

Aus dem Institut für Physiologie und Anatomie
der Deutschen Sporthochschule Köln
Geschäftsführender Leiter: Universitätsprofessor Dr. med. O. L. Bock

Mechanismen von visuomotorischer und audiomotorischer Adaptation

Transfer zwischen Sinnesmodalitäten und Effektoren

**von der Deutschen Sporthochschule Köln
zur Erlangung des akademischen Grades**

Doktor der Sportwissenschaft

genehmigte Dissertation

vorgelegt von

Gerd Schmitz

Köln, 2010

Erster Referent: Univ.-Prof. Dr. med. Otmar Leo Bock

Zweiter Referent: Univ.-Prof. Dr. Sportwiss. Alfred Effenberg

Vorsitzende des Promotionsausschusses: Univ.-Prof. Dr. phil. Ilse Hartmann-Tews

Tag der mündlichen Prüfung: 07. Juli 2010

Hierdurch versichere ich an Eides statt: Ich habe diese Dissertation selbständig und nur unter Benutzung der angegebenen Quellen angefertigt; sie hat noch keiner anderen Stelle zur Prüfung vorgelegen. Wörtlich übernommene Textstellen, auch Einzelsätze oder Teile davon, sind als Zitate kenntlich gemacht.

Teile dieser Arbeit sind bereits mit Einverständnis des Doktorvaters Univ-Prof. Dr. med. O. Bock in der Zeitschrift *Human Movement Science* veröffentlicht worden:

Bock, O., Schmitz, G., & Grigorova, V. (2008). Transfer of adaptation between ocular saccades and arm movements. *Human Movement Science*, 27 (3): 383-395.

Diese Arbeit wurde mit Mitteln des DLR (Förderkennzeichen 50WB9942) und der DFG (Förderkennzeichen BO 649/8 und 436 BUL 113/131/1-1), sowie einem Graduiertenstipendium der Deutschen Sporthochschule Köln gefördert.

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	I
1. Einleitung	1
2. Charakteristika sensomotorischer Adaptation.....	4
2.1. Lokalisation von sensomotorischer Rekalibrierung.....	4
2.2. Additivitätshypothese	10
2.3. Multiple Adaptationen.....	16
Teil A	24
3. Allgemeine Methodik.....	24
3.1. Versuchspersonen	24
3.2. Versuchsaufbau	24
3.3. Versuchsanweisung	27
3.4. Versuchsplan	27
3.5. Statistik	29
4. Versuch A1: Adaptation an eine audio- oder visuomotorische Diskordanz.....	32
4.1. Hypothesen.....	32
4.2. Spezielle Methodik.....	32
4.3. Ergebnisse.....	34
4.4. Diskussion	53
5. Versuch A2: Alternierende Adaptation beider Hände an entgegengerichtete audio- und/oder visuomotorische Diskordanzen	60
5.1. Hypothesen.....	60
5.2. Spezielle Methodik.....	62
5.3. Ergebnisse.....	63
5.4. Diskussion	72
6. Versuch A3: Adaptation einer Hand an eine audio- und eine entgegengerichtete visuomotorische Diskordanz.....	77
6.1. Hypothesen.....	78
6.2. Spezielle Methodik.....	78
6.3. Ergebnisse.....	81
6.4. Diskussion	93
7. Versuch A4: Einfluss der Art der Bewegungsrückmeldung auf sensomotorische Adaptation	96
7.1. Hypothesen.....	99
7.2. Spezielle Methodik.....	100

7.3. Ergebnisse.....	102
7.4. Diskussion	107
8. Versuch A5: Transfer von Adaptation zwischen okulomotorischem und handmotorischem System.....	109
8.1. Das okulomotorische System und dessen Wechselwirkungen mit dem handmotorischen System	109
8.2. Hypothese.....	114
8.3. Methodik	115
8.4. Ergebnisse.....	122
8.4.1 Pilotuntersuchung.....	122
8.4.2 Transferuntersuchung	128
8.5. Diskussion	137
Teil B	141
9. Kognitive Komponenten sensomotorischer Adaptation	141
9.1. Charakteristika strategischer und kognitiver Komponenten sensomotorischer Adaptation	142
10. Allgemeine Methodik Teil B	150
11. Versuch B1: Sensomotorische Adaptation bei Patienten mit leichtgradiger Alzheimer-Krankheit	152
11.1. Hypothesen.....	154
11.2. Spezielle Methodik.....	154
11.3. Ergebnisse.....	160
11.4. Diskussion	168
12. Versuch B2: Einfluss von akuter Hypoxie auf Komponenten sensomotorischer Adaptation	172
12.1. Wirkung von akuter Hypoxie auf kognitive und sensomotorische Fähigkeiten.....	172
12.2. Hypothesen.....	175
12.3. Spezielle Methodik.....	176
12.4. Ergebnisse.....	183
12.5. Diskussion	194
13. Versuch B3: Einfluss der Aufgabengestaltung auf den Zeitverlauf sensomotorischer Adaptation.....	198
13.1. Herleitung und Hypothesen.....	198
13.2. Spezielle Methodik.....	201
13.3. Ergebnisse.....	208
13.4. Diskussion	221
14. Gesamtdiskussion.....	227

15. Zusammenfassung	239
16. Literaturverzeichnis.....	242

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Versuchsaufbau zur Untersuchung der audiomotorischen und visuomotorischen Adaptation.....	25
Abbildung 2: Handbewegungen einer Versuchsperson aus Gruppe AR mit Rückmeldung vor der Adaptation (schwarz) und am Ende der Adaptation (rot).....	35
Abbildung 3: Bewegungen der dominanten (links) und der nicht-dominanten Hand (rechts) zu akustischen (oben) und visuellen Zielen (unten) einer einzelnen Versuchsperson aus Gruppe AR.....	36
Abbildung 4: Fehlerwinkel (FW) aus dem Versuch A1.	37
Abbildung 5: Fehlerwinkel (Fw) der Einzelbewegungen in den Gruppen VR und VL während der ersten Adaptationsepisode.....	43
Abbildung 6: Reaktionszeiten aus dem Versuch A1.....	44
Abbildung 7: Wie Abbildung 4, aber für maximale Bewegungsgeschwindigkeiten.	45
Abbildung 8: Nacheffekte [Grad] der Adaptation an eine visuo- (Gruppen VR, VL) oder audiomotorische Adaptation (Gruppen AR, AL) mit der dominanten (Gruppen VR, AR) oder nicht-dominanten Hand (Gruppen VL, AL).....	46
Abbildung 9: Differenzen zwischen den Reaktionszeiten (Rz) der Vortests und der Nacheffekt-Tests in Versuch A1.....	49
Abbildung 10: Differenzen zwischen der maximalen Geschwindigkeit (GMax) der Vor- und Nacheffekt-Tests in Versuch A1.....	50
Abbildung 11: Fehlerwinkel (Fw) der Prognose und des intermanuellen Transfers (IMT).	52
Abbildung 12: Fehlerwinkel (FW) des Versuchs A2.....	65
Abbildung 13: Nacheffekte in Versuch A2.	67
Abbildung 14: Differenz der Nacheffekte von dualer Adaptation beider Hände an entgegengerichtete Diskordanzen zu den Nacheffekten aus Versuch A1.....	69
Abbildung 15: Fehlerwinkel der ersten Sitzung aus Versuch A3.	83
Abbildung 16: Fehlerwinkel (FW) der zweiten Sitzung aus Versuch A3.....	83
Abbildung 17: Nacheffekte aus allen Phasen des Versuchs A3.....	89
Abbildung 18: Einzelwerte der visuomotorischen und der audiomotorischen Persistenz in Gruppe VA altern aus Versuch A3.....	92
Abbildung 19: Originalbewegungen einer Versuchsperson während des Lokalisationstests in Versuch A3.	93
Abbildung 20: Schematische Darstellung der indirekten Bewegungsrückmeldung in Versuch A4.	101
Abbildung 21: Fehlerwinkel aus Versuch A4.....	103
Abbildung 22: Nacheffekte in Versuch A4.	106
Abbildung 23: Versuchsaufbau des Versuchs A5.....	117
Abbildung 24: Zeitverlauf von Augen- und Zielpunktkoordinaten bei einer exemplarischen Augenbewegung.....	123

Abbildung 25: <i>Wie Abbildung 24, aber für Handbewegungen.</i>	123
Abbildung 26: <i>Bewegungsrichtungen von Hand und Augen in der Grundbedingung der Pilotuntersuchung aus Versuch A5.</i>	124
Abbildung 27: <i>Koordinaten der horizontalen (a) und der vertikalen Pupillen- und Reflexionspositionen (b).</i>	126
Abbildung 28: <i>Trajektorien von Bewegungen der Gruppe H (oben) und der Gruppe A (unten) in Versuch A5.</i>	129
Abbildung 28a: <i>Bewegungsrichtung der Augen (a) und der Hand (b) während der Grundbedingung, Adaptations-, Transfer- und Nacheffektphase aus Versuch A5.</i>	131
Abbildung 29: <i>Reaktionszeiten der Augen- (a) und der Handbewegungen (b) während der Grundbedingung, Adaptations-, Transfer- und Nacheffektphase aus Versuch A5.</i>	133
Abbildung 30: <i>Versuchsaufbau von Versuch B1.</i>	158
Abbildung 31: <i>Bestimmung des initialen Fehlerwinkels (FW) nach 100 ms in Versuch B1.</i>	160
Abbildung 32: <i>Fehlerwinkel aus Versuch B1.</i>	161
Abbildung 33: <i>Nacheffekte in Versuch B1.</i>	163
Abbildung 34: <i>Beobachtungs- und Prognosewerte auf Basis der linearen Regressionen aus den Tabellen 82 und 83.</i>	167
Abbildung 35: <i>Reaktions- und Bewegungszeiten bei den Reaktionsaufgaben in Versuch B2.</i>	185
Abbildung 36: <i>Fehleranzahl in den Reaktionsaufgaben in Versuch B2.</i>	186
Abbildung 37: <i>Fehleranzahl bei der Gedächtnisaufgabe in Versuch B2.</i>	187
Abbildung 38: <i>Fehlerwinkel aus Versuch B2.</i>	189
Abbildung 39: <i>Nacheffekte aus Versuch B2.</i>	190
Abbildung 40: <i>Prognose- und Beobachtungswerte der multiplen linearen Regression für die Persistenz (P) und den intermanuellen Transfer (IMT) in Versuch B2.</i>	193
Abbildung 41: <i>Versuchsaufbau von Versuch B3.</i>	203
Abbildung 42: <i>Bewegungsrichtungen in allen Episoden von Versuch B3.</i>	210
Abbildung 43: <i>Variabilität der Bewegungsrichtungen in allen Episoden von Versuch B3.</i> 211	
Abbildung 44: <i>Ergebnisse des D2-Aufmerksamkeits-Belastungstest.</i>	215
Abbildung 45: <i>Ergebnis des Würfeltests als Untertest des Intelligenz-Struktur-Tests für Erwachsene.</i>	216
Abbildung 46: <i>Einfachreaktionen mit und ohne Precue.</i>	217
Abbildung 47: <i>Reaktionszeiten des Stroop-Tests bei Farbkompatibilität und – inkompatibilität.</i>	218
Abbildung 48: <i>Aufklärung der Fehlerwinkelvarianz durch Aufgabengestaltung und Kognition.</i>	220

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1:	Schematischer Ablauf des Versuchs A1.....	33
Tabelle 2:	Varianzanalyse der Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung in Versuch A1.	37
Tabelle 3:	Varianzanalyse der Reaktionszeiten für die Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung in Versuch A1.....	38
Tabelle 4:	Post-Hoc Test (Scheffé-Test) des Gruppeneffektes aus Tabelle 3.....	38
Tabelle 5:	Varianzanalyse der maximalen Geschwindigkeit für die Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung in Versuch A1.....	38
Tabelle 6:	Post-Hoc Test des Gruppeneffektes aus Tabelle 5.....	39
Tabelle 7:	Ergebnis der Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung in Versuch A1.....	39
Tabelle 8:	Post-Hoc Test zum Effekt Test aus Tabelle 7.	39
Tabelle 9:	Varianzanalyse über die Reaktionszeiten der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung des Versuchs A1.....	40
Tabelle 10:	Varianzanalyse über den Parameter GMax der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung aus Versuch A1.....	40
Tabelle 11:	Post-Hoc Test zum Gruppeneffekt aus Tabelle 10.	41
Tabelle 12:	Post-Hoc Test zum Effekt Test aus Tabelle 11.	41
Tabelle 13:	Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Adaptations- und der Auffrischungsphase aus Versuch A1.....	41
Tabelle 14:	Auszug aus dem Post-Hoc Test zur Interaktion Episode*Gruppe aus Tabelle 13.....	42
Tabelle 15:	Varianzanalyse der Einzelbewegungen während der ersten Adaptationsepisode der Gruppen VR und VL.	43
Tabelle 16:	Varianzanalyse über die Reaktionszeiten der Adaptations- und Auffrischungsphase aus Versuch A1.....	44
Tabelle 17:	Varianzanalyse über GMax der Adaptations- und Auffrischungsphase in Versuch A1.....	46
Tabelle 18:	Post-Hoc Test zum Gruppeneffekt aus Tabelle 17.	46
Tabelle 19:	Varianzanalyse über die Nacheffekte in Versuch A1.	47
Tabelle 20:	Post-Hoc Test des Faktors Test in Tabelle 19.	47
Tabelle 21:	Post-Hoc Test der Interaktion Hand*Gruppe aus Tabelle 19.	48
Tabelle 22:	Post-Hoc Test des Faktors Gruppe aus Tabelle 19.....	48
Tabelle 23:	Varianzanalyse über die Differenzen zwischen den Reaktionszeiten (Rz) der Vortests und der Nacheffekt-Tests in Versuch A1.	50
Tabelle 24:	Varianzanalyse über die Änderungen der maximalen Bewegungsgeschwindigkeiten von Vor- zu Nacheffekt-Tests in Versuch A1. n.	51
Tabelle 25:	Post-Hoc Test des Faktors Gruppe aus Tabelle 24.....	51
Tabelle 26:	Post-Hoc Test des Faktors Test in Tabelle 24.	51

Tabelle 27:	Varianzanalyse über Prognose und intermanuellen Transfer in Versuch A1.	52
Tabelle 28:	Post-Hoc Test der Interaktion Prognose*Gruppe aus Tabelle 27.	53
Tabelle 29:	Schematischer Ablauf des Versuchs A2.	62
Tabelle 30:	Varianzanalyse der Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung in Versuch A2.	63
Tabelle 31:	Ergebnis der Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung in Versuch A2.	64
Tabelle 32:	Post-Hoc Test zur Interaktion Hand*Modalität aus Tabelle 31.	64
Tabelle 33:	Post-Hoc Test zur Interaktion Hand*Gruppe aus Tabelle 31.	65
Tabelle 34:	Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Adaptations- und Auffrischungsphase des Versuchs A2.	66
Tabelle 35:	Varianzanalyse über die Nacheffekte in Versuch A2. 67	
Tabelle 36:	Post-Hoc Test des Gruppeneffekts aus Tabelle 35.	68
Tabelle 37:	Post-Hoc Test der Interaktion Hand*Gruppe aus Tabelle 35.	68
Tabelle 38:	Varianzanalyse über die Nacheffektreduktionen des Versuchs A2.	69
Tabelle 39:	Post-Hoc Test für die Interaktion Hand*Modalität*Gruppe aus Tabelle 38.	71
Tabelle 40:	Ablauf der Gruppen <i>VA Block</i> und <i>AV Block</i> aus Versuch A3.	79
Tabelle 41:	Ablauf der Gruppe <i>VA altern</i> aus Versuch A3.	80
Tabelle 42:	Varianzanalyse der Grundbedingungen mit Bewegungsrück-meldung aus Versuch A3.	81
Tabelle 43:	Auszug aus dem Post-Hoc Test der Interaktion Episode*Gruppe aus Tabelle 42.	81
Tabelle 44:	Varianzanalyse der Grundbedingungen ohne Bewegungsrück-meldung aus Versuch 3.	82
Tabelle 45:	Post-Hoc Test der Interaktion Modalität*Hand aus Tabelle 44.	82
Tabelle 46:	Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Adaptationsphasen des Versuchs A3.	84
Tabelle 47:	Varianzanalyse über die Auffrischungsphasen und der Retention der Gruppen <i>VA Block</i> und <i>AV Block</i>.	85
Tabelle 48:	Post-Hoc Test der Interaktion Phase*Gruppe aus Tabelle 47.	85
Tabelle 49a:	Auszug des Post-Hoc Tests der Interaktion Episode*Phase*Gruppe aus Tabelle 47 mit Ergebnissen der Gruppe <i>VA Block</i>.	86
Tabelle 49b:	Auszug des Post-Hoc Tests der Interaktion Episode*Phase*Gruppe Tabelle 47 mit Ergebnissen der Gruppe <i>AV Block</i>.	86
Tabelle 50:	Varianzanalyse über die Auffrischungsphase der Gruppe <i>VA altern</i>. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.	86
Tabelle 51:	Post-Hoc Test des Effekts Episode Tabelle 50.	87
Tabelle 52:	Varianzanalyse der Nacheffekte aus der ersten Adaptation zum Ende der ersten und zu Beginn der zweiten Sitzung.	88
Tabelle 53:	Post-Hoc Test der Interaktion Sitzung*Hand aus Tabelle 52.	88

Tabelle 54:	Varianzanalyse über die Nacheffekte der adaptierten Modalitäten, Versuch A3.	89
Tabelle 55:	Post-Hoc Test des Effekts Gruppe aus Tabelle 54.	90
Tabelle 56:	Post-Hoc Test der Interaktion Gruppe*Hand aus Tabelle 54.	90
Tabelle 57:	Post-Hoc Test zur Interaktion Modalität*Gruppe aus Tabelle 54.	91
Tabelle 58:	Varianzanalyse der Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung aus Versuch A4.	102
Tabelle 59:	Varianzanalyse der Grundbedingungen mit Bewegungsrückmeldung in Gruppe V-ind-RL aus Versuch A4.	102
Tabelle 60:	Varianzanalyse der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung aus Versuch A4.	103
Tabelle 61:	Varianzanalyse der Adaptationsphasen in den Gruppen mit indirekter Bewegungsrückmeldung aus Versuch A4.	104
Tabelle 62a:	Auszug des Post-Hoc Tests zur Interaktion Episode*Gruppe aus Tabelle 61.	104
Tabelle 62b:	Auszug des Post-Hoc Tests zur Interaktion Episode*Gruppe aus Tabelle 61.	105
Tabelle 63:	Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Adaptationsphasen von rechter und linker Hand in Gruppe V-ind-RL aus Versuch A4.	105
Tabelle 64:	Varianzanalyse der Nacheffekte aus Versuch A4. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.	106
Tabelle 65:	Angaben über die Versuchspersonen der Sakkaden- und Handadaptation.	116
Tabelle 66:	Schematischer Ablauf des Versuchs A5.	121
Tabelle 67:	Varianzanalyse der Grundbedingung in der Pilotuntersuchung von Versuch A5.	125
Tabelle 68:	Post-Hoc Test der Interaktion Episode*Effektor aus Tabelle 67.	125
Tabelle 69:	Varianzanalyse der Fehlerwinkel aus der Grundbedingung der Transferuntersuchung aus Versuch 5.	130
Tabelle 70:	Post-Hoc Test der Interaktion Effektor*Episode aus Tabelle 69.	130
Tabelle 71:	Varianzanalyse der Reaktionszeiten in der Grundbedingung der Transferuntersuchung aus Versuch 5.	132
Tabelle 72:	Post-Hoc Test der Interaktion Effektor*Episode aus Tabelle 71.	132
Tabelle 73:	Varianzanalyse der Adaptationsphase von Versuch A5.	134
Tabelle 74:	Varianzanalyse der Reaktionszeiten in der Adaptationsphase von Versuchs A5.	135
Tabelle 75:	Varianzanalyse der Reaktionszeiten in der Nacheffektphase von Versuch A5.	135
Tabelle 76:	Varianzanalyse der Reaktionszeiten in der Transferphase von Versuch A5.	137
Tabelle 77:	Varianzanalyse der Grundbedingung in Versuch B1.	160
Tabelle 78:	Varianzanalyse der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung in Versuch B1.	161

Tabelle 79:	Varianzanalyse der Adaptations- und Auffrischungsphase aus Versuch B1.	162
Tabelle 80:	Varianzanalyse der Nacheffekte aus Versuch B1.	163
Tabelle 81:	Korrelationen zwischen den Ergebnissen einzelner neuropsychologischer Tests sowie dem Alter der Versuchspersonen in Versuch B1.	164
Tabelle 82:	Lineare Regressionsanalysen der Ergebnisse neuropsychologischer Testverfahren und sensomotorischer Adaptation bei gesunden Senioren und Alzheimer-Patienten in Versuch B1.	165
Tabelle 83:	Lineare Regressionsanalysen der Ergebnisse neuropsychologischer Testverfahren und sensomotorischer Adaptation innerhalb der Gruppe der Alzheimer-Patienten in Versuch B1.	166
Tabelle 84:	Studien zu kognitiven Funktionen unter kurzfristiger Hypoxie-Exposition.	173
Tabelle 85:	Alter und Geschlecht der Versuchspersonen aus Versuch B1.	176
Tabelle 86:	Physiologische Parameter in Versuch B2.	184
Tabelle 87:	Varianzanalyse der Reaktionszeiten in den Reaktionsaufgaben von Versuch B2.	185
Tabelle 88:	Varianzanalyse der Bewegungszeiten in den Reaktionsaufgaben von Versuch B2.	186
Tabelle 89:	Varianzanalyse der Fehleranzahl in den Reaktionsaufgaben von Versuch B2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.	187
Tabelle 90:	Varianzanalyse der Fehleranzahl in der Gedächtnisaufgabe von Versuch B2.	187
Tabelle 91:	Varianzanalyse der Grundbedingung in Versuch B2.	188
Tabelle 92:	Varianzanalyse der Adaptations- und Auffrischungsphase in Versuch B2.	190
Tabelle 93:	Varianzanalyse der Nacheffekte aus Versuch B2.	191
Tabelle 94:	Varianzanalyse der bereinigten Nacheffekte in Versuch B2.	191
Tabelle 95:	Ergebnisse der multiplen linearen Regressionsanalysen aus Versuch B1.	193
Tabelle 96:	Gruppenaufteilung in Versuch B3.	204
Tabelle 97:	Schematischer Versuchsablauf von Versuch B3.	205
Tabelle 98:	Varianzanalyse der Grundbedingung aus Versuch B3.	209
Tabelle 99:	Post-Hoc Test der Interaktion Arbeitsfläche*Ziele aus Tabelle 98.	209
Tabelle 100:	Auszüge aus dem Post-Hoc Test zur Interaktion Episode*Arbeitsfläche aus Tabelle 98.	209
Tabelle 101:	Varianzanalyse der Adaptationsphase, des Nacheffekt-Tests und der Deadaptationsphase von Versuch B3.	213
Tabelle 102:	Auszug aus dem Post-Hoc Test zu der Interaktion Episode*Rotation*Ziele aus Tabelle 101.	214
Tabelle 103:	Varianzanalysen der Konzentrationsleistungen und der Fehlerquotienten im D2-Aufmerksamkeitsbelastungstest.	215

Tabelle 104:	Varianzanalyse der Anzahl richtiger Antworten und der Fehlerquotienten des Würfeltests aus dem Intelligenz-Strukturtest 2000 für Erwachsene.....	216
Tabelle 105:	Varianzanalyse der Einfachreaktionen mit und ohne Precue.....	217
Tabelle 106:	Varianzanalyse der Reaktionszeiten im Stroop-Test bei Farbkompatibilität und –inkompatibilität.....	218
Tabelle 107:	Korrelationsanalysen von Aufgabengestaltung, kognitiven Funktionen und sensomotorischer Adaptation in Versuch B3.	219

1. Einleitung

Menschen interagieren durch körperliche Bewegung mit ihrer Umwelt. Die Fähigkeit des zentralen Nervensystems, sich Änderungen der Umwelt oder des Körpers anzupassen, stellt eine grundlegende und überlebenswichtige Eigenschaft für den Menschen dar. Ein Verständnis dieser plastischen Vorgänge kann zur Ökonomisierung und Optimierung sportmotorischer Lernverfahren, Verbesserung der Bewegungskompetenz und – auf therapeutischer Ebene – zur Kompensierung neuronaler Schädigungen beitragen. In der vorliegenden Arbeit wird die Wirkung von Adaptation im sensomotorischen System untersucht, um auf diese Weise einen Beitrag zum Verständnis des Bewegungssystems des Menschen zu liefern.

Die sensomotorische Adaptation wird durch das Gehirn gesteuert. Das Gehirn verfügt über einige Milliarden Neurone und Billionen synaptischer Verbindungen, welche die Kommunikation der Neurone untereinander und zwischen den Hirnarealen ermöglichen. Aufgrund dieser Vielzahl erscheint es nahezu unmöglich, klare Ursache-Wirkungszusammenhänge herzustellen. Moderne bildgebende- bzw. stimulierende und hemmende Verfahren können den Erregungszustand von Gehirnarealen darstellen. Um die Funktionsweisen des Gehirns zu verstehen, bedarf es verhaltensbasierter Studien, die z.B. auch zur Untersuchung sensomotorischer Adaptation herangezogen werden.

Sensomotorische Adaptation kann als Teilgebiet des motorischen Lernens aufgefasst werden. Es grenzt sich von einem anderen Teilgebiet, dem Fertigkeitserwerb (Skill Acquisition), ab. Während der Erwerb einer Fähigkeit das Repertoire des sensomotorischen Systems durch einen neuen motorischen Plan erweitert, bewirkt sensomotorische Adaptation die Wiederherstellung eines ursprünglichen Zustands (ein bestehendes Bewegungsmuster), der auf Grund externer oder interner Variablen verändert wurde (Shadmehr & Wise, 2005). Bei sensomotorischer Adaptation sind äußerst kurzfristige Effekte von mittel- und langfristigen Effekten zu unterscheiden. Manche Effekte sind nur während einer Adaptationssituation (Welch, 1978) nachweisbar, andere Effekte noch Stunden, Tage oder sogar einen Monat später (Bock, Schneider, & Bloomberg, 2001; Hatada, Miall, & Rossetti, 2006). Somit wird zumindest ein Teil der Vorgänge dauerhaft gespeichert.

Die sportwissenschaftliche Forschung hat die Aufgabe, auf die Sport- und Bewegungspraxis anwendbare Ergebnisse zu liefern. Bewegungen zeichnen sich jedoch häufig durch einen hohen Komplexitätsgrad aus, so dass die Herleitung genauer Wirkungsmechanismen schwierig ist. Um Mechanismen oder Funktionsweisen besser zu verstehen, sollte sportwissenschaftliche Forschung auch das Gebiet der Grundlagenforschung mit einbeziehen (Heuer & Konczak, 2003). In der vorliegenden Arbeit werden

grundlagenorientierte Untersuchungen durchgeführt, um am Beispiel der Bewegungssteuerung des Armes Rückschlüsse auf Adaptationsmechanismen zu ziehen.

Die Zeigebewegung stellt zusammen mit dem Greifen eine elementare Bewegungsfunktion dar, die sich sowohl in alltäglichen (z.B. Greifen einer Tasse, Öffnen einer Tür) als auch in sportlichen Handlungen (Dart, Handball) wiederfindet. Zeigebewegungen können idealisiert in zwei Phasen eingeteilt werden. Die erste Phase beinhaltet eine ballistische Komponente, in der ein Bewegungsprogramm weitgehend ohne Korrekturmöglichkeit umgesetzt wird. Ihr schließt sich eine Phase der Bewegungsregelung an, in der Bewegungskorrekturen mittels sensorischer Bewegungsrückmeldung erfolgen (Jeannerod, 1988). Die Identifikation des Bewegungsziels erfolgt in der Regel auf visuellem Weg. Um eine zielgerichtete Bewegung auszuführen, müssen die visuellen Zielkoordinaten vom Gehirn in motorische Befehle transformiert werden. Dieser Vorgang wird als *visuomotorische Transformation* bezeichnet (Snyder, 2000). Um sensomotorische Adaptation besser zu verstehen, kann experimentell in den Ablauf der visuo- bzw. sensomotorischen Transformationen eingegriffen und, je nach Wirkung auf Sinnes- und Bewegungssysteme, Rückschlüsse auf die Struktur des sensomotorischen Systems gezogen werden. Dazu wird gezielt ein Missverhältnis zwischen beabsichtigter und wahrgenommener Bewegung geschaffen (sensomotorische Diskordanz). Eine wiederholte Exposition an eine solche Diskordanz führt zu einer Adaptation und damit zu einer zeitlich überdauernden Anpassung. Die Bestimmung der betroffenen Systeme wird durch Wahrnehmungs- und Transferuntersuchungen ermöglicht.

Diskordanzen treten in vielen alltäglichen Situationen oder sportlichen Aktivitäten auf: Die Benutzung eines Sportgerätes mit veränderten physikalischen Eigenschaften, z.B. das Schwingen eines leichteren oder schwereren Schlägers oder das Fahren eines neuen Rades, führen dazu, dass ein motorischer Befehl nicht wie in der zuvor erwarteten, sondern in einer abweichenden Bewegung resultiert. Ähnliche Wirkungen treten durch Auf- oder Absetzen einer Brille oder bei der Steuerung eines Gerätes per Monitor auf, wodurch ein Eingriff in die visuomotorische Transformation geschieht. Ursprünglich wurden visuomotorische Diskordanzen experimentell durch Prismenbrillen erzeugt (Stratton, 1897).

Eine auch heute noch von vielen Wissenschaftlern akzeptierte Hypothese, dass sensomotorische Adaptation in einer Anpassung verschiedener Wahrnehmungssysteme resultiert, formulierte Welch (1978). Er definierte sensomotorische Adaptation als „semipermanente Veränderung der Wahrnehmung oder der perzeptuo-motorischen Koordination, welche dazu dient, eine wahrgenommene Diskrepanz zwischen oder innerhalb sensorischer Modalitäten zu reduzieren oder zu eliminieren, bzw. die Verhaltensfehler, die durch diese Diskrepanz ausgelöst werden“ (Welch, 1978, S.8, wörtlich aus dem Original übersetzt). Andere Autoren bezeichnen dies als „wahre Adaptation“ (Weiner et al. 1983), „Neuausrichtung“ („realignement“ - Redding und Wallace, 1996), „Modifikation eines internen Modells“ (Wolpert et al., 1995) oder „Rekalibrierung sensomotorischer Transformations-

regeln“ (Bock, Worringham, & Thomas, 2005). In der vorliegenden Arbeit wird der Begriff der Rekalibrierung (sensomotorischer Transformationsregeln) verwendet. Ein wesentliches Merkmal der Rekalibrierung ist, dass sie auch nach Beendigung des Adaptationsvorganges Bestand hat und mittels eines Prä-Post-Designs in Form von Nacheffekten gemessen werden kann (Jeannerod, 1988).

Welch (1978) beschreibt zudem Phänomene, die während des Adaptationsvorgangs diskordanz- und damit fehlerreduzierend wirken, aber nicht die Untersuchungssituation überdauern. Er bezeichnet sie als Strategien, die von der rein sensomotorischen Rekalibrierung zu differenzieren sind. In der modernen Wissenschaft wird der Begriff der kognitiven Strategien verwendet (Bock, 2005), für die kein direktes Maß bekannt ist. Einerseits scheint der Einsatz von Strategien in Abhängigkeit eines individuellen kognitiven Fähigkeitsprofils zu stehen, andererseits lassen sich aber Wechselwirkungen zwischen kognitiven Fähigkeiten und sensomotorischer Adaptation belegen (Bock & Girgenrath, 2006). Diese Wechselwirkungen stehen im Widerspruch zur Sichtweise eines rein sensomotorischen Adaptationsprozesses, der frei von kognitiven Faktoren ist. Möglicherweise ist ein umfassendes Konzept der sensomotorischen Adaptation erforderlich, welches neben der „wahren Adaptation“ (Weiner, Hallett, & Funkenstein, 1983) das Wirken kognitiver Komponenten integriert.

Die Arbeit ist folgendermaßen aufgebaut: Teil A befasst sich mit der Lokalisation von sensomotorischer Adaptation auf der Grundlage verhaltensbasierter Verfahren. Zunächst werden anhand der Literatur Komponenten von sensomotorischer Adaptation und deren Beziehungen zueinander dargestellt, sowie aus verhaltensbasierten Studien abgeleitete Modelle erläutert. Daran schließt sich ein experimenteller Teil mit Versuchen zur Adaptation an visuo- und audiomotorische Diskordanzen an, sowie deren Transfer zwischen Sinnesmodalitäten und Effektoren.

In Teil B dieser Arbeit werden Zusammenhänge zwischen kognitiven Fähigkeiten und sensomotorischer Adaptation untersucht. Es werden zwei experimentelle Studien dargestellt, in denen sensomotorische Adaptation unter erschwerten Bedingungen erfolgte. Zum einen wurden Patienten mit leichtgradiger Alzheimer-Krankheit untersucht, für die ein definierter Rückgang kognitiver Fähigkeiten beschrieben ist. Zum anderen wurde ein Versuch zur sensomotorischen Adaptation in einer sauerstoffreduzierten Umgebung durchgeführt, die zu kognitiven und motorischen Defiziten führen kann (Gallagher & Hackett, 2004). In einer weiteren Studie erfolgt eine Analyse des Zeitverlaufs von sensomotorischer Adaptation. Dabei werden verschiedene Aufgabenarten und Diskordanzen miteinander verglichen, für die eine Strategie fördernde oder hemmende Wirkung angenommen wurde. In allen drei Studien von Teil B werden der Verlauf und das Ausmaß der Adaptation in Zusammenhang mit kognitiven Funktionen gebracht.

2. Charakteristika sensomotorischer Adaptation

2.1. Lokalisation von sensomotorischer Rekalibrierung

Rekalibrierung sensomotorischer Transformationsregeln scheint auf der Plastizität des Gehirns zu beruhen (Bock, 2001; Grafman, 2000). Es ist von zentralem Interesse, Rekalibrierung besser zu verstehen und zielgerichteten, auf konkreten Wirkungsannahmen basierenden Interventionen zugänglich zu machen. Aus diesem Grund erscheint es sinnvoll, ihre Lokalisation im ZNS zu bestimmen. Dies kann – bezüglich des Verhaltens – im Wesentlichen durch zwei Ansätze untersucht werden:

1. Untersuchungen von adaptiven Nacheffekten in Subsystemen¹ des sensomotorischen Systems. Dabei werden sowohl am Adaptationsvorgang beteiligte sensomotorische Subsysteme, als auch Subsysteme, die gerade nicht an dem Adaptationsvorgang beteiligt waren, isoliert auf adaptive Nacheffekte getestet (Wahrnehmungs- oder Transfermessungen).
2. Prüfen der Wechselwirkung der gleichzeitigen oder nachgeschalteten Adaptation zweier sensomotorischer Subsysteme (duale Adaptation).

Zunächst erfolgt ein Literaturüberblick über Ergebnisse und daraus abgeleiteten Annahmen bezüglich der Lokalisation von Rekalibrierung und, daraus resultierend, der Struktur des sensomotorischen Systems. Da der Transfer zwischen Händen bzw. Armen (intermanueller Transfer) bereits intensiv untersucht wurde, wird dieser im Folgenden hauptsächlich als Referenz genommen. Samuel Harris (Harris, 1965) z.B. untersuchte die Lokalisation sensomotorischer Adaptation. Seine Probanden adaptierten beim Tragen einer Prismenbrille an eine visuomotorische Diskordanz. Sie zeigten einen Nacheffekt, ohne die Hand sehen zu können, der nahezu identisch mit einer Änderung in der propriozeptiven Wahrnehmung (propriozeptive Verschiebung) war. Zugleich fand Harris einen signifikanten Transfer auf Zeigebewegungen zu akustischen Zielen, aber nur geringen Transfer auf die linke Hand. Harris schloss daraus, dass der adaptive Zustand im handmotorischen System lokalisiert sein müsse (Harris, 1963b). Harris' (1965) Untersuchungen berücksichtigen drei wesentliche Aspekte, die auch in späteren Arbeiten betrachtet wurden:

1. Adaptive Prozesse werden als Veränderungen der Wahrnehmung verstanden.

¹ Der Begriff Subsystem ist hier als (teilautonomer) Abschnitt des sensomotorischen Systems definiert. Unter der Annahme seiner informationsverarbeitenden Eigenschaft wird die Bezeichnung synonym zu dem in der Robotik gebräuchlichen Begriff verwendet.

2. Wahrnehmungsänderungen könnten in mehreren Subsystemen des sensomotorischen Systems lokalisiert sein. Ein adaptiertes Subsystem wird mit verändert wahrgenommenen Stellungen von Körperteilen zueinander assoziiert. Eine visuelle Verschiebung wird z.B. als veränderte Wahrnehmung der Augenposition zum Kopf oder als veränderte Kopfposition zum Körper interpretiert.
3. Die verschiedenen Abschnitte des sensomotorischen Systems sollen seriell miteinander verbunden sein.

Craske (1966) interpretierte seine eigenen Ergebnisse von audiomotorischer Adaptation auf ähnliche Weise wie Harris. Die Versuchspersonen bewegten ihren Arm mittels horizontalen Ab- und Adduktionen im Schultergelenk zu akustischen Zielen. Sie erhielten eine Rückmeldung über die Endgenauigkeit ihrer Bewegung beim Drücken eines Schalters (wohl nahe der Endposition), wodurch ein Signal aus einem zwölf Grad entfernten Lautsprecher ertönte. Bei anschließenden Zeigebewegungen zu visuellen Zielen traten hoch signifikante Nacheffekte auf. Daher folgert Craske, dass der Positionssinn des Arms adaptiert hat.

Abweichende Ergebnisse zeigen Studien von Mikaelian (1972; 1974). Im Gegensatz zu den bei Harris (1963) und Craske (1966) beschriebenen diskreten Zeigebewegungen, führten Versuchspersonen mit der Hand kontinuierliche Bewegungen vor dem Körper aus. Entweder wurde eine visuomotorische Diskordanz durch das Tragen einer Prismenbrille erzeugt oder eine audiomotorische Diskordanz wurde durch das Tragen von Kopfhörern (Pseudophone) bewirkt, an denen über eine Drehachse zwei Mikrophone befestigt waren. Das Drehen der Mikrophonachse resultierte in einer veränderten interauralen Laufzeit der Schallquellen, die zu einer Adaptation führen sollte. Wie zuvor auch Harris, fand Mikaelian nach visuomotorischer Adaptation signifikanten Transfer auf die auditive Sinnesmodalität. Im Gegensatz zu Craske (1966) war nach audiomotorischer Adaptation jedoch kein Transfer auf die visuelle Modalität nachweisbar. Zudem wurden nur in einer von drei Bedingungen signifikante Nacheffekte in der nicht-adaptierten Hand gemessen. Dort betrugen sie aber nahezu einhundert Prozent.

Diese Ergebnisse können kaum mit einer Adaptation im Bereich der Propriozeption des Armes erklärt werden, da sie dann beiden Sinnesmodalitäten zur Verfügung stehen müsste. Ebenso wenig lassen sie auf eine Veränderung der auditiven Wahrnehmung schließen, da dann beide Arme Nacheffekte aufweisen würden. Die Diskrepanz zwischen den Studien (Craske, 1966; Mikaelian, 1972) könnte mit unterschiedlichen Messmethoden oder lückenhafter Ergebnisdarstellung erklärt werden. So ist die

Simulation räumlicher Divergenzen mittels Kopfhörer nicht unproblematisch, da bei diesen eine Reizlokalisation im Kopf auftreten kann (Brauert & Braasch, 2008). Ebenso lassen sich Wechselwirkungen zwischen Adaptationsvorgängen nachweisen (Kapitel 2.3). Beides könnte die Experimente von Mikaelian beeinflusst haben. Bei Craske (1996) fehlt leider die Angabe der Transferhöhe von audio- auf visuomotorische Adaptation, so dass unklar bleibt, ob der Transfer vollständig oder deutlich unvollständig war.

Ein wichtiger Aspekt bezüglich der Lokalisation von adaptiven Veränderungen beschreibt Cohen (1967). Er zeigte, dass das Ausmaß des Transfers zwischen den Händen systematisch in Abhängigkeit der Bewegungsrückmeldung variieren kann. Je nachdem, ob die sich bewegende Hand während der gesamten Bewegung (simultan) oder erst am Ende der Bewegung (terminal) sichtbar war, war kein intermanueller oder deutlicher intermanueller Transfer feststellbar (gemäß der angegebenen Daten ca. 55-60%). Daraus schloss er, dass adaptive Veränderungen an mehreren Orten im sensomotorischen System lokalisiert sein könnten. Die genaue Lokalisation könnte demnach unter bestimmten Versuchsbedingungen wechseln.

In den folgenden Jahren wurden daher Faktoren gesucht, die Transfer ermöglichen oder verhindern. Cohen (1973) zeigte, dass die Höhe des intermanuellen Transfers nicht nur von der Art der Bewegungsrückmeldung, sondern auch abhängig von der Bewegungsfrequenz war: Je mehr Bewegungen pro Minute durchgeführt wurden, desto geringer war der Transfer (bei gleichbleibendem Nacheffekt der adaptierten Hand). Die Gesamtzahl der Bewegungen war dabei auf sechzig begrenzt, d.h. dass in dieser Studie entweder die Bewegungsgeschwindigkeit, Pausenlänge oder die Gesamtlänge des Experiments, nicht aber die Bewegungsanzahl einen Einfluss auf den intermanuellen Transfer ausgeübt hatten.

Einen vergleichbaren Einfluss der Art der Bewegungsrückmeldung fanden Redding und Wallace (Redding & Wallace, 1990, 2000; Wallace, 1978). Sie untersuchten Veränderungen in der visuellen Lokalisierbarkeit eines Zieles (visuelle Verschiebung) und Zeigebewegungen mit geschlossenen Augen entlang der empfunden Geradeaus-Richtung (propriozeptive Verschiebung) nach Prismenadaptation. Beide Nacheffekte veränderten sich reziprok je nach Art der Bewegungsrückmeldung: Je früher die Hand im Bewegungsverlauf sichtbar wurde, desto geringer war die visuelle und desto größer die propriozeptive Verschiebung der adaptierten Hand. Die Autoren betonen jedoch, dass trotz Reziprozität visuelle und propriozeptive Verschiebung unterschiedlichen Zeitgängen unterliegen, was ein Hinweis auf unterschiedliche Prozesse sein könnte (Redding & Wallace, 1990). Ergänzend berichten sie davon, dass möglicherweise

weniger die Gesamtdauer der Bewegungsrückmeldung, sondern der Zeitpunkt, zu dem die Bewegungsrückmeldung eingeführt wird (früh oder spät im Bewegungsverlauf), der entscheidende Faktor bezüglich der Lokalisation adaptiver Veränderungen sein könnte. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass ein Transfer – und damit möglicherweise die Lokalisation – nicht nur von einzelnen Faktoren abhängig ist. Darüber hinaus scheinen Nacheffekte in mehreren sensomotorischen Subsystemen gleichzeitig aufzutreten.

Im Folgenden wird daher über eine Reihe weiterer Faktoren diskutiert, welche die Ausprägung des intermanuellen Transfers beeinflussen. Ein Faktor ist die Art des Übens. Taub und Goldberg (1973) zeigen, dass sich intermanueller Transfer nur dann ausbildet, wenn die Probanden intermittierend üben, nicht jedoch bei einem einzelnen Übungsblock („massed practise“). Choe und Welch (1974) hingegen zeigen, dass auch bei einem einzelnen Block intermanueller Transfer auftreten kann. Allerdings unterschieden sich in der Studie die Gruppen hinsichtlich visueller und propriozeptiver Verschiebung des nicht-adaptierten Armes. Somit wiesen die adaptiven Zustände in den Gruppen beider Studien unterschiedliche Charakteristiken auf.

Auch die Bewegungsfreiheit des Kopfes während der Adaptation scheint einen Einfluss auszuüben. Laut Hamilton (1964) ermöglicht die freie Beweglichkeit des Kopfes die Ausbildung von intermanuellem Transfer. Auch Wallace (1978) beschreibt in seiner Arbeit diesen Faktor.

Die Vielfalt der Einflussgrößen auf intermanuellen Transfer, visuelle und propriozeptive Verschiebung, sprechen für eine große Flexibilität des sensomotorischen Systems. Allerdings erschwert die Vielfalt der Einflussgrößen die Ursachenforschung. Es wäre möglich, dass den oben genannten Faktoren ein unbekannter Faktor gemeinsam ist, welcher letztendlich Lokalisation bestimmt. Als ein solcher Faktor wurde die Ausrichtung der Aufmerksamkeit diskutiert. Schon früh wurde spekuliert, dass sich adaptive Veränderungen nicht in der Sinnesmodalität lokalisieren, der Aufmerksamkeit geschenkt wird, sondern in derjenigen, der keine Aufmerksamkeit geschenkt wird. Canon (1970) zeigt, dass die zeitgleiche Präsentation eines visuellen und eines akustischen Stimulus zu einer Verschiebung der auditiven Wahrnehmung führen kann. So ergab sich eine Veränderung der visuellen Wahrnehmung, wenn die Versuchsteilnehmer angewiesen wurden, die Aufmerksamkeit auf den akustischen Reiz zu lenken.

Uhlarik und Canon (1971) interpretierten die Wirkung unterschiedlicher Bewegungsrückmeldungen auf intermanuellen Transfer ebenfalls durch die Aufmerksamkeitsausrichtung. Demnach würde bei einer kontinuierlich vorhandenen visuellen Rückmeldung die Rekalibrierung in der propriozeptiven Wahrnehmung erfolgen, da sie

keine verlässlichen Informationen über die Diskordanz liefert. Tatsächlich scheinen Versuchspersonen unter Reduktion der propriozeptiven Wahrnehmung durch Vibration visuomotorisch ähnlich wie Versuchspersonen ohne Vibration zu adaptieren, so dass propriozeptive Rückmeldung unter diesen Bedingungen keine große Wirkung zu entfalten scheint (Pipereit, Bock, & Vercher, 2006). Bei einer terminalen Rückmeldung hingegen würde die visuelle Wahrnehmung keinen Beitrag leisten können und die propriozeptive Wahrnehmung in den Vordergrund rücken. Somit würde das visuelle System rekalisieren (Uhlarik & Canon, 1971).

Kelso, Cook, Olson, und Epstein (1975) überprüften diese Hypothese, indem sie Aufmerksamkeitschwerpunkte zwischen visueller Wahrnehmung und Propriozeption variierten. Die Nacheffekte veränderten sich in Abhängigkeit der Aufmerksamkeitslenkung, wodurch die Autoren diese Hypothese bestätigt sehen. Sie erklären, dass ein Aufmerksamkeitswechsel zu einem vorübergehenden Wechsel in der Dominanz der Wahrnehmungssysteme führt. Warren und Schmitt (1978) ergänzen diese These, indem sie zeigten, dass eine auf die Instruktion beschränkte Änderung keine Veränderungen bezüglich visueller oder propriozeptiver Dominanz hervorrief. Eine Aufgabe, welche die Probanden nur lösen konnten, indem sie ihre Aufmerksamkeit tatsächlich zwischen den Sinnesmodalitäten wechselten, führte hingegen zu dem angenommenen Dominanzwechsel. Damit schien sich die Hypothese von Canon (1970) zu bestätigen.

Redding und Wallace (1990) präzisieren die Annahme über die Wirkung von Aufmerksamkeitslenkungen ohne Bewegungsrückmeldung. Ihre These lautet: Sofern zunächst keine visuelle Bewegungsrückmeldung vorhanden ist, stellt die Propriozeption der Hand eine verlässliche Rückmeldungsquelle über die Handbewegung dar und die Augen folgen der propriozeptiv wahrgenommenen Trajektorie der Bewegung. Dies könnte der Auslöser des Rekalibrierungsprozesses sein.

Bedford (2007) versuchte die Aufmerksamkeit von Probanden zu steuern, indem bei einer visuomotorischen Diskordanz ein zu dem visuellen Ziel räumlich korrespondierendes akustisches Ziel dargeboten wurde. Die Autorin nahm an, dass dadurch die Aufmerksamkeit auf das visuelle System gelenkt werden würde und nur die Propriozeption adaptiere. Es zeigte sich jedoch eine deutliche Änderung der visuellen Wahrnehmung, die obiger These widerspricht. Auf der anderen Seite trat eine Änderung der propriozeptiven Wahrnehmung auf, wenn das akustische Ziel mit dem propriozeptiven Ziel räumlich korrespondierte. Bedford interpretierte das Ergebnis derart, dass die Belegung eines Ziels mit zwei Modalitäten gerade zu einer

Aufmerksamkeitsfokussierung in der dritten Sinnesmodalität führte. Diese Schlussfolgerung könnte allerdings schon auf Grund der Reizverstärkung angezweifelt werden. Eine Angabe über die genaue Größe auditiver Nacheffekte wäre interessant gewesen, da sie im ersten Fall der Größe der visuellen Verschiebung, im zweiten Fall der Größe der propriozeptiven Verschiebung entsprochen haben sollte (unter der Voraussetzung einer mindestens gleichen Adaptabilität des auditiven zu den beiden anderen Systemen). Leider machte die Autorin keine Angaben bezüglich der Veränderung der auditiven Wahrnehmung (persönliche Kommunikation).

Eine Wechselwirkung zwischen Aufmerksamkeitsfokus und Lokalisation von adaptiven Veränderungen kann nicht ausgeschlossen werden. Die Ergebnisse von Warren und Schmitt (1978) sowie Bedford (2007) zeigen, dass der Aufmerksamkeitsfokus möglicherweise nicht willkürlich gewählt werden kann. Es kann auch vermutet werden, dass die Aufmerksamkeit in Abhängigkeit der Versuchsbedingungen und/oder des Adaptationsvorganges gelenkt wird. Einen Hinweis darauf geben folgende Studien, in denen die Auswirkungen des Bewusstseins über die sensomotorische Diskordanz betrachtet werden.

Malfait und Ostry (2004) untersuchten Adaptation an eine Kraftauslenkung und maßen Transfer auf den nicht-adaptierten Arm. Wurde die Diskordanz zu einem bestimmten Zeitpunkt plötzlich und in voller Höhe eingeführt, war ein hoher intermanueller Transfer zu beobachten. Wurde die Diskordanz jedoch graduell eingeführt, so dass die Probanden sie nicht bewusst wahrnahmen, zeigte sich kein intermanueller Transfer. Auch Michel, Pisella, Prablanc, Rode und Rossetti (2007) untersuchten Adaptation an eine vollständig oder graduell eingeführte Diskordanz und maßen den Transfer zwischen den Händen, aber auch zwischen visueller und auditiver Sinnesmodalität. Es zeigte sich, dass die Adaptation an eine graduell eingeführte Diskordanz vollständiger als nach plötzlicher Einführung war. Dieses Ergebnis findet sich auch bei Kagerer, Contreras-Vidal und Stelmach (1997). Darüber hinaus zeigte sich nach gradueller Einführung, dass intermanueller und intersensorischer Transfer höher waren als in der Komplementärgruppe. Damit zeigt sich ein zur Studie von Malfait und Ostry (2004) gegensätzliches Ergebnis für den intermanuellen Transfer und erschwert die Erklärung des Einflusses der bewussten Wahrnehmung der Diskordanz.

Die bisher genannten Erkenntnisse basieren auf der Messung von Nacheffekten, welche die Testsituation zeitlich überdauerten und damit als Rekalibrierung interpretiert werden können (Welch, 1978). Es kann als gesichert angenommen werden, dass Transfer, und damit die Manifestation adaptiver Veränderungen, in einem starken Maße von den Versuchsbedingungen abhängt. Auf welche Weise von dem Ausmaß

des Transfers bzw. von der Transferrate auf eine Lokalisation in einem Subsystem geschlossen wird, ist Thema der folgenden Kapitel.

2.2. Additivitätshypothese

Eine Betrachtung des Transfers in zwei diskreten Stufen, welche die Ausprägungen „vorhanden/hoher Transfer“ und „nicht vorhanden/geringer Transfer“ haben, stellt eine vereinfachte Herangehensweise an das Phänomen Transfer dar. Beispielsweise war der intermanuelle Transfer bei Harris (1963) mit ca. 20 % bei Bewegungen zu visuellen Zielen (d.h. in der adaptierten Modalität) signifikant unterschiedlich von Null. Er wird jedoch als unbedeutend bzw. nicht vorhanden interpretiert. Die Grenzen zwischen Transferraten scheinen jedoch eher fließend zu sein, so dass eine genauere Differenzierung sinnvoll erscheint.

Einige Autoren ordnen sensomotorischen Subsystemen einen Abschnitt bzw. eine Stufe im sensomotorischen System zu. Frühe Ansätze gehen dabei von einem linearen System aus (Wilkinson, 1971). Auch in der neueren Literatur ist die Vorstellung serieller Abschnitte des sensomotorischen Systems im Gehirn zu finden. Imamizu und Shimojo (1995) sprechen von einer Aufgabe- und einer Effektorebene. Auf der Aufgabenebene findet die Zielidentifikation in kartesischen Koordinaten statt, bevor diese auf der Effektorebene in Gelenkwinkel transformiert werden. Die Autoren untersuchten im Gegensatz zu den bisher genannten Studien nicht räumliche, sondern temporale Parameter und fanden zu einhundert Prozent intermanuellen Transfer. Nach ihrem zweistufigen Modell sind temporale Veränderungen auf der handunabhängigen Aufgabenebene lokalisiert.

Ein starkes Argument für eine serielle Organisation ist die Additivität lokaler Veränderungen. Mehrere der bereits zitierten Studien konnten zeigen, dass die Summe der Nacheffekte aus einzelnen Subsystemen sich zu dem Gesamtnacheffekt aufaddieren. Beispielsweise wird häufig berichtet, dass der Nacheffekt bei Zeigebewegungen zu visuellen Zielen ohne Bewegungsrückmeldungen gleich der Summe der propriozeptiven und der visuellen Wahrnehmungsänderung bzw. Verschiebung ist (Hatada, Rossetti, & Miall, 2006; Hay & Pick, 1966; Redding & Wallace, 1988b, 1990; Simani, McGuire, & P. N. Sabes, 2007; Uhlariuk & Canon, 1971; Wilkinson, 1971). Diese Additivität ist angesichts der komplexen Informationsverarbeitung im Gehirn erstaunlich. Es gibt bislang jedoch wenige Studien, die von anderen Hypothesen ausgehen.

So lässt sich vereinzelt eine Überadditivität feststellen, bei der die Summe der Nacheffekte aus den Subsystemen den Gesamtnacheffekt übersteigt (Redding & Wallace, 1978). Diese wird mit situationsspezifischen, eventuell strategischen Inhalten, erklärt. Darüber hinaus kritisieren Redding und Wallace, (2006b), dass die Additivität auf Gruppenmittelwerten basiert und sich nicht für einzelne Probanden zeigen lässt.

Eine Studie von Simani et al. (2007) scheint diese Vorbehalte zu widerlegen. Im Unterschied zu den bisher genannten Arbeiten wurde die sensomotorische Diskordanz nicht durch Prismen, sondern computergeneriert erzeugt. Die Autoren bestätigen die Additivität der Mittelwerte sensorischer Nacheffekte und berichten darüber hinaus von einer hoch signifikanten Korrelation ($p < 10^{-7}$) zwischen Gesamtnacheffekt und der Summe der Nacheffekte aus einzelnen Subsystemen. Somit lässt sich die Additivität auch unter Berücksichtigung der einzelnen Datenpunkte belegen. Unterschiede zu Studien mit widersprüchlichen Ergebnissen sehen die Autoren durch den Test zur propriozeptiven Verschiebung verursacht: Während in ihrer Studie die nicht-adaptierte Hand als Zielpunkt der adaptierten Hand eingesetzt wurde, verwendeten andere Studien ein imaginäres Ziel in der von der Versuchsperson empfundenen Geradeaus-Richtung. Trotz gegenteiliger Aussage kann dieser Unterschied allerdings nicht Grund für die Überadditivität der anderen Studien sein. Simani et al. (2007) berichten von einem Versuch, in dem auch eine Überadditivität gefunden wurde. Die Autoren schließen daraus, dass neben der Rekalibrierung bei stereotypisierten Bewegungen - in diesem Fall diskrete Bewegungen zu einem Ziel - auch ein aufgabenspezifischer Effekt auftreten kann, der auf Muskelpotenzierung oder Strategien zurückgeführt werden könnte.

Auch andere Autoren berichten von einer Komponente, die zusätzlich zu den Wahrnehmungsänderungen auftreten kann (Redding, 1996). Welch (1978) spricht von reinem motorischem Lernen bzw. dem Erlernen einer neuen Regel zum Fehlerabbau, die zu einem gewissen Maße persistiert. Er argumentiert, dass es sich um eine Strategie handelt. Die Ergebnisse von Simani et al. (2007) sprechen jedoch gegen eine Strategie, da diese zusätzliche Komponente auch auftritt, sofern Bewegungen in eine neue Richtung ausgeführt wurden, die nicht während des Adaptationsprozesses angesteuert worden war. Diese räumliche Generalisierung wird als Nachweis der Rekalibrierung interpretiert (Bedford, 1993).

Hatada, Rossetti und Miall (2006) beschreiben ebenfalls die Additivität von lokalen Änderungen der visuellen Wahrnehmung und der Propriozeption. Die Änderungen der visuellen Wahrnehmung persistieren während der ersten zwei Stunden nach Adaptation, die der propriozeptiven Verschiebung bei passiven Bewegungen drei Tage,

bei aktiven sieben Tage. Interessanterweise konnte die Additivität unter Berücksichtigung aktiver Bewegungen noch drei Tage, unter Berücksichtigung passiver Bewegungen über den gesamten Untersuchungszeitraum von sieben Tagen nachgewiesen werden. Auch diese Autoren finden somit eine von der sensorischen Wahrnehmung scheinbar unabhängige motorische Komponente. Die Deadaptation der Nacheffekte in unterschiedlichen Zeitgängen lässt die Autoren zudem an der seriellen Struktur des sensomotorischen Systems zweifeln. Sie präsentieren das Modell einer parallelen Struktur als eine Alternative, bei der das Öffnen und Schließen der Augen die Funktion eines Schalters bei der Bestimmung der Informationsverarbeitung hat.

In aktuelleren Publikationen nehmen die Autoren Redding und Wallace den Gedanken der Additivitätsannahme wieder auf: „The evidence for local and additive realignment is overwhelming far too extensive to be repeated here“ (Redding & Wallace, 2006, S. 1007). Sie erklären Abweichungen in früheren Studien mit hemisphärischen Asymmetrien in der Auge-Hand-Koordination. In vier Experimenten zur Prismenadaptation zeigen sie (Redding & Wallace, 2008, 2009), dass sowohl die Art der Diskordanz (Verschiebung des visuellen Raumes nach links oder nach rechts) als auch der Faktor dominante/nicht-dominante Hand bestimmen, ob Additivität oder Über-Additivität auftritt. Sie interpretieren die Ergebnisse derart, dass in der rechten Hemisphäre des Gehirns sowohl der linke als auch der rechte Raum repräsentiert sind, in der linken Hemisphäre jedoch nur der rechte Raum. Die Handkontrolle war jedoch lateralisiert. Daraus würde folgen, dass Bewegungen mit der rechten Hand zu Zielen im linken Raum zunächst in der rechten Hemisphäre programmiert werden. Diese Information würde dann an die linke Hemisphäre übermittelt. Darüber hinaus würde eine Positionierung der rechten Hand im linken Raum durch die rechte Hemisphäre erkannt, Bewegungen aber von der linken Hemisphäre kontrolliert. Eine Rekalibrierung der Transformationsregeln von sensorischen zu motorischen Informationen wäre demnach erst einmal nur rechts-hemisphärisch präsent und würde erst nach Abruf der Informationen durch Nutzen der rechten Hand im Nachtest zur linken Hand transferiert. Die Autoren sprechen von mehreren adaptiven Subsystemen und verteidigen die These der Additivität zumindest hemisphärisch und - sofern intermanueller Transfer auftritt - interhemisphärisch. Zwischen den Hemisphären würde jedoch ein asymmetrischer Zugriff erfolgen.

Die Beobachtung asymmetrischen intermanuellen Transfers hat zu der Entwicklung mehrerer Modelle geführt, von denen sich im Bereich der sensomotorischen

Adaptation das modifizierte Callosal-Access-Modell² von Sainburg weitgehend durchgesetzt hat. In dem Modell hat jeder Arm seinen eigenen Gedächtnisspeicher, jedoch kann auch selektiv auf den Speicher des anderen Armes zugegriffen werden. Sainburg und Wang berichten in einer Reihe von Experimenten von asymmetrischen Transferraten zwischen den Armen, sofern sie sich während der Adaptation jeweils in der gleichen Arbeitsfläche, d.h. dem gleichen räumlichen Bereich, bewegen (Sainburg & Wang, 2002; Wang & Sainburg, 2004; Wang & Sainburg, 2006). Eine Adaptation des dominanten Armes führt zu einem Transfer der Endpunktgenauigkeit von Bewegungen, eine Adaptation des nicht-dominanten Armes zu einem Transfer der Initialrichtung. Adaptieren die Arme hingegen in unterschiedlichen Arbeitsbereichen, ist der Transfer symmetrisch. Daraus schließen die Autoren, dass Adaptation in der gleichen Arbeitsfläche zur Inhibition von Transfer zwischen den Händen führt und ein Arm dominiert (Wang & Sainburg, 2006).

Interessanterweise konnte (Wang, 2008) bei seinen Versuchspersonen intermanuellen Transfer auch unterbinden, wenn die Adaptation beider Arme visuell in einer anderen Arbeitsfläche rückgemeldet wurde, als sie tatsächlich stattfand. Wang folgerte daraus, dass der Zugang zum Erinnerungsspeicher des jeweils anderen Armes möglicherweise durch eine exekutive Entscheidung unterbunden wird. Die Ergebnisse können aber auch durch eine serielle Struktur des sensomotorischen Systems erklärt werden. Je nach Art eines visuell-propriozeptiven Konfliktes ändert sich die Transferrate, was mit einer Änderung der Lokalisation von Rekalibrierung interpretiert werden könnte (s.o.). Unabhängig von der Interpretation sprechen die Ergebnisse für eine große Flexibilität des sensomotorischen Systems.

Die Vielzahl der Studien zu visuomotorischer Adaptation, in denen die Summe eines visuellen und eines propriozeptiven Nacheffektes dem Gesamtnacheffekt entspricht, erscheint überzeugend. In einigen Fällen übersteigt die Summe der Einzelkomponenten jedoch den Gesamtnacheffekt, was mit einer rein motorischen oder aufgabenspezifischen Komponente (Simani, et al., 2007) oder einem strategischen Effekt (Redding & Wallace, 1978) interpretiert wird. Es ist allerdings eine weitere Erklärung denkbar: Es könnte hinterfragt werden, ob durch die eingesetzten Nacheffekt-Tests wirklich eine isolierte Messung von visuellen und propriozeptiven, also unimodalen Nacheffekte erfolgt, oder ob nicht zusätzlich auch bi- oder multimodale Nacheffekte erfasst werden. Anders ausgedrückt könnte der visuelle Nacheffekt in den entsprechenden Studien nicht nur durch visuelle Rekalibrierung,

² Das ursprüngliche Callosal-Access-Modell entwickelten Taylor and Heilman (1980) auf der Basis des Transfers bei Schreibbewegungen.

sondern zusätzlich durch eine bimodale oder zentrale Rekalibrierung hervorgerufen worden sein, die in einem anderen Subsystem lokalisiert war. Diese zentrale Komponente könnte auch Bestandteil des propriozeptiven Nacheffektes sein, so dass in der Addition dieser Nacheffekte die zentrale Komponente zweimal erfasst wird und entsprechend eine Überadditivität festgestellt wird. Dies würde der Additivität in anderen Studien nicht widersprechen. Es würde lediglich bedeuten, dass in diesen Studien dann auf der zentralen Stufe keine Rekalibrierung stattgefunden hätte.

Einen Hinweis auf ein zentral lokalisiertes Subsystem könnten Studien geben, in denen nach visuomotorischer Adaptation der Transfer auf die auditive Modalität getestet wurde. Die wenigen dazu bisher durchgeführten Arbeiten zeigen übereinstimmend audiomotorische Nacheffekte nach visuomotorischer Adaptation, jedoch ist die Höhe des Transfers sehr unterschiedlich.

Harris (1963) fand nach visuomotorischer Adaptation einen vollständigen Transfer auf akustische Ziele (ca. 100%), Kagerer & Contreras-Vidal (2009) jedoch nur einen mäßig erhöhten Transfer (ca. 55%). Bei Michel, Pisella, Prablanc, Rode, & Rossetti (2007) liegen die Gruppenmittelwerte des Transfers je nach Versuchsbedingung und eingesetzter Hand zwischen 40 und 250%. Die Additivität der Nacheffekte wurde von diesen Autoren nicht geprüft, aber der Transfer deutet auf ein zentrales, bi- oder multimodales Subsystem hin, auf denen adaptive Veränderungen lokalisiert sein könnten. Die Unvollständigkeit des Transfers deutet zugleich auf ein unimodales bzw. modalitätsspezifisches System hin.

Auch ohne Additivitätsüberprüfung lassen sich Hinweise auf eine einheitliche serielle Struktur des sensomotorischen Systems finden. Cohen (1974) berichtet, dass nach visuomotorischer Adaptation audiomotorische Nacheffekte in Abhängigkeit der Bewegungsrückmeldung entweder nur in der adaptierten Hand oder in beiden Händen auftreten (der intermanueller Transfer betrug gemäß der abgelesenen Werte ca. 60%). Aus den Ergebnissen kann geschlossen werden, dass die Konvergenz sensorischer Informationen unabhängig von den Mechanismen ist, die über die Informationsweitergabe an nur eine Hand oder beide Hände entscheiden. Daher scheint die Konvergenz sensorischer Informationen in einem seriellen System vor der Divergenz effektorspezifischer Informationen zu liegen. Letzteres könnte nicht nur für die Hände, sondern auch für andere Effektoren wie die Augen gelten. So zeigt eine Studie von Frens und van Opstal (1994), dass nach visuomotorischer Sakkadenadaptation signifikanter Transfer auf auditiv ausgelöste Sakkaden auftreten kann.

Die in den vorherigen Kapiteln beschriebenen Aspekte sensomotorischer Adaptation basieren in erster Linie auf Studien zur Adaptation an visuomotorische Diskordanzen.

Nur wenige Studien wurden zur audiomotorischen Adaptation durchgeführt. Diese lassen zwar vermuten, dass audiomotorische Adaptation grundsätzlich möglich ist, jedoch lassen sich deren Charakteristika auf Grund gegensätzlicher Ergebnisse nur schwer bestimmen, was auf methodische Mängel und Schwierigkeiten bei der Erzeugung einer audiomotorischen Diskordanz zurückgeführt werden kann (s. S. 16).

Ein einheitliches Verständnis des sensomotorischen Systems setzt die Integration audiomotorischer Zusammenhänge voraus. Daher könnte eine Untersuchung von visuo- und audiomotorischer Adaptation unter vergleichbaren Bedingungen neue Erkenntnisse liefern. Im Speziellen ist zu klären, ob an audiomotorische Diskordanzen ähnlich gut wie an visuomotorische Diskordanzen adaptiert werden kann und wie sich die Komponenten der Adaptation zueinander verhalten. Die Aussagen über visuomotorische Adaptation bezüglich der Lokalisation müssten bei einem einheitlichen sensomotorischen System auch für audiomotorische Adaptation gelten. So würden der Nachweis lokaler Veränderungen und eine Additivität derselben für eine serielle Struktur des audiomotorischen Systems sprechen. Eine additive Wirkung von visuomotorischer und audiomotorischer Adaptation würde außerdem für ein einheitliches Gesamtsystem, eine fehlende Wechselwirkung gegen ein einheitliches serielles System sprechen. Eine Alternative wäre dann die Annahme von zwei parallelen Systemen. Die bisherigen Ergebnisse bezüglich intersensorischen Transfers, z.B. bei Kagerer & Contreras-Vidal (2009), zeigen hingegen deutliche Interaktionen.

Die Additivität lokaler Veränderungen weist darauf hin, dass Adaptation auf seriellen Stufen im sensomotorischen System lokalisiert sein kann. Die Additivität wurde hauptsächlich für visuelle Wahrnehmung und für die adaptierte Hand gezeigt. Zwar kann angenommen werden, dass eine Verschiebung der visuellen Wahrnehmung bei Bewegungen zu visuellen Zielen Auswirkungen auf beide Hände hat, doch haben nur wenige Studien bisher die Additivität bei Vorliegen von intermanuellem Transfer überprüft. Ursprüngliche Ansätze gehen von einem zweistufigen Aufbau des sensomotorischen Systems aus, die auf Änderungen in der Wahrnehmung basieren. Einige Autoren berichten jedoch von unvollständigem Transfer von visuomotorischer Adaptation auf das audiomotorische System, der ein Argument für eine modalitätsspezifische und eine multimodale Komponente im sensomotorischen System darstellt. Eine Erweiterung des zweistufigen Modells um eine dritte Komponente ist in Betracht zu ziehen. Asymmetrischer Transfer stellt keinen Widerspruch zu einer seriellen Struktur des sensomotorischen Systems dar, da er durch eine unterschiedliche Lokalisation der Rekalibrierung je nach Hand erklärbar ist.

2.3. *Multiple Adaptationen*

Unter der Annahme einer seriellen Struktur des sensomotorischen Systems wäre für eine gleichzeitige Adaptation an zwei identische, aber entgegengesetzte Diskordanzen zu prognostizieren, dass sie sich auf Grund der Additivitätseigenschaft des seriellen Systems zu Null aufaddieren bzw. erst gar nicht ausbildet. Entsprechend konnten Abeele und Bock (2001b) sowie Bock, Abeele und Eversheim (2003) bei aufeinander folgenden Adaptationsprozessen zeigen, dass der erste adaptive Zustand erst nach und nach abgebaut werden muss, bevor sich der zweite adaptive Zustand ausbilden kann. Sie interpretieren diese Eigenschaft als graduelle Verstellbarkeit von sensomotorischen Transformationsregeln. Andere Studien fanden ähnliche Wechselwirkungen (Tong, Wolpert, & Flanagan, 2002; Wigmore, Tong, & Flanagan, 2002; Woolley, Tresilian, Carson, & Riek, 2007).

Dennoch gibt es Ergebnisse, die auf eine scheinbar gleichzeitige Adaptation an entgegengerichtete Diskordanzen (duale Adaptation) hindeuten. Inwieweit sie einem seriellen Aufbau widersprechen und welche Schlussfolgerungen aus den Ergebnissen gezogen werden können, ist Gegenstand des folgenden Kapitels.

Differenzierte Nacheffekt- und Transferuntersuchungen sind bei dualer Adaptation die Ausnahme. Bock, Worringham und Thomas (2005) untersuchten duale Adaptation, indem die Arme entgegengerichteten visuomotorischen Diskordanzen alternierend ausgesetzt wurden. Sie zeigten, dass sich die Probanden auf diese Weise ähnlich gut wie Kontrollprobanden an eine einzelne Adaptation anpassten. Nacheffekte waren nicht reduziert, so dass duale Adaptation beider Arme zumindest teilweise auf Rekalibrierung zurückgeführt werden kann. Zusätzlich konnte gezeigt werden, dass bei bimanuellen Bewegungen beide adaptive Zustände gleichzeitig abgerufen werden können. Intermanueller Transfer war somit nicht nachzuweisen. Die Ergebnisse sind durch eine serielle Struktur des sensomotorischen Systems erklärbar, in der die adaptiven Veränderungen in handspezifischen Subsystemen lokalisiert sind. Es ist aber auch eine parallele Anordnung der adaptiven Zustände denkbar. Dazu fehlen jedoch Referenzdaten zu intermanuellem Transfer nach einzelner Adaptation, der stark abhängig von den Untersuchungsbedingungen zu sein scheint und somit nicht automatisch für die einzelne Adaptation abgelehnt werden kann (s. Kapitel 2.1). Vergleichbare Ergebnisse zur dualen Adaptation beider Hände wurden auch von anderen Autoren erzielt (Galea & Miall, 2006; Martin & Newman, 1980; Prablanc, Tzavaras, & Jeannerod, 1975).

Ergebnisse aus Studien zu dualer Adaptation eines Armes stellen eine Herausforderung für die Annahme einer seriellen Struktur des sensomotorischen

Systems dar. Welch, Bridgeman, Anand und Browman (1993) und Cunningham und Welch (1994) konnten zeigen, dass Versuchspersonen an zwei entgegengerichtete Diskordanzen adaptieren können, wenn beide Diskordanzen in großem Umfang alternieren. Die Adaptation äußerte sich in einem reduzierten Fehler der ersten Bewegungen unter erneuter Exposition an eine Diskordanz im Vergleich zur erstmaligen Exposition. Die Nacheffekte beider adaptiver Zustände waren ebenfalls reduziert. Die Autoren erklären diese Reduktion damit, dass möglicherweise keine Rekalibrierung erfolgt war, sondern lediglich Strategien gelernt worden waren, die einen Wechsel zwischen den Diskordanzen vereinfacht hatten.

Ein Einsatz derartiger Strategien könnte grundsätzlich durch die Assoziation mit einem Situationsmerkmal vereinfacht werden. Die Wirksamkeit solcher Situationsmerkmale untersuchten Gandolfo, Mussa-Ivaldi und Bizzi (1996). Sie ließen ihre Probanden an unterschiedliche geschwindigkeitsabhängige mechanische Diskordanzen adaptieren, die mit verschiedenen Armpositionen, Daumenpositionen oder Farbe des Lichts im Raum assoziiert werden konnten. Lediglich unterschiedliche Armpositionen erwiesen sich als wirksam, nicht jedoch die Daumenposition oder die Lichtfarbe. Die Autoren schließen daraus, dass keine abstrakten oder symbolischen Situationsmerkmale duale Adaptation bedingen, sondern nur diejenigen, die in die motorische Ausführung involviert sind. Krouchev und Kalaska (2003) konnten anhand von Experimenten an Affen zeigen, dass die Hintergrundfarbe eines Bildschirms die Adaptation an zwei entgegengerichtete (in diesem Fall mechanische) Diskordanzen ermöglicht, so dass bereits die erste Bewegung nach Wechsel der Diskordanzen in einem verringerten Fehler resultiert. Allerdings bildete sich der Effekt nur sehr langsam über die Zeit (in mehreren 10.000 Versuchen) aus.

Wada et al. (2003) untersuchten die Wirkung von Farbassoziationen bei mechanischen Diskordanzen am Menschen. Sie konnten belegen, dass ein Training über mehrere Tage hinweg eine Assoziation der Hintergrundfarbe des Bildschirms mit je einer mechanischen Diskordanz ermöglicht. Der Lernerfolg schien über rein strategisches Lernen hinaus zu gehen, da auch in einer randomisierten Bedingung positive Lerneffekte messbar waren. Daraus folgern die Autoren, dass die Gründe für den Lernerfolg in der guten Differenzierbarkeit zwischen den Situationsmerkmalen und den Diskordanzen bestehen.

Osu et al. (2004) zeigten, dass Farbassoziationen zumindest in Verbindung mit anderen Situationsmerkmalen auch Adaptation an zwei entgegen gerichtete orthogonale Kraftauslenkungen ermöglichen können. Ihre Experimente sprechen dafür, dass die Adaptation teilweise auf Rekalibrierung zurückzuführen ist. Dabei vollzog sich

die duale Adaptation allerdings langsamer als Adaptation an eine einzelne Diskordanz, was zumindest auf eine Wechselwirkung zwischen beiden Adaptationszuständen hindeutet.

Mistry und Contreras-Vidal (2004) sind zu ähnlichen Ergebnissen für visuomotorische Adaptation gekommen. Sie prüften, ob die Farbe des Zielpunktes mit einer Diskordanz assoziiert werden kann und so ein Lernen von multiplen Transformationsregeln möglich ist. Es zeigte sich, dass eine Assoziation von Diskordanzen mit unterschiedlichen Farben zumindest zu einer Verringerung von Bewegungsfehlern führte. Dies könnte mit einer erfolgreichen dualen Adaptation interpretiert werden. Allerdings schienen Wechselwirkungen zwischen den Adaptationsvorgängen aufzutreten, die auf die Änderung eines einzelnen adaptiven Zustandes hindeuten (Bock, et al., 2003)

Insgesamt erscheint die Assoziation von willkürlich gewählten Farben mit adaptiven Zuständen problematisch zu sein. Möglicherweise sind andere Situationsmerkmale ursächlich für eine erfolgreiche duale Adaptation, welche die Wirkung der Farbassoziation überdecken. Ein entsprechendes Merkmal könnte die Ausführung von Bewegungen in räumlich getrennten Arbeitsbereichen sein. Jede Diskordanz könnte dann einem Arbeitsbereich zugeordnet werden. Woolley, Tresilian, Carson und Riek (2007) verglichen dieses Merkmal mit einer reinen Farbassoziation. Ihre Ergebnisse zeigen, dass die Farbe des Bildschirmhintergrundes keine duale Adaptation ermöglicht, die räumliche Trennung der Arbeitsbereiche hingegen schon. Unabhängig davon, ob randomisiert oder alternierend geübt wurde, traten signifikante Nacheffekte auf, die als Hinweis auf Rekalibrierung gedeutet werden können. Die Autoren deuten muskuläre Synergien oder die räumliche Anordnung der Zielpunkte als Faktoren, welche letztendlich duale Adaptation ermöglichen.

In der Art der Nacheffektmessung könnte zudem eine Ursache für die Unterschiede zu den Ergebnissen von Osu et al. (2004) liegen. Diese benutzten sogenannte „Catch-Trials“, bei denen die Diskordanz ohne Vorankündigung plötzlich ausgeschaltet wurde. Da die Situationsmerkmale aber scheinbar noch vorhanden waren und somit ein bestimmtes Verhalten anregen, ist unklar, ob die Probanden während dieser Einzelbewegungen nicht möglicherweise doch eine explizite Strategie anwandten. Wolley et al. (2007) hingegen maßen Nacheffekte über viele Bewegungen, so dass den Versuchspersonen die Anwendung einer während des Adaptationsvorganges gelernten Strategie nicht mehr helfen konnte.

Als wirksame Situationsmerkmale scheinen sich räumliche oder die Körperposition betreffende Merkmale zu eignen. Seidler, Bloomberg und Stelmach (2001a) verglichen

bei visuomotorischer Adaptation die Wirkung von einer Neigung des Kopfes, Rotation des Bildschirms und Haltung des nicht-adaptierenden Armes hinsichtlich der Fähigkeit zur dualen Adaptation. Die Autoren konnten zeigen, dass die ersten beiden genannten Situationsmerkmale zu dualer Adaptation an entgegen gerichtete Veränderungen der Bewegungsamplitude befähigten, die Haltung des nicht-adaptierenden Armes hingegen nicht. Dies zeigte sich auch in Nacheffekt-Messungen. Aus den Ergebnissen kann geschlossen werden, dass nicht die eigentlichen Körperpositionen, sondern die Situationsmerkmale, die Teil der durchzuführenden Aufgabe oder der ausführenden Organe sind, effektiv sein können. Dies ist auch in Einklang mit den Ergebnissen von Woolley et al. (2007).

Die Annahme der Assoziationen von Situationsmerkmalen mit adaptiven Zuständen lässt eine serielle Struktur des sensomotorischen Systems begründet hinterfragen. Im Laufe der Zeit entwickelten sich alternative Sichtweisen, die im Folgenden dargestellt werden.

Ein grundlegender Unterschied zu den bisher genannten Ansätzen besteht in der parallelen Anordnung (gegebenenfalls multipler) adaptiver Zustände, die je nach Kontext wirksam werden können. Eine prominente Alternative stellt das Modell der Mischung von Experten von Ghahramani und Wolpert (1997) dar. Das Modell basiert auf der Erkenntnis, dass eine zeitgleiche Adaptation an zwei entgegen gerichtete visuomotorische Diskordanzen erfolgen kann, wenn Bewegungen unter den Diskordanzen von unterschiedlichen Startpunkten aus erfolgen. Dass es sich dabei nicht um rein strategische Aspekte handelte, zeigte die Art der räumlichen Generalisierung auf andere Startpunkte: Je nachdem, wo sich der neue Startpunkt im Verhältnis zu den beiden anderen befand, ließen sich Nacheffekte des einen oder des anderen adaptiven Zustands finden.

Die Autoren sehen ihre Ergebnisse in Übereinstimmung mit der Theorie von Jacobs, Jordan und Barto (1991), nach der adaptive Zustände bzw. Experten gebildet werden, welche für eine bestimmte Aufgabe – in diesem Fall die Startposition - relevant sind. Der Beitrag eines Experten zur Gesamtleistung wird durch ein Brückenmodul („Gating-module“) gesteuert. Dieses Expertenlernen ist Teil einer Dekomposition der Gesamtaufgabe, d.h. die Gesamtaufgabe wird in einzelne Teilaufgaben gegliedert, die je ein Experte übernimmt oder für die ein entsprechender Experte ausgebildet wird. Weitere experimentelle Hinweise auf eine modulare Struktur des sensomotorischen Systems geben Flanagan et al. (1999). In einem Fall ließen sie Versuchspersonen zuerst separat an eine visuomotorische Diskordanz und an ein Kraftfeld adaptieren, bevor sie der kombinierten Diskordanz ausgesetzt wurden. Im anderen Fall adaptierten

die Versuchspersonen zuerst an die kombinierte Diskordanz und dann an die zwei separaten. Die Adaptation an die visuomotorische Diskordanz und an das Kraftfeld erforderten Bewegungen in entgegengesetzte Richtungen. Es zeigte sich, dass die Versuchspersonen von einer separaten Adaptation an die Diskordanzen für die Kombination profitierten. Dies wurde als Hinweis auf die Fähigkeit zur Komposition gewertet. Wurde an die kombinierte Diskordanz zuerst adaptiert, zeigte sich zumindest für die nachfolgende Exposition an die visuomotorische Diskordanz ein Vorteil. Demnach wurde teilweise auch die Fähigkeit zur Dekomposition bestätigt. Piperiet (2006) bestätigte die Ergebnisse von Flanagan et al (1999). Sie ermittelte sowohl einen positiven Effekt für die Komposition als auch für die Dekomposition, die jedoch nicht symmetrisch sind. Sie stellt jedoch fest, dass der Kompositionsvorteil höher ist als der Dekompositionsvorteil. Visuelle und mechanische Diskordanz hatten im Unterschied zu Flanagan et al. (1999) unabhängige Wirkrichtungen.

Aufbauend auf das Modell der Mischung von Experten entwickelten Wolpert und Kawato (1998) das MOSAIC-Modell (MODular Selection and Identification for Control). Das MOSAIC-Modell beschreibt die parallele Existenz multipler Paare von Vorwärts- und inversen Modellen. Ein Vorwärtsmodell dient dabei der Voraussage eines neuen Zustandes unter Berücksichtigung des Ausgangszustandes und eines motorischen Kommandos. Ein inverses Modell ist dann verantwortlich für die Berechnung der genauen motorischen Befehle, mit denen der neue erwartete Zustand erreicht werden kann. Wesentliche Eigenschaft des Modells ist die freie Kombinierbarkeit von Vorwärts- und inversen Modellen, die es dem ZNS erlauben, für jede Situation eine adäquate Handlung zu bestimmen. Die Auswahl passender Teil-Modelle erfolgt durch zwei Mechanismen:

1. Durch Auswahl eines Vorwärtsmodells, basierend auf der Wahrnehmung (oder erwarteten Eigenschaft) eines zu manipulierenden Objektes (Prädiktor).
2. Durch sensorische Rückmeldung einer Bewegung (Bewerter). Der Vorteil des MOSAIC-Modells gegenüber dem Modell der Mischung von Experten besteht den Autoren zufolge in erster Linie in einer Verringerung des Rechenaufwands. Dieser ergibt sich durch die freie Kombinierbarkeit von Teilmodellen und erfordert somit nicht eine gleichzeitige Gewichtung aller zur Verfügung stehender Experten.

Die Annahmen, die zum Entwurf beider Modelle geführt haben, wurden zwar auf der Basis empirischer Daten getroffen, dennoch stellen sie theoretische Konzepte dar, welche noch experimentell bestätigt werden müssen. Einen weitreichenden Ansatz dazu liefern Imamizu et al. (2007). Sie verglichen Simulationen des MOSAIC-Modells

und des Modells der gemischten Experten mit Verhaltensmessungen bei Probanden, die in alternierenden Blöcken an zwei entgegen gerichtete visuomotorische Diskordanzen adaptieren sollten. Die Hälfte der Versuchsteilnehmer wurde explizit über die Art der Störung informiert, die andere Hälfte nicht. Mit explizitem Wissen reduzierte sich der Bewegungsfehler bei Wechsel der Diskordanzen kontinuierlich und führte insgesamt zu einer fortschreitenden Verbesserung der adaptiven Leistung. Die Schnelligkeit der einzelnen Adaptationsvorgänge wurde jedoch nicht beeinflusst. Somit verbesserte explizites Wissen die adaptive Leistung um nahezu einen konstanten Betrag. Die Versuchsteilnehmer, die nicht explizit über die Art der Störung informiert wurden, begannen nach jedem Wechsel der Diskordanz wieder mit dem Fehler, der bei erstmaliger Adaptation an diese Diskordanz aufgetreten war. Die Autoren sehen darin den Beleg, dass in dieser Gruppe die Adaptationsvorgänge interferierten.

Der Adaptationsverlauf konnte besser anhand des MOSAIC-Modells als durch Mischung von Experten erklärt werden. Dennoch verwerfen die Autoren letzteres nicht. Sie interpretieren die Ergebnisse derart, dass zwei Mechanismen den Wechsel zwischen adaptiven Zuständen beeinflussen. Ein Mechanismus wirkt prädiktiv vor Ausführung der Bewegung, z.B. durch explizites Wissen. Er repräsentiert das Experten-Modell. Der andere Mechanismus wirkt während der Bewegungsausführung zum Zeitpunkt der Wahrnehmung der Diskordanz: das MOSAIC-Modell. Unter der Annahme der Richtigkeit des Modells ordneten die Autoren den beiden Mechanismen unterschiedliche Gehirn-Areale zu, die während einer Aufgabe zur sensomotorischen Adaptation gesondert aktiviert wurden. Das Experten-Modell sehen sie demnach präfrontal in Brodmann-Area 46 und der Insula lokalisiert, und das MOSAIC-Modell in einem Netzwerk parietaler Regionen und dem Kleinhirn (eine Übersicht dieser Arbeiten findet sich bei Imamizu und Kawato (2009)).

Gemeinsam ist vielen Studien zur multiplen Adaptation, dass das Hauptaugenmerk auf den Adaptationsvorgang und weniger auf Nacheffekt-Messungen gelegt wird. Die Autoren interpretieren ihre Ergebnisse im Sinne einer parallelen Struktur des sensomotorischen Systems (z.B. bei dem Experten- oder dem MOSAIC-Modell). Ein Situationsmerkmal dient dabei der Differenzierung von und Assoziation zu adaptiven Zuständen. Ein derartiges Phänomen widerspricht grundsätzlich einer seriellen Struktur des sensomotorischen Systems. Jedoch reichen die Ergebnisse nicht aus, um diese Annahme einer seriellen Struktur zu widerlegen. So wird bei Experimenten zur multiplen Adaptation in der Regel nicht zwischen Strategien und Rekalibrierung differenziert und somit könnte zumindest ein Teil der beobachteten Effekte auf Strategien zurückzuführen sein. Darüber hinaus ist ein Kritikpunkt an dem Experten- und dem MOSAIC-Modell, dass bisher noch nicht von einer gleichzeitigen Adaptation

an multiple Diskordanzen berichtet worden ist. Bei der Literaturrecherche wurden bisher lediglich Studien gefunden, die eine Adaptation an zwei Diskordanzen belegen (s.o.).

2.4 Zusammenfassung

Die Mehrheit der Verhaltensstudien bei sensomotorischer Adaptation kann zwei verschiedenen Ansätzen zugeordnet werden. Im ersten Ansatz wird die Lokalisation anhand von Wahrnehmungs- oder Transfertests untersucht. Hier wird im Besonderen zwischen Strategie und Rekalibrierung differenziert. Viele unterschiedliche Versuchsbedingungen führen zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen in diesen Tests. Ein Großteil dieser Studien findet Additivität einzelner Wahrnehmungs- oder Transfertests. Diese deutet auf eine serielle Struktur des sensomotorischen Systems hin, welches zumindest aus einer Wahrnehmungsstufe und einer nachgeschalteten Effektoren-Stufe zu bestehen scheint. Ergebnisse des intermanuellen Transfers zu akustischen oder imaginären Zielen (Geradeaus) lassen sich allerdings nur über ein serielles System erklären, sofern eine zentrale Stufe hinzugefügt wird. Aufgrund von Erkenntnissen zur multisensorischen Integration scheint eine zusätzliche Differenzierung zwischen unimodaler und multimodaler Verarbeitung sinnvoll.

Ein zweiter Ansatz beschreibt eine parallele Struktur adaptiver Zustände oder interner Modelle, welche die kinematischen und dynamischen Eigenschaften der Umwelt kodieren. Es existieren experimentelle Hinweise, dass mehrere adaptive Zustände in einer parallelen Struktur existieren und kontext-spezifisch angewendet werden könnten. Nur wenige dieser Studien differenzieren zwischen Rekalibrierung und anderen Komponenten der Adaptation. Stattdessen analysieren sie den Verlauf der Adaptation. Dabei wird zwischen den Komponenten der Vorwärts- und der inversen Modelle unterschieden, welche die Leistung in einer gegebenen Situation erklären. Diese Sichtweise ist eine Alternative zu der eines seriellen Systems und prognostiziert, dass der Mensch an multiple Diskordanzen gleichzeitig adaptieren kann. Auch sie könnte Transfer erklären, indem ein sensomotorisches Subsystem Zugriff auf einen adaptiven Zustand erhält, der unter Mitwirkung eines anderen Subsystems gebildet wurde. Jedoch kann die theoretische Annahme von multiplen parallelen Zuständen empirisch bisher nicht bestätigt werden, wodurch das gesamte Konzept hinterfragt werden kann. Auf Basis empirischer Daten erscheint daher eine serielle Struktur des sensomotorischen Systems zunächst plausibler.

Die in den nächsten Kapiteln dargestellten Experimente lassen Aussagen zur Struktur des sensomotorischen Systems zu, indem Transfermessungen und multiple bzw. duale Adaptation – die Instrumente, welche zu den beiden gegensätzlichen theoretischen Ansätzen geführt haben - kombiniert eingesetzt werden. In einer ersten Studie wird zunächst überprüft, ob ein serielles System neben visuomotorischer auch audiomotorische Adaptation erklären kann.

Teil A

3. Allgemeine Methodik

Die hier beschriebene Methodik wurde in allen Versuchen des Teils A eingesetzt. Eine Ausnahme bildet Versuch A5, der an einem anderen Versuchsaufbau durchgeführt wurde.

3.1. Versuchspersonen

An den Versuchen von Teil A nahmen insgesamt 122 weibliche und 138 männliche Personen teil. Davon waren ca. 95% Studenten der Deutschen Sporthochschule Köln, 5% Studierende anderer Fachrichtungen und weniger als 1% ehemalige oder keine Studenten. Motorische oder sensorische Auffälligkeiten waren bei den Testpersonen – abgesehen von unterschiedlichen Sehfähigkeiten, die durch Sehkorrekturen ausgeglichen wurden – nicht festzustellen. Alle Versuchspersonen waren Rechtshänder. Bis dato hatte keine Versuchsperson an einem motorischen Lernexperiment oder einem Versuch zur sensomotorischen Adaptation teilgenommen.

Die Versuchspersonen gaben ihr schriftliches Einverständnis zur Teilnahme an den Studien, welche von der Ethikkommission der Deutschen Sporthochschule Köln – Vorsitzender Univ.-Prof. Dr. Dr. h.c. Meinberg – genehmigt worden waren. Die Teilnahme war freiwillig und wurde entweder mit 8,- Euro pro Stunde oder Anerkennung von Versuchspersonenstunden entgolten. Ein Versuch konnte jederzeit, ohne Angaben von Gründen oder Nachteilen für die Teilnehmenden, abgebrochen werden.

3.2. Versuchsaufbau

Der Versuchsleiter führte den Versuch computergesteuert durch und konnte über einen separaten Bildschirm das Verhalten der Versuchspersonen beobachten, ohne dass diese Sicht auf den Kontrollbildschirm nehmen konnten. Die Versuchspersonen saßen frontal gegenüber dem Aufbau auf einem höhenverstellbaren Stuhl (Abb. 1) und legten ihr Kinn auf eine ebene Holzfläche. Diese Fläche bildete die horizontale Experimentierfläche, auf dessen Oberseite Lautsprecher (± 6 Grad, ± 18 Grad und ± 30 Grad Azimut) befestigt waren. Bei den Lautsprechern handelte es sich um Miniaturlautsprecher der Firma Conrad Electronics® (8 Ohm Impedanz; Durchmesser des Konus drei Zentimeter). Sie waren in 20 cm lange Vinylröhren eingebettet, so dass

sich das metallhaltige Kernstück der Lautsprecher entsprechend in 20 cm Abstand zu der Arbeitsfläche befand und durch undurchsichtigen Stoff verdeckt wurde. Neben der jeweiligen Versuchsperson (± 90 Grad) waren zwei weitere PC-Lautsprecher angebracht.

Die Miniatur-Lautsprecher dienten der Generierung pulsierender Töne (Frequenzgemisch von 0,45, 1,35, 2,30 und 3,20 kHz; Tondauer jeweils 80 ms gefolgt von 540 ms Pause). Das Richtungshören in der Horizontalebene wird hauptsächlich über Laufzeitunterschiede der akustischen Signale zu den Ohren hin ermöglicht. Zusätzlich werden bei mehr als 25 cm Entfernung Signalpegel- und Klangdifferenzen genutzt, die das Kennen der Signalquellen voraussetzen. Die minimale absolute Richtungswahrnehmung wird mit ca. 4 Grad, die minimale relative mit ca. 1 Grad Genauigkeit angegeben. Im Vergleich zur Richtungswahrnehmung ist die Entfernungswahrnehmung eines stationären akustischen Reizes wesentlich ungenauer (Blauert & Braasch, 2008; Perrott & Saberi, 1990). Aus diesem Grund wurde auf der Unterseite der Arbeitsfläche eine mechanische Barriere angebracht, welche die maximale Bewegungsamplitude auf 36 cm Entfernung vom Startpunkt begrenzte.

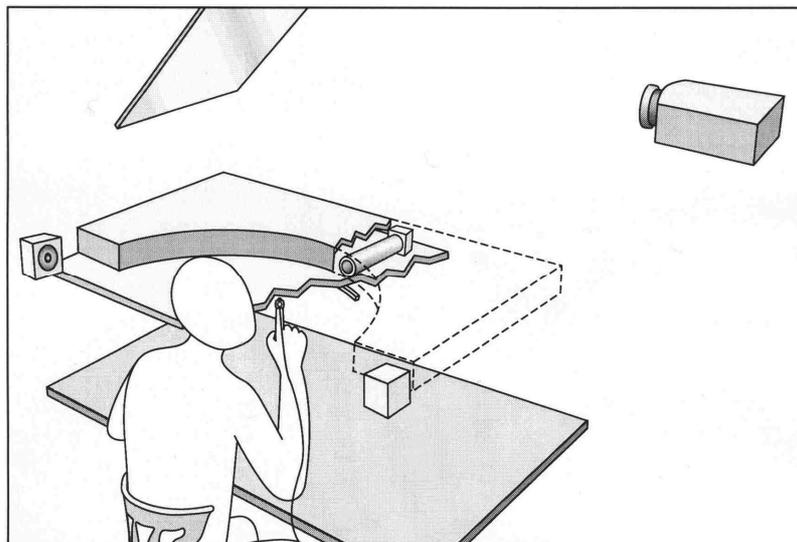


Abbildung 1: Versuchsaufbau zur Untersuchung der audiomotorischen und visuomotorischen Adaptation³.

Oberhalb der Experimentierfläche befand sich ein um 45 Grad geneigter Spiegel, über den computergesteuert sechs verschiedene Bilder auf Positionen unmittelbar vor den Lautsprecherröhren projiziert werden konnten. Sie hatten jeweils einen Durchmesser von 3 cm und entsprachen dem Bild eines grauen Meteoriten. Vor jedem Versuch

³ Zur Verfügung gestellt von Patrik Vogt.

wurde die Kongruenz zwischen Projektion und fest installierten Lautsprechern sichergestellt.

Bewegungen wurden auf der Unterseite der Experimentierfläche ausgeführt. Dazu legten die Versuchspersonen die Fingerkuppe des Indexfingers an einen hölzernen Startpunkt unmittelbar unter dem Kinn und führten ihn mit Kontakt zur Experimentierfläche in Richtung der Ziele, bis sie die halbkreisförmige Barriere erreichten. Der Ellenbogen des ausführenden Armes wurde dabei in der Luft gehalten, der andere Arm auf dem Versuchstisch (37 cm unterhalb der Experimentierfläche) abgelegt. Zur Bewegungserfassung wurden je ein Fingersensor des FASTRAK®-Systems, Polhemus (Größe 1 cm, Gewicht 17 g) über dem distalen Interphalangealgelenk des Indexfingers der rechten und der linken Hand per Klettband befestigt⁴. Um Reibungsgeräusche zu minimieren, wurde ein Stück Filz außen auf dem Klettband angebracht. Eine Transmitterbox, die auf der Unterseite des den Versuchsapparat tragenden Tisches angebracht war, erzeugte drei zueinander orthogonale elektromagnetische Felder, die zu einer Spannung in den Fingersensoren führte. Durch Bewegungen des Sensors entlang einer der drei Raumachsen ändert sich die Spannung einer der drei Spulen, wodurch die exakte Lokalisation des Sensors mit einer räumlichen Auflösung von 1 mm bei 60 Hz berechnet werden kann (Herstellerangabe).

