

Multisensorische Repräsentation von Eigenbewegung im menschlichen Gehirn

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

dem Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt von

Diplom-Biologin
Anna von Hopffgarten
aus Hagen

Marburg/Lahn 2011

Vom Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg
(Hochschulkenziffer 1180) als Dissertation am 07.06.2011 angenommen.

Erstgutachter: Prof. Dr. Frank Bremmer

Zweitgutachter: Prof. Dr. Uwe Homberg

Tag der mündlichen Prüfung am 10.06.2011

Zusammenfassung

Wenn wir uns durch den Raum bewegen, erhalten wir visuelle, propriozeptive, vestibuläre, auditive und bisweilen auch taktile Informationen über die Position, Geschwindigkeit und Beschleunigung unseres Körpers. Nur eine erfolgreiche Integration dieser Signale ermöglicht uns eine kohärente Wahrnehmung unserer Eigenbewegung. Zwar liefern die Informationen aller Sinnesmodalitäten zusammen die zuverlässigste Repräsentation, jedoch konnte gezeigt werden, dass auch visuelle, vestibuläre oder propriozeptive Signale allein ausreichen, um etwa die Distanzen von Vorwärtsbewegungen abzuschätzen.

Das Ziel meiner Arbeit war es, herauszufinden, welche Rolle auditive Reize für die Wahrnehmung von Eigenbewegung spielen und wo im menschlichen Gehirn audiovisuelle Eigenbewegungssignale verarbeitet werden. Diesen Fragen ging ich mit Hilfe psychophysikalischer Untersuchungen sowie funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) auf den Grund.

In einer ersten Studie untersuchte ich, ob auditive Eigenbewegungsinformationen dazu genutzt werden können, die Distanzen simulierter Vorwärtsbewegungen zu reproduzieren. Dazu präsentierte ich meinen Probanden eine visuell simulierte Eigenbewegung über eine Ebene (passive Fahrt), die von einem Ton begleitet wurde, dessen Frequenz proportional zur simulierten Fahrtgeschwindigkeit war. Die Aufgabe der Probanden war es, die Distanz der Strecke mit Hilfe eines Joysticks zu reproduzieren (aktive Fahrt). Während dieser aktiven Fahrt erhielten die Teilnehmer entweder audio-visuelle, nur visuelle oder rein auditive Bewegungssignale. Es zeigte sich, dass die Probanden die Distanzen am zuverlässigsten reproduzierten, wenn sie ausschließlich den Ton hörten, und am schlechtesten, wenn sie nur visuelle Informationen erhielten. In einem Folgeexperiment war ohne das Wissen der Teilnehmer bei einigen aktiven Fahrten das Verhältnis zwischen Geschwindigkeit und Tonhöhe reskaliert, d.h., die Tonfrequenz war entweder höher (positive Reskalierung) oder

tiefer (negative Reskalierung) als während der passiven Fahrten (Catch Trials). Ich stellte fest, dass die Leistung der Probanden durch die Reskalierung gestört wurde: War die Tonfrequenz tiefer, fuhren sie schneller und weiter, während sie bei einer positiven Reskalierung langsamer und kürzere Distanzen fuhren als in den Durchgängen ohne Reskalierung. Ich schließe daraus, dass während Eigenbewegung die Tonfrequenz als Geschwindigkeitshinweis dienen kann und dazu genutzt wird, Distanzen abzuschätzen und zu reproduzieren.

Während Eigenbewegungen wird eine Bildbewegung auf der Netzhaut erzeugt – auch optischer Fluss genannt –, die bei starrer Blickrichtung Informationen über die Eigenbewegungsrichtung und -geschwindigkeit liefert. Diese Verschiebung löst jedoch reflexive, kompensatorische Augenbewegungen aus, die dazu dienen, das Bild auf der Netzhaut zu stabilisieren. Ich stellte in einer zweiten Studie fest, dass auch simulierte Vorwärtsbewegungen über eine Ebene, wie sie in Studie I durchgeführt wurden, solche reflexiven Augenbewegungen auslösen. Sie setzen sich aus langsamen Folge- und schnellen Rückstellbewegungen zusammen. Ich konnte zeigen, dass Probanden die Geschwindigkeit der Augenfolgebewegungen exakter kontrollieren können, wenn sie ihre Fahrtgeschwindigkeit aktiv mit einem Joystick steuern, als wenn sie passiv über die Ebene bewegt werden. Möglicherweise unterstützt das propriozeptive Feedback der Joystickausrückung während der aktiven Fahrten die Kontrolle der Augenbewegungen. Außerdem stellte ich fest, dass Probanden ihre Augen auch in Richtung der Bewegung der Ebene bewegen, wenn sie diese nicht sehen, sondern nur auditive Geschwindigkeitshinweise erhalten.

In einer dritten Studie untersuchte ich mittels fMRT, welche Regionen des menschlichen Gehirns an der Verarbeitung audio-visueller Eigenbewegungssignale beteiligt sind. Da nur räumlich und zeitlich kongruente Informationen unterschiedlicher Sinnesmodalitäten optimal zu einer Gesamtwahrnehmung integriert werden können, überprüfte ich, ob und ggf. wie die Kongruenz der Reize die Hirnaktivität beeinflusst. Der visuelle Stimulus bestand aus einer im Wechsel expandierenden und kontrahierenden Punktwolke, die eine Vor- bzw. Rückwärtsbewegung des Betrachters simulierte. Als auditiver Reiz diente ein Sinuston, der in einer audio-visuell kongruenten Bedingung wie der visuelle Stimulus eine Vor- bzw. Rückwärtsbewe-

gung simulierte. In einer audio-visuell inkongruenten Bedingung simulierte der auditive Reiz eine frontoparallele Bewegung, während der visuelle Stimulus eine Vor- bzw. Rückwärtsbewegung simulierte. Die bimodale Stimulation aktivierte im Unterschied zur unimodalen Stimulation unter anderem Bereiche des Präzentralen Sulcus, des Superioren Temporalen Sulcus sowie des Intraparietalen Sulcus. Verglichen mit der inkongruenten Stimulation aktivierte der kongruente Stimulus einen Bereich des Präzentralen Sulcus.

Zusammengenommen konnte ich in meiner Arbeit zeigen, dass auditive Eigenbewegungsinformationen eine wichtige Rolle für die Einschätzung und Reproduktion von Distanzen spielen und im menschlichen Gehirn gemeinsam mit visuellen Eigenbewegungssignalen in einem parieto-frontalen Netzwerk verarbeitet werden. Räumlich kongruente Eigenbewegungssignale werden in einem Areal verarbeitet, bei dem es sich auf Grund der funktionalen und räumlichen Ähnlichkeit um ein Äquivalent der „Polysensory Zone“ des Makakengehirns handeln könnte.

Summary

While moving through our environment we receive visual, auditory, proprioceptive, vestibular and sometimes tactile information about the position, velocity and acceleration of our body. Only a successful integration of these signals allows for a coherent perception of self-motion. Information from all modalities together provides the most reliable representation. However, previous studies demonstrated that one can use pure visual, vestibular or proprioceptive signals for distance estimation.

The aim of my thesis was to analyse the role of auditory signals for self-motion perception and to determine which brain areas process audio-visual self-motion signals. For this purpose I carried out psychophysical tests and recorded brain activities using functional magnetic resonance imaging (fMRI).

In my first study I investigated whether auditory self-motion information can be used to estimate and reproduce the distances of forward movements. Participants were presented with a visually simulated forward-motion across a ground plane (passive displacement). The frequency of an associated auditory stimulus was proportional to the simulated speed. Subjects had to reproduce the distance of the displacement with a joystick (active displacement). During the active displacements they received either audio-visual or pure visual or pure auditory motion signals. I found that reproduction was most precise when the participants only heard the tone while it was least precise when they only saw the ground plane. In a subsequent experiment in some trials the relationship between optical velocity and tone frequency was differently scaled during the active displacements, *i.e.*, the tone frequency was either higher or lower than during the passive displacements (catch trials). I found that the re-scaling affected the subjects' performance: When the frequency was lower subjects used higher speeds resulting in a substantial overshoot of travelled distance, whereas a higher frequency resulted in an undershoot of travelled distance. I conclude that during self motion tone frequency can be used as a velocity cue and helps

to estimate and reproduce travel distance.

During self-motion an image of the environment is shifted on the retina. This image motion – called optic flow – provides us with information about the direction and velocity of the displacement. It induces reflexive, compensatory eye movements which stabilize part of the image on the retina. In my second study I observed that a simulated forward motion across a ground plane (as used in Study I) induces such reflexive eye movements. They are composed of slow (following) and fast (resetting) phases. I found that subjects controlled the speed of the slow eye movements more precisely when they controlled the driving speed with a joystick. Probably the proprioceptive feedback from the joystick facilitated eye movement control. Moreover, I found that participants also moved their eyes in the direction of the ground plane motion when they did not see the plane but only received auditory velocity cues.

In a third study I investigated by means of fMRI which brain regions are involved in the processing of audio-visual self-motion signals. Since only spatially and temporally congruent signals are integrated optimally into a common percept I investigated to what extent the congruency of signals influences brain activity. The visual stimulus consisted of an alternately expanding and contracting cloud of random dots simulating a forward and backward motion. Auditory stimuli consisted of a sinusoidal tone which simulated a forward and backward motion in a congruent bimodal condition. In an incongruent bimodal condition the tone simulated a frontoparallel motion while the visual stimulus simulated a forward and backward motion. The contrast of bimodal versus unimodal stimulation activated amongst others regions around the precentral sulcus, the superior temporal sulcus as well as the intraparietal sulcus. Compared to incongruent stimulation the congruent stimulus activated a part of the precentral sulcus.

Taken together, I showed in my thesis that auditory self-motion information plays an important role for the estimation and reproduction of travelled distances. Audio-visual self-motion information is processed in a parieto-frontal brain network. Spatially congruent signals are processed in a brain area which might be an equivalent of the polysensory zone (PZ) in the macaque brain.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	i
Summary	iv
Abbildungsverzeichnis	ix
Tabellenverzeichnis	xi
Abkürzungsverzeichnis	xii
1 Allgemeine Einleitung	1
1.1 Mechanismen der Bewegungswahrnehmung	2
1.1.1 Areal MT	3
1.1.2 Areal MST	4
1.1.3 Areal VIP	6
1.1.4 Weitere bewegungssensitive Hirnareale	8
1.2 Augenbewegungen während Eigenbewegung	8
1.3 Mechanismen multisensorischer Verarbeitung	11
1.3.1 Sensorische Kombination	11
1.3.2 Sensorische Integration	12
2 Zielsetzung	15
3 Einfluss auditiver Signale auf die Wahrnehmung von Eigenbewegung	17
3.1 Einleitung	17
3.2 Methoden	19
3.2.1 Probanden	19
3.2.2 Experimenteller Aufbau	19

3.2.3 Experiment I	19
3.2.4 Experiment II	21
3.2.5 Experiment III	22
3.2.6 Frequenzdiskriminierungsschwelle	23
3.2.7 Datenanalyse	23
3.3 Ergebnisse	24
3.3.1 Experiment I	24
3.3.2 Experiment II	27
3.3.3 Experiment III	30
3.3.4 Frequenzdiskriminierungsschwellen	32
3.4 Diskussion	33
3.4.1 Präzision der Distanzreproduktion	34
3.4.2 Geschwindigkeitsprofile	38
3.4.3 Catch Trials	40
4 Augenbewegungen während audio-visuell simulierter Eigenbewegung	42
4.1 Einleitung	42
4.2 Methoden	44
4.2.1 Probanden	44
4.2.2 Experimenteller Aufbau	44
4.2.3 Datenanalyse	46
4.3 Ergebnisse	52
4.4 Diskussion	66
5 Multisensorische Eigenbewegungskodierung im menschlichen Gehirn	75
5.1 Einleitung	75
5.2 Methoden	77
5.2.1 Probanden	77
5.2.2 Stimulus	77
5.2.3 MRT-Datenerhebung	81
5.2.4 MRT-Datenanalyse	82

5.3 Ergebnisse	83
5.3.1 Unimodale Stimulation	84
5.3.1.1 Visuell	84
5.3.1.2 Auditiv	85
5.3.2 Bimodale Stimulation	86
5.3.2.1 Multisensorische Verstärkung	87
5.3.2.2 Kongruenz	89
5.3.2.3 Inkongruenz	90
5.4 Diskussion	91
5.4.1 Unimodale Stimulation	91
5.4.2 Bimodale Stimulation	95
5.4.2.1 Kongruenz	99
5.4.2.2 Inkongruenz	101
6 Zusammenfassende Diskussion und Ausblick	105
Literaturverzeichnis	111

Abbildungsverzeichnis

1.1	Für visuelle Bewegung sensitive Gehirnareale	3
1.2	Optischer Fluss während einer Vorwärtsbewegung	5
1.3	Verzerrung einer natürlichen Szene auf der Retina während einer simulierten Vorwärtsbewegung	9
1.4	Sensorische Kombination und sensorische Integration	11
1.5	Statistisch optimale Integration zweier Reize	13
3.1	Visueller Stimulus in Experiment I, II und III	20
3.2	Geschwindigkeitsprofile der passiven Fahrten in Experiment II	22
3.3	Distanzgains, Geschwindigkeitsgains und Dauergains in Experiment I	26
3.4	Reproduzierte Distanzen in Experiment II	28
3.5	Geschwindigkeit als Funktion der Fahrtdauer in Experiment II	29
3.6	Reproduzierte Geschwindigkeiten in Experiment II	30
3.7	Geschwindigkeit als Funktion der zurückgelegten Distanz in Experi- ment III	31
3.8	Reproduzierte Distanzen in Experiment III	32
3.9	Reproduzierte Geschwindigkeiten in Experiment III	33
4.1	Verteilung der Punktgeschwindigkeiten auf der Leinwand	51
4.2	Zeitverlauf der horizontalen und vertikalen Augenpositionen eines Probanden während einer aktiven Fahrt	53
4.3	Zeitverlauf der Augenfolgebewegungen eines Probanden während au- ditiver, visueller und bimodaler Fahrten	54
4.4	Vertikale und horizontale Augenpositionen der Probanden SG, VV und BL während aktiver Fahrten	55

4.5	Vertikale und horizontale Augenpositionen der Probanden NL, IT und EE während aktiver Fahrten	56
4.6	Vektorfelder der Augen- und Flussfeldbewegungen	57
4.7	Winkeldifferenzen zwischen Flussfeld- und Augenbewegungsvektoren	58
4.8	Verteilung der Augenpositionen während passiver Fahrten	60
4.9	Gruppenanalyse der medianen Gains der langsamen Augenbewegungen	61
4.10	Gain in Abhängigkeit von der Flussfeldgeschwindigkeit	62
4.11	Augengeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Flussfeldgeschwindigkeit	63
4.12	Korrelation der Augengeschwindigkeit, der Punktgeschwindigkeit sowie der horizontalen und vertikalen Augenposition eines Probanden mit der simulierten Fahrtgeschwindigkeit	64
4.13	Korrelation der Augengeschwindigkeit, der Punktgeschwindigkeit sowie der horizontalen und vertikalen Augenposition aller Probanden mit der simulierten Fahrtgeschwindigkeit	65
5.1	Bimodale Stimuli	79
5.2	Unimodale Stimuli	80
5.3	Gruppenanalyse des Kontrasts ‚V – fix‘	85
5.4	Gruppenanalyse der Kontraste ‚Ak – fix‘ und ‚Ai – fix‘	87
5.5	Gruppen-Konjunktionsanalyse der Kontraste ‚V – fix \cap Ak – fix‘ und ‚AVk – Ak \cap AVk – V‘	88
5.6	Gruppenanalyse des Kontrasts ‚AVk – AVi‘	91
5.7	Analyse des Kontrasts ‚AVk – AVi‘ bei acht individuellen Probanden	92
5.8	Gruppenanalyse des Kontrasts ‚AVi – AVk‘	93

Tabellenverzeichnis

5.1 Aktivierungsmaxima einer Gruppenanalyse des Kontrasts ‚ $V - \text{fix}'$. .	84
5.2 Aktivierungsmaxima einer Gruppenanalyse des Kontrasts ‚ $A_k - \text{fix}'$.	86
5.3 Aktivierungsmaxima einer Gruppenanalyse des Kontrasts ‚ $A_i - \text{fix}'$.	86
5.4 Aktivierungsmaxima einer Gruppenanalyse des Kontrasts ‚ $A_k - A_i'$.	88
5.5 Aktivierungsmaxima einer Gruppen-Konjunktionsanalyse der Kon- traste ‚ $V - \text{fix} \cap A_k - \text{fix}'$	89
5.6 Aktivierungsmaxima einer Gruppen-Konjunktionsanalyse der Kon- traste ‚ $AV_k - A_k \cap AV_k - V'$	90
5.7 Aktivierungsmaxima einer Gruppenanalyse des Kontrasts ‚ $AV_i - AV_k'$	93

Abkürzungsverzeichnis

Ak	auditorisch kongruent
Ai	auditorisch inkongruent
AH	Augenhöhen
AVk	audio-visuell kongruent
AVi	audio-visuell inkongruent
BA	Brodmann Areal
BOLD	Blood Oxygenation Level-Dependent
dIPS	Dorsaler Intraparietaler Sulcus
EPI	Gradient-Echo-Planar-Imaging
FD	Fascia Dentata
FDR	False Discovery Rate
fix	Fixation
fMRT	Funktionelle Magnetresonanztomographie
FOV	Field of View
FST	Fundus des Superioren Temporalen Sulcus
GLM	Generelles Lineares Modell
hOC4v	Humanes Occipitales Areal 4
IPS	Intraparietaler Sulcus
JND	Just Noticeable Difference
MLE	Maximum Likelihood Estimation
MNI	Montreal Neurological Institute
MP-RAGE	Magnetisierung-Prepared Rapid-Acquired Gradient Echo
MST	Medialer Superiorer Temporaler Cortex
MSTd	Dorsales Gebiet des Medialen Superioren Temporalen Cortex
MT	Mittlerer Temporaler Cortex
OKAN	Optokinetischer Nachnystagmus

OKN	Optokinetischer Nystagmus
OP	Operculum Parietale
p. Operc.	pars Opercularis
p. Orbit.	pars Orbitalis
PrCeS	Präzentraler Sulcus
PZ	Polysensory Zone
SA	Standardabweichung
SMG	Supramarginaler Gyrus
SPM	Statistical Parametric Map
STP	Superiores Temporales Polysensorisches Areal
SUB	Subiculum
TE	Echo Time
TR	Repetition Time
V	visuell
V1	Primärer Visueller Cortex
V2	Sekundärer Visueller Cortex
V3	Tertiärer Visueller Cortex
VIP	Ventraler Intraparietaler Cortex
VOR	Vestibulo-okulärer Reflex

1 Allgemeine Einleitung

Während wir uns durch unsere Umwelt bewegen, versorgen uns unsere Sinne mit Informationen über die Eigenschaften dieser Bewegung. Beim Laufen erhalten wir etwa vestibuläre und propriozeptive Informationen über die Eigenbewegung. Außerdem wird das Abbild der Umwelt auf unseren Netzhäuten verschoben (optischer Fluss). Mit Hilfe dieses optischen Flusses können wir etwa die Richtung und Geschwindigkeit unserer Eigenbewegung abschätzen. Auch unser Gehör liefert uns Informationen über unsere Bewegung. So werden etwa Töne, auf die wir uns zubewegen, lauter und besitzen eine erhöhte Frequenz, während Töne, von denen wir uns entfernen, leiser werden und eine niedrigere Frequenz haben. Zudem kann die Bewegung an sich Geräusche erzeugen, deren Tonhöhe auf die Geschwindigkeit der Eigenbewegung schließen lässt – beispielsweise das Motorengeräusch eines Autos oder der Fahrtwind beim Fahrradfahren. Laufen wir etwa durch eine Menschenmenge und streifen dabei andere Personen, erhalten wir taktile Bewegungsinformationen. Sogar der Geruchssinn kann Aufschluss darüber geben, in welche Richtung wir gerade gehen, wenn zum Beispiel Raucher in der Menge stehen.

Die Aufgabe des Gehirns ist es nun, diese Vielzahl von Signalen zu einer einheitlichen Wahrnehmung zu integrieren. Um diesen Integrationsprozess zu verstehen, ist es zunächst notwendig, die grundlegenden Mechanismen der Bewegungswahrnehmung zu kennen. Im Folgenden werden die zentralen bewegungssensitiven Areale des Primatengehirns vorgestellt. Die Verarbeitung von Bewegungssignalen im menschlichen Gehirn wird in der Einleitung des Kapitels 5 („Multisensorische Eigenbewegungskodierung im menschlichen Gehirn“) genauer erläutert.

1.1 Mechanismen der Bewegungswahrnehmung

Die neuronalen Korrelate visueller Bewegungssignale und im Speziellen von Eigenbewegungssignalen wurden bereits intensiv am Makakengehirn untersucht. Abbildung 1.1 zeigt schematisch die beteiligten Hirnareale und deren Verknüpfungen. Die initiale Verarbeitung visueller Signale findet in der Retina statt. Licht wird durch die Hornhaut und die Linse des Auges fokussiert auf die Netzhaut projiziert, wo es von den Photorezeptoren in elektrische Signale umgewandelt wird. Über verschiedene Zelltypen wie die Horizontal-, Bipolar- und Amakrinzellen gelangen die Signale zu den so genannten Ganglienzellen, deren Axone gebündelt als Sehnerv zum Gehirn führen. Die meisten Sehnervfasern projizieren in den seitlichen Kniehöcker (Corpus Geniculatum Laterale, CGL) im Thalamus. Von dort projizieren Neurone in den Primären Visuellen Cortex (V1), von wo Signale an den Sekundären Visuellen Cortex (V2) und an das Mittlere Temporale Areal (MT) weitergeleitet werden. Von V2 existieren ebenfalls Verknüpfungen zu MT, aber auch zum Tertiären Visuellen Cortex (V3), zum Medialen Superioren Temporalen Cortex (MST) sowie zum Ventralen Intraparietalen Cortex (VIP). Die stärksten Projektionen zu den Arealen VIP und MST kommen aus MT. Diese Region schickt aber auch Signale zum Fundus des Superioren Temporalen Sulcus (FST). VIP, MST und FST sind wiederum mit dem Superioren Temporalen Polysensorischen Areal (STP) verknüpft und VIP sowie MST mit dem Areal 7a (Britten, 2008).

In der Hierarchie der für visuelle Bewegung sensitiven Areale (Abbildung 1.1) werden die rezeptiven Felder, d.h., die Bereiche des visuellen Felds, die die Aktivität eines Neurons beeinflussen, immer größer (Andersen et al., 1997). So hat beispielsweise ein rezeptives Feld einer bewegungssensitiven Zelle in V1 an einer bestimmten Exzentrität einen Durchmesser von ca. 1° Schwinkel, während der Durchmesser eines entsprechenden rezeptiven Felds eines MT-Neurons mehr als 10° betragen kann (Albright und Desimone, 1987; Maunsell und Essen, 1983).

Im Folgenden soll nun genauer auf die Areale MT, MST und VIP eingegangen werden, da deren Beteiligung an der visuellen Bewegungswahrnehmung bereits ausführlich untersucht wurde.

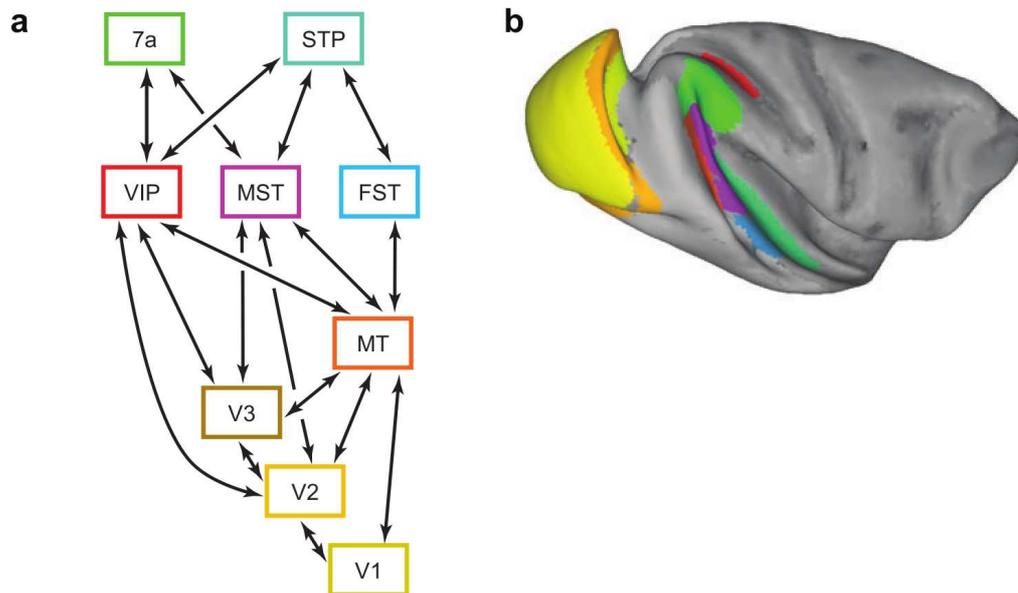


Abbildung 1.1: Für visuelle Bewegung sensitive Gehirnareale. a) Vereinfachtes Schema der Hirnregionen, die an der visuellen Bewegungsanalyse beteiligt sind. b) Anatomische Lage der Areale im Gehirn von Rhesusaffen. FST: Fundus des Superioren Temporalen Sulcus, MST: Medialer Superior-Temporaler Cortex, MT: Mittlerer Temporaler Cortex, VIP: Ventraler Intraparietaler Cortex, STP: Superiores Temporales Polysensorisches Areal, 7a: Brodmann Areal 7a, V1: Primärer Visueller Cortex, V2: Sekundärer Visueller Cortex, V3: Tertiärer Visueller Cortex. Aus Britten (2008).

1.1.1 Areal MT

Der Mittlere Temporale Cortex (MT) ist sensitiv für Bewegungsreize, die kleine Bereiche des kontralateralen visuellen Felds stimulieren (Komatsu und Wurtz, 1988). Er spielt eine zentrale Rolle bei der Analyse der Bewegungsrichtung von Stimuli. So sind etwa 80% der MT-Neurone richtungsselektiv und nach ihrer bevorzugten Richtung gruppiert in so genannten Kolumnen angeordnet (Albright, 1984; Albright et al., 1984). Das heißt, Neurone mit gleicher Vorzugsrichtung befinden sich in einer gemeinsamen Kolumne, und alle Kolumnen zusammen decken das gesamte Richtungsspektrum von 360° ab.

Zudem sind die meisten MT-Neurone an der Wahrnehmung räumlicher Tiefe beteiligt (Uka und DeAngelis, 2003). Da die beiden Augen die Umwelt aus etwas unterschiedlichen Blickwinkeln betrachten, unterscheiden sich die Abbilder auf den

Netzhäuten leicht. Diese so genannte Disparität, d.h., die Diskrepanz zwischen den beiden Bildern, hängt von der Entfernung des betrachteten Objekts ab. Die neuronale Detektion der retinalen Disparität ist daher nur in Hirnarealen möglich, die binokuläre rezeptive Felder besitzen, also retinale Eingänge von beiden Augen erhalten. Das gewährleistet unter anderem das Areal MT, dessen disparitätssensitiven Neurone ebenfalls nach unterschiedlichen Disparitäten gruppiert in Kolumnen angeordnet sind. Wie DeAngelis et al. (1998) zeigten, kann die Mikrostimulation solcher disparitätssensitiven Zellen die Einschätzung der Tiefe eines Stimulus beeinflussen.

Das Areal MT spielt auch eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung von Geschwindigkeitsinformationen. Zum einen sind MT-Neurone sensitiv für die Geschwindigkeit sich bewegender Objekte (Perrone und Thiele, 2001), unabhängig von deren Form (Priebe et al., 2003). Außerdem reduzieren MT-Läsionen bei Makaken die Fähigkeit der Tiere, Geschwindigkeiten zu unterscheiden (Newsome und Pare, 1988; Orban et al., 1995; Rudolph und Pasternak, 1999), und auch Mikrostimulationen dieses Areals beeinflussen die Geschwindigkeitswahrnehmung (Liu und Newsome, 2005).

Chowdhury et al. (2009) testeten, ob MT-Neurone auch vestibuläre Eigenbewegungssignale verarbeiten. Hintergrund dieser Untersuchung war die Tatsache, dass das Areal MT dem Medialen Superioren Temporalen Areal (MST) vorgeschaltet ist, das sowohl auf visuelle als auch auf vestibuläre Bewegungsinformationen antwortet (Bremmer et al., 1999). Chowdhury et al. (2009) stellten jedoch fest, dass MT-Neurone nicht sensitiv für vestibuläre Stimulation sind, und die visuellen und vestibulären Signale demnach noch nicht im Mittleren Temporalen Cortex konvergieren.

1.1.2 Areal MST

Während die bewegungssensitiven V1- und MT-Neurone auf Stimulation im kontralateralen visuellen Feld reagieren, antworten Neurone des Medialen Superioren Temporalen Areals (MST) innerhalb eines gewissen Rahmens auf bilaterale Reize (Andersen et al., 1997). Zudem bevorzugen sie Bewegungsstimuli, die große Bereiche des visuellen Felds abdecken, wie optische Flusstimuli (Abbildung

1.2) (Komatsu und Wurtz, 1988; Duffy und Wurtz, 1991a). Dieses Areal scheint demnach entscheidend für die Verarbeitung von Eigenbewegung zu sein.



Abbildung 1.2: Optisches Flussfeld, das auf die Retina projiziert wird, wenn sich der Betrachter vorwärts bewegt und die Blickrichtung mit der Bewegungsrichtung übereinstimmt (angedeutet durch den roten Punkt). Die Pfeile stellen Bewegungsvektoren dar, deren Länge proportional zur Geschwindigkeit der Bildbewegung auf der Retina ist. Aus Bremmer (2008).

Wie MT-Neurone sind Zellen im Areal MST richtungsselektiv für visuelle Bewegung (Duffy und Wurtz, 1991b). Allerdings reagieren sie nicht nur auf Bewegung kleiner Reize, sondern sie antworten auch richtungsabhängig auf simulierte Eigenbewegung (Lappe et al., 1996). Außerdem reagieren MST-Neurone auf Geschwindigkeitsgradienten im Flussfeld, die Aufschluss über die Struktur der Umgebung geben (Duffy, 2000).

Darüber hinaus sind Neurone im Areal MST sensitiv für lineare vestibuläre Stimulation (Bremmer et al., 1999). Bremmer et al. maßen die Aktivität von MST-Neuronen im Makakengehirn, während sie die Tiere entweder auf einer Schaukel vor und zurück bewegten oder aber Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen mit Hilfe eines optischen Flussfelds simulierten. Dabei fanden sie Neurone, die sowohl auf den vestibulären als auch auf den visuellen Eigenbewegungsreiz antworteten. Bei

etwas mehr als der Hälfte dieser Zellen stimmten die bevorzugten visuellen und vestibulären Bewegungsrichtungen überein.

Gu et al. (2007) ließen Makaken eine Richtungsdiskriminierungsaufgabe ausführen, während sie die Aktivität von Neuronen im dorsalen Gebiet von MST (MSTd) maßen. Dabei stellten sie fest, dass die Antworten signifikant mit der psychophysikalisch gemessenen Wahrnehmung der Tiere korrelierten, und zwar am stärksten bei den sensitivsten Neuronen.

Darüber hinaus fanden Liu und Angelaki (2009) heraus, dass MSTd-Neurone selektiv auf die Richtung vestibulärer Stimuli und nicht etwa auf Orientierungsänderungen relativ zur Schwerkraft reagieren. Hintergrund dieser Untersuchung war die Tatsache, dass die Informationen von den Otolithen im Innenohr mehrdeutig sind: Diese Signale allein lassen keine Unterscheidung zu, ob eine Beschleunigung aus einer linearen Eigenbewegung oder einer veränderten räumlichen Orientierung relativ zur Schwerkraft resultiert.

1.1.3 Areal VIP

Der Ventrale Intraparietale Cortex (VIP) liegt in der Tiefe des Intraparietalen Sulcus (Abbildung 1.1 b, dunkelrote Fläche). Er enthält Neurone, die sowohl auf visuelle (Bremmer et al., 2002a) als auch auf vestibuläre (Schlack et al., 2002) sowie taktile (Duhamel et al., 1998) und auditive Reize (Schlack et al., 2005) reagieren.

Bremmer et al. (2002a) untersuchten die Reaktionen von VIP-Neuronen auf unterschiedliche optische Flusstimuli – darunter frontoparallele Bewegung, radiale Flussfelder (Expansion, Kontraktion) sowie im und gegen den Uhrzeigersinn rotierende Stimuli. Bremmer et al. entdeckten, dass die Mehrzahl der untersuchten VIP-Neurone auf einen oder mehrere dieser Reize antworten. Außerdem spielt das Areal VIP, ähnlich wie MST, eine zentrale Rolle bei der Wahrnehmung der Eigenbewegungsrichtung (Bremmer et al., 2002a; Zhang et al., 2004; Zhang und Britten, 2004).

Schlack et al. (2002) stellten zudem fest, dass die meisten Zellen im Areal VIP nicht nur auf visuelle Bewegungsreize reagieren, sondern auch sensitiv für vestibuläre Eigenbewegungsinformationen sind. Etwas mehr als die Hälfte der getesteten Zellen

kodierten Informationen über die Bewegungsrichtung. Bei etwa der Hälfte dieser richtungssensitiven Zellen war die bevorzugte Richtung in beiden Modalitäten gleich. Während bimodaler Stimulation wurden die Antworten der Neurone, die in der einen Modalität eine andere Richtung bevorzugten als in der zweiten Modalität, etwa zur einen Hälfte von der visuellen und zur anderen Hälfte von der vestibulären Modalität bestimmt. Bremmer et al. (2002b) zeigten, dass VIP-Neurone auch auf rotatorische vestibuläre Stimulation antworten.

Die Kodierung taktiler Reize untersuchten Duhamel et al. (1998). Die von den Autoren abgeleiteten Zellen im Makaken-VIP reagierten zum Großteil auf Berührungen oder Luftstöße in Kombination mit visuellen Reizen. Die taktilen rezeptiven Felder der meisten Neurone lagen im Bereich des Kopfes. Räumlich stimmten die visuellen und taktilen rezeptiven Felder dahingehend überein, dass kleine foveale visuelle rezeptive Felder kleinen taktilen rezeptiven Feldern am Maul entsprachen und periphere visuelle rezeptive Felder mit taktilen rezeptiven Feldern an der Kopf- oder Körperseite assoziiert waren. Darüber hinaus waren die meisten Zellen bewegungssensitiv, und die visuell und taktil bevorzugten Bewegungsrichtungen stimmten in den meisten Fällen überein (Bremmer et al., 2002b).

Zudem reagiert das Areal VIP auf auditive Reize. Schlack et al. (2005) stellten fest, dass bei fast allen multimodalen Neuronen die visuellen und auditiven rezeptiven Felder überlappten. Änderungen der Blickposition resultierten bei einigen Neuronen in einer Verschiebung der rezeptiven Felder in dem Ausmaß der Augenbewegung (augenzentrierter Referenzrahmen), während sich die rezeptiven Felder mancher Zellen nicht mit der Augenposition änderten (kopfzentrierter Referenzrahmen). Außerdem gab es Neurone, deren rezeptive Felder sich nur teilweise verschoben (intermediärer Referenzrahmen). Etwa 30% der Zellen, deren auditive und visuelle rezeptive Felder während zentraler Fixation räumlich überlappten, schienen visuelle und auditive Informationen in demselben Referenzrahmen zu kodieren. Schlack et al. (2005) postulierten daher, dass das Areal VIP eine wichtige Rolle bei der Generierung einer modalitätsübergreifenden Repräsentation des Raums spielt.

Cooke et al. (2003) testeten die Auswirkungen elektrischer Stimulation des Areals VIP auf das Verhalten. Mit Hilfe von Mikroelektroden stimulierten die Autoren

VIP-Neurone im Makakengehirn, während sie das Verhalten der Tiere mit einer Videokamera aufzeichneten und die Aktivität von Gesichts- und Nackenmuskeln mittels Elektromyografie (EMG) maßen. Dabei stellten sie fest, dass die Affen typische Abwehr- und Ausweichbewegungen ausführten. So schlossen sie etwa ihre Augen, verzogen ihr Gesicht, zogen den Kopf zurück und hielten ihre Hände „schützend“ vor ihr Gesicht. Ähnliche Reaktionen lassen sich durch Luftstöße an der Wange auslösen (Cooke et al., 2003). Die Autoren schlossen daraus, dass das Areal VIP zu einem Abwehrverhalten beiträgt, das durch Stimuli in der Nähe des Kopfes induziert wird.

1.1.4 Weitere bewegungssensitive Hirnareale

Die Verarbeitung großer visueller Bewegungsstimuli beschränkt sich nicht nur auf das klassische visuelle Bewegungssystem. Auch Zellen zahlreicher anderer Areale reagieren auf visuelle Bewegungsreize – darunter das Areal 7a (Merchant et al., 2001) und das Superiore Temporale Polysensorische Areal (STP). Die Bewegungssignale, auf die diese Hirnregionen antworten, werden jedoch zunehmend komplexer (Britten, 2008). So repräsentieren etwa Neurone im Areal STP, das Informationen sowohl vom dorsalen Pfad („*Wo*-Pfad“) als auch vom ventralen Pfad („*Was*-Pfad“) der visuellen Verarbeitung erhält (Boussaoud et al., 1990), spezifische Eigenschaften dreidimensionaler Oberflächenstrukturen (Anderson und Siegel, 2005).

1.2 Augenbewegungen während Eigenbewegung

Alle Tiere mit einer Fovea, also einem kleinen Bereich des schärfsten Sehens im visuellen Feld, sind darauf angewiesen, ihre Augen zu bewegen. Mehrmals pro Sekunde richten wir daher unseren Blick mittels ruckartiger Augenbewegungen (Sakkaden) auf ein neues Objekt. Diese Sakkaden sind willentlich gesteuert. Eine andere Klasse von intentional gesteuerten Blickbewegungen sind glatte Augenfolgebewegungen, bei denen wir ein sich langsam bewegendes Objekt in der Fovea halten. Während Eigenbewegung führen wir zudem reflexive Augenbewegungen aus: den vestibulo-okulären Reflex (VOR) und den optokinetischen Nystagmus

(OKN). Diese Reflexe dienen dazu, das retinale Bild während einer Eigenbewegung oder Kopfdrotation zu stabilisieren (Ilg, 1997) und setzen sich aus langsamen Folge- und schnellen Rückstellbewegungen zusammen. Die VOR- und OKN-Systeme ergänzen sich gegenseitig in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit des Stimulus. Bei schnellen Kopfdrehungen werden die kompensatorischen Augenbewegungen vorwiegend durch den VOR ausgelöst, während bei langsamen Bewegungen der OKN eine stärkere Rolle spielt (Lappe und Hoffmann, 2000).

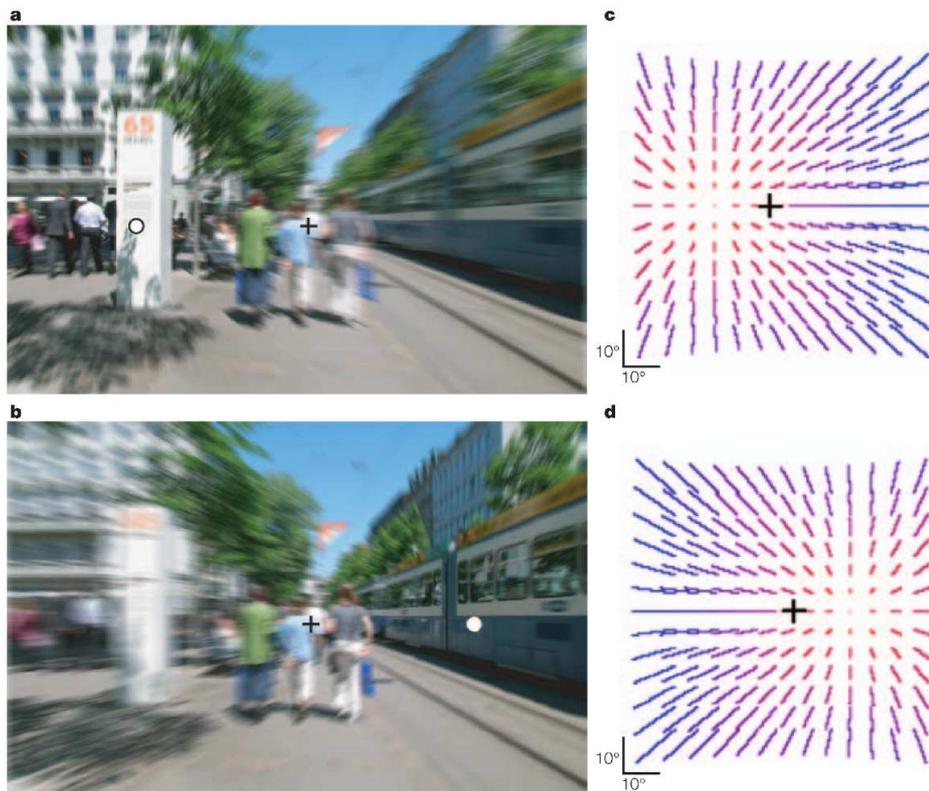


Abbildung 1.3: Verzerrung einer natürlichen Szene auf der Retina während einer simulierten Vorwärtsbewegung und kompensatorischen Augenbewegungen nach links (a) oder rechts (b) (weiße Kreise). Das Kreuz zeigt die Eigenbewegungsrichtung an. c und d: Muster des resultierenden optischen Flusses. Der Verlauf von rot zu blau deutet den Übergang von der Fovea zur Peripherie der Retina an. Aus Angelaki und Hess (2005).

Während wir uns vorwärts oder rückwärts bewegen, wird ein radiales optisches Flussfeld auf unsere Retina projiziert, dessen Geschwindigkeitsvektoren zur Peripherie hin größer werden (Abbildung 1.2). Aufgrund dieser radialen Anordnung des Flussfelds ist es nicht möglich, das gesamte Bild auf der Fovea zu stabilisieren. Es kann immer nur ein kleiner Bereich verfolgt werden, woraus OKN-ähnliche Augenbewegungen in radialer Richtung resultieren (Lappe et al., 1998; Niemann et al., 1999). Diese reflexiven Augenbewegungen beeinflussen wiederum die Struktur des Flussfelds auf der Retina. Sobald sich der Blick vom Expansionsfokus des Flussfelds entfernt, verschiebt sich dieser weg von der eigentlichen Bewegungsrichtung (Abbildung 1.3). Wenn wir also während einer Vorwärtsbewegung ein Objekt fixieren und mit dem Blick verfolgen, muss das Gehirn zwischen der Singularität des retinalen Flussfelds (dem Ort, an dem keine Bewegung stattfindet) und der tatsächlichen Bewegungsrichtung unterscheiden. Dies gelingt nur unter Berücksichtigung der Augenbewegungssignale (Angelaki und Hess, 2005).

Die durch optischen Fluss (Lappe et al., 1998; Niemann et al., 1999) oder vestibuläre Stimulation (Hess und Angelaki, 2003; Angelaki und Hess, 2001; McHenry und Angelaki, 2000) ausgelösten Augenbewegungen entsprechen sehr gut der Richtung der Bildverschiebung auf der Fovea, jedoch nicht deren Geschwindigkeit. Die Augengeschwindigkeit beträgt nur etwa 50 bis 60% der fovealen Bildverschiebung (Angelaki und Hess, 2001; McHenry und Angelaki, 2000; Lappe et al., 1998). Das bedeutet, dass der Expansionsfokus weder mit der Eigenbewegungsrichtung noch mit der aktuellen Blickposition übereinstimmt, sondern zwischen der Fovea und der Bewegungsrichtung liegt. Laut Angelaki und Hess (2005) könnte diese unvollständige Kompensation einen Kompromiss zwischen zwei sich scheinbar widersprechenden Bedürfnissen darstellen: dem Bestimmen der Eigenbewegungsrichtung mit Hilfe optischer Flussinformationen und dem Lenken des Blicks auf unterschiedliche Orte im visuellen Feld.

