. (1993). The patterns of control signals underlying elbow joint movements in humans. Neuroscience Letters, *164*, 171-174.

Summers, J.J. (1977). The relationship between the sequencing and timing components of a skill. Journal of Motor Behavior, *9*, 49-59.

Taub, E. (1976). Movement in nonhuman primates deprived of somatosensory feedback. Exercise and Sports Sciences Review, *4*, 335-374.

Taub, E. & Berman, A.J. (1968). Movement and learning in the absence of sensory feedback. In Freedman, S.J. (Ed.), The neurophysiology of spatially oriented behavior. Illinois: Dorsey Press.

Thoroughman, K.A. & Shadmehr, R. (1999). Electromyographic correlates of learning an internal model of reaching movements. The Journal of Neuroscience, *19*, 8573-8588.

Timmann, D., Richter, S., Bestmann, S., Kalveram, K.-T. & Konczak, J. (2000). Predictive control of muscle responses to arm perturbations in cerebellar patients. Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry, *69*, 345-352.

Tuller, B., Turvey, M.T. & Fitch, H.L. (1996). The Bernstein perspective: II. The concept of muscle linkage or coordinative structure. In Latash, M.L. & Turvey, M.T. (Eds.), Dexterity and its development (pp. 253-270). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.

Turvey, M.T., Fitch, H.L. & Tuller, B. (1996). The Bernstein Perspective: I. The problems of degrees of freedom and context-conditioned variability. In Latash, M.L. & Turvey, M.T. (Eds.), Dexterity and its Development (pp. 239-252). New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.

Uno, Y., Kawato, M. & Suzuki, R. (1989). Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement: Minimum torque-change model. Biological Cybernetics, *61*, 89-101.

Van Beers, R.J., Sittig, A.C., Denier van der Gon, J.J. (1996). How humans combine simultaneous proprioceptive and visual information. Experimental Brain Research, *111*, 253-261.

Velay, J.L. (1984). Sens de la position: les traitements sensori-moteurs des informations proprioceptives. PhD dissertation, Université de Provence, Aix Marseille II.

Vercher, J.L. & Gauthier, G.M. (1988). Cerebellar involvement in the coordination control of the oculo-manual tracking system: Effects of cerebellar dentate nucleus lesions. Experimental Brain Research, *3*, 155-166.

Vercher, J.L. & Gauthier, G.M. (1992). Oculo-manual coordination control: Ocular and manual tracking of visual targets with delayed visual feedback of the hand motion. Experimental Brain Research, *90*, 599-609.

Vindras, P., Desmurget, M., Prablanc, C. & Viviani, P. (1998). Pointing errors reflect biases in the perception of the initial hand position. Journal of Neurophysiology, *79*, 3290-3294.

Von Holst, E. (1954). Relations between the central nervous system and the peripheral organs. British Journal of Animal Behavior, *2*, 89-94.

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

Wann, J.P. & Ibrahim, S.F. (1992). Does the limb proprioception drift? Experimental Brain Research, *91*, 162-166.

Welch, R.B., Widawski, M.H., Harrington, J. & Warren, D. (1979). An examination of the relationship between visual capture and prism adaptation. Perceptual Psychophysics, *25*, 126-132.

Williams, I.D. & Rodney, M. (1978). Intrinsic feedback, interpolation, and closed loop theory. Journal of Motor Behavior, *10*, 25-36.

Wise, S.P., Moody, S.L., Blomstrom, K.J. & Mitz, A.R. (1998). Changes in motor cortical activity during visuomotor adaptation. Experimental Brain Research, *121*, 285-299.

Witney, A.G., Goodbody, S.J. & Wolpert, D.M. (1999). Predictive motor learning of temporal delays. Journal of Neurophysiology, *82*, 2039-2048.

Wolpert, D.M., Ghahramani, Z. & Jordan, M.I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. Science, *269*, 1880-1882.

Wolpert, D.M. & Kawato, M. (1998). Multiple paired forward and inverse models for motor control. Neural Networks, *11*, 1317-1329.

Wolpert, D.M., Miall, R.C. & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. Trends in Cognitive Sciences, *2*, 338-347.

Zajac, F.E. & Winters, J.M. (1990). Modeling musculoskeletal movement systems: Joint and body segmental dynamics, musculoskeletal actuation, and neuromuscular control. In Winters, J.M. & Woo, S.L.-Y. (Eds.), Multiple Muscle Systems: Biomechanics and Movement Organization (pp. 121-148). New York: Springer.

Zelaznik, H.N. (1977). Transfer in rapid timing tasks: An examination of the role of variability in practice. In Landers, D.M. & Christina, R.W. (Eds.), Psychology of Motor Behavior and Sport (Vol. 1, pp. 36-43). Illinois: Human Kinetics.

8 Anhang

8.1 Liste der Abbildungen und Tabellen

8.1.1 Liste der Abbildungen

- Abbildung 1: Bewegungssteuerung: Das ZNS sendet bestimmte motorische Befehle an den Muskelapparat, die unabhängig von den Umgebungsbedingungen in Bewegungen umgesetzt werden. **9**
- Abbildung 2: Bewegungsregelung: Die kontrollierende Instanz gibt einen Sollwert aus, der in einen motorischen Befehl umgerechnet wird. Dieser Befehl wird an das Muskel-Gelenk-System weitergeleitet und in Bewegungen umgesetzt. Eigen- und fremdverursachte Änderungen im Umweltzustand werden an die Kontrollinstanz zurückgemeldet. Dort werden mögliche Abweichungen vom Plan registriert und evtl. kompensatorische Aktivitäten (neue motorische Befehle) in Gang gesetzt. **11**
- Abbildung 3: Zusammenfassung der Schema-Theorie. Weitere Erläuterungen siehe Text. **23**
- Abbildung 4: **A:** Es sind drei Kraft-Längen-Kurven abgebildet, **l** steht für die Schwelle des tonischen Dehnungsreflexes. **B:** Der Äquilibrium-Punkt ist der Schnittpunkt zwischen der invarianten Charakteristik und der „Last-Charakteristik“. Er definiert den tatsächlichen Wert der Muskellänge und – kraft unter statischen Bedingungen. **C:** Die zentrale Kontrolle eines Gelenks kann mit Hilfe eines Paares von Variablen beschrieben werden, die jedem Muskel einen Wert für Lambda zuordnet: l_{fl} für den Beuger (Flexor) und l_{ex} für den Strecker (Extensor). **D:** Das Verhalten des Gelenks wird definiert als die algebraische Summe der beiden invarianten Charakteristiken (eine für den Flexor und eine für den Extensor) und der Last-Charakteristik („Joint Compliant Characteristic“, JCC). **28**
- Abbildung 5: Bei schnellen Bewegungen fanden Latash und Gottlieb (1991) n-förmige virtuelle Trajektorien, die die tatsächliche Position zunächst führten, ihr dann folgten und sie schließlich wieder leicht führten. **32**
- Abbildung 6: Sowohl der Ansatz der generalisierten motorischen Programme als auch das Äquilibrium-Punkt-Modell gehen von einem mehrstufigen Kontrollsystem aus. Es beinhaltet eine übergeordnete Entscheidungsinstanz, die aus der Ausgangsposition und dem gewünschten Ziel die Zieldiskrepanz bestimmt (GMP-Ansatz) bzw. das sensorische Ziel zur Verfügung stellt (ÄP-Ansatz). Dazu wird in einem nächsten Schritt das passende GMP bzw. eine virtuelle Trajektorie (VT) gewählt. Die Umsetzung erfolgt am Muskel-Gelenk-System und führt zu spezifischen sensorischen Konsequenzen, die der informationsverarbeitenden Instanz zurückgemeldet werden. **37**