Die Sicht auf die Arme wurde während der Versuche durch die Experimentierfläche verdeckt. Die aktuelle Fingerposition wurde entweder visuell oder akustisch rückgemeldet. Für die visuelle Rückmeldung wurde das Bild einer weißen Rakete über den Fingersensor projiziert (Länge 1 cm, Breite 0,5 cm). Die akustische Rückmeldung wurde über einen der zwei seitlich zu den Versuchspersonen angebrachten Lautsprecher gegeben: Sobald der Fingersensor mehr als zwei Grad von der geradlinigen Trajektorie zwischen Start- und Zielpunkt abwich, ertönte aus dem Lautsprecher, in dessen Richtung die Abweichung erfolgt war, ein Pfeifton (Grundfrequenz 14.000 Hz). Die Tonhöhe nahm kontinuierlich mit dem Abstand vom Zielvektor zu; mit jedem Grad zusätzlicher Abweichung erhöhte sich die Frequenz um 300 Hz.

Ein Ziel erschien an einer der sechs möglichen Positionen, 100-200 ms nachdem die Versuchspersonen den Fingersensor in einem Radius von 1,5 cm um den hölzernen Startpunkt unterhalb ihres Kinns platziert hatten. Die Reihenfolge der Ziele war

⁴ In Versuch A2 stand jeweils nur ein Sensor zur Verfügung, der in den entsprechenden Versuchsdurchgängen an der nicht-adaptierten Hand angebracht wurde (pro Experiment vier mal).

pseudo-randomisiert. Da in der visuellen Bedingung aufgrund des Kopfschattens die Rückmeldung nicht hätte gesehen werden können, wurde für beide Bedingungen eine Bewegungsrückmeldung erst ab einer Distanz von 15 cm zum Startpunkt gegeben. Den Teilnehmern wurde mitgeteilt, dass sie bei Berühren der Barriere zielgerichtet an dieser Barriere korrigieren dürften, bis das Ziel erreicht sei. Ein Wischen entlang der Barriere, welche keine Zielgerichtetheit erkennen ließe, wurde untersagt. Der Versuchsleiter kontrollierte die Bewegungsausführung auf dem Kontrollbildschirm und wiederholte die Versuchsanweisung bei Abweichung von der Anforderung. Ein Ziel galt als getroffen, sobald der Fingersensor in einen Radius von 1,5 cm um den Zielmittelpunkt eintrat. Ein Treffer wurde entweder durch ein Bild oder das Geräusch einer Explosion angezeigt. Diese visuelle oder akustische Ergebnisrückmeldung erfolgte für jeweils ca. 1.000 ms.

Um die Teilnahme angenehm zu gestalten, wurden die Versuche einem Computerspiel nachempfunden, bei der die Aufgabe darin bestand, ein Raumschiff vor Meteoriten zu schützen, indem diese mit einer Rakete abgeschossen werden.

3.3. Versuchsanweisung

Die Versuchsanweisung war standardisiert. Sie wurde den Versuchspersonen vorab schriftlich vorgelegt. Anschließend wurde die Aufgabenstellung anhand des Versuchsaufbaus erläutert und die Anweisung gegeben, den Zeigefinger von der Startposition unterhalb des Kinns genau und schnell auf einer geraden Linie zum Ziel hin zu bewegen. Dabei sollte immer Kontakt mit der Arbeitsfläche gehalten werden.

3.4. Versuchsplan

Soweit in der speziellen Methodik nicht anders angegeben, wurden alle Versuche mit folgendem Ablauf durchgeführt:

1. Probedurchgänge: zwei bis vier Probedurchgänge bei visueller und/oder akustischer Bewegungsrückmeldung mit Wiederholung der Versuchsanweisungen. Anschließend folgten zwei Episoden mit Bewegungen zu akustischen Zielen ohne Bewegungsrückmeldung. (Vortests hatten gezeigt, dass einige Probanden bei erstmaliger Ausführung Schwierigkeiten in dieser Bedingung hatten.)

2. Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung: fünf Episoden mit Bewegungen zu visuellen oder akustischen Zielen bei visueller oder akustischer Bewegungsrückmeldung (Ziele und Rückmeldungen jeweils in derselben Modalität). Die Bewegungsrückmeldung entsprach der aktuellen Fingersensorposition (Episoden G1 bis max. G5).
3. Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung: In jeweils einer Episode erschienen unabhängig vom Bewegungsverlauf für jeweils zwei Sekunden insgesamt 22 visuelle (V) oder akustische (A) Ziele. Bewegungen wurden mit der rechten (R) und linken Hand (L) ausgeführt. Die Reihenfolge der Einzeltests war in Bezug auf die Haupteffekte Hand und Modalität innerhalb der Gruppen ausbalanciert.
4. Adaptationsphase: 20 Episoden, in denen Bewegungen zu visuellen oder akustischen Zielen mit ± 30 Grad rotierter visueller oder akustischer Bewegungsrückmeldung ausgeführt wurden (A1 bis A20).
5. Nacheffekt-Tests: Sie entsprachen den Tests aus der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung. Sie wurden in derselben Reihenfolge durchgeführt, waren jedoch durch einzelne Auffrischungsepisoden unterbrochen.
6. Auffrischungsphase: Einzelne Episoden entsprechend denen der Adaptationsphase, um einer möglichen Deadaptation durch die Nacheffekt-Tests entgegenzuwirken (Auff1 bis max. Auff6).

Eine Aufgabe wurde als *visuomotorisch* definiert, wenn sowohl die Ziele als auch die Bewegungsrückmeldung visuell präsentiert wurden. *Audiomotorische Aufgaben* wurden entsprechend definiert.

Die Versuchsdauer wurde zeitlich gesteuert und war unabhängig von der Anzahl der durchgeführten Bewegungen. So wird ein Transfer von sensomotorischer Adaptation eher durch temporale Bedingungen (Dauer der Exposition und/oder Pausenlänge) als durch die die Anzahl der ausgeführten Bewegungen beeinflusst (Cohen, 1973). Folglich wurden die Aufgaben mit einer festgelegten Zeitspanne von 45 s pro Episode präsentiert. Bei gleich bleibenden Aufgaben wurden Pausen von 5 s eingelegt, welche ausreichend für den Konsolidierungsprozess sind (Bock, Thomas, & Grigorova, 2005). Lediglich bei Aufgabenwechseln oder bei Änderungen in der Bedienung der Kontrolleinheiten wurden längere Pausen eingelegt.

Bewegungen mit Reaktionszeiten von weniger als 100 ms wurden nicht in die Auswertung mit aufgenommen. In allen Experimenten war der Hauptparameter hinsichtlich der Bewegungsausführung ein Fehlerwinkel nach 166 ms, der als Winkel

zwischen den Vektoren von individueller Startposition zu Fingerposition 166 ms nach Bewegungsbeginn und individueller Startposition zur Zielposition definiert wurde (vergl. Abb. 31 aus Versuch B1). Die initiale Richtung eignet sich als Parameter zur Bestimmung der adaptiven Leistung, da eine Adaptation an eine rotierte Bewegungsrückmeldung zu einer Änderung der Initialrichtung und nicht der Endpositionen führt (Wang und Sainburg, 2005). Eine Bewegungskorrektur zu diesem Zeitpunkt ist nicht zu erwarten. Saunders und Knill (2003) berichten zwar von einem Einfluss visueller Rückmeldung auf Bewegungstrajektorien nach 160 ms, allerdings wurde in der vorliegenden Studie eine visuelle Rückmeldung erst nach Überschreiten einer Distanz von 15 cm gegeben. Somit stand weniger Zeit für die visuelle Rückmeldung zur Verfügung. Der Bewegungsbeginn wurde als letzter Datenpunkt vor Überschreiten einer Geschwindigkeit von 10 cm/s definiert. In diesen Versuchen wurde ebenfalls die Reaktionszeit RZ (Zeit zwischen Erscheinen des Zielpunktes und des Bewegungsbeginns) und die maximale Geschwindigkeit G_{max} der Hinbewegung erfasst. Bewegungen wurden unter folgenden Bedingungen ausgeschlossen:

- Unterschreitung von Reaktionszeiten unter 100 ms.
- Initiale Bewegungen, die als Bewegung um die hölzernen Startpunktmarkierung herum erkennbar waren und damit nicht als Zielbewegung angesehen wurden.
- Erneute Bewegung zu dem vorherigen Ziel, welches nicht getroffen worden war, sofern eindeutig erkennbar.

Ein Ausschluss erfolgte in ca. 5% der Fälle.

3.5. Statistik

Für jede Episode wurde der arithmetische Mittelwert der Fehlerwinkel, Reaktionszeiten und maximalen Geschwindigkeiten berechnet. Diese Episodenwerte dienten in den inferenzstatistischen Analysen als abhängige Variablen. Um individuelle Unterschiede bei der Ausführung von Zeigebewegungen auszugleichen, wurden von den Episodenwerten der Adaptations- und Auffrischungsepisoden die Mittelwerte der Episoden der Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung subtrahiert. Entsprechend wurde bei den Nacheffekt-Tests der Episodenwert des entsprechenden Tests aus der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung subtrahiert. Das Ergebnis dieser Differenz wurde als *Nacheffekt* definiert.

Je nach Versuchsanordnung wurden ein- oder mehrfaktorielle Varianzanalysen mit/ohne Messwiederholung durchgeführt. Als signifikant wurde eine Irrtumswahr

scheinlichkeit von weniger als 5% definiert. Die Berechnung erfolgte mit dem Programm Statistica 8.0 (StatSoft Europe GmbH). Die Varianzanalyse basiert auf der Zerlegung der Gesamtvarianz in Teilvarianzen (mindestens Treatment- und Fehlerquadratsumme). Laut Bortz (2005) ist die Zerlegung der Gesamtvarianz an keine Voraussetzung gebunden. Ein F-Test auf Signifikanz setzt jedoch voraus, dass

1. die Fehlerkomponenten in der Grundgesamtheit normalverteilt sind,
2. die Varianzen der Fehlerkomponenten in der Grundgesamtheit normalverteilt sind (Homogenität der Varianzen).
3. die Fehlerkomponenten innerhalb und zwischen Stichproben unabhängig sind, d.h. Treatment- und Fehlereffekte müssen additiv sein.

Die Varianzanalyse ist relativ robust gegenüber einer Verletzung der Voraussetzungen 1 und 2, sofern die Stichproben gleich groß und nicht zu klein sind ($n \geq 10$) (Winer, 1971). Zwar waren diese Merkmale in allen Untersuchungen erfüllt, dennoch wurde die Varianzhomogenität mittels Levenes-Test überprüft. Eine Verletzung der Voraussetzung 3 kann sowohl zu Fehlern 1. als auch 2. Art führen (d.h. fälschlicherweise Verwerfung oder Beibehaltung der Nullhypothese). Eine zufällige Zuordnung von Probanden zu den verschiedenen Gruppen erfüllt in der Regel Annahme 3. Bei messwiederholten Varianzanalysen ist Voraussetzung 3 häufig verletzt, bleibt jedoch folgenlos, sofern „die Varianzen unter den einzelnen Faktorstufen und die Korrelationen zwischen den Faktorstufen homogen sind“ bzw. die Varianzen der Differenzen zwischen zwei Treatmentstufen homogen sind (Zirkularitätsannahme) (Bortz, 2005, S. 354). Eine Überprüfung dieser Zirkularitätsannahme kann durch den Mauchly-Test erfolgen (Mauchly, 1940). Eine Verletzung der Voraussetzung führt zu progressiven Entscheidungen. Diesen wurden durch eine Korrektur der Freiheitsgrade durch das Verfahren von Greenhouse und Geisser (1959) entgegengewirkt. In der Ergebnisdarstellung der Varianzanalyse wird dementsprechend das Signifikanzniveau korrigiert. In der Beschreibung der Varianzanalysen werden die Freiheitsgrade (FG), der auf Basis der Stichproben ermittelte empirische F-Wert und die Irrtumswahrscheinlichkeit p angegeben.

In der deutschen Sportwissenschaft wird zunehmend zu den statistischen Irrtumswahrscheinlichkeiten ein Maß für die Stärke eines Effektes angegeben. Daher wird für die Ergebnisse der Varianzanalysen zusätzlich der Wert des partiellen η^2 (Eta-Quadrat) dargestellt. Es gibt an, wie groß die partielle Varianzaufklärung durch den entsprechenden Faktor ist, d.h. die Aufklärung unter Ausschluss der anderen Faktoren. Dabei wird ein η^2 beim Wert von 0,01 als Hinweis auf einen kleinen, bei 0,1 auf einen

mittleren und ab 0,25 auf einen großen Effekt interpretiert. Bei mehrfaktoriellen oder messwiederholten Varianzanalysen kann das partielle η^2 den Effekt der Gesamtpopulation überschätzen. Daher wird die Effektstärke nicht unkritisch betrachtet. Sie eignet sich aber zum Vergleich von Analysen mit gleichem Design (Rasch, Friese, Hofmann, & Naumann, 2006). Sie wird in den Tabellen der Varianzanalysen mit angegeben, aber nur in besonderen Fällen mit in die Diskussion einbezogen.

Resultiert die Varianzanalyse in signifikanten Effekten, sind diese als „Overall-Signifikanz aufzufassen, das heißt, dass sich zwei (der möglicherweise vielen) Mittelwerte signifikant voneinander unterscheiden. In diesem Fall wurde Fishers LSD-Test als Post-Hoc Analyse durchgeführt, für den ähnliche Voraussetzungen wie bei der Varianzanalyse gelten (Bortz, 2005). Bei Verletzung einer der Voraussetzungen wurde ein Scheffé-Test durchgeführt, welcher robuster gegenüber dieser Verletzungen ist, sich aber nicht als Standardtest für die vorliegende Arbeit eignet, da er bei multiplen Vergleichen äußerst konservativ ist. Multiple Mittelwertvergleiche werden z.B. im Rahmen der Post-Hoc Analyse der Adaptationsphasen durchgeführt.

4. Versuch A1: Adaptation an eine audio- oder visuomotorische Diskordanz

Auf Grund der Vielfalt von experimentellen Hinweisen zu visuomotorischer Adaptation, Berichten über Transfer auf das audiomotorische System und der Plastizität des audiomotorischen Systems, besteht Grund zu der Annahme, dass audiomotorische Adaptation auf vergleichbaren Mechanismen wie visuomotorische Adaptation beruht. Dies wird in der folgenden Studie überprüft. In einem zweiten Schritt wird untersucht, ob ein serielles System neben visuomotorischer auch audiomotorische Adaptation erklären kann.

4.1. Hypothesen

Für den ersten Versuch werden folgende Forschungshypothesen aufgestellt:

1. Adaptation an eine audiomotorische Diskordanz unterliegt den gleichen Mechanismen wie visuomotorische Adaptation. Diese Hypothese wird operationalisiert zu: Bei Bewegungen zu akustischen Zielen führt eine Rotation der akustischen Bewegungsrückmeldung von +30 Grad zu einem vergleichbaren Adaptationsverlauf und vergleichbaren Nacheffekten wie eine +30 Grad Rotation der visuellen Bewegungsrückmeldung bei Bewegungen zu visuellen Zielen.

Bezüglich der seriellen Struktur des sensomotorischen Systems lässt sich folgende Forschungshypothese aufstellen:

2. Audio- und visuomotorische Adaptation führen zur Rekalibrierung sensomotorischer Transformationsregeln in einem drei-stufigen seriellen System. Die operationalisierte Hypothese dazu lautet: Transfer von audio- und visuomotorischer Adaptation zwischen den Händen und zwischen den Sinnesmodalitäten ermöglicht die widerspruchsfreie Bestimmung der Lokalisation von Rekalibrierung in einem modalitätsspezifischen, einem zentralen und/oder einem hand-spezifischen sensomotorischen Subsystem.

4.2. Spezielle Methodik

An den Versuchen nahmen 21 weibliche und 27 männliche Versuchspersonen im Alter von $23,2 \pm 2,9$ Jahren teil. Je zwölf Versuchspersonen wurden den folgenden Gruppen zugeordnet:

- *Gruppe VR*: visuomotorische Adaptation der dominanten Hand an eine +30 Grad rotierte Bewegungsrückmeldung.
- *Gruppe VL*: visuomotorische Adaptation der nicht-dominanten Hand an eine -30 Grad rotierte Bewegungsrückmeldung.
- *Gruppe AR*: audiomotorische Adaptation der dominanten Hand an eine +30 Grad rotierte Bewegungsrückmeldung.
- *Gruppe AL*: audiomotorische Adaptation der nicht-dominanten Hand an eine -30 Grad rotierte Bewegungsrückmeldung.

Der Versuchsablauf ist in Tab. 1 wiedergegeben. Je drei Versuchspersonen einer Gruppe erhielten einen einheitlichen Versuchsablauf. Unmittelbar nach der Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung und nach der Adaptationsphase wurden jeweils drei Bewegungen mit der dominanten und mit der nicht-dominanten Hand zu einem imaginären Ziel hin ausgeführt. Die Versuchspersonen hatten dabei die Aufgabe, auf Kommando des Versuchsleiters mit geschlossenen Augen eine Bewegung entlang der von ihnen empfundenen Geradeaus-Richtung auszuführen. Der Vergleich der initialen Fehlerwinkel vor und nach Adaptation wird in Anlehnung an Harris (1963) als propriozeptive Verschiebung (PV) bezeichnet. Die Reihenfolge dieser beiden Tests wurde unter den Versuchspersonen ausbalanciert. Sie erfolgten grundsätzlich vor den anderen Tests ohne Bewegungsrückmeldung, da in ihnen weit weniger Bewegungen als in den anderen Tests durchgeführt und somit weder eine Deadaptation noch eine Ermüdung erwartet wurde. Dennoch erfolgten auch zwischen und nach diesen Tests Auffrischungsepisoden.

Tabelle 1: **Schematischer Ablauf des Versuchs A1.** Vor der Adaptation wurde die Genauigkeit der Ausführung von Bewegungen mit echter und ohne Rückmeldung zu gedachten (PV), visuellen (V) und akustischen (A) Zielen mit der rechten (R) und linken (L) Hand erfasst. Die Tests ohne Bewegungsrückmeldung wurden nach der Adaptationsphase wiederholt. Auffrischungsepisoden (Auff), die der Adaptationsbedingung entsprachen, wurden zwischen diesen Tests ausgeführt, um einer Deadaptation vorzubeugen. Je drei Versuchspersonen einer Gruppe erhielten denselben Ablauf.

Ablauf	Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung	Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung						Adaptationsphase	Nacheffekt-Tests / Auffrischungsphase										
		PVR	PVL	VR	AR	VL	AL		PVR	Auff1	PVL	Auff2	VR	Auff3	AR	Auff4	VL	Auff5	AL
1	3 Episoden (G1-G3)	PVR	PVL	VR	AR	VL	AL	20 Episoden (A1-A20) ± 30 Grad rotierte	PVR	Auff1	PVL	Auff2	VR	Auff3	AR	Auff4	VL	Auff5	AL
2		PVR	PVL	AR	VR	AL	VL		PVL	Auff1	PVR	Auff2	VL	Auff3	AL	Auff4	VR	Auff5	AR
3	0 Grad rotierte Rückmeldung	PVL	PVR	VL	AL	VR	AR		PVR	Auff1	PVL	Auff2	AR	Auff3	VR	Auff4	AL	Auff5	VL
4		PVL	PVR	AL	VL	AR	VR		PVL	Auff1	PVR	Auff2	AL	Auff3	VL	Auff4	AR	Auff5	VR

Die Additivitätshypothese wurde folgendermaßen untersucht: Sie prognostiziert, dass intermanueller Transfer gleich der Summe eingangsseitig und zentral lokalisierter

adaptiver Veränderungen ist. Dies kann mit den vorliegenden Daten auf zweierlei Weise verglichen werden:

$$IMT = P - IST + DTr \quad (1)$$

$$IMT = P - PVaH - PVnH \quad (2)$$

wobei IMT dem intermanuellen Transfer, P der Persistenz, IST dem intersensorischen Transfer, DTr dem doppelten Transfer auf die nicht-adaptierte Hand in der nicht-adaptierten Modalität und PVaH und PVnH der propriozeptiven Verschiebung der adaptierten (aH) und nicht-adaptierten (nH) Hand entspricht.

Die inferenzstatistische Analyse der Unterschiede zwischen visuo- und audiomotorischer Grundbedingungen, deren Adaptationen, den Händen, Nacheffekttests sowie Prognose- und Messwert im Rahmen der Additivitätshypothese erfolgte mittels mehrfaktorieller Varianzanalysen mit Messwiederholung (die Zahl gibt die Anzahl der Merkmalsausprägungen des anschließend benannten Faktors an):

1. Grundbedingung mit Rückmeldung: 4 (Gruppe) * 3 (Episode)
2. Grundbedingung ohne Rückmeldung: 4 (Gruppe) * 2 (Hand) * 3 (Test)⁵
3. Adaptations- inkl. Auffrischungsphase: 4 (Gruppe) * 25 (Episode)
4. Nacheffekte: 4 (Gruppe) * 2 (Hand) * 3 (Test)
5. Additivitätshypothese: 4 (Gruppe) * 2 (Prognose).

Der Faktor Gruppe ist ein Zwischengruppenfaktor, bei den anderen handelt es sich um Innergruppenfaktoren.

4.3. Ergebnisse

Abb. 2 zeigt repräsentative Bewegungen mit Rückmeldung einer einzelnen Versuchsperson der Gruppe AR in der Grundbedingung und zum Ende der Adaptation. Bewegungen in der Grundbedingung (schwarz) wurden geradlinig zum Ziel hin ausgeführt und trafen in nahezu allen Fällen das Ziel. Im Verlauf der Adaptation veränderten sich die Bewegungsrichtungen, so dass die Bewegungen zum Ende der Adaptation (rot) bereits in ihrer initialen Phase nahezu -30 Grad neben die Ziele ausgeführt wurden. Die Versuchsperson erhielt zu diesem Zeitpunkt eine um +30 Grad rotierte akustische Rückmeldung, die ihr angab, dass die Bewegung geradlinig auf das

⁵ Bei den Varianzanalysen der Reaktionszeiten hatte der Faktor Test nur zwei Merkmalsausprägungen, da zu PV aufgrund des verbalen Kommandos keine Reaktionszeiten gemessen werden konnten.

Ziel hin ausgeführt wurde. Die Abweichung zwischen rückgemeldeter und tatsächlicher Position ergab den Fehlerwinkel, der in diesen Fällen fast Null betrug. Verbleibende Abweichungen wurden mittels Bewegungskorrekturen während des Verlaufs und nach Kontakt mit der mechanischen Barriere ausgeglichen.

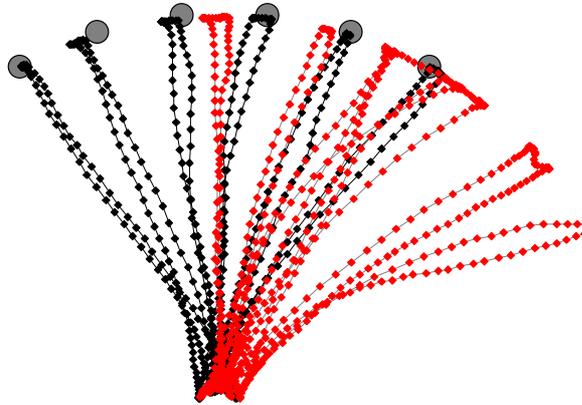


Abbildung 2: *Handbewegungen einer Versuchsperson aus Gruppe AR mit Rückmeldung vor der Adaptation (schwarz) und am Ende der Adaptation (rot). Dargestellt sind jeweils die Handpositionen (einzelne Datenpunkte) bei einzelnen Bewegung zu jedem der sechs Zielpunkte (grau). Es ist zu beachten, dass während der Adaptation (rot) die Bewegungsrückmeldung eine um +30 Grad rotierte Position angab.*

Abb. 3 stellt Bewegungen ohne Rückmeldung einer Versuchsperson aus Gruppe AR dar. Hier entsprach der Fehlerwinkel der Bewegungsrichtung im Bezug auf ein Ziel. Vor der Adaptation (schwarz) weisen Bewegungen zu akustischen Zielen größere Fehlerwinkel als zu visuellen Zielen auf. Nach der Adaptation (rot) scheinen alle Bewegungen einer Rotation nach rechts (negative Richtung) zu unterliegen, was in allen vier Bedingungen auf Nacheffekte der Adaptation hinweist. Die Bewegungen sind weitgehend geradlinig und es sind keine Korrekturen mehr entlang der Barriere zu erkennen. Die Abb. 2 und 3 sind auch repräsentativ für die anderen Gruppen, so dass auf eine Darstellung anderer Gruppen verzichtet wird.

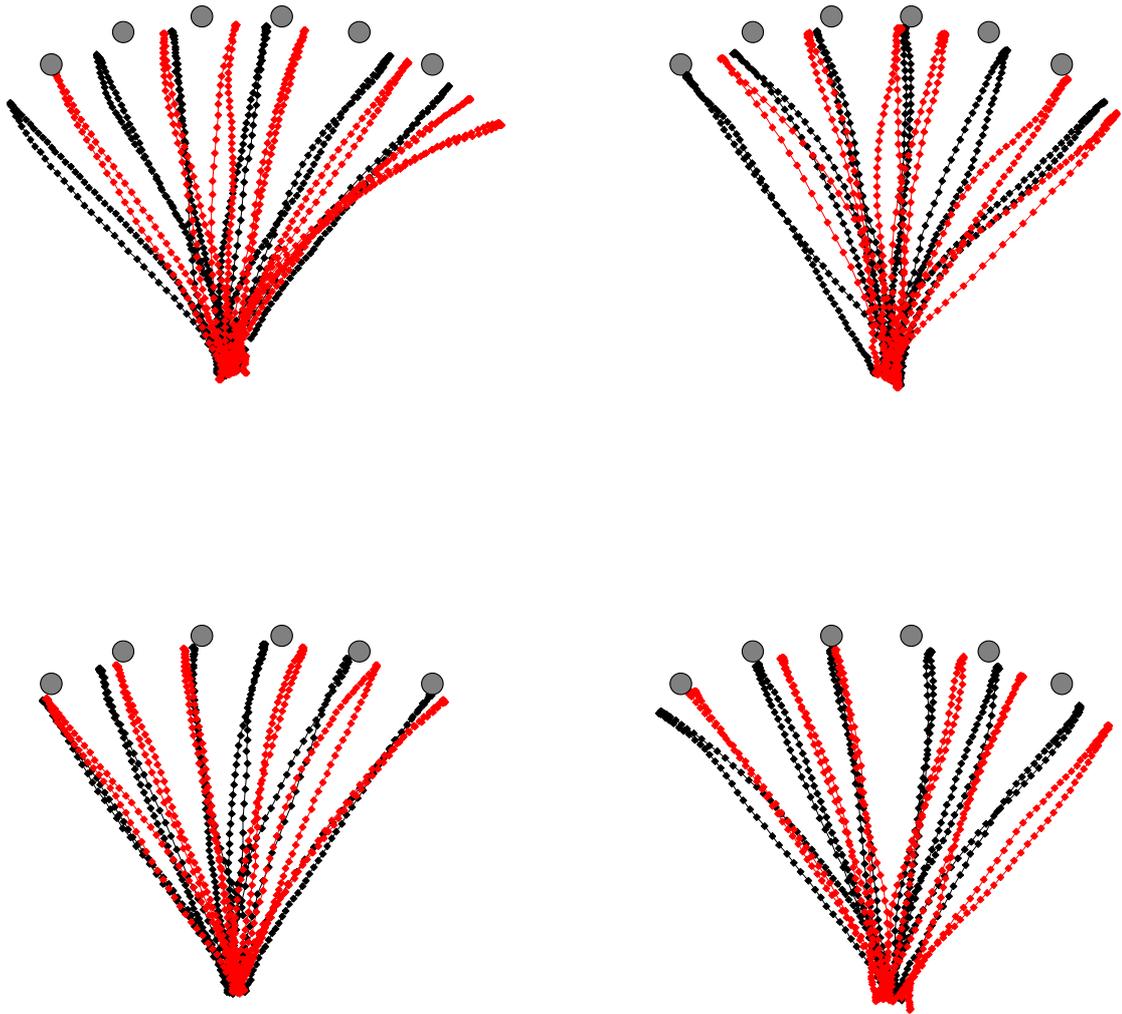


Abbildung 3: *Bewegungen der dominanten (links) und der nicht-dominanten Hand (rechts) zu akustischen (oben) und visuellen Zielen (unten) einer einzelnen Versuchsperson aus Gruppe AR. Dargestellt sind jeweils die Handpositionen (einzelne Datenpunkte) bei Bewegungen, die ohne Bewegungsrückmeldung vor (schwarz) und nach der Adaptation (rot) ausgeführt wurden. Die grauen Punkte entsprechen den Zielpositionen.*

Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung

Die Mittelwerte aller Gruppen sind in Abb. 4 dargestellt. Während der Grundbedingung, in der die echten Handpositionen rückgemeldet wurden, unterscheiden sich die Fehlerwinkel zwischen den Händen: In der rechten Hand sind sie positiv, in der linken negativ. Der Betrag der Fehlerwinkel ist hingegen vergleichbar. Im Verlauf über die Zeit sind keine Unterschiede festzustellen.

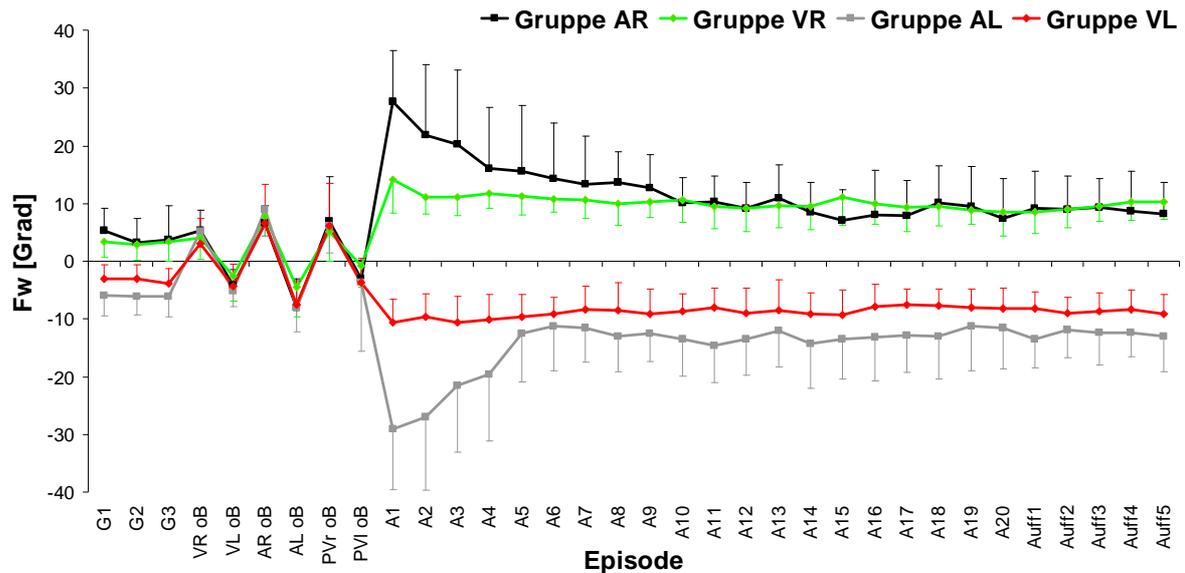


Abbildung 4: Fehlerwinkel (FW) aus dem Versuch A1. Dargestellt sind Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (Balken) aller Episoden der Grundbedingungen, mit (G1-G3) und ohne Bewegungsrückmeldung (oB), Adaptations- (A1-A20) und Auffrischungsphase (Auff1-Auff5), bei visuo- (V) oder audiomotorischer (A) Adaptation mit der dominanten Hand (R) oder nicht-dominanten Hand (L). In den Episoden PVr oB und PVI oB wurden Bewegungen mit der rechten (r) oder linken (l) Hand zu einem imaginären Ziel ausgeführt.

Für die Varianzanalyse wurden die Daten der linken Hand daher invertiert. Keiner der Effekte ist signifikant, lediglich eine signifikante Konstante belegt von Null unterschiedliche Werte (Tab. 2). Weder zwischen den Gruppen noch zwischen den Episoden können somit Unterschiede belegt werden. An die Grundbedingung anschließende Werte wurden auf Grund des signifikant von Null unterschiedlichen Fehlerwinkels auf die Werte der Grundbedingung normiert, d.h. bei jeder Versuchsperson wurde aus den drei Episodenwerten der Mittelwert berechnet und von allen folgenden Episodenwerten subtrahiert, sofern in ihnen eine Bewegungsrückmeldung gegeben worden war.

Tabelle 2: Varianzanalyse der Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung in Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,44	82,05	< 0,001	0,65
Gruppe	3,44	2,06	0,119	0,12
Episode	2,88	1,43	0,246	0,03
Episode*Konstante	6,88	1,54	0,175	0,09

Die Reaktionszeiten hingegen (Abb. 6) unterscheiden sich in der Grundbedingung zwischen den Gruppen signifikant. Da die Varianzhomogenität mittels Levenes Test widerlegt werden kann ($F_{(3,44)}=15,38$; $p<0,001$) und somit eine Voraussetzung von

Fishers LSD-Test verletzt ist (Winer, 2000) wurde eine Post-Hoc Analyse mittels Scheffé-Test durchgeführt (Tab. 4). Dieser belegt signifikante Unterschiede zwischen den akustischen und den visuellen Gruppen, nicht jedoch zwischen Gruppen derselben Modalität.

Tabelle 3: Varianzanalyse der Reaktionszeiten für die Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung in Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	P	Partielles η^2
Konstante	1,44	471,47	< 0,001	0,91
Gruppe	3,44	10,18	< 0,001	0,41
Episode	2,88	1,43	0,515	0,01
Episode*Gruppe	6,88	1,54	0,422	0,07

Tabelle 4: Post-Hoc Test (Scheffé-Test) des Gruppeneffektes aus Tabelle 3. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche der Gruppen der audiomotorischen (A) und visuomotorischen (V) Adaptation mit rechter (R) und linker (L) Hand.

	Gruppe AR	Gruppe AL	Gruppe VR	Gruppe VL
Gruppe AR		0,830	0,021	0,013
Gruppe AL	0,830		0,002	0,001
Gruppe VR	0,021	0,002		0,998
Gruppe VL	0,013	0,001	0,998	

Die maximale Bewegungsgeschwindigkeit GMax (Abb. 7) unterscheidet sich ebenfalls zwischen den Gruppen. Bewegungen zu visuellen Zielen mit visueller Bewegungsrückmeldung werden schneller ausgeführt als Bewegungen zu akustischen Zielen mit akustischer Bewegungsrückmeldung. Die Varianzanalyse resultiert in einem signifikanten Gruppeneffekt (Tab. 5). Fishers LSD-Test zeigt, dass die maximale Geschwindigkeit in Gruppe VL signifikant höher ist als in den Gruppen VR, AR und AL. In Gruppe VR ist die Bewegungsgeschwindigkeit größer als in den Gruppen AR und AL, welche sich hingegen nicht signifikant unterscheiden (Tab. 6).

Tabelle 5: Varianzanalyse der maximalen Geschwindigkeit für die Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung in Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,44	1421,24	< 0,001	0,97
Gruppe	3,44	12,70	< 0,001	0,46
Episode	2,88	2,92	0,059	0,06
Episode*Gruppe	6,88	2,00	0,075	0,12

Tabelle 6: Post-Hoc Test des Gruppeneffektes aus Tabelle 5. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche der Gruppen audiomotorischer (A) und visuomotorischer (V) Adaptation mit rechter (R) und linker (L) Hand.

	Gruppe AR	Gruppe AL	Gruppe VR	Gruppe VL
Gruppe AR		0,739	< 0,001	0,007
Gruppe AL	0,739		< 0,001	0,003
Gruppe VR	< 0,001	< 0,001		0,039
Gruppe VL	0,007	0,003	< 0,039	

Vortests ohne Bewegungsrückmeldung

Die Bewegungen ohne Rückmeldung unterscheiden sich zwischen den vier Gruppen nicht. Fehlerwinkel sind signifikant größer bei Bewegungen mit der nicht-dominanten als mit der dominanten Hand (Tab. 7). Darüber hinaus führt die Art des Ziels (visuell/akustisch/imaginär) zu unterschiedlichen Fehlerwinkeln (Faktor Test, Tab. 7).

Tabelle 7: Ergebnis der Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung in Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	P	Partielles η^2
Konstante	1,44	164,33	< 0,001	0,79
Gruppe	3,44	1,08	0,367	0,07
Test	2,88	17,25	< 0,001*	0,28
Test*Gruppe	6,88	0,29	< 0,903*	0,02
Hand	1,44	4,57	0,038	0,09
Hand*Gruppe	3,44	0,89	0,455	0,06
Test*Hand	2,88	2,49	0,108*	0,05
Test*Hand*Gruppe	6,88	0,35	0,855*	0,02

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Fishers LSD-Test belegt, dass Bewegungen zu akustischen Zielen signifikant größere Fehlerwinkel aufweisen als zu visuellen oder imaginären Zielen. Dabei ist zu beachten, dass sich der absolute Fehlerwinkel bei Bewegungen zu akustischen Zielen zwischen den Händen nicht unterscheidet. Da die Bewegungen der linken Hand für die Analyse jedoch invertiert wurden, deutet die Analyse auf eine Vergrößerung der Fehlerwinkels nach lateral hin (d.h. mit der linken Hand nach links, mit der rechten Hand nach rechts).

Tabelle 8: Post-Hoc Test zum Effekt Test aus Tabelle 7. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den einzelnen Testarten. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Visuell	Auditiv	Propriozeptiv
Visuell		< 0,001	0,630
Auditiv	< 0,001		< 0,001
Propriozeptiv	0,630	< 0,001	

Die Reaktionszeiten bei Bewegungen zu visuellen und akustischen Zielen ohne Bewegungsrückmeldung sind in Abb. 6 wiedergegeben. Es können weder Unterschiede zwischen den Gruppen, den Händen, noch den Tests belegt werden (Tab. 9).

Tabelle 9: Varianzanalyse über die Reaktionszeiten der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung des Versuchs A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,44	639,81	< 0,001	0,94
Gruppe	3,44	0,44	0,726	0,03
Hand	1,44	0,21	0,650	0,00
Hand*Gruppe	3,44	0,21	0,890	0,01
Modalität	1,44	2,41	0,127	0,05
Modalität*Gruppe	3,44	0,63	0,600	0,04
Modalität*Hand	1,44	1,08	0,304	0,02
Modalität*Hand*Gruppe	3,44	0,58	0,631	0,04

In der maximalen Geschwindigkeit GMax treten hingegen Unterschiede zwischen den Gruppen auf (Abb. 10). In Gruppe AR ist GMax signifikant geringer als in der Gruppe VR und in Gruppe AL signifikant geringer als in Gruppe VL (Tab. 10 und 11). Innerhalb einer Modalität können keine Unterschiede belegt werden (Tab. 12). Zudem unterscheiden sich die Tests signifikant: die maximale Geschwindigkeit zu einem imaginären Ziel ist signifikant größer als zu visuellen oder akustischen Zielen (Tab. 12), welche sich untereinander nicht unterscheiden.

Tabelle 10: Varianzanalyse über den Parameter GMax der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung aus Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,44	691,91	< 0,001	0,94
Gruppe	3,44	5,94	0,002	0,29
Test	2,88	35,59	< 0,001*	0,45
Test*Gruppe	6,88	0,43	0,779*	0,03
Hand	1,44	0,23	0,632	0,01
Hand*Gruppe	3,44	0,44	0,723	0,03
Test*Hand	2,88	0,46	0,563*	0,01
Test*Hand*Gruppe	6,88	0,25	0,919*	0,02

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Tabelle 11: Post-Hoc Test zum Gruppeneffekt aus Tabelle 10. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den Gruppen der visuo- (V) und audiomotorischen Adaptation mit der dominanten (R) und nicht-dominanten Hand (L).

	Gruppe AR	Gruppe AL	Gruppe VR	Gruppe VL
Gruppe AR		0,435	0,005	0,058
Gruppe AL	0,435		< 0,001	0,009
Gruppe VR	0,005	< 0,001		0,319
Gruppe VL	0,058	0,009	0,319	

Tabelle 12: Post-Hoc Test zum Effekt Test aus Tabelle 11. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den einzelnen Testarten.

	Visuell	Auditiv	Propriozeptiv
Visuell		0,309	< 0,001
Auditiv	0,309		< 0,001
Propriozeptiv	< 0,001	< 0,001	

Adaptation

Zu Beginn der Adaptation steigt der Fehlerwinkel an und verringert sich im Laufe der Adaptationsphase, bis er in allen Gruppen vergleichbare Werte erreicht. Die Adaptation verläuft schneller in den visuomotorischen als in den audiomotorischen Gruppen. Die Varianzanalyse belegt den graduellen Fehlerabbau durch einen signifikanten Faktor Episode.

Tabelle 13: Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Adaptations- und der Auffrischungsphase aus Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,44	168,93	< 0,001	0,79
Gruppe	3,44	1,16	0,200	0,10
Episode	24,1056	21,28	< 0,001*	0,33
Episode*Gruppe	72,1056	4,52	< 0,001*	0,24

* Korrigiert nach Greenhouse und Geisser (1959).

Abb. 4 lässt zudem erkennen, dass die Fehlerwinkel während den Auffrischungsepisoden auf dem erreichten Niveau zum Ende der Adaptationsphase gehalten werden. Fishers LSD-Test resultiert in keinen signifikanten Ergebnissen mehr für die Differenzen zweier Episoden ab der siebten Adaptationsepisode (jeweils $p > 0,05$). Der Gruppenhaupteffekt ist nicht signifikant, aber eine signifikante Interaktion Gruppe*Episode bestätigt einen unterschiedlichen Verlauf der Fehlerwinkel zwischen den Gruppen. Fishers LSD-Test (Auszüge sind in Tab. 14 ersichtlich) bestätigt für die ersten drei Episoden der Adaptationsphase signifikant kleinere Fehlerwinkel der Gruppe VR als AR, sowie VL als AL. Die Gruppen VR und VL unterscheiden sich in keiner der Episoden signifikant. In der fünften und sechsten Adaptationsepisode sind

zudem die Fehlerwinkel der Gruppe AL signifikant kleiner als die der Gruppe AR (jeweils $p < 0,05$). Zwischen diesen Gruppen lassen sich keine weiteren Unterschiede nachweisen. Jede der Gruppen scheint ein stabiles Adaptationsplateau zu erreichen. Innerhalb der Gruppen lassen sich ab der 14. Adaptationsepisode keine signifikanten Unterschiede mehr zu den letzten drei Adaptations- oder den Auffrischungsepisoden finden (jeweils $p > 0,05$).

Tabelle 14: Auszug aus dem Post-Hoc Test zur Interaktion Episode*Gruppe aus Tabelle 13. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche der Gruppen zur visuo- (V) und audiomotorischen Adaptation (A) mit der dominanten (R) und nicht-dominanten Hand in den ersten vier Adaptationsepisoden (A1-A4). Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

		Gruppe VR	Gruppe AL
Gruppe AR	A1	< 0,001	0,655
	A2	< 0,001	0,246
	A3	< 0,001	0,544
	A4	0,093	0,692
Gruppe VL	A1	0,094	< 0,001
	A2	0,477	< 0,001
	A3	0,777	< 0,001
	A4	0,421	0,004 ⁶

Die Adaptationsphase der Gruppen VR und VL verläuft sehr flach. Die Fehlerwinkel der ersten Episode der Adaptationsphase sind weit unter einem durch die Rotation der Bewegungsrückmeldung zu erwartenden Wert von +30 und -30 Grad. Aus diesem Grund wurden in diesen beiden Gruppen die Einzelwerte der ersten Adaptationsepisode analysiert.

⁶ In den Episoden A2 und A3 der Gruppen AR und VR und A1 bis A4 (jeweils $p < 0,001$) der Gruppen AL und VL (A1-A2 $p < 0,05$, A3-A4 $p < 0,01$) kann mittels Levenes-Test die Annahme der Varianzhomogenität verworfen werden. T-Tests mit getrennten Varianzschätzungen für unabhängige Stichproben bestätigen jedoch signifikante Unterschiede zwischen den Episoden. Eine Ausnahme bildete Episode A4, in der keine signifikanten Unterschiede mehr zwischen den Gruppen AL und VL bestehen.

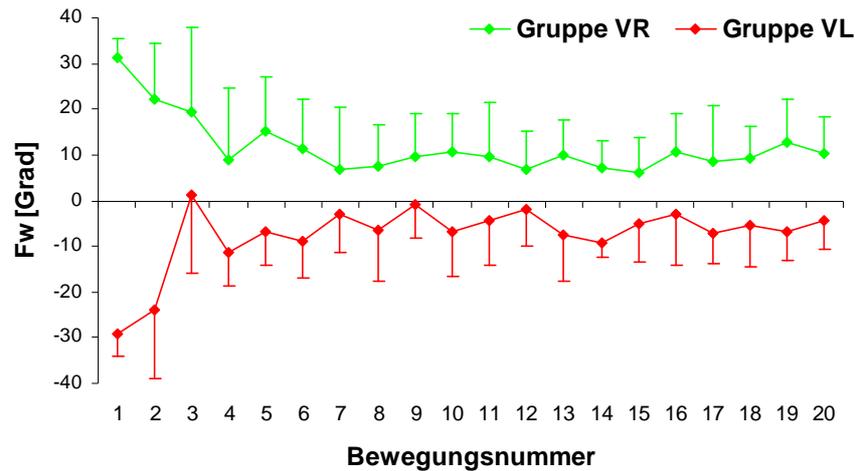


Abbildung 5: Fehlerwinkel (Fw) der Einzelbewegungen in den Gruppen VR und VL während der ersten Adaptationsepisode. Dargestellt sind Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (Balken) der Gruppen der visuomotorischen Adaptation (V) mit der dominanten (R) und nicht-dominanten (L) Hand.

In Abb. 5 sind die Fehlerwinkel der ersten 20 Bewegungen der Adaptationsphase dargestellt. Sowohl in Gruppe VR als auch VL entspricht der Fehlerwinkel der ersten Bewegung dem Ausmaß der Rotation und wird dann innerhalb weniger Bewegungen reduziert. Die Fehlerreduktion ist statistisch signifikant (Tab. 15). Sie unterscheidet sich zwischen den Gruppen signifikant, allerdings kann Fishers LSD-Test lediglich in der dritten ($p < 0,001$), der fünften ($p = 0,047$) und der neunten Bewegung ($p = 0,037$) Unterschiede belegen (sonst $p > 0,05$).

Tabelle 15: Varianzanalyse der Einzelbewegungen während der ersten Adaptationsepisode der Gruppen VR und VL. Beide Gruppen adaptieren an eine visuomotorische Diskordanz mit der dominanten (R) und nicht-dominanten (L) Hand. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	FG	F	P	Partielles η^2
Konstante	1,22	76,71	<0,001	0,78
Gruppe	1,22	3,49	0,075	0,14
Bewegung	19,418	12,47	<0,001*	0,36
Bewegung*Gruppe	19,418	2,05	0,039*	0,09

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

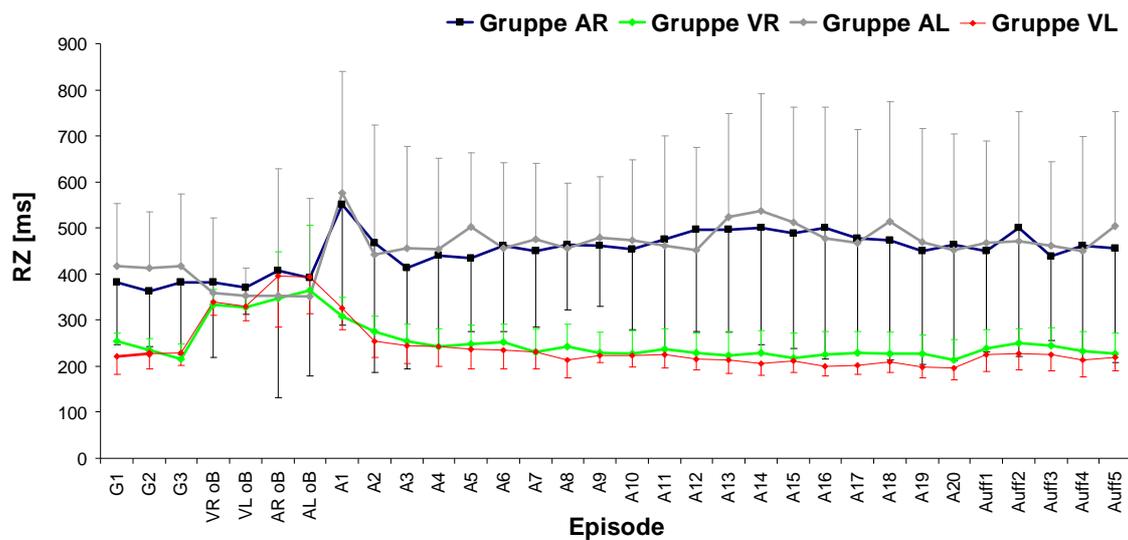


Abbildung 6: Reaktionszeiten aus dem Versuch A1. Dargestellt sind Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (Balken) aller Episoden der Grundbedingungen, mit (G1-G3) und ohne Bewegungsrückmeldung (oB), Adaptations- (A1-A20) und Auffrischungsphase (Auff1-Auff5), bei visuo- (V) oder audiomotorischer (A) Adaptation mit der dominanten (R) oder nicht-dominanten Hand (L). In den Episoden PVr oB und PVI oB wurden Bewegungen mit der rechten (r) oder linken (l) Hand zu einem imaginären Ziel ausgeführt.

Die Reaktionszeiten der Adaptationsphase sind im Vergleich zur Grundbedingung erhöht. Die Varianzanalyse belegt dies mit einer signifikanten Konstanten. Vor allem in der ersten Adaptationsepisode erfolgen gruppenübergreifend langsamere Reaktionen als in den anderen Episoden. Dies wird durch einen signifikanten Effekt Episode und durch Fishers LSD-Test bestätigt, welcher signifikante Unterschiede von der ersten Adaptationsepisode zu den anderen Episoden belegt (jeweils $p < 0,001$). Des Weiteren sind nur noch Differenzen von Episode A13, A14 und Auff2 zu A20 (jeweils $p < 0,05$) sowie A14 zu A19 ($p = 0,031$) signifikant.

Tabelle 16: Varianzanalyse über die Reaktionszeiten der Adaptations- und Auffrischungsphase aus Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,44	8,73	0,005	0,17
Gruppe	3,44	2,52	0,070	0,15
Episode	24,1056	3,61	0,003*	0,08
Episode*Gruppe	72,1056	0,94	0,522*	0,06

*Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

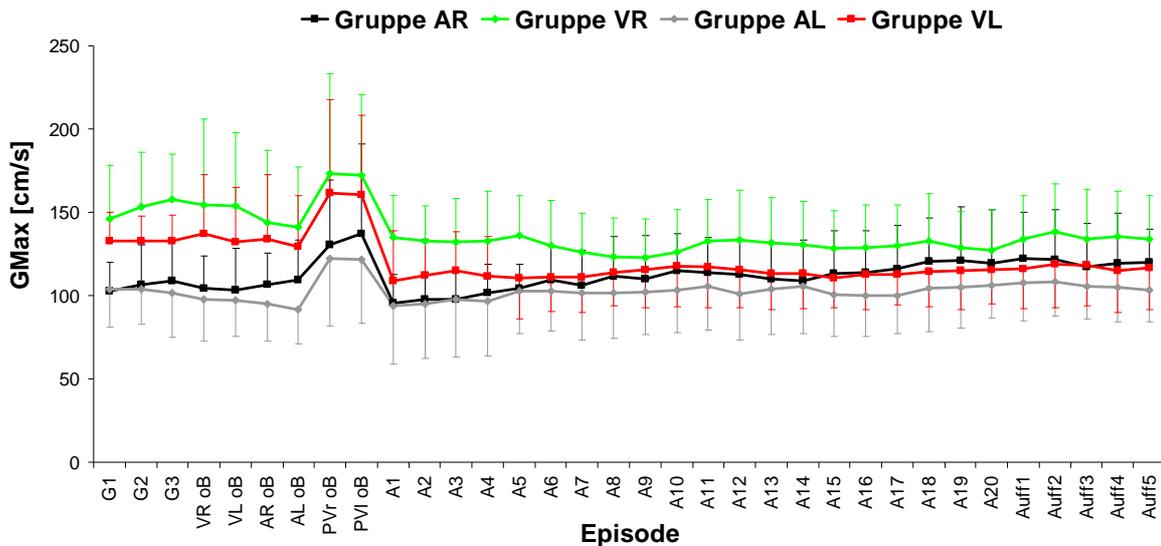


Abbildung 7: Wie Abbildung 4, aber für maximale Bewegungsgeschwindigkeiten.

Die maximale Bewegungsgeschwindigkeit fällt zu Beginn der Adaptationsphase unter die Werte der Grundbedingung, nimmt aber im Adaptationsverlauf kontinuierlich zu, bis sie in Episode 20 noch 8 ± 26 cm/s geringer als in der Grundbedingung ist. Dies wird durch einen signifikanten Episodeneffekt in der Varianzanalyse bestätigt (Tab. 17). Die letzten drei Adaptationsepisoden unterscheiden sich von keiner der Auffrischungsepisoden (jeweils $p > 0,05$), lediglich Episode Auff2 weist eine signifikant höhere maximale Geschwindigkeit als Episode A20 auf ($p = 0,038$).

Die Geschwindigkeitsänderungen verlaufen zwischen und innerhalb der Gruppen allerdings nicht einheitlich (Signifikanz des Faktors Gruppe und der Interaktion von Episode*Gruppe in Tab. 17). In der visuomotorischen Adaptation ist die zur Grundbedingung relative Bewegungsgeschwindigkeit geringer als in der audiomotorischen Adaptation (Tab. 18) und bleibt kontinuierlich auf einem Niveau, während sie in der audiomotorischen Adaptation bereits in Episode A6 (Gruppe AR) und Episode A5 (Gruppe AL) wieder das Niveau der Grundbedingung erreicht. Entsprechend lassen sich im Post-Hoc Test in der Gruppe AR signifikante Unterschiede zwischen den Episoden A1 und A6 ($p = 0,002$) und in Gruppe AL zwischen A1 und A5 ($p = 0,042$) belegen. In den Gruppen VR und VL hingegen sind keine signifikanten Anstiege von Episode A1 nachweisbar.

Tabelle 17: Varianzanalyse über GMax der Adaptations- und Auffrischungsphase in Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,44	12,23	0,001	0,22
Gruppe	3,44	6,10	0,002	0,29
Episode	24,1056	4,63	0,001*	0,10
Episode*Gruppe	72,1056	1,62	0,046*	0,10

Tabelle 18: Post-Hoc Test zum Gruppeneffekt aus Tabelle 17. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den Gruppen der visuo- (V) und audiomotorischen Adaptation mit der dominanten (R) und nicht-dominanten Hand (L).

	Gruppe AR	Gruppe AL	Gruppe VR	Gruppe VL
Gruppe AR		0,580	0,001	0,007
Gruppe AL	0,580		0,004	0,026
Gruppe VR	0,001	0,004		0,457
Gruppe VL	0,007	0,026	0,457	

Nacheffekte

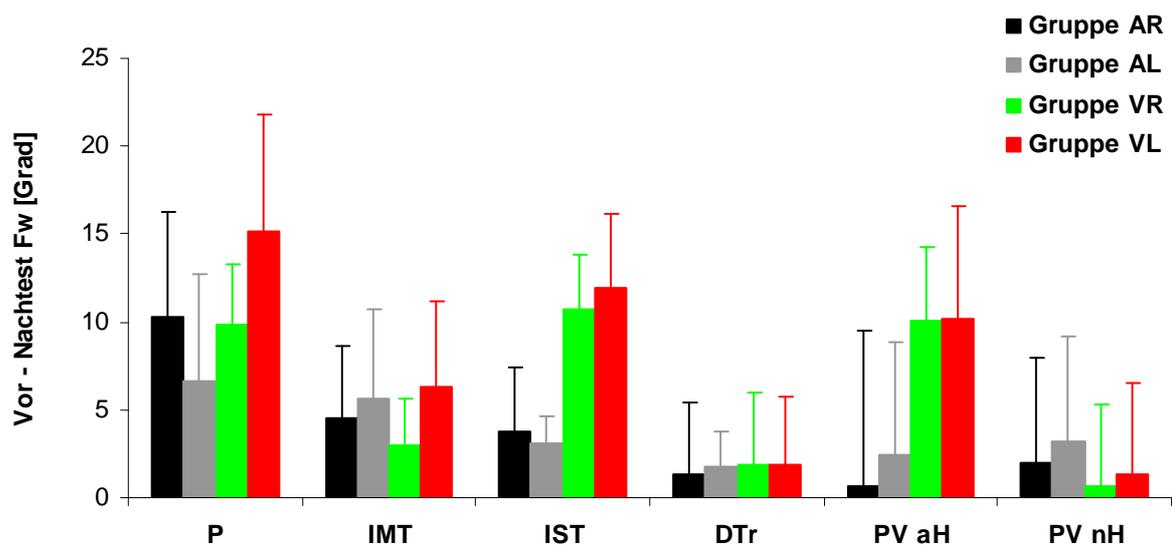


Abbildung 8: Nacheffekte [Grad] der Adaptation an eine visuo- (Gruppen VR, VL) oder audiomotorische Adaptation (Gruppen AR, AL) mit der dominanten (Gruppe VR, AR) oder nicht-dominanten Hand (Gruppen VL, AL). Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen der Persistenz (P), des intermanuellen (IMT), intersensorischen (IST) und Doppeltransfers (DTr), sowie der propriozeptiven Verschiebung mit der adaptierten (PV aH) oder nicht-adaptierten (PV nH) Hand.

In allen vier Gruppen sind Nacheffekte zu verzeichnen (Abb. 8). Die drei Arten der Nacheffekttests resultieren in unterschiedlich großen Werten (Signifikanz des Faktors Test, Tab. 19). Die größten Nacheffekte finden sich bei Bewegungen zu Zielen in der adaptierten Modalität (P, IMT) und sind reduziert zu Zielen der nicht-adaptierten Modalität (IST, DTr) und zu einem imaginären Ziel in Geradeaus-Richtung (PV aH, PV nH), wobei sich letztere nicht signifikant unterscheiden. Keine der drei möglichen

Interaktionen unter Beteiligung des Faktors Test ist signifikant, d.h. weder über die Hände noch über die Gruppen ist ein davon abweichendes Muster zu belegen.

Tabelle 19: Varianzanalyse über die Nacheffekte in Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,44	170,75	< 0,001	0,80
Gruppe	3,44	5,55	0,003	0,27
Test	2,88	18,64	< 0,001*	0,30
Test*Gruppe	6,88	1,75	0,137*	0,11
Hand	1,44	71,14	< 0,001*	0,62
Hand*Gruppe	3,44	10,96	< 0,001*	0,43
Test*Hand	2,88	0,75	0,451*	0,02
Test*Hand*Gruppe	6,88	1,67	0,153*	0,10

Tabelle 20: Post-Hoc Test des Faktors Test in Tabelle 19. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den Nacheffekten der adaptierten Modalität (P/IMT), der nicht-adaptierten Modalität (IST/DTr) und der propriozeptiven Verschiebung (VaH/PVnH).

	P/IMT	IST/DTr	PVah/PVnH
P/IMT		< 0,001	< 0,001
IST/DTr	< 0,001		0,313
PVah/PVnH	< 0,001	0,313	

Die Nacheffekte der adaptierten Hand sind signifikant größer als in der nicht-adaptierten Hand (Tab. 19). Die Interaktion Hand*Gruppe weist jedoch auf diesbezügliche Unterschiede in den Gruppen hin. Mittels LSD-Test sind nur für die Gruppen VL, VR und AR, nicht jedoch für die Gruppe AL signifikant geringere Nacheffekte der nicht-adaptierten Hand als der adaptierten Hand nachweisbar. Ein Vergleich von visuomotorischer und audiomotorischer Adaptation ergibt signifikant größere Nacheffekte in Gruppe VR als AR und VL als AL für die adaptierte Hand, nicht aber für die nicht-adaptierte Hand (Tab. 21).

Tabelle 21: Post-Hoc Test der Interaktion Hand*Gruppe aus Tabelle 19. Dargestellt sind Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen Gruppen der audio- (A) und visuomotorischen (V) Adaptation mit der adaptierten (aH) und nicht-dominanten (nH) Hand. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Gruppe	Hand	Gruppe AR	Gruppe AR	Gruppe AL	Gruppe AL
		aH	nH	aH	nH
Gruppe AR	aH		0,057	0,617	0,231
Gruppe AR	nH	0,057		0,242	0,637
Gruppe AL	aH	0,617	0,242		0,416
Gruppe AL	nH	0,231	0,637	0,416	
Gruppe VR	aH	0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Gruppe VR	nH	0,031	0,612	0,095	0,329
Gruppe VL	aH	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Gruppe VL	nH	0,198	0,701	0,429	0,929

Gruppe	Hand	Gruppe VR	Gruppe VR	Gruppe VL	Gruppe VL
		aH	nH	aH	nH
Gruppe AR	aH	0,001	0,031	<0,001	0,198
Gruppe AR	nH	<0,001	0,612	<0,001	0,701
Gruppe AL	aH	<0,001	0,095	<0,001	0,429
Gruppe AL	nH	<0,001	0,329	<0,001	0,929
Gruppe VR	aH		<0,001	0,138	<0,001
Gruppe VR	nH	<0,001		<0,001	0,374
Gruppe VL	aH	0,138	<0,001		<0,001
Gruppe VL	nH	<0,001	0,374	<0,001	

Tabelle 22: Post-Hoc Test des Faktors Gruppe aus Tabelle 19. Dargestellt sind Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen Gruppen der audio- (A) und visuomotorischen (V) Adaptation mit der dominanten (R) und nicht-dominanten (L) Hand.

	Gruppe AR	Gruppe AL	Gruppe VR	Gruppe VL
Gruppe AR		0,986	0,061	0,001
Gruppe AL	0,986		0,059	0,001
Gruppe VR	0,061	0,059		0,139
Gruppe VL	0,001	0,001	0,139	

Dementsprechend differieren die Gesamtnacheffekte zwischen den Gruppen (Signifikanz des Faktors Gruppe, Tab. 19). Im Post-Hoc Test zeigen sich signifikant größere Nacheffekte in der Gruppe VL als in den Gruppen AL und AR, jedoch keine anderen signifikanten Unterschiede (Tab. 22).

Da die Nacheffekte in den adaptierten Modalitäten größer als in den nicht-adaptierten Modalitäten und Händen sind, kann von signifikanten Nacheffekten in der Grundgesamtheit ausgegangen werden, wenn die geringsten darunter – d.h. der Transfer in der nicht-adaptierten Modalität auf die nicht-adaptierte Hand (DTr und PVaH) – signifikant größer als Null sind. T-Tests ergeben, dass DTr ($t_{(47)}= 3,35$, $p=0,002$) und für PVnH ($t_{(45)}=2,05$, $p=0,046$) noch signifikant größer als Null sind.

Die Anzahl der durchgeführten Bewegungen innerhalb der Episoden mit Bewegungsrückmeldung könnte aufgrund unterschiedlicher Reaktionszeiten und maximaler Geschwindigkeiten zwischen den Gruppen variieren. Obwohl die Expositionsdauer in allen Gruppen gleich war, könnte die Anzahl der durchgeführten Bewegungen während der Adaptation die Höhe der Nacheffekte beeinflusst haben. Aus diesem Grund wurde geprüft, ob sich die Anzahl der Bewegungen während der Adaptation⁷ unter Berücksichtigung des Faktors Gruppe als Covariate für die Persistenz eignet. Mittels Covarianzanalyse kann jedoch gezeigt werden, dass unter Beibehaltung des Gruppeneffekts ($F_{(3,43)}=3,14$, $p=0,035$, $\eta^2=0,18$) die Anzahl der Bewegungen nur 1% der verbleibenden Varianz der Persistenz aufklärt ($\eta^2=0,01$). Diese Aufklärung ist nicht signifikant ($F_{(1,43)}=0,34$, $p=0,56$).

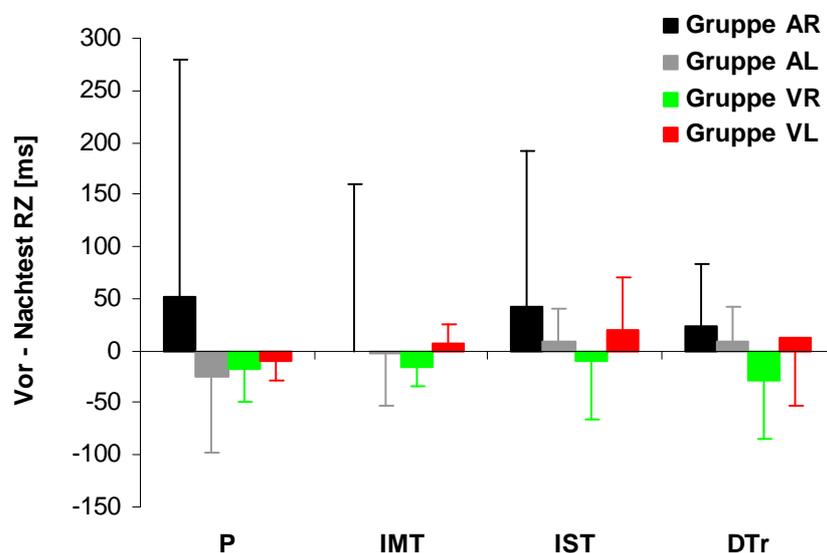


Abbildung 9: Differenzen zwischen den Reaktionszeiten (Rz) der Vortests und der Nacheffekt-Tests in Versuch A1. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen der Persistenz (P) sowie des intermanuellen (IMT), intersensorischen (IST) und Doppeltransfers (DTr) in den Gruppen der audiomotorischen (A) und visuomotorischen (V) Adaptation mit der dominanten (R) und nicht-dominanten (L) Hand.

Die Veränderungen der Reaktionszeiten von Vor- zu Nachtest sind in Abb. 9 zu sehen. Die Varianzanalyse resultiert in keinem signifikanten Ergebnis. Dementsprechend lassen sich weder gruppenübergreifende (ausbleibende Konstante) noch gruppenspezifische (ausbleibende Haupteffekte und Interaktionen) Veränderungen der Reaktionszeiten von Vor- zu Nachtest belegen.

⁷ Gruppe AR: $20,0 \pm 0,4$, Gruppe AL: $19,5 \pm 0,8$, Gruppe VR: $32,0 \pm 0,4$, Gruppe VL: $30,9 \pm 0,5$.

Tabelle 23: Varianzanalyse über die Differenzen zwischen den Reaktionszeiten (Rz) der Vortests und der Nacheffekt-Tests in Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,44	0,14	0,708	0,00
Gruppe	3,44	0,82	0,488	0,05
Modalität	1,44	1,43	0,238	0,03
Modalität*Gruppe	3,44	0,38	0,768	0,03
Hand	1,44	0,72	0,401	0,02
Hand*Gruppe	3,44	1,57	0,211	0,10
Modalität*Hand	1,44	0,54	0,465	0,01
Modalität*Hand*Gruppe	3,44	1,47	0,235	0,09

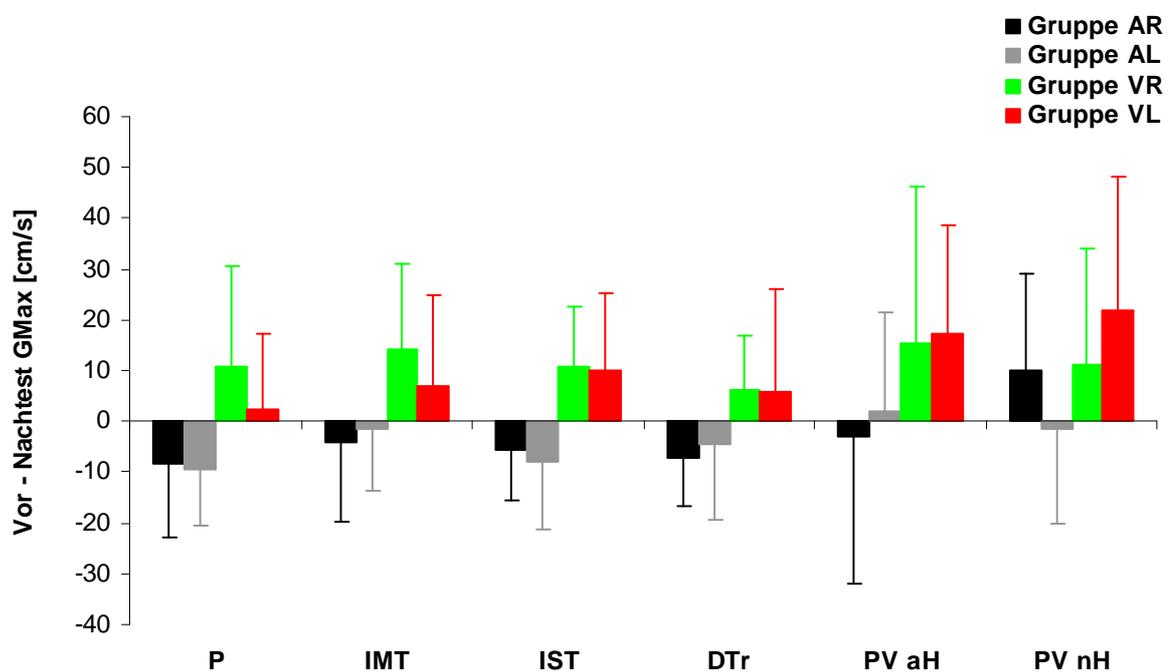


Abbildung 10: Differenzen zwischen der maximalen Geschwindigkeit (GMax) der Vor- und Nacheffekt-Tests in Versuch A1. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen der Persistenz (P) sowie des intermanuellen (IMT), intersensorischen (IST) und Doppeltransfers (DTr) in den Gruppen der audiomotorischen (A) und visuomotorischen (V) Adaptation mit der dominanten (R) und nicht-dominanten (L) Hand.

Die maximale Geschwindigkeit erhöht sich gruppenübergreifend von Vor- zu Nachtest (signifikante Konstante, Tab. 24). Die maximale Geschwindigkeit nimmt bei Bewegungen zu imaginären Zielen signifikant stärker zu als bei Bewegungen zu visuellen oder akustischen Zielen (Signifikanz des Faktors Test, Tab. 24, und Fishers LSD-Test, Tab. 25). Letztere sind nicht signifikant unterschiedlich von Null (T-Test gegen die Referenzkonstante Null:

P: $t(47)=-0,47$, $p=0,643$; IMT: $t(47)= 1,61$, $p=0,133$; IST: $t(47)=0,79$, $p=0,431$; DTr: $t(47)=0,05$, $p=0,958$).

Tabelle 24: Varianzanalyse über die Änderungen der maximalen Bewegungsgeschwindigkeiten von Vor- zu Nacheffekt-Tests in Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,44	7,01	0,011	0,14
Gruppe	3,44	8,50	< 0,001	0,37
Test	2,88	4,27	0,031*	0,09
Test*Gruppe	6,88	0,47	0,766*	0,03
Hand	1,44	1,16	0,288	0,03
Hand*Gruppe	3,44	1,36	0,268	0,08
Test*Hand	2,88	1,89	0,165*	0,04
Test*Hand*Gruppe	6,88	0,89	0,493*	0,06

*Korrigiert nach Greenhouse und Geisser (1959).

Tabelle 25: Post-Hoc Test des Faktors Gruppe aus Tabelle 24. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen Gruppen der audio- (A) und visuomotorischen (V) Adaptation mit der dominanten (R) und nicht-dominanten (L) Hand. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Gruppe AR	Gruppe AL	Gruppe VR	Gruppe VL
Gruppe AR		0,853	< 0,001	0,001
Gruppe AL	0,853		< 0,001	< 0,001
Gruppe VR	< 0,001	< 0,001		0,867
Gruppe VL	0,001	< 0,001	0,867	

Tabelle 26: Post-Hoc Test des Faktors Test in Tabelle 24. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den Nacheffekten der adaptierten Modalität (P/IMT), der nicht-adaptierten Modalität (IST/DTr) und der propriozeptiven Verschiebung (VaH/PVnH).

	P/IMT	IST/DTr	PVah/PVnH
P/IMT		0,880	0,016
IST/DTr	0,880		0,011
PVah/PVnH	0,016	0,011	

Überprüfung der Additivitätshypothese

Zur Überprüfung der Additivität der Nacheffekte lässt sich für jede Versuchsperson ein Prognosewert berechnen, der dem intermanuellen Transfer entsprechen sollte. Er errechnet sich durch die Summe modalitätsspezifischer adaptiver Veränderungen und einem modalitätsunabhängigen Nacheffekt der nicht-adaptierten Hand – letzterer ist unabhängig von der adaptierten Sinnesmodalität und der adaptierten Hand. Da gemäß der theoretischen Annahme IST und PVaH sowie DTr und PVnH gleich sind und in der Analyse der Nacheffekte keine signifikanten Unterschiede zwischen diesen beiden Parametern belegt werden können, berechnen sich modalitätsspezifische adaptive Veränderungen aus der Differenz der Persistenz und dem Mittelwert von IST und PVaH, sowie modalitätsunabhängige adaptive Veränderungen der nicht-adaptierten Hand durch den Mittelwert von DTr und PVnH. Prognose- und Messwerte des IMT

werden in Abb. 11 gegenübergestellt. Unterschiede sind für Gruppe AR ersichtlich. Die Varianzanalyse resultiert in einer signifikanten Interaktion Prognose*Gruppe (Tab. 27). Deren Aufschlüsselung im Post-Hoc Test bestätigt einen signifikant größeren Prognose- als Messwert und damit eine Überadditivität in Gruppe AR. Für die anderen Gruppen lassen sich jedoch keine Unterschiede nachweisen (Tab. 27). Darüber hinaus ist der Gesamtwert in Gruppe VR signifikant kleiner als der der anderen Gruppen (zu VL: $p=0,017$, zu AR: $p=0,004$, zu AL: $p=0,031$). Zwischen anderen Gruppen sind keine Differenzen signifikant.

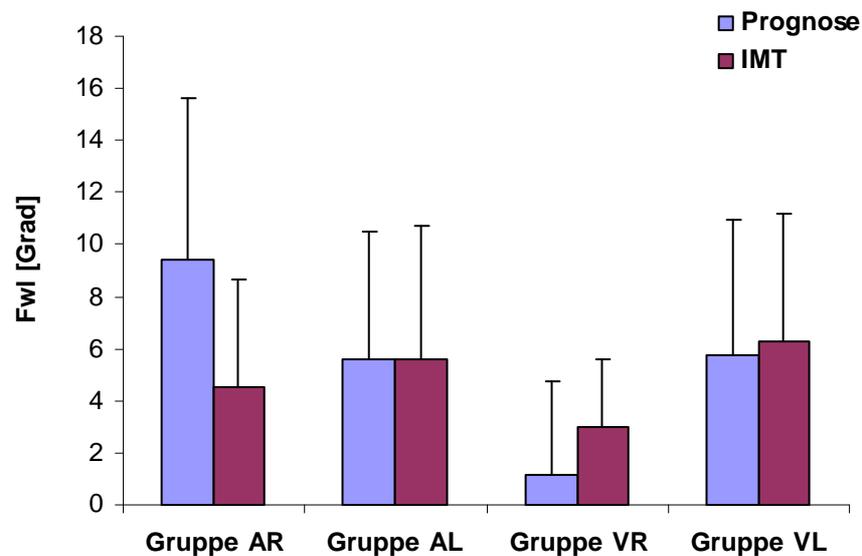


Abbildung 11: Fehlerwinkel (Fw) der Prognose und des intermanuellen Transfers (IMT). Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen der Gruppen der audio- (A) und visuomotorischen (V) Adaptation mit der dominanten (R) und nicht-dominanten (L) Hand.

Tabelle 27: Varianzanalyse über Prognose und intermanuellen Transfer in Versuch A1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,44	83,28	< 0,001	0,65
Gruppe	3,44	3,62	0,020	0,20
Prognose	1,44	0,70	0,406	0,02
Prognose*Gruppe	3,44	3,93	0,014	0,21

Tabelle 28: Post-Hoc Test der Interaktion Prognose*Gruppe aus Tabelle 27. Dargestellt sind Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen Prognose und intermanuellem Transfer (IMT) in den Gruppen der audio- (A) und visuomotorischen (V) Adaptation mit der dominanten (R) und nicht-dominanten (L) Hand. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

		Gruppe AR	Gruppe AR	Gruppe AL	Gruppe AL
		IMT	Prognose	IMT	Prognose
Gruppe AR	IMT		0,002	0,558	0,567
Gruppe AR	Prognose	0,002		0,050	0,049
Gruppe AL	IMT	0,559	0,050		0,988
Gruppe AL	Prognose	0,567	0,049	0,988	
Gruppe VR	IMT	0,429	0,001	0,171	0,174
Gruppe VR	Prognose	0,084	< 0,001	0,021	0,023
Gruppe VL	IMT	0,354	0,104	0,731	0,722
Gruppe VL	Prognose	0,525	0,056	0,960	0,950

		Gruppe VR	Gruppe VR	Gruppe VL	Gruppe VL
		IMT	Prognose	IMT	Prognose
Gruppe AR	IMT	0,429	0,084	0,354	0,525
Gruppe AR	Prognose	0,001	< 0,001	0,104	0,056
Gruppe AL	IMT	0,171	0,022	0,731	0,960
Gruppe AL	Prognose	0,175	0,023	0,722	0,950
Gruppe VR	IMT		0,227	0,088	0,156
Gruppe VR	Prognose	0,227		0,009	0,019
Gruppe VL	IMT	0,088	0,009		0,709
Gruppe VL	Prognose	0,156	0,019	0,709	

4.4. Diskussion

In Versuch A1 wurde die Adaptation der dominanten oder nicht-dominanten Hand an eine visuomotorische oder audiomotorische Diskordanz untersucht. Unabhängig von der Hand adaptieren die Versuchsteilnehmer an die visuomotorische Diskordanz schneller, aber vergleichbar stark wie die Versuchsteilnehmer der audiomotorischen Adaptation. Alle Bedingungen führen zu der Ausbildung von Nacheffekten: diese sind in der adaptierten Modalität größer als in der nicht-adaptierten Modalität oder zu einem imaginären Ziel, die sich untereinander nicht unterscheiden. Vor allem in der adaptierten Hand sind größere Nacheffekte nach visuomotorischer als nach audiomotorischer Adaptation zu finden.

Es ist unwahrscheinlich, dass die Unterschiede auf Stichproben verschiedener Grundgesamtheiten basieren, da weder in der Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung noch in den Vortests unterschiedliche Fehlerwinkel zwischen den Gruppen nachgewiesen werden können. Auffällig sind jedoch die erhöhten Reaktionszeiten in den beiden Gruppen der audiomotorischen Adaptation im Vergleich zu den Gruppen der visuomotorischen Adaptation. Physiologisch begründbar ist eine

schnellere Verarbeitung akustischer als visueller Reize im Zentralnervensystem (Van Soderen und Denier van der Gon (1991), so dass verringerte Reaktionszeiten zu akustischen Zielen erwartet wurden. Da keine Unterschiede zwischen den Gruppen der gleichen Modalität auftreten, könnte der Fund in der Art der Stimuli und nicht in individuellen Unterschieden begründet sein. Dagegen spricht jedoch, dass ohne Bewegungsrückmeldung keine Unterschiede zwischen den Sinnesmodalitäten auftreten. Diese sind auf Bewegungen mit Rückmeldungen beschränkt, so dass die Rückmeldung eine wesentliche Einflussgröße ist. Passend dazu präsentieren sich die Unterschiede in der Bewegungsgeschwindigkeit. Es lassen sich somit Einflüsse der Bewegungsrückmeldung während (maximale Geschwindigkeit) als auch zwischen den einzelnen Bewegungen (Reaktionszeiten) finden.

Die Fehlerwinkel zeigen ein zu den Reaktionszeiten entgegengesetztes Muster. Sofern eine Bewegungsrückmeldung verfügbar ist, treten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Aufgaben auf. Ist hingegen keine Bewegungsrückmeldung verfügbar, führt dies zu einem höheren Fehlerwinkel bei Bewegungen zu akustischen als zu visuellen Zielen. Dabei ist die Erhöhung der Fehlerwinkel zu akustischen Zielen mit der linken und der rechten Hand jeweils entgegengerichtet, d.h. dass Bewegungen bereits initial in entgegengesetzte Richtungen verlagert werden. Dies deutet auf eine schlechtere Lokalisierbarkeit der akustischen Ziele hin. Die Bewegungsrückmeldung könnte nun Anhaltspunkte geliefert haben, welche die Bewegungen bereits initial besser ausrichteten – zum Preis von erhöhten Reaktionszeiten und geringeren Geschwindigkeitsmaxima.

Die Analyse der Adaptationsphase zeigt, dass alle Gruppen an die sensomotorischen Diskordanzen adaptieren. In der visuomotorischen Adaptation ist bereits in der ersten Adaptationsepisode eine deutliche Fehlerreduktion feststellbar, in der audio-motorischen Adaptation verläuft die Fehlerreduktion wesentlich langsamer. Vergleichbar schnelle Adaptationsvorgänge werden nur vereinzelt in der Literatur beschrieben. So berichten bereits Welch (1974), Redding und Wallace (1978) und Roby-Brami und Burnod (1995) von einer Adaptation innerhalb von weniger als zehn Bewegungen, bei Tong et al. (2002) sowie bei Wang und Sainburg (2005b) betragen sie hingegen ca. 150 Bewegungen. Die schnelle Adaptation könnte auf kognitiven Strategien basieren (Bock, 2005; Redding & Wallace, 1993, 1996). Ein vergleichbarer Effekt lässt sich bei Mazzoni und Krakauer (2006) finden. Demnach könnten Versuchspersonen eine Diskordanz bereits nach der zweiten Bewegung ausgleichen, sofern sie vorab explizit über die Diskordanz informiert worden waren. Daher kann vermutet werden, dass in der visuomotorischen Aufgabe der vorliegenden Studie nicht

Rekalibrierung, sondern eine explizite Strategie zu der schnellen Fehlerreduktion geführt hat.

Gemäß diesen Annahmen wäre die audiomotorische Adaptation weniger oder gar nicht auf Strategien zurückzuführen. Lam (2009) konnte zeigen, dass Reaktionszeiten in Situationen ansteigen, in denen Bewegungsfehler gemacht werden. Dies führt er auf einen gestiegenen kognitiven Ressourcenbedarf zurück. Die vorliegenden Daten unterstützen diese Sichtweise, da zu Beginn der Adaptation ein Anstieg der Reaktionszeiten auftritt. Allerdings sind keine Unterschiede in den Reaktionszeiten zwischen visuo- und audiomotorischer Adaptation nachweisbar. Somit lässt sich über die Reaktionszeiten ein unterschiedlicher Einsatz von Strategien nicht begründen.

Zwei Faktoren können plausibel als Ursache für die unterschiedlichen Zeitgänge angenommen werden: die Sinnesmodalität und die Art der Bewegungsrückmeldung. Während die visuelle Bewegungsrückmeldung einen Punkt-zu-Punkt Vergleich zwischen aktueller Fingerposition und Zielposition ermöglicht, informiert die akustische Rückmeldung lediglich über eine Abweichung im Bezug auf die Bewegungsrichtung, nicht aber auf die Amplitude. Es kann angenommen werden, dass Informationen über die Bewegungsamplitude in der audiomotorischen Aufgabe lediglich über die Propriozeption verfügbar sind. Zwar wurde die Amplitude in dem vorliegenden Experiment nicht durch die Diskordanz manipuliert, dennoch könnte die Propriozeption in der audiomotorischen Adaptation eine andere Betonung erfahren als in der visuomotorischen Adaptation, bei der eine funktionierende Propriozeption keine Voraussetzung für eine vollständige Adaptation darstellt (Pipereit, et al., 2006). Eine Betonung der propriozeptiven Rückmeldung könnte zu einer Einbindung anderer adaptiver Mechanismen führen (Canon, 1970; Kelso, et al., 1975; Uhlarik & Canon, 1971), die unterschiedlichen Zeitgängen unterliegen (Hatada, Miall und Rossetti, 2006). Diese durch die Literatur begründbaren Annahmen verhindern daher die Schlussfolgerung, dass die auditive Sinnesmodalität langsamer adaptiert als die visuelle und gegebenenfalls auf einem anderen Adaptationsmechanismus beruht. Bereits an dieser Stelle kann gefolgert werden, dass Hypothese 1 nicht widerlegt werden kann.

Ein Einfluss der Bewegungsrückmeldung wie auch der Sinnesmodalität auf den Zeitgang der Adaptation ist denkbar und bedarf einer Differenzierung. Dies ist daher Untersuchungsgegenstand eines eigenen Versuchs (A4). Nichtsdestotrotz erreichen alle Gruppen ein vergleichbares Adaptationsniveau, das über mehrere Episoden und über die Auffrischungsepisoden konstant bleibt. Alle Gruppen scheinen daher vollständig zu adaptieren. Da auch zum Ende der Adaptation Unterschiede in der

maximalen Geschwindigkeit zwischen visuo- und audiomotorischer Adaptation auftreten, kann die Adaptationsleitung als unabhängig von der maximalen Geschwindigkeit interpretiert werden.

Als wahre Adaptation bezeichnen Weiner et al. (1983) Nacheffekte. Sie sind ein Maß der Rekalibrierung sensomotorischer Transformationsregeln (Jeannerod, 1988; Redding & Wallace, 1996). Nacheffekte treten in allen Bedingungen auf. Die größten Nacheffekte lassen sich in der adaptierten Hand und der adaptierten Sinnesmodalität finden (Persistenz). Prozentual zur Diskordanz liegen die Persistenzen der einzelnen Gruppen zwischen 22 und 51%. Im Vergleich zu anderen Studien erscheinen sie plausibel. Baraduc und Wolpert (2002) berichten von Nacheffekten, die zwischen 35 und 60% der Diskordanz betragen, bei Redding und Wallace (1988) zwischen 26 und 33%. Neben der Persistenz sind verschiedene Formen von Transfer nachweisbar, so dass von einer Rekalibrierung in allen Gruppen ausgegangen werden kann. In Kapitel 2.1 wurde dargelegt, dass viele Faktoren das Auftreten und die Höhe des Transfers beeinflussen können. Auf eine genauere Diskussion soll hier verzichtet werden. Beispielhaft sei die „direction-of-attention“ Hypothese von Canon (1971) genannt, nach der der Aufmerksamkeitsfokus Transfer ermöglichen oder verhindern kann. Ein plausibler Grund für das Auftreten von intermanuellem Transfer liegt in der erst während des Bewegungsverlaufs beginnenden Bewegungsrückmeldung (15 cm vom Startpunkt entfernt). Hierzu existieren mehrere Berichte (Cohen, 1974; Wallace, 1978; Warren & Schmitt, 1978)

Signifikanten intersensorischen Transfer nach visuomotorischer Adaptation fanden (Bedford, 2007; Craske, 1966; Harris, 1963a; Kagerer & Contreras-Vidal, 2009; Michel, et al., 2007; Mikaelian, 1974). In einigen Studien war der intersensorische Transfer wie in der vorliegenden Studie unvollständig. Jedoch wird dies in der Diskussion der Ergebnisse nicht berücksichtigt und stattdessen interpretiert, dass die Nacheffekte visuomotorischer Adaptation auch vom audiomotorischen System genutzt werden. Es wird scheinbar angenommen, dass bei Transfermessungen ein Verlust an Informationen zu erwarten sei und demnach ein hoher Transfer als vollständig gilt. Dennoch könnte gerade der Informationsverlust durch Transfer interessante Rückschlüsse auf die Struktur des sensomotorischen Systems zulassen.

Geringer als die Persistenz sind die Nacheffekte mit der adaptierten Hand in der nicht-adaptierten Modalität und zu dem imaginären Ziel entlang der Geradeaus-Richtung, sowie die Nacheffekte der nicht-adaptierten Hand in der adaptierten Modalität, welche wiederum größer als die Nacheffekte der nicht-adaptierten Hand in der nicht-adaptierten Modalität und zu einem imaginären Ziel entlang der Geradeaus-Richtung

sind. Letztere sind aber noch signifikant unterschiedlich von Null, so dass auch diese geringsten Nacheffekte als belegt gelten können. Vor allem diese sprechen für die Lokalisation zumindest von Anteilen der Adaptation in Abschnitten des sensomotorischen Systems, die unspezifisch hinsichtlich der Sinnesmodalitäten und der Hände, d.h. zentral, sind. Die Transferraten dieser niedrigsten Nacheffekte betragen relativ zur Persistenz in der vorliegenden Studie zwischen 7% und 48%. Nach visuomotorischer Adaptation fand Harris (1963) ca. 10%igen DTr und PVnH, jedoch waren sie nicht signifikant. Michel et al. (2007) konnten einen DTr von 65% belegen, wenn die Diskordanz graduell, aber keinen, wenn sie wie in der vorliegenden Untersuchung abrupt eingeführt wurde. Für die abrupte Einführung der Diskordanz lassen sich zumindest auch hohe Effekte für PVnH finden (ca. 50% bei Redding und Wallace, 1998). Demnach scheint das Transferausmaß stark von den experimentellen Bedingungen abzuhängen, was einen Vergleich zwischen unterschiedlichen Studien erschwert. Innerhalb eines Experiments lassen sich allerdings Vergleiche anstellen. Mit denen für diese Studie verwendeten Paradigmen werden höhere Transferwerte gemessen, wenn in den Nacheffekt-Tests die adaptierte Sinnesmodalität oder der adaptierte Effektor eingesetzt werden. Es bleibt zu diskutieren, ob sich Adaptation dann auch gerade in diesen modalitäts- oder handspezifischen Abschnitten des sensomotorischen Systems lokalisiert oder ob lediglich der Zugriff auf einen zentralen Zustand erhöht wird. Es kann davon ausgegangen werden, dass die nicht-adaptierte Sinnesmodalität selbst keine Nacheffekte aufweist und somit auch keine Kopie des adaptiven Zustands erhält, da gemäß der vorliegenden Studie vergleichbare Nacheffekte auftreten, wenn Zeigebewegungen zu einem Ziel in der nicht-adaptierten Modalität oder zu einem imaginären Ziel entlang der empfundenen Geradeaus-Richtung ausgeführt werden. Dies gilt sowohl für die adaptierte wie auch für die nicht-adaptierte Hand.

Vergleich der Paradigmen

In den Stichproben wurde die größte Persistenz nach visuomotorischer Adaptation mit der nicht-dominanten Hand gefunden, die geringste nach audiomotorischer Adaptation mit der nicht-dominanten Hand. Aufgrund der fehlenden Interaktion in der Varianzanalyse wurden die Persistenzen der Gruppen jedoch nicht post-hoc statistisch analysiert, so dass die Verallgemeinerung auf die Grundgesamtheit auf diese Weise nicht erfolgen kann. Jedoch kann für die Grundgesamtheit eine stärkere Rekalibrierung der dominanten Hand nach visuomotorischer als nach audiomotorischer Adaptation angenommen werden. Dass diese Unterschiede nicht in der nicht-adaptierten Hand

gefunden wurden, weist auf einen höheren hand-spezifischen Adaptationsanteil nach visuomotorischer Adaptation hin. Welche Schlussfolgerungen aus diesem Fund gezogen werden können, hängt von der Sichtweise ab:

1. Wird Transfer prozentual betrachtet, wäre zu folgern, dass nach audiomotorischer Adaptation ein höherer intermanueller Transfer als nach visuomotorischer Adaptation auftritt, d.h. dass die nicht-adaptierte Hand mehr von der Adaptation profitiert. Maßnahmen, welche sich gleichermaßen auf die Bewegungssteuerung beider Hände auswirken sollen, sollten dann möglicherweise eher audiomotorisch als visuomotorisch erfolgen. In vielen Studien wird der Vergleich von Nacheffekten prozentual durchgeführt (Imamizu & Shimojo, 1995; Redding & Wallace, 2008).
2. Eine Betrachtung der absoluten Werte ist ebenfalls sinnvoll und legitim (Michel et al., 2007). Dies würde auf die vorliegenden Ergebnisse angewandt bedeuten, dass der absolute intermanuelle Transfer nach visuo- und audiomotorischer Adaptation vergleichbar ist, jedoch die adaptierte Hand nach visuomotorischer Adaptation zusätzlich rekaliert. Gemäß dieser Interpretation könnten Maßnahmen zur Verbesserung oder Wiederherstellung der Bewegungssteuerung beider Hände gleich effektiv oder effektiver visuomotorisch durchgeführt werden. Anhand dieser beiden Sichtweisen wird die grundlegende Problematik bei der Interpretation des intermanuellen Transfers deutlich: erhält ein sensomotorisches Subsystem Zugriff auf den Adaptationszustand eines anderen sensomotorischen Subsystems, so ließe sich der Transfer eher prozentual beschreiben. Adaptiert jedoch eine Struktur, die beiden sensomotorischen Subsystemen gemeinsam ist, ist die Betrachtung absoluter Effekte sinnvoll. Unabhängig von der Interpretation kann auch anhand der Nacheffekte Hypothese 1 abgelehnt werden.

Additivitätshypothese

Bei Annahme der Additivität können die unvollständigen Transferraten mit einer verteilten Lokalisation adaptiver Veränderungen im sensomotorischen System interpretiert werden, die sich in visuomotorischer und audiomotorischer Aufgabe unterschiedlich ausprägen. Gegen die Additivitätshypothese sprechen allerdings die Ergebnisse aus Gruppe AR, in denen eine Überadditivität belegt werden kann. Diese wird von einigen Autoren als Zeichen einer Strategie gedeutet (Redding & Wallace, 1978; Simani, et al., 2007; Welch, 1978). Gegen eine Strategie spricht allerdings, dass

die Überadditivität gerade in einer der audiomotorischen Gruppen auftritt, bei denen aufgrund der langsameren Adaptation auf verringerte Strategien geschlossen werden kann. Diese Ergebnisse lassen Zweifel an einer additiven Struktur des sensomotorischen Systems aufkommen (Hypothese 2). Allerdings ist dies in den anderen drei Gruppen nicht der Fall, somit wird die Hypothese nicht verworfen.

5. Versuch A2: Alternierende Adaptation beider Hände an entgegengerichtete audio- und/oder visuomotorische Diskordanzen

Die Additivitätshypothese wird in einem weiteren Versuch überprüft, indem beide Hände an entgegengerichtete Diskordanzen (dual) adaptieren. Verschiedene Autoren konnten bereits für visuomotorische Adaptation zeigen, dass beide Hände unabhängig voneinander vollständig adaptieren können (Bock, Worringham, et al., 2005; Galea & Miall, 2006; Prablanc, et al., 1975). In diesen Studien wurde allerdings nicht geprüft, ob in dieser Aufgabengestaltung bei Adaptation an eine einzelne Diskordanz auch intermanueller Transfer auftritt, der bei dualer Adaptation zu einer Reduktion der Nacheffekte führen sollte. Daher ist die Ausbildung von Nacheffekten in beiden Händen nicht hinreichend aussagekräftig bezüglich der Lokalisation von Adaptation im sensomotorischen System. Da mit dem in dieser Arbeit eingesetzten experimentellen Design intermanueller Transfer auftritt, erscheint die Untersuchung von dualer Adaptation beider Hände unter den gleichen Bedingungen hoch interessant. Ein hoher intermanueller Transfer nach einzelner Adaptation sollte bei dualer Adaptation eine Verringerung der Nacheffekte bewirken. In den oben genannten Studien wurde ebenfalls nicht der Transfer auf eine nicht-adaptierte Sinnesmodalität untersucht. Bei erfolgreicher dualer Adaptation sollten sich modalitätsspezifische Adaptationsanteile nicht oder nur einseitig ausbilden, sofern das sensomotorische System seriell additive Eigenschaften besitzt.

5.1. Hypothesen

Ein serieller Aufbau des sensomotorischen Systems und die graduelle Verstellbarkeit von Transformationsregeln implizieren, dass sich modalitätsspezifische und zentral lokalisierte adaptive Veränderungen nur in Richtung einer Diskordanz oder gar nicht ausbilden, sofern beide Hände in der gleichen Modalität an zwei entgegen gerichtete Diskordanzen adaptieren. Daraus lässt sich Hypothese 1 ableiten:

1. Adaptieren beide Hände an entgegen gerichtete visuomotorische oder an audiomotorische Diskordanzen, bilden sich neben zwei handspezifischen Nacheffekten maximal ein modalitätsspezifischer und ein zentraler Nacheffekt aus. Diese Hypothese lässt sich operationalisieren zu: Eine alternierende Adaptation der rechten Hand an eine +30 Grad Rotation und der linken Hand an eine -30 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung führt dazu, dass für die Nacheffekte gilt

$$Pr - ISTR = (Pl - ISTl) * (-1) \quad (3)$$

mit P als Persistenz und IST als intersensorischem Transfer der rechten und Pl und ISTl mit entsprechenden Nacheffekten der linken Hand.

Bei seriellem Aufbau des sensomotorischen Systems führt duale Adaptation beider Hände in zwei unterschiedlichen Sinnesmodalitäten zu keiner Konkurrenz dieser Adaptationszustände um die Lokalisation in modalitätsspezifischen Abschnitten des sensomotorischen Systems, da die Sinnesmodalitäten zunächst unabhängig voneinander verarbeitet werden (vgl. modalitätsspezifische Anteile in Kapitel 4.3). Beide Adaptationen sollten jedoch um eine Lokalisation auf der zentralen Stufe konkurrieren, während sich handspezifische Adaptationsanteile wiederum vollständig ausbilden können. Eine duale Adaptation beider Hände an eine visuomotorische und eine audiomotorische Diskordanz sollte daher zu größeren oder gleich großen Nacheffekten als bei Adaptation an zwei visuomotorische oder audiomotorische Diskordanzen führen. Daraus leitet sich Hypothese 2 ab:

2. Duale Adaptation in zwei Sinnesmodalitäten führt zu größeren oder gleich großen Nacheffekten als duale Adaptation in einer Sinnesmodalität. Diese Hypothese kann folgendermaßen operationalisiert werden: Eine Adaptation der rechten Hand an eine visuomotorische und der linken Hand an eine entgegengerichtete audiomotorische Diskordanz führt zu gleich großen oder größeren Nacheffekten in der dominanten Hand als eine Adaptation beider Hände an entgegengerichtete visuomotorische Diskordanzen und in der nicht-dominanten Hand zu gleich großen oder größeren Nacheffekten als bei Adaptation beider Hände an entgegengerichtete audiomotorische Diskordanzen.

