

S

Samenvatting



Dit proefschrift gaat over bewegingen en de manier waarop deze gecodeerd zijn in het brein. De bewegingen die we bekeken hebben zijn natuurlijke armbewegingen naar specifieke doelen. Ondanks de individuele verschillen tussen mensen en de oneindige mogelijkheden om een beweging te maken, bewegen alle mensen op een vergelijkbare manier naar een specifiek doel. Het doel van dit proefschrift is dan ook om inzicht te krijgen in de volgende vraag:

Waarom bewegen we op de manier waarop we bewegen?

Dat mensen ongeveer dezelfde bewegingen maken suggereert dat het brein deze bewegingen codeert in simpele parameters. Twee informatiebronnen die nodig zijn bij het plannen van een beweging, zijn de informatie **waar** het doel is en de informatie over **hoe** we naar dit doel toe moeten.

Mensen bewegen op een typische manier naar objecten; in een lichtelijk gekromd pad, zelfs wanneer ze geïnstrueerd worden om in een rechte lijn te bewegen. Om te onderzoeken welke informatie we gebruiken als we een beweging maken, hebben we de observatie gebruikt dat bewegingen meer gekromd zijn in de vrije ruimte dan bewegingen over een oppervlak (**hoofdstuk 2**). De reden dat deze paden meer gekromd zijn is wellicht dat de informatie die we krijgen als we het oppervlak voelen afwezig is bij bewegingen in de ruimte. De mate waarin een beweging gecontroleerd moet worden is ook groter bij een beweging in de vrije ruimte.

We hebben proefpersonen gevraagd om met de ene naar de andere hand te bewegen onder verschillende omstandigheden. We vonden dat de trajecten die proefpersonen aflegden meer gekromd waren in de vrije ruimte dan over een oppervlak, zelfs wanneer ze geïnstrueerd waren om in een rechte lijn naar het doel te bewegen. Sterk gereduceerde tactiele informatie (veroorzaakt door een vingerhoedje over de bewegende vinger) had geen effect op het bewegingstraject dat proefpersonen aflegden. Ook bij beweging over een oppervlak dat zeer sterk meegaf was de kromming in de trajecten lager dan in de vrije ruimte. We concludeerden hieruit dat de mate waarin de proefpersonen de bewegingen moesten controleren geen invloed had op de manier waarop ze naar het doel toe bewogen. De extra informatie dat het oppervlak geeft over een derde dimensie en informatie over de richting van de beweging die ontstaat door de kracht in de bewegingsrichting zijn mogelijk twee informatiebronnen welke de verschillen tussen bewegingen in de vrije ruimte en bewegingen over een oppervlak kunnen verklaren.

Informatie over hoe we naar een doel bewegen is mogelijk gecodeerd in simpele parameters. In **hoofdstuk 3 en 4** van dit proefschrift hebben we onderzocht of bewegingen gecodeerd zijn als een positie (coördinaten in de ruimte) of een vector (richting en afstand). Als een beweging is gecodeerd als een vector, is de bewegings-

richting een parameter die we gebruiken om een beweging te plannen. We hebben daarvoor de fouten die proefpersonen maakten in het begin van hun beweging (de initiële bewegingsrichting) wanneer zij zo recht mogelijk naar doelen bewogen vergeleken met fouten die zij maakten in het zetten van een pointer richting dezelfde doelen (**hoofdstuk 3**). Wanneer personen fouten maken in de inschatting van de bewegingsrichting, en dus gebruik maken van vector codering, zouden deze fouten sterk overeen moeten komen. De resultaten lieten zien dat de fouten in initiële bewegingsrichting en de fouten in het inschatten van richting matig overeenkomen. Een deel van de initiële bewegingsfouten kon dus verklaard worden met het verkeerd inschatten van richting van het beginpunt naar het doel. De sterkte van de overeenkomst hing af van de oriëntatie van de opstelling en de bewegingsrichting. Dit suggereert dat bewegingen niet alleen als een vector gecodeerd worden, maar dat ook andere informatie gebruikt wordt. Uit literatuur is bekend dat mogelijk niet de richting en de afstand de parameters zijn om een beweging te coderen, maar ook de positie, of mogelijk een combinatie van deze informatie.

De vraag of bewegingen gecodeerd zijn als posities of vectoren werd onderzocht in **hoofdstuk 4**. We namen aan dat het herhalen van bewegingen naar dezelfde positie de precisie van deze bewegingen verhoogt wanneer bewegingen gecodeerd zijn als een positie. Het herhalen van bewegingen met dezelfde richting verhoogt de precisie van deze bewegingen als ze gecodeerd zijn als een vector. Proefpersonen maakten bewegingen naar visuele doelen op een tafel zonder dat ze daarbij hun eigen arm konden zien; ze kregen echter wel feedback over waar de beweging geëindigd was. We vergeleken twee blokken, namelijk herhalingen van eindpunten en herhalingen van vectoren, met een derde blok met dezelfde bewegingen in een random volgorde. We vonden dat er geen voordeel was voor het herhalen van bewegingen naar dezelfde positie of dezelfde richting ten opzichte van een random volgorde. We hebben het experiment herhaald met een andere opstelling waar de proefpersonen de doelen op een computerscherm voor hen zagen, terwijl ze de bewegingen op een tafel maakten. In dit geval moest de proefpersoon eerst leren welke plek op de tafel correspondeerde met welke plek op het computerscherm. Proefpersonen waren preciezer wanneer er een positie werd herhaald dan wanneer de richting werd herhaald, of bewegingen in de random volgorde werden aangeboden. We concludeerden hieruit dat proefpersonen voordeel hebben als er een positie herhaald werd als ze in een omgeving bewogen die ze nog niet gewend waren. Dit suggereert dat in deze situatie positie codering een voordeel geeft ten opzichte van vector codering. Deze twee hoofdstukken samen suggereren dat vector - en positie codering beide belangrijk zijn voor het begrijpen van menselijke bewegingen.

