26 Grundlagen zielgerichteter Motorik

Peter Thier

Die Fortentwicklung der feinmotorischen Leistungen unserer Hände, die unserer Fähigkeit zugrunde liegt, Werkzeuge zu verwenden, ist wahrscheinlich eine der wesentlichen treibenden Kräfte in der menschlichen Evolution gewesen. Die Hand ist für den Menschen so zentral, dass viele Metaphern, die unterschiedliche Arten des Handgebrauchs beschreiben, ihren Einzug in die Umgangssprache genommen haben. Wir »begreifen«, was jemand sagt, wir »bekommen etwas in den Griff« etc. Angesichts der profunden Bedeutung unserer Hände scheint es gerechtfertigt zu sein, handmotorische Leistungen in das Zentrum einer Einführung der Grundlagen zielmotorischer Leistungen zu stellen. Diese Betonung handmotorischer Leistungen ist aber auch deswegen gerechtfertigt, weil viele der Randbedingungen, die Handbewegungen bestimmen, auch für andere motorische Leistungen, wie beispielsweise die Kontrolle von Stand und Gang, gelten.

Gelegentlich ist dann aber doch ein Exkurs in andere Bereiche der Motorik hilfreich. Das gilt beispielsweise für die Diskussion eines der zentralen Probleme der Motorikforschung, nämlich das der Implikation der übergroßen Zahl von Freiheitsgraden, ein Problem das eng mit dem Namen des russischen Physiologen Nikolai Bernstein (1935) verbunden ist. Worum handelt es sich bei diesem »**Problem der Freiheitsgrade**«, gelegentlich auch ganz einfach das »Bernstein-Problem« genannt? Wir betrachten hierzu den einfachen Akt einer ausfahrenden Handbewegung auf ein Objekt zu. Wie viele Variablen müssen wir berücksichtigen, wenn wir die Position und die Orientierung des zu ergreifenden Objektes im Raum beschreiben wollen. Wenn wir von einem kartesischen Koordinatensystem ausgehen, dann können wir die Position des Zentrums des Objektes durch Angabe der X, Y- und Z-Koordinaten in einem kartesischen Raumkoordinatensystem bestimmen. Wir benötigen ferner 3 weitere Variablen, die die Orientierung des Objektes auf 3 rechtwinkelig zueinander orientierten Achsen, nämlich der Hoch-, der Gier- und der Rollachse beschreiben.

Wir betrachten als Nächstes die vielen verschiedenen Möglichkeiten, mit denen wir Hand und Arm bewegen und orientieren, wenn wir versuchen, das betrachtete Objekt zu erreichen und zu ergreifen. Selbst wenn wir einfachheitshalber davon absehen, dass wir das Objekt mit unterschiedlicher Kraft greifen können, bleibt doch eine unendlich große Zahl von Möglichkeiten, Hand und Arm relativ zum interessierenden Objekt und relativ zum Körper zu halten, zu orientieren und zu bewegen. Das ist eine einfache Konsequenz der Tatsache, dass wir sehr viel mehr Variablen benötigen, um die Position der Hand und des Armes relativ zum Objekt und relativ zum Raum zu beschreiben als die insgesamt 6 Variablen, die uns eine vollständige Beschreibung der Lage und der Orientierung des Objektes geben. Wir brauchen deswegen so viele Variablen, weil der menschliche Körper über eine Vielzahl von Gelenken verfügt, die in ihrer Gesamtheit weit mehr als 100 Freiheitsgrade aufweisen. So hat beispielsweise das Schultergelenk 3 Freiheitsgrade, die es ihm erlauben, den Arm nach vorne, nach hinten, nach außen oder nach innen zu bewegen und den Oberarm schließlich nach außen oder innen zu rotieren.

Das Objekt kann auf der Grundlage vieler verschiedener Kombinationen von Gelenkpositionen und Orientierungen erreicht und ergriffen werden. Grundsätzlich ist dieser ungemeine Kombinationsreichtum segensreich. Selbst wenn ein bestimmtes, normalerweise an einer Bewegung beteiligtes Gelenk krankheitsbedingt versteift wäre und z.B. der Arm hierdurch einen Teil seiner Freiheitsgrade einbüßen würde, wäre der Greifende immer noch in der Lage, das

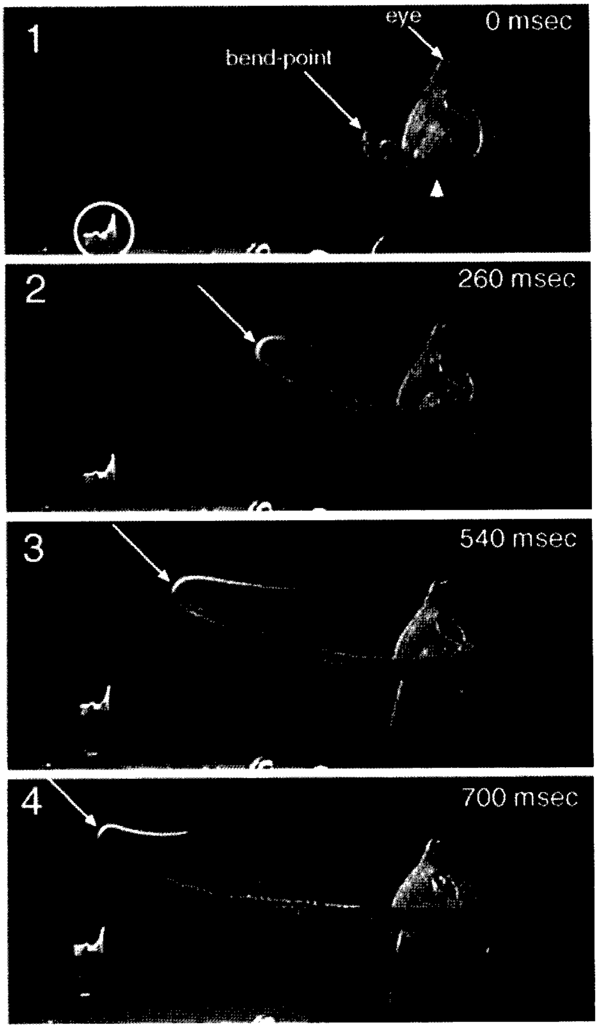


Abb. 26.1. Den Armen eines Oktopus sind sowohl rasche als auch äußerst präzise Bewegungen möglich. (Nach Gutfreund et al. 1996) Es handelt sich bei diesen Armen um Muskelschläuche mit Muskeln, deren Bewegungen durch keinerlei skelettartige Komponenten eingeschränkt werden. Hieraus folgt, dass sie über eine nahezu unbegrenzte Anzahl von Bewegungsfreiheitsgraden verfügen. Nichtsdestoweniger folgen die Bewegungen einigen wenigen, einfachen, stereotypen Mustern. Diese Tatsache ist Ausdruck einer effizienten Kontrollstrategie, die die immense Redundanz der Bewegungsmöglichkeiten eingt und so die neuronale Kontrolle der Bewegung vereinfacht. Zu sehen sind 4 Videobilder, zu unterschiedlichen Zeiten während der Entwicklung einer Armbewegung auf ein Greifziel (eine Plastikscheibe, durch einen weißen Ring ausgewiesen) geschossen. Die Zeiten relativ zum Start der Bewegung werden oben rechts in den Einzelbildern angegeben. Der Oktopusarm streckt sich durch die wellenförmige Bewegung eines Beugungspunktes (»bend-point«), der am Armansatz entspringt, zum Ende des Armes. Die Beugung erfolgt immer dorsal, sodass die Saugringe (*Pfeilkopf*) ventral zu liegen kommen. Die Bewegung des Beugungspunktes verläuft innerhalb einer einzigen Ebene entlang eines leicht gekrümmten Pfades, eine Bewegung, die man als Folge einer lokalen, von proximal nach distal wandernden Kontraktion der dorsalen longitudinalen Muskulatur bei gleichzeitiger Versteifung der transversen Muskulatur verstehen kann. Eine solche stereotype Bewegung dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach verschiedenste Kostenminimierungsfunktionen (Minimierung der eingesetzten Energie, Optimierung der Glattheit der Bewegung etc.) befriedigen, zum anderen aber auch das inverse dynamische Problem erheblich vereinfachen.

interessierende Objekt zu erreichen und zu ergreifen. Er müsste dann nur eine alternative Bewegungsstrategie wählen, die auf Bewegungen und Haltungen basierte, die unabhängig vom betroffenen, nicht länger beweglichen Gelenk wären. Es ist theoretisch möglich, das interessierende Objekt zu erreichen, solange die Zahl der verfügbaren Freiheitsgrade nicht kleiner ist als die Zahl der Variablen, die die Objektposition und Orientierung beschreiben.

Was ist dann aber das Problem? Das (Bernstein-)Problem besteht darin, dass das Gehirn einen Weg finden muss, aus der unendlichen Fülle möglicher Bewegungsstrategien eine auszuwählen und mit Erfolg umzusetzen. Eine extreme Ausprägung erreicht dieses Problem im Falle des Rüssels eines Elefanten oder der Arme eines Oktopus (Abb. 26.1).

Es handelt sich hier um Effektoren, die Muskelschläuche sind, deren Bewegungen durch keinerlei skelettartige Komponenten eingeschränkt werden und denen daher eine nahezu unbegrenzte Anzahl von Bewegungsfreiheitsgraden zur Verfügung steht.

Wie kann das Gehirn aus der unendlichen Fülle möglicher Bewegungsstrategien die richtige auswählen und mit Erfolg umsetzen? Diese Frage macht das »Problem der Freiheitsgrade« aus. Mögliche Antworten: durch Effektorenkopplung oder durch die Minimierung der mit der Bewegung verbundenen »Kosten«.

26.1 Effektorenkopplung versus Kostenminimierung

Mögliche Lösungen des »Bernstein-Problems« lassen sich zwei Gruppen zuordnen: Die erste Gruppe von Antworten geht auf Bernstein selbst zurück. Bernsteins Vorschlag ist, dass die Anzahl der verfügbaren Freiheitsgrade der Bewegung tatsächlich viel kleiner ist als es ein erster Blick auf die beteiligten Gelenke und ihre Bewegungsmöglichkeiten nahelegt. Die zweite Gruppe von Lösungsvorschlägen betont den Aspekt der mit der Haltung und der Bewegung verbundenen »**Kosten**« und schlägt vor, dass das Gehirn eine biomechanische Lösung bevorzugt, die mit einer Kostenminimierung einhergeht.

Wir werfen zunächst einen Blick auf die von Bernstein favorisierte Lösung der Minimierung der zu berücksichtigenden Effektoren durch Kopplung. Mit dem Begriff des Effektors sind die verschiedenen, an der Bewegung beteiligten und für die Bewegung verantwortlichen Körperteile wie etwa Muskeln oder größere Teile eines Armes, wie etwa der Oberarm, gemeint. Das Konzept der **Effektorenkopplung** sieht nun vor, dass die beteiligten Effektoren in **Synergien** eingebunden sind, die sie ihrer Unabhängigkeit berauben. Beispiele solcher Synergien sind u. a. Reflexe, wie etwa der **asymmetrische, tonische Nackenreflex** von Säuglingen: Der Säugling wendet sein Gesicht einer Seite zu und mit dieser Kopfwendung einher geht eine Beugebewegung des Armes zu der Seite, der der Blick zugewandt wird, während der Ellenbogen der gegenüberliegenden Seite gestreckt wird.

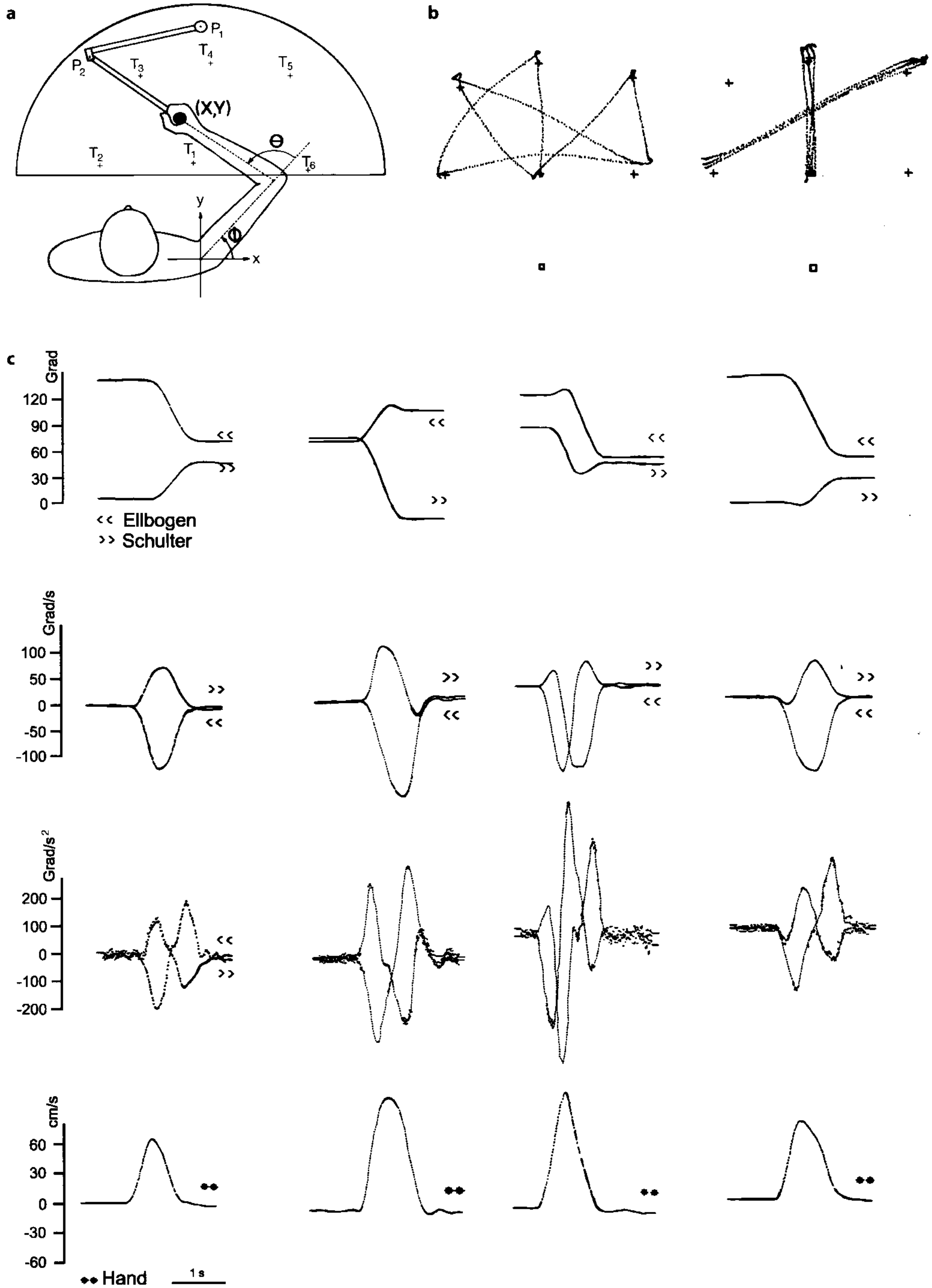
Auch Handbewegungen sind durch Kopplungen gekennzeichnet, die ganz offensichtlich mit einer Reduktion der Zahl der Freiheitsgrade einhergehen: Man versuche beispielsweise mit der einen Hand einen Kreis zu zeichnen und mit der anderen Hand zur gleichen Zeit ein Quadrat. Diese Aufgabe ist kaum befriedigend zu bewältigen, während das gleichzeitige Zeichnen von Kreisen mit beiden Händen keinerlei Probleme bereitet. Ein weiteres Beispiel, das Effektorenkopplung in der Armmotorik belegt, zeigt sich beim Versuch, die Arme oszillatorisch mit unterschiedlichen Frequenzen zu bewegen. Wie man sofort feststellt, wenn man versucht, diese Aufgabe umzusetzen, gibt es starke Interaktionen zwischen den Armen, die man mathematisch gut beschreiben kann, wenn man davon ausgeht, dass die Arme im Prinzip zwei gekoppelte Oszillatoren darstellen. Es gibt nicht nur Interaktionen zwischen den beiden Armen, sondern auch Kopplungen innerhalb eines Armes: Es fällt Probanden üblicherweise sehr viel leichter, den Ellenbogen und das Handgelenk eines Armes gleichzeitig zu beugen oder alternativ hierzu diese Gelenke zu strecken als umgekehrt das Handgelenk zu beugen und den Ellenbogen gleichzeitig zu strecken oder umgekehrt das Handgelenk zu strecken und den Ellenbogen zu beugen.

Solche Kopplungen und Interaktionen, die sich durch viele weitere Beispiele ergänzen ließen, existieren also ganz zweifelsohne. Dass sie von der Natur »erfunden« wurden, um das Problem der übergroßen Zahl der Freiheitsgrade zu lösen, erscheint aber nichtsdestoweniger eher fraglich zu sein. Wie bereits früher ausgeführt, ist es im Prinzip möglich, handmotorische Aufgaben auf vielfältige Arten und Weisen zu lösen, ungeachtet der Tatsache, dass solche Kopplungen und Interaktionen existieren, und mit Blick auf viele Kopplungen von Effektoren, die sich nachweisen lassen, bleibt unklar, welchen Nutzen sie überhaupt haben können. Ein Beispiel, das den Unsinnscharakter mancher Kopplungen belegt, geht auf Schöner u. Kelso (1988) zurück. Wenn man seine beiden Zeigefinger in Antiphase mit relativ geringer Frequenz oszilliert und sich dann entschließt, beide mit einer höheren Frequenz zu bewegen, dann neigen sie dazu, in eine In-Phase-Bewegung überzugehen. Startet man hingegen bei geringer Frequenz mit einer In-Phase der Bewegung und erhöht dann die Bewegungsfrequenz, dann fallen die Finger keineswegs in eine Antiphasenbewegung, sondern sie bleiben in Phase.

Wir betrachten einen letzten Befund, der die Vorstellung, dass Effektorenkopplung dazu dient, das Problem der zu großen Zahl von Freiheitsgraden zu lösen, zuwiderläuft. Wie bereits von Bernstein betont, neigen Probanden dann, wenn es darum geht, neue Aufgaben zu erlernen, dazu, die Gelenke zu versteifen und so die Zahl der zu kontrollierenden Variablen zu reduzieren, sprich, die Zahl der beteiligten Freiheitsgrade zu mindern. Mit zunehmender Übung werden dann die beteiligten Gelenke zunehmend »befreit« und es wird das reiche Repertoire der Relativbewegungen zwischen Effektoren ausgenutzt, um die Bewegung zu optimieren. Ein Beispiel für diese Art des motorischen Lernens bieten etwa Sportschützen, die zu Anfang ihrer Karriere, in Ihrem Bemühen, die Pistole im Raum zu stabilisieren, dazu neigen, ihr Handgelenk zu versteifen. Erfahrene Schützen erlauben ihrem Handgelenk hingegen das ihm mögliche volle Bewegungsrepertoire, um unbeabsichtigte Bewegungen im Ellenbogengelenk durch geeignete Ausgleichsbewegungen des Handgelenkes zu kompensieren und umgekehrt (Rosenbaum et al. 1996).

! Das Konzept der Effektorenkoppelung sieht vor, dass die beteiligten Effektoren (z.B. Elemente des Arms wie Oberarm, Unterarm, Handwurzel etc.) in Synergien eingebunden werden und hierdurch ihrer Unabhängigkeit beraubt werden.

Eine sehr viel überzeugendere Antwort auf das Problem der zu großen Zahl der motorischen Freiheitsgrade stellt das Konzept der Kostenbeschränkung oder **Kostenminimierung** dar, ein Konzept, das vergleichsweise neueren Datums ist. Wie bereits erwähnt geht dieses Konzept davon aus,


a
P_1
P_2
T_4
T_3
T_5
(X,Y)
Θ
T_2
T_1
T_6
y
Φ
x
b
c
Grad
120
90
60
30
0
<< Ellbogen
>> Schulter
Grad/s
100
50
0
-50
-100
Grad/s²
200
100
0
-100
-200
cm/s
60
30
0
-30
-60
•• Hand
1 s

dass aus der großen Fülle von Stellungen und Bewegungen diejenigen ausgewählt werden, deren Ausführung mit einer Minderung des mit ihnen verbundenen Aufwandes, der mit ihnen verbundenen »Kosten«, einhergeht. Wie werden die mit der Bewegung verbundenen Kosten gemessen – oder anders gefragt, welche Kosten werden minimiert? Das ist eine Frage, die seit Beginn der 80er Jahre erhebliches Interesse gefunden hat und nach wie vor kontrovers diskutiert wird. Hogan und Mitarbeiter (Hogan 1984; Flash u. Hogan 1985) schlossen aufgrund ihrer Analyse von Bewegungen, die von einem Punkt zu einem anderen in der horizontalen Ebene ausgeführt wurden, dass das Nervensystem versuche, die Glattheit (»smoothness«) der Bewegung zu optimieren, also Abweichungen von der Glattheit zu minimieren. Die Schlussfolgerung, dass das Nervensystem versuche, ein Maximum an Glattheit zu erzielen, basiert auf der Beobachtung, dass Handbewegungen, die von einem Punkt zum anderen führen, immer geraden Trajektorien folgen und dass die tangentiale Geschwindigkeit solcher Bewegungen sehr gut durch eine Glockenfunktion zu beschreiben ist, obwohl die Trajektorien der beteiligten Gelenke in Koordinatensystemen, die den »Gelenkraum« aufspannen (z.B. Flexion vs. Extension im Ellenbogengelenk usw.) alles andere als glatt und stereotyp sind (◘ Abb. 26.2).

Eine Alternative zu der von Flash u. Hogan propagierten Ansicht, dass Glattheit maximiert werde, ist die von Uno und Mitarbeitern (1989) vertretene Vorstellung, dass das Nervensystem sich für solche Trajektorien entscheide, die mit einer Minimierung der für die Realisierung erforderlichen Veränderungen der Drehmomente, die auf die Gelenke wirken, verbunden seien. Diese Schlussfolgerung erfährt eine Unterstützung durch die Beobachtung, dass eine Last, die die Hand, die sich zwischen zwei Punkten hin und her bewegt, die Hand unter Umständen erheblich von der Ideallinie zwischen den beiden Punkten wegführt. Diese Abweichung von der Geraden wird durch das Modell von Uno und Mitarbeitern, anders als durch das von Flash u. Hogan, korrekt vorausgesagt.

Die Debatte über die Frage, welche Kostenfunktion minimiert wird, hält bis zum heutigen Tage an und verschiedene Alternativen zu den beiden erwähnten Minimierungsprinzipien sind vorgeschlagen worden. Die vielleicht spekulativste zu minimierende Kostenfunktion, die vorgeschlagen wurde, ist eine neuronale Funktion, die die Gesamtheit der für die Planung und Realisation einer Bewegungstrajektorie erforderlichen neuronalen Aktivitäten ausdrückt.

Kostenminimierung dürfte auch die Strategie sein, die der Octopus einsetzt, um mit dem Problem der übergroßen Zahl von Bewegungsfreiheitsgraden fertigzuwerden. Wie in ◘ Abb. 26.1 gezeigt, folgen die Armbewegungen des Oktopus einigen wenigen, stereotypen Mustern, die die immense Redundanz der Bewegungsmöglichkeiten einengen. Ob hier primär der Energieaufwand, der neurale Aufwand oder die Glattheit der Bewegung optimiert werden, muss offenbleiben.

Kostenminimierungsfunktionen wählen aus der Vielzahl möglicher Bewegungsbahnen diejenige aus, die mit einem Minimum an Aufwand (oder »Kosten«) verbunden ist. Welche Kostenfunktion vom Zentralnervensystem minimiert wird, ist stritttig. Diskutiert werden etwa die Minimierung der Abweichungen von einer möglichst glatten Bewegungsbahn oder die Minimierung der Veränderungen der die Bewegung generierenden Drehmomente.

26.2 Das Listing'sche Gesetz

In der Diskussion um die Kontrolle von Armbewegungen spielt das Problem der zu großen Zahl von Freiheitsgraden

◄ **◘ Abb. 26.2a–c.** Untersuchung von Handbewegungen in der horizontalen Ebene. (Nach Morasso 1981)
a Experimenteller Aufbau zur Untersuchung von Handbewegungen in der horizontalen Ebene. Betrachtete Variablen: X, Y die kartesischen Koordinaten der Hand; Θ, Φ Winkelkoordinaten der Gelenke, deren Bewegungen erlaubt waren (keine Handgelenksbewegungen erlaubt). Mögliche visuelle Handziele: *T1,…,T5*. Es wurde nur immer ein Handziel präsentiert. Wenn ein Handziel ausgeschaltet wurde, wurde gleichzeitig ein zweites eingeschaltet. Die Probanden hatten die Aufgabe, von einem Handziel zum anderen zu wechseln. **b** Beispielhafte Handtrajektorien einer Versuchsperson in der horizontalen Ebene. Die *Kreuze* geben die Zielpositionen an, das *Quadrat* die Position der Schulter. **c** Gelenkbewegungen und Handtrajektorien für 4 verschiedene Bewegungen derselben Versuchsperson als Funktion der Zeit. Jede Spalte beschreibt eine Bewegung. Spalte 1: Bewegung von T1 nach T4; Spalte 2: T3 nach T4; Spalte 3: T2 nach T5; Spalte 4: T1 nach T5. Reihe 1: Gelenkwinkel; Reihe 2: Gelenkgeschwindigkeit; Reihe 3: Gelenkbeschleunigung; Reihe 4: tangentiale Handgeschwindigkeit. Die Muster der Gelenkbewegung sind stark abhängig von der gewählten Trajektorie, teilweise mit eingipfeligen, teilweise mit doppelgipfeligen Geschwindigkeitsprofilen. Die Profile der tangentialen Handgeschwindgkeit hingegen sind monomorph eingipfelig glockenförmig mit wenig Abhängigkeit von der Wahl der räumlichen Trajektorie. Eine einfache Erklärung dieser Befunde wäre die, dass die zentralen Kommandos, die diesen Bewegungen zugrunde liegen, die Bewegung der Hand im Raum und nicht die Bewegung einzelner Gelenke programmieren.

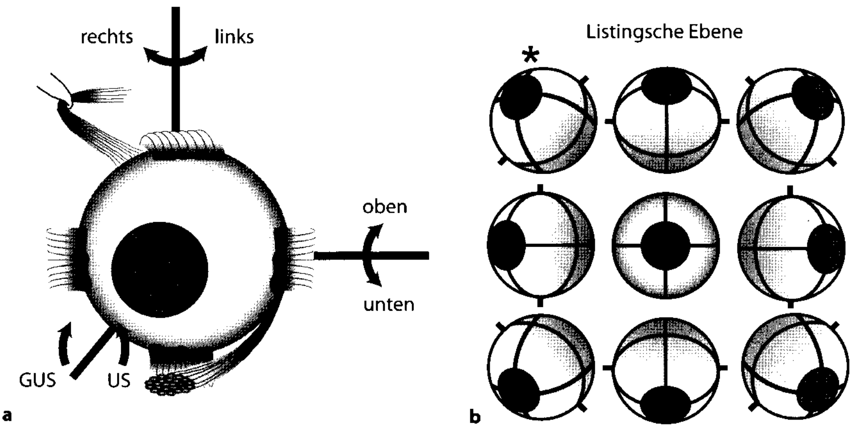


Abb. 26.3. **a** Das Auge wird von 3 antagonistisch organisierten Augenmuskelpaaren bewegt, die Rotationen um beliebige Achsen in einem dreidimensionalen kartesischen Koordinatensystem, das durch die horizontale, die vertikale und eine torsionale Achse aufgespannt wird, erlaubt (*GUS* ; *US*). **b** Das Donder'sche Gesetz besagt, dass die Orientierung des Auges im dreidimensionalen Raum immer dieselbe ist, sobald es in eine spezifische Richtung schaut, unabhängig davon, auf welche Weise diese Blickrichtung eingenommen wurde. So könnte etwa die mit einem Stern ausgezeichnete Blickrichtung erreicht worden sein, indem das Auge sich zunächst nach oben und dann nach rechts oder aber umgekehrt zuerst nach rechts und dann nach oben bewegte. Das Listing'sche Gesetz legt die mit einer spezifischen Blickrichtung verbundene Orientierung fest. Sie ist dadurch gegeben, dass die Achsen (in **b** *schwarz* eingezeichnet), um die das Auge gedreht werden muss, um von der Geradeausrichtung (der Primärposition) in die neue Blickrichtung zu gelangen, in einer Ebene, der Listing'schen Ebene, liegen müssen

etwa seit den 60er Jahren des 20. Jahrhunderts eine wesentliche Rolle. In der Okulomotorik ist dieses Problem aber weit länger, nämlich seit mehr als 100 Jahren bekannt. Das **Listing'sche Gesetz** stellt eine sehr frühe Antwort auf die Frage dar, wie das Problem der zu großen Zahl von Freiheitsgraden in der Okulomotorik gelöst werden könne. Jedes Auge wird von 6 Muskeln bewegt, die die Augen horizontal, vertikal, aber auch torsional, nämlich um eine innere mittsagittale Achse bewegen können (■ Abb. 26.3a). Eine vollständige Beschreibung der Augenbewegung erfordert also eine Spezifizierung von drei Variablen, einer X-, einer Y- und einer Torsionsvariablen Z. Zielgerichtete Augenbewegungen sind durch eine Reduktion der Zahl der beteiligten Freiheitsgrade von drei auf zwei gekennzeichnet, weil torsionale Bewegungen weitestgehend ausgeschaltet werden. Dies wird dadurch erreicht, dass nur solche Augenbewegungen zulässig sind, die auf Augenrotationen um Achsen basieren, die in einer Ebene (der Listing'schen Ebene) liegen, die senkrecht zur Geradeausrichtung der Augen steht.

! Die Augen verfügen über 3 Freiheitsgrade der Bewegung – horizontal (X), vertikal (Y) und torsional (Z), sodass für eine gegebene Blickrichtung (X, Y) im Prinzip unterschiedliche Orientierungen (Z) möglich sind.
Die Orientierung des Auges ist aber für eine gegebene Blickrichtung konstant (Donder'sches Gesetz). Zielgerichtete Augenbewegungen sind mit Orientierungen verbunden, die die torsionale Komponente minimieren (Listing'sches Gesetz).

Warum wird die torsionale Bewegungskomponente im Falle zielgerichteter Augenbewegungen minimiert? Ist die Vermeidung torsionaler Augenbewegungen Ausdruck biomechanischer Einschränkungen oder ist sie Ausdruck einer Kostenminimierungsstrategie, die es erlaubt, den Energieaufwand, der mit den okulären Augenbewegungen verbunden ist, zu minimieren? Eine Antwort, die Hermann von Helmholz Ende des 19. Jahrhunderts gab, ist unverändert aktuell. Er schlug vor, dass eine Ausschaltung torsionaler Bewegungskomponenten letztendlich einem verlässlichen Seheindruck diene. Würde das Listing'sche Gesetz nicht gelten, dann wären mit unterschiedlichen Augenpositionen in der frontoparallelen X/Y-Ebene unterschiedliche Verrollungen des Auges und damit unterschiedliche Orientierungen des Bildes ein und desselben Sehobjektes auf der Netzhaut die Folge. Ein Objekt, das in einer Augenposition vielleicht vertikal orientiert erschiene, würde dann vielleicht in einer anderen Augenposition als zur einen oder anderen Seite verkippt wahrgenommen werden.

26.3 Koordinatensysteme für Handbewegungen

Unsere Aufgabe sei es, einen Roboter zu bauen, dem es möglich ist, seine Hand von einem Punkt A zum Punkt B zu bewegen. Wir würden hierzu vermutlich zunächst die gewünschte Trajektorie, die A und B verbindet, in einem Raumkoordinatensystem beschreiben und in einem nächsten Schritt diese Trajektorie in die intrinsische Geometrie des Roboterarmes übersetzen, d.h. beschreiben, welche Bewegungen innerhalb der beteiligten Gelenke nötig sind, um die Roboterhand von A nach B zu bewegen. Wir würden dann schließlich die Kontrollsignale ermitteln, die erforderlich sind, um die nötigen Gelenkbewegungen zu realisieren.

Plant unser Gehirn Trajektorien so wie unser Computeringenieur in einem externen Koordinatensystem oder plant es Gelenkbewegungen? Wie die Betrachtung eines einfachen Beispiels lehrt, ist das erstere der Fall: Die Aufgabe sei es, die Hand über eine Strecke von etwa 10 cm von rechts nach links entlang der Horizontalen in einer frontoparallelen Ebene zu bewegen. Die Bewegung wird zunächst in einem Abstand von 30 cm vom Rumpf, in einem zweiten Durchgang in einem Abstand von etwa 1 m ausgeführt. Bewegt sich die Hand in einem Abstand von 30 cm vom Schultergelenk, dann ist die Bewegung im beteiligten Schultergelenk, in Winkelgrad bemessen, offensichtlich weit größer als die Bewegung im Schultergelenk, die erforderlich ist, um die Hand über 10 cm in einem Abstand von 1 m zum Rumpf zu bewegen. Nachdem die torsionale Bewegung im Schultergelenk bei geringem Abstand der Hand also wesentlich größer ist, wäre zu erwarten, dass die Trajektorie, die von der Hand ausgeführt wird, im Falle eines geringen Abstandes eher einem Kreissegment, denn einer geraden Linie entsprechen sollte. Tatsächlich findet man aber, dass das Ausmaß der Kurvatur der Handtrajektorie weitestgehend unabhängig vom Abstand ist. Das rührt, wie eine genauere Betrachtung der beteiligten Gelenkbewegungen zeigt, daher, dass Ausgleichsbewegungen im Ellenbogengelenk ausgeführt werden, die dazu führen, dass die Kurvatur der Bewegung gering und vor allem konstant gehalten wird. Unser Gehirn plant also ganz offensichtlich möglichst einfache Bewegungstrajektorien in einem externen Koordinatensystem, die durch unterschiedliche Kombination von Gelenkbewegungen realisiert werden können.

! Handbewegungen werden in einem externen Koordinatensystem und nicht in Gelenkkoordinaten geplant.

Zu derselben Schlussfolgerung führt die Betrachtung von Handbewegungen in der horizontalen Ebene (◘ Abb. 26.2). Die Versuchsperson bewegt ihre Hand zwischen unterschiedlichen, in der horizontalen Ebene angeordneten Zielen hin- und her. Die Muster der Gelenkbewegungen sind stark abhängig von der gewählten Trajektorie, teilweise mit eingipfeligen, teilweise mit doppelgipfligen Geschwindigkeitsprofilen einhergehend. Die Profile der Handgeschwindigkeit sind hingegen monomorph eingipflig, glockenförmig. Dieser Befund spricht dafür, dass die zentralen Kommandos die Bewegung im Raum und nicht die Bewegung einzelner Gelenke kodieren und dass sie darüber hinaus einem der genannten Kostenminimierungsprinzipien genügen dürften.

Die Vorstellung, dass das Gehirn tatsächlich Trajektorien in einem externen Bezugssystem programmiert, findet ihre Bestätigung durch Einzelzellableitungen aus dem primären motorischen Kortex wacher, sich definiert verhaltender Affen. Viele Neurone in diesem Teil des Gehirns bevorzugen gerade Bewegungstrajektorien in individuell konstanten Vorzugsrichtungen relativ zu einem externen Bezugssystem. Wie Georgopoulos und Mitarbeiter (1986, 1989) zeigen konnten, lässt sich die Bewegungsrichtung der Hand des Affen mit erstaunlicher Präzision aus dem »Populationsvektor«, eines Maßes der »Kollektivaktivität« einer größeren Gruppe solcher Neurone, voraussagen.

26.4 Das Problem der inversen Dynamik

Wie wird die geplante Trajektorie realisiert, oder mit anderen Worten, wie ist es dem Gehirn möglich, die Kräfte zu berechnen, die die beteiligten Muskelgruppen entwickeln müssen, um die gewünschte Trajektorie zu realisieren? Das ist die Frage, die gemeint wird, wenn man vom »Problem der inversen Dynamik« spricht. Gefragt wird also nicht, wie in der Newton'schen Mechanik üblich, welche Trajektorie resultiert, wenn vorgegebene Kräfte an einem Massenpunkt angreifen, sondern umgekehrt, welche Kräfte erforderlich sind, um eine vorgegebene Trajektorie zu realisieren.

Wir betrachten zunächst den einfachen Fall einer Eingelenksbewegung. Das Drehmoment $T(t)$, das von den an diesem Gelenk ansetzenden Muskeln produziert wird, ist gegeben durch die Gleichung $T(t) = I \times A''(t) + V \times A'(t)$, wobei $A(t)$ den Gelenkwinkel, I das Trägheitsmoment des bewegten Extremitätensegmentes und V die Gelenksviskosität beschreibt. $A'(t)$ und $A''(t)$ stellen die erste bzw. zweite Ableitung der Gelenkposition dar. Im Falle von mehrgelenkigen Armbewegungen nimmt diese Gleichung eine weit komplexere Gestalt an. Zunächst einmal sind die beteiligten Gelenkwinkel und ihre Ableitungen nicht mehr länger skalare Größen, sondern Vektoren, deren Dimensionalität der Zahl der Freiheitsgrade der beteiligten Gelenke entspricht. Entsprechend sind im Falle von Mehrgelenksbewegungen I und V keine Konstanten, sondern Matrizen. Eine weitere Komplikation erwächst daraus, dass I, das Trägheitsmoment der bewegten Segmente, nicht mehr konstant ist, sondern von der Armkonfiguration abhängt.

! Das Gehirn plant Bewegungen, charakterisiert durch kinematische Größen (z.B. Handposition und -geschwindigkeit als Funktion der Zeit) zunächst unbelastet von der Frage, wie diese physikalisch realisiert werden können. Diese Bewegungen müssen durch wohlbemessene Kräfte – also letztlich Muskelaktionen – umgesetzt werden. Wie werden diese Kräfte aus den vorgegebenen kinematischen Größen abgeleitet und optimiert? Das ist das Problem der inversen Dynamik.

Schließlich muss ein weiterer Term, der dynamische Interaktionen zwischen den beteiligten Gelenken beschreibt, berücksichtigt werden. Das Mehrgelenksäquivalent der Einzelgelenksgleichung lautet demnach: $T(t) = I(A(t)) \times A''(t) + c(A(t), A'(t)) + V \times A'(t)$, wobei $c(A(t), A'(t))$ der Interaktionsterm ist, der die nichtlinearen Interaktionen zwischen den Gelenken, die selbst bei vergleichsweise geringen Bewegungsgeschwindigkeiten eine nennenswerte Rolle spielen, beschreibt. Mit anderen Worten, das Gehirn hat eine recht komplexe Gleichung zu lösen, will es das Problem der inversen Dynamik bewältigen.

In der Robotik, in der anstelle von Muskeln Motoren die aktiven Elemente darstellen, werden zwei unterschiedliche Lösungswege beschritten. Der eine besteht darin, die Gleichung »online« zu lösen, wobei verschiedene, vereinfachende Annahmen gemacht und unterschiedlichste Algorithmen eingesetzt werden, ein Lösungsweg, der trotz der Vereinfachungen hohe Anforderungen an die Rechenleistung stellt. Eine Alternative ist die, die für die gewünschten Bewegungen, die durch einen Satz kinematischer Variablen ($A(t)$, $A'(t)$, $A''(t)$) definiert sind, erforderlichen Drehmomente vorab zu berechnen und in Tabellen (»look-up tables«) abzulegen, aus denen sie bedarfsweise ausgelesen werden können. Solche Tabellen sind nichts anderes als gut strukturierte Gedächtniselemente. Das Rechenproblem wird hier also überführt in ein Problem der Speicherung einer genügend großen Zahl von Gedächtnisinhalten und deren ausreichend schnelle Abrufbarkeit. Dieser Lösungsweg hat zwei Nachteile: 1. Er benötigt, wie bereits angedeutet, ein enormes Maß an Gedächtniskapazität. 2. Verändern sich die Eigenschaften der Extremität, beispielsweise dadurch, dass eine Last aufgegriffen wird, oder dadurch, dass sich die Größe der Extremität im Verlaufe der Entwicklung verändert, so müssen die Tabellen überarbeitet werden.

Die Gelenke des Roboterarmes werden durch kleine Motoren bewegt und die Aufgabe des Ingenieurs besteht darin, geeignete Kontrollsignale für die beteiligten Motoren zu programmieren. Glücklicherweise ist die Beziehung zwischen diesen Kontrollsignalen und den von den Motoren entwickelten Drehmomenten sehr einfach und verlässlich. Im Falle eines biologischen Armes sind die Aktoren, die die Gelenke bewegen, Muskeln, die von Motoneuronen im Rückenmark kontrolliert werden. Die Entladung der Motoneurone weist aber keine einfache, konstante Beziehung zur Größe der von den Muskeln entwickelten Drehmomente auf. Die entwickelten Drehmomente hängen nämlich sowohl von der Gelenkposition als auch von der Geschwindigkeit der Gelenkbewegung ab, was die Komplexität des inversen dynamischen Problems in der Biologie weiter erhöht und manchen Autor zweifeln lässt, dass das Problem der inversen Dynamik in biologischen Systemen nach Art des technischen Vorbildes zu bewältigen sein könnte.

26.5 Die Theorie der Gleichgewichtspunkte

Eine Lösung, die sich grundsätzlich von technischen Lösungen unterscheidet, bietet die »Theorie der Gleichgewichtspunkte« (»equilibrium point theory«; Feldmann 1966a,b; Bizzi et al. 1992) an. Ihr Grundgedanke besteht letztlich darin, die **explizite** Lösung des inversen dynamischen Problems, d.h. die Berechnung von Drehmomenten auf der Grundlage von kinematischen Variablen, zu vermeiden. Die Theorie der Gleichgewichtspunkte nimmt an, dass man einen Muskel im Grunde genommen als Feder ist kann, die Kräfte produziert, deren Größe proportional der Federlänge ist. Eine mechanische Feder ist durch eine lineare Beziehung von Kraft F und Länge L gekennzeichnet: $F = k \times L$; k ist die Federkonstante, eine für die betrachtete Feder charakteristische Größe. Anders als die mechanische Feder ist die Federkonstante im Falle des Muskels nicht konstant. Ihre Variation führt zu unterschiedlichen Kraft-Längen-Funktionen. Welche Federkonstante bzw. welche Kraft-Längen-

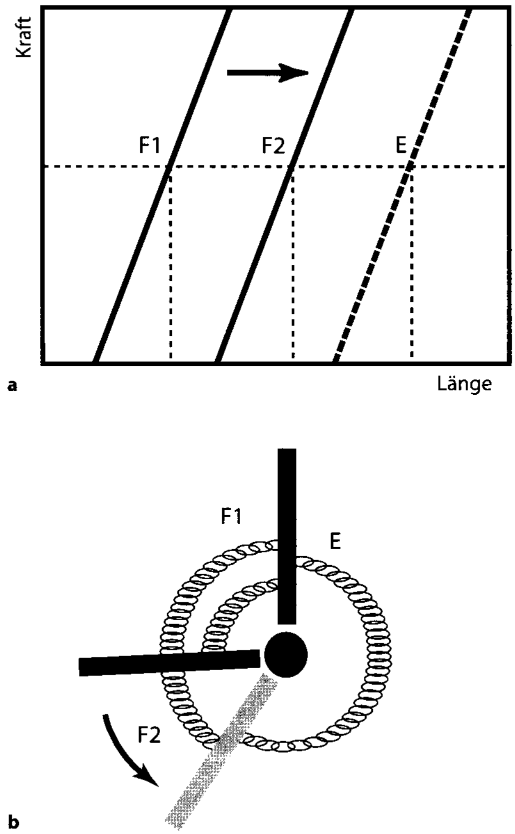
Funktion gilt, wird durch die Entladung des den betrachteten Muskel innervierenden Motoneurons festgelegt: Vereinfacht gesagt, je stärker die Erregung des Motoneurons, desto mehr kontrahiert sich der Muskel und desto größer ist seine Steifigkeit, sprich seine Federkonstante.