Eine dritte Hypothese leitet sich aus der Annahme ab, dass audiomotorische und visuomotorische Adaptation zu gleich großen absoluten Nacheffekten in der nicht-dominanten Hand führen:

3. Eine Adaptation beider Hände an entgegengerichtete audiomotorische Diskordanzen erfolgt gleich gut wie duale Adaptation an visuomotorische Diskordanzen. Diese Hypothese wird operationalisiert zu: Im Vergleich zur Adaptation einer Hand an eine einzelne visuo- oder audiomotorische Diskordanz, führt eine alternierende Adaptation beider Hände an entgegengerichtete audio- oder visuomotorische Rotationen der Bewegungsrückmeldung zu gleich starken Reduktionen von Nacheffekten.

5.2. Spezielle Methodik

An den Versuchen nahmen 20 weibliche und 16 männliche Versuchspersonen im Alter von $22,0 \pm 1,8$ Jahren teil. Je zwölf Versuchspersonen wurden den folgenden Gruppen zugeordnet:

- *Gruppe VdualRL*⁸: visuomotorische Adaptation der dominanten Hand an eine +30 Grad und der nicht-dominanten Hand an eine -30 Grad rotierte Bewegungsrückmeldung.
- *Gruppe AdualRL*: audiomotorische Adaptation der dominanten Hand an eine +30 Grad und der nicht-dominanten Hand an eine -30 Grad rotierte Bewegungsrückmeldung.
- *Gruppe VAdualRL*: visuomotorische Adaptation der dominanten Hand an eine +30 Grad und audiomotorische Adaptation der nicht-dominanten Hand an eine -30 Grad rotierte Bewegungsrückmeldung.

Der Versuchsaufbau entsprach dem der vorherigen Versuchsreihe. Der Versuchsablauf ist in Tab. 29 wiedergegeben. Je drei Versuchspersonen einer Gruppe erhielten einen einheitlichen Versuchsablauf.

Tabelle 29: Schematischer Ablauf des Versuchs A2. Vor der Adaptation wurde die Genauigkeit der Ausführung von Bewegungen mit exakter, und ohne Rückmeldung zu visuellen (V) und akustischen (A) Zielen mit der rechten (R) und linken (L) Hand erfasst. Die Tests ohne Bewegungsrückmeldung wurden nach der Adaptationsphase wiederholt. Auffrischungsepisoden (Auff) wurden zwischen diesen Tests ausgeführt, um einer Deadaptation vorzubeugen. Je drei Versuchspersonen einer Gruppe erhielten denselben Ablauf.

Ablauf	Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung	Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung	Adaptationsphase	Nacheffekt-Tests / Auffrischungsphase
1	je 3 Episoden R/L-alternierend (G1-G3)	VR AR VL AL	je 20 Episoden R/L-alternierend (A1-A20)	VR Auff1 AR Auff2 VL Auff3 AL Auff4
2		AR VR AL VL		VL Auff1 AL Auff2 VR Auff3 AR Auff4
3		VL AL VR AR		AR Auff1 VR Auff2 AL Auff3 VL Auff4
4		AL VL AR VR		AL Auff1 VL Auff2 AR Auff3 VR Auff4
	0 Grad Rotation		±30 Grad Rotation	

Die inferenzstatistischen Analysen erfolgten mittels mehrfaktoriellen Varianzanalysen mit Messwiederholung (die Zahl gibt die Anzahl der Merkmalsausprägungen des anschließend benannten Faktors an):

⁸ In dieser Studie wurden mehr als zwölf Versuchspersonen getestet. Zwei der Versuchsleiterinnen gaben nachträglich jedoch an, bei Nacheffekt-Tests eine Versuchsanweisung genutzt zu haben, die sich von der Anweisung der anderen Versuchspersonen dieser und der anderen Versuche unterschied. Die Versuchspersonen wurden aufgefordert, Bewegungen unter der Annahme des Fortbestehens der sensomotorischen Diskordanz auszuführen. Eine Vergleichbarkeit der Ergebnisse ist somit nicht gewährleistet, so dass diese Daten nicht in die Analyse aufgenommen wurden.

1. Grundbedingung mit Rückmeldung: 3 (Gruppe) * 3 (Episode) * 2 (Hand)
2. Grundbedingung ohne Rückmeldung: 3 (Gruppe) * 2 (Modalität) * 2 (Hand)
3. Adaptations- inkl. Auffrischungsphase: 3 (Gruppe) * 22 (Episode) * 2 (Hand)
4. Nacheffekte sowie Reduktion der Nacheffekte: 3 (Gruppe) * 2 (Modalität) * 2 (Hand).

Der Faktor Gruppe ist ein Zwischengruppenfaktor, bei den anderen handelt es sich um Innergruppenfaktoren.

5.3. Ergebnisse

Grundbedingung

Die Gruppenmittelwerte aller Episoden mit Bewegungsrückmeldung sind in Abb. 12 dargestellt. Die Fehlerwinkel beider Hände weisen unterschiedliche Vorzeichen auf. In der Grundbedingung G1-G3 entsprechen sich die Fehlerwinkel dem Betrag nach jedoch weitgehend. Eine Ausnahme bildet die nicht-dominante Hand der Gruppe A dualRL, deren Fehlerwinkel größer als die der anderen Gruppen sind. Die Varianzanalyse resultiert allerdings außer der Konstanten in keinen signifikanten Effekten (Tab. 30).

Tabelle 30: Varianzanalyse der Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung in Versuch A2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,33	141,81	<0,001	0,81
Gruppe	2,33	2,87	0,071	0,15
Hand	1,33	0,13	0,726	0,00
Hand*Gruppe	2,33	1,50	0,237	0,08
Episode	2,66	1,77	0,179	0,05
Episode*Gruppe	4,66	1,66	0,171	0,09
Hand*Episode	2,66	1,89	0,159	0,05
Hand*Episode*Gruppe	4,66	1,33	0,269	0,07

Ohne Rückmeldung weisen die Bewegungen je nach Gruppe, Hand und Modalität einen unterschiedlichen Fehlerwinkel auf. Diese Ergebnisse werden durch die Varianzanalyse bestätigt (Tab. 31). Gruppenübergreifend lassen sich größere Fehlerwinkel in der auditiven als in der visuellen Modalität finden (Faktor Modalität).

Tabelle 31: Ergebnis der Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung in Versuch A2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,33	204,56	<0,001	0,86
Gruppe	2,33	0,67	0,519	0,04
Hand	1,33	0,35	0,556	0,01
Hand*Gruppe	2,33	3,73	0,035	0,18
Modalität	1,33	22,30	<0,001	0,40
Modalität*Gruppe	2,33	0,45	0,642	0,03
Hand*Modalität	1,33	4,55	0,041	0,12
Hand*Modalität*Gruppe	2,33	5,71	0,007	0,26

Dies lässt sich mit zwei Ausnahmen für beide Hände in allen Gruppen belegen (LSD-Test zur Interaktion Hand*Modalität*Aufgabe, mindestens $p < 0,05$). In der dominanten Hand von Gruppe A dualRL und der nicht-dominanten Hand von Gruppe V dualRL bestehen keine signifikanten Unterschiede (LSD-Test zur Interaktion Hand*Modalität*Aufgabe: $p = 0,7355$ und $p = 0,2417$). Die signifikante Interaktion Hand*Modalität (Tab. 31) veranlasst ebenfalls zu einer Durchführung eines Post-Hoc Tests, welcher bestätigt, dass die Fehlerwinkel der dominanten Hand bei Bewegungen zu visuellen Zielen signifikant größer sind als mit der nicht-dominanten Hand (Tab. 32).

Tabelle 32: Post-Hoc Test zur Interaktion Hand*Modalität aus Tabelle 31. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche der Vortests ohne Bewegungsrückmeldung. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Hand	Modalität	rechte	rechte	linke	linke
		visuell	auditiv	visuell	auditiv
rechte	visuell		0,010	0,021	0,002
rechte	auditiv	0,010		<0,001	0,564
linke	visuell	0,021	<0,001		<0,001
linke	auditiv	0,002	0,564	<0,001	

Eine signifikante Interaktion Hand*Gruppe und ein anschließender Post-Hoc Test belegen größere Fehlerwinkel der nicht-dominanten Hand in Gruppe A dualRL als in den beiden anderen Gruppen (Tab. 33). Dies wird vor allem durch einen hohen Fehlerwinkel der linken Hand bei Bewegungen zu akustischen Zielen hervorgerufen: es können größere Fehlerwinkel als in den entsprechenden Tests der Gruppen V dualRL und V dualRL statistisch belegt werden. Die Fehlerwinkel der anderen drei Tests unterscheiden sich nicht zwischen den Gruppen (Tab. 33).

Tabelle 33: Post-Hoc Test zur Interaktion Hand*Gruppe aus Tabelle 31. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen adaptierten (adapt.) und nicht-adaptierten (nicht-ad.) Händen der Gruppen der dualen visuomotorischen (VdualRL), audiomotorischen (AduarIL) und kombinierten audio-visuomotorischen Adaptation (VAduarIL). Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Gruppe	Hand	VdualRL	VdualRL	AduarIL	AduarIL	VAduarIL	VAduarIL
		adapt.	nicht-ad.	adapt.	nicht-ad.	adapt.	nicht-ad.
VdualRL	adapt.		0,369	0,602	0,230	0,561	0,211
VdualRL	nicht-ad.	0,369		0,727	0,041	0,150	0,698
AduarIL	adapt.	0,602	0,727		0,077	0,272	0,462
AduarIL	nicht-ad.	0,230	0,041	0,077		0,533	0,016
VAduarIL	adapt.	0,561	0,147	0,272	0,533		0,063
VAduarIL	nicht-ad.	0,211	0,698	0,462	0,016	0,063	

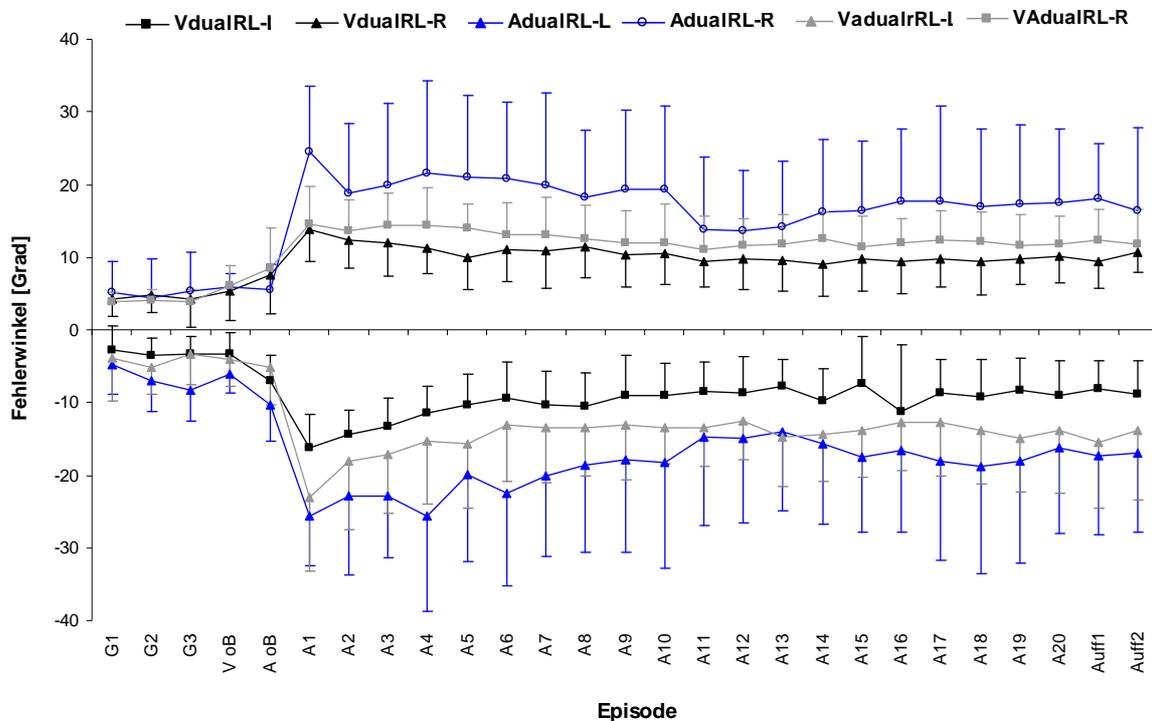


Abbildung 12: Fehlerwinkel (FW) des Versuchs A2. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen aller Episoden der Grundbedingungen mit (G1-G3) und ohne Bewegungsrückmeldung (oB), Adaptations- (A1-A20) und Auffrischungsphase (Auff1-Auff5) bei dualer (dual) visuo- (V), audiomotorischer (A) oder kombiniert audio-visuomotorischer (VA) Adaptation. Positive Werte stellen die Bewegungen der dominanten Hand (R), negative der nicht-dominanten Hand (L) dar.

Demnach ist eine Normierung auf die Episoden der Grundbedingung und der Vortests ohne Bewegungsrückmeldung notwendig, um mögliche Veränderungen durch Einführung der Diskordanzen zwischen den Gruppen vergleichbar zu machen.

Adaptation

Die Adaptationsphasen der drei Gruppen sind in Abb. 12 dargestellt. Alle drei Gruppen adaptieren: Gruppe AduaRL am schlechtesten und Gruppe VduaRL am besten. Der Verlauf der Adaptation ist in den Händen vergleichbar, lediglich in Gruppe VAduaRL ist er in der dominanten Hand schneller als in der nicht-dominanten Hand. Diese stichprobenbasierten Beobachtungen lassen sich aber nicht auf die Grundgesamtheit generalisieren. Die Varianzanalyse bestätigt weder die statistische Signifikanz des Gruppeneffekts noch einer der Interaktionen unter Beteiligung des Faktors Gruppe. In Abb. 12 ist ersichtlich, dass die Intersubjektvariabilität in Gruppe AduaRL deutlich höher als in den anderen beiden Gruppen ist. Entsprechend kann die Annahme der Varianzhomogenität zwischen den Gruppen mittels Levenes-Test widerlegt werden ($F_{(2,33)}=9,36$, $p<0,001$). Somit sind die Stichprobenunterschiede in Abb. 12 zumindest teilweise durch schlechtere individuelle Leistungen innerhalb der Gruppe AduaRL erklärbar.

Des Weiteren ist lediglich der Faktor Episode und die Interaktion Hand*Episode signifikant. Die Fehlerwinkel der nicht-dominanten Hand sind in den Episoden A1 bis A3 signifikant größer als in der dominanten Hand (LSD Post-Hoc Test: A1 und A2 $p<0,001$, A3 $p<0,05$). Der weitere Adaptationsverlauf ist zwischen beiden Händen vergleichbar. Ab Episode A4 treten keine signifikanten Unterschiede mehr zwischen den Händen auf (jeweils $p>0,05$). Zudem lassen sich ab Episode A14 weder innerhalb der rechten noch innerhalb der linken Hand signifikante Unterschiede zwischen einzelnen Episoden belegen (jeweils $p>0,05$). Somit ist ab diesem Zeitpunkt weder eine weitere Verbesserung der adaptiven Leistung noch eine Verschlechterung während der Auffrischungsepisoden nachweisbar.

Tabelle 34: Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Adaptations- und Auffrischungsphase des Versuchs A2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,33	82,21	<0,001	0,71
Gruppe	2,33	2,80	0,075	0,15
Hand	1,33	<0,01	0,976	<0,01
Hand*Gruppe	2,33	1,86	0,172	0,10
Episode	21,693	13,15	<0,001*	0,29
Episode*Gruppe	42,693	1,63	0,113*	0,09
Hand*Episode	21,693	2,34	0,016*	0,07
Hand*Episode*Gruppe	42,693	1,02	0,434*	0,06

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Nacheffekte

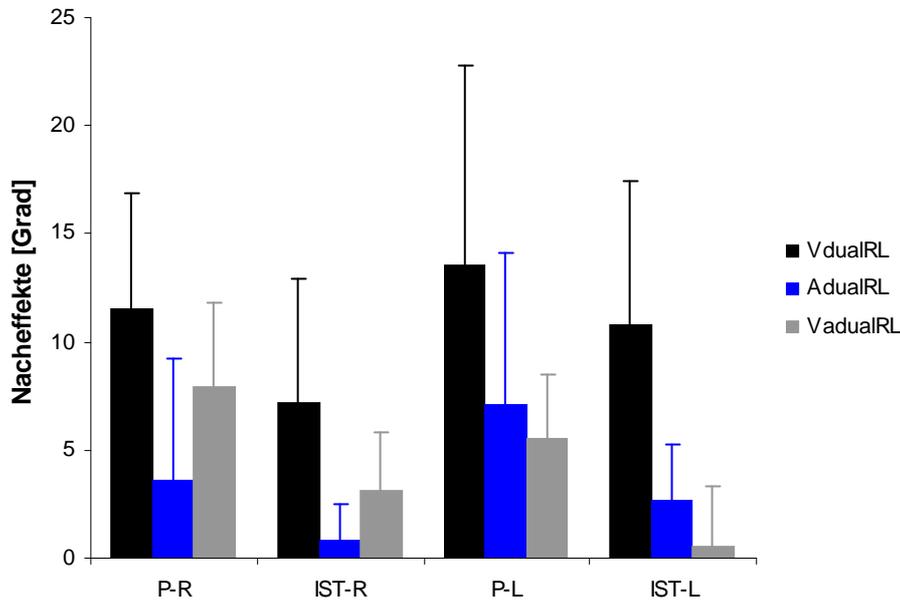


Abbildung 13: Nacheffekte in Versuch A2. Dargestellt sind Mittelwerte (dicke Balken) und Standardabweichungen (dünne Balken) der Persistenz (P) und des intersensorischen Transfers (IST) der rechten (R) und der linken Hand (L) bei Adaptation beider Hände an entgegengerichtete visuo- (Vdual), audio- (A dual) und kombinierten audio-visuomotorischen (V adual) Diskordanzen. Die Werte der linken Hand wurden für eine bessere Vergleichbarkeit der Ergebnisse invertiert.

Die Nacheffekte sind in Abb. 13 dargestellt. In allen Gruppen sind größere Nacheffekte in der adaptierten Modalität als in der nicht-adaptierten Modalität ersichtlich. Dies trifft hand- und gruppenübergreifend zu (Signifikanz des Faktors Modalität in Tab. 35). Gruppenunterschiede lassen sich für die Höhe der Nacheffekte belegen (Faktor Gruppe, Tab. 35): sie sind größer in Gruppe VdualRL als in den anderen beiden Gruppen, die sich voneinander nicht signifikant unterscheiden (Tab. 36).

Tabelle 35: Varianzanalyse über die Nacheffekte in Versuch A2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,33	103,68	<0,001	0,76
Gruppe	2,33	14,22	<0,001	0,46
Hand	1,33	1,62	0,212	0,05
Hand*Gruppe	2,33	4,83	0,015	0,23
Modalität	1,33	29,65	<0,001	0,47
Modalität*Gruppe	2,33	0,35	0,708	<0,01
Hand*Modalität	1,33	0,01	0,904	<0,01
Hand*Modalität*Gruppe	2,33	0,71	0,498	0,04

Tabelle 36: Post-Hoc Test des Gruppeneffekts aus Tabelle 35. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den Nacheffekten von dualer visuo- (Vdual), audio- (Aduall) und kombinierten audio-visuomotorischen (VAduall) Adaptation.

	VdualRL	AduallRL	VAduallRL
VdualRL		<0,001	<0,001
AduallRL	<0,001		0,620
VAduallRL	<0,001	0,620	

Rechte und linke Hand weisen je nach Gruppe unterschiedliche spezifische Nacheffekte auf (Interaktion Gruppe*Hand). Ein Post-Hoc Test belegt signifikant größere Nacheffekte in der nicht-dominanten als in der dominanten Hand der Gruppe VdualRL. Darüber hinaus lassen sich die oben erwähnten Gruppenunterschiede in diesem Test für beide Hände separat belegen (Tab. 37). Die Nacheffekte der dominanten Hand sind nach dualer visuomotorischer Adaptation signifikant größer als nach visuomotorischer Adaptation der einen und nach audiomotorischer Adaptation der anderen Hand. Keine Unterschiede können für die Nacheffekte der nicht-dominanten Hand nach dualer audiomotorischer und kombiniert visuo-audiomotorischer Adaptation belegt werden.

Tabelle 37: Post-Hoc Test der Interaktion Hand*Gruppe aus Tabelle 35. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den Nacheffekten der adaptierten (aH) und nicht-adaptierten Hand nach dualer visuo- (Vdual), audio- (Aduall) und kombinierten audio-visuomotorischen (VAduall) Adaptation. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Gruppe	VdualRL	VdualRL	AduallRL	AduallRL	VAduallRL	VAduallRL
Gruppe	Hand	aH	nH	aH	nH	aH	nH
VdualRL	aH		0,045	<0,001	0,015	0,035	<0,001
VdualRL	nH	0,049		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
AduallRL	aH	<0,001	<0,001		0,058	0,067	0,632
AduallRL	nH	0,015	<0,001	0,059		0,722	0,307
VAduallRL	aH	0,035	<0,001	0,067	0,722		0,081
VAduallRL	nH	<0,001	<0,001	0,632	0,307	0,081	

Um eine mögliche Reduktion der Nacheffekte von dualer Adaptation im Vergleich zu Adaptation an eine einzelne Diskordanz zu quantifizieren, wurden die Einzelwerte der Versuchspersonen aus den Gruppen VdualRL, AduallRL und VAduallRL von den Mittelwerten der Gruppen VR, VL, AR und AL aus Versuch A1 subtrahiert. Das Ergebnis ist in Abb. 14 dargestellt. Demnach sind die Nacheffekte bei dualer Adaptation im Vergleich zu einzelner Adaptation reduziert. Entsprechend resultiert die Varianzanalyse in einer signifikanten Konstanten (Tab. 38).

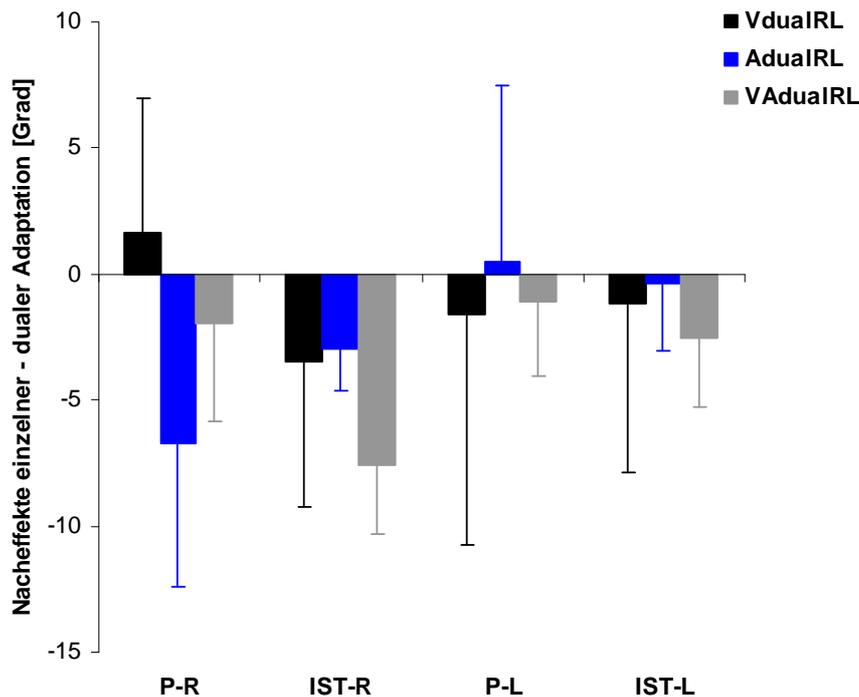


Abbildung 14: Differenz der Nacheffekte von dualer Adaptation beider Hände an entgegengerichtete Diskordanzen zu den Nacheffekten aus Versuch A1. Dargestellt sind die Mittelwerte (dicke Balken) und Standardabweichungen (dünne Balken) der Gruppen VdualRL, A dualRL und VA dualRL bezüglich der Differenzen von Persistenz (P) und intersensorischem Transfer (IST) der rechten (R) und der linken Hand (L). Für die Berechnung wurden die individuellen Ergebnisse von Versuch A2 separat von den Gruppenmittelwerten für die visuelle und die auditive Modalität aus Versuch A1 subtrahiert. Die Werte der linken Hand wurden für eine bessere Vergleichbarkeit der Ergebnisse invertiert.

Tabelle 38: Varianzanalyse über die Nacheffektreduktionen des Versuchs A2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,33	13,98	0,001	0,30
Gruppe	2,33	1,03	0,367	0,06
Hand	1,33	9,73	0,004	0,23
Hand*Gruppe	2,33	3,87	0,031	0,19
Modalität	1,33	4,08	0,051	0,11
Modalität*Gruppe	2,33	4,03	0,027	0,20
Hand*Modalität	1,33	2,37	0,134	0,07
Hand*Modalität*Gruppe	2,33	8,12	0,001	0,33

In der dominanten (rechten) Hand sind die Nacheffekte stärker reduziert als in der nicht-dominanten (linken) Hand (Faktor Hand). Dies gilt allerdings nicht für alle Gruppen gleichermaßen. Mittels Post-Hoc Test zur Interaktion Hand*Gruppe können keine Unterschiede zwischen beiden Händen belegt werden, wenn sie an eine visuomotorische Diskordanz adaptieren ($p=0,748$). Eine duale audiomotorische und

eine gemischte audio-visuomotorische Adaptation führen hingegen zu einer stärkeren Reduktion der Nacheffekte der dominanten als der nicht-dominanten Hand (Gruppe AduaRL $p=0,001$, Gruppe VAduaRL $p=0,037$). Dementsprechend sind statistisch auch Unterschiede zwischen den Gruppen nachweisbar: nach dualer visuomotorischer Adaptation sind die Nacheffekte in der dominanten Hand weniger reduziert als nach dualer audiomotorischer oder visuo-audiomotorischer Adaptation (VduaRL zu AduaRL $p=0,032$, VduaRL zu VAduaRL $p=0,035$, AduaRL zu VAduaRL $p=0,306$). In der nicht-dominanten Hand können hingegen keine Unterschiede belegt werden (VduaRL zu AduaRL $p=0,431$, VduaRL zu VAduaRL $p=0,812$, AduaRL zu VAduaRL $p=0,970$).

Duale Adaptation wirkt sich innerhalb der Gruppen unterschiedlich auf die Sinnesmodalitäten aus (Interaktion Modalität*Gruppe, Tab. 38). In Gruppe VAduaRL reduzieren sich die Nacheffekte stärker in der nicht-adaptierten als der adaptierten Modalität (Post-Hoc Test $p=0,010$). Innerhalb oder zwischen den Gruppen sind keine weiteren Differenzen signifikant.

Die größten Nacheffektreduktionen der Gruppe AduaRL manifestieren sich in der Persistenz der rechten Hand, die größten Reduktionen der Gruppe VAduaRL im intersensorischen Transfer. Dies wird durch eine signifikante Dreifach-Interaktion Hand*Modalität*Gruppe und Post-Hoc Tests bestätigt. Dabei ist zu beachten, dass diese Reduktionen jeweils in der auditiven Modalität erfolgen und zwischen beiden Gruppen ein vergleichbares Ausmaß annehmen. In der visuellen Modalität sind geringe Differenzen zwischen den beiden Gruppen erkennbar, allerdings sind diese nicht signifikant. Das Muster der Reduktionen in diesen beiden Gruppen entspricht weitgehend dem Nacheffektmuster der linken Hand (Abb. 13), so dass einerseits auf hohen intermanuellen, andererseits aber modalitätsspezifischen Transfer geschlossen werden kann. In Gruppe VAduaRL ist dieses modalitätsspezifische Muster nicht erkennbar. Zwar treten bei der rechten Hand Unterschiede zwischen auditiver und visueller Modalität auf, diese entsprechen aber nicht dem Nacheffektmuster der rechten Hand. Somit ist der modalitätsspezifische Effekt auf solche Aufgaben beschränkt, in der die linke (in diesem Fall nicht-dominante) Hand audiomotorisch adaptiert.

Tabelle 39: Post-Hoc Test für die Interaktion Hand*Modalität*Gruppe aus Tabelle 38. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den Nacheffekten der adaptierten (a) und nicht-adaptierten (n-a) Hände und Modalitäten nach dualer visuo- (VdualRL), audio- (A dualRL) und kombinierter audio-visuomotorischer (VA dualRL) Adaptation. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Gruppe	Hand		VdualRL	VdualRL	VdualRL	VdualRL
	Modalität		a	a	n-a	n-a
		a	n-a	a	n-a	a
VdualRL	a	a		0,001	0,025	0,048
VdualRL	a	n-a	0,001		0,169	0,098
VdualRL	n-a	a	0,025	0,169		0,768
VdualRL	n-a	n-a	0,048	0,098	0,768	
A dualRL	a	a	0,001	0,176	0,032	0,021
A dualRL	a	n-a	0,052	0,824	0,547	0,437
A dualRL	n-a	a	0,620	0,092	0,378	0,479
A dualRL	n-a	n-a	0,379	0,189	0,618	0,746
VA dualRL	a	a	0,127	0,509	0,870	0,735
VA dualRL	a	n-a	<0,001	0,085	0,013	0,008
VA dualRL	n-a	a	0,245	0,303	0,834	0,972
VA dualRL	n-a	n-a	0,080	0,669	0,690	0,567

Gruppe	Hand		A dualRL	A dualRL	A dualRL	A dualRL
	Modalität		a	a	n-a	n-a
		a	n-a	a	n-a	a
VdualRL	a	a	0,001	0,052	0,620	0,379
VdualRL	a	n-a	0,176	0,824	0,092	0,189
VdualRL	n-a	a	0,032	0,547	0,378	0,618
VdualRL	n-a	n-a	0,021	0,437	0,479	0,746
A dualRL	a	a		0,011	<0,001	<0,001
A dualRL	a	n-a	0,011		0,016	0,069
A dualRL	n-a	a	<0,001	0,016		0,516
A dualRL	n-a	n-a	<0,001	0,069	0,516	
VA dualRL	a	a	0,047	0,660	0,297	0,508
VA dualRL	a	n-a	0,702	0,053	0,001	0,003
VA dualRL	n-a	a	0,020	0,417	0,500	0,772
VA dualRL	n-a	n-a	0,078	0,837	0,203	0,371

Gruppe	Hand		VA dualRL	VA dualRL	VA dualRL	VA dualRL
	Modalität		a	a	n-a	n-a
		a	n-a	a	n-a	a
VdualRL	a	a	0,127	<0,001	0,245	0,080
VdualRL	a	n-a	0,509	0,085	0,303	0,669
VdualRL	n-a	a	0,870	0,013	0,834	0,690
VdualRL	n-a	n-a	0,735	0,008	0,972	0,567
A dualRL	a	a	0,047	0,702	0,020	0,078
A dualRL	a	n-a	0,660	0,053	0,417	0,837
A dualRL	n-a	a	0,297	0,001	0,500	0,203
A dualRL	n-a	n-a	0,508	0,003	0,772	0,371
VA dualRL	a	a		<0,001	0,529	0,692
VA dualRL	a	n-a	<0,001		<0,001	0,001
VA dualRL	n-a	a	0,529	<0,001		0,308
VA dualRL	n-a	n-a	0,692	0,001	0,308	

5.4. Diskussion

In der vorliegenden Versuchsreihe wurde alternierende Adaptation beider Hände an entgegengerichtete visuomotorische und/oder audiomotorische Diskordanzen untersucht. Der Adaptationsverlauf unterscheidet sich nicht signifikant zwischen den Modalitäten. Allerdings scheinen sich individuelle Voraussetzungen der Versuchspersonen stärker auf die Adaptation an duale audiomotorische Adaptation auszuwirken als auf duale visuomotorische oder kombinierte audio- und visuomotorische Adaptation, da die Intersubjektvariabilität in Gruppe AduarL höher als in den beiden anderen Gruppen ist. Es ist eine verlangsamte Adaptation der dominanten im Vergleich zur nicht-dominanten Hand nachweisbar. Dies könnte durch die Werte von Gruppe VAduarL erklärt werden, deren Adaptation der dominanten Hand schon allein auf Grund der Aufgabe schneller sein sollte als die der nicht-dominanten Hand (vgl. Versuch A1, visuomotorische versus audiomotorische Adaptation an eine einzelne Diskordanz). Weitere Unterschiede der Stichproben während der Adaptation konnten nicht auf die Grundgesamtheit generalisiert werden.

Der Fokus wird auf die Diskussion der Nacheffekte gelegt, da diese als ein Maß der Rekalibrierung gelten (Jeannerod, 1988). Gruppenübergreifend bilden sich Nacheffekte aus. Somit werden die Ergebnisse von Bock et al. (2005), Galea und Miall (2006) sowie Prablanc et al. (1975) bestätigt. Das Ausmaß der Nacheffekte unterscheidet sich allerdings zwischen den Gruppen. Die Nacheffekte der Gruppe VduarL betragen auf das Ausmaß der Diskordanz bezogen 38% (rechte Hand) und 45% (linke Hand) und sind somit vergleichbar zu den Werten von Bock et al. (2005), die 40-50% fanden. Sie sind größer als die Nacheffekte der anderen beiden Gruppen. Dies war zu erwarten, da gemäß der vorherigen Versuchsreihe die audiomotorische Adaptation zu geringeren Nacheffekten als visuomotorische Adaptation führt und die Gruppen AduarL und VAduarL mindestens an eine audiomotorische Diskordanz adaptieren.

Es sind größere Nacheffekte in der adaptierten als in der nicht-adaptierten Sinnesmodalität nachweisbar. Es gibt keinen Hinweis darauf, dass dieses Muster nicht für alle drei Gruppen oder beide Hände gilt (fehlende Interaktionen Modalität*Gruppe und Modalität*Hand). Da die Nacheffekte beider Hände ein entgegengesetztes Vorzeichen aufweisen (die Werte der nicht-dominanten Hand waren für die Analyse invertiert worden), sind diese modalitätsspezifischen Nacheffekte in beiden Händen entgegengerichtet und sind gemäß seriell additivem Aufbau des sensomotorischen Systems als adaptive Veränderungen auf zwei modalitätsspezifischen Eingangsstufen zu interpretieren, je nachdem welche Hand eingesetzt wird. Während dieser Effekt für Gruppe VAduarL erwartet worden war – hier erfolgte die Adaptation in zwei

Sinnesmodalitäten – widerspricht er in den Gruppen VdualRL und A dualRL einer seriellen Struktur des sensomotorischen Systems. Hypothese 1 kann demnach widerlegt werden.

Aussagekräftig ist zudem der Vergleich der visuomotorischen Adaptation in der dominanten Hand zwischen den Gruppen VdualRL und VA dualRL. Entgegen der Annahme (Hypothese 2) sind diese Nacheffekte in Gruppe VdualRL signifikant größer als in Gruppe VA dualRL. Die Konkurrenz zweier entgegengerichteter Adaptationen um einen modalitätsspezifischen Abschnitt im visuomotorischen System hat somit nicht zu einer schlechteren Adaptation geführt als Adaptationen in zwei Sinnesmodalitäten. Somit ist bimodale duale Adaptation nicht effektiver als unimodale duale Adaptation. Auch Hypothese 2 wird demnach verworfen.

Der Versuchsaufbau und die Anweisungen entsprachen denen der vorangegangenen Versuchsreihe, daher wurde erwartet, dass intermanueller Transfer die Nacheffekte reduziert. Bei dualer visuomotorischer Adaptation konnte jedoch keine Reduktion der Nacheffekte belegt werden. Zwar zeigen sich in drei von vier Nacheffekten der Stichprobe geringere Werte als bei vollständiger Adaptation zu erwarten gewesen wären, da der Referenzwert Null in Abb. 14 unterschritten wird, aber diese liegen deutlich unterhalb der Werte des intermanuellen Transfers bei einzelner Adaptation (Abb. 8). Somit wird diese Form des Transfers in dem dualen Adaptationsparadigma unterbunden. Es könnte kritisiert werden, dass ausbleibende Adaptation auf einer frühen Stufe der Informationsverarbeitung die Diskordanz auf einer späteren Stufe vergrößert, so dass dort die Rekalibrierung zunimmt und insgesamt gleich große Nacheffekte wie bei unimodaler Adaptation auftreten. Dies würde dann allerdings wiederum vollständigen intersensorischen Transfer erwarten lassen, was gemäß den vorliegenden Daten jedoch gerade widerlegt werden kann.

In der dualen audiomotorischen und bimodalen Adaptation kann kein intermanueller Transfer von der dominanten zur nicht-dominanten Hand, aber signifikanter Transfer in umgekehrter Richtung nachgewiesen werden. Somit wird auch Hypothese 3 widerlegt. Es muss allerdings darauf hingewiesen werden, dass die Vergleichswerte für die nicht-adaptierte Hand der Gruppe AL (Versuch A1) entstammen, in der die Nacheffekte deutlich geringer als in den anderen Gruppen des Versuchs A1 waren, so dass die Interpretation eines ausbleibenden Transfers von der dominanten auf die nicht-dominante Hand vorsichtig zu bewerten ist.

Das sensomotorische System scheint demnach keine serielle Struktur zu besitzen. Im Folgenden wird geprüft, ob sich ein anderes Schema aus den Daten heraus ableiten lässt. In allen drei Gruppen bilden sich zwei adaptive Zustände aus. Je nach

Versuchsbedingung tritt beidseitiger (Versuch A1), asymmetrischer (Gruppen VAduarL und AduarL) oder gar kein intermanueller Transfer (Gruppe VduarL) auf. Somit scheint generell eine Wechselwirkung zwischen beiden adaptiven Zuständen zu bestehen, die in manchen Bedingungen unterbunden und in manchen Bedingungen zugelassen wird. Eine Unterteilung eines adaptiven Zustands in eine effektorspezifische und eine -unspezifische Komponente ist auf dieser Grundlage nicht mehr plausibel.

Der asymmetrische Transfer der Gruppen AduarL und VAduarL entspricht den Funden anderer Autoren (Anguera, Russell, Noll, & Seidler, 2007; Sainburg & Wang, 2002), die daraus schließen, dass die Programmierung der initialen Bewegungsrichtung in der rechten Gehirn-Hemisphäre lokalisiert ist, welche die linke Hand steuert. Diese Erklärung erscheint aufgrund der vorliegenden Daten nicht hinreichend, da bezüglich der initialen Bewegungsrichtung zumindest zwei gegensätzliche oder konkurrierende Transformationsregeln vorliegen können. Ob diese beide in der rechten oder in der rechten und linken Hemisphäre lokalisiert sind, könnte neurophysiologisch untersucht werden. Die Annahme zweier konkurrierender adaptiver Zustände ist im Einklang mit Modellen von Jacobs und Jordan (1991) sowie Ghahramani und Wolpert (1991). Sie gehen davon aus, dass sich durch die Adaptation lokale Experten bzw. parallele adaptive Zustände ausbilden, deren Beitrag zur aktuellen Bewegungssituation einem Gewichtungprozess unterliegt. Aber auch Schaltfunktionen zwischen zwei adaptiven Zuständen werden diskutiert (H. Cunningham & R. Welch, 1994; Osu, Hirai, Yoshioka, & Kawato, 2004). Somit könnten die Arme als Situationsmerkmal (Cue) dienen, um zwischen diesen Zuständen zu wechseln (Bock, Worringham, Thomas 2005). Da in den vorliegenden Daten abgestufter Transfer gefunden wurde, wäre der Wechsel nicht absolut, sondern ebenfalls abgestuft.

Es können Ursachen diskutiert werden, welche den abgestuften Zugang oder die Gewichtung zwischen beiden adaptiven Zuständen regeln. Grundsätzlich ähneln die Ergebnisse zum Transfer denen von Wang and Sainburg (2006) sowie Wang (2009). Je nachdem, wie die Ausführung der Bewegungen und deren Rückmeldung räumlich zueinander gestaltet werden, finden diese Autoren ebenfalls asymmetrischen, symmetrischen oder gar keinen intermanueller Transfer. Sie sehen die Arbeitsfläche als kritischen Faktor an, welcher die Wechselwirkung zwischen adaptiven Zuständen bestimmt. In der vorliegenden Studie könnte ebenfalls ein Einfluss der Arbeitsfläche vorliegen, da eine Rotation der Bewegungsrückmeldung um ± 30 Grad impliziert, dass vollständig adaptierte Bewegungen in separaten Abschnitten der Arbeitsfläche erfolgen: rechts bzw. links von Null Grad Azimut (entsprechend der Geradeaus-

Richtung). Gegen einen Einfluss der Arbeitsfläche spricht jedoch, dass alle Nacheffekte unvollständig sind und somit die Bewegungen während der Nacheffekt-Tests in allen Gruppen räumlich überlappen. Somit ist die Arbeitsfläche als Ursache für das Unterbinden des intermanuellen Transfers unwahrscheinlich. Eine andere Möglichkeit besteht in einer Steuerung des Transfers durch exekutive Prozesse. Mit exekutiven Funktionen wird der präfrontale Kortex assoziiert (Smith und Jonides, 1999), der sowohl bei einzelnen Adaptationsprozessen als auch beim Wechsel zwischen adaptiven Zuständen aktiviert wird (Girgenrath, Bock, & Seitz, 2008; H. Imamizu, Kuroda, Yoshioka, & Kawato, 2004; Shadmehr & Holcomb, 1999). Zudem lassen sich sowohl Zusammenhänge zwischen exekutiven Funktionen und dem Verlauf als auch Transfer von sensomotorischer Adaptation belegen (Bock & Girgenrath, 2006; Taylor & Thoroughman, 2008).

Weitere Schlussfolgerungen lassen sich aus der Betrachtung der modalitätsspezifischen Nacheffekte ableiten. Ob die Sinnesmodalitäten die Gruppenunterschiede bedingen, ist aufgrund der unterschiedlichen Formen von Bewegungsrückmeldung nicht zu beantworten (Kapitel 4.4). Der intersensorische Transfer bietet jedoch wertvolle Ansatzpunkte. In allen drei Bedingungen war der intersensorische Transfer unvollständig. Dies könnte auf jeweils zwei parallele modalitätsspezifische Lokalisationen von Adaptation hinweisen. Nach dualer audio- oder visuomotorischer Adaptation würden diese allerdings in der gleichen Modalität vorliegen. Daher stellt sich die Frage, ob diese modalitätsspezifischen adaptiven Veränderungen bereits wahrnehmungsseitig wirken, wie es nach visuomotorischer Adaptation im Rahmen des Visual Shift - einer Veränderung der visuellen Wahrnehmung - berichtet worden war (z.B. bei Hatada et al., 2006). Es ist kaum denkbar, dass beide Eingangsstufen gleichzeitig auf die Sinneswahrnehmung wirken, da das einer Überlagerung zweier Raumkarten entspräche und somit keinen kohärenten Sinneseindruck der Umgebung zuließe (gleichzeitige Wahrnehmung eines visuellen Ziels an zwei verschiedenen Orten). Ein derartiges Phänomen war von keiner der Versuchspersonen berichtet worden. Eine Lokalisation adaptiver Veränderungen außerhalb der visuellen oder auditiven Richtungswahrnehmung erscheint wahrscheinlich.

Ein anderer Ansatz bietet sich über die Betrachtung der modalitätsspezifischen Nacheffektreduktionen. In der Gruppe VA_{dual}RL sind die audiomotorischen Nacheffekte stärker als die visuomotorischen reduziert, d.h. dass die audiomotorischen Nacheffekte stärker als die visuomotorischen Nacheffekte von der dominanten auf die nicht-dominante Hand transferieren. Die Reduktionen der visuomotorischen und der audiomotorischen Nacheffekte des dominanten Armes sind zudem zwischen den

Gruppen VA_{dual}RL und A_{dual}RL vergleichbar und entsprechen nahezu den Nacheffekten nach audiomotorischer Adaptation des nicht-dominanten Armes (Abb. 8 und 13). Es transferiert somit nicht der gesamte Adaptationszustand – dies würde die Nacheffekte einheitlich für beide Sinnesmodalitäten reduzieren –, sondern nur die modalitätsspezifischen Nacheffekte. Gleichzeitig liegen in Gruppe VA_{dual}RL im dominanten Arm, also dem Arm, auf welchen der adaptive Zustand des anderen transferiert, höhere visuomotorische als audiomotorische Nacheffekte vor, d.h. dass dieser adaptive Zustand in der visuellen Modalität stärker als in der auditiven Modalität wirkt. Für Gruppe VA_{dual}RL liegen demnach zwei unterschiedliche Zugriffsraten sowohl der visuellen als auch der auditiven Modalität auf die adaptiven Zustände vor. Zusammen mit der modalitätsspezifischen Reduktion kann daraus geschlossen werden, dass der Zugriff der Sinnesmodalitäten in der Informationsverarbeitung vor dem Zugriff der Effektoren erfolgt. Im folgenden Versuch wird geprüft, ob die Sinnesmodalitäten neben dem Zugriff auf adaptive Zustände auch selber adaptieren können.

6. Versuch A3: Adaptation einer Hand an eine audio- und eine entgegengerichtete visuomotorische Diskordanz

Wird ein Arm zwei aufeinander folgenden visuomotorischen Diskordanzen ausgesetzt, setzt die zweite Adaptation an dem Punkt an, an dem die erste geendet hat. Dies wird mit der graduellen Verstellbarkeit eines gemeinsamen adaptiven Mechanismus interpretiert (Abeele und Bock, 2001; Bock et al., 2003). Die Ergebnisse der vorherigen Versuchsreihe weisen darauf hin, dass sich adaptive Veränderungen nicht in modalitätsspezifischen Abschnitten des sensomotorischen Systems lokalisieren, sondern dass die Sinnesmodalitäten lediglich Zugriff auf adaptive Zustände erlangen. In diesem Falle sollte es nicht möglich sein, mit einem Arm gleichzeitig an eine visuo- und eine entgegengerichtete audiomotorische Diskordanz zu adaptieren.

Vereinzelt wird jedoch von Bedingungen berichtet, die eine Adaptation eines Armes an zwei sensomotorische Diskordanzen ermöglichen. So kann ein Arm dual adaptieren, wenn die Bewegungen unter den beiden Diskordanzen in zwei Arbeitsflächen (Wolley et al., 2007), bei Bewegungen von unterschiedlichen Startpunkten aus (Ghahramani und Wolpert, 1997) oder zu unterschiedlichen Zielen (Lee & Schweighofer, 2009), unter explizitem Wissen über die Diskordanzen (Imamizu et al., 2007) oder bei farblicher Kodierung (Osu et al., 2004) ausgeführt werden. Diese Formen der dualen Adaptation verlaufen jedoch selten ganz ohne Wechselwirkungen, so dass begründet hinterfragt werden kann, ob einige der genannten Situationsmerkmale nicht lediglich die differenzierte Wahrnehmung der Diskordanzen unterstützen und kognitiv-strategische Adaptation bedingen. Dementsprechend konnten Hinder, Woolley, Tresilian, Riek und Carson (2008) zeigen, dass Farbassoziationen duale Adaptation unterstützen, aber keine Nacheffekte auftreten. Eine ausführlichere Darstellung der Literatur zur dualen Adaptation eines Armes ist in Kapitel 2.3 zu finden. Daher ist es auch denkbar, dass ein Arm dual adaptieren kann, wenn es sich bei den Diskordanzen um eine visuomotorische und eine audiomotorische handelt. Nacheffekte ermöglichen dabei Rückschlüsse auf strategische Adaptation und Rekalibrierung. Um bei Vorliegen von Nacheffekten zu differenzieren, ob sich die Adaptationszustände in modalitätsspezifischen Abschnitten des sensomotorischen Systems lokalisieren oder ob die Art der Aufgabe als Cue dient, welcher Zugang zu einem von zwei adaptiven Zuständen ermöglicht, kann mittels eines Tests zur Richtungswahrnehmung von visuellen und akustischen Reizen untersucht werden. Bewirkt duale Adaptation eine Veränderung der visuellen oder auditiven Wahrnehmung, könnte dies als Lokalisation in modalitätsspezifischen Abschnitten des sensomotorischen Systems interpretiert werden.

6.1. Hypothesen

Folgende Hypothese wurde aufgestellt:

Ein Arm kann nicht gleichzeitig an eine visuomotorische und eine audiomotorische Diskordanz adaptiert sein oder adaptieren. Diese Hypothese wird in zwei Hypothesen operationalisiert zu:

1. Eine aufeinander folgende Exposition an eine visuomotorische (+30 Grad Rotation) und eine audiomotorische Diskordanz (-30 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung) oder umgekehrt führt zu einer Ausbildung von Nacheffekten der zweiten Adaptation und zu Deadaptation der ersten Adaptation.
2. Die alternierende Exposition einer Hand an eine visuomotorische (+30 Grad Rotation) und an eine audiomotorische Diskordanz (-30 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung) führt zu keiner Ausbildung von Nacheffekten.

6.2. Spezielle Methodik

An den Versuchen nahmen 18 weibliche und 18 männliche Versuchspersonen im Alter von $22,0 \pm 2,22$ Jahren teil. Je zwölf Versuchspersonen wurden den folgenden Gruppen zugeordnet:

- *Gruppe VA Block*: in der ersten Sitzung visuomotorische Adaptation an eine +30 Grad Rotation. In der zweiten Sitzung audiomotorische Adaptation an eine -30 Grad Rotation.
- *Gruppe AV Block*: in der ersten Sitzung audiomotorische Adaptation an eine +30 Grad Rotation. In der zweiten Sitzung visuomotorische Adaptation an eine -30 Grad Rotation.
- *Gruppe VA altern*: in einer einzelnen Sitzung visuomotorische Adaptation an eine +30 Grad und alternierende audiomotorische Adaptation an eine -30 Grad Rotation.

Die Adaptationen erfolgten mit der dominanten Hand.

Der Versuchsaufbau entsprach dem der vorherigen Versuchsreihen. Der Versuchsaufbau der Gruppen *VA Block* und *AV Block* ist in Tab. 40 wiedergegeben. Die Adaptation an die entgegen gerichtete Diskordanz erfolgte in je einer Sitzung an aufeinander folgenden Tagen. Die erste Sitzung entsprach weitgehend der Sitzung aus Versuch A1 und endete mit dem vierten Nacheffekt-Test. Die zweite Sitzung begann

mit vier Adaptationsepisoden der ersten Sitzung (Retentionsphase mit Ret1 bis Ret4), um einer möglichen Deadaptation über Nacht entgegenzuwirken. Je ein Nacheffekt-Test (VR2, AR2, VL2, AL2) und anschließende Auffrischungsepisoden (Auff4-Auff7) folgten. An Auff7 schloss sich eine zweite Adaptations- (A21-A40) und Auffrischungsphase (Auff8-Auff10) bei entgegengerichteter Diskordanz inkl. der vier Nacheffekt-Tests (VR3, AR3, VL3, AL3) an. Je drei Versuchspersonen einer Gruppe erhielten einen einheitlichen Versuchsablauf.

Tabelle 40: Ablauf der Gruppen VA Block und AV Block aus Versuch A3. Vor der Adaptation wurde die Genauigkeit der Ausführung von Bewegungen mit exakter und ohne Rückmeldung zu visuellen (V) und akustischen (A) Zielen mit der rechten (R) und linken (L) Hand erfasst. Die Tests ohne Bewegungsrückmeldung wurden nach der Adaptations- oder Retentionsphase wiederholt. Auffrischungsepisoden (Auff) wurden zwischen diesen Tests ausgeführt, um einer Deadaptation vorzubeugen. Je drei Versuchspersonen einer Gruppe erhielten denselben Ablauf.

Ablauf	Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung	Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung				Adaptations- bzw. Retentionsphasen	Nacheffekt-Tests / Auffrischungsphase							
		VR	VL	AR	AL		VR	Auff1,4,8	VL	Auff2,5,9	AR	Auff3,6,10	AL	Auff7
1	je 3 Episoden R/L-alternierend	VR	VL	AR	AL	je 20 Episoden Adaptation (A1-A20 und A21-A40)	VR	Auff1,4,8	VL	Auff2,5,9	AR	Auff3,6,10	AL	Auff7
2		VL	VR	AL	AR		VL	Auff1,4,8	VR	Auff2,5,9	AL	Auff3,6,10	AR	Auff7
3	(G1-G3)	AR	AL	VR	VL	bzw. 4 Episoden Retention (Ret1-Ret4) ±30 Grad Rotation	AR	Auff1,4,8	AL	Auff2,5,9	VR	Auff3,6,10	VL	Auff7
4	0 Grad Rotation	AL	AR	VL	VR		AL	Auff1,4,8	AR	Auff2,5,9	VL	Auff3,6,10	VR	Auff7

Gruppe VA *altern* adaptierte in einer Sitzung alternierend an zwei entgegengerichtete Diskordanzen. Aufgrund der Länge der Adaptation wurde der Versuch nach 20 Episoden für fünf Minuten unterbrochen. In dieser Gruppe wurde ein zusätzlicher *Lokalisationstest* durchgeführt, um eine Änderung der visuellen gegenüber der auditiven Richtungswahrnehmung zu prüfen. Dazu wurden zeitgleich an zwei verschiedenen Positionen ein visuelles (-18 Grad) und ein akustisches Ziel (+18 Grad) für 45 s dargeboten. Die Versuchspersonen wurden angewiesen, nacheinander mit der rechten Hand eine Position unterhalb eines der beiden Ziele einzunehmen. Vor Einnahme der Position unterhalb des akustischen Ziels schlossen die Versuchspersonen die Augen. Gemessen wurde die (Winkel-)Differenz der Endpositionen der Hand unter beiden Zielpunkten. Über die Einzeldifferenzen dieser Episode wurde der arithmetische Mittelwert berechnet. Da die Lokalisation jeweils mit derselben Hand erfolgte, ist ein Prä-Post Vergleich unabhängig von der Propriozeption interpretierbar.

Tabelle 41: **Ablauf der Gruppe VA altern aus Versuch A3.** Vor der Adaptation wurde die Genauigkeit der Ausführung bei Bewegungen mit exakter und ohne Rückmeldung zu visuellen (V) und akustischen (A) Zielen mit der rechten (R) und linken (L) Hand erfasst. Die Tests ohne Bewegungsrückmeldung wurden nach der Adaptationsphase wiederholt. Auffrischungsepisoden (Auff) wurden zwischen diesen Tests ausgeführt, um einer Deadaptation vorzubeugen. Je zwei Episoden dienten zur Überprüfung der Richtungswahrnehmung (Lokalisation) von visuellen und akustischen Zielen. Je drei Versuchspersonen einer Gruppe erhielten denselben Ablauf.

Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung	Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung					Adaptationsphase	Nacheffekt-Tests / Auffrischungsphase							
	VR	AR	VL	AL	Lokalisation		VR	Auff1	AR	Auff2	VL	Auff3	AL	Lokalisation
je 3 Episoden R/L-alternierend (G1-G3)	VR	AR	VL	AL	Lokalisation	je 20 Episoden R/L-alternierend ± 30 Grad rotierte Rückmeldung	VR	Auff1	AR	Auff2	VL	Auff3	AL	Lokalisation
	AR	VR	AL	VL	Lokalisation		VL	Auff1	AL	Auff2	VR	Auff3	AR	Lokalisation
	VL	AL	VR	AR	Lokalisation		AR	Auff1	VR	Auff2	AL	Auff3	VL	Lokalisation
	AL	VL	AR	VR	Lokalisation		AL	Auff1	VL	Auff2	AR	Auff3	VR	Lokalisation

In allen Gruppen begann die Hälfte der Versuchspersonen mit der linken, die andere Hälfte mit der rechten Hand.

Die inferenzstatistischen Analysen erfolgten mittels mehrfaktorieller Varianzanalysen mit Messwiederholung (die Zahl gibt die Anzahl der Merkmalsausprägungen des anschließend benannten Faktors an):

1. Grundbedingung mit Rückmeldung: 3 (Gruppe) * 3 (Episode) * 2 (Modalität)
2. Grundbedingung ohne Rückmeldung: 3 (Gruppe) * 2 (Hand) * 2 (Modalität)
3. Adaptationsphasen: 3 (Gruppe) * 20 (Episode) * 2 (Modalität)
4. Auffrischungsphasen *VA Block* und *AV Block*: 2 (Gruppe) * 4 (Episode) * 4 (Phase)
(Merkmalsausprägung Episode: visuo- und audiomotorische Adaptationsleistung zzgl. Auff1-Auff3 bzw. Auff8-Auff10 und Auff4-Auff7)
5. Auffrischungsphase *VA altern*: 2 (Abfolge) * 5 (Episode). Merkmalsausprägung Episode: visuomotorische und audiomotorische Adaptationsleistung zzgl. visuo- und audiomotorischer, sowie gemischter Auffrischungsepisode.
6. Nacheffekte Beginn 2. Sitzung *VA Block* und *AV Block*: 2 (Gruppe) * 2 (Hand) * 2 (Modalität) * 2 (Sitzung)
7. Nacheffekte der adaptierten Modalitäten: 3 (Gruppe) * 2 (Hand) * 2 (Modalität).

Die Faktoren Gruppe und Abfolge sind Zwischengruppenfaktoren, bei den anderen handelt es sich um Innergruppenfaktoren. Die Nacheffekte AR3 in *Gruppe AV Block* und VR3 in *Gruppe VA Block* waren nicht Bestandteil der genannten statistischen

Analysen. Da durch sie kein wesentlicher Erkenntnisgewinn erfolgt, wurde keine separate Analyse für diese Nacheffekte durchgeführt.

Ein Zusammenhang zwischen den Ausprägungen von visuo- und audiomotorischer Persistenz in Gruppe *VA altern* wurde mittels einfacher linearer Regression überprüft. Für die Analyse der Veränderung von visueller und auditiver Richtungswahrnehmung zueinander wurde die Differenz von Vor- zu Nachtests mittels T-Test gegen die Referenzkonstante Null getestet.

6.3. Ergebnisse

Grundbedingung

Die Varianzanalyse für die Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung ergibt eine hoch signifikante Interaktion Episode*Gruppe (Tab. 42). Der Post-Hoc Test belegt signifikante Unterschiede von der ersten zur zweiten und dritten Episode in den Gruppen *VA Block* und *AV Block* (Tab. 43), nicht jedoch in Gruppe *VA altern* ($p > 0,05$). Andere Ergebnisse sind nicht signifikant. Basierend auf diesen Ergebnissen werden alle folgenden Episodenmittelwerte um den Mittelwert der Fehlerwinkel in den Episoden 2 und 3 bereinigt. Dies wird für jeden einzelnen Probanden vorgenommen.

Tabelle 42: Varianzanalyse der Grundbedingungen mit Bewegungsrückmeldung aus Versuch A3. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,33	108,20	<0,001	0,77
Gruppe	2,33	0,47	0,629	0,03
Modalität	1,33	0,72	0,401	0,02
Modalität*Gruppe	2,33	0,19	0,824	0,01
Episode	2,66	0,04	0,934*	0,00
Episode*Gruppe	4,66	4,38	0,007*	0,21
Modalität*Episode	2,66	1,39	0,257	0,04
Modalität*Episode*Gruppe	4,66	1,09	0,368	0,06

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Tabelle 43: Auszug aus dem Post-Hoc Test der Interaktion Episode*Gruppe aus Tabelle 42. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche einzelner Episoden innerhalb der Gruppen aus Versuch A3. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	VA Block Episode 1	AV Block Episode 1	VA altern Episode 1
Episode 2	0,019	0,003	0,442
Episode 3	0,026	0,026	0,788

Für die Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung ergeben sich folgende Ergebnisse: Bewegungen zu visuellen Zielen resultieren in geringeren Fehlerwinkeln als zu akustischen (Modalität, Tab. 44). Im Post-Hoc Test zur Interaktion Modalität*Hand kann dies für beide Hände separat nachgewiesen werden. Die Interaktion ist darauf zurückzuführen, dass die Fehlerwinkel der linken Hand signifikant geringer als die der rechten Hand sind, sofern sie sich zu visuellen, nicht aber, wenn sie sich zu akustischen Zielen bewegen (Tab. 44).

Tabelle 44: Varianzanalyse der Grundbedingungen ohne Bewegungsrückmeldung aus Versuch 3. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,33	184,70	<0,001	0,85
Gruppe	2,33	0,45	0,642	0,03
Modalität	1,33	29,43	<0,001	0,47
Modalität*Gruppe	2,33	0,76	0,474	0,04
Hand	1,33	0,85	0,364	0,03
Hand*Gruppe	2,33	1,62	0,213	0,09
Modalität*Hand	1,33	6,35	0,017	0,16
Modalität*Hand*Gruppe	2,33	0,30	0,739	0,02

Tabelle 45: Post-Hoc Test der Interaktion Modalität*Hand aus Tabelle 44. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche von Episoden mit Bewegungen ohne Bewegungsrückmeldung (oB) zu visuellen (V) und akustischen (A) Zielen mit der dominanten (R) und nicht-dominanten (L) Hand. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	VR oB	VL oB	AR oB	AL oB
VR oB		0,005	0,028	0,007
VL oB	0,005		<0,001	<0,001
AR oB	0,028	<0,001		0,571
AL oB	0,007	<0,001	0,571	

Adaptationsphase

Bei erstmaliger Einführung der sensomotorischen Diskordanz ist bei der visuomotorischen Adaptation eine schnelle Fehlerreduktion in der ersten Episode zu erkennen. *Gruppe AV altern* adaptiert insgesamt etwas langsamer als die *Gruppen VA Block* und *AV Block*.

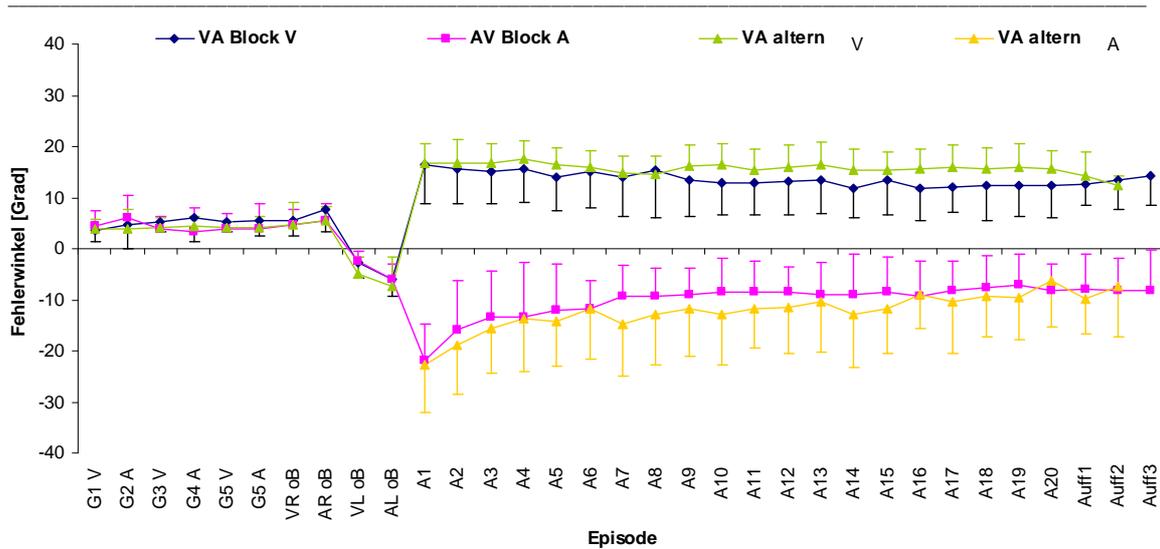


Abbildung 15: Fehlerwinkel der ersten Sitzung aus Versuch A3. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen aller Episoden der Grundbedingungen mit (G1-G6) und ohne Bewegungsrückmeldung (oB) bei Bewegungen mit der rechten (R) und linken (L) Hand zu visuellen (V) und akustischen (A) Zielen. Es folgen Adaptations- (A1-A20) und Auffrischungsphasen (Auff1-Auff3). Ab der Adaptationsphase repräsentieren positive Werte visuomotorische und negative Werte audiomotorische Adaptation.

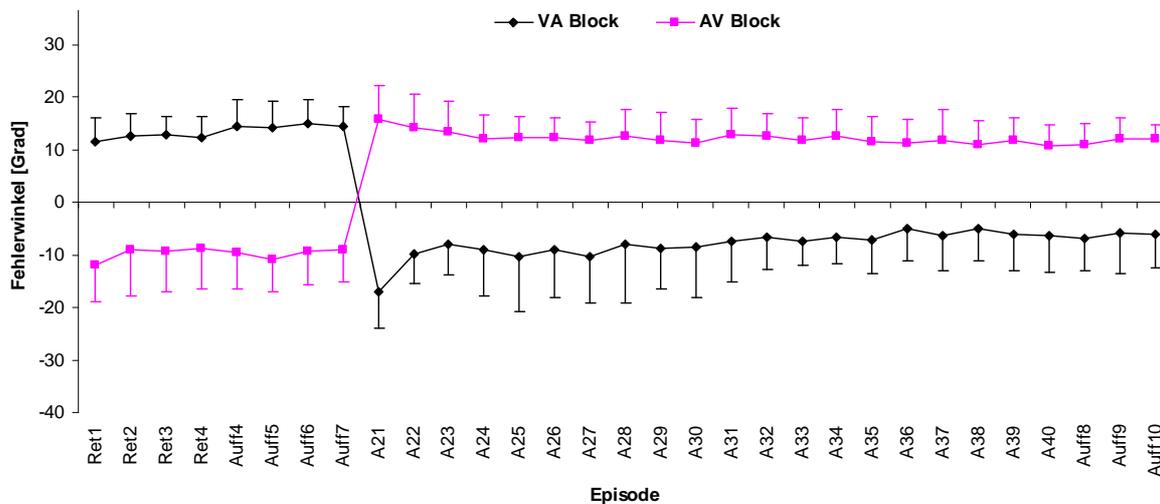


Abbildung 16: Fehlerwinkel (FW) der zweiten Sitzung aus Versuch A3. Dargestellt sind Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (Balken) aller Episoden der Retentions- (Ret1-Ret4), Adaptations- (A1-A20) und Auffrischungsphasen (Auff4-Auff7, Auff8-Auff10) der Gruppen VA Block und AV Block. Positive Werte stellen die Bewegungen unter visuomotorischer, negative Werte unter audiomotorischer Diskordanz dar.

Die Adaptationsphasen der zweiten Sitzung sind in Abb. 16 dargestellt. Die Verläufe ähneln denen aus der komplementären Gruppe der ersten Sitzung. Lediglich bei audiomotorischer Adaptation ist in den ersten Adaptationsepisoden der zweiten Sitzung eine schnellere Fehlerreduktion ersichtlich. Die Varianzanalyse über die Adaptationsphasen bestätigt diese Beobachtung allerdings nicht. Weder der Faktor

Gruppe, noch die Interaktionen mit diesem Faktor sind signifikant (Tab. 46), so dass weder eine schlechtere Adaptation bei gleichzeitiger, noch bei bereits erfolgter Adaptation an eine andere entgegengerichtete Diskordanz nachgewiesen werden kann. Die Analyse bestätigt eine schlechtere audiomotorische als visuomotorische Adaptation (Signifikanz von Modalität und Modalität*Episode). Dass dies nicht nur durch einen verlangsamten Fehlerabbau bedingt ist, belegt der Post-Hoc Test: der Unterschied zwischen den Modalitäten ist in allen Episoden signifikant (alle $p < 0,001$ mit Ausnahme der letzten Episode $p = 0,001$).

Tabelle 46: Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Adaptationsphasen des Versuchs A3. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,33	342,31	<0,001	0,91
Gruppe	2,33	2,58	0,091	0,14
Modalität	1,33	21,74	<0,001	0,40
Modalität*Gruppe	2,33	0,02	0,984	0,00
Episode	19,627	16,13	<0,001*	0,33
Episode*Gruppe	38,627	0,63	0,798*	0,04
Modalität*Episode	19,627	5,86	<0,001*	0,15
Modalität*Episode*Gruppe	38,627	1,03	0,423*	0,06

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Auffrischung und Retention

Bedingt durch das Versuchsdesign wurde die Wirkung der intermittierenden Nacheffekttests auf die Adaptationszustände in den Auffrischungsepisoden, sowie die Retention separat für die beiden Arten der Adaptation (alternierend versus in Blöcken) untersucht. In den *Gruppen VA Block* und *AV Block* wurden für die Varianzanalyse die Adaptationsleistungen (A-Leist1 und 2) als Mittelwert der letzten drei Episoden der Adaptationsphase berechnet und mit den drei folgenden Episoden der Auffrischungsphase als eine Phase definiert. Dies galt jeweils für die erste (Block 1) und zweite Sitzung (Block 2). Die Retentions- und die daran anschließende Auffrischungsphase (Auff-Ret) bestanden jeweils aus vier Episoden und wurden entsprechend als zwei separate Phasen in der Analyse berücksichtigt. Das Ergebnis ist in Tab. 47 wiedergegeben.

Tabelle 47: Varianzanalyse über die Auffrischungsphasen und der Retention der Gruppen VA Block und AV Block. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	FG	F	p	Partielles η ²
Konstante	1,22	133,25	<0,001	0,86
Gruppe	1,22	1,77	0,197	0,07
Phase	3,66	0,69	0,462*	0,03
Phase*Gruppe	3,66	8,16	0,003*	0,27
Episode	3,66	0,14	0,895*	0,01
Episode*Gruppe	3,66	2,44	0,089*	0,10
Phase*Episode	9,198	1,42	0,181	0,06
Phase*Episode*Gruppe	9,198	2,21	0,023	0,09

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Es zeigen sich keine Gruppen- und Episodeneffekte, aber signifikante Interaktionen. Ein Post-Hoc Test zur Interaktion Phase*Gruppe bestätigt signifikant geringere Fehlerwinkel in Block 1 und Retention der *Gruppe VA Block* als in Block 2. In *Gruppe AV Block* sind die Fehlerwinkel des Blocks 2 signifikant geringer als die der anderen Phasen (Tab. 48). Diese Ergebnisse replizieren die Funde während der Adaptationsphasen, nach denen die visuomotorische Adaptation besser als die audiomotorische verläuft.

Tabelle 48: Post-Hoc Test der Interaktion Phase*Gruppe aus Tabelle 47. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den Auffrischungsphasen zweier aufeinander folgender Adaptationen (Block 1 und Block 2), sowie Retentions- und anschließender Auffrischungsphasen (Retention und Ret-Auffr) der ersten visuo- (V) oder audiomotorischen (A) Adaptation zu Beginn der zweiten experimentellen Sitzung. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Gruppe	VA Block	VA Block	VA Block	VA Block
Gruppe	Phase	Block1	Retention	Auff-Ret	Block2
VA Block	Block1		0,554	0,450	0,017
VA Block	Retention	0,554		0,180	0,003
VA Block	Auff-Ret	0,450	0,180		0,096
VA Block	Block2	0,017	0,003	0,096	
AV Block	Block1	0,123	0,052	0,310	0,862
AV Block	Retention	0,023	0,008	0,077	0,548
AV Block	Auff-Ret	0,026	0,009	0,086	0,586
AV Block	Block2	0,876	0,791	0,488	0,063
	Gruppe	AV Block	AV Block	AV Block	AV Block
Gruppe	Phase	Block1	Retention	Auff-Ret	Block2
VA Block	Block1	0,123	0,023	0,027	0,876
VA Block	Retention	0,052	0,008	0,009	0,791
VA Block	Auff-Ret	0,310	0,077	0,086	0,488
VA Block	Block2	0,862	0,548	0,586	0,063
AV Block	Block1		0,278	0,314	0,018
AV Block	Retention	0,278		0,938	<0,001
AV Block	Auff-Ret	0,314	0,938		0,001
AV Block	Block2	0,018	<0,001	0,001	

Eine Aufschlüsselung der Interaktion Episode*Phase*Gruppe mittels Post-Hoc Test resultiert in *Gruppe AV Block* in signifikant höheren Fehlerwinkeln in der ersten Episode der Retention und allen Werten aus Block 1 (jeweils $p < 0,001$). Demnach hat in dieser Gruppe eine Deadaptation zwischen beiden experimentellen Sitzungen stattgefunden. Im Laufe der Retentionsphase nimmt der Fehlerwinkel allerdings wieder signifikant ab, bis das Niveau des Vortages erreicht wird (Tab. 49b).

Tabelle 49a: Auszug des Post-Hoc Tests der Interaktion Episode*Phase*Gruppe aus Tabelle 47 mit Ergebnissen der Gruppe VA Block. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	A-Leist1	Auff1	Auff2	Auff3	Ret1
Ret1	0,597	0,449	0,217	0,073	
Ret2	0,914	0,904	0,55	0,246	0,524
Ret3	0,724	0,901	0,723	0,359	0,378
Ret4	0,929	0,751	0,426	0,175	0,66

Tabelle 49b: Auszug des Post-Hoc Tests der Interaktion Episode*Phase*Gruppe Tabelle 47 mit Ergebnissen der Gruppe AV Block.

	A-Leist1	Auff1	Auff2	Auff3	Ret1
Ret1	0,009	0,016	0,022	0,027	
Ret2	0,363	0,48	0,55	0,606	0,088
Ret3	0,279	0,379	0,441	0,49	0,126
Ret4	0,519	0,66	0,74	0,802	0,049

Die Analyse der Auffrischungsepisoden in *Gruppe VA altern* erfolgte auf eine andere Weise. Die Ausbalancierung der Versuchsreihenfolge hatte dazu geführt, dass sechs Probanden zwei audio- und eine visuomotorische Auffrischungsepisoden hatten, die anderen sechs eine audio- und zwei visuomotorische. Daher wurden die Versuchspersonen dieser Gruppe in der Varianzanalyse gemäß der Versuchsabfolge betrachtet. Die Auffrischungsepisoden wurden modalitätsspezifisch analysiert (Tab. 50).

Tabelle 50: Varianzanalyse über die Auffrischungsphase der Gruppe VA altern. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,10	80,77	<0,001	0,89
Abfolge	1,10	0,31	0,593	0,03
Episode	4,40	6,12	0,009*	0,38
Episode*Abfolge	4,40	4,37	0,005*	0,30

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Die Effekte Episode und Episode*Gruppe sind signifikant. Die Episoden der visuomotorischen Adaptation haben im Mittel geringere Fehlerwinkel als die der audiomotorischen Adaptation und der gemischten Auffrischungsepisode (siehe Tab. 51). Im Post-Hoc Test zur Interaktion sind innerhalb der Probandengruppe, die zuerst der visuomotorischen Diskordanz ausgesetzt war, keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Episoden zu belegen (jeweils $p > 0,05$). Hingegen sind die Fehlerwinkel der Episoden der audiomotorischen Adaptation bei den Probanden, die zuerst einer audiomotorischen Diskordanz ausgesetzt waren, signifikant größer als die der visuomotorischen (jeweils $p < 0,001$; außer Auff1 zu AuffA2/V2, dort $p < 0,01$). Auch hier können keine Gruppenunterschiede belegt werden (jeweils $p > 0,05$).

Tabelle 51: Post-Hoc Test des Effekts Episode Tabelle 50. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche von visuo- (V) und audiomotorischer (A) Adaptationsleistung (A-Leist) und den Auffrischungsepisoden (Auff). Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Episode	A-Leist V	AuffV1	A-Leist A	AuffA1	Auff A2/V2
A-Leist V		0,458	<0,001	0,002	0,003
AuffV1	0,4578		0,003	0,017	0,018
A-Leist A	<0,001	0,003		0,474	0,455
AuffA1	0,002	0,017	0,474		0,975
Auff A2/V2	0,003	0,018	0,455	0,975	

Nacheffekte

Die Nacheffekte aller Gruppen sind in Abb. 17 dargestellt. Im Gegensatz zu den anderen Versuchsreihen erfolgt die Darstellung nicht gemäß der Funktionen (P, IST, IMT, DTr), sondern gemäß der Modalitäten und Hände. In der ersten experimentellen Sitzung sind die Nacheffekte der adaptierten Hand von *Gruppe VA Block* stärker ausgeprägt als von *Gruppe AV Block*. Dies kann an dieser Stelle jedoch nicht statistisch belegt werden. Die Varianzanalyse⁹ kann weder Gruppenunterschiede noch Interaktionen unter Beteiligung des Faktors Gruppe belegen (Tab. 52). Die signifikanten Faktoren Modalität und Hand belegen, dass der Transfer der Nacheffekte auf nicht-adaptierte Systeme unvollständig ist.

⁹ Für diese Analyse wurden die Nacheffekte der audiomotorischen Adaptation invertiert.

Tabelle 52: Varianzanalyse der Nacheffekte aus der ersten Adaptation zum Ende der ersten und zu Beginn der zweiten Sitzung. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,22	101,99	<0,001	0,82
Gruppe	1,22	1,06	0,315	0,05
Sitzung	1,22	6,76	0,016	0,24
Sitzung*Gruppe	1,22	0,25	0,622	0,01
Modalität	1,22	42,59	<0,001	0,66
Modalität*Gruppe	1,22	2,59	0,122	0,11
Hand	1,22	50,71	<0,001	0,70
Hand*Gruppe	1,22	0,53	0,475	0,02
Sitzung*Modalität	1,22	1,66	0,212	0,07
Sitzung*Modalität*Gruppe	1,22	1,09	0,308	0,05
Sitzung*Hand	1,22	5,94	0,023	0,21
Sitzung*Hand*Gruppe	1,22	2,67	0,116	0,11
Modalität*Hand	1,22	0,71	0,410	0,03
Modalität*Hand*Gruppe	1,22	0,21	0,652	0,01
Sitzung*Modalität*Hand	1,22	0,13	0,720	0,01
Sitzung*Modalität*Hand*Gruppe	1,22	0,06	0,811	0,00

Nach der Retentionsphase sind die Nacheffekte im Vergleich zur ersten Sitzung signifikant reduziert (Sitzung). Diese Deadaptation betrifft deutlicher die adaptierte als die nicht-adaptierte Hand. In der Post-Hoc Analyse zur Interaktion Sitzung*Hand kann diese Reduktion nur für die adaptierte Hand nachgewiesen werden (Tab. 53).

Tabelle 53: Post-Hoc Test der Interaktion Sitzung*Hand aus Tabelle 52. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche der Nacheffekte in der adaptierten und der nicht-adaptierten Hand. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Sitzung		1	1	2	2
	Hand	adaptiert	nicht-adaptiert	adaptiert	Nicht-adaptiert
1	adaptiert		<0,001	<0,001	<0,001
1	nicht-adaptiert	<0,001		<0,001	0,521
2	adaptiert	<0,001	<0,001		<0,001
2	nicht-adaptiert	<0,001	0,521	<0,001	

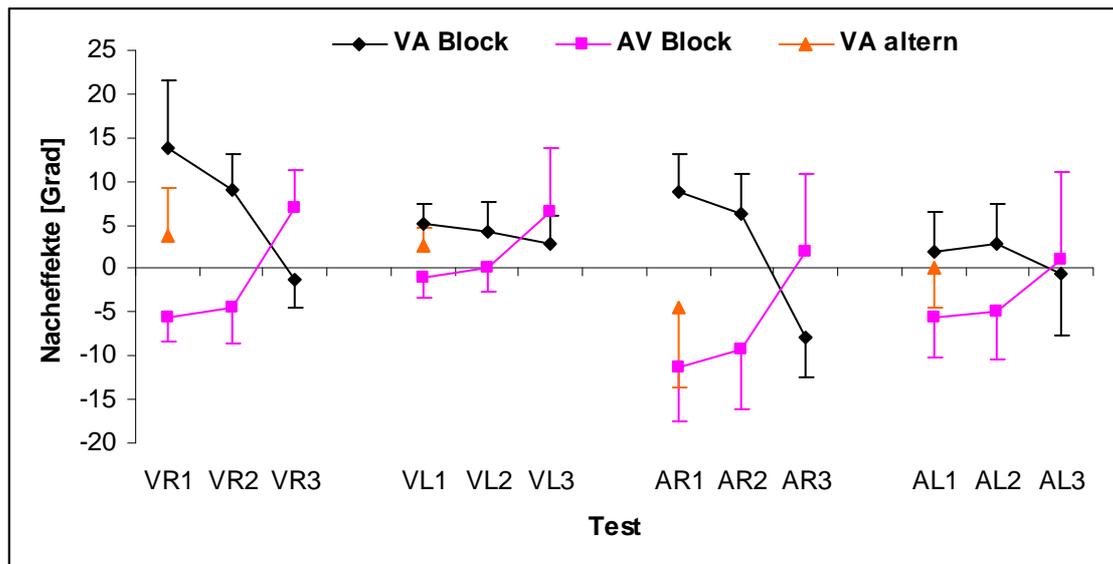


Abbildung 17: Nacheffekte aus allen Phasen des Versuchs A3. Dargestellt sind die Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (dünne Balken) der visuo- (V) und audiomotorischen (A) Tests mit der rechten (R) und linken (L) Hand der Gruppen VA Block, AV Block und VA altern. Die Ziffern 1 bis 3 geben die Zeitpunkte der Tests an (1=nach Block 1, 2=nach der Retentionsphase, 3=nach Block 3).

Für die Analyse der dualen Adaptation wurden die Nacheffekte zum Ende der zweiten Sitzung mit denen der ersten Sitzung in der komplementären Gruppe verglichen. Die Analyse wurde in den Gruppen VA Block und AV Block zunächst auf die Nacheffekte der adaptierten Sinnesmodalität beschränkt, wodurch auch die Werte der Gruppe VA altern zum statistischen Vergleich hinzugezogen werden konnten. Die Ergebnisse der Varianzanalyse sind in Tab. 54 dargestellt.

Tabelle 54: Varianzanalyse über die Nacheffekte der adaptierten Modalitäten, Versuch A3. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effekt	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,33	118,76	<0,001	0,78
Gruppe	2,33	8,52	0,001	0,34
Modalität	1,33	2,12	0,155	0,06
Modalität*Gruppe	2,33	3,95	0,029	0,19
Hand	1,33	46,89	<0,001	0,59
Hand*Gruppe	2,33	6,05	0,006	0,27
Modalität*Hand	1,33	1,04	0,316	0,03
Modalität*Hand*Gruppe	2,33	0,77	0,470	0,04

Die Nacheffekte der Gruppe VA altern sind signifikant kleiner als die der anderen beiden Gruppen (Effekt Gruppe, Tab. 54, Post-Hoc Test, Tab. 55). Demnach wirkt eine alternierende Adaptation anders als eine Adaptation in Blöcken. Die Gruppen VA Block und AV Block unterscheiden sich zwar nicht in der Gesamthöhe der Nacheffekte signifikant (Tab. 55), jedoch bestätigt der Post-Hoc Test zur Interaktion Gruppe*Hand,

dass der intermanuelle Transfer in *Gruppe AV Block* signifikant größer als in *Gruppe VA Block* ist. Keine Unterschiede können für die adaptierte Hand belegt werden (Tab. 56).

Tabelle 55: Post-Hoc Test des Effekts Gruppe aus Tabelle 54. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den Nacheffekten der *Gruppen VA Block, AV Block und VA altern*. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	<i>VA Block</i>	<i>AV Block</i>	<i>VA altern</i>
<i>VA Block</i>		0,529	0,003
<i>AV Block</i>	0,529		<0,001
<i>VA altern</i>	0,003	<0,001	

Tabelle 56: Post-Hoc Test der Interaktion Gruppe*Hand aus Tabelle 54. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den Nacheffekten der adaptierten und nicht-adaptierten Hand der *Gruppen VA Block, AV Block und VA altern*.

	Gruppe	<i>VA Block</i>	<i>VA Block</i>	<i>AV Block</i>	<i>AV Block</i>	<i>VA altern</i>	<i>VA altern</i>
Gruppe	Hand	adaptiert	nicht-adapt.	adaptiert	nicht-adapt.	adaptiert	nicht-adapt.
<i>VA Block</i>	adaptiert		<0,001	0,305	0,003	<0,001	<0,001
<i>VA Block</i>	nicht-adapt.	<0,001		<0,001	0,040	0,406	0,332
<i>AV Block</i>	adaptiert	0,3046	<0,001		0,010	0,001	<0,001
<i>AV Block</i>	nicht-adapt.	0,003	0,040	0,010		0,211	0,003
<i>VA altern</i>	adaptiert	<0,001	0,406	0,001	0,211		0,025
<i>VA altern</i>	nicht-adapt.	<0,001	0,332	<0,001	0,003	0,025	

Da die Adaptationen modalitätsbezogen erfolgten, ist die Signifikanz der Interaktion Modalität*Gruppe aussagekräftig hinsichtlich der Auswirkungen des ersten auf den zweiten adaptiven Zustand. Ihre Aufschlüsselung im Post-Hoc Test belegt, dass eine audiomotorische Adaptation, die auf visuomotorische Adaptation folgt, zu geringeren audiomotorischen Nacheffekten als erstmalige audiomotorische Adaptation führt. Demnach wird der zweite Adaptationsvorgang durch den ersten beeinflusst. Abb. 17 verdeutlicht zudem, dass das Nacheffektmuster in Block 2 der *Gruppe VA Block* dem aus den anderen Versuchsreihen entspricht: die größten Nacheffekte werden in der Persistenz (AR3) gemessen, gefolgt vom intersensorischen (VR3) und intermanuellen Transfer (AL3). Am geringsten ist der Transfer auf die nicht-adaptierte Hand in der nicht-adaptierten Modalität (VL3). VL3 weist noch das Vorzeichen des ersten Adaptationszustandes auf und ist signifikant größer als Null ($t_{(11)}=2,90$, $p=0,014$). Somit persistiert der visuomotorische Adaptationszustand zum Teil noch und die Nacheffekte des zweiten Adaptationszustands bauen auf diesem auf.

In *Gruppe AV Block* kann dies nicht gezeigt werden: weder sind die Nacheffekte der adaptierten Modalität der zweiten Sitzung signifikant reduziert, noch ist der Transfer auf die nicht-adaptierte Hand und Modalität (AL3) signifikant unterschiedlich von Null (AL3: $t_{(11)}=0,34$, $p=0,742$). Ein Vergleich der Nacheffekte der linken mit denen der rechten Hand verdeutlicht, dass sich am zweiten Tag die Nacheffekte der rechten und linken Hand weitgehend vergleichbar sind (VR3 zu VL3 und AR3 zu AL3 in Abb. 17). Dies ist auf eine Reduktion der Nacheffekte der adaptierten, aber nicht der nicht-adaptierten Hand zurückzuführen. Ein Vergleich der Nacheffekte der zweiten Sitzung von *Gruppe AV Block* mit denen der ersten Sitzung aus *Gruppe VA Block* resultiert in signifikanten Unterschieden für die rechte ($t_{(46)}=3,16$, $p=0,003$), aber nicht die linke Hand ($t_{(46)}=0,16$, $p=0,872$).

Tabelle 57: Post-Hoc Test zur Interaktion Modalität*Gruppe aus Tabelle 54. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche zwischen den Nacheffekten der visuellen (V) und auditiven (A) Modalität aller Gruppen aus Versuch A3. Die Werte in Klammern nach der Modalitätsbezeichnung geben den Block an, in dem in dieser Modalität adaptiert wurde. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Gruppe	VA Block	VA Block	AV Block	AV Block	VA altern	VA altern
Gruppe	Modalität	V(1)	A(2)	V(2)	A(1)	V(1)	A(1)
VA Block	V(1)		0,006	0,139	0,606	<0,001	<0,001
VA Block	A(2)	0,006		0,158	0,019	0,579	0,273
AV Block	V(2)	0,139	0,158		0,330	0,051	0,014
AV Block	A(1)	0,606	0,019	0,330		0,004	<0,001
VA altern	V(1)	<0,001	0,579	0,051	0,004		0,583
VA altern	A(1)	<0,001	0,273	0,014	<0,001	0,583	

Die im Vergleich zu einer einzelnen Adaptation reduzierten Nacheffekte in *Gruppe VA altern* weisen ebenfalls auf eine Wechselwirkung der alternierenden Adaptationen hin. Eine graphische Gegenüberstellung der Persistenzen zeigt (Abb. 18), dass beide Persistenzen negativ miteinander korrelieren. Diese Korrelation ist statistisch signifikant ($R^2=0,69$, $F_{(1,10)}=22,47$, $p=0,002^{10}$). Ein Datenpunkt könnte einen Ausreißer darstellen. Allerdings liegt er im Bereich einer Regressionsgeraden durch die anderen Punkte (Koeffizient -1,39, Konstante -9,59, $F_{(1,10)}=25,19$, $p=0,001$) und verfälscht somit die Korrelation nicht.

Eine Differenzierung der Versuchspersonen mit unterschiedlichen Versuchsabfolgen zeigt eine geringfügige Vermischung beider Abfolgen. Daher kann in dieser Gruppe kein Reihenfolgeeffekt angenommen werden.

¹⁰ Die Irrtumswahrscheinlichkeit wurde auf Grund wiederholter und explorativer Analyse um dem Faktor 2 korrigiert.

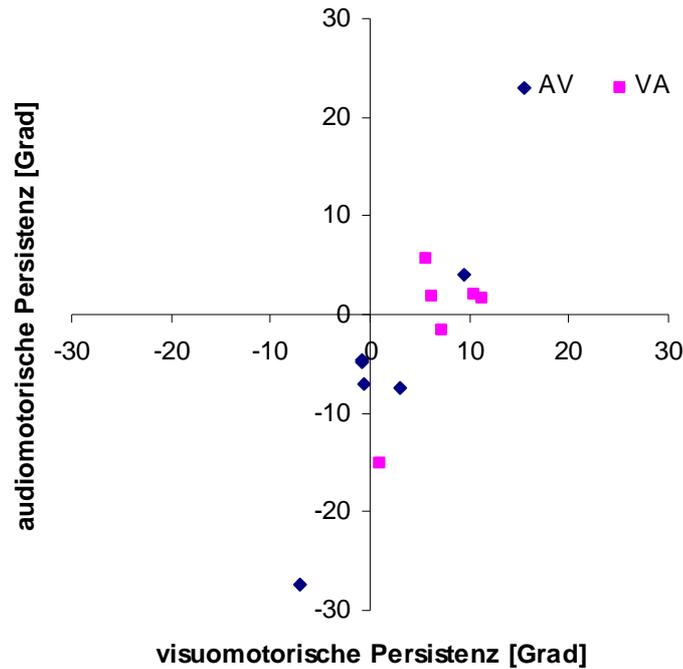


Abbildung 18: Einzelwerte der visuomotorischen und der audiomotorischen Persistenz in Gruppe VA altern aus Versuch A3. Die Werte sind gemäß der Versuchsreihenfolge markiert (VA: Adaptation begann mit visuomotorischer Adaptation, AV: Adaptation startete mit audiomotorischer Adaptation).

Lokalisationstest der Gruppe VA altern

Zusätzlich zu den Nacheffekttests, in denen die Initialrichtungen bei diskreten Bewegungen gemessen wurden, wurde in Gruppe VA altern ein Test durchgeführt, mit dem eine Änderung der wahrgenommenen Position visueller zu akustischen Zielen geprüft wurde. Dazu führten die Versuchspersonen dieser Gruppe Bewegungen entlang der mechanischen Barriere zwischen je einem permanenten visuellen (+18 Grad) und akustischen Ziel (-18 Grad) durch. Exemplarische Bewegungen einer Versuchsperson in Abb. 19 dargestellt.

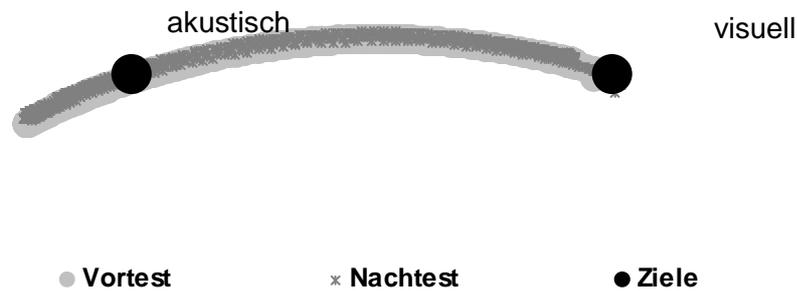


Abbildung 19: Originalbewegungen einer Versuchsperson während des Lokalisationstests in Versuch A3. Bewegungen wurden entlang der mechanischen Barriere geführt und stoppten an der wahrgenommenen Position des visuellen oder akustischen Ziels.

Obwohl die Bewegungen zum visuellen Ziel genauer als zum akustischen Ziel sind, zeigt sich vom Vor- zum Nachttest keine Veränderung der Bewegung. Für die Analyse wurde die Differenz der Bewegungsendpunkte, die mit den Wendepunkten der Bewegung identisch waren, als abhängige Variable gemessen [Grad]. Die Differenz aller Versuchspersonen beträgt $-1,02 \pm 6,23$ Grad. Dieser Wert ist nicht signifikant größer als Null ($t_{(11)}=-0,57$, $p=0,583$).

6.4. Diskussion

Alle drei Gruppen hatten mit Ausnahme der ersten Episode der Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung vergleichbare Ausgangsbedingungen. Auch dieser geringe Unterschied wurde durch Normierung der folgenden Daten auf die Grundbedingungen ausgeglichen, so dass die Durchführung von Zwischengruppenvergleichen erfolgen kann.

Wie in den vorherigen Versuchen erfolgt in diesem Paradigma die audiomotorische Adaptation langsamer als die visuomotorische. Zusätzlich erreicht die audiomotorische Adaptation ein geringeres Ausmaß, das sich aber stabilisiert und einen abgeschlossenen Adaptationsvorgang widerspiegelt. Der Unterschied zu den vorherigen Versuchen könnte in der Art der Diskordanz begründet sein. Die Versuchspersonen der vorliegenden Studie adaptierten mit der rechten Hand an eine -30 Grad, die Versuchspersonen der anderen Studien an eine +30 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung.

Die erstmalige Adaptation an eine Rotation der Bewegungsrückmeldung führt in Gruppe AV Block zu ähnlichen Nacheffekten wie in Gruppe AR aus Versuch A1, trotz unterschiedlicher Richtung der Rotation. Die Nacheffekte der Gruppe VA Block sind

geringfügig größer zu sein als die der *Gruppe VR* in Versuch A1. Diese Unterschiede beschränken sich auf die Persistenz so dass diese in Gruppe VR aus Versuch A1 möglicherweise zufallsbedingt zu gering ausgefallen ist.

Die Pause zwischen den experimentellen Sitzungen führt zu einer Deadaptation. Zumindest in *Gruppe AV Block* ist zu Beginn der Retentionsphase im Vergleich zum Vortag ein signifikanter Anstieg der Fehlerwinkel zu verzeichnen. In den folgenden drei Episoden wird zwar wieder ein zur ersten Sitzung vergleichbares Adaptationsausmaß erreicht, aber anschließende Nacheffekte sind reduziert. Diese Reduktion beschränkt sich weitgehend auf die adaptierte Hand. Hatada et al. (2006) berichten von zeitlich unterschiedlich lang persistierenden Nacheffekten in einem Zeitrahmen von zwei Stunden bis zu sieben Tagen. Bock, et al. (2001) konnten sogar nach einem Monat noch einen adaptiven Zustand nachweisen. Die Nacheffekte in der vorliegenden Studie waren zwar reduziert, sind allerdings zumindest in *Gruppe VA Block* äußerst robust und sind sogar nach dem zweiten Block noch nachweisbar.

Ein Einfluss alternierender oder bereits erfolgter Adaptation an eine entgegen gerichtete Rotation der Bewegungsrückmeldung kann über die Analyse der Adaptationsphasen nicht belegt werden. Dies könnte auf eine Unabhängigkeit des visuo- und des audiomotorischen Adaptationsmechanismus hindeuten, da in anderen Studien Wechselwirkungen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Adaptationen gefunden wurde (Abeele und Bock, 2001a, Hinder et al., 2008, Tong et al., 2003). Diese fehlende Wechselwirkung in der vorliegenden Studie könnte jedoch durch strategische Komponenten der Adaptation überdeckt worden sein, so dass diesbezüglich keine gesicherte Schlussfolgerung gezogen werden kann.

Die Nacheffekte nach Abschluss der dualen Adaptation reflektieren eine Interaktion beider Adaptationszustände. Dennoch widerlegen die Nacheffekte von *Gruppe VA Block* Hypothese 1, da ein Nacheffekt zeitlich überdauert. Die Nacheffekte von *Gruppe VA altern* (Abb. 18) widerlegen Hypothese 2, da sich auch bei alternierender Adaptation Nacheffekte ausbilden. Nichtsdestotrotz sind die Interferenzen zwischen beiden Adaptationszuständen im Sinne der ursprünglichen Überlegungen. Diese müssen aber aufgrund der vorliegenden Ergebnisse spezifiziert und die Hypothesen daher verworfen werden.

In zwei von drei Gruppen sind die Nacheffekte im Vergleich zu erstmaliger oder einzelner Adaptation signifikant reduziert, was auf eine Interferenz der Adaptationen weist. Dies entspricht Angaben aus der Literatur zur dualen Adaptation eines Armes (Bock, et al., 2001; Miall, Jenkinson, & Kulkarni, 2004; Tong, Wolpert, & Flanagan, 2002; Wigmore, Tong, & Flanagan, 2002). Die Nacheffekte von *Gruppe VA Block* weisen jedoch auf die Persistenz zweier adaptiver Zustände hin. Es scheinen alle

Nacheffekte der zweiten Adaptation im Vergleich zur ersten um einen konstanten Betrag vermindert zu sein. Der fehlende Nachweis einer signifikanten Reduktion der Nacheffekte der adaptierten Modalität in *Gruppe AV Block* kann dadurch erklärt werden, dass nur die Nacheffekte der rechten Hand reduziert sind, nicht aber der linken Hand. Demnach könnte der erste Adaptationszustand auch in dieser Gruppe persistieren. Wenn aber die linke Hand nicht auf ihn zugreift, kann kein Nachweis für dessen Persistenz erbracht werden.

In einigen Fällen ist die duale Adaptation eines Armes möglich, wenn sie mit Hilfe von Situationsmerkmalen (Cues) differenziert werden kann (Bock, Worringham, et al., 2005; Osu, et al., 2004; Seidler, et al., 2001; Woolley, et al., 2007). In keiner der drei Gruppen dieses Versuchs liegen Hinweise auf die Rolle der Sinnesmodalitäten als Cue vor, so dass diese Möglichkeit verworfen wird. Vielmehr sind die Ergebnisse in Einklang mit der Annahme, dass die Sinnesmodalitäten und Hände gleichzeitig auf zwei adaptive Zustände zugreifen können. Auch die Daten der alternierenden Adaptation stehen nicht im Widerspruch zu dieser Annahme. Die Nacheffekte der einzelnen Versuchspersonen scheinen sich gemäß Abb. 18 nur in einer Modalität auszubilden, und die andere Modalität keinen Zugriff auf diese Nacheffekte zu nehmen.

Anhand des Zusatztests zur Richtungswahrnehmung in *Gruppe VA altern* kann gezeigt werden, dass keine Rekalibrierung unimodaler Abschnitte der Informationsverarbeitung erfolgt. Wäre dies der Fall, sollte sich das Verhältnis der Wahrnehmung beider Stimuli zueinander durch die Adaptation ändern. Es tritt jedoch nur eine geringe Änderung auf, die nicht signifikant unterschiedlich von Null ist. Es könnte kritisiert werden, dass dieser Test nicht nur wahrnehmungsbezogen erfolgt, da die Lokalisation mit der adaptierten Hand angegeben wird. Im Gegensatz zu den anderen Maßen wurde jedoch die Endposition der Hand zur Bestimmung der Lokalisation genommen, bei der für die Versuchspersonen kein Zeitdruck bestand. Zudem würde für eine Änderung der Propriozeption eine vergleichbare Auswirkung auf die Positionierung des Armes unter beiden Zielen erwartet werden.

Zusammen mit den Funden des Versuchs A2 kann demnach der Schluss gezogen werden, dass keine Rekalibrierung in modalitätsspezifischen Abschnitten des sensomotorischen Systems erfolgt, sondern Sinnesmodalitäten Zugriff auf adaptive Zustände erhalten können. Die vorliegenden Ergebnisse verdeutlichen zudem, dass sich auch bei Adaptation eines Armes in der gleichen Arbeitsfläche und Bewegungen zu denselben Zielpunkten zwei – wenn auch interagierende - adaptive Zustände ausbilden können.

7. Versuch A4: Einfluss der Art der Bewegungsrückmeldung auf sensomotorische Adaptation

In den bisher dargestellten Versuchsreihen wurden mehrfach Unterschiede zwischen visuomotorischer und audiomotorischer Adaptation herausgearbeitet. Diese werden im Folgenden zusammenfassend dargestellt:

1. Eine Adaptation an eine visuomotorische Diskordanz verläuft schneller als an eine audiomotorische Diskordanz.
2. Beide Formen der Adaptation bewirken Nacheffekte in der adaptierten und der nicht-adaptierten Hand. Die Nacheffekte der adaptierten Hand sind nach audiomotorischer Adaptation jedoch geringer als nach visuomotorischer Adaptation.
3. Bei dualer Adaptation sind die Nacheffekte einer Hand im Vergleich zu einzelner Adaptation reduziert, sofern die andere Hand audiomotorisch adaptiert hatte. Eine Reduktion der Nacheffekte kann nicht nachgewiesen werden, sofern die andere Hand visuomotorisch adaptiert.

Anhand eines Vergleichs derartiger Charakteristika könnte der Schluss gezogen werden, dass es sich um zwei unterschiedliche Adaptationsmechanismen handelt. Zwei Aspekte sprechen jedoch gegen diese Annahme:

In allen Gruppen der Versuche A1 bis A3 ist intersensorischer Transfer nachweisbar, der eine Wirkung der Adaptation auf eine am Adaptationsvorgang nicht beteiligte Modalität ausdrückt. Zudem sind Wechselwirkungen zwischen visuo- und audiomotorischer Adaptation einer Hand (Versuch A3) nachweisbar. Derartige Interaktionen können als Hinweis auf einen gemeinsamen Adaptationsmechanismus interpretiert werden (Kagerer & Contreras-Vidal, 2009). Die Frage nach der Anzahl adaptiver Mechanismen ist von großer Relevanz hinsichtlich der Annahmen über die Struktur des adaptiven sensomotorischen Systems. Ein einzelner Mechanismus würde bedeuten, dass dieser zentral lokalisiert ist und dass sowohl das audio- wie auch das visuomotorische System Zugang zu diesem haben. Hinweise auf zwei verschiedene adaptive Mechanismen würden dieser Interpretation allerdings widersprechen. In den folgenden Versuchen wurde daher überprüft, ob die Unterschiede zwischen audio- und visuomotorischem Paradigma durch Art der Bewegungsrückmeldung erklärt werden kann oder ob sie spezifisch für diese beiden Sinnesmodalitäten sind.

Die beiden Paradigmen unterscheiden sich zum einen hinsichtlich der Sinnesmodalität, in der Ziele und Bewegungsrückmeldung dargeboten werden. Zum Anderen

unterscheidet sich die Art der Bewegungsrückmeldung: sie ist in der visuomotorischen Aufgabe qualitativ höher als in der audiomotorischen. Erstere bestand in der Projektion eines Lichtpunkts über die Position des Zeigefingers der agierenden Hand. Die Projektion erlaubt somit eine eindeutige räumliche Zuordnung der Finger- zur Zielposition in der Horizontalebene, d.h. sowohl die Bewegungsrichtung als auch die Amplitude werden rückgemeldet. Die akustische Bewegungsrückmeldung gibt hingegen keine Information über die Bewegungsamplitude, lediglich über die Bewegungsrichtung. Dies wurde durch die Einführung einer mechanischen Barriere, welche die Bewegungsamplitude bei beiden Aufgaben limitierte, kompensiert. Mehrere Punkte sprechen dafür, dass die Unterschiede zwischen diesen Bewegungsrückmeldungen keinen Einfluss auf die Funde haben. Eine Fokussierung der Rückmeldung auf die Bewegungsrichtung trägt der physiologischen Eigenschaften des menschlichen Gehörs Rechnung, das relativ genau Richtungen wahrnehmen und schlecht Entfernungen zu einer stationären Tonquelle schätzen kann (Blauert & Braasch, 2008). Zudem wurde in den Versuchen A1 bis A3 nur die Bewegungsrichtung, nicht die Amplitude manipuliert. Es kann angenommen werden, dass die Parameter Richtung und Amplitude unterschiedliche adaptive Eigenschaften besitzen (Bock, 1992; Krakauer, Pine, Ghilardi, & Ghez, 2000). Eine ausbleibende Rückmeldung über die Bewegungsamplitude verhindert zudem eine Adaptation nicht, wie Studien mit terminaler Bewegungsrückmeldung belegen (z.B. Cohen, 1974).

Es ist jedoch ein indirekter Einfluss der Bewegungsrückmeldung auf die Adaptation denkbar. Die Gruppen der visuo- und der audiomotorischen Aufgaben unterscheiden sich in mehreren Bewegungsparametern. So ist die Reaktionszeit in den audiomotorischen Paradigmen höher und die maximale Bewegungsgeschwindigkeit niedriger als in den visuomotorischen Paradigmen. Diese Unterschiede sind bereits in der Grundbedingung präsent, jedoch nur, sofern Bewegungsrückmeldung gegeben wird. Ohne Rückmeldung sind zumindest die Unterschiede in der maximalen Bewegungsgeschwindigkeit nicht mehr nachweisbar. Ein Einfluss der Rückmeldungsart auf die Adaptation ist unter bestimmten Voraussetzungen möglich: wenn z.B. die Diskordanz unterschiedlich wahrgenommen wird. Michel et al. (2007) fanden höhere Nacheffekte nach graduell statt abrupt eingeführter Diskordanz. Zwar wurde die Diskordanz in den Versuchen A1 bis A3 nicht graduell eingeführt, jedoch könnte die Diskordanz in den audiomotorischen Paradigmen von den Versuchsteilnehmern anders wahrgenommen worden sein. Diese Annahme würde mit den Ergebnissen von Michel et al. übereinstimmen, wenn die auditive Bewegungsrückmeldung zu einer prägnanteren Wahrnehmung der Diskordanz als die visuelle Rückmeldung führt. Gegen diese These spricht jedoch, dass die audiomotorische Adaptation langsamer

verläuft, da explizites Wissen über eine Diskordanz eher eine schnellere Fehlerreduktion bedingt (Mazzoni und Krakauer, 2006, Werner und Bock, 2007). Die Wahrnehmung der Art der Diskordanz scheint daher als ursächlicher Faktor für die Unterschiede zwischen den Paradigmen auszuscheiden.

Ein Einfluss könnte jedoch auf bisher nicht erfassten Faktoren, wie zum Beispiel dem Aufmerksamkeitsfokus basieren. Uhlarik und Canon (1971) stellten die These auf, dass Nacheffekte (in diesem Fall Transfer) durch eine die Wahrnehmung dominierende Sinnesmodalität beeinflusst werden. Diese Annahme wurde in der Folgezeit von Ergebnissen anderer Studien bestätigt (Kelso et al., 1975; Redding und Wallace, 1990; Warren und Schmidt, 1978). Die Ergebnisse dieser Studien werden in Kapitel 2.1 näher erläutert.

Eine andere Studie zeigt einen Einfluss der Qualität der Bewegungsrückmeldung auf die Rekalibrierung. So fanden Norris, Greger, Martin und Thach (2001) eine variierende Höhe der Nacheffekte, je nachdem wie sehr die Rückmeldung dem ausführenden Effektor tatsächlich entsprach. Die größten Nacheffekte treten nach direkter Sicht auf die Hand auf, gefolgt von kleineren Nacheffekten bei Rückmeldung in Form eines Videobildes. Die geringsten Nacheffekte lassen sich bei computer-generierter Rückmeldung finden.

Es existieren Hinweise in der Literatur, dass unterschiedliche Sinnesmodalitäten, in denen die Bewegungsrückmeldung gegeben wird, keinen Einfluss auf die sensomotorische Adaptation haben. Sarlegna, Gauthier und Blouin (2007) verglichen Adaptation bei visueller Bewegungsrückmeldung (Prismen), kinästhetischer Rückmeldung (Angabe des Bewegungsfehlers durch Positionierung des nicht-adaptierenden Arms über oder neben dem adaptierenden Arm) und verbaler Rückmeldung. Mittels verbaler Rückmeldung erfuhren die Versuchspersonen, ob sie weit daneben, etwas daneben oder auf das Ziel gezeigt hatten. Diese Arten der Bewegungsrückmeldung unterscheiden sich nicht nur in der Sinnesmodalität, sondern auch in der Qualität. Visuelle Bewegungsrückmeldung wurde kontinuierlich präsentiert, während die anderen beiden lediglich Fehler in der Endposition wiedergaben. Trotz dieser Unterschiede sind Differenzen zwischen den Gruppen bei den Nacheffekten nicht signifikant. Jedoch nahmen nur wenige Personen an den Versuchen teil, so dass die Aussagen möglicherweise nicht repräsentativ sind (zwei Gruppen je fünf bzw. sechs Personen). Zudem adaptierten die Versuchspersonen nacheinander an zwei entgegen gerichtete Diskordanzen in der einen Modalität und dann an zwei entgegen gerichtete Diskordanzen in einer zweiten Sinnesmodalität. Aufeinanderfolgende Adaptationen können sich gegenseitig beeinflussen (s. z.B. Versuch A2).

7.1. Hypothesen

Einige Studien berichten von einem Einfluss der Bewegungsrückmeldung auf Adaptation. Daher ist ein Einfluss der Bewegungsrückmeldung auf die Ergebnisse der Versuche A1 bis A3 denkbar. Das Ziel der folgenden Versuche bestand darin, den Einfluss der Bewegungsrückmeldung auf den Adaptationsverlauf, die Persistenz und den intermanuellen sowie intermodalen Transfer zu untersuchen.

Aus diesem Grund wurde im vorliegenden Versuch die Qualität der Bewegungsrückmeldung in der visuo- und audiomotorischen Aufgabe angeglichen. Dazu bestand grundsätzlich die Möglichkeit, die akustische Rückmeldung durch Integrierung einer weiteren Raumdimension zu verändern oder die visuelle Rückmeldung um eine Raumdimension zu reduzieren. Eine Reduktion der visuellen Rückmeldung ist einfacher umzusetzen als die technisch schwerer zu lösende Aufwertung der akustischen Rückmeldung um eine weitere Dimension.

Aus den obigen Ausführungen lassen sich die folgenden Hypothesen ableiten:

1. Die audiomotorische Adaptation verläuft auf Grund der Eigenschaften der in diesem Paradigma eingesetzten Bewegungsrückmeldung langsamer als die visuomotorische Adaptation. Die operationalisierte Hypothese hierzu lautet: Visuomotorische Adaptation an eine +30 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung verläuft langsamer, wenn die Bewegungsrückmeldung indirekt visuell oder indirekt akustisch als wenn sie, wie in den Versuchen A1 bis A3 direkt gegeben wird.
2. Sensomotorische Adaptation resultiert bei indirekter im Vergleich zu direkter Bewegungsrückmeldung in einer Reduktion der Nacheffekte der adaptierten Hand. Die operationalisierte Hypothese lautet: Sensomotorische Adaptation mit indirekter visueller oder akustischer Bewegungsrückmeldung reduziert im Vergleich zu Adaptation mit direkter visueller Bewegungsrückmeldung die Nacheffekte der adaptierten, nicht jedoch die der nicht-adaptierten Hand.
3. Eine alternierende visuomotorische Adaptation beider Hände führt zu einer Reduktion der Nacheffekte in der dominanten Hand, wenn die Bewegungsrückmeldung indirekt gegeben wird. Diese Hypothese wird operationalisiert zu: Alternierende visuomotorische Adaptation beider Hände an ± 30 Grad rotierte indirekte Bewegungsrückmeldung reduziert die Nacheffekte in der dominanten Hand im Vergleich zu Adaptation mit direkter Bewegungsrückmeldung.

7.2. Spezielle Methodik

An den Versuchen nahmen 22 weibliche und 26 männliche Versuchspersonen im Alter von $23,0 \pm 2,18$ Jahren teil. Je zwölf Versuchspersonen wurden den folgenden Gruppen zugeordnet:

- Gruppe V-ind: visuomotorische Adaptation der dominanten Hand an eine +30 Grad rotierte indirekte Bewegungsrückmeldung.
- Gruppe V-ak: Adaptation der dominanten Hand an eine +30 Grad rotierte akustische Bewegungsrückmeldung. Die Zielpunkte wurden nur visuell präsentiert.
- Gruppe V-ind-RL: visuomotorische Adaptation der dominanten Hand an eine +30 Grad rotierte und der nicht-dominanten Hand an eine -30 Grad rotierte indirekte Bewegungsrückmeldung.

Zur Überprüfung der Hypothesen 1 und 2 wurden die Gruppen V-ind und V-ak mit einer Gruppe V-dir-R verglichen (Gesamtzahl der Versuchspersonen aus Gruppe VR Versuch A1 und Gruppe VA Block aus Versuch A3). Zur Überprüfung der Hypothese 3 erfolgte ein Vergleich der Gruppen V-ind und V-ind-RL.

Die indirekte Bewegungsrückmeldung wurde vergleichbar zu der akustischen Bewegungsrückmeldung gestaltet. Keine Rückmeldung erfolgte innerhalb eines Korridors von ± 2 Grad um die Richtung des Zielpunktes herum. Bei einer größeren Abweichung erschienen in drei konzentrischen Reihen jeweils elf Pfeile auf der Experimentierfläche, die in die zu korrigierende Richtung – entweder links oder rechts - zeigten (Abb. 20). Ihre Position variierte nicht. Die Farbe der Pfeile gab das Ausmaß der Richtungsabweichung an. Sie wechselte kontinuierlich von braun über rötliche Farben, bis sie bei einer Abweichung von ca. 40 Grad die Farbe weiß annahm. Auf diese Weise erhielten die Versuchspersonen keine Rückmeldung mehr über die Amplitude der Bewegung.

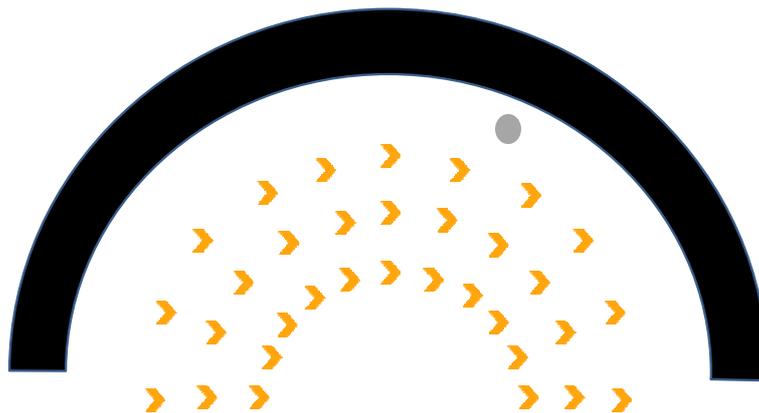


Abbildung 20: Schematische Darstellung der indirekten Bewegungsrückmeldung in Versuch A4. Bei einem größeren Fehlerwinkel als zwei Grad geben Pfeile auf der Experimentierfläche die Richtung an, in welche die Bewegung korrigiert werden muss, um das Ziel (grau) zu treffen. Bei negativen Fehlerwinkeln zeigen die Pfeile nach rechts, bei positiven Fehlerwinkeln nach links. Mit der Größe der Abweichung ändert sich die Pfeilfarbe. In schwarzer Farbe ist die mechanische Barriere dargestellt.

Der Versuchsaufbau entsprach dem der vorherigen Versuche. Der Versuchsablauf der Gruppen V-ind und V-ak war identisch mit dem Ablauf der Gruppen aus Versuch A1 und der von Gruppe V-ind-RL mit dem der Gruppe VdualRL aus Versuch A2.

Die inferenzstatistischen Analysen erfolgten mittels mehrfaktorieller Varianzanalysen mit Messwiederholung (die Zahl gibt die Anzahl der Merkmalsausprägungen des anschließend benannten Faktors an):

1. Grundbedingung mit Rückmeldung: 4 (Gruppe) * 3 (Episode)
2. Grundbedingung mit Rückmeldung der Gruppe V-ind-RL: 2 (Hand) * 3 (Episode)
3. Grundbedingung ohne Rückmeldung: 4 (Gruppe) * 2 (Hand) * 2 (Modalität)
4. Adaptations- und Auffrischungsphase: 4 (Gruppe) * 23 (Episode)
5. Nacheffekte: 4 (Gruppe) * 2 (Modalität) * 2 (Hand).

Der Faktor Gruppe ist ein Zwischengruppenfaktor, bei den anderen handelt es sich um Innergruppenfaktoren.

7.3. Ergebnisse

Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung

Die Gruppenmittelwerte aller Episoden mit Bewegungsrückmeldung sowie der Vortests ohne Bewegungsrückmeldung sind in Abb. 21 dargestellt (die Werte der Gruppe V-dir-R sind den Abb. 4 und 15 entnehmbar). In der Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung weist Gruppe V-ind-RL in der rechten Hand geringere Fehlerwinkel als die Gruppen V-ind und V-ak auf, die auf einem vergleichbaren Niveau liegen. Die Varianzanalyse bestätigt jedoch die Unterschiede zwischen diesen drei Gruppen sowie der Gruppe V-dir-R nicht (Tab. 58). Die signifikante Konstante belegt gruppenübergreifend, dass die Fehlerwinkel von Null unterschiedlich sind, daher erfolgt auch in dieser Versuchsreihe eine Normierung der folgenden Werte mit Bewegungsrückmeldung auf die Grundbedingung. Zwar können zwischen den Episoden keine Unterschiede nachgewiesen werden und auch die Interaktion ist nicht signifikant. Jedoch erfolgt die Normierung analog zu den vorherigen Versuchsreihen durch Bildung der Differenz von Fehlerwinkeln der zu normierenden Episode und dem Mittelwert der Fehlerwinkel der Episoden zwei und drei.

Tabelle 58: Varianzanalyse der Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung aus Versuch A4. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Faktor	Freiheitsgrade	F	p	Effektgröße η^2
Konstante	1,56	96,39	<0,001	0,63
Gruppe	3,56	0,91	0,439	0,05
Episode	2,112	1,31	0,273	0,02
Episode*Gruppe	6,113	0,37	0,895	0,02

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Ein Vergleich der rechten mit der linken Hand in Gruppe V-ind-RL zeigt keinen signifikanten Effekt, außer einer signifikanten Konstanten (Tab. 58).

Tabelle 59: Varianzanalyse der Grundbedingungen mit Bewegungsrückmeldung in Gruppe V-ind-RL aus Versuch A4. Die Werte der linken Hand wurden für die Analyse invertiert. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Faktor	Freiheitsgrade	F	p	Effektgröße η^2
Konstante	1,11	24,61	<0,001	0,69
Hand	1,11	1,40	0,262	0,11
Episode	2,22	2,67	0,091	0,20
Episode*Hand	2,22	0,68	0,518	0,06

Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung

Die Fehlerwinkel der Vortests ohne Bewegungsrückmeldung sind ebenfalls signifikant unterschiedlich von Null (Konstante in Tab. 60), so dass auch hier wieder eine Normierung der Nachtests auf diese Werte erforderlich wurde. In allen Gruppen ist ein größerer Fehler bei Bewegungen zu akustischen als bei Bewegungen zu visuellen Zielen erkennbar. Dieser Effekt wird durch die Varianzanalyse bestätigt (signifikanter Faktor Modalität). Darüber hinaus liefert die Varianzanalyse keinen Hinweis darauf, dass dieser Effekt nicht für alle vier Gruppen und beide Hände gelten sollte.

Tabelle 60: Varianzanalyse der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung aus Versuch A4. Die Werte der linken Hand wurden für die Analyse invertiert. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Faktor	Freiheitsgrade	F	p	Effektgröße η^2
Konstante	1,56	232,71	<0,001	0,81
Gruppe	3,56	0,53	0,665	0,03
Hand	1,56	1,54	0,220	0,03
Hand*Gruppe	3,56	1,76	0,166	0,09
Modalität	1,56	49,23	<0,001	0,47
Modalität*Gruppe	3,56	0,66	0,582	0,03
Hand*Modalität	1,56	0,01	0,943	0,00
Hand*Modalität*Gruppe	3,56	0,02	0,995	0,00

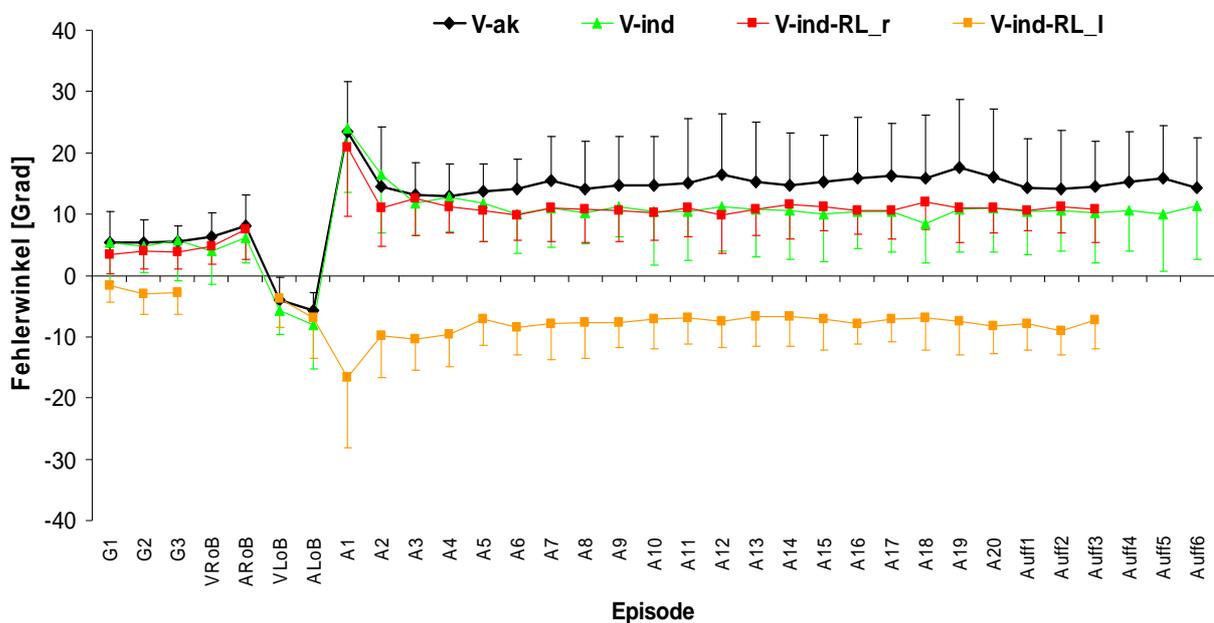


Abbildung 21: Fehlerwinkel aus Versuch A4. Dargestellt sind die Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (Balken) aller Episoden der Grundbedingung (G1-G3) mit und ohne Bewegungsrückmeldung (oB), bei Bewegungen zu visuellen (V) oder akustischen (A) Zielen mit der rechten (R, r) oder der linken (L, l) Hand, sowie der Adaptations- (A1-A20) und Auffrischungsphase (Auff1-Auff5) der Gruppen V-ak und V-ind.

Adaptations- und Auffrischungsphase

Die Adaptation aller Gruppen mit indirekter Bewegungsrückmeldung (Abb. 21) verläuft langsamer als die der Gruppe V-dir-R (Abb. 4 und 15). Ab der zweiten Adaptationsepisode gleichen sich die Gruppen hinsichtlich ihres Fehlerwinkels an und zeigen ab diesem Zeitpunkt einen ähnlichen Verlauf. Allerdings ist der Verlauf der Gruppe V-ak auffällig. In ihr nimmt der Fehlerwinkel ab Episode A3 bis zum Ende der Adaptation tendenziell wieder zu.

Die Varianzanalyse belegt keinen Gruppeneffekt, aber eine signifikante Interaktion (Tab. 61). Ein LSD-Test bestätigt signifikante Unterschiede in der ersten Adaptationsepisode zwischen Gruppe V-dir-R und den Gruppen V-ind, V-ak und der rechten Hand in Gruppe V-ind-RL (Tab. 62a). Im zweiten Abschnitt der Adaptationsphase treten signifikante Unterschiede von Gruppe V-ak zu den anderen Gruppen auf (Tab. 62b), die sich untereinander nicht unterscheiden (jeweils $p > 0,05$). Darüber hinaus sind in den Episoden A3 und A4 der Gruppe V-ak signifikant geringere Fehlerwinkel als in den Episoden A19 ($p=0,0032$; $p=0,0024$) und A20 ($p=0,0492$; $p=0,0404$) zu verzeichnen. In den anderen Gruppen tritt dieser Effekt nicht auf.

Das Adaptationsniveau bleibt auch bei intermittierenden Nacheffekt-Tests auf einem einheitlichen Niveau. In keiner der Gruppen können ab Episode A16 Unterschiede zwischen einzelnen Episoden belegt werden. Eine Ausnahme bildet Gruppe V-ak: dort ist der Fehlerwinkel in Episode A19 signifikant höher als in Auff1 ($p=0,024$).

Tabelle 61: Varianzanalyse der Adaptationsphasen in den Gruppen mit indirekter Bewegungsrückmeldung aus Versuch A4. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Faktor	Freiheitsgrade	F	p	Effektgröße η^2
Konstante	1,56	153,33	<0,001	0,73
Gruppe	3,56	1,23	0,3060	0,06
Episode	22,1232	14,70	<0,001*	0,21
Episode*Gruppe	66,1232	2,13	0,005*	0,10

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Tabelle 62a: Auszug des Post-Hoc Tests zur Interaktion Episode*Gruppe aus Tabelle 61. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche aller Gruppen in der ersten Adaptationsepisode (A1).

	V-dir-R	V-ak	V-ind	V-ind-RL
V-dir-R		0,001	<0,001	0,007
V-ak	0,001		0,744	0,641
V-ind	<0,001	0,744	0,644	0,438
V-ind-RL	0,007	0,641	0,438	

Tabelle 62b: Auszug des Post-Hoc Tests zur Interaktion Episode*Gruppe aus Tabelle 61. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche von Gruppe V-ak zu den Gruppen V-ind, V-Dir-R und V-ind-RL in den Adaptationsepisoden A12 bis A20.

	V-ak								
	A12	A13	A14	A15	A16	A17	A18	A19	A20
V-dir-R	0,063	0,247	0,188	0,410	0,071	0,046	0,074	0,007	0,040
V-ind	0,039	0,072	0,105	0,043	0,026	0,020	0,003	0,007	0,044
V-ind-RL	0,036	0,220	0,521	0,312	0,117	0,092	0,301	0,0397	0,143

Ein Vergleich der Adaptation beider Hände in Gruppe V-ind-RL resultiert lediglich in einem signifikanten Episodeneffekt (Tab. 63). Weder ist ein Unterschied zwischen den Händen, noch eine Interaktion nachweisbar (die Werte der linken Hand wurden für die Analyse invertiert).

Tabelle 63: Varianzanalyse über die Fehlerwinkel der Adaptationsphasen von rechter und linker Hand in Gruppe V-ind-RL aus Versuch A4. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Faktor	Freiheitsgrade	F	p	Effektgröße η^2
Konstante	1,11	63,83	<0,001	0,85
Hand	1,11	4,44	0,059	0,29
Episode	19,209	9,39	<0,001*	0,46
Hand*Episode	19,209	0,10	0,467	0,08

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Nacheffekte

Die Nacheffekte sind in Abb. 22 dargestellt (die Werte der Gruppe V-dir-R sind in den Abb. 8 und 17 erkennbar). In den drei Gruppen V-ak, V-ind und V-ind-RL sind die Nacheffekte der Größe nach vergleichbar. Zwischen den Sinnesmodalitäten lassen sich lediglich geringe Unterschiede ausmachen. Im Vergleich zur Gruppe V-dir-R sind die Nacheffekte der dominanten Hand in den Gruppen mit indirekter Bewegungsrückmeldung deutlich reduziert.

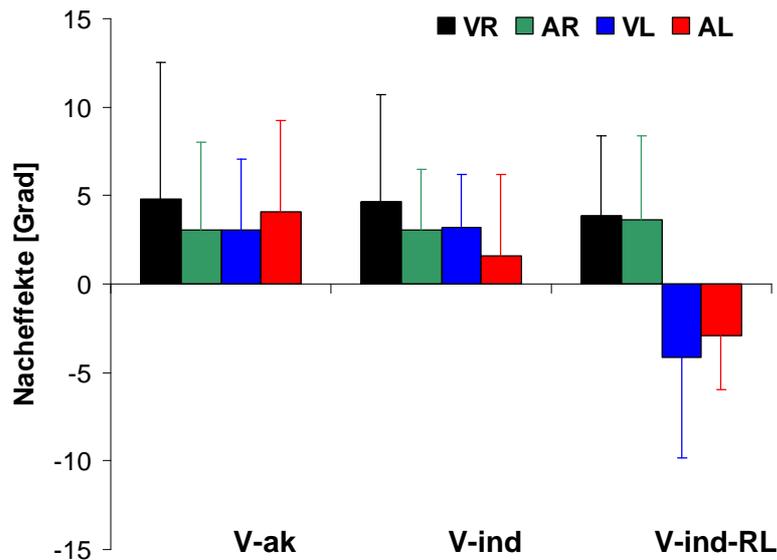


Abbildung 22: Nacheffekte in Versuch A4. Dargestellt sind die Mittelwerte (dicke Balken) und Standardabweichungen (dünne Balken) der Gruppen V-ak, V-ind und V-ind-RL bei Bewegungen zu visuellen (V) oder akustischen (A) Zielen mit der rechten (R) oder der linken Hand (L).

Tabelle 64: Varianzanalyse der Nacheffekte aus Versuch A4. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Faktor	Freiheitsgrade	F	p	Effektgröße η^2
Konstante	1,56	144,14	<0,001	0,720
Gruppe	3,56	7,73	<0,001	0,293
Hand	1,56	15,11	<0,001	0,213
Hand*Gruppe	3,56	11,35	<0,001	0,378
Modalität	1,56	3,32	0,074	0,056
Modalität*Gruppe	3,56	0,41	0,747	0,022
Hand*Modalität	1,56	0,18	0,671	0,003
Hand*Modalität*Gruppe	3,56	0,61	0,613	0,032

Die Nacheffekte der linken Hand in Gruppe V-ind-RL, welche selbst aktiv an eine Diskordanz adaptiert hat, wurden invertiert in die Varianzanalyse mit aufgenommen. Diese Analyse belegt höchst signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen und den Händen, sowie eine höchst signifikante Interaktion Hand*Gruppe (Tab. 64). Die Post-Hoc Analyse bestätigt, dass die Nacheffekte der Gruppe V-dir-R signifikant größer als die der anderen Gruppen sind (V-dir-R zu V-ind $p < 0,001$, zu V-ak $p = 0,002$, zu V-ind-RL $p = 0,001$), welche sich nicht unterscheiden ($p > 0,05$). Dieses Ergebnis lässt sich mit Hilfe des Post-Hoc Tests der Interaktion spezifizieren: Lediglich die Nacheffekte der rechten Hand von Gruppe V-dir-R sind größer als die in anderen Gruppen ($p < 0,001$), die sich nicht unterscheiden (jeweils $p > 0,05$). Bei der linken Hand lassen sich überhaupt keine Unterschiede belegen (jeweils $p > 0,05$). Selbst Gruppe V-ind-RL hat

keine höheren Nacheffekte¹¹ als die anderen Gruppen der linken Hand, obwohl in dieser Gruppe die linke Hand aktiv - und nicht wie in den anderen Gruppe passiv – adaptiert hat.

7.4. Diskussion

Ziel des vorliegenden Versuchs war eine Untersuchung des Einflusses der Bewegungsrückmeldung auf den Verlauf und das Ausmaß visuomotorischer Adaptation. Dazu wurden mehrere Gruppen verglichen, die unterschiedliche Arten von Bewegungsrückmeldungen erhielten. Weder in der Grundbedingung mit noch ohne Bewegungsrückmeldung können Unterschiede zwischen den Gruppen aufgedeckt werden, so dass eine vergleichbare Ausgangsposition angenommen werden kann und Zwischengruppenvergleiche durchgeführt werden können.

Die Adaptation mit indirekter Bewegungsrückmeldung unterscheidet sich von der Adaptation mit direkter Bewegungsrückmeldung. Es tritt eine Verlangsamung zu Beginn der Adaptation, aber keine Verminderung des Adaptationsausmaßes auf. Somit wird Hypothese 1 bestätigt. Unterschiede zwischen indirekter visueller und akustischer Bewegungsrückmeldung zum Ende der Adaptation zeigen, dass die unimodale kontinuierliche Bewegungsrückmeldung einen sinnvollen Beitrag zur Adaptation leistet und die Versuchspersonen nicht nur die terminale Rückmeldung nutzen, die zwischen beiden Bedingungen identisch ist.

Dieser Aspekt ist für die Interpretation der Nacheffekte von Bedeutung. Die Nacheffekte der adaptierten Hand sind sowohl bei akustischer als auch bei visueller indirekter Bewegungsrückmeldung im Vergleich zur direkten Bewegungsrückmeldung reduziert. Gemäß Hinder et al. (2008a) kann die Ursache für reduzierte Nacheffekte darin liegen, dass Zeigebewegungen nur terminal und nicht kontinuierlich rückgemeldet werden. Dies kann für den vorliegenden Versuch auf Grund der obigen Überlegungen und den vergleichbar großen Nacheffekten der Gruppen V-ind und V-ak weitgehend ausgeschlossen werden. Somit wird auch Hypothese 2 bestätigt. Nichtsdestotrotz treten im Vergleich zu den Ergebnissen der vorherigen Versuche zwei Besonderheiten auf. Der Unterschied zwischen adaptierter und nicht-adaptierter Hand scheint in der vorliegenden Studie geringer zu sein als in Versuch A1. Dies wird unter anderem bei der Betrachtung der Effektgrößen (partielles η^2) deutlich, die in diesem Versuch bei 0,21 (mittlerer Effekt) und in Versuch A1 bei 0,62 (großer Effekt) lag. Es ist allerdings zu beachten, dass in Versuch A1 mehr Nacheffekt-Tests in der Varianzanalyse

¹¹ Die Werte der linken Hand wurden für die Analyse invertiert.

berücksichtigt wurden und dieser Vergleich somit vorsichtig zu bewerten ist (Rasch et al., 2006). Es ist zudem auch ein Einfluss der Rückmeldung auf die Fähigkeit Bewegungskorrekturen auszugleichen denkbar. Auch dies könnte zu einer Reduktion der Nacheffekte führen (Bock, Gizewski, Schoch, & Timmann, 2009a; Werner, Bock, & Timmann, 2009b). Die Farbänderungen, welche bei indirekter visueller Rückmeldung das Ausmaß der Richtungsabweichung anzeigten, könnten weniger deutlich als die Tonhöhenänderungen der akustischen Rückmeldung wirken und zur Bewegungskorrektur nutzbar sein. Dagegen spricht allerdings das geringere Adaptationsausmaß bei akustischer als bei visueller indirekter Rückmeldung.

Auffällig ist zudem, dass die Unterschiede zwischen adaptierter und nicht-adaptierter Sinnesmodalität nur noch an statistische Signifikanz grenzen. Demnach kann für die visuelle Modalität kein höherer Zugang zu dem adaptiven Zustand als für die auditive Modalität angenommen werden. Nach audiomotorischer Adaptation ist dies jedoch der Fall (Versuche A1 bis A3). Möglicherweise wirkt das Ausschalten der Information über die Bewegungsamplitude in der visuellen Modalität gravierender als in der auditiven, wodurch der Zugang beider Modalitäten ausgeglichen wird.

Hypothese 3 kann nicht verworfen werden. Duale visuomotorische Adaptation bei indirekter Bewegungsrückmeldung führt zu vergleichbaren Nacheffekten wie Adaptation an eine einzelne Diskordanz. Somit wird der intermanuelle Transfer unterbunden, der bei Adaptation an eine einzelne Diskordanz auftritt. Dies entspricht den Ergebnissen der dualen visuomotorischen, aber nicht der dualen audiomotorischen Adaptation. Der asymmetrische Transfer der Gruppen A dualRL und V A dualRL des Versuchs A2 kann daher weder auf die Art der Bewegungsrückmeldung, noch auf eine geringe Nacheffektausprägung zurückgeführt werden, da diese auch in dem vorliegenden Versuch geringer sind, als die der Gruppe V-dir-R. Darüber hinaus scheint auch nicht die Tendenz zu vollständigem intermanueller Transfer, wie er in Gruppe AL des Versuchs A1 gefunden wurde, den asymmetrischen Transfer zu begründen. Dies könnte demnach spezifisch für audiomotorische Adaptation sein.

Unterschiede zwischen visuo- und audiomotorischer Adaptation in den Versuchen A1 bis A3 können weitgehend auf die Art der Bewegungsrückmeldung zurückgeführt werden. Der Aspekt des asymmetrischen Transfers in Versuch A2 scheint jedoch nicht durch die Bewegungsrückmeldung bedingt und könnte daher spezifisch für die auditive Modalität sein. Zusammen mit den Interaktionen der visuellen und auditiven Sinnesmodalität überwiegen die Argumente für einen einheitlichen adaptiven visuo- und audiomotorischen Mechanismus.

8. Versuch A5: Transfer von Adaptation zwischen okulomotorischem und handmotorischem System

Die Ergebnisse der vorherigen Versuche weisen darauf hin, dass das sensomotorische System gleichzeitig zwei Adaptationszustände speichern kann, die in einigen Fällen in Wechselwirkung zueinander treten, in anderen Fällen Wechselwirkungen jedoch ausbleiben. Daraus wurde der Schluss gezogen, dass diese Zustände parallel zueinander lokalisiert sind. Versuch A2 zeigt, dass jeder Arm mit einem Adaptationszustand assoziiert werden kann. Sowohl Versuch A2 als auch Versuch A3 belegen, dass die visuelle und auditive Sinnesmodalität nicht selbst adaptieren, sondern Zugriff auf diese Zustände erhalten. Zudem weisen die Ergebnisse von Versuch A3 darauf hin, dass auch nach Adaptation eines einzelnen Armes gleichzeitig zwei adaptive Zustände gespeichert werden können, wenn auch unvollständig. Dennoch kann dies als Hinweis darauf interpretiert werden, dass adaptive Zustände effektorunspezifisch sind. In diesem Fall ist es denkbar, dass Adaptation auch zwischen zwei unterschiedlichen Effektorarten transferieren kann. Die folgende Studie wurde daher unternommen, um Transfer von Handadaptation auf Augenbewegungen und umgekehrt zu untersuchen.

8.1. *Das okulomotorische System und dessen Wechselwirkungen mit dem handmotorischen System*

Viele alltägliche und sportliche Handlungen basieren auf der grundlegenden Fähigkeit zur zeitlichen und räumlichen Koordination von Augen- und Handbewegungen. Cricketspielern bleiben nicht selten nur 100-200 ms Zeit, um nach dem Aufprallen des Balles auf dem Boden dessen Flugbahn zu bestimmen und die Schlagbewegung entsprechend zu gestalten. Topspieler haben sich dazu effektive Blickstrategien angeeignet, die ihnen die Aufnahme und Verarbeitung visueller Informationen in erfolgreiche Schlagbewegungen auch unter diesem Zeitdruck ermöglichen (Land & McLeod, 2000). Solch effiziente Leistungen lassen vermuten, dass Augen- und Handbewegungen bereits auf einer frühen Verarbeitungsstufe interagieren bzw. auf gemeinsame Mechanismen der Informationsverarbeitung zurückgreifen. Entsprechend lassen sich experimentelle Belege zur zeitlichen und räumlichen Kopplung von Augen- und Handbewegungen finden. So fanden Helsen, Elliott, Starkes und Ricker (2000) eine konstante Differenz zwischen der Latenzzeit von Augen- zu Handbewegungen, sowie eine hohe Korrelation zwischen den Zeitpunkten der Beendigung einer Sakkade (schnelle Augenbewegung, Blicksprung) und der maximalen Geschwindigkeit der Hand, was nach Meinung der Autoren auf eine gemeinsame ballistische Komponente

hinweist. Zudem berichten sie, dass der Endpunkt der Sakkade und der Endpunkt der ballistischen Handbewegung gleich stark vom Zielpunkt abweichen. Diese metrischen Gemeinsamkeiten weisen auf eine gemeinsame Informationsgrundlage für die Bewegungsprogrammierung hin. Neggers und Bekkering (2002) zeigten, dass die Interaktion von Augen- und Handbewegungen weniger einer Kooperation als einer Kopplung beider Systeme entspricht. Während eine Hand eine schnelle zielgerichtete Bewegung ausführt, fixieren die Augen in der Regel das Bewegungsziel der Hand. Wird die Position des Zielpunkts der Hand – und damit der Fixationspunkt der Augen – verlagert (Double Step), können die Augen trotz expliziter Aufforderung durch den Versuchsleiter nicht von dem ersten Bewegungsziel der Hand gelöst werden, bis die Bewegung der Hand abgeschlossen ist oder sich deren Bewegungsrichtung ändert. Die Kopplung von Augen- und Handbewegungen scheint vor allem bei visuomotorischen Transformationen der präferierte Mechanismus zu sein, da eine Entkopplung die Funktionsfähigkeit eines bestimmten kortikalen Areals (superiorer Parietallappen) voraussetzt. Patienten, die optische Ataxie und Schädigungen in diesem Bereich aufweisen, sind zu einer Entkopplung nicht mehr in der Lage. Um alltägliche Leistungen ausführen zu können, müssen sie sich Blickstrategien aneignen, welche zwar nicht entkoppeln, aber kompensieren (Granek, 2009).

Die gleichzeitige Ausführung von Hand- und Augenbewegungen könnte auf einem anderen Mechanismus beruhen als deren separate Ausführung. Es ist auch denkbar, dass die Versuchsbedingungen unterschiedliche Abschnitte einer einheitlichen zentralnervösen Struktur ansteuern bzw. diese Abschnitte Teil eines einheitlichen Netzwerkes sind. Diese Sichtweise lehnt sich an die Argumentation bezüglich des adaptiven sensomotorischen Systems aus Kapitel 5.4 an. In diesem Fall sollte das adaptive okulomotorische System ähnliche Charakteristika wie das adaptive handmotorische System aufweisen. Daher werden im Folgenden Eigenschaften des okulomotorischen Systems aufgezeigt.

Adaptation von Augenbewegungen wird in der Regel in Double Step Versuchen hervorgerufen. Die wiederholte Ausführung von Sakkaden zu den sich verlagernden Zielpositionen führt zu einer kontinuierlichen Verringerung der Abweichung zwischen erster Sakkade und zweiter endgültiger Zielposition und kann innerhalb von 50 bis einigen hundert Wiederholungen zur vollständigen Adaptation führen (Deubel, 1987; Kröller, De Graaf, Prablanc, & Pelisson, 1999). Wie bei Adaptation von Handbewegungen wird intersensorischer Transfer von der visuellen auf die auditive Modalität beschrieben (Frens & van Opstal, 1994). Darüber hinaus zeigen sich Auswirkungen auf die Wahrnehmung der Lokalisation visueller Stimuli. Der Raum dieser Wahrnehmungsänderung beschränkt sich auf unmittelbare Richtungen um die

Positionen der Bewegungsziele herum, die während der Adaptation angesteuert wurden. Das weist auf eine topographische Anordnung adaptiver Zustände hin, die sowohl motorisch als auch sensorisch wirksam werden (Awater, Burr, Lappe, Morrone, & Goldberg, 2005). Collins (2007) fanden neben den lokal begrenzten Wahrnehmungsmodifikationen auch begrenzten Transfer der Adaptation auf ungeübte Bewegungsrichtungen. Beide räumliche Bereiche entsprachen sich nahezu, so dass beiden Phänomenen der gleiche Mechanismus zu Grunde zu liegen scheint.

Während diese Autoren Adaptation in einer einzelnen Richtung untersuchten, ließ Deubel (1987) Versuchspersonen in mehreren Richtungen adaptieren. Auch bei Adaptation in einer größeren Arbeitsfläche als in den beiden vorher genannten Studien zeigte sich, dass eine Beschränkung der räumlichen Generalisierung um die Zielpunkte kaum erfolgt - die Nacheffekte nehmen bei einer Abweichung von 15 Grad zu der adaptierten Bewegungsrichtung etwa um den Faktor zwei ab. Die anteiligen Nacheffekte zweier benachbarter Bewegungsrichtungen addieren sich, sofern Bewegungen zu einem zwischen ihnen liegenden Ziel ausgeführt wurden. Die Ergebnisse deuten somit darauf hin, dass die Adaptation lokal in unabhängigen Einheiten erfolgt. Darin könnte ein Unterschied zur Adaptation der Hand bestehen, bei der bereits bei einer geringeren Zielanzahl als bei Deubel (1987) eine deutlichere räumliche Generalisierung auftritt (Bock, 1992; Krakauer, et al., 2000). Dies könnte allerdings in der Art der Bewegungsrückmeldung begründet liegen: während die Bewegungen bei Bock (1992) und Krakauer et al. (2000) kontinuierlich rückgemeldet wurden, können bei den Double Step Versuchen zur Sakkadenadaptation nur die Endpunkte (terminal) rückgemeldet werden. Heuer und Hegele (2008) konnten zeigen, dass eine kontinuierliche Rückmeldung der Handposition eine andere Form der räumlichen Generalisierung hervorruft als eine terminale Rückmeldung. Unterschiedliche Bewegungsrückmeldungen könnten zu unterschiedlicher Lokalisation adaptiver Veränderungen führen (vgl. Kapitel 7).

Noto, Watanabe und Fuchs (1999) berichten, dass bei Rhesusaffen die Adaptationsfelder von Bewegungsamplitude und -richtung im Wesentlichen vergleichbare Profile aufweisen und Bewegungsfeldern der Frontalen Augenfelder und des Superioren Colliculus ähneln. Daher könnten diese Strukturen in die Sakkadenadaptation involviert sein. Dieser Schlussfolgerung widersprechen Desmurget et al. (1998, 2000). Sie untersuchten Adaptation der Sakkadenamplitude beim Menschen mittels Positronenemissionstomographie, ein Verfahren, mit dem der zerebrale Blutfluss gemessen wird. In beiden Studien fanden sie eine im Vergleich zu Kontrollbedingungen erhöhte Aktivität im Kleinhirn (okulomotorische zerebrale Vermis), so dass adaptive Veränderungen dort verortet zu sein scheinen. Es ist jedoch

berichtenswert, dass zumindest in einer Studie Aktivitätsänderungen im Superioren Colliculus und der frontalen Augenfelder an der Grenze zur statistischen Signifikanz lagen ($p < 0,05$; die Signifikanzgrenze lag bei $p < 0,01$). Somit sollte der Superiore Colliculus als möglicher Ort adaptiver Veränderungen nicht vollkommen ausgeschlossen werden.

Eine aktuelle Studie eröffnet einen weiteren Aspekt: Xu-Wilson, Chen-Harris, Zee, & Shadmehr (2009) fanden eine Beeinträchtigung der Sakkadenadaptation bei Patienten mit Kleinhirn-Degeneration (Ataxie vom Typ SCA-6, Hemisphären und Vermis geschädigt) und bestätigen somit die Ergebnisse von Desmurget und Kollegen. Allerdings differenzieren sie zwischen zwei Komponenten der Adaptation: bei den Patienten war nur eine schnelle Komponente des Adaptationsprozesses betroffen, eine langsame Komponente war hingegen völlig intakt. Die langsame Adaptationskomponente könnte daher in einem anderen Gehirnareal, z.B. dem Superioren Colliculus, lokalisiert sein. Neurone im Superioren Colliculus besitzen grundsätzlich die Fähigkeit zur Adaptation, wie Melis und van Gisbergen (1996) mittels elektrischer Stimulation bei Affen nachwiesen. Takeichi, Kaneko und Fuchs (2007) kommen zu dem Schluss, dass der Superiore Colliculus den Ort adaptiver Veränderungen oder die letzte Instanz des adaptiven Systems darstellt. Ebenfalls mittels Einzelzelleitung bei Rhesusaffen konnten sie bei verhaltensbasierter Adaptation Aktivitätsänderungen von Neuronen in Bewegungsfeldern des Superioren Colliculus belegen, die mit der Adaptationsrate hoch korrelieren. Es bleibt allerdings zu berücksichtigen, dass sich die adaptiven Mechanismen beim Menschen und Affen unterscheiden können (Deubel 1987).

Eine prägnante Eigenschaft des Superioren Colliculus sind Bewegungsfelder (Sparks, Holland, & Guthrie, 1976). In den mittleren und tiefen Schichten dieser Struktur liegen Neuronenpopulationen, die topographisch organisiert sind. Deren Neurone sind nur bei Bewegungen in einem bestimmten räumlichen Bereich aktiv. Die Aktivität eines Neurons ist in eine spezialisierte Richtung am größten und nimmt kontinuierlich mit der Abweichung von dieser Richtung ab. Die resultierende Bewegungsrichtung ergibt sich aus der Summe der Einzelaktivitäten aller Neurone. Die Bewegungsprogrammierung wurde daher auch als Berechnung eines Richtungsvektors bezeichnet. Zumindest bei Augenbewegungen könnte der Superiore Colliculus auch direkt an sensomotorischen Transformationen beteiligt sein: Marino, Rodgers, Levy und Munoz (2008) berichten von Neuronen, die sowohl bei visuellen Stimuli als auch bei der Spezifizierung der Sakkadenmetrik aktiv sind.

Auch für Handbewegungen werden Bewegungsfelder beschrieben (Werner, Hoffmann, & Dannenberg, 1997). Neurone werden bereits vor einer Bewegungsausführung aktiv. Diese Aktivität korreliert hoch mit der Aktivierung spezifischer Schulter-, Arm- und Rumpfmuskeln und ist unabhängig von Augenbewegungen. Stuphorn, Bauswein und Hoffmann (2000) fanden ebenfalls Neurone, die nur bei Bewegungen des Armes in eine bestimmte Richtung aktiv sind. Dabei kann zwischen Neuronen, die ihre Aktivität in Abhängigkeit der Blickrichtung modulieren und Neuronen, die davon unabhängig sind, differenziert werden. Zumindest die blick-unabhängigen Neuronen sind sowohl während, als auch vor der Bewegungsausführung aktiv, was auf Ihre Rolle in der Bewegungsprogrammierung hinweist. Die blick-abhängigen Neuronen könnten hingegen bei Bewegungskorrekturen aktiviert sein. Interessanterweise finden sich Überlappungen mit Neuronen, die bei der Ausführung von Sakkaden aktiv sind¹².

Diese Ergebnisse lassen vermuten, dass die Adaptation des okulomotorischen Systems Auswirkungen auf die Adaptation des handmotorischen Systems - und umgekehrt - haben kann. Van Donkelaar, Fisher und Lee (1994) konnten zeigen, dass eine Adaptation von gleitenden Augenbewegungen auf Handbewegungen generalisiert. Kontinuierliche Handbewegungen schießen dann über das zu verfolgende Ziel hinaus, was als Nachweis von Transfer interpretiert werden kann. Die Autoren folgern, dass die adaptiven Veränderungen in einem seriellen System oberhalb des Divergenzpunktes beider Effektoren und in der Informationsverarbeitung oder Wahrnehmung visueller Stimuli lokalisiert sind.

Bekkering, Abrams und Pratt (1995) beschreiben Transfer von Sakkadenadaptation auf diskrete Handbewegungen. Die Ergebnisse sind nicht eindeutig interpretierbar, da die Versuchspersonen sowohl während der Adaptation als auch während der Nacheffekttests zeitgleich Augen- und Handbewegungen ausführten. Somit ist unklar, ob wirklich Transfer auftritt oder ob Augen- und Handbewegungen parallel, aber separat, adaptieren bzw. die Auswirkungen auf Handbewegungen aufgrund der engen Kopplung von beiden Systemen erfolgen. Wahrscheinlicher ist, dass eine parallele Adaptation der Handbewegungen erfolgt, da Magescas und Prablanc (2006) zeigten, dass kontinuierlich ausgeführte Korrektursakkaden zur Adaptation von zeitgleich ausgeführten Handbewegungen führen kann, ohne dass die Sakkaden selbst adaptieren.

Kröllner et al. (1999) untersuchten Transfer von Adaptation der Amplitude von Blickbewegungen (Kopf und Augen) auf Handbewegungen. Dabei differenzierten sie Adaptation bei fixiertem und nicht fixiertem Kopf. In beiden Bedingungen war Transfer

¹² Eine Blickbewegung besteht in einer Augenbewegung unter Mitbewegung des Kopfes.

nachweisbar, nach Meinung der Autoren jedoch nicht in funktionell bedeutsamen Maße (15-20% der Adaptation). Dabei ist zu beachten, dass diese Transferrate nicht auf den Nacheffekt der Sakkadenadaptation bezogen wurde, sondern auf das Adaptationsausmaß. Diese beiden Werte müssen sich jedoch nicht entsprechen (Cotti, Guillaume, Alahyane, Pelisson, & Vercher, 2007), somit könnte die Transferrate tatsächlich höher liegen. Cotti et al. (2007) kommen zu dem Schluss, dass eine Adaptation der Sakkadenamplitude nur unter bestimmten Voraussetzungen auf das handmotorische System generalisiert. Sie untersuchten separat Transfer nach Adaptation von reaktiven und willkürlichen Sakkaden auf Handbewegungen. Sie fanden einerseits, dass Transfer von willkürlichen auf reaktive Sakkaden in beiden Richtungen auftritt, aber in Abhängigkeit der Bewegungsart asymmetrisch oder eher symmetrisch ist (Einzelbewegungen und Bewegungssequenzen). Dieses Muster bildet sich auch in dem Transfer auf Handbewegungen ab. Die Transferrate gleicht dabei einem Kontinuum von einer Bedingung zur anderen, wobei signifikanter Transfer nur nach der Adaptation willkürlicher Sakkaden auftritt. Die Autoren schließen daraus, dass, je stärker der innere Antrieb für eine Sakkade ist, der Transfer auf Handbewegungen umso größer ist.

Sowohl im okulo- als auch im handmotorischen System scheint die Adaptation der Amplituden und Richtungen auf separaten Mechanismen zu beruhen (Bock, 1992; Deubel, 1987; Hou and Fender, 1979). Es wurden weder Studien zum Transfer von Adaptation der Sakkadenrichtung auf Handbewegungen noch zum Transfer von Hand- auf Augenbewegungen gefunden. Einerseits lassen die enge, neurophysiologisch begründbare Kopplung beider Bewegungssysteme sowie Transfer zwischen Arm- und Kopfbewegungen (Seidler, Bloomberg, & Stelmach, 2001b) einen Transfer erwarten, andererseits zeigen die vorhandenen Ergebnisse zur Amplitudenadaptation eine starke Abhängigkeit von den spezifischen Versuchsbedingungen.

8.2. Hypothese

Aus den Versuchen A1-A4, in denen die Adaptation der Bewegungsrichtung erfolgte, wurde folgende Forschungshypothese abgeleitet:

Adaptive Zustände sind im sensomotorischen System effektorunspezifisch lokalisiert.

Diese Hypothese würde unterstützt, wenn sich ein Transfer von Adaptation der Bewegungsrichtung zwischen Augen und Händen finden ließe. Da ausbleibender Transfer die Forschungshypothese nicht widerlegt und die Ergebnisse anderer Studien einen Transfer weder prognostizieren noch ausschließen können, hat die folgende

Untersuchung explorativen Charakter. Aus diesem Grund wird für diesen Versuch keine Arbeitshypothese formuliert.

8.3. Methodik

Im vorliegenden Versuch wurde die Adaptation des okulomotorischen und des handmotorischen Systems mittels eines Double Step Versuchs untersucht, bei dem nach einem konstanten Zeitintervall die Position des anzusteuernenden Ziels verlagert wurde. Mehrere Gründe sprachen für dieses Paradigma:

1. Beide Effektorsysteme sollten in dem gleichen Paradigma adaptieren. Adaptation diskreter Handbewegungen wird überwiegend bei veränderter Bewegungsrückmeldung untersucht. Bei Sakkaden scheint dies jedoch nicht möglich, da sie in der Regel zu schnell beendet sind, um auf Grund von Bewegungsrückmeldungen modifiziert werden zu können. Ihre Adaptation erfolgt in der Regel in Double Step Versuchen. Handbewegungen können auch an Double Steps adaptieren (Magescas und Prablanc, 2006).

2. Einige Autoren betonen, dass die Auslösung des Double Steps während der Ausführung einer Sakkade erfolgen sollte, um die Wahrnehmung des Zielsprungs zu verhindern und damit einhergehende konfundierende Faktoren auszuschließen (Cotti et al. 2007). Bei Adaptation von Handbewegungen ist dies nur möglich, sofern mit den Handbewegungen auch Sakkaden ausgeführt werden (Magescas und Prablanc, 2006). Dies verhindert dann allerdings aufgrund möglicher Kopplungen beider Effektorsysteme die Bestimmung echten Transfers. Fixieren die Augen während der Handbewegung einen Punkt, ist hingegen die Wahrnehmung der Zielpunktverlagerung über peripheres Sehen anzunehmen. Dies erschien jedoch unproblematisch, da auch ein Bewusstsein über die Zielpositionsverlagerung Adaptation nicht verhindert (Park & Shimojo, 2007). Zudem berichten Johnson und Haggard (2005) davon, dass bei sakkaden-gesteuerter Auslösung eines Double Steps sogar in gleichem Maße Bewusstsein über die Zielpositionsverlagerung erlangt wird wie bei einem Double Step nach konstantem Zeitintervall. Kürzlich konnte zudem gezeigt werden, dass die sakkaden-gesteuerte und zeitlich konstante Zielpunktverlagerung zu einer vergleichbaren Rekalibrierung führt (Grigorova, Bock, Ilieva, & Schmitz, 2009).

Eine Besonderheit, die bei konstanten Zeitintervallen auftreten kann, ist der *Globale Effekt*. Ist die Differenz zwischen den Zeitpunkten der Verlagerung der Zielposition und der Reaktion zu gering (Modifikationszeit), können Sakkaden und Handbewegungen während oder sogar noch vor Bewegungsbeginn modifiziert werden. Somit scheinen zwei normalerweise sequentielle Bewegungen teilweise parallel programmiert zu

werden, was in einer veränderten Initialrichtung oder auch in gekrümmten Bewegungsverläufen resultieren kann. Für Augenbewegungen wird eine minimale Modifikationszeit von 70 ms (Becker & Jürgens, 1979) und für Handbewegungen von 200 ms (van Sonderen, Denier van der Gon, & Gielen, 1988; van Sonderen, Gielen, & Denier van der Gon, 1989) beschrieben. Modifikationszeiten scheinen sich jedoch für Richtungen und Amplituden zu unterscheiden (Hou & Fender, 1979) und abhängig von der Aufgabe zu sein (Becker & Jürgens, 1979), daher wurde dieser Aspekt in einer Pilotstudie am eigenen Versuchsaufbau analysiert.

Stichprobe

Alter und Geschlecht der Versuchspersonen sind in Tab. 65 dargestellt. Alle waren Rechtshänder, orthopädisch, neurologisch und psychisch unauffällig und hatten zuvor an keiner Studie zur sensomotorischen Adaptation teilgenommen. Sofern eine Sehschwäche bestand, wurde diese durch das Tragen von Kontaktlinsen ausgeglichen. Alle Versuchsteilnehmer unterzeichneten vorab eine Einverständniserklärung, die Teil eines vorab durch die Ethikkommission der Deutschen Sporthochschule Köln genehmigten Ethikantrages war.

Tabelle 65: Angaben über die Versuchspersonen der Sakkaden- und Handadaptation. Gruppe Hp – Handadaptation des Pilotversuchs, Gruppe Ap – Augenadaptation des Pilotversuchs, Gruppe H Handadaptation des Hauptversuchs, Gruppe A – Augenadaptation des Hauptversuchs.

Gruppe	Geschlecht	Alter (Jahren)
Gruppe Hp	6 weiblich, 6 männlich	23,5 ± 4,5
Gruppe Ap	5 weiblich, 7 männlich	22,1 ± 2,3
Gruppe H	4 weiblich, 6 männlich	23,7 ± 3,0
Gruppe A	4 weiblich, 6 männlich	22,3 ± 2,3

Versuchsapparat

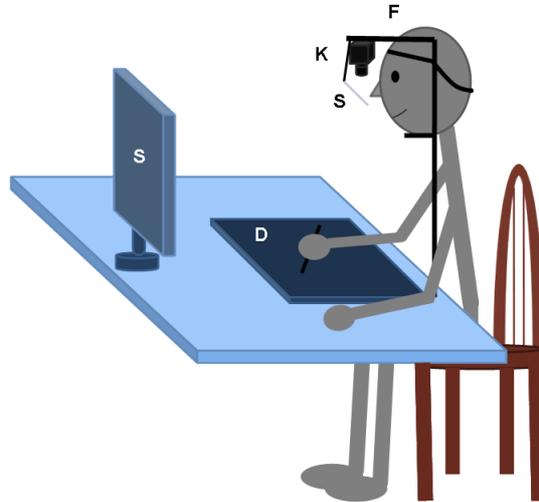


Abbildung 23: Versuchsaufbau des Versuchs A5. Die Versuchspersonen legten ihren Kopf an eine Stütze und blickten leicht abwärts auf einen Computermonitor (S). Sie wurden angewiesen, Zielen auf dem Monitor entweder mit den Augen oder mit der Hand zu folgen. Dazu bewegten sie auf dem Digitalisiertablet (D) einen Stift, dessen Position als Cursor auf dem Bildschirm rückgemeldet wurde. Ein durchsichtiger Spiegel vor dem linken Auge der Versuchspersonen ermöglichte die freie Sicht auf den Monitor und gleichzeitig die Spiegelung des Auges. Dadurch konnte die Augenposition durch die Kamera (K) erfasst werden. Um Kopfbewegungen relativ zur Kamera zu vermeiden, wurde der Kopf mit einem Band an der Kamerastütze fixiert (F).

Die Versuchsteilnehmer wurden in einem abgedunkelten Raum mittig zum Versuchsaufbau positioniert, so dass sie ihre Unterarme locker auf einem Tisch vor ihnen ablegen konnten. Ihr Kopf wurde in dem Versuchsaufbau durch Kinn- und Stirnstütze sowie justierbarem Band fixiert. Auf diese Weise wurden Bewegungen des Kopfes relativ zum Versuchsaufbau minimiert.

Der Versuchsaufbau (Abb. 23) bestand aus drei Komponenten: einer Computereinheit, einer infrarot-sensitiven Kamera und einem Digitalisiertablet. Wesentliche Bestandteile der Computereinheit waren das Datenverarbeitungssystem, ein Augenkontrollmonitor und ein Computerbildschirm. Letzterer diente der Reizdarbietung und der Kontrolle des Versuchsaufbaus durch den Versuchsleiter und war in einer Entfernung von 40 cm mittig auf Kopfhöhe der Versuchspersonen positioniert. Der vertikale Bildschirnmittelpunkt befand sich 5-10 Grad unterhalb der Augen. Die Kamera (ISCAN Inc., 125 Cambridgepark Drive, Cambridge, MA 02238 USA, mit RK-426PC Pupillen/Kornea Reflexion Tracking System) diente der Erfassung von Augenpositionen. Sie war fest auf dem Versuchsaufbau installiert und in allen drei

Raumachsen justierbar. Sie erfasste das Bild eines unter ihr befestigten, um 45 Grad geneigten, durchsichtigen Plexiglasspiegels, welcher unmittelbar vor dem linken Auge der Versuchsperson platziert wurde. Er leitete einen mittels Infrarot-LED ausgesendeten Lichtimpuls zur Kornea der Versuchspersonen und dessen Reflexion zurück zur Kamera. Diese konnte auf Grund ihrer Infrarot-Sensitivität sowohl die Kornea-Reflexion als auch die Pupille erfassen. Eine dem Kamerasystem zugehörige Software berechnete die Koordinaten der Mittelpunkte von Pupille und Kornea-Reflexion, die beide für die Kalkulation der Augenbewegungen genutzt wurden. Auf diese Weise kann eine Unempfindlichkeit auf Bewegungen des Kopfes innerhalb von ca. 1 Kubik Inch (1 Inch = 2,54 cm) erreicht werden (Herstellerangabe), da Translationen zu einer deutlichen Verlagerung der Reflexion bei gleichbleibendem Abstand zum Pupillenmittelpunkt führen und Rotationen zu einer nahezu unveränderten Position des Reflexes bei deutlicher Änderung der Pupillenkoordinate. Bei einer Abtastrate von 50 Hz betrug die räumliche Auflösung der Kamera ein Grad in einem Bewegungsbereich von ± 20 Grad und zwei Grad bei darüber hinausgehenden Bewegungen (Herstellerangabe). Die Zuordnung der Kamerakoordinaten zu Bildschirmkoordinaten wurde durch eine Kalibrierroutine ermöglicht, bei der die Kamerakoordinaten während sequentiell ausgeführten Fixierungen von elf horizontal und elf vertikal angeordneten Punkten auf dem gesamten Computerbildschirm erfasst wurden. Ein nahezu lineares Verhältnis zwischen den beiden Augenkoordinaten bei Rotationen des Auges ermöglicht anhand der gewonnenen Daten eine Interpolation zu allen anderen Bildschirmpositionen. Die Kalibrierung wurde vor jedem Versuch durchgeführt und wiederholt, sofern der Korrelationskoeffizient zwischen Reflex und Pupillenkoordinate den Wert 0,97 unterschritt oder während des Versuchs über den Augenkontrollmonitor deutliche Positionsveränderungen des Auges relativ zur Kamera sichtbar wurden.

Das Digitalisiertablett (GTCO CalComp Inc., 7125 Riverwood Drive, Columbia, USA; Drawing Board III) erfasste die Bewegungen eines elektronischen Stiftes auf der Tabletoberfläche. Ein vom Hersteller mitgelieferter Treiber ermöglichte die exakte Zuordnung von Stiftkoordinaten zu Bildschirmkoordinaten bei einer räumlichen Auflösung von 0,25 mm und einer Abtastrate von 60-100 Hz (Herstellerangabe). Die Abtastrate wurde für alle Geräte seitens der Software auf 50 Hz synchronisiert. Die Daten des Digitalisiertabletts wurden zweifach per zentriertem, gleitendem Drei-Punkt-Mittelwert-Filter geglättet. Die Stiftbewegungen wurden durch einen fadenkreuzförmigen Cursor (0,7 cm) auf dem Computerbildschirm wiedergegeben. Dabei definierte die Versuchssoftware bei jedem Messstart die aktuelle Stiftposition auf dem Tablett als Cursorposition im Mittelpunkt des Bildschirms.

Für dieses Experiment wurden Handbewegungen auf Bewegungen aus dem Handgelenk reduziert, da Bewegungen des gesamten Armes eher zu Mitbewegungen des Oberkörpers und damit zur passiven Mitbewegung des Kopfes und möglicherweise Verschiebungen gegenüber der Kamera führen. Daher wurde die Cursorbewegung auf dem Bildschirm - ähnlich wie bei Mausbewegungen - in der Amplitude verstärkt. Eine Bewegung von 1 cm auf dem Digitalisiertablett führte zu einer Cursorbewegung von 3,7 cm. Auf diese Weise konnte der Cursor zu allen Punkten des Bildschirms durch eine Bewegung aus dem Handgelenk geführt werden.

Aufgabe

Um den permanent sichtbaren Mittelpunkt des Computermonitors wurde ein Kreis mit einem Radius von 20 cm eingeblendet. Den Zielpunkt bildete ein Quadrat mit einer Seitenlänge von 0,7 cm. Dieser Zielpunkt wechselte randomisiert nach 760-1500 ms vom Bildschirnmittelpunkt auf eine von acht Positionen auf dem Kreis. Die möglichen Positionen befanden sich in den Richtungen 0, 45, 90, 135, 180, 225, 270, 315 und 360 Grad und wurden randomisiert ausgewählt¹³. Bei nur einem Zielsprung blieb der Zielpunkt für 760 ms an der Position, bevor er zurück auf den Mittelpunkt des Kreises wechselte und ein neuer Durchgang begann. Bei zwei Zielsprüngen (Double Step) wechselte der Zielpunkt nach 200 ms (bzw. 100 ms in den Pilotversuchen) an eine Position -15 Grad entfernt von der ersten Position auf dem Kreis. Nach 640 ms wechselte der Zielpunkt wieder auf den Mittelpunkt, bevor ein neuer Durchgang begann. Zwanzig Durchgänge bildeten eine Episode. Ein Versuch bestand aus 44 Episoden.

Die Versuchspersonen erhielten die Aufgabe, dem Zielpunkt schnell und genau zu folgen. In der Bedingung *Hand* folgten sie dem Zielpunkt mit dem Cursor durch Stiftbewegungen mit der dominanten Hand auf dem Digitalisiertablett und fixierten währenddessen mit den Augen den Bildschirnmittelpunkt. In der Bedingung *Augen* folgten sie dem Zielpunkt mit den Augen, wobei die Hand auf dem Digitalisiertablett abgelegt wurde. In der Bedingung *Hand+Augen* wurden sie angewiesen, sowohl mit dem Cursor als auch mit den Augen dem Zielpunkt zu folgen. Das Experiment wurde im Rahmen einer Kooperation mit der Bulgarischen Akademie der Wissenschaften durchgeführt. Eine Mitarbeiterin führte die Pilotversuche der Augenadaptation durch und verlas dazu die Anweisungen in englischer Sprache. Alle Teilnehmer gaben vorab

¹³ Die Position 0 Grad befand sich rechts vom Bildschirnmittelpunkt, größere Werte bedeuten eine Verlagerung im mathematisch positiven Sinn.

8. Versuch A5: Transfer von Adaptation zwischen okulomotorischem und handmotorischem 120 System

an, die englische Sprache flüssig sprechen zu können. Alle anderen Anweisungen wurden auf Deutsch verlesen.

Abfolge

Die Versuchsabfolge ist in Tab. 66 wiedergegeben. Zwischen den Episoden entstanden Pausen von mindestens fünf Sekunden durch Bedienung der Kontrolleinheit. Die ersten sechs Episoden dienten zur Erfassung der Richtung von Hand und Augen bei Bewegungen zu einzelnen Zielsprüngen. Sie wurden von allen Werten ab der siebten Episode subtrahiert, um einen Vergleich zwischen Probanden und den Effektorsystemen zu ermöglichen. Die so korrigierten Episodenmediane wurden den Varianz- und Korrelationsanalysen zugeführt, die in der Ergebnisdarstellung genauer spezifiziert sind. Bei den Pilotversuchen wurden die Daten lediglich bis zur siebten Episode ausgewertet, da dort mit dem globalen Effekt gerechnet wurde.

Tabelle 66: Schematischer Ablauf des Versuchs A5. Nur der angegebene Effektor wurde in der entsprechenden Episode bewegt.

Episode	Zielsprünge	Effektor	
		Gruppe H	Gruppe A
1-2	1	Hand	Augen
3-4	1	Augen	Hand
5-6	1	Hand+Augen	Hand+Augen
7-36	2	Hand	Augen
37-38	2	Augen	Hand
39-40	2	Hand+Augen	Hand+Augen
41-42	2	Hand	Augen
43-44	1	Hand	Augen

Datenanalyse

Die Bewegungsrichtung wurde als Winkel zwischen dem Vektor der ersten Zielposition und dem Vektor der Stiftposition bzw. Augenposition ausgehend von einem individuellen Startpunkt (nahe am Bildschirmmittelpunkt) berechnet. Die Augenposition wurde gemäß anderer Studien zur Sakkadenadaptation als erster Endpunkt einer Sakkade definiert (Deubel, 1987). Zur Bestimmung der Handrichtung wurde deren Position 100 ms nach Bewegungsbeginn erfasst, da Korrekturen der bereits laufenden Bewegung erst nach ca. 155 ms auftreten (Prablanc & Martin, 1992). Der Bewegungsbeginn wurde als Zeitpunkt der Überschreitung einer Geschwindigkeit von 30 mm/s definiert. Darüber hinaus wurde sowohl für Augen- als auch für Handbewegungen die Reaktionszeit als zeitliche Differenz zwischen Erscheinen des Zielpunktes und Bewegungsbeginn bestimmt. Die Datenauswertung erfolgte mit Hilfe

interaktiver Computerprogramme¹⁴. Die Versuche wurden in Episoden à 20 Bewegungen gegliedert. Für Richtungen und Reaktionszeiten aller Bewegungen einer Episode wurde der Median berechnet.

Die statistische Analyse erfolgte anhand folgender mehrfaktorieller Varianzanalysen:

1. Grundbedingungen: 2 (Gruppe) * 2 (Effektor: Augen/Hand) * 4 (Episode).
2. Adaptationsphase: 2 (Gruppe) * 30 (Episode).
3. Nacheffekte: 2 (Gruppe) * 2 (Episode).
4. Prozentualer Transfer: 2 (Gruppe).
5. Reaktionszeiten Transferphase: 2 (Gruppe) * 4 (Episode).

Bei Gruppe handelt es sich um einen Zwischen- und bei Episode um einen messwiederholten Innergruppenfaktor.

Zur Berechnung der kritischen Schwelle des globalen Effektes wurde in der Pilotuntersuchung eine einfache lineare Regression mit dem Prädiktor Bewegungsrichtung und der Kriteriumsvariablen Reaktionszeit durchgeführt. Um einen Zusammenhang zwischen der Höhe des Transfers und der Anzahl der Augenbewegungen während der Handadaptation zu prüfen, wurde eine einfache lineare Regression mit dem Prädiktor Bewegungsanzahl und der Kriteriumsvariablen Transfer berechnet.

8.4. Ergebnisse

8.4.1 Pilotuntersuchung

Diskrete Zeige- und Blickbewegungen

Die Augenkoordinaten einer einzelnen Versuchsperson bei einer Sakkade zu einem peripher erscheinenden Ziel sind in Abb. 24 zu sehen. Vor dem Erscheinen des Ziels fixieren die Augen den Startpunkt (negative Werte auf der Zeitachse) und führen ca. 280-300 ms nach dem Zielsprung eine Sakkade aus, auf die eine weitere Fixierung folgt. Auffällig ist, dass die vertikalen Augenkoordinaten bei Fixierung von den Zielkoordinaten leicht abweichen, und dass während der gesamten Zielpräsentation

¹⁴ Die Auswertung der Augenbewegungen in den Pilotversuchen erfolgte mit Hilfe einer interaktiven Software des Instituts für Neurobiologie der Bulgarischen Akademie der Wissenschaften, Sofia. Die Auswertung aller anderen Bewegungen erfolgte mittels einer interaktiven Software des Instituts für Physiologie und Anatomie der Deutschen Sporthochschule Köln.

keine Korrektursakkade erfolgt. Diese Abweichung von der vorgegebenen Bewegungsrichtung entspricht bei dieser Sakkade einem Wert von 4,12 Grad.

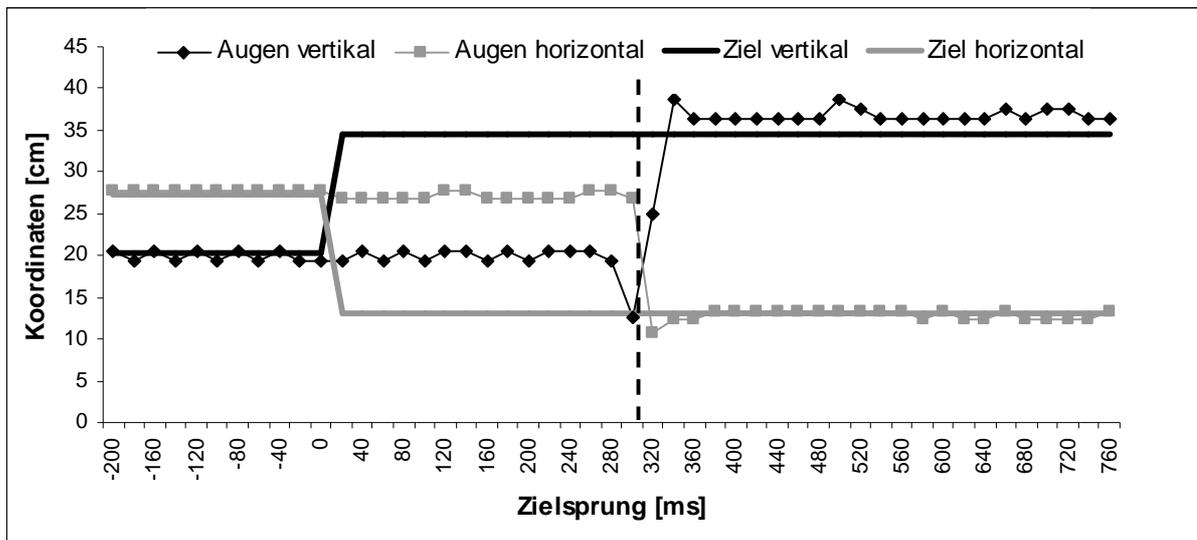


Abbildung 24: Zeitverlauf von Augen- und Zielpunktkoordinaten bei einer exemplarischen Augenbewegung. Die dargestellten Werte sind das Ergebnis einer Augenbewegung zu dem Zielpunkt mit der Richtung 225 Grad. Die Koordinaten in cm entsprechen Positionen auf dem Bildschirm. Der Zielsprung erfolgt zum Zeitpunkt 0 ms. Die senkrechte gestrichelte Linie gibt den Zeitpunkt der Reaktion bei 300 ms an. Vertikale Koordinaten wurden invertiert.

Die Mittelwerte der Bewegungsrichtungen aller Probanden sind in Abb. 25 dargestellt. In beiden Gruppen ist zu erkennen, dass die Augenbewegungen eine positive Abweichung von Null aufweisen, die über die Episoden relativ konstant ist.

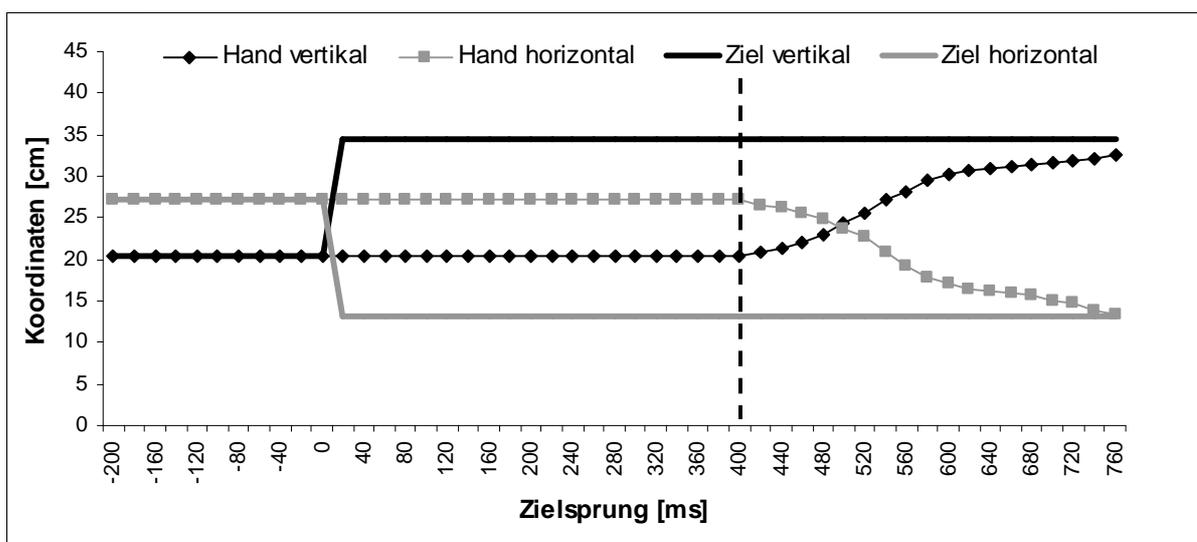


Abbildung 25: Wie Abbildung 24, aber für Handbewegungen.

Die Koordinaten einer repräsentativen Handbewegung sind in Abb. 25 dargestellt. Wie die Augenbewegungen startet die Handbewegung auf dem vorgegebenen Startpunkt und scheint das Ziel im Endpunkt nicht zu treffen. Das oben beschriebene Phänomen der entgegengesetzten Einleitung der Bewegung ist nicht zu erkennen. Somit scheint es sich um eine Auffälligkeit des ISCAN-Systems zu handeln. Die Mittelwerte der Handbewegungen aller Versuchspersonen (Abb. 26) zeigen in beiden Gruppen eine Änderung der Bewegungsrichtung von erster zu zweiter Episode und von dritter zu vierter Episode. Insgesamt scheinen die Abweichungen von der vorgegebenen Richtung bei Handbewegungen größer als bei Augenbewegungen zu sein. Die Varianzanalyse resultiert in einer signifikanten Konstante, die somit eine im Vergleich zum Zielpunkt positiv gerichtete Abweichung bestätigt (Tab. 67). Darüber hinaus lassen sich sowohl geringere Abweichungen bei Augenbewegungen im Vergleich zu Handbewegungen belegen (Effektor), als auch Unterschiede zwischen den Episoden. Die Interaktion Episode*Effektor zeigt jedoch, dass sich der Verlauf der Episoden in beiden Effektoren unterscheidet. Deren Aufschlüsselung mittels Fishers LSD-Test bestätigt signifikant größere Richtungsabweichungen in der ersten Episode der Handbewegungen als in allen anderen Episoden (Tab. 67). Außerdem ist der Unterschied zwischen dritter und vierter Episode bei Handbewegungen signifikant. In der Gruppe Ap treten dagegen keine signifikanten Unterschiede auf.

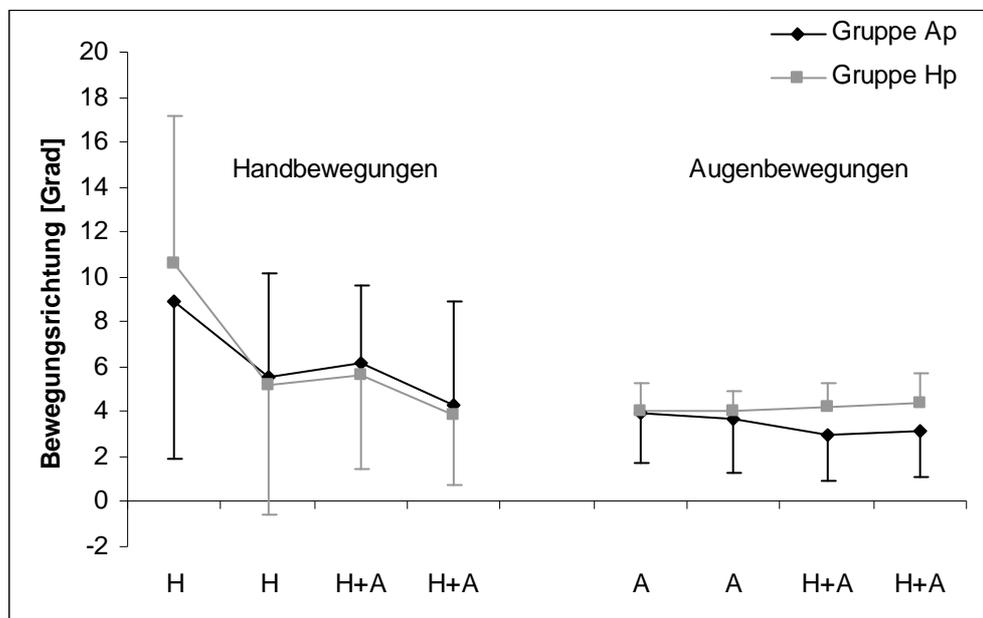


Abbildung 26: Bewegungsrichtungen von Hand und Augen in der Grundbedingung der Pilotuntersuchung aus Versuch A5. Die Angabe der Bewegungsrichtung erfolgt relativ zur Zielposition. Dargestellt sind Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (Balken) der Episoden aus den Grundbedingungen.

Tabelle 67: Varianzanalyse der Grundbedingung in der Pilotuntersuchung von Versuch A5. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,22	130,94	< 0,001	0,86
Gruppe	1,22	0,21	0,655	0,01
Effektor	1,22	8,19	0,009	0,27
Effektor*Gruppe	1,22	0,13	0,724	0,01
Episode	3,66	11,58	< 0,001	0,34
Episode*Gruppe	3,66	0,28	0,838	0,01
Effektor*Episode	3,66	9,28	< 0,001	0,30
Effektor*Episode*Gruppe	3,66	1,12	0,349	0,05

Tabelle 68: Post-Hoc Test der Interaktion Episode*Effektor aus Tabelle 67. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche einzelner Episoden mit Hand und Augenbewegungen. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Effektor	Episode	Hand 1	Hand 2	Hand 3	Hand 4	Augen 1	Augen 2	Augen 3	Augen 4
Hand	1		< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
Hand	2	< 0,001		0,466	0,100	0,079	0,050	0,021	0,039
Hand	3	< 0,001	0,466		0,019	0,014	0,008	0,003	0,006
Hand	4	< 0,001	0,100	0,019		0,908	0,746	0,493	0,660
Augen	1	< 0,001	0,079	0,014	0,908		0,835	0,568	0,745
Augen	2	< 0,001	0,050	0,008	0,746	0,835		0,717	0,907
Augen	3	< 0,001	0,021	0,003	0,493	0,568	0,717		0,805
Augen	4	< 0,001	0,039	0,006	0,660	0,745	0,907	0,805	

Die Reaktionszeiten wurden mit 274 ± 37 ms für die Augen- und 242 ± 31 ms für die Handbewegungen berechnet. Da in der Literatur kürzere Reaktionszeiten bei Augenbewegungen im Vergleich zu Handbewegungen beschrieben sind (Becker und Jürgens, 1979, van Sonderen et al., 1988), wurden die in dieser Arbeit verwendeten beiden Messsysteme hinsichtlich der Datenausgabe genauer überprüft. Zunächst wurde das Instrument für die Augenregistrierung analysiert. In Abb. 27a ist zu erkennen, dass die vertikale Bewegungskomponente der Augen durch eine gegenläufige Bewegung eingeleitet wird (bei 300 ms). Dies ist bei der horizontalen Komponente hingegen nicht der Fall. Um ein physiologisches Phänomen auszuschließen, wurden für diesen Zeitpunkt die Koordinaten der Pupillen und der Reflexion differenziert betrachtet. Abb. 27b zeigt, dass die vertikale Pupillenkoordinate scheinbar verzögert ausgegeben wird. Dies wird bei keiner der anderen Komponenten deutlich, somit kann ein physiologisches Phänomen ausgeschlossen werden. Eine Bestimmung der Abweichung über mehrere Bewegungen hinweg ergab eine durchschnittliche Verzögerung von 26 ± 18 ms.

Zudem wurde die zeitliche Datenausgabe beider Messsysteme relativ zueinander analysiert. Dazu wurden in mehreren Episoden diskrete Stiftbewegungen auf dem

Digitalisiertablett mit der Infrarotkamera aufgenommen, was einen direkten Abgleich der Daten zum Bewegungsbeginn ermöglichte. Der Stift wurde dabei so präpariert, dass auf ihm eine Pupille und eine Reflexion simuliert wurden, die durch die Kamera erfasst werden konnten. Es zeigte sich, dass das Kamerasystem die Stiftbewegungen 43 ± 21 ms später als das Digitalisiertablett ausgibt. Aus beiden Angaben errechnet sich daher für die vertikalen Augenkoordinaten insgesamt ein Korrekturwert von -69 ms. Auch bei den horizontalen Koordinaten musste eine Korrektur vorgenommen werden. Aufgrund obiger Funde wurde eine frühere Annahme bezüglich einer zeitlichen Verzögerung bei der Datenausgabe des ISCAN-Systems verworfen, auf deren Basis bei der Konvertierung der Daten eine Rechtsverschiebung der horizontalen Daten um einen Messpunkt, d.h. um 20 ms, vorgenommen worden war. Somit muss der Zeitpunkt für die Ausgabe der horizontalen Koordinaten um insgesamt -63 ms korrigiert werden. Da die Bestimmung der Reaktionszeit bei der Auswertung ca. zu einem Viertel anhand der horizontalen und zu drei Vierteln anhand der vertikalen Komponente erfolgt war, errechnete sich ein Gesamtkorrekturwert für die Augenreaktionszeit von -67,5 ms.

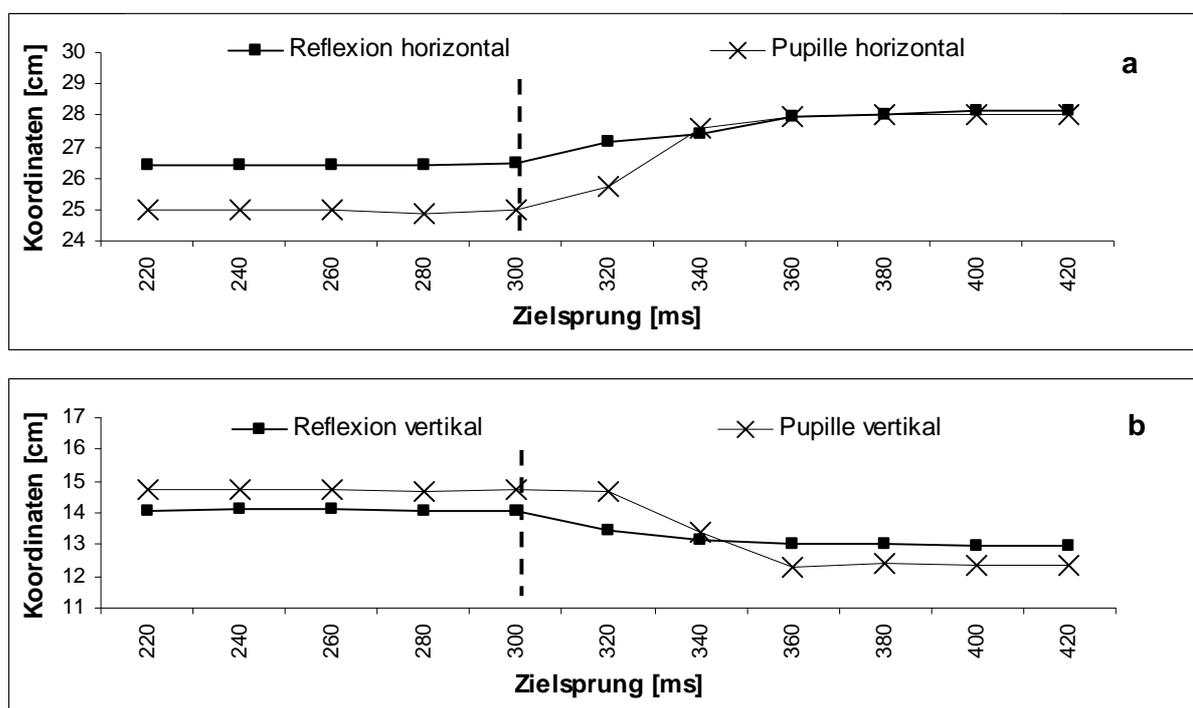


Abbildung 27: Koordinaten der horizontalen (a) und der vertikalen Pupillen- und Reflexionspositionen (b). Die gestrichelte Linie gibt den Zeitpunkt der Reaktion bei 300 ms an. Vertikale Koordinaten wurden invertiert.

Darüber hinaus wurde überprüft, ob die Filterung der Handdaten eine Auswirkung auf die Reaktionszeitmessung hat. So könnte der Einsatz des gleitenden zentrierten Mittelwertfilters zu einer Linksverschiebung des Bewegungsbeginns und damit zu einer

zu frühen Bestimmung der Reaktionszeiten führen. Ein Abgleich mehrerer Bewegungen mit und ohne Filter zeigt, dass die Filterung zu einer Reaktionszeitverkürzung der Handdaten von 49 ± 14 ms führt. Daher werden die Reaktionszeiten der Hände um +49 ms korrigiert. Insgesamt errechnen sich somit für die Grundbedingung die Reaktionszeiten von $206,5 \pm 37$ ms bei Augen- und 291 ± 31 ms bei Handbewegungen.

Überprüfung des Globalen Effekts

Um eine Wirkung des zeitlichen Intervalls zwischen erstem und zweitem Zielsprung zu untersuchen, wurden die Richtungen der ersten Einzelbewegungen aus Episode 7 ihren Reaktionszeiten gegenübergestellt. Die Bewegungsvervariabilität erforderte dabei die Zusammenfassung einzelner Datenpunkte. Daher wurde der Median für die Parameter Initialrichtung und Reaktionszeit über die ersten fünf Bewegungen pro Versuchsperson berechnet. Sowohl für die Augen- als auch für die Handbewegungen besteht ein linearer Zusammenhang zwischen Reaktionszeit und Bewegungsrichtung. Die lineare Regressionsanalyse resultiert in einem höchst signifikanten Ergebnis bei Augenbewegungen (Bestimmtheitsmaß von 0,76, Regressionskoeffizient = -4,32; $F_{(1,10)} = 31,42$; $p < 0,001$), und einem signifikanten Zusammenhang bei Handbewegungen ($R^2 = 0,41$; Regressionskoeffizient = -4,61, $F_{(1,10)} = 6,84$; $p = 0,026$).

Der globale Effekt scheint somit in beiden Effektorsystemen aufzutreten. Die Konstanten der Regressionsanalyse geben dabei die kritische Schwelle an, ab welcher der globale Effekt auftritt. Die kritische Schwelle beträgt demnach 181 ms für Augenbewegungen ($F_{(1,10)} = 512,36$, $p < 0,001$) und 263 ms für Handbewegungen ($F_{(1,10)} = 132,56$, $p < 0,001$). Das heißt, bei diesen Reaktionszeiten ist mit einer Veränderung der Bewegung in Richtung des verlagerten Zielpunktes zu rechnen. In Anlehnung an Becker und Jürgens (1979) und van Sonderen et al. (1988, 1989) lässt sich daher eine Modifikationszeit prognostizieren, ab wann mit einem globalen Effekt zu rechnen ist. Die Modifikationszeit ist definiert als die Differenz von Reaktionszeit und Inter-Stimulus-Intervall (van Sonderen, et al., 1988). Das Inter-Stimulus-Intervall beträgt in dieser Studie 100 ms. Somit beträgt die Modifikationszeit für die Augenbewegungen 81 ms und für die Handbewegungen 163 ms. Wird nun die Modifikationszeit von der durchschnittlichen Reaktionszeit subtrahiert, ergibt sich wiederum ein minimales Inter-Stimulus-Intervall, ab dem – bei gegebener Reaktionszeit – kein globaler Effekt mehr auftreten sollte. Dieses beträgt bei Augenbewegungen 125,5 ms (Differenz von 206,5 ms und 81 ms) und bei Handbewegungen 128 ms (Differenz von 291 ms und 163 ms). Für den Versuch zum

Transfer von Adaptation des okulomotorischen und des handmotorischen Systems wurde daher ein Inter-Stimulus-Intervall von 200ms festgelegt.

8.4.2 Transferuntersuchung

Repräsentative Bewegungen einzelner Versuchspersonen sind in Abb. 28 dargestellt. Während der Grundbedingung werden die Bewegungen genau zum Zielpunkt ausgeführt. Dieses Verhalten wird zu Beginn der Adaptationsphase beibehalten, so dass Korrekturen ausgeführt werden müssen. Zum Ende der Adaptationsphase ist erkennbar, dass bereits initiale Handbewegungen in Richtung des zweiten Ziels und Augenbewegungen zwischen beide Ziele ausgeführt werden. Bei beiden Versuchspersonen zeigt sich diese Abweichung der initialen Handrichtung bzw. des Sakkadenendpunktes, so dass Korrekturen in die andere Richtung ausgeführt werden müssen. Zudem ist eine vergleichbare Abweichung im rechten Teil der Abbildung bei erstmaligen Bewegungen in der Double Step Bedingung zu erkennen, welche als Transfer bezeichnet werden kann.