Abbildung 7: Schemazeichnung von Vorwärtsmodellen und inversen Modellen. **A:** Vorwärtsmodelle schätzen anhand von Information über den Ausgangspunkt der Bewegung und der Efferenzkopie den nächsten Zustand des kontrollierten Objektes (z.B. die nächste Armposition). **B:** Inverse Modelle dienen der Bewegungskontrolle. Sie bestimmen, ausgehend von dem gewünschten Zustand und der Ausgangsposition des Arms, den erforderlichen motorischen Befehl. **C:** Smith-Predictor-Modelle setzen Vorwärtsmodelle zur Bewegungskontrolle ein. Zusätzlich zu einem inversen Modell in Vorwärtsrichtung wird ein eindeutiges Vorwärts-Modell auf dem Rückmeldekreis implementiert. Mit dessen Hilfe können die Konsequenzen des motorischen Befehls noch vor dem Eintreffen der tatsächlichen Rückmeldung vorhergesagt werden. Dadurch erhält das System ein negatives Feedback-Signal, das zur Rückmeldung der aktuellen Position verwendet werden kann. **40**

Abbildung 8: Lernmechanismen von Vorwärts- und inversen Modellen **A:** Fehlerlernen. Fehler in der internen Simulation (= Vorhersage-Fehler) werden dem System wieder zugeführt. Auto-Imitation. Die Effekte der eigenen motorischen Kommandos werden registriert und diese Ausgangsvariablen mit der Eingangsvariable (motorisches Kommando) verknüpft. **B:** Distal überwachtes Lernen. In der frühen Lernphase produziert ein noch inkorrektes inverses Modell zufällige Efferenzen; der größte Teil der Kontrolle wird durch eine Fehler-korrigierende Rückmelde-Kontrollinstanz realisiert. Das Vorwärtsmodell bestimmt den Fehler im motorischen Kommando und trainiert das inverse Modell, der Vorhersage-Fehler wird zum Lernen des Vorwärts-Modells genutzt (nicht abgebildet). Je besser das inverse Modell gelernt ist umso geringer die Rolle der Rückmelde-Kontrollinstanz. Rückmelde-Fehler Lernen. Die Rückmelde-Kontrollinstanz transformiert den Handlungsfehler in einen Fehler im motorischen Befehl. Dieser wirkt einerseits auf das kontrollierte Objekt und wird andererseits als Trainingssignal für das inverse Modell gebraucht **46**

Abbildung 9: Das *inverse Modell* bestimmt zu gewünschten sensorischen Zielen die erforderlichen Drehmomentverläufe oder Efferenzen. Eine Kopie dieser Efferenz sowie Information über die Ausgangsposition des Arms bilden den Eingang des *Vorwärtsmodells*, das die zu erwartenden sensorischen Konsequenzen schätzen kann. Das Vorwärtsmodell kann gelernt werden, indem (1) die sensorischen Konsequenzen an das Modell zurückgesendet und mit den Eingangsvariablen verknüpft werden. Oder indem (2) die geschätzte sensorische Konsequenz mit der tatsächlichen Konsequenz verglichen und ihre Diskrepanz an das Modell zurückgesendet wird (Vorhersagefehler). Zum direkten Vergleich der vorgestellten Theorien der Bewegungskontrolle ist unter **B** und **C** noch mal der GMP-Ansatz und die Äquilibrium-Punkt-Theorie dargestellt (grau unterlegt). **58**

Abbildung 10: Versuchsaufbau. Weitere Erläuterungen s. Text. **59**

- Abbildung 11: Die Bestimmung des Schätzfehlers als absolute Differenz zwischen tatsächlicher und geschätzter Position. Weitere Erläuterungen s. Text. **63**
- Abbildung 12: Versuchsaufbau von Experiment 1a. KG: Kontrollgruppe, AI-G: Auto-Imitations-Gruppe, Vf-G: Vorhersagefehler-Gruppe, Dg: Durchgang. Die Pfeile stellen die durchgeführten statistischen Vergleiche, die „größer als“-Zeichen geben die Richtung des erwarteten Unterschiedes im Schätzfehler an. **65**
- Abbildung 13: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) in der Testphase in den sechs Gruppen **66**
- Abbildung 14: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) in der Testphase, getrennt für die Bedingung mit und ohne visuelle Anfangsinformation **67**
- Abbildung 15: Median und Interquartil-Differenz der Endposition (°) in den sechs Versuchsgruppen (KG: Kontrollgruppe, AI-G: Auto-Imitations-Gruppe, Vf-G: Vorhersagefehler-Gruppe) **69**
- Abbildung 16: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) in der passiven Phase und der Testphase in allen drei Gruppen, getrennt für die Bedingung mit und ohne visuelle Anfangsinformation **70**
- Abbildung 17: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) der Vf-Gruppe in der passiven Phase, Übungs- und Testphase, getrennt für die Bedingungen mit und ohne visuelle Anfangsinformation **70**
- Abbildung 18: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) in den ersten und letzten 10 Durchgängen der Übungsphase für die Vf-Gruppe mit und ohne visuelle Anfangsinformation **71**
- Abbildung 19: Median und Interquartil-Differenz des Fehler (°) in der Test- und Retentionsphase, getrennt für die drei Gruppen und die Bedingung mit und ohne visuelle Anfangsinformation **72**
- Abbildung 20: Versuchsaufbau von Experiment 1b. KG: Kontrollgruppe, EG: Experimentalgruppe. Die Pfeile stellen die durchgeführten statistischen Vergleiche, die „größer als“-Zeichen geben die Richtung des erwarteten Unterschiedes im Schätzfehler an **74**
- Abbildung 21: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers (°) in den vier Gruppen und zwei Phasen **75**
- Abbildung 22: Median und Interquartil-Differenz der Endposition (°) in der Übungs- und Testphase in allen vier Gruppen. KG-kurz: Kontrollgruppe mit kurzen Testbewegungen, KG-weit: Kontrollgruppe mit weiten Testbewegungen, EG-kurz: Experimentalgruppe mit kurzen Testbewegungen, EG-weit: Experimentalgruppe mit weiten Testbewegungen **76**

- Abbildung 23: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers ($^{\circ}$) in den ersten und letzten 5 Durchgängen der Übungsphase für die Experimentalgruppe mit kurzen und weiten Testbewegungen **77**
- Abbildung 24: Versuchsaufbau von Experiment 2. Der Pfeil stellt den durchgeführten statistischen Vergleich dar, das „größer als“-Zeichen gibt die Richtung des erwarteten Unterschiedes im Schätzfehler an **79**
- Abbildung 25: Median und Interquartil-Differenz des Fehlers ($^{\circ}$) in der Testphase in den Gruppen mit und ohne Verschiebung des Laserpointers **80**

8.1.2 Liste der Tabellen

- Tabelle 1: Median und Interquartil-Differenz (IQD) des Fehlers ($^{\circ}$) in den sechs Gruppen und allen Phasen. VA: Visuelle Anfangsinformation **67**
- Tabelle 2: Rang-Korrelationen und p-Werte des Fehlers ($^{\circ}$) mit der Endposition ($^{\circ}$) in der Testphase. VA: Visuelle Anfangsinformation **68**
- Tabelle 3: Median und Interquartil-Differenz (IQD) des Fehlers ($^{\circ}$) in den vier Gruppen und zwei Phasen. KG-kurz: Kontrollgruppe mit kurzen Testbewegungen, KG-weit: Kontrollgruppe mit weiten Testbewegungen, EG-kurz: Experimentalgruppe mit kurzen Testbewegungen, EG-weit: Experimentalgruppe mit weiten Testbewegungen **75**
- Tabelle 4: Median und Interquartil-Differenz (IQD) der Endposition ($^{\circ}$) in der Übungs- und Testphase in allen vier Gruppen. KG-kurz: Kontrollgruppe mit kurzen Testbewegungen, KG-weit: Kontrollgruppe mit weiten Testbewegungen, EG-kurz: Experimentalgruppe mit kurzen Testbewegungen, EG-weit: Experimentalgruppe mit weiten Testbewegungen **76**

8.2 Bestimmung der Armträgheit

8.2.1 Messung

Unterarmumfang: Mittlere Distanz zwischen Epicondylus lateralis des Humerus und Processus styloideus ulnae bestimmen; dort Umfang messen

Unterarmlänge: Distanz zwischen Epicondylus lateralis des Humerus und Processus styloideus ulnae

Handgelenksumfang: Proximal am Processus styloideus ulnae messen

Handgelenksbreite: Distanz zwischen Processus styloideus ulnae und Processus styloideus radii

Handbreite: Distanz zwischen D2 und D5 am Fingergrundgelenk

Handlänge: Distanz zwischen Handgelenk und Spitze des Zeigefingers

8.2.2 Berechnung

Masse Unterarm (kg)

$$= 0.081 \cdot \text{Handgelenksumfang} + 0.052 \cdot \text{Unterarmumfang} - 1.65;$$

Masse Hand (kg)

$$= 0.029 \cdot \text{Handgelenksumfang} + 0.075 \cdot \text{Handgelenksbreite} + 0.031 \cdot \text{Handbreite} - 0.746;$$

J Unterarm+Hand (kg*cm²)=

$$((\text{Masse Unterarm} + \text{Masse Hand}) * (\text{Unterarmlänge} + \text{Handlänge})^2) / 3$$

8.3 Beschreibung der Stichproben

Experiment 1

Gruppe **Händigkeit** **Alter** **J Arm & Hand (kg*m²)** **Geschlecht**

Ohne visuelle Anfangsinformation:

	Mittelwert	Stand.-Abw.	Mittelwert	Stand.-Abw.	Mittelwert	Stand.-Abw.	
Kontrolle	86,05	15,84	24,00	4,67	0,0893	0,0225	6w/4m
AI-Gruppe	82,54	25,48	25,90	3,73	0,1034	0,0281	6w/4m
Vf-Gruppe	80,87	18,16	24,90	4,07	0,0893	0,0362	6w/4m

Mit visueller Anfangsinformation:

Kontrolle	85,33	21,25	28,30	6,43	0,0973	0,0188	6w/4m
AI-Gruppe	81,57	29,30	27,50	5,60	0,1011	0,0357	6w/4m
Vf-Gruppe	91,80	9,67	28,50	6,19	0,0967	0,0304	5w/5m

Experiment 2

Gruppe **Händigkeit** **Alter** **J Arm & Hand (kg*m²)** **Geschlecht**

	Mittelwert	Stand.-Abw.	Mittelwert	Stand.-Abw.	Mittelwert	Stand.-Abw.	
KG-kurz	86,55	13,60	28,50	5,21	0,0855	0,0252	5w/5m
KG-weit	90,65	22,56	27,20	4,44	0,0922	0,0252	5w/5m
EG-kurz	89,90	18,05	28,40	5,17	0,1051	0,0376	5w/5m
EG-weit	90,78	12,69	28,40	4,95	0,1060	0,0356	5w/5m

Experiment 3

Gruppe **Händigkeit** **Alter** **J Arm & Hand (kg*m²)** **Geschlecht**

	Mittelwert	Stand.-Abw.	Mittelwert	Stand.-Abw.	Mittelwert	Stand.-Abw.	
Kontrolle	85,95	15,76	24,90	3,11	0,0908	0,0169	5w/5m
Experimental	87,00	21,63	24,60	4,17	0,1010	0,0304	5w/5m

Experiment 1

Kontrolle: Kontrollgruppe

AI-Gruppe: Auto-Imitationsgruppe

Vf-Gruppe: Vorhersagefehler-Gruppe

Experiment 2

EG-kurz: Experimentalgruppe mit kurzen Testbewegungen

EG-weit: Experimentalgruppe mit weiten Testbewegungen

KG-kurz: Kontrollgruppe mit kurzen Testbewegungen

KG-weit: Kontrollgruppe mit weiten Testbewegungen

Experiment 3

Kontrolle: Kontrollgruppe ohne Verschiebung des Laserpointers

Experimental: Experimentalgruppe mit Verschiebung des Laserpointers

8.4 Rohdaten

Experiment 1							Fehler (°)		Endposition (°)		
Pb-Nr.	visuelle Anfangs- infor- mation	Bedingung	Alter	Händig- keit	Arm- Trägheit (kg*m ²)	Geschlecht 0=weibl. 1=männl.	Phase	Mittel- wert	Standard- Abw.	Mittel- wert	Standard- Abw.
1	ja	AI-Gruppe	28	100,0	0,0858	1	Passiv	2,50	2,61	29,29	4,69
							Übung			26,57	11,11
							Test	1,61	1,08	26,99	10,04
							Retention	2,00	2,08	27,75	10,34
2	ja	AI-Gruppe	27	100,0	0,1628	1	Passiv	2,50	1,18	26,55	5,24
							Übung			28,72	10,62
							Test	1,92	1,52	27,18	6,68
							Retention	1,58	1,26	24,99	4,19
3	ja	AI-Gruppe	35	100,0	0,1586	1	Passiv	5,00	4,11	27,65	5,97
							Übung			24,03	9,99
							Test	4,88	2,15	27,30	8,50
							Retention	5,39	2,36	27,67	8,38
4	ja	AI-Gruppe	33	90,0	0,1213	0	Passiv	7,33	4,97	30,37	5,58
							Übung			25,22	10,51
							Test	9,03	5,03	30,97	9,19
							Retention	7,28	3,54	28,00	7,48
5	ja	AI-Gruppe	24	29,4	0,0887	0	Passiv	6,25	3,92	25,04	5,50
							Übung			29,63	9,90
							Test	1,95	1,63	28,41	6,56
							Retention	2,02	1,72	27,51	7,07
6	ja	AI-Gruppe	24	86,7	0,0779	0	Passiv	8,75	4,33	28,54	6,17
							Übung			24,17	8,60
							Test	2,23	1,22	29,94	8,34
							Retention	2,60	1,71	27,82	8,69
7	ja	AI-Gruppe	35	100,0	0,0840	0	Passiv	5,15	3,74	25,85	6,73
							Übung			27,98	10,69
							Test	3,12	2,47	31,59	8,17
							Retention	4,59	4,54	30,48	8,50
8	ja	AI-Gruppe	20	84,6	0,0599	0	Passiv	3,77	3,28	29,76	6,36
							Übung			30,20	10,57
							Test	4,61	3,23	33,21	10,67
							Retention	2,67	2,63	27,31	10,32
9	ja	AI-Gruppe	20	25,0	0,0690	0	Passiv	3,96	2,32	28,78	5,80
							Übung			24,20	9,06
							Test	4,11	2,73	29,05	9,53
							Retention	4,54	2,16	28,47	7,17
10	ja	AI-Gruppe	29	100,0	0,1032	1	Passiv	4,52	3,51	25,56	5,32
							Übung			24,92	11,44
							Test	2,66	2,39	21,31	10,67
							Retention	4,02	3,26	22,72	6,96
11	ja	Kontrolle	23	100,0	0,1185	1	Passiv	5,01	4,14	31,61	5,78
							Übung			17,86	8,01
							Test	3,85	3,60	16,52	3,64
							Retention	4,63	3,10	25,74	5,68
12	ja	Kontrolle	31	80,0	0,1163	1	Passiv	4,56	2,29	30,60	7,01
							Übung			22,33	7,73
							Test	2,90	1,66	23,05	7,57
							Retention	1,59	1,07	25,10	7,34

Experiment 1								Fehler (°)		Endposition (°)	
Pb-Nr.	visuelle Anfangs- infor- mation	Bedingung	Alter	Händig- keit	Arm- Trägheit (kg*m ²)	Geschlecht 0=weibl. 1=männl.	Phase	Mittel- wert	Standard- Abw.	Mittel- wert	Standard- Abw.
13	ja	Kontrolle	28	100,0	0,1025	1	Passiv	6,28	3,45	27,58	8,21
							Übung			30,53	6,08
							Test	6,69	1,27	26,62	6,03
							Retention	3,50	1,61	25,65	5,94
14	ja	Kontrolle	24	100,0	0,0565	0	Passiv	4,81	2,95	31,44	7,78
							Übung			30,91	8,89
							Test	5,62	3,16	31,44	10,58
							Retention	4,62	2,42	31,20	9,85
15	ja	Kontrolle	21	73,3	0,0926	0	Passiv	5,88	3,50	28,54	6,98
							Übung			30,36	8,69
							Test	2,50	1,51	31,33	7,48
							Retention	2,02	1,69	32,24	6,71
16	ja	Kontrolle	32	57,1	0,1086	1	Passiv	5,87	2,21	31,61	5,74
							Übung			31,57	7,39
							Test	3,23	2,28	29,23	10,93
							Retention	2,70	1,69	28,92	12,83
17	ja	Kontrolle	41	100,0	0,0814	0	Passiv	3,99	2,80	27,10	7,84
							Übung			30,62	6,12
							Test	14,15	3,82	33,47	7,42
							Retention	10,04	4,22	31,51	3,26
18	ja	Kontrolle	26	42,9	0,1007	0	Passiv	4,71	2,92	28,25	5,50
							Übung			21,46	10,09
							Test	3,63	3,92	21,65	8,91
							Retention	5,04	3,66	26,15	11,03
19	ja	Kontrolle	22	100,0	0,1093	1	Passiv	4,05	2,26	27,53	5,51
							Übung			31,17	6,91
							Test	2,42	1,67	25,08	7,49
							Retention	2,84	1,44	24,14	5,65
20	ja	Kontrolle	35	100,0	0,0863	0	Passiv	8,53	4,05	25,28	7,34
							Übung			25,40	8,16
							Test	4,10	4,88	21,73	7,46
							Retention	2,85	2,92	24,72	7,22
21	ja	Vf-Gruppe	25	100,0	0,0796	0	Passiv	2,22	1,98	29,35	7,11
							Übung	3,40	3,57	27,06	7,45
							Test	2,31	2,07	29,81	6,28
							Retention	1,73	1,43	29,68	5,37
22	ja	Vf-Gruppe	31	90,0	0,0627	0	Passiv	2,16	2,22	30,68	7,20
							Übung	5,16	2,71	27,14	10,89
							Test	4,60	2,93	29,65	11,80
							Retention	5,76	3,23	30,34	11,31
23	ja	Vf-Gruppe	32	75,0	0,1012	1	Passiv	2,71	1,60	28,57	8,73
							Übung	3,91	2,73	26,23	8,33
							Test	3,00	1,94	26,44	10,29
							Retention	4,25	2,17	30,97	9,38
24	ja	Vf-Gruppe	36	83,0	0,1129	1	Passiv	3,91	2,22	31,44	6,63
							Übung	2,46	1,52	33,84	7,23
							Test	1,81	0,83	35,19	5,74
							Retention	1,42	0,99	33,95	5,70

