

## **Geschwindigkeitswahrnehmung und spezielle Relativitätstheorie** **Perceived velocity and the theory of special relativity**

Peter H. Lässig und Dieter Tellschaft

### **Schlüsselworte**

Geschwindigkeitswahrnehmung, Vestibularorgan, okulomotorisches System, visuelles System, Grenzgeschwindigkeit, maximale wahrnehmbare Geschwindigkeit, spezielle Relativitätstheorie

### **Kurzfassung**

Es wird in dieser Arbeit davon ausgegangen, daß im Zentralnervensystem eine Grenzgeschwindigkeit für die Signalübertragung und Verarbeitung anzunehmen ist. Damit gelten die Gesetze der speziellen Relativitätstheorie. Nach der speziellen Relativitätstheorie gibt es je nach der Meßmethode drei unterschiedliche Geschwindigkeitsbegriffe, die Geschwindigkeit, die Zelerität und die Rapidität. Entsprechend finden wir auch drei unterschiedlich wahrgenommene Geschwindigkeiten. Diese sind gegeben durch die Geschwindigkeitsmessung mit dem okulomotorischen System, dem visuellen System und dem vestibulären System. Mit den unterschiedlichen Geschwindigkeitswahrnehmungen läßt sich mit den Beziehungen der speziellen Relativitätstheorie eine Grenzgeschwindigkeit im Zentralnervensystem abschätzen. Aus experimentellen Ergebnissen in der Literatur ergeben sich Werte von 80,39 °/s im visuellen System und 132,49 °/s im vestibulären System.

### **Keywords**

velocity, vestibular, visuo-motor, visual system, limiting velocity, maximum perceivable velocity of movement, special theory of relativity

### **Abstract**

We present in this paper a connection of neurophysiology and special theory of relativity on the basis of limiting velocity. Three distinct operational procedures are given for transforming the empirical notion of speed into a formal concept. While in the galilean theory of space-time, the three quantities coincide with the customary velocity, they differ in the special theory of relativity. There are not only "velocity", but also "celerity" and "rapidity".

Motion as a fundamental dimension of orientation find here representation as perceived speed in the vestibular, oculomotor and visual systems. This representation corresponds in our hypothesis with "velocity", "celerity" and "rapidity". With the different perceived speeds the valuation of a limiting velocity in the central nervous system is possible. The valuation of limiting velocity we carry out by experimental dates from the literature and we found 80,39 °/s in the visual system and 132,49 °/s in the vestibular system.

### **Adresse/adress**

PD Dr.-Ing. habil. Peter H. Lässig  
Carl-Ludwig-Institut für Physiologie der Universität Leipzig  
Liebigstrasse 27  
D-04277 Leipzig  
Germany  
e-mail: [laep@server3.medizin.uni-leipzig.de](mailto:laep@server3.medizin.uni-leipzig.de)

## **1. Einleitung**

Freibewegliche Lebewesen sind in Raum und Zeit orientiert, weil sie über ihre Sinne mit der physikalischen Umwelt verbunden sind. Physikalische Größen in diesem Zusammenhang sind Winkel, Winkelgeschwindigkeiten und Winkelbeschleunigungen sowie Strecken, Lineargeschwindigkeiten und Linearbeschleunigungen. Meßglieder sind hauptsächlich das okulomotorische, das visuelle und das vestibuläre System. Die Geschwindigkeit ist die Größe über die Raum und Zeit miteinander verknüpft sind und

von der auszugehen ist, wenn die Orientierung von Lebewesen beschrieben werden soll.

## 2. Die Voraussetzungen für die Anwendbarkeit der speziellen Relativitätstheorie

In der physikalischen Welt tritt entsprechend der speziellen Relativitätstheorie Einstein's (1905) die wechselseitige Abhängigkeit von Raum und Zeit erst bei Geschwindigkeiten nahe der Lichtgeschwindigkeit deutlich hervor. Einstein (1905) nahm die Existenz der Lichtgeschwindigkeit  $c$  als Grenzgeschwindigkeit, d.h. als maximal mögliche Signalgeschwindigkeit, und das Relativitätsprinzip als voneinander unabhängige Axiome zur Grundlage für die Ableitung der speziellen Relativitätstheorie. Diese beiden Grundannahmen sind jedoch logisch voneinander abhängig. Lee und Kalotas (1975) sowie Lévy-Leblond (1976) leiteten allein aus dem Relativitätsprinzip die Notwendigkeit einer Grenzgeschwindigkeit  $\delta$ , die nicht mit der Lichtgeschwindigkeit  $c$  identisch sein muß, für die Signalübertragung ab. Umgekehrt ist für Hua (1981; S.91) die Lichtgeschwindigkeit als Grenzgeschwindigkeit die einzige logische Grundlage für die spezielle Relativitätstheorie. Ein drittes Axiom, das die Existenz einer Grenzgeschwindigkeit und das Relativitätsprinzip zur Folge hat, ist die Voraussetzung des Kausalitätsprinzips. Das Alexandrov-Zeeman Theorem (Alexandrov and Ovchinnikova 1953, Alexandrov 1967, Zeeman 1964, Goldblatt 1987, S.178) besagt, daß die Forderung nach Kausalität eine endliche maximale Signalgeschwindigkeit voraussetzt.

Die Bedeutung einer Grenzgeschwindigkeit im Bereich technischer verteilter Systeme, wie es z.B. sog. Petri-Netze sind, wurde von Budde und Nieters (1984) diskutiert: „Bei informationsverarbeitenden Systemen treten relativistische Effekte gut meßbar in Erscheinung, wenn die Verarbeitungsgeschwindigkeit von Signalen in den einzelnen Komponenten eines Datenverarbeitungssystems in der gleichen Größenordnung liegt wie die Signalgeschwindigkeit zwischen diesen Komponenten.“

In biologischen informationsverarbeitenden Systemen mit sicher begrenzten Signalgeschwindigkeiten sind dementsprechend auch relativistische Effekte zu erwarten. Arduini (1987; S.153) fragt: „Is there a brain relativity?“ und bejaht die Frage. Er fordert, daß die Grenzgeschwindigkeit im Zentralnervensystem experimentell bestimmt werden muß (Arduini 1987; S.156). Eine Grenzgeschwindigkeit für das Zentralnervensystem läßt sich abschätzen, indem man meß- bzw. wahrnehmbare Größen wählt, die entsprechend der speziellen Relativitätstheorie über die Grenzgeschwindigkeit miteinander in Beziehung stehen. Derartige Größen sind Geschwindigkeiten im physikalischen Raum und im Wahrnehmungsraum.

## 3. Geschwindigkeitsmessung in der Physik im Vergleich zur Geschwindigkeitswahrnehmung beim Menschen

In der klassischen Physik gibt es nur einen Geschwindigkeitsbegriff, weil die maximal mögliche Signalgeschwindigkeit als unendlich angenommen wird. In der Physik Einsteins mit einer endlichen maximalen Signalgeschwindigkeit, der Lichtgeschwindigkeit  $c$ , werden entsprechend der möglichen Meßmethoden drei Geschwindigkeitsbegriffe definiert (Lévy-Leblond 1980). Es sind das im englischen Sprachgebrauch „velocity“  $v$ , „celerity“  $w$  und „rapidity“  $\varphi$ , wobei „velocity“ dem deutschen Begriff „Geschwindigkeit“ entspricht. Die beiden anderen könnte man mit „Zelerität“ und „Rapidität“ ins Deutsche übernehmen. Geschwindigkeit  $v$ , Zelerität  $w$  und Rapidität  $\varphi$  sind in Abhängigkeit vom Bewegungszustand des Beobachters, der die Messung vornimmt, der „externen“, der „gemischten“ und der „internen“ Meßmethode zugeordnet. Der Geschwindigkeitsbegriff, der der „externen“ Meßmethode zugeordnet ist entspricht dem der klassischen Physik.

Um im weiteren leichter mit den experimentellen Daten aus der physiologischen Literatur, bei denen es sich um Winkeldrehungen pro Zeiteinheit handelt, vergleichen zu können, wird statt des in der Physik und in der Technik üblichen Begriffs der Winkelgeschwindigkeit in Radiant pro Sekunde, der Ausdruck Drehwinkelgeschwindigkeit in Winkelgrad pro Sekunde verwendet.

### 3.1 Messung der „Geschwindigkeit“ $v$ mit der „externen“ Meßmethode - „efferente“ Geschwindigkeitswahrnehmung mit dem Sehsinn

Bei der physikalischen Messung der Geschwindigkeit  $v$  befinden sich die Meßinstrumente und der Beobachter außerhalb des sich bewegenden Objekts (Lévy-Leblond 1980) und eine Grenzgeschwindigkeit muß nicht in Betracht gezogen werden. Der Beobachter markiert Anfangs- und Endpunkt einer vom Objekt zurückgelegten Wegstrecke  $\Delta x$ , um deren Länge messen zu können. Außerdem hat er eine Uhr zur Messung der Zeit  $\Delta t$ , in der diese Wegstrecke vom Objekt zurückgelegt wird. Daraus ergibt sich eine mittlere Geschwindigkeit  $\Delta v$  zu

$$\Delta v = \Delta x / \Delta t. \quad (1)$$

Mit der „externen“ Meßmethode der Physik stimmt die sog. „efferente“ okulomotorische Geschwindigkeitswahrnehmung eines Subjekts oder Ichs, dem Beobachter im Wahrnehmungsraum, überein. Von Lässig (1986; S.7) wurde für eine derartige wahrnehmende Instanz, die alternativ auch aktiv ruckartige Augen-, Kopf-, Körper- oder Extremitätenbewegungen initiieren kann, der Begriff  $\Omega$ -Instanz eingeführt, um nicht an schon mit bestimmten Bedeutungen belegten Begriffen wie „Subjekt“ oder „Ich“ gebunden zu sein, und um den Begriff auch bei nichtmenschlichen Lebewesen oder in der Technik anwenden zu können.

Mit der „efferenten“ okulomotorischen Geschwindigkeitsmessung nimmt die  $\Omega$ -Instanz die gleiche Geschwindigkeit eines Objekts wahr, wie sie von einem Beobachter außerhalb des Wahrnehmungsraums „objektiv“ physikalisch gemessen wird. „Efferente“ okulomotorische Bewegungswahrnehmung im Gegensatz zu „afferenter“ retinaler Bewegungswahrnehmung ist ein Bewegungssehen während Augenfolgebewegung (Körner, Dichgans 1967; Dichgans, Körner, Voigt 1969; Jung 1973). Die Blicklinie wird dabei über einen Folgeregelkreis der Bewegung eines optischen Zielobjekts nachgeführt. Die wahrnehmende  $\Omega$ -Instanz ist dadurch in den physikalischen Raum der Umwelt einbezogen. Wie Körner und Dichgans (1967; S.44) feststellen „... liegt das Verhältnis zwischen Reiz- und Empfindungsgröße für Schätzungen fixierter Bewegungsreize, also bei Augenfolgebewegung, nahe 1, d.h. ein Bewegungsreiz wird seiner physikalisch meßbaren Größe entsprechend wahrgenommen.“ Beim Menschen gilt diese Übereinstimmung bis zu einer maximalen Drehwinkelgeschwindigkeit von ungefähr  $60^\circ/\text{s}$  (Körner, Dichgans 1967; S.44).

### 3.2 Messung der „Zelerität“ $w$ mit der „gemischten“ Meßmethode - „afferente“ Geschwindigkeitswahrnehmung mit dem Sehsinn

Bei der physikalischen Messung der Zelerität  $w$  befindet sich das Meßinstrument zur Messung der zurückgelegten Wegstrecke  $\Delta x$  außerhalb des sich bewegenden Objekts. Der Beobachter mit einer Uhr zur Messung der Zeit  $\Delta t_0$ , in der die Wegstrecke zurückgelegt wurde, bewegt sich mit dem Objekt mit. Die bewegte Uhr geht langsamer, als eine unbewegte Uhr und darum wird von Lévy-Leblond (1980) ein zweiter Geschwindigkeitsbegriff die „Zelerität“  $w$  eingeführt. Der bewegte Beobachter erhält für das sich mit ihm bewegende Objekt entsprechend Formel (1), allerdings mit einer anderen Zeit, eine mittlere Zelerität  $w$  von

$$\Delta w = \Delta x / \Delta t_0, \quad (2)$$

wobei der Index „0“ kennzeichnet, daß die Uhr im bewegten System anders geht, als im unbewegten. Aus (2) folgt die Beziehung zwischen Geschwindigkeit  $v$  und Zelerität  $w$  (Lévy-Leblond 1980) mit der Grenzgeschwindigkeit  $\delta$

$$w = v / (1 - v^2 / \delta^2)^{1/2}. \quad (3)$$

Die Zelerität  $w$  wächst mit zunehmender Geschwindigkeit  $v$  immer stärker an und strebt gegen unendlich, wenn sich  $v$  der Grenzgeschwindigkeit  $\delta$  nähert.

Mit der „gemischten“ Meßmethode der Physik stimmt die sog. „afferente“ retinale Geschwindigkeitswahrnehmung überein. Bei dieser nimmt man nicht die gleiche Geschwindigkeit eines Objekts wahr, wie sie von einem äußeren ruhenden Beobachter gemessen wird, sondern eine deutlich höhere. Die „afferente“ retinale Bewegungswahrnehmung ist ein Bewegungssehen bei retinaler Bildwanderung (Körner, Dichgans 1967; Dichgans, Körner, Voigt 1969; Jung 1973). Mit dem sich über die Retina bewegendem abgebildeten Objekt bewegt sich die wahrnehmende  $\Omega$ -Instanz in der Retina bzw. im Nervensystem mit. Sie muß eine Uhr mit sich führen, die infolge ihrer Bewegung im Zentralnervensystem anders geht, als eine Uhr in der physikalischen Welt.

Um die Funktion (3) für die Zelerität an Schätzwerte für Drehgeschwindigkeiten in der Literatur anpassen zu können, werden für die Zelerität  $w$ , die Geschwindigkeit  $v$  und die Grenzgeschwindigkeit  $\delta$  die Drehgeschwindigkeiten  $w^*$ ,  $v^*$  und  $\delta^*$  in Grad pro Sekunde eingeführt. Außerdem muß die Funktion (3) zur optimalen Anpassung der Schätzwerte um einen Faktor  $k_p > 1$  erweitert werden, was aus den Formeln der speziellen Relativitätstheorie nicht abzuleiten ist:

$$w^* = k_p v^* / (1 - v^{*2} / \delta^{*2})^{1/2} \quad (4)$$

Die Gleichungen für die Zelerität (4) und später für die Rapidität (6), die für lineare Bewegungen abgeleitet sind, können auf Drehwinkel übertragen werden, solange man den zurückgelegten Weg auf dem Kreisbogen näherungsweise als Gerade betrachten kann (v. Laue 1965; S.43).

Für die Anpassung der Funktion (4) an tatsächliche Meß- und Schätzwerte wurden die Ergebnisse von Körner und Dichgans (1967; Abb.4, S.38) mit Mittelwerten von 10 Versuchspersonen gewählt. Ihre Versuchsbedingungen sind physiologisch, denn sie forderten von den Versuchspersonen die Abwendung der Aufmerksamkeit vom bewegten Streifenmuster („Blick ins Leere“), d.h. die Aufmerksamkeit der Versuchsperson wird nicht zwischen der Fixation eines Punktes zur Ruhigstellung des Auges und der Schätzung der Geschwindigkeit geteilt. Die Skalierung der Schätzwerte erfolgte im Vergleich zu einem Standardreiz, dessen Geschwindigkeit von der Versuchsperson während Augenfolgebewegungen wahrgenommen wird. Körner und Dichgans (1967) stellen auf ihrer Abbildung die Geschwindigkeit der langsamen Phase des optokinetischen Nystagmus und die von der Versuchsperson geschätzte Geschwindigkeit als Funktion der Reizmustergerwindigkeit dar. Aus den Meß- und Schätzwerten von Körner und Dichgans (1967; Abb.4, S.38) wird die Schätzung der wahrgenommenen Drehgeschwindigkeit  $w^*$ , die nur aus der Relativverschiebung auf der Retina folgt, ausgerechnet. Sie ergibt sich aus der Differenz der geschätzten Drehgeschwindigkeitswerte und der gemessenen Drehgeschwindigkeit der langsamen Phase des Nystagmus. Abb.1 zeigt die geschätzte Drehgeschwindigkeit  $w^*$ , als Funktion der Drehgeschwindigkeit des Musters  $v^*$ , d.h. der Drehgeschwindigkeit der Relativverschiebung des Musters auf der Netzhaut.

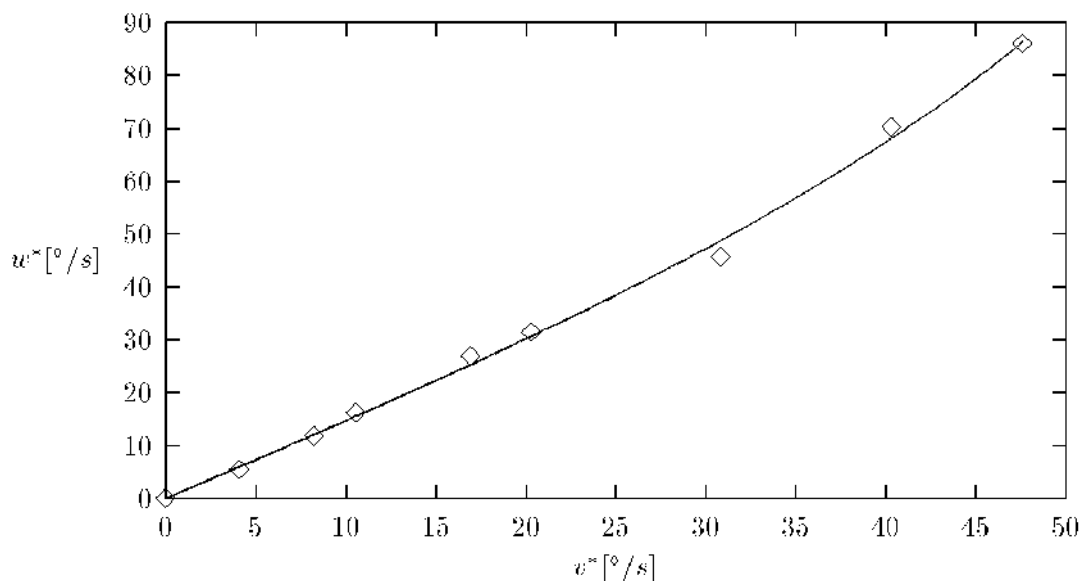


Abb. 1: Geschätzte Drehgeschwindigