

Informationstheoretische Untersuchungen zur menschlichen Wahrnehmung der Körperlage im Raum bei seitlicher Kippung

M. Fischler, G. Kongehl und H. H. Kornhuber

Sektion Neurophysiologie und Abteilung Neurologie der Universität Ulm,
D-7900 Ulm (Donau), Bundesrepublik Deutschland

Information Transfer in the Human Perception of Body Position in Space during Lateral Tilt

Summary. (1) With eight human subjects, the perception of position in space during lateral tilt was studied by a method of absolute judgement. A preliminary analysis showed that each subject required 1000 stimuli, with 36 stimulus categories, to attain statistical significance.

(2) Since it would be hard to experiment with such long durations, normalized experiments were pooled. The average information transfer was 3.0 bit/stimulus.

(3) A closer look at the information transmission in various portions of the stimulus-response relationship (partial information transfer) revealed that near the vertical, with the head uppermost, there is more information transmission than in all other positions. This is in contrast to the visual perception of line orientation.

(4) The stimulus-response relationship shows a small nonlinearity. Deviations of the body position from the vertical, with the head down, are underestimated up to 70° away from the vertical; deviations from the vertical with the head uppermost are underestimated up to 10° away from the vertical but overestimated up to 70°.

Key words: Space perception – Information theory – Sensory information transfer – Vestibular apparatus.

Zusammenfassung. 1. Die Wahrnehmung der Lage im Raum bei seitlicher Kippung wurde bei 8 Versuchspersonen mit der Methode der „absoluten Schätzung“ informationstheoretisch untersucht. Eine erste Analyse zeigte, daß jeder Versuchsperson mindestens 1000 Reize verabreicht werden mußten, um bei 36 Reizkategorien zu statistisch gesicherten Werten zu gelangen.

2. Da dies zu lange Versuchsdauern zur Folge hat, wurden normierte Teilversuche zusammengefaßt. Zu kleine Reizzahlen ergeben aus statistischen Gründen zu hohe Informationsübertragung. Die statistisch gesicherte Informationsübertragung bei seitlicher Kippung beträgt im Durchschnitt 3,0 bit/Reiz.

3. Die Untersuchung der Informationsübertragung in verschiedenen Bereichen der Reiz-Antwort-Beziehung (Teiltransinformation) zeigt, daß nur im Bereich der Vertikalen mit Kopf nach oben mehr Information übertragen wird als in allen anderen Bereichen; dies steht im Gegensatz zur visuellen Wahrnehmung der Orientierung von Linien.

4. Die Reiz-Antwort-Beziehung zeigt eine leichte Abweichung von der Linearität: Auslenkungen aus der vertikalen Stellung mit Kopf nach unten werden bis zu einem Auslenkungswinkel von etwa 70° nach jeder Seite unterschätzt; Auslenkungen aus der vertikalen Stellung mit Kopf nach oben werden zunächst bis zu einem Auslenkungswinkel von 10° nach jeder Seite unterschätzt, dann aber bis zu einem Winkel von 70° nach jeder Seite überschätzt.

Schlüsselwörter: Wahrnehmung im Raum – Informationstheorie – Informationsübertragung – Vestibularapparat.

Einleitung

Die Analyse von Sinnessystemen nach der Methode der statistischen Informationstheorie bietet die Möglichkeit, verschiedene Sinnesmodalitäten bezüglich ihrer Leistungsfähigkeit quantitativ miteinander zu vergleichen. Das Verfahren beschränkt sich aber nicht auf die Untersuchung der Gesamtleistungsfähigkeit der Sinnessysteme, es ermöglicht auch eine Ermittlung des charakteristischen Verhaltens eines Sinnessystems bei bestimmten Reizgrößen des Reizkontinuums, also eine Art „Kennlinie“ des betreffenden Sinnessystems.

Die Informationsübertragung in der Lagewahrnehmung des Menschen bei seitlicher (oder anderer) Kippung wurde bisher nicht untersucht.

Methodik

Als Versuchsanordnung dient ein Kipptisch, der eine Drehung der Versuchsperson in frontaler Ebene ermöglicht. Die Versuchsperson ist auf diesem Tisch mit Riemen befestigt. Ihre Augen sind verbunden, um die Wahrnehmung möglichst auf vestibuläre Informationsaufnahme zu beschränken. Um Informationsfluß über das Bogengangsystem zu vermeiden, werden die Versuchspersonen möglichst mit unerschütterlicher Drehbeschleunigung in die einzelnen Lagen gebracht. Ebenso wird versucht, eine Orientierung über das akustische System zu verhindern. Eine Wahrnehmung durch Hautrezeptoren (insbesondere über die Fußsohle) läßt sich bei dieser Versuchsanordnung nicht ausschalten.

Den Versuchspersonen wurden verschiedene Reizkategorien angeboten, und zwar Lagewinkel, die ein Vielfaches von 10° darstellen. In jede dieser 36 Lagen werden die Versuchspersonen zunächst einmal gedreht, wobei die einzelnen Lagen in randomisierter Reihenfolge realisiert werden. Diese 36 Reize mit den zugehörigen Antworten der Versuchsperson nennen

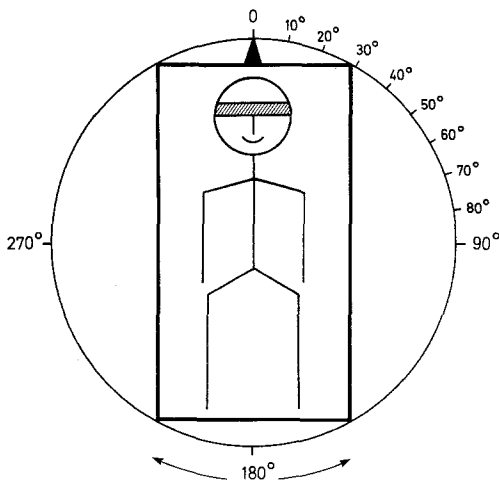


Abb. 1. Versuchsanordnung: Kipptisch ermöglicht Drehung der Versuchsperson nur in frontaler Ebene. Die einzelnen Lagewinkel (Vielfache von 10°) werden in randomisierter Reihenfolge eingenommen

wir den 1. Datenblock. Dann wird jede dieser einzelnen Reizkategorien den Versuchspersonen (in einer anderen randomisierten Reihenfolge) zum zweiten Mal verabreicht. Wir erhalten so den 2. Datenblock. Diese Darbietung von Reizen wird entsprechend fortgesetzt bis zum 6. Datenblock, an dessen Ende den Versuchspersonen jede Reizkategorie je sechsmal gegeben wurde.

Die Registrierung der Wahrnehmung der Versuchspersonen erfolgt nach der Methode der absoluten Schätzung [8]. Da der Mensch im allgemeinen im Schätzen von Winkeln ungeübt ist, vergleichen die Versuchspersonen ihre Lage mit der Position des großen Zeigers auf dem Ziffernblatt einer Uhr. Die Angaben erfolgen entsprechend in Minuten. Die Wahrnehmung dieser Lagewinkel wird informationstheoretisch ausgewertet. Diese Auswertung erfolgt nach den gleichen Verfahren wie bei früheren Untersuchungen [1–6].

Bei Berechnung der Informationsübertragung im vestibulären System ist wegen der starken Streuung der Antworten besonders darauf zu achten, daß die Werte für die Transinformation (TI) statistisch gesichert sind.

Es muß also zunächst festgestellt werden, wie oft jeder einzelne dieser 36 Reize der Versuchsperson verabreicht werden muß, um einen solchen gesicherten Wert zu erhalten. Eine solche Untersuchung sieht im vorliegenden Fall folgendermaßen aus: Man berechnet die TI nicht über alle Reiz-Antwort-Paare eines Versuchs, sondern zunächst nur über den 1. Datenblock, dann über den 1. und 2. Datenblock und so weiter, bis alle Zahlenpaare eines Versuchs erfaßt sind. Bei einem solchen Verfahren wird sich die TI durch Hinzunahme weiterer Datenblöcke zunächst vermindern, da jetzt die Streuungen größer werden. In dem Augenblick aber, in dem genügend Werte für einen gesicherten TI-Wert vorhanden sind, erfolgt durch Hinzufügen weiterer Datenblöcke keine Änderung des TI-Wertes mehr. In Voruntersuchungen hat sich gezeigt, daß bei 36 Reizkategorien mindestens 1000 Einzelreize pro Versuch verabreicht werden müssen, um zum gesicherten Wert für die Transinformation zu gelangen. Dies würde einer Versuchsdauer von mehr als 10 h entsprechen. Da solche Experimente nicht durchführbar sind, haben wir mit jeder Versuchsperson 8 Teilexperimente zu je 216 Reizen durchgeführt, also in jedem Teilversuch jeden Reiz (d. h. jeden Lagewinkel) sechsmal verabreicht (s. Abb. 2A).

Diese 8 Teilexperimente wurden dann durch Summation der Reiz-Antwort-Matrizen zusammengeschlossen und die Transinformation erneut (kumulativ) ermittelt. Dabei wird zunächst der erste Versuch allein ausgewertet, dann der 1. mit dem 2. Versuch zusammengeschlossen und ausgewertet, dann werden die ersten 3 Versuche zusammengefaßt usw. bis alle 8 Versuche durch einen TI-Wert dargestellt werden (Abb. 2B).

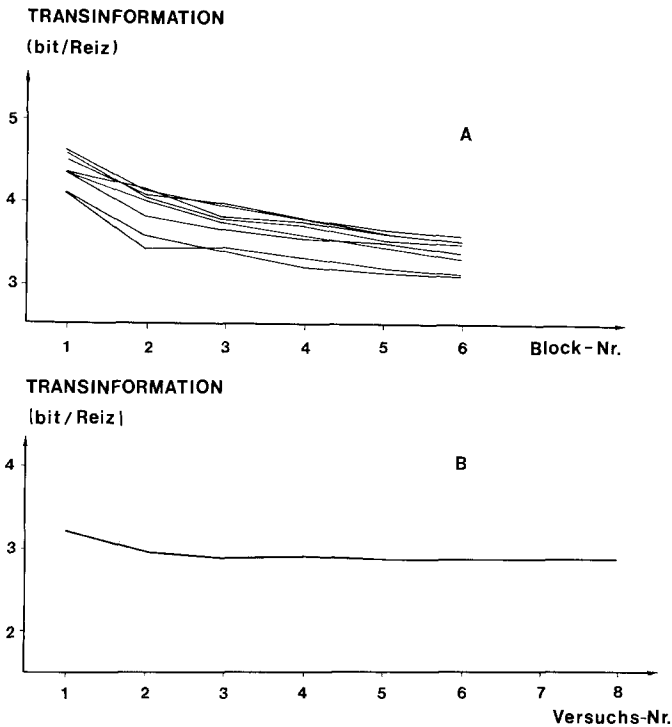


Abb. 2 A und B. Kumulative Transinformation. **A** Die Kurven zeigen, daß einzelne Experimente zu 216 Reizen einen statistisch sicheren Wert für die TI nicht gewährleisten (die Horizontale wird im Versuchsablauf nicht erreicht). **B** Die Kurve zeigt die TI-Werte, die sich durch kumulative Aufsummierung der Reiz-Antwort-Matrizen der Einzelversuche ergeben. Etwa ab dem 5. Versuch, also nach ca. 1000 Reizen, verläuft die Kurve horizontal

Ergebnisse

Abbildung 2A zeigt, daß ein Einzelexperiment mit 216 Reizen keinen gesicherten TI-Wert ergibt. Schaltet man dagegen, wie oben beschrieben, die 8 Einzelexperimente „kumulativ“ zu einem Gesamtversuch zusammen, so zeigt sich, daß die Hinzunahme der Versuche 2—5 jeweils eine Änderung des TI-Wertes zur Folge hat. Erst die Versuche 6—8 bringen keine nennenswerte Änderung mehr (Abb. 2B). Nach dem 5. Versuch, also nach etwa 1080 Reizen, ist ein statistisch gesicherter Wert zu erwarten. Die Kurve konvergiert gegen den TI-Wert 3,0 bit/Reiz, so daß dieser Wert unter den gegebenen Versuchsbedingungen als Maß für die Informationsübertragung angesehen werden kann.

Die dabei von den Statolithen-Organen übertragene Information ist jedoch geringer, weil bei diesen Experimenten auch Information über andere Kanäle aufgenommen und übertragen wird, z.B. über das somatosensible System (vor allem über die Mechano-Rezeptoren der Fußsohle). Wie groß dieser Anteil an der TI wirklich ist, kann aber erst durch Experimente mit Labyrinthgeschädigten oder hoch Querschnittsgelähmten festgestellt werden. Entsprechende Versuche befinden sich in Vorbereitung.

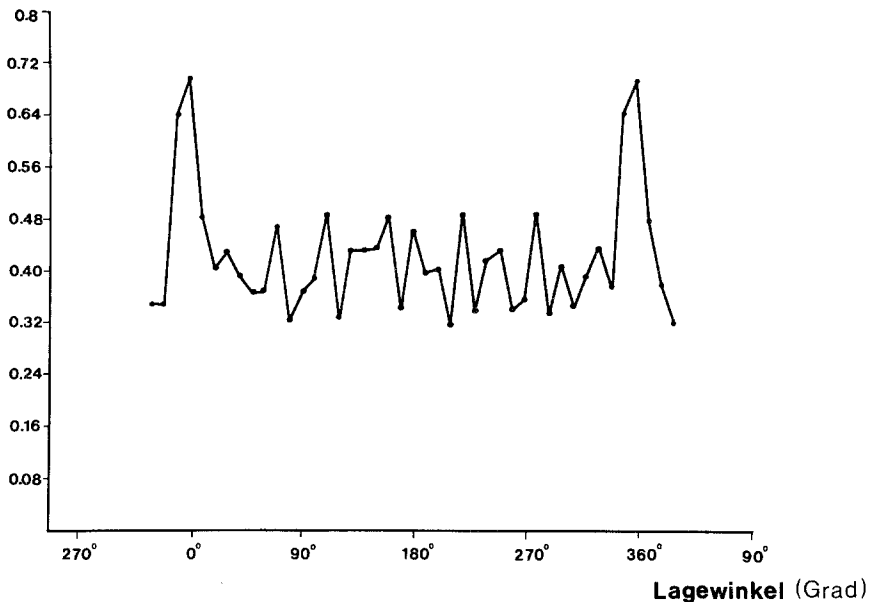
Transinformation (bit/Reiz)

Abb. 3. Abhängigkeit der übertragenen Information vom Lagewinkel: Es ergibt sich ein Maximalwert für 0° bzw. 360° (also mit Kopf nach oben). Der Kurvenverlauf über 360° hinaus ergibt sich aus der Zusammenfassung der Reize beiderseits der Vertikalen

Berechnet man die TI nicht über alle angebotenen 36 Reizkategorien, sondern jeweils nur über zwei benachbarte, läßt sich die Abhängigkeit der TI vom Lagewinkel ermitteln. Diese „Teiltransinformation“ (TTI) gibt uns allgemein Auskunft, in welchem Winkelbereich eine hohe und in welchem Bereich wenig Information übertragen wird (wir erhalten die o. a. „Kennlinie“).

Die Auswertung der Experimente zeigt (s. Abb. 3), daß im Bereich der Vertikalen (mit Kopf nach oben) wesentlich mehr Information übertragen wird als in den übrigen Bereichen. So gibt es keine Bevorzugung der Horizontalen und der Vertikalen in entgegengesetzter Richtung (wie wir das z. B. bei Untersuchungen der visuellen Wahrnehmung gefunden haben [2, 3].

Für die Ermittlung der Kanalkapazität des Systems, also der maximal übertragbaren Informationsmenge, ist dieser Sachverhalt wichtig. Er zeigt nämlich, daß man um diese Vertikale herum die Reize sehr viel dichter legen kann als im übrigen Bereich. Erhält man auf diese Weise für die Charakteristik der TTI eine horizontale Linie, dann liegt die dem System entsprechende optimale Differenz zwischen den einzelnen Winkelgrößen vor und wir erhalten die Kanalkapazität des Sinnessystems (genügend große Anzahl von Reizkategorien vorausgesetzt).

Da bei der vorliegenden Untersuchung mit einer linearen Reizverteilung gearbeitet wird, stellt der Wert von 3,0 bit/Reiz noch nicht die Kanalkapazität der Statolithen-Organen dar. Bei optimaler Reizverteilung dürfte nach unseren Schätzungen der Wert 3,3 bit/Reiz erreicht oder gar überschritten werden.

Es wird damit fast der Wert der Transinformation für das visuelle System erreicht, wo mit 3,7 bit/Reiz fast 14 verschiedene Winkel unterschieden werden können [3]. Andererseits zeigt sich, daß dieser relativ hohe Wert der Transinformation der Statolithen-Organen zum großen Teil durch die gute Unterscheidungsfähigkeit der Reize im Bereich der Vertikalen (mit Kopf nach oben) zustande kommt.

Aus den zu den einzelnen Reizkategorien gehörenden Antworten der Versuchspersonen ergibt sich die Reiz-Antwort-Kurve (Abb. 4). Sie zeigt leichte, aber signifikante systematische Abweichungen von Linearität: Im Bereich der vertikalen Stellung mit Kopf nach unten tendieren die Versuchspersonen dazu, Auslenkungen aus der Vertikalen nach jeder Seite (etwa bis $60\text{--}70^\circ$) zu unter-

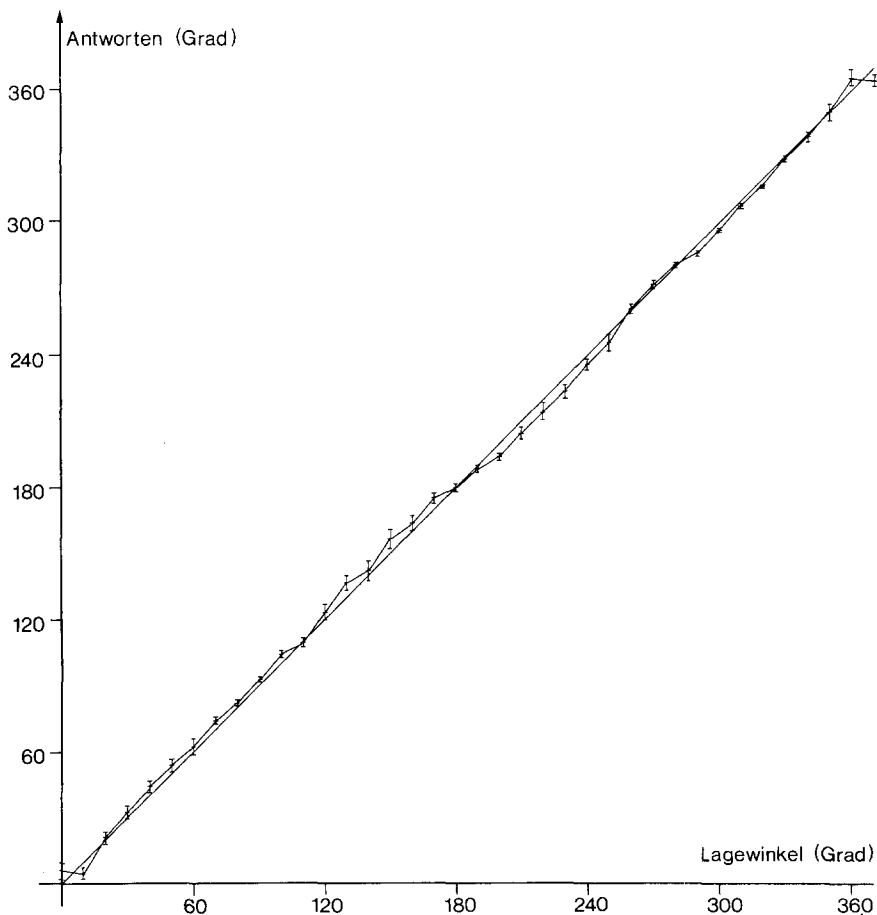


Abb. 4. Beziehung zwischen Reiz und Antwort: Die Versuchsperson gibt ihre Antworten (Ordinate) in Minuten nach dem Zifferblatt der Uhr. Sie sind hier in Winkelgrad umgerechnet. Die eingezeichnete Gerade stellt die nach der Methode der kleinsten Quadrate ermittelte Regressionsgerade dar. Es zeigt sich, daß die Entfernung von der vertikalen Lage bei Kopf nach unten unterschätzt wird, wenn die Abweichung von der Vertikalen weniger als ca. 70° nach beiden Seiten beträgt. Bei vertikaler Lage mit Kopf nach oben wird bei Abweichung bis zu 10° ebenfalls unterschätzt, zwischen 10° und ca. 70° Abweichung von der Vertikalen dagegen überschätzt

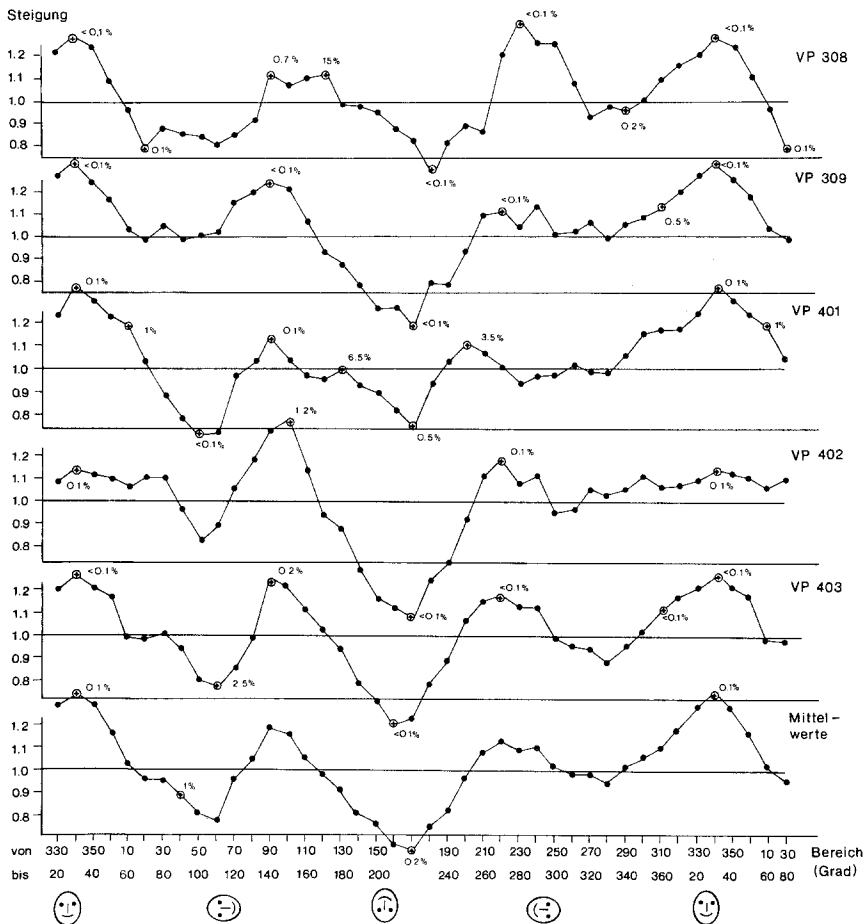


Abb. 5. Steigung von Teilbereichen der Reiz-Antwort-Beziehung: Auf den Abszissen sind die Winkelbereiche eingetragen, auf den Ordinaten die zugehörigen Steigerungen dieser Bereiche. Die durch \oplus gezeichneten Punkte zeigen signifikante Abweichung von der Steigung 1 an. Die danebenstehenden Zahlen geben die Wahrscheinlichkeit für Gleichheit mit der Steigung 1 an (in %)

schätzen. Hingegen werden im Bereich der Vertikalen mit Kopf nach oben Auslenkungen aus der Senkrechten jeweils bis zu 10° unterschätzt, dann aber bis zu jeweils 70° überschätzt.

Dieser Sachverhalt wird in Abbildung 5 noch deutlicher: Hier wurde das gesamte zyklische Reizkontinuum in überlappende Teilbereiche zerlegt. Diese Teilbereiche überdecken jeweils eine Differenz der Lagewinkel von 50° . Es ergeben sich also Reizbereiche von 0° bis 50° , von 10° bis 60° , usw., aber auch von 310° bis 360° , von 320° bis 10° oder von 350° bis 40° . Für jeden dieser Teilbereiche wurde die Steigung der zugehörigen Reiz-Antwort-Beziehung ermittelt und in das Diagramm der Abbildung 5 eingetragen. Die Steigung der Reiz-Antwort-Beziehung des gesamten Reizkontinuums beträgt (wegen der zyklischen Reizverteilung) 1. Es lassen sich also Bereiche mit Überschätzung der Lagewinkel (Steigung >1) und Bereiche mit Unterschätzung (Steigung <1) gut erkennen. Die

Bereiche mit signifikanter Abweichung von der Steigung 1 sind in der Abbildung besonders vermerkt.

Der schmale Bereich großer TI um die Vertikale mit Kopf nach oben läßt sich in Abbildung 5 wegen der Ausdehnung der Teilbereiche nicht erfassen. Nach früheren Untersuchungen [7] wäre die geringe Steigung der Reiz-Antwort-Beziehung darauf zurückzuführen, daß die Versuchspersonen erst bei Abweichungen von mehr als 9° aus der Vertikalen eine Änderung registrieren können. Andererseits beobachten wir im Bereich zwischen 0° und 10° trotz geringer Steigung eine besonders gute Informationsübertragung (Abb. 3). Diese Ergebnisse lassen nur die Deutung zu, daß die Lage 10° zwar in ihrer Abweichung von der Vertikalen stark unterschätzt wird, aber als Abweichung doch deutlich erkannt wird.

Diskussion

Der errechnete Wert von 3,0 bit/Reiz stellt wahrscheinlich nicht die Kanalkapazität für die Lagewahrnehmung im Raum dar.

Mit 36 Reizkategorien dürfte noch nicht die maximal im System übertragbare Information erreicht worden sein. Um dies festzustellen, müßten Versuche mit mehr Reizkategorien durchgeführt werden. Entsprechende Untersuchungen sind in Vorbereitung.

Bereits in früheren Untersuchungen haben wir festgestellt, daß die Kanalkapazität nur bei optimaler Reizverteilung erreicht wird. Die optimale Reizverteilung ist nur dann gegeben, wenn die Abhängigkeit der Transinformation von der Reizgröße durch eine Funktion der Art $f(\text{Reiz}) = \text{const.}$ dargestellt werden kann. Im vorliegenden Fall (Abb. 3) zeigt sich, daß diese Bedingung nicht erfüllt ist. Eine optimale Reizverteilung und eine dann vermutlich höhere Informationsübertragung kann dadurch erreicht werden, daß im Bereich der Vertikalen (mit Kopf nach oben) die Reize dichter gelegt werden können als in übrigen Winkelbereichen. Diese Untersuchung befindet sich in Ausführung.

Die gemessenen Werte für die Informationsübertragung in der Lagewahrnehmung sind wahrscheinlich nicht nur vestibulär, sondern auch durch somatosensorische Rezeptoren bedingt. Die Wahrnehmung der Lage im Raum läßt sich bei unserer Versuchsanordnung nicht auf Einflüsse der Statolithen-Organ beschränken. Eine wichtige Rolle spielt wahrscheinlich die Wahrnehmung über die Rezeptoren der Fußsohle. Dieser Einfluß läßt sich nur durch Untersuchungen einerseits von hoch Querschnittsgelähmten, andererseits von Labyrinthlosen abschätzen.

Literatur

1. Bechinger, D., Kongehl, G., Kornhuber, H. H.: Dependence of human sensory information transmission of distribution of stimuli. *Naturwiss.* **56**, 419 (1969)
2. Bechinger, D., Kongehl, G., Kornhuber, H. H.: Visuelle Informationsübertragung beim Menschen: Richtungsanisotropie des Sehfeldes; Exponentialfunktion als optimale Längenreizverteilung; optimale Längen- nicht Richtungstransinformation durch zwei Punkte. *Pflügers Arch. Physiol.* **316**, R 94 (1970)

3. Bechinger, D., Kongehl, G., Kornhuber, H. H.: Visuelle Informationsübertragung beim Menschen: Richtungsanisotropie im peripheren wie im zentralen Sehfeld. *Pflügers Arch. Physiol.* **319**, R 157 (1970)
4. Kongehl, G., Kornhuber, H. H.: Die Kanalkapazität des vestibulären Systems für Wahrnehmungen von Drehbeschleunigungen. *Pflügers Arch. Physiol.* **307**, 129 (1969)
5. Kongehl, G.: Die Kanalkapazität des vestibulären Systems. Dissertation, Ulm/Donau (1970)
6. Kongehl, G., Kornhuber, H. H.: Information transmission in the human vestibular system for perception of angular acceleration and angular displacement in the horizontal plane. *Proc. Bárány Society Amsterdam 1970*, 1st extraord. Meeting, p. 179—183
7. Schöne, H.: The "Weight" of the Gravity Organ's Signal in the Control of Perceptual and Reflex Type Orientation at Different Body Positions. *Fortschritte der Zoologie* **23**, 285—287 (1975) (Disk.-Beitrag Guedry)
8. Stevens, S. S.: *Handbook of Experimental Psychology*. New York: Wiley 1951

Eingegangen am 27. Januar 1977