Experiment 1							Fehler (°)		Endposition (°)		
Pb-Nr.	visuelle Anfangs- infor- mation	Bedingung	Alter	Händig- keit	Arm- Trägheit (kg*m ²)	Geschlecht 0=weibl. 1=männl.	Phase	Mittel- wert	Standard- Abw.	Mittel- wert	Standard- Abw.
25	ja	Vf-Gruppe	20	100,0	0,0937	1	Passiv	1,82	1,72	30,63	6,20
							Übung	1,78	1,38	27,47	10,06
							Test	1,82	1,77	29,27	9,15
							Retention	2,23	2,05	28,89	8,28
26	ja	Vf-Gruppe	36	100,0	0,1251	0	Passiv	5,94	2,82	23,23	4,82
							Übung	4,29	3,56	20,89	6,98
							Test	5,39	3,62	23,14	7,04
							Retention	5,47	3,08	23,92	8,52
27	ja	Vf-Gruppe	28	90,0	0,1612	1	Passiv	10,12	2,72	25,13	5,17
							Übung	2,59	2,26	30,21	7,10
							Test	1,35	0,97	30,66	6,73
							Retention	3,14	2,22	28,50	5,15
28	ja	Vf-Gruppe	22	100,0	0,0653	0	Passiv	2,76	2,58	29,06	5,65
							Übung	2,18	1,79	31,00	7,32
							Test	2,83	1,95	31,49	7,18
							Retention	3,20	1,73	28,70	7,73
29	ja	Vf-Gruppe	21	100,0	0,0721	0	Passiv	3,08	2,15	28,03	5,19
							Übung	2,81	2,56	35,23	7,17
							Test	3,60	3,08	35,70	5,66
							Retention	1,96	1,58	36,28	6,58
30	ja	Vf-Gruppe	34	80,0	0,0929	0	Passiv	2,92	1,99	27,92	6,40
							Übung	2,21	2,06	25,05	9,94
							Test	2,83	1,83	27,96	11,08
							Retention	2,26	1,62	27,13	9,45
31	nein	AI-Gruppe	26	100,0	0,0929	1	Passiv	3,23	2,13	29,90	7,45
							Übung	3,12	2,13	31,23	7,65
							Test	2,64	2,34	32,97	5,64
							Retention	3,48	2,30	34,72	6,37
32	nein	AI-Gruppe	31	100,0	0,1018	0	Passiv	6,64	5,35	30,84	4,71
							Übung	3,19	1,97	32,44	8,20
							Test	2,10	1,50	30,15	7,99
							Retention	3,19	1,97	33,21	7,17
33	nein	AI-Gruppe	29	85,7	0,1687	1	Passiv	3,11	1,80	27,49	4,95
							Übung	2,46	1,36	24,53	8,05
							Test	2,46	1,36	24,89	8,28
							Retention	5,03	2,33	25,04	8,51
34	nein	AI-Gruppe	22	38,5	0,0778	0	Passiv	4,31	2,99	32,45	4,41
							Übung	3,43	2,74	28,47	8,87
							Test	3,43	2,74	31,34	6,77
							Retention	3,16	2,16	31,71	7,83
35	nein	AI-Gruppe	23	53,9	0,1175	1	Passiv	4,08	3,59	29,98	5,53
							Übung	2,36	1,99	26,16	11,61
							Test	2,36	1,99	25,24	10,58
							Retention	1,59	1,46	25,05	8,18
36	nein	AI-Gruppe	26	100,0	0,0867	0	Passiv	1,76	1,53	30,33	7,42
							Übung	3,65	2,32	35,01	5,66
							Test	3,65	2,32	37,20	5,46
							Retention	4,44	1,77	36,78	5,25

Experiment 1								Fehler (°)		Endposition (°)	
Pb-Nr.	visuelle Anfangs- infor- mation	Bedingung	Alter	Händig- keit	Arm- Trägheit (kg*m ²)	Geschlecht 0=weibl. 1=männl.	Phase	Mittel- wert	Standard- Abw.	Mittel- wert	Standard- Abw.
37	nein	AI-Gruppe	26	100,0	0,1297	1	Passiv	3,33	1,89	27,46	6,63
							Übung			33,77	8,44
							Test	2,20	1,95	28,58	10,10
							Retention	2,81	2,51	30,57	9,12
38	nein	AI-Gruppe	30	47,4	0,0906	0	Passiv	2,61	2,13	28,39	7,09
							Übung			28,72	7,10
							Test	2,74	1,75	35,32	3,02
							Retention	2,92	1,74	35,59	3,10
39	nein	AI-Gruppe	19	100,0	0,0826	0	Passiv	4,61	3,13	27,27	6,48
							Übung			34,68	6,82
							Test	4,59	1,77	33,11	5,66
							Retention	3,94	2,00	33,41	4,88
40	nein	AI-Gruppe	27	100,0	0,0854	0	Passiv	3,04	1,91	26,42	5,09
							Übung			30,92	8,02
							Test	2,46	1,45	29,86	9,65
							Retention	2,95	1,99	31,52	9,00
41	nein	Kontrolle	20	76,5	0,1057	1	Passiv	2,93	2,85	28,95	6,19
							Übung			37,14	8,51
							Test	10,82	2,14	35,84	5,45
							Retention	10,79	2,40	34,15	6,77
42	nein	Kontrolle	26	71,4	0,1312	1	Passiv	3,97	2,40	28,94	6,90
							Übung			30,16	7,86
							Test	4,35	3,76	28,93	7,32
							Retention	3,46	2,76	28,46	6,11
43	nein	Kontrolle	26	100,0	0,0777	0	Passiv	5,03	3,70	31,67	6,48
							Übung			29,07	6,26
							Test	7,81	3,07	30,18	7,67
							Retention	7,54	2,67	32,25	7,52
44	nein	Kontrolle	28	100,0	0,0937	1	Passiv	5,50	2,71	29,00	8,85
							Übung			29,03	10,41
							Test	7,45	2,78	28,76	11,70
							Retention	6,67	2,60	26,52	11,97
45	nein	Kontrolle	27	79,0	0,0736	0	Passiv	3,37	2,73	27,89	6,39
							Übung			25,05	11,07
							Test	2,89	2,43	25,90	9,83
							Retention	3,13	2,51	24,38	10,77
46	nein	Kontrolle	33	76,5	0,0846	0	Passiv	4,79	3,58	26,62	6,48
							Übung			30,95	7,53
							Test	4,46	3,83	28,80	9,94
							Retention	3,25	1,91	30,73	7,64
47	nein	Kontrolle	20	100,0	0,0743	0	Passiv	5,46	3,66	25,30	7,01
							Übung			31,11	9,59
							Test	8,33	2,67	29,60	11,72
							Retention	8,17	2,83	33,57	10,80
48	nein	Kontrolle	19	57,1	0,0679	0	Passiv	4,97	3,49	28,86	7,04
							Übung			32,79	10,75
							Test	3,86	4,08	23,94	9,71
							Retention	3,25	2,89	29,70	10,91