In der Einleitung von Kapitel 4 („Augenbewegungen während audio-visuell simulierter Eigenbewegungen“) werden die Charakteristika von Augenbewegungen während visuell simulierter Eigenbewegungen genauer erläutert.

1.3 Mechanismen multisensorischer Verarbeitung

Während in der Vergangenheit häufig einzelne Sinnesmodalitäten isoliert untersucht wurden, gibt es zunehmend mehr Studien über das kausale Zusammenspiel der einzelnen Sinne. In zahlreichen psychophysikalischen Studien konnte gezeigt werden, wie Menschen Informationen unterschiedlicher sensorischer Modalitäten nutzen, um einen stabilen Eindruck der Umgebung zu erhalten. Nach Ernst und Buelthoff (2004) verfolgen sie dabei zwei Strategien – die sensorische *Kombination* und die sensorische *Integration*.

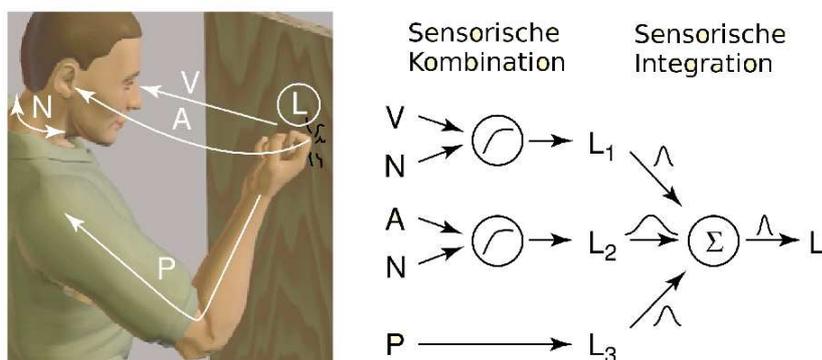


Abbildung 1.4: Sensorische Kombination und sensorische Integration. Während man auf ein Holzbrett klopft, erhält man mindestens drei sensorische Einschätzungen über den Ort des Klopfens (L): visuelle (V), auditive (A) und propriozeptive (P). Um diese drei Informationen integrieren zu können, müssen sie zuerst in gemeinsame Koordinaten und Einheiten transformiert werden. Dafür müssen die visuellen und auditiven Signale mit den propriozeptiven Nackenmuskelsignalen (N) kombiniert werden, um schließlich in gemeinsame Körperkoordinaten transformiert zu werden (der Einfachheit halber werden hier die Signale von den Augenmuskeln ignoriert). In einer späteren Verarbeitungsstufe werden die drei Signale (L₁, L₂, L₃) integriert, um schließlich eine kohärente Wahrnehmung der Klopfposition zu generieren. Verändert nach Ernst und Buelthoff (2004).

1.3.1 Sensorische Kombination

„Sensorische Kombination“ beschreibt die Interaktion zwischen nicht redundanten Signalen (Ernst und Buelthoff, 2004). Das heißt, die Informationen können unterschiedliche Einheiten oder Koordinatensysteme besitzen. Oder aber sie beziehen sich

auf unterschiedliche Aspekte desselben Umgebungsmerkmals. Abbildung 1.4 zeigt ein Beispiel für Sensorische Kombination und die darauf aufbauende Integration. Klopft man etwa auf ein Brett, erhält man visuelle, auditive und propriozeptive Signale über den Ort des Klopfens. Damit diese drei Informationen integriert werden können, müssen die visuellen und auditiven Reize zuerst mit den propriozeptiven Signalen der Nacken- und Augenmuskeln kombiniert werden, um schließlich in gemeinsame Koordinaten transformiert zu werden. Erst dann ist es möglich, die drei Signale zu integrieren (Ernst und Buelthoff, 2004).

1.3.2 Sensorische Integration

„Sensorische Integration“ beschreibt die Interaktion zwischen redundanten Signalen (Ernst und Buelthoff, 2004). Die Reize müssen also dieselben Einheiten und dasselbe Koordinatensystem besitzen und sich auf dieselben Aspekte eines Umgebungsmerkmals beziehen.

Bei der Integration von visuellen und auditiven bzw. haptischen Informationen bestimmt häufig das visuelle Signal die Wahrnehmung. Dieses Phänomen ist auch als „visual capture“ oder „Bauchrednereffekt“ bekannt. Ertönt etwa aus einem Lautsprecher eine Stimme und eine Person bewegt ihre Lippen ohne zu sprechen, scheint die Stimme aus dem Mund der Person zu kommen. Hier dominiert also das visuelle Signal.

Doch die visuelle Modalität ist nicht immer dominant. Shams et al. (2000) wiesen nach, dass auch Töne gegenüber visuellen Signalen die Wahrnehmung bestimmen können. Sie präsentierten ihren Probanden zusammen mit einem kurzen Blitz ein, zwei oder mehrere kurze Töne und fragten sie, wie viele Blitze sie sahen. Tatsächlich beeinflusste die Zahl der Töne die wahrgenommene Anzahl an Blitzen.

Welch et al. (1986) postulierten, dass immer diejenige Modalität dominiert, die das zuverlässigste Signal liefert. Nach dieser Hypothese werden Diskrepanzen immer zugunsten der präziseren Modalität gelöst. Aus diesem Grund sei bei räumlichen Aufgaben meistens der visuelle Sinn dominant, da er räumliche Informationen am präzisesten aufnehmen und kodieren kann. Bei der Einschätzung zeitlicher Aspekte, wie in der Studie von Shams et al. (2000), ist der auditive Sinn zuverlässiger und

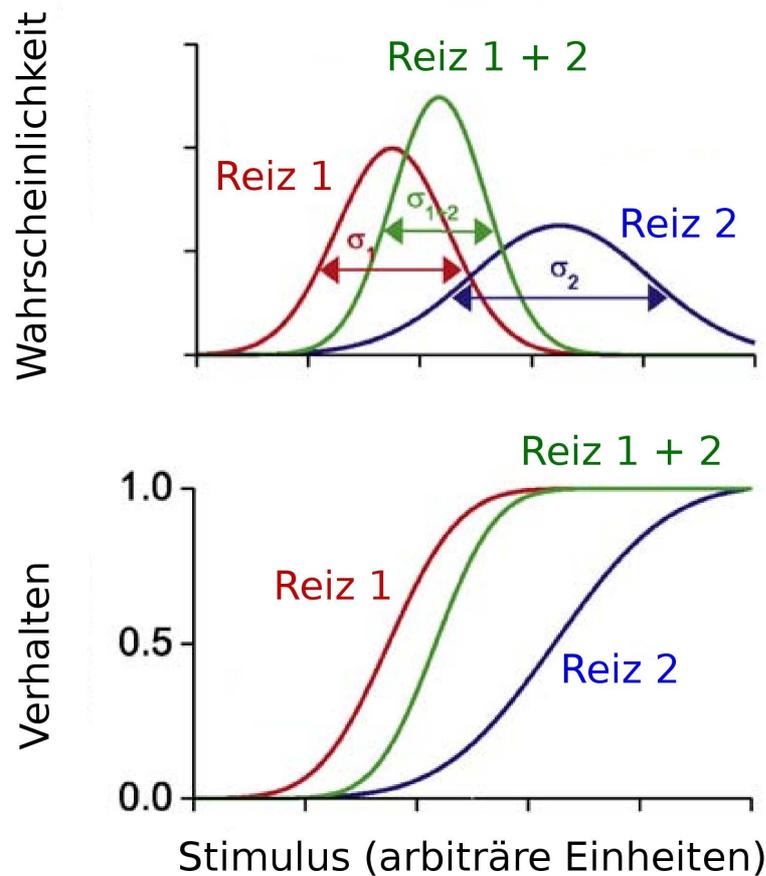


Abbildung 1.5: Annahmen des „Maximum Likelihood Estimation“-Modells (Ernst und Buelthoff, 2004) zu dem Verhältnis zwischen Wahrscheinlichkeitsverteilungen (oben) und psychometrischen Antwortfunktionen (unten). In dem oberen Graphen ist die Wahrscheinlichkeit einer Verhaltensantwort gegen die Werte der Verhaltensantwort aufgetragen (arbiträre Einheiten). In dem unteren Graphen ist das Verhalten von Probanden (in % [z.B. korrekte Antworten]) gegen die Werte des Stimulus (in arbiträren Einheiten) aufgetragen. Die grünen Kurven zeigen die Situation, in der zwei sensorische Reize zusammen präsentiert werden, während die roten und blauen Kurven die Werte für separat präsentierte Reize darstellen. In dem Beispiel besitzt Reiz 2 eine größere Varianz (geringere Reliabilität) als Reiz 1. Die Verteilung der kombinierten Reize (grün) hat eine geringere Varianz als die Verteilungen der einzelnen Reize, und der Mittelwert liegt näher an dem Reiz mit der höheren Reliabilität (rot). Die psychometrischen Antwortfunktionen (unten) repräsentieren die Integrale der Verteilungen unter der Annahme, dass diese normalverteilt sind. Die Funktion der kombinierten Bedingung (grün) verläuft am steilsten. Verändert nach Angelaki et al. (2009).

dominiert folglich.

Nach dem „Maximum Likelihood Estimation (MLE)“ Modell von Ernst und Banks (2002) wird durch die Integration zweier Reize die Reliabilität des Gesamtperzepts gesteigert, und das Signal mit der geringeren Varianz dominiert die Gesamtwahrnehmung. Abbildung 1.5 zeigt das Prinzip der MLE. Die Kurven in dem oberen Graphen demonstrieren das Verhältnis zwischen den Wahrscheinlichkeitsverteilungen der einzelnen (rot und blau) und kombinierten Reize (grün). In dem Beispiel besitzt Reiz 2 eine größere Varianz (geringere Reliabilität) als Reiz 1. Nach dem MLE-Modell besitzt die Verteilung der kombinierten Reize eine noch geringere Varianz als Reiz 1, und der Mittelwert liegt näher an dem Signal mit der höheren Reliabilität (Reiz 1). Im Verhalten von Probanden spiegelt sich dieser Zusammenhang so wider, dass die psychometrische Funktion (Abbildung 1.5 unten) in der kombinierten Bedingung (grün) am steilsten verläuft, das Verhalten also am präzisesten ist.

2 Zielsetzung

Studie 1: Einfluss auditiver Signale auf die Wahrnehmung von Eigenbewegung

In früheren Studien wurde gezeigt, dass Menschen die Distanzen von passiven Eigenbewegungen sehr exakt reproduzieren können, wenn ihnen visuelle, vestibuläre oder propriozeptive Signale zur Verfügung stehen. Das Ziel meiner Untersuchung war es, herauszufinden, ob auch auditive Geschwindigkeitshinweise dazu genutzt werden können, die Distanzen von Bewegungen einzuschätzen und zu reproduzieren. Zudem untersuchte ich, in welchem Maße visuelle und auditive Signale genutzt werden, wenn Informationen beider Modalitäten zur Verfügung stehen. Schließlich prüfte ich, welche Rolle unterschiedliche Geschwindigkeitsprofile bei der Reproduktion von Eigenbewegungen spielen.

Studie 2: Augenbewegungen während audio-visuell simulierter Eigenbewegung

Es ist bekannt, dass visuelle und vestibuläre Eigenbewegungsreize reflexive, kompensatorische Augenbewegungen auslösen. Da wir während Eigenbewegungen jedoch nicht nur vestibuläre und visuelle, sondern oft auch auditive Informationen über die Eigenschaften der Bewegung erhalten (s.o.), untersuchte ich in dieser Studie, ob auditive Geschwindigkeitshinweise die Augenbewegungen während visuell simulierter Vorwärtsbewegungen beeinflussen und ob und ggf. wie die Augen bewegt werden, wenn ausschließlich auditive Signale zur Verfügung stehen. Außerdem interessierte mich, ob sich die Blickbewegungsmuster während passiver Fahrten von denen während aktiv gesteuerter Bewegungen unterscheiden.

Studie 3: Multisensorische Eigenbewegungskodierung im menschlichen Gehirn

Das Ventrale Intraparietale Areal im Makakengehirn ist dafür bekannt, sowohl visuelle als auch vestibuläre, taktile und auditive Bewegungsinformationen zu verarbeiten. Menschen besitzen in der Tiefe des Intraparietalen Sulcus ein funktionales Äquivalent dieser Hirnregion, von dem man weiß, dass es auf visuelle, taktile und auditive frontoparallele Bewegungsreize antwortet. Das Ziel meiner Studie war es, mittels funktioneller Magnetresonanztomographie herauszufinden, welche Areale des menschlichen Gehirns durch die Präsentation audio-visuell simulierter Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen aktiviert werden, und ob der Intraparietale Sulcus hierbei eine besondere Rolle spielt. Zudem interessierte ich mich für die Frage, ob und ggf. wie die Kongruenz der Reize die Hirnaktivität beeinflusst.

3 Einfluss auditiver Signale auf die Wahrnehmung von Eigenbewegung

3.1 Einleitung

Eine erfolgreiche Orientierung im Raum erfordert das Zusammenspiel verschiedener Sinnesmodalitäten. In zahlreichen Studien wurde untersucht, wie unterschiedliche Komponenten des optischen Flusses die Wahrnehmung von Geschwindigkeiten (Larish und Flach, 1990; Monen und Brenner, 1994) und Distanzen beeinflussen (Frenz et al., 2003; Frenz und Lappe, 2005; Frenz et al., 2007; Lappe et al., 2007; Lappe und Frenz, 2009; Mossio et al., 2008; Redlick et al., 2001; Sun et al., 2004a). Bremmer und Lappe (1999) konnten zudem zeigen, dass menschliche Probanden die Distanzen visuell simulierter Eigenbewegungen reproduzieren können.

Andere Studien untersuchten, wie nicht visuelle Sinnesinformationen die Einschätzung von Distanzen beeinflussen. So wurde etwa getestet, wie Probanden propriozeptive und vestibuläre Signale nutzen, um die Distanzen linearer Eigenbewegungen (Berthoz et al., 1995; Israel et al., 1997; Philbeck und Loomis, 1997; Prokop et al., 1997; Sun et al., 2003, 2004b) sowie Eigenrotationen (Glasauer et al., 2007; Juergens und Becker, 2006; Vidal und Buelthoff, 2010) abzuschätzen. Mittelstaedt und Mittelstaedt (1980) konnten zeigen, dass die vom vestibulären und propriozeptiven System zur Verfügung gestellten Beschleunigungssignale dazu verwendet werden, Eigenbewegungsinformationen zu integrieren. Sie können auch dazu genutzt werden, die Distanzen passiver linearer Bewegungen zu reproduzieren, selbst dann, wenn keine visuellen Informationen zur Verfügung stehen (Berthoz et al., 1995; Grasso et al., 1999; Harris et al., 2000; Israel et al., 1997).

Nur wenige Studien beschäftigten sich mit dem Einfluss von auditiven Signalen auf die Einschätzung von Distanzen. Ashmead et al. (1995) and Loomis et al. (1998) baten Versuchspersonen, zu der Stelle zu gehen, wo zuvor ein kurzer Ton aus verdeck-

ten Lautsprechern präsentiert worden war. Weil die Probanden keine simultanen auditiven und visuellen Informationen erhielten, konnten die Autoren keine Aussage darüber machen, in wie weit die Modalitäten interagierten. Kapralos et al. (2004) untersuchten dagegen den relativen Einfluss verschiedener Kombinationen von vestibulären und auditiven Reizen auf die Wahrnehmung von Eigenbewegung. Sie kamen zu dem Schluss, dass die Kombination beider Signale zu der genauesten Einschätzung führt. Die Autoren konzentrierten sich ausschließlich auf vestibuläre und auditive Reize. Welchen Einfluss visuelle Eigenbewegungsinformationen haben, wurde hier nicht geprüft.

Deshalb untersuchte ich in der folgenden Studie, wie auditive Geschwindigkeitshinweise die Einschätzung und Reproduktion von simulierten Eigenbewegungen beeinflussen. In meinen Experimenten wurde die Tonfrequenz als Geschwindigkeitshinweis genutzt. Sie stand in einem linearen Zusammenhang mit der Geschwindigkeit einer visuell simulierten Bewegung. Hohe Töne wurden mit hohen Geschwindigkeiten assoziiert und tiefe Töne mit geringen Geschwindigkeiten. Die Änderung der Tonlautstärke über die Zeit ist der deutlichste Geschwindigkeitshinweis bei der Bewegung relativ zu einer externen Schallquelle. Doch auch die Tonfrequenz steht in einem natürlichen Bezug zur Geschwindigkeit: So erleben wir beispielsweise beim Autofahren eine geschwindigkeitsabhängige Frequenzänderung. Zum Beispiel erhöhen sich die Frequenzen des Motorengeräuschs und Reibungsgeräuschs der Autoreifen mit zunehmender Geschwindigkeit. Auch das Geräusch des Luftstroms, etwa beim Fahrradfahren, ist geschwindigkeitsabhängig.

In meinen Experimenten wurde den Probanden eine visuell simulierte lineare Vorwärtsbewegung über eine Ebene vorgespielt. Dazu hörten sie einen Ton, dessen Frequenz linear mit der Fahrtgeschwindigkeit zunahm. Anschließend sollten die Teilnehmer die wahrgenommene Distanz der simulierten Bewegung mit Hilfe eines Joysticks reproduzieren. Um zu testen, zu welchem Anteil die auditiven Signale für die Distanzreproduktion genutzt werden, dissoziierte ich in 20% der Durchgänge die auditiven von den visuellen Eigenbewegungssignalen durch die folgende Strategie: Während der Reproduktionsphase wurde das Verhältnis zwischen optischer Geschwindigkeit und Tonfrequenz reskaliert. Tatsächlich wurde in

diesen so genannten „Catch Trials“ die Leistung der Probanden systematisch gestört.

3.2 Methoden

3.2.1 Probanden

Sechs menschliche Probanden (2 männlich, 4 weiblich, 22-30 Jahre alt, mittleres Alter 24,5 Jahre) nahmen an der Studie teil. Alle hatten ein (z.T. durch Sehhilfen korrigiertes) normales Sehvermögen, ein normales Hörvermögen und erklärten sich schriftlich mit den Versuchsbedingungen einverstanden. Alle Versuche erfüllten die Prinzipien der Deklaration von Helsinki.

3.2.2 Experimenteller Aufbau

Alle Experimente fanden in einer dunklen, schallisolierten Kammer statt. Visuelle Stimuli wurden mit Hilfe eines CRT-Projektors (Marquee 8000, Electrohome) mit einer Bildwiederholungsrate von 100 Hz und einer Auflösung von 1.152×864 Pixeln auf eine Leinwand projiziert (Abmessung: $70^\circ \times 55^\circ$). Die Probanden saßen in einem Abstand von 114 cm vor der Leinwand, ihr Kopf wurde jeweils durch eine Kinnstütze fixiert. Auditorische Stimuli wurden über Kopfhörer präsentiert (SHS390, Philips). Die Probanden steuerten die simulierte Eigenbewegung mit einem Joystick (ATK3, Logitech). Die Distanz wurde in relativen Einheiten skaliert, die im Folgenden als „Augenhöhen“ (AH) bezeichnet werden. Eine Augenhöhe (1 AH) entspricht der Augenhöhe des Betrachters über der simulierten Ebene (s.u.). Ich nutzte diese Skalierung, da der Stimulus keine Rückschlüsse auf absolute Distanzen (z.B. in Metern) zulässt.

3.2.3 Experiment I

In einem ersten Experiment sahen die Probanden eine simulierte lineare Eigenbewegung über eine Fläche aus randomisiert angeordneten Punkten (Abbildung 3.1, passive Fahrt). Ihre Aufgabe war es, die Distanz der gesehenen Fahrt mit einem Joystick zu reproduzieren (aktive Fahrt). Nach dem Ende der passiven Fahrt wurde

die Ebene für 500 ms durch einen schwarzen Bildschirm ersetzt. Anschließend erschien eine neue Ebene mit anders angeordneten Punkten, was den Beginn der aktiven Fahrt signalisierte. Während der aktiven Bewegung steuerten die Probanden ihre Geschwindigkeit durch die Auslenkung des Joysticks. Die Geschwindigkeit verhielt sich dabei proportional zum Inklinationswinkel des Joysticks. Waren die Versuchspersonen an ihrem vermuteten Ziel, drückten sie einen Knopf am Joystick. Schließlich wurde die Ebene erneut durch einen schwarzen Bildschirm ersetzt, diesmal für 1000 ms. Mit Einblenden einer neuen Ebene startete ein neuer Versuchsdurchgang (Trial).

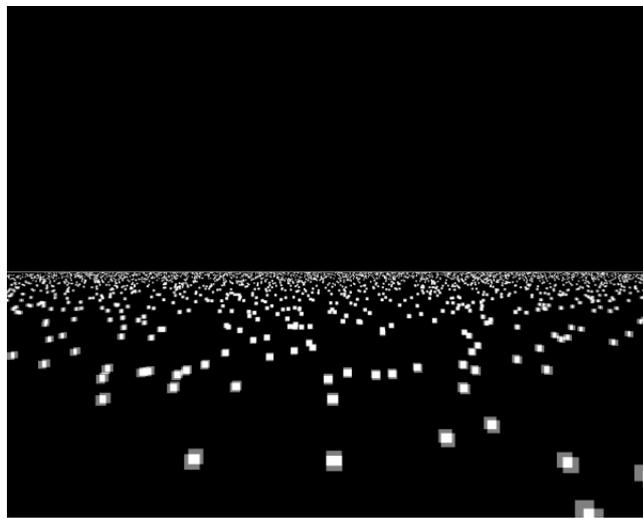


Abbildung 3.1: Visueller Stimulus. Die Dichte der Punkte nahm in Richtung des Horizonts zu, während deren Größe abnahm.

Während der passiven Fahrten hörten die Probanden einen Sinuston mit einer Frequenz, die sich proportional zur visuell simulierten Geschwindigkeit verhielt. Dieser Ton wird im Folgenden als „auditiver Geschwindigkeitshinweis“ bezeichnet. Während der aktiven Fahrten wurde entweder wie bei der passiven Fahrt ein geschwindigkeitsmodulierter Ton präsentiert (bimodale Bedingung), oder die Versuchspersonen sahen ausschließlich den visuellen Stimulus (visuelle Bedingung), oder aber sie hörten nur den Ton, während sie einen schwarzen Bildschirm sahen (auditive Bedingung). Die drei Modalitäten wechselten sich in einer pseudorandomisierten

Reihenfolge ab. Die passive Fahrt hatte zwei unterschiedliche konstante Geschwindigkeiten (5 und 8 Augenhöhen (AH) pro Sekunde) und drei unterschiedliche Distanzen (6, 12 und 18 AH). Die Geschwindigkeiten und Distanzen variierten pseudorandomisiert zwischen den Trials. Jeder Teilnehmer absolvierte 80 Trials pro Bedingung, d.h. insgesamt $n = 3$ (Modalitäten) \times 2 (Geschwindigkeiten) \times 3 (Distanzen) \times 80 = 1440 Trials.

Das Verhältnis von Joystickausrückung, Tonfrequenz und visueller Geschwindigkeit war vor dem Experiment individuell für jeden Probanden in Abhängigkeit von seiner Frequenzdiskriminierungsschwelle angepasst worden. Eine minimale Joystickausrückung resultierte in einer Frequenzänderung, die größer war als 20% der individuellen Frequenzdiskriminierungsschwelle. Die durch minimale Joystickausrückung ausgelöste Frequenzänderung wurde nicht mit der absoluten Schwelle gleichgesetzt, da sonst bei Probanden mit besonders hoher Schwelle die Frequenz bei hohen Geschwindigkeiten zu hoch geworden wäre.

3.2.4 Experiment II

In einem zweiten Experiment variierte das Geschwindigkeitsprofil der passiven Fahrt; es war entweder konstant, sinusförmig oder komplex (Abbildung 3.2). Die Distanzen waren identisch mit denen in Experiment I. Die Geschwindigkeit der konstanten Fahrten betrug 5 AH/s. Das sinusförmige Geschwindigkeitsprofil hatte die Form eines quadratischen Sinus mit einer Spitzengeschwindigkeit von 8 AH/s. Die komplexen Profile bestanden aus drei kurzen Sequenzen unterschiedlicher Länge und mit verschiedenen konstanten Geschwindigkeiten von maximal 8 AH/s. In einem Fünftel der Trials wurde während der aktiven Fahrt das Verhältnis zwischen optischer Geschwindigkeit und Tonfrequenz reskaliert, d.h. die Frequenz war entweder 30% höher oder 30% tiefer als während der passiven Fahrt (Catch Trials, Reskalierung). Alle übrigen Trials, d.h. diejenigen ohne Reskalierung, werden im Folgenden als Test Trials bezeichnet. Der optimale Faktor der Reskalierung war zuvor empirisch ermittelt worden, um sicher zu stellen, dass die durch die Reskalierung verursachte Änderung der aktiven Fahrtlänge größer war als die natürliche Variabilität der aktiv gefahrenen Distanzen. Jeder Proband

absolvierte 160 Trials von jeder Test Trial Bedingung, 20 Trials von jeder -30% -Reskalierungsbedingung und 20 Trials von jeder $+30\%$ -Reskalierungsbedingung, d.h. insgesamt $n = 3$ (Geschwindigkeitsprofile) \times 3 (Distanzen) \times 200 = 1800 Trials.

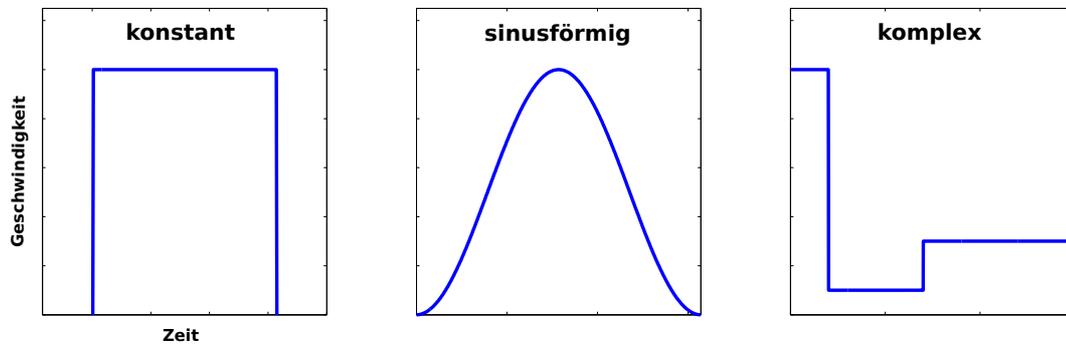


Abbildung 3.2: Geschwindigkeitsprofile der passiven Fahrten in Experiment II. Die Geschwindigkeit der simulierten Fahrten als Funktion der Zeit war entweder konstant (links), sinusförmig (Mitte) oder komplex (rechts). Die Dauer und Geschwindigkeit der Teilabschnitte des komplexen Profils variierten pseudorandomisiert zwischen den Trials.

3.2.5 Experiment III

Wie schon in der Studie von Bremmer und Lappe (1999), versuchten die Probanden, die Distanzen der passiven Strecken zu reproduzieren, indem sie deren Geschwindigkeitsprofil imitierten. In einem weiteren Experiment sollten die Teilnehmer genau daran gehindert werden. Sie sahen eine Eigenbewegung mit einem sinusförmigen Geschwindigkeitsprofil (Spitzengeschwindigkeit: 18 AH/s) und einer Länge von 48, 60 oder 72 AH. Wieder galt es, die Distanzen zu reproduzieren. Doch anders als in den aktiven Bedingungen von Experiment I und II wurde ein Drittel der zu reproduzierenden Distanz passiv in einem komplexen Geschwindigkeitsprofil präsentiert (passiver Abschnitt), und die Versuchspersonen sollten die Fahrt vervollständigen (aktiver Abschnitt). Nach dem passiven Abschnitt stoppte die Bewegung, was den Beginn des aktiven Abschnitts signalisierte. In 10% der Trials wurde die Tonfrequenz während der aktiven Fahrt um -50% reskaliert und in 10% der Trials um $+50\%$ (Catch Trials, Reskalierung). Die Reskalierung war in diesem Experiment höher als in Experiment II, da auch die natürliche Variabilität der aktiv gefahrenen

Distanzen größer war. Jeder Proband absolvierte 160 Trials von jeder Test Trial Bedingung, 20 Trials von jeder -50% -Reskalierungsbedingung und 20 Trials von jeder $+50\%$ -Reskalierungsbedingung, d.h. insgesamt $n = 3$ (Distanzen) \times 200 = 600 Trials.

3.2.6 Frequenzdiskriminierungsschwelle

Die Frequenzdiskriminierungsschwellen der Probanden wurden mit Hilfe der „Method of Constant Stimuli“ (Gescheider, 1997) getestet: Den Teilnehmern wurden zwei Sinustöne für je 800 ms präsentiert. Die Dauer des Inter-Stimulus-Intervalls betrug 400 ms. Der erste Ton hatte immer eine Frequenz von 250 Hz, während die Frequenz des zweiten Tons zwischen 244 und 256 Hz in 1 Hz-Schritten pseudorandomisiert variiert wurde. Die Probanden wurden in einer „2-Alternative-Forced-Choice“ (2AFC) Aufgabe gefragt, ob der zweite Ton eine höhere oder tiefere Frequenz als der erste Ton habe. Jeder Ton wurde 30 Mal präsentiert. Anschließend wurde eine Psychometrische Funktion an die Daten angepasst (Psignifit Toolbox Version 2.5.6 für MATLAB, Wichmann und Hill (2001)). Die differentielle Wahrnehmbarkeitsschwelle (kurz: JND für englisch: *Just Noticeable Difference*) wurde wie folgt berechnet:

$$JND = \frac{F_{25} - F_{75}}{2} \quad (3.1)$$

wobei F_{75} die 75%-Schwelle darstellt und F_{25} die 25%-Schwelle.

3.2.7 Datenanalyse

Alle Daten wurden mit MATLAB R2007b (The MathWorks) analysiert. Die Joystickposition wurde digital mit einer Abtastrate von 100 Hz aufgezeichnet. Das als „Distanzgain“ bezeichnete Verhältnis zwischen aktiv und passiv gefahrener Strecke wurde berechnet, indem die aktiv gefahrene Strecke durch die entsprechende passive Strecke dividiert wurde. Der relative Fehler e_D der reproduzierten Distanz, im Folgenden als „Distanzfehler“ bezeichnet, wurde wie folgt ermittelt:

$$e_D = \frac{D_C \cdot 100\%}{D_T} - 100\% \quad (3.2)$$

wobei D_C die mittlere gefahrene Strecke in den Catch Trials ist und D_T die mittlere gefahrene Strecke in den Test Trials. Das als „Geschwindigkeitsgain“ bezeichnete Verhältnis zwischen aktiver und passiver Geschwindigkeit wurde analog zum Distanzgain berechnet. Der relative Fehler e_V der Geschwindigkeit, im Folgenden als „Geschwindigkeitsfehler“ bezeichnet, wurde mit

$$e_V = \frac{V_C \cdot 100\%}{V_T} - 100\% \quad (3.3)$$

berechnet, wobei V_C die mittlere Geschwindigkeit in den Catch Trials und V_T die in den Test Trials ist. Das als „Dauergain“ bezeichnete Verhältnis zwischen aktiver und passiver Dauer wurde analog zum Distanz- und Geschwindigkeitsgain berechnet.

Um zu ermitteln, ob die aktiv zurückgelegte Distanz in den Catch Trials signifikant von der aktiv gefahrenen Strecke der Test Trials abwich, wurden Wilcoxon Rank Sum Tests durchgeführt. Die Unterschiede der mittleren Geschwindigkeiten in Catch und Test Trials wurde auf die gleiche Art berechnet.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Experiment I

In dem ersten Experiment wurde untersucht, wie Probanden eine simulierte passive Eigenbewegung reproduzieren, wenn entweder visuelle oder auditive oder audiovisuelle Geschwindigkeitshinweise während der Reproduktionsphase zur Verfügung stehen. Die Graphen in Abbildung 3.3 A stellen die über alle Versuchspersonen und Trials gemittelten Distanzains dar. Die gestrichelten Linien geben die Gains an, die bei einer fehlerfreien Reproduktion erzielt worden wären. In allen Bedingungen, außer in der auditiven Bedingung mit einer passiven Distanz von 18 AH, überschritten die Probanden die Distanzen der passiven Fahrten, und zwar besonders stark die kurzen Distanzen. Die Distanzains betragen in der auditorischen Bedingung mit passiven Distanzen von 6, 12 und 18 AH im Mittel 1,44, 1,10 und 0,93, in der visuellen Bedingung 1,98, 1,42 und 1,13 sowie in der bimodalen Bedingung 1,75, 1,32 und 1,08. Wie eine Extrapolation der Daten andeutet, hätten die

Versuchspersonen größere Distanzen unterschritten. Die Distanzgains unterschieden sich signifikant zwischen den verschiedenen passiven Distanzen (T-Test: $p < 0,01$). Signifikante Unterschiede ergaben sich auch zwischen den verschiedenen Modalitäten (T-Test: $p < 0,01$): Die Gains der bimodalen Trials lagen zwischen denjenigen der rein auditiven und rein visuellen Trials, wobei die auditiven Trials den kleinsten Gain aufwiesen. Damit stimmten die aktiv gefahrenen Distanzen in den auditiven Trials am besten mit den Distanzen der entsprechenden passiven Fahrten überein.

Die Graphen in Abbildung 3.3 B zeigen die mittleren Geschwindigkeitsgains. In den auditiven Trials lagen sie für alle drei vorgegebenen Distanzen knapp unter 1 und unterschieden sich nicht signifikant voneinander (T-Test: $p > 0,05$). In visuellen und bimodalen Trials unterschieden sich die Geschwindigkeitsgains zwar nur leicht, aber signifikant zwischen unterschiedlichen Distanzen (T-Test: $p < 0,01$), wobei die Gains bei längeren Strecken größer waren. Sie betragen in der visuellen Bedingung mit passiven Distanzen von 6, 12 und 18 AH im Mittel 1,18, 1,26 und 1,35 sowie in der bimodalen Bedingung 0,99, 1,06 und 1,14. Die mittleren Geschwindigkeitsgains unterschieden sich auch signifikant zwischen den verschiedenen Modalitäten (T-Test: $p < 0,01$). Sie waren am größten in den visuellen und am kleinsten in den auditiven Trials. In letzteren fuhren die Probanden aktiv etwas langsamer als in der passiven Fahrt (Gain-Werte kleiner als 1), während sie in den visuellen und bimodalen Trials aktiv etwas schneller fuhren (Gain-Werte größer als 1).

Abbildung 3.3 C stellt die mittleren Dauergains dar. Diese unterschieden sich signifikant zwischen den verschiedenen Distanzen (T-Test: $p < 0,01$), mit größeren Gains bei kürzeren Distanzen. Sie betragen in der auditiven Bedingung 1,60, 1,21 und 1,02, in der visuellen Bedingung 1,72, 1,17 und 0,91 sowie in der bimodalen Bedingung 1,78, 1,29 und 1,02. Die mittleren Dauergains unterschieden sich leicht, aber signifikant, zwischen der auditiven und visuellen Bedingung in Trials mit passiven Distanzen von 6 AH (T-Test: $p < 0,05$) und 18 AH (T-Test: $p < 0,01$). Außerdem unterschieden sie sich zwischen der auditiven und bimodalen Bedingung in Trials mit passiven Distanzen von 6 und 18 AH sowie zwischen der visuellen und bimodalen Bedingung in Trials mit passiven Distanzen von 12 und 18 AH (T-Test: $p < 0,01$).

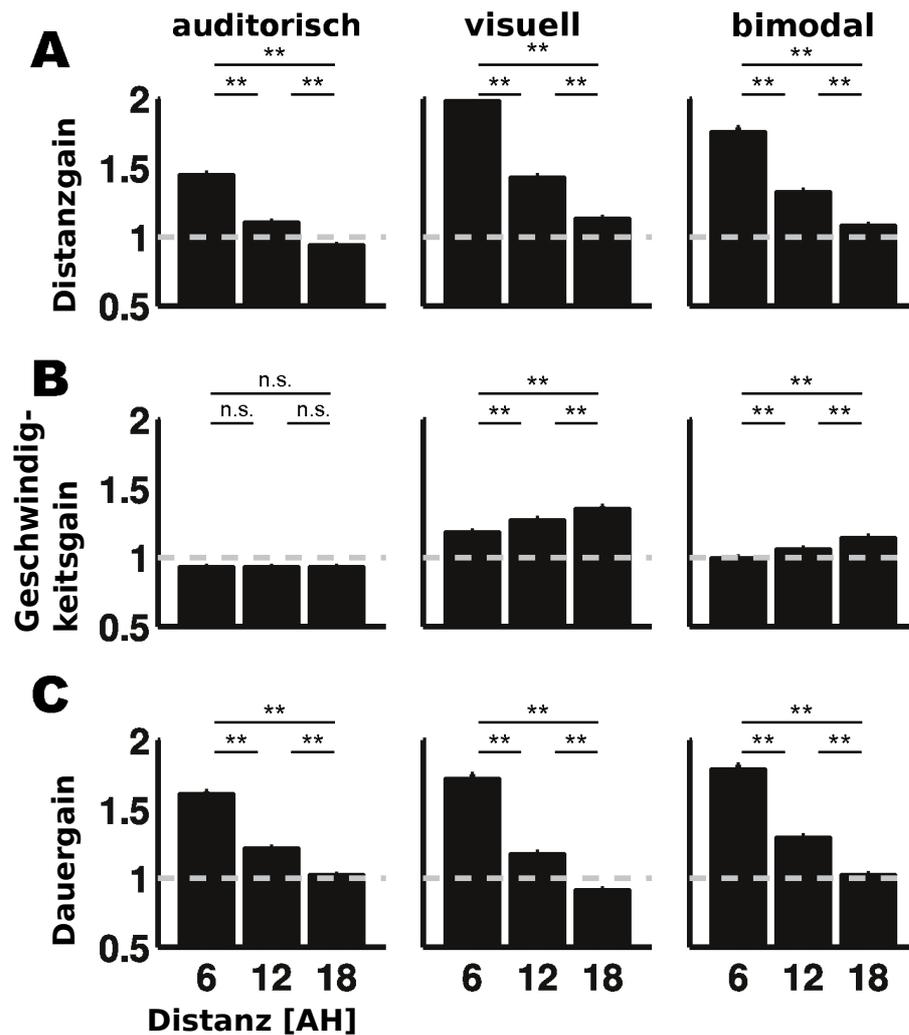


Abbildung 3.3: Das Fahrverhalten der Probanden in Experiment I, nachdem sie eine passive Fahrt mit einer Geschwindigkeit von 5 AH/s und einer Distanz von 6, 12 und 18 AH gesehen hatten: (A) Mittlere Distanz gains (aktive Distanz geteilt durch passive Distanz), (B) mittlere Geschwindigkeit gains (Geschwindigkeit der aktiven Fahrt geteilt durch Geschwindigkeit der passiven Fahrt) und (C) mittlere Dauergains (Dauer der aktiven Fahrt geteilt durch Dauer der passiven Fahrt). Die Fehlerbalken zeigen die entsprechenden Standardfehler an. Die gestrichelten Linien deuten die Gains an, die bei einer fehlerfreien Reproduktion erzielt worden wären (T-Test: n.s. nicht signifikant, ** $p < 0,01$).

3.3.2 Experiment II

In einem zweiten Experiment wurde die Tonfrequenz in 20% der Trials („Catch Trials“) reskaliert. In den Durchgängen ohne Reskalierung („Test Trials“) reproduzierten die Probanden die Strecken recht genau. Sie überschritten die Distanzen der passiven Fahrten etwas, und zwar die kurzen Fahrten mehr als die langen (Abbildung 3.4, durchgezogene Linie). Fünf der sechs Versuchspersonen versuchten, das Geschwindigkeitsprofil der passiven Fahrten zu replizieren, wie für acht Test Trials eines Teilnehmers (MH) in Abbildung 3.5 A gezeigt ist. Ein Proband (PH) versuchte hingegen, die Distanzen so schnell wie möglich zu reproduzieren. Abbildung 3.5 B zeigt die gemittelten Geschwindigkeitsprofile aller Versuchspersonen.

In Trials, bei denen die Tonfrequenz während der aktiven Fahrt reskaliert wurde (Catch Trials), war das Fahrverhalten der Probanden verändert. Die oberen Graphen in Abbildung 3.4 zeigen die absoluten Distanzen der aktiven Fahrten während Test und Catch Trials. Die unteren Graphen stellen die gegen die Distanzen der Test Trials normalisierten Distanzfehler der Catch Trials dar. Eine Reskalierung der Tonfrequenz um -30% bewirkte in allen Bedingungen ein signifikantes Überschreiten der aktiven Fahrtlängen der Test Trials (Wilcoxon Rank Sum Test: $p < 0,01$, schwarze Balken) um insgesamt $13,8\%$. Eine Reskalierung um $+30\%$ verursachte dagegen ein signifikantes Unterschreiten der Test Trial-Distanzen um durchschnittlich $-8,5\%$ (weiße Balken).

Die Geschwindigkeit der aktiven Fahrt war ebenfalls durch die Reskalierung beeinflusst (Abbildung 3.6). War die Tonfrequenz um -30% reskaliert, fuhren die Probanden in einer durchschnittlich um $7,9\%$ höheren Geschwindigkeit als in dem entsprechenden Test Trial (Wilcoxon Rank Sum Test: $p < 0,01$; schwarze Balken). Eine Reskalierung um $+30\%$ bewirkte dagegen eine signifikante Verlangsamung um durchschnittlich $6,5\%$ (weiße Balken). Zudem nahm die aktive Geschwindigkeit mit der Distanz der passiven Fahrt zu. In Trials mit einem sinusförmigen Geschwindigkeitsprofil war die mittlere aktive Geschwindigkeit deutlich höher als die entsprechende mittlere passive Geschwindigkeit (oberer Graph in Abbildung 3.6 B, gepunktete Linie). Vermutlich ist dieses Ergebnis auf eine einzelne Versuchsperson (PH) zurückzuführen, die nicht versuchte, die Geschwindigkeitsprofile zu replizieren.

