

Zur Modellierung multisensorischer Integration bei sakkadischen Reaktionszeiten

Hans Colonius & Adele Diederich

Universität Oldenburg & Jacobs University Bremen

Sakkadische Augenbewegungen auf visuelle Zielreize werden durch die zeitlich und räumlich benachbarte Darbietung von Reizen einer anderen Modalität (auditorisch, somatosensorisch) beeinflusst. Die Messung der sakkadischen Reaktionszeit ist daher ein häufig herangezogenes Mittel zur Untersuchung der multisensorischen Integration. Als eine der für multisensorische Effekte bei Augenbewegungen verantwortlichen neuronalen Strukturen sind Neuronenverbände in den tiefen Schichten des *colliculus superior* identifiziert worden. Diese sog. multisensorischen Neurone können auf Reize aus mehr als einer Modalität reagieren und zeigen bei bimodaler Reizung z.T. superadditive Reaktionen. Hier skizzieren wir ein von uns entwickeltes stochastisches Modell zur Beschreibung und Vorhersage der multisensorischen Effekte bei sakkadischen Reaktionszeiten, das „Time-Window-of-Integration“(TWIN)-Modell. Es unterscheidet eine periphere Stufe parallel arbeitender sensorischer Prozesse von einer zentralen Verarbeitungsstufe. Multisensorische Integration tritt nur ein, wenn die periphere Verarbeitung in den verschiedenen Sinneskanälen innerhalb eines Zeitfensters (von ca. 200 ms) beendet wird. Das in mehreren Untersuchungen empirisch geprüfte Modell erlaubt präzise Vorhersagen der Reaktionszeit als Funktion der zeitlichen und räumlichen Anordnung der Reize und ihrer physikalischen Intensitätswerte.

Einleitung

Sakkaden sind schnelle, willentlich gesteuerte Augenbewegungen, die die Position des Blickziels in Übereinstimmung mit dem hochauflösenden fovealen Bereich der Retina bringen. In natürlicher Umgebung sind Sakkaden Bestandteil einer schnellen Orientierungsreaktion auf peripher auftretende Reize und werden oft von schnellen Kopfbewegungen begleitet. Die Reizsituation ist dann komplex und umfasst neben visuellen und akustischen auch vestibuläre und somatosensorische Inputs, die ebenfalls einen afferenten Einfluss auf die Sakkadensteuerung nehmen können. Daher ist es nicht erstaunlich, dass die sakkadische Reaktion zu einem wichtigen Untersuchungsobjekt bei der Erforschung multisensorischer Prozesse geworden ist.

Ein häufig repliziertes Phänomen ist die Beschleunigung der sakkadischen Reaktionszeit (SRT), d.h., des Beginns der Augenbewegung weg vom Fixationspunkt und hin zum Zielort, durch die gleichzeitige Darbietung eines akustischen Stimulus in der Nähe des visuellen Ziels (Colonius & Arndt, 2001; Harrington & Peck, 1998; Hughes, Nelson, & Aronchick, 1998; Frens, Van Opstal, & Van der Willigen, 1995). Ähnliche Effekte sind auch für die Kombination visueller mit somatosensorischen Stimuli beobachtet worden (z.B. Groh & Sparks, 1996a, beim Affen; Amlôt, Walker, Driver, & Spence, 2003; Diederich, Colonius, Bockhorst, & Tabeling, 2003, beim Menschen).

Diese Beobachtungen auf der Verhaltensebene werden durch Untersuchungen zu den neuronalen Grundlagen der multisensorischen Integration ergänzt. Viele multisensorische Hirnareale sind mittlerweile identifiziert worden; für die Sakkadensteuerung haben sich insbesondere die tiefen Schichten des *colliculus superior* (SC) als zentrale Struktur zur Erzeugung intersensorischer Phänomene erwiesen. Hier findet man multisensorische Neurone, die auf visuelle, akustische und auch auf taktile Reizung reagieren (Untersuchung an der Katze bzw. dem Makaken u.a. von Meredith & Stein, 1986a, 1986b; Stein, Magalhaes-Castro, & Kruger, 1976; Wallace, Wilkinson, & Stein, 1996; Bell, Corneil, Meredith, & Munoz, 2001; Frens and Van Opstal, 1998). Im SC wird die Information über den Ort des Reizes durch eine Anordnung der Neurone entsprechend der Lage ihrer rezeptiven Felder repräsentiert, wobei die räumliche Korrespondenz der sensorischen Karten durch multisensorische Neurone mit jeweils überlappenden rezeptiven Felder (visuell, auditiv, somatosensorisch) gewährleistet wird. Der SC enthält ausserdem eine motorische Karte aus Neuronen, deren Aktivitätsmuster die erforderlichen Augen- und Kopfbewegungen kodiert. In Stein & Meredith (1993) wurde die zeitliche und räumliche Kontiguität der Reize aus den verschiede-

nen Sinnesmodalitäten als wichtige Determinante für die Erzeugung multisensorischer Aktivitätserhöhung in den SC-Neuronen beim anästhesierten Tier sowie auch zur Beschleunigung der Orientierungsreaktion im Wachzustand beschrieben.

Neurale Netzwerkmodelle beschreiben die räumliche Integration der visuellen, auditorischen und somatosensorischen Karten und die für die Augen- und Kopfbewegungen notwendigen Koordinatentransformationen (z.B., Denève, Latham, & Pouget, 2001; Xing & Andersen, 2000). Diese Modelle berücksichtigen jedoch kaum die für die multisensorische Integration notwendigen *zeitlichen* Bedingungen der Reizsituation. Auf Grund von Verhaltensdaten und neurophysiologischer Befunde haben verschiedene Autoren das Konzept eines zeitlich-räumlichen *Integrationsfensters* vorgeschlagen (Bell et al., 2005; Meredith, 2002; Stein & Meredith, 1993), nach welchem multisensorische Integration nur stattfindet, wenn die Information aus den verschiedenen Sinnesmodalitäten innerhalb eines zeitlich und räumlich begrenzten Rahmens zusammentrifft. Wir haben ein stochastisches Modell der multisensorischen Integration bei Reaktionszeiten entwickelt, das die Idee des "Integrationsfensters" auf eine quantitative Basis stellt („time-window-of-integration“ (TWIN)-Modell, Colonius & Diederich, 2004). Im Folgenden sollen, nach einer kurzen Darstellung der Modellannahmen, einige experimentelle Ergebnisse und Erweiterungen des TWIN-Ansatzes skizziert werden.

Time-Window-of-Integration (TWIN) Modell

Das experimentelle Paradigma

Der klassische Erklärungsansatz für die Beschleunigung von *manuellen* Reaktionszeiten auf multisensorische Reizkombinationen geht davon aus, dass die Versuchsperson einfach auf den zuerst entdeckten Reiz reagiert. Die beobachtete Reaktionszeit lässt sich dann als das Minimum, z.B., der visuellen und der auditorischen Laufzeit interpretieren („Wettlauf“-Modell, vgl. Raab, 1962) und die multisensorische Reaktionszeit-„Erleichterung“ (facilitation) ergibt sich als ein rein statistischer Effekt (Wahrscheinlichkeitssummation) (Miller, 1982; Colonius, 1990; Colonius & Diederich, 2006; Diederich, 1995). Dieser Ansatz lässt sich auf sakkadische Reaktionen nur bedingt übertragen, da visuelle Zielreize gegenüber auditorischen oder somatosensorischen bei der Sakkadensteuerung naturgemäß anders verarbeitet werden.

Wir beschränken uns hier auf die Modellierung für das Paradigma der “fokussierten Aufmerksamkeit” (FAP), in welchem visuelle Reize als Zielreize definiert werden und die in manchen Versuchsdurchgängen zusätzlich auftretenden Reize einer anderen Modalität („Nontargets“) ignoriert werden können (für eine verallgemeinerte Darstellung vgl. Colonius & Diederich, 2004; Diederich & Colonius, 2007a, in press). Die unter diesen Bedingungen beobachteten multisensorischen Effekte sind vielfältig. Ein typisches experimentelles Resultat ist in Abbildung 1 dargestellt.