Experiment 1							Fehler (°)		Endposition (°)		
Pb-Nr.	visuelle Anfangsinformation	Bedingung	Alter	Händigkeit	Arm-Trägheit (kg*m ²)	Geschlecht 0=weibl. 1=männl.	Phase	Mittelwert	Standard-Abw.	Mittelwert	Standard-Abw.
49	nein	Kontrolle	20	100,0	0,1185	1	Passiv	2,77	1,94	30,73	6,61
							Übung			30,52	7,17
							Test	3,30	1,93	29,78	7,42
							Retention	6,41	4,43	34,31	9,60
50	nein	Kontrolle	21	100,0	0,0653	0	Passiv	5,94	4,07	29,23	5,60
							Übung			32,14	9,29
							Test	4,49	2,56	27,91	10,53
							Retention	5,08	3,50	27,40	8,02
51	nein	Vf-Gruppe	21	77,8	0,0965	1	Passiv	4,55	2,44	28,34	5,25
							Übung	3,79	4,06	26,83	9,22
							Test	2,82	1,55	28,64	7,79
							Retention	4,33	2,75	25,85	7,16
52	nein	Vf-Gruppe	23	75,1	0,0989	1	Passiv	2,50	1,86	28,04	6,52
							Übung	2,63	2,06	25,98	9,18
							Test	1,63	1,38	28,77	10,21
							Retention	2,43	1,07	27,88	8,19
53	nein	Vf-Gruppe	33	100,0	0,1594	1	Passiv	1,80	1,40	28,49	8,01
							Übung	2,13	1,69	25,99	11,67
							Test	2,22	1,68	25,98	12,69
							Retention	1,43	1,37	25,07	11,14
54	nein	Vf-Gruppe	25	100,0	0,0936	0	Passiv	5,55	3,08	29,14	5,18
							Übung	3,17	2,77	26,88	7,15
							Test	1,24	0,97	27,85	7,20
							Retention	1,94	1,47	29,52	6,34
55	nein	Vf-Gruppe	27	70,0	0,0572	0	Passiv	5,55	4,44	30,56	6,39
							Übung	4,46	3,05	31,24	5,46
							Test	5,14	3,72	34,65	4,69
							Retention	4,29	3,18	32,93	4,81
56	nein	Vf-Gruppe	20	90,0	0,1398	1	Passiv	5,31	2,28	30,13	6,41
							Übung	3,20	2,96	33,31	8,26
							Test	2,72	2,01	32,57	7,31
							Retention	2,92	2,43	33,70	6,18
57	nein	Vf-Gruppe	28	44,4	0,0541	0	Passiv	4,33	2,43	27,84	7,61
							Übung	1,90	1,71	25,78	10,08
							Test	1,44	0,98	24,85	11,12
							Retention	1,51	1,61	26,80	11,20
58	nein	Vf-Gruppe	26	86,7	0,0688	0	Passiv	9,51	5,27	26,83	6,23
							Übung	2,52	2,09	33,58	7,96
							Test	1,95	1,25	36,11	7,61
							Retention	2,97	2,58	31,00	8,27
59	nein	Vf-Gruppe	20	64,7	0,0622	0	Passiv	4,48	2,54	28,02	5,90
							Übung	2,43	1,83	22,22	5,10
							Test	2,20	1,42	24,78	5,89
							Retention	1,66	1,42	23,82	5,42
60	nein	Vf-Gruppe	26	100,0	0,0623	0	Passiv	3,74	2,73	25,22	5,48
							Übung	1,95	1,40	27,85	6,00
							Test	2,03	1,42	28,33	7,13
							Retention	4,13	2,72	26,66	7,37

Experiment 2							Fehler (°)		Endposition (°)		
Pb-Nr.	visuelle Anfangsinformation	Bedingung	Alter	Händigkeit	Arm-Trägheit (kg*m ²)	Geschlecht 0=weibl. 1=männl.	Phase	Mittelwert	Standard-Abw.	Mittelwert	Standard-Abw.
1	nein	EG-kurz	29	86,7	0,1169	1	Übung Test	1,17 1,29	1,08 0,84	27,09 16,92	2,51 3,05
2	nein	EG-kurz	24	100,0	0,0648	0	Übung Test	1,76 7,07	1,40 1,20	30,91 22,81	4,30 2,68
3	nein	EG-kurz	27	89,5	0,0984	1	Übung Test	1,18 1,84	0,95 1,41	28,01 20,34	1,79 1,63
4	nein	EG-kurz	27	100,0	0,1270	0	Übung Test	1,33 2,85	1,16 1,62	29,14 17,80	3,01 2,69
5	nein	EG-kurz	23	42,9	0,0651	0	Übung Test	2,13 4,77	1,96 2,37	39,79 23,39	4,38 2,96
6	nein	EG-kurz	22	100,0	0,0648	0	Übung Test	1,24 7,19	1,12 2,46	24,26 10,82	1,08 1,17
7	nein	EG-kurz	28	80,0	0,1258	1	Übung Test	1,83 1,50	1,14 1,26	27,61 17,47	2,95 2,49
8	nein	EG-kurz	33	100,0	0,1398	1	Übung Test	1,74 1,76	1,20 1,28	38,95 28,00	2,89 3,70
9	nein	EG-kurz	32	100,0	0,0753	0	Übung Test	3,51 3,18	1,72 1,99	15,59 10,83	5,23 2,30
10	nein	EG-kurz	39	100,0	0,1734	0	Übung Test	3,30 5,13	2,25 1,11	17,70 11,12	7,10 2,64
11	nein	EG-weit	29	100,0	0,0776	0	Übung Test	2,28 6,11	2,18 1,74	28,11 41,84	3,16 1,40
12	nein	EG-weit	36	100,0	0,1026	1	Übung Test	1,63 2,31	1,41 1,73	25,89 42,48	4,29 2,61
13	nein	EG-weit	27	76,5	0,1421	1	Übung Test	1,18 4,44	0,86 1,19	29,36 40,18	2,11 1,80
14	nein	EG-weit	27	84,6	0,1794	1	Übung Test	2,25 1,75	1,61 1,18	26,86 39,62	3,29 2,90
15	nein	EG-weit	24	100,0	0,0801	0	Übung Test	2,53 2,76	2,44 1,88	26,21 43,21	3,08 4,41
16	nein	EG-weit	25	100,0	0,0862	0	Übung Test	1,75 4,94	1,38 1,64	33,69 48,38	2,60 2,00
17	nein	EG-weit	35	100,0	0,0639	0	Übung Test	1,35 1,69	1,35 1,39	28,94 50,74	1,70 3,15
18	nein	EG-weit	25	66,7	0,0922	1	Übung Test	1,41 6,17	1,16 1,45	30,33 47,72	2,65 2,20
19	nein	EG-weit	22	80,0	0,1004	0	Übung Test	1,79 2,00	1,37 1,59	35,69 44,70	8,90 2,27
20	nein	EG-weit	34	100,0	0,1352	0	Übung Test	1,98 2,51	1,42 1,62	36,62 42,64	6,44 2,12