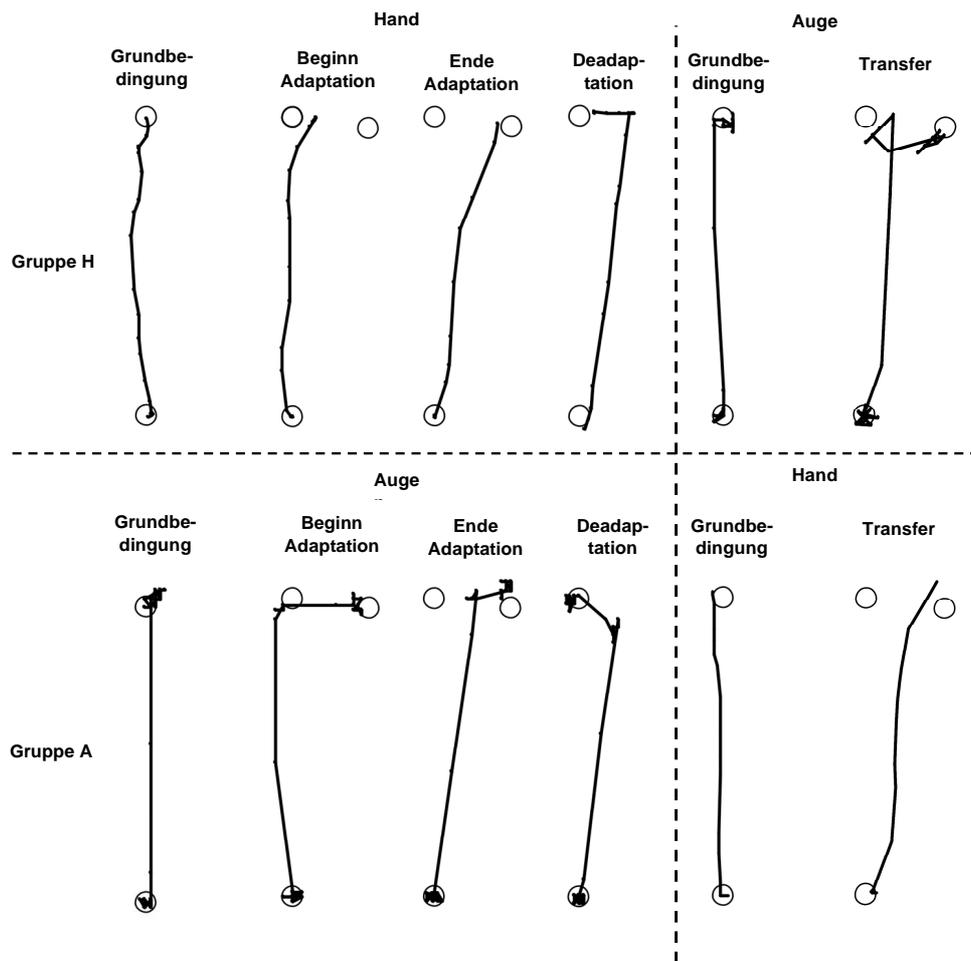


Abbildung 28: Trajektorien von Bewegungen der Gruppe H (oben) und der Gruppe A (unten) in Versuch A5. Dargestellt sind Bewegungen des adaptierenden Effektors (links) und des nicht-adaptierenden Effektors (rechts). Untere Kreise zeigen die Startposition und die darüber befindlichen die erste Zielposition, die in der Adaptations- und der Transferphase nach 200 ms um 15 Grad im Uhrzeigersinn versetzt wurde.

Grundbedingung

Die Gruppenmittelwerte aller Episoden sind in Abb. 28a erkennbar. Die Augen- (a) und Handbewegungen (b) weisen – wie im Pilotversuch – eine positiv gerichtete Abweichung von der Zielposition auf. Bei den Augenbewegungen sind weder Gruppen- noch Episodenunterschiede erkennbar. Die Handbewegungen sind weniger einheitlich. Zu Beginn scheint eine größere Abweichung von der Zielrichtung (0 Grad) vorzuliegen, jedoch variieren die Bewegungsrichtungen der nächsten Episoden, so dass sich kein einheitliches Muster erkennen lässt. Die Varianzanalyse bestätigt durch eine signifikante Konstante gruppenübergreifend eine signifikante Abweichung von der Zielrichtung (Tab. 69). Die Abweichung der Augenbewegungen ist dabei geringer als die der Handbewegungen (Effektor). Zudem treten Unterschiede zwischen den Episoden auf, wobei die Signifikanz der Interaktion unterschiedliche Verläufe zwischen

den Gruppen bestätigt. Ein LSD-Test für diese Interaktion zeigt keine signifikanten Effekte zwischen den Episoden der Augenbewegungen, aber zwischen denen der Handbewegungen (Tab. 70). Die erste Episode unterscheidet sich von allen anderen. Daher wurde für die Berechnung eines Referenzwertes der Grundbedingung eine Mittelwertbildung unter Ausschluss der ersten Episode durchgeführt. Der Referenzwert wurde für jede einzelne Versuchsperson für Augen- und Handbewegungen separat berechnet, und für eine Normierung wurden diese Werte von allen folgenden Episodenwerten des Experiments subtrahiert.

Tabelle 69: Varianzanalyse der Fehlerwinkel aus der Grundbedingung der Transferuntersuchung aus Versuch 5. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,18	80,43	<0,001	0,82
Gruppe	1,18	1,09	0,310	0,06
Effektor	1,18	9,02	0,008	0,33
Effektor*Gruppe	1,18	0,19	0,668	0,01
Episode	3,54	6,30	0,001	0,26
Episode*Gruppe	3,54	1,15	0,338	0,06
Effektor*Episode	3,54	8,63	<0,001	0,32
Effektor*Episode*Gruppe	3,54	0,89	0,452	0,05

Tabelle 70: Post-Hoc Test der Interaktion Effektor*Episode aus Tabelle 69. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche einzelner Episoden mit Hand und Augenbewegungen.

Effektor	Episode	Hand 1	Hand 2	Hand 3	Hand 4	Augen 1	Augen 2	Augen 3	Augen 4
Hand	1		<0,001						
Hand	2	<0,001		0,0079	0,235	0,274	0,475	0,515	0,330
Hand	3	<0,001	0,008		0,125	<0,001	0,001	0,001	<0,001
Hand	4	<0,001	0,235	0,125		0,025	0,060	0,069	0,033
Augen	1	<0,001	0,274	<0,001	0,025		0,701	0,654	0,902
Augen	2	<0,001	0,475	0,001	0,060	0,701		0,950	0,793
Augen	3	<0,001	0,515	0,001	0,069	0,654	0,950		0,745
Augen	4	<0,001	0,330	<0,001	0,033	0,902	0,793	0,745	

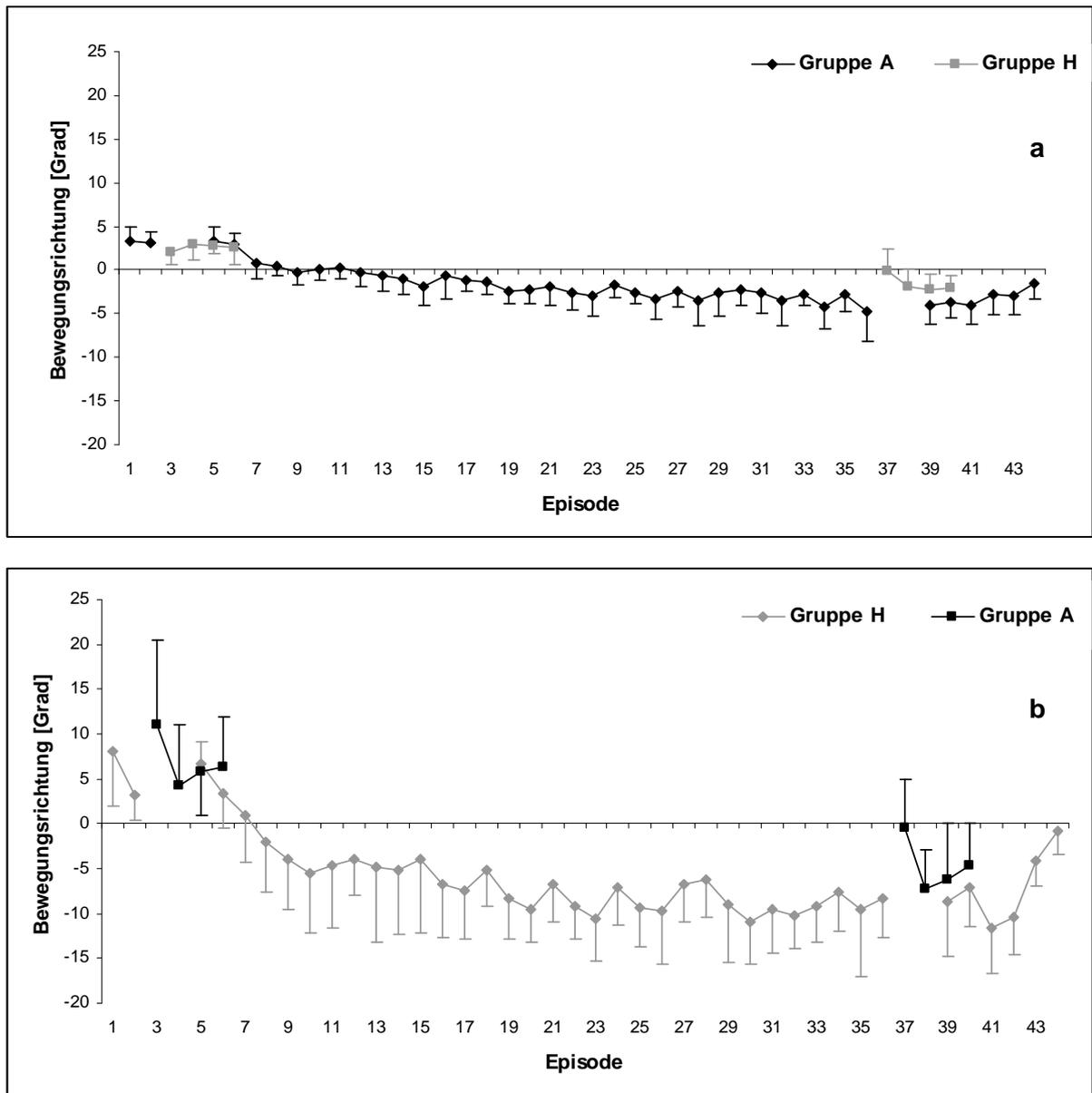


Abbildung 28a: *Bewegungsrichtung der Augen (a) und der Hand (b) während der Grundbedingung, Adaptations-, Transfer- und Nacheffektphase aus Versuch A5. Die Angabe der Bewegungsrichtung erfolgt relativ zur Zielposition. Dargestellt sind die Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (Balken) aller Episoden der Gruppe der Augen- (Gruppe A) und der Handadaptierenden (Gruppe H).*

Die Reaktionszeiten der Augenbewegungen (Abb. 29a, b) sind signifikant geringer als die der Handbewegungen (Tab. 71). Dabei nehmen die Reaktionszeiten der Handbewegungen in Verlauf der Grundbedingung ab (Post-Hoc Test zur Interaktion Effektor*Episode, Tab. 72), während die der Augenbewegungen weitgehend konstant sind.

Tabelle 71: Varianzanalyse der Reaktionszeiten in der Grundbedingung der Transferuntersuchung aus Versuch 5. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben

	FG	F	p	η^2
Konstante	1,18	4995.49	<0.001	1.00
Gruppe	1,18	0.41	0.531	0.02
Effektor	1,18	46.11	<0.001	0.72
Effektor*Gruppe	1,18	0.04	0.853	0.00
Episode	3,54	2.97	0.040	0.14
Episode*Gruppe	3,54	1.27	0.293	0.07
Effektor*Episode	3,54	6.63	0.003*	0.27
Effektor*Episode*Gruppe	3,54	0.57	0.570*	0.03

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Tabelle 72: Post-Hoc Test der Interaktion Effektor*Episode aus Tabelle 71. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche einzelner Episoden mit Hand und Augenbewegungen.

Effektor	Episode	Hand	Hand	Hand	Hand	Augen	Augen	Augen	Augen
		1	2	3	4	1	2	3	4
Hand	1		0,249	0,006	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Hand	2	0,249		0,096	0,011	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Hand	3	0,006	0,096		0,344	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Hand	4	<0,001	0,011	0,344		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Augen	1	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001		0,006	0,598	0,752
Augen	2	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,006		0,001	0,014
Augen	3	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,598	0,001		0,400
Augen	4	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,752	0,014	0,400	

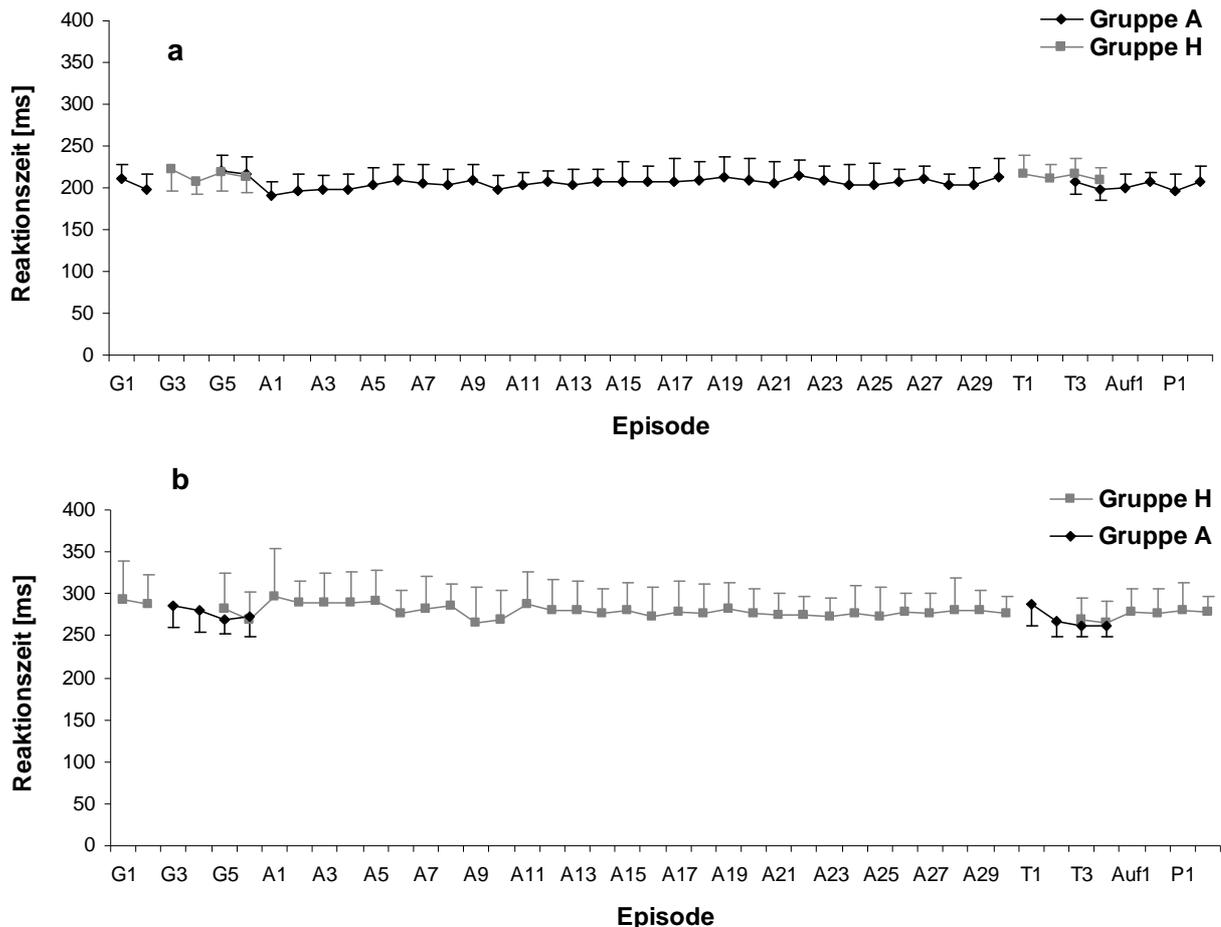


Abbildung 29: Reaktionszeiten der Augen- (a) und der Handbewegungen (b) während der Grundbedingung, Adaptations-, Transfer- und Nacheffektphase aus Versuch A5. Dargestellt sind die Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (Balken) aller Episoden der Gruppe der Augenadaptierenden (Gruppe A) und der Handadaptierenden (Gruppe H)

Adaptationsphase

Mit Einführung der Double Step Bedingung ist in beiden Gruppen eine graduelle und kontinuierliche Änderung der Bewegungsrichtung zu erkennen (Abb. 28), die sich bis ca. zur Hälfte der Adaptationsphase fortsetzt. Entsprechend kann eine Adaptation in der Varianzanalyse durch einen signifikanten Effekt Episode belegt werden (Tab. 73). Die Adaptation der Hand ist vollständiger (Gruppeneffekt) und verläuft schneller als die der Augen (Episode*Gruppe). Letzteres ist jedoch auf den Beginn der Adaptationsphase beschränkt. Ein LSD Post-Hoc Test ergibt signifikante Unterschiede zwischen der ersten und zweiten Adaptationsepisode in Gruppe H ($p=0,023$), nicht jedoch in Gruppe A ($p=0,732$). Differenzen zwischen den Gruppen werden ab Episode A3 sichtbar und bleiben mit Ausnahme von Episode A9 bis Episode A30 signifikant

(mindestens $p < 0,05$)¹⁵. Zum Ende der Adaptation treten in beiden Gruppen keine Unterschiede mehr auf. In Gruppe H sind ab Episode A23 keine Unterschiede mehr zu den beiden letzten Adaptationsepisoden nachweisbar (jeweils $p > 0,05$). In Gruppe E ist dies ab Episode A25 der Fall (jeweils $p > 0,05$). Die Adaptationsleistung der Augen beträgt mit $-6,96 \pm 1,89$ Grad fast nur die Hälfte der Adaptationsleistung der Hand, die $-13,35 \pm 4,74$ Grad aufweist.

Tabelle 73: Varianzanalyse der Adaptationsphase von Versuch A5. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,18	215,30	<0.001	0,92
Gruppe	1,18	32,05	<0.001	0,64
Episode	29,522	10,22	<0.001*	0,36
Episode*Gruppe	29,522	2,44	0.019*	0,12

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

In beiden Gruppen kann das Adaptationsniveau in der Transfer- und der Auffrischungsphase gehalten werden. Die Varianzanalyse bestätigt lediglich den Gruppenunterschied, der auch für die Adaptationsphase gezeigt werden konnte (Gruppe $F_{(1,16)}=22,21$, $p < 0,001$, $\eta^2=0,58$), jedoch gab es weder Unterschiede zu den letzten beiden Adaptationsepisoden ($F_{(5,80)}=1,52$, $p=0,193$) noch eine Interaktion ($F_{(5,80)}=2,26$, $p=0,056$).

Im Gegensatz zu der nahezu doppelt so großen Hand- wie Augenadaptationsleistung, fallen die Nacheffekte der Gruppen nicht signifikant unterschiedlich aus (Tab. 73). Gruppenübergreifend tritt eine Deadaptation von Post 1 zu Post 2 auf (Faktor Episode in Tab. 73)

Um auszuschließen, dass die Versuchspersonen auf den zweiten Zielsprung, der 200 ms nach dem ersten stattgefunden hatte, gewartet hatten und somit eine Adaptation fälschlicherweise angenommen würde, wurden die Änderungen der Reaktionszeiten in der Adaptationsphase bezogen auf jene in der Grundbedingung analysiert (Abb. 18a,b und Tab. 74). Es kann schließlich ein unterschiedlicher Verlauf zwischen beiden Gruppen zu Beginn der Adaptation festgestellt werden (Interaktion Episode*Gruppe). In Gruppe H steigen die Reaktionszeiten zu Beginn der Adaptation an, was einem Warten auf das zweite Ziel entsprechen könnte. Jedoch betrug der Anstieg mit 17 ± 32 ms nur ca. 10% des Interstimulus-Intervalls von 200 ms. In den folgenden Episoden

¹⁵ In der Adaptationsphase kann für die Hälfte der Episoden die Varianzhomogenität zwischen den Gruppen mittels Levenes-Test widerlegt werden. Da dies eine Verletzung für den LSD-Test darstellt, wurden T-Tests für ungleiche Varianzen bei unabhängigen Stichproben berechnet. In den Episoden A2 ($t_{(11,05)}=0,062$) und A9 ($t_{(11,03)}=0,205$) stieg die Irrtumswahrscheinlichkeit über das definierte Signifikanzniveau von 5%.

reduzieren sich die Reaktionszeiten wieder, bis sie in Episode A6 das Niveau der Grundbedingung erreichen. In Gruppe A fällt die Reaktionszeit mit dem Beginn der Adaptation um 21 ± 16 ms und steigt in den nächsten Episoden bis zum Niveau der Grundbedingung an. Dementsprechend lassen sich Unterschiede zwischen den Gruppen bis einschließlich Episode A5 belegen (mindestens $p < 0,05$).

Tabelle 74: Varianzanalyse der Reaktionszeiten in der Adaptationsphase von Versuchs A5. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,18	1,71	0,208	0,09
Gruppe	1,18	1,78	0,199	0,09
Episode	29,522	0,77	0,631*	0,04
Episode*Gruppe	29,522	2,86	0,005*	0,14

*Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Bei den Nacheffekten kann keine Änderung der Reaktionszeiten nachgewiesen werden (keine signifikanten Effekte in der Varianzanalyse, vgl. Tab. 74).

Tabelle 75: Varianzanalyse der Reaktionszeiten in der Nacheffektphase von Versuch A5. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,18	1,80	0,197	0,09
Gruppe	1,18	1,39	0,254	0,07
Episode	1,18	0,85	0,368	0,05
Episode*Gruppe	1,18	1,92	0,183	0,10

Schließlich wurde geprüft, ob die Reaktionszeiten oberhalb einer minimalen Modifikationszeit liegen, ab der ein globaler Effekt zu erwarten gewesen wäre. Gemäß den Ergebnissen aus Kapitel 8.4.1 würde die Hand eine kritische Reaktionszeit bei 363 ms und die Augen bei 281 ms erreichen. Die mittlere Reaktionszeit der Gruppe H beträgt jedoch 279 ± 28 ms und die der Gruppe A 206 ± 15 ms. Somit unterschreiten beide die kritischen Schwellen. Um über die zeitlichen Bedingungen hinaus einen globalen Effekt auszuschließen, wurde die Richtung der ersten Bewegungen unter der Double Step Bedingung analysiert. Sie beträgt $-2,02 \pm 8,64$ Grad für die Hände und $-3,03 \pm 5,24$ Grad für die Augen. Keiner der beiden Werte ist signifikant unterschiedlich von Null ($t_{(9)} = -0,34$, $p > 0,05$, und $t_{(9)} = -1,83$, $p > 0,05$).

Transfer

Hauptziel der vorliegenden Untersuchung war die Überprüfung eines Transfers zwischen hand- und okulomotorischem System. Nach der Adaptationsphase wurde dazu in vier Episoden der nicht-adaptierte Effektor der Double Step Bedingung

ausgesetzt. Die Werte der Transferbedingung sind in Abb. 28 dargestellt. In Gruppe H scheint das Adaptationsniveau bei Augenbewegungen zu sinken, in Gruppe E dagegen anzusteigen. Jedoch lassen sich die Werte der Augenbewegungen nicht direkt mit den Werten der Handbewegungen vergleichen, da beide Effektoren unterschiedlich schnell adaptieren. Ein möglicher Transfer kann jedoch durch einen Vergleich von Werten der Transferphase mit Werten einer erstmaligen Adaptation geprüft werden. Daher wurde ein Zwischengruppenvergleich angestellt. Ein Transfer wird als Null definiert, wenn die Werte der Transferphase der einen Gruppe den Werten der anderen Gruppe zu Beginn der Adaptation entsprechen. Ein Transfer wird als vollständig definiert, wenn die Werte der Transferphase mit denen aus der anderen Gruppe zum Ende der Adaptation übereinstimmen. Um ein quantitatives Maß für den Transfer zu erhalten, wurde die Differenz zwischen dem Mittelwert der Transferwerte (T_{Werte}) der einen Gruppe und der Adaptationsleistung der anderen Gruppe (A_{Ende}) in Verhältnis zu der maximalen adaptiven Veränderung gesetzt. Die maximal erreichbare adaptive Veränderung wurde als Differenz zwischen den ersten vier Adaptationsepisoden (A_{Beginn}) und der anderen Gruppe mit A_{Ende} definiert. Der Transfer (Tr) wurde daher wie folgt berechnet:

$$Tr[\%] = \frac{T_{\text{Werte}} - A_{\text{Ende}}}{A_{\text{Beginn}} - A_{\text{Ende}}} * 100$$

Mit Hilfe dieser Gleichung lässt sich ein Transfer der Augenadaptation auf Handadaptation von $47,55 \pm 57,66\%$ und ein Transfer von Handadaptation auf Augenadaptation $36,92 \pm 25,09\%$ berechnen. Diese beiden Werte unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (einfaktorielle Varianzanalyse mit dem Faktor Gruppe $F_{(1,18)}=0,29$, $p=0,599$) und sind zusammen höchst signifikant größer als Null (Konstante dieser Varianzanalyse $F_{(1,18)}=18,04$, $p<0,001$, $\eta^2=0,50$).

Um einen globalen Effekt oder das Warten auf das Erscheinen des zweiten Zielpunktes in dieser Phase auszuschließen, wurden ebenfalls die Reaktionszeiten analysiert (Abb. 29 und Tab. 76). Gruppenübergreifend steigen die Reaktionszeiten nicht über das Niveau der Grundbedingung (fehlende Signifikanz der Konstanten in Tab. 76). Es kann allerdings ein Unterschied zwischen den Episoden belegt werden. Dieser wird durch die Handbewegungen in Gruppe A verursacht. Eine Post-Hoc Analyse der Interaktion bestätigt für diese Gruppe signifikant längere Reaktionszeiten in T1 als bei T2 bis T4 (alle $p<0,001$). Die Reaktionszeit steigt in T1 im Vergleich zur Grundbedingung um $13,33 \pm 25,63$ ms an und beträgt nur ca. 7% des Inter-Stimulus-Intervalls. Für die Augenbewegungen der Gruppe H resultiert der Post-Hoc Test in keinen signifikanten Ergebnissen. Die absoluten Reaktionszeiten der Handbewegungen in Gruppe A und

Augenbewegungen der Gruppe H liegen mit 273 ± 15 ms und 214 ± 13 ms unter den kritischen Schwellen zu dem globalen Effekt von 363 ms und 281 ms.

Tabelle 76: Varianzanalyse der Reaktionszeiten in der Transferphase von Versuch A5. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,18	0,62	0,443	0,03
Gruppe	1,18	1,03	0,322	0,05
Episode	3,53	6,93	<0,001	0,28
Episode*Gruppe	3,53	3,94	0,013	0,18

Es könnte vermutet werden, dass der Transfer der Handadaptation auf Augenbewegungen durch eine Mitbewegung der Augen während der Adaptationsphase hervorgerufen wurde. Entgegen der Versuchsanweisung sind vereinzelt auch Augenbewegungen in dieser Phase feststellbar. Ihre Anzahl beträgt 37 ± 33 bei insgesamt 600 Handbewegungen. Der überwiegende Anteil dieser Bewegungen zeichnet sich jedoch durch eine verkürzte Amplitude aus. Darüber hinaus sind nur in wenigen Fällen Korrektursakkaden feststellbar, so dass sich möglicherweise eine separate adaptive Wirkung dieser Sakkaden auf das okulomotorische System nicht ergibt. Ein Zusammenhang zwischen der Anzahl der Sakkaden während der Adaptation und dem Ausmaß des Transfers kann zudem nicht nachgewiesen werden ($R^2 = 0,01$, $p=0,827$).

8.5. Diskussion

Ziel des vorliegenden Experiments war eine Untersuchung des Transfers von Adaptation des handmotorischen auf das okulomotorische System und umgekehrt. Um einen Vergleich zwischen den Effektorsystemen zu ermöglichen, wurde ein Double Step Paradigma gewählt, bei dem ein Zielpunkt nach einem festgelegten Zeitintervall an eine -15 Grad entfernte Position verlagert wurde. Da bei einem konstanten Intervall zwischen den beiden Zielsprüngen (interstep), in Abhängigkeit der individuellen Reaktionszeiten, ein globaler Effekt auftreten kann, durch den bereits vor dem Bewegungsbeginn eine Korrekturbewegung geplant werden kann, wurden in einer Pilotuntersuchung zunächst die Bedingungen untersucht, die diesen Effekt ausschließen können.

Die in dieser Arbeit ermittelten Schwellenwerte für einen globalen Effekt sind vergleichbar mit Ergebnissen aus anderen Studien. So werden von Becker und Jürgens (1975) Modifikationszeiten (RZ-ISI) zwischen 70 und 204 ms beschrieben. Die

Werte der vorliegenden Studie befinden sich mit 80 ms im unteren Bereich dieses Intervalls und erscheinen somit plausibel. Van Sonderen et al. (1988, 1989) geben für Handbewegungen eine minimale Modifikationszeit von 200 ms an, ab der mit einem globalen Effekt zu rechnen ist. Anhand der Daten dieser Studie wurde der geringere Wert von 163 ms als kritische Schwelle bestimmt. Die Unterschiede könnten dadurch zustande gekommen sein, dass in der vorliegenden Studie die Verlagerung der Zielposition eine konstante Größe und Richtung aufwies, so dass die Versuchspersonen bereits innerhalb der ersten fünf Bewegungen teilweise adaptiert haben könnten, was zu einem niedrigeren Wert geführt hätte.

Die Ergebnisse der Pilotuntersuchung lassen das Inter-Step Intervall in der Transferuntersuchung von 200 ms unbedenklich hinsichtlich des globalen Effektes erscheinen. Nichtsdestotrotz könnten sehr langsame Reaktionen zum Erreichen einer kritischen Modifikationszeit geführt haben. Die Reaktionszeiten der Transferuntersuchung unterschreiten die in der Pilotuntersuchung berechneten Werte deutlich. Zudem belegt der Verlauf der Reaktionszeiten, dass die Versuchspersonen nicht auf das Erscheinen des zweiten Ziels gewartet haben. Die fortschreitenden Änderungen der Bewegungsrichtung kann somit in beiden Systemen auf einen Adaptationsmechanismus zurückgeführt werden.

Die Adaptation von Sakkadenrichtungen in Double Step Paradigmen ist mehrfach beschrieben worden (Deubel 1987, Noto et al., 1999, Xe-Wilson et al., 2009). Deubel (1987) fand, dass die Adaptation nach 60 bis 90 Bewegungen stagnierte bzw. sich auf einem unvollständigen Adaptationsniveau stabilisierte. Der Zeitgang in der vorliegenden Studie ist wesentlich langsamer. Ein entscheidender Erklärungshinweis findet sich bei Ethier, Zee und Shadmehr (2008). Diese Autoren gehen von einer langsamen und einer schnellen Komponente der Sakkadenadaptation aus. Die Daten von Deubel (1987) sprechen daher eher für eine Adaptation der schnellen Komponente, während die vorliegenden Ergebnisse hauptsächlich auf eine langsame Adaptationskomponente zurückgeführt werden können.

Der Verlauf der Handadaptation ist durch eine graduelle Änderung der Bewegungsrichtung gekennzeichnet. Es wurde keine Studie gefunden, welche die Richtungsadaptation der Hand in einem Double Step Paradigma untersuchte. Jedoch ist dieser Effekt bei Adaptation von Handbewegungen an eine rotierte Bewegungsrückmeldung charakteristisch (Abeele und Bock, 2001a, Bock et al., 2003). Die Handbewegungen adaptieren schneller und vollständiger als die Augenbewegungen. Die unterschiedlichen Verläufe könnten strategisch bedingt sein, zumal sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gruppen bei den

Nacheffekten belegen lassen (Redding und Wallace, 1996). Die Größe der Nacheffekte der ersten Deadadaptationsepisode liegt, bezogen auf die Diskordanz in Gruppe H, bei 57%. Sie ist somit vergleichbar mit den Werten handmotorischer Adaptation in der vorliegenden Arbeit (s. S. 56) und Werten aus der Literatur (z.B. 35 bis 60% bei Baraduc und Wolpert (2002)). Die Nacheffekte der ersten Deadadaptationsepisode der Gruppe A betragen ca. 40% der Diskordanz und sind ebenfalls vergleichbar mit Werten aus der Literatur zur Adaptation der Sakkadenrichtung beim Menschen (ca. 40% bei Xu-Wilson et al., 2009). Somit hat dieses Double Step in beiden Effektoren in erwartetem Maße zu einer Rekalibrierung geführt.

Ein Schwachpunkt des Versuchsaufbaus ist, dass die Adaptation des handmotorischen Systems nicht nur an die Rotation, sondern auch an die Transformation zwischen der Ebene der Bewegungsausführung (vertikal) und deren Rückmeldung (vertikal) erfolgen musste. Gemäß Roby-Brami und Burnod (1995) ist dies jedoch unkritisch, sofern die Versuchspersonen über entsprechende Softwareerfahrung verfügen. Bei den Versuchspersonen dieser Studie handelte es sich ausschließlich um Studenten, bei denen eine entsprechende Erfahrung mit Computern vorausgesetzt werden kann. Allerdings wurde die Vorerfahrung im Umgang mit Computern nicht abgefragt. Falls allerdings parallel zur Adaptation in dem Double Step Paradigma eine Adaptation an die Ebenen-Transformation stattgefunden hätte, hätte sie scheinbar nicht zu einer schlechteren Leistung geführt.

Die Reaktionszeiten der Versuchspersonen sind vergleichbar mit Werten aus anderen Studien: Van Sonderen et al. (1989) maßen Handreaktionszeiten von ca. 250 ms. In der vorliegenden Studie sind sie zwar höher (Abb. 29), allerdings handelte es sich um eine Wahlreaktion zu einem von acht Zielen, während bei Van Sonderen et al. (1989) nur zwischen zwei Zielen differenziert werden musste und sich die Reaktionszeiten mit zunehmender Anzahl von alternativen Antworten erhöhen (Hicksches Gesetz), Somit scheinen soe erscheinen die Werte somit plausibel. Bei Augenbewegungen werden Reaktionszeiten von 210 bis 230 ms beschrieben (Cotti et al. 2007). Die Reaktionszeiten der Gruppe A sind zwar etwas geringer (Abb. 29), Abweichungen in dieser Größenordnung können aber durch minimale Unterschiede in der Versuchsgestaltung (z.B. Stimulusintensität) hervorgerufen werden (van Sonderen & Denier van der Gon, 1991).

Der Transfer vom okulomotorischen auf das handmotorische System ist geringfügig größer, allerdings nicht signifikant. Daher wird angenommen, dass die Differenz auf zufällige Schwankungen zurückzuführen ist. Unter Berücksichtigung der Schlussfolgerungen anderer Autoren können Transferraten in Höhe von 48% und 37%

als bedeutsam angesehen werden (Cotti et al., 2007, Michel et al., 2007). Sowohl die Mittelwerte als auch die Standardabweichungen, die relativ hoch erscheinen, sind zu den Ergebnissen von Cotti et al. (2007) bei Transfer von Adaptation der Sakkadenamplitude vergleichbar. Je nach Bewegungsart und Versuchsbedingungen traten dort $32,9 \pm 46,1\%$, $44,3 \pm 48,5\%$ und $46,6 \pm 21,2\%$ auf. Dies war jedoch nur bei willkürlich und nicht reaktiv initiierten Sakkaden der Fall. Da in der vorliegende Studie angenommen werden kann, dass es sich um reaktive Sakkaden handelt, zeigt sich ein deutlicher Unterschied, der unterstreicht, dass die Bewegungsparameter Amplitude und –richtung auf verschiedene Mechanismen zurückgeführt werden können (Hou und Fender, 1979).

Die Plausibilität der Adaptations- und Nacheffektdaten spricht dafür, dass in beiden Gruppen zumindest teilweise Rekalibrierung transferiert. Diese Annahme wird gerade durch einen Aspekt gefestigt, der bei der Adaptation als Kritikpunkt aufgeführt werden konnte: die zusätzliche Transformation zwischen Ausführungs- und Rückmeldungsebene bei den Handbewegungen. Diese Transformation ist dadurch bedingt, dass sich bei beiden Effektoren die Adaptations- und die Transfersituation unterscheiden, was die Wahrscheinlichkeit eines Transfers von Strategien reduziert (Redding et al., 2005). Wichtiger für die vorliegende Arbeit ist jedoch, dass, unabhängig von der Art des Transfers (Rekalibrierung oder Strategie), die Ergebnisse belegen, dass die Hände Zugriff auf den Adaptationszustand der Augen erlangen können und umgekehrt. Es kann allerdings nicht angenommen werden, dass dieser Transfer obligatorisch ist und auch unter anderen Bedingungen auftritt. Schon ein Abgleich der Ausführungs- und Rückmeldungsebene der Handbewegungen könnte den Transfer einseitig oder wechselseitig reduzieren. Wang und Sainburg (2006) und Wang (2008) zeigen dies für Transfer zwischen den Händen. Auch die Ergebnisse von Cotti et al. (2007) könnten unter diesem Gesichtspunkt interpretiert werden: Transfer von Sakkadenadaptation auf Handbewegungen wird unterbunden, wenn sich beide Effektoren in der gleichen Ebene nacheinander bewegen. Jedoch besteht auch für die Hand die Möglichkeit, auf den Adaptationszustand der Augen zuzugreifen, nämlich dann, wenn die Augen und die Hand zeitgleich bewegt werden (Guillaume, Cotti, & Vercher, 2007).

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zeigen, dass Augen auf den Adaptationszustand der Hand und die Hand auf den Adaptationszustand der Augen zugreifen können. Dies ist in Einklang mit der Forschungshypothese, nach der Adaptationszustände parallel angeordnet und effektorunabhängig sind.

Teil B

9. Kognitive Komponenten sensomotorischer Adaptation

Die Adaptation an eine sensomotorische Diskordanz ist nach Meinung vieler Autoren nicht nur das Ergebnis rein sensomotorischer Prozesse: Neben der Rekalibrierung sensomotorischer Transformationsregeln wird in der Literatur wiederkehrend von einer Komponente der Adaptation berichtet, die als kognitives Lernen (Bedford, 1993), kognitive Korrekturen (Weiner, et al., 1983) oder strategische Kontrolle (Bock & Girgenrath, 2006; McNay & Willingham, 1998) bezeichnet wird. Diese Begriffe leiten sich zum einen aus der Beobachtung ab, dass sich die Leistung während des Adaptationsvorgangs in der Regel deutlich von den Nacheffekten unterscheidet (Teil A dieser Arbeit). Zum anderen lassen sich Bezüge zwischen kognitiven Fähigkeiten und sensomotorischer Adaptation belegen (Bock & Girgenrath, 2006; Eversheim & Bock, 2001; Imamizu, et al., 2007; Taylor & Thoroughman, 2008).

Der Mensch verfügt über ein breites Handlungsrepertoire, das ihm ermöglicht, seine Leistung durch die Entwicklung von Strategien zu optimieren (Goebel, 2008). Es wird angenommen, dass derartige Strategien nur situativ wirken und nach Ausgleich einer Diskordanz oder Änderung der Untersuchungssituation abgelegt werden. Da Rekalibrierung hingegen nachhaltig wirkt (Redding, Rossetti, & Wallace, 2005), scheint sie die Komponente der Adaptation zu sein, die es zu verstehen und zu optimieren gilt.

Die Betrachtung einiger Charakteristika kognitiver Strategien verdeutlicht jedoch, dass diese Sichtweise nicht hinreichend ist. Zum Beispiel berichten Redding & Wallace (1993), dass Rekalibrierung und Strategien zeitlich unterschiedlich wirken. Rekalibrierung scheint sich nur langsam über die Zeit auszubilden, während Strategien hingegen zu schnellen Änderungen führen. In Situationen, in denen sportliche Leistungen erbracht oder verantwortungsvolle Tätigkeiten ausgeführt werden, kann es notwendig sein, sich äußerst schnell sensomotorischen Diskordanzen anzupassen. So erfordert der Wechsel eines Sportgerätes, welches andere Eigenschaften als das vorherige hat, einen unmittelbaren Anpassungsprozess, um auch kurzfristig das Leistungsniveau zu halten. Oder ein Kranführer, der Objekte mit unterschiedlichem Gewicht bewegen muss, muss schnell und flexibel auf die veränderten Relationen zwischen Hebel-/Joystick- und Kranbewegung reagieren, um in der Nähe befindliche Arbeiter nicht zu gefährden. Schon der Wechsel einer Brille kann zu einer verzerrten Wahrnehmung des visuellen Raumes führen, nach der die motorischen Handlungen ausgerichtet werden. Daher sollten auch gerade schnell wirkende Adaptationsprozesse

untersucht und verstanden werden, um somit Ansatzpunkte für deren Optimierung zu liefern.

Ob schnelle Anpassungsprozesse nur oder überhaupt auf Strategien zurückzuführen sind, kann allerdings hinterfragt werden. In aktuellen Publikationen wird zwischen einem schnellen und einem langsamen Adaptationsverlauf differenziert und ein Bezug auf Strategien vermieden (Ethier, et al., 2008; Lee & Schweighofer, 2009; Smith, Ghazizadeh, & Shadmehr, 2006). Neue Studien weisen zudem darauf hin, dass auch der Situationsbezug von Strategien zu hinterfragen ist, da sie sich nicht nur auf den frühen Adaptationsprozesses auszuwirken scheinen, sondern auch auf Nacheffekte (Werner & Bock, 2007). Insgesamt zeigt sich, dass der in der Literatur verwendete Begriff der Strategie mehrere Phänomene in sich vereint und weiterer Differenzierung bedarf. Sarlenga, Gauthier und Blouin (2007, S. 253) äußern sich entsprechend:

„Die Ergebnisse [...] zeigen, dass verschiedene kognitive Faktoren sensomotorische Adaptation beeinflussen könnten. Einige dieser Faktoren scheinen förderlich für die Adaptation [...], einige scheinen hinderlich für die Adaptation [...]. Daher kann Kognition nicht als holistischer Eingabewert in das adaptive Kontrollsystem verstanden werden.“¹⁶

Der folgende Teil der Arbeit befasst sich daher mit kognitiven Komponenten der sensomotorischen Adaptation.

9.1. Charakteristika strategischer und kognitiver Komponenten sensomotorischer Adaptation

Während die Rekalibrierung sensomotorischer Transformationsregeln anhand von Nacheffekten unmittelbar nach Ausschaltung der Diskordanz oder zeitlich versetzt mittels Retentionstest gemessen werden kann (Bock, 2001; Jeannerod, 1988), ist für kognitive Komponenten sensomotorischer Adaptation kein direktes Maß bekannt. Für kognitive Strategien besteht ein indirektes Maß durch die Differenz der adaptiven Leistung zu den Nacheffekten. Der Begriff Strategie impliziert eine planerische Handlung des Akteurs, scheint jedoch nicht auf bewusste Prozesse beschränkt zu bleiben, sondern auch unbewusste Prozesse zu integrieren. Redding et al. (2006, S. 434, Übersetzung des Autors) verstehen Strategie als „Auswahl, Modifikation oder Lernen von Bewegungsplänen, die zur bevorstehenden Aufgabe passen [...]. Sie antizipieren diskordanzbedingte Bewegungsfehler, bevor sie auftreten oder zu groß

¹⁶ Übersetzt durch den Verfasser der vorliegenden Arbeit.

werden. Sofern ein Bewegungsplan nicht zu dem beabsichtigten Ergebnis führt [...], könnten Bewegungskorrekturen Fehler reduzieren, sofern genug Zeit zur Verfügung steht, bzw. könnte durch Wissen über den Fehler aus vorherigen Bewegungen die Zielposition angepasst werden.“ Strategien modifizieren gemäß den Autoren ballistische Bewegungsanteile durch eine Planung vor der Bewegungskorrektur, beinhalten allerdings auch Fehlerkorrekturen während der Bewegung. Prägnantes Merkmal ist, dass sie situationsspezifisch sind und nicht auf andere Bedingungen generalisiert. Die Autoren basieren ihre Annahmen im Wesentlichen auf drei Beobachtungen:

1. vollständige sensomotorische Adaptation innerhalb weniger Bewegungen bei nur langsam fortschreitender Adaptation in einzelnen Sinnesmodalitäten,
2. Überkompensation der Diskordanz, d.h. die adaptierende Hand verändert die Bewegungen stärker als zum Ausgleich der Diskordanz notwendig (Redding & Wallace, 1993), und
3. Überadditivität der Nacheffekte (Redding & Wallace, 1978).

Letzteres scheint abhängig von der Anzahl der Ziele zu sein, an die adaptiert wird: bei nur einem Ziel ist die Überadditivität belegbar, bei dreien hingegen nicht (Redding & Wallace, 1993). Strategien könnten demnach durch verschiedene Komponenten der Aufgabe begünstigt werden.

Andere Autoren sehen gerade eine schnelle Adaptation durch Strategien verursacht. Welch (1978) geht davon aus, dass explizites Wissen über eine Diskordanz erlangt wird, bevor eine – dann explizite - Strategie angewendet werden kann. War die Strategie erfolgreich, kann sie dauerhaft mit der Bewegungssituation assoziiert werden. Folglich beschreibt er Strategie als assoziatives Lernen. Eine derartige Strategie könnte seiner Meinung nach darin bestehen, dass die Bewegungen zu einem virtuellen Ziel hin neben das vorgegebene Ziel ausgeführt werden. Wesentliche Charakteristika dieser als *Side-Pointing* bezeichneten Strategie lassen sich aus einer Untersuchung von Mazzoni und Krakauer (2006) ableiten. Darin führten Versuchspersonen diskrete Zeigebewegungen unter einer 45 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung aus. Wurden Versuchspersonen über Art der Diskordanz und die Möglichkeit informiert, diese durch Zeigebewegungen zu einem benachbarten Ziel auszugleichen, konnten sie die visuomotorische Diskordanz bereits mit der zweiten Bewegung vollkommen ausgleichen. Im weiteren Verlauf der Adaptation vergrößerte sich allerdings der Bewegungsfehler in negativer Richtung, d.h. sie adaptierten an das strategische und nicht an das vorgegebene Ziel. Dies entspricht einer Überkompensation, wie sie auch

Redding und Wallace beschrieben (1993). Anhand der Studie können mehrere Charakteristiken einer expliziten Strategie aufgezeigt werden:

1. Eine explizite Strategie kann zu Beginn einer Adaptation wirksam sein. Sofern sie aber beibehalten wird, kann sie die Adaptation situativ stören.
2. Sie verhindert nicht Rekalibrierung. Im Vergleich zu einer Kontrollgruppe ist ein paralleler Rekalibrierungsprozess festzustellen.
3. Eine explizite Strategie und Rekalibrierung können sich additiv verhalten.

Die Ergebnisse widersprechen damit scheinbar der Annahme von Redding und Wallace, dass Strategien im Laufe der Adaptation durch Rekalibrierung ersetzt werden. Es ist jedoch zu beachten, dass die Probanden bei Mazzoni und Krakauer (2006) nicht die Natur ihres Fehlers beschreiben konnten bzw. ihn nicht wahrnahmen, weil die Bewegungsrückmeldung zu einem sehr frühen Zeitpunkt eingefroren wurde. Somit wussten sie nicht, dass ihre Strategie nach kurzer Zeit nicht mehr sinnvoll war und folgten mit deren Fortführung lediglich den Anweisungen bzw. Anregungen der Versuchsleiter.

Sülzenbruck und Heuer (2009) untersuchten Wechselwirkungen einer expliziten Strategie mit impliziten Anpassungsmechanismen bei sensomotorischer Adaptation. Sie bestätigen die Additivität und - damit die Unabhängigkeit - beider Mechanismen, da die Summe der expliziten und impliziten Einzelkomponenten der Gesamtleistung während der Adaptation entspricht. Dies ist sogar dann der Fall, wenn sie einander entgegengerichtet sind. Somit scheint die explizite Strategie – sofern vorhanden - eine kontinuierliche Größe bei der Adaptationsleistung zu sein. Voraussetzung für eine explizite Strategie ist aber explizites Wissen (Welch, 1978). Explizites Wissen muss aber nicht zwangsläufig zu der Anwendung einer passenden Strategie führen, welche die Adaptation verbessert. Wie die folgenden Darstellungen zeigen, kann die Wirkung expliziten Wissens sowohl positiv als auch negativ sein.

Die Auswirkungen von explizitem Wissen über eine Diskordanz auf Nacheffekte untersuchten Werner und Bock (2007). In einem Experiment zur visuomotorischen Adaptation diskreter Zeigebewegungen befragten sie die Versuchsteilnehmer, warum die Aufgabe plötzlich – d.h. ab dem Zeitpunkt der Rotation der Bewegungsrückmeldung um 60 Grad gegen den Uhrzeigersinn – schwieriger geworden war. Sie konnten zeigen, dass diejenigen, die bezogen auf Größe oder Richtung der Rotation eine stimmige Aussage machen konnten, besser adaptierten als diejenigen, welche die Diskordanz nicht oder nur falsch beschreiben konnten. Der Transfer auf eine andere Bewegungskategorie (Folgebewegungen) war nicht abhängig

von explizitem Wissen. In der Persistenz jedoch, die typischerweise als Maß der Rekalibrierung gilt, war ein positiver Effekt des expliziten Wissens feststellbar. Dieses Ergebnis ist zunächst erstaunlich. Es könnte aber darin begründet sein, dass die Versuchspersonen vor den Persistenz-Tests die Anweisung erhielten, mit der Aufgabe wie bisher fortzufahren (persönliche Kommunikation mit dem Autor). Diejenigen Versuchspersonen, die explizites Wissen generiert hatten, könnten dann versucht haben, Zugang zu dem während der Adaptation entwickelten adaptiven Zustand zu erlangen.

Eine entsprechende Sichtweise findet sich bei Imamizu et al. (2007), die untersuchten, ob explizites Wissen duale Adaptation an zwei inkompatible visuomotorische Diskordanzen erleichtert. Gemäß ihren Ergebnissen sind Versuchspersonen mit explizitem Wissen über beide Diskordanzen bei einem Wechsel derselben besser als Kontrollpersonen. Die Autoren schlossen daraus, dass die Wirkung von explizitem Wissen einer Schaltfunktion entspräche, durch die zwischen zwei adaptiven Zuständen gewechselt werden könnte, oder in anderen Worten Zugang zu einem adaptiven Zustand hergestellt oder unterbunden würde.

Neben diesen positiven Effekten gibt es jedoch auch Hinweise darauf, dass die bewusste Wahrnehmung oder explizites Wissen über eine Diskordanz einen nachteiligen Effekt auf das Ausmaß sensomotorischer Adaptation haben könnte. Dieser Gedanke findet sich in Studien zur graduellen Adaptation (bereits in Kapitel 7 beschrieben), in denen eine bewusste Wahrnehmung einer Diskordanz nicht gegeben ist. Mit Hilfe dieser Methode wird teilweise eine bessere Adaptation und größere Nacheffekte als bei einer abrupten Einführung einer Diskordanz belegt (Kagerer, et al., 1997; Michel, et al., 2007). Auch Redding und Wallace betonen den Aspekt der (auch unbewussten) Wahrnehmbarkeit einer Diskordanz und sehen darin eine Voraussetzung für die Rekalibrierung sensomotorischer Transformationsregeln (Redding und Wallace, 1996). Eine Rekalibrierung tritt zum Beispiel nicht auf, wenn vollkommene Sicht auf Hand, Start- und Zielpunkt einer Bewegung gegeben ist. Ihrer Meinung nach würden Strategien ebenso wirken und die Wahrnehmung einer Diskordanz verhindern.

Neben Faktoren, die prädiktiv vor der Bewegungsausführung wirken, werden auch Aspekte während der Bewegungsausführung als Strategie beschrieben. Dazu zählen vor allem Bewegungskorrekturen (Roby-Bami und Burnod, 1995). Diese Sichtweise kann angezweifelt werden, da Bewegungskorrekturen unbewusst ausgeführt werden und zu Nacheffekten führen können (Magescas und Prablanc, 2006). Im Gegensatz zu der oben berichteten Additivität und damit weitgehenden Unabhängigkeit von expliziten

Strategien und Rekalibrierung können sie eine elementare Rolle bei der Rekalibrierung spielen. In einer Studie zur visuomotorischen Adaptation bei Patienten mit Kleinhirnatrophie fanden Werner et al. (2009b), dass das Ausmaß von Bewegungskorrekturen mit Komponenten der Adaptation korreliert. Dabei treten die Korrelationen sowohl zu der adaptiven Leistung, wie auch Retention, intermanuellem Transfer und der klassischen Nacheffektmessung unter normaler Bewegungsrückmeldung auf. Es liegt nahe anzunehmen, dass die allen vier Maßen gemeinsame Komponente die Rekalibrierung ist.

Trotz der beschriebenen Untersuchungen zu Strategien ist deren Natur noch weitgehend unbekannt. In der Literatur wird jedoch davon ausgegangen, dass die im Vergleich zu Nacheffekten situationspezifisch erhöhten Leistungen kognitiv bedingt sind. Dies spiegelt sich bereits in Begrifflichkeiten wider. Es wurde angenommen, dass – sofern es sich um kognitive Leistungen handelt - ein altersbedingter Rückgang kognitiver Fähigkeiten auch zu einer verminderten Fähigkeit beim Einsatz von Strategien führen müsse. Bock (2005) verglich daher die Adaptation diskreter Handbewegungen von 20-30-jährigen mit der von über 60-jährigen. Die Adaptation der Senioren ist im Vergleich zu den jüngeren Erwachsenen signifikant herabgesetzt. Jedoch ist der Transfer auf eine kontinuierliche Folgeaufgabe vergleichbar zwischen beiden Altersgruppen, was verminderte strategische Fähigkeiten zu bestätigen scheint. Passend dazu ist generieren weniger der älteren als der jüngeren Personen explizites Wissen über die Diskordanz, zudem ist bei Älteren eine signifikant schlechtere Leistung in einem Zahlenverbindungstest nachweisbar, die auf eine Abnahme kognitiver Leistungen hindeutet. Eine direkte Korrelation zwischen den Leistungen im Zahlungsverbindungstest und der Adaptation kann jedoch nicht nachgewiesen werden. Somit kann zwar von einer parallelen, altersbedingten Leistungsminderung in beiden Bereichen ausgegangen werden, das Phänomen Strategie konnte in dieser Studie jedoch noch nicht weiter erklärt werden.

Dies gelang in einer späteren Studie (Bock und Girgenrath, 2006). Auch hier führten die Autoren einen Gruppenvergleich zwischen Senioren und jüngeren Erwachsenen durch. Die Ergebnisse von Bock (2005) wurden repliziert. Darüber hinaus konnten Korrelationen zwischen einzelnen adaptiven Maßen und separat erhobenen Reaktionszeiten nachgewiesen werden, die auf verschiedene kognitive (exekutive) Funktionen hindeuten. Altersabhängig und altersübergreifend korreliert die adaptive Leistung demnach mit Entscheidungsfähigkeit sowie allgemeiner Reaktions-schnelligkeit. Es liegt daher nahe, zu vermuten, dass ein Rückgang von exekutiven Funktionen zu einem Rückgang an strategischen Fähigkeiten führt, der sich bei Senioren in einer verglichen mit Jüngeren verlangsamten Adaptation äußert.

Erstaunlicherweise sind ebenfalls Korrelationen zwischen den kognitiven Fähigkeiten Inhibition und Flexibilität und einer Transferleistung zu verzeichnen. Transfer wird als Maß der sensomotorischen Rekalibrierung angesehen (Bock, 2005). Somit könnten die Funde auch für eine Beeinflussung von sensomotorischen Vorgängen durch kognitive Prozesse sprechen. Malfait und Ostry (2004) werfen jedoch die Frage auf, ob Transfer – in diesem Fall zwischen Händen - nicht ein rein kognitives Phänomen sei. Nach einer Adaptation an ein Kraftfeld tritt intermanueller Transfer nur dann auf, wenn das Kraftfeld abrupt statt graduell eingeführt wird. Da Versuchspersonen die abrupte, nicht aber die graduelle Einführung wahrnehmen, schließen die Autoren, dass der Transfer mit dem Bewusstsein über die Diskordanz verbunden ist. Dies steht im Widerspruch zur Meinung anderer, die gerade im Transfer ein Maß für Rekalibrierung sehen (Bock, 2005, Bock und Girgenrath, 2005, Redding et al., 2005).

Es bietet sich eine Sichtweise an, die diesen Zwiespalt lösen könnte. Unter Berücksichtigung eines modularen Aufbaus des (adaptiven) sensomotorischen Systems, wie es in Teil A dieser Arbeit diskutiert wird, könnte explizites Wissen eine Rolle bei der Regelung des Zugangs zu einem adaptiven Zustand spielen. Diese Interpretation würde sowohl die verbesserte Adaptation und Persistenz bei Werner und Bock (2007), die duale Adaptation bei Imamizu et al. (2007) als auch den ausbleibenden Transfer bei Malfait und Ostry (2004) erklären. Eine Erweiterung dieser Überlegungen um die Ergebnisse von Bock und Girgenrath (2006) begründet die Annahme, dass die exekutiven Funktionen der Inhibition und Flexibilität ebenfalls den Zugang zu einem adaptiven Zustand regeln könnten. Denkbar wäre z.B., dass mit der Fähigkeit zur Inhibition die Unterdrückung eines für die aktuelle Situation irrelevanten adaptiven Zustand erfolgen kann und Flexibilität auch eine (oder Teile einer) Fähigkeit repräsentiert, die in den Wechsel zwischen adaptiven Zuständen involviert ist. Tatsächlich finden sich in bildgebenden Studien Aktivierungen des präfrontalen Kortex (Shadmehr und Holcomb, 1997, Imamizu et al., 2008), der eine elementare Rolle bei den exekutiven Funktionen einnimmt (Smith & Jonides, 1999). Exekutive Funktionen können als Übergriff für eine Reihe höherer kognitive Fähigkeiten verstanden werden, die zielgerichtetes und angepasstes Handeln ermöglichen. Das Fähigkeitsspektrum umfasst u.a. Antizipation, Inhibition und Impulskontrolle, mentale Flexibilität und Verhaltensbeobachtung, das Arbeitsgedächtnis und Generierung sowie Auswahl von Problemlösungsstrategien (Anderson, Jacobs, & Anderson, 2008).

Die Annahme der Regelungsfunktionen durch kognitive Funktionen würde eine fundierte Basis erhalten, wenn sich Korrelationen zwischen exekutiven Funktionen und

bestimmten Formen von Transfer, z.B. intermanuellem oder intermodalem, finden lassen würden. Dies soll in den nächsten Versuchen geprüft werden.

Die obigen Annahmen zeigen die Relevanz weiterer Analysen auf, insbesondere ist die Wirkung von kognitiven Fähigkeiten auf Persistenz und Transferleistungen zu untersuchen. Aber auch die Ergebnisse aus Teil A werfen Fragen auf. So muss hinterfragt werden, ob der schnelle Abbau des Fehlerwinkels in fast allen visuomotorischen Gruppen nicht eine rein strategische Adaptation widerspiegelt. Gründe dafür könnten z.B. in dem Ausmaß der Arbeitsfläche (sie war auf 60 Grad beschränkt) oder der Größe der Diskordanz liegen (Abeele & Bock, 2001). Falls der schnelle Fehlerabbau auf Strategien beruhen sollte, wäre zu untersuchen, inwiefern sich diese auf die Rekalibrierung auswirken. Letzten Endes erscheint es für die Interpretation vieler Studien, die Wechselwirkungen von Adaptationsprozessen ohne Nacheffektanalyse untersucht haben, erforderlich, auch den Zeitgang der Rekalibrierung zu analysieren. Aus diesen Gründen werden in diesem Teil der Arbeit drei weitere Studien beschrieben:

1. Sensomotorische Adaptation bei Patienten mit Alzheimer-Krankheit.
2. Sensomotorische Adaptation in sauerstoff-reduzierter Umgebung (akute Hypoxie).
3. Sensomotorische Adaptation unter Variation der Arbeitsfläche, der Zielanzahl und der Größe der Diskordanz.

In den ersten beiden Studien wurde sensomotorische Adaptation unter Bedingungen untersucht, in denen kognitive Fähigkeiten herabgesetzt sind und somit strategisches Handeln gegenüber Vergleichsbedingungen erschwert sein könnte. Die Studie bei Patienten mit Alzheimer-Krankheit wurde durchgeführt, weil sich im Laufe der Erkrankung bereits früh Schädigungen im parietalen und frontalen Kortex zeigen (Mielke & Heiss, 1998; Trollor, et al., 2005). Diesen Arealen wird eine wichtige Rolle im Rahmen der sensomotorischen Adaptation zugeschrieben (Girgenrath et al., 2006, Imamizu & Kawato, 2008, Pisella et al. 2004). Der Rückgang kognitiver Funktionen ist bei der Alzheimer-Krankheit zudem gut beschrieben und lässt sich mittels neuropsychologischer Diagnostik verlässlich erfassen (s.u.). Um mögliche Adaptationseinbußen zu beurteilen, erfolgt ein Vergleich mit altersgleichen gesunden Probanden.

In der zweiten Studie wurden junge gesunde Personen in einer sauerstoffreduzierten Umgebung (Höhenkammer) untersucht, die zur Einschränkung von kognitiven, aber auch sensomotorischen Funktionen führen kann (Virués-Ortega, Buela-Casal, Garrido, & Alcazar, 2004). Im Gegensatz zu den Versuchen aus Teil A und der Alzheimer-

Studie wurde keine 30- sondern eine 60-Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung als sensomotorische Diskordanz eingesetzt, deren Charakteristik neun von zehn Versuchspersonen nicht erfassen und beschreiben können (Abeelee & Bock, 2001). Durch diese Maßnahme wurde ein möglicher Einfluss expliziten Wissens reduziert. Auch hier wurden Transfermessungen durchgeführt und Korrelationen zu kognitiven Funktionen geprüft. Der Fokus beider Studien liegt dabei nicht ausschließlich auf der Wirkung exekutiver Funktionen, da Strategien auch metakognitive Fähigkeiten darstellen könnten, die über rein exekutive Funktionen hinaus gehen (Goebel, 2008).

In einer letzten experimentellen Studie wurden gesunde Probanden in einer normalen Versuchsumgebung untersucht. Zwischen insgesamt acht Gruppen differierte der Grad der sensomotorischen Diskordanz (30° versus 60° Rotation), die Anzahl der Ziele (2 versus 8) und die Arbeitsfläche (42° versus 360°). Auch hier erfolgte eine Regressionsanalyse der adaptiven und kognitiven Leistungen, jedoch war nicht Transfer Untersuchungsgegenstand, sondern der Zeitverlauf der Rekalibrierung in Abhängigkeit möglicher strategiefördernder Bedingungen. Die Hypothesen der einzelnen Experimente werden in den folgenden Kapiteln entwickelt.

10. Allgemeine Methodik Teil B

Aufgrund der unterschiedlichen Untersuchungsansätze werden die Methodiken in den einzelnen Versuchsreihen beschrieben. Gemeinsam ist jedoch allen drei Versuchen, dass multiple lineare Regressionen oder (Semi-)Partial-Korrelationen höherer Ordnung durchgeführt wurden. Diese Verfahren eröffnen die Möglichkeit, Beziehung zwischen einer Kriteriumsvariablen und mehreren Prädiktoren herzustellen. Wesentliche Voraussetzung ist, dass die Anzahl der Versuchspersonen größer als die Anzahl der vorhersagenden Variablen (Prädiktoren) sein muss. Die Reproduzierbarkeit steigt jedoch mit zunehmender Verhältnismaßzahl zwischen Stichprobengröße und Anzahl der Prädiktoren.

Mit Hilfe der multiplen linearen Regression ist es möglich, die Gesamtvarianzen einer (aufzuklärenden) Kriteriumsvariablen in Teilvarianzen zu zerlegen, die durch einzelne oder durch mehrere (aufklärende) Prädiktoren erklärt werden. Das Maß der Aufklärung entspricht dabei dem quadrierten (multiplen) Korrelationskoeffizient R^2 . Dieser „entspricht der bivariaten Korrelation zwischen der vorhergesagten und der tatsächlichen Kriteriumsvariablen“ (Bortz, 2005, S. 449). Die inferenzstatistische Analyse erfolgt mittels F-Test durch das Programm Statistica 8.0.

Die durch alle Prädiktoren und Kontrollvariablen aufgeklärte Varianz lässt sich wiederum in Teilvarianzen zerlegen, die den Beitrag einzelner oder mehrerer Prädiktoren zur Varianzaufklärung darstellen. Diese Verfahren werden als Partial- und Semipartialkorrelationen einfacher und höherer Ordnung bezeichnet. Bei einer Partialkorrelation werden sowohl die Kriteriums- als auch die Prädiktorvariable(n) durch eine oder mehrere Kontrollvariablen bereinigt. Bei einer semipartiellen Korrelation wird dies nur für eine von beiden Variablen vorgenommen. Die Bereinigung erfolgt durch einfache oder multiple lineare Regression der Kontroll- mit der Prädiktorvariablen. Die Regressionsresiduen geben dann denjenigen Anteil einer Prädiktorvariablen an, der nicht durch die Kontrollvariable(n) erklärt wird. Diese Residuen werden dann im nächsten Schritt mit der Kriteriumsvariablen korreliert. Auf diese Weise kann z.B. die semipartielle Korrelation SK_1 eines Prädiktors P_1 mit der Kriteriumsvariablen K , sowie die semipartielle Korrelation SK_2 eines Prädiktors P_2 mit K berechnet werden. Darüber hinaus kann dann derjenige Anteil der Varianz von K errechnet werden, der sich nur gemeinsam durch P_1 und P_2 aufklären lässt ($SK_{1,2}$). Dieser Wert ergibt sich durch die Addition der quadrierten Korrelationskoeffizienten der Einzelkorrelation von P_1 und P_2

mit der Kriteriumsvariablen¹⁷ abzüglich des multiplen Korrelationskoeffizienten der multiplen Korrelation von P_1 und P_2 mit der Kriteriumsvariablen. Eine anschauliche Beschreibung dieses Verfahrens findet sich bei Bock und Girgenrath (2006), Werner et al. (2009a, b).

Die Überprüfung der (Semi-)Partial-Korrelationen auf statistische Signifikanz erfolgte mittels F-Test (Statistikmodul Excel 2003). Der stichproben-basierte F-Wert wurde gemäß Bortz (2005, S. 455) mittels folgender Formel ermittelt:

$$F = \frac{R^2_{Sem} / k}{(1 - R^2_{Mult}) / (n - k - p - 1)} \quad (4)$$

(mit n =Stichprobengröße, k =Anzahl Prädiktoren, p =Anzahl der Kontrollvariablen. R^2_{Mult} entspricht dabei dem quadrierten multiplen Korrelationskoeffizienten der multiplen Regression zwischen allen Prädiktoren und Kontrollvariablen mit der Kriteriumsvariablen R^2_{Sem} und dem quadrierten partiellen oder semipartiellen Korrelationskoeffizienten der (semi-)partiellen Korrelation eines oder mehrerer Prädiktoren mit der Kriteriumsvariablen.)

¹⁷ Dadurch wird $(SK_{1,2})^2$ zweimal erfasst.

11. Versuch B1: Sensomotorische Adaptation bei Patienten mit leichtgradiger Alzheimer-Krankheit

Die Alzheimer-Krankheit ist gekennzeichnet durch einen progressiven Gedächtnisverlust bereits in frühen Stadien der Krankheit, gefolgt von verhaltenswirksamen Störungen wie Ruhelosigkeit, Apathie, Depression, Ängstlichkeit, Wahnvorstellung, Reizbarkeit und gestörte Inhibition (Cummings & McPherson, 2001).

Im Laufe der Krankheit treten synaptische und neuronale Dysfunktionen, Synapsenverlust, Untergang von Neuronen und somit Gehirnatrophie auf. Nach den Ursachen wird weiter geforscht, es scheint jedoch eine Verbindung zu extrazellulären Plaques und intrazellulären Neurofibrillenbündeln zu bestehen. Deren gehäuftes Auftreten stellt das auffälligste Merkmal im Gehirn von Alzheimer-Patienten dar. Dabei scheint vor allem intraneuronales β -Amyloid für Synapsen- und Neuronenverlust verantwortlich zu sein (Brasnjevic, Steinbusch, & Schmitz, 2006). Bei den kognitiven Defiziten scheinen vor allem die Zahl synaptischer Verbindungen und eine Dysfunktion des cholinergen Systems eine Rolle zu spielen. Ein Untergang von cholinergen Neuronen, synaptischen Verbindungen und eine gestörte Synthese des Neurotransmitters Acetylcholin scheinen in Relation zu den kognitiven Defiziten zu stehen, die für die Alzheimer-Krankheit beschrieben werden (DeKosky, 2006; Schliebs & Arendt, 2006).

Die Krankheit manifestiert sich in frühesten Stadien im entorhinalen Kortex und breitet sich progressiv über den Hippocampus weiter aus, bis weite Teile des Gehirns betroffen sind (Perry & Hodges, 1999). Entorhinaler Kortex und Hippocampus sind an der präzisen Verarbeitung und kurz- und langfristigen Speicherung visuell räumlicher Informationen beteiligt. Durch anatomische und funktionelle Verbindungen zum präfrontalen Kortex und subkortikalen Strukturen kann vermutet werden, dass diese Informationen verhaltenswirksam werden. Dabei scheinen sowohl sensomotorisches, als auch exekutives Verhalten auf diese Informationen zuzugreifen und von den Defiziten betroffen zu sein (eine Übersicht findet sich bei Bast, Wilson, Witter, & Morris, 2009). Darüber hinaus lassen sich mittels Positronen-Emissions-Tomographie bei Alzheimer-Patienten im Vergleich zu gesunden Personen signifikante Reduktionen des regionalen Glukosestoffwechsels, u.a. im präfrontalen Kortex und progressiv fortschreitend von anteriorem sowie posteriorem parietalen Kortex, feststellen (Mielke & Heiss, 1998; Trollor, et al., 2005). Defizite treten zunächst beim Gedächtnis und der geteilten und selektiven Aufmerksamkeit auf, gefolgt von Sprache und visuell-räumlicher Wahrnehmung (Perry & Hodges, 1999).

Durch die Alzheimer-Krankheit treten ebenfalls sensomotorische Defizite auf. Nach Ott, Ellias und Lannon (1995) zeigen sich im Vergleich zu gesunden Personen gleichen Alters besonders im Bereich der oberen Extremitäten eine Verlangsamung (Bradykinese) bei diskreten Bewegungen. Zeigebewegungen ohne Bewegungsrückmeldung werden wesentlich langsamer ausgeführt als Zeigebewegungen mit Bewegungsrückmeldung. Die Autoren kommen daher zu dem Schluss, dass die Umsetzung von Bewegungsprogrammen erschwert sei (Ghilardi et al., 1999; Ghilardi et al., 2000). Roy, Kalbfleisch, Bryden, Barbour und Black (2000) beobachteten bei ähnlicher Aufgabenstellung neben der herabgesetzten Geschwindigkeit ein verlängertes Abbremsen der Bewegung, was ebenfalls auf eine fehlerhafte Umsetzung von Bewegungsprogrammen hinweist. Die Defizite werden dabei besonders prägnant, wenn die Aufgabe eine visuomotorische Transformation erfordert und sie steigen mit dem Ausmaß der Transformation (Tippett, Krajewski, & Sergio, 2007; Tippett & Sergio, 2006). Die Fähigkeit zum motorischen Lernen scheint jedoch grundsätzlich erhalten zu bleiben (Bondi & Kaszniak, 1991; Heindel, Salmon, Shults, Walicke, & Butters, 1989). Das Gelernte kann konsolidiert und zeitverzögert, sogar noch nach einem Monat, abgerufen werden (Dick, et al., 1996; Eslinger & Damasio, 1986). Einige Autoren berichten sogar von Transfer motorischen Lernens auf geringfügig veränderte Bewegungen (Rouleau, Salmon, & Vrbancic, 2002), wobei möglicherweise ein Zusammenhang zwischen Ausmaß des Transfers und dem der Demenz bestehen könnte (Dick, Hsieh, Bricker, & Dick-Muehlke, 2003). Zudem könnte bei Alzheimer-Patienten die Schwierigkeit der Aufgabe den Lernerfolg beeinflussen: randomisiertes Üben führte im Gegensatz zu konstantem Üben nicht zum Erfolg (Dick, et al., 2003; Dick, Hsieh, Dick-Muehlke, Davis, & Cotman, 2000; Dick, et al., 1996). Dies führte zu der Annahme, dass entweder eine verminderte Flexibilität beim Wechsel zwischen Aufgaben oder reduzierte Fähigkeit zur geteilten Aufmerksamkeit dafür verantwortlich sein könnten (van Halteren-van Tilborg, Scherder, & Hulstijn, 2007).

Studien zur sensomotorischen Adaptation bei Alzheimer-Patienten lassen sich kaum finden. Weiner et al. (1983) berichten von intakten Nacheffekten, aber einem stark beeinträchtigten Adaptationsverlauf. Auffällig war in dieser Studie, dass bei acht von elf teilnehmenden Patienten die Sitzung abgebrochen werden musste. Paulsen et al. (1993) hingegen konnten im Vergleich zu gesunden Personen keine verschlechterte Adaptation belegen. In beiden Studien wurden lediglich Bewegungen zu einem Ziel ausgeführt, was die Aufgabe relativ einfach gemacht haben könnte. Die Rekalibrierung sensomotorischer Transformationsregeln scheint bei Alzheimer-Patienten somit grundsätzlich möglich, jedoch ist unklar, wie sich die Adaptation in komplexeren Situationen verhält. Es ist anzunehmen, dass eine erschwerte Aufgabe die adaptive

Leistung beeinträchtigt, wie es bei Weiner et al. (1983) anhand des Adaptationsverlaufs und dem Ausschluss von 70% der Teilnehmer, sowie den Funden beim motorischen Lernen ersichtlich ist. Die Ergebnisse von Dick (2003) würden - auf die sensomotorische Adaptation übertragen – den Schluss zulassen, dass individuelle kognitive Fähigkeiten die Adaptationsfähigkeit beeinflussen. Diese Annahme findet zusätzliche Unterstützung durch eine Studie von Eversheim und Bock (2001), in der sie, besonders zu Beginn der Adaptation, hohe Anforderungen an die räumliche Aufmerksamkeit feststellten. Genau in dieser Domäne bilden sich bereits früh im Krankheitsverlauf Defizite aus (s.o.). Zudem lassen sich mittels bildgebender Verfahren bei sensomotorischer Adaptation eine Aktivierung des präfrontalen und des posterior parietalen Kortex nachweisen (Girgenrath, et al., 2008; Imamizu, et al., 2004; Shadmehr & Holcomb, 1997). Beides sind Areale, die bei der Alzheimer-Krankheit betroffen sein können (s.o.).

11.1. Hypothesen

Auf Basis obiger Ausführungen lassen sich folgende Hypothesen ableiten:

1. Die Alzheimer-Krankheit führt auf Grund von reduzierten kognitiven Fähigkeiten zu einer Beeinträchtigung sensomotorischer Adaptation. Diese Hypothese wird operationalisiert zu: Die Leistung von Patienten mit Alzheimer-Krankheit bei der Adaptation an eine +30 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung verläuft schlechter als die Leistung von gesunden, altersgleichen Kontrollprobanden. Die Adaptationsleistung korreliert mit Werten neuropsychologischer Tests, anhand derer die Diagnostik der Krankheit erfolgt.
2. Auf Grund der Ausführungen aus Kapitel 9 wird zudem angenommen, dass sich kognitive Fähigkeiten auf das Ausmaß der Persistenz und der Nacheffekte auswirken können. Diese Hypothese wird operationalisiert zu: Es lassen sich Korrelationen zwischen den Werten neuropsychologischer Tests, anhand derer die Diagnostik der Krankheit erfolgt, und Nacheffekten belegen.

11.2. Spezielle Methodik

Probandenstichprobe

Die Patienten wurden über den Arbeitsbereich Neurowissenschaften und Rehabilitation des Departments für Heilpädagogik und Rehabilitation der Universität zu Köln vermittelt. Es handelte sich um vier weibliche und sechs männliche Personen im Alter

von $69,7 \pm 5,5$ Jahren. Auf Grund einer vergangenen Diagnostik im Rahmen einer Demenzsprechstunde und der im Rahmen dieser Studie durchgeführten neuropsychologischen Diagnostik durch eine Mitarbeiterin oben genannter Einrichtung, wurde bei allen die Alzheimer-Krankheit angenommen. Bei der Alzheimer-Erkrankung handelt es sich um eine Ausschluss-Diagnose, da die Krankheit bis heute nicht eindeutig diagnostiziert werden kann. Ein zusätzlicher Alzheimer-Patient wurde auf Grund einer geringen Sehfähigkeit (30%) ausgeschlossen. Ein weiterer Patient zeigte objektive Anzeichen einer Überlastung, so dass die Versuchsleiter das Experiment vorzeitig abbrachen.

Die Kontrollgruppe bildeten elf Frauen und sieben Männer im Alter von $66,6 \pm 4,4$ Jahren. Davon wiesen 15 Personen gemäß der neuropsychologischen Diagnostik, sowie Selbstreport in der Historie, keine psychischen oder neurologischen Auffälligkeiten auf und waren orthopädisch (obere Extremitäten) gesund. Bei vier weiteren Personen waren demenzartige Symptome aufgetreten. Aufgrund der neuropsychologischen Diagnostik wurden jedoch andere Ursachen angenommen, daher wurden diese Personen in die Kontrollgruppe eingeschlossen. Eine Versuchsteilnehmerin wurde aufgrund eines vergangenen Schlaganfalls und aktuell auftretenden neurologischen Ausfallerscheinungen, eine andere wegen eines starken Tremors von der Datenanalyse ausgeschlossen.

Alle Versuchsteilnehmer waren nach eigenen Angaben Rechtshänder. Vor der Teilnahme am Experiment erhielten sie eine schriftliche Information zur Aufklärung über Ziele und Inhalte des Experiments und unterzeichneten eine Einverständniserklärung. Beides war Bestandteil eines Ethikantrags, welcher vorab durch die Ethikkommission der Universität zu Köln genehmigt worden war.

Bei jeweils der Hälfte der Versuchspersonen innerhalb einer Gruppe wurden zunächst neuropsychologische Tests und anschließend eine Aufgabe zur sensomotorischen Adaptation durchgeführt. Die anderen Versuchspersonen hatten die umgekehrte Reihenfolge.

Neuropsychologische Diagnostik

Am Versuchstag wurden alle Teilnehmer neuropsychologisch untersucht. Ein Mitarbeiter des Lehrstuhls für Neurowissenschaften und Rehabilitation der Universität zu Köln führte eine Diagnostik gemäß DSM IV, ICD-10 und NINCDS-ADRDA durch. Zum Ausschluss früherer oder aktueller psychischer Störungen wurde zusätzlich das strukturierte Interview des DSM-IV geführt. Die Dauer der Diagnostik betrug eineinhalb

bis zwei Stunden. Folgende Tests waren Bestandteil der neuropsychologischen Testbatterie¹⁸ :

- (1) Mini Mental Status Test (MMST) als kurzes Demenz-Screening-Verfahren (Folstein, Folstein, & McHugh, 1975), deutsche Übersetzung von Kessler, Markowitsch, & Denzler (2000).
- (2) Deutsche Version der Global Deterioration Scale (Ihl, 1991).
- (3) Beckisches Depressionsinventar(Hautzinger, Keller, & Kühner, 1995).

Gedächtnistests

- (4) Memo-Test (Schaaf, Kessler, Grond, & Fink, 1992). Als Maß für die kurz- und mittelfristigen verbalen Gedächtnisleistungen.
- (5) Zahlenspannen werden mit dem Zahlennachsprechen vorwärts und rückwärts des Hamburg-Wechsler-Intelligenztests für Erwachsene, Revision 1991 (HAWIE-R) (Tewes, 1991).

Visuospatiale Leistungen

- (6) Corsi's Blockspan Test (Schellig & 1993) als Maß für die visuell-räumliche Gedächtnis-Spanne.
- (7) Rey-Oestrith Complex Figure Test (Spreen & Strauss, 1991). Der Test dient der Erfassung der visuo-konstruktiven Leistungen und ermöglicht in der verzögerten Abfrage eine Einschätzung der langfristigen visuellen Gedächtnisleistungen.
- (8) Fragmentierter Bildertest zur Erfassung visueller Informationsverarbeitung und Überprüfung implizierten Lernens (Kessler, Schaaf, & Mielke, 1993).

Aufmerksamkeit

- (9) Zahlen-Symbol-Test aus dem Nürnberger-Alters-Inventar(Oswald & Fleischmann, 1997).

Sprachtests und Tests zur kognitiven Informationsverarbeitungsgeschwindigkeit

- (10) FAS-Test als verbale Flüssigkeitsaufgabe (Spreen & Strauss, 1991)

¹⁸ zur Verfügung gestellt von Prof. Dr. Mielke, Leiter des Arbeitsbereichs Neurowissenschaften und Rehabilitation des Departments für Heilpädagogik und Rehabilitation der Universität zu Köln.

- (11) Zahlenverbindungstest (ZVT) (Oswald & Roth, 1978) als Maß für die kognitive Informationsverarbeitungsgeschwindigkeit

Perseveration

- (12) 5-Punkte Test (Regard, Strauss, & Knapp, 1982) zur Erfassung der Neigung zur Perseveration.

Apraxie

- (13) Apraxieprüfung von Poeck (Poeck, 1986).

Versuchsaufbau der sensomotorischen Adaptation

Der Versuchsaufbau ist in Abb. 30 dargestellt. Die Versuchspersonen lehnten ihren Kopf an eine Kopfstütze (K) und schauten abwärts in einen Plexiglasspiegel, der das Bild eines Computers reflektierte. Der Spiegel war mittig zwischen Computer und Digitalisiertablett (Summasketch Professional III, Abtaste ca. 120 Hz und räumliche Auflösung 0,25 mm gemäß Herstellerangabe) angebracht, so dass die Koordinaten der Ebenen von Spiegel und Digitalisiertablett übereinstimmten. Bildschirmabtastrate und Digitalisiertablett wurden bei 60 Hz synchronisiert. Die Daten der Stiftposition und -geschwindigkeit wurden per gleitendem zentrierten Mittelwertfilter (± 2 Datenpunkte) zweifach gefiltert.

Die Aufgabe an die Versuchsteilnehmer lautete, Stiftbewegungen so schnell und präzise wie möglich geradlinig von der Startposition hin zu erscheinenden Zielpunkten auszuführen. Da die Sicht auf die Hand nicht gegeben war, diente als Startpunkt eine V-förmige Mulde, die Bewegungen in nahezu der gesamten Arbeitsfläche ermöglichte. 300 bis 1.100 ms nachdem der Stift die Startposition erreicht hatte, erschien randomisiert an einer von sechs Positionen (Azimut ± 6 Grad, ± 18 Grad, ± 30 Grad) ein visuelles bzw. akustisches Ziel. Das visuelle Ziel war ein gelber Lichtpunkt mit einem Radius von 11 mm, der 19 cm von dem Startpunkt entfernt lokalisiert war. In der akustischen Bedingung handelte es sich um einen kontinuierlichen Ton (Frequenzgemisch mit Spitzen bei 771 Hz und 1.576 Hz), der aus einem von sechs Miniurlautsprechern mit einem Radius von 15 mm abgegeben wurde. Die Lautsprecher befanden sich unmittelbar hinter den visuellen Zielen und waren vor Kontakt mit dem digitalen Stift durch eine halbkreisförmige mechanische Barriere geschützt. Um die Lokalisierbarkeit der Tonquellen zu gewährleisten, wurden sie auf den Kopf der Versuchsperson ausgerichtet. Zudem wurde während der akustischen

Bedingung der Plexiglasspiegel entfernt, so dass sich zwischen Versuchsperson und Lautsprechern lediglich ein lichtundurchlässiges Tuch befand.

Es wurden Durchgänge mit kontinuierlicher Bewegungsrückmeldung durchgeführt, sowie Durchgänge ohne kontinuierliche Rückmeldung. In Durchgängen mit kontinuierlicher Bewegungsrückmeldung in Form eines türkisfarbenen Lichtpunktes (Radius 5 mm) über der Stiftposition erlosch das Ziel sobald der digitale Stift in einen Radius von 8 mm um den Zielmittelpunkt eintrat, spätestens jedoch nach 2.000 ms. In Versuchen ohne Bewegungsrückmeldung erlosch das Ziel unabhängig von der Stiftposition nach 2.000 ms.

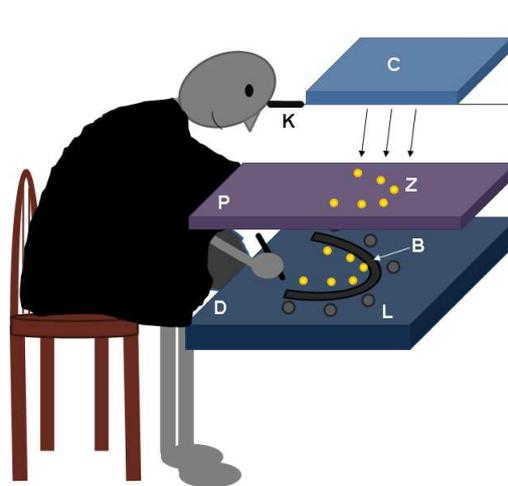


Abbildung 30: Versuchsaufbau von Versuch B1. Die Versuchspersonen lehnten gegen eine Kopfstütze (K) und sahen abwärts in einen Plexiglasspiegel (P), auf den mittels Computermonitor (C) visuelle Ziele (Z) projiziert wurden. Unterhalb von P befand sich ein Digitalisiertablett (D) auf dem halbkreisförmig sechs Lautsprecher (L) angebracht waren, die der Generierung akustischer Ziele dienten. Bewegungen wurden auf D innerhalb einer durch eine Barriere (B) aufgespannten Arbeitsfläche von 180 Grad ausgeführt. B diente dabei der Beschränkung der Bewegungsamplitude und dem Schutz von L.

Versuchsablauf der sensomotorischen Adaptation

Das Experiment zur sensomotorischen Adaptation begann mit zwei Probedurchgängen mit einer der Stiftposition entsprechenden Bewegungsrückmeldung, in denen den Teilnehmern die Aufgabe anschaulich erläutert wurde und sie Übungsbewegungen durchführten. Danach wurde ein Probedurchgang mit geschlossenen Augen zu akustischen Zielen durchgeführt.

Die Datenerfassung startete mit fünf Episoden à 45 Sekunden (G1-G5), in denen eine der Stiftposition entsprechende Rückmeldung gegeben wurde (Grundbedingung). Es folgten je zwei Episoden ohne Bewegungsrückmeldung mit der dominanten und nicht-dominanten Hand zu visuellen Zielen, sowie mit der dominanten Hand zu akustischen

Zielen (Vortests ohne Bewegungsrückmeldung VRoB, VLoB, ARoB 1 und 2). Anschließend wurde in 20 Episoden die Bewegungsrückmeldung um +30 Grad rotiert (Adaptationsphase). Danach wurden die Nachtests ohne Bewegungsrückmeldung in der gleichen Reihenfolge wie die Vortests ohne Bewegungsrückmeldung durchgeführt. Anschließend wurden den unterschiedlichen Bedingungen jeweils zwei Episoden mit rotierter Bewegungsrückmeldung zwischengeschaltet, um einer Deadaptation entgegenzuwirken. Eine Ausbalancierung der Nacheffekt-Tests innerhalb der Gruppen war beabsichtigt, konnte aber aufgrund Terminabsagen, verzögerter Diagnosestellung und Ausschluss der einzelnen Versuchspersonen nicht eingehalten werden. Zwischen den Episoden wurde eine Pausendauer von 5 s nicht unterschritten. Diese Zeit ist ausreichend für eine Konsolidierung der sensomotorischen Adaptation (Bock et al., 2005).

Datenauswertung der sensomotorischen Adaptation

Die Datenauswertung erfolgte mittels eines interaktiven Computerprogramms, mit dessen Hilfe der Bewegungsbeginn vor Überschreiten einer Bewegungsgeschwindigkeit von 15 mm/s und der initiale Fehlerwinkel bestimmt wurden. Der initiale Fehlerwinkel wurde definiert als Winkel zwischen der Bewegungsrichtung des Stiftes und der Zielrichtung 100 ms nach Bewegungsbeginn (siehe Abb. 31). Für alle Bewegungen einer Episode wurde der Median berechnet und diese Episodenmediane statistisch analysiert. Dazu wurden jeweils zwei- oder drei-faktorielle Varianzanalysen mit je einem Zwischengruppen- und einem bzw. zwei messwiederholten Innergruppenfaktoren durchgeführt.

1. Grundbedingung mit Bewegungsrückmeldung: 2 (Gruppe) * 5 (Episode)
2. Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung: 2 (Gruppe) * 3 (Test) * 3 (Episode)
3. Adaptations- und Auffrischungsphase: 2 (Gruppe) * 26 (Episode)
4. Nacheffekte: 2 (Gruppe) * 3 (Test) * 2 (Episode).

Die neuropsychologischen Tests wurden nicht separat analysiert, da an ihnen zusammen mit dem strukturierten Interview die Diagnose gestellt wurde. Zur Überprüfung eines Zusammenhangs zwischen den Werten der neuropsychologischen Tests und der sensomotorischen Adaptation wurden multiple lineare Regressionen durchgeführt. Dabei wurden einzelne Adaptationsmaße als Kriteriumsvariablen und Werte der neuropsychologischen Tests als Prädiktorvariablen eingesetzt.

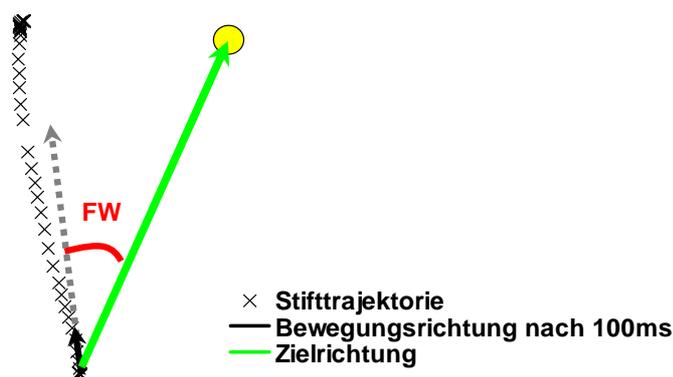


Abbildung 31: Bestimmung des initialen Fehlerwinkels (FW) nach 100 ms in Versuch B1. Er ist definiert als der Winkel zwischen Zielrichtung und Bewegungsrichtung relativ zum Ziel 100 ms nach Überschreitung einer Bewegungsgeschwindigkeit von 10 mm/s. Dargestellt sind die Positionsdaten auf dem Digitalisiertablett bei einer Bewegung einer gesunden Versuchsperson.

11.3. Ergebnisse

Die Mittelwerte aller Versuchsteilnehmer über alle Episoden sind in Abb. 32 dargestellt. Eine zwei-faktorielle Varianzanalyse resultiert lediglich in einem signifikanten Episodeneffekt (Tab. 77). Gruppenübergreifend ist der Fehlerwinkel der vierten Episode signifikant kleiner als der aller anderen Episoden (LSD Post-Hoc Test G4 zu G1 bis G3 $p < 0,01$, zu G5 $p < 0,05$). Der Fehlerwinkel der fünften Episode unterscheidet sich nicht von den anderen Episoden ($p < 0,05$). Um individuelle Voraussetzungen zu berücksichtigen werden alle folgenden Werte auf den Mittelwert aller Episoden der Grundbedingung normiert, d.h. dass individuell der mittlere Fehlerwinkel der Episoden G1 bis G5 von allen folgenden Episoden mit Bewegungsrückmeldung subtrahiert wird. Weder der Gruppenhaupteffekt noch die Interaktion sind signifikant, daher kann ein vergleichbares Ausgangsniveau beider Gruppen angenommen werden.

Tabelle 77: Varianzanalyse der Grundbedingung in Versuch B1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,26	24,86	<0,001	0,49
Gruppe	1,26	0,03	0,863	<0,01
Episode	4,104	3,07	0,020	0,11
Episode*Gruppe	4,104	1,76	0,143	0,14

Bewegungen ohne Rückmeldung unterschieden sich nicht signifikant wenn sie mit der rechten oder linken Hand zu visuellen oder akustischen Zielen ausgeführt wurden

(Tab. 78)¹⁹. Die Unterschiede zwischen den Gruppen in Abb. 32 sind ebenfalls nicht signifikant. Die Normierung der Nachtests wird daher auf den Mittelwert beider Vortests durchgeführt.

Tabelle 78: Varianzanalyse der Grundbedingung ohne Bewegungsrückmeldung in Versuch B1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	P	Partielles η^2
Konstante	1,26	14,74	0,001	0,36
Gruppe	1,26	0,70	0,409	0,03
Test	2,52	2,57	0,098*	0,09
Test*Gruppe	2,52	2,10	0,143*	0,07
Episode	1,26	4,16	0,052	0,14
Episode*Gruppe	1,26	0,11	0,747	<0,01
Test*Episode	2,52	2,91	0,063	0,10
Test*Episode*Gruppe	2,52	2,73	0,074	0,10

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

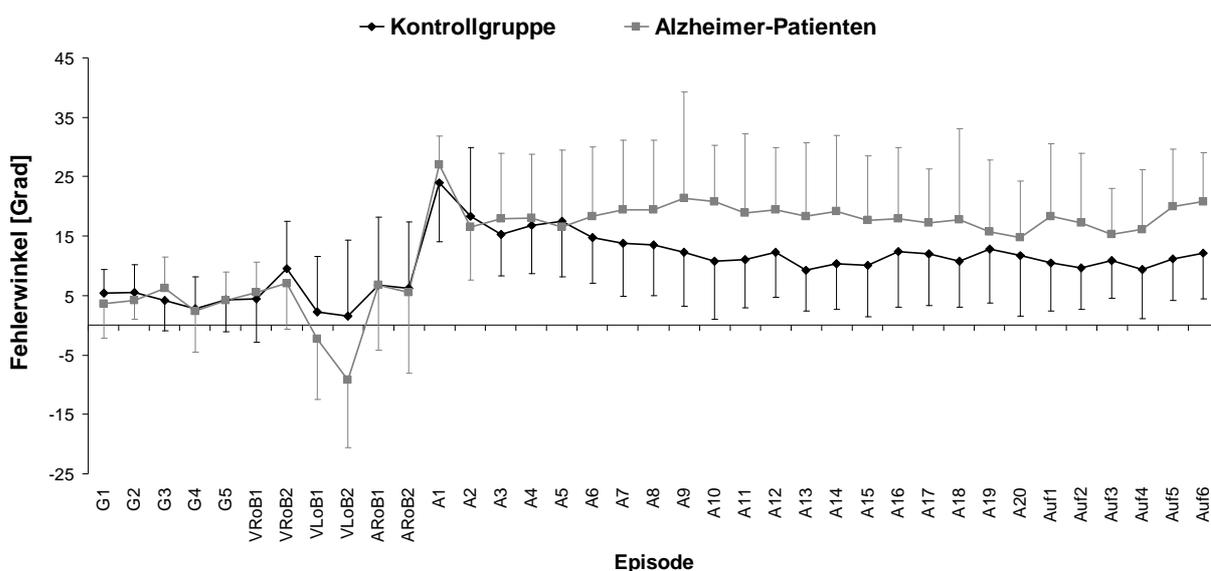


Abbildung 32: Fehlerwinkel aus Versuch B1. Dargestellt sind die Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (Balken) aller Episoden der Grundbedingung mit (G1-G5) und ohne Bewegungsrückmeldung (VRoB1-ARoB2) sowie der Adaptations- und Auffrischungsphase (A1-A20, Auf1-Auf6) in der Kontrollgruppe und der Gruppe der Alzheimer-Patienten.

Zu Beginn der Adaptationsphase steigt der Fehlerwinkel in beiden Gruppen deutlich an und reduziert sich im weiteren Verlauf bis zu einem Wert von ca. 10 Grad. Die Adaptation wird durch den Effekt Episode bestätigt (Tab. 79). Durch Fishers LSD-Test sind bereits ab Episode A10 keine Unterschiede mehr zu irgendeiner der folgenden Episoden der Adaptationsphase belegbar (alle $p > 0,05$). Darüber hinaus sind mit

¹⁹ Die Werte der linken Hand wurden für die Analyse analog zu Teil A dieser Arbeit invertiert.

Ausnahme der Episoden A12 und Auf4 ($p=0,048$) keine Unterschiede von Episoden der Adaptations- zu denen der Auffrischungsphase signifikant (alle $p>0,05$), so dass kein deadaptierender Effekt durch die Nacheffekt-Tests angenommen werden kann. Die Adaptation scheint in der Gruppe der Alzheimer-Patienten langsamer zu verlaufen, zum Ende dieser Phase vergleichbare Werte zu den Kontrollprobanden zu erreichen und in der Auffrischungsphase wieder auf ein höheres Fehlerniveau zurückzufallen. Die Varianzanalyse kann jedoch keinen Gruppeneffekt belegen, und auch die Interaktion grenzt nur an eine Signifikanz, so dass sich diese Beobachtung nicht bestätigen lässt.

Tabelle 79: Varianzanalyse der Adaptations- und Auffrischungsphase aus Versuch B1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	P	Partielles η^2
Konstante	1,26	57,01	<0,001	0,69
Gruppe	1,26	3,81	0,061	0,13
Episode	25,650	4,67	0,057*	0,15
Episode*Gruppe	25,650	1,92	0,078*	0,07

* Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Der Levenes-Test auf Varianzhomogenität belegt jedoch über weite Bereiche der Adaptationsphase eine größere Variabilität in der Gruppe der Alzheimer-Patienten als in der Kontrollgruppe (Episoden A3, A4, A6-9, A11-14 und Auf2, Auf5-6 mindestens $p<0,05$)²⁰. Somit kann nicht gezeigt werden, dass die Adaptationsleistung bei Alzheimer generell reduziert ist. Vielmehr scheinen die Unterschiede zwischen den Stichproben auf individuelle Voraussetzungen zurückzuführen sein. Dieser Ansatz wird in der Regression (s.u.) weiterverfolgt.

Die Nacheffekte sind in Abb. 33 zu sehen. Es sind leicht unterschiedliche Muster zwischen den Gruppen erkennbar, die jedoch nicht signifikant sind. Die Varianzanalyse resultiert neben die signifikanten Konstanten lediglich in einem signifikanten Episodeneffekt, welcher bestätigt, dass die Nacheffekte in der zweiten Episode eines Tests signifikant geringer sind, als die der ersten Episode (Tab. 80). Der Levenes-Test resultiert in einem signifikanten Ergebnis für die erste Episode des Persistenz-Tests ($p=0,037$), jedoch keinem anderen Test.

²⁰ Heterogene Varianzen bei ungleicher Gruppengröße können in der Varianzanalyse beim Zwischengruppenvergleich zu falsch positiven Ergebnissen führen (Winer et al., 1971). Jedoch war in der vorliegenden Analyse weder der Zwischengruppeneffekt, noch die Interaktion signifikant, so dass keine weitere – gegenüber Verletzungen dieser Voraussetzungen robuste – Analyse durchgeführt wurde.

Je drei Personen aus beiden Gruppen gaben an, eine Hörschwäche zu besitzen. Somit könnten sie bei der Aufgabe zum intersensorischen Transfer benachteiligt gewesen sein. Allerdings führt ein Ausschluss dieser Personen zu einem vergleichbaren Ergebnis.

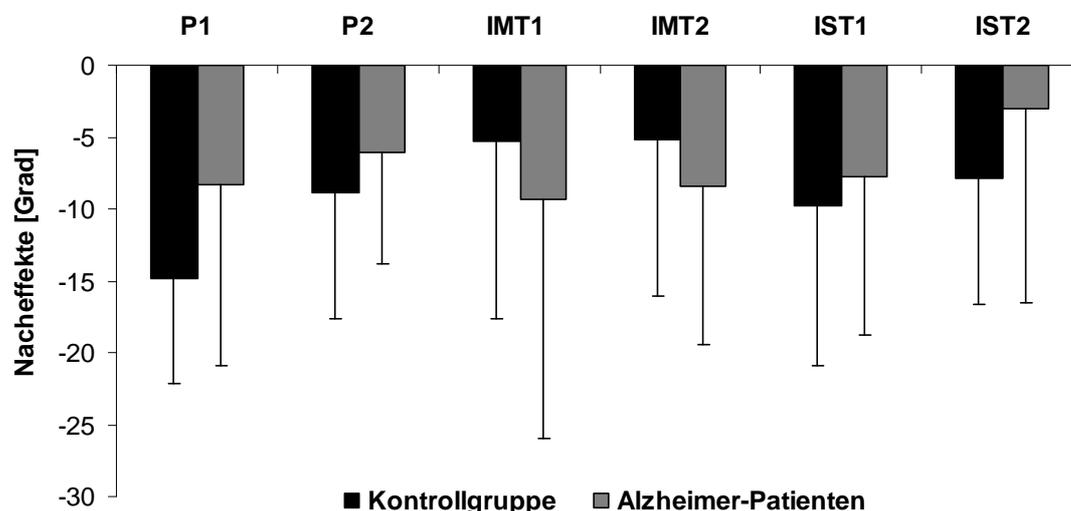


Abbildung 33: Nacheffekte in Versuch B1. Dargestellt sind die Mittelwerte (dicke Balken) und Standardabweichungen (dünne Balken) der dominanten (P) und der nicht-dominanten (IMT) Hand bei Bewegungen zu visuellen Zielen, und der dominanten Hand bei Bewegungen zu akustischen Zielen (IST), in der ersten (1) und zweiten (2) Episode eines Nacheffekt-Tests.

Tabelle 80: Varianzanalyse der Nacheffekte aus Versuch B1. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	P	Partielles η^2
Konstante	1,24	34,30	<0,001	0,57
Gruppe	1,24	0,30	0,587	0,01
Test	2,52	0,67	0,514	0,03
Test*Gruppe	2,52	1,67	0,199	0,06
Episode	1,26	8,74	0,010	0,23
Episode*Gruppe	1,26	<0,01	0,988	<0,01
Test*Episode	2,52	1,07	0,350	0,04
Test*Episode*Gruppe	2,52	0,84	0,438	0,03

Zusammenhänge zwischen neuropsychologischen Fähigkeiten und Komponenten der sensomotorischen Adaptation

Zusammenhänge zwischen kognitiven Funktionen und Komponenten sensomotorischer Adaptation wurden mittels linearer Regressionsanalysen überprüft. Einige Analysen wurden gruppenübergreifend für alle Versuchspersonen vorgenommen. Nur die Ergebnisse einzelner neuropsychologischer Tests eignen sich dabei als Prädiktorvariablen, da in der überwiegenden Anzahl der Tests durch die gesunden Versuchspersonen Deckeneffekte auftreten. Nach Betrachtung der

Häufigkeitsverteilung und sofern die Annahme der Normalverteilung mittels Kolmogorov-Smirnov-Test auf einem Signifikanzniveau von $p < 0,100$ nicht verworfen werden konnte, wurden folgende Test ausgewählt: beide Werte des Memotests für kurz- und mittelfristige verbale Gedächtnisleistung, Teil A des Fragmentierten Bildertests als Maß für die visuelle Informationsverarbeitung und als Maß für die exekutiven Funktionen der Test Wortflüssigkeit (vgl. Anderson, et al., 2008). Durch diese Tests werden zwar unterschiedliche Fähigkeiten erfasst, jedoch sind diese nicht vollkommen isoliert von anderen kognitiven Funktionen zu testen. Daher wurde zunächst geprüft, ob die Prädiktoren untereinander korrelieren. Das Ergebnis ist in Tab. 81 dargestellt. Die Korrelationskoeffizienten zwischen den beiden Komponenten des Memo-Tests, sowie zwischen dessen kurzfristiger Komponente und der Wortflüssigkeitsaufgabe sind recht hoch. Daher wurden die Werte der mittelfristigen Komponente des Memo-Tests und der Gesamtwortflüssigkeitstests aus den Werten der kurzfristigen Komponente des Memo-Tests herauspartionalisiert. Der auf diese Weise bereinigte Wert wird im Folgenden als MemoRes bezeichnet. Da die einzelnen Prädiktoren auf diese Weise als unabhängig voneinander gelten können, werden die Ergebnisse der Einzelkorrelation dargestellt.

Tabelle 81: Korrelationen zwischen den Ergebnissen einzelner neuropsychologischer Tests sowie dem Alter der Versuchspersonen in Versuch B1. Angegeben ist der Produkt-Moment-Korrelationskoeffizienten r (Pearson) der Korrelationen zwischen den Variablen Alter, Memotest zur kurzfristigen (Memo kurzfr.) und mittelfristigen (Memo mittelfr.) verbalen Gedächtnisleistung, des FAS-Tests zur Wortflüssigkeit und des Fragmentierten Bildertests (FBTA).

	Memo kurzfr.	Memo mittelfr.	Wortflüssigkeit	FBTA
Memo kurzfr.		0,67	0,61	0,03
Memo mittelfr.	0,67		0,22	-0,29
Wortflüssigkeit	0,61	0,22		-0,12
FBTA	0,03	-0,29	-0,12	

Es wurden mehrere unabhängige Regressionsanalysen mit Werten aus der sensomotorischen Adaptation als Kriteriumsvariablen durchgeführt. Um die Anzahl der Analysen zu reduzieren, wurden die Werte folgender Episoden jeweils gemittelt: A1 bis A5, A6 bis A10, A11 bis A15, A16 bis A20, P1 und P2 (P), IMT1 und IMT2 (IMT) sowie IST1 und IST2 (IST). Die Werte der Adaptationsphase wurden von der Rotation (+30 Grad) subtrahiert, um ein zu den Nacheffekten vergleichbares Leistungsmaß zu erhalten. Da die Adaptationsmaße und die Nacheffekte unterschiedliche Vorzeichen aufweisen, wurden die Nacheffekte für die Regressionsanalyse mit minus eins multipliziert. Die Ergebnisse der Analysen sind in Tab. 82 wiedergegeben. Signifikante Zusammenhänge ergeben sich zwischen dem residualisierten Wert des Memo-Tests und der Adaptationsleistung von A6-A10 und zudem mit dem IMT. Es lassen sich keine

Zusammenhänge zwischen der mittelfristigen verbalen Gedächtnisleistung, der Wortflüssigkeit und der visuellen Informationsverarbeitung zu einer der Adaptationskomponenten belegen.

Tabelle 82: Lineare Regressionsanalysen der Ergebnisse neuropsychologischer Testverfahren und sensomotorischer Adaptation bei gesunden Senioren und Alzheimer-Patienten in Versuch B1. Kriteriumsvariable ist jeweils der Mittelwert der angegebenen Episoden sowie der Nacheffekt-Test. r entspricht dem Produkt-Moment-Korrelationskoeffizienten. Prädiktoren sind Memotest zur kurzfristigen (MemoRes) verbalen Gedächtnisleistung, residualisiert um die mittelfristige verbale Gedächtnisleistung (Memo mittelfr.) und der Leistung im FAS-Test zur Wortflüssigkeit und Fragmentierter Bildertests (FBTA). Es wurden jeweils ein Zähler- und 17 Nenner-Freiheitsgrade berücksichtigt. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	MemoRes				Memo mittelfr.		
	r	F	p		R	F	p
A1-A5	0,20	1,09	0,305	A1-A5	0,08	0,17	0,681
A6-A10	0,45	6,52	0,017	A6-A10	0,17	0,75	0,396
A11-A15	0,36	3,78	0,063	A11-A15	0,24	1,54	0,226
A16-A20	0,25	1,75	0,198	A16-A20	0,11	0,32	0,576
P	0,18	0,88	0,358	P	0,16	0,65	0,427
IMT	0,41	5,28	0,030	IMT	0,14	0,50	0,484
IST	0,29	2,33	0,305	IST	0,18	0,90	0,351
	Wortflüssigkeit				FBTA		
	r	F	p		R	F	p
A1-A5	0,31	2,67	0,114	A1-A5	0,05	0,06	0,804
A6-A10	0,25	1,70	0,204	A6-A10	0,02	0,01	0,921
A11-A15	0,24	1,53	0,228	A11-A15	0,04	0,05	0,834
A16-A20	0,20	1,03	0,320	A16-A20	0,01	0,01	0,985
P	0,18	0,92	0,346	P	0,01	0,01	0,954
IMT	0,01	<0,01	0,996	IMT	0,25	1,72	0,200
IST	0,01	<0,01	0,999	IST	0,05	0,06	0,807

Aufgrund von Deckeneffekten konnten Zusammenhänge von Adaptationskomponenten mit Flexibilität und Perseverationsneigung nicht mit den gesunden Senioren, sondern nur innerhalb der Gruppe der Alzheimer-Patienten geprüft werden. Als Prädiktoren wurden daher die beiden Werte des 5-Punktetests gewählt. Da diese beiden Werte korrelieren ($r=0,54$), wurde die Varianz des prozentualen Fehlers aus der Leistung des 5-Punkte-Tests herauspartionalisiert. Diese Variable wird im Folgenden mit 5P-Res bezeichnet.

Die Ergebnisse sind in Tab. 83 dargestellt. Die prozentualen Fehler im 5-Punktetest, welche die Perseverationsneigung angeben (Regard et al., 1982) korrelieren signifikant mit allen Werten der Adaptationsphase. Die Korrelationskoeffizienten entsprechen sich dabei weitgehend.

Tabelle 83: Lineare Regressionsanalysen der Ergebnisse neuropsychologischer Testverfahren und sensomotorischer Adaptation innerhalb der Gruppe der Alzheimer-Patienten in Versuch B1. Kriteriumsvariable ist jeweils der Mittelwert der angegebenen Episoden sowie der Nacheffekt-Test. r entspricht dem Produkt-Moment-Korrelationskoeffizienten. Prädiktoren sind prozentuale Fehler im 5-Punkte Test und die Leistung im 5 Punkte-Test residualisiert um den prozentualen Fehler (5 P-Res). Es wurden jeweils ein Zähler und acht Nennerfreiheitsgrade berücksichtigt. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Fehler 5-Punktetest				5 P-Res		
	r	F	p		r	F	p
A1-A5	0,73	9,36	0,016	A1-A5	0,29	0,75	0,411
A6-A10	0,78	12,25	0,008	A6-A10	0,39	1,39	0,272
A11-A15	0,77	11,33	0,010	A11-A15	0,24	0,48	0,508
A16-A20	0,64	5,44	0,048	A16-A20	0,45	2,06	0,189
P	0,19	0,30	0,597	P	0,58	4,04	0,079
IMT	0,25	0,55	0,480	IMT	0,22	0,41	0,539
IST	0,11	0,10	0,763	IST	0,21	0,38	0,554

Die Prognose- und Messwerte der signifikanten Regressionsmodelle sind in Abb. 34 dargestellt. Sofern mehrere Prädiktoren signifikant die Adaptationsleistung voraussagen, wird ihr gemeinsamer Beitrag in der Modellbildung berücksichtigt.

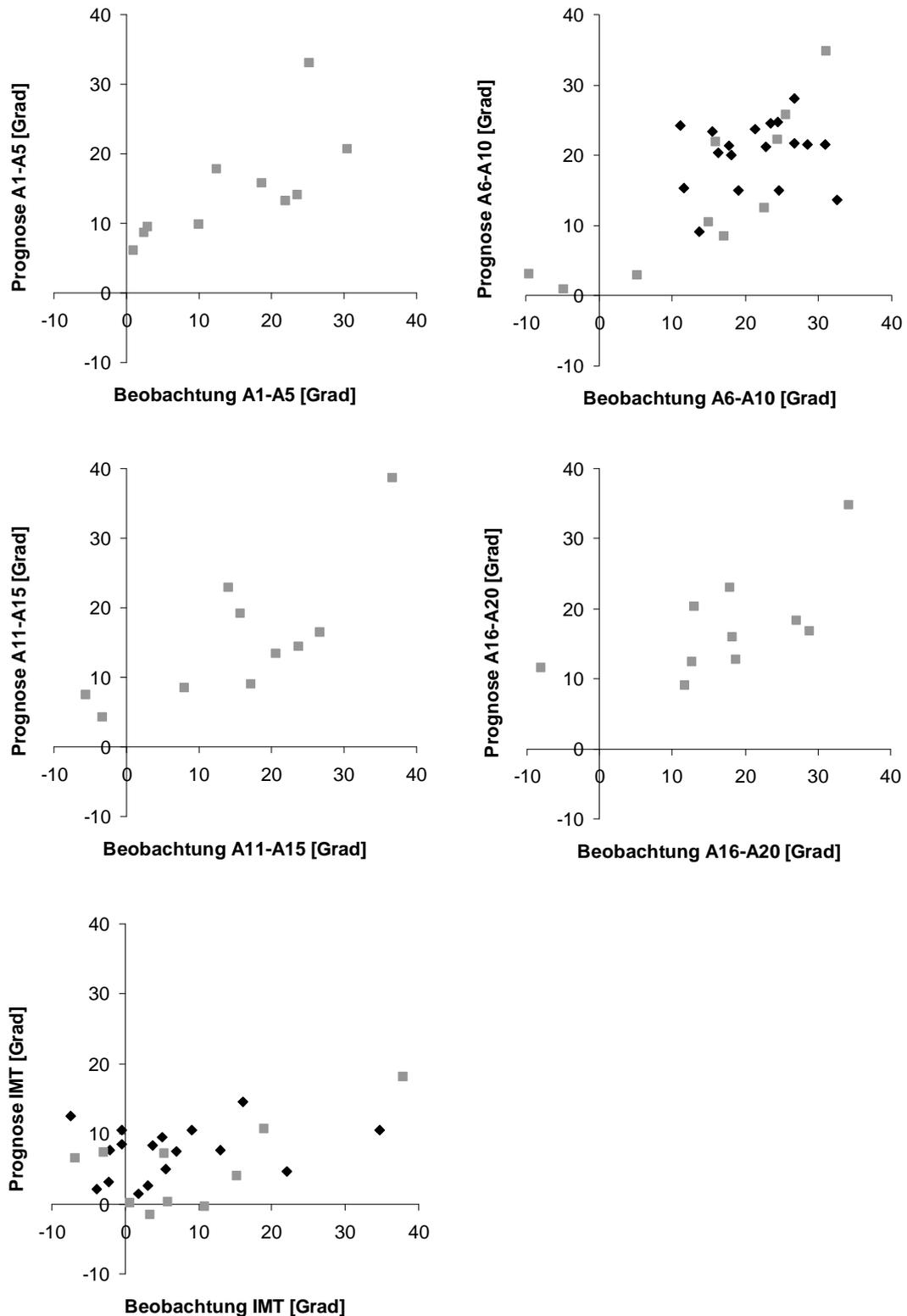


Abbildung 34: Beobachtungs- und Prognosewerte auf Basis der linearen Regressionen aus den Tabellen 82 und 83. Schwarze Punkte stellen Prognosen für die Kontrollgruppe anhand des MemoRes (A6-A10, IMT) dar. Graue Punkte sind Prognosen für die Alzheimer-Patienten, bei denen zusätzlich (A6-A10) oder ausschließlich (A1-A5, A10-A20) die prozentualen Fehler des 5-Punkt-Tests berücksichtigt wurden. Die Kriteriumsvariable ist jeweils der Mittelwert der angegebenen Adaptationsepisoden (A1-A20) oder der intermanuelle Transfer (IMT). MemoRes ist ein Maß für die kurzfristige verbale Gedächtnisspanne.

11.4. Diskussion

In der vorliegenden Studie wurde sensomotorische Adaptation bei leichtgradiger Alzheimer-Krankheit untersucht. Die an der Studie teilnehmenden Patienten konnten bis auf eine Ausnahme alle den Versuch erfolgreich beenden. Eine weitere Person wurde aufgrund einer anderen Erkrankung ausgeschlossen. Die hohe Abschlussquote war unerwartet, da in einer früheren Studie die Drop-Out-Rate bei ca. 73% gelegen hatte (Weiner et al., 1983). Dies spricht dafür, dass der Versuch in einer für die Patienten angenehmen Umgebung und Atmosphäre stattfand.

In der Grundbedingung sind die Fehlerwinkel der Patienten nicht unterschiedlich zu denen der Kontrollgruppe, so dass von einer vergleichbaren Fähigkeit zur Ausführung diskreter Zeigebewegungen ausgegangen werden kann. Tippett et al. (2006) berichten, dass bereits in einem frühen Krankheitsstadium Auffälligkeiten bei den Bewegungstrajektorien auftreten, vor allem, wenn eine Transformation in dem Sinne vorliegt, dass Bewegungs- und Rückmeldungsebene nicht übereinstimmen. Dies sei in unterbrochenen oder ungleichförmigen Bewegungstrajektorien feststellbar. In der vorliegenden Studie waren bei einigen Versuchspersonen ebenfalls Ungleichmäßigkeiten, z.B. in Form von Segmentierung der Bewegungen, zu beobachten (ohne dass dies systematisch ausgewertet wurde). Dies wirkte sich jedoch nicht auf den initialen Fehlerwinkel aus, so dass dieser Parameter als abhängige Variable geeignet scheint.

Mit erstmaliger Rotation der Bewegungsrückmeldung um +30 Grad steigt der Fehlerwinkel in beiden Gruppen deutlich an. Trotz gleicher Anzahl von Zielen und gleichem Umfang der Arbeitsfläche ist das in Teil A dieser Arbeit nicht zu beobachten. Dort können die Versuchsteilnehmer die Diskordanz bereits nach einigen Bewegungen ausgleichen. Die hier langsamer erfolgende Adaptation spiegelt eher den in der Literatur beschriebenen Zeitgang wieder (Bock et al., 2001, Tong et al., 2003). Mehrere Faktoren unterscheiden sich im Vergleich zu den Studien aus Teil A: Die Ebene, in der die Bewegungen ausgeführt wurden, das Alter der Versuchsteilnehmer und die Länge der Bewegungen. Letzteres erscheint als Ursache unwahrscheinlich, da beide Aufgaben eine Bewegung des Armes erforderten, die reine Handbewegungen überstieg. Das Alter der Versuchsteilnehmer hingegen ist als plausible Ursache anzunehmen, da mehrfach gezeigt werden konnte, dass die sensomotorische Adaptation bei Senioren im Vergleich zu jüngeren Erwachsenen verlangsamt ist (Bock, 2005; Bock & Girgenrath, 2006; Bock & Schneider, 2002; McNay & Willingham, 1998).

Zwischen den einzelnen Nacheffekten können keine Unterschiede belegt werden. Es kann anhand des fehlenden Nachweises jedoch nicht davon ausgegangen werden,

dass mit diesem Paradigma voller intersensorischer oder intermanueller Transfer auftritt. Das in den Stichproben beobachtbare Nacheffektmuster weist Ähnlichkeiten zu dem aus Teil A dieser Arbeit auf. Möglicherweise verhindert die hohe Variabilität zwischen den Versuchspersonen den statistischen Nachweis.

Im Adaptationsverlauf werden die in den Stichproben zu beobachtenden Unterschiede nicht signifikant. Dies ist zwar in Einklang mit den Ergebnissen von Paulsen et al. (1993), jedoch liegen die Irrtumswahrscheinlichkeiten sowohl für den Gruppeneffekt als auch für die Interaktion knapp oberhalb des festgelegten Niveaus von 5%. Dies könnte in der Heterogenität der Leistungen in der Gruppe der Alzheimer-Patienten begründet sein, wofür auch die Korrelationen mit neuropsychologischen Fähigkeiten sprechen. Somit kann für die Alzheimer-Krankheit kein negativer Einfluss auf die Adaptationsfähigkeit nachgewiesen werden. Hypothese 1 kann demnach nicht bestätigt werden.

Ein Teil der Varianz während der Adaptation wird durch zwei Prädiktoren aufgeklärt. Zu Beginn korreliert die Leistung im Memo-Test mit der Adaptation. Zudem kann eine Korrelation mit dem IMT nachgewiesen werden. Der kurzfristige Wert des Memo-Tests gilt als Maß für die kurzfristige verbale Gedächtnisspanne (Schaaf et al., 1992), daher liegt die Schlussfolgerung nahe, dass sowohl die frühe Adaptations- als auch die Transferleistung mit dem expliziten (d.h. verbalisierbaren) Wissen verknüpft ist, für das bereits positive Auswirkungen auf Adaptation und Persistenz belegt wurde (Imamizu et al., 2007, Werner & Bock, 2007). Gegen die Anwendung einer darauf basierenden Strategie sprechen die ausbleibenden Korrelationen mit den anderen Nacheffekten. Zumindest die Aufgabe im Persistenz-Test entspricht mehr der Adaptationsbedingung als die Aufgabe zum intermanuellen Transfer, wodurch dort eher Strategien angewendet werden könnten. Gerade Transfer gilt als Maß für Rekalibrierung (Bock, 2005, Redding et al., 2005). Unabhängig von der weiterführenden Interpretation ist dieses Ergebnis in Einklang mit Hypothese 2, die daher weiter angenommen werden kann. Ein besseres explizites Gedächtnis könnte den Zugang der linken Hand zu dem Adaptationszustand der rechten Hand erhöhen. Da der mittelfristige Wert des Memo-Test nicht signifikant mit Adaptationsmaßen korreliert, scheint die kurzfristige verbale Gedächtnisspanne hinreichende Wirkung zu haben.

Besonders prägnant ist auch der Zusammenhang zwischen den Episodenmittelwerten und den prozentualen Perseverations-Fehlern, die Richtung dieses Zusammenhangs ist allerdings unerwartet: Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Neigung zur Wiederholung motorischer Tätigkeiten die Adaptation fördert, statt sie zu behindern. Die Aufgabe im 5-Punkte-Test besteht darin, in einem definierten Zeitrahmen auf

möglichst viele verschiedene Arten fünf Punkte miteinander zu verbinden. Das Wiederholen einer Figur wird als Fehler gewertet. Diejenigen Alzheimer-Patienten, welche die meisten Muster wiederholen, adaptieren nun am Besten. Der Mechanismus, den sie während der Adaptation nutzen, scheint einerseits nicht strategischer Natur zu sein, da er nicht durch einen globalen Rückgang der kognitiven Funktionen beeinträchtigt wird – dies wird bei Senioren berichtet (Bock, 2005) -, aber kann auch nicht auf Rekalibrierung zurückgeführt werden. Dennoch weist er andere Merkmale einer Strategie auf: so bestehen die Korrelationen zu Beginn der Adaptation. Darüber hinaus adaptiert die Versuchsperson mit der größten Fehlerrate im Perseverationstest mehr als das Ausmaß der Diskordanz vorgibt (ca. 35 Grad bei 30 Grad Rotation). Eine von dem Terminus Strategie unabhängige Betrachtung ermöglicht die Assoziation dieses Mechanismus mit einer schnellen Adaptationskomponente (Smith et al., 2006), die parallel zu anderen Adaptationskomponenten lokalisiert ist (Lee & Schweighofer, 2009). Somit würde die Perseverationsneigung Zugang zu diesem schnellen Adaptationsprozess ermöglichen (Imamizu, 2008). Die sie auf präfrontale Schädigungen zurückgeführt wird (Nagahama, Okina, Suzuki, Nabatame, & Matsuda, 2005), würde die Zugangsregelung möglicherweise unter Beteiligung des präfrontalen Kortex erfolgen. Diese Hypothese wäre durch den Einsatz bildgebender Verfahren bei Alzheimer-Patienten zu prüfen. Bei einer kleinen Stichprobe (zehn Patienten) ist zudem eine zufallsbedingte Korrelation und generell eine Scheinkorrelation jedoch nicht auszuschließen, so dass der Zusammenhang mit Vorsicht zu bewerten und das Ergebnis zu replizieren ist.

Es könnte zudem kritisiert werden, dass das mehrfache Berechnen multipler Regressionen mit denselben Kriteriumsvariablen das Risiko eines zufälligen Effekts erhöht. Die Korrelationen erscheinen allerdings plausibel, da sie zu mehreren Adaptationskomponenten nachgewiesen werden konnten.

Darüber hinaus könnte die fehlende Ausbalancierung der Nacheffekttests einen Reihenfolgeeffekt bewirkt haben. Diese könnten in der vorliegenden Studie den Anteil der unerklärten Varianz der Nacheffekte erhöht haben. Allerdings wurden Auffrischungsepisoden durchgeführt, die einer Deadaptation entgegenwirken, so dass von Reihenfolgeeffekten nicht auszugehen ist. In zukünftigen Studien wird dieses Problem nicht einfach zu beheben sein, da sich trotz hoher Prävalenz von Alzheimer nur über einen längeren Zeitraum genügend Patienten für eine Teilnahme gewinnen lassen (persönliche Kommunikation mit Prof. Dr. Kessler, Leiter der Neuropsychologischen Abteilung der Klinik und Poliklinik für Neurologie, Universitätsklinikum Köln).

Unabhängig von diesen Interpretationen bestätigen die Korrelationen Zusammenhänge zwischen kognitiven Leistungen und sensomotorischer Adaptationsfähigkeit (Bock & Girgenrath, 2006, Eversheim & Bock, 2001, Taylor & Thoroughman, 2008, 2009). Mit der Korrelation des Memo-Tests wird zudem erstmals ein Hinweis auf einen Zusammenhang mit der Höhe des intermanuellen Transfers gegeben, der nicht im Rahmen einer Lernaufgabe gemessen wurde.

12. Versuch B2: Einfluss von akuter Hypoxie auf Komponenten sensomotorischer Adaptation

Anhand dieses Versuchs wurden Zusammenhänge zwischen kognitiven Fähigkeiten und Komponenten der sensomotorischen Adaptation - speziell verschiedene Formen von Nacheffekten - geprüft. Dazu wurden in einer sauerstoffreduzierten Umgebung (normobare Hypoxie) komplexe Reaktionszeittests und eine Aufgabe zur sensomotorischen Adaptation durchgeführt und mittels Korrelationsanalysen in Zusammenhang zueinander gesetzt.

In anderen Studien konnten bereits Zusammenhänge zwischen derartigen Reaktionszeittests und Adaptationsfähigkeit – und zum Teil auch Transferleistungen – gezeigt werden (Bock & Girgenrath, 2006, Eversheim & Bock, 2001). Die Grundannahme dieses Versuchs war, dass ein reduziertes Sauerstoffangebot zu einer Beeinträchtigung kognitiver Funktionen führt, welche sich bei vorhandener Korrelation mit Komponenten der sensomotorischen Adaptation auch auf diese Aufgabe auswirken sollten. Eine derartige Wirkung würde somit die Sensitivität dieser Tests erhöhen.

12.1. Wirkung von akuter Hypoxie auf kognitive und sensomotorische Fähigkeiten

Das menschliche Gehirn hat in Ruhe einen ca. 20%igen Anteil am gesamten Sauerstoffverbrauch im Körper und scheint damit besonders sensitiv auf Hypoxie zu reagieren (West, 2004). Um ausreichende Sauerstoffversorgung sicherzustellen, reagiert der menschliche Organismus kompensatorisch auf eine Hypoxie mit zerebraler Vasodilatation und einer Erhöhung des zerebralen Blutflusses. Dabei zeigt sich eine negative Korrelation zwischen zerebralem Blutfluss und peripherer Sauerstoffsättigung (Buck, et al., 1998). Trotz dieser Mechanismen lassen sich neurophysiologische Auswirkungen von Hypoxie belegen.

Unter anderem zeigt sich ein Einfluss von Hypoxie auf verschiedene Neurotransmitter (Glutamat, GABA und Acetylcholin), der als ursächlich für die Beeinträchtigungen angenommen werden kann (vgl. die Wirkungszusammenhänge von Acetylcholin auf die Alzheimer-Symptomatik in Kapitel 11). Somit lassen sich eine Vielzahl von sensomotorischen Auswirkungen belegen (Angerer & Nowak, 2003). Besonders prägnant ist der Bericht von über 40 hypoxiebedingten Luffahrtunglücken zwischen 1976 bis 1990 in der amerikanischen Luftwaffe. Im Rahmen dieser Erhebung wurde vor allem von kognitiven Einschränkungen berichtet, die auf Flughöhen zwischen 3.000 und 6.000 m auftraten (Cable, 2003; Island & Fraley, 1993).

Die Angaben über die kritische Höhe, ab der mit kognitiven Einschränkungen zu rechnen ist, schwanken deutlich. Hypoxie wirkt im Gehirn regional unterschiedlich bzw. scheinen einzelne Strukturen im Vergleich zu anderen eine höhere Vulnerabilität zu besitzen. Dazu gehören unter anderem auch der posteriore parietale und der frontale Kortex (Virués-Ortega, et al., 2004), die beide eine wichtige Rolle bei sensomotorischer Adaptation spielen (Bock & Girgenrath, 2006; Imamizu & Kawato, 2008; Pisella, et al., 2004).

Tab. 84 gibt eine Übersicht über Studien, in denen verschiedene kognitive Funktionen unter einer kurzfristigen Hypoxieexposition geprüft wurden.

Tabelle 84: Studien zu kognitiven Funktionen unter kurzfristiger Hypoxie-Exposition.
SaO₂ gibt die periphere arterielle Sauerstoffsättigung an.

Studie	kognitive Funktion	Ergebnis	Höhe (SO ₂)
Crowley, et al. (1992)	Gedächtnis, Inhibition, Aufmerksamkeit, logisches Denken	Defizite	4300 m (82 – 83%)
Li, et al. (2000)	Reaktionszeit	verlangsamt => Entscheidungsfähigkeit beeinträchtigt	3660 m (82%) -300 m (98%) -2800 m (90%) -4400 m (74%) -keine Auffälligkeit -keine Auffälligkeit -deutlichere Ergebnisse
McCarthy et al. (1995)	räuml. Ausrichtung von Figuren	verlangsamte Antwortzeiten, größere Fehlerzeiten	2135 m (97%) 3660 m (92%)
Paul & Fraser (1994)	Reaktionszeit bei räuml. Orientierung Wahlreaktion logisches Denken	verlangsamt keine Veränderung keine Veränderung	2438 m (92%) 3048 m (89%) Auch hier Leistungen herabgesetzt
Pavlicek, et al. (2005)	Wortflüssigkeit, Wortassoziation	keine Beeinträchtigung	4500 (82%)
Prechtl (2004)	mittelfristige Gedächtnisleistung Konzentration kogn. Leistungsgeschwindigkeit logisches Denken visuelle u. akustische Einfachreaktion	keine Leistungseinbußen	3600 m (89%) Bei Lid et al. 90% SO ₂ => keine Leistungseinbußen
Regard, et al. (1989)	kognitive Flexibilität	herabgesetzt	2500 m
Shukitt-Hale, et al. (1998)	Diverse exekutive Funktionen	Beeinträchtigung einiger Funktionen ab 4200 m und anderer Funktionen ab 4700 m Höhe	4200–4700 m
Vaernes, et al. (1984)	Rechnen, log. Denken Kurzzeitgedächtnis visuelle Reaktionszeit	Rückgang, deutliche interindividuelle Differenzen	3048 m

Es zeigt sich, dass Hypoxie zu Beeinträchtigungen in einigen, aber nicht in anderen Aufgaben führt. Zudem schwanken die Angaben über die Höhe, ab der mit Beeinträchtigung spezifischer kognitiver oder sensomotorischer Aufgaben zu rechnen ist. Aussagekräftiger als die genaue Höhenangabe scheint die individuelle Sauerstoffversorgung zu sein, die in diesen Studien über die periphere Sauerstoffsättigung annähernd bestimmt wurde. Eine kritische Schwelle für signifikante Auswirkungen der Hypoxie scheint bei einer SaO_2 von kleiner als 90% zu liegen, welche auf Grund der Angaben in oben zitierten Studien bei 3300 – 3.500 m erreicht wird. Eine simulierte Höhe von 4.000 m sollte daher ausreichend zur Erzeugung von Beeinträchtigungen exekutiver Funktionen sein.

Auch sensomotorische Prozesse können durch Hypoxie beeinflusst werden, jedoch lassen sich dabei kaum Studien zu einer kurzfristigen Hypoxieexposition auf Höhen unter 4.500 m finden. Silber (2000) berichtet von einer Verschlechterung der feinmotorischen Präzision auf 5.100 m Höhe (SaO_2 ca. 82%). Im Nine-Hole-Pegboard Test, bei dem kleine Holzstifte gegriffen und in genau passende Löcher gesteckt werden müssen, tritt eine im Vergleich zur Meereshöhe 7,8% verlängerte Bearbeitungszeit auf. Sausen et al. (2001) berichten von deutlich eingeschränkten visuomotorischen Fähigkeiten (Faktor 2,5), allerdings auf einer Höhe von 7.620 m. Die Aufgabe (Tracking-Folgebewegungen) zeichnet sich besonders durch die Anforderung, Bewegungskorrekturen auszuführen aus. Gemäß Werner et al. (2009b) kann eine reduzierte Fähigkeit zur Fehlerkorrektur Auswirkungen auf die Rekalibrierung sensomotorischer Transformationen haben. Auf diese Weise könnte sich zumindest extreme Hypoxie indirekt reduzierend auf die Rekalibrierung auswirken. Fowler und Taylor (1987) berichteten von verlangsamten Reaktions- und Ausführungszeiten bei ballistischen Bewegungen auf 4.700 m Höhe (bei einer SaO_2 von 67%): Bei schnellen Zeigebewegungen zwischen zwei Quadraten nimmt bei gleichbleibender Bewegungsgenauigkeit die Bewegungszeit zu.

Auswirkungen von Hypoxie auf motorisches Lernen untersuchten Bouquet et al. (1999, Projekt Everest-Comex 97). Abhängige Variable war wie bei Silber (2000) die Leistung im Nine-Hole-Pegboard Test, allerdings mit dem Unterschied, dass die Versuchspersonen sich innerhalb von 31 Tagen von Meereshöhe auf eine simulierte Höhe von 8.848 m begaben. Die Autoren berichten von einem zu Kontrollpersonen normalen motorischen Lerneffekt bis zu einer Höhe von 5.500 m, ab der die Leistung kontinuierlich abnimmt, bis sie auf über 8.000 m sogar unter das Ausgangsniveau fällt. Eine Aufgabe, bei der Bewegungsziele mit einer Farbe oder einem abstrakten Symbol assoziiert werden sollen, wird auf Meereshöhe zunehmend besser gelöst, während unter Hypoxie keine Leistungsverbesserung eintritt. Die Autoren schließen daraus,

dass Hypoxie motorisches Lernen beeinflussen kann und dass vor allem strategische Prozesse betroffen sind. Ob es sich dabei tatsächlich um motorisches Lernen handelt, ist auf Grund der zunächst über mehrere Tage zunehmenden Leistung und deren folgendem Abfallen anzuzweifeln. Der Leistungsabfall spricht gegen eine Konsolidierung der Lerninhalte und für ein rein strategisches Lernen auch auf einfachster Aufgabenebene. Zu Auswirkungen auf sensomotorische Adaptation finden sich in der Literatur leider keine Hinweise. Da sie als Teilgebiet des motorischen Lernens aufgefasst werden kann, könnten allerdings ähnliche Mechanismen wie bei Bouquet et al. (1999) vermutet werden, d.h. dass Leistungsverbesserungen aufgrund strategischer Prozesse minimiert werden.

Aus folgenden Gründen kann eine Wirkung von Hypoxie auf sensomotorische Adaptation angenommen werden: In der Literatur werden ihr die zwei Komponenten der kognitiven Strategien und der Rekalibrierung sensomotorischer Transformationsregeln zugeschrieben (McNay & Willingham, 1998, Bock 2005). In mehreren Studien werden Zusammenhänge zwischen diesen beiden Komponenten und den exekutiven Funktionen Entscheidungsfähigkeit, Inhibition, Flexibilität und Aufmerksamkeit, aber auch Bewegungskorrekturen belegt (Eversheim & Bock, 2001), Bock & Girgenrath, 2006, Werner et al., 2009a). Da Hypoxie negative Auswirkungen auf all diese Funktionen haben kann, ist eine Abnahme der adaptiven Leistung, aber auch der Rekalibrierung denkbar.

12.2. Hypothesen

Die Hypothesen für diesen Versuch leiten sich aus der Annahme aus Kapitel 9.1. ab, dass bestimmte Formen von kognitiven Fähigkeiten Auswirkungen auf sensomotorische Adaptation haben können. So scheinen sie das Ausmaß der Adaptation, der Persistenz und verschiedene Formen von Transfer zu beeinflussen (Bock & Girgenrath, 2006, Eversheim und Bock, 2001, Imamizu et al., 2007, Malfait und Ostry, 2004, Taylor und Thoroughman, 2008, Werner & Bock, 2007). Daher kann angenommen werden, dass bestimmte Formen von Strategien den Zugang zu einem adaptiven Zustand erhöhen (erhöhter Transfer) oder zu der Adaptation eine zusätzliche Komponente hinzufügen (erhöhte adaptive Leistung und ggf. auch Persistenz – Mazzoni & Krakauer, 2007, Sülzenbrück & Heuer, 2009). Da Hypoxie zu einer Reduktion der kognitiven Funktionen führt, für die in verschiedenen Quellen Zusammenhänge zu adaptiven Leistungen belegt wurden, kann vermutet werden, dass eine Reduktion dieser Funktionen zu reduzierter Adaptation führt. Daher werden folgende Forschungshypothesen aufgestellt:

1. Eine kurzfristige Hypoxieexposition führt zu einer Beeinträchtigung der sensomotorischen Adaptation. Diese Hypothese wird wie folgt operationalisiert: Das Ausmaß sensomotorischer Adaptation unter akuter Hypoxie (simulierte 4.000 m Höhe) ist im Vergleich zu Normalbedingungen (Normoxie, 80 m über Normalnull) verringert.
2. Es bestehen Zusammenhänge zwischen hypoxie-bedingten Einschränkungen von kognitiven Funktionen und von Komponenten der sensomotorischen Adaptation. Die operationalisierte Hypothese lautet: In Abhängigkeit von Hypoxie lassen sich Korrelationen zwischen kognitiven Leistungen und der Adaptationsleistung, sowie kognitiven Leistungen und Nacheffekten belegen.

12.3. Spezielle Methodik

Stichprobe

An dem Versuch nahmen 28 Sportstudentinnen und -studenten teil. Alter und Geschlecht sind in Tab. 85 wiedergegeben. Alle waren Rechtshänder und hatten zuvor an keinem (senso-)motorischen Lernexperiment teilgenommen. Sie unterzeichneten eine Einverständniserklärung und einen Gesundheitsfragebogen, welche Bestandteil eines vorab von der Ethikkommission der Deutschen Sporthochschule Köln genehmigten Ethikantrags waren. Bei den Versuchspersonen der Hauptuntersuchung wurde ein bis sieben Tage vor dem Versuch ein kleines Blutbild erstellt. Diejenigen, die der sauerstoffreduzierten Umgebung ausgesetzt wurden, wurden zudem eingehender ärztlich untersucht. Gemäß diesen Informationen konnten alle Probanden als gesund eingestuft werden.

Tabelle 85: Alter und Geschlecht der Versuchspersonen aus Versuch B1.

Gruppe	Geschlecht [Anzahl]	Alter [Jahre]
Hypoxie	5w, 9m	22,6 ± 3,3
Normoxie	4w, 10m	22,9 ± 3,1

Versuchsumgebung

Experimentell lässt sich eine hypoxische Umgebung auf zwei Arten herstellen:

1. durch eine Veränderung des Umgebungsdruckes (*hypobare* Hypoxie), bei der die Sauerstoffkonzentration in der Atemluft unverändert bei 20,9% gehalten wird.

2. durch Reduzierung des Sauerstoffanteils in der Atemluft (*normobare* Hypoxie). Sie wird bei gleichbleibendem Luftdruck durch Reduzierung des Sauerstoffanteils erreicht. Gängige Methoden sind dabei die Erhöhung des Stickstoffanteils oder Reduktion des Sauerstoffanteils in der Atemluft, wodurch sich anteilig die Konzentration und die Partialdrücke (Daltonsches Gesetz) der anderen Luftbestandteile Stickstoff, Kohlendioxid und Edelgase erhöhen.

Beide Formen führen zu einem verringerten alveolaren Sauerstoffpartialdruck, folglich zu einem verringerten Diffusionsgefälle und verringertem (modifiziertem) Gasaustausch in der Lunge. Dies resultiert in einer verringerten arteriellen Sauerstoffsättigung. Ein direkter Vergleich beider Methoden weist auf eine lediglich geringfügig stärkere Wirkung von hypobarer im Gegensatz zu normobarer Hypoxie hin (Roach, Loepky, & Icenogle, 1996; Savourey, Launay, Besnard, Guinet, & Travers, 2003).

Für den vorliegenden Versuch wurde eine normobare Hypoxie genutzt. Dazu wurde durch das Institut für Trainingswissenschaften und Sportinformatik eine Höhenkammer zur Verfügung gestellt, die sich auf 80 m über Normalnull befindet. Die Kammer ist ein durch Plexiglas hermetisch abgeschlossener Raum, dem über ein Rohrsystem sauerstoffreduzierte Luft zugeführt werden kann. Dazu wird in Generatoren die Luft über Siliziumkristalle geleitet, welche unter elektrischer Spannung Sauerstoffmoleküle binden (Hersteller der Höhenkammer und der Generatoren: Hypoxico Inc., New York USA). Bei gleich bleibendem Luftdruck werden folglich die anderen Luftbestandteile prozentual erhöht. Sauerstoff- sowie Kohlendioxidgehalt der Atemluft wurden mittels Detektor (Multiwarn II, Dräger, Lübeck) durch den Versuchsleiter kontrolliert und der CO₂-Gehalt mit Hilfe von Kalkfiltern reguliert (CS2210, SK Engineering, Kiel). Es wurde ein durchschnittlicher Sauerstoffgehalt von 12,7 Vol-% angezielt, mit dem eine Höhe von 4.000 m simuliert werden kann (Ward, Milledge, & West, 2000).

Hämodynamische Analyse

Die Versuchspersonen der Hauptuntersuchung wurden an einen Herzkreislaufmonitor angeschlossen (TaskForce Monitor TFM, CNSystems Medizintechnik AG, Graz, Österreich). Zwei baugleiche Geräte standen zur Verfügung. Der TFM1 des Instituts für Trainingswissenschaften und Sportinformatik wurde außerhalb und der TFM2 des Instituts für Physiologie und Anatomie innerhalb der Höhenkammer genutzt. Die Geräte unterscheiden sich lediglich durch die installierte Software und ermöglichen u.a. eine kontinuierliche Blutdruckmessung (30 - 250 mmHg, ± 5 mmHg), Elektrokardiographie

($\pm 5\mu\text{V}$, 1.000 Hz) und näherungsweise die Bestimmung des Schlagvolumens durch Impedanzkardiographie ($dZ/dt: \pm 10 \Omega/s$, 40kHz) (Herstellerangabe). Der TFM2 lässt darüber hinaus noch eine kontinuierliche Erfassung der relativen peripheren Sauerstoffsättigung per Pulsoximetrie zu. Um die Wirkung der Hypoxie zu evaluieren, wurde die periphere arterielle Sauerstoffsättigung (SaO_2) und das auf die Körpergröße normierte Herzzeitvolumen (Herzindex) bestimmt.

Die periphere arterielle Sauerstoffsättigung kann mittels Pulsoximetrie gemessen werden. Die Pulsoximetrie erfolgt anhand eines Fingersensors, durch den Infrarotlicht ins Gewebe appliziert wird. Infrarotlicht wird von mit Sauerstoff gesättigtem und ungesättigtem Hämoglobin (Sauerstofftransporteur des Blutes) unterschiedlich reflektiert, wodurch eine relative Bestimmung der arteriellen Sauerstoffsättigung möglich wird (Kleinschmidt, et al., 1996).

Das Herzzeitvolumen gibt an, wie viel Blut pro Zeiteinheit durch das Herz in den Blutkreislauf gelangt. Es errechnet sich mittels Multiplikation des Schlagvolumens und der Herzfrequenz. Die Herzfrequenz wird durch das EKG-Signal bestimmt. Das Schlagvolumen wird näherungsweise per Impedanz-Kardiographie bestimmt. Diese Methode kann im Vergleich zu invasiven Methoden zwar geringfügig höhere Werte liefern, was allerdings bei Messwiederholungen mit unveränderter Elektrodenposition, wie sie im Rahmen dieser Studie durchgeführt wurden, toleriert werden kann (Scherhag, Kaden, Kentschke, Sueselbeck, & Borggrefe, 2005). Da das Schlagvolumen und damit das Herzzeitvolumen durch die Körpergröße beeinflusst werden, wird im Folgenden das auf die Körpergröße relative Herzminutenvolumen verwendet.

Reaktionszeittests

Die Versuchspersonen der Hauptuntersuchung führten mehrere Reaktionszeittests und eine sensomotorische Lernaufgabe durch. Alle Versuche wurden zunächst in der Höhenkammer ausgeführt. An einem zweiten Termin in Räumen des Instituts für Physiologie und Anatomie wurden die Reaktionszeittests als Referenzmessung wiederholt.

Bei den *Reaktionszeittests* saßen die Teilnehmer frontal vor einem Computerbildschirm. Vor ihrem Oberkörper war eine Box mit fünf kreuzförmig angeordneten Tasten positioniert, die sie mit dem Zeigefinger ihrer dominanten Hand bedienen konnten. Mittig auf dem Bildschirm wurde ein gelber Lichtpunkt eingeblendet (60 Hz), den die Teilnehmer gemäß Versuchsanweisung fixierten. Mögliche

Augenbewegungen wurden nicht systematisch erfasst, eine Begutachtung erfolgte in nicht festgelegten Abständen durch den Versuchsleiter. Zu Beginn jeder Bewegungsfolge hielten die Probanden die mittlere Taste (Ausgangstaste) auf der Box gedrückt. Nach einer randomisierten Zeitspanne zwischen 750 ms und 1500 ms erschien randomisiert in einer der vier Hauptrichtungen um und einem Abstand von 8 cm vom Bildschirmmittelpunkt ein roter Zielpunkt, dessen Position ebenfalls per Zufallsgenerator bestimmt wurde (oben, unten, rechts oder links). Gelber und roter Punkt hatten einen Durchmesser von 3 cm. Die Teilnehmer wurden angewiesen, schnellstmöglich die dem roten Punkt entsprechende Taste zu drücken. Dazu mussten sie die horizontalen Bildschirmkoordinaten auf die vertikal positionierte Box transformieren.

Die Reaktionszeittests beinhalteten zwei Komponenten:

1. eine Aufgabe mit Gedächtniskomponente (*Ged*). Hierbei erschien der Zielpunkt randomisiert nacheinander an fünf Positionen. Nach Erscheinen des letzten Punktes ertönte ein akustisches Startsignal, woraufhin die Probanden die richtige Reihenfolge nachtippen sollten. Bei dieser Aufgabe wurde betont, dass die Richtigkeit der Antworten über die Antwortgeschwindigkeit priorisiert werden solle. Insgesamt wurde diese Aufgabe 17-mal wiederholt.

2. Reaktionszeittests mit steigender Komplexität, mit denen Hinweise auf die exekutiven Funktionen Entscheidung, Inhibition von vorgebahnten Antworten und Flexibilität, sowie eine mentale Rotation der effektorischen Reaktion erhalten werden (s. Bock und Girgenrath 2006, Eversheim und Bock 2001). Zunächst wurde die Leistung bei Einfachreaktionen zu jeder der vier Richtungen als sensomotorischer Referenzwert erhoben (*Ein*). Dazu erschien der Zielpunkt nacheinander je zehnmal an einer der vier Positionen, die den Versuchspersonen vorab mitgeteilt wurden. In der zweiten Aufgabe erschien der Zielpunkt randomisiert an einer der vier Positionen. Hierbei handelt es sich um eine Wahlreaktionsaufgabe (*Wahl*), die sich von der vorhergehenden vor allem durch die Entscheidungskomponente, welche der vier Tasten zu drücken ist, unterscheidet. Die folgenden Aufgaben entsprachen der Aufgabe *Wahl*, jedoch wurden die Anforderungen an die effektorische Antwort erschwert. Der dritte Test erforderte, dass auf das Erscheinen des Zielpunktes nicht die entsprechende, sondern die gegenüberliegende Taste gedrückt werden musste. Dieser Test galt dem Erfassen inhibitorischen Fähigkeiten (*Inhib*), da vor der adäquaten Reaktion zunächst eine vorgebahnte Antwort unterdrückt werden muss. Test *Flex* war eine Kombination von *Wahl* und *Inhib*: hier sollten die Versuchspersonen alternierend mit entsprechender und gegenüberliegender Taste reagieren (1. Zielpunkt –

entsprechende Taste, 2. Zielpunkt – gegenüberliegende Taste). Die besondere Anforderung dieser Aufgabe bestand somit darin, zwischen unterschiedlichen Antwortmustern zu wechseln. Die Tests *Ein*, *Wahl*, *Inhib* und *Flex* hatten Bock und Girgenrath (2006) in der Literatur beschriebenen Versuchen nachempfunden, welche die exekutiven Funktionen Entscheidung, Inhibition vorgebahnter Antworten und Flexibilität erfassen sollten. Der Test *Rot* erforderte eine +90 Grad Drehung der manuellen Reaktion auf die Stimuli, d.h. auf das Erscheinen des Zielreizes links musste mit einem Drücken der unteren Taste reagiert werden, auf den Zielreiz oben die linke Taste etc. Der Test *Rot* war von Eversheim und Bock (2001) bereits als Zweitaufgabe während Trackingbewegungen eingesetzt worden und hatte zu einer Interferenz mit der Adaptationsleitung geführt. Georgopoulos und Massey (1987) interpretieren diese Aufgabe als visuell-räumliche Transformation, bzw. mentale Rotation des entsprechenden Bewegungsvektors. Die Reihenfolge dieser Tests entsprach der hier angegebenen. Nicht näher dargestellte Vortests im eigenen Labor hatten gezeigt, dass die Reaktionszeit auf diese Art sukzessive anstieg, was mit einer steigenden Komplexität interpretiert wurde. Die Reihenfolge zwischen Reaktionszeittests und dem Gedächtnistest wurde unter den Versuchspersonen ausbalanciert. Ein Test wurde gestartet, sobald der Proband angegeben hatte, dass er die Anforderung vollkommen verstanden hatte. Bei den Reaktionszeitaufgaben wurden beim Drücken der richtigen Taste die Reaktionszeit RZ (Zeitspanne in ms zwischen Erscheinen des Zielpunktes und dem Loslassen der Ruhetaste) und die Bewegungszeit BZ (Zeitspanne in ms zwischen Loslassen der mittleren Taste und dem Drücken der Zieltaste) sowie insgesamt die Fehleranzahl F erfasst. Bei der Gedächtnisaufgabe wurde aufgrund der Anweisung lediglich die Fehleranzahl F ausgewertet. Für die temporalen Parameter wurde in jeder Aufgabe der Median berechnet. Die Medianberechnung wurde der Berechnung des arithmetischen Mittelwertes vorgezogen, um das Erfassen von Lerneffekten zu minimieren und Ausreißer auszuschließen. Die erste Antwort wurde nicht gewertet.

Sensomotorische Adaptation

Der Test zur sensomotorischen Adaptation wurde an einem separaten Versuchsaufbau durchgeführt. Die Hardware entsprach der des Versuchs zur sensomotorischen Adaptation bei Patienten mit leichtgradiger Alzheimer-Krankheit (Kapitel 11). Die Bewegungen des digitalen Stiftes erfolgten jedoch direkt auf dem Digitalisiertablett. Auf die akustischen Ziele wurde verzichtet.

Die Versuchspersonen wurden angewiesen, den Stift möglichst schnell und genau auf geradem Wege zu einem aufleuchtenden Zielpunkt (Radius 0,5 cm) zu bewegen, welcher randomisiert an einer von acht möglichen Positionen in einem Abstand von 12 cm vom Startpunkt entfernt erschien. Dabei erhielten sie eine der Stiftposition entsprechende Rückmeldung, eine um +60 Grad gedrehte Rückmeldung oder gar keine Rückmeldung. Die Probanden wurden vorab informiert, ob sie in der nächsten Episode eine Bewegungsrückmeldung erhalten würden oder nicht. Vor der ersten Episode mit rotierter Rückmeldung wurde Ihnen mitgeteilt, dass sich nun etwas verändern würde. Ihre Aufgabe wäre weiterhin, den Stift möglichst schnell und genau auf gerade Wege zum Ziel zu bewegen.

Der Test zur sensomotorischen Adaptation begann mit einem Übungsdurchgang, in dem die Bewegungsrückmeldung der aktuellen Stiftposition entsprach. Die Datenregistrierung wurde mit dem folgenden Durchgang gestartet. Zunächst erfolgten fünf Episoden von 45 s Dauer mit Bewegungsrückmeldung, dann in je einer Episode die Vortests ohne Bewegungsrückmeldung: zunächst ein Vortest, im dem mit geschlossenen Augen achtmal Bewegungen entlang der empfundenen Geradeaus-Richtung (Gr) ausgeführt wurden, dann der zur Persistenz (P) oder dem intermanuellen Transfer (IMT). Diese Tests wurden innerhalb der Versuchspersonen der Gruppen ausbalanciert. Daran schlossen sich 20 Adaptationsepisoden an, in denen die Bewegungsrückmeldung um +60 Grad gedreht wurde. Es folgten die Nacheffekt-Tests (vgl. Vortests), die nun von Auffrischungsepisoden unterbrochen waren.

Die Reihenfolge der Adaptations- und der Reaktionsaufgaben wurde zwischen den Gruppen ausbalanciert.

Datenanalyse

Die Berechnung der Bewegungsgeschwindigkeit erfolgte durch tangentielle Ableitung der Positionswerte (Positionsdifferenzen). Da die Abtastrate des Digitalisiertablets kein Vielfaches der Bildwiederholfrequenz des Monitors war, kam es in regelmäßigen Abständen zu Fehlern in der zeitlichen Erfassung der Positionen. Daher wurden die Positionsdaten zunächst zweifach per zentriertem Mittelwert (+/- einem Datenpunkt) gefiltert. Die Geschwindigkeitsberechnung wurde nach der Filterung vorgenommen und die dann errechneten Werte ebenfalls noch einmal auf gleiche Art gefiltert.

Der Bewegungsstart wurde als der Zeitpunkt definiert, bei dem die Bewegungsgeschwindigkeit 30 cm/s überschritt. Abhängige Variable war wie in den anderen Versuchen auch der initiale Fehlerwinkel, der diesmal aufgrund der kurzen

Handbewegungen 100 ms nach Bewegungsstart gemessen wurde. Über alle Fehlerwinkel einer Episode wurde der Median berechnet. Diese Werte wurden der statistischen Analyse zugeführt.

Es wurden mehrfaktorielle Varianzanalysen durchgeführt:

1. Hämoglobingehalt des Blutes: 2 (Gruppe)
2. Hämodynamische Parameter und periphere Sauerstoffsättigung:
2 (Gruppe) * 2 (Messzeitpunkt).
3. Periphere Sauerstoffsättigung: 2 (Gruppe) * 2 (Messzeitpunkt)
4. Reaktionszeitaufgaben: 2 (Gruppe) * 5 (Aufgabe) * 2 (Zeitpunkt)
5. Gedächtnisaufgabe: 2 (Gruppe) * 2 (Zeitpunkt)
6. Grundbedingung Adaptation mit Rückmeldung: 2 (Gruppe) * 8 (Episode)
7. Adaptations- und Auffrischungshase: 2 (Gruppe) * 23 (Episode)
8. Nacheffekte: 2 (Gruppe) * 3 (Nacheffekt).

Regressionsanalysen

Um Zusammenhänge zwischen kognitiven Funktionen und Komponenten der sensomotorischen Adaptation zu prüfen, konnten die Werte der Reaktionszeitaufgaben nicht direkt in die Regressionsanalysen übernommen werden, da die komplexeren Reaktionszeitaufgaben auch Fähigkeiten erfordern, die in den einfacheren Aufgaben notwendig sind. So kann angenommen werden, dass die Aufgabe *Wahl* auch Komponenten der Aufgabe *Ein* beinhaltet; die Aufgabe *Inhib* Komponenten von *Ein* und *Wahl* und die Aufgaben *Flex* Komponenten von *Inhib*, *Wahl* und *Ein* (vgl. Bock und Girgenrath, 2006). Gleichermaßen kann für *Rot* ähnlich wie bei *Flex* angenommen werden, dass sie Komponenten von *Inhib*, *Wahl* und *Ein* beinhalten, da die Tendenz zur schnellen Reaktion, wie sie bei *Wahl* erfolgt, unterdrückt wird und dennoch eine Tastenwahl (erfasst durch *Wahl*) getroffen und schnell reagiert (erfasst durch *Ein*) werden muss. Ebenso muss bei der Aufgabe *Ged* eine Antwortwahl (erfasst durch *Wahl*) getroffen werden. Um quantitative Werte für eine kognitive Fähigkeit zu erhalten, wurden daher die beschriebenen Anteile der anderen Aufgaben (Prädiktoren) aus der zu untersuchenden Aufgabe (Kriteriumsvariable) herauspartionalisiert (Bortz 2005, S. 447). Der Anteil der Varianz, der nicht durch die Prädiktoren erklärt wird, wird als Wert für eine kognitive Aufgabe definiert. Auf diese Weise ergibt sich für jeden Datenpunkt,

d.h. für jede Versuchsperson, ein Residuum, das der unerklärten Varianz entspricht. Durch die Aufgabe *Wahl* wurde mittels einfacher linearer Regression ein Wert für Entscheidungsfähigkeit errechnet; für die Aufgaben *Inhib*, *Flex*, *Rot* und *Ged* mittels multipler linearer Regression entsprechend Werte für die – im Rahmen dieses Experiments derart bezeichneten - Fähigkeiten Inhibition, Flexibilität, visuell-räumlicher Transformation und visuell-räumliches Gedächtnis. Die Bereinigung einer Variablen wurde separat für die zeitlichen Parameter und die Fehleranzahlen und getrennt für beide Gruppen durchgeführt.

12.4. Ergebnisse

Für die Gruppe Hypoxie betrug der Sauerstoffgehalt in der Höhenkammer $12,62 \pm 0,49$ Vol.-%. Der CO_2 -Gehalt der Atemluft wurde mit $0,21 \pm 0,09$ Vol.-% bestimmt.

Hämodynamische Analysen

Die hämodynamischen Werte²¹ beider Gruppen sind in Tab. 86 angegeben. Der Hämoglobingehalt aus der Voruntersuchung ist in beiden Gruppen vergleichbar ($F_{(1,26)}=1,12$, $p=0,298$). Auch die arterielle Sauerstoffsättigung und der Herzindex haben in beiden Gruppen zum Messzeitpunkt außerhalb der Höhenkammer ein ähnliches Niveau. Zum Messzeitpunkt in der Höhenkammer fällt in der Gruppe Hypoxie die periphere Sauerstoffsättigung SaO_2 ab, während der Herzindex zunimmt, so dass der Sauerstofftransport pro Zeit relativ konstant gehalten wird. In der Gruppe Normoxie bleiben beide Werte über die Zeit konstant. Dementsprechend resultiert die Varianzanalyse mit der abhängigen Variable SaO_2 in signifikanten Unterschieden zwischen beiden Gruppen ($F_{(1,24)}=177,50$, $p<0,001$, $\eta^2=0,85$), den Messzeitpunkten ($F_{(1,24)}=170,00$, $p<0,001$, $\eta^2=0,88$) und einer Interaktion ($F_{(1,24)}=137,40$, $p<0,001$, $\eta^2=0,85$). Ein Scheffé Post-Hoc Test ergibt keine signifikanten Unterschiede zwischen beiden Gruppen zum Kontrolltermin ($p=0,737$), aber zum Experimentaltermin ($p<0,001$), zudem eine geringere SaO_2 in der Gruppe Hypoxie beim Experimental als Kontrolltermin ($p<0,001$). Zudem konnte für den Messzeitpunkt in der Höhenkammer mittels Levenes-Test die Varianzhomogenität zwischen beiden Gruppen widerlegt werden, wodurch eine größere Variabilität zwischen den Versuchspersonen in der Gruppe Hypoxie bestätigt wird ($F_{(1,24)}=11,52$, $p=0,002$). Die Varianzanalyse mit der

²¹ Aufgrund der hohen Anzahl technischer Geräte konnten in einigen Fällen nicht alle Daten erfasst werden. So fehlen bei drei Versuchspersonen Angaben zur SaO_2 und bei zwei Versuchspersonen Daten zum Herzindex.

abhängigen Variablen Herzindex ergibt weder signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen ($F_{(1,24)}=3,71$, $p=0,07$) noch den Messzeitpunkten ($F_{(1,26)}=2,10$, $p=0,160$), aber eine Interaktion ($F_{(1,24)}=12,09$, $p=0,002$, $\eta^2=0,33$). In der Gruppe Hypoxie nimmt der Herzindex von Messzeitpunkt 1 zu 2 signifikant zu (LSD-Test $p=0,003$), nicht jedoch in der Gruppe Normoxie ($p=0,148$). Entsprechend lassen sich keine Gruppenunterschiede zum Messzeitpunkt 1 belegen ($p=0,221$), jedoch zum Messzeitpunkt 2 ($p=0,018$).

Tabelle 86: Physiologische Parameter in Versuch B2. SaO₂ gibt die mittels Pulsoximetrie bestimmte, periphere arterielle Sauerstoffsättigung außerhalb (extern) oder innerhalb (intern) der Höhenkammer an. Der Herzindex entspricht dem auf das Körpergewicht normierten Herzminutenvolumen, das näherungsweise mittels Impedanz-Kardiografie bestimmt wurde.

	Hämoglobin g/dl	SaO ₂ extern %	Herzindex extern l/(min*m ²)	SaO ₂ intern %	Herzindex intern l/(min*m ²)
Gruppe Hypoxie	13,26 ± 1,52	98,82 ± 1,06	3,54 ± 0,61	86,97 ± 2,73	3,78 ± 0,54
Gruppe Normoxie	13,81 ± 1,16	98,10 ± 1,01	3,27 ± 0,54	97,41 ± 0,98	3,20 ± 0,48

Reaktionszeitaufgaben

Alle Werte der kognitiven Aufgaben sind in Abb. 35 dargestellt. Die Reaktionszeiten nehmen mit dem Anforderungsgrad der Aufgaben zu (Tab. 87). Die Post-Hoc Analyse bestätigt signifikante Unterschiede zwischen allen Aufgaben (jeweils $p<0,001$, lediglich bei der Differenz von *Inhib* zu *Flex* $p=0,001$). Zudem sind die Reaktionszeiten zum Experimentaltermin höher als zum Kontrolltermin. Dies gilt aufgabenübergreifend, die Interaktion Zeitpunkt*Aufgabe grenzt lediglich an statistische Signifikanz. Auch die Bewegungszeiten unterscheiden sich zwischen den Aufgaben (Tab. 88). Die Bewegungszeit ist in der Aufgabe *Ein* am geringsten (bei Vergleichen zu allen anderen Aufgaben jeweils $p<0,001$, außer im Vergleich zu *Wahl*, dort ist $p=0,001$), bei Aufgabe *Rot* am größten (bei Vergleichen zu den anderen Aufgaben jeweils $p<0,001$) und unterscheiden sich nicht zwischen *Wahl*, *Inhib* und *Flex* (jeweils $p>0,05$). Weder bei den Reaktions- noch bei den Bewegungszeiten können Unterschiede zwischen den Gruppen belegt werden, bei letzteren besteht allerdings eine Tendenz zur Signifikanz.

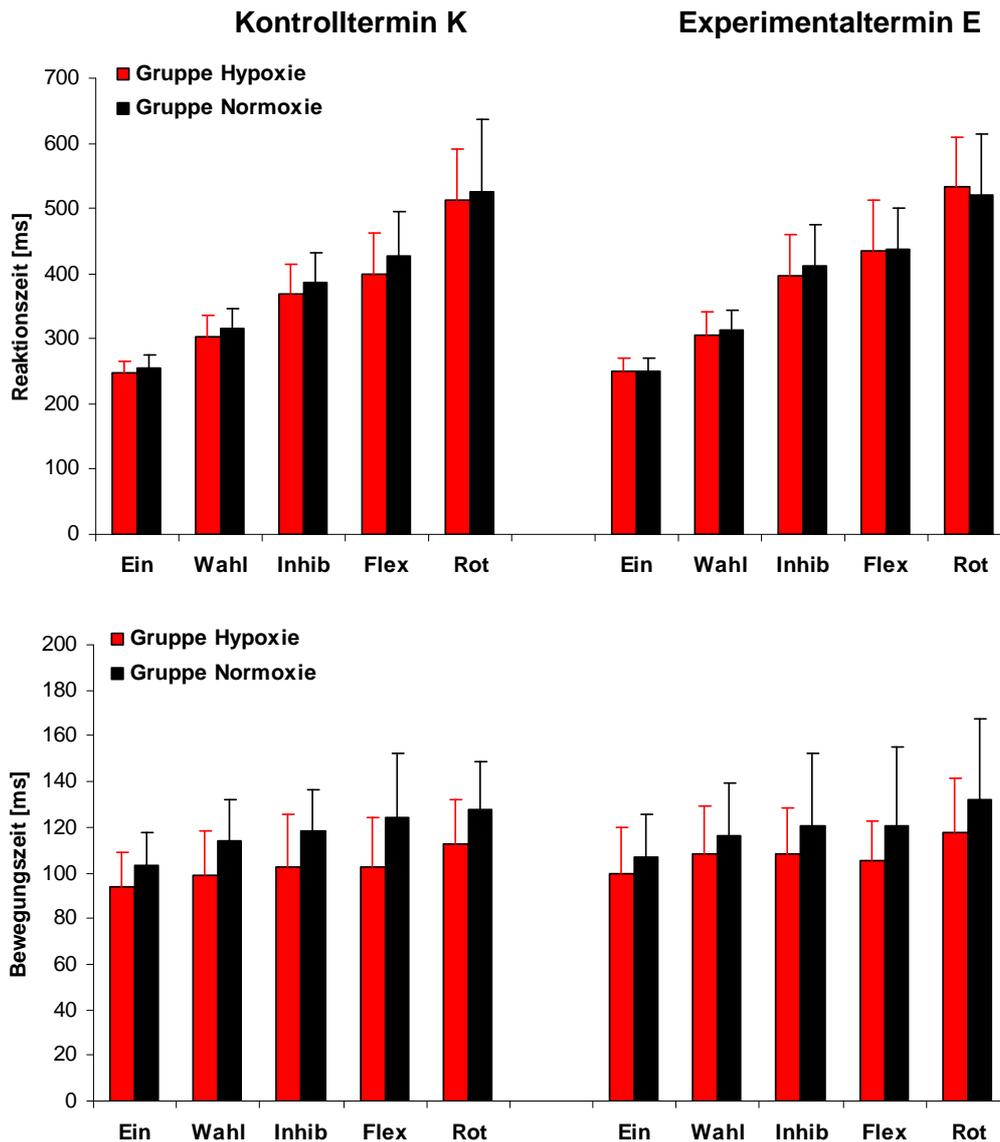


Abbildung 35: Reaktions- und Bewegungszeiten bei den Reaktionsaufgaben in Versuch B2. Dargestellt sind die Mittelwerte (dicke Balken) und Standardabweichungen (dünne Balken) bei den Tests zu Einfach- (Ein) und Wahlreaktionen (Wahl), Inhibition (Inhib), Flexibilität (Flex) und Rotation (Rot). Im linken Teil der Abbildungen sind die Werte beim Kontrolltermin, im rechten Teil die Werte beim Experimentermin dargestellt.

Tabelle 87: Varianzanalyse der Reaktionszeiten in den Reaktionsaufgaben von Versuch B2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,26	2345,37	<0,001	0,99
Gruppe	1,26	0,29	0,5924	0,01
Zeitpunkt	1,26	4,99	0,0343	0,16
Zeitpunkt*Gruppe	1,26	2,18	0,1521	0,08
Aufgabe	4,104	211,79	<0,001*	0,89
Aufgabe*Gruppe	4,104	0,23	0,804*	0,01
Zeitpunkt*Aufgabe	4,104	2,13	0,135*	0,08
Zeitpunkt*Aufgabe*Gruppe	4,104	0,40	0,648*	0,02

*Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Tabelle 88: Varianzanalyse der Bewegungszeiten in den Reaktionsaufgaben von Versuch B2.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,26	969,67	<0,001	0,97
Gruppe	1,26	3,59	0,069	0,12
Zeitpunkt	1,26	1,71	0,203	0,06
Zeitpunkt*Gruppe	1,26	0,40	0,531	0,02
Aufgabe	4,104	19,15	<0,001*	0,42
Aufgabe*Gruppe	4,104	1,14	0,333*	0,04
Zeitpunkt*Aufgabe	4,104	0,82	0,486*	0,03
Zeitpunkt*Aufgabe*Gruppe	4,104	0,28	0,838*	0,01

*Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Die Fehleranzahlen sind in Abb. 36 und Abb. 37 dargestellt. Da bei den Reaktionsaufgaben doppelt so viele manuelle Antworten wie bei der Gedächtnisaufgabe gefordert waren, wurden beide Parameter separat analysiert. Die Fehler der Reaktionszeitaufgaben sind beim Experimentaltermin höher als beim Kontrolltermin (Tab. 89). Ein Einfluss der Hypoxie kann weder durch einen Gruppeneffekt, noch durch eine Interaktion belegt werden. Zwischen den Aufgaben werden unterschiedlich viele Fehler gemacht. Die Aufgaben *Wahl* und *Inhib* unterscheiden sich im Post-Hoc Test nicht signifikant ($p=0,884$). In ihnen werden jedoch signifikant weniger Fehler als in den Aufgaben *Flex* ($p<0,001$) und *Rot* ($p<0,001$) gemacht, die sich untereinander ebenfalls signifikant unterscheiden ($p<0,001$).

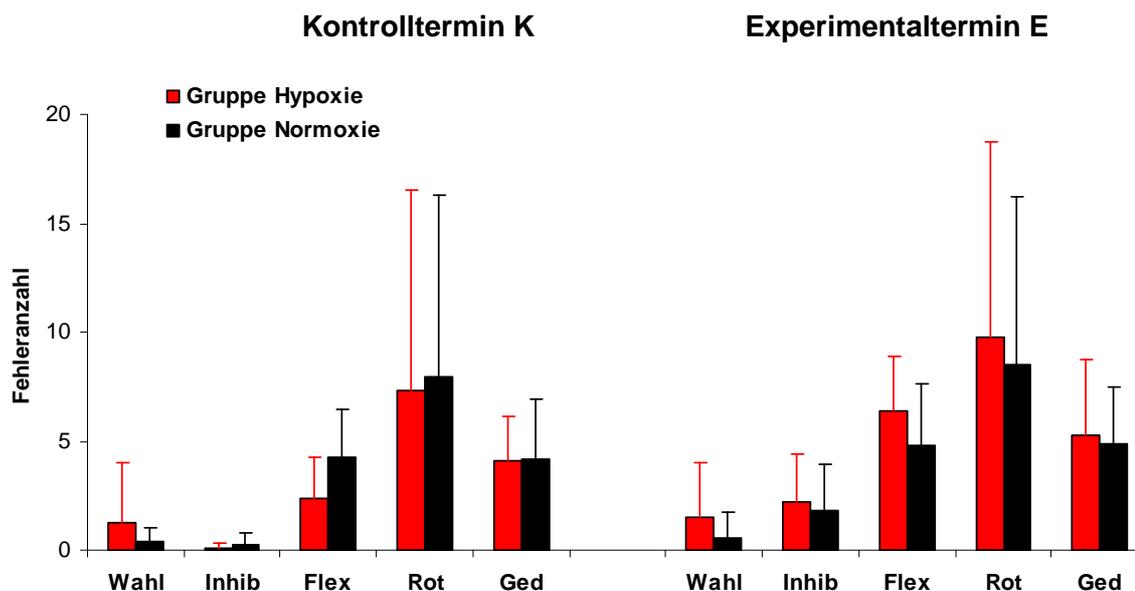


Abbildung 36: Fehleranzahl in den Reaktionsaufgaben in Versuch B2. Dargestellt sind Mittelwerte (dicke Balken) und Standardabweichungen (dünne Balken) bei den Tests zu Einfach- (Ein) und Wahlreaktionen (Wahl), Inhibition (Inhib), Flexibilität

(Flex) und Rotation (Rot). Im linken Teil der Abbildungen sind die Werte beim Kontrolltermin, im rechten Teil die Werte beim Experimentaltermin dargestellt.

Tabelle 89: Varianzanalyse der Fehleranzahl in den Reaktionsaufgaben von Versuch B2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,26	90,81	<0,001	0,78
Gruppe	1,26	0,17	0,683	0,01
Zeitpunkt	1,26	15,33	<0,001	0,37
Zeitpunkt*Gruppe	1,26	3,83	0,061	0,13
Test	3,78	25,87	<0,001*	0,50
Test*Gruppe	3,78	0,11	0,792*	0,00
Zeitpunkt*Test	3,78	0,69	0,435*	0,03
Zeitpunkt*Test*Gruppe	3,78	0,50	0,514*	0,02

*Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Die Leistung in der Gedächtnisaufgabe ist zwischen beiden Gruppen und beiden Zeitpunkten vergleichbar. Die Varianzanalyse ergibt außer einer signifikanten Konstante keine signifikanten Effekte (Tab. 90).

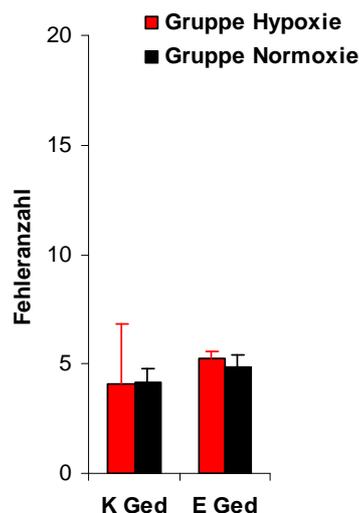


Abbildung 37: Fehleranzahl bei der Gedächtnisaufgabe in Versuch B2. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen der Versuchspersonen unter Hypoxie und Normoxie beim Kontroll- (K) und beim Experimentaltermin.

Tabelle 90: Varianzanalyse der Fehleranzahl in der Gedächtnisaufgabe von Versuch B2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,26	100,34	<0,001	0,79
Gruppe	1,26	0,04	0,847	0,00
Zeitpunkt	1,26	3,47	0,074	0,12
Zeitpunkt*Gruppe	1,26	0,233	0,633	0,01

Sensomotorische Adaptation

Abb. 38 zeigt die Fehlerwinkel 100 ms nach Bewegungsbeginn. In allen Episoden der Grundbedingung mit und ohne Bewegungsrückmeldung liegen sie nahe beim Wert Null. Die Varianzanalyse bestätigt durch eine signifikante Konstante von Null unterschiedliche Werte (Tab. 91). Kein weiterer Effekt ist signifikant. Mittels Levenes-Test kann die Varianzhomogenität für Episode G5 widerlegt werden ($F(1,26)=5,61$, $p=0,026$).

Tabelle 91: Varianzanalyse der Grundbedingung in Versuch B2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,26	49,70	<0,001	0,66
Gruppe	1,26	0,26	0,614	0,01
Episode	7,182	0,98	0,419*	0,04
Episode*Gruppe	7,182	1,12	0,349*	0,04

*Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Basierend auf diesen Ergebnissen und um individuelle Ausgangssituationen zu berücksichtigen, werden alle folgenden Episoden mit Bewegungsrückmeldung auf den Mittelwert der Episoden G2 - G5 normiert, d.h. dass dieser Mittelwert für jede einzelne Versuchsperson berechnet und von den folgenden Werten subtrahiert wird. Die Nachtests ohne Bewegungsrückmeldung werden auf den jeweiligen Vortest ohne Bewegungsrückmeldung normiert.

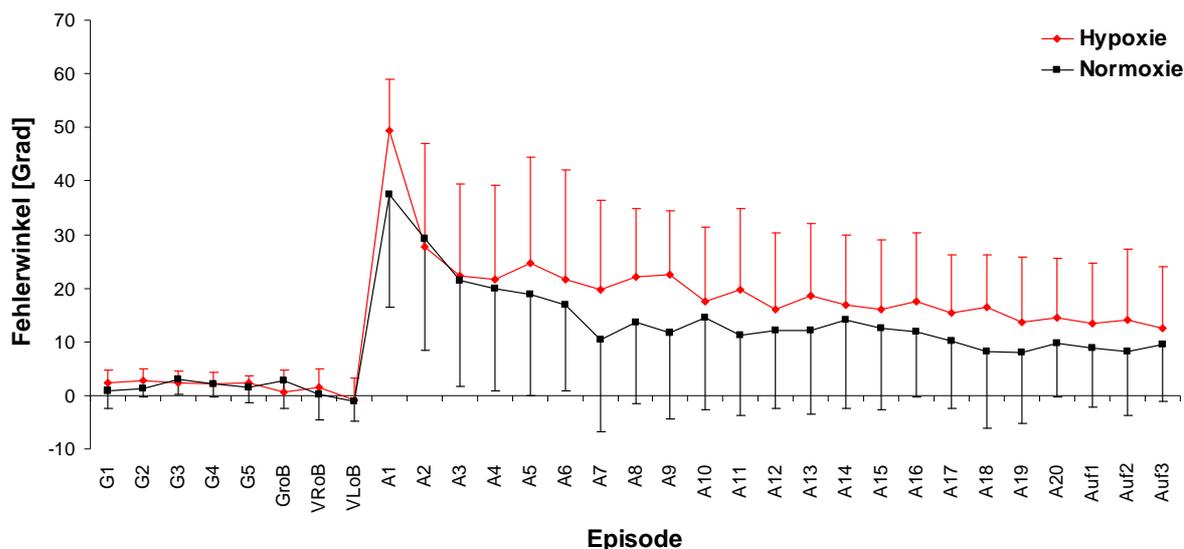


Abbildung 38: Fehlerwinkel aus Versuch B2. Dargestellt sind Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (Balken) aller Episoden der Grundbedingungen mit (G1-G3) und ohne Bewegungsrückmeldung (oB), sowie der Adaptations- (A1-A20) und Auffrischungsphase (Auf1-Auf3) in den Gruppen Hypoxie und Normoxie. Gr: Bewegungen zu einem gedachten Ziel geradeaus, V: Bewegungen zu einem visuellen Ziel mit der dominanten Hand (R) oder nicht-dominanten (L) Hand.

Zu Beginn der Adaptationsphase ist in beiden Gruppen ein hoher Fehler zu beobachten, der sich im Verlauf der Adaptation deutlich reduziert. Dies wird durch die Varianzanalyse bestätigt (Episode in Tab. 92). Eine Post-Hoc Analyse belegt in den Episoden A9 und A10 noch größere Fehlerwinkel als in der Episode A19 ($p=0,014$ und $p=0,041$). Zwischen allen folgenden Episoden (inkl. der Auffrischungsepisoden Auf1-3) treten keine Unterschiede mehr auf. Somit lassen sich keine Hinweise auf eine Deadaptation durch die Nacheffekttests finden. Aus Abb. 38 wird zudem ersichtlich, dass die Gruppe Hypoxie ab Episode A4 kontinuierlich größere Fehlerwinkel als die Gruppe Normoxie aufweist. Dies kann statistisch jedoch nicht nachgewiesen werden. Der Levenes-Test bestätigt eine signifikant größere intersubjektvariabilität der Gruppe Normoxie als der Gruppe Hypoxie ($F_{(1,26)}=8,18$, $p=0,008$)²² in Episode A1.

²² In Episode A1 wurden einzelne Bewegungen einer Versuchsperson nicht berücksichtigt, bei denen sie offenbar die Strategie der 180 Grad Bewegungsumkehr anwandte. Diese Strategie wird mit zunehmender Größe der Rotation (ab ca 90 Grad) vermehrt angewandt (Abeele & Bock, 2001). In der vorliegenden Studie wurde sie allerdings von keiner der anderen Versuchspersonen angewandt. Eine Aufnahme dieser Bewegungen hätte den Fehlerwinkel von Gruppe Normoxie in Episode A1 deutlich verringert. Daher werden keine Auswirkungen auf die hier dargestellten Ergebnisse angenommen.

Tabelle 92: Varianzanalyse der Adaptations- und Auffrischungsphase in Versuch B2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,26	48,72	<0,001	0,65
Gruppe	1,26	1,36	0,254	0,05
Episode	22,572	15,63	<0,001*	0,38
Episode*Gruppe	22,572	0,77	0,579*	0,03

*Korrigiert gemäß Greenhouse und Geisser (1959).

Smith et al. (2006) beschreiben eine schnelle und eine langsame Komponente der Adaptation. Die zwischen den Stichproben aufgetretenen Unterschiede könnten auf der verminderten Entwicklung der langsamen Komponenten beruhen, da die Mittelwertkurven erst ab Episode A4 divergieren. Eine in beiden Bedingungen vergleichbare Ausprägung der schnellen Komponente würde die Varianz vergrößern, die nicht durch den Faktor Gruppe aufgeklärt werden konnte, und somit den statistischen Nachweis eines Gruppeneffektes erschweren. Sofern die langsame Komponente verringert ist, sollten sich in Anlehnung an Smith et al. (2006) die Nacheffekte in der Gruppe Hypoxie ebenfalls verringert ausprägen. Sie sind in Abb. 39 dargestellt. Die Werte der Gruppe Hypoxie liegen auch hier unter denen der Gruppe Normoxie. Der Unterschied ist über alle Nacheffekttests konstant. Für die statistische Analyse wurde die Adaptationsleistung AL in die Varianzanalyse integriert, um zu prüfen, ob die beobachtbaren Unterschiede in allen Komponenten vergleichbar sind. Die Adaptationsleistung wurde dabei als die Differenz der Rotation (+60 Grad) und dem Mittelwert der letzten drei Adaptationsepisoden definiert und mit -1 multipliziert. Das Ergebnis der Varianzanalyse ist in Tab. 93 angegeben.

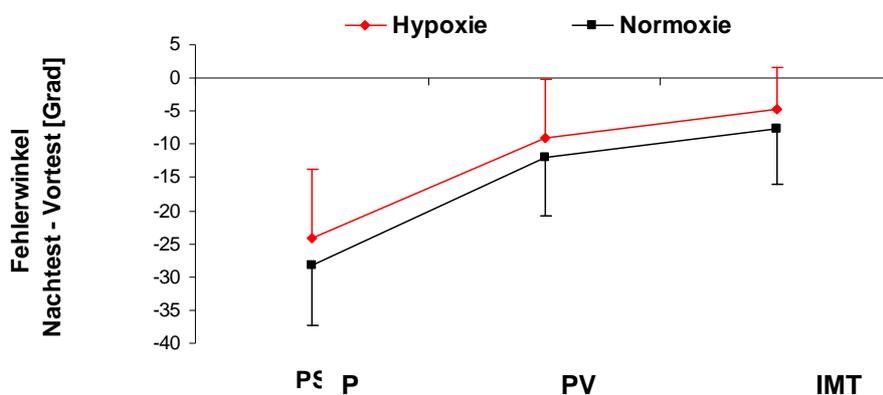


Abbildung 39: Nacheffekte aus Versuch B2. Dargestellt sind die Mittelwerte (Symbole) und Standardabweichungen (Balken) der Gruppen Hypoxie und Normoxie. P: Persistenz, PV: Propriozeptive Verschiebung (Bewegungen zu einem imaginären Ziel geradeaus), IMT: intermanueller Transfer.

Sie belegt signifikant geringere Werte in der Gruppe Hypoxie als in der Gruppe Normoxie. Zudem unterscheiden sich die Tests untereinander signifikant. Die Adaptationsleistung ist signifikant größer als die Werte aller Nacheffekttests (jeweils $p < 0,001$), so dass die Adaptationsleistung nicht vollständig durch Rekalibrierung erklärt werden kann. Darüber hinaus ist die Persistenz größer als die propriozeptive Verschiebung ($p < 0,001$) und der intermanuelle Transfer ($p < 0,001$), welche sich untereinander nicht unterscheiden ($p = 0,497$). Eine Interaktion tritt nicht auf.

Tabelle 93: Varianzanalyse der Nacheffekte aus Versuch B2. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,26	692,93	<0,001	0,96
Gruppe	1,26	4,99	0,034	0,16
Episode	3,78	137,52	<0,001	0,84
Episode*Gruppe	3,78	0,16	0,919	0,01

Um die Annahme einer Verringerung der langsamen Adaptationskomponente unter Hypoxie weiter zu überprüfen, wurde die Differenz zwischen Episode A3, nach der die Adaptationskurven beider Stichproben divergieren, und dem Mittelwert der letzten drei Adaptationsepisoden jeweils von den vier Werten AL²³, P, PV und IMT subtrahiert und die Varianzanalyse wiederholt. Das Ergebnis ist in Tab. 94 wiedergegeben. Nun ist kein Gruppeneffekt mehr belegbar.

Tabelle 94: Varianzanalyse der bereinigten Nacheffekte in Versuch B2. Die Bereinigung erfolgte mittels Subtraktion der individuellen Leistungsverbesserung zwischen 3. und 18. bis 20. Adaptationsepisode (arithmetischer Mittelwert aus A18 bis A20). Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	P	Partielles η^2
Konstante	1,26	19,74	<0,001	0,43
Gruppe	1,26	0,07	0,800	0,00
Episode	3,78	137,54	<0,001	0,84
Episode*Gruppe	3,78	0,17	0,919	0,01

²³ Durch diese Berechnung wird AL in der Analyse durch A3 ersetzt.

Einfluss von akuter Hypoxie auf kognitive Komponenten sensomotorischer Adaptation

Es wurden Korrelationen zwischen kognitiven Fähigkeiten und den Komponenten der sensomotorischen Adaptation geprüft, für die sich ein Einfluss der Hypoxie nachweisen lässt (AL, P, PV und IMT). Da sich sowohl die Reaktionszeit als auch die Bewegungszeit in den einzelnen Reaktionszeitaufgaben unterscheiden, wurden diese zur Berechnung der kognitiven Fähigkeiten addiert. Gruppenunterschiede bei der sensomotorischen Adaptation, aber fehlende Unterschiede in den Reaktionszeittests könnten bei Vorliegen eines linearen Zusammenhanges zwischen beiden Aufgaben dazu führen, dass sich der Zusammenhang in unterschiedlichen Regressionsgeraden zwischen den Gruppen darstellen lässt. Daher wurden die Werte für die kognitiven Fähigkeiten in der Interaktion mit dem Gruppenfaktor als Prädiktor in das Regressionsmodell aufgenommen (z.B. Gruppe*Entscheidung).

Die Ergebnisse sind in Tab. 95 angegeben. Bei AL und PV treten keine signifikanten Korrelationen auf. Es lassen sich jedoch in einzelnen Analysen 22% der Varianz der Persistenz durch die Gruppenzugehörigkeit und Flexibilität und 15% durch die Gruppenzugehörigkeit und das visuell-räumliche Gedächtnis erklären. In einer gemeinsamen Regression erklären sie 31% der Varianz ($F_{(3,24)}=3,53$, $p=0,030$). Somit beträgt der Varianzanteil, der nur durch ihre gemeinsame Korrelation erklärt wird, 6%.

Auch der intermanuelle Transfer korreliert signifikant mit einer kognitiven Fähigkeit: 22% seiner Varianz werden durch Gruppenzugehörigkeit und Inhibition aufgeklärt. Weitere Ergebnisse sind nicht signifikant, allerdings besteht bei mehreren Prädiktoren die Tendenz zur Signifikanz. Eine Betrachtung der Korrelationskoeffizienten (mult. R) in Tab. 95 verdeutlicht, dass alle Korrelationen positiv sind. Da die Fehlerwinkel der Nacheffekte der sensomotorischen Adaptation aber negativ angegeben sind (vgl. Abb. 39), hängen schlechtere Werte bei den kognitiven Fähigkeiten mit geringeren Nacheffekten zusammen. Abb. 40 veranschaulicht zudem, dass die Korrelation zum intermanuellen Transfer im Wesentlichen durch zwei Datenpunkte zustande kommt, die in diesem Regressionsmodell als Ausreißer interpretiert werden könnten. Für den intermanuellen Transfer kann mittels Kolmogorov-Smirnov-Test allerdings die Normalverteilung nicht widerlegt werden ($d=0,16$, $p>0,200$). Nichtsdestotrotz würde ein Ausschluss zu einem nicht-signifikanten Ergebnis führen.

Tabelle 95: Ergebnisse der multiplen linearen Regressionsanalysen aus Versuch B1. Dargestellt sind die multiplen Regressionskoeffizienten (mult. R) und die Ergebnisse der F-Tests bei zwei Zähler- und 25 Nennerfreiheitsgraden. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Gruppe *Entscheidung			Gruppe*Inhibition			Gruppe*Flexibilität		
	mult. R	F	p	mult. R	F	p	mult. R	F	p
AL	0,27	1,00	0,383	0,16	0,32	0,730	0,13	0,22	0,806
P	0,28	1,10	0,348	0,21	0,59	0,562	0,47	3,55	0,044
PV	0,25	0,80	0,461	0,31	1,34	0,280	0,44	2,98	0,069
IMT	0,18	0,42	0,660	0,47	3,63	0,041	0,35	1,75	0,194

	Gruppe*vis.-räuml. Transformation			Gruppe*vis.-räuml. Gedächtnis		
	mult. R	F	p	mult. R	F	p
AL	0,16	0,34	0,712	0,33	3,10	0,090
P	0,35	1,73	0,197	0,39	4,56	0,042
PV	0,42	2,75	0,083	0,26	1,95	0,175
IMT	0,14	0,24	0,786	0,11	0,33	0,569

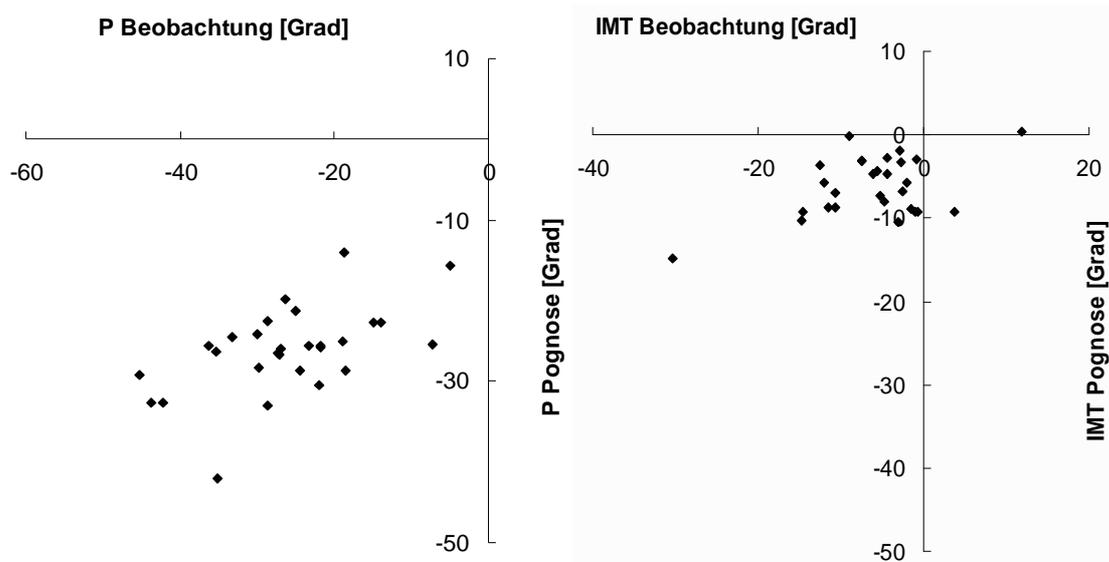


Abbildung 40: Prognose- und Beobachtungswerte der multiplen linearen Regression für die Persistenz (P) und den intermanuellen Transfer (IMT) in Versuch B2.

12.5. Diskussion

In der vorliegenden Studie wurde die Auswirkung von Hypoxie auf sensomotorische Adaptation geprüft. Dazu wurden 14 Versuchspersonen normobarer Hypoxie ausgesetzt und mit 14 Personen einer Kontrollgruppe unter Normoxie verglichen. Sowohl der Hämoglobingehalt des Blutes, als auch die periphere Sauerstoffsättigung und der Herzindex unter Normalbedingung waren zwischen beiden Gruppen vergleichbar. Während des Experiments änderten sich SaO_2 und Herzindex in der Gruppe Normoxie nicht. Hingegen führte die Reduzierung des Sauerstoffgehalts der Atemluft auf ca. 12,6 Vol-% zu einer Abnahme der SaO_2 von ca. 12% und einer Zunahme des Herzindex um ca. 7% in der Gruppe Hypoxie. Aufgrund einer negativen Korrelation von peripher gemessener SaO_2 und dem zerebralen Blutfluss (Buck, et al., 1998), kann in der Gruppe Hypoxie die Erhöhung des Herzindex als kompensatorische Maßnahme für die erniedrigte SaO_2 interpretiert werden. Ein Vergleich der beiden prozentualen Änderungsraten führt dann zu dem Schluss, dass diese Form der Kompensation möglicherweise nicht ausreichend ist, um die Sauerstoffversorgung des Gehirns auf dem Niveau der Normoxie zu halten.

Sowohl die Ausgangssituation in beiden Gruppen, als auch die Reduktion der SaO_2 auf ca. 87% in der Gruppe Hypoxie sind den Werten von Knuth (2008) ähnlich, die eine vergleichbare Stichprobe (Studenten der Deutschen Sporthochschule Köln) in derselben Höhenkammer testete. Für eine simulierte Höhe von 4.000 m beschreibt auch sie eine periphere SaO_2 von etwa 87%. Zudem berichtet sie von einem Anstieg der Herzfrequenz um ca. 5% im Vergleich zu Normoxie. Der Herzindex, welcher in der vorliegenden Studie erfasst wurde, stellt das auf die Körpergröße normierte Herzminutenvolumen dar, das sich aus der Herzfrequenz und dem Schlagvolumen errechnet. Unter der Annahme eines nahezu unveränderten Schlagvolumens (Knuth 2008) erscheint der Anstieg des Herzindex in der vorliegenden Studie daher plausibel. Inwieweit andere Kompensationsmechanismen jedoch auftraten, kann anhand der vorliegenden Daten nicht beurteilt werden. Dazu wäre ein anderes Instrumentarium wie z.B. Nahinfrarot Spektroskopie notwendig, die absolute Änderungen des sauerstoffgesättigten und ungesättigten Hämoglobins (Sauerstofftransporteur des Blutes) im Gehirn ermitteln kann (Kleinschmidt et al., 1996).

Eine Auswirkung der Hypoxie zeigt sich in einer verringerten Adaptationsleistung und verringerten Nacheffekten. Somit wird Hypothese 1 bestätigt. Dies steht im Einklang mit einer Studie zum motorischen Lernen (Bouquet et al., 1999), allerdings im Widerspruch zu einer aktuell publizierten Studie zur sensomotorischen Adaptation (Schneider & Strüder, 2009). Dort adaptierten Versuchsteilnehmer während einer

Tracking-(Folge-)aufgabe an eine Rechts-Links-Umkehr der Bewegungsrückmeldung. Dies gelang bei Versuchspersonen unter Hypoxie (simulierte 4.000 m) genauso gut wie bei Kontrollpersonen. Die Unterschiede zu den vorliegenden Ergebnissen könnten in der Art der Diskordanz begründet sein. Moreno-Briseno, Lillicrap und Fernandez-Ruiz (2007) berichten, dass eine Rechts-Links-Umkehr nur bei einem Drittel der Versuchspersonen zu einer Rekalibrierung führt und die Form der Rekalibrierung sich deutlich von denen einer lateralen Verschiebung unterscheidet. Bei einer Rechts-Links-Umkehr sei daher vor allem eine andere Strategie zu lernen. Es ist wahrscheinlich, dass bei Schneider & Strüder (2009) in erster Linie eine kognitiv strategische Leistung erbracht werden musste, die nicht durch die Hypoxie beeinträchtigt ist. Auch die vorliegende Studie gibt keinen Hinweis darauf, dass kognitiv strategische Komponenten der Adaptation verringert sind. Vielmehr weisen die Ergebnisse auf eine reduzierte Rekalibrierung hin, da die Reduktion sowohl in der Adaptationsleistung als auch den Nacheffekten zu finden ist (Bock, 2005; McNay & Willingham, 1998; Werner, Bock, et al., 2009b). Das Ausmaß der Differenz in der Rekalibrierung entspricht nahezu dem Unterschied von der vierten bis zur letzten Adaptationsepisode zwischen beiden Gruppen. Dies ist nach dem Modell von Smith et al. (2006) als eine verringerte Adaptation einer langsamen Komponente zu interpretieren. Demnach würde sich die Rekalibrierung sensomotorischer Transformationsregeln erst langsam über die Zeit ausbilden.

Es können keine signifikanten Unterschiede zwischen der Gruppe Hypoxie und Normoxie bei den Reaktionszeitaufgaben belegt werden. Die Unterschiede der Stichproben sind daher als zufallsbedingt aufzufassen, allerdings verbleibt ein Zweifel an der Robustheit der Leistung in diesen Aufgaben unter Hypoxie, da zumindest einige Unterschiede zwischen den beiden Stichproben an Signifikanz grenzen. Auffällig ist, dass die Reaktionszeiten gruppenübergreifend beim Experimentaltermin höher als beim Kontrolltermin sind, Interaktionen unter Beteiligung des Faktors Gruppe jedoch nicht. Es ist nicht auszuschließen, dass die höheren Reaktionszeiten beim Experimentaltermin dennoch auf die Gruppe Hypoxie zurückzuführen sind und die statistische Power für die Interaktionen zu gering war. Dies wiederum könnte auf eine hohe intraindividuelle Streuung der Leistung bei beiden Terminen innerhalb dieser Gruppe zurückzuführen sein, da bei einigen Teilnehmern mehrere Monate zwischen beiden Terminen vergingen²⁴.