Er zijn verschillende ideeën over hoe we bepalen waar een doel is. In **hoofdstuk 5** hebben we een model onderzocht waarin zowel de positie van het doel als de positie

van de bewegende hand gebaseerd zijn op een combinatie van informatie die we zien en informatie die we voelen; een visuele en een proprioceptieve schatting van de positie. Er is al eerder aangetoond dat we visuele en proprioceptieve informatie kunnen combineren om onze hand precies te kunnen lokaliseren; we zijn dan preciezer dan met visuele of proprioceptieve informatie alleen. Er wordt gesuggereerd dat we hetzelfde doen wanneer we een doel moeten lokaliseren. We hebben onderzocht of we zowel een visuele als een proprioceptieve schatting (de afstand van de hand tot het doel) hebben van een visueel doel. We hebben herhaalde bewegingen naar visuele doelen onderzocht wanneer proefpersonen hun hand na een aantal bewegingen te hebben gezien (en dus de bewegingen bijna perfect uitvoerden) de hand ineens niet meer konden zien. Wanneer het zicht op de hand, en dus de visuele informatie over de positie van de hand, wordt verhinderd zal de proprioceptische schatting van de locatie van het visuele doel slechter worden als we de hand bewegen. Hierdoor zullen mensen fouten maken, die langzaam steeds groter worden, dit noemen we visuo-proprioceptische fouten (fouten die ontstaan als we met onze hand die we niet zien naar een visueel doel bewegen).

We hebben onderzocht of proefpersonen in staat waren de proprioceptische schatting te behouden door de vinger van de andere hand bij het doel te plaatsen. Men zag deze hand niet en omdat de hand stond bij de plek waar de proefpersonen *dachten* dat het visuele doel was, voegde hij ook geen nieuwe informatie toe; het kopieerde alleen de visuele informatie van het doel naar proprioceptie. Hierdoor werd de zekerheid waar het doel zich bevond beter, en verwachten we dat proefpersonen sneller naar een evenwicht gaan. De snelheid waarin de eindpunten van de bewegingen afweken van het doel was inderdaad hoger, wat suggereert dat proefpersonen een preciezere schatting hadden van het doel wanneer zij de andere hand bij het doel geplaatst hadden dan wanneer zij geen extra proprioceptische informatie over de positie van het doel hadden. Dit is bewijs voor het model waarin voor zowel het doel als de hand proprioceptische en visuele schattingen worden gecombineerd.

We hebben de oorsprong van visuo-proprioceptische fouten onderzocht in **hoofdstuk 6**. We hebben bestudeerd of deze fouten veroorzaakt werden door fouten in de sensorische informatie of dat er misschien ook andere bronnen van fouten zijn zoals de manier waarop visie en proprioceptie gecombineerd worden. Hiervoor hebben we verschillende experimenten gedaan, waarin onderzocht werd of er verschillen zijn in visuo-proprioceptische fouten waarin dezelfde sensorische informatie aanwezig is. Een voorbeeld is als proefpersonen met hun rechtervinger die ze niet zien naar een visueel doel bewegen, of als ze dat visuele doel naar hun ongeziene vinger bewegen. In dit voorbeeld is er in beide gevallen een ongeziene vinger en een visueel doel aanwezig en dus dezelfde sensorische informatie. We vonden dat de fouten in de taken niet vergelijkbaar zijn voor vergelijkingen waar visie en proprioceptie beide aanwezig

waren. Dit suggereert dat fouten niet alleen ontstaan door fouten in sensorische informatie, maar dat er ook mogelijk fouten ontstaan in het omzetten van informatie tussen verschillende bronnen van sensorische informatie.

Het model dat is aangenomen in **hoofdstuk 5** kon de resultaten uit **hoofdstuk 6** niet verklaren. **Hoofdstuk 6** suggereert dat de visuele en proprioceptische schattingen in het model dat was aangenomen in **hoofdstuk 5** niet alleen kunnen voortkomen vanuit de herinnering waar de hand en het doel eerder waren, maar dat het ook ontstaat door het omzetten van verschillende sensorische informatie.

Om terug te komen op de centrale vraag in dit proefschrift:

Waarom bewegen we op de manier waarop we bewegen?

Omdat we in verschillende omstandigheden onze bewegingen maken, is niet altijd dezelfde informatie beschikbaar. Dit zorgt er voor dat we de ene keer net iets anders bewegen dan de andere keer. Ondanks dat lijken de bewegingen van mensen in het algemeen toch erg op elkaar. Dit wijst erop dat het brein bewegingen waarschijnlijk codeert in simpele parameters. Dit proefschrift geeft bewijs, door het “decoderen van acties”, wat precies de parameters zijn die het brein meeneemt in het plannen van een beweging. Het lijkt erop dat het brein informatie over richting, afstand, positie, maar ook verschillende sensorische informatie meeneemt in het plannen van de optimale beweging.