Experiment 2							Fehler (°)		Endposition (°)		
Pb-Nr.	visuelle Anfangsinformation	Bedingung	Alter	Händigkeit	Arm-Trägheit (kg*m ²)	Geschlecht 0=weibl. 1=männl.	Phase	Mittelwert	Standard-Abw.	Mittelwert	Standard-Abw.
21	nein	KG-kurz	33	100,0	0,0689	0	Übung			26,49	1,90
							Test	2,28	2,15	19,12	2,57
22	nein	KG-kurz	24	86,7	0,1026	1	Übung			28,22	1,92
							Test	1,06	0,67	14,86	2,37
23	nein	KG-kurz	39	53,9	0,0648	0	Übung			26,00	1,58
							Test	2,57	1,65	14,84	1,06
24	nein	KG-kurz	31	88,9	0,0825	1	Übung			26,82	1,45
							Test	3,74	1,14	15,28	1,41
25	nein	KG-kurz	25	85,7	0,0947	1	Übung			33,45	2,51
							Test	2,03	1,36	26,03	3,29
26	nein	KG-kurz	29	85,7	0,1362	1	Übung			33,41	4,49
							Test	3,73	1,77	18,44	4,24
27	nein	KG-kurz	27	80,0	0,0745	0	Übung			30,75	1,91
							Test	5,27	1,68	17,06	2,91
28	nein	KG-kurz	29	84,6	0,0598	0	Übung			37,49	2,17
							Test	1,84	1,31	19,91	4,65
29	nein	KG-kurz	20	100,0	0,0604	0	Übung			23,25	2,44
							Test	3,27	1,47	8,70	0,92
30	nein	KG-kurz	28	100,0	0,1107	0	Übung			19,79	2,03
							Test	1,36	0,97	8,96	1,26
31	nein	KG-weit	26	100,0	0,0533	0	Übung			29,38	1,82
							Test	4,33	1,77	35,77	1,30
32	nein	KG-weit	25	100,0	0,1036	1	Übung			23,53	1,62
							Test	6,10	1,29	31,68	1,55
33	nein	KG-weit	29	100,0	0,0888	1	Übung			32,34	2,85
							Test	12,90	3,02	45,20	3,30
34	nein	KG-weit	28	100,0	0,1257	1	Übung			21,48	3,04
							Test	3,19	1,74	34,52	5,92
35	nein	KG-weit	36	100,0	0,0980	0	Übung			31,23	4,26
							Test	2,70	2,02	45,30	3,53
36	nein	KG-weit	26	100,0	0,0709	0	Übung			28,70	2,86
							Test	2,75	2,01	35,86	4,30
37	nein	KG-weit	33	100,0	0,1051	1	Übung			36,20	3,10
							Test	10,82	2,59	47,78	3,06
38	nein	KG-weit	22	76,5	0,1118	0	Übung			30,72	2,83
							Test	2,37	1,14	50,87	1,38
39	nein	KG-weit	23	30,0	0,0533	0	Übung			24,79	2,93
							Test	9,44	2,22	37,53	4,81
40	nein	KG-weit	24	100,0	0,1117	0	Übung			22,86	2,83
							Test	3,69	2,22	34,61	3,10

Experiment 3								Fehler (°)		Endposition (°)	
Pb-Nr.	visuelle Anfangsinformation	Bedingung	Alter	Händigkeit	Arm-Trägheit (kg*m ²)	Geschlecht 0=weibl. 1=männl.	Phase	Mittelwert	Standard-Abw.	Mittelwert	Standard-Abw.
1	nein	Experimental	22	100,0	0,0997	0	Übung Test	-1,16	1,95	31,94 35,78	5,32 5,20
2	nein	Experimental	24	100,0	0,1355	1	Übung Test	-1,60	3,15	30,40 26,03	10,33 9,89
3	nein	Experimental	23	90,0	0,0745	0	Übung Test	-2,56	4,40	22,78 29,53	10,34 12,77
4	nein	Experimental	35	90,0	0,1463	1	Übung Test	-5,35	3,56	26,11 26,84	6,88 5,82
5	nein	Experimental	24	80,0	0,1245	1	Übung Test	-6,07	3,87	31,01 28,65	11,61 8,64
6	nein	Experimental	23	100,0	0,0651	0	Übung Test	-1,99	2,13	27,38 29,66	11,05 11,23
7	nein	Experimental	22	80,0	0,0637	0	Übung Test	-3,20	2,76	23,05 27,87	10,75 10,23
8	nein	Experimental	20	100,0	0,0739	0	Übung Test	-4,25	4,01	29,89 29,48	10,13 7,19
9	nein	Experimental	26	30,0	0,1208	1	Übung Test	-2,80	2,42	27,27 24,37	6,85 8,68
10	nein	Experimental	27	100,0	0,1057	1	Übung Test	-5,03	3,31	26,49 24,84	7,98 6,82
11	nein	Kontrolle	19	80,0	0,0915	0	Übung Test	1,61	1,90	28,28 32,74	8,22 6,94
12	nein	Kontrolle	24	90,0	0,1142	1	Übung Test	-3,08	5,11	30,13 26,88	11,65 9,37
13	nein	Kontrolle	23	50,0	0,0782	0	Übung Test	-1,35	1,58	25,13 23,23	10,34 9,13
14	nein	Kontrolle	23	100,0	0,0851	0	Übung Test	2,34	5,40	34,26 36,09	11,75 12,97
15	nein	Kontrolle	28	90,0	0,1123	1	Übung Test	2,24	3,10	27,36 29,06	10,53 7,77
16	nein	Kontrolle	29	70,0	0,0754	0	Übung Test	0,23	2,33	25,90 29,07	8,21 8,66
17	nein	Kontrolle	23	90,0	0,0886	1	Übung Test	0,95	2,74	32,66 32,87	10,96 10,82
18	nein	Kontrolle	27	100,0	0,0608	0	Übung Test	0,29	4,37	37,62 37,46	2,93 3,24
19	nein	Kontrolle	25	100,0	0,1036	1	Übung Test	-2,69	1,82	32,81 28,73	5,92 5,08
20	nein	Kontrolle	28	89,5	0,0980	1	Übung Test	-0,28	2,37	32,25 36,51	10,22 8,52

Experiment 1

Kontrolle: Kontrollgruppe

AI-Gruppe: Auto-Imitationsgruppe

Vf-Gruppe: Vorhersagefehler-Gruppe

Experiment 2

EG-kurz: Experimentalgruppe mit kurzen Testbewegungen

EG-weit: Experimentalgruppe mit weiten Testbewegungen

KG-kurz: Kontrollgruppe mit kurzen Testbewegungen

KG-weit: Kontrollgruppe mit weiten Testbewegungen

Experiment 3

Kontrolle: Kontrollgruppe ohne Verschiebung des Laserpointers

Experimental: Experimentalgruppe mit Verschiebung des Laserpointers

8.5 Auswertung / Teststatistiken

Für alle drei Experimente gilt:

H₀: Der Median von F_E ist gleich dem Median von F_K oder größer als der Median von F_K

H_A: Der Median von F_E ist kleiner als der Median von F_K

Dabei ist F_E die Verteilung der Experimentalvariable, F_K die Verteilung der Kontrollvariable

8.5.1 Experiment 1a - Adaptation

8.5.1.1 Effekt der Gruppe

1. Kontrollgruppe vs. E-R-Gruppe

Ohne visuelle Anfangsinformation:

$$Z_{\text{KG} \leftrightarrow \text{AI-G}} = (28,64 + 0,075 - 43,2) / 5,39 = -2,687 \quad \mathbf{p=0,0036}$$

Mit visueller Anfangsinformation:

$$Z_{\text{KG} \leftrightarrow \text{AI-G}} = (36,10 + 0,055 - 42,6) / 6,58 = -0,979 \quad \mathbf{p=0,1638} \quad P_{\text{gesamt}} = 0,0140$$

2. Kontrollgruppe vs. Vf-Gruppe

Ohne visuelle Anfangsinformation:

$$Z_{\text{KG} \leftrightarrow \text{Vf-G}} = (23,39 + 0,035 - 40,6) / 5,91 = -2,906 \quad \mathbf{p=0,0018}$$

Mit visueller Anfangsinformation:

$$Z_{\text{KG} \leftrightarrow \text{Vf-G}} = (29,55 + 0,015 - 39,3) / 6,18 = -1,575 \quad \mathbf{p=0,0576} \quad P_{\text{gesamt}} = 0,0018$$

3. AI-Gruppe vs. Vf-Gruppe

Ohne visuelle Anfangsinformation:

$$Z_{\text{AI-G} \leftrightarrow \text{Vf-G}} = (23,39 + 0,005 - 26,0) / 2,18 = -1,195 \quad \mathbf{p=0,1160}$$

Mit visueller Anfangsinformation:

$$Z_{\text{AI-G} \leftrightarrow \text{Vf-G}} = (29,55 + 0,005 - 32,8) / 4,03 = -0,805 \quad \mathbf{p=0,2104} \quad P_{\text{gesamt}} = 0,0533$$

8.5.1.2 Effekt der visuellen Anfangsinformation

1. Kontrollgruppe

$$Z_{\text{MVA} \leftrightarrow \text{OVA}} = (49,11 + 0,005 - 53,4) / 6,84 = -0,626 \quad \mathbf{p=0,2657}$$

2. E-R-Gruppe

$$Z_{\text{MVA} \leftrightarrow \text{OVA}} = (36,10 + 0,04 - 32,4) / 3,75 = 0,997 \quad \mathbf{p=0,8406}$$

3. Vf-Gruppe

$$Z_{MVA \leftrightarrow OVA} = (29,55 + 0,045 - 26,5) / 2,69 = 1,151 \quad \mathbf{p=0,8751} \quad P_{gesamt}=0,8239$$

8.5.2 Experiment 1b – Generalisierung

1. Kurze Testbewegungen

$$Z_{EG \leftrightarrow KG} = (36,57 + 0,005 - 31,9) / 4,14 = 1,129 \quad \mathbf{p=0,871}$$

2. Weite Testbewegungen

$$Z_{EG \leftrightarrow KG} = (34,69 + 0,003 - 46,5) / 7,06 = -1,672 \quad \mathbf{p=0,047}$$

8.5.3 Experiment 2 – Integration dynamischer und kinematischer Vorwärtsmodelle

$$Z_{EG \leftrightarrow KG} = (-34,00 + 0,055 - (-16,9)) / 5,55 = -3,071 \quad \mathbf{p = 0,001}$$

KG = Kontrollgruppe; **AI-G** = AI-Gruppe; **Vf-G** = Vf-Gruppe; **EG** = Experimentalgruppe;
MVA = mit visueller Anfangsinformation; **OVA** = Ohne visuelle Anfangsinformation; **P_{gesamt}** =
 Gesamt-P-Wert nach Edgington-Prozedur.

Lebenslauf

Name: Richter
Vorname: Stefanie
geboren am 29.11.1972 in Köln
Familienstand: ledig

Bildungsgang

SS 1999 – SS 2001 Promotionsstudium an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
Juli 1998 Diplom in Psychologie an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
Ab WS 1994 Studium der Psychologie an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
WS 1992 - SS 1994 Studium der Psychologie an der Universität Bielefeld
Juni 1992 Abitur am Heinrich-Mann Gymnasium in Köln

Tätigkeiten

Seit August 1998 Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Institut für Experimentelle Psychologie (Institut für Kybernetische Psychologie und Psychobiologie), Leiter: Prof. Dr. em. K.-Th. Kalveram