! Die **Theorie der Gleichgewichtspunkte** stellt eine Lösung des **Problems der inversen Dynamik** dar, die dadurch gekennzeichnet ist, dass sie die explizite Berechnung dynamischer Variabler (Kräfte, Drehmomente) entbehrlich macht.

Ein Gelenk wird typischerweise durch zwei Gruppen antagonistischer Muskeln kontrolliert, eine Konfiguration, die wir in der nachfolgenden Betrachtung durch die Annahme zweier antagonistischer Muskeln vereinfachen wollen. Die Bewegung im Gelenk wird dann zum Stillstand kommen, wenn die Drehmomente, die die beiden antagonistischen Muskeln produzieren, genau gleich sind (■ Abb. 26.4). Die Gelenkposition an der ein Kräftegleichgewicht erreicht wird, wird von den Kraft-Längen-Funktionen der beteiligten Muskeln abhängen. Will man eine andere Gelenkposition einstellen, so muss man lediglich die Kraft-Längen-Funktion eines der beiden Muskeln verändern. Will man kontinuierlich von einer Gelenkposition zur nächsten wechseln, dann erfordert das die Bewegung durch eine Folge von Kraft-Längen-Funktionen, die eine Sequenz von Gleichgewichtspunkten definieren, die zwischen Start- und Zielgelenkposition aufgereiht sind. Diese Folge von Gleichgewichtspunkten wird »**virtuelle Trajektorie**« genannt. Variiert man die Zeit, die verstreicht, bis eine neue Kraft-Längen-Funktion ausgewählt wird, dann verändert man die Geschwindigkeit, mit der die Bewegung entlang der virtuellen Trajektorie erfolgt.

Die faszinierende Konsequenz dieses Konzeptes der Gleichgewichtspunkte und der virtuellen Trajektorien ist die Tatsache, dass das Gehirn kein explizites Wissen der beteiligten Kräfte und Drehmomente haben muss, um eine Bewegung umzusetzen. Alles was das Gehirn zu tun hat, ist Gleichgewichtspunkte bzw. virtuelle Trajektorien auszuwählen. Kräfte und Drehmomente sind keine explizit kontrollierten Variablen. Sie folgen gleichsam automatisch aus der Wahl der Gleichgewichtspunkte.

Gibt es Evidenzen, die dieses Konzept unterstützen? Offensichtlich ist eine Voraussage der Theorie der Gleichgewichtspunkte, dass Probanden eine präzise Bewegung selbst bei völligem Fehlen von Rückmeldungen über den Erfolg der Bewegung ausführen können sollten. Der Zielpunkt der Bewegung entspricht einem Gleichgewichtspunkt, und



■ Abb. 26.4a,b. Skizze, die den Grundgedanken der Theorie der Gleichgewichtspukte wiederzugeben versucht. **a** Körpersegment, an dem 2 antagonistische Muskeln (Flexor *F* und Extensor *E*) ansetzen. *F1* und *F2* stehen für zwei unterschiedliche Kontraktionzustände des Muskels F, Folge eines unterschiedlichen neuronalen Eingangs, der die Kraft-Längen-Funktion dieses Muskels (**b**) verschiebt. Damit der Muskel im Kontraktionszustand *F2* eine Kraft entwickeln kann, die in der Lage ist, die von *E* zu kompensieren, muss der Muskel stärker gedehnt werden. Mit dem Wechsel vom Kontraktionszustand *F1* zum Kontraktionszustand *F2* ist daher eine Extensionsbewegung verbunden

wenn der Arm diesen Punkt erreicht hat, dann sollte er sich nicht mehr weiterbewegen, selbst dann nicht, wenn keinerlei visuelle oder taktile Rückmeldung über die erreichte Armposition verfügbar wäre. Tatsächlich konnten Bizzi und Mitarbeiter (1984) zeigen, dass genau das der Fall ist.

Eine andere, gleichfalls prüfbare Voraussage der Theorie der stabilen Gleichgewichtspunkte bzw. der der virtuellen Trajektorien ist die Stabilität der ausgeführten Bewegungen. Wenn beispielsweise während der Ausführung einer Handbewegung eine nicht vorhersehbare Störung die Hand von der ursprünglich geplanten Trajektorie abweichen lässt,

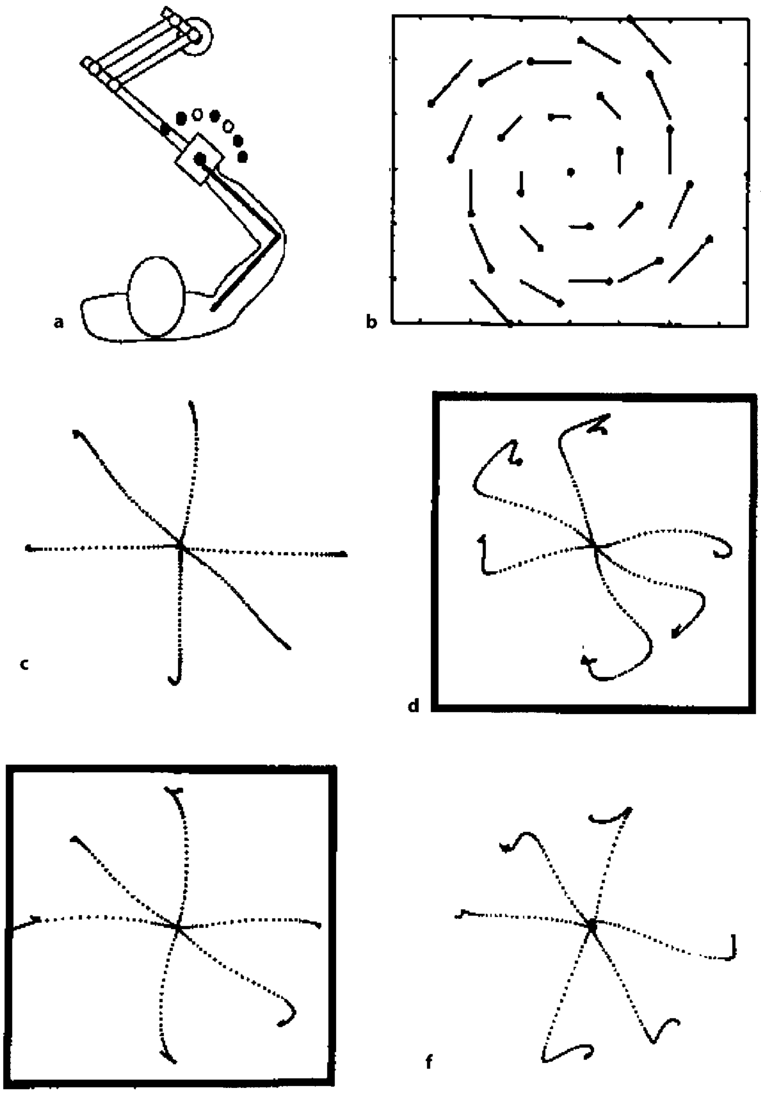


Abb. 26.5. **a** Proband bewegt ein Manipulandum mit der Hand. Er hat die Aufgabe, einen Marker, der die Position des Manipulandums auf einem Monitor anzeigt, in kleine Zielzonen zu bewegen. Die Ziele sind im Abstand von 10 cm in einer Richtung von 0°, 45°..., 315° relativ zur Ruheposition angeordnet. **b** Darstellung eines externen Kraftfeldes, das in einem Teil des Versuches die Bewegung des Manipulandums beeinflusst. **c** Die Trajektorien, die nach einem initalen Training ausgeführt werden, sind gerade. **d** Es resultieren zunächst gekrümmte Trajektorien, wenn das in **b** wiedergegebene externe Kraftfeld die Bewegung beeinflusst. **e** Nach längerem Üben in Gegenwart des Kraftfeldes werden die Trajektorien wieder gerade. **f** Wird das Kraftfeld nach dem Lernen beseitigt, dann stellt sich ein Nacheffekt in Form von Trajektorien ein, deren Krümmung der durch das Kraftfeld induzierten Abweichung entgegengesetzt ist. (Nach Gandolfo et al. 1996)

dann sollte die Hand ohne Verzögerung auf die ursprüngliche Bahn zurückkehren, sobald die Störung abgeklungen ist. Tatsächlich ist es genau das, was man findet.

Gibt es physiologische Evidenzen, die die Theorie der Gleichgewichtspunkte unterstützen? Bizzi et al. (1991) konnten zeigen, dass das lumbale Rückenmark von Fröschen und von Ratten eine grobe Karte stabiler Gleichgewichtspunkte der unteren Extremität enthält. Aktiviert man diese Repräsentationen durch Mikrostimulation, so bewegt das Tier die untere Extremität in eine stabile Position im Raum. Mit anderen Worten, der stimulierte Ort scheint eine Gleichgewichtsposition zu repräsentieren.

Durch gleichzeitige Aktivierung mehrerer Orte im Rückenmark, die verschiedene Gleichgewichtspunkte repräsentieren, lassen sich intermediäre Positionen erreichen und durch Wechsel von einem spinalen Ort zu einem anderen lassen sich tatsächlich Bewegungen der Extremität entlang »virtueller« Trajektorien reproduzieren.

26.6 Motorisches Lernen und interne Modelle

Die Theorie der Gleichgewichtspunkte und das Konzept der »virtuellen Trajektorie« macht die explizite Berücksichtigung dynamischer Variablen bei der Ausführung der Bewegung verzichtbar. Das bedeutet aber selbstverständlich nicht, dass dynamische Variablen irrelevant wären. Dynamische E inflüsse, wie die von Lasten ausgehenden Kräfte, verändern die Lage der Gleichgewichtspunkte für gegebene Federkonstanten und damit auch die Eigenschaften der virtuellen Trajektorie. Sie sind dafür verantwortlich, dass die »virtuelle Trajektorie« von der geplanten abweichen kann. Die optimale Anpassung der realen Trajektorie an die geplante Trajektorie erfordert daher die Optimierung der virtuellen Trajektorie, die die Erfassung der dynamischen Interaktionen zwischen dem Handelnden und der Welt impliziert.

Die Berücksichtigung der Auseinandersetzung mit der »Physik der Welt« weist alle Eigenschaften des Lernens auf, wie ein Blick auf das Beispiel in ◘ Abb. 26.5 zeigt. Wiedergegeben sind in den Teilen a–f Handbewegungen eines Probanden, dessen Aufgabe es war, einen Marker, der die Position eines mit der Hand bewegten Manipulandums anzeigte, in kleine Zielzonen auf dem Monitor zu bewegen, die im Abstand von 10 cm in einer Richtung von 0°, 45°, ..., 315° relativ zur Ruheposition angeordnet waren (◘ Abb. 26.5a). ◘ Abbildung 26.5c zeigt die geraden Trajektorien, die nach einem initalen Training ausgeführt werden und ◘ Abb. 26.5d die gekrümmten Trajektorien, die resultieren, wenn das in ◘ Abb. 26.5b wiedergegebene externe Kraftfeld die Bewegung beeinflusst. Wird die Bewegung in diesem externen Kraftfeld geübt, dann werden die Trajektorien im Verlaufe der Zeit trotz des Fortbestehens des Kraftfeldes zunehmend gerader (◘ Abb. 26.5e). Diese Kompensation wird im Verlaufe weniger Stunden aufgebaut und konsolidiert. Wird das Kraftfeld nach dem Lernen beseitigt, dann stellt sich ein Nacheffekt in Form gekrümmter Trajektorien ein, eine Abweichung von der Geraden, die der durch das Kraftfeld induzierten Abweichung entgegengesetzt ist (◘ Abb. 26.5f). Diese Anpassungen an externe Kräfte zeigen ein hohes Maß an Spezifität. Sie sind beschränkt auf den Teil des Arbeitsraumes, in denen sie erfahren wurden und sie zeigen eine Abhängigkeit von der Orientierung der Hand, die das Manipulandum führt. Diese Anpassung kann als Ausdruck der Entwicklung eines spezifischen **internen Modelles** verstanden werden, das den durch Erfahrung erworbenen Einfluss der physikalischen Welt auf die Bewegung widerspiegelt und zur Optimierung der Trajektorien genutzt wird. Als denkbare anatomische Substrate solcher interner Modelle werden Netzwerke, die das Cerebellum, den primären motorischen Kortex und die Basalganglien enthalten, diskutiert.

Zusammenfassung

Motorische Leistungen wie zielgerichtete Handbewegungen sind durch ein ungewöhnliches Maß an Komplexität gekennzeichnet, das im Wesentlichen Folge der Vielschichtigkeit der geometrischen, mechanischen und anatomischen Randbedingungen motorischer Leistungen ist. Das Gehirn, das Bewegungen plant und ihre Ausführung kontrolliert, muss dieser Komplexität Rechnung tragen. Der diese Einführung beherrschende Gedanke ist der, dass das Gehirn dieser Aufgabe gerecht wird, indem es Wege findet, die Komplexität und damit auch die Anforderungen an seine »Rechenleistung« zu reduzieren. Eine zweifelsohne stark vereinfachende und nicht unwidersprochene Sicht ist die, dass das Gehirn zunächst gleichsam ideale Bewegungstrajektorien in externen Koordinaten entwirft. Die ideale Trajektorie genügt einem Minimierungsprinzip, das die mit der Trajektorie verbundenen »Kosten« möglichst klein hält. Erst in einem zweiten Schritt erfolgt die Berechnung von Gelenkbewegungen einschließlich der beteiligten dynamischen Größe, also der Kräfte und Drehmomente. Die Frage, wie die Umsetzung der Informationen über die Trajektorie in dynamische Größen bewerkstelligt wird, ist Gegenstand des Problems der inversen Dynamik. Die Theorie der Gleichgewichtspunkte stellt eine spezifische Lösung dieses Problems dar, dessen Eleganz darauf beruht, dass es die explizite Berechnung dynamischer Größen entbehrlich macht.