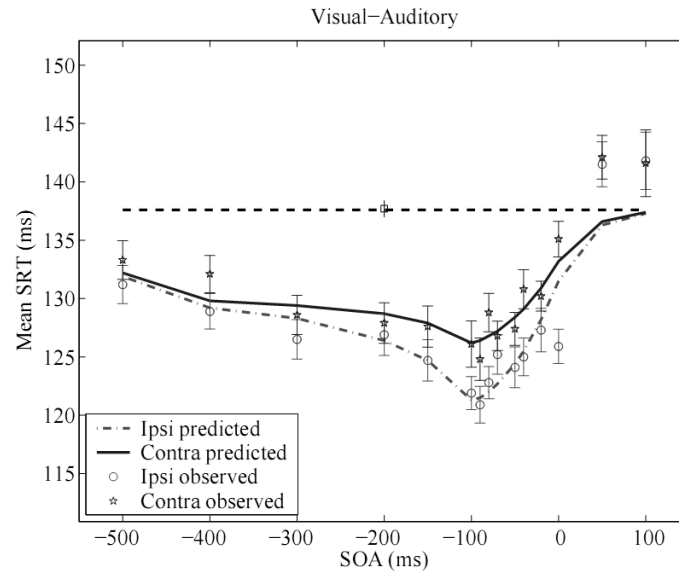


Abbildung 1: Mittlere sakkadische Reaktionszeit [ms] als Funktion der Stimulus-Onset-Asynchronie (SOA) zwischen visuellem Zielreiz und auditorischem Begleitreiz in der ipsi- und der kontralateralen Bedingung. Die horizontale Linie kennzeichnet die unimodale visuelle mittlere SRT. Die Kurven sind die Vorhersagen des TWIN-Modells für diesen Datensatz.

Hier wurde neben dem visuellen Zielreiz (LED) gleichzeitig, bzw. bis zu 500 ms vor oder 100 ms nach dem Zielreiz, ein auditorischer Reiz (weißes Rauschen) dargeboten, der in ungefähr gleich weiter Entfernung zum Fixationspunkt entweder auf der gleichen Seite (ipsilateral) oder auf der gegenüberliegenden Seite (contralateral) positioniert war. Die mittlere SRT auf den visuellen Reiz ohne auditorischen Begleitreiz ist durch die horizontale gestrichelte Gerade gekennzeichnet. Bis auf die zwei positiven SOA-

Bedingungen liegen alle bimodalen SRTs unterhalb dieser Linie, d.h., es liegt eine Reaktionszeitbeschleunigung vor, die im SOA-Bereich um ca. –100 ms am ausgeprägtesten ist. Dieser multisensorische Effekt tritt sowohl bei ipsi- als auch bei kontralateraler Darbietung auf, bei letzterer allerdings meist in geringerer Ausprägung.

Die Annahmen des TWIN-Modells

Die peripher zweifellos vorhandene Trennung der Verarbeitungskanäle (z.B. Retina bzw. Basilmembran) legt es nahe, zunächst zwischen zwei seriell angeordneten Verarbeitungsschritten zu unterscheiden. Ohne die beteiligten Hirnstrukturen exakt festzulegen, postuliert das TWIN-Modell eine erste Stufe peripherer paralleler Verarbeitung in den beteiligten Sinneskanälen, der eine zweite Stufe zentraler Verarbeitungsschritte folgt. Die Zeitdauer jeder dieser Stufen ist als Zufallsvariable aufzufassen, deren Verteilung die Variabilität der zu Grunde liegenden neuronalen Prozesse widerspiegelt. Das Modell läßt sich durch drei wesentliche Annahmen beschreiben (vgl. Abbildung 2):

1. *Rolle der Nontargets*: Multisensorische Integration erfolgt nur wenn (1) das Nontarget den Wettlauf in der ersten Stufe gewinnt und ein Zeitfenster öffnet derart, dass (2) der Zeitpunkt, an dem die periphere Verarbeitung des Zielreizes beendet ist, in das Zeitfenster fällt. Die Breite des Zeitfensters ist konstant.

Mit anderen Worten, das „siegreiche“ Nontarget hält das sakkadische Steuerungssystem in einem Zustand erhöhter multimodaler Reaktivität, so dass der Zielreiz – falls seine Bearbeitung innerhalb des Zeitfensters beendet ist – eine multisensorische Integration generieren kann. Falls jedoch der Zielreiz vor dem Nontarget verarbeitet wurde, gibt es keine messbare Änderung der sakkadischen Reaktion. Die Funktion des Zeitfensters ist vergleichbar mit der eines Filters, der prüft ob die von den unterschiedlichen Sinnessystemen gelieferte Information zeitlich so benachbart eintrifft, dass eine Interaktion möglich ist. Ob es tatsächlich zu einer messbaren Interaktion kommt, hängt aber auch von der räumlichen Konfiguration der Stimuli ab:

2. *Räumlich-zeitliche Separierbarkeit*: Die Stärke der Interaktion, d.h., die Beschleunigung oder Verlangsamung der Verarbeitung in der zweiten Stufe, ist eine Funktion der räumlichen Konfiguration der Reize, ist aber nicht abhängig von der Stimulus-Onset-Asynchronie (SOA).

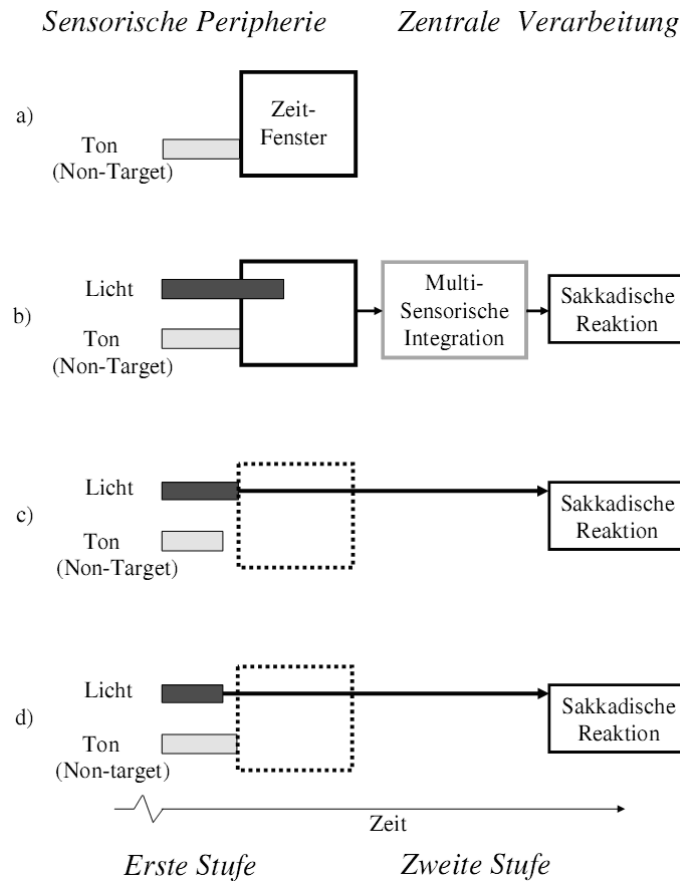


Abbildung 1: Schematische Darstellung des Zeitfenster-Mechanismus im TWIN-Modell.

Im Allgemeinen ist der multimodale Beschleunigungseffekt umso größer, je stärker die Reize benachbart sind (spezifischere Hypothesen für visuell-taktile Reizkombinationen wurden in Diederich & Colonius, 2007b, untersucht). Annahmen I und II sind Teil eines allgemeineren theoretischen Rahmens, in welchem zwischen intra- und intermodalen Reizeigenschaften unterschieden wird. *Intermodale* Eigenschaften sind solche, die nur durch die Präsenz von Reizen aus mehr als einer Modalität definiert werden können, wie z.B. die Distanz zwischen Zielreiz und Nontarget. *Intramodale* Reizeigenschaften können dagegen für einen einzelnen Reiz definiert werden, z.B. die Intensität. Sie können den Ausgang des Wettlaufes in der ersten Stufe

beeinflussen und damit die Wahrscheinlichkeit einer Interaktion vergrößern oder verkleinern. Intermodale Eigenschaften modulieren die Stärke der intermodalen Interaktion, haben jedoch keinen Einfluss auf den Ausgang des Wettlaufs in der peripheren Verarbeitungsstufe, da die Reize dort noch getrennt verarbeitet werden. Die dritte Annahme kommt nur zum Tragen, wenn Nontargets relativ lange vor dem Zielreiz dargeboten werden:

3. *Warnsignal-Mechanismus*: Falls das Nontarget den Wettlauf in der ersten Stufe mit einem zeitlichen Abstand gewinnt, der ein Schließen des Zeitfensters vor der Verarbeitung des Zielreizes erlaubt und somit multisensorische Integration verhindert, dann kann es zu einer Beschleunigung der sakkadischen Reaktion (relativ zur unimodalen Situation) kommen, die dann jedoch unabhängig von der räumlichen Reizkonfiguration ist.

Eine Konsequenz aus dieser Annahme ist, dass bei jedem Versuchsdurchgang entweder multisensorische Interaktion oder ein Warneffekt wirksam sein können, nicht aber beide gleichzeitig.

Diskussion

Das hier skizzierte Modell kann in mathematisch expliziter Form so dargestellt werden, dass sich daraus qualitative und quantitative empirische Vorhersagen herleiten lassen. Diese sind von uns in einer Reihe von Experimenten geprüft worden und die Tests haben ergeben, dass das TWIN-Modell generell eine gute Annäherung an die empirischen Daten liefert (Colonius & Diederich, 2004; Diederich & Colonius, 2007a, 2007b; in press). Die Modelltests sind bisher nur auf der Ebene der Mittelwerte der sakkadischen Reaktionszeit (als Funktion u.a. von SOA, Reizintensität, Reizkonfiguration) vorgenommen worden, eine Erweiterung der Tests auf die gesamte Reaktionszeitverteilung ist jedoch möglich. Die aus den Modelltests berechneten Parameter sind auch über die Ebene der Reaktionszeitexperimente hinaus von Interesse. Zum Beispiel hat sich für die Breite des Integrationsfensters in unseren Studien ein Parameterwert von ca. 200 ms als häufig replizierte Größe ergeben, ein Wert, der auch aus Untersuchungen mit anderen Verfahren (neurophysiologische Ableitungen bzw. ereigniskorrelierte Potenziale) als plausibel erachtet wird (vgl. Meredith et al., 1987; Eimer, 2001).

Literatur

- Amlôt, R., Walker, R., Driver, J. & Spence, C. (2003). Multimodal visual-somatosensory integration in saccade generation. *Neuropsychologia*, *41*, 1–15.
- Bell, A.H., Corneil, B.D., Meredith, M.A. & Munoz, D.P. (2001). The influence of stimulus properties on multisensory processing in the awake primate superior colliculus. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, *55*(2), 123–132.
- Bell, A.H., Meredith, A., Van Opstal, A.J. & Munoz, D.P. (2005). Crossmodal integration in the primate superior colliculus underlying the preparation and initiation of saccadic eye movements. *Journal of Neurophysiology*, *93*, 3659–3673.
- Colonius, H. (1990). Possibly dependent probability summation of reaction time. *Journal of Mathematical Psychology*, *34*, 253–275.
- Colonius, H. & Arndt, P. (2001). A two-stage model for visual-auditory interaction in saccadic latencies. *Perception & Psychophysics*, *63*, 126–147.
- Colonius, H. & Diederich, A. (2004). Multisensory interaction in saccadic reaction time: A time-window-of-integration model. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*, 1000–1009.
- Colonius, H. & Diederich, A. (2006). Race model inequality: Interpreting a geometric measure of the amount of violation. *Psychological Review*, *113*(1), 148–154.
- Den`eve, S., Lathan, P. & Pouget, A. (2001). Efficient computation and cue integration with noisy population codes. *Nature Neuroscience*, *4*, 826–831.
- Diederich, A. (1995). Intersensory Facilitation of reaction time: evaluation of counter and diffusion coactivation models. *Journal of Mathematical Psychology*, *39*, 197–215.
- Diederich, A. & Colonius, H. (2007a). Why two “distractors“ are better than one: Modeling the effect on non-target auditory and tactile stimuli on visual saccadic reaction time. *Experimental Brain Research*, *179*, 43–54.
- Diederich, A. & Colonius, H. (2007b) Modeling spatial effects in visual-tactile saccadic reaction time. *Perception & Psychophysics*, *69*(1), 56–67.
- Diederich, A. & Colonius, H. (in press). Crossmodal interaction in saccadic reaction time: Separating multisensory from warning effects in the time window of integration model. *Experimental Brain Research*.
- Diederich, A., Colonius, H., Bockhorst, D. & Tabeling, S. (2003). Visual-tactile spatial interaction in saccade generation. *Experimental Brain Research*, *148*, 328–337.

- Eimer, M. (2001). Crossmodal links in spatial attention between vision, audition, and touch: Evidence from event-related brain potentials. *Neuropsychologia*, *39*, 1292–1303.
- Frens, M. A. & Van Opstal (1998). Visual-auditory interactions modulate saccade-related activity in monkey superior colliculus. *Brain Research Bulletin*, *46*, 211–224.
- Frens, M.A., Van Opstal, A.J. & Van der Willigen, R.F. (1995). Spatial and temporal factors determine auditory-visual interactions in human saccadic eye movements. *Perception & Psychophysics*, *57*, 802–816.
- Groh, J.M. & Sparks, D.L. (1996). Saccades to somatosensory targets. III. Eye-position-dependent somatosensory activity in primates superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, *75*, 439–453.
- Harrington, L.K. & Peck, C.K. (1998). Spatial disparity affects visual-auditory interactions in human sensorimotor processing. *Experimental Brain Research*, *122*, 247–252.
- Hughes, H.C., Nelson, M.D. & Aronchick, D.M. (1998). Spatial characteristics of visual-auditory summation in human saccades. *Vision Research*, *38*, 3955–3963.
- Meredith, M.A. (2002). On the neural basis for multisensory convergence: a brief overview. *Cognitive Brain Research*, *14*, 31–40.
- Meredith, M.A. & Stein, B.E. (1986a). Visual, auditory, and somatosensory convergence on cells in superior colliculus results in multisensory integration. *Journal of Neurophysiology*, *56*, 640–662.
- Meredith, M.A. & Stein, B.E. (1986b). Spatial factors determine the activity of multisensory neurons in cat superior colliculus. *Brain Research*, *365*, 350–354.
- Meredith, M.A., Nemitz, J.W. & Stein, B.E. (1987). Determinants of multisensory integration in superior colliculus neurons. I. Temporal factors. *Journal of Neuroscience*, *7*, 3215–3229.
- Miller, J.O. (1982). Divided attention: evidence for coactivation with redundant signals. *Cognitive Psychology*, *14*, 247–279.
- Raab, D.H. (1962). Statistical facilitation of simple reaction times. *Transactions of the New York Academy of Science*, *24*, 574–590.
- Stein, B.E. & Meredith, M.A. (1993). *The merging of the senses*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Stein, B.E., Magalhães-Castro & Kruger, L. (1976). Relationship between visual and tactile representations in cat superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, *39*, 401–419.

- Wallace, M.T., Wilkinson, L.K. & Stein, B.E. (1996). Representation and integration of multiple sensory inputs in primate superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, *76*, 1246–1266.
- Xing, J., & Andersen, R. A. (2000). Models of the posterior parietal cortex which perform multimodal integration and represent space in several coordinate frames. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*, 601–614.