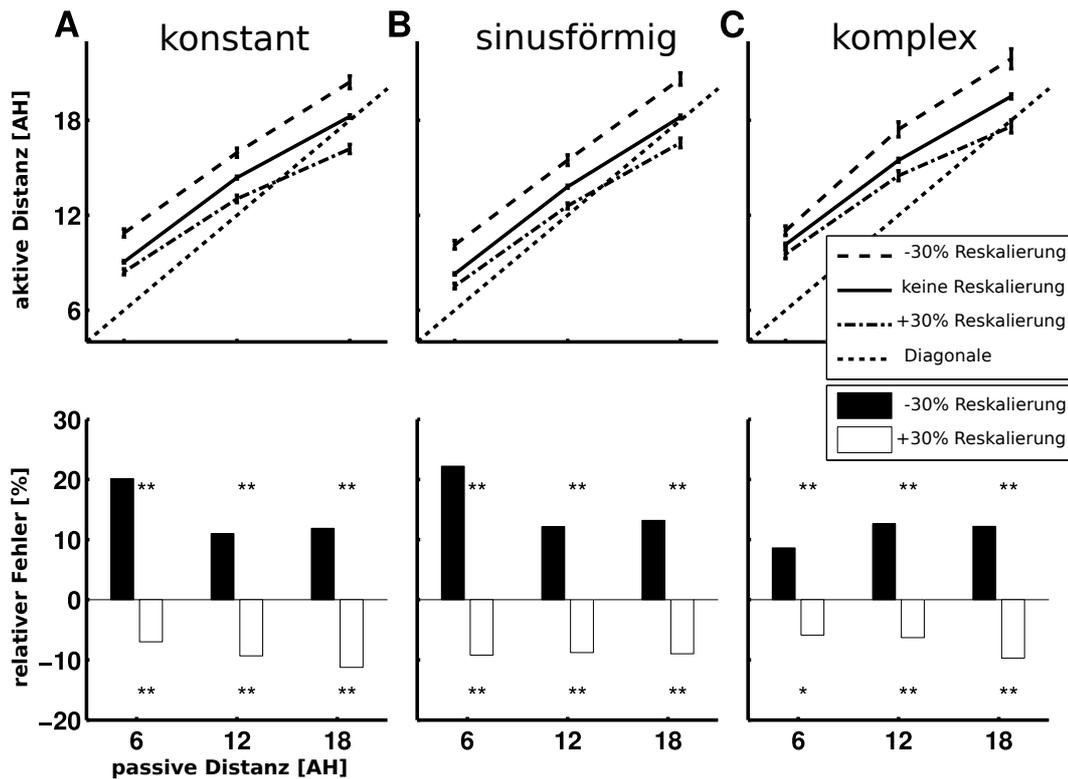


Abbildung 3.4: Mittlere Distanzen während der aktiven Reproduktion einer zuvor gesehenen passiven Fahrt mit (A) konstantem, (B) sinusförmigem und (C) komplexem Geschwindigkeitsprofil in Experiment II. Die oberen Graphen zeigen die absoluten aktiv zurückgelegten Distanzen in Test Trials (durchgezogene Linie) und in Catch Trials mit -30% Reskalierung (gestrichelte Linie) sowie $+30\%$ Reskalierung (gestrichelt-gepunktete Linie). Jeder Datenpunkt stellt den durchschnittlichen Wert der Daten von 6 Probanden dar, die jeweils 160 Durchgänge von jeder Test Trial Bedingung absolvierten und 20 Durchgänge von jeder Catch Trial Bedingung. Die Fehlerbalken zeigen die entsprechenden Standardfehler. Die gepunkteten Linien deuten die Distanzen an, die bei einer fehlerfreien Reproduktion zurückgelegt worden wären. Die unteren Graphen zeigen die gegen die Distanzen der Test Trials normalisierten Distanzfehler der Catch Trials (Wilcoxon Rank Sum Test: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).

Die mittleren Geschwindigkeiten der passiven Fahrten mit komplexem Profil variierten von Trial zu Trial. Deshalb werden sie im oberen Graphen von Abbildung 3.6 C nicht angezeigt.

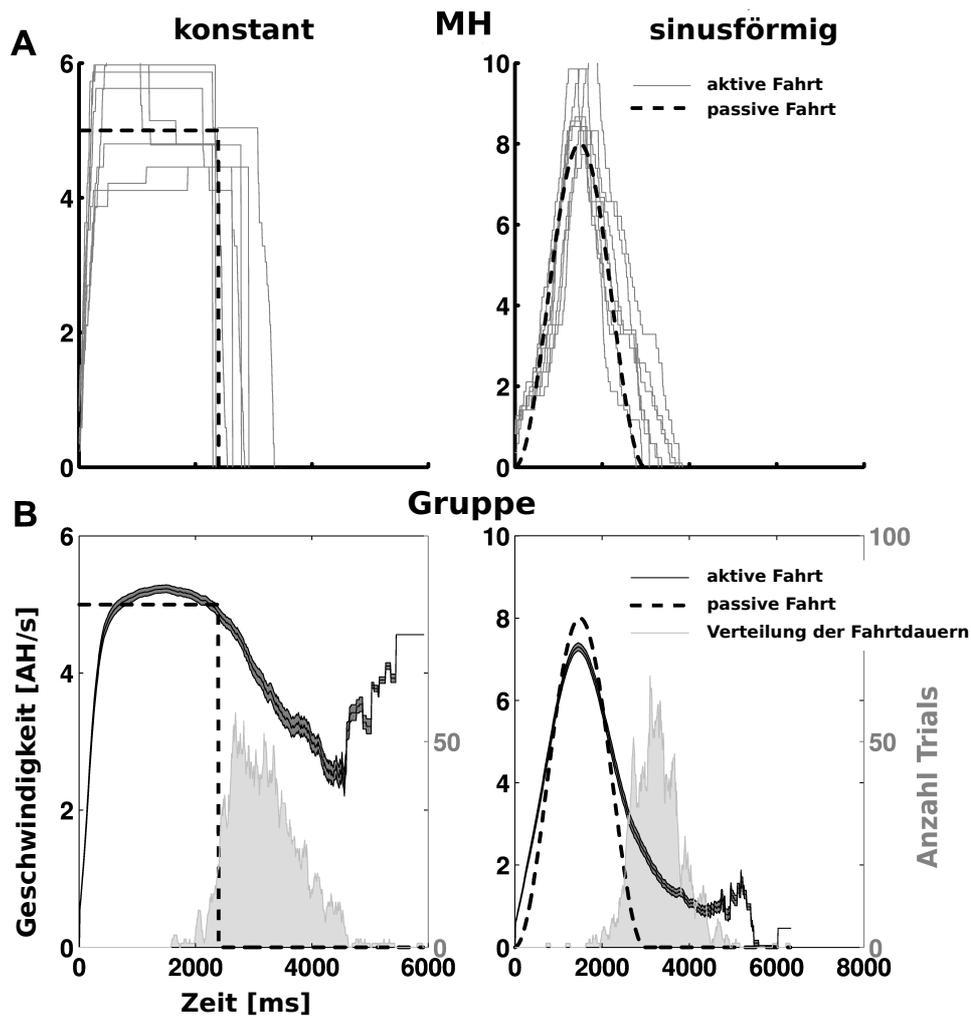


Abbildung 3.5: Die Geschwindigkeit als Funktion der Fahrtdauer in Test Trials von Experiment II (A) bei einem individuellen Probanden (MH) und (B) gemittelt über alle Versuchspersonen. Jede graue Linie in A repräsentiert die Geschwindigkeit einer aktiven Fahrt in einem Test Trial. Die gestrichelten Linien in A und B stellen die Geschwindigkeiten der passiven Fahrten dar. Die schwarze Linie in B entspricht den gemittelten Daten aller Probanden, während die dunkelgraue Region das 95% Konfidenzintervall darstellt. Die hellgraue Kurve repräsentiert die Verteilung der Fahrtauern. Der y-Wert gibt an, wie viele der Trials an entsprechenden Zeitpunkten (X-Achse) endeten. Wie man an den Maxima der Verteilungen erkennen kann, versuchten die Probanden die Dauern der passiven Fahrten zu reproduzieren.

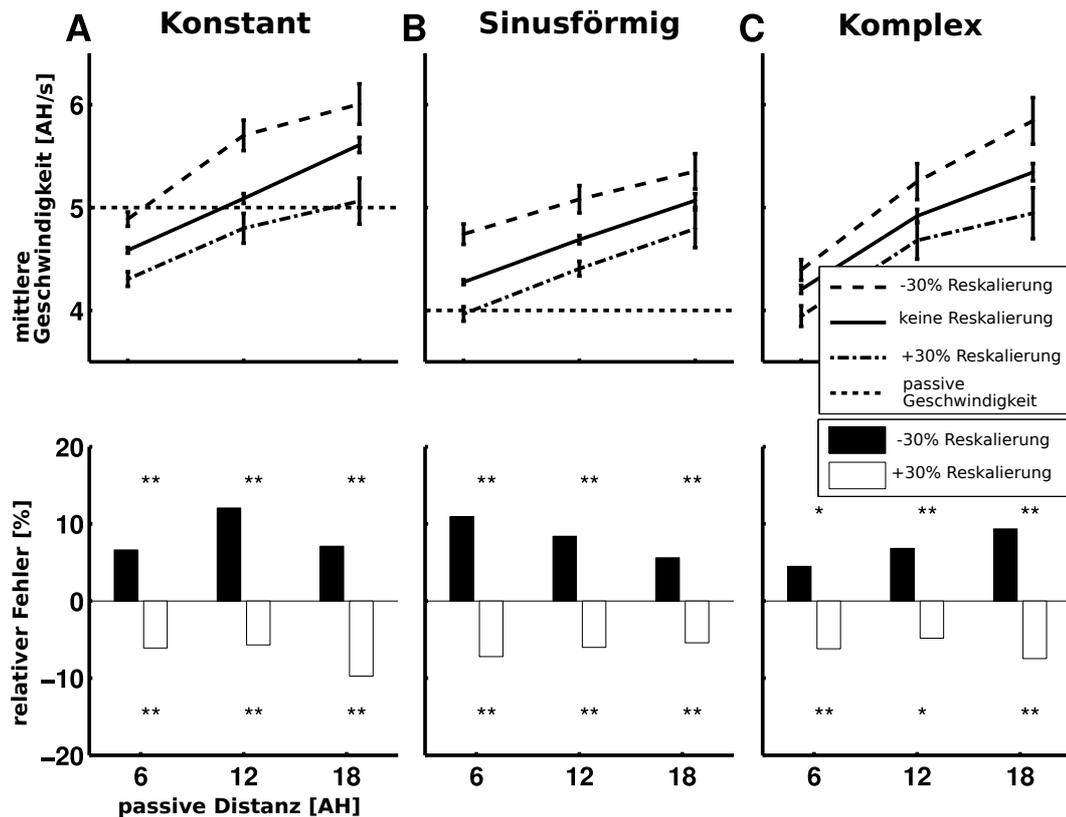


Abbildung 3.6: Mittlere Geschwindigkeiten während der aktiven Reproduktion einer zuvor gesehenen Eigenbewegung mit (A) konstantem, (B) sinusförmigem und (C) komplexem Geschwindigkeitsprofil in Experiment II. Die oberen Graphen zeigen die mittleren Geschwindigkeiten in Test Trials (durchgezogene Linie) sowie in Catch Trials mit -30% Reskalierung (gestrichelte Linie) und $+30\%$ Reskalierung (gestrichelt-gepunktete Linie). Jeder Datenpunkt repräsentiert die gemittelten Daten von 6 Probanden, die jeweils 160 Durchgänge von jeder Test Trial Bedingung und 20 Durchgänge von jeder Catch Trial Bedingung absolvierten. Die Fehlerbalken zeigen die Standardfehler. Die gepunkteten Linien stellen die mittleren Geschwindigkeiten der passiven Fahrten dar. Die unteren Graphen zeigen die gegen die mittleren Geschwindigkeiten der Test Trials normalisierten Geschwindigkeitsfehler der Catch Trials (Wilcoxon Rank Sum Test: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).

3.3.3 Experiment III

In dem dritten Experiment hatte die passive Fahrt immer ein sinusförmiges Geschwindigkeitsprofil. Ein Drittel der zu reproduzierenden Distanz wurde passiv in einem komplexen Profil vorgegeben (passiver Abschnitt) und es galt, die Fahrt zu vervollständigen (aktiver Abschnitt). Obwohl sich das Geschwindigkeitsprofil

des passiven Abschnitts von dem der passiven Fahrt unterschied, versuchten die Probanden, die Strecke in einem sinusförmigen Profil, also dem Profil der passiven Fahrt, zu vervollständigen. Abbildung 3.7 zeigt dieses Verhalten beispielhaft für einen repräsentativen Probanden (MH). Dennoch reproduzierten die Probanden nicht die komplette passive Fahrt - was zu einem Überschreiten der Distanz um 33,3% geführt hätte, also um die Länge des passiven Abschnitts. In den Test Trials überschritten die Versuchspersonen die Distanzen der passiven Fahrten leicht, und zwar besonders die kurzen Strecken (Abbildung 3.8 A, durchgezogene Linie).

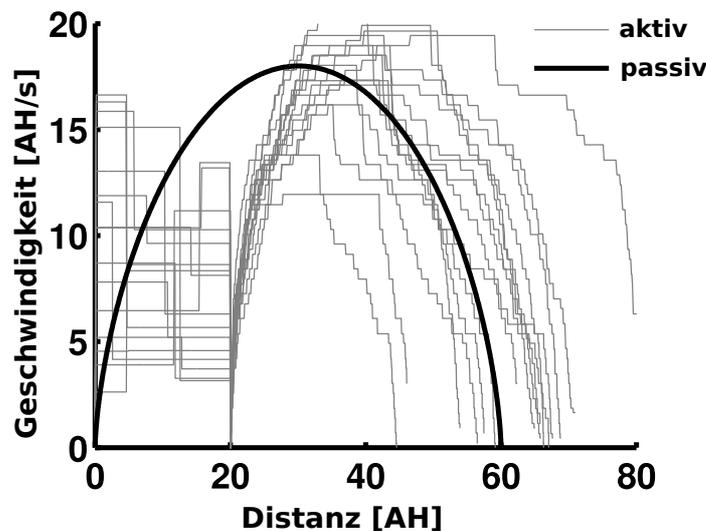


Abbildung 3.7: Die Geschwindigkeit als Funktion der zurückgelegten Distanz bei einem repräsentativen Probanden in Test Trials von Experiment III. Jede graue Kurve stellt die Geschwindigkeit einer aktiven Fahrt eines Test Trials dar. Der passive Abschnitt umfasste 30% der Distanz der passiven Fahrt, d.h., der Proband begann in dieser Bedingung mit der aktiven Fahrt, nachdem er passiv eine Distanz von 20 AH zurückgelegt hatte. Die schwarze Linie repräsentiert die Geschwindigkeit der passiven Fahrt.

Verglichen mit den aktiven Fahrten in den Test Trials überschritten die Probanden in den Catch Trials mit -50% Reskalierung die passiven Distanzen signifikant, und zwar um durchschnittlich $10,4\%$ (Wilcoxon Rank Sum Test: $p < 0,01$; Abbildung 3.8 B, schwarze Balken). Eine Reskalierung um $+50\%$ bewirkte dagegen ein signifikantes Unterschreiten der Strecke um durchschnittlich $8,2\%$ (weiße Balken).

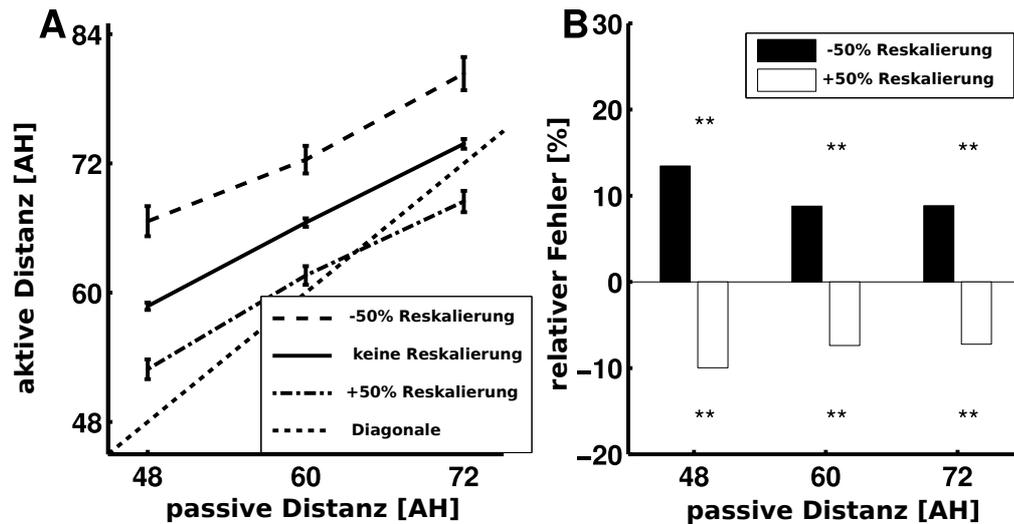


Abbildung 3.8: Mittlere Distanzen während der aktiven Reproduktion einer zuvor gesehenen passiven Fahrt in Experiment III. Konventionen wie in Abbildung 3.4.

Die mittleren Geschwindigkeiten der aktiven Fahrten sind in Abbildung 3.9 dargestellt. Die Probanden fuhren in den Catch Trials mit -50% Reskalierung signifikant schneller als in dem entsprechenden Test Trial, und zwar um durchschnittlich $10,4\%$ (Wilcoxon Rank Sum Test: $p < 0,01$; 3.9 B, schwarze Balken). Wurde die Tonfrequenz um -50% reskaliert, fuhren die Teilnehmer dagegen um durchschnittlich 7% langsamer (weiße Balken). In diesem Experiment konnte kein Zusammenhang zwischen aktiver Geschwindigkeit und Distanz der passiven Strecke festgestellt werden.

3.3.4 Frequenzdiskriminierungsschwellen

Um auszuschließen, dass Probanden mit einer niedrigen Frequenzdiskriminierungsschwelle die Distanzen besser reproduzieren können als Teilnehmer mit höheren Schwellen, wurde vor den Experimenten das Verhältnis zwischen Joystickauslenkung, Tonfrequenz und visueller Geschwindigkeit den individuellen Schwellen angepasst. Insgesamt hatten die Probanden eine normale Frequenzdiskriminierungsfähigkeit: Im Mittel lag der JND bei $0,87$ Hz (Standardabweichung [SA] $0,47$). Mit durch-

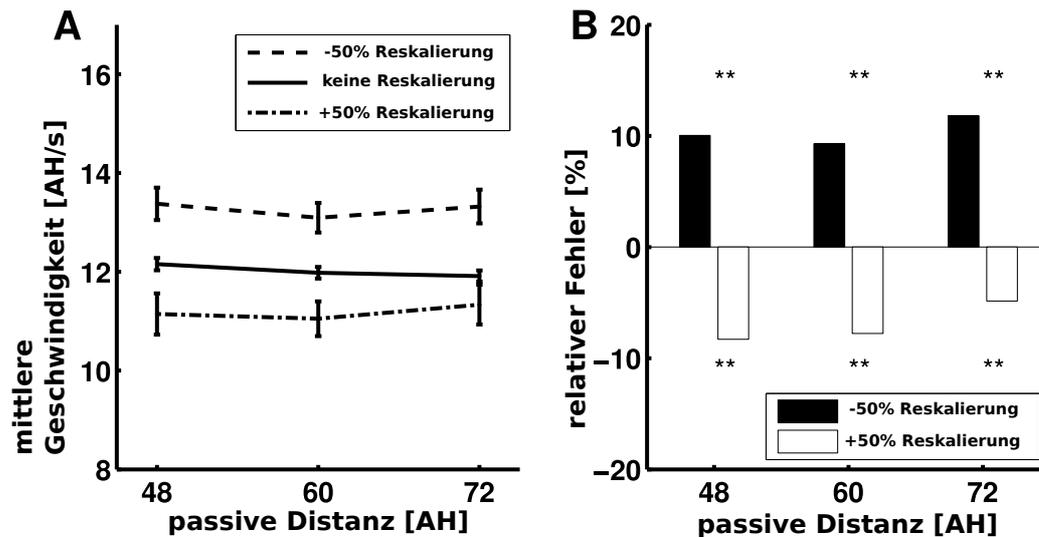


Abbildung 3.9: Mittlere Geschwindigkeiten während der aktiven Reproduktion einer zuvor gesehenen Eigenbewegung in Experiment III. Konventionen wie in Abbildung 3.6.

schnittlich 0,34% (SA 0,19) wichen die Weber Fractions nicht signifikant von dem erwarteten Wert für mittlere Frequenzen von 0,2% ab (Nagle, 2009).

3.4 Diskussion

In dieser Studie untersuchte ich die Interaktion visueller und auditiver Signale bei der Reproduktion simulierter Vorwärtsbewegungen. Die Ergebnisse zeigen deutlich, dass auditive Geschwindigkeitshinweise erstens dazu genutzt werden können, eine zuvor beobachtete Fahrt zu reproduzieren, und zweitens die Einschätzung der Geschwindigkeit und gefahrenen Distanz beeinflussen können. Einerseits basieren die Experimente auf Studien an Probanden mit verbundenen Augen, die passive Eigenbewegungen auf einem mobilen Roboter (Berthoz et al., 1995; Israel et al., 1997), einem Fahrrad (Sun et al., 2003, 2004b) oder einem Laufband (Glasauer et al., 2007) reproduzieren sollten. Andererseits wurden die Experimente in Anlehnung an eine Studie von Bremmer und Lappe (1999) entwickelt, bei der die Probanden die Aufgabe hatten, die Distanzen visuell simulierter Fahrten zu reproduzieren. Die meisten Experimente zur Distanzreproduktion beim Menschen konzentrieren sich auf die

Rolle von vestibulären, propriozeptiven und visuellen Informationen. In Abgrenzung hierzu untersuchte ich in meiner Studie den Einfluss von auditiven Signalen auf die Wahrnehmung und Reproduktion von Eigenbewegung.

3.4.1 Präzision der Distanzreproduktion

In allen Experimenten überschritten die Probanden die Distanzen der passiven Fahrten, und zwar kleine Distanzen stärker als große. Aus Regressionsdaten geht hervor, dass sie dazu tendierten, noch größere als die getesteten Distanzen sogar zu unterschreiten. Diese Beobachtung stimmt mit den Ergebnissen einer Studie von Bremmer und Lappe (1999) überein, bei der Probanden die Distanzen von visuell simulierten Eigenbewegungen über eine Ebene reproduzieren sollten. Hier überschritten die Probanden lange Distanzen, während sie kürzere Strecken unterschritten.

Glasauer et al. (2007) und Berthoz et al. (1995) machten ähnliche Beobachtungen. In ihren Studien sollten die Versuchspersonen die Distanzen von passiven Ganzkörperbewegungen auf einem Laufband und einem mobilen Roboter reproduzieren. Auch hier verursachten Bewegungen mit kürzeren Distanzen größere Distanzgains und umgekehrt.

Meine Beobachtungen könnten daraus resultieren, dass die Probanden während der aktiven Fahrten erst mit der mentalen Zeit- und Geschwindigkeits- bzw. Distanzmessung begannen, nachdem sie die Geschwindigkeit und Tonfrequenz der passiven Fahrt erreicht hatten. Folglich überschritten sie die Distanz der passiven Fahrt. War die Zeit, die benötigt wurde, um die korrekte Geschwindigkeit bzw. Tonfrequenz zu treffen, in allen Trials gleich, müsste der relative Fehler bei kurzen Distanzen größer gewesen sein – was mit den Ergebnissen meiner Studie überein stimmt.

In Experiment I war das Überschreiten der Distanz in den rein visuellen Bedingungen am größten und in den rein auditiven Bedingungen am kleinsten. Das gleiche gilt für die Geschwindigkeiten der aktiven Fahrten: Während die Teilnehmer die Geschwindigkeit in visuellen Trials überschritten, unterschritten sie sie leicht in den auditiven Durchgängen. Die Geschwindigkeit in den bimodalen Bedingungen lag dazwischen. Da die Dauer der aktiven Fahrten nur leicht und unsystematisch zwi-

schen den Modalitäten variierte, schien die Abhängigkeit des Distanzgains von der Modalität fast ausschließlich an den unterschiedlichen aktiven Geschwindigkeiten zu liegen. Außerdem überschätzten die Probanden die Fahrtauern besonders stark bei kurzen Fahrten und weniger bei längeren Strecken. Die Unterschiede der Dauerabschätzung zwischen Trials mit unterschiedlichen Distanzen schienen demnach die Abhängigkeit des Distanzgains von der Distanz zu bedingen. Dieses Phänomen wird besonders deutlich in den auditiven Bedingungen. Hier waren die Geschwindigkeitsgains fast 1, während die Distanz- und Dauergains größer als 1 waren. Da der Distanzgain dem Produkt aus Geschwindigkeitsgain und Dauergain entspricht, wird die Abweichung des Distanzgains von 1 fast ausschließlich durch die Abweichung des Dauergains von 1 bedingt. Die Probanden trafen also sehr exakt die vorgegebene Tonfrequenz, während sie die Dauer der vorgegebenen Fahrt überschätzten. Darüber hinaus nahmen in den visuellen und bimodalen Bedingungen die Geschwindigkeitsgains mit zunehmender passiver Distanz zu, während die Dauergains abnahmen. Demnach kann in den Trials mit kurzen Distanzen ein größerer Anteil des Distanzfehlers auf den Dauerfehler zurückgeführt werden. In Trials mit langen Distanzen hingegen wurde ein größerer Anteil des Distanzfehlers durch den Geschwindigkeitsfehler bedingt. Folglich replizierten die Teilnehmer die Geschwindigkeiten der passiven Fahrten exakter, wenn die passiven Strecken kurz waren. In Trials mit längeren Distanzen konnten die Probanden dagegen die Dauern besser abschätzen.

Die Beobachtung, dass die Versuchspersonen die Distanzen und Geschwindigkeiten während der visuell simulierten Fahrten stärker überschritten als während der auditiv simulierten Fahrten, könnte darauf zurückzuführen sein, dass sich ein bewegter visueller Stimulus nach Adaptation langsamer zu bewegen scheint (Goldstein, 1957; Thompson, 1981; Krekelberg et al., 2006). Während bei Thompson (1981) die Adaptationsperioden sehr lang waren (120 s), berichten Krekelberg et al. (2006), dass auch die Adaptation sehr kurzer bewegter visueller Reize (2 s) die wahrgenommene Geschwindigkeit senken kann. Möglicherweise waren die Probanden in meiner Studie durch den bewegten visuellen Stimulus adaptiert und nahmen in den visuellen Bedingungen ihre Eigenbewegung während der aktiven Fahrten als langsamer wahr. Die Distanz- und Geschwindigkeitsgains der bimodalen Bedingungen lagen zwischen de-

nen der auditiven und visuellen Bedingungen. Dieses Phänomen könnte auf eine Kombination einer exakten Abschätzung der Tonfrequenz und einer reduzierten Wahrnehmung der visuellen Geschwindigkeit nach Adaptation zurückzuführen sein.

Man könnte annehmen, dass die simultane Präsentation kohärenter visueller und auditiver Eigenbewegungssignale dazu genutzt wurde, die sensorischen Signale zu integrieren. Jedoch verbesserte sich – entgegen den Annahmen eines „Maximum Likelihood Estimation“ (MLE) Modells (Ernst und Banks, 2002; Ernst und Buelthoff, 2004) – die Reliabilität der Verhaltensantworten der Probanden in den bimodalen Bedingungen gegenüber den unimodalen Bedingungen nicht. Abgesehen davon, dass meine Daten nicht normal verteilt waren, schien die Variabilität der Leistung in den bimodalen Bedingungen zwischen den Variabilitäten der Leistungen in den auditiven und visuellen Bedingungen zu liegen, wobei die Daten der auditiven Durchgänge die kleinste Variabilität aufwiesen. Da eine optimale sensorische Integration zu einer verbesserten Reliabilität der kombinierten Schätzung führt (Alais und Burr, 2004; Burr und Alais, 2006; Ernst und Banks, 2002), wurden in meiner Studie die sensorischen Informationen vermutlich nicht optimal integriert.

Offenbar interagierten in meinem Experiment die sensorischen Signale in einer Weise, die Ernst und Buelthoff (2004) als „sensorische Kombination“ bezeichnen. Die Autoren definieren „sensorische Kombination“ als eine Interaktion zwischen nicht redundanten sensorischen Informationen. Demgegenüber stellen sie die „sensorische Integration“, die sie als Interaktion zwischen redundanten Signalen von unterschiedlichen Modalitäten beschreiben. Obwohl Menschen regelmäßig geschwindigkeitsabhängige Frequenzänderungen erleben, etwa, wenn sie das Motorengeräusch beim Autofahren hören, könnte der Ton in meiner Studie so wahrgenommen worden sein, als resultiere er nicht natürlicherweise aus der Eigenbewegung. Folglich wurde das auditive Geschwindigkeitssignal möglicherweise nicht optimal integriert, sondern diente als zusätzlicher, nicht redundanter Hinweis.

Um zu bestimmen, ob die Teilnehmer im Laufe des Experiments gelernt haben, den Ton für die Distanzreproduktion zu nutzen, analysierte ich den zeitlichen Verlauf der Distanzgains in Experiment I über alle Messungen hinweg. Dazu teilte ich die Daten in vier Zeitabschnitte und berechnete den mittleren Distanzgain für jede

Periode. Dabei stellte sich heraus, dass sich der Gain über die Trials hinweg nicht systematisch änderte. Daraus kann geschlossen werden, dass bei dieser Aufgabe kein Lernprozess stattgefunden hat.

Anders als die Probanden in einer Studie von Israel et al. (2004), gaben meine Versuchspersonen an, weder während der passiven noch während der aktiven Fahrten die verstrichenen Sekunden gezählt zu haben, um die gefahrene Strecke abzuschätzen. In dem Experiment von Israel et al. (2004) wurden die Probanden mit verbundenen Augen auf einem mobilen Roboter vorwärts bewegt, und sie sollten die zurückgelegte Distanz reproduzieren. Während der Eigenbewegung schätzten sie die gefahrene Strecke durch Zählen ab. Außerdem konnten Israel et al. (2004) die Schätzungen der verstrichenen Zeit stören, indem sie die Fahrgeschwindigkeit variierten. Auch in meinem Experiment wurde die Fahrgeschwindigkeit variiert. Hätten meine Probanden (entgegen ihrer Angaben) doch gezählt, wäre diese Strategie in Trials mit nicht konstanten Geschwindigkeitsprofilen für sie demnach nicht von Vorteil gewesen. Zudem war die Präzision der aktiven Fahrten nahezu unabhängig vom Geschwindigkeitsprofil der passiven Fahrt. Die Leistung in Trials mit sinusförmigem Profil war sogar leicht besser als in Trials mit konstanten Profilen. Darüber hinaus wäre das Zählen der verstrichenen Sekunden in Experiment III, bei dem die passiven Fahrten ein anderes Geschwindigkeitsprofil hatten als der passive Abschnitt, nicht hilfreich gewesen. Demnach ist es sehr unwahrscheinlich, dass die Probanden von einer Zählstrategie Gebrauch machten. Überdies resultierte, besonders in den auditiven Bedingungen von Experiment I, das Überschreiten der Distanzen fast ausschließlich aus einer fehlerhaften Abschätzung der Dauer. Diese wäre vermutlich genauer gewesen, wenn die Teilnehmer gezählt hätten. Mossio et al. (2008) berichteten zudem, dass die Leistung der Mehrzahl ihrer Probanden bei einer Distanzreproduktionsaufgabe nicht durch eine parallele arithmetische Aufgabe gestört wurde. Folglich benutzten die Teilnehmer der Studie keine „höheren“ kognitiven Ressourcen, wie das mentale Abschätzen von Zeit, um gefahrene Distanzen abzuschätzen.

3.4.2 Geschwindigkeitsprofile

Allgemein tendierten meine Probanden dazu, das Geschwindigkeitsprofil der passiven Fahrt zu replizieren, obwohl sie nur aufgefordert waren, die Distanz der Strecke zu reproduzieren. Zu Geschwindigkeit und Dauer wurde bei der Aufgabenstellung keine Angabe gemacht. Diese Beobachtungen stimmen mit Studien zur Distanzreproduktion auf der Basis propriozeptiver und vestibulärer Reize (Glasauer et al., 2007; Berthoz et al., 1995) sowie rein visueller Signale (Bremmer und Lappe, 1999) überein. Jedoch widersprechen meine Daten den Ergebnissen einer Studie von Vidal und Buelthoff (2010), bei der Probanden die Winkel von Rotationsbewegungen reproduzieren sollten. Die Autoren berichten, dass die Teilnehmer nicht die gaußförmigen Geschwindigkeitsprofile der passiven Rotationen replizierten. Die Dynamik der Reproduktion entsprach eher einer Trapezform. Die Autoren schließen daraus, dass das Geschwindigkeitsprofil während der Kodierungsphase nicht gespeichert wird. Darüber hinaus spekulieren sie, dass die Beobachtungen von Berthoz et al. (1995) womöglich auf einen experimentellen Fehler zurückzuführen sind, der das gewählte Geschwindigkeitsprofil betrifft. Berthoz et al. (1995) nutzten für die passiven Fahrten Profile mit einer trapezoiden Form. Das sei das gleiche Profil, das die Probanden von Vidal und Buelthoff (2010) verwendeten. Die Autoren behaupten, dass Probanden generell dazu tendierten, trapezoide Profile zu nutzen. Wenn man in der passiven Fahrt bereits ein solches Profil vorgebe, lasse sich keine Aussage darüber treffen, ob die Probanden tatsächlich versuchen, das vorgegebene Profil zu replizieren.

Da meine Probanden auch versuchten, die sinusförmigen und komplexen Profile zu replizieren, ist es sehr unwahrscheinlich, dass sie die Geschwindigkeitsprofile während der passiven Fahrten nicht speicherten. Die Ergebnisse von Experiment III weisen ebenfalls darauf hin, dass die Profile der passiven Fahrten abgespeichert wurden. Die Ergebnisse zeigen deutlich, dass die Versuchspersonen versuchten, das sinusförmige Profil der passiven Fahrten zu replizieren, obwohl es durch das komplexe Profil des passiven Abschnitts „gestört“ wurde. Sie schienen sich das Sinusprofil eingepägt und die Distanz des passiven Abschnitts davon subtrahiert zu haben, um die korrekte Distanz zu treffen.

Meine Ergebnisse könnten im Widerspruch zu den Befunden von Vidal und Buelthoff (2010) stehen, zum einen, weil die Autoren Rotationsbewegungen untersuchten, ich hingegen lineare Bewegungen. Diesen könnten andere neuronale Verarbeitungsprozesse zugrunde liegen. Zudem könnten sich die Ergebnisse auch deshalb unterscheiden, weil die Probanden unterschiedliche Sinnesmodalitäten für die Aufgaben nutzten. Die Probanden von Vidal und Buelthoff (2010) verließen sich auf vestibuläre und visuelle Signale, während meine Versuchspersonen auditive und visuelle Informationen nutzten. Möglicherweise kann das zeitliche Muster von auditiven Geschwindigkeitshinweisen verlässlicher gespeichert und für eine Pfadintegration genutzt werden als das zeitliche Profil vestibulärer Reize.

Dennoch scheinen meine Probanden nicht einfach nur das zeitliche Muster der visuellen Geschwindigkeit und der Tonfrequenzen repliziert zu haben. Glasauer et al. (2007) postulierten, dass eine solche Strategie keine Pfadintegration erfordere. Die Ergebnisse von Experiment III zeigen deutlich, dass die Teilnehmer nicht einfach das gespeicherte Geschwindigkeitsprofil reproduzierten. In diesem Fall hätten sie die vorgegebene Distanz um 33% überschritten – das ist die Länge des passiven Abschnitts. Stattdessen reproduzierten sie die Distanzen recht genau, was dafür spricht, dass sie von einer internen Repräsentation der gefahrenen Strecke Gebrauch machten, kombiniert mit dem zeitlichen Profil der Geschwindigkeit.

Laut Mossio et al. (2008) lassen sich Probanden hinsichtlich ihrer Abhängigkeit von der Invarianz von Geschwindigkeiten in zwei Gruppen einteilen. Demnach gebe es Versuchspersonen, die bei einer „Distance-Matching“ Aufgabe zwei Distanzen voneinander unterscheiden könnten, auch wenn sich die Geschwindigkeit und Dauer der Fahrt änderten. Die andere Gruppe von Probanden könne eine Änderung von Geschwindigkeit und Dauer dagegen nicht kompensieren. In meiner Studie konnten solche Gruppen nicht identifiziert werden: In Experiment III kompensierten alle Probanden das geänderte Geschwindigkeitsprofil in der aktiven Reproduktionsphase sehr gut. Möglicherweise lässt sich eine solche Klassifizierung nur bei einer größeren Stichprobe beobachten.

3.4.3 Catch Trials

Um zu testen, ob auditive Geschwindigkeitshinweise für das Reproduzieren von Distanzen genutzt werden können, und wie visuelle und auditive Informationen miteinander interagieren, entwarf ich ein Experiment, bei dem in allen Trials Geschwindigkeitsinformationen von beiden Modalitäten verfügbar waren. In 20% der Trials (Catch Trials von Experiment II) wurde die Tonfrequenz während der aktiven Fahrten reskaliert, um die Informationen der beiden Modalitäten zu trennen. Eine negative Reskalierung bewirkte, dass die Probanden die Distanzen und Geschwindigkeiten der passiven Fahrten stark überschritten. Eine positive Reskalierung bewirkte das Gegenteil. Demnach versuchten die Testpersonen, die negative Reskalierung durch schnelleres und weiteres Fahren und die positive Reskalierung durch langsames und kürzeres Fahren zu kompensieren.

Obwohl die Probanden auditive Geschwindigkeitshinweise nutzten, um die Distanzen zu reproduzieren, kompensierten sie die Reskalierung der Tonfrequenz nicht vollständig. Hätten sie diese vollständig kompensiert, wäre die Distanz um 30% über bzw. unterschritten worden. Jedoch fuhren sie 13,8% zu weit (bei einer Reskalierung von -30%) und 8,5% zu kurz (bei einer Reskalierung von +30%). Demnach verließen sich die Probanden im Durchschnitt zu $\frac{13,8 + 8,5}{2} = 37\%$ auf den auditiven Reiz. Offenbar dominierte bei diesem Experiment die visuelle Information gegenüber der auditiven.

Sun et al. (2003) untersuchten die relativen Beiträge von visuellen und propriozeptiven Informationen bei der Geschwindigkeitsdiskriminierung während Eigenbewegung. In einigen Trials änderten die Autoren den Gain des optischen Flusses und machten damit das Verhältnis zwischen visuellen und propriozeptiven Signalen inkonsistent. Es stellte sich heraus, dass sowohl der optische Fluss als auch die propriozeptiven Signale zur Geschwindigkeitsabschätzung beitrugen, jedoch waren die propriozeptiven Informationen dominant. Ließen Sun et al. (2004a) ihre Probanden hingegen eine Distanzdiskriminierungsaufgabe durchführen, verließen sich diese mehr auf den optischen Fluss als auf die propriozeptiven Signale. Dieses Ergebnis stimmt mit der visuellen Dominanz überein, die ich in meinem Experiment beobachtete.

Noch ist offen, welche Sinnesmodalität in einem ähnlichen Versuch mit auditiven und propriozeptiven sowie vestibulären Signalen dominant wäre. Kapralos et al. (2004) untersuchten, wie gut Probanden die Distanzen von Eigenbewegungen abschätzen können, wenn entweder auditive oder vestibuläre Hinweise unabhängig voneinander präsentiert werden, oder aber, wenn Informationen beider Modalitäten gleichzeitig zur Verfügung stehen. Ergebnis: Die auditiven Hinweise verbesserten die Abschätzung signifikant. Jedoch dissoziierten die Autoren die beiden Modalitäten nicht, etwa durch Variieren des Gains. Folglich ist es nicht möglich, den jeweiligen Beitrag der Sinnesmodalitäten zur Distanzabschätzung zu quantifizieren.

In einer Studie von Ashmead et al. (1995) sollten Probanden zu der Stelle im Raum gehen, wo sie zuvor einen kurzen Ton gehört hatten. Manipulationen an dem Ton, die dazu führten, dass er entweder kürzere oder längere Distanzen simulierte, bewirkten entsprechendes Unterschreiten, aber kein Überschreiten der Zieldistanz. Da bei diesem Experiment der Stimulus der Kodierungsphase (kurzer Ton) in einer anderen Modalität präsentiert wurde als das während der Reproduktionsphase wahrgenommene Signal (propriozeptiv / vestibulär), kann auch hier der jeweilige Beitrag der Sinnesmodalitäten zur Distanzabschätzung nicht quantifiziert werden.

Zusammenfassend konnte ich zeigen, dass menschliche Probanden Sequenzen linearer Eigenbewegungen relativ exakt reproduzieren können. Sie scheinen das Geschwindigkeitsprofil der passiven Fahrt zu speichern und es mit einer internen Repräsentation der gefahrenen Strecke zu kombinieren. Die Leistung der Probanden war am besten, wenn die Reproduktion ausschließlich auf auditiven Hinweisen basierte, und am schlechtesten, wenn während der aktiven Fahrt nur visuelle Signale verfügbar waren. Waren Hinweise beider Modalitäten vorhanden, wurden beide genutzt, doch die visuellen Informationen waren dominant.

Folglich kann während Eigenbewegung die Tonfrequenz als Geschwindigkeitshinweis genutzt werden und dabei helfen, Informationen über die eigene Position ständig zu aktualisieren. Demnach können nicht nur visuelle, vestibuläre und somatosensorische Signale, sondern auch auditive Informationen dazu genutzt werden, gefahrene Distanzen abzuschätzen und zu reproduzieren.

4 Augenbewegungen während audio-visuell simulierter Eigenbewegung

4.1 Einleitung

Während wir uns durch unsere Umwelt bewegen, wird ein optisches Flussfeld auf unsere Retina projiziert. Bei Vorwärtsbewegungen und konstanter Blickrichtung besitzt dieses einen Expansionsfokus, aus dem die visuelle Bewegung entspringt. Objekte in der Peripherie des visuellen Felds bewegen sich schneller als solche an zentraleren Positionen auf der Retina. Durch Eigenbewegung hervorgerufene optische Flussfelder sind entscheidend für die räumliche Orientierung und visuelle Navigation (Angelaki und Hess, 2005). So kann man bei konstanter Blickrichtung etwa über die Position des Expansionsfokus seine Bewegungsrichtung bestimmen (Warren et al., 1988).

Um das Abbild der Umwelt auf der Retina zu stabilisieren, führen wir, während wir uns bewegen, reflektorische Augenbewegungen aus, z.B. den vestibulo-okulären Reflex (VOR) und den optokinetischen Reflex (OKN) (Miles und Busetini, 1992). Während Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen ist es jedoch nicht möglich, das gesamte retinale Bild zu stabilisieren, da es Bewegungskomponenten mit verschiedenen Richtungen und verschiedenen Geschwindigkeiten enthält.

Die reflektorischen Augenbewegungen beeinflussen allerdings das Bewegungsmuster auf der Retina: Die Vektoren des Flussfelds werden durch eine Rotationskomponente ergänzt (Warren und Hannon, 1990). Dies kann wiederum die Detektion des Expansionsfokus und damit die Wahrnehmung der Bewegungsrichtung beeinträchtigen (Lappe und Rauschecker, 1995).

Während wir einen radialen optischen Flussstimulus betrachten, wird das visuelle Bewegungsmuster auf der Retina zusätzlich von der Blickrichtung bestimmt. Schauen wir beim Geradeausfahren direkt auf den Expansionsfokus, ist das Muster

vollkommen symmetrisch, und im Zentrum der Fovea findet keine visuelle Bewegung statt. Sobald sich der Blick jedoch vom Expansionsfokus entfernt, tritt auf der Fovea ein optischer Fluss auf, dessen Geschwindigkeit und Richtung von der Blickrichtung abhängt.

Lappe und Kollegen (1998) analysierten durch radialen optischen Fluss ausgelöste Augenbewegungen bei Rhesusaffen. Dazu ließen sie die Tiere auf einen Monitor blicken, auf dem entweder eine Vorwärts- oder eine Rückwärtsbewegung über eine Ebene simuliert wurde. Die Autoren beobachteten ein regelmäßiges Muster von abwechselnd langsamen und schnellen Augenbewegungen. Verschiebungen des Expansionsfokus resultierten in einem Versatz der medianen Augenpositionen der Tiere in Richtung des verschobenen Fokus. Die Augenbewegungsrichtungen entsprachen relativ gut den lokalen Flussfeldrichtungen an den jeweiligen Blickpositionen. Dagegen wich, mit einem Gain von etwa 0,5, die mittlere Augengeschwindigkeit deutlich von der Geschwindigkeit des Flussfelds auf der Fovea ab – die Augen bewegten sich also etwa halb so schnell wie das Flussfeld auf der Fovea.

Niemann et al. (1999) untersuchten die Augenbewegungen während simulierter Eigenbewegung beim Menschen. Sie bemerkten, dass der Gain der Augenfolgebewegungen nur knapp weniger als 1 betrug, wenn die Probanden die Punkte einer simulierten Ebene aktiv verfolgten. Das passive Betrachten der optischen Flussstimuli resultierte dagegen in einem Augenbewegungsmuster, das wie bei den Makaken von Lappe et al. (1998) einem optischen Nystagmus ähnelte. Hier war der Gain ähnlich niedrig wie bei den Makaken.

Bislang existieren noch keine Studien zu der Frage, ob sich die durch radialen optischen Fluss ausgelösten Augenbewegungsmuster unterscheiden, je nachdem, ob die Probanden die Geschwindigkeit ihrer Eigenbewegung selbst kontrollieren oder passiv über eine Ebene gefahren werden. Auch der Einfluss von auditiven Geschwindigkeitshinweisen auf die Augenbewegungen während Vorwärtsbewegungen wurde noch nicht untersucht. Deshalb simulierte ich, wie in der in Kapitel 3 vorgestellten Studie, eine Fahrt über eine Ebene (passive Fahrt) und ließ meine Probanden die Distanz der Vorwärtsbewegung mit Hilfe eines Joysticks reproduzieren (aktive Fahrt). Währenddessen zeichnete ich die Augenbewegungen der Teilnehmer auf.

Zum einen testete ich, ob sich die Augenbewegungsmuster zwischen den passiven und aktiven Fahrten unterscheiden. Zum anderen untersuchte ich, ob die Probanden eine bestimmte Flussfeldgeschwindigkeit bevorzugen, um die Distanz und Geschwindigkeit der Eigenbewegung abzuschätzen, und wie sich Geschwindigkeit und Richtung der Augenfolgebewegungen zur Geschwindigkeit und Richtung der Flussfeldvektoren verhalten. Außerdem prüfte ich, ob auditive Geschwindigkeitshinweise die Augenbewegungen beeinflussen und wie das Blickbewegungsmuster aussieht, wenn Probanden eine audio-visuell simulierte Vorwärtsbewegung nur mit Hilfe von auditiven Geschwindigkeitshinweisen reproduzieren.

4.2 Methoden

4.2.1 Probanden

Sechs Probanden (2 männlich, 4 weiblich, 20-26 Jahre alt, mittleres Alter 23 Jahre) nahmen an der Studie teil. Alle hatten ein (z.T. durch Sehhilfen korrigiertes) normales Sehvermögen, ein normales Hörvermögen und erklärten sich schriftlich mit den Versuchsbedingungen einverstanden. Alle Versuche erfüllten die Prinzipien der Deklaration von Helsinki.

4.2.2 Experimenteller Aufbau

Alle Experimente fanden in einer dunklen, schallisolierten Kammer statt. Visuelle Stimuli wurden mit Hilfe eines CRT-Projektors (Marquee 8000, Electrohome) mit einer Bildwiederholungsrate von 100 Hz und einer Auflösung von 1.152×864 Pixeln auf eine Leinwand projiziert (Abmessung: $70 \times 55^\circ$). Die Probanden saßen in einem Abstand von 114 cm vor der Leinwand, ihr Kopf wurde jeweils durch eine Kinnstütze fixiert. Auditorische Stimuli wurden über Kopfhörer präsentiert (SHS390, Philips). Die Probanden steuerten die simulierte Eigenbewegung mit einem Joystick (ATK3, Logitech). Die Distanz wurde in relativen Einheiten skaliert, die im Folgenden als „Augenhöhe“ (AH) bezeichnet wird. Augenbewegungen wurden mit einem Infrarot-Augenbewegungsmesssystem (Eye Link II, SR Research) mit einer Abtastrate von

500 Hz erfasst. Zu Beginn jeder Sitzung wurde das System mit Hilfe eines Kalibrationsgitters aus 3×3 Punkten kalibriert. Um mögliche Verschiebungen der Kopfposition auszugleichen, wurde das System nach jedem dritten Durchgang mit Hilfe eines zentralen Kalibrationspunkts erneut kalibriert („Driftkorrektur“).

Die in dieser Studie verwendeten Stimuli entsprachen denjenigen der in Kapitel 3 vorgestellten Studie: Die Probanden sahen eine simulierte lineare Eigenbewegung über eine Fläche aus randomisiert angeordneten Punkten (Abbildung 3.1, passive Fahrt). Nach dem Ende der passiven Fahrt wurde die Ebene für 500 ms durch einen schwarzen Bildschirm ersetzt. Anschließend erschien eine neue Ebene aus randomisiert angeordneten Punkten, und die Probanden sollten die Distanz der passiven Fahrt mit einem Joystick reproduzieren (aktive Fahrt). Sie kontrollierten ihre Geschwindigkeit durch das Ausmaß der Joystickausrückung, wobei sich die Geschwindigkeit proportional zum Inklinationwinkel des Joysticks verhielt. Waren die Versuchspersonen an ihrem vermuteten Ziel, drückten sie einen Knopf am Joystick. Schließlich wurde die Ebene erneut für 1000 ms durch ein schwarzes Bild ersetzt. Mit Einblenden einer neuen Ebene startete ein neuer Trial.

Während der passiven Fahrten hörten die Probanden einen Sinuston mit einer Frequenz, die sich proportional zur visuell simulierten Geschwindigkeit verhielt. Während der aktiven Fahrten wurde entweder zusätzlich zum visuellen Stimulus ein geschwindigkeitsmodulierter Ton präsentiert (bimodale Bedingung), oder die Versuchspersonen sahen ausschließlich den visuellen Stimulus (visuelle Bedingung), oder aber sie hörten nur den Ton, während sie einen schwarzen Bildschirm sahen (auditive Bedingung). Die drei Modalitäten wechselten sich in einer pseudorandomisierten Reihenfolge ab. Die passive Fahrt hatte entweder eine Distanz von 32 AH und eine Geschwindigkeit von 8 AH/s oder eine Distanz von 48 AH und eine Geschwindigkeit von 12 AH/s oder aber die Distanz betrug 64 AH während die Geschwindigkeit 16 AH/s betrug. Die Distanzen bzw. Geschwindigkeiten variierten pseudorandomisiert zwischen den Trials. Jeder Teilnehmer absolvierte 80 Trials pro Bedingung, d.h. insgesamt $n = 3$ (Modalitäten) \times 3 (Geschwindigkeiten bzw. Distanzen) \times 80 = 720 Trials.

Die Probanden konnten ihre Augen frei bewegen und sollten während der

simulierten Fahrten (auch während der unimodal auditiven Bedingung) Lidschläge vermeiden.

4.2.3 Datenanalyse

Alle Daten wurden mit MATLAB R2007b (The MathWorks) analysiert. Trials, in denen die Probanden unmittelbar nach dem Ende der passiven Fahrt den „Zielknopf“ des Joysticks drückten, wurden von der weiteren Analyse ausgenommen. Es wurden nur die Augenbewegungen analysiert, die stattfanden, während sich die Ebene bewegte.

Um die Augengeschwindigkeiten f_w zu berechnen, wurden die Augenpositionen nach der Zeit differenziert. Anschließend wurden die Augengeschwindigkeiten mit Hilfe eines digitalen Tiefpassfilters (2 Hz) gefiltert (Smith, 1998).

Die Geschwindigkeit des Flussfelds auf der Leinwand an einem beliebigen Bildschirmpunkt (x_w, y_w) wurde mittels einer Projektion der simulierten Ebene berechnet. Bei der 3D-Darstellung von *OpenGL* werden auf dem Bildschirm dargestellte Punkte zunächst in dimensionslosen Koordinaten an *OpenGL* übergeben. Auf der Graphikkarte des Computers unterlaufen sie dann mehrere Transformationen, bis schließlich darstellbare Pixelkoordinaten ausgegeben werden. Diese Transformationen sind *Modelview Matrix*, *Projektion*, *Perspective Division* und *Viewport Transformation* (Woo et al., 1999).

Auf welchem Bildschirmpixel ein bestimmter Punkt der Ebene abgebildet wird, ergibt sich folgendermaßen: Die Punkte der Ebene liegen im Computermodell auf Höhe Null, haben also die Koordinaten

$$\begin{pmatrix} x \\ 0 \\ z \end{pmatrix} .$$

Die *Modelview Matrix* besteht nur aus der Verschiebung in y -Richtung auf Au-

genhöhe y_e :

$$T(0, y_e, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & y_e \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad (4.1)$$

Wie in der projektiven Geometrie üblich, werden hier homogene Koordinaten verwendet. Ein homogener vierdimensionaler Vektor (x, y, z, w) hat die 3-dimensionale Entsprechung (Kowol, 2009):

$$(x, y, z, w) =: \left(\frac{x}{w}, \frac{y}{w}, \frac{z}{w} \right) \quad (4.2)$$

Nach diesem ersten Schritt erhält man für den anfangs betrachteten Ebenenpunkt

$$T(0, e, 0) \cdot \begin{pmatrix} x \\ 0 \\ z \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x \\ y_e \\ z \\ 1 \end{pmatrix}. \quad (4.3)$$

Die *Projektionsmatrix* P wird über die Funktion `gluPerspective(...)` aus der *OpenGL* Utility Library erstellt. Mit den Parametern

$$\text{fovy} = 2 \frac{180^\circ}{\pi} \arctan \left(\frac{1}{2} \frac{\text{Bildschirmhöhe}}{\text{Bildschirmentfernung}} \right) \quad (4.4)$$

$$\text{aspect} = \text{Seitenverhältnis des Bildschirms} \quad (4.5)$$

$$\text{zNear} = 0 \quad (4.6)$$

$$\text{zFar} = 2 \cdot \text{Bildschirmentfernung} \quad (4.7)$$

und den beiden verkürzenden Schreibweisen

$$a = \frac{2}{\text{aspect}} \frac{\text{Bildschirmentfernung}}{\text{Bildschirmhöhe}} \quad (4.8)$$

$$b = 2 \frac{\text{Bildschirmentfernung}}{\text{Bildschirmhöhe}} = \text{aspect} \cdot a \quad (4.9)$$

ergibt sich laut *OpenGL* Referenz (Shreiner, 1999)

$$P = \begin{pmatrix} a & 0 & 0 & 0 \\ 0 & b & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & -1 & 0 \end{pmatrix}. \quad (4.10)$$

Für die Punkte der Ebene ergibt die Projektion

$$P \cdot \begin{pmatrix} x \\ y_e \\ z \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} ax \\ by_e \\ -z \\ -z \end{pmatrix}. \quad (4.11)$$

Die *Perspective Division* normalisiert die Punkte durch Rücktransformation von homogenen Koordinaten in normale 3-dimensionale Koordinaten entsprechend Gleichung 4.2:

$$\begin{pmatrix} ax/(-z) \\ by_e/(-z) \\ -z/(-z) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -ax/z \\ -by_e/z \\ 1 \end{pmatrix} =: \begin{pmatrix} x_{nd} \\ y_{nd} \\ z_{nd} \end{pmatrix} \quad (4.12)$$

Das Ergebnis wird als *Normalised Device Coordinates (NDC)* bezeichnet.

Nun wird eine *Viewport Transformation* durchgeführt. Mit den benutzten Standard-Parametern von `glViewport(...)` (Shreiner, 1999) ergeben sich folgende Bildschirmkoordinaten x_w, y_w für die Punkte der Ebene

$$x_w = (x_{nd} + 1) \frac{w}{2} = \left(1 - \frac{ax}{z}\right) \frac{w}{2} \quad (4.13)$$

$$y_w = (y_{nd} + 1) \frac{h}{2} = \left(1 - \frac{by_e}{z}\right) \frac{h}{2}, \quad (4.14)$$

wobei w horizontale und h die vertikale Pixelanzahl des Bildschirms ist.

Die Projektion bildet einen Punkt aus der virtuellen Ebene auf dem Bildschirm ab. Um aber eine quantitative Aussage über den optischen Fluss an einer bestimmten

Bildschirmposition machen zu können, wird die Inverse der eben abgeleiteten Abbildung benötigt. Dazu werden Gleichungen 4.13 und 4.14 nach x und z aufgelöst und die Tatsache ausgenutzt, dass die y -Koordinate der Ebene festgelegt ist. Nun erhält man für den Bildschirmpunkt (x_w, y_w)

$$\begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{w - 2x_w}{y_e \frac{h - 2y_w}{h - 2y_w}} \\ y_e \\ \frac{bh}{y_e \frac{h - 2y_w}{h - 2y_w}} \end{pmatrix}. \quad (4.15)$$

Bewegt sich die Ebene nun mit einer Geschwindigkeit v , gemessen in Augenhöhen pro Sekunde, so bewegt sich obiger Punkt in der Zeit Δt um die Strecke $y_e v \Delta t$ in z -Richtung:

$$\begin{pmatrix} \frac{w - 2x_w}{y_e \frac{h - 2y_w}{h - 2y_w}} \\ y_e \\ \frac{bh}{y_e \frac{h - 2y_w}{h - 2y_w}} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ y_e v \Delta t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{w - 2x_w}{y_e \frac{h - 2y_w}{h - 2y_w}} \\ y_e \\ y_e \left(\frac{bh}{h - 2y_w} + v \Delta t \right) \end{pmatrix} \quad (4.16)$$

Mit 4.13 und 4.14 lassen sich die Bildschirmkoordinaten der neuen Punktposition berechnen, es ergibt sich

$$\begin{pmatrix} x'_w \\ y'_w \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \left(1 - a \frac{w - 2x_w}{h - 2y_w} \frac{1}{\frac{bh}{h - 2y_w} + v \Delta t} \right) \frac{w}{2} \\ \left(1 - b \frac{1}{\frac{bh}{h - 2y_w} + v \Delta t} \right) \frac{h}{2} \end{pmatrix}. \quad (4.17)$$

Damit kann die Strecke bestimmt werden, um die sich der Punkt in der Zeit Δt auf

dem Bildschirm bewegt. Daraus resultiert für die beiden Komponenten

$$x'_w - x_w = \frac{(w - 2x_w)v \Delta t(h - 2y_w)}{2(bh + v \Delta t(h - 2y_w))} \quad (4.18)$$

$$y'_w - y_w = \frac{v \Delta t(h - 2y_w)^2}{2(bh + v \Delta t(h - 2y_w))}. \quad (4.19)$$

Für die Geschwindigkeit kann nun der Differenzialquotient gebildet werden:

$$v_w = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \begin{pmatrix} x'_w - x_w \\ y'_w - y_w \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{2v}{bh} \left(\frac{w}{2} - x_w \right) \left(\frac{h}{2} - y_w \right) \\ \frac{2v}{bh} \left(\frac{h}{2} - y_w \right)^2 \end{pmatrix} \quad (4.20)$$

Dieses Ergebnis ist die Geschwindigkeit eines beliebigen Bildpunktes (x_w, y_w) der Ebene, gemessen in Pixeln pro Sekunde. Da das Eye Link die Augenpositionen in einem Koordinatensystem aufzeichnet, dessen Ursprung im Zentrum der Leinwand liegt, muss das Koordinatensystem für die Berechnung der Flussfeldgeschwindigkeit verschoben werden. Nach Verschiebung ergibt sich für die Geschwindigkeit

$$v'_w = \begin{pmatrix} \frac{2v}{bh} \cdot x_w \cdot (-y_w) \\ -\frac{2v}{bh} \cdot y^2 \end{pmatrix}. \quad (4.21)$$

Die räumliche Verteilung der Flussfeldgeschwindigkeiten in Grad Schwinkel pro Sekunde auf der Leinwand ist in Abbildung 4.1 dargestellt.

Da in meiner Studie die langsamen („slow-phase“) Augenfolgebewegungen von Interesse waren, habe ich in einem ersten Analyseschritt zunächst alle Sakkaden bzw. schnellen Rückstellbewegungen aus den Daten entfernt. Als Filterkriterium dienten sowohl die Position als auch die Richtung und Geschwindigkeit der Augenbewegung: Zum einen wurden alle Daten mit einer positiven Y-Position (Augenposition oberhalb des Horizonts) und Y-Geschwindigkeit (Augenbewegung nach oben) entfernt. Außerdem musste die X-Geschwindigkeit größer als Null sein (Augenbewegung nach rechts), wenn die Versuchsperson auf die rechte Leinwandhälfte blickte, und kleiner als Null (Augenbewegung nach links), wenn sie auf die linke Leinwandhälfte sah. Zudem musste die Augengeschwindigkeit kleiner als 150% der maxi-

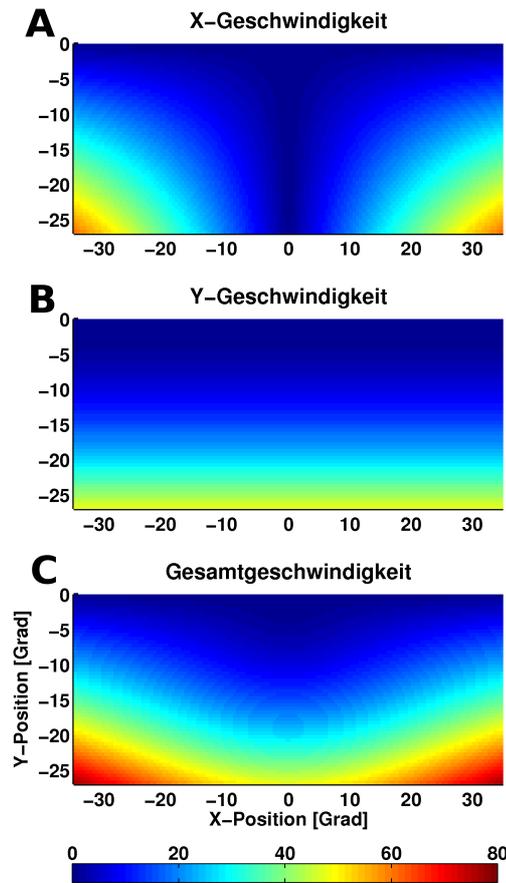


Abbildung 4.1: Verteilung der Punktgeschwindigkeiten auf der Leinwand. A: Horizontale Geschwindigkeit, B: Vertikale Geschwindigkeit, C: Gesamtgeschwindigkeit. Der Horizont liegt bei $Y=0$. Die Geschwindigkeit in $^{\circ}/s$ ist farbkodiert.

malen Geschwindigkeit des optischen Flusses auf der Leinwand (X-Geschwindigkeit: $125^{\circ}/s$, Y-Geschwindigkeit: $95^{\circ}/s$) sein.

Wie in der Studie von Lappe et al. (1998) wurde der Gain g definiert als das Verhältnis zwischen der Komponente der Geschwindigkeit der „slow-phase“ Augenbewegung, die in Richtung des optischen Flusses verlief, und der Geschwindigkeit des optischen Flussvektors an der Blickposition:

$$g = \frac{|f_w|}{|v_w|} \cdot \cos(\alpha) \quad (4.22)$$

wobei f_w die Augengeschwindigkeit, v_w die Geschwindigkeit des optischen Flussvektors und α der Winkel zwischen dem Augenbewegungs- und dem optischen Flussvektor ist.

4.3 Ergebnisse

Zuerst analysierte ich die Richtungen der Augenbewegungen, die die Probanden während der Vorwärtsbewegungen über die simulierte Ebene ausführten. Abbildung 4.2 zeigt einen typischen Zeitverlauf von horizontalen und vertikalen Augenpositionen während einer simulierten Vorwärtsbewegung über eine Ebene. Es ist ein typisches Nystagmus-Muster zu erkennen, das aus einem Wechsel aus langsamen Folge- und schnellen Rückstellphasen besteht. Die Frequenz der Rückstellphasen lag zwischen 1 und 1,5 Hz. Dieses regelmäßige „Sägezahn-Muster“ war bei allen Probanden während der visuellen und bimodalen Fahrten zu beobachten – wie zu erwarten aber nicht während der unimodal auditiven Fahrten, bei denen die Versuchspersonen auf eine schwarze Leinwand blickten. Dennoch bewegten die Probanden in der auditiven Bedingung ihre Augen erstaunlich häufig in Richtung des „imaginären Flussfelds“, wie in den Abbildungen 4.3, 4.4 und 4.5 zu sehen ist.

Die Graphen in den Abbildungen 4.4 und 4.5 stellen die räumlichen Verläufe (Vertikale gegen horizontale Position) aller langsamen („slow-phase“) Augenbewegungen während auditiver (blau), visueller (rot) und bimodaler (grün) Fahrten dar. Grundsätzlich unterschieden sich die Bewegungsspuren deutlich zwischen den Probanden. Teilnehmer VV (Abbildung 4.4 Mitte) und IT (4.5 Mitte) etwa entfernten ihren Blick nie sehr weit vom Horizont ($Y=0$). Die Folgephasen der Augenbewegungen waren bei diesen beiden Versuchspersonen zudem deutlich kürzer als bei den anderen Probanden.

Alle Teilnehmer bewegten ihre Augen während der unimodal auditiven Fahrten deutlich weniger systematisch als während der Fahrten mit visueller Referenz. Dennoch enthielten, wie auch in Abbildung 4.3 exemplarisch für Proband BL gezeigt, die Augenspuren in der auditiven Bedingung überraschend viele „Folgephasen“ – trotz fehlender visueller Referenz. Diese wurden jedoch sehr häufig von Sakkaden

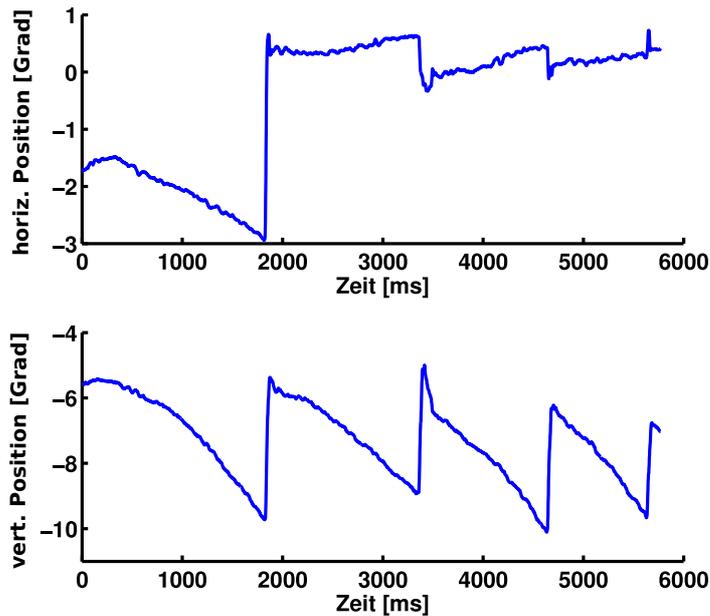


Abbildung 4.2: Horizontale (oben) und vertikale Augenpositionen (unten) eines Probanden (NL) aufgetragen gegen die Zeit während einer aktiven Fahrt mit bimodalen Geschwindigkeitsinformationen.

unterbrochen.

Um das Verhältnis von Richtung und Geschwindigkeit der langsamen Augenbewegungen zur Richtung und Geschwindigkeit des optischen Flussfelds zu illustrieren, erstellte ich Vektorfeldgraphen von den Augen- und Flussfeldbewegungsdaten. Abbildung 4.6 zeigt die Graphen für zwei Versuchspersonen (BL und NL). Jeder Vektor kennzeichnet die Startposition, die über 20 ms gemittelte Richtung sowie die Geschwindigkeit einer einzelnen „Slow-Phase“-Bewegung (blau) bzw. der Bewegung des Flussfelds an der entsprechenden Blickposition (rot). In der visuellen (Abbildung 4.6 B) und bimodalen (C) Bedingung stimmten die Richtungen der Augenbewegungen und der lokalen Flussfeldbewegung auf der Fovea recht gut überein, obwohl sich die Augen meist in eine etwas exzentrischere Richtung bewegten als das Flussfeld. Hier ist allerdings zu beachten, dass in dem Filterprozess der Vorauswertung sowohl schnelle (sakkadische) Augenbewegungen als auch Bewegungen in das „falsche“ Halbfeld der Leinwand herausgefiltert worden waren. Das heißt, alle Augenbewegungen, die vom linken Halbfeld nach rechts und vom rechten Halbfeld nach

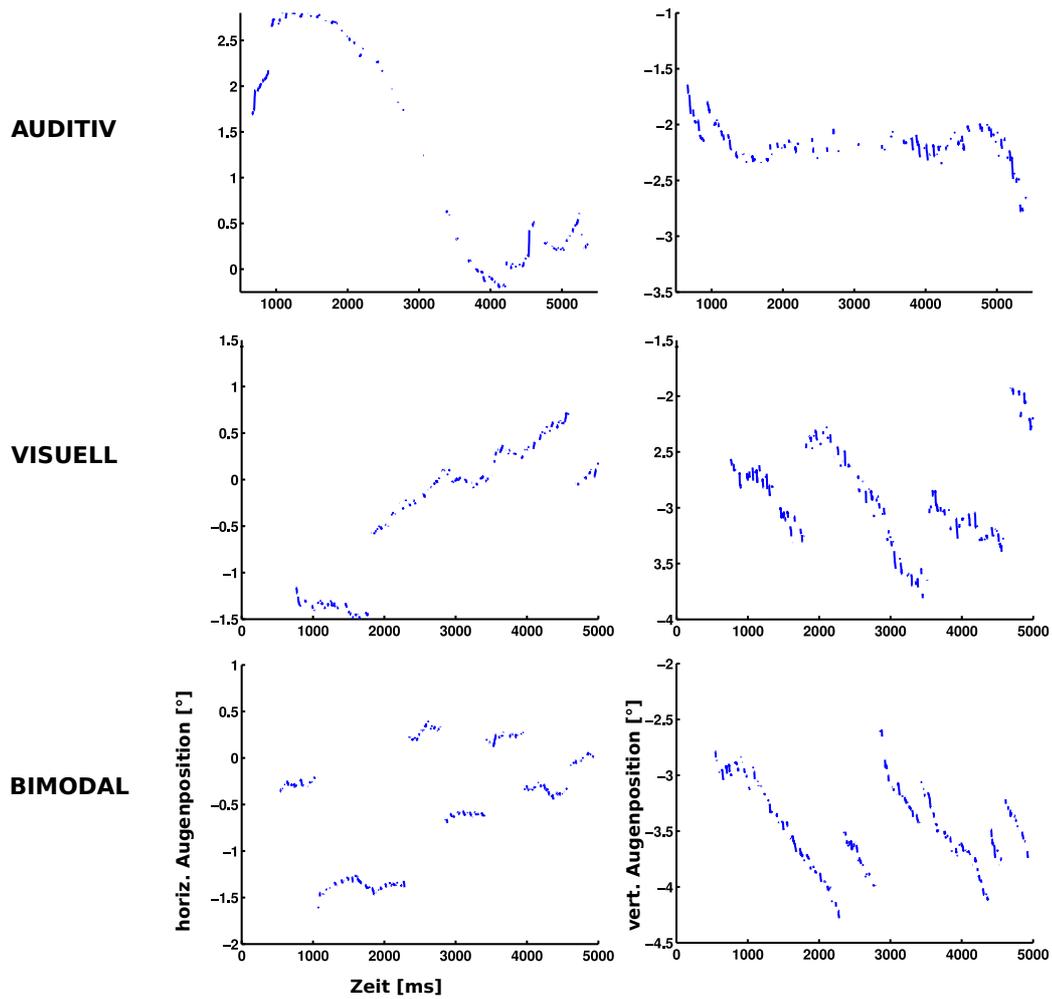


Abbildung 4.3: Horizontale (links) und vertikale Augenpositionen (rechts) jeweils während einer auditiven, visuellen und bimodalen Fahrt eines Probanden (BL) als Funktion der Zeit. Es sind nur die Augenpositionen während langsamer Folgebewegungen dargestellt. Die Daten der Rückstellphasen wurden zuvor entfernt.

links verliefen, waren zuvor entfernt worden.

Die Augengeschwindigkeit von Proband NL (Abbildung 4.6, rechts) stimmte in der visuellen und bimodalen Bedingung häufig recht gut mit Flussfeldgeschwindigkeit überein. Bei Proband BL (Abbildung 4.6, links) waren die Augen dagegen meist schneller als die Punkte an der Blickposition. Die Länge und Richtung der Augenbewegungsvektoren variierte in der auditiven Bedingung (Abbildung 4.6 A) deutlich

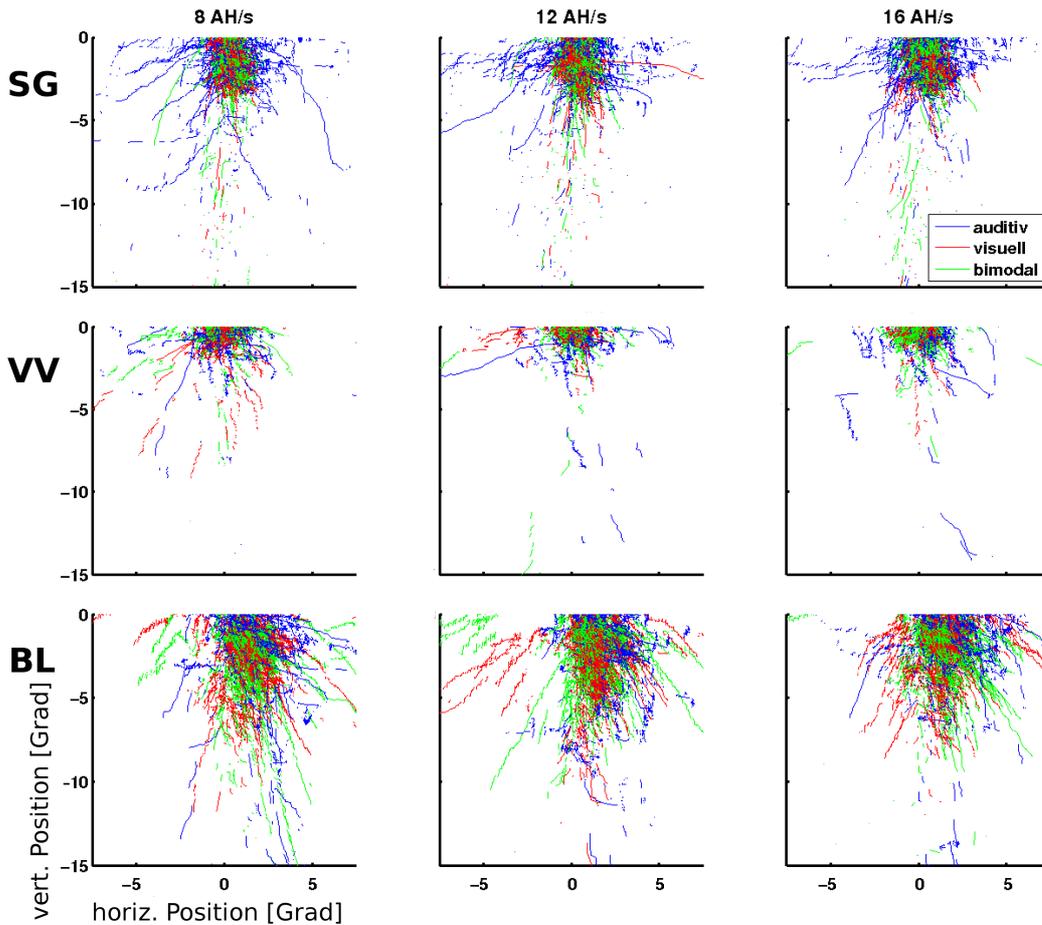


Abbildung 4.4: Vertikale und horizontale Augenpositionen der Probanden SG, VV und BL während aktiver Fahrten mit auditiven (blau), visuellen (rot) und bimodalen (grün) Geschwindigkeitsinformationen. Die Graphen zeigen die Daten der langsamen („slow phase“) Augenbewegungen während der Reproduktion von passiven Fahrten mit einer Geschwindigkeit von 8 AH/s (links), 12 AH/s (Mitte) und 16 AH/s (rechts). Der Horizont befindet sich bei $Y=0$.

stärker als in den Bedingungen mit visueller Referenz (4.6 B und C).

Um die Abweichung der Blickrichtung von der Flussfeldrichtung zu quantifizieren, berechnete ich jeweils die Winkeldifferenz zwischen den über 20 ms gemittelten Augenbewegungsrichtungen und den Richtungen der optischen Flussfeldvektoren auf der Fovea. Abbildung 4.7 zeigt die relativen Verteilungen der Winkeldifferenzen in 1° großen Bins. Die Polargraphen enthalten die Daten aller sechs Probanden

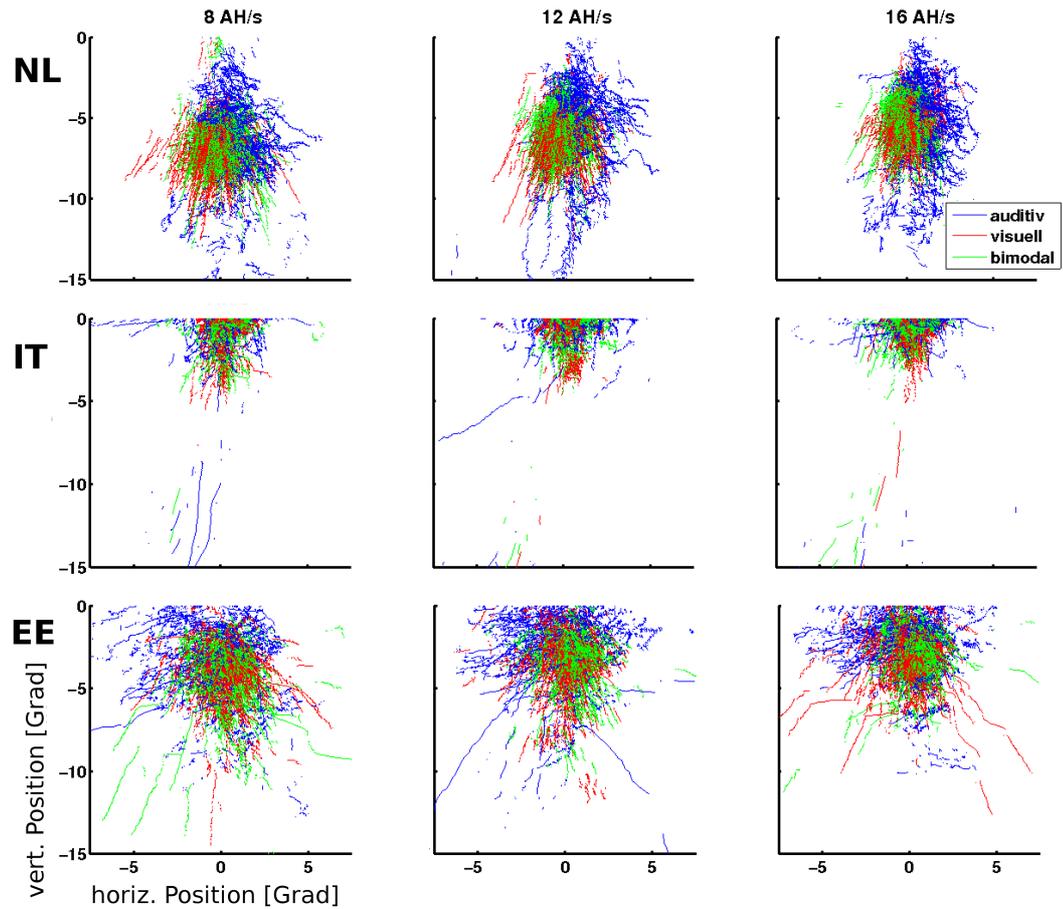


Abbildung 4.5: Vertikale und horizontale Augenpositionen der Probanden NL, IT und EE während aktiver Fahrten mit auditiven (blau), visuellen (rot) und bimodalen (grün) Geschwindigkeitsinformationen. Konventionen wie in Abbildung 4.4.

während aktiver Fahrten mit auditiven (links), visuellen (Mitte) und bimodalen (rechts) Geschwindigkeitsinformationen. Weil die Geschwindigkeiten des Flussfelds in positive und negative horizontale Richtung gleichermaßen zunahm, wurde die Winkeldifferenz jeweils aus dem Betrag der horizontalen Geschwindigkeit berechnet. Werte zwischen 0° und 90° entsprechen daher Augenbewegungen, die in eine exzentrischere Richtung verliefen als das Flussfeld an der entsprechenden Blickposition. Werte zwischen 270° und 360° entsprechen Augenbewegungen die in eine weniger exzentrische Richtung verliefen als die Punkte. Zwischen 90° und 270° existieren

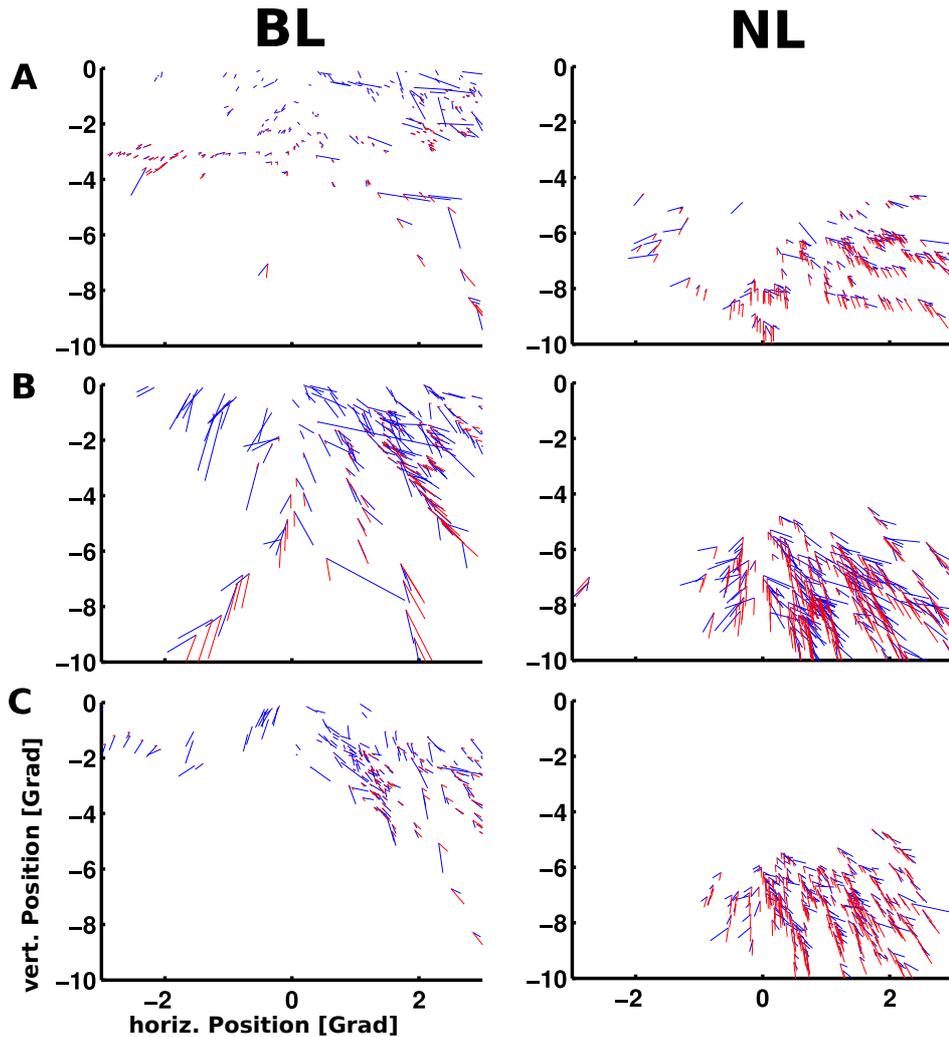


Abbildung 4.6: Vektorfelder der Augenbewegungen von zwei Probanden (BL und NL) sowie der Flussfeldbewegungen auf der Fovea während aktiver Fahrten mit auditiven (A), visuellen (B) und bimodalen (C) Bewegungsinformationen und einer Fahrtgeschwindigkeit von 8 AH/s. Die „Slow-Phase“-Bewegungen der Augen sind in Blau dargestellt. Jede individuelle Linie zeigt die Startposition und die über 20 ms gemittelte Richtung sowie Geschwindigkeit einer einzelnen „Slow-Phase“-Bewegung an. Die Vektoren des optischen Flussfelds sind in Rot dargestellt. Jeder Vektor repräsentiert die lokale Geschwindigkeit und Richtung des optischen Flussfelds an den jeweiligen Augenpositionen zu Beginn der Bewegung. Es sind jeweils 400 Augenbewegungen aufgetragen. Während unimodal auditiver Stimulation war kein optisches Flussfeld vorhanden. Die roten Vektoren in (A) stellen daher die „imaginäre Flussfeldbewegung“ an den jeweiligen Blickpositionen dar. Der Horizont liegt bei $Y=0$.

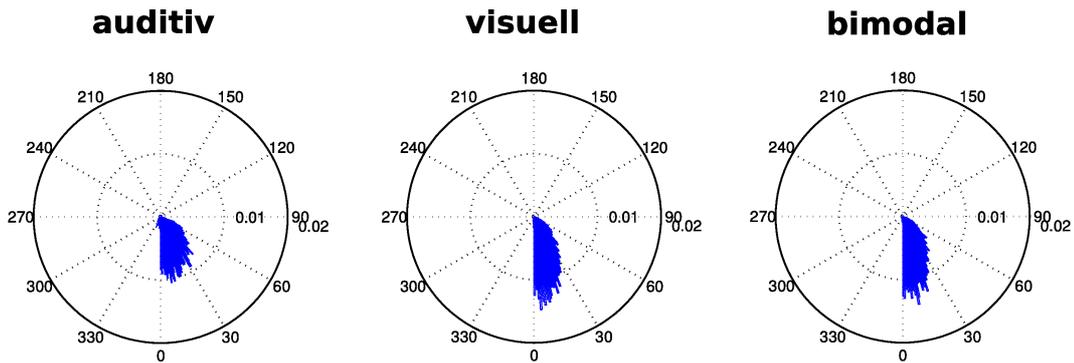


Abbildung 4.7: Relative Verteilung der Winkeldifferenzen zwischen der Richtung der „Slow-Phase“-Augenbewegung und der Punktbewegungsrichtung an dem Ort der Blickposition (in 1° großen Bins). Die Graphen enthalten die Daten aller Probanden in aktiven Fahrten mit auditiven (links), visuellen (Mitte) und bimodalen Geschwindigkeitsinformationen (rechts). Da die Geschwindigkeiten des Flussfelds in positive und negative horizontale Richtung gleichermaßen zunahmen, wurde zur Berechnung der Winkeldifferenz jeweils der Betrag der horizontalen Geschwindigkeit herangezogen. Werte zwischen 0 und 90° entsprechen daher Augenbewegungen, die in eine exzentrischere Richtung verliefen als das Flussfeld auf der Fovea. Werte zwischen 270 und 360° entsprechen Augenbewegungen die in eine weniger exzentrische Richtung verliefen als die Punkte. Zwischen 90 und 270° existieren keine Werte, da Augenbewegungen in diese Richtungen zu Beginn der Auswertung herausgefiltert wurden. In der auditiven Bedingung wurde die Winkeldifferenz zwischen den Vektoren der „imaginären Flussfeldbewegung“ und der Augenbewegungen berechnet.

keine Werte, da Augenbewegungen in diese Richtungen (in positive vertikale Richtung, d.h., von unten nach oben) in der Vorauswertung herausgefiltert worden waren. Zudem waren alle Augenbewegungen, die vom linken Halbfeld nach rechts und vom rechten Halbfeld nach links verliefen, zuvor entfernt worden.

Die Richtungen der Augenbewegungsvektoren wichen in der auditiven Bedingung im Median um $24,7^\circ$ von den Richtungen der Flussfeldvektoren ab, in der visuellen Bedingung um $19,7^\circ$ und in der bimodalen Bedingung um $19,9^\circ$. In der auditiven Bedingung kann nicht im eigentlichen Sinne von „Winkeldifferenz“ gesprochen werden, da kein Flussfeld vorhanden war. Zur Berechnung wurden daher die Vektoren der „imaginären Flussfeldbewegung“ herangezogen. Die Winkeldifferenzen unterschieden sich signifikant zwischen der auditiven und der visuellen Bedingung (T-Test, $p < 0,001$), zwischen der auditiven und der bimodalen Bedingung (T-Test,

$p < 0,001$) sowie zwischen der visuellen und der bimodalen Bedingung (T-Test, $p < 0,05$). In der auditiven Bedingung verliefen 91,5% der Augenfolgebewegungen in eine exzentrischere Richtung, d.h., in horizontaler Richtung weiter vom Zentrum weg als die entsprechenden Flussfeldvektoren, in der visuellen Bedingung 97,0% und in der bimodalen Bedingung 97,1%. Die Winkeldifferenzen unterschieden sich nicht signifikant zwischen den passiven Fahrten und den bimodalen aktiven Fahrten (Daten nicht gezeigt, T-Test $p > 0,05$).

Abbildung 4.8 stellt die Verteilung der Blickpositionen sowie die mittlere Augenposition für alle passiven Fahrten mit einer Fahrtgeschwindigkeit von 8 AH/s eines Probanden (NL) auf der Leinwand dar. Es sind die Augenpositionen aller passiven Fahrten mit einer Fahrtgeschwindigkeit von 8 AH/s dargestellt. Die relative Häufigkeit einer Blickposition pro $0,5 \times 0,5^\circ$ großem Bin ist farbkodiert. Bei dieser Versuchsperson liegt die mittlere Augenposition (schwarze Ellipse) etwa 6° unterhalb des Horizonts ($Y = 0^\circ$). Wie bei der Versuchsperson NL (Abbildung 4.8) beschränkte sich sowohl während der aktiven als auch der passiven Fahrten die Blickrichtung der Probanden auf einen kleinen Bereich von etwa $10 \times 10^\circ$ der Leinwand.

Um herauszufinden, in welchem Ausmaß die Probanden versuchten, die Punkte der simulierten Ebene während der langsamen Augenbewegungsphase in der Fovea zu halten, wurde das Verhältnis zwischen der Augengeschwindigkeit der Probanden und der lokalen Geschwindigkeit des optischen Flussfelds bestimmt. Dazu wurde die Komponente des Augengeschwindigkeitsvektors, die in Richtung des optischen Flusses verlief, mit dem Geschwindigkeitsvektor des optischen Flussfelds verglichen. Die so berechneten „Gains“ unterschieden sich zwischen den Probanden zum Teil erheblich. Ihr Median reichte von weniger als 1 (Proband NL) bis knapp 200 (Proband VV). Außer bei Proband NL bewegten sich die Augen aller Teilnehmer deutlich schneller als die Punkte an der entsprechenden Blickposition. Diese hohen Gains resultierten unter anderem daraus, dass die betreffenden Probanden ihren Blick häufig nur knapp unter den Horizont richteten, wo die Punkte der Ebene sich extrem langsam bewegten.

Die medianen Gains sind für alle Probanden in Abbildung 4.9 dargestellt. Abbildung 4.9 A zeigt die medianen Gains der langsamen Augenbewegungen während

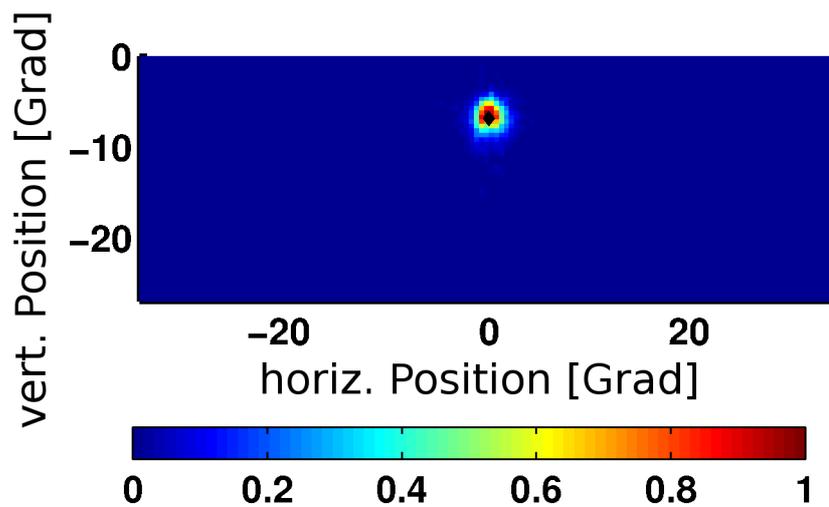


Abbildung 4.8: Verteilung der Augenpositionen eines Probanden (NL) auf der Leinwand. Es sind die Augenpositionen aller passiven Fahrten mit einer Fahrtgeschwindigkeit von 8 AH/s dargestellt ($n=80$). Die normalisierte Häufigkeit einer Blickposition pro $0,5 \times 0,5^\circ$ großem Bin ist farbkodiert. Der Horizont liegt bei $Y=0$. Die schwarze Ellipse markiert die mittlere Augenposition.

der aktiven unimodal auditiven (schwarz), unimodal visuellen (grau) sowie bimodalen (weiß) Fahrten. Insgesamt nahm in der unimodal auditiven Bedingung der Gain mit zunehmender Fahrtgeschwindigkeit leicht, aber nicht signifikant (T-Test, $p > 0.05$), ab (Abbildung 4.9 A). Allerdings kann hier nicht im eigentlichen Sinne von „Gain“ gesprochen werden, da die Probanden während dieser Fahrten auf eine schwarze Leinwand blickten – also kein Flussfeld auf ihre Retina projiziert wurde. In der visuellen und bimodalen Bedingung ist kein Zusammenhang zwischen Fahrtgeschwindigkeit und Gain zu erkennen (T-Test, $p > 0.05$).

Abbildung 4.9 B stellt die medianen Gains der langsamen Augenbewegungen während der passiven (schwarz) und aktiven (weiß) bimodalen Fahrten dar. In der Gruppenanalyse nahm der Gain der passiven Fahrten mit zunehmender Fahrtgeschwindigkeit leicht, aber nicht signifikant (T-Test, $p > 0.05$), ab (Abbildung 4.9 B). In den Trials mit simulierten Fahrtgeschwindigkeiten von 8 und 12 AH/s war der Gain während der passiven Fahrten etwas höher als während der aktiven Fahrten. Dieser Unterschied ist jedoch ebenfalls nicht signifikant (T-Test, $p > 0.05$).

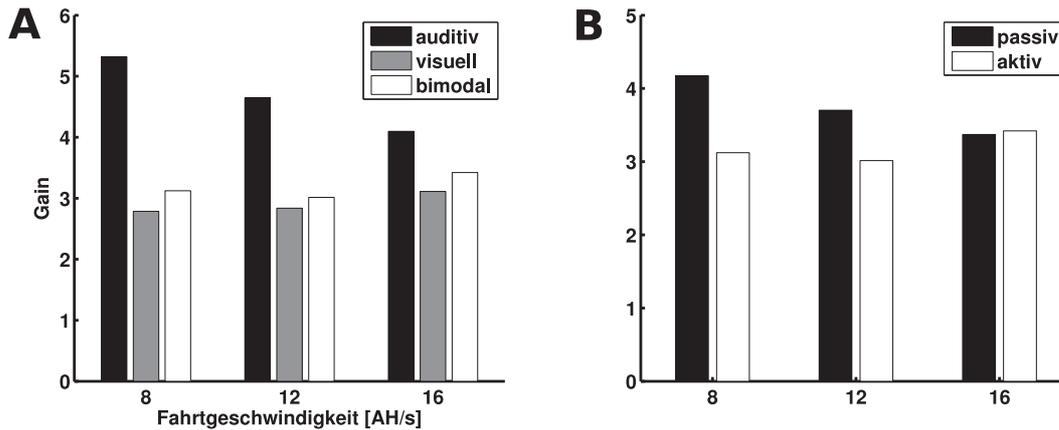


Abbildung 4.9: Gruppendaten der medianen Gains der langsamen Augenbewegungen aller sechs Probanden. Der Gain entspricht dem Verhältnis zwischen der Komponente der Augengeschwindigkeit, die in die Richtung des optischen Flussvektors verlief, und der Geschwindigkeit des optischen Flussvektors. Auf der X-Achse sind die Geschwindigkeiten der zu reproduzierenden passiven Fahrten aufgetragen. In A sind die Gains der aktiven Fahrten aller drei Bedingungen dargestellt, in B diejenigen der aktiven und passiven Fahrten der bimodalen Bedingungen. Die Unterschiede zwischen den Gains sind alle nicht signifikant (T-Test, $p > 0.05$).

Wie in Abbildung 4.10 exemplarisch an den Daten eines Probanden (NL) zu sehen ist, hing der Gain stark mit der Flussfeldgeschwindigkeit auf der Fovea zusammen. Je niedriger der Betrag der horizontalen (4.10 A) und vertikalen (4.10 B) Flussfeldgeschwindigkeit an der Blickposition war, desto höher war der Gain. Um auszuschließen, dass dieser Zusammenhang dadurch entstand, dass die Probanden ihre Augen im Durchschnitt immer gleich schnell bewegten – unabhängig von der zu Grunde liegenden Flussfeldgeschwindigkeit – überprüfte ich, ob die Augen- mit der Flussfeldgeschwindigkeit korrelierte. Die Regressionsdaten für alle Probanden sind in Abbildung 4.11 dargestellt. In allen Bedingungen korrelierte die Augengeschwindigkeit positiv mit der Flussfeldgeschwindigkeit auf der Fovea. Dieser Zusammenhang bestand auch in der auditiven Bedingung, obwohl hier kein visuelles Flussfeld vorhanden war. Die Steigung der Regressionsgerade war in der auditiven Bedingung mit $a = 0,168$ am kleinsten und in der unimodal visuellen Bedingung mit $a = 0,487$ am größten. In der auditiven Bedingung lag der Schnittpunkt der Regressionsgerade mit der Diagonale bei $6,323^\circ/s$, d.h., an dieser

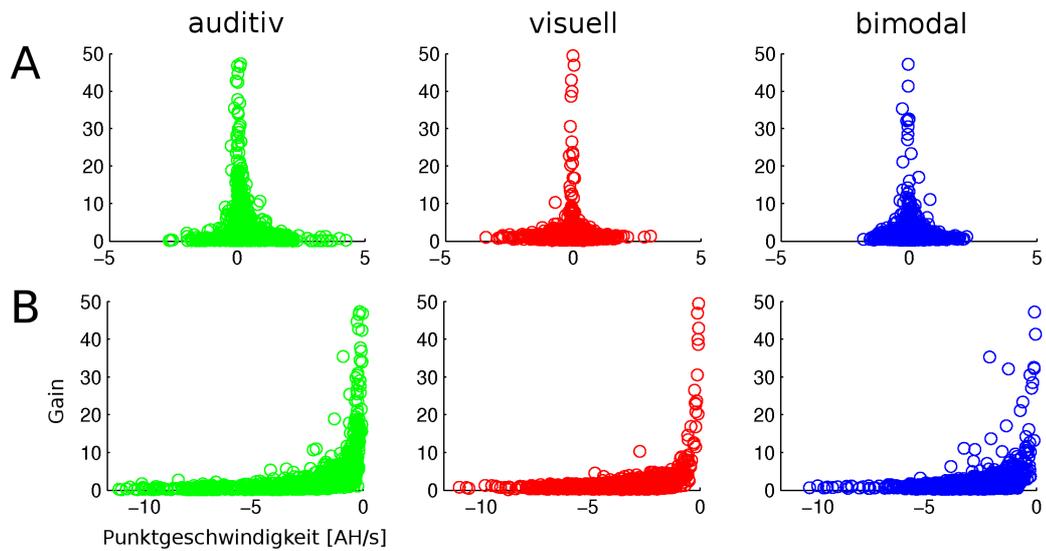


Abbildung 4.10: Gain in Abhängigkeit von der horizontalen (A) und vertikalen (B) Punktgeschwindigkeit auf der Fovea während aktiver Fahrten mit auditiven (links), visuellen (Mitte) und bimodalen (rechts) Geschwindigkeitsinformationen. Es sind die Gains der Augenfolgebewegungen eines Probanden (NL) dargestellt.

Stelle entsprach die Augengeschwindigkeit der Flussfeldgeschwindigkeit. Bei höheren Flussfeldgeschwindigkeiten war die Augengeschwindigkeit geringer. In der visuellen Bedingung lag der Schnittpunkt bei $7,204^\circ/\text{s}$ und in der bimodalen Bedingung bei $6,302^\circ/\text{s}$.

Außerdem überprüfte ich, ob die Probanden eine bestimmte Flussfeldgeschwindigkeit bevorzugten – ihren Blick also immer auf eine Stelle der Leinwand richteten, an der die Punkte der Ebene eine gewisse Geschwindigkeit besaßen. Wäre dies der Fall, müsste die vertikale Blickposition positiv mit der simulierten Fahrtgeschwindigkeit korrelieren (bei schnelleren Fahrten näher am Horizont liegen) und die Beträge der horizontalen Blickpositionen negativ mit der Fahrtgeschwindigkeit korrelieren (bei schnellen Fahrten zentraler liegen). Die Geschwindigkeit des Flussfelds an der jeweiligen Blickposition (im Folgenden als „bevorzugte Punktgeschwindigkeit“ bezeichnet) dürfte in dem Fall nicht mit der Fahrtgeschwindigkeit korrelieren.

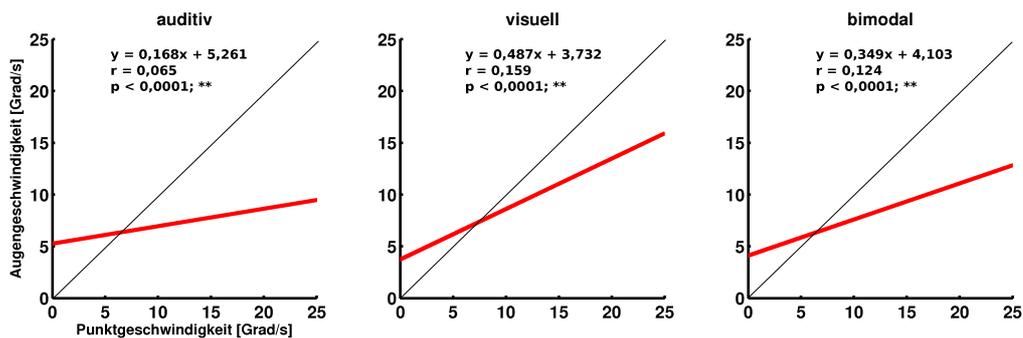


Abbildung 4.11: Augengeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Punktgeschwindigkeit auf der Fovea während aktiver Fahrten mit auditiven (links), visuellen (Mitte) und bimodalen (rechts) Geschwindigkeitsinformationen. Die roten Linien stellen die Regressionsgeraden durch die Daten aller Augenfolgebewegungen aller Versuchspersonen dar, die schwarzen Linien sind die Diagonalen.

Abbildung 4.12 zeigt exemplarisch für alle aktiven Fahrten eines Probanden (EE) die Zusammenhänge zwischen der Augengeschwindigkeit und der simulierten Fahrtgeschwindigkeit (A), der bevorzugten Punktgeschwindigkeit und der simulierten Fahrtgeschwindigkeit (B), sowie zwischen der horizontalen (C) bzw. der vertikalen Augenposition (D) und der Fahrtgeschwindigkeit. Jeder schwarze Punkt kennzeichnet einen Messpunkt, die roten Linien stellen die Regressionsgeraden dar. In Abbildung 4.13 sind die Regressionsgeraden für die Messdaten aller Probanden dargestellt. In der unimodal auditiven Bedingung kann nicht im eigentlichen Sinne von „Punktgeschwindigkeit“ gesprochen werden, da die Versuchspersonen einen schwarzen Bildschirm sahen. Dennoch wurde untersucht, ob auch in der auditiven Bedingung die Blickposition von der Fahrtgeschwindigkeit abhing und die Probanden eine bestimmte „imaginäre Punktgeschwindigkeit“ bevorzugten. Tatsächlich korrelierte in allen Bedingungen – auch in der unimodal auditiven – die vertikale Augenposition positiv mit der simulierten Fahrtgeschwindigkeit ($p < 0,0001$, Abbildung 4.13 D), d.h., die mittlere Blickposition wanderte mit zunehmender Fahrtgeschwindigkeit in Richtung des Horizonts. Mit $r = 0,120$ war die höchste Korrelation in der bimodalen Bedingung zu beobachten, mit $r = 0,031$ die niedrigste in der auditiven. Deutlich weniger, aber dennoch signifikant ($p < 0,0001$) korrelierte der Betrag der horizontalen Augenposition mit

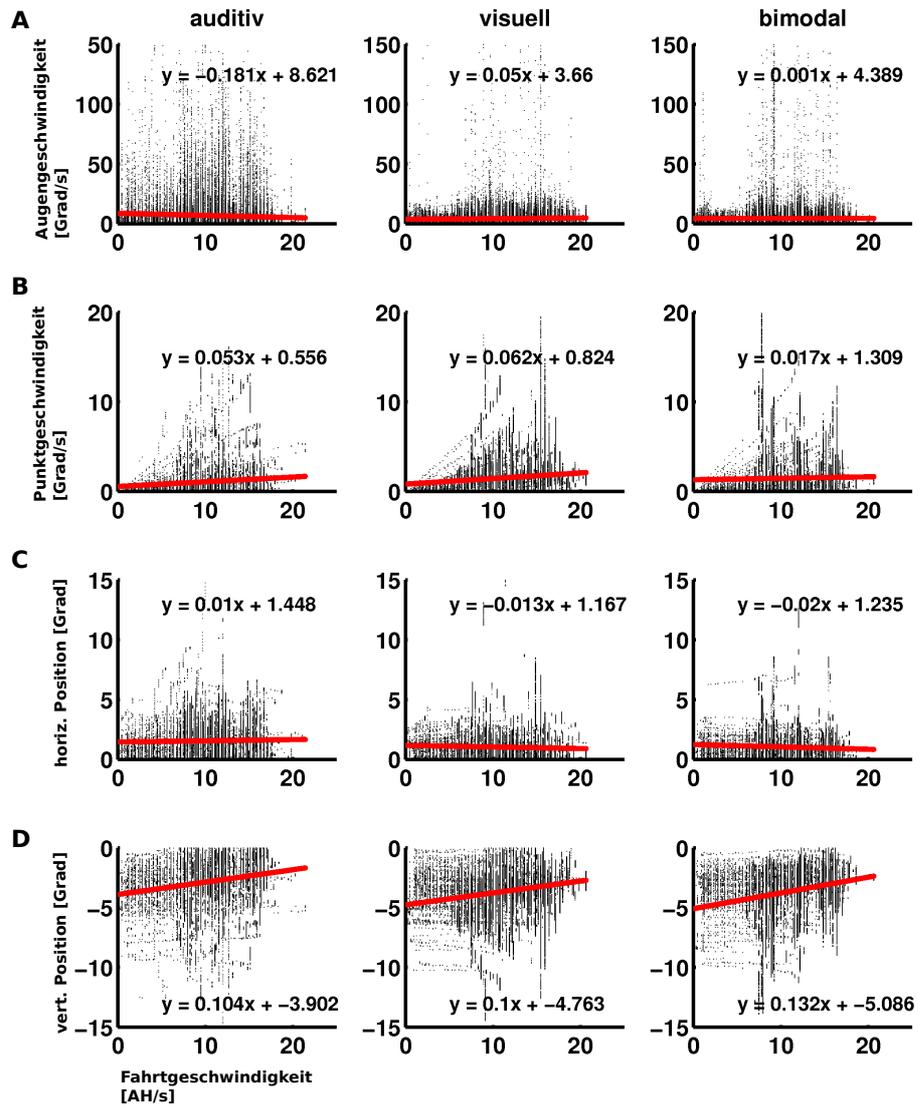


Abbildung 4.12: Korrelation der Augengeschwindigkeit (A), der Punktgeschwindigkeit auf der Fovea (B) sowie der horizontalen (C) und vertikalen Augenposition (D) eines Probanden (EE) mit der simulierten Fahrtgeschwindigkeit. Da die Geschwindigkeit des Flussfelds in positive und negative horizontale Richtung gleichermaßen zunahm, wurde der Betrag der horizontalen Position aufgetragen. Jeder schwarze Punkt stellt einen Messwert während einer langsamen Augenbewegung dar. Es sind die Daten aller aktiven Fahrten (pro Bedingung: n=80) dargestellt. Die roten Linien sind die Regressionsgeraden.

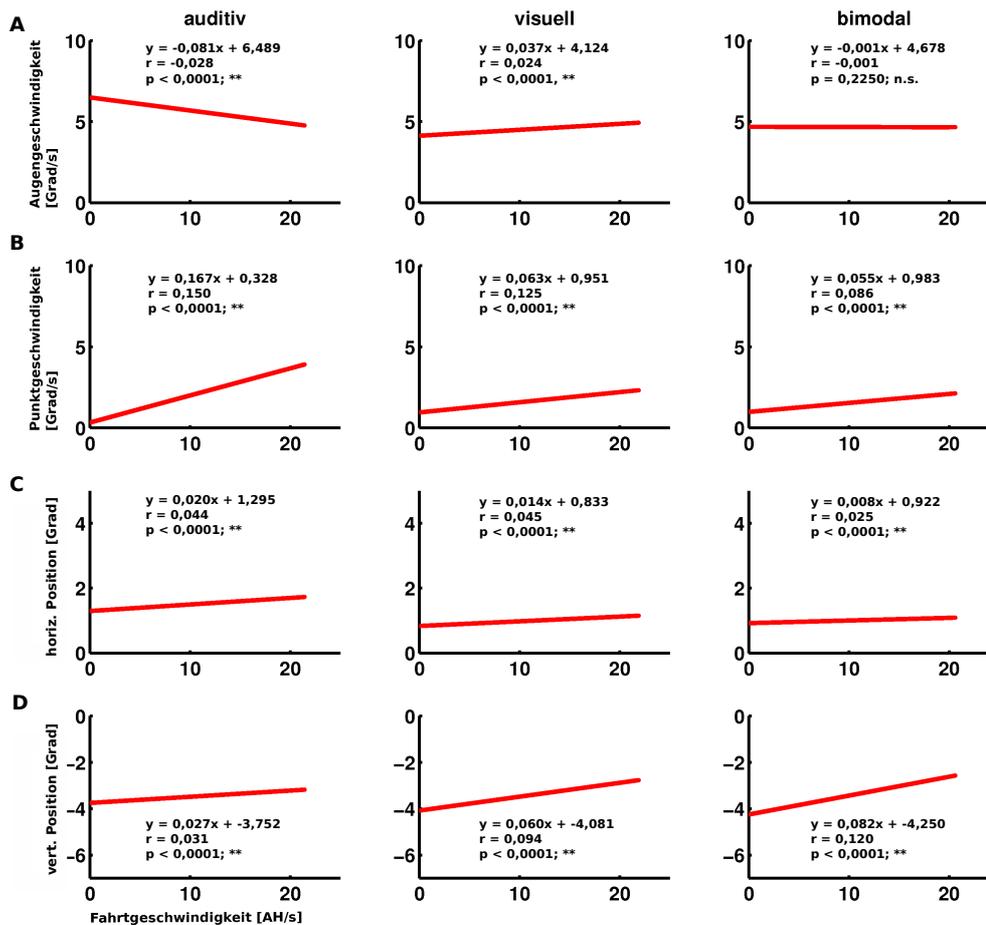


Abbildung 4.13: Korrelation der Augengeschwindigkeit (A), der Punktgeschwindigkeit auf der Fovea (B) sowie der horizontalen (C) und vertikalen Augenposition (D) aller sechs Probanden mit der simulierten Fahrtgeschwindigkeit. Da die Geschwindigkeit des Flussfelds in positive und negative horizontale Richtung gleichermaßen zunahm, wurde der Betrag der horizontalen Position aufgetragen. Die roten Linien stellen die Regressionsgeraden durch die Messdaten aller aktiven Fahrten dar.

der Fahrtgeschwindigkeit, und zwar mit $r = 0,044$ am höchsten in der unimodal auditiven Bedingung und mit $r = 0,025$ am wenigsten in der bimodalen Bedingung (Abbildung 4.13 C). Hier ist zu beachten, dass die Werte positiv korrelierten, d.h., die Blickposition bei höheren Fahrtgeschwindigkeiten exzentrischer war und damit die bevorzugte Punktgeschwindigkeit noch höher. Die Punktgeschwindigkeit

auf der Fovea korrelierte in allen drei Bedingungen mit der Fahrtgeschwindigkeit ($p < 0,0001$), und zwar mit $r = 0,150$ am höchsten in der auditiven und mit $r = 0,086$ am wenigsten in der bimodalen Bedingung (Abbildung 4.13 B). In der unimodal auditiven Bedingung korrelierte die Augengeschwindigkeit negativ mit der simulierten Fahrtgeschwindigkeit ($p < 0,0001$, $r = -0,028$), während sie in der unimodal visuellen Bedingung positiv mit der Fahrtgeschwindigkeit korrelierte ($p < 0,0001$, $r = 0,024$). In der bimodalen Bedingung korrelierte die Augengeschwindigkeit hingegen nicht mit der simulierten Fahrtgeschwindigkeit ($p > 0,005$, $r = -0,001$).

4.4 Diskussion

In dieser Studie hatten die Probanden die Aufgabe, die Distanz einer simulierten Vorwärtsbewegung mit Hilfe eines Joysticks zu reproduzieren. Während der Reproduktionsphase standen ihnen entweder bimodale, unimodal auditive oder unimodal visuelle Geschwindigkeitsinformationen zur Verfügung. Das Ziel dieses Experiments war es, herauszufinden, wie die Probanden ihre Augen bewegten, während sie über die simulierte Ebene fuhren. Unterschied sich das Augenbewegungsmuster zwischen den passiven und aktiven Fahrten? In wie weit beeinflusste die zur Verfügung stehende Geschwindigkeitsinformation (visuell oder bimodal) die Augenbewegungen, und wohin blickten die Probanden, wenn sie während der aktiven Fahrt ausschließlich einen geschwindigkeitsmodulierten Ton hörten, aber nichts sahen?

Allgemein war zu beobachten, dass die Versuchspersonen während der Fahrten mit visueller Referenz ihre Augen in einem Muster aus alternierenden langsamen Folge- und schnellen Rückstellphasen bewegten, das einem optokinetischen Nystagmus (OKN) ähnelte (Abbildung 4.2). Eine vergleichbare Beobachtung machten Lappe et al. (1998) bei Experimenten mit Rhesusaffen. Die Tiere saßen vor einem Monitor und wurden passiv über eine simulierte Ebene bewegt. Die Autoren analysierten anschließend die Augenbewegungen der Makaken. Wie meine Probanden hatten auch die Makaken keine Instruktionen erhalten, wie sie ihre Augen bewegen sollten. Lappe et al. vermuteten daher, dass die Tiere keine intentional ge-

steuerten Folgebewegungen („attentive smooth pursuit“) ausführten. Bei dieser Art von Augenbewegungen wechseln sich die Rückstellphasen sehr unregelmäßig mit langen oder kurzen Folgephasen ab. Die Dauer der langsamen Folgephasen und der regelmäßige Wechsel zwischen Folge- und Rückstellphasen ähnelten bei Lappe et al. dagegen eher einem OKN. Da sich auch bei meinen Probanden die Folge- und Rückstellphasen abwechselten, ist anzunehmen, dass es sich um OKN-ähnliche Augenbewegungen handelte, die durch den optischen Fluss auf der Retina ausgelöst wurden.

Jedoch begründeten Lappe et al. (1998) eine Beteiligung des optokinetischen Systems auch mit einer Beobachtung, die ich bei meinen Probanden nicht machte: Die Augenbewegungsrichtungen der Makaken von Lappe et al. wichen zwar ebenso systematisch wie bei meinen Probanden von der Richtung des optischen Flussfelds auf der Fovea ab, jedoch entgegengesetzt. Bei Lappe et al. verliefen die Augenbewegungen in eine weniger exzentrische Richtung als die Flussfeldvektoren auf der Fovea, d.h., stärker in Richtung der globalen Gesamtbewegung der Ebene. Die Autoren schlossen daraus, dass die umgebenden Bewegungsvektoren integriert wurden, ein Prozess, der typisch für das optokinetische System sei. Bei meinen Probanden verliefen die langsamen Augenbewegungen jedoch in eine exzentrischere Richtung als die lokalen Flussfeldvektoren und damit nicht in Richtung der globalen Stimulusbewegung (Abbildung 4.7). Der Unterschied könnte darauf zurückgehen, dass meine Versuchspersonen, im Gegensatz zu den Makaken von Lappe et al., eine Aufgabe verfolgten, und zwar die Distanz einer passiven Eigenbewegung aktiv zu reproduzieren. Möglicherweise basieren die exzentrischer verlaufenden Augenbewegungen auf einer Strategie, die Geschwindigkeit des Flussfelds abzuschätzen.

Meine Probanden bewegten ihre Augen während der unimodal auditiven Fahrten erstaunlich häufig in Richtung des „imaginären optischen Flusses“ (Abbildung 4.4 und 4.5). Dennoch war kein regelmäßiges Nystagmus-Muster zu beobachten. Es ist daher anzunehmen, dass weder ein geschwindigkeitsmodulierter Ton allein OKN-ähnliche Augenbewegungen auslösen kann noch ein optokinetischer Nachnystagmus (OKAN für englisch: *optokinetic after-nystagmus*) stattfand. Ein OKAN kann auftreten, wenn nach langer optokinetischer Stimulation vollständige Dunkelheit

herrscht (Fletcher et al., 1990). Ob OKAN überhaupt durch radialen optischen Fluss ausgelöst werden kann, ist bislang noch nicht eindeutig geklärt. Denn mit einer veränderten Blickposition des Betrachters verändert sich bei solch einem Stimulus auch die Geschwindigkeit des optischen Flusses auf der Retina, und nach Cohen et al. (1977) muss der optokinetische Stimulus eine konstante Geschwindigkeit haben, damit ein Nachnystagmus entsteht. Außerdem könnte in meinem Experiment die optokinetische Stimulation durch die passive Fahrt mit vier Sekunden nicht lange genug gedauert haben, um einen OKAN auszulösen. Denn der OKAN-Mechanismus wird erst nach einer fünf- bis zehneckündigen Stimulation „aufgeladen“ (Cohen et al., 1977). Lappe et al. (1998) fanden bei Makaken ebenfalls keine eindeutigen Anzeichen für OKAN nach Stimulation mit radialem optischen Fluss.

Die „Folgebewegungen“ der Augen während der unimodal auditiven Fahrten könnten darauf zurückzuführen sein, dass sich die Probanden die Ebene aus der passiven Fahrt vorstellten und ihren Blick in Richtung des „imaginären“ Flussfelds bewegten. Diese Blickbewegungen waren allerdings keine glatten Augenfolgebewegungen, da sie immer wieder von Sakkaden unterbrochen wurden. Hebb (1968) postulierte, dass, falls die bildliche Vorstellung tatsächlich der visuellen Wahrnehmung ähnelte, sie auch auf die Augenbewegungen wirke. Wenn also das mentale Betrachten einer Szene dem visuellen Betrachten ähnelt, müssten sich nach Hebb (1968) auch die Augenbewegungsmuster ähneln. In der Tat konnten de'Sperati und Santandrea (2005) zeigen, dass Probanden glatte Augenfolgebewegungen („Smooth Pursuit“) bis zu 17 s lang fortführen können, wenn der visuelle Stimulus ausgeblendet wird. Zwar wurden diese pursuitartigen Augenbewegungen deutlich häufiger von Sakkaden unterbrochen als die Folgebewegungen mit visueller Referenz, aber dennoch war die mentale Extrapolation der Stimulusbewegung sehr exakt. Möglicherweise beruheten die „Augenfolgebewegungen“ meiner Probanden während der auditiven Fahrten ebenfalls auf der bildlichen Vorstellung der Ebene.

Laut Warren et al. (1988) ist es nicht notwendig, auf den Expansionsfokus zu blicken, um die Eigenbewegungsrichtung zu bestimmen. Dennoch kann sie leichter ermittelt werden, wenn sich der Expansionsfokus in der Nähe der Fovea befindet (Warren und Kurtz, 1992). Tatsächlich bemerkten Mourant et al. (1969), dass Au-

tofahrer dazu tendieren, ihren Blick auf den Expansionsfokus zu richten. Bei meinen Probanden lag die mittlere Augenposition $0,27^\circ$ rechts und $2,56^\circ$ unterhalb des Expansionsfokus. Da die Fovea einen Gesamtdurchmesser von etwa $5,2^\circ$ hat, und die Foveola innerhalb der Fovea ca. 1° ausmacht (Wandell, 1995), befand sich der Expansionsfokus des optischen Flussfelds häufig im Randbereich der Fovea. Weil im Expansionsfokus keine Flussfeldbewegung stattfindet, könnte es von Nachteil sein, seinen Blick direkt darauf zu richten, wenn man seine Fahrtgeschwindigkeit bemessen möchte. Da meine Probanden die gefahrene Distanz durch Abschätzen der Fahrtgeschwindigkeit und Fahrtdauer bestimmten (siehe Kapitel 3), war es möglicherweise Teil ihrer Strategie, ihre Augen nicht direkt auf den Expansionsfokus zu richten.

Mourant et al. (1969) bemerkten, dass die mittlere Blickposition ihrer Probanden während des Autofahrens von der Aufgabe oder dem Ziel des Fahrers abhing. Sollten sich die Teilnehmer etwa die Umgebung merken, blickten sie wesentlich häufiger in exzentrische Richtungen. Sollten sie dagegen nur geradeaus fahren, blieb ihr Blick meist nah am Expansionsfokus. Auch Lich (2011) beobachtete, dass sich die Blickpositionen von Probanden, die eine visuell simulierte Fahrt durch eine Punktwolke wahrnahmen, deutlich unterschieden, je nachdem welche Aufgabe die Versuchspersonen verfolgten.

Ich untersuchte zudem, ob die Probanden eine bestimmte Flussfeldgeschwindigkeit bevorzugten, um die Distanz und Geschwindigkeit der Eigenbewegung abzuschätzen. Wäre dies der Fall gewesen, hätten die Augenpositionen der Versuchspersonen bei langsamen Fahrten exzentrischer sein müssen als bei schnelleren Fahrten. Außerdem hätte die Geschwindigkeit des Flussfelds an der Blickposition immer gleich sein müssen – also unabhängig von der simulierten Fahrtgeschwindigkeit. In der Tat korrelierte die vertikale Augenposition positiv mit der Fahrtgeschwindigkeit (Abbildung 4.13 D). D.h., je schneller die Probanden fuhren, desto näher lag ihr Blick am Horizont. Entgegen den Erwartungen korrelierte der Betrag der horizontalen Augenposition in der Gruppenanalyse nicht negativ mit der Fahrtgeschwindigkeit sondern sogar leicht positiv (Abbildung 4.13 C). Die Blickposition war demnach bei höheren Fahrtgeschwindigkeiten exzentrischer und damit die Flussfeldgeschwindigkeit noch höher. Bei Fahrten mit einer simulierten Geschwindigkeit von 8 AH/s bevorzugten

die Probanden eine Flussfeldgeschwindigkeit von ca. 1° pro Sekunde, während sie bei Bewegungen mit einer Geschwindigkeit von 16 AH/s eine Flussfeldgeschwindigkeit von etwa 2° pro Sekunde bevorzugten. Die Probanden kompensierten die höhere Flussfeldgeschwindigkeit also nicht vollständig durch Verschieben der mittleren Blickposition. Diese Kompensation gelang ihnen jedoch in der bimodalen Bedingung etwas besser als in der unimodalen. Möglicherweise half ihnen die auditive Geschwindigkeitsinformation dabei, die veränderte Flussfeldgeschwindigkeit durch eine Verschiebung der Augenposition auszugleichen.

Interessanterweise war in der unimodal auditiven Bedingung das gleiche Muster zu erkennen wie in der visuellen und bimodalen Bedingung, obwohl die Probanden gar kein visuelles Flussfeld sahen. Trotz einer vollkommen schwarzen Leinwand hing die Blickposition auch hier von der simulierten Fahrtgeschwindigkeit ab. Eventuell stellten sich die Teilnehmer in der auditiven Bedingung die Ebene der passiven Fahrt vor und positionierten ihre Augen nach einer ähnlichen Strategie wie in den Durchgängen mit visueller Referenz. In der auditiven Bedingung glichen die Probanden die höhere „imaginäre Flussfeldgeschwindigkeit“ während schneller Fahrten jedoch nicht so stark durch eine zentralere Blickposition aus wie in der visuellen und bimodalen Bedingung. Außerdem war die mittlere horizontale Augenposition bei hohen Fahrtgeschwindigkeiten noch exzentrischer als in den anderen Modalitäten. Deshalb war auch die Korrelation zwischen „bevorzugter Punktgeschwindigkeit“ und Fahrtgeschwindigkeit deutlich höher als in der visuellen und bimodalen Bedingung.

Um die Geschwindigkeit der Augenfolgebewegungen mit der Flussfeldgeschwindigkeit an der Blickposition zu vergleichen, berechnete ich analog zu Lappe et al. (1998) das Verhältnis zwischen der Komponente der Augengeschwindigkeit, die in Richtung des optischen Flusses auf der Fovea verlief, und der Flussfeldgeschwindigkeit auf der Fovea. Dieser als „Gain“ bezeichnete Quotient unterschied sich stark zwischen den individuellen Probanden. Ein Proband (NL) verfolgte mit seinem Blick sehr exakt die Punkte auf der Leinwand – bei ihm lag der Medianwert des Gain bei etwa 1. Die anderen Probanden bewegten ihre Augen jedoch deutlich schneller. Der mediane Gain aller Probanden lag in den Bedingungen mit visueller Referenz bei ca. 3 (Abbildung 4.9). Dieser hohe Wert ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass die

Probanden (außer NL) meist nur sehr knapp unter den Horizont blickten, d.h. auf ein Areal, an dem sich die Punkte der Ebene nur sehr langsam bewegten. Da der Gain dem Quotienten aus Augengeschwindigkeit (in Richtung der Punktgeschwindigkeit) und Punktgeschwindigkeit entspricht, wirken sich schnellere Augenbewegungen am Horizont (wo die Punkte sehr langsam sind) stärker auf den Gain aus als weiter unterhalb des Horizonts. Tatsächlich hing der Gain bei allen Probanden stark von der Augenposition – und damit von der Flussfeldgeschwindigkeit auf der Fovea – ab: Je langsamer das Flussfeld, desto höher war der Gain (Abbildung 4.10). Diesen Zusammenhang konnten auch Hood (1975) sowie Holm-Jensen und Peitersen (1979) beobachten.

Um auszuschließen, dass der Zusammenhang zwischen Gain und Flussfeldgeschwindigkeit dadurch entstand, dass die Probanden ihre Augen im Durchschnitt immer gleich schnell bewegten – unabhängig von der zu Grunde liegenden Flussfeldgeschwindigkeit – trug ich zudem die Augen- gegen die Flussfeldgeschwindigkeit auf. In allen Bedingungen korrelierte die Augengeschwindigkeit positiv mit der Flussfeldgeschwindigkeit auf der Fovea (Abbildung 4.11). Jedoch betrug die Steigungen der Regressionsgeraden weniger als eins, und der Y-Achsen-Abschnitt lag deutlich über null, d.h., die Augengeschwindigkeit nahm in Richtung exzentrischerer Leinwandpositionen weniger stark zu als die Flussfeldgeschwindigkeit. Bei einer Punktgeschwindigkeit von im Mittel $6,6^\circ$ pro Sekunde entsprach die Augengeschwindigkeit der Flussfeldgeschwindigkeit. Dieser Zusammenhang bestand auch in der auditiven Bedingung, obwohl hier kein reelles Flussfeld vorhanden war.

Bei Lappe et al. (1998) betrug der mediane Gain nur etwa 0,5. Möglicherweise lag dieser Unterschied zum medianen Gain meiner Probanden an einer exzentrischeren Augenposition der Makaken. Wie man an den Regressionsgeraden in Abbildung 4.11 und den Datenpunkten in Abbildung 4.10 erkennen kann, war die Augengeschwindigkeit meiner Versuchspersonen an exzentrischen Stimuluspositionen (und damit bei höheren Flussfeldgeschwindigkeiten) ebenfalls niedriger als die Flussfeldgeschwindigkeit auf der Fovea.

Die „Gains“ in den auditiven Bedingungen nahmen mit zunehmender Fahrt-

geschwindigkeit leicht, jedoch nicht signifikant ab (Abbildung 4.9 A). Der Grund liegt darin, dass die mittlere horizontale Blickposition mit zunehmender Fahrtgeschwindigkeit exzentrischer wurde (Abbildung 4.13 linke Spalte, C), so dass die „Flussfeldgeschwindigkeit“ an der Blickposition ebenfalls zunahm. Da die Augengeschwindigkeit jedoch mit zunehmender Fahrtgeschwindigkeit abnahm (Abbildung 4.13 linke Spalte, A), sank auch der Gain mit zunehmender Fahrtgeschwindigkeit.

Bei Makaken erreichen visuelle Bewegungssignale die Augenbewegungszentren im Gehirn mit einer Latenz von etwas mehr als 50 ms (Kawano et al., 1994; Miles et al., 1986; Schmolesky et al., 1998), bei Menschen mit einer Latenz von mindestens 70 ms (Gellman et al., 1990). Wie Lappe et al. (1998) verglich ich zur Berechnung des Gains die Augengeschwindigkeit mit der momentanen lokalen optischen Flussgeschwindigkeit. Wegen der visuellen Latenz müsste das Signal, das die Augenbewegungen verursachte, daher auf einer früheren Messung der optischen Flussgeschwindigkeit beruhen und damit die aktuelle Flussgeschwindigkeit verfehlen. Da die individuellen Punkte beschleunigten, müssten die Probanden daher ihre Augengeschwindigkeit nach einer langsameren Flussfeldgeschwindigkeit gerichtet haben. Wie in Abbildung 4.11 zu erkennen ist, war die Augengeschwindigkeit an exzentrischen Stimuluspositionen tatsächlich niedriger als die Flussfeldgeschwindigkeit auf der Fovea. An zentralen Stimuluspositionen war sie allerdings höher – möglicherweise zogen die Probanden für die Bemessung der Punktgeschwindigkeit nahe am Horizont visuelle Informationen aus der Peripherie des visuellen Felds heran, da sich die Punkte direkt am Horizont nur äußerst langsam bewegten. Denn nach Lappe et al. (1998) integriert das optokinetische System visuelle Bewegungssignale aus dem visuellen Feld, insbesondere aus der Fovea und dem parafovealen Areal, von etwa 5° bis 10° Exzentrizität.

Hätten die Probanden die Punkte exakt in der Fovea gehalten (Gain = 1), so dass kein optischer Fluss auf der Fovea stattfinden konnte, hätten die Probanden nur eingeschränkte Information über die Geschwindigkeit und Richtung der Eigenbewegung erhalten. Gar keine Augenbewegungen hätten hingegen dazu geführt, dass eine zu hohe Bildbewegung auf der Retina die Bildverarbeitung gestört hätte. Nach

Lappe et al. (1998) besteht ein möglicher Kompromiss darin, die Augenbewegung der Richtung der fovealen Bewegung anzupassen, nicht aber deren Geschwindigkeit.

Bei meinen Versuchspersonen war der Gain während der passiven Fahrten etwas, jedoch nicht signifikant, höher als während der aktiven Fahrten, d.h., die Augengeschwindigkeit wich während der passiven Fahrten stärker von der Flussfeldgeschwindigkeit auf der Fovea ab (Abbildung 4.9 B). In den aktiven Fahrten kontrollierten die Probanden die Geschwindigkeit ihrer Eigenbewegung mit Hilfe eines Joysticks. Eventuell beeinflussten die propriozeptiven Reize der Joystickauslenkung während der aktiven Fahrten die Augenbewegungen. Dieses propriozeptive „Feedback“ könnte die Folgebewegungen der Augen unterstützt haben. So ist es nach Berryhill et al. (2006) möglich, die Bewegung des eigenen Fingers in absoluter Dunkelheit mit dem Blick zu verfolgen, also Folgebewegungen ausschließlich mittels propriozeptivem Feedback auszuführen. Hier ist allerdings zu beachten, dass in meinem Experiment weder die Richtung noch die Geschwindigkeit der Handbewegung mit der Blickbewegung übereinstimmten. Das propriozeptive Feedback kann – wenn überhaupt – daher nur unterstützend auf die Kontrolle der Augenbewegungen gewirkt haben.

Zusammenfassend konnte ich in dieser Studie zeigen, dass simulierte Vorwärtsbewegungen über eine Fläche aus randomisiert angeordneten Punkten OKN-ähnliche Augenbewegungen induzieren. Die Augen der Probanden bewegten sich während der Folgephasen meist in eine exzentrischere Richtung als die Punkte der Ebene, und die mittlere Augenposition lag knapp unterhalb des Horizonts, so dass sich der Expansionsfokus meist am Rand der Fovea befand. Möglicherweise half diese Strategie beim Einschätzen der Fahrtgeschwindigkeit. Der Gain, also das Verhältnis der Augengeschwindigkeit in Richtung des optischen Flusses zur Flussfeldgeschwindigkeit auf der Fovea, war in der Nähe des Expansionsfokus sehr hoch und nahm mit exzentrischeren Stimuluspositionen ab. Während aktiver Fahrten stimmte die Augengeschwindigkeit etwas besser mit der Flussfeldgeschwindigkeit überein als während der passiven Fahrten. Dies könnte auf ein propriozeptives „Feedback“ durch die Joystickauslenkung zurückzuführen sein. Außerdem bevorzugten die Proban-

den ein bestimmtes Geschwindigkeitsspektrum des Flussfelds. Sie glichen höhere Flussfeldgeschwindigkeiten partiell durch eine zentralere Blickposition aus. Sogar während der unimodal auditiven Fahrten bewegten die Teilnehmer ihren Blick häufig in Richtung der Bewegung des „imaginären Flussfelds“. Möglicherweise stellten sie sich die Eigenbewegung über die Ebene bildlich vor.

5 Multisensorische Eigenbewegungskodierung im menschlichen Gehirn

5.1 Einleitung

Die sensorische Verarbeitung und Wahrnehmung von Bewegungssignalen wurde in der Vergangenheit in zahlreichen Studien untersucht. Meist wurde nur eine sensorische Modalität allein betrachtet. Doch wenn wir uns unter natürlichen Bedingungen durch unsere Umwelt bewegen, werden in der Regel mehrere Sinne gleichzeitig stimuliert. Gehen wir beispielsweise auf eine Menschenmenge zu, erhalten wir visuelle, auditive, propriozeptive und vestibuläre Informationen über unsere Bewegung. Durch das Streifen anderer Personen oder Gegenstände sowie durch einen bewegungsinduzierten Luftzug empfangen wir zudem taktile Bewegungssignale.

Gewöhnlich können wir sehr gut differenzieren, ob die unterschiedlichen sensorischen Informationen einen gemeinsamen Ursprung haben. Sehen wir etwa ein vorbeifahrendes Auto und hören ein Motorengeräusch, dessen Bewegungsrichtung und -geschwindigkeit mit der des gesehenen Autos übereinstimmen, erkennen wir schnell, dass die Signale aus einer gemeinsamen Quelle stammen. Die Informationen über die Richtung und Geschwindigkeit des bewegten Objekts scheinen erst separat von jeder Sinnesmodalität verarbeitet und anschließend zu einer gemeinsamen supramodalen Repräsentation vereint zu werden (Stein et al., 1993; Snyder et al., 1998).

Ein auditiver Bewegungsreiz kann zudem die Entdeckbarkeit eines visuellen Bewegungsreizes beeinflussen, und zwar besonders, wenn die Stimuli räumlich und zeitlich übereinstimmen (Meyer et al., 2005). Werden die Reize dagegen asynchron oder an unterschiedlichen Orten im Raum präsentiert, nimmt die multisensorische Verstärkung ab (Soto-Faraco et al., 2004).

Wo visuelle, auditive sowie taktile Informationen frontoparalleler Bewegungen im

menschlichen Gehirn verarbeitet werden, untersuchten Bremmer et al. (2001) mit Hilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT). Die Probanden dieser Studie nahmen entweder eine visuell simulierte frontoparallele Bewegung wahr oder sie hörten einen Ton, der sich ebenfalls in frontoparalleler Richtung bewegte. Als taktiler Stimulus diente ein Luftstrom über die Stirn der Probanden. Die Autoren stimulierten die drei Sinnesmodalitäten jeweils einzeln und berechneten im Anschluss mittels einer Konjunktionsanalyse, welche Hirnareale durch alle drei Stimulustypen aktiviert wurden. Dabei fanden sie Aktivierungscluster in der Tiefe des Intraparietalen Sulcus, im Ventralen Prämotorcortex sowie im Lateralen Inferioren Postzentralen Cortex. Da bei Makaken der Ventrale Intraparietale Cortex (VIP) ebenfalls auf multisensorische Bewegungsreize reagiert (Avillac et al., 2005; Bremmer et al., 2004; Colby et al., 1993; Duhamel et al., 1998; Schlack et al., 2002, 2005), nahmen Bremmer et al. an, dass es sich bei der identifizierten Region im Intraparietalen Sulcus um ein funktionales Äquivalent zum Makaken-VIP handeln könnte.

Weil die unterschiedlichen Sinnesmodalitäten in der Studie von Bremmer et al. (2001) nur separat stimuliert wurden, erlaubt diese Art der Reizdarbietung jedoch keine Rückschlüsse über Hirnaktivierungen, die ausschließlich auf multisensorischer Interaktion basieren. Mit dieser Frage beschäftigte sich eine Studie von Baumann und Greenlee (2007), in der die Probanden ein Muster aus bewegten, randomisiert angeordneten Punkten betrachteten. Die Kohärenz der Bewegungsrichtung der Punkte variierte zwischen den Versuchsdurchgängen. Außerdem hörten die Probanden auditives Rauschen, das sich entweder in Phase oder in Gegenphase mit den kohärenten Punkten bewegte. Eine kombinierte audio-visuelle Bewegung resultierte in Aktivierungsclustern im Superioren Temporalen Gyrus, im Supramarginalen Gyrus, im Superioren Parietalen Cortex und im Cerebellum. Die Cluster waren deutlich größer als die durch visuelle und auditive Bewegung allein aktivierten Regionen. Die kongruente audio-visuelle Bewegung bewirkte das ausgedehnteste Aktivierungsmuster.

Da bislang besonders die multisensorische Integration frontoparalleler Eigenbewegungsreize untersucht wurde, analysierte ich mittels fMRT, wie das menschliche Gehirn audio-visuelle Informationen über Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen

verarbeitet. Weil im Magnetresonanztomographen jedoch keine reelle Eigenbewegung untersucht werden kann, wurde sie in meiner Studie simuliert. Visuell geschah dies mit Hilfe eines expandierenden bzw. kontrahierenden optischen Flussfelds. Auditiv wurde die Vorwärtsbewegung durch einen lauter und die Rückwärtsbewegung durch einen leiser werdenden Ton simuliert. Außerdem änderte sich dessen Frequenz entsprechend des Doppler-Effekts. Um zu testen, welchen Einfluss die Kongruenz der Stimuli hat, wurde der visuelle Reiz zudem mit einem Ton kombiniert, dessen Bewegungsrichtung nicht mit der des optischen Flussfelds übereinstimmte.

5.2 Methoden

5.2.1 Probanden

24 menschliche Probanden nahmen an der Studie teil. Die Daten von vier Teilnehmern wurden auf Grund starker Bewegungsartefakte verworfen, so dass die Daten von insgesamt 20 Probanden (10 männlich, 10 weiblich, mittleres Alter 24,6 Jahre (Standardabweichung (SA) 3,3)) in die Auswertung übernommen wurden. Alle hatten ein normales oder mit Hilfe fMRT-kompatibler Linsen korrigiertes Sehvermögen und erklärten sich mit den Versuchsbedingungen einverstanden. Die Versuche entsprachen den Bedingungen der Deklaration von Helsinki.

5.2.2 Stimulus

Visuelle Stimuli wurden mit einer Bildwiederholungsrate von 75 Hz und einer Auflösung von 1.024×768 Pixeln auf einen Projektionsschirm (Abmessung: $12,3 \times 9,1^\circ$) hinter dem Scanner projiziert. Die Probanden sahen den Schirm über einen Spiegel, der an der Kopfspule befestigt war. Der visuelle Stimulus bestand aus einem optischen Flussfeld aus 200 weißen Punkten (Durchmesser: $0,05^\circ$) auf schwarzem Hintergrund. Durch eine expandierende bzw. kontrahierende Bewegung der Punkte mit konstanter Geschwindigkeit ($1,5 \text{ Pixel/s} = 0,018^\circ/\text{s}$) wurde eine Vor- bzw. Rückwärtsbewegung des Betrachters simuliert. Jedes Mal, wenn ein Punkt aus dem Bildschirm lief, bzw. im Zentrum des Bildschirms verschwand, tauchte ein neuer

in der Bildschirmmitte, bzw. am Bildschirmrand auf. Die Singularität des Flussfelds befand sich im Zentrum der Leinwand, in dem ein rotes Fixationskreuz (Abmessung: $0,21 \times 0,21^\circ$) zu sehen war, das die Probanden während des gesamten Experiments fixieren sollten. Die Augen der Teilnehmer wurden mit einer Kamera gefilmt, um sicher zu stellen, dass sie während der gesamten Messung offen waren.

Auditorische Stimuli wurden über Stereokopfhörer (Optime 1, MR Confon) präsentiert. Bei dem Reiz handelte sich um einen Sinuston, der in einer audio-visuell kongruenten (AVk) Bedingung während einer visuell simulierten Vorwärtsbewegung lauter wurde und eine Frequenz von 457 Hz hatte sowie während einer simulierten Rückwärtsbewegung leiser wurde und eine Frequenz von 443 Hz aufwies (Abb. 5.1). Die Amplitude des Tons änderte sich exponentiell (von 0 bis ca. 85 dB bei der simulierten Vorwärtsbewegung und von ca. 85 bis 0 dB bei der simulierten Rückwärtsbewegung). Die Frequenzen ergaben sich durch die Berücksichtigung des Doppler-Effekts bei einer angenommenen Geschwindigkeit von 20 km/h. Die Grundfrequenz wurde so gewählt, dass sie sich so wenig wie möglich mit dem Frequenzspektrum des Scanner-Geräuschs überschneidet.

In einer audio-visuell inkongruenten (AVi) Bedingung bewegte sich der Ton während einer visuell simulierten Vorwärtsbewegung vom linken zum rechten Ohr und bei einer visuell simulierten Rückwärtsbewegung in die entgegengesetzte Richtung. Auch hier wurde der Ton exponentiell lauter und hatte eine erhöhte Frequenz (457 Hz), während er sich auf das eine Ohr zu bewegte, und wurde exponentiell leiser und hatte eine erniedrigte Frequenz (443 Hz), während er sich von dem anderen Ohr weg bewegte.

Außerdem gab es eine unimodal visuelle Bedingung (V), bei der nur der visuelle Stimulus zu sehen war, sowie unimodal auditive Bedingungen, in denen entweder nur der „kongruente“ (vor-zurück, Ak) oder der „inkongruente“ Ton (frontoparallel, Ai) abgespielt wurde, während die Probanden einen schwarzen Bildschirm mit einem Fixationskreuz sahen (Abb. 5.2).

Nach Seifritz et al. (2002) erzeugt der Siemens Symphony Scanner durch die Gradientenschaltung einen Schalldruckpegel von ca. 100 dB, der durch die Kopfhörer laut Herstellerangaben (MR Confon) um etwa 30 dB gedämpft wird. Bevor die

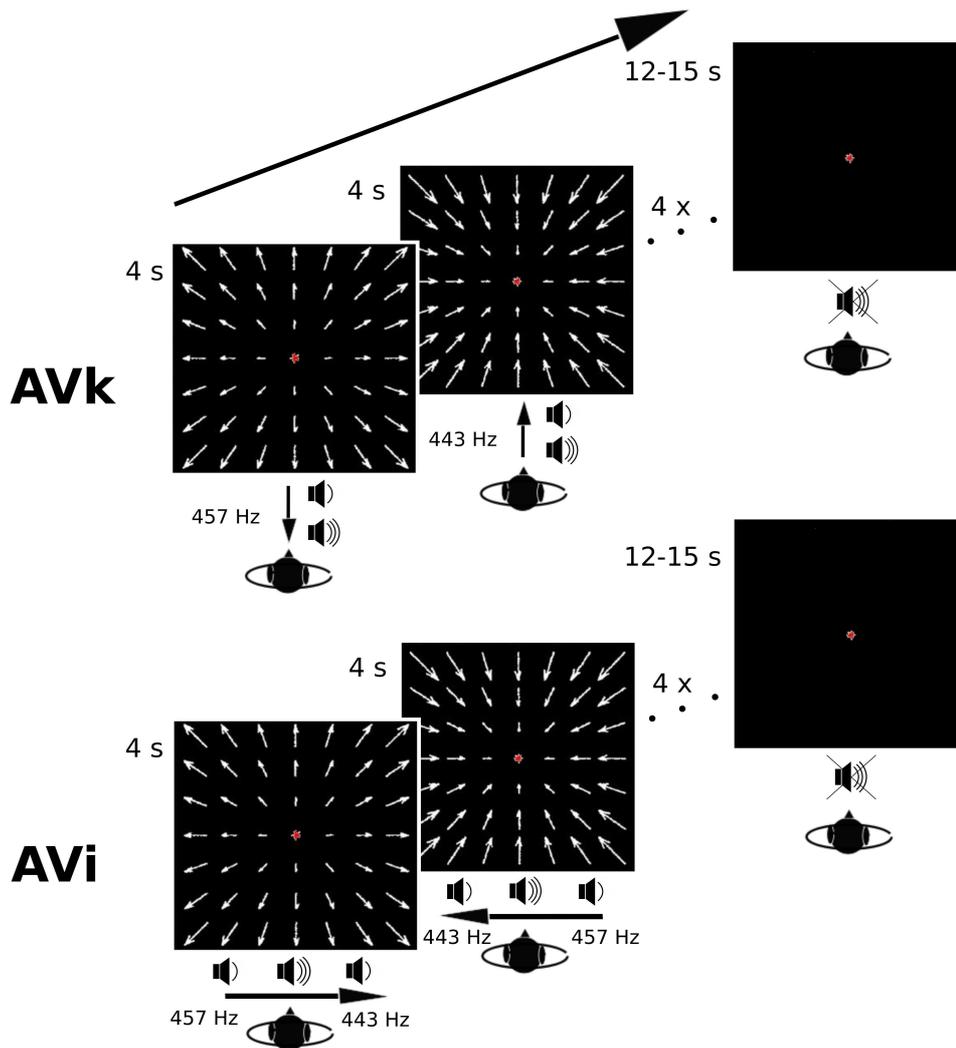


Abbildung 5.1: Bimodale Stimuli. Die Probanden sahen im Wechsel eine simulierte, viersekündige Vor- bzw. Rückwärtsbewegung durch eine Wolke aus randomisiert angeordneten Punkten. In einer audio-visuell kongruenten Bedingung (AVk) hörten die Probanden einen Ton, der während der visuell simulierten Vorwärtsbewegung lauter wurde und eine erhöhte Frequenz (457 Hz) hatte, und während der visuell simulierten Rückwärtsbewegung leiser wurde und eine niedrigere Frequenz (443 Hz) aufwies. In einer audio-visuell inkongruenten Bedingung (AVi) hörten die Probanden einen Ton, der sich während der visuell simulierten Vorwärtsbewegung vom linken zum rechten Ohr bewegte, und während der visuell simulierten Rückwärtsbewegung in die entgegengesetzte Richtung. Wenn er sich auf das eine Ohr zu bewegte, wurde er lauter und hatte eine erhöhte Frequenz (457 Hz), und sobald er sich von dem anderen Ohr entfernte, wurde er leiser und hatte eine erniedrigte Frequenz (443 Hz).

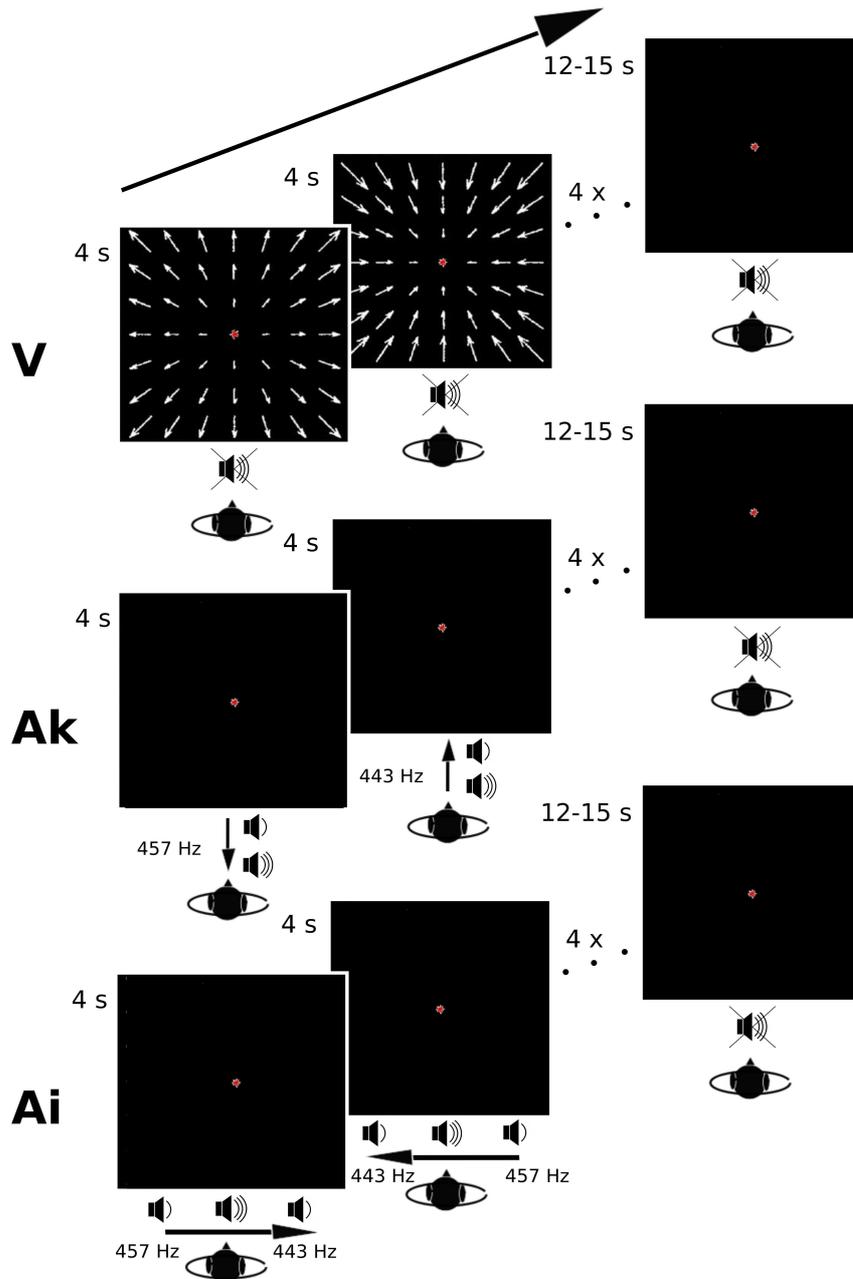


Abbildung 5.2: Unimodale Stimuli. In einer unimodal visuellen Bedingung (V) sahen die Probanden im Wechsel eine simulierte Vor- bzw. Rückwärtsbewegung. In einer unimodal auditiven Bedingung (Ak, mitte) hörten die Probanden den Ton der AVk-Bedingung (siehe Abb. 5.1, oben), während sie ein Fixationskreuz auf schwarzem Hintergrund fixierten. In einer zweiten unimodal auditiven Bedingung (Ai) hörten die Probanden den Ton der AVi-Bedingung (siehe Abb. 5.1, unten).

eigentliche Messung begann, wurde getestet, ob die Probanden die Töne während einer „Gradient-Echo-Planar-Imaging“ (EPI) Sequenz klar hören konnten, und ob sie in der Lage waren, die Bewegungsrichtung der Töne zu erkennen.

Jeder Durchgang begann mit einer viersekündigen simulierten Vorwärtsbewegung – bzw. in der Ai-Bedingung mit einer Links-Rechts-Bewegung –, die sofort im Anschluss in eine viersekündige Rückwärtsbewegung – bzw. Rechts-Links-Bewegung – überging. Diese Sequenz wurde vier Mal wiederholt, was eine Trialdauer von 32 s ergab. Im Anschluss sahen die Probanden für 12 bis 15 s (Dauer randomisiert) einen schwarzen Bildschirm mit rotem Fixationskreuz (im Folgenden mit „fix“ abgekürzt). Die Bedingungen wurden in fester Reihenfolge (AVk, Ak, AVi, V, Ai) in zwei Blöcken präsentiert. Jeder Block bestand aus vier Durchgängen jeder Bedingung, also aus 20 Trials. Zwischen den beiden Blöcken blickten die Probanden für zwei Minuten auf einen vollständig schwarzen Bildschirm. Diese Phase sollte der Entspannung der Probanden dienen. Ihnen wurde vor Beginn der Messung mitgeteilt, dass sie in diesem Zeitraum ihre Augen frei bewegen oder schließen dürfen, aber weiterhin ihren Kopf still halten sollen.

5.2.3 MRT-Datenerhebung

Die Messungen wurden in einem 1,5 Tesla MRT-Scanner (Siemens, Symphony, Erlangen) durchgeführt. Die funktionellen Daten wurden mit Hilfe einer Single-Shot T_2^* -gewichteten, EPI-Sequenz erhoben (Repetition Time (TR): 3000 ms; Echo Time (TE): 59 ms; Field of View (FOV): 192 mm, 64×64 Pixel). Ein Bildvolumen bestand aus 30 4 mm dicken Axialschichten, mit 1 mm breiten Lücken zwischen den Schichten. Daraus ergab sich eine Voxelgröße von $3 \times 3 \times 4$ mm. Die strukturellen Bilder wurden mittels einer MP-RAGE („Magnetization-Prepared Rapid-Acquired Gradient Echo“) Sequenz (TR: 1990 ms; TE: 4,18 ms; FOV: 250 mm) aufgenommen und bestanden aus T_1 -gewichteten Sagittalschichten. Bei jeder Versuchsperson wurde vorab eine Fieldmapmessung durchgeführt, die dazu diente, Inhomogenitäten des Magnetfelds zu erfassen.

5.2.4 MRT-Datenanalyse

Die Daten wurden mit der Software SPM5 (<http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/>) analysiert. Um ein Magnetfeld-Gleichgewicht zu gewährleisten, wurden die ersten vier Volumen verworfen. Es wurde ein Standardverfahren zur Vorauswertung („Pre-Processing“) verwendet. Zuerst wurde mit Hilfe der FieldMap Toolbox für SPM5 eine Fieldmap-Korrektur durchgeführt (Jezzard und Balaban, 1995; Hutton et al., 2002), bei der Effekte von Magnetfeldinhomogenitäten wie Bildverzerrungen ausgeglichen wurden. Anschließend wurde eine Bewegungskorrektur („Realignment“) vorgenommen, bei der die Auswirkungen von bewegungsinduzierten Inhomogenitäten des Magnetfelds reduziert („Unwarping“) und alle Schichten eines Volumens an der ersten Schicht ausgerichtet wurden. Anschließend wurden die unterschiedlichen Akquisitionszeiten der Schichten korrigiert („Slice Time Correction“). Hier diente die mittlere Schicht als Referenz. Danach wurden die abweichenden Positionen von T₁-Bildern und funktionellen (EPI/T₂-)Bildern ausgeglichen („Coregistration“). Im Anschluss wurden die Daten räumlich normalisiert. Dazu wurden die T₁-Bilder zuerst in graue und weiße Substanz sowie Liquorraum partitioniert („Segmentation“). Anschließend wurden die Daten auf ein EPI-Gehirn des Montreal Neurological Institutes (MNI) normalisiert und schließlich mit Hilfe eines Gaußfilters (6 mm Full Width at Half Maximum (FWHM)) geglättet („Smoothing“).

Für jede Versuchsperson wurden „Statistical Parametric Maps“ (SPMs) mit Hilfe eines Generellen Linearen Modells (GLM) berechnet (Friston et al., 1995; Worsley und Friston, 1995). Die Bewegungsparameter, die während des Realignments ermittelt wurden, wurden in das Modell integriert. Niedrigfrequente Signale wurden durch einen Hochpassfilter (1/128 Hz) entfernt. Die Daten jedes 32 s-Trials wurden blockweise als Boxcar Funktion modelliert, die Fixationsbedingung (fix) wurde separat modelliert.

Die folgenden Kontraste wurden für jeden Probanden berechnet und im Anschluss für eine Gruppenanalyse verwendet: [V – fix], d.h., die Gehirnaktivität während des Betrachtens eines schwarzen Bildschirms (fix) subtrahiert von der Aktivität während der unimodal visuellen Bedingung (V), [Ak – fix], [Ai – fix], [AVk – V], [AVk – Ak], [AVk – AVi] und [AVi – AVk]. Für alle Voxel wurden *t*-Tests berech-

net, die im Anschluss mit Hilfe einer „False Discovery Rate“ (FDR) Korrektur (Benjamini und Hochberg, 1995) für multiples Testen korrigiert wurden.

Außerdem testete ich analog zu Bremmer et al. (2001) mit Hilfe einer Konjunktionsanalyse der Kontraste $[V - \text{fix} \cap Ak - \text{fix}]$, welche Hirnregionen sowohl durch die unimodal visuell als auch durch die unimodal auditiv simulierte Eigenbewegung aktiviert wurden. Um kortikale Areale zu identifizieren, die nur auf Grund kongruenter multisensorischer Stimulation eine gesteigerte BOLD-Antwort zeigten, führte ich eine Konjunktionsanalyse der Kontraste $[AVk - Ak \cap AVk - V]$ durch. D.h., ich subtrahierte einerseits das Aktivitätsmuster der auditiv kongruenten Stimulation (vor-zurück, Ak) von dem Aktivitätsmuster der bimodalen Stimulation (AVk) und andererseits das Aktivitätsmuster der visuellen Stimulation (V) von dem Aktivitätsmuster der bimodalen Stimulation (AVk) und berechnete mit Hilfe einer Konjunktionsanalyse die „Schnittmengen“ der beiden Ergebnisse.

Die Hirnareale wurden mit Hilfe der „Anatomy Toolbox“ für SPM5 (Eickhoff et al. (2005); http://www.fz-juelich.de/ime/spm_anatomy_toolbox) sowie mit der „Brede Database“ (Nielsen, 2003) und der „Surface Management System Database“ (Essen, 2005) zugeordnet.

5.3 Ergebnisse

Das Ziel dieser Studie war es, zu untersuchen, wo im menschlichen Gehirn audiovisuelle Eigenbewegungsinformationen verarbeitet werden und welche Rolle dabei die Kongruenz der Stimuli spielt. Die Kongruenz der Reize wurde durch deren Bewegungsrichtung moduliert. Es wurde also entweder sowohl auditiv als auch visuell eine Vor- bzw. Rückwärtsbewegung simuliert (kongruente Bedingung, AVk) oder der visuelle Reiz verlief in Vor- bzw. Rückwärtsrichtung, während der Ton eine frontoparallele Bewegung vollzog (inkongruente Bedingung, AVi).

Nach der Messung berichteten alle Versuchspersonen, während der kongruenten Vor- bzw. Rückwärtsbewegung ein Gefühl von Eigenbewegung („Vection“) gehabt zu haben. Der inkongruente Stimulus löste bei einigen Probanden Unwohlsein mit Schwindel und leichter Übelkeit aus.

5.3.1 Unimodale Stimulation

Zuerst untersuchte ich, wo die unimodalen Eigenbewegungssignale im Gehirn verarbeitet werden. Dazu kontrastierte ich die Aktivierungen während der unimodalen Stimulation mit der Grundaktivität.

5.3.1.1 Visuell

Um zu testen, welche Hirnareale durch die visuell simulierte Eigenbewegung aktiviert wurden, wurde die Grundaktivität (fix) von der Gesamtaktivierung während der unimodal visuellen Bedingung (V) abgezogen. Daraus resultierte eine gesteigerte „Blood-Oxygen-Level-Dependent“ (BOLD)-Antwort in Arealen des Dorsalen Pfads – unter anderem in frühen visuellen Arealen sowie im Mittleren Temporalen Gyrus und in Bereichen des Parietalcortex. Auch der Hippocampus wies eine starke bilaterale Aktivierung auf. Die Maxima der Aktivierungscluster der Gruppenanalyse sind in Tabelle 5.1 aufgelistet. Abbildung 5.3 stellt die auf ein standardisiertes MNI-Gehirn übertragenen Daten dar.

Tabelle 5.1: Aktivierungsmaxima einer Gruppenanalyse des Kontrasts [V – fix].

Hemisphäre	Struktur	MNI-Koordinaten			T
		x	y	z	
R	Calcariner Gyrus (Areal V1)	20	-94	2	25,32
L	Calcariner Gyrus (Areal V1)	-6	-90	-10	25,31
L	Mittlerer Occipitaler Gyrus (BA 17)	-18	-98	2	16,78
R	Mittlerer Occipitaler Gyrus (Areal V4)	30	-90	4	15,62
L	Hippocampus (FD)	-22	-32	2	8,20
R	Hippocampus (FD)	20	-30	0	7,37
L	Inferior Frontal Gyrus (p. Orbit.)	-42	36	-16	5,81
L	Mittlerer Cingulärer Cortex	-12	-22	44	4,80
L	Präzentraler Gyrus (BA 44)	-54	8	28	4,74

$p < 0,05$ (FDR-korrigiert), minimale Clustergröße $k = 10$ Voxel, Schwelle $T = 4,5$;

BA: Brodmann Areal, FD: Fascia Dentata, p. Orbit.: pars Orbitalis

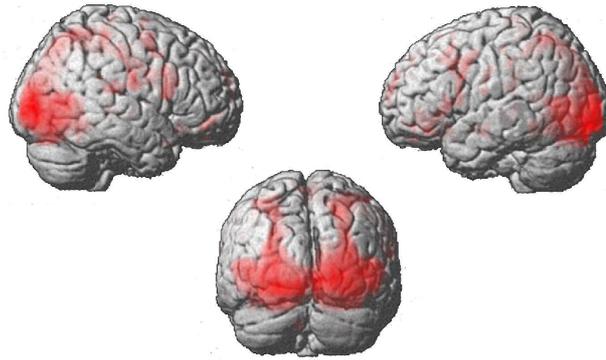


Abbildung 5.3: Gruppendaten ($n = 20$) zum Kontrast [V – fix]. FDR-korrigierte voxelweise Testung bei $p < 0,05$. Die Aktivierungen wurden auf ein standardisiertes MNI-Gehirn übertragen.

5.3.1.2 Auditiv

Die BOLD-Antwort auf die auditiven Stimuli wurde durch die Kontraste [Ak – fix], bzw. [Ai – fix] ermittelt. Sowohl eine auditiv simulierte Vor- bzw. Rückwärtsbewegung (Ak) als auch eine auditive frontparallele Bewegung (Ai) aktivierte Bereiche der primären Hörzentren sowie des rechten Präzentralen Gyrus. Die Vor- und Rückwärtsbewegungen resultierten zudem in bilateralen Aktivierungsclustern in der Insula, im Supramarginalen Gyrus sowie im Cerebellum. Die Maxima der Aktivierungscluster der Gruppenanalyse sind in Tabelle 5.2 und 5.3 aufgelistet. Abbildung 5.4 zeigt die auf axiale, koronale und sagittale Schnitte (MNI $x = 55$; $y = 18$; $z = 4$) eines standardisierten MNI-Gehirns übertragenen Daten.

Um zu überprüfen, welchen Einfluss die Bewegungsrichtung von Tönen auf die Gehirnaktivierung hat, kontrastierte ich das Aktivierungsmuster des frontoparallel verlaufenden Tons (Ai) mit dem des orthogonal verlaufenden Tons (Ak). Weder eine FDR-korrigierte Analyse (bei $p < 0,05$) noch eine unkorrigierte Berechnung (bei $p < 0,001$) des Kontrasts [Ai – Ak] ergab signifikante Aktivierungscluster. Eine unkorrigierte Berechnung des umgekehrten Kontrasts [Ak – Ai] ergab dagegen signifikante Cluster im rechten Fusiformen und Superioren Occipitalen Gyrus, in den Intraparietalen Sulci sowie im linken Cerebellum. Die Maxima der Aktivierungen sind in Tabelle 5.4 aufgelistet.

Tabelle 5.2: Aktivierungsmaxima einer Gruppenanalyse des Kontrasts [Ak – fix].

Hemis- phäre	Struktur	MNI-Koordinaten			T
		x	y	z	
R	Heschl Gyrus (Areal Te1.0)	52	-20	8	10,29
L	Heschl Gyrus (Areal Te1.0)	-40	-28	6	8,62
L	Insula	-40	-4	-22	7,39
R	Supramarginaler Gyrus	58	-28	18	6,36
R	Insula	36	-22	8	6,17
L	Cerebellum (Lobus V)	-6	-56	-22	5,43
L	Cerebellum (Lobus VIIa)	-28	-60	-48	5,20
R	Präzentraler Gyrus	60	8	18	4,88
R	Cerebellum (Lobus VI)	28	-64	-26	4,78
L	Angularer Gyrus	-40	-58	36	4,60

$p < 0,05$ (FDR-korrigiert), minimale Clustergröße $k = 10$ Voxel, Schwelle $T = 4, 5$

Tabelle 5.3: Aktivierungsmaxima einer Gruppenanalyse des Kontrasts [Ai – fix].

Hemis- phäre	Struktur	MNI-Koordinaten			T
		x	y	z	
L	Heschl Gyrus (Areal Te1.0)	-52	-32	16	11,37
R	Heschl Gyrus (Areal Te1.0)	54	-20	8	9,79
L	Heschl Gyrus (Areal Te1.1)	-36	-30	14	9,34
R	Präzentraler Gyrus	54	4	46	5,55

$p < 0,05$ (FDR-korrigiert), minimale Clustergröße $k = 10$ Voxel, Schwelle $T = 4, 5$

5.3.2 Bimodale Stimulation

Analog zur Studie von Bremmer et al. (2001) wurde mit Hilfe einer Konjunktionsanalyse der Kontraste [V – fix \cap Ak – fix] getestet, welche Hirnregionen sowohl durch die unimodal visuell als auch durch die unimodal auditiv simulierte Eigenbewegung aktiviert wurden. Hierbei ergab sich in der Gruppenanalyse eine starke Aktivierung des rechten Superioren Temporalen Gyrus sowie bilaterale Aktivierung im Superioren und Inferioren Parietalcortex und im linken Intraparietalen Sulcus. Außerdem war eine verstärkte BOLD-Antwort in den Präzentralen

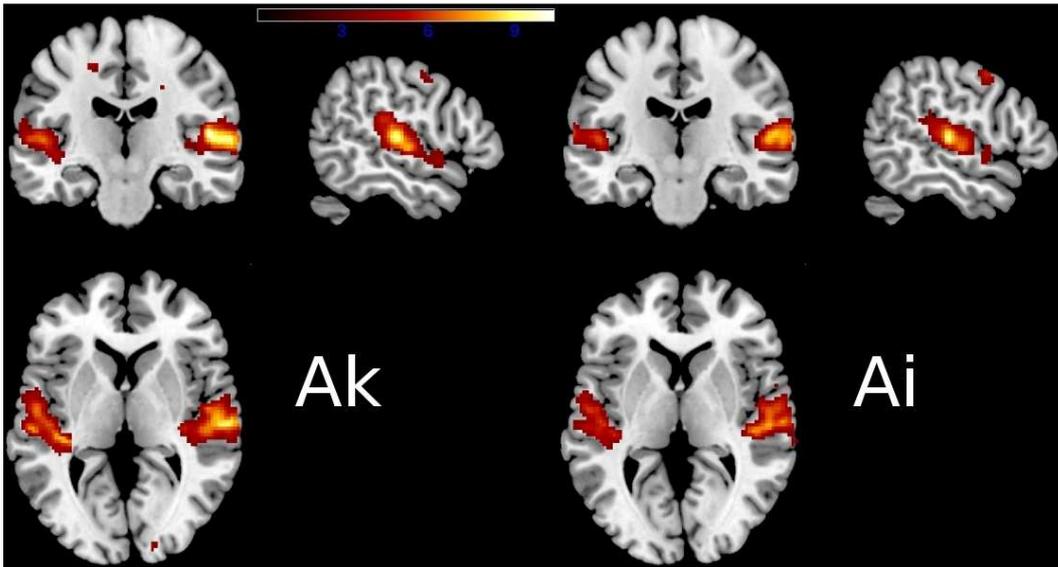


Abbildung 5.4: Gruppendaten ($n = 20$) zum Kontrast $[Ak - fix]$ und $[Ai - fix]$ (Ebene: MNI 55 -18 4). FDR-korrigierte voxelweise Testung bei $p < 0,05$; minimale Clustergröße $k = 10$ Voxel. Die Aktivierungen wurden auf ein standardisiertes MNI-Gehirn übertragen.

und Postzentralen Gyri zu beobachten. Die Maxima der Aktivierungscluster sind in Tabelle 5.5 aufgelistet und in Abbildung 5.5 A auf einem standardisierten MNI-Gehirn dargestellt.

5.3.2.1 Multisensorische Verstärkung

Eine Konjunktionsanalyse der Kontraste $[V - fix \cap Ak - fix]$ kann nur Auskunft darüber geben, welche Hirnareale sowohl durch auditive als auch durch visuelle Eigenbewegungsinformationen stimuliert werden, nicht aber, welchen Effekt die simultane Verarbeitung beider Reize hat. Welchen Einfluss die multisensorische Präsentation auf die Hirnaktivierung hat, testete ich mit Hilfe einer Konjunktionsanalyse der Kontraste $[AVk - Ak \cap AVk - V]$. Ich subtrahierte also jeweils das Aktivierungsmuster der unimodal auditiven und visuellen Stimulation (Ak und V) von dem Aktivierungsmuster der kongruenten bimodalen Stimulation und berechnete die „Schnittmenge“ der beiden Ergebnisse. Hier ergab sich ein ähnliches Aktivie-

Tabelle 5.4: Aktivierungsmaxima einer Gruppenanalyse des Kontrasts $[A_k - A_i]$.

Hemisphäre	Struktur	MNI-Koordinaten			T
		x	y	z	
R	Superiorer Occipitaler Gyrus	22	-76	18	6,08
L	Superiorer Parietaler Cortex (IPS)	-28	-52	56	5,01
R	Superiorer Parietaler Cortex (IPS)	20	-52	52	4,93
R	Fusiformer Gyrus	38	-44	-14	4,90
R	Inferiorer Parietaler Cortex	34	-76	20	4,78
L	Cerebellum (Lobus V)	-10	-46	-10	4,78
L	Cerebellum (Lobus VI)	-30	-44	-24	4,73
L	Cerebellum (Lobus IX)	-4	-50	-28	4,57

$p < 0,001$ (unkorrigiert), minimale Clustergröße $k = 10$ Voxel, Schwelle $T = 4,5$; IPS: Intraparietaler Sulcus

rungsmuster wie bei der oben erwähnten Konjunktionsanalyse der unimodalen Kontraste, jedoch waren zusätzlich die frühen visuellen Areale sowie der Hippocampus aktiv, nicht aber die Postzentralen Gyri. Die Maxima der Aktivierungscluster sind in Tabelle 5.6 aufgeführt und in Abbildung 5.5 auf einem standardisierten MNI-Gehirn dargestellt.

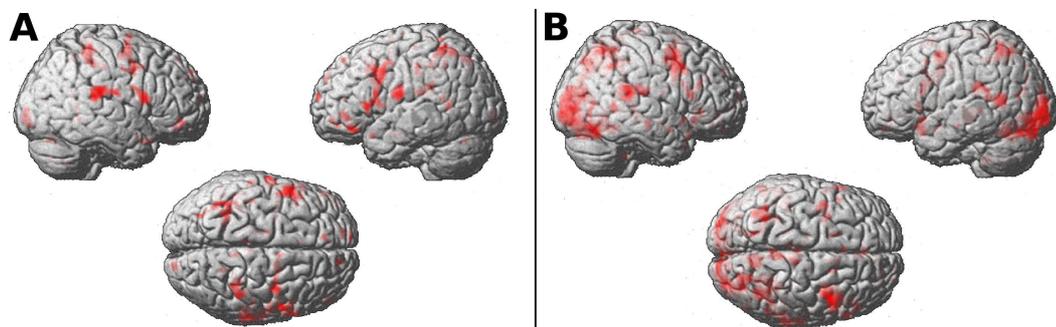


Abbildung 5.5: Gruppendaten ($n = 20$) der Konjunktionsanalyse (Global) der Kontraste $[V - \text{fix} \cap A_k - \text{fix}]$ (A) sowie der Kontraste $[AV_k - A_k \cap AV_k - V]$ (B). FDR-korrigierte voxelweise Testung bei $p < 0,05$. Die Aktivierungen wurden auf ein standardisiertes MNI-Gehirn übertragen.

Tabelle 5.5: Aktivierungsmaxima einer Gruppen-Konjunktionsanalyse (Global) der Kontraste [V – fix \cap Ak – fix].

Hemis- phäre	Struktur	MNI-Koordinaten			T
		x	y	z	
R	Superiorer Temporaler Gyrus	64	-30	18	4,29
R	Superiorer Parietaler Cortex (dIPS)	20	-52	52	3,68
L	Superiorer Parietaler Cortex (dIPS)	-22	-50	46	3,64
L	Präzentraler Gyrus (BA 6)	-56	8	38	3,47
R	Postzentraler Gyrus (OP4)	60	-14	20	3,47
L	Rolandic Operculum (OP1)	-40	-32	25	3,27
L	Postzentraler Gyrus (OP4)	-60	-10	18	3,26
L	Inferiorer Parietaler Cortex	-38	-58	58	3,25
R	Inferiorer Frontaler Gyrus (p. Orbit.)	-42	36	-16	3,21
R	Inferiorer Parietaler Cortex	42	-34	46	3,08
L	Inferiorer Frontaler Gyrus (p. Operc.)	52	12	12	2,92
R	Präzentraler Gyrus (BA 6)	56	4	44	2,88
L	Posteriorer Parietaler Cortex (IPS/hIP3)	-40	-38	46	2,85
L	Superiorer Temporaler Sulcus	-54	-54	6	2,63

$p < 0,05$ (FDR-korrigiert), Schwelle $T = 2,5$; BA: Brodmann Areal, dIPS: Dorsaler Intraparietaler Sulcus, IPS: Intraparietaler Sulcus, OP: Operculum Parietale, p. Operc.: Pars Opercularis, p. Orbit.: Pars Orbitalis

5.3.2.2 Kongruenz

Um zu klären, wie die Kongruenz der Stimuli die Verarbeitung von Eigenbewegungsinformationen beeinflusst, wurden die Aktivierungen der inkongruenten Bedingung von denen der kongruenten subtrahiert. Eine FDR-korrigierte Gruppenanalyse ergab für diesen Kontrast keine signifikanten Cluster ($p > 0,05$). Ohne Korrektur für multiples Testen resultierte der Kontrast in einem Aktivierungscluster im Präzentralen Sulcus (MNI 24 -2 36; $T = 4,10$; $p < 0,001$). Abbildung 5.6 stellt die auf ein standardisiertes MNI-Gehirn gelegte BOLD-Antwort dar.

Da Bremmer et al. (2001) den Intraparietalen Sulcus als entscheidendes Areal für die Verarbeitung polymodaler Bewegungsreize identifizierten, untersuchte ich, ob diese Hirnregion besonders auf die Präsentation kongruenter multisensorischer Signale reagiert. Dass die Gruppenanalyse des Kontrasts [AVk – AVi] keine Aktivierungscluster im Intraparietalen Sulcus ergab, könnte neben tatsächlich fehlender Aktivierung auch darauf zurückzuführen sein, dass das Areal bei den Probanden

Tabelle 5.6: Aktivierungsmaxima einer Gruppen-Konjunktionsanalyse (Global) der Kontraste $[AVk - Ak \cap AVk - V]$.

Hemisphäre	Struktur	MNI-Koordinaten			T
		x	y	z	
R	Calcariner Gyrus (BA 17)	14	-98	4	5,35
L	Hippocampus (SUB)	-12	-32	-4	4,54
R	Inferiorer Frontaler Gyrus (PrCeS)	36	6	28	3,98
R	Superiorer Temporaler Gyrus	62	-34	18	3,80
L	Rolandic Operculum	-42	-34	22	3,75
R	Präzentraler Gyrus (BA6)	44	6	48	3,71
L	Superiorer Temporaler Sulcus	-54	-56	12	3,51
L	Superiorer Parietaler Cortex (dIPS)	-20	-56	50	3,19
R	Hippocampus (FD)	24	-32	0	3,08
R	Inferiorer Parietaler Cortex (Areal 7A)	10	-64	62	2,98
R	Superiorer Temporaler Sulcus	52	-48	2	2,86
L	Intraparietaler Sulcus	-32	-52	48	2,84
L	Präzentraler Gyrus (BA 6)	-42	-2	48	2,56
L	Inferiorer Frontaler Gyrus	-60	16	18	2,52

$p < 0,05$ (FDR-korrigiert), Schwelle $T = 2,5$; BA: Brodmann Areal, dIPS: Dorsaler Intraparietaler Sulcus, FD: Fascia Dentata, PrCeS: Präzentraler Sulcus, SUB: Subiculum

an unterschiedlichen Positionen im Parietalcortex liegt. Außerdem könnte die Aktivierung unterschiedlich lateralisiert aufgetreten sein.

Deshalb betrachtete ich gezielt die Aktivierungen in den Parietalcortices der einzelnen Probanden. Dabei ergab eine unkorrigierte Analyse des Kontrasts $[AVk - AVi]$ bei acht Probanden distinkte Aktivierungscluster im Intraparietalen Sulcus, die entweder nur rechts- oder linksseitig oder aber bilateral auftraten. Die Daten dieser Probanden sind in Abbildung 5.7 auf den normalisierten T_1 -Bildern der individuellen Gehirne dargestellt.

5.3.2.3 Inkongruenz

Welche Hirnareale auf den inkongruenten Stimulus stärker reagierten als auf den kongruenten wurde durch den Kontrast $[AVi - AVk]$ ermittelt. Die Gruppenanalyse ergab nach einer FDR-Korrektur keine signifikanten Cluster ($p > 0,05$). Ohne Korrektur für multiples Testen ergab dieser Kontrast Aktivierungscluster in frühen visuellen Arealen, in Bereichen des Parietalcortex wie dem Supramarginalen Gyrus

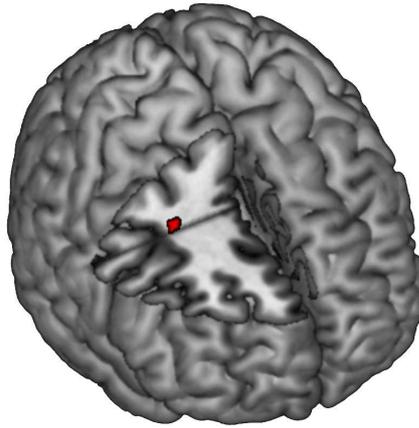


Abbildung 5.6: Gruppendaten von 20 Probanden zum Kontrast [AVk – AVi], Unkorrigierte voxelweise Testung bei $p < 0,001$; minimale Clustergröße $k = 9$ Voxel. Die Daten wurden auf ein standardisiertes MNI-Gehirn übertragen. Um die Lage des einzigen Aktivierungsclusters zu veranschaulichen, wurde ein Teil der rechten Hemisphäre bei $y = 2$ und $z = 33$, auf Höhe des Präzentralen Sulcus, ausgeschnitten. Koordinaten des Aktivitätsclusters: MNI 24 -2 36.

sowie in der Insula. Die Daten der Gruppenanalyse sind in Tabelle 5.7 aufgelistet und in Abbildung 5.8 auf einem standardisierten MNI-Gehirn dargestellt.

5.4 Diskussion

In dieser Studie untersuchte ich, wie visuelle, auditive und audio-visuelle Eigenbewegungsinformationen im menschlichen Gehirn verarbeitet werden. Insbesondere interessierte mich, ob und ggf. wo die Gehirnaktivität durch multisensorische Stimulation verglichen mit unimodaler Reizung verstärkt wird und welche Rolle dabei die räumliche Kongruenz der Stimuli spielt.

5.4.1 Unimodale Stimulation

Wie zu erwarten, aktivierten die unimodalen Stimuli in besonderem Maße die primären sensorischen Areale. Das optische Flussfeld bewirkte eine verstärkte BOLD-Antwort in Arealen des dorsalen Pfads, der sich vom Sekundären Visuellen Cortex über den Occipitallappen in den Parietallappen erstreckt

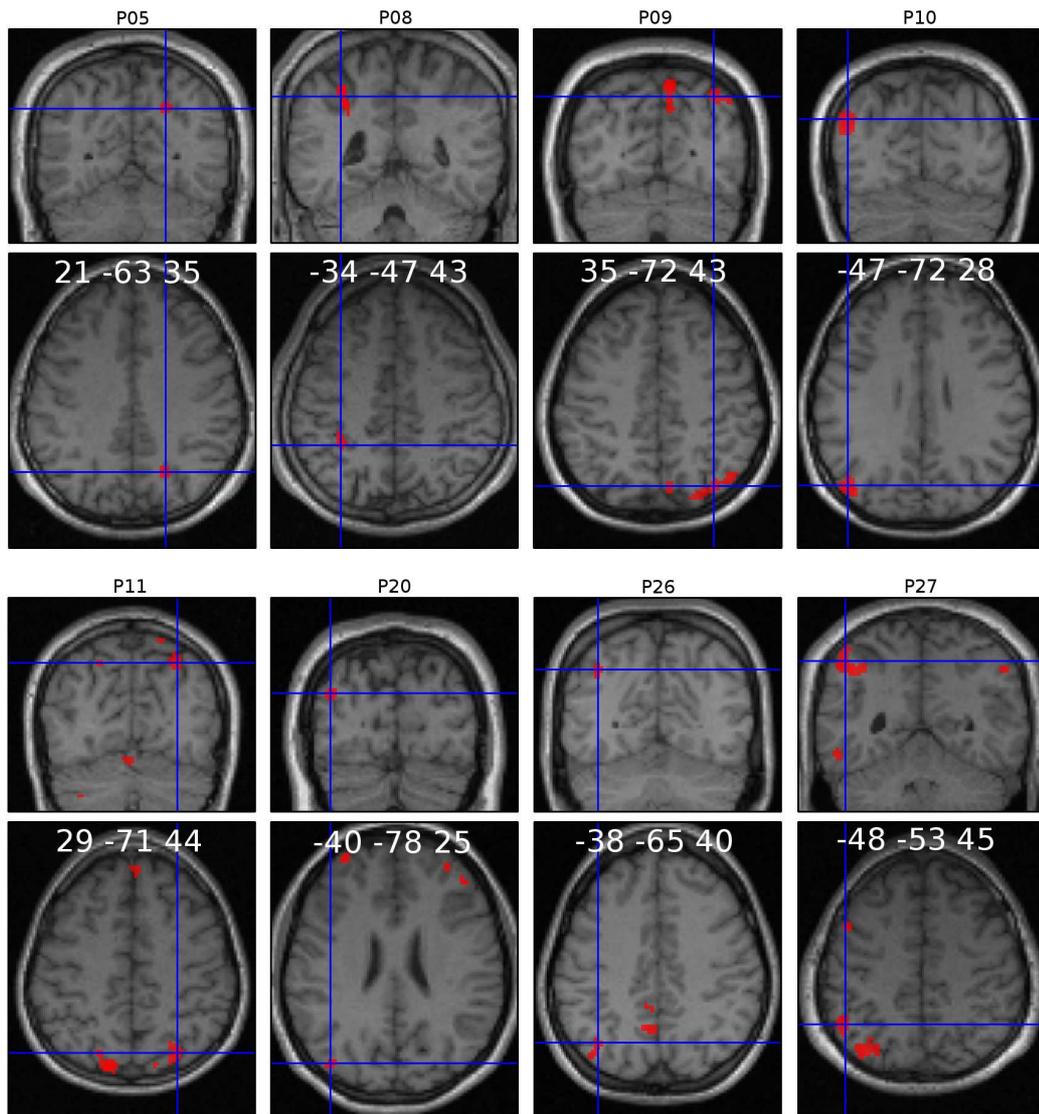


Abbildung 5.7: Durch kongruente Eigenbewegungssignale (Kontrast [AVk – AVi]) hervorgerufene Aktivierungscluster im Parietalcortex von acht individuellen Versuchspersonen (P05, P08, P09, P10, P11, P20, P26, P27). Die weißen Ziffern geben die Positionen der parietalen Cluster in MNI-Koordinaten an. Unkorrigierte voxelweise Testung bei $p < 0,001$. Die Aktivierungen wurden auf die normalisierten T_1 -Bilder der individuellen Gehirne übertragen.

Tabelle 5.7: Aktivierungsmaxima einer Gruppenanalyse des Kontrasts [AVi – AVk].

Hemisphäre	Struktur	MNI-Koordinaten			T
		x	y	z	
R	Cuneus (BA 17)	18	-92	10	5,63
L	Calcariner Gyrus (BA 18)	-8	-86	-6	5,02
R	Areal hOC4v	26	-78	-8	4,98
R	Superiorer Parietaler Cortex (5L)	10	-50	50	4,94
L	Insula	-32	16	12	4,83
L	Inferior Parietaler Cortex (SMG, Areal PF)	-56	-32	34	4,83
R	Supplementär-motorisches Areal (BA 6)	10	-12	68	4,63
R	Inferior Parietaler Cortex (SMG, Areal PFt)	56	-24	32	4,34

$p < 0,001$ (unkorrigiert), minimale Clustergröße $k = 9$ Voxel, Schwelle $T = 2,5$; BA: Brodmann Areal, hOC4v: Humanes Occipitales Areal 4, SMG: Supramarginaler Gyrus

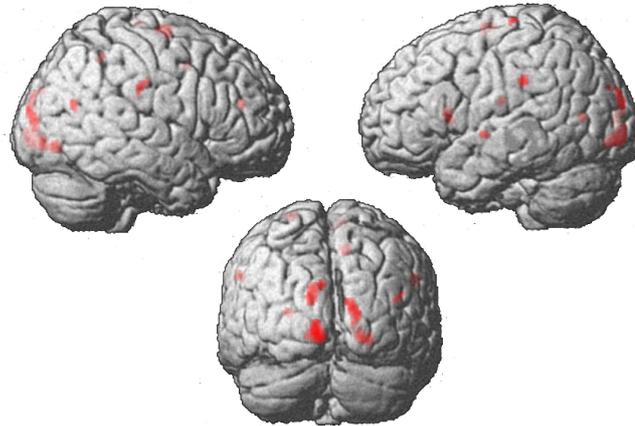


Abbildung 5.8: Gruppendaten von 20 Probanden zum Kontrast [AVi – AVk]. Unkorrigierte voxelweise Testung bei $p < 0,001$, minimale Clustergröße $k = 9$ Voxel. Die Aktivierungen wurden auf ein standardisiertes MNI-Gehirn übertragen.

(Mishkin und Ungerleider, 1982). Die Aktivierung des dorsalen Pfads ist typisch für visuell simulierte Eigenbewegung (Britten, 2008), denn in den betreffenden Arealen werden vorwiegend räumliche Informationen und Bewegungssignale verarbeitet.

Neben visuellen Arealen aktivierte der visuelle Stimulus bei meinen Probanden auch Bereiche der Hippocampi. Diese Beobachtungen stimmen mit Ergebnissen von

O'Mara et al. (1994) zur Verarbeitung passiver Eigenbewegungsreize bei Makaken überein. Obwohl der Hippocampus vor allem für Navigationsaufgaben benötigt wird, zeigten O'Mara und Kollegen, dass Hippocampusneurone von Makaken auch auf passive, visuell simulierte und reelle Eigenbewegungen antworten.

Das Aktivitätsmuster, das durch die auditiven Stimuli erzeugt wurde, konzentrierte sich bei meinen Probanden vor allem auf die Heschl Gyri in den Superioren Temporalen Gyri, in denen auditive Reize verarbeitet werden (Waltregny et al., 1977). Der eine Vor- bzw. Rückwärtsbewegung simulierende Ton aktivierte im Unterschied zum frontoparallel verlaufenden Ton den rechten Superioren Occipitalen und Fusiformen Gyrus sowie Bereiche der Intraparietalen Sulci und Areale des Cerebellums. In einer Studie zu auditiv induzierten occipitalen Aktivierungen stellten Cate et al. (2009) fest, dass auditive Stimuli nur dann den Occipitalcortex aktivieren, wenn die Probanden ihre Aufmerksamkeit auf den Ton richteten. Den Autoren zu Folge hängt die Stärke der Aktivierung von dem Grad der Aufmerksamkeit ab. Möglicherweise lässt sich die occipitale Aktivierung in der Ak-Bedingung meines Experiments darauf zurückführen, dass sich meine Probanden stärker auf den lauter und leiser werdenden Ton konzentrierten als auf den frontoparallel verlaufenden Ton. Da es auf Grund der fehlenden interauralen Zeitdifferenz schwieriger ist, die Bewegungsrichtung des Ak-Tons auszumachen als diejenige des Ai-Tons (der zuerst das eine und dann das andere Ohr passierte), konzentrierten sich die Probanden eventuell stärker auf den Ak-Ton.

Außerdem haben lauter werdende, sich scheinbar auf die Probanden zubewegende Töne eine besondere Salienz (Neuhoff, 1998; Maier et al., 2004; Maier und Ghazanfar, 2007). Übertragen auf eine natürliche Bedingung könnten sie etwa eine näher kommende Gefahr darstellen, der es auszuweichen gilt. Das funktionale Äquivalent eines Bereichs des Intraparietalen Sulcus bei Makaken, das Ventrale Intraparietale Areal (VIP) (Bremmer et al., 2001), ist u.a. an Abwehr- bzw. Ausweichbewegungen beteiligt, wie Cooke et al. (2003) mittels Mikrostimulation herausfanden. Die starke Aktivierung der Intraparietalen Sulci meiner Probanden durch die auditiv simulierte Vor- und Rückwärtsbewegung im Unterschied zur frontoparallelen Bewegung lässt sich möglicherweise auch auf die Vorbereitung eines

solchen Abwehrverhaltens zurückführen.

Der orthogonal bewegte Ton aktivierte zudem Bereiche des Cerebellums. Den Zusammenhang zwischen auditiver Wahrnehmung und Cerebellum-Aktivität untersuchten Petacchi et al. (2005) in einer Meta-Analyse. Dabei fanden sie heraus, dass das Cerebellum offenbar eine wichtige Rolle für die Verarbeitung auditiver Reize spielt. Ob die Bewegungsrichtung von Tönen einen Einfluss auf die Cerebellum-Aktivierung hat, ist jedoch noch unklar.

Möglicherweise verursachte in meiner Studie der Ak-Ton ein stärkeres Gefühl von Eigenbewegung („vection“) als der Ai-Ton. Denn eine Links-Rechts-Bewegung in der Geschwindigkeit, in der der Ai-Ton sich bewegte, ist weniger natürlich als eine Vorwärtsbewegung. Es ist wahrscheinlicher, dass die Probanden den Ai-Ton mit einer sich bewegenden Tonquelle assoziierten, während sie sich selbst als statisch wahrnahmen. In dem Fall ließe sich sowohl die verstärkte parietale (Bremmer, 2005) als auch die cerebellare Aktivität (Shaikh et al., 2004; Yakusheva et al., 2007) auf ein ausgeprägteres Gefühl von Eigenbewegung zurückführen.

5.4.2 Bimodale Stimulation

Analog zu Bremmer et al. (2001) berechnete ich mit Hilfe einer Konjunktionsanalyse der beiden unimodalen Kontraste $[V - \text{fix} \cap \text{Ak} - \text{fix}]$, welche Hirnareale durch beide unimodalen Eigenbewegungsreize aktiviert wurden. Die Analyse von Bremmer et al. beinhaltet allerdings noch eine dritte Modalität, und zwar taktile Bewegungsinformationen. Außerdem bewegten sich die Stimuli in dieser Studie in frontoparalleler Richtung, in meiner Untersuchung dagegen vor und zurück. Trotz dieser experimentellen Unterschiede ähnelte die Schnittmenge meiner unimodalen Aktivierungsmuster derjenigen von Bremmer und Kollegen: Sowohl der Intraparietale Sulcus als auch Bereiche im Ventralen Prämotorcortex, bzw. Präzentralen Gyrus, und Teile des Postzentralen Gyrus wurden durch beide, bei Bremmer et al. durch alle drei, jeweils unimodal präsentierten Stimuli aktiviert. Bremmer et al. (2001) schließen aus der Aktivierung im Bereich des Intraparietalen Sulcus, dass es sich bei diesem Areal um ein funktionales Äquivalent des Ventralen Intraparietalen Areals (VIP) von Makaken handeln könnte, das dafür bekannt ist, Bewe-

gungsreize verschiedener sensorischer Modalitäten zu verarbeiten (Duhamel et al., 1998; Bremmer et al., 2002b; Schlack et al., 2002, 2005; Avillac et al., 2007). Die Reaktion des Intraparietalen Sulcus auf eine visuell und auditiv simulierte Vor- und Rückwärtsbewegung in meiner Studie bekräftigt diese Hypothese noch weiter, da das Makaken-VIP auch auf visuell simulierte sowie vestibuläre Vor- und Rückwärtsbewegungen antwortet (Schlack et al., 2002). Ob auch auditiv simulierte Vor- und Rückwärtsbewegungen das Areal VIP bei Makaken aktiviert, ist bislang unklar.

Die sowohl durch den auditiven als auch den visuellen Reiz aktivierten Hirnareale waren bei meinem Experiment ausgedehnter als in der Studie von Bremmer et al., d.h., es waren weitere Teile des Parietalcortex und zusätzlich der rechte Superiore Temporale Gyrus aktiv. Außerdem trat die Aktivierung des Präzentralen Gyrus bei meinen Probanden nicht lateralisiert auf. Die ausgedehnteren Aktivierungskluster in meiner Studie sind vermutlich darauf zurückzuführen, dass ich die Konjunktionsanalyse nur für zwei Modalitäten berechnete, Bremmer et al. (2001) dagegen für drei. Möglicherweise sprechen die zusätzlich aktivierten Regionen in meiner Studie nicht auf taktile Reize an. Ein anderer Grund könnten die unterschiedlichen Bewegungsrichtungen sein: Eventuell reagieren die in meiner Studie zusätzlich aktivierten Areale nur auf Vor- bzw. Rückwärtsbewegungen, nicht aber auf frontoparallele Bewegungen.

Die Konjunktionsanalyse der unimodalen Kontraste lässt keine Schlüsse über eine mögliche multisensorische Integration bzw. Verstärkung zu. Welche Hirnareale spezifisch auf multisensorische Stimulation reagieren, ermittelte ich daher mit Hilfe einer Konjunktionsanalyse der Kontraste $[AVk - Ak \cap AVk - V]$. Das resultierende Aktivierungsmuster deutet auf Areale, die nur auf Grund der multisensorischen Eigenschaft der Stimulation aktiv wurden.

Wie in einer Studie von Baumann und Greenlee (2007) zur Verarbeitung multisensorischer frontoparalleler Bewegungsreize führte die simultane bimodale Stimulation in meinem Experiment zu einer verstärkten Aktivierung im Superioren Temporalen Gyrus, im Superioren Parietalen Lobus, im Intraparietalen Sulcus, im Präzentralen Sulcus sowie in frühen visuellen Arealen. Die Konjunktionsanalyse der beiden unimodalen Kontraste ergab dagegen keine Aktivierung im Striatum. Die

striäre Aktivierung während simultaner audio-visueller Stimulation könnte entweder darauf zurückzuführen sein, dass eine multisensorische Interaktion auf einem frühen visuellen Level stattfindet, oder aber höhere Areale wie der parietale Assoziationscortex ein Feedback an die frühen visuellen Areale senden. Ursprünglich ging man davon aus, multisensorische Integration trete erst auf einer relativ späten Stufe der sensorischen Hierarchie auf (Felleman und Essen, 1991). Doch zahlreiche neuere Studien belegen, dass auch frühe sensorische Areale an multisensorischer Interaktion und Integration beteiligt sind (Foxy et al., 2000; Macaluso et al., 2000; Falchier et al., 2002).

Der Superiore Temporale Sulcus am ventralen Rand des Superioren Temporalen Gyrus des menschlichen Gehirns ist bekannt als multisensorisches Areal, das auf visuelle, auditive und taktile Stimulation antwortet (Beauchamp et al., 2004; Baumann und Greenlee, 2007; Beauchamp et al., 2008). Daher wird er auch als STSms (für „Superior Temporal Sulcus multisensory“) bezeichnet. Vermutlich existiert eine Homologie zum so genannten Superioren Temporalen Polysensorischen Areal bei Makaken. Dieses enthält bewegungssensitive Zellen (Hietanen und Perrett, 1996; Anderson und Siegel, 1999) und reagiert auf somatosensorische, auditive und visuelle Reize (Schroeder und Foxy, 2002). Auch in meinem Experiment wurden Bereiche des Superioren Temporalen Sulcus durch den visuellen und den auditiven sowie durch den bimodalen Stimulus aktiviert. Dieses Ergebnis bestätigt die Rolle des Areals als multisensorisches Konvergenzgebiet.

Die aus der Konjunktionsanalyse der Kontraste $[AVk - Ak \cap AVk - V]$ hervorgehende Aktivierung des Intraparietalen Sulcus weist darauf hin, dass auch in diesem Areal visuelle und auditive Eigenbewegungsinformationen gemeinsam verarbeitet werden. Dieses Areal scheint also wie der Superiore Temporale Sulcus nicht nur auf unimodale Reize unterschiedlicher Modalitäten zu antworten, sondern es scheint dort auch eine multisensorische Verstärkung stattzufinden. Dieses Ergebnis stimmt mit den Beobachtungen von Baumann und Greenlee (2007) überein: Auch sie fanden eine verstärkte Aktivierung des Intraparietalen Sulcus nach kombinierter audio-visueller Bewegungsstimulation.

Außerdem scheint es sich bei einem Bereich des Präzentralen Gyrus, bzw. Ven-

tralen Prämotorcortex, um ein polysensorisches Areal zu handeln. Denn sowohl die Konjunktionsanalyse unimodaler Aktivierungen in meiner Studie und in der Studie von Bremmer et al. (2001) als auch die Konjunktionsanalyse der Kontraste $[AVk - Ak \cap AVk - V]$ resultierte in Aktivierungsklustern in diesem Areal. Auch Baumann und Greenlee (2007) fanden dort eine verstärkte BOLD-Antwort auf bimodale Stimulation. Anatomische Studien belegen bei Makaken distinkte Projektionen vom Areal VIP in eine Region des ventralen Prämotorcortex, die Kopfbewegungen steuert (Luppino et al., 1999). Außerdem demonstrieren elektrophysiologische Daten von Neuronen dieser Region polymodale Antwortigenschaften auf visuelle, taktile und auditive Stimulation (Graziano und Gross, 1998).

Meine Probanden sollten während der gesamten Messung einen Zielreiz fixieren, was sie den Kameraaufnahmen der Augen nach zu urteilen auch erfolgreich bewältigten. Radiale optische Flussfelder ohne Fixationsreiz lösen jedoch spontane Augenbewegungen aus (Lappe et al., 1998). Vermutlich wurde daher ein Mechanismus rekrutiert, der für die Unterdrückung von Augenbewegungen zuständig ist. Law et al. (1997) zufolge können spezifische Augenbewegungssysteme, wie die Frontalen Augenfelder, auch für die Unterdrückung reflexiver Augenbewegungen zuständig sein. Tatsächlich wurden in meinem Experiment, ähnlich wie bei Lewis et al. (2000), durch visuelle und auditive Stimulation ($[V - \text{fix} \cap Ak - \text{fix}]$ bzw. $[AVk - Ak \cap AVk - V]$) bilaterale Bereiche des Präzentralen Gyrus aktiviert, die den Positionen der Frontalen Augenfelder (Luna et al., 1998; Petit et al., 1999) entsprechen. Möglicherweise repräsentiert die Aktivität im Präzentralen Sulcus daher auch das Unterdrücken von Augenbewegungen.

Der Hippocampus wurde in meinem Experiment durch simultane audiovisuell simulierte Vor- bzw. Rückwärtsbewegungen aktiviert, nicht aber durch die simulierten frontoparallelen Bewegungen in den Studien von Lewis et al. (2000), Bremmer et al. (2001) sowie Baumann und Greenlee (2007). Es gibt anatomische Evidenz, dass der Hippocampus nach jedem sensorischen Verarbeitungsprozess neuronalen Input erhält, und zwar visuellen vom Inferioren Temporalen Visuellen Cortex, auditiven vom Superioren Auditorischen Cortex und somatosensorische, olfaktorische und räumliche visuelle Informationen vom Parietalcortex (Rolls, 2004). Er

wäre daher im Prinzip geeignet, diese Daten zu kombinieren. Neurophysiologische Studien belegen zudem, dass einige Zellen im Hippocampus auf Reize einer bestimmten Modalität antworten und andere auf kombinierte Stimuli (Rolls, 2004).

Der Hippocampus wird häufig mit Navigationsleistungen in Verbindung gebracht. Ekstrom et al. (2003) untersuchten etwa das Verhalten von hippocampalen und parahippocampalen Zellen menschlicher Probanden während der Bewältigung einer Navigationsaufgabe. Die Autoren berichten, dass einige der Neurone (vor allem im Hippocampus) auf bestimmte Orte und andere (vor allem im Parahippocampus) auf Landmarken antworten. Auch scheint der Hippocampus für die so genannte Pfadintegration entscheidend zu sein, der Fähigkeit, Eigenbewegung wahrzunehmen, um kontinuierlich die eigene Orientierung und Position zu überwachen (Wolbers et al., 2007). In meinem Experiment wurde den Probanden jedoch ausschließlich die Aufgabe gestellt, den Stimulus aufmerksam „wahrzunehmen“. Deshalb kann die Hippocampus-Aktivierung nicht auf Navigationsleistungen oder Pfadintegration basieren.

Wie erwähnt, wiesen jedoch O'Mara et al. (1994) nach, dass Neurone im Hippocampus von Makaken auch auf passive, visuell simulierte und passive Ganzkörperbewegungen reagieren, ohne dass den Versuchstieren zuvor eine Navigationsaufgabe gestellt wurde. Die Autoren fanden einige Zellen, die ausschließlich auf vestibuläre Reize antworteten, einige, die nur auf visuell simulierte Bewegung reagierten, und schließlich Neurone, die kombinierte Stimuli bevorzugten. Obwohl es bislang keine Belege für Hippocampusneurone gibt, die spezifisch auf bewegte auditive Reize reagieren, könnte die verstärkte Hippocampus-Aktivierung in meinem Experiment darauf zurückzuführen sein, dass die Probanden besonders während der kongruenten bimodalen Stimulation ein Gefühl von Eigenbewegung („Vection“) verspürten.

5.4.2.1 Kongruenz

In der Gruppenanalyse ergab der Kontrast [AVk – AVi] nur ein Aktivitätscluster im Präzentralen Sulcus. Auch Baumann und Greenlee (2007) fanden im Präzentralen Sulcus eine verstärkte Aktivierung durch kongruente audio-visuelle Bewegungsinformationen im Unterschied zu inkongruenten Reizen. Auch Calvert et al. (2001) unter-

suchten den Einfluss der Kongruenz auf die Verarbeitung audio-visueller Signale. Die Autoren verwendeten jedoch keine Bewegungsreize, sondern als visuellen Stimulus ein Schachbrettmuster, dessen Felder in einem bestimmten Rhythmus von Weiß zu Schwarz und wieder zurück wechselten, und als auditiven Reiz ein zeitlich mit dem Farbwechsel synchron oder asynchron auftretendes weißes Rauschen. Die stärkste superadditive BOLD-Antwort auf den synchronen Stimulus fanden Calvert et al. (2001) im linken Parietalcortex. Neben weiteren polysensorischen Arealen war wie in meiner Studie der rechte Präzentrale Gyrus verstärkt aktiviert. Es ist daher anzunehmen, dass in diesem Hirnareal redundante audio-visuelle Informationen gemeinsam verarbeitet werden.

In einem Bereich des Präzentralen Gyrus von Affen befinden sich Neurone, die auf taktile, visuelle und auditive Stimuli reagieren (Fogassi et al., 1996; Graziano et al., 1999; Graziano und Gandhi, 2000). Dieses Areal wird daher auch als „Polysensory Zone“ (PZ) bezeichnet. Die PZ-Neurone antworten besonders stark auf Reize, die sich auf den Körper zu bewegen (Fogassi et al., 1996). Eine elektrische Stimulation dieser Zellen provoziert Abwehrbewegungen, die den Teil des Körpers schützen, auf dem das taktile rezeptive Feld des Neurons liegt (Graziano et al., 2002).

Möglicherweise handelt es sich bei dem in meiner Studie durch die kongruente audio-visuelle Stimulation besonders aktivierten Areal um ein Äquivalent der PZ. Denn es reagierte bei meinen Probanden sowohl auf den auditiven als auch auf den visuellen Bewegungsreiz und verstärkt, wenn beide simultan und in kongruenter Richtung präsentiert wurden. Eventuell lösten das expandierende optische Flussfeld und der anschwellende Ton eine ähnliche Reaktion der Zellen im Präzentralen Sulcus aus wie näher kommende Stimuli in der PZ von Makaken (Fogassi et al., 1996). Auch Bremmer et al. (2001) vermuteten bereits, ein Areal wie die PZ von Makaken könnte im menschlichen Prämotorcortex existieren.

Da dem Intraparietalen Sulcus (IPS) bereits in vielen Studien eine entscheidende Rolle für die multisensorische Verarbeitung von Bewegungsinformationen zugeschrieben wurde (Lewis et al., 2000; Bremmer et al., 2001, 2002b, 2004; Bremmer, 2005; Baumann und Greenlee, 2007) und eine Stimulation des Makaken-VIP Abwehrbewegungen provoziert (Cooke et al., 2003), hatte ich erwartet, dass

auch dieses Areal durch kongruente Eigenbewegungsreize stärker aktiviert wird als durch inkongruente. Diese Hypothese wurde durch die Gruppenanalyse meines Experiments nicht bestätigt. Die Position des IPS im Cortex kann allerdings interindividuell stark variieren (Konen und Kastner, 2008), und diese Variation wird durch den üblichen Normalisierungsprozess während der Vorauswertung nicht zwangsläufig ausgeglichen. Deshalb könnte eine IPS-Aktivierung bei einzelnen Probanden durch die Mittlungen in der Gruppenanalyse ausgelöscht worden sein. Auch unterschiedlich lateralisierte IPS-Antworten könnten durch Mittlungen in der Gruppenanalyse ausgelöscht worden sein. Aus diesem Grund suchte ich in den Parietalcortexen der einzelnen Probanden nach Aktivierungsclustern. Tatsächlich ergab der Kontrast [AVk – AVi] signifikant aktive Voxel im IPS bei acht von zwanzig Probanden. Bei zwei Versuchspersonen war ausschließlich der rechte IPS aktiv, bei vier Probanden nur der linke und bei zwei Probanden trat die Aktivierung bilateral auf. Bei zwölf Probanden ergab der Kontrast jedoch keinerlei Aktivität im IPS. Vermutlich führte bei diesen Probanden der inkongruente Reiz zu einer ebenso starken Aktivierung wie der kongruente. Das erscheint auch nicht verwunderlich, da – wie erwähnt – bereits separat präsentierte Stimuli unterschiedlicher Modalitäten den IPS aktivieren (Bremmer et al., 2001). Möglicherweise ist die IPS-Aktivierung der acht Probanden auch darauf zurückzuführen, dass der kongruente Stimulus bei diesen Versuchspersonen ein stärkeres Gefühl von Eigenbewegung („Vection“) hervorrief als bei den übrigen Probanden. Bei Makaken wird die tatsächliche Eigenbewegung mit einer Aktivität des VIP, dem funktionalen Äquivalent des IPS (Bremmer et al., 2001), in Verbindung gebracht (Schlack et al., 2002).

5.4.2.2 Inkongruenz

In der inkongruenten Bedingung meines Experiments waren die Probanden einem „Sinneskonflikt“ (einer visuell simulierten Vorwärts-Rückwärts-Bewegung und zugleich einer auditiv simulierten rechts-links-Bewegung) ausgesetzt. Um diesem Konflikt zu entgehen, richteten sie ihre Aufmerksamkeit möglicherweise gezielt auf eine der beiden Modalitäten. Das legt auch die aus dem Kontrast [AVi – AVk] resultierenden Aktivierungscluster in frühen visuellen Arealen nahe: Vermutlich konzentrierten

sich die Probanden stärker auf den visuellen Stimulus – der unter Umständen eine größere Salienz aufwies – und versuchten den auditiven Reiz auszublenden. Laut Buechel et al. (1998) verstärkt eine erhöhte Aufmerksamkeit auf einen radialen visuellen Bewegungsreiz, wie er in meiner Studie verwendet wurde, die neuronale Aktivität unter anderem in striären und extrastriären visuellen Arealen.

Nach Anderson et al. (2010) gibt es in der Hirnrinde ein so genanntes „Attention-Control“ Netzwerk, das aus zwei primären Subnetzwerken besteht. Das dorsale Aufmerksamkeitsnetzwerk setzt sich zusammen aus dem IPS, den Frontalen Augenfeldern und dem lateralen Präfrontalen Cortex (Corbetta und Shulman, 2002). Dieses Netzwerk ist häufig coaktiviert mit einem Cingulo-Insulären oder „Salience-Detection“ Netzwerk bestehend aus der Anterioren Insula, dem Dorsalen Anterioren Gyrus Cinguli bzw. dem Supplementär-Motorischen Areal und Mittleren Temporalen (MT⁺) Regionen (Seeley et al., 2007). Die Aktivität dieser Netzwerke steigert sich häufig bei Aufgaben, die eine erhöhte Aufmerksamkeit erfordern.

Bei meinem Experiment bewirkte die Inkongruenz der Stimuli eine gesteigerte Aktivität unter anderem in der linken Insula und dem Supplementär-Motorischen Areal. Diese Beobachtung könnte auf das von Anderson et al. (2010) vorgestellte „Attention-Control“ Netzwerk zurückzuführen sein: Durch die Konzentration auf eine der beiden Modalitäten könnte sich die Aktivität von Bereichen des „Attention-Control“ Netzwerks, bzw. „Salience-Detection“ Netzwerks, gesteigert haben.

George et al. (1994) postulieren ein supramodales frontoparietales Netzwerk, das der Konfliktverarbeitung (z.B. bei „Stroop-Tests“) dient. Unter anderem schließt es die anteriore Insula und Bereiche des Parietalcortex ein. Die gesteigerte BOLD-Antwort in der Insula und dem Inferioren Parietalcortex meiner Probanden könnte daher eine Folge der kognitiven Kontrolle über die widersprüchlichen Sinnesinformationen sein.

Die verstärkte Reaktion der Insula auf den inkongruenten Stimulus könnte auch noch eine andere Ursache haben: Der „Sinneskonflikt“ löste bei einigen Probanden Schwindelgefühle und Übelkeit aus. Wie Papathanasiou et al. (2006) berichteten, verursacht eine Läsion in der anterioren Insula Schwindel. Offenbar ist dieses Areal daran beteiligt, die Balance des Körpers zu erhalten. Eine Störung des Gleichge-

wichtsgefühls – in meinem Experiment ausgelöst durch inkongruente Stimulation – könnte daher zu einer verstärkten Aktivierung geführt haben. Außerdem wird die Insula mit der Verarbeitung aversiver Reize in Verbindung gebracht, die häufig mit Übelkeit einhergeht (Wicker et al., 2003). Die verstärkte Insula-Aktivität unter den inkongruenten Reizbedingungen in meiner Studie resultierte daher möglicherweise aus dem Unwohlsein der Probanden.

Außerdem aktivierte der inkongruente Reiz meines Experiments die Supramarginalen Gyri (SMG). Zu einem ähnlichen Ergebnis kamen Tsakiris et al. (2010) in einer Studie zur Körperwahrnehmung. Hierbei sahen die Probanden über einen Spiegel eine Videoaufnahme ihrer eigenen Hand, während sie diese auf und ab bewegten. Die Videoaufnahme konnte die Handbewegung entweder „live“, d.h. synchron zeigen oder aber asynchron mit einer Verzögerung von 500 ms. Ähnlich wie in meiner Studie steigerte diese asynchrone Bedingung die BOLD-Antwort unter anderem in den SMG und in der Insula.

Eine Aktivierung eines frontoparietalen Netzwerks inklusive des SMG wird zudem mit Inhibitionsprozessen in Verbindung gebracht, etwa bei Antisakkaden (Ettinger et al., 2008) oder der so genannten Präpulsinhibition (Kumari et al., 2003). Möglicherweise löste in meinem Experiment der inkongruente Stimulus ebenfalls einen Inhibitionsprozess aus, bei dem die Reaktion auf eine der beiden Modalitäten – vermutlich auf den auditiven Stimulus – gehemmt wurde. Dies ließe sich ebenfalls durch eine gesteigerte Aufmerksamkeit auf die andere Modalität – also den visuellen Reiz – erklären. Tatsächlich scheint eine Verschiebung der Aufmerksamkeit auch mit einer SMG-Aktivierung einherzugehen (Perry und Zeki, 2000).

Zusammenfassend konnte ich in dieser Studie zeigen, dass audio-visuelle Eigenbewegungsreize in orthogonaler Richtung, ähnlich wie polymodale frontoparallele Bewegungssignale (Bremmer et al., 2001; Baumann und Greenlee, 2007), in einem parieto-frontalen Netzwerk verarbeitet werden. Die Kongruenz der Stimuli führte zu einem Aktivierungscluster im rechten Präzentralen Sulcus, der bei Makaken bereits als polysensorisches Areal bekannt ist. Möglicherweise handelt es sich bei diesem

Bereich des Präzentralen Sulcus um ein Äquivalent dieser „Polysensory Zone“ von Rhesusaffen, das dazu dient, kongruente audio-visuelle Eigenbewegungsreize zu verarbeiten.

6 Zusammenfassende Diskussion und Ausblick

In dieser Arbeit untersuchte ich die multisensorische Repräsentation von Eigenbewegung im menschlichen Gehirn. Dazu überprüfte ich zuerst mit Hilfe psychophysikalischer Methoden, in welchem Maße visuelle und auditive Geschwindigkeitshinweise für die Reproduktion von audio-visuell simulierten Fahrten genutzt werden. Da für die Wahrnehmung von Eigenbewegung Augenbewegungen eine zentrale Rolle spielen – sie dienen der Stabilisierung von Teilen des visuellen Felds auf der Fovea – untersuchte ich zudem die Augenbewegungen menschlicher Probanden während simulierter Vorwärtsbewegungen. Dabei interessierte mich besonders, ob sich die Augenbewegungsmuster unterscheiden, je nachdem, ob die Versuchspersonen passiv über eine simulierte Ebene bewegt werden oder aktiv ihre Fahrtgeschwindigkeit kontrollieren. Außerdem überprüfte ich, in wie weit auditive Geschwindigkeitshinweise die Augenbewegungen beeinflussten. Den neurophysiologischen Grundlagen des psychophysisch ermittelten Verhaltens ging ich schließlich mit Hilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie auf den Grund. Zum einen untersuchte ich, wie audio-visuell simulierte Vor- und Rückwärtsbewegungen im Gehirn repräsentiert werden. Hier interessierte mich besonders, in welchem Maße die neuronale Aktivität durch die multisensorische Stimulation verstärkt wird, und welche Rolle dabei die räumliche Kongruenz der Stimuli spielt.

Ich stellte fest, dass Probanden zur Einschätzung der Distanz und Geschwindigkeit einer Eigenbewegung auch auditive Geschwindigkeitshinweise nutzen (Kapitel 3). Stehen ihnen sowohl visuelle als auch auditive Informationen zur Verfügung, nutzen sie beide, verlassen sich jedoch stärker auf den visuellen Reiz. Am exaktesten ist die Distanzabschätzung jedoch, wenn ihnen während der Reproduktionsphase ausschließlich auditive Signale zur Verfügung stehen. Man könnte annehmen, dass die Versuchspersonen das zeitliche Muster der Tonfrequenzen replizierten, was nach Glasauer et al. (2007) keine Pfadintegration erfordere. Mit Experiment III der ers-

ten Studie, bei dem den Probanden ein Teil der zu reproduzierenden Strecke in einem anderen Geschwindigkeitsprofil vorgegeben wurde, und sie den Rest ergänzen mussten, konnte ich jedoch diese Annahme widerlegen. Denn trotz des „gestörten“ Geschwindigkeitsprofils reproduzierten sie die Distanzen in diesem Experiment recht genau. In der zweiten Studie, in der ich das Blickverhalten von Probanden untersuchte (Kapitel 4), bewegten diese ihre Augen auch während der unimodal auditiven Fahrten in Richtung des imaginären Flussfelds. Diese Beobachtung unterstützt die Hypothese, dass die Teilnehmer nicht einfach das Muster der Tonfrequenz nachahmten, sondern sich während der Fahrt eine Ebene vorstellten, über die sie sich bewegten.

Die Geschwindigkeit der Augenfolgebewegungen stimmte am besten während der visuellen Fahrten mit der Punktgeschwindigkeit auf der Fovea überein (Abbildung 4.11). Wie zu erwarten, wick die Augengeschwindigkeit am stärksten während der unimodal auditiven Fahrten von der Punktgeschwindigkeit auf der Fovea ab. Interessanterweise lag die Steigung der Regressionsgerade in der bimodalen Bedingung zwischen den Steigungen in den beiden unimodalen Bedingungen. Der Ton scheint demnach die Augenbewegungen zu beeinflussen. Ein ähnliches Muster konnte in Experiment I der ersten Studie beobachtet werden. Wie erwähnt, reproduzierten die Probanden die Distanz der passiven Fahrt am zuverlässigsten, wenn sie während der aktiven Fahrt ausschließlich den Ton hörten. Ihre Leistung war am schlechtesten, wenn sie nur die Ebene sahen. Übertragen auf die Ergebnisse der Augenbewegungsstudie könnte man annehmen, dass, sobald auditive Geschwindigkeitshinweise zur Verfügung stehen, diese so effizient genutzt werden können, dass der visuelle Stimulus für die Aufgabe an Bedeutung verliert und demnach auch die Augenbewegungen weniger exakt werden. Wie in Abbildung 3.3 B zu erkennen ist, fiel es den Probanden leichter, die korrekte Tonhöhe zu treffen als die korrekte visuelle Geschwindigkeit. Der Ton war demnach das zuverlässigere Signal und entsprechend dem Maximum Likelihood Estimation Modell von Ernst und Buelthoff (2004) dominant. Entgegen den Annahmen dieses Modells erzielten die Probanden jedoch nicht die beste Leistung in der bimodalen Bedingung. Vielmehr schien die Reliabilität des bimodalen Stimulus durch den visuellen Reiz abzunehmen.

Noch offen ist die Frage, ob sich der Gain der Augenfolgebewegungen während einer audio-visuellen gegenüber einer unimodal visuellen Stimulation verbessert, wenn tatsächlich eine multisensorische Integration im Sinne des Maximum Likelihood Estimation Modells (Ernst und Buelhoff, 2004) stattfindet – d.h., wenn die bimodale Repräsentation die zuverlässigste ist. Dies könnte in einer künftigen Studie untersucht werden.

Warum die Probanden in Experiment II der ersten Studie sich stärker auf den visuellen Stimulus verließen als auf den auditiven, obwohl letzterer offensichtlich eine zuverlässigere Einschätzung ermöglicht, ist unklar. Möglicherweise spielt die Gewohnheit der Probanden eine Rolle, sich während Eigenbewegungen besonders auf visuelle Signale zu verlassen. Eventuell könnte eine Messung der Augenbewegungen während der Catch Trials in Experiment II der zweiten Studie Aufschluss darüber geben, auf welche Modalität die Probanden gerade ihre Aufmerksamkeit richten. Es ist zu erwarten, dass die Geschwindigkeit und Richtung der Augenfolgebewegungen stärker von der Geschwindigkeit und Richtung der Punktbe-
wegung auf der Fovea abweichen, wenn die Probanden auf den Ton achten als wenn sie sich auf den visuellen Stimulus konzentrieren. Somit müssten die Augenfolgebewegungen von Probanden, deren Leistung stark von der Reskalierung des Tons beeinflusst wird, „ungenauer“ sein als die Blickbewegungen von Teilnehmern, die sich mehr auf den visuellen Stimulus verlassen.

Ich konnte in der zweiten Studie zudem beobachten, dass die Probanden ihren Blick selten direkt auf den Expansionsfokus richteten, sondern meist knapp unter den Horizont blickten. Außerdem bewegten sich die Augen meist schneller und in eine exzentrischere Richtung, d.h. weiter nach „außen“ bzw. stärker in Richtung des linken oder rechten Bildschirmrands als die Punkte auf der Fovea. Möglicherweise war dies Teil einer Strategie, während der Fahrten mit visueller Referenz die Fahrtgeschwindigkeit abzuschätzen. Hätten sie direkt auf den Expansionsfokus geblickt, hätte keine Flussfeldbewegung auf der Fovea stattgefunden, was vermutlich die Geschwindigkeitsbestimmung beeinträchtigt hätte (Lappe et al., 1998). Auch das exakte Verfolgen eines Punkts hätte womöglich das Abschätzen der Fahrtgeschwindigkeit behindert, weil auch so keine Flussfeldbewegung auf der Fovea stattgefunden hätte,

und die Fahrtgeschwindigkeit nur über Augenbewegungssignale hätte ermittelt werden können.

Wie erwähnt, war die Distanz- und Geschwindigkeitsabschätzung jedoch fehlerhaft. In Experiment I der ersten Studie war der Distanzgain, also der Quotient aus aktiv und passiv gefahrener Distanz, während der visuellen Fahrten deutlich größer als 1 (Abbildung 3.3 A) – ebenso der Geschwindigkeitsgain, also der Quotient aus aktiver und passiver Geschwindigkeit. Die Probanden überschätzen demnach die Distanzen und Geschwindigkeiten der passiven Fahrten. Der Gain der Augenfolgebewegungen war ebenfalls deutlich größer als 1, die Augen bewegten sich also schneller als die Punkte auf der Fovea. Außerdem war der Gain während der passiven Fahrten etwas höher als während der aktiven Fahrten. Möglicherweise spiegelt sich die überschätzte Geschwindigkeit der passiven Fahrt in den zu schnellen Augenbewegungen während der passiven Fahrten wider.

Die Untersuchung der Gehirnaktivität während bimodal simulierter Eigenbewegungen ergab, dass audiovisuelle Eigenbewegungsreize in orthogonaler Richtung, ähnlich wie polymodale frontoparallele Bewegungssignale (Bremmer et al., 2001; Baumann und Greenlee, 2007), in einem parieto-frontalen Netzwerk verarbeitet werden. Da dieses Netzwerk stärker durch bimodale Stimulation als durch beide unimodalen Stimuli aktiviert wurde, ist anzunehmen, dass hier eine multisensorische Integration stattfand (Beauchamp, 2005). Die Ergebnisse von Experiment I der ersten Studie hingegen lassen darauf schließen, dass in dieser Studie die auditiven und visuellen Signale nicht optimal integriert wurden. Ein möglicher Grund für diesen Unterschied ist der verwendete auditive Stimulus. In der ersten Studie wurde die Tonfrequenz mit der Fahrtgeschwindigkeit moduliert. Einen solchen Zusammenhang erleben wir beispielsweise beim Autofahren, wenn wir das Motorengeräusch hören. Da dies eine erlernte, nicht „natürliche“ Assoziation ist, handelte es sich bei den visuellen und auditiven Geschwindigkeitsinformationen möglicherweise um nicht redundante Signale, die entsprechend der Definition von Ernst und Buelthoff (2004) nicht integriert, sondern „nur“ kombiniert wurden. In der dritten Studie wurde in der kongruenten Bedingung eine Vorwärtsbewegung auf eine Tonquelle zu und eine Rückwärtsbewegung von einer Tonquelle weg simuliert. Der Ton wurde also bei der

Vorwärtsbewegung lauter und besaß eine entsprechend dem Dopplereffekt erhöhte Frequenz, während er bei der Rückwärtsbewegung leiser wurde und eine erniedrigte Frequenz besaß. Da diese Kombination von visuellen und auditiven Stimuli in der Natur sehr häufig wahrzunehmen ist, existiert möglicherweise ein System, das diese Reize integriert.

Um zu testen, ob die geschwindigkeitsmodulierte Tonfrequenz und der visuelle Bewegungsreiz in der ersten Studie tatsächlich nicht integriert wurden, müsste dieses Experiment in einem Magnetresonanztomographen wiederholt werden. In dem Fall dürften die multisensorischen Bewegungsareale bei bimodaler Stimulation nicht aktiver sein als bei unimodaler Stimulation.

Zudem wäre es interessant herauszufinden, wie die Hirnaktivität durch eine Reskalierung der Tonfrequenz beeinflusst wird und wie sie sich verändert, je nachdem, ob die Probanden passiv bewegt werden oder ihre Geschwindigkeit aktiv mit einem Joystick kontrollieren. Bremmer et al. (2010) beobachteten bei Versuchen an Makaken, dass Neurone im Areal MST weniger stark antworteten, wenn die Tiere aktiv ihre Augen bewegten, während sie einen optischen Flusstimulus betrachteten, als wenn diese Blickbewegungen durch Manipulation des Stimulus nur simuliert wurden, und die Tiere einen Zielreiz fixierten. Bremmer et al. vermuteten, dieser Unterschied könne durch eine verschobene Aufmerksamkeit bedingt sein. Analog dazu ist die Aktivität von Bewegungsarealen im menschlichen Gehirn möglicherweise niedriger, wenn die Probanden ihre Fahrtgeschwindigkeit aktiv kontrollieren, als wenn sie passiv bewegt werden.

Zusammenfassend konnte ich in meiner Arbeit zeigen, dass menschliche Probanden auditive Geschwindigkeitsinformationen dazu nutzen, die Distanzen simulierter Eigenbewegungen einzuschätzen und zu reproduzieren. Während solcher Vorwärtsbewegungen über eine simulierte Ebene führen die Teilnehmer Augenbewegungen aus, die einem optokinetischen Nystagmus ähneln. Während aktiv gesteuerter Fahrten kontrollieren die Probanden die Geschwindigkeit der Augenfolgebewegungen exakter als während passiver Bewegungen. Sind in der Reproduktionsphase nur auditive Geschwindigkeitsinformationen vorhanden, scheinen sie sich die Eigenbewe-

gung vorzustellen, da sie ihre Augen auch in Richtung des „imaginären“ Flussfelds bewegen. Zudem stellte ich fest, dass im menschlichen Gehirn audio-visuelle Eigenbewegungsreize in orthogonaler Richtung, ähnlich wie polymodale frontoparallele Bewegungsinformationen, in einem parieto-frontalen Netzwerk verarbeitet werden. Im Unterschied zu inkongruenten Eigenbewegungsreizen aktivieren kongruente Signale ein Areal im rechten Präzentralen Sulcus, bei dem es sich um ein funktionales Äquivalent der „Polysensory Zone“ des Makakengehirns handeln könnte.

In meiner Arbeit konnte ich zeigen, wie auditiv und visuell simulierte Vorwärts- bzw. Rückwärtsbewegungen im menschlichen Gehirn repräsentiert werden. Da wir, wie eingangs erwähnt, während Eigenbewegungen auch Signale anderer Sinnesmodalitäten – z.B. vestibuläre, propriozeptive und taktile Informationen – erhalten, müsste in künftigen Studien untersucht werden, welche Beiträge diese Sinnesreize zur Eigenbewegungswahrnehmung leisten.

Literaturverzeichnis

- Alais, D. and Burr, D. (2004). The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. *Curr Biol*, 14(3):257–262.
- Albright, T. D. (1984). Direction and orientation selectivity of neurons in visual area mt of the macaque. *J Neurophysiol*, 52:1106–1130.
- Albright, T. D. and Desimone, R. (1987). Local precision of visuotopic organization in the middle temporal area (mt) of the macaque. *Exp Brain Res*, 65(3):582–592.
- Albright, T. D., Desimone, R., and Gross, C. G. (1984). Columnar organization of directionally selective cells in visual area mt of the macaque. *J Neurophysiol*, 51:16–31.
- Andersen, R. A., Snyder, L. H., Bradley, D. C., and Xing, J. (1997). Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annu Rev Neurosci*, 20:303–330.
- Anderson, J. S., Ferguson, M. A., Lopez-Larson, M., and Yurgelun-Todd, D. (2010). Topographic maps of multisensory attention. *Proc Natl Acad Sci U S A*.
- Anderson, K. C. and Siegel, R. M. (1999). Optic flow selectivity in the anterior superior temporal polysensory area, stpa, of the behaving monkey. *J Neurosci*, 19(7):2681–2692.
- Anderson, K. C. and Siegel, R. M. (2005). Three-dimensional structure-from-motion selectivity in the anterior superior temporal polysensory area, stpa, of the behaving monkey. *Cereb Cortex*, 15(9):1299–1307.
- Angelaki, D. E. and Hess, B. J. (2001). Direction of heading and vestibular control of binocular eye movements. *Vision Res*, 41(25-26):3215–3228.

- Angelaki, D. E. and Hess, B. J. M. (2005). Self-motion-induced eye movements: effects on visual acuity and navigation. *Nat Rev Neurosci*, 6(12):966–976.
- Angelaki, D. E., Gu, Y., and DeAngelis, G. C. (2009). Multisensory integration: psychophysics, neurophysiology, and computation. *Curr Opin Neurobiol*, 19(4): 452–458.
- Ashmead, D. H., Davis, D. L., and Northington, A. (1995). Contribution of listeners' approaching motion to auditory distance perception. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 21(2):239–256.
- Avillac, M., Deneve, S., Olivier, E., Pouget, A., and Duhamel, J.-R. (2005). Reference frames for representing visual and tactile locations in parietal cortex. *Nat Neurosci*, 8(7):941–949.
- Avillac, M., Hamed, S. B., and Duhamel, J.-R. (2007). Multisensory integration in the ventral intraparietal area of the macaque monkey. *J Neurosci*, 27(8):1922–1932.
- Baumann, O. and Greenlee, M. W. (2007). Neural correlates of coherent audiovisual motion perception. *Cereb Cortex*, 17(6):1433–1443.
- Beauchamp, M. S. (2005). Statistical criteria in fmri studies of multisensory integration. *Neuroinformatics*, 3(2):93–113.
- Beauchamp, M. S., Argall, B. D., Bodurka, J., Duyn, J. H., and Martin, A. (2004). Unraveling multisensory integration: patchy organization within human sts multisensory cortex. *Nat Neurosci*, 7(11):1190–1192.
- Beauchamp, M. S., Yasar, N. E., Frye, R. E., and Ro, T. (2008). Touch, sound and vision in human superior temporal sulcus. *Neuroimage*, 41(3):1011–1020.
- Benjamini, Y. and Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *J Roy Statistical Society*, 57(1):289–300.

- Berryhill, M. E., Chiu, T., and Hughes, H. C. (2006). Smooth pursuit of nonvisual motion. *J Neurophysiol*, 96(1):461–465.
- Berthoz, A., Israel, I., Georges-Francois, P., Grasso, R., and Tsuzuku, T. (1995). Spatial memory of body linear displacement: what is being stored? *Science*, 269(5220):95–98.
- Boussaoud, D., Ungerleider, L. G., and Desimone, R. (1990). Pathways for motion analysis: cortical connections of the medial superior temporal and fundus of the superior temporal visual areas in the macaque. *J Comp Neurol*, 296(3):462–495.
- Bremmer, F. and Lappe, M. (1999). The use of optical velocities for distance discrimination and reproduction during visually simulated self motion. *Exp Brain Res*, 127(1):33–42.
- Bremmer, F., Kubischik, M., Pekel, M., Lappe, M., and Hoffmann, K. P. (1999). Linear vestibular self-motion signals in monkey medial superior temporal area. *Ann N Y Acad Sci*, 871:272–281.
- Bremmer, F., Schlack, A., Shah, N. J., Zafiris, O., Kubischik, M., Hoffmann, K., Zilles, K., and Fink, G. R. (2001). Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex: a human fmri study strongly implies equivalencies between humans and monkeys. *Neuron*, 29(1):287–296.
- Bremmer, F., Schlack, A., Graf, W., and J.-R. Duhamel. (2004). Multisensory self-motion encoding in parietal cortex. *Visual Cognition*, 11:161–172.
- Bremmer, F. (2005). Navigation in space—the role of the macaque ventral intraparietal area. *J Physiol*, 566(Pt 1):29–35.
- Bremmer, F. (2008). Visual neuroscience: The brain’s interest in natural flow. *Curr Biol*, 18(6):R263–R265.
- Bremmer, F., Duhamel, J.-R., Hamed, S. B., and Graf, W. (2002). Heading encoding in the macaque ventral intraparietal area (vip). *Eur J Neurosci*, 16(8):1554–1568.

- Bremmer, F., Klam, F., Duhamel, J.-R., Hamed, S. B., and Graf, W. (2002). Visual-vestibular interactive responses in the macaque ventral intraparietal area (vip). *Eur J Neurosci*, 16(8):1569–1586.
- Bremmer, F., Kubischik, M., Pekel, M., Hoffmann, K.-P., and Lappe, M. (2010). Visual selectivity for heading in monkey area mst. *Exp Brain Res*, 200(1):51–60.
- Britten, K. H. (2008). Mechanisms of self-motion perception. *Annu Rev Neurosci*, 31:389–410.
- Buechel, C., Josephs, O., Rees, G., Turner, R., Frith, C. D., and Friston, K. J. (1998). The functional anatomy of attention to visual motion. a functional mri study. *Brain*, 121 (Pt 7):1281–1294.
- Burr, D. and Alais, D. (2006). Combining visual and auditory information. *Prog Brain Res*, 155:243–258.
- Calvert, G. A., Hansen, P. C., Iversen, S. D., and Brammer, M. J. (2001). Detection of audio-visual integration sites in humans by application of electrophysiological criteria to the bold effect. *Neuroimage*, 14(2):427–438.
- Cate, A. D., Herron, T. J., Yund, E. W., Stecker, G. C., Rinne, T., Kang, X., Petkov, C. I., Disbrow, E. A., and Woods, D. L. (2009). Auditory attention activates peripheral visual cortex. *PLoS One*, 4(2):e4645.
- Chowdhury, S. A., Takahashi, K., DeAngelis, G. C., and Angelaki, D. E. (2009). Does the middle temporal area carry vestibular signals related to self-motion? *J Neurosci*, 29(38):12020–12030.
- Cohen, B., Matsuo, V., and Raphan, T. (1977). Quantitative analysis of the velocity characteristics of optokinetic nystagmus and optokinetic after-nystagmus. *J Physiol*, 270(2):321–344.
- Colby, C. L., Duhamel, J. R., and Goldberg, M. E. (1993). Ventral intraparietal area of the macaque: anatomic location and visual response properties. *J Neurophysiol*, 69(3):902–914.

- Cooke, D. F., Taylor, C. S. R., Moore, T., and Graziano, M. S. A. (2003). Complex movements evoked by microstimulation of the ventral intraparietal area. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 100(10):6163–6168.
- Corbetta, M. and Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci*, 3(3):201–215.
- DeAngelis, G. C., Cumming, B. G., and Newsome, W. T. (1998). Cortical area mt and the perception of stereoscopic depth. *Nature*, 394(6694):677–680.
- de’Sperati, C. and Santandrea, E. (2005). Smooth pursuit-like eye movements during mental extrapolation of motion: the facilitatory effect of drowsiness. *Brain Res Cogn Brain Res*, 25(1):328–338.
- Duffy, C. J. (2000). Optic flow analysis for self-movement perception. *Int Rev Neurobiol*, 44:199–218.
- Duffy, C. J. and Wurtz, R. H. (1991). Sensitivity of mst neurons to optic flow stimuli. i. a continuum of response selectivity to large-field stimuli. *J Neurophysiol*, 65:1329–1345.
- Duffy, C. J. and Wurtz, R. H. (1991). Sensitivity of mst neurons to optic flow stimuli. ii. mechanisms of response selectivity revealed by small-field stimuli. *J Neurophysiol*, 65(6):1346–1359.
- Duhamel, J. R., Colby, C. L., and Goldberg, M. E. (1998). Ventral intraparietal area of the macaque: congruent visual and somatic response properties. *J Neurophysiol*, 79(1):126–136.
- Eickhoff, S. B., Stephan, K. E., Mohlberg, H., Grefkes, C., Fink, G. R., Amunts, K., and Zilles, K. (2005). A new spm toolbox for combining probabilistic cytoarchitectonic maps and functional imaging data. *Neuroimage*, 25(4):1325–1335.
- Ekstrom, A. D., Kahana, M. J., Caplan, J. B., Fields, T. A., Isham, E. A., Newman, E. L., and Fried, I. (2003). Cellular networks underlying human spatial navigation. *Nature*, 425(6954):184–188.

- Ernst, M. O. and Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, 415(6870):429–433.
- Ernst, M. O. and Buelthoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends Cogn Sci*, 8(4):162–169.
- Essen, D. C. V. (2005). A population-average, landmark- and surface-based (pals) atlas of human cerebral cortex. *Neuroimage*, 28(3):635–662.
- Ettinger, U., Ffytche, D. H., Kumari, V., Kathmann, N., Reuter, B., Zelaya, F., and Williams, S. C. R. (2008). Decomposing the neural correlates of antisaccade eye movements using event-related fmri. *Cereb Cortex*, 18(5):1148–1159.
- Falchier, A., Clavagnier, S., Barone, P., and Kennedy, H. (2002). Anatomical evidence of multimodal integration in primate striate cortex. *J Neurosci*, 22(13):5749–5759.
- Felleman, D. J. and Essen, D. C. V. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex*, 1(1):1–47.
- Fletcher, W. A., Hain, T. C., and Zee, D. S. (1990). Optokinetic nystagmus and afternystagmus in human beings: relationship to nonlinear processing of information about retinal slip. *Exp Brain Res*, 81(1):46–52.
- Fogassi, L., Gallese, V., Fadiga, L., Luppino, G., Matelli, M., and Rizzolatti, G. (1996). Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area f4). *J Neurophysiol*, 76(1):141–157.
- Foxe, J. J., Morocz, I. A., Murray, M. M., Higgins, B. A., Javitt, D. C., and Schroeder, C. E. (2000). Multisensory auditory-somatosensory interactions in early cortical processing revealed by high-density electrical mapping. *Brain Res Cogn Brain Res*, 10(1-2):77–83.
- Frenz, H., Lappe, M., Kolesnik, M., and Buehrmann, T. (2007). Estimation of travel distance from visual motion in virtual environments. *ACM Trans. Appl. Percept.*, 4(1):Article 3.

- Frenz, H. and Lappe, M. (2005). Absolute travel distance from optic flow. *Vision Res*, 45(13):1679–1692.
- Frenz, H., Bremmer, F., and Lappe, M. (2003). Discrimination of travel distances from 'situated' optic flow. *Vision Res*, 43(20):2173–2183.
- Friston, K. J., Holmes, A. P., Poline, J. B., Grasby, P. J., Williams, S. C., Frackowiak, R. S., and Turner, R. (1995). Analysis of fmri time-series revisited. *Neuroimage*, 2(1):45–53.
- Gellman, R. S., Carl, J. R., and Miles, F. A. (1990). Short latency ocular-following responses in man. *Vis Neurosci*, 5(2):107–122.
- George, M., Ketter, T., Parekh, P., Rosinsky, N., Ring, H., Casey, B., Trimble, M., Horwitz, M., Herschovitch, P., and Post, R. (1994). Regional brain activity when selecting a response despite interference: An h215o pet study of the stroop and an emotional stroop. *Hum Brain Mapp*, 1:194–209.
- Gescheider, G. A., (1997). *Psychophysics: The Fundamentals*. Lawrence Erlbaum Associates, 3rd edition.
- Glasauer, S., Schneider, E., Grasso, R., and Ivanenko, Y. P. (2007). Space-time relativity in self-motion reproduction. *J Neurophysiol*, 97(1):451–461.
- Goldstein, A. G. (1957). Judgments of visual velocity as a function of length of observation time. *J Exp Psychol*, 54(6):457–461.
- Grasso, R., Glasauer, S., Georges-Francois, P., and Israel, I. (1999). Replication of passive whole-body linear displacements from inertial cues. *Ann N Y Acad Sci*, 871:345–366.
- Graziano, M. S. and Gandhi, S. (2000). Location of the polysensory zone in the precentral gyrus of anesthetized monkeys. *Exp Brain Res*, 135(2):259–266.
- Graziano, M. S. and Gross, C. G. (1998). Spatial maps for the control of movement. *Curr Opin Neurobiol*, 8(2):195–201.

- Graziano, M. S., Reiss, L. A., and Gross, C. G. (1999). A neuronal representation of the location of nearby sounds. *Nature*, 397(6718):428–430.
- Graziano, M. S. A., Taylor, C. S. R., and Moore, T. (2002). Complex movements evoked by microstimulation of precentral cortex. *Neuron*, 34(5):841–851.
- Gu, Y., DeAngelis, G. C., and Angelaki, D. E. (2007). A functional link between area mstd and heading perception based on vestibular signals. *Nat Neurosci*, 10(8):1038–1047.
- Harris, L. R., Jenkin, M., and Zikovitz, D. C. (2000). Visual and non-visual cues in the perception of linear self-motion. *Exp Brain Res*, 135(1):12–21.
- Hebb, D. O. (1968). Concerning imagery. *Psychol Rev*, 75(6):466–477.
- Hess, B. J. M. and Angelaki, D. E. (2003). Vestibular contributions to gaze stability during transient forward and backward motion. *J Neurophysiol*, 90(3):1996–2004.
- Hietanen, J. K. and Perrett, D. I. (1996). Motion sensitive cells in the macaque superior temporal polysensory area: response discrimination between self-generated and externally generated pattern motion. *Behav Brain Res*, 76(1-2):155–167.
- Holm-Jensen, S. and Peitersen, E. (1979). The significance of the target frequency and the target speed in optokinetic nystagmus (okn). *Acta Otolaryngol*, 88(1-2):110–116.
- Hood, J. (1975). Observation upon the role of the peripheral retina in the execution of eye movements. *J Otolaryngol*, 37:65–73.
- Hutton, C., Bork, A., Josephs, O., Deichmann, R., Ashburner, J., and Turner, R. (2002). Image distortion correction in fmri: A quantitative evaluation. *Neuroimage*, 16(1):217–240.
- Ilg, U. J. (1997). Slow eye movements. *Prog Neurobiol*, 53(3):293–329.
- Israel, I., Grasso, R., Georges-Francois, P., Tsuzuku, T., and Berthoz, A. (1997). Spatial memory and path integration studied by self-driven passive linear displacement. i. basic properties. *J Neurophysiol*, 77(6):3180–3192.

- Israel, I., Capelli, A., Sable, D., Laurent, C., Lecoq, C., and Bredin, J. (2004). Multifactorial interactions involved in linear self-transport distance estimate: a place for time. *Int J Psychophysiol*, 53(1):21–28.
- Jezzard, P. and Balaban, R. S. (1995). Correction for geometric distortion in echo planar images from b0 field variations. *Magn Reson Med*, 34(1):65–73.
- Juergens, R. and Becker, W. (2006). Perception of angular displacement without landmarks: evidence for bayesian fusion of vestibular, optokinetic, podokinesthetic, and cognitive information. *Exp Brain Res*, 174(3):528–543.
- Kapralos, B., Zikovitz, D., Jenkin, M. R., and Harris, L. R. (2004). Auditory cues in the perception of self motion. AES 116th Convention, Berlin, Germany, 2004 May 8-11. Audio Engineering Society Convention Paper Presented at the 116th Convention May 8-11 Berlin, Germany.
- Kawano, K., Shidara, M., Watanabe, Y., and Yamane, S. (1994). Neural activity in cortical area mst of alert monkey during ocular following responses. *J Neurophysiol*, 71(6):2305–2324.
- Komatsu, H. and Wurtz, R. H. (1988). Relation of cortical areas mt and mst to pursuit eye movements. i. localization and visual properties of neurons. *J Neurophysiol*, 60(2):580–603.
- Konen, C. S. and Kastner, S. (2008). Representation of eye movements and stimulus motion in topographically organized areas of human posterior parietal cortex. *J Neurosci*, 28(33):8361–8375.
- Kowol, G., (2009). *Projektive Geometrie und Cayley-Klein Geometrien der Ebene*. Birkhaeuser, Basel. ISBN 978-3-7643-9902-3.
- Krekelberg, B., van Wezel, R. J. A., and Albright, T. D. (2006). Adaptation in macaque mt reduces perceived speed and improves speed discrimination. *J Neurophysiol*, 95(1):255–270.
- Kumari, V., Gray, J. A., Geyer, M. A., Ffytche, D., Soni, W., Mitterschiffthaler, M. T., Vythelingum, G. N., Simmons, A., Williams, S. C. R., and Sharma, T.

- (2003). Neural correlates of tactile prepulse inhibition: a functional mri study in normal and schizophrenic subjects. *Psychiatry Res*, 122(2):99–113.
- Lappe, M. and Hoffmann, K. P. (2000). Optic flow and eye movements. *Int Rev Neurobiol*, 44:29–47.
- Lappe, M. and Rauschecker, J. P. (1995). Motion anisotropies and heading detection. *Biol Cybern*, 72(3):261–277.
- Lappe, M., Bremmer, F., Pekel, M., Thiele, A., and Hoffmann, K. P. (1996). Optic flow processing in monkey sts: a theoretical and experimental approach. *J Neurosci*, 16(19):6265–6285.
- Lappe, M., Pekel, M., and Hoffmann, K. P. (1998). Optokinetic eye movements elicited by radial optic flow in the macaque monkey. *J Neurophysiol*, 79(3):1461–1480.
- Lappe, M. and Frenz, H. (2009). Visual estimation of travel distance during walking. *Exp Brain Res*, 199:369–375.
- Lappe, M., Jenkin, M., and Harris, L. R. (2007). Travel distance estimation from visual motion by leaky path integration. *Exp Brain Res*, 180(1):35–48.
- Larish, J. F. and Flach, J. M. (1990). Sources of optical information useful for perception of speed of rectilinear self-motion. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 16(2):295–302.
- Law, I., Svarer, C., Holm, S., and Paulson, O. B. (1997). The activation pattern in normal humans during suppression, imagination and performance of saccadic eye movements. *Acta Physiol Scand*, 161(3):419–434.
- Lewis, J. W., Beauchamp, M. S., and DeYoe, E. A. (2000). A comparison of visual and auditory motion processing in human cerebral cortex. *Cereb Cortex*, 10(9):873–888.
- Lich, M. (2011). *Visuelle Navigation: Dynamik der Wahrnehmung von Eigenbewegung*. Dissertation, Philipps-Universitaet Marburg.

- Liu, J. and Newsome, W. T. (2005). Correlation between speed perception and neural activity in the middle temporal visual area. *J Neurosci*, 25(3):711–722.
- Liu, S. and Angelaki, D. E. (2009). Vestibular signals in macaque extrastriate visual cortex are functionally appropriate for heading perception. *J Neurosci*, 29(28):8936–8945.
- Loomis, J. M., Klatzky, R. L., Philbeck, J. W., and Golledge, R. G. (1998). Assessing auditory distance perception using perceptually directed action. *Percept Psychophys*, 60(6):966–980.
- Luna, B., Thulborn, K. R., Strojwas, M. H., McCurtain, B. J., Berman, R. A., Genovese, C. R., and Sweeney, J. A. (1998). Dorsal cortical regions subserving visually guided saccades in humans: an fmri study. *Cereb Cortex*, 8(1):40–47.
- Luppino, G., Murata, A., Govoni, P., and Matelli, M. (1999). Largely segregated parietofrontal connections linking rostral intraparietal cortex (areas aip and vip) and the ventral premotor cortex (areas f5 and f4). *Exp Brain Res*, 128(1-2):181–187.
- Macaluso, E., Frith, C. D., and Driver, J. (2000). Modulation of human visual cortex by crossmodal spatial attention. *Science*, 289(5482):1206–1208.
- Maier, J. X. and Ghazanfar, A. A. (2007). Looming biases in monkey auditory cortex. *J Neurosci*, 27(15):4093–4100.
- Maier, J. X., Neuhoff, J. G., Logothetis, N. K., and Ghazanfar, A. A. (2004). Multisensory integration of looming signals by rhesus monkeys. *Neuron*, 43(2):177–181.
- Maunsell, J. H. and Essen, D. C. V. (1983). Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. i. selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *J Neurophysiol*, 49(5):1127–1147.
- McHenry, M. Q. and Angelaki, D. E. (2000). Primate translational vestibuloocular reflexes. ii. version and vergence responses to fore-aft motion. *J Neurophysiol*, 83(3):1648–1661.

- Merchant, H., Battaglia-Mayer, A., and Georgopoulos, A. P. (2001). Effects of optic flow in motor cortex and area 7a. *J Neurophysiol*, 86(4):1937–1954.
- Meyer, G. F., Wuerger, S. M., Roehrbein, F., and Zetzsche, C. (2005). Low-level integration of auditory and visual motion signals requires spatial co-localisation. *Exp Brain Res*, 166(3-4):538–547.
- Miles, F. A. and Busetini, C. (1992). Ocular compensation for self-motion. visual mechanisms. *Ann N Y Acad Sci*, 656:220–232.
- Miles, F. A., Kawano, K., and Optican, L. M. (1986). Short-latency ocular following responses of monkey. i. dependence on temporospatial properties of visual input. *J Neurophysiol*, 56(5):1321–1354.
- Mishkin, M. and Ungerleider, L. G. (1982). Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behav Brain Res*, 6(1):57–77.
- Mittelstaedt, M. and Mittelstaedt, H. (1980). Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften*, 67:566–567.
- Monen, J. and Brenner, E. (1994). Detecting changes in one’s own velocity from the optic flow. *Perception*, 23(6):681–690.
- Mossio, M., Vidal, M., and Berthoz, A. (2008). Traveled distances: New insights into the role of optic flow. *Vision Res*, 48(2):289–303.
- Mourant, R. R., Rockwell, T. H., and Rackoff, N. J. (1969). Driver’s eye movements and visual workload. *Highway Res Rec*, 292:1–10.
- Nagle, S. (2009). Frequency discrimination and (c)apd. *The Hearing Journal*, 62:36.
- Neuhoff, J. G. (1998). Perceptual bias for rising tones. *Nature*, 395(6698):123–124.
- Newsome, W. T. and Pare, E. B. (1988). A selective impairment of motion perception following lesions of the middle temporal visual area (mt). *J Neurosci*, 8(6):2201–2211.

- Nielsen, F. A. (2003). The brede database: a small database for functional neuroimaging. Neuroimage, 9th International Conference on Functional Mapping of the Human Brain, June 19–22, New York, NY.
- Niemann, T., Lappe, M., Buescher, A., and Hoffmann, K. P. (1999). Ocular responses to radial optic flow and single accelerated targets in humans. *Vision Res*, 39(7): 1359–1371.
- O'Mara, S. M., Rolls, E. T., Berthoz, A., and Kesner, R. P. (1994). Neurons responding to whole-body motion in the primate hippocampus. *J Neurosci*, 14(11 Pt 1):6511–6523.
- Orban, G. A., Saunders, R. C., and Vandenbussche, E. (1995). Lesions of the superior temporal cortical motion areas impair speed discrimination in the macaque monkey. *Eur J Neurosci*, 7(11):2261–2276.
- Papathanasiou, E. S., Papacostas, S. S., Charalambous, M., Eracleous, E., Thodi, C., and Pantzaris, M. (2006). Vertigo and imbalance caused by a small lesion in the anterior insula. *Electromyogr Clin Neurophysiol*, 46(3):185–192.
- Perrone, J. A. and Thiele, A. (2001). Speed skills: measuring the visual speed analyzing properties of primate mt neurons. *Nat Neurosci*, 4(5):526–532.
- Perry, R. J. and Zeki, S. (2000). The neurology of saccades and covert shifts in spatial attention: an event-related fmri study. *Brain*, 123 (Pt 11):2273–2288.
- Petacchi, A., Laird, A. R., Fox, P. T., and Bower, J. M. (2005). Cerebellum and auditory function: an ale meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Hum Brain Mapp*, 25(1):118–128.
- Petit, L., Dubois, S., Tzourio, N., Dejudin, S., Crivello, F., Michel, C., Etard, O., Denise, P., Roucoux, A., and Mazoyer, B. (1999). Pet study of the human foveal fixation system. *Hum Brain Mapp*, 8(1):28–43.
- Philbeck, J. W. and Loomis, J. M. (1997). Comparison of two indicators of perceived egocentric distance under full-cue and reduced-cue conditions. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 23(1):72–85.

- Priebe, N. J., Cassanello, C. R., and Lisberger, S. G. (2003). The neural representation of speed in macaque area mt/v5. *J Neurosci*, 23(13):5650–5661.
- Prokop, T., Schubert, M., and Berger, W. (1997). Visual influence on human locomotion. modulation to changes in optic flow. *Exp Brain Res*, 114(1):63–70.
- Redlick, F. P., Jenkin, M., and Harris, L. R. (2001). Humans can use optic flow to estimate distance of travel. *Vision Res*, 41(2):213–219.
- Rolls, E. (2004). Multimodal neuronal convergence of taste, somatosensory, visual, olfactory and auditory inputs. In: Calvert, G., Spence, C., and Stein, B., (Eds.), *The Handbook of Multisensory Processes*, p. 311–331. MIT Press Cambridge.
- Rudolph, K. and Pasternak, T. (1999). Transient and permanent deficits in motion perception after lesions of cortical areas mt and mst in the macaque monkey. *Cereb Cortex*, 9(1):90–100.
- Schlack, A., Hoffmann, K.-P., and Bremmer, F. (2002). Interaction of linear vestibular and visual stimulation in the macaque ventral intraparietal area (vip). *Eur J Neurosci*, 16(10):1877–1886.
- Schlack, A., Sterbing-D’Angelo, S. J., Hartung, K., Hoffmann, K.-P., and Bremmer, F. (2005). Multisensory space representations in the macaque ventral intraparietal area. *J Neurosci*, 25(18):4616–4625.
- Schmolesky, M. T., Wang, Y., Hanes, D. P., Thompson, K. G., Leutgeb, S., Schall, J. D., and Leventhal, A. G. (1998). Signal timing across the macaque visual system. *J Neurophysiol*, 79(6):3272–3278.
- Schroeder, C. E. and Foxe, J. J. (2002). The timing and laminar profile of converging inputs to multisensory areas of the macaque neocortex. *Brain Res Cogn Brain Res*, 14(1):187–198.
- Seeley, W. W., Menon, V., Schatzberg, A. F., Keller, J., Glover, G. H., Kenna, H., Reiss, A. L., and Greicius, M. D. (2007). Dissociable intrinsic connectivity networks for salience processing and executive control. *J Neurosci*, 27(9):2349–2356.

- Seifritz, E., Neuhoff, J. G., Bilecen, D., Scheffler, K., Mustovic, H., Schaechinger, H., Elefante, R., and Salle, F. D. (2002). Neural processing of auditory looming in the human brain. *Curr Biol*, 12(24):2147–2151.
- Shaikh, A. G., Meng, H., and Angelaki, D. E. (2004). Multiple reference frames for motion in the primate cerebellum. *J Neurosci*, 24(19):4491–4497.
- Shams, L., Kamitani, Y., and Shimojo, S. (2000). Illusions. what you see is what you hear. *Nature*, 408(6814):788.
- Shreiner, D., (1999). *OpenGL Reference Manual: The Official Reference Document to OpenGL, Version 1.2*. Addison-Wesley Longman Publishing Co., Inc., Boston, MA, USA, 3rd edition. ISBN 0201657651.
- Smith, S. W., (1998). *The Scientist and Engineer’s Guide to Digital Signal Processing*. California Technical Pub.
- Snyder, L. H., Grieve, K. L., Brotchie, P., and Andersen, R. A. (1998). Separate body- and world-referenced representations of visual space in parietal cortex. *Nature*, 394(6696):887–891.
- Soto-Faraco, S., Spence, C., and Kingstone, A. (2004). Cross-modal dynamic capture: congruency effects in the perception of motion across sensory modalities. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 30(2):330–345.
- Stein, B. E., Meredith, M. A., and Wallace, M. T. (1993). The visually responsive neuron and beyond: multisensory integration in cat and monkey. *Prog Brain Res*, 95:79–90.
- Sun, H.-J., Lee, A. J., Campos, J. L., Chan, G. S. W., and Zhang, D.-H. (2003). Multisensory integration in speed estimation during self-motion. *Cyberpsychol Behav*, 6(5):509–518.
- Sun, H.-J., Campos, J. L., and Chan, G. S. W. (2004). Multisensory integration in the estimation of relative path length. *Exp Brain Res*, 154(2):246–254.

- Sun, H.-J., Campos, J. L., Young, M., Chan, G. S. W., and Ellard, C. G. (2004). The contributions of static visual cues, nonvisual cues, and optic flow in distance estimation. *Perception*, 33(1):49–65.
- Thompson, P. (1981). Velocity after-effects: the effects of adaptation to moving stimuli on the perception of subsequently seen moving stimuli. *Vision Res*, 21(3): 337–345.
- Tsakiris, M., Longo, M. R., and Haggard, P. (2010). Having a body versus moving your body: neural signatures of agency and body-ownership. *Neuropsychologia*, 48(9):2740–2749.
- Uka, T. and DeAngelis, G. C. (2003). Contribution of middle temporal area to coarse depth discrimination: comparison of neuronal and psychophysical sensitivity. *J Neurosci*, 23(8):3515–3530.
- Vidal, M. and Buelthoff, H. H. (2010). Storing upright turns: how visual and vestibular cues interact during the encoding and recalling process. *Exp Brain Res*, 200(1):37–49.
- Waltregny, A., Trillet, F., and Geurts, A. (1977). Auditory evoked potentials recorded from chronic implanted gyrus of heschl in man. *Acta Neurochir (Wien)*, (Suppl 24):163–173.
- Wandell, B. A., (1995). *Foundations of Vision*. Sinauer Associates.
- Warren, W. H. and Hannon, D. J. (1990). Eye movements and optical flow. *J Opt Soc Am A*, 7(1):160–169.
- Warren, W. H. and Kurtz, K. J. (1992). The role of central and peripheral vision in perceiving the direction of self-motion. *Percept Psychophys*, 51(5):443–454.
- Warren, W. H., Morris, M. W., and Kalish, M. (1988). Perception of translational heading from optical flow. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 14(4):646–660.
- Welch, R. B., DuttonHurt, L. D., and Warren, D. H. (1986). Contributions of audition and vision to temporal rate perception. *Percept Psychophys*, 39(4):294–300.

- Wichmann, F. A. and Hill, N. J. (2001). The psychometric function: I. fitting, sampling, and goodness of fit. *Percept Psychophys*, 63(8):1293–1313.
- Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J. P., Gallese, V., and Rizzolatti, G. (2003). Both of us disgusted in my insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron*, 40(3):655–664.
- Wolbers, T., Wiener, J. M., Mallot, H. A., and Buechel, C. (2007). Differential recruitment of the hippocampus, medial prefrontal cortex, and the human motion complex during path integration in humans. *J Neurosci*, 27(35):9408–9416.
- Woo, M., Neider, J., Davis, T., and Shreiner, D., (1999). *OpenGL Programming Guide: The Official Guide to Learning OpenGL, Version 1.2*. Addison-Wesley Longman Publishing Co., Inc., Boston, MA, USA, 3rd edition. ISBN 0201604582.
- Worsley, K. J. and Friston, K. J. (1995). Analysis of fmri time-series revisited—again. *Neuroimage*, 2(3):173–181.
- Yakusheva, T. A., Shaikh, A. G., Green, A. M., Blazquez, P. M., Dickman, J. D., and Angelaki, D. E. (2007). Purkinje cells in posterior cerebellar vermis encode motion in an inertial reference frame. *Neuron*, 54(6):973–985.
- Zhang, T. and Britten, K. H. (2004). Clustering of selectivity for optic flow in the ventral intraparietal area. *Neuroreport*, 15(12):1941–1945.
- Zhang, T., Heuer, H. W., and Britten, K. H. (2004). Parietal area vip neuronal responses to heading stimuli are encoded in head-centered coordinates. *Neuron*, 42(6):993–1001.

Erklärung

Ich versichere, dass ich meine Dissertation

Multisensorische Repräsentation von Eigenbewegung im menschlichen Gehirn

selbstständig, ohne unerlaubte Hilfe angefertigt und mich dabei keiner anderen als der von mir ausdrücklich bezeichneten Quellen und Hilfen bedient habe.

Die Dissertation wurde in der jetzigen oder einer ähnlichen Form noch bei keiner anderen Hochschule eingereicht und hat noch keinen sonstigen Prüfungszwecken gedient.

Marburg, 21. April 2011

(Anna von Hopffgarten)

Danksagung

Zunächst möchte ich mich bei meinem Betreuer Prof. Dr. Frank Bremmer für das spannende Thema und die tolle Zusammenarbeit bedanken. Bei Fragen oder Problemen stand er mir jederzeit zur Seite und sorgte zudem für eine ausgezeichnete Arbeitsatmosphäre. Sehr dankbar bin ich auch für seine uneingeschränkte Unterstützung, Job und Doktorarbeit unter einen Hut zu bekommen.

Prof. Dr. Uwe Homberg danke ich herzlich dafür, dass er mich als externe Doktorandin betreut hat und das Zweitgutachten der Arbeit übernimmt. Außerdem möchte ich mich für die interessanten Vorträge und Diskussionen im AG-Seminar der Neurobiologie bedanken.

Den weiteren Mitgliedern der Prüfungskommission, Prof. Dr. Joachim Schachtner und Prof. Dr. Paul Galland, danke ich sehr für ihre Mithilfe bei der Einhaltung meines Zeitplans.

Ohne die Mitarbeit meiner Versuchspersonen wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Ich möchte mich daher ganz herzlich für ihren Einsatz und ihre Geduld bedanken.

Frau Thomas gilt mein Dank für die phänomenale Orientierung im Verwaltungsdschungel und die herzliche Fürsorge.

Tobias Reh danke ich ganz herzlich für die tolle Programmierunterstützung. Ich war sehr beeindruckt, als sich die Punkte auf dem Bildschirm plötzlich mit einem Joystick bewegen ließen!

Bei Jonas Knöll möchte ich mich für die geduldige Hilfe bei jeglichen Computerproblemen und Fragen rund um *Matlab* bedanken, aber auch für die netten Gespräche und die angenehme Büroatmosphäre.

Dem Bender Institute of Neuroimaging, insbesondere Dr. Matthias Bischoff, danke ich für die gute Zusammenarbeit und die Nutzung des MRT-Scanners.

Außerdem bedanke ich mich bei allen Kollegen der AG Neurophysik für unzählige interessante und hilfreiche Diskussionen und eine wunderbare Arbeitsatmosphäre.

Ein großer Dank gilt meiner Familie, die mich während der gesamten Zeit tatkräftig unterstützt hat.

Ganz besonders herzlich möchte ich mich bei meinem Mann Moritz bedanken. Seine Unterstützung ist nicht in Worte zu fassen. Danke!