Vírués-Ortega et al. (2004) berichten in einem Review, dass sich eine psychomotorische Wirkung von Hypoxie am ehesten in Reaktionszeitänderungen

²⁴ Leider stand das Instrumentarium einige Monate nicht zur Verfügung.

messen lässt. Dies steht im Widerspruch zu den Ergebnissen der vorliegenden Studie. Ein Großteil der bisherigen Untersuchungen wurde allerdings auf echter Höhe durchgeführt und die Versuchspersonen waren sich dieser Situation bewusst. Daher sind emotionale oder stressbedingte Auswirkungen nicht auszuschließen. In der vorliegenden Studie wurden die Versuchspersonen vorab nicht darüber informiert, ob sie einer Hypoxie ausgesetzt werden oder ob sie zu der Kontrollgruppe gehören. Dadurch wurde die Erwartungshaltung an die Versuchsumgebung nicht - wie bei einem echten Höhengaufenthalt kaum vermeidbar - gerichtet manipuliert. Ein weiterer Faktor könnte im Hypoxieausmaß liegen. Die in diesem Experiment geforderten Fähigkeiten könnten im Gegensatz zu anderen Fähigkeiten erst ab einer Höhe von über 4.000 m signifikant beeinträchtigt werden. Shukitt-Hale et al. (1998) berichten, dass einige exekutive Funktionen und die Leistung bei einer Wahlreaktion bereits auf 4.200 m, andere exekutive Funktionen sowie die Leistung bei einer Einfachreaktion erst ab 4.700 m Höhe beeinträchtigt sind. Die Leistungsabnahme aller Fähigkeiten erfolgt dabei nahezu linear und ist auf 4.200 m teilweise noch nicht ausgeprägt genug, um in einem signifikanten Unterschied zu resultieren.

Hypothese 2 kann nicht bestätigt werden. Zwar wurden Korrelationen mit zwei unterschiedlichen Steigungen der Regressionsgeraden für beide Gruppen belegt, jedoch ist dies zu erwarten, wenn zwei Aufgaben miteinander in Zusammenhang gesetzt werden, von denen sich eine zwischen den Gruppen unterscheidet, die andere hingegen nicht oder geringer. Somit muss dieser Effekt nicht hypoxie-spezifisch sein. Nichtsdestotrotz scheint sich Hypoxie zu eignen, um differenziert einige kognitive oder sensomotorische Komponenten zu beeinträchtigen und Korrelationen aufzudecken. Dabei ist es ratsam, vorab die Wirkung von Hypoxie auf die Leistung in den zu verwendenden Aufgaben zu prüfen. Das war im vorliegenden Versuch auch mit einigen wenigen Personen erfolgt, aber scheinbar waren die gefundenen Unterschiede zufallsbedingt. Eine andere Möglichkeit könnte über die Manipulation des CO₂-Gehaltes der Atemluft bestehen, da diese im Gegensatz zur Hypoxie eine zerebrale Gefäßverengung bedingt und somit ebenfalls eine Unterversorgung des Gehirns erzeugen kann (Fothergill, Hedges, & Morrison, 1991).

Unabhängig davon weisen die Ergebnisse der vorliegenden Studie darauf hin, dass sich mentale oder kognitive Fähigkeiten auf Komponenten sensomotorischer Adaptation auswirken können. Damit werden die Resultate von Werner et al (2009b) und Bock und Girgenrath (2006) erweitert. Die Korrelation mit dem intermanuellen Transfer in der vorliegenden Studie ist aufgrund zweier extremer Datenpunkte kritisch zu betrachten und verhindert eindeutige Schlussfolgerungen. Zum Einen könnten die Ausreißer auf Fehlmessungen beruhen, zum Anderen könnten sie lediglich

Extremwerte darstellen, zumal die Normalverteilung nicht signifikant verletzt ist. In dem Fall wäre dies als Bestätigung des Ergebnisses aus Versuch B1 zu interpretieren würde das Zugangskonzept beim intermanuellen Transfer stützen.

Eine eindeutige Zuordnung der Testwerte zu einzelnen exekutiven Funktionen kann an dieser Stelle hinterfragt werden. Die Tests waren in Anlehnung an die Literatur gestaltet (Bock & Girgenrath, 2006, Eversheim & Bock, 2001) und profitieren vor allem von dem Herauspartionalisieren motorischer und kognitiver Komponenten der vermeintlich leichteren Reaktionsaufgaben. Dennoch ist die externe Validität dieser Tests ungewiss, und die Ergebnisse sollten mit validierten Tests reproduziert werden. Die Reliabilität ist als gering bis mittel einzustufen, was allerdings für exploratorische Zwecke im Rahmen von Forschungsarbeiten durchaus ausreicht (Bortz, 2005). Die Retest-Reliabilitätskoeffizienten betragen 0,75 für Entscheidung, 0,84 für Inhibition, 0,79 für Flexibilität und 0,60 für visuell-räumliche Transformation²⁵. Der niedrigste Wert (0,42) wird für das visuell-räumliche Gedächtnis berechnet. Möglicherweise ist die Reaktions- und Bewegungszeitmessung sensitiver als die Erfassung einer Fehlerrate, wie in der Gedächtnisaufgabe erfolgt. Zwar liegen auch zu dieser Aufgabe temporale Werte vor, doch erscheint eine Auswertung derselben aufgrund der Anweisung, die Genauigkeit über die Schnelligkeit zu priorisieren, nicht angebracht.

Die Ergebnisse sprechen somit für eine Wirkung der Hypoxie auf die Rekalibrierung sensomotorischer Transformationsregeln. Zudem lassen sich Zusammenhänge zwischen kognitiven Funktionen und Rekalibrierung statistisch nachweisen. Inwieweit die Korrelationen einzelner kognitiver Funktionen und Komponenten sensomotorischer Adaptation als spezifisch anzusehen sind, sollten weiterführende Studien prüfen.

²⁵ anhand der Werte der Kontrollgruppe bestimmt.

13. Versuch B3: Einfluss der Aufgabengestaltung auf den Zeitverlauf sensomotorischer Adaptation

Der Verlauf visuomotorischer Adaptation ist dadurch gekennzeichnet, dass beim Auftreten einer Diskordanz zunächst umfassend und dann in immer geringerem Maße Bewegungsfehler reduziert werden, bis sich die Leistung stabilisiert. Mit dem in Teil A dieser Arbeit verwendeten Paradigma verläuft visuomotorische Adaptation äußerst schnell innerhalb weniger Bewegungen. Einige Autoren beschreiben ähnlich schnelle Verläufe (Redding & Wallace, 1996; Roby-Brami & Burnod, 1995; Welch, Choe & Heinrich, 1974). Andere Studien berichten jedoch von einem wesentlich langsameren Adaptationsverlauf, der bis zu hundert oder mehr Bewegungen umfassen kann (Tong et al., 2002; Wang & Sainburg, 2005; Werner, Bock et al., 2009b). Adaptation wird generell als Produkt mehrerer Prozesse angesehen. Welche Faktoren allerdings den Zeitverlauf bestimmen, ist weitgehend unklar. Die vorliegende Studie wurde daher unternommen, um den Zeitverlauf des Adaptationsvorganges und der Rekalibrierung in Abhängigkeit mehrerer Faktoren der Aufgabengestaltung und kognitiver Fähigkeiten zu untersuchen.

13.1. Herleitung und Hypothesen

Einige Autoren sehen die Adaptation innerhalb von wenigen Bewegungen durch kognitive Strategien bedingt, die sich allerdings nicht in Nacheffekten äußern (Welch, 1978, Redding und Wallace, 1993). Die Arbeiten von Mazzoni und Krakauer (2006) sowie Sülzenbrück und Heuer (2009) bestätigen, dass ein Ausgleich der Diskordanz innerhalb weniger Bewegungen erfolgen kann, sofern eine explizite Strategie vorgegeben wird, dies aber unabhängig von der Rekalibrierung geschieht.

Auch Redding und Wallace (1993) beschreiben unterschiedliche Zeitverläufe der Adaptationsleistung und der Nacheffekte, sehen den Einsatz von Strategien allerdings in Abhängigkeit der Anzahl von Zielpunkten, an die adaptiert wird: bei Bewegungen zu einem Ziel sehen sie die Möglichkeit einer Assoziation von Zielposition mit einer ausgleichenden Bewegung, bei mehreren Zielen hingegen nicht.

Krakauer et al. (2000) untersuchten gezielt den Einfluss der Zielpunktzahl auf den Verlauf von Adaptation. Die Adaptation zu acht Zielen, die kreisförmig um den Startpunkt herum angeordnet sind, erfolgt wesentlich langsamer als die Adaptation zu nur einem oder zwei Zielen. Der Zeitverlauf ähnelt dem, der bei Adaptation an acht einzelne Ziele zu erwarten wäre. Diese Sichtweise geht von funktionell unabhängigen adaptiven Einheiten aus. Demnach würde die Adaptation an acht Ziele mehr adaptive Einheiten bzw. Module ansprechen als die Adaptation an nur ein Ziel. Unterstützt wird

diese Annahme durch die Beobachtung, dass die Adaptation an wenige Ziele nur geringfügig räumlich generalisiert, d.h. dass die Nacheffekte mit zunehmendem Abstand von den adaptierten Zielrichtungen abnehmen. Lediglich bei acht Zielen ist vollständiger Transfer zu verzeichnen.

Dazu gibt es allerdings widersprechende Ergebnisse. Bedford (1989) beschreibt einen gleich starken räumlichen Transfer bei Adaptation an ein und an acht Ziele. Die Unterschiede zu Krakauer et al. (2000) könnten durch die geringere Arbeitsfläche (bei Bedford ca. 45 Grad) und die Art der visuomotorischen Diskordanz (bei Bedford prismatische Verschiebung) erklärt werden. Auch Roby-Brami und Burnod (1995) berichten von Unterschieden zwischen der Adaptation an ein einzelnes und an mehrere Ziele. Adaptation an ein einzelnes Ziel generalisiert demnach nur unvollständig auf Adaptation an sechs Ziele. Das Maß der räumlichen Generalisierung um eine adaptierte Zielrichtung herum ist jedoch wesentlich größer als bei Krakauer et al. (2000) angegeben: auch bei Bewegungen zu Zielen, die in der Richtung um 30 bis 90 Grad abweichen, ist noch Transfer vorhanden (vgl. dort Abb. 6). Das heißt, dass bei Richtungsabweichungen von 90 bis 360 Grad die Adaptation wieder auf dem Ausgangsniveau beginnt.

Einen noch größeren räumlichen Transfer fanden Wang und Sainburg (2005). Sie beschreiben einen 60%igen Transfer auch bei Zielen, die 90 Grad von der adaptierten Bewegungsrichtung entfernt liegen. Die Autoren selbst sehen die Art der zu lösenden Aufgabe als entscheidenden Faktor an: während bei Krakauer et al. (2000) Transfer ohne Diskordanz gemessen wurde, entsprach die Transferaufgabe bei Wang und Sainburg (2005) einer Adaptationsaufgabe. Somit sei ihr Ergebnis gerade durch einen Transfer von Strategien entstanden [bzw. durch einen Mechanismus, der sich nicht in Nacheffekten messen lässt]²⁶. Die Unterschiede zu Roby-Brami und Burnod (1995) werden von den Autoren hingegen nicht thematisiert. Es ist aber denkbar, dass sie durch den Versuchsaufbau hervorgerufen wurden. Während Wang und Sainburg (2005) Bewegungen in der Ebene rückmeldeten, in der sie ausgeführt wurden, erfolgte die Bewegungsrückmeldung bei Roby-Brami und Burnod (1995) in einer anderen Ebene.

Unabhängig von der genauen Größe der räumlichen Transfers zeigen diese Studien, dass Adaptation an richtungsbezogene Diskordanzen lokal erfolgt. Hierbei zeigt sich ein Unterschied zwischen der Adaptation der Bewegungsrichtung zu der Adaptation der Bewegungsamplitude, welche räumlich nahezu vollständig generalisiert (Bock,

²⁶ Baraduc und Wolpert (2002) schließen aber gerade für die Ergebnisse von Krakauer et al. (2000) kognitive Strategien als Einflussfaktor nicht aus.

1992; Krakauer, et al., 2000). Bezüglich des zugrunde liegenden Faktors für die lokale Richtungsadaptation kann jedoch bisher nicht zwischen der Anzahl der Zielpunkte oder der Größe der Arbeitsfläche differenziert werden, da in den genannten Studien beide Faktoren immer gleichzeitig manipuliert wurden.

Plausibel ist sowohl ein Einfluss der Zielpunktzahl als auch der Arbeitsfläche auf die Adaptationsleistung: Mit zunehmender Anzahl der Zielpunkte sollte es schwieriger werden, mit jedem einzelnen Punkt eine kompensatorische Bewegung zu assoziieren (Redding und Wallace, 1993). Die Arbeitsfläche ist hingegen unter Berücksichtigung von Neuronen, die nur bei Bewegungen in spezifische Richtungen aktiviert werden, ein plausibler Faktor. Derartige Neuronen existieren in mehreren Bereichen des Gehirns wie z.B. im Superioren Colliculus (Ottes, Van Giberger, & Eggermont, 1986), den frontalen Augenfeldern (Bruce & Goldberg, 1985), Motorkortex (Georgopoulos, Kalaska, & Caminiti, 1985) und parietalem Kortex (Andersen, Snyder, Bradley, & Xing, 1997; Georgopoulos, et al., 1985). Zudem kann die räumliche Separierung von Bewegungen in zwei Arbeitsfläche die duale Adaptation eines Arme zwei Diskordanzen ermöglichen (Wolley et al., 2007). Ein Ziel der vorliegenden Untersuchung ist daher eine Differenzierung zwischen den beiden Faktoren Anzahl der Zielpunkte und Größe der Arbeitsfläche bezüglich ihrer Wirkung auf den Adaptationsverlauf.

Neben diesen Aspekten könnte auch das Ausmaß der sensomotorischen Diskordanz (+30 Grad Rotation) die Schnelligkeit der Adaptation beeinflussen. Abeele und Bock (2001b) berichten von überproportional ansteigenden Aufgabenschwierigkeiten mit zunehmenden Rotationswinkeln. Daher ist die Adaptation an eine 30 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung leichter als die Adaptation an eine 60 Grad Rotation. Dabei ist ebenfalls ein Einfluss von richtungsspezifischen Neuronen denkbar: übersteigt das Ausmaß der Rotation die Weite eines oder mehrerer neuronal kodierter Bewegungsfelder, könnte dies die Verlangsamung der Adaptation an eine 60 Grad Rotation im Vergleich zu einer von 30 Grad erklären, da dann zwei Richtungsmodule adaptieren müssten.

Verschiedene Studien können Zusammenhänge zwischen Schnelligkeit und Ausmaß des Adaptationsvorganges und unterschiedlichen kognitiven Funktionen belegen (Bock & Girgenrath, 2006; Eversheim & Bock, 2001; Grigorova, Petkova, & Bock, 2006; Taylor & Thoroughman, 2007, 2008; Werner & Bock, 2007). Sofern die Aufgabengestaltung zu unterschiedlichen Aufgabenschwierigkeiten führt, könnte somit auch die Anforderung an die kognitive Leistung steigen. Daher werden in der vorliegenden Studie auch Zusammenhänge zwischen kognitiven Fähigkeiten, Aufgabengestaltung und Adaptationsleistung überprüft.

Darüber hinaus wird untersucht, ob auch Zusammenhänge der Aufgabengestaltung zu sensomotorischer Rekalibrierung auftreten. Sollten je nach Anzahl der Ziele, Größe der Arbeitsfläche oder Rotationsausmaß mehr oder weniger Module angesprochen werden, sollten sich Unterschiede in dem Ausmaß der Rekalibrierung zeigen, sofern zwischen den Bedingungen die Adaptationszeit kontrolliert wird. Wirkt sich die Aufgabengestaltung hingegen nicht auf die Rekalibrierung aus, kann ihre Wirkung als strategisch situativ interpretiert werden.

Strategien werden als höhere kognitive Funktionen interpretiert (Goebel, 2008). In der vorliegenden Arbeit wurde hingegen die Hypothese aufgestellt, dass sie Zugang zu adaptiven Zuständen oder Modulen regeln. Ist ein Einfluss der Aufgabengestaltung auf Rekalibrierung nachweisbar, kann die Rolle der kognitiven Fähigkeiten bei Adaptation differenziert werden. Korrelieren kognitive Fähigkeiten gleichzeitig mit der Aufgabengestaltung und Adaptationsleistung, nicht aber der Rekalibrierung, kann eine rein strategische Wirkung der Kognition angenommen werden. Korrelieren sie aber gleichzeitig auch mit der Rekalibrierung, spricht dies für eine Regelung des Zugangs zu gespeicherten adaptiven Zuständen.

Somit wurden folgende Hypothesen aufgestellt:

1. Die Aufgabengestaltung beeinflusst den Verlauf sensomotorischer Adaptation. Diese Hypothese wird operationalisiert zu: Sensomotorische Adaptation verläuft unterschiedlich schnell in einer Arbeitsfläche von 42 Grad oder von 360 Grad, bei Bewegungen zu zwei oder zu acht Zielen oder bei einer Rotation der Bewegungsrückmeldung um 30 Grad oder um 60 Grad.
2. Die Aufgabengestaltung beeinflusst die Anwendbarkeit von kognitiven Strategien auf sensomotorische Adaptation. Die operationalisierte Hypothese lautet: Die Varianz von Adaptationsparametern lässt sich signifikant durch eine gemeinsame Varianz der Aufgabengestaltung (Arbeitsfläche, Anzahl der Ziele, Rotation) und den Werten von Testverfahren zur Erhebung kognitiver Leistungen aufklären.

13.2. Spezielle Methodik

Am Experiment nahmen jeweils 32 weibliche und männliche Studenten im Alter von $23,2 \pm 2,1$ Jahren teil. Alle Versuchspersonen waren Rechtshänder, gesund und mit einem normalen bzw. korrigierten Sehvermögen ausgestattet. Keiner hatte zuvor an einer Untersuchung zur sensomotorischen Adaptation teilgenommen. Vor der

Versuchsdurchführung unterzeichneten die Versuchsteilnehmer eine Einverständniserklärung, die Bestandteil eines vorab genehmigten Ethikantrages war. Die Teilnahme an dem Experiment war freiwillig und konnte jederzeit ohne Angabe von Gründen abgebrochen werden. Sie wurde mit 15,- Euro entgolten.

Sensomotorische Adaptation

Der in diesem Experiment eingesetzte Versuchsaufbau entspricht dem aus einer früheren Studie (Abeele & Bock, 2003) und ist in Abb. 41 dargestellt. Die Versuchspersonen saßen in vorgeneigter Position auf einem höhenverstellbaren Stuhl. Ihre Stirn war an eine Stütze angelehnt, so dass sie sich in einer bequemen, aber stabilen Position befanden. Sie blickten in einen 45 Grad geneigten Plexiglasspiegel, der sich mittig zwischen Kopfstütze und Arbeitsfläche befand. Die Arme wurden unterhalb der Plexiglasscheibe auf die Arbeitsfläche abgelegt und waren durch die Scheibe nicht sichtbar. An der Rückseite des Versuchsaufbaus war eine Plexiglasscheibe angebracht, auf die computergenerierte Zielpunkte projiziert wurden, welche von dem Plexiglasspiegel reflektiert wurden. Die mittige Anordnung des Spiegels zwischen Arbeitsfläche und Augenhöhe der Versuchsteilnehmer bewirkte, dass die Metrik der Zielpunkte auf Höhe der Arbeitsfläche der wahrgenommenen Metrik entsprach.

Zur Bewegungserfassung wurde ein Sensor des FASTRAK®-Systems, Polhemus (Größe 1 cm) auf dem Phalanx distalis des rechten Indexfingers rutschfrei befestigt. Das Befestigungsmaterial des Sensors diente dabei gleichzeitig dem Schutz der Fingerkuppe vor Reibung. Eine unterhalb der Arbeitsfläche angebrachte Transmitterbox induziert in dem Fingersensor Spannung durch drei zueinander orthogonale elektromagnetische Felder. Bewegungen in einer Raumachse verändern die Spannungswerte in einer von drei Spulen im Fingersensor, so dass die exakte Lokalisation des Sensors mit einer räumlichen Auflösung von 1 mm bei 120 Hz berechnet werden kann (Herstellerangabe).

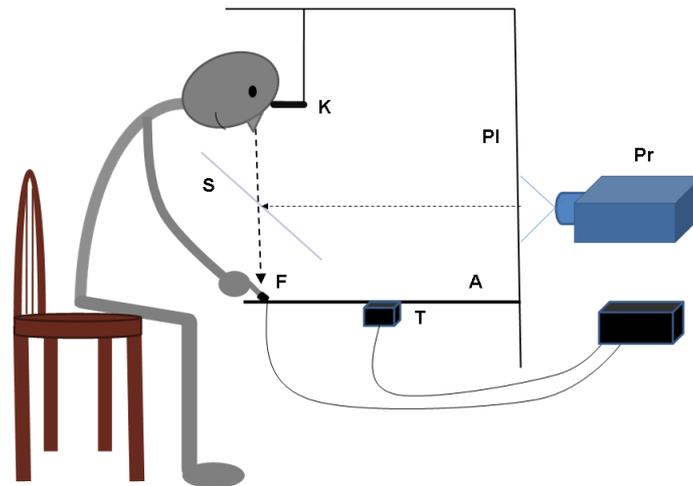


Abbildung 41: Versuchsaufbau von Versuch B3. Die Versuchspersonen lehnten ihre Stirn an eine Kopfstütze (K) und blickten in einen 45 Grad geneigten, undurchsichtigen Plexiglasspiegel (S). In diesem waren die auf eine Plexiglasscheibe (PI) projizierten (Pr) Zielpunkte zu sehen, zu denen die Versuchspersonen in der Arbeitsfläche (A) Bewegungen ausführten. Die Bewegungsregistrierung erfolgte mittels eines FASTRAK®-Sensors am rechten Indexfinger der Versuchspersonen, der sich in einem von einer Transmitterbox (T) induzierten Magnetfeld bewegte.

Handbewegungen wurden jeweils mit Kontakt zur Arbeitsfläche ausgeführt. Da nicht in allen Versuchsabschnitten eine Bewegungsrückmeldung gegeben wurde, wurde auf der Mitte der Arbeitsfläche eine leichte Erhöhung aus Gummi angebracht, die als taktiler Startpunkt fungierte. Über den mechanischen Startpunkt wurde ein visueller Startpunkt von 10 mm Durchmesser projiziert. Nach 500 bis 2.000 ms wurde dieser durch einen Zielpunkt gleichen Durchmessers ersetzt, der in einem Abstand von 120 mm zum Startpunkt positioniert war. Die Anzahl und Lokalisation der Zielpunkte variierte zwischen den Versuchsgruppen (Tab. 96). Ein Zielpunkt wurde durch den Startpunkt ersetzt, sobald der Versuchsteilnehmer den Sensor für eine Dauer von 500 ms in einen Bereich von 20 mm um den Zielmittelpunkt bewegt hatte, spätestens jedoch nach 2.000 ms. Eine Bewegungsrückmeldung erfolgte in Form eines Lichtpunktes von 6 mm Durchmesser, der kontinuierlich über die aktuelle Sensorposition projiziert wurde.

Tabelle 96: Gruppenaufteilung in Versuch B3.

Gruppe	Arbeitsfläche [Grad]	Rotation [Grad]	Anzahl Zielpunkte	Richtung Zielpunkte [Grad]
42-30-2	42	+30	2	69, 111
42-30-8	42	+30	8	69, 75, 81, 87, 93, 99, 105, 111
42-60-2	42	+60	2	69, 111
42-60-8	42	+60	8	69, 75, 81, 87, 93, 99, 105, 111
360-30-2	360	+30	2	69, 249
360-30-8	360	+30	8	24, 69, 114, 159, 204, 249, 194, 339
360-60-2	360	+60	2	69, 249
360-60-8	360	+60	8	24, 69, 114, 159, 204, 249, 194, 339

Zu Beginn des Versuches wurde eine Kalibrierroutine der Sensorik durchgeführt und die Computerprojektion präzise justiert. Anschließend führten die Versuchsteilnehmer einige Bewegungen zur Probe aus, um sich mit der Aufgabe vertraut zu machen. Der Versuchsablauf wurde in Episoden mit 30 Sekunden Länge eingeteilt, in der acht und in wenigen Fällen neun Bewegungen (auf Grund der Zeitcharakteristik; s.o.) ausgeführt werden konnten.

Die Datenregistrierung startete mit dem Beginn der Grundbedingung. Der experimentelle Ablauf ist in Tab. 97 wiedergegeben. Die Grundbedingung war in zwei Phasen unterteilt. In der ersten Phase wurden Basiswerte für Bewegungen mit Bewegungsrückmeldung erhoben, in der zweiten Phase Werte für Bewegungen ohne Rückmeldung aufgezeichnet. Die Versuchsteilnehmer wurden angewiesen, möglichst schnell und genau eine geradlinige Bewegung zum Zielpunkt und wieder zurück zum Startpunkt auszuführen. Nach dieser Grundbedingung erfolgte der mündliche Hinweis an die jeweilige Testperson, dass es nun schwieriger werden würde die Ziele zu treffen. Nichtsdestotrotz sollte sie versuchen, die Ziele weiterhin auf geradlinigem Weg zu erreichen. In der Adaptationsphase wurde entsprechend die Bewegungsrückmeldung um 30 oder 60 Grad gegen den Uhrzeigersinn rotiert. In regelmäßigen Abständen (siehe Tab. 97) wurden Nacheffekttests durchgeführt, mit denen intermittierend die Rekalibrierung gemessen wurde. Die Nacheffekttests entsprachen einer Episode ohne Bewegungsrückmeldung. Hier erfolgte vorab die Anweisung: „Es wird wieder einfacher, bewege Deinen Finger so wie vorher zum Ziel“. Der Versuch wurde mit der Deadaptationsphase abgeschlossen, in der eine Bewegungsrückmeldung ohne Rotation gegeben wurde. Leistungen in dieser Bedingung bilden grundsätzlich ein weiteres Maß für Rekalibrierung (vgl. Harris, 1965).

Tabelle 97: Schematischer Versuchsablauf von Versuch B3. G: Grundbedingung, A: Adaptationsphase, RoB: Nacheffekt-Tests, D: Deadaptationsphase.

Episode	G1-3	G4-5	G6	A1-2	R1oB	A3-7	R2oB	A8-12	R3oB	A13-17
Bewegungsrückmeldung	ja	nein	ja	ja	nein	ja	nein	ja	Nein	ja
Rotation [Grad]	0	0	0	+30/+60	0	+30/+60	0	+30/+60	0	+30/+60

Episode	R4oB	A18-22	R5oB	A23-27	R6oB	A28-32	R7oB	A33	D1-5
Bewegungsrückmeldung	nein	ja	nein	ja	nein	ja	nein	Ja	ja
Rotation [Grad]	0	+30/+60	0	+30/+60	0	+30/+60	0	+30/+60	0

Die Positionsdaten wurden in einem interaktiven Auswertungsprogramm zunächst durch einen zentrierten, gleitenden 3-Punkt-Mittelwertfilter korrigiert. Das Programm ermöglichte die automatisierte Bestimmung des Bewegungsbeginns²⁷ bei Überschreiten einer Bewegungsgeschwindigkeit von 30 mm/s und die Berechnung der initialen Fingerposition. Diese wurde definiert als Winkel [Grad] zwischen den Vektoren von Sensorposition bei Bewegungsbeginn zur Zielposition sowie der Sensorposition bei Bewegungsbeginn zu der nach 100 ms. Für jede Episode einer Versuchsperson wurde der Median berechnet, der Bestandteil der statistischen Datenanalyse wurde.

Erhebung kognitiver Funktionen

Neben dem Test zur sensomotorischen Adaptation absolvierten die Versuchspersonen vier Tests zur Messung unterschiedlicher kognitiver Funktionen. Bei der Hälfte der Versuchspersonen wurden diese kognitiven Tests vor dem Test zur sensomotorischen Adaptation durchgeführt, bei der anderen Hälfte danach. Zwischen beiden Tests vergingen – von einer Ausnahme abgesehen – maximal 48 Stunden.

Folgende Tests wurden durchgeführt:

1. D2-Aufmerksamkeits-Belastungstest (Brickenkamp, 2002), durchgeführt als Papier-und-Bleistift-Test.

Der D2-Test ist ein standardisierter Test zur Messung der Leistungsfähigkeit von selektiver Aufmerksamkeit und Konzentration. Aufmerksamkeit wird dabei als Selektion von Reizen verstanden. Konzentration wird definiert als Vermögen, sich relevanten Reizen ununterbrochen zuzuwenden und sie schnell und korrekt zu analysieren. In insgesamt 14 Reihen sind die Buchstaben d und p angeordnet über oder unter denen sich ein bis vier Striche befinden. Die Aufgabe besteht darin, lediglich den Buchstaben d durchzustreichen, wenn er zwei Striche aufweist. Für jede der insgesamt 14 Zeilen

²⁷ Eine manuelle Korrektur war in weniger als 5% der Fälle notwendig.

werden die Zeichen bewertet, die innerhalb von 20 Sekunden bearbeitet wurden. Als Leistungsmerkmale erhält man bei der Auswertung die Gesamtzahl aller bearbeiteten Zeichen (GZ), Auslassungsfehler (F1), Verwechslungsfehler (F2), relativen Fehleranteil (F%, Fehler bezogen auf GZ) und Konzentrationsleistung (KL, berechnet sich aus der Gesamtzahl der richtig durchgestrichenen Zeichen abzüglich der Verwechslungsfehler F2). Für die Regressionsanalyse wurden die Parameter KL, als quantitatives, verfälschungsresistentes Maß, und F% als qualitatives Maß, ausgewählt (Brickenkamp, 2002).

2. Würfel-Test des I-S-T 2000 R (Intelligenz-Struktur-Test (Liepmann, 2007)), als Papier-und-Bleistift-Test. Der Würfel-Test liefert ein Maß für die figural-räumliche Intelligenz. In diesem Test sind fünf verschiedene Würfel abgebildet, die auf ihren sechs Flächen unterschiedliche Symbole besitzen. Einer der fünf Würfel ist auszuwählen, der dem in veränderter Lage dargestellten Referenzwürfel entspricht.

3. Stroop-Test

Mit der ursprünglichen Version dieses Tests wird ein Maß für selektive Aufmerksamkeit und die Inhibition vorgebahnter Antworttendenzen ermittelt, da die Aufmerksamkeit auf relevante Aspekte gelenkt und irrelevante Aspekte inhibiert werden müssen (MacLeod & MacDonald, 2000; E. E. Smith & Jonides, 1999). Das schnellere Erkennen einer Wortbedeutung soll zugunsten des langsameren Erkennens der farblichen Markierung eines Wortes unterdrückt werden. Die Inhibition lässt sich nicht nur verhaltensseitig, sondern auch neurophysiologisch begründen. Während der Experimentalbedingung findet sich im Vergleich zur Kontrollbedingung eine Aktivitätsabnahme in Arealen, die mit der Erkennung der Wortbedeutung assoziiert werden (Aron, 2007). Die in dieser Arbeit verwendete Programmversion des Tests wurde an einem herkömmlichen Computer durchgeführt²⁸. An unterschiedlichen Positionen des Bildschirms erscheinen die Wörter „grün“ und „blau“ in ihrer entsprechenden Farbe. In der Kontrollbedingung (kompatibel) besteht die Aufgabe darin, durch das Drücken einer von zwei Tasten, die Wort- und identische Farbbedeutung richtig anzugeben. Die Experimentalbedingung (inkompatibel) stellt die Modifikation des ursprünglichen Stroop-Tests dar. Entsprechend der klassischen Version soll generell die Wortfarbe statt der Wortbedeutung angegeben werden. Ist das Wort allerdings mit einem grauen Rechteck unterlegt, soll die Wortbedeutung benannt werden. Diese Modifikation wurde in Anlehnung an das Kölner Exekutiv Diagnostikum umgesetzt (Fleck, Louda, Adenauer, Lipka, & Kessler, 2005). Dadurch wird die kognitive Anforderung um eine weitere Komponente erhöht, da nun auch mentale Flexibilität und Aufgabenmanagement

²⁸ Programmentwurf von Dr. Michaela Girgenrath, modifiziert von Dipl.-Ing. Lutz Geisen.

erforderlich wird (Smith & Jonides, 1999). Beide Anforderungen erfolgen gleich häufig und randomisiert. Mittels dieses Tests werden somit Hinweise auf exekutive Funktionen gegeben (Aufmerksamkeit, Inhibition und Flexibilität). Zwar handelt es sich bei dem Stroop-Test um einen in der Literatur etablierten Test, jedoch können die Ergebnisse durch die Modifikation und Umsetzung innerhalb eines Computerprogramms nur als Hinweis auf diese Funktionen interpretiert werden, da keine Aussagen zur externen Validität gemacht werden können.

Vor der Messung erfolgten Trainingsdurchgänge, in denen für beide Bedingungen jeweils 16 Stimuli dargeboten wurden. Bei der Versuchsdurchführung wurden beide Bedingungen 32 Mal wiederholt. Die Reihenfolge beider Bedingungen war unter den Teilnehmern ausbalanciert. Für beide Bedingungen wurden Reaktionszeiten (Median aller Antworten) und Anzahl der Fehler berechnet.

4. Reaktionszeittest zur räumlich-fokussierten Aufmerksamkeit

Es wurde ein Test zur Einfachreaktion mit und ohne Vorabinformation über die räumliche Position des Stimulus (Precue) ausgeführt. Die Angabe des Erscheinungsortes des Stimulus führt zu einer Abnahme der Reaktionszeit. Dies wird mit einer Fokussierung der (visuell-räumlichen) Aufmerksamkeit interpretiert (Bock & Eversheim, 2000; Murphy & Eriksen, 1987; Posner, 1980). Die Versuchsteilnehmer hatten die Aufgabe, an einem herkömmlichen Computer per Tastendruck (mit dem Zeigefinger der dominanten Hand auf ein separates Tastenfeld) auf einen auf dem Bildschirm erscheinenden Stimulus zu reagieren. Der Stimulus bestand in einem gelben Punkt mit einem Durchmesser von 10 mm. Er erschien nach einem randomisierten Zeitintervall von 750 ms bis 1550 ms. In einem von zwei Versuchsdurchgängen wurde der Ort des Stimulus durch einen Kreis von 50 mm Durchmesser vor seinem Erscheinen eingegrenzt (Precue-Bedingung). Das Zeitintervall zwischen Erscheinen des Precues und des Stimulus' wurde randomisiert. Beide Bedingungen wurden separat dargeboten und vorab von den Probanden geübt. Die Übungs- und Versuchsdurchgänge bestanden aus jeweils 51 Wiederholungen. Für beide Versuchsdurchgänge wurden der Median und die Anzahl der fehlerhaften Antworten berechnet. Die Reihenfolge der vier Tests wurde unter den Versuchsteilnehmern ausbalanciert.²⁹

²⁹ Bei 4 von 64 Teilnehmern wurde die Reihenfolge zweier Tests versehentlich vertauscht.

Statistische Analyse

Die statistische Analyse erfolgte mittels der Software Statistica® 8.0 und Excel2003®. Die Grundbedingung wurde mittels 4-faktorieller Varianzanalyse analysiert (2 (Arbeitsfläche)*2 (Rotation)*2 (Ziele)*6 (Episode)). Die Adaptationsphase, Nacheffekttests und die Deadaptationsphase wurden gemeinsam in einer 4-faktoriellen Varianzanalyse analysiert (Design: 2 (Arbeitsfläche)*2 (Rotation)*2 (Ziele)*39 (Episode)). Die Faktoren Arbeitsfläche, Rotation und Ziele sind Zwischengruppenfaktoren, Episode ist ein messwiederholter Innergruppenfaktor.

Zur Untersuchung eines Zusammenhangs zwischen kognitiven Fähigkeiten, der Aufgabengestaltung und den adaptiven Parametern wurden multiple Korrelationen und Semipartialkorrelationen höherer Ordnung durchgeführt. Dadurch wurden die Varianzanteile der Adaptationsparameter berechnet, die sich nur durch die Aufgabengestaltung (R^2_{Auf}), nur auf die kognitiven Funktionen (R^2_{Kog}) und nur gemeinsam durch Aufgabengestaltung und kognitive Funktionen ($R^2_{Auf,Kog}$) erklären lassen.

13.3. Ergebnisse

Sensomotorische Adaptation

Die Gruppenmittelwerte sind in Abb. 42 dargestellt. In der Grundbedingung unterscheiden sich die Bewegungen, die nur zu zwei Zielen ausgeführt werden, signifikant von denen zu acht Zielen (Faktor Ziele, Tab. 98). Zudem werden die Bewegungen in einer 360 Grad umfassenden Arbeitsfläche im Mittel signifikant genauer als in einer Arbeitsfläche von 42 Grad ausgeführt (Faktor Arbeitsfläche). Eine Aufschlüsselung der Interaktion Arbeitsfläche*Ziele im Post-Hoc Test zeigt, dass sich zwischen den Arbeitsflächen nur die Bewegungen zu zwei, nicht jedoch zu acht Zielen signifikant unterscheiden (Tab. 99). Bei zwei Zielen kehrt sich das Vorzeichen der Bewegungsrichtung um, je nachdem, in welcher Arbeitsfläche die Bewegungen ausgeführt werden. Die Unterschiede zwischen den Arbeitsflächen lassen sich zudem in Einzelvergleichen der Episoden nur für die Bewegungen ohne Rückmeldung belegen; dies kann damit begründet werden, dass in der kleineren Arbeitsfläche Bewegungen ohne Rückmeldung ungenauer als mit Rückmeldung ausgeführt werden (Post-Hoc Test der Interaktion Arbeitsfläche*Episode in Tab. 100). In der größeren Arbeitsfläche ist dies nicht der Fall.

Tabelle 98: Varianzanalyse der Grundbedingung aus Versuch B3. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	FG	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,56	5,24	0,026	0,09
Arbeitsfläche	1,56	7,01	0,011	0,11
Rotation	1,56	1,16	0,286	0,02
Ziele	1,56	4,53	0,038	0,07
Arbeitsfläche*Rotation	1,56	0,18	0,675	0,00
Arbeitsfläche*Ziele	1,56	25,10	0,000	0,31
Rotation*Ziele	1,56	1,20	0,278	0,02
Arbeitsfläche*Rotation*Ziele	1,56	0,21	0,647	0,00
Episode	5,280	1,13	0,342	0,02
Episode*Arbeitsfläche	5,280	2,76	0,031	0,05
Episode*Rotation	5,280	0,46	0,755	0,01
Episode*Ziele	5,280	2,02	0,096	0,03
Episode*Arbeitsfläche*Rotation	5,280	1,15	0,333	0,02
Episode*Arbeitsfläche*Ziele	5,280	2,17	0,077	0,04
Episode*Rotation*Ziele	5,280	0,35	0,834	0,01
Episode*Rotation*Ziele*Arbeitsfläche	5,280	1,24	0,294	0,02

Tabelle 99: Post-Hoc Test der Interaktion Arbeitsfläche*Ziele aus Tabelle 98. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche von Bewegungsrichtungen bei 2 und 8 Zielen in den Arbeitsflächen von 42 und 360 Grad. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Arbeitsfläche	Ziele	42	42	360	360
		2	8	2	8
42	2		0,046	< 0,001	0,715
42	8	0,046		0,001	0,100
360	2	< 0,001	0,001		< 0,001
360	8	0,715	0,100	< 0,001	

Tabelle 100: Auszüge aus dem Post-Hoc Test zur Interaktion Episode*Arbeitsfläche aus Tabelle 98. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche von Episoden mit (G1-B3, G6) und ohne (G4oB, G5oB) Bewegungsrückmeldung in den Arbeitsflächen von 42 und 360 Grad.

Arbeitsfläche 42 versus 360 Grad		Arbeitsfläche 42 Grad			Arbeitsfläche 360 Grad		
Episode		Episode	G4oB	G5oB	Episode	G4oB	G5oB
G1	0,255	G1	0,189	0,004	G1	0,759	0,654
G2	0,221	G2	0,194	0,005	G2	0,825	0,716
G3	0,711	G3	0,047	< 0,001	G3	0,609	0,514
G4oB	0,011	G4oB		0,121	G4oB		0,887
G5oB	< 0,001	G5oB	0,121		G5oB	0,887	
G6	0,791	G6	0,203	0,005	G6	0,178	0,137

Aufgrund dieser Ergebnisse wurden alle anschließenden Daten auf die Werte der Grundbedingung normiert. Dabei wurde für jede einzelne Versuchsperson der Mittelwert der Episoden G1-G3 und G6 von allen folgenden Episoden, in der eine Bewegungsrückmeldung gegeben wurde, subtrahiert. Entsprechend wurde bei den

Episoden ohne Bewegungsrückmeldung der Mittelwert der Episoden G4oB und G5oB subtrahiert.

Adaptation, Nacheffekte und Deadadaptation

Alle experimentellen Werte sind in Abb. 42 dargestellt. Alle Gruppen adaptieren an die Diskordanzen. Die Bedingungen unterscheiden sich vor allem durch den Verlauf und das Ausmaß der Adaptation, weniger in den Nacheffekten.

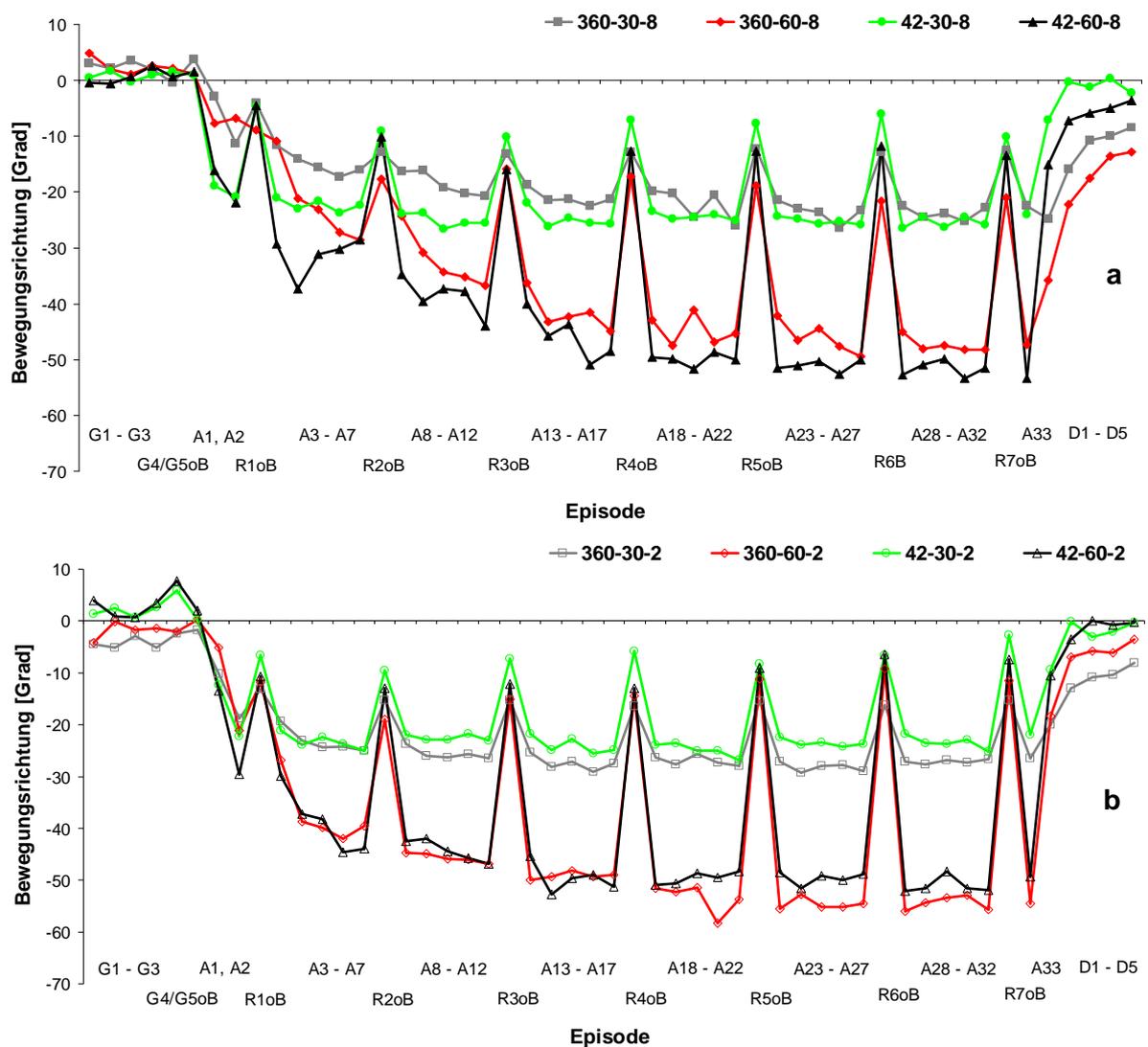


Abbildung 42: Bewegungsrichtungen in allen Episoden von Versuch B3. Dargestellt sind die Mittelwerte aller Gruppen mit Bewegungen zu acht Zielen (a) und zwei Zielen (b) während der Grundbedingung (G), der Adaptationsphase (A), den Nacheffekt-Tests (RoB) und der Deadaptationsphase (D).

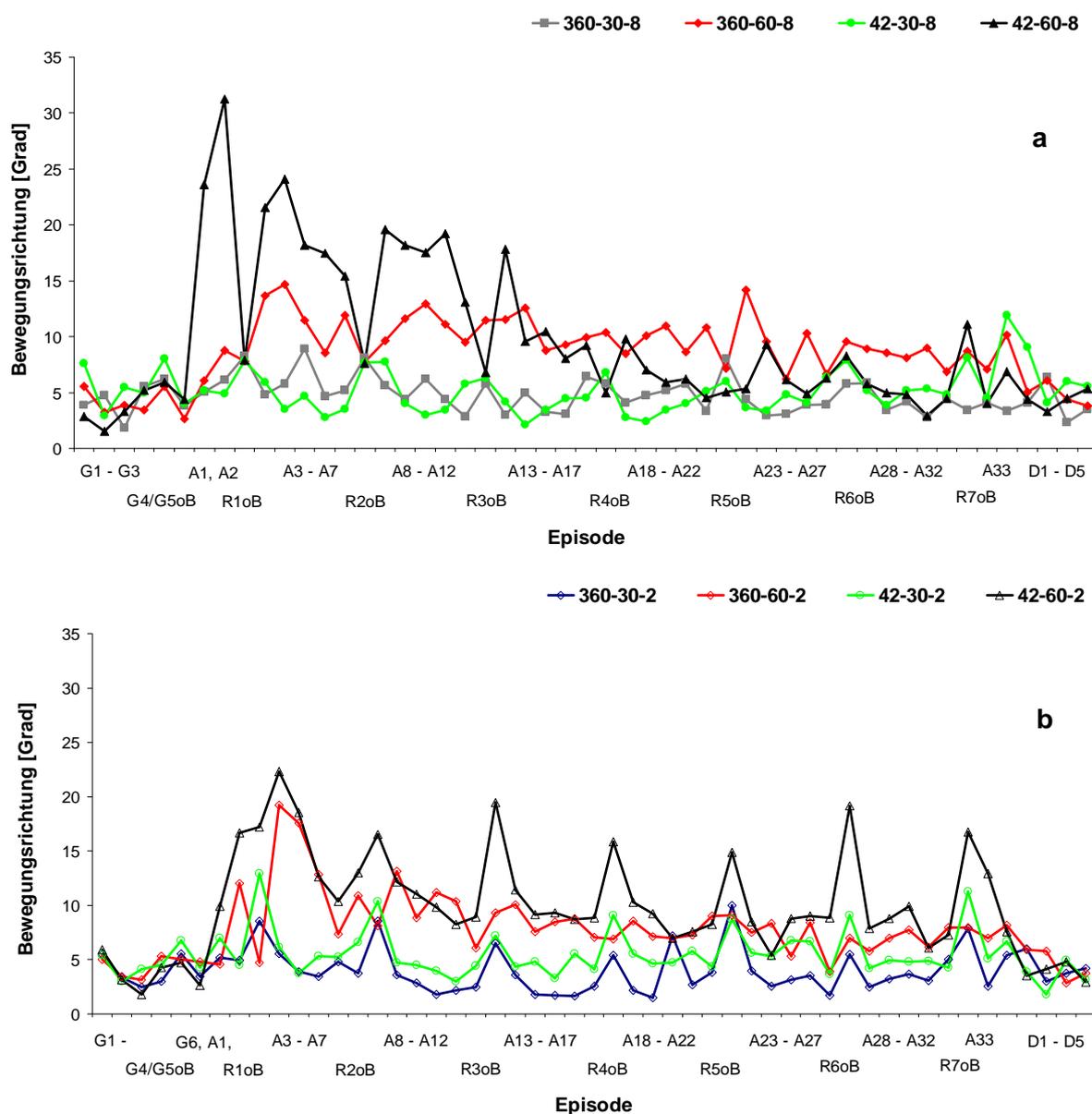


Abbildung 43: Variabilität der Bewegungsrichtungen in allen Episoden von Versuch B3.
 Dargestellt sind die Standardabweichungen aller Gruppen mit Bewegungen zu acht Zielen (a) und zwei Zielen (b) während der Grundbedingung (G), der Adaptationsphase (A), den Nacheffekt-Tests (RoB) und der Deadaptationsphase (D).

Eine Varianzanalyse bestätigt eine gruppenübergreifende Änderung der initialen Bewegungsrichtung durch eine signifikante Konstante - da die Episodenmittelwerte auf die Grundbedingung normiert waren - und den Effekt Episode (Tab. 101). Vergleiche der letzten Adaptationsepisode A33 mit vorherigen Adaptationsepisoden im Post-Hoc Test belegen eine fortschreitende Adaptation bis zur Episode A13 statistisch (alle $p < 0,001$). Ab Episode A14 sind zwischen einzelnen Episoden keine Differenzen mehr signifikant (alle $p > 0,05$). In den Nacheffekttests lassen sich lediglich Änderungen von R1oB zu allen anderen Nacheffekttests belegen (jeweils $p < 0,001$, außer Differenz

R1oB zu R7oB, dort $p=0,003$), jedoch nicht mehr zwischen anderen Nacheffekttests (jeweils $p>0,05$). Bereits nach sieben Adaptationsepisoden, welche ca. 60 Bewegungen in ca. 3,5 Minuten umfassen, können somit keine Änderungen der Nacheffekte mehr belegt werden. Die Art der Nacheffektmessung, d.h. ohne oder mit korrekter Bewegungsrückmeldung, hat Auswirkung auf das Ergebnis: Auch noch der letzte Nacheffekttest weist mit $-11,75 \pm 10,77$ Grad geringere Änderungen auf als die erste Episode der Deadaptation mit $-17,66 \pm 11,60$ Grad ($p<0,001$).

Mit Einführung der Diskordanzen tritt in den Gruppen mit der Arbeitsfläche von 42 Grad eine schnellere Änderung der initialen Handbewegung auf als in den Gruppen der Arbeitsfläche 360 Grad. Ein Post-Hoc Test der Interaktion Episode*Arbeitsfläche zeigt sowohl signifikante Ergebnissen für die ersten vier Episoden der Adaptation (A1 bis A3 $p<0,001$, A4 $p=0,001$), als auch in der Deadaptation, die schneller in der kleineren Arbeitsfläche erfolgt (D1 bis D4 $p<0,001$, D5 $p=0,009$). Eine Auswirkung der schnelleren Adaptation auf die Nacheffekttests kann nicht nachgewiesen werden: In den Episoden RoB1-7 sind keine Differenzen zwischen den Arbeitsflächen signifikant (alle $p>0,05$). Ein Innergruppenvergleich zwischen dem Nacheffekttest RoB7 und D1 ergibt vergleichbare Werte in der Arbeitsfläche von 42 Grad (RoB7 $-11,62 \pm 12,16$ Grad und D1 $-11,51 \pm 8,80$ Grad, $p=0,952$), aber einen signifikant niedrigeren Wert in RoB7 ($-14,51 \pm 8,74$ Grad) als D1 ($-24,85 \pm 10,91$ Grad) in der Arbeitsfläche 360 Grad ($p<0,001$).

Die Änderungen der initialen Bewegungsrichtung sind bei der 60 Grad Rotation stärker ausgeprägt als bei der 30 Grad Rotation. Die Mittelwertkurven divergieren bereits in einer frühen Phase der Adaptation (Episode*Rotation, Tab. 101). Im Post-Hoc Test ergeben sich signifikante Unterschiede zwischen beiden Diskordanzen ab der Episode A4 für alle folgenden Episoden der Adaptationsphase (bei A4 $p=0,004$, danach jeweils $p<0,001$). In der letzten Adaptationsepisode erreichen die Gruppen, die an eine 60 Grad Rotation adaptieren, einen Wert von $-51,86 \pm 8,84$ Grad, die Gruppen, die an eine 30 Grad Rotation adaptieren ca. die Hälfte mit $-24,04 \pm 5,19$ Grad. In nahezu allen Adaptationsepisoden kann darüber hinaus die Varianzhomogenität mittels Levenes-Test widerlegt werden, womit eine größere Variabilität in den Gruppen der 60 Rotation als der Gruppen der 30 Grad Rotation gezeigt werden kann (vgl. auch Abb. 43)³⁰. Demnach scheint sich der Verlauf der Adaptation relativ nach dem Ausmaß der Diskordanz zu richten. Im Gegensatz zu den ausgeprägten Unterschieden der Adaptationsleistung unterscheiden sich die Nacheffekte nur geringfügig. Diese sind zu

³⁰ Bei heterogenen Varianzen ist der LSD-Test tendenziell zu progressiv (Winer, 1971), so dass die Signifikanz zumindest in Episode A4 zu hinterfragen ist. Ein T-Test für ungleiche Varianzen resultiert allerdings auch in einem signifikanten Ergebnis ($t_{(37,34)}=3,67$; $p<0,001$).

Beginn der Adaptation noch nicht signifikant ($p > 0,05$), in der Mitte und zum Ende der Adaptation lassen sich allerdings größere Nacheffekte bei einer 60 Grad Rotation nachweisen (RoB2-4, RoB7 und D1 $p < 0,05$; RoB1, RoB5, RoB6, D2-5 $p > 0,05$). Die Unterschiede in den Episoden RoB1 bis RoB7 und D1 betragen zwischen den Gruppen im Mittel $4,27 \pm 0,83$ Grad. Ein Bezug der Adaptationsleistung auf die Höhe der Rotation ergibt prozentual somit eine vergleichbare Adaptationsleistung zu beiden Diskordanzen. Allerdings ist die Adaptation an eine 60 Grad Rotation aufgrund der geringen prozentualen Änderung der Nacheffekte weniger effektiv.

Darüber hinaus verläuft die Adaptation bei Bewegungen zu nur zwei Zielen schneller als zu acht Zielen (Episode*Ziele). Auf einen Post-Hoc Test wurde an dieser Stelle verzichtet, da ebenfalls eine signifikante Interaktion Episode*Rotation*Ziele vorliegt (Tab. 101). Eine Post-Hoc Analyse dieser Interaktion resultiert in keinen signifikanten Unterschieden zwischen zwei und acht Zielen bei der 30 Grad Rotation (alle $p > 0,05$). Bei der 60 Grad Rotation hingegen treten signifikante Unterschiede im ersten Teil der Adaptationsphase auf (Tab. 102), im späteren Verlauf wird hingegen ein vergleichbares Adaptationsausmaß erreicht. Nichtsdestotrotz können gemäß den Episoden RoB7 sowie D1 bis D5 bei Bewegungen zu acht Zielen während oder nach Adaptation an eine 60 Grad Rotation $9,07 \pm 2,05$ Grad größere Nacheffekte als bei zwei Zielen belegt werden.

Tabelle 101: Varianzanalyse der Adaptationsphase, des Nacheffekt-Tests und der Deadaptationsphase von Versuch B3. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,56	2108,52	<0,001	0,97
Arbeitsfläche	1,56	0,23	0,637	0,00
Rotation	1,56	173,18	<0,001	0,76
Ziele	1,56	0,34	0,560	0,01
Arbeitsfläche*Rotation	1,56	0,18	0,669	0,00
Arbeitsfläche*Ziele	1,56	0,52	0,473	0,01
Rotation*Ziele	1,56	1,37	0,247	0,02
Arbeitsfläche*Rotation*Ziele	1,56	0,01	0,939	0,00
Episode	44,2464	157,15	<0,001	0,74
Episode*Arbeitsfläche	44,2464	6,09	<0,001	0,10
Episode*Rotation	44,2464	29,17	<0,001	0,34
Episode*Ziele	44,2464	4,20	<0,001	0,07
Episode*Arbeitsfläche *Rotation	44,2464	0,33	0,933	0,01
Episode*Arbeitsfläche*Ziele	44,2464	1,96	0,064	0,03
Episode*Rotation*Ziele	44,2464	2,26	0,032	0,04
Episode*Rotation*Ziele*Arbeitsfläche	44,2464	0,91	0,493	0,02

Tabelle 102: Auszug aus dem Post-Hoc Test zu der Interaktion Episode*Rotation*Ziele aus Tabelle 101. Dargestellt sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten der paarweisen Vergleiche von Bewegungen zu zwei und zu acht Zielen bei 60 Grad Rotation in allen Adaptations- (A1-A33) und Deadaptationsepisoden (D1-D5) sowie der Nacheffekt-Tests (R1oB-R7oB). Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Episode	p	Episode	p	Episode	p
A1	0,233	A13	0,006	A26	0,655
A2	0,001	A14	0,083	A27	0,765
R1oB	0,142	A15	0,116	R6oB	0,765
A3	0,021	A16	0,541	A28	0,186
A4	0,013	A17	0,450	A29	0,451
A5	<0,001	R4oB	0,670	A30	0,725
A6	<0,001	A18	0,203	A31	0,888
A7	<0,001	A19	0,590	A32	0,377
R2oB	0,511	A20	0,395	R7oB	0,012
A8	<0,001	A21	0,108	A33	0,869
A9	0,021	A22	0,463	D1	<0,001
A10	0,008	R5oB	0,065	D2	0,001
A11	0,007	A23	0,188	D3	0,001
A12	0,081	A24	0,480	D4	0,027
R3oB	0,452	A25	0,236	D5	0,018

Kognitive Funktionen

Abb. 44 bis 47 zeigen die Ergebnisse der Tests zur Erhebung kognitiver Funktionen und Fähigkeiten. Mit Ausnahme einiger weniger signifikanter Effekte treten in allen Parametern zufallsbedingte Unterschiede zwischen den Gruppen auf. In der Konzentrationsleistung (KL) des D2-Aufmerksamkeits-Belastungstests lässt sich statistisch für die Versuchspersonen der Arbeitsfläche 360 Grad ein geringerer Wert (187 ± 33) als für die der Arbeitsfläche 42 Grad (209 ± 34) belegen (Abb. 44 und Tab. 101). Zudem übersteigt die Anzahl der richtigen Antworten im Würfeltest bei den Gruppen der 60 Grad Rotation (12 ± 3) die der Gruppen mit 30 Grad (10 ± 4) signifikant (Abb. 45 und Tab. 104). Bei beiden Tests lassen sich keine Differenzen in der Anzahl der Fehler nachweisen, so dass die Effekte eine schnellere Bearbeitungszeit bei vergleichbarer Genauigkeit bedeuten. Im Stroop-Test und den Reaktionszeittests mit und ohne Precue lassen sich keine Gruppenunterschiede belegen. Im Stroop-Test sind die Reaktionszeiten der kompatiblen Bedingung um 474 ± 195 ms signifikant geringer als die der inkompatiblen Bedingung (Abb. 47 und Tab. 106). Im Precue-Test lässt sich statistisch eine Verringerung der Reaktionszeiten mit Precue im Vergleich zu der Bedingung ohne Precue von 23 ± 27 ms belegen (Abb. 46 und Tab. 105).

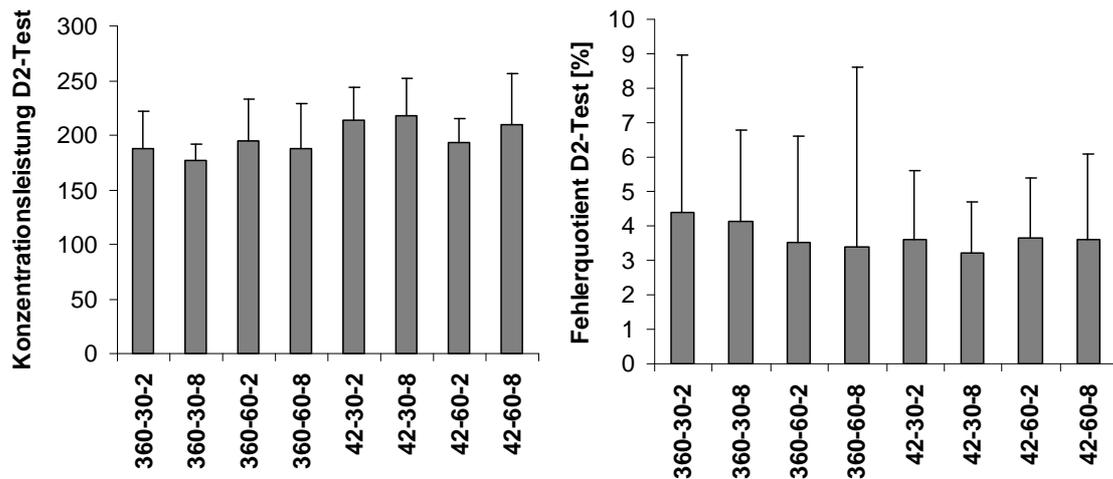


Abbildung 44: Ergebnisse des D2-Aufmerksamkeits-Belastungstest. Dargestellt sind die Mittelwerte (dicke Balken) und Standardabweichungen (dünne Balken) der Gruppen mit einer Arbeitsfläche von 42 und 360 Grad (42-, 360-), 30 und 60 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung (30-, 60-) sowie mit Bewegungen zu zwei und acht Zielen (2, 8) für die Konzentrationsleistung und den Fehlerquotienten.

Tabelle 103: Varianzanalysen der Konzentrationsleistungen und der Fehlerquotienten im D2-Aufmerksamkeitsbelastungstest. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Konzentrationsleistung D2-Test				Fehlerquotient D2-Test [%]			
	Freiheitsgrade	F	p	Part. η^2	Freiheitsgrade	F	p	Part. η^2
Konstante	1,56	2.133,70	<0,001	0,97	1,56	87,16	<0,001	0,61
Arbeitsfläche	1,56	7,43	0,009	0,12	1,56	0,25	0,620	0,00
Rotation	1,56	0,08	0,773	0,00	1,56	0,13	0,717	0,00
Ziele	1,56	0,01	0,908	0,00	1,56	0,01	0,913	0,00
Arbeitsfläche *Rotation	1,56	1,85	0,179	0,03	1,56	0,49	0,487	0,01
Arbeitsfläche *Ziele	1,56	1,80	0,185	0,03	1,56	0,28	0,597	0,01
Rotation*Ziele	1,56	0,04	0,844	0,00	1,56	0,01	0,937	0,00
Arbeitsfläche *Rotation*Ziele	1,56	0,00	0,987	0,00	1,56	0,07	0,792	0,00

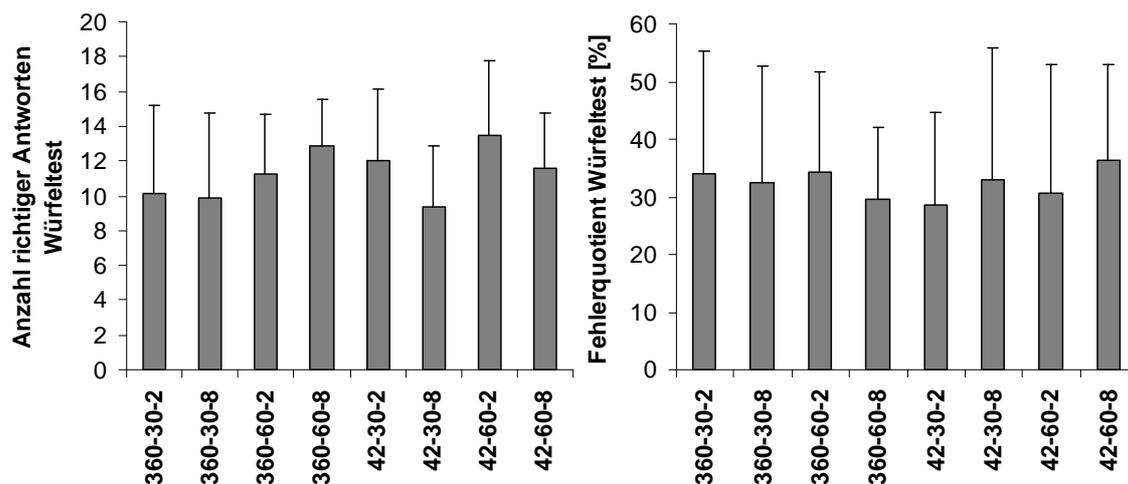


Abbildung 45: Ergebnis des Würfeltests als Untertest des Intelligenz-Struktur-Tests für Erwachsene. Dargestellt sind die Mittelwerte (dicke Balken) und Standardabweichungen (dünne Balken) der Gruppen mit einer Arbeitsfläche von 42 und 360 Grad (42-, 360-), 30 und 60 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung (30-, 60-) sowie mit Bewegungen zu zwei und acht Zielen (2, 8) für die Anzahl der richtigen Antworten und den Fehlerquotienten.

Tabelle 104: Varianzanalyse der Anzahl richtiger Antworten und der Fehlerquotienten des Würfeltests aus dem Intelligenz-Strukturtest 2000 für Erwachsene. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Anzahl richtiger Antworten Würfeltest				Fehlerquotient Würfeltest [%]			
	Freiheitsgrade	F	p	Part. η^2	Freiheitsgrade	F	p	P. η^2
Konstante	1,56	505,98	<0,001	0,90	1,56	181,55	<0,001	0,77
Arbeitsfläche	1,56	0,20	0,653	0,00	1,56	0,00	0,966	0,00
Rotation	1,56	4,52	0,038	0,08	1,56	0,01	0,937	0,00
Ziele	1,56	2,25	0,139	0,04	1,56	0,41	0,526	0,01
Arbeitsfläche *Rotation	1,56	0,01	0,912	0,00	1,56	0,17	0,683	0,00
Arbeitsfläche *Ziele	1,56	0,78	0,382	0,01	1,56	0,05	0,819	0,00
Rotation*Ziele	1,56	1,03	0,314	0,02	1,56	0,22	0,645	0,00
Arbeitsfläche *Rotation*Ziele	1,56	0,01	0,912	0,00	1,56	0,00	0,945	0,00

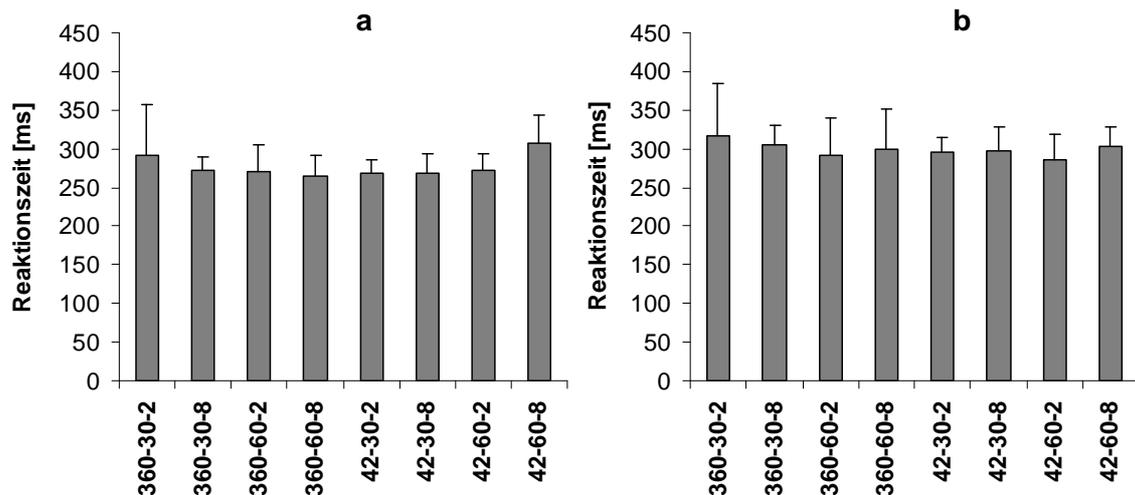


Abbildung 46: Einfachreaktionen mit und ohne Precue. Dargestellt sind die Mittelwerte (dicke Balken) und Standardabweichungen (dünne Balken) der Gruppen mit einer Arbeitsfläche von 42 und 360 Grad (42-, 360-), 30 und 60 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung (30-, 60-) sowie mit Bewegungen zu zwei und acht Zielen (2, 8) für die Reaktionszeiten mit (a) und ohne (b) Vorabinformation über die räumliche Lokalisation des Stimulus.

Tabelle 105: Varianzanalyse der Einfachreaktionen mit und ohne Precue. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	p	Partielles η^2
Konstante	1,56	4.136,55	<0,001	0,99
Arbeitsfläche	1,56	0,01	0,935	0,00
Rotation	1,56	0,02	0,898	0,00
Ziele	1,56	0,01	0,921	0,00
Arbeitsfläche*Rotation	1,56	1,73	0,194	0,03
Arbeitsfläche*Ziele	1,56	0,82	0,370	0,01
Rotation*Ziele	1,56	1,28	0,263	0,02
Arbeitsfläche*Rotation*Ziele	1,56	0,14	0,712	0,00
Test	1,56	46,37	<0,001	0,45
Test*Arbeitsfläche	1,56	3,44	0,069	0,06
Test*Rotation	1,56	2,84	0,097	0,05
Test*Ziele	1,56	0,02	0,884	0,00
Test*Arbeitsfläche*Rotation	1,56	3,46	0,068	0,06
Test*Arbeitsfläche*Ziele	1,56	1,63	0,207	0,03
Test*Rotation*Ziele	1,56	0,04	0,851	0,00
Test*Arbeitsfläche*Rotation*Ziele	1,56	2,13	0,150	0,04

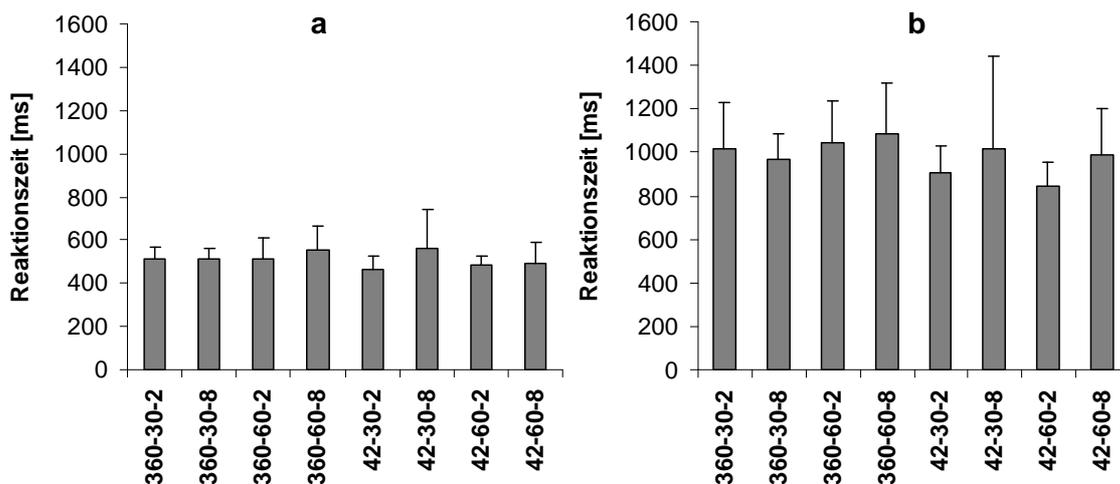


Abbildung 47: Reaktionszeiten des Stroop-Tests bei Farbkompatibilität und –inkompatibilität. Dargestellt sind die Mittelwerte (dicke Balken) und Standardabweichungen (dünne Balken) der Gruppen mit einer Arbeitsfläche von 42 und 360 Grad (42-, 360-), 30 und 60 Grad Rotation der Bewegungsrückmeldung (30-, 60-) sowie mit Bewegungen zu zwei und acht Zielen (2, 8) für die kompatible (a) und inkompatible (b) Bedingung.

Tabelle 106: Varianzanalyse der Reaktionszeiten im Stroop-Test bei Farbkompatibilität und –inkompatibilität. Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

	Freiheitsgrade	F	P	Partielles η ²
Konstante	1,54	1.710,28	<0,001	0,97
Arbeitsfläche	1,54	1,76	0,190	0,03
Rotation	1,54	0,04	0,837	0,00
Ziele	1,54	2,03	0,160	0,04
Arbeitsfläche*Rotation	1,54	1,63	0,207	0,03
Arbeitsfläche*Ziele	1,54	2,07	0,156	0,04
Rotation*Ziele	1,54	0,03	0,865	0,00
Arbeitsfläche*Rotation*Ziele	1,54	0,94	0,337	0,02
Test	1,54	346,00	<0,001	0,86
Test*Arbeitsfläche	1,54	1,42	0,239	0,03
Test*Rotation	1,54	0,20	0,660	0,00
Test*Ziele	1,54	0,77	0,383	0,01
Test*Arbeitsfläche*Rotation	1,54	0,44	0,511	0,01
Test*Arbeitsfläche*Ziele	1,54	0,65	0,423	0,01
Test*Rotation*Ziele	1,54	1,30	0,259	0,02
Test*Arbeitsfläche*Rotation*Ziele	1,54	0,02	0,883	0,00

Zusammenhang zwischen kognitiven Funktionen und sensomotorischer Adaptation

Um Hypothese 2 zu überprüfen, wurden Semipartialkorrelationen höherer Ordnung berechnet. Da bereits in der Varianzanalyse zwischen den drei Faktoren Arbeitsfläche, Anzahl der Zielpunkte und Rotation differenziert wurde und eine Differenzierung für diese Fragestellung nicht relevant war, wurden sie gemeinsam als der Prädiktor

Aufgabe betrachtet. Ebenso wurden die Werte der zur Erhebung kognitiver Funktionen zunächst gemeinsam als der Prädiktor *Kognition* aufgefasst. Als Kriteriumsvariablen dienten die Adaptationsepisoden vor den Episoden R1oB bis R1iB7 und D1, sowie diese Episoden selbst, da in ihnen der Effekt aus der Adaptationsepisode davor gemessen werden kann. Für die Mediane dieser Episoden wurden diejenigen Anteile der Varianz berechnet, die sich nur durch Aufgabe (R^2_{Auf}), nur durch Kognition (R^2_{Kog}) und nur gemeinsam durch Aufgabe und Kognition ($R^2_{Auf,Kog}$) erklären lassen. Das Ergebnis ist in Tab. 107 wiedergegeben. Wie aufgrund der Varianzanalyse zu erwarten war, treten bereits früh in der Adaptationsphase geringfügige, und im weiteren Verlauf hohe Korrelationen mit der Aufgabe allein (R^2_{Auf}) auf. Ab Episode A12 wird durch Aufgabe und Kognition gemeinsam Varianz aufgeklärt ($R^2_{Auf,Kog}$), was konstant bis in die Deadaptation vorhanden bleibt. Die Varianzaufklärung von (R^2_{Kog}) erreicht ab Episode A17 Signifikanz und nimmt dann kontinuierlich ab. Es kann kein Einfluss der kognitiven Funktionen auf die Nacheffekt-Tests belegt werden.

Tabelle 107: Korrelationsanalysen von Aufgabengestaltung, kognitiven Funktionen und sensomotorischer Adaptation in Versuch B3. Angegeben sind die quadrierten Korrelationskoeffizienten der Semipartialkorrelationen höherer Ordnung für die Aufgabengestaltung (R^2_{Auf}), kognitiven Funktionen (R^2_{Kog}) und beiden Prädiktoren gemeinsam ($R^2_{Auf,Kog}$) sowie die Ergebnisse der F-Statistik. Kriteriumsvariablen sind die Bewegungsrichtungen in den Adaptationsepisoden (A2-A33) und den Nacheffekt-Tests (R1oB-R7oB). Signifikante Ergebnisse sind rot hervorgehoben.

Episode	R^2_{Auf}	$F_{(3,48)}$	p	R^2_{Kog}	$F_{(8,48)}$	p	$R^2_{Auf,Kog}$	$F_{(11,48)}$	p
A2	0,01	0,26	0,854	0,22	1,97	0,071	0,12	0,77	0,671
RoB1	0,13	2,89	0,045	0,10	0,84	0,575	0,01	0,06	0,999
A7	0,22	7,60	<0,001	0,17	2,26	0,038	0,14	1,36	0,223
RoB2	0,08	1,68	0,183	0,15	1,22	0,305	0,02	0,10	0,999
A12	0,43	26,28	<0,001	0,12	2,64	0,018	0,19	3,16	0,003
RoB3	0,03	0,66	0,581	0,12	0,86	0,557	0,03	0,16	0,999
A17	0,53	44,79	<0,001	0,07	2,33	0,033	0,20	4,67	<0,001
RoB4	0,10	2,09	0,114	0,15	1,23	0,305	<0,01	0,00	0,999
A22	0,56	45,60	<0,001	0,08	2,54	0,022	0,17	3,71	0,001
RoB5	0,01	0,25	0,864	0,12	0,83	0,579	0,02	0,11	0,999
A27	0,63	76,26	<0,001	0,05	2,45	0,026	0,18	6,02	<0,001
RoB6	0,02	0,40	0,752	0,19	1,51	0,180	0,03	0,15	0,999
A32	0,64	77,52	<0,001	0,05	2,48	0,025	0,17	5,70	<0,001
RoB7	0,07	1,34	0,274	0,14	1,09	0,387	0,01	0,04	0,999
A33	0,59	54,05	<0,001	0,04	1,30	0,267	0,20	4,86	<0,001
D1	0,33	11,42	<0,001	0,05	0,68	0,708	0,17	1,61	0,128

Um zu prüfen, ob die Korrelationen auf globale kognitive Funktionen zurückgeführt werden müssen oder ob zwischen einzelnen kognitiven Funktionen differenziert werden kann, wurden die Werte der einzelnen Tests ausgeschlossen. Bei Ausschluss

der Werte des D2-Tests und des Stroop-Tests reduziert sich die Varianzaufklärung jeder der beiden Aufgaben um ca. 1%, so dass sie keine Beteiligung an der Adaptationsleistung zu haben scheinen. Ein Ausschluss der Ergebnisse des Würfeltests oder des Precue-Tests führen zu Reduktionen der Varianzaufklärung von jeweils 14%. Somit sind die Semipartialkorrelationen in dieser Stichprobe auf den Würfel- und den Precue-Test zurückzuführen. Der Precue-Test wiederum beinhaltet zwei Aufgaben zu manuellen Einfachreaktionen. Ein Ausschluss des Aufgabenanteils, der nicht mit der Reaktionsschnelligkeit erklärt werden kann (d.h. die Residuen der bivariaten Korrelation zwischen der manuellen Einfachreaktion mit und ohne Precue), verringert die Korrelationen um durchschnittlich 9% und ein Ausschluss der manuellen Einfachreaktion um 17%, so dass beide zu den Semipartialkorrelationen von Kognition beitragen. Die demnach verbleibenden signifikanten Semipartialkorrelationen sind in Abb. 48 dargestellt. Es ist zu beachten, dass in ($R^2_{Auf,Kog_}$) und ($R^2_{Kog_}$) nicht mehr die Werte des D2- und des Stroop-Test enthalten sind.

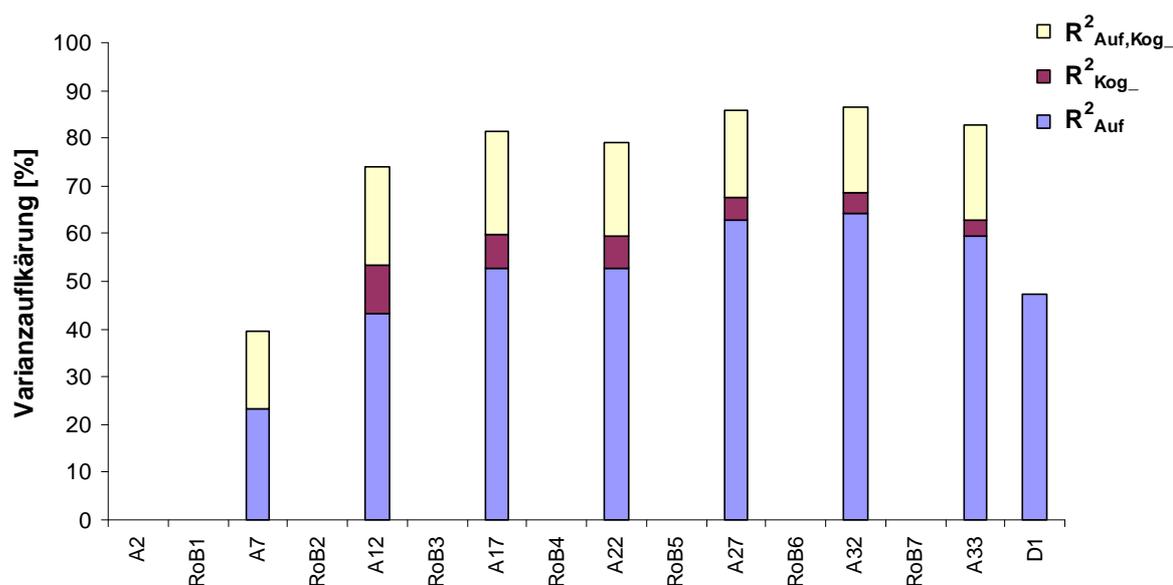


Abbildung 48: Aufklärung der Fehlerwinkelvarianz durch Aufgabengestaltung und Kognition. Dargestellt sind die signifikanten quadrierten Korrelationskoeffizienten der semipartiellen Korrelationen höherer Ordnung mit den Prädiktoren Aufgabe (R^2_{Auf}), Kognition (Werte des Würfeltests, der manuellen Einfachreaktion und des Precue-Tests, $R^2_{Kog_}$) und beiden Prädiktoren zusammen ($R^2_{Auf,Kog_}$). Kriteriumsvariable ist jeweils die Bewegungsrichtung der Adaptationsepisoden (A7-A33) und der Deadadaptationsepisode D1.³¹

³¹ Im Gegensatz zu Tabelle 1007 ist bei R1oB nun R^2_{Auf} (0,10) nicht mehr signifikant ($F_{(3,50)}=2,40$; $p=0,078$). Dies liegt daran, dass für einzelne Versuchspersonen beim Stroop- und D2-Test Datenpunkte gefehlt hatten und nach Ausschluss der Tests diese Versuchspersonen in die Korrelationsanalyse aufgenommen wurden.

Während bei R^2_{Auf} eine Veränderung über die Zeit zu beobachten ist, ist die gemeinsame Varianzaufklärung der Aufgabe und den verbleibenden kognitiven Werten $R^2_{\text{Auf,Kog}}$ über die Zeit konstant. Es könnte kritisiert werden, dass sich die Versuchspersonen der beiden Rotationen bereits vor dem Experiment hinsichtlich ihrer Leistung im Würfelttest unterscheiden (Abb. 45 und Tab. 104), und so der Zusammenhang der adaptiven Leistungen mit dem Würfelttest zu hoch geschätzt würden. Tatsächlich beträgt die gemeinsam von Rotation und der Anzahl der richtigen Antworten im Würfelttest aufgeklärte Varianz 7%. Da die Rotation der durch das Experiment manipulierte Faktor und die Leistung im Würfelttest eine individuelle Voraussetzung der Versuchspersonen darstellt, ist weniger der Zusammenhang, als die Wirkung des Faktors Rotation zu hinterfragen. Allerdings beträgt die Varianzaufklärung durch diesen Faktor gemäß dem partiellen η^2 – demnach die partielle Korrelation - in Tab. 101 76%, so dass eine Überschätzung von 7% keine wesentlichen Auswirkungen hat.

13.4. Diskussion

In dem vorliegenden Experiment wurde der Einfluss der Arbeitsfläche, der Anzahl der Zielpunkte und der Größe der sensomotorischen Diskordanz auf Komponenten der sensomotorischen Adaptation untersucht. Um Wechselwirkungen zwischen aufeinanderfolgenden Adaptationen zu vermeiden, wurden Zwischengruppenvergleiche durchgeführt. Die Versuchspersonen waren dazu den einzelnen Bedingungen zufällig zugeordnet worden. Unterschiede zwischen den Gruppen in der Grundbedingung wurden durch Normierung aller anschließenden Daten ausgeglichen. Die gewählte Vorgehensweise wurde somit aus methodischer Sicht legitimiert.

Ein Fortschreiten der Adaptation kann bis nahezu der Hälfte der Adaptation, Episode A13, belegt werden. Im Gegensatz dazu ist ein fortschreitender Rekalibrierungsprozess nach Episode A7 nicht mehr statistisch nachweisbar. Demnach kann der Schluss gezogen werden, dass die Rekalibrierung bereits nach kurzer Zeit abgeschlossen ist. In der Literatur lassen sich nur wenige Hinweise über den Zeitverlauf der Rekalibrierung finden. Redding und Wallace (1993) berichten, dass sich die Adaptation schneller entwickelt als sensorische Nacheffekte und diese daher zunächst auf eine koordinative Komponente zurückzuführen ist. Die vorliegenden Ergebnisse widersprechen diesem Bericht nur scheinbar. Das Experiment von Redding und Wallace (1993) umfasst insgesamt nur 60 Bewegungen, wobei die Adaptation nach 20 bis 40 Bewegungen und die Rekalibrierung nach 50 Bewegungen abgeschlossen sind. In dem vorliegenden Experiment sind nach Episode A7 ca. 60

Bewegungen erfolgt. Auch hier übertrifft die adaptive Leistung die Rekalibrierung, die nun nicht mehr fortschreitet. Somit werden die Ergebnisse zur Rekalibrierung bestätigt. Im Anschluss tritt nun allerdings ein Phänomen auf, von dem Redding und Wallace (ebenda) nicht berichten können. Trotz gleichbleibender Rekalibrierung setzt sich die Adaptation in weiteren sechs Episoden (ca. 50 Bewegungen) fort. Demnach scheint ein weiterer Adaptationsmechanismus zu wirken, der sich nicht auf die Höhe der Nacheffekte auswirkt. In der Literatur herrscht weitgehend Konsens, dass die Effekte, die nicht durch Rekalibrierung erklärt werden können, auf Strategien beruhen (Bock, 2005, McNay und Willingham, 1998). Demnach würden nach abgeschlossener Rekalibrierung Strategien nicht nur die adaptive Leistung verbessern, sondern auch kurzfristig, d.h. innerhalb von 50 Bewegungen, deutlich effektiver werden.

Es bietet sich ein alternatives Erklärungsmodell an. Smith et al. (2006) berichten von mindestens zwei Komponenten der Adaptation, die unterschiedlichen Zeitgängen unterliegen. In einer aktuellen Publikation modellieren Lee und Schweighofer (2009) die Adaptation sogar anhand von drei Zeitverläufen. Parallel zu einem schnellen Prozess laufen demnach nicht einer, sondern mehrere langsame Prozesse parallel ab. Somit könnte sich in der Verbesserung der Adaptation nach abgeschlossener Rekalibrierung ein langsamer Adaptationsprozess widerspiegeln, der von der Rekalibrierung zu differenzieren ist.

Lee und Schweighofer (2009) basieren ihre Schlussfolgerungen auf empirischen Daten zur alternierenden Adaptation an entgegengerichtete Rotationen, die mit Bewegungen zu Zielpunkten in unterschiedlichen Arbeitsflächen assoziiert werden. Gemäß ihren Ergebnissen können Arbeitsflächen mit weitgehend unabhängigen Adaptationszuständen assoziiert werden, die schnelle und langsame Komponenten aufweisen. In der vorliegenden Studie verläuft die Adaptation zu Beginn in der kleineren Arbeitsfläche schneller als in der größeren, ohne dass Auswirkungen auf Nacheffekte gefunden werden. Somit kann die Arbeitsfläche sowohl langsamen als auch schnellen Adaptationskomponenten zugeordnet werden.

In der größeren Arbeitsfläche ist der Wert der Episode D1 größer der des Nacheffekt-Tests R7oB. Dies ist unerwartet, da durch die Rückmeldung in D1 ein Bewegungsfehler vermittelt wird, was eine schnellere oder mindestens gleich schnelle (De-)Adaptation induzieren sollte. Da außer in einer Pilotstudie zu dieser Arbeit kein Bericht über einen vergleichbaren Effekt gefunden wurde, ist dieser in zukünftigen Studien zu reproduzieren. Es bieten sich jedoch zwei Erklärungsmöglichkeiten an:

1. Die Bewegungsrückmeldung dient als Situationsmerkmal (Cue), die Zugang zu einem adaptiven Zustand ermöglicht (Osu et al., 2004, Woolley et al., 2007). In diesem Fall wäre der Zugang unwillkürlich, da er der Deadaptation entgegen gerichtet ist.

2. Da die Bewegungsrückmeldung mit Regelungsprozessen assoziiert wird (Jeannerod, 1988), könnte dies auch ein Hinweis darauf sein, dass nicht nur die Bewegungssteuerung, sondern auch die Bewegungsregelung adaptiert. In diesem Fall wäre eine Auswirkung in der Deadaptationsphase (D1 - D5), aber nicht in den Nacheffekt-Tests (R1oB – R7oB) zu erwarten. Der erhöhte Deadaptationswert könnte somit die Komponente der Adaptation widerspiegeln, die sich auch dann ausbildet, wenn die Rekalibrierung (R2oB – R7oB) bereits stagniert (s.o.). Diese Interpretation ist jedoch nur plausibel, wenn sich diese Form der Adaptation auch auf die initiale Bewegungsrichtung auswirkt. Hinweise darauf liefern die Studien von Werner et al. (2009a, b), die von einer Korrelation zwischen (rückmeldungsbedingter) Fehlerkorrektur und Adaptation der initialen Bewegungsrichtung berichten. Dass dieser Effekt nur in der Arbeitsfläche von 360 Grad und nicht in der von 42 Grad auftritt, ist über den zeitlichen Verlauf der Adaptation zu erklären. Sie erfolgt in der kleineren Arbeitsfläche sehr schnell, daher ist auch eine sehr schnelle Deadaptation zu erwarten, die den Wert von D1 reduziert.

Ein Vergleich der beiden Rotationen führt zu dem Schluss, dass sie teilweise auf denselben, teilweise auf unterschiedlichen Mechanismen beruhen. Die Interpretation, welche Komponente sich unterscheidet, hängt davon ab, ob der Adaptationsverlauf absolut oder relativ betrachtet wird. Die Adaptation verläuft bei beiden Rotationen zu Beginn vergleichbar, sofern die Werte absolut betrachtet werden, dann jedoch übersteigt das Ausmaß der 60 Grad Adaptation das der 30 Grad Adaptation deutlich. Eine relative Betrachtung ergibt eine langsamere Adaptation an die 60 Grad Rotation, aber weitgehend vergleichbare Adaptationsausmaße (bei 60 Grad ca. 86%, bei 30 Grad ca. 80%). Zu beiden Interpretationen besteht ein Literaturbezug: die Betrachtung absoluter Werte spiegelt die graduelle Verstellbarkeit eines einzelnen adaptiven Mechanismus wider, die Betrachtung relativer Werte eine größere Schwierigkeit der 60 Grad Adaptation (Abeelee & Bock, 2001a; Bock, Abeelee, & Eversheim, 2003). Dieser Konflikt kann unter Berücksichtigung mehrerer Adaptationskomponenten gelöst werden, wenn schnell adaptierende und langsam adaptierende Komponenten unterschiedliche Eigenschaften besitzen.

Aber auch die Nacheffekte zeigen, dass sich beide Rotationen unterscheiden. Der im Vergleich zu dem Adaptationsausmaß geringe Unterschied in den Nacheffekten von ca. 4 Grad verweist auf eine wesentlich geringere Effektivität der 60 Grad Rotation.

Grundsätzlich sind die Nacheffekte dieses Versuchs der Höhe nach plausibel. In der Gruppe 360-60-8, die hinsichtlich der Aufgabengestaltung vergleichbare Bedingungen zu der des Versuch B2 hatte, werden ebenso vergleichbare Nacheffekte wie zwischen den Gruppen 42-30-8 dieses und VR des Versuchs A1 gefunden.

Neben der Arbeitsfläche hat auch die Anzahl der Zielpunkte einen Einfluss auf die Adaptation. Dieser Effekt ist aber nur bei 60 Grad Rotation nachweisbar, dort jedoch sind Auswirkungen sowohl auf die Adaptation als auch auf die Nacheffekte feststellbar. Dass dieser Effekt nicht bei einer 30 Grad Rotation auftritt, steht in Widerspruch zu der Studie von Krakauer et al. (2000). Sie berichten auch bei einer 30 Grad Rotation von einer langsameren Adaptation zu acht Zielen als zu zwei Zielen. Es ist zu beachten, dass bei Krakauer et al. (2000) zwei Ziele gleichzeitig die Arbeitsfläche deutlich reduzierten, was nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung einen Einfluss auf die Geschwindigkeit der Adaptation hat. Somit könnte diese den Unterschied zwischen beiden Studien begründen. Der Unterschied innerhalb des vorliegenden Versuchs könnte darauf zurückzuführen sein, dass die 60 Grad Rotation möglicherweise schwerer bewusst erfasst werden kann als die 30 Grad Rotation. So berichten Abeele & Bock (2003), dass nur eine von zehn Personen eine 60 Grad Rotation korrekt klassifiziert. In diesem Fall könnte eine strategische Assoziation zwischen Zielpunkt und ausgleichender Bewegung wesentlich schwerer fallen als bei einer bewussten Wahrnehmung der Diskordanz.

Eine Interaktion mit der Arbeitsfläche darf nicht ganz ausgeschlossen werden. Sie kann aber statistisch nicht belegt werden. Keine Erklärung kann durch die in diesem Versuch getesteten kognitiven Funktionen erfolgen, da weder Korrelationen zu Beginn der Adaptation, noch zu den Nacheffekten und der Deadaptation, in denen der Einfluss der Zielpunktzahl prägnant ist, belegt werden können. Der genaue Mechanismus für den Einfluss der Zielpunktzahl bleibt somit ungeklärt und bedarf weiterer Studien. Nichtsdestotrotz ist er von dem Faktor Arbeitsfläche zu differenzieren.

Für alle drei Faktoren können somit Auswirkungen auf den Adaptationsvorgang gezeigt werden, wodurch Hypothese 1 bestätigt wird.

Inwieweit die obigen Ergebnisse auf Strategien zurückgeführt werden können, oder ob es sich um andere Mechanismen handelt, wurde anhand der Korrelationsanalysen geprüft. Die Varianz der Adaptation lässt sich zwischen 19% und 31% durch kognitive Fähigkeiten aufklären. Damit werden Ergebnisse anderer Arbeiten repliziert (Bock & Girgenrath, 2006; Eversheim & Bock, 2001; Grigorova et al., 2006; Taylor & Thoroughman, 2007, 2008; Werner & Bock, 2007). Korrelationen treten nicht zu Beginn, sondern im späteren Verlauf der Adaptation auf. Dies entspricht einem

anderen Bericht (Bock & Girgenrath, 2006) und könnte durch einen während der Adaptation wechselnden Bezug zu kognitiven Fähigkeiten erklärt werden (Eversheim & Bock, 2001). Es gibt eine Ausnahme: die Ausführung des Precue-Test interferierte in letztgenannter Studie mit der frühen Adaptation. Pipereit (2006) konnte dies allerdings auch nicht replizieren.

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zeigen, dass der Großteil der Korrelationen zwischen kognitiven und sensomotorischen Leistungen auch gleichzeitig zur Aufgabengestaltung besteht. Damit wird Hypothese 2 bestätigt. Nur ein geringer Varianzanteil der Adaptation wird separat durch kognitive Fähigkeiten aufgeklärt, zudem nimmt dieser Anteil während der Adaptation ab. Die dreidimensionalen Korrelationen bestehen konstant und mit Ausnahme des Beginns über den gesamten Zeitverlauf der Adaptation. Keine Korrelationen können zu Nacheffekten belegt werden, so dass nur Hinweise auf eine Interaktion kognitiver Fähigkeiten zu zeitlich nicht überdauernden Komponenten der Adaptation gegeben werden. Zusammenhänge von kognitiven Fähigkeiten mit zeitlich nicht überdauernden Adaptationskomponenten können als Hinweis auf kognitive Strategien interpretiert werden, wie es auch bei Senioren mit zu finden ist (Bock, 2005). Auf der anderen Seite weisen die Ergebnisse dieses Versuchs darauf hin, dass die Adaptation mehrere Komponenten beinhaltet, die sich nicht gleichermaßen in den Nacheffekt-Tests als Rekalibrierung äußern und deren Mechanismen teilweise ungeklärt sind.

Der Effekt der Arbeitsfläche auf die Adaptation wurde in einer aktuellen Studie mit richtungs-spezifischen Neuronenpopulationen im parietalen Kortex (Brodmann Areal 7a) assoziiert (Tanaka, Sejnowski, & Krakauer, 2009). In den vorliegenden Ergebnissen ist sie ein signifikanter Faktor hinsichtlich der Adaptationsschnelligkeit, aber nicht hinsichtlich der Rekalibrierung. Somit kann sie ebenfalls kognitiven Strategien zugeordnet werden. Es liegt die Interpretation nahe, dass motorisch erfolgreiche Strategien in diesen oder derartigen richtungs-spezifischen Neuronenpopulationen umgesetzt werden. Die Korrelationen mit kognitiven Funktionen unterstützen diese Annahme. Die eingesetzten Tests weisen neben einer positiven Wirkung einer hohen visuomotorischen Verarbeitungsgeschwindigkeit (Reaktionszeit) auf eine Beteiligung der Fähigkeiten zur visuell-räumlichen Transformation (Würfel-Test) und der räumlich fokussierten Aufmerksamkeit (Precue) hin. Mit räumlicher Transformation wird unter anderem Areal 7a assoziiert (Andersen, et al., 1997). Visuell-räumliche Fokussierung in einer Precue-Aufgabe, ähnlich der hier verwendeten, führt zu einer bilateralen Aktivierung der Brodmann Areale 6 und 40 (Coull & Nobre, 1998), die beide auch bei sensomotorischer Adaptation aktiviert werden (Girgenrath et

al., 2006; Imamizu & Kawato, 2008)³². Zudem wurde kürzlich berichtet, dass elektrische Stimulation in den Brodmann Arealen 39 und 40 des menschlichen Gehirns den Wunsch auslösen, eine Bewegung auszuführen, was die Rolle dieser Areale im Rahmen der Bewegungsintention betont (Desmurget, et al., 2009; Desmurget & Sirigu, 2009). Auch Brodmann Areal 39 wird spezifisch bei sensomotorischer Adaptation aktiviert (Girgenrath, et al., 2008).

³² Die angegebenen Koordinaten des Talairach-Raumes sind in den drei Studien allerdings nicht absolut identisch.

14. Gesamtdiskussion

Theoretische Relevanz

Eine Interaktion mit der Umwelt setzt ein Kenntnis der räumlichen Eigenschaften der Umgebung und der Körperstellung im Raum voraus. Es wird angenommen, dass die Informationen der verschiedenen Sinnesmodalitäten zu einer multimodalen Repräsentation des Raumes fusioniert werden (Anderson et al., 1997). Aufbauend auf diesen Repräsentationen müssen dann motorische Kommandos entwickelt werden, um eine zielgerichtete Bewegung auszulösen. Dieser informations-verarbeitende Prozess wird als sensomotorische Transformation bezeichnet (Snyder, 2000). Veränderungen des Körpers oder der Umwelt führen zu einem Eingriff in diese Transformationsprozesse und erfordern eine Anpassung bzw. Rekalibrierung. Darin spiegelt sich eine elementare Fähigkeit des Menschen wider. Das Verständnis der grundlegenden Anpassungsmechanismen ist daher von großer Bedeutung für die Sportwissenschaft und benachbarter Disziplinen (s.u.). In der vorliegenden Arbeit wurde in den Prozess der sensomotorischen Transformation experimentell eingegriffen, um mittels Transferuntersuchungen Rückschlüsse auf adaptive sensomotorische Subsysteme zu ziehen.

Wichtige Rückschlüsse können hierbei anhand des Transfers zwischen den Händen sowie zwischen Hand und Augen gezogen werden. Signifikanter intermanueller Transfer bei einzelner Adaptation (Versuche A1, A3, A4) und die unabhängige Adaptationsfähigkeit beider Arme (Versuch A2) sprechen dafür, dass jeder Arm auf ein oder auf zwei adaptive Zustände zugreifen kann. Dieses Phänomen wurde bereits von anderen Autoren beschrieben (Bock, Worringham, et al., 2005; Galea & Miall, 2006; Martin & Newman, 1980; Prablanc, et al., 1975). Die Ergebnisse der Versuche A1 und A2 zeigen darüber hinaus, dass beidseitiger intermanueller Transfer, bzw. der Zugriff des einen auf den anderen Arm einseitig oder beidseitig unterbunden werden kann, wenn der andere Arm zeitgleich adaptiert. Ein derartiges Zugangskonzept bietet Erklärungen hinsichtlich der Lokalisation verschiedener Gehirnfunktionen und deren Interaktionen. Beispielsweise orientieren sich viele Modelle an einseitigem oder ausbleibendem intermanuellem Transfer und schließen auf eine statische (Transfer-)Funktion, die fest verankert in einem der Hände gemeinsamen Zentrum oder unabhängigen Zentren lokalisiert ist (Anguera et al., 2007; Parlow & Dewey, 1987; Sainburg & Wang, 2002; Taylor & Heilmann, 1980; Wang & Sainburg, 2006). Gemäß dem Zugangskonzept könnten die Aufgaben, die zu der Bildung statischer Modelle geführt haben, in einigen Fällen ebenfalls Zugang zugelassen oder verhindert haben. Die Ergebnisse von Versuch A5 zeigen die Zugriffsmöglichkeit unterschiedlicher

Effektorarten auf adaptive Zustände, da Adaptation auch zwischen Händen und Augen transferiert.

Es konnte zudem gezeigt werden, dass sowohl audiomotorische Adaptation auf das visuomotorische System transferiert als auch in umgekehrter Richtung und dass beide Adaptationsformen zu gleichartigen Nacheffekten führen und miteinander interagieren (Versuche A1 bis A3). Unterschiede im Zeitverlauf und in der Höhe der Nacheffekte können weitgehend durch die Art der verwendeten Bewegungsrückmeldung erklärt werden (Versuch A4). Daher kann gefolgert werden, dass audio- und visuomotorische Adaptation auf demselben Mechanismus beruhen. Auf Grund des intersensorischen Transfers scheint dieser Mechanismus bi- oder multimodal zu sein. Die Sinnesmodalitäten scheinen selbst nicht zu adaptieren, sondern wie die Effektoren Zugriff auf adaptive Zustände zu erhalten (Versuche A2 und A3). Unter diesem Gesichtspunkt könnten wahrnehmungsbezogene Nacheffekte sensomotorischer Adaptation (Choe & Welch, 1974, Simani et al., 2007, Hatada et al., 2006) auch als Zugriff einer einzelnen Sinnesmodalität auf einen adaptiven Zustand, der in einem multisensorischen Abschnitt des sensomotorischen Systems lokalisiert ist, interpretiert werden. Es ist jedoch bekannt, dass eine Sinnesmodalität in Abhängigkeit von einer anderen rekalisieren kann. Dies zeigt sich in Nacheffekten des Ventriloquismus-Effekts, bei dem ein visueller und akustischer Reiz gleichzeitig, aber räumlich separiert, präsentiert werden und beide Reize näher aneinander wahrgenommen werden, als sie tatsächlich positioniert sind (Bertelson, Frissen, Vroomen, & de Gelder, 2006). Zudem kann das Betrachten eines sich in der Tiefe verändernden visuellen Stimulus einen visuellen Nacheffekt hervorrufen, der auf die auditive Wahrnehmung transferiert (Kitagawa und Ichihara, 2002). Unter der Annahme des Zugriffs der Modalitäten auf einen sensomotorischen Adaptationszustand ist zu klären, ob diese Form der rein sensorischen Rekalibrierung auf dem gleichen Mechanismus beruht wie die sensomotorische Rekalibrierung. Dies könnte experimentell im Rahmen einer Transferuntersuchung zwischen beiden Formen der Adaptation erfolgen. Versuche bei Makaken zeigen bereits, dass eine gesteigerte Sensitivität bei der perzeptiven Diskrimination von Bewegungsrichtungen Veränderungen in einem sensomotorischen Areal (laterales intraparietales Areal) hervorruft, in dem die Bewegungsrichtung in motorische Koordinaten für die Ausführung einer Bewegung übersetzt wird (Law & Gold, 2008).

Die Hypothese des Zugangs zu zentral lokalisierten adaptiven Zuständen scheint viele Formen von Transfer erklären zu können und eröffnet weitreichende Perspektiven zur gezielten und flexiblen Ansteuerung sensomotorischer Subsysteme (s. sportpraktische Relevanz). Dabei muss berücksichtigt werden, dass die Herstellung des Zugangs nur

unter Beachtung sehr vieler unterschiedlicher Regeln erfolgt (Kapitel 2). Das heißt, die grundlegenden Prinzipien zur Herstellung des Zugangs sind noch weitgehend ungeklärt und bedürfen weiterer Analysen.

In der Literatur lassen sich im Wesentlichen zwei Sichtweisen differenzieren. Der Zugang könnte auf sensomotorischer Ebene oder unter Mitwirkung kognitiver Funktionen geregelt werden. Eine Lösung auf sensomotorischer Ebene könnte auf einem probabilistischen Prozess beruhen, bei dem inkompatible und redundante Informationen gewichtet werden (Krakauer, Mazzoni, Ghazizadeh, Ravindran & Shadmehr, 2006). Diese werden auch für sensorische (Alais & Burr, 2004) und für motorische (Wolpert, 2007) Prozesse vermutet. Auch ein rückmeldungsbasierter Auswahlmechanismus bei Vorliegen mehrerer adaptiven Zustände spiegelt eine Lösung auf dieser Ebene wider. Ein derartiger Mechanismus wird für das MOSAIC-Modell angenommen (Imamizu & Kawato, 2009).

Zudem wird eine kognitive Beteiligung an dem Zugang diskutiert. Wang (2009) findet auch in Situationen, in denen weder redundante noch konkurrierende Informationen für die Bewegungssteuerung vorliegen, ein Unterbinden von intermanuellem Transfer. Daher vermutet er einen exekutiven Entscheidungsprozess als Ursache. Malfait und Ostry (2004) nehmen eine Zugangsregelung auf Basis einer kognitiven Strategie an. Bock und Girgenrath (2006) finden einen Zusammenhang zwischen den exekutiven Funktionen (Inhibition, Flexibilität) und Transfer. Entsprechend finden Imamizu et al. (2004) bei Wechsel zwischen adaptiven Zuständen eine Aktivierung in präfrontalen Regionen, die mit dem Zugriff auf Inhalte des Arbeitsgedächtnis in Verbindung gebracht werden.

Die Annahme eines kognitiven Einflusses auf den Transfer von sensomotorischer Adaptation wird durch die Ergebnisse der Versuche B1 und B2 unterstützt. Es kann eine Korrelation zwischen der Leistung im Memo-Test und dem intermanuellen Transfer belegt werden. Der Memo-Test gilt als ein valides Maß für die kurzfristige verbale Gedächtnisspanne bei hinreichender Reliabilität (Retest-Reliabilitätskoeffizient 0,78; Schaaf et al., 1992). Dass in Versuch B1 die verbale Gedächtnisleistung nur mit dem intermanuellen Transfer, nicht aber mit den Nacheffekten der adaptierten Hand korrelieren, spricht gegen einen Bezug zu Strategien und ist ein weiterer Hinweis auf die Rolle des expliziten Wissens beim Zugang zu adaptiven Zuständen (Imamizu et al., 2007). Sowohl die Ergebnisse aus Versuch B1 als auch die Korrelation einer inhibitorischen Leistung mit intermanuellem Transfer in Versuch B2 verdeutlichen jedoch, dass nur die Varianz, die auf extreme Werte zurückzuführen ist, aufgeklärt werden kann.

Der wesentliche Faktor bei intermanuellem Transfer kann somit nicht durch die in Teil B dieser Arbeit erfassten kognitiven Funktionen identifiziert werden. Anhand der Daten aller Experimente der vorliegenden Arbeit lässt sich jedoch eine Hypothese bezüglich eines wesentlichen Einflussfaktors ableiten, die in einem separaten Experiment überprüft werden könnte. Intermanueller Transfer trat – sofern er geprüft wurde - in allen Experimenten der Arbeit auf, obwohl diese sich hinsichtlich der Art (direkt/indirekt) und dem Zeitpunkt der Bewegungsrückmeldung (zu Beginn oder im Verlauf der Bewegung), Arbeitsfläche (60 Grad versus 360 Grad), Diskordanz (30 Grad versus 60 Grad) und Sinnesmodalität unterschieden. Zwar wurde nicht systematisch zwischen all diesen Faktoren variiert, aber sie scheinen intermanuellen Transfer zumindest nicht zu verhindern. Die Dauer der Adaptation war in allen Versuchen gleich. Sie betrug zuzüglich der Pausen 15 Minuten. Somit könnte vermutet werden, dass sich intermanueller Transfer dann ausbildet, wenn die Exposition hinreichend lang erfolgt.

Diese Hypothese ist plausibel. In einigen Publikationen wird sensomotorische Adaptation als Prozess mehrerer adaptiver Komponenten beschrieben, die sich in unterschiedlichen Zeitgängen entwickeln (Ethier, et al., 2008; Lee & Schweighofer, 2009; M. A. Smith, et al., 2006). Beim intermanuellen Transfer könnte es sich daher um eine langsam entwickelnde Komponente handeln. Verschiedene Nacheffekte deadaptieren mit unterschiedlichen Zeitverläufen (Hatada et al., 2006a, b), daher könnte auch die Adaptation dieser Komponenten in mehreren Zeitgängen erfolgen. Zudem unterstützen die Ergebnisse von Anguera et al. (2007) die Hypothese der Expositionsdauer als ursächlichem Faktor für intermanuellen Transfer: mittels funktioneller Bildgebung konnten sie zeigen, dass die Bewegung der nicht-adaptierten Hand nach Adaptation der anderen Hand Gehirnregionen involviert, die erst im späteren Verlauf der sensomotorischen Adaptation spezifisch aktiviert werden. Diese Hypothese könnte in einem Experiment untersucht werden, welches – ähnlich dem Versuch B3 – den Zeitverlauf des intermanuellen Transfers durch intermittierende Nacheffekt-Tests erfasst.

Eine Betrachtung des Verlaufs der Adaptation und der Rekalibrierung über die Zeit (Versuch B3) resultiert in der Beobachtung mehrerer Adaptationskomponenten, die sich in unterschiedlichen Formen von Nacheffekten äußern oder nicht konsolidieren. Es kann unter anderem ein Einfluss der Arbeitsfläche belegt werden, der von anderen Autoren mit richtungs-spezifischen Neuronen in Brodmann Areal 7a in Verbindung gesetzt wird (Tanaka et al., 2009). Da sich dieser Faktor nicht auf die Rekalibrierung auswirkt, könnte sie der schnellen Adaptationskomponente im Modell von Smith et al. (2006) entsprechen. Die Arbeit von Lee und Schweighofer (2009) belegt aber auch eine Involvierung der Arbeitsfläche mit langsamen Adaptationskomponenten, wobei an

dieser Stelle unklar ist, ob dort die langsamen Komponenten in ihrer Arbeit konsolidieren. Korrelationen kognitiver Fähigkeiten mit der Adaptationsleistung aber nicht mit der Rekalibrierung (Versuch B3) weisen nun ebenfalls auf die Involvement dieses oder anderer Zentren im weiteren Verlauf der Adaptation hin. Möglicherweise gelingt durch besser ausgeprägte kognitive Fähigkeiten (z.B. zur Aufmerksamkeitsfokussierung oder visuell-räumlicher Transformation) die Rekrutierung derartiger Areale besser als mit geringer ausgeprägten kognitiven Fähigkeiten.

Korrelationen kognitiver Fähigkeiten mit der Adaptationsleistung, die nicht gleichzeitig unter Mitwirkung der Aufgabengestaltung auftreten, sind nur in geringem Ausmaß vorhanden. Dies könnte erklären, warum in Experiment B1 und B2 nur phasenweise Korrelationen gefunden werden. Die Aufgaben in Versuch B1 könnten - mit Ausnahmen - nicht sensitiv genug gewesen sein. Dafür spricht auch, dass eine isolierte Betrachtung von Alzheimer-Patienten deutlichere Korrelationen hervorbringt. Die Sensitivität fast aller Aufgaben in Versuch B2 wurde in vergangenen Studien belegt (Bock und Girgenrath, 2006, Eversheim und Bock, 2001). Nichtsdestotrotz wurde in Versuch B2 ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Persistenz und zwei Testwerten für kognitive Fähigkeiten festgestellt. Ein Testwert deutet auf die Beteiligung der mentalen Flexibilität (Bock und Girgenrath, 2006), ein anderer Testwert auf die Beteiligung des visuell-räumlichen Gedächtnisses hin. Allerdings ist dieser Test selbst entworfen worden und ist nicht validiert. Es ist z.B. auch eine Beteiligung des verbalen Gedächtnisses denkbar, wenn die zu merkenden Raumpositionen verbalisiert werden. Die gefundene Korrelation ist daher mit einem etablierten, aber gleichermaßen sensitiven Verfahren zu replizieren. Nichtsdestotrotz könnte diese Korrelation auf die Rolle des Arbeitsgedächtnisses bei der Adaptation hinweisen, die auf Grund Aktivierung präfrontaler Regionen vermutet wird (Imamizu et al., 2004, Shadmehr & Holcomb, 1997).

Um die Zugangshypothese in Abhängigkeit kognitiver Funktionen weiter zu prüfen, könnten in zukünftigen Studien mit bildgebenden Verfahren gezielt Transferparadigmen eingesetzt werden, in denen der Zugriff auf einen anderen adaptiven Zustand nützlich zur Durchführung der Transferaufgabe ist. Gleichzeitig sollte die Aktivierung von Gehirnregionen beim Lösen von Aufgaben (fokussierte Aufmerksamkeit, Arbeitsgedächtnis, Inhibition, Flexibilität) erfasst werden. Überschneidungen der Aktivierung beim Lösen beider Aufgaben wären ein deutlicher Hinweis auf einen gemeinsamen Mechanismus beider Funktionen, der über die Beobachtung einer Korrelation hinausgeht. Da die Rekalibrierung schnell abgeschlossen ist (Versuch B3), sollte eine Expositionsdauer von ca. 10 Minuten

bereits hinreichend zum Aufdecken mehrerer adaptiver Komponenten sein und eine vielfältige bildgebende Untersuchung ermöglichen.

Ebenso könnten Experimente zur dualen Adaptation gestaltet werden, um Wechselwirkungen mit kognitiven Fähigkeiten zu prüfen. Gerade partielle räumliche Überschneidungen der Aktivität bei der Ausführung unterschiedlicher Aufgaben könnten partiellen Transfer oder Interferenz zwischen Adaptationsvorgängen erklären. Entsprechende Interpretationen finden sich bei partiellem Transfer positions- und geschwindigkeitsabhängiger Diskordanzen (Bock, 2003, Girgenrath et al., 2006).

Unabhängig von den Mechanismen zur Regelung des intermanuellen Transfers können anhand der vorliegenden Ergebnisse weitere Aussagen zur Informationsverarbeitung im sensomotorischen System gemacht werden. Die Sinnesmodalitäten können bei dualer Adaptation mit unterschiedlichen Raten auf die beiden Adaptationszustände zugreifen (Versuch A2). Treten Wechselwirkungen zwischen beiden Adaptationszuständen auf, transferiert nicht eine einzelne Information, sondern visuo- und audiomotorische Informationen separat. Dies ist erklärbar, wenn der Zugriff der Sinnesmodalitäten auf die adaptiven Zustände vor dem Zugriff der Effektoren stattfindet. Die zeitgleiche Speicherung zweier Adaptationszustände nach dualer Adaptation einer Hand weist ähnliche Merkmale auf (Versuch A3). Nach sequenzieller Adaptation (Gruppe VA Block) scheint der erste Adaptationszustand den zweiten konstant (um ca. 4 Grad) herabzusetzen, während die Sinnesmodalitäten und Hände auf den zweiten Adaptationszustand zugreifen. Somit besteht kein Hinweis auf modalitätsspezifischen Transfer, jedoch schließt es ihn nicht aus. Nach dem Zugriff der Hände und der Sinnesmodalitäten könnten alle Informationen durch einen konstanten Betrag gemindert werden. Neurophysiologisch könnte die Interaktion beider Adaptationszustände z.B. über das laterale intraparietale Areal begründet werden. Dieses Areal liegt in unmittelbarer Nähe zu Areal 7a (s.o.). Dort existieren ebenfalls richtungs-spezifische Neurone, deren Aktivität sowohl durch visuell-räumliche als auch auditiv-räumliche Informationen moduliert werden. Interessant ist nun, dass die visuell-räumlichen Informationen die auditiv-räumlichen Informationen überlagern können (mögliche Erklärung für *Gruppe VA Block*), aber die auditiv-räumlichen Informationen stark aufgabenabhängig verarbeitet werden. Letzteres könnte eine Erklärung für reduzierte Nacheffekte der rechten, aber nicht linken Hand in *Gruppe AV Block* sein. Die mögliche Bedeutung dieses Areals wird zudem durch einen Bezug zur räumlich fokussierten Aufmerksamkeit unterstrichen, die in einer Aufgabe erfasst wurde, die vergleichbar zu dem Precue-Test in Versuch B3 ist. Ein Review über die Funktionen des lateralen parietalen Areals findet sich bei Cohen (2009).

Es könnte kritisiert werden, dass das laterale intraparietale Areal hauptsächlich in die Sakkadengenerierung involviert ist (Scherberger & Andersen, 2007) und derartige Mechanismen nur für Sakkaden gelten. Versuch A5 spricht allerdings dafür, dass Handbewegungen auf die Informationen zur Sakkadengenerierung zugreifen könnten. Zudem schließt es die Beteiligung des medialen Anteils des intraparietalen Sulcus, welcher auf Handbewegungen spezialisiert ist und eine hohe Modulierbarkeit in Abhängigkeit von kognitiven Funktionen zeigt, nicht aus (ebenda). Darüber hinaus kann auch bei Handbewegungen eine Aktivierung des lateralen intraparietalen Areals gezeigt werden (Stekelenburg, 2009). Letztendlich kann nur anhand neurophysiologischer Verfahren oder Läsionsstudien eine Involvierung spezifischer Areale bei multisensorischer Adaptation nachgewiesen werden.

Sportpraktische Relevanz

Die weitgehend isolierte Betrachtung einzelner Bewegungskomponenten in einer Laborsituation bietet den Vorteil, der Bewegung zugrunde liegende Mechanismen unter der Minimierung von Störfaktoren untersuchen zu können. Im Rahmen dieser Arbeit durchgeführte empirische Studien liefern grundlagentheoretische Erkenntnisse über zentrale Adaptationsmechanismen. Diese können jedoch nur den Rahmen bieten, auf dem praktische Methoden ansetzen. Der Erfolg kann auf Grund der Komplexität der Bewegungssteuerung, die weit über einen einzelnen Bewegungsparameter hinausgeht, nicht prognostiziert werden. Die Anwendbarkeit der Ergebnisse auf die Praxis muss daher im Einzelfall getestet werden. Allerdings wird durch die Aufklärung von Mechanismen eine breite, viele Bereiche überspannende Anwendungsperspektive mit konkreten Ansatzpunkten gegeben.

Shadmehr und Wise (2005) beschreiben sensomotorische Adaptation zusammen mit dem Fertigkeitserwerb und Evolution als Komponente des motorischen Lernens. Konczak (2006) sieht in der Fähigkeit zur sensomotorischen Adaptation sogar die Voraussetzung für motorisches Lernen. Die in der Arbeit beschriebenen Mechanismen sind für die Steuerung von Bewegungen und für motorische Lernprozesse relevant. Es konnte gezeigt werden, dass nahezu identische Situationen intermanuellen Transfer hervorbringen oder unterbinden können und dass Transfer auch zwischen sehr unterschiedlichen Bewegungssystemen (Händen und Augen) möglich ist. Adaptation könnte daher auch als Instrument eingesetzt werden, um bei Fehlhandlungen eine gezielte Rekalibrierung hervorzurufen. Voraussetzung dafür wäre, dass die Fehlhandlung konstant ist und vor allem erkannt wird. Da adaptive Zustände parallel organisiert zu sein scheinen und je nach Bedingung in Wechselwirkung zueinander

treten können oder diese Wechselwirkung unterbunden werden kann, ist denkbar, gezielt über ein Bewegungssystem ein anderes anzusprechen. Zu klären ist, was genau den Zugriff des einen auf das andere System zulässt und was ihn verhindert.

Die zeitgleiche Speicherung von multiplen Adaptationszuständen kann hinterfragt werden. Menschen sind zwar in der Lage vielfältige Werkzeuge zu benutzen, aber es wurde keine Studie gefunden, die zeitgleiche Adaptation an vielfache Diskordanzen beschreibt. Dies könnte auf die Tendenz, ein einheitliches räumliches Bezugssystem zu generieren, zurückzuführen sein (Fernandez-Ruiz, et al., 2006). Es könnte aber auch in der Knappheit kognitiver Ressourcen begründet sein (Eversheim & Bock, 2001b). Daher ist die Rolle des Langzeitgedächtnisses bei multipler Adaptation zu untersuchen. In diesem Zusammenhang ist auch die Rolle von Situationsmerkmalen (Cues) relevant, welche die Differenzierung mehrerer Adaptationszustände ermöglichen. Mit Hilfe dieser Cues könnten mehrere Adaptationszustände erzeugt und je nach Situation über einen speziellen Cue angesteuert und handlungsrelevant werden. Relevant erscheint ein solches Vorgehen bei Sportarten, in denen ein flexibler Umgang mit Gerätschaften erfolgt, z.B. beim Stabhochsprung, bei dem für unterschiedliche Höhen mehr oder weniger flexible Stäbe eingesetzt werden oder beim Baseball, wenn ein Schlägerwechsel notwendig ist, der dann im Gewicht variieren kann. Kürzlich konnten Scott und Gray (2009) zeigen, dass Personen mit mehrjähriger Baseballerfahrung bei dem Wechsel auf einen schwereren Schläger durchschnittlich zehn Versuche benötigen, bis sich ihr Schlagverhalten wieder normalisiert. Wichtig für den Rekalibrierungsprozess ist dabei die Interaktion mit dem Zielobjekt, d.h. dass Schläge in die Luft nicht ausreichen, um diesen Prozess auszulösen. Mitten in einem Baseballspiel kann jedoch nicht mit Ball geübt werden, daher sind Maßnahmen, die einen Wechsel zwischen vorab gespeicherten Adaptationszuständen ermöglichen, für den Erfolg im Spiel von größter Wichtigkeit. Ein interessanter Nebenaspekt dieser Studie ist, dass unterschiedliche Strategien verwendet werden, je nachdem ob ein leichter oder ein schwerer Schläger eingesetzt wird.

Korrelationen und Wechselwirkungen von sensomotorischer Adaptation und exekutiven Funktionen implizieren, dass das gezielte Trainieren von exekutiven Funktionen die Adaptationsfähigkeit verbessern könnte. Unter der Annahme der grundlegenden Bedeutung von Adaptation könnte dadurch global die Bewegungskompetenz gesteigert werden. Auch der umgekehrte Einfluss ist denkbar. Sensomotorische Adaptation könnte zu einer Verbesserung exekutiver Funktionen führen und eingesetzt werden. Natürlich ist der Begriff der exekutiven Funktionen ähnlich wie der Begriff der Sensomotorik als Überbegriff für eine Vielzahl von Funktionen und Mechanismen zu verstehen. Dennoch könnte auf diese Weise

Personen mit einer Störung exekutiver Funktionen geholfen werden. Kürzlich konnte bei Kindern mit entwicklungsbedingter Koordinationsstörung gezeigt werden, dass motorisches Lernen – in diesem Fall ein zehnwöchiges Tischtennis-Training – zu einer Verbesserung der inhibitorischen Fähigkeiten führt, die nicht nur als relevant für viele sportliche, sondern auch alltägliche Situationen angesehen werden (Tsai, 2009). Aufgaben zur sensomotorischen Adaptation – und damit zum motorischen Lernen – bewirken in der Regel eine sehr schnelle und damit zeitlich effektive Statusänderung, daher könnte sie ein besonders effektives Instrument darstellen. Dies wäre in einer Interventionsstudie zu überprüfen.

Besonderer Nutzen dieser Arbeit ist für die Rehabilitation zu erwarten. Es wurde die Möglichkeit aufgezeigt, die Bewegungssteuerung eines Armes über einen anderen Arm zu adressieren oder visuomotorische Funktionen über audiomotorische. Daher ist ein Einsatz von audiomotorischer Adaptation in der Rehabilitation von Patienten mit hirnanorganischen Schädigungen denkbar. Der Wert läge im Ansprechen räumlicher Referenzsysteme. Prismenadaptation wird bereits gezielt bei Patienten mit Hemineglect eingesetzt, bei dem es zu einer Missachtung einer Raum- und Körperseite kommt. Eine Prismenexposition kann zu einer teilweisen Erschließung des missachteten Raumes führen. Die Wirkung reicht von zwei Stunden bis zu mehreren Wochen (Rode et al., 2007) und ist auch bei chronischen Schädigungen zu beobachten. Durch die audiomotorische Adaptation wird ein anderer Ansatzpunkt geliefert. Ladavas und Pavani (1998) beschreiben in einer Einzelfallstudie die Fähigkeit einer Patientin mit Hemineglect zur Ausführung von diskreten Zeigebewegungen mit offenen und mit geschlossenen Augen zu akustischen Zielen. Einerseits ist eine deutliche Interaktion der visuellen und auditiven Raumkarte zu beobachten, andererseits ist die Patientin in der Lage, mit geschlossenen Augen auch Bewegungen in der missachteten Seite des Raumes auszuführen, was bei offenen Augen nicht der Fall ist. Auch hier ist die Wirkung einer Intervention zu prüfen.

Methoden-Kritik

Ein grundsätzliches methodisches Problem bei Studien zur sensomotorischen Adaptation besteht darin, dass Vergleiche mehrerer Adaptationsbedingungen nur durch Zwischengruppenvergleiche erfolgen können. Dies ist auf die langfristige Speicherung adaptiver Zustände zurückzuführen, die ein mehrfaches Testen einer einzelnen Versuchsperson verhindern. Die für Gruppenvergleiche notwendige Parallelisierung wurde in der vorliegenden Arbeit nur anhand der Genauigkeit bei der Ausführung von Zeigebewegungen überprüft. Die Lern- bzw. Adaptationsfähigkeit ist

nicht prognostizierbar. Verdichten sich die Hinweise auf Zusammenhänge zwischen sensomotorischer Adaptation und exekutiven Funktionen, könnte anhand der Erhebung von exekutiven Funktionen zumindest einen Teil der Lernleistung prognostiziert werden.

Ein weiterer Kritikpunkt an der Vorgehensweise ist, dass die Händigkeit der Versuchspersonen nicht per Händigkeitstest überprüft wurde. Es wurden nur Personen aufgenommen, die nach eigenen Angaben sicher Rechtshänder waren. In Einzelfällen wurde bei Unsicherheit eine modifizierte Form des Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971) durchgeführt. Aus Zeitgründen wurde auf ein systematisches Screening der Händigkeit aller Versuchspersonen verzichtet, dennoch wäre diese Maßnahme sinnvoll gewesen. Ergebnisse, die eine Wirkung der Händigkeit andeuten, wurden aus diesem Grund nicht in den Vordergrund gestellt³³. Die wesentlichen Schlussfolgerungen dieser Arbeit sind daher nicht davon betroffen.

Eine selektive Betrachtung von Rechtshändern könnte jedoch auch kritisiert werden, da die Grundgesamtheit, für die Verallgemeinerungen vorgenommen wurden, nur die der Rechtshänder ist. Daher sind die Ergebnisse für Linkshänder zu replizieren. Es liegt allerdings bereits ein Datensatz vor, in dem zwölf Personen mit Linkshändigkeit in dem visuomotorischen Paradigma aus Teil A getestet wurden. Nach Adaptation der dominanten Hand entspricht das Nacheffektmuster weitgehend dem der Gruppen VR aus Versuch A1 und VR Block aus Versuch A3 (P: 10,66 Grad, IST: 6,97 Grad, PVI: 9,01 Grad, IMT: 2,22 Grad).

Um Rückschlüsse auf die Struktur des sensomotorischen Systems zu ziehen, wurde gezielt der Parameter der Bewegungsrichtung in einheitlichen Versuchen manipuliert. Eine derartige Vorgehensweise erschien vor allem aus zwei Gründen sinnvoll: Zum einen wird angenommen, dass die Programmierung der Richtung und -amplitude einer ballistischen Bewegung und deren Adaptivität auf unterschiedlichen Mechanismen beruhen (Hou und Fender, 1979, Bock, 1992). Zum anderen erfordert die Vielzahl an Einflussfaktoren auf Transfer eine einheitliche Versuchsgestaltung. Eine derartige Vorgehensweise ist nicht unkritisch zu betrachten, da die Begutachtung anderer Parameter andere Ergebnisse hervorbringen könnte und das Bewegungssystem des Menschen weit mehr vermag als sich auszurichten. Dieser Kritik ist zuzustimmen. Allerdings scheinen bei einer zielgerichteten Bewegung die zu kontrollierenden Parameter Richtung und Amplitude zu sein (Georgopoulos, et al., 1985; Rosenbaum, 1980). Zudem werden ähnliche Teilergebnisse für die Parameter Richtung und

³³ Dies betrifft vor allem die Versuche A1 und A2, bei denen auch die nicht-dominante Hand adaptiert.

Amplitude einer Bewegung unter einer Vielzahl sensomotorischer Diskordanzen gezeigt: positions- und geschwindigkeitsabhängige, visuo- audiomotorische, mechanische Diskordanzen in allen Altersspannen, veränderter Schwerkraft, Hypoxie, neurologischen Schädigungen, Ausschluss einzelner Sinne. Daher können die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit auch als Hinweis auf eine grundlegende Charakteristik der Informationsverarbeitung des sensomotorischen Systems interpretiert werden.

Ein mögliches Zusammenwirken von Kognition und Transfer wurde in Teil B der Arbeit geprüft. Während der Nachweis von Korrelationen mit Adaptationsmaßen gelingt, kann beim intermanuellen Transfer nur die Varianz, die durch Extremwerte hervorgerufen wird, aufgeklärt werden. In den Nacheffekt-Tests dieser Arbeit wurde die Veränderung der ursprünglichen Transformationsregel überprüft. Somit war der Adaptationszustand in diesen Situationen nicht hilfreich. Kognitive Fähigkeiten könnten eine andere Rolle beim Transfer der Adaptation auf Situationen spielen, in denen der Adaptationszustand nützlich ist.

Die Rolle exekutiver Funktionen bei Adaptationsprozessen und deren Transfer könnte fehlinterpretiert werden. Es wurde vermutet, dass exekutive Funktionen besonders in Situationen eine Rolle spielen, in denen Herausforderungen entstehen und Strategien zum Lösen dieser Aufgabe entwickelt werden müssen. Dazu gehören insbesondere Transfersituationen (Lam, 2009). Daher könnten hier gefundene Korrelationen grundsätzlich Scheinkorrelationen sein. Dagegen spricht allerdings, dass nicht nur Korrelationen, sondern auch Leistungseinbußen bei sensomotorischer Adaptation durch das zeitgleiche Bearbeiten einer Zweitaufgabe nachgewiesen werden können (Eversheim und Bock, 2001, Taylor und Thoroughman, 2007, 2008).

Ausblick

Mit Hilfe der in dieser Arbeit durchgeführten Experimente und der sich daran anschließenden statistischen Analysen können bessere Rückschlüsse auf die Struktur des adaptiven sensomotorischen Systems des Menschen gezogen werden. Das auf den Ergebnisse der Arbeit aufbauende Konzept der parallelen Lokalisation adaptiver Zustände, zu denen Effektoren und Sinnesmodalitäten Zugang erhalten, veranlasst zur praktischen Anwendung in sportlichem Kontext, wenn eine hohe Flexibilität oder Umstellungsfähigkeit gefordert ist. Eine noch breitere Anwendungsperspektive eröffnet sich für die Rehabilitation. Die Störung räumlicher Repräsentationen oder der Bewegungssteuerung könnte durch Adaptation in einer Sinnesmodalität und/oder einem Effektor, der nicht betroffen ist, gezielt angesprochen werden. Dabei bietet diese Arbeit konkrete Ansatzpunkte, auf denen praktische Maßnahmen ansetzen können.

Zukünftige Studien sollten vor allem die Bedingungen untersuchen, welche den Zugang zu adaptiven Zuständen steuern und regeln.

15. Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung der Anpassungsfähigkeit von Mechanismen der menschlichen Bewegungssteuerung. Diese Anpassung wird als sensomotorische Adaptation bezeichnet. Sie setzt immer dann ein, wenn Bewegungshandlungen auf Grund von internen oder externen Veränderungen nicht mehr zu den geplanten Ergebnissen führen, sondern wiederholt fehlerhaft ausgeführt werden. Sensomotorische Adaptation tritt z.B. auf, wenn ein vom Menschen bedientes Gerät nicht mehr die gewohnten Eigenschaften aufweist und dessen Einsatz nicht mehr gelingt.

Je nach Ursache der Fehlleistung führt die Adaptation zu unterschiedlichen sensorischen und motorischen Effekten. Dabei ist – nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft – nicht klar, ob die sensorischen oder motorischen Zentren im Gehirn selbst Orte der adaptiven Veränderungen sind oder ob sie in einem Zentrum lokalisiert sind, auf dessen Informationen die sensorischen oder motorischen Zentren lediglich zugreifen. Somit könnten adaptive Mechanismen verteilt in verschiedenen Abschnitten des sensomotorischen Systems lokalisiert sein oder zentral in multimodalen Abschnitten (Hatada et al., 2006a, b, Kagerer & Contreras-Vidal (2009)). Um die Adaptationsmechanismen besser verstehen zu können, wurden in der vorliegenden Arbeit Experimente durchgeführt, bei denen Versuchspersonen Zeigebewegungen unter visuomotorischen oder audiomotorischen Diskordanzen ausführten. Anschließend wurde die Beteiligung sensomotorischer Subsysteme durch Messung des Transfers zwischen Sinnesmodalitäten und ausführenden Organen (die Effektoren Hände und Augen) bestimmt.

Mit Hilfe der Experimente konnte gezeigt werden (Versuche A1-A4, B1-B2), dass sowohl Transfer von visuomotorischer Adaptation auf das audiomotorische System als auch umgekehrt auftritt. Zudem interagieren visuo- und audiomotorische Adaptation, d.h. die Regeln für die Transformation der visuell-räumlichen Informationen in motorische Befehle können nicht unabhängig von den Transformationsregeln auditiv-räumlicher Informationen rekaliert werden. Unterschiede im Zeitverlauf der beiden Adaptationen und der Nacheffektmuster können weitgehend über die Art der in den Experimenten verwendeten Bewegungsrückmeldung erklärt werden. Somit scheinen visuo- und audiomotorische Adaptation auf demselben Mechanismus zu beruhen.

Sowohl visuomotorische als auch audiomotorische Adaptation transferieren zwischen beiden Händen, d.h. dass sich die Adaptation der einen Hand auch auf Bewegungen der anderen auswirkt (Versuch A1). Die unabhängige Adaptation beider Hände ist

jedoch möglich, so dass intermanueller Transfer einseitig oder zweiseitig unterbunden wird (Versuch A2). Beide Hände weisen größere Nacheffekte in der adaptierten als in der nicht-adaptierten Sinnesmodalität auf. Dabei sind die Adaptationsanteile, die nur durch die adaptierte Sinnesmodalität erklärt werden, einander entgegen gerichtet. Dies widerspricht einer seriellen Struktur des adaptiven Systems, welches für jede Sinnesmodalität nur einen einzelnen modalitäts-spezifischen Adaptationsanteil vorsieht, auf der sich nicht zwei Adaptationsanteile lokalisieren können. Vielmehr sind diese Ergebnisse im Einklang mit der Lokalisation eines oder zweier adaptiver Mechanismen in einem zentral lokalisierten Abschnitt des sensomotorischen Systems, auf dessen Information die Sinnesmodalitäten und die Hände zugreifen können. Tritt bei zeitgleicher Adaptation beider Hände intermanueller Transfer auf, scheint dieser modalitätsspezifisch zu erfolgen, d.h. dass der visuomotorische und der audiomotorische Nacheffekt in unterschiedlichen Höhen transferieren. Daraus kann gefolgert werden, dass der Zugriff der Sinnesmodalitäten auf adaptive Zustände erfolgt, bevor beide Adaptationszustände interagieren.

Nach aufeinanderfolgender visuomotorischer und audiomotorischer Adaptation einer Hand kann das sensomotorische System gleichzeitig Nacheffekte beider Adaptationszustände aufweisen (Versuch A3). In diesem Fall unterscheidet sich die Wechselwirkung der Adaptationszustände von der des intermanuellen Transfers. Im Vergleich zur erstmaligen Adaptation sind die Nacheffekte der zweiten Adaptation um einen konstanten Betrag reduziert. Dies betrifft die adaptierte und, je nach Versuchsbedingung, auch die nicht-adaptierte Hand. Die zeitgleiche Adaptation hingegen führt nicht zu der zeitgleichen Ausprägung zweier Adaptationszustände. Es tritt entweder ein visuomotorischer oder ein audiomotorischer Nacheffekt auf.

Der Zugriff der Hände und der Sinnesmodalitäten bei dualer Adaptation einer Hand unterscheidet sich daher von dem Zugriff bei dualer Adaptation beider Hände. Dennoch sind die adaptiven Zustände nicht effektor-spezifisch. In Versuch A5 konnte Transfer zwischen Effektor-Systemen gezeigt werden: Demnach kann grundsätzlich Adaptation von Hand- auf Augenbewegungen und Adaptation von Augen- auf Handbewegungen transferieren.

In Teil B der Arbeit wurde die Hypothese aufgestellt, dass kognitive Funktionen den Zugang zu adaptiven Zuständen regeln können. Basierend auf den empirischen Ergebnissen von Versuchen sensomotorischer Adaptation bei Alzheimer-Patienten, unter Hypoxie und bei unterschiedlichen Gestaltungen der Aufgabe, wurden Korrelationsanalysen für kognitive Fähigkeiten und für Komponenten sensomotorischer

Adaptation durchgeführt. Die statistische Analyse der Experimente zeigt vor allem Korrelationen von kognitiven Fähigkeiten mit der Leistung während der Adaptation (Versuche B1 und B3), aber auch mit der Höhe von Nacheffekten (B1 und B2). Die Korrelationen zur Adaptationsleistung können, von einer Ausnahme abgesehen, nicht gleichzeitig zu den Nacheffekten belegt werden, so dass sich kognitive Fähigkeiten weitgehend nur auf strategische Leistungen auswirken. In Versuch B3 können jedoch gleichzeitig Korrelationen von kognitiven Funktionen und der Aufgabengestaltung zur Adaptationsleistung gezeigt werden. Die Aufgabengestaltung, insbesondere das Ausmaß der Arbeitsfläche, wird mit richtungs-spezifischen Neuronen im parietalen Kortex assoziiert (Tanaka et al., 2009). Daher könnte die gemeinsame Korrelation auf einen Beitrag kognitiver Fähigkeiten bei der Rekrutierung dieser Neurone interpretiert werden.

Die Fähigkeit zur Adaptation und die Flexibilität beim Zugang von Sinnesmodalitäten und Effektoren zu adaptiven Zuständen, bieten Ansatzpunkte für ein gezieltes Ansprechen von Mechanismen der Bewegungssteuerung oder sensomotorischen Lernprozessen. Das bessere Verständnis über die sensomotorische Adaptation kann dabei helfen, sportliche Leistungen zu optimieren und in der Sensomotorik eingeschränkte Menschen, wie z.B. Patienten nach einem Schlaganfall, zu einer zielgerichteten Therapie zu verhelfen.

16. Literaturverzeichnis

- Abeele, S., & Bock, O. (2001a). Mechanisms for sensorimotor adaptation to rotated visual input. *Experimental Brain Research*, 139(2), 248-253.
- Abeele, S., & Bock, O. (2001b). Sensorimotor adaptation to rotated visual input: different mechanisms for small versus large rotations. *Experimental Brain Research*, 140, 407-410.
- Abeele, S., & Bock, O. (2003). Transfer of sensorimotor adaptation between different movement categories. *Experimental Brain Research*, 148(1), 128-132.
- Alais, D., & Burr, D. (2004). The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. *Current Biology*, 14(3), 257-262.
- Andersen, R. A., Snyder, L. H., Bradley, D. C., & Xing, J. (1997). Multimodal Representation of Space in the Posterior Parietal Cortex and Its Use in Planning Movements. *Annual Review of Neuroscience*, 20, 303-330.
- Anderson, V., Jacobs, R., & Anderson, P. J. (2008). *Executive Functions and the Frontal Lobes: A Lifespan Perspective (Studies on Neuropsychology, Neurology, and Cognition)*. New York, London: Taylor & Francis Group.
- Angerer, P., & Nowak, D. (2003). Working in permanent hypoxia for fire protection-impact on health. *International Archives of Occupational and Environmental Health*, 76(2), 87-102.
- Anguera, J. A., Russell, C. A., Noll, D. C., & Seidler, R. D. (2007). Neural correlates associated with intermanual transfer of sensorimotor adaptation. *Brain Research*, 1185(1), 136-151.
- Aron, A. R. (2007). The neural basis of inhibition in cognitive control. *Neuroscientist*, 13(3), 214-228.
- Awater, H., Burr, D., Lappe, M., Morrone, M. C., & Goldberg, M. E. (2005). Effect of saccadic adaptation on localization of visual targets. *Journal of Neurophysiology*, 93(6), 3605-3614.
- Baraduc, P., & Wolpert, D. M. (2002). Adaptation to a visuomotor shift depends on the starting posture. *Journal of Neurophysiology*, 88(2), 973-981.
- Bast, T., Wilson, I. A., Witter, M. P., & Morris, R. G. (2009). From rapid place learning to behavioral performance: a key role for the intermediate hippocampus. *PLoS Biology*, 7(4), e1000089.
- Becker, W., & Jürgens, R. (1979). An Analysis of the Saccadic System by Means of Double Step Stimuli. *Vision Res*, 19, 967-983.
- Bedford, F. (1993). Perceptual and cognitive spatial learning. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 19, 517-530.
- Bedford, F. L. (2007). Can a space-perception conflict be solved with three sense modalities? *Perception*, 36(4), 508-515.
- Bekkering, H., Abrams, R. A., & Pratt, J. (1995). Transfer of saccadic adaptation to the manual motor system. *Human Movement Science*, 14(2), 155-164.
- Bertelson, P., Frissen, I., Vroomen, J., & de Gelder, B. (2006). The aftereffects of ventriloquism: patterns of spatial generalization. *Perception & Psychophysics*, 68(3), 428-436.

- Blauert, J., & Braasch, J. (2008). Räumliches Hören. In Weinzierl (Ed.), *Handbuch der Audiotechnik* (pp. 87-121). Berlin Heidelberg: Springer.
- Bock, O. (1992). Adaptation of aimed arm movements to sensorimotor discordance: Evidence for direction-independent gain control. *Behavioural Brain Research*, 51(1), 41-50.
- Bock, O. (2001). The mechanisms for human sensorimotor adaptation. *Mechanismen der sensomotorischen adaptation beim menschen*. Zeitschrift für Sportmedizin. 52(12), 338-342.
- Bock, O. (2003). Sensorimotor adaptation to visual distortions with different kinematic coupling. *Experimental Brain Research*, 151(4), 557-560.
- Bock, O. (2005). Components of sensorimotor adaptation in young and elderly subjects. *Experimental Brain Research*, 160, 259-263.
- Bock, O., Abeele, S., & Eversheim, U. (2003). Human adaptation to rotated vision: Interplay of a continuous and a discrete process. *Experimental Brain Research*, 152(4), 528-532.
- Bock, O., & Eversheim, U. (2000). The mechanisms of movement preparation: A precuing study. *Behavioural Brain Research*, 108(1), 85-90.
- Bock, O., & Girgenrath, M. (2006). Relationship between sensorimotor adaptation and cognitive functions in younger and older subjects. *Experimental Brain Research*, 169(3), 400-406.
- Bock, O., & Schneider, S. (2002). Sensorimotor adaptation in young and elderly humans. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26(7), 761-767.
- Bock, O., Schneider, S., & Bloomberg, J. (2001). Conditions for interference versus facilitation during sequential sensorimotor adaptation. *Experimental Brain Research*, 138, 359-365.
- Bock, O., Thomas, M., & Grigorova, V. (2005). The effect of rest breaks on human sensorimotor adaptation. *Experimental Brain Research*.
- Bock, O., Worringham, C., & Thomas, M. (2005). Concurrent adaptations of left and right arms to opposite visual distortions. *Experimental Brain Research*, 162(4), 513-519.
- Bondi, M. W., & Kaszniak, A. W. (1991). Implicit and explicit memory in Alzheimer's disease and Parkinson's disease. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 13(2), 339-358.
- Bortz, J. (2005). *Statistik für Sozialwissenschaftler*. Springer, Berlin.
- Bouquet, C. A., Gardette, B., Gortan, C., & Abraini, J. H. (1999). Psychomotor skills learning under chronic hypoxia. *NeuroReport*, 10(14), 3093-3099.
- Brasnjevic, I., Steinbusch, H. W., & Schmitz, C. (2006). Altered gene expression and neuropathology in Alzheimer's disease. *Neurobiology of Aging*, 27(8), 1081-1083.
- Brauert, J., & Braasch, J. (2008). *Handbuch der Audiotechnik*. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Brickenkamp, R. (2002). Test d2. Aufmerksamkeits-Belastungs-Test. 9. überarbeitete und neu normierte Auflage. Göttingen, Bern, Toronto, Seattle: Hogrefe Verlag.

- Bruce, C. J., & Goldberg, M. E. (1985). Primate Frontal Eye Fields. I. Single Neurons Discharging Before Saccades. *Journal of Neurophysiology*, 53(3), 603-635 - >103.
- Buck, A., Schirlo, C., Jasinsky, V., Weber, B., Burger, C., von Schulthess, G. K., et al. (1998). Changes of cerebral blood flow during short-term exposure to normobaric hypoxia. *Journal of Cerebral Blood Flow & Metabolism*, 18(8), 906-910.
- Cable, G. G. (2003). In-flight hypoxia incidents in military aircraft: Causes and implications for training. *Aviation Space and Environmental Medicine*, 74(2), 169-172.
- Canon, L. K. (1970). Intermodality inconsistency of input and directed attention as determinants of the nature of adaptation. *Journal of Experimental Psychology*, 84(1), 141-147.
- Canon, L. K. (1971). Directed attention and maladaptive "adaptation" to displacement of the visual field. *Journal of Experimental Psychology*, 88(3), 403-408.
- Choe, C. S., & Welch, R. B. (1974). Variables affecting the intermanual transfer and decay of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology*, 102(6), 1076-1084.
- Cohen, M. (1967). Continuous versus terminal visual feedback in prism aftereffects. *Perceptual and Motor Skills*, 24, 1295-1302.
- Cohen, M. M. (1973). Visual feedback, distribution of practice, and intermanual transfer of prism aftereffects. *Perceptual and Motor Skills*, 37(2), 599-609.
- Cohen, M. M. (1974). Changes in auditory localization following prismatic exposure under continuous and terminal visual feedback. *Perceptual and Motor Skills*, 38(3), 1202.
- Collins, T. (2007). A single route to action? The common representation of perceptual and saccade targets. *Journal of Neuroscience*, 27(15), 3935-3936.
- Cotti, J., Guillaume, A., Alahyane, N., Pelisson, D., & Vercher, J. L. (2007). Adaptation of voluntary saccades, but not of reactive saccades, transfers to hand pointing movements. *Journal of Neurophysiology*, 98(2), 602-612.
- Coull, J. T., & Nobre, A. C. (1998). Where and when to pay attention: The neural systems for directing attention to spatial locations and to time intervals as revealed by both PET and fMRI. *Journal of Neuroscience*, 18(18), 7426-7435.
- Craske, B. (1966). Intermodal transfer of adaptation to displacement [58]. *Nature*, 210(5037), 765.
- Crowley, J. S., Wesensten, N., Kamimori, G., Devine, J., Iwanyk, E., & Balkin, T. (1992). Effect of high terrestrial altitude and supplemental oxygen on human performance and mood. *Aviation Space and Environmental Medicine*, 63(8), 696-701.
- Cummings, J. L., & McPherson, S. (2001). Neuropsychiatric assessment of Alzheimer's disease and related dementias. *Aging (Milano)*, 13(3), 240-246.
- Cunningham, H. A., & Welch, R. B. (1994). Multiple Concurrent Visual-Motor Mappings: Implications for Models of Adaptation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20(5), 987-999.
- DeKosky, S. T. (2006). Maintaining adherence and retention in dementia prevention trials. *Neurology*, 67(9 Suppl 3), S14-16.

- Desmurget, M., Pelisson, D., Grethe, J. S., Alexander, G. E., Urquizar, C., Prablanc, C., et al. (2000). Functional adaptation of reactive saccades in humans: A PET study. *Experimental Brain Research*, 132(2), 243-259.
- Desmurget, M., Pelisson, D., Urquizar, C., Prablanc, C., Alexander, G. E., & Grafton, S. T. (1998). Functional anatomy of saccadic adaptation in humans. *Nature Neuroscience*, 1(6), 524-528.
- Desmurget, M., Reilly, K. T., Richard, N., Szathmari, A., Mottolese, C., & Sirigu, A. (2009). Movement intention after parietal cortex stimulation in humans. *Science*, 324(5928), 811-813.
- Desmurget, M., & Sirigu, A. (2009). A parietal-premotor network for movement intention and motor awareness. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(10), 411-419.
- Deubel, H. (1987). Adaptivity of gain and direction in oblique saccades. In J. O'Regan & A. Levy-Schoen (Eds.), *Eye movements: From Physiology to Cognition* (pp. 181-190). Holland: Elsevier.
- Dick, M. B., Hsieh, S., Bricker, J., & Dick-Muehlke, C. (2003). Facilitating acquisition and transfer of a continuous motor task in healthy older adults and patients with Alzheimer's disease. *Neuropsychology*, 17(2), 202-212.
- Dick, M. B., Hsieh, S., Dick-Muehlke, C., Davis, D. S., & Cotman, C. W. (2000). The variability of practice hypothesis in motor learning: Does it apply to Alzheimer's disease? *Brain and Cognition*, 44(3), 470-489.
- Dick, M. B., Shankle, R. W., Beth, R. E., Dick-Muehlke, C., Cotman, C. W., & Kean, M. L. (1996). Acquisition and long-term retention of a gross motor skill in Alzheimer's disease patients under constant and varied practice conditions. *Journals of Gerontology - Series B Psychological Sciences and Social Sciences*, 51(2).
- Ethier, V., Zee, D. S., & Shadmehr, R. (2008). Spontaneous recovery of motor memory during saccade adaptation. *Journal of Neurophysiology*, 99(5), 2577-2583.
- Eversheim, U., & Bock, O. (2001). Evidence for processing stages in skill acquisition: A dual-task study. *Learning and memory*, 8, 183-189.
- Fernandez-Ruiz, J., Diaz, R., Moreno-Briseno, P., Campos-Romo, A., & Ojeda, R. (2006). Rapid topographical plasticity of the visuomotor spatial transformation. *Journal of Neuroscience*, 26(7), 1986-1990.
- Flanagan, J. R., Nakano, E., Imamizu, H., Osu, R., Yoshioka, T., & Kawato, M. (1999). Composition and decomposition of internal models in motor learning under altered kinematic and dynamic environments. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*, 19(20).
- Fleck, S., Louda, J., Adenauer, H., Lipka, J., & Kessler, J. (2005). Das Kölner Exekutiv-Diagnostikum (KEX-D). *Zeitschrift für Neuropsychologie*, 16(suppl.)(5).
- Folstein, M. F., Folstein, S. E., & McHugh, P. R. (1975). 'Mini mental state'. A practical method for grading the cognitive state of patients for the clinician. *Journal of Psychiatric Research*, 12(3), 189-198.
- Fothergill, D. M., Hedges, D., & Morrison, J. B. (1991). Effects of CO₂ and N₂ partial pressures on cognitive and psychomotor performance. *Undersea Biomedical Research*, 18(1), 1-19.
- Fowler, B., & Porlier, G. (1987). The Threshold for Hypoxia Effects on Perceptual-Motor Performance. *Human Factors*, 29(1), 61-66.

- Frens, M. A., & van Opstal, A. J. (1994). Transfer of short-term adaptation in human saccadic eye movements. *Experimental Brain Research*, 100(2), 293-306.
- Galea, J. M., & Miall, R. C. (2006). Concurrent adaptation to opposing visual displacements during an alternating movement. *Experimental Brain Research*, 175(4), 676-688.
- Gallagher, S. A., & Hackett, P. H. (2004). High-altitude illness. *Emerg Med Clin North Am*, 22(2), 329-355, viii.
- Gandolfo, F., Mussa-Ivaldi, F., & Bizzi, E. (1996). Motor learning by field approximation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93(9), 3843-3846.
- Georgopoulos, A. P., Kalaska, J. F., & Caminiti, R. (1985). Relations Between Two-Dimensional Arm Movements and Single-Cell Discharge in Motor Cortex and Area 5: Movement Direction Versus Movement End Point. *Experimental Brain Research, Supplement 10*, 175-183 ->861.
- Georgopoulos, A. P., & Massey, J. T. (1987). Cognitive spatial-motor processes. 1. The making of movements at various angles from a stimulus direction. *Experimental Brain Research*, 65(2), 361-370.
- Ghahramani, Z., & Wolpert, D. M. (1997). Modular decomposition in visuomotor learning. *Nature*, 386(6623), 392-395.
- Girgenrath, M., Bock, O., & Seitz, R. J. (2008). An fMRI study of brain activation in a visual adaptation task: Activation limited to sensory guidance. *Experimental Brain Research*, 184(4), 561-569.
- Goebel, S. (2008). *Klinische und experimentelle Neuropsychologie der strategischen Fähigkeiten. Eine Untersuchung metakognitiver Funktionen mit Hilfe der funktionellen Magnet-Resonanz-Tomografie (fMRT) und klinischen Läsionsstudien*. Saarbrücken: Saarbrücken: VDM-Verlag.
- Grafman, J. (2000). Conceptualizing functional neuroplasticity. *Journal of Communication Disorders*, 33(4), 345-356.
- Granek, J. A., Blangero, A., Pisella, A., Rossetti, Y., Sergio, L.E. (2009). Patients with optic ataxia cannot decouple eye and hand movements when performing complex visuomotor tasks. *Abstract at the Annual Meeting of the Society for Neuroscience (SFN), Chicago*.
- Greenhouse, S. W., & Geisser, S. (1959). On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika*, 24(2), 95-112.
- Grigorova, V., Petkova, G., & Bock, O. (2006). On the distribution of attention in a visuo-manual adaptation task. *Experimental Brain Research*, 175(4), 754-757.
- Guillaume, A. J., Cotti, J., & Vercher, J. L. (2007). *Eye-hand coordination before and after saccadic adaptation*. Paper presented at the Annual Meeting of the Neuroscience Society, San Diego.
- Hamilton, C. R. (1964). Intermanual Transfer of Adaptation to Prisms. *American Journal of Psychology*, 77, 457-462.
- Harris, C. S. (1963). Adaptation to displaced vision: visual, motor, or proprioceptive change? *Science*, 140, 812-813.
- Harris, C. S. (1965). Perceptual adaptation to inverted, reversed, and displaced vision. *Psychological Review*, 72(6), 419-444.

- Hatada, Y., Miall, R. C., & Rossetti, Y. (2006). Two waves of a long-lasting aftereffect of prism adaptation measured over 7 days. *Experimental Brain Research*, 169(3), 417-426.
- Hatada, Y., Rossetti, Y., & Miall, R. C. (2006). Long-lasting aftereffect of a single prism adaptation: Shifts in vision and proprioception are independent. *Experimental Brain Research*, 173(3), 415-424.
- Hautzinger, M., Keller, F., & Kühner, C. (1995). *BDI I-II Beck-Depressions-Inventar*. Frankfurt: Pearson Assessment & Information GmbH.
- Hay, J. C., & Pick, H. I. (1966). Visual and proprioceptive adaptation to optical displacement of the visual stimulus. *Journal of Experimental Psychology*, 71(1), 150-158.
- Heindel, W. C., Salmon, D. P., Shults, C. W., Walicke, P. A., & Butters, N. (1989). Neuropsychological evidence for multiple implicit memory systems: A comparison of Alzheimer's, Huntington's, and Parkinson's disease patients. *Journal of Neuroscience*, 9(2), 582-587.
- Helsen, W. F., Elliott, D., Starkes, J. L., & Ricker, K. L. (2000). Coupling of eye, finger, elbow, and shoulder movements during manual aiming. *Journal of Motor Behavior*, 32(3), 241-248.
- Heuer, H., & Hegele, M. (2008). Constraints on visuo-motor adaptation depend on the type of visual feedback during practice. *Experimental Brain Research*, 185(1), 101-110.
- Heuer, H., & Konczak, J. (2003). Bewegungssteuerung - Bewegungskoordination. In H. Mechling & J. Munzert (Eds.), *Handbuch Bewegungswissenschaft - Bewegungslehre*. (pp. 515). Schondorf: Hofmann.
- Hinder, M. R., Woolley, D. G., Tresilian, J. R., Riek, S., & Carson, R. G. (2008). The efficacy of colour cues in facilitating adaptation to opposing visuomotor rotations. *Experimental Brain Research*, 191(2), 143-155.
- Hou, R. L., & Fender, D. H. (1979). Processing of direction and magnitude by the saccadic eye-movement system. *Vision Res*, 19, 1421-1426 ->1134.
- Ihl, R., Frölich, L. (1991). *Die Reisberg-Skalen. Deutschsprachige Bearbeitung der Global Deterioration Scale, der Brief Cognitive Rating Scale und des Functional Assessment Staging von Barry Reisberg u.a.* Weinheim: Beltz Test.
- Imamizu, H., & Kawato, M. (2008). Neural correlates of predictive and postdictive switching mechanisms for internal models. *Journal of Neuroscience*, 28(42), 10751-10765.
- Imamizu, H., & Kawato, M. (2009). Brain mechanisms for predictive control by switching internal models: Implications for higher-order cognitive functions. *Psychological Research*, 73(4), 527-544.
- Imamizu, H., Kuroda, T., Yoshioka, T., & Kawato, M. (2004). Functional Magnetic Resonance Imaging Examination of Two Modular Architectures for Switching Multiple Internal Models. *Journal of Neuroscience*, 24(5), 1173-1181.
- Imamizu, H., & Shimojo, S. (1995). The locus of visual - motor learning at the task or manipulator level: Implications from intermanual transfer. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21, 719 - 733.

- Imamizu, H., Sugimoto, N., Osu, R., Tsutsui, K., Sugiyama, K., Wada, Y., et al. (2007). Explicit contextual information selectively contributes to predictive switching of internal models. *Experimental Brain Research*, 181(3), 395-408.
- Island, R. T., & Fraley, E. V. (1993). Analysis of USAF hypoxia incidents January 1976 through March 1990. *Proceedings of the 31st Annual SAFE Symposium*.
- Jacobs, R. A., Jordan, M. I., & Barto, A. G. (1991). Task decomposition through competition in a modular connectionist architecture: The what and where vision tasks. *Cognitive Science: A Multidisciplinary Journal*, 15(2), 219 - 250.
- Jeannerod, M. (1988). The neural and behavioural organization of goal-directed movements. . Oxford: Clarendon Press.
- Johnson, H., & Haggard, P. (2005). Motor awareness without perceptual awareness. *Neuropsychologia*, 43(2 SPEC. ISS.), 227-237.
- Kagerer, F. A., & Contreras-Vidal, J. L. (2009). Adaptation of sound localization induced by rotated visual feedback in reaching movements. *Experimental Brain Research*, 193(2), 315-321.
- Kelso, J. A., Cook, E., Olson, M. E., & Epstein, W. (1975). Allocation of attention and the locus of adaptation to displaced vision. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1(3), 237-245.
- Kessler, J., Markowitsch, H. J., & Denzler, P. (2000). *Mini-Mental-Status-Test (MMST)*. Göttingen: Beltz Test GmbH.
- Kessler, J., Schaaf, A., & Mielke, R. (1993). *Fragmentierter Bildertest - ein Wahrnehmungs- und Gedächtnistest*. Göttingen, Bern, Toronto, Seattle: Hogrefe, Verlag für Psychologie.
- Kitagawa, N., & Ichihara, S. (2002). Hearing visual motion in depth. *Nature*, 416(6877), 172-174.
- Kleinschmidt, A., Obrig, H., Requardt, M., Merboldt, K. D., Dirnagl, U., Villringer, A., et al. (1996). Simultaneous recording of cerebral blood oxygenation changes during human brain activation by magnetic resonance imaging and near-infrared spectroscopy. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, 16(5), 817-826.
- Knuth, S. (2008). *Reaktionen im Bereich des kardio-vaskulären Systems auf Interventionen akuter und chronischer Hypoxie unter normobaren Bedingungen.*, Deutsche Sporthochschule Köln, Köln.
- Krakauer, J. W., Mazzoni, P., Ghazizadeh, A., Ravindran, R., & Shadmehr, R. (2006). Generalization of motor learning depends on the history of prior action. *PLoS Biology*, 4(10), 1798-1808.
- Krakauer, J. W., Pine, Z. M., Ghilardi, M. F., & Ghez, C. (2000). Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories. *Journal of Neuroscience*, 20(23), 8916-8924.
- Krölller, J., De Graaf, J. B., Prablanc, C., & Pelisson, D. (1999). Effects of short-term adaptation of saccadic gaze amplitude on hand-pointing movements. *Springer Verlag*, 351-362.
- Krouchev, N. I., & Kalaska, J. F. (2003). Context-dependent anticipation of different task dynamics: rapid recall of appropriate motor skills using visual cues. *Journal of Neurophysiology*, 89(2), 1165-1175.

- Ladavas, E., & Pavani, F. (1998). Neuropsychological evidence of the functional integration of visual, auditory and proprioceptive spatial maps. *NeuroReport*, 9(6), 1195-1200.
- Lam, W. K. (2009). The attentional demands of implicit motor learning. Doktorarbeit. University of Hon Kong.
- Land, M. F., & McLeod, P. (2000). From eye movements to actions: how batsmen hit the ball. *Nature Neuroscience*, 3(12), 1340-1345.
- Law, C. T., & Gold, J. I. (2008). Neural correlates of perceptual learning in a sensory-motor, but not a sensory, cortical area. *Nature Neuroscience*, 11(4), 505-513.
- Lee, J. Y., & Schweighofer, N. (2009). Dual adaptation supports a parallel architecture of motor memory. *Journal of Neuroscience*, 29(33), 10396-10404.
- Li, X. Y., Wu, X. Y., Fu, C., Shen, X. F., Yang, C. B., & Wu, Y. H. (2000). Effects of acute exposure to mild or moderate hypoxia on human psychomotor performance and visual-reaction time. *Hang tian yi xue yu yi xue gong cheng = Space medicine & medical engineering*, 13(4), 235-239.
- Liepmann, D., Beauducel, A., Brocke, B. & Amthauer, R. (2007). Intelligenz-Struktur-Test 2000 R (I-S-T 2000 R). Manual (2. erweiterte und überarbeitete Aufl.). Göttingen: Hogrefe.
- MacLeod, C. M., & MacDonald, P. A. (2000). Interdimensional interference in the Stroop effect: uncovering the cognitive and neural anatomy of attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(10), 383-391.
- Magescas, F., & Prablanc, C. (2006). Automatic drive of limb motor plasticity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(1), 75-83.
- Malfait, N., & Ostry, D. J. (2004). Is interlimb transfer of force-field adaptation a cognitive response to the sudden introduction of load? *Journal of Neuroscience*, 24(37), 8084-8089.
- Marino, R. A., Rodgers, C. K., Levy, R., & Munoz, D. P. (2008). Spatial relationships of visuomotor transformations in the superior colliculus map. *Journal of Neurophysiology*, 100(5), 2564-2576.
- Martin, L. M., & Newman, C. V. (1980). Simultaneous right- and left-hand adaptation in opposite lateral directions following bidirectional optical displacement. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 16(6), 432-434.
- Mauchly, J. W. (1940). Significance test for sphericity of a normal n-variate distribution. *Annals of Mathematical Statistics*, 11, 204-209.
- Mazzoni, P., & Krakauer, J. W. (2006). An implicit plan overrides an explicit strategy during visuomotor adaptation. *Journal of Neuroscience*, 26(14), 3642-3645.
- McCarthy, D., Corban, R., Legg, S., & Faris, J. (1995). Effects of mild hypoxia on perceptual-motor performance: A signal-detection approach. *Ergonomics*, 38(10), 1979-1992.
- McNay, E. C., & Willingham, D. B. (1998). Deficit in learning of a motor skill requiring strategy, but not of perceptualmotor recalibration, with aging. *Learning and memory*, 4, 411-420.
- Melis, B. J. M., & van Gisbergen, J. A. M. (1996). Short-Term Adaption of Electrically Induced Saccades in Monkey Superior Colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 76(3), 1744-1758.

- Miall, R., Jenkinson, N., & Kulkarni, K. (2004). Adaptation to rotated visual feedback: a re-examination of motor interference. *Experimental Brain Research*, *154*, 201-210.
- Michel, C., Pisella, L., Prablanc, C., Rode, G., & Rossetti, Y. (2007). Enhancing visuomotor adaptation by reducing error signals: Single-step (Aware) versus multiple-step (Unaware) exposure to wedge prisms. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *19*(2), 341-350.
- Mielke, R., & Heiss, W. D. (1998). Positron emission tomography for diagnosis of Alzheimer's disease and vascular dementia. *Journal of Neural Transmission, Supplement*(53), 237-250.
- Mikaelian, H. (1972). Lack of bilateral generalization of adaptation to auditory rearrangement. *Perception & Psychophysics*, *11*(3), 222-224.
- Mikaelian, H. H. (1974). Adaptation to displaced hearing: a nonproprioceptive change. *Journal of Experimental Psychology*, *103*(2), 326-330.
- Mistry, S., & Contreras-Vidal, J. L. (2004). Learning multiple visuomotor transformations: Adaptation and context-dependent recall. *Motor Control*, *8*(4), 534-546.
- Moreno-Briseno, P., Lillicrap, T. P., & Fernandez-Ruiz, J. (2007). *Visuomotor learning under incongruent error feedback*. Paper presented at the Society for Neuroscience Abstracts, San Diego.
- Murphy, T. D., & Eriksen, C. W. (1987). Temporal changes in the distribution of attention in the visual field in response to precues. *Perception & Psychophysics*, *42*(6), 576-586.
- Nagahama, Y., Okina, T., Suzuki, N., Nabatame, H., & Matsuda, M. (2005). The cerebral correlates of different types of perseveration in the Wisconsin Card Sorting Test. *Journal of Neurology Neurosurgery and Psychiatry*, *76*, 169-175.
- Neggers, S. F., & Bekkering, H. (2002). Coordinated control of eye and hand movements in dynamic reaching. *Human Movement Science*, *21*(3), 349-376.
- Norris, S. A., Greger, B. E., Martin, T. A., & Thach, W. T. (2001). Prism adaptation of reaching is dependent on the type of visual feedback of hand and target position. *Brain Research*, *905*(1-2), 207-219.
- Noto, C. T., Watanabe, S., & Fuchs, A. F. (1999). Characteristics of simian adaptation fields produced by behavioral changes in saccade size and direction. *Journal of Neurophysiology*, *81*(6), 2798-2813.
- Oldfield, R. C. (1971). The Assessment and Analysis of Handedness: The Edinburgh Inventory. *Neuropsychologia*, *9*, 97-113.
- Osu, R., Hirai, S., Yoshioka, T., & Kawato, M. (2004). Random presentation enables subjects to adapt to two opposing forces on the hand. *Nature Neuroscience*, *7*(2), 111-112.
- Oswald, W. D., & Fleischmann, U. M. (1997). *Das Nürnberger Altersinventar (kurz: NAI)*. Göttingen: Hogrefe.
- Oswald, W. D., & Roth, E. (1978). *Der Zahlen-Verbindungs-Test (ZVT)*. Göttingen: Hogrefe.
- Ott, B. R., Elias, S. A., & Lannon, M. C. (1995). Quantitative assessment of movement in Alzheimer's disease. *Journal of Geriatric Psychiatry and Neurology*, *8*(1), 71-75.

- Ottes, F. P., Van Giberger, J. A. M., & Eggermont, J. J. (1986). Visuomotor fields of the superior colliculus: A quantitative model. *Vision Research*, 26(6), 857-873.
- Park, J., & Shimojo, S. (2007). Corrective saccades drive saccadic adaptation independent of explicit. *Journal of Vision*, 7, 142.
- Parlow, S. E., & Dewey, D. (1991). The temporal locus of transfer of training between hands: an interference study. *Behavioral Brain Research*, 46, 1-8.
- Paul, M. A., & Fraser, W. D. (1994). Performance during mild acute hypoxia. *Aviation Space and Environmental Medicine*, 65(10 I), 891-899.
- Paulsen, J. S., Butters, N., Salmon, D. P., Heindel, W. C., & Swenson, M. R. (1993). Prism Adaptation in Alzheimer's and Huntington's Disease. *Neuropsychology*, 7(1), 73-81.
- Pavlicek, V., Schirlo, C., Nebel, A., Regard, M., Koller, E. A., & Brugger, P. (2005). Cognitive and emotional processing at high altitude. *Aviation Space and Environmental Medicine*, 76, 28-33.
- Perrott, D. R., & Saberi, K. (1990). Minimum audible angle thresholds for sources varying in both elevation and azimuth. *Journal of the Acoustical Society of America*, 87(4), 1728-1731.
- Perry, R. J., & Hodges, J. R. (1999). Attention and executive deficits in Alzheimer's disease. A critical review. *Brain*, 122 (Pt 3), 383-404.
- Pipereit, K., Bock, O., & Vercher, J. L. (2006). The contribution of proprioceptive feedback to sensorimotor adaptation. *Experimental Brain Research*, 174(1), 45-52.
- Piperiet, K. (2006). *Einflussgrößen auf die sensomotorische Adaptation Kognition und Propriozeption*. Doktorarbeit, Deutsche Sporthochschule Köln, Köln.
- Pisella, L., Michel, C., Grea, H., Tilikete, C., Vighetto, A., & Rossetti, Y. (2004). Preserved prism adaptation in bilateral optic ataxia: strategic versus adaptive reaction to prisms. *Experimental Brain Research*, 156(4), 399-408.
- Poeck, K. (1986). Clinical examination for motor apraxia. *Neuropsychologia*, 24, 129-134.
- Posner, M. I. (1980). Orientating of Attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32, 3-25.
- Prablanc, C., & Martin, O. (1992). Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *Journal of Neurophysiology*, 67, 455-469.
- Prablanc, C., Tzavaras, A., & Jeannerod, M. (1975). Adaptation of the two arms to opposite prism displacements. *The Quarterly journal of experimental psychology*, 27(4), 667 - 671.
- Precht, A. (2004). *Moderner Brandschutz: Einfluss von normobarer Hypoxie auf arbeitsmedizinisch relevante Aspekte der kognitiven und psychomotorischen Leistungsfähigkeit* Ludwig-Maximilian-Universität zu München, München.
- Rasch, B., Friese, M., Hofmann, W., & Naumann, E. (2006). *Quantitative Methoden* (Vol. Band 2). Heidelberg: Springer.
- Redding, G. (1996). Adaptive spatial alignment and strategic perceptual-motor control. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 22(2), 379-394.

- Redding, G. M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: A tutorial in theory and method. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29(3), 431-444.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (1978). Sources of 'overadditivity' in prism adaptation. *Perception and Psychophysics*, 24(1), 58-62.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (1988). Components of prism adaptation in terminal and concurrent exposure: Organization of the eye-hand coordination loop. *Perception & Psychophysics*, 44(1), 59-68.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (1990). Effects on prism adaptation of duration and timing of visual feedback during pointing. *Journal of Motor Behavior*, 22(2), 209-224.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (1993). Adaptive coordination and alignment of eye and hand. *Journal of Motor Behavior*, 25(2), 75-88.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (1996). Adaptive spatial alignment and strategic perceptual-motor control. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 22(2), 379-394.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (2000). Prism exposure aftereffects and direct effects for different movement and feedback times. *Journal of Motor Behavior*, 32, 83-99.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (2006). Generalization of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 32(4), 1006-1022.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (2008). Intermanual transfer of prism adaptation. *Journal of Motor Behavior*, 40(3), 246-262.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (2009). Asymmetric visual prism adaptation and intermanual transfer. *Journal of Motor Behavior*, 41(1), 83-94.
- Regard, M., Oelz, O., Brugger, P., & Landis, T. (1989). Persistent cognitive impairment in climbers after repeated exposure to extreme altitude. *Neurology*, 39(2 1), 210-213.
- Regard, M., Strauss, E., & Knapp, P. (1982). Children production on verbal and nonverbal fluency tasks. *Perceptual and Motor Skills*, 55, 839-944.
- Roach, R. C., Loeppky, J. A., & Icenogle, M. V. (1996). Acute mountain sickness: Increased severity during simulated altitude compared with normobaric hypoxia. *Journal of Applied Physiology*, 81(5), 1908-1910.
- Roby-Brami, A., & Burnod, Y. (1995). Learning a new visuomotor transformation: Error correction and generalization. *Cognitive Brain Research*, 2(4), 229-242.
- Rode, G., R., Luaute, J., Klos, T., Courtois-Jacquin, S., Revol, P., Pisella, L., et al. (2007). Bottom-up visuo-manual adaptation: consequences for spatial cognition. In P. Haggard, Y. Rossetti & M. Karwato (Eds.), *Sensorimotor foundations of higher cognition*. Oxford: University Press
- Rosenbaum, D. A. (1980). Human movement initiation: specification of arm, direction and extent. *Journal of Experimental Psychology*, 109, 444-474.
- Rouleau, I., Salmon, D. P., & Vrbancic, M. (2002). Learning, retention and generalization of a mirror tracing skill in Alzheimer's disease. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 24(2), 239-250.
- Roy, E., Kalbfleisch, L., Bryden, P., Barbour, K., & Black, S. (2000). Visual aiming movements in Alzheimer's disease. *Brain and Cognition*, 43(1-3), 380-384.

- Sainburg, R., & Wang, J. (2002). Interlimb transfer of visuomotor rotations: independence of direction and final position information. *Experimental Brain Research, 145*, 437-447.
- Sarlegna, F. R., Gauthier, G. M., & Blouin, J. (2007). Influence of feedback modality on sensorimotor adaptation: contribution of visual, kinesthetic, and verbal cues. *Journal of Motor Behavior, 39*(4), 247-258.
- Saunders, J. A., & Knill, D. C. (2003). Humans use continuous visual feedback from the hand to control fast reaching movements. *Experimental Brain Research, 152*(3), 341-352.
- Sausen, K. P., Wallick, M. T., Slobodnik, B., Chimiak, J. M., Bower, E. A., Stiney, M. E., et al. (2001). The reduced oxygen breathing paradigm for hypoxia training: Physiological, cognitive, and subjective effects. *Aviation Space and Environmental Medicine, 72*(6), 539-545.
- Savourey, G., Launay, J. C., Besnard, Y., Guinet, A., & Travers, S. (2003). Normo- and hypobaric hypoxia: Are there any physiological differences? *European Journal of Applied Physiology, 89*(2), 122-126.
- Schaaf, A., Kessler, J., Grond, M., & Fink, G. R. (1992). *Memo-Test. Manual*. Weinheim: Beltz Test.
- Schellig, D., & H.A., H. (1993). Die Bestimmung der visuellen Merkspanne mit dem Block-Board. *Zeitschrift für Neuropsychologie, 4*, 104-112.
- Scherberger, H., & Andersen, R. A. (2007). Target selection signals for arm reaching in the posterior parietal cortex. *Journal of Neuroscience, 27*(8), 2001-2012.
- Scherhag, A., Kaden, J. J., Kentschke, E., Sueselbeck, T., & Borggrefe, M. (2005). Comparison of Impedance Cardiographie and Thermodilution-Derived Measurements of Stroke Volume and Cardiac Output at rest and during Exercise Testing. *Cardiovascular Drugs and Therapy, 19*, 141-147.
- Schliebs, R., & Arendt, T. (2006). The significance of the cholinergic system in the brain during aging and in Alzheimer's disease. *Journal of Neural Transmission, 113*(11), 1625-1644.
- Schneider, S., & Strüder, H. K. (2009). Monitoring effects of acute hypoxia on brain cortical activity by using electromagnetic tomography. *Behavioural Brain Research, 197*(2), 476-480.
- Scott, S., & Gray, R. (2009). Switching tools: perceptual-motor recalibration to weight changes. *Experimental Brain Research, 1-13*.
- Seidler, R. D., Bloomberg, J. J., & Stelmach, G. E. (2001a). Context-dependent arm pointing adaptation. *Behavioral Brain Research, 119*(2), 155-166.
- Seidler, R. D., Bloomberg, J. J., & Stelmach, G. E. (2001b). Patterns of transfer of adaptation among body segments. *Behavioural Brain Research, 122*(2), 145-157.
- Shadmehr, R., & Holcomb, H. H. (1997). Neural correlates of motor memory consolidation. *Science, 277*(5327), 821-825.
- Shadmehr, R., & Holcomb, H. H. (1999). Inhibitory control of competing motor memories. *Experimental Brain Research, 126*(2), 235-251.
- Shadmehr, R., & Wise, S. P. (2005). The computational neurobiology of reaching and pointing: A foundation for motor learning. *Computational Neuroscience*.

- Shukitt-Hale, B., Banderet, L. E., & Lieberman, H. R. (1998). Elevation-dependent symptom, mood, and performance changes produced by exposure to hypobaric hypoxia. *International Journal of Aviation Psychology*, 8(4), 319-334.
- Silber, E. (2000). Upper limb motor function at 5000 metres: Determinants of performance and residual sequelae. *Journal of Neurology Neurosurgery and Psychiatry*, 69(2), 233-236.
- Simani, M. C., McGuire, L. M. M., & Sabes, P. N. (2007b). Visual-shift adaptation is composed of separable sensory and task-dependent effects. *Journal of Neurophysiology*, 98(5), 2827-2841.
- Smith, E. E., & Jonides, J. (1999). Storage and executive processes in the frontal lobes. *Science*, 283(5408), 1657-1661.
- Smith, M. A., Ghazizadeh, A., & Shadmehr, R. (2006). Interacting adaptive processes with different timescales underlie short-term motor learning. *PLoS Biology*, 4(6), e179.
- Snyder, L. H. (2000). Coordinate transformations for eye and arm movements in the brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 10(6), 747-754.
- Sparks, D. L., Holland, R., & Guthrie, B. L. (1976). Size and distribution of movement fields in the monkey superior colliculus. *Brain Research*, 113(1), 21-34.
- Spreeen, O., & Strauss, E. (1991). *A Compendium of Neuropsychological Tests*. New York, Oxford: Oxford University Press.
- Stekelenburg, J. (2009). *Transfer motorischer Programme der motorischen Assoziationskortex nach unimanuellem Training* Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Freiburg.
- Stratton, G. M. (1897). Vision without inversion of the retinal image. *Psychol Rev*, 4, 341-481.
- Stuphorn, V., Bauswein, E., & Hoffmann, K. P. (2000). Neurons in the primate superior colliculus coding for arm movements in gaze-related coordinates. *Journal of Neurophysiology*, 83(3), 1283-1299.
- Sülzenbruck, S., & Heuer, H. (2009). Functional independence of explicit and implicit motor adjustments. *Conscious Cognition*, 18(1), 145-159.
- Takeichi, N., Kaneko, C. R., & Fuchs, A. F. (2007). Activity changes in monkey superior colliculus during saccade adaptation. *Journal of Neurophysiology*, 97(6), 4096-4107.
- Tanaka, H., Sejnowski, T. J., & Krakauer, J. W. (2009). Adaptation to visuomotor rotation through interaction between posterior parietal and motor cortical areas. *Journal of Neurophysiology*, 102(5), 2921-2932.
- Taub, E., & Goldberg, I. (1973). Prism adaptation: Control of intermanual transfer by distribution of practice. *Science*, 180, 755-757.
- Taylor, J. A., & Thoroughman, K. A. (2007). Divided attention impairs human motor adaptation but not feedback control. *Journal of Neurophysiology*, 98(1), 317-326.
- Taylor, J. A., & Thoroughman, K. A. (2008). Motor adaptation scaled by the difficulty of a secondary cognitive task. *PLoS One*, 3(6), e2485.
- Tewes, U. H. (1991). *Hamburg-Wechsler-Intelligenztest für Erwachsene - Revision 1991 (HAWIE-R)*. Bern: Huber.

- Tippett, W. J., Krajewski, A., & Sergio, L. E. (2007). Visuomotor integration is compromised in Alzheimer's disease patients reaching for remembered targets. *European Neurology, 58*(1), 1-11.
- Tippett, W. J., & Sergio, L. E. (2006). Visuomotor integration is impaired in early stage Alzheimer's disease. *Brain Research, 1102*(1), 92-102.
- Tong, C., Wolpert, D., & Flanagan, J. (2002). Kinematics and dynamics are not represented independently in motor working memory: Evidence from an interference study. *Journal of Neuroscience, 22*, 1106-1113.
- Trollor, J. N., Sachdev, P. S., Haindl, W., Brodaty, H., Wen, W., & Walker, B. M. (2005). Regional cerebral blood flow deficits in mild Alzheimer's disease using high resolution single photon emission computerized tomography. *Psychiatry and Clinical Neurosciences, 59*(3), 280-290.
- Uhlarik, J. J., & Canon, L. K. (1971). Influence of concurrent and terminal exposure conditions on the nature of perceptual adaptation. *Journal of Experimental Psychology, 91*(2), 233-239.
- Vaernes, R. J., Owe, J. O., & Myking, O. (1984). Central nervous reactions to a 6.5-hour altitude exposure at 3048 meters. *Aviation Space and Environmental Medicine, 55*(10), 921-926.
- van Donkelaar, P., Fisher, C., & Lee, R. G. (1994). Adaptive modification of oculomotor pursuit influences manual tracking responses. *NeuroReport, 5*(17), 2233-2236.
- van Halteren-van Tilborg, I. A., Scherder, E. J., & Hulstijn, W. (2007). Motor-skill learning in Alzheimer's disease: a review with an eye to the clinical practice. *Neuropsychology Review, 17*(3), 203-212.
- van Sonderen, J. F., & Denier van der Gon, J. J. (1991). Reaction-time-dependent differences in initial movement direction of fast goal-directed arm movements. *Human Movement Science, 10*, 713-726.
- van Sonderen, J. F., Denier van der Gon, J. J., & Gielen, C. C. A. M. (1988). Conditions determining early modification of motor programmes in response to changes in target location. *Experimental Brain Research, 71*, 320-328.
- van Sonderen, J. F., Gielen, C. C. A. m., & Denier van der Gon, J. J. (1989). Motor programmes for goal-directed movements are continuously adjusted according to changes in target location. *Experimental Brain Research, 78*, 139-146.
- Virués-Ortega, J., Buéla-Casal, G., Garrido, E., & Alcazar, B. (2004). Neuropsychological functioning associated with high-altitude exposure. *Neuropsychology Review, 14*(4), 197-224.
- Wada, Y., Kawabata, Y., Kotosaka, S., Yamamoto, K., Kitazawa, S., & Kawato, M. (2003). Acquisition and contextual switching of multiple internal models for different viscous force fields. *Neuroscience Research, 46*(3), 319-331.
- Wallace, B. (1978). Visuomotor coordination and intermanual transfer for a proprioceptive reaching task. *Journal of Motor Behavior, 10*(2), 139-147.
- Wang, J. (2008). A dissociation between visual and motor workspace inhibits generalization of visuomotor adaptation across the limbs. *Experimental Brain Research, 187*(3), 483-490.
- Wang, J., & Sainburg, R. (2004). Limitations in interlimb transfer of visuomotor rotations. *Experimental Brain Research, 155*, 1-8.

- Wang, J., & Sainburg, R. L. (2005). Adaptation to visuomotor rotations remaps movement vectors, not final positions. *Journal of Neuroscience*, *25*(16), 4024-4030.
- Wang, J., & Sainburg, R. L. (2006a). Interlimb transfer of visuomotor rotations depends on handedness. *Experimental Brain Research*, *175*(2), 223-230.
- Wang, J., & Sainburg, R. L. (2006b). The symmetry of interlimb transfer depends on workspace locations. *Experimental Brain Research*, *170*(4), 464-471.
- Ward, M., Milledge, J. S., & West, J. B. (2000). *High altitude medicine and physiology* (3rd ed.). London, New York: Arnold; co-published by Oxford University Press.
- Warren, D. H., & Schmitt, T. L. (1978). On the plasticity of visual-proprioceptive bias effects. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *4*(2), 302-310.
- Weiner, M. J., Hallett, M., & Funkenstein, H. H. (1983). Adaptation to lateral displacement of vision in patients with lesions of the central nervous system. *Neurology*, *33*(6), 766-772.
- Welch, R., Bridgeman, B., Anand, S., & Browman, K. (1993). Alternating prism exposure causes dual adaption and generalization to a novel displacement. *Perception & Psychophysics*, *54*(2), 195-204.
- Welch, R. B. (1978). Perceptual modification. *Adapting to Altered Sensory Environments*.
- Welch, R. B., Choe, C. S., & Heinrich, D. R. (1974). Evidence for a three-component model of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology*, *103*(4), 700-705.
- Werner, S., & Bock, O. (2007). Effects of variable practice and declarative knowledge on sensorimotor adaptation to rotated visual feedback. *Experimental Brain Research*, *178*(4), 554-559.
- Werner, S., Bock, O., Gizewski, E. R., Schoch, B., & Timmann, D. (2009a). Visuomotor adaptive improvement and aftereffects are impaired differentially following cerebellar lesions in SCA and PICA territory. *Experimental Brain Research*. DOI 10.1007/s00221-009-2052-6.
- Werner, S., Bock, O., & Timmann, D. (2009b). The effect of cerebellar cortical degeneration on adaptive plasticity and movement control. *Experimental Brain Research*, *193*(2), 189-196.
- Werner, W., Hoffmann, K. P., & Dannenberg, S. (1997). Anatomical distribution of arm-movement-related neurons in the primate superior colliculus and underlying reticular formation in comparison with visual and saccadic cells. *Experimental Brain Research*, *115*(2), 206-216.
- West, J. B. (2004). The physiologic basis of high-altitude diseases. *Annals of Internal Medicine*, *141*(10), 789-800.
- Wigmore, V., Tong, C., & Flanagan, J. R. (2002). Visuomotor rotations of varying size and direction compete for single internal model in working memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *28*, 447-457.
- Wilkinson, D. A. (1971). Visual-motor control loop: A linear system? *Journal of Experimental Psychology*, *89*(2), 250-257.
- Winer, B. J. (1971). *Statistical Principles in Experimental Design*, 2nd. Ed.

- Wolpert, D. M., & Kawato, M. (1998). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Networks*, 11(7-8), 1317-1329.
- Woolley, D. G., Tresilian, J. R., Carson, R. G., & Riek, S. (2007). Dual adaptation to two opposing visuomotor rotations when each is associated with different regions of workspace. *Experimental Brain Research*, 179(2), 155-165.
- Xu-Wilson, M., Chen-Harris, H., Zee, D. S., & Shadmehr, R. (2009). Cerebellar contributions to adaptive control of saccades in humans. *Journal of Neuroscience*, 29(41), 12930-12939.

Danksagung

Ganz besonders möchte ich Herrn Univ.-Prof. Dr. med. Otmar Bock danken, der mir das Thema überlassen, mich betreut, stets unterstützt und motiviert hat. Besonders schätze ich seine ständige Gesprächsbereitschaft, Geduld und Offenheit. Das Einbinden in eine internationale Kooperation ist eine nicht zu ersetzende Erfahrung.

Ebenfalls danke ich Univ.-Prof. Dr. Alfred Effenberg für Geduld und Hoffnung, vor allem aber für die Vision einer Verknüpfung von grundlagen- und sportpraktisch-orientierter Forschung.

Darüber hinaus ist den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Instituts für Neurobiologie der Bulgarischen Akademie der Wissenschaften, insbesondere Assoc.-Prof. Dr. Valentina Grigorova zu danken. Ihre Unterstützung in der Datenerhebung und Auswertung bei den Versuchen zur Adaptation des okulomotorischen Systems bildete den Anfang einer regen und warmherzigen Interaktion, die unter anderem in einer Einladung zu einem mehrwöchigen Forschungsaufenthalt in ihrem Institut in Sofia und in mehreren Publikationen mündete.

Zu Dank verpflichtet bin ich auch Univ.-Prof. Dr. med. Rüdiger Mielke vom Departement Heilpädagogik und Rehabilitation, Neurowissenschaften und Rehabilitation, der Universität zu Köln, sowie seiner Mitarbeiterin Maren Bodden, für die Vermittlung der Alzheimer-Patienten und für die Bereitstellung der Testwerte aus der neuropsychologischen Untersuchung.

Dank gebührt auch dem Institut für Trainingswissenschaften und Sportinformatik für die Bereitstellung der Höhenkammer inkl. deren Ausstattung. Besonders hervorzuheben ist die unkomplizierte und freundliche Unterstützung von Dr. med. Markus DeMareés, der nicht nur die Versuchspersonen ärztlich untersuchte, sondern auch mit Rat und Tat zur Seite stand.

Besondere Unterstützung erfuhr ich durch die Diplomanden Kristina Bruckmann, Karol Szulwach und Christine Albers, ebenso durch die vielen studentischen und wissenschaftlichen Hilfskräfte bei Erhebung und Aufbereitung von Versuchsdaten. Die Zusammenarbeit mit ihnen war unentbehrlich und hat mir immer sehr viel Spaß bereitet.

Die Konstruktion des Versuchsaufbaus (Hard- und Software), der in Teil A dieser Arbeit eingesetzt wurde, ist Patrik Vogt, Dominik Flatzek und Hartmut Schink zu verdanken. Für weiterführende Softwareentwicklungen schulde ich Karin Sylke Bartels Dank. Die

in Teil B genutzten Versuchsaufbauten wurden durch mir nicht bekannte Personen erbaut. Die Datenerhebungs- und Auswertungssoftware verdanke ich jedoch Lutz Geisen, der mir über mehrere Jahre hinweg ein besonders geschätzter und lieber Kollege war.

Besonders genossen habe ich zudem die Zusammenarbeit mit den anderen Kolleginnen und Kollegen des Instituts, die mir mit fachlichem Rat zur Seite standen und mich in der intensivsten Phase meiner Arbeit moralisch unterstützten. In Simone Lotz habe nun ich eine weitere sehr nette Kollegin gefunden, diese Tradition fortsetzt.

Zuletzt richte ich den Dank an meine Familie, die immer im rechten Moment weiß, wie sie mich unterstützen kann und dies ohne zu zögern tut.

Nicht in Worte zu fassen ist die großartige, unermüdliche Unterstützung durch meine zukünftige Frau.

Sabine, es ist schön, dass Du da bist!

Lebenslauf

Name	Gerd Schmitz
Geburtsdatum/-ort	24.04.1976, Siegburg
Anschrift	Rintelner Straße 15, 30167 Hannover
1986 – 1995	Paul-Klee-Gymnasium Overath, Abschluss: Abitur
1995 - 1996	Studium Lehramt Sekundarstufe II in Mathematik und Sport an der Universität zu Köln und der Deutschen Sporthochschule (DSHS) Köln
1996 - 1999	abgeschlossene Ausbildung zum Versicherungskaufmann
1999 – 2004	Studium der Sportwissenschaften an der Deutschen Sporthochschule Köln, Schwerpunkt Prävention und Rehabilitation (Sportrehabilitation, Psychiatrie und Sucht), Abschluss: Diplom Diplomarbeit am Institut für Biomechanik und Orthopädie
2004	Wissenschaftliche Hilfskraft im Institut für Biomechanik und Orthopädie an der DSHS Köln
2004 – 2006	Wissenschaftlicher Mitarbeiter im Institut für Physiologie und Anatomie der DSHS Köln
2006 – 2007	Graduiertenstipendium
2007 – 2008	Wissenschaftlicher Mitarbeiter im Institut für Physiologie und Anatomie der DSHS Köln
seit 2008	Wissenschaftlicher Mitarbeiter im Institut für Sportwissenschaft der Leibniz Universität Hannover

Eine genaue Kenntnis der Adaptationsmechanismen im sensomotorischen System bildet die Voraussetzung für gezielte Interventionen in der Sportmotorik oder Rehabilitation. In der vorliegenden Arbeit wurden visuomotorische und audiomotorische Adaptation, sowie deren Transfer auf nicht-adaptierte Sinnesmodalitäten und Effektoren untersucht. In mehreren Experimenten konnte jeweils beidseitiger, aber unvollständiger Transfer zwischen dem visuomotorischen und audiomotorischen System, zwischen linker und rechter Hand, sowie zwischen Hand und Augen belegt werden. Die Transferraten stehen im Widerspruch zu einem seriellen Aufbau des adaptiven Systems und im Einklang mit einer zentralen Lokalisation adaptiver Mechanismen, zu denen Modalitäten und Effektoren Zugriff erhalten können.

Im zweiten Teil der Arbeit wurde geprüft, inwieweit sensomotorische Adaptation kognitiven Einflüssen unterliegt. Dazu wurde Adaptation bei Alzheimer-Patienten, unter normobarer Hypoxie (12,6 Vol.% O₂) und in mehreren Aufgabenvariationen (Faktoren: Diskordanzgröße, Arbeitsfläche, Zielpunktzahl) untersucht. Es konnte kein direkter Einfluss der Alzheimer-Erkrankung, aber der Hypoxie und allen drei Faktoren der Aufgabenvariation auf unterschiedliche Adaptationskomponenten nachgewiesen werden. Es konnten zudem gleichzeitig Korrelationen zwischen einigen kognitiven Leistungen und dem Adaptationsvorgang, nicht aber den Nacheffekten, belegt werden. Dies kann mit einem Einfluss kognitiver Fähigkeiten auf strategische Adaptationskomponenten interpretiert werden. Andere kognitive Leistungen korrelierten mit unterschiedlichen Nacheffekten, was auf einen Zusammenhang zwischen spezifischen kognitiven Fähigkeiten und dem Zugang zu adaptiven Mechanismen hindeutet.

Detailed knowledge about adaptive mechanisms in the sensorimotor system is one of the conditions for specific interventions in sport and rehabilitation. The present work investigated visuomotor and audiomotor adaptation, as well as their transfer to not-adapted sensory modalities and effectors. In several experiments bilateral but incomplete transfer between the visuomotor and audiomotor system, left and right hand as well as between hand and eyes was found. The transfer rates are inconsistent with a serial structure of the adaptive system and compatible with a central localization of adaptive mechanisms that can be accessed by sensory modalities and effectors.

The second part of this work investigated how sensorimotor adaptation is influenced by cognitive factors. Therefore adaptation was studied in patients with Alzheimer's disease, during exposure to normobaric hypoxia (12.6 Vol.% O₂), and at different task-arrangements (factors were size of discordance, workspace, number of targets). Alzheimer's disease had no direct effect, whereas hypoxia and all task-factors had differential effects on adaptive components. Furthermore, cognitive performance indices correlated with adaptive

improvement, but not with aftereffects. This can be interpreted as an influence of cognitive factors on strategy. Other cognitive performance indices correlated with several aftereffects. This finding suggests a relation between specific cognitive functions and access to adaptive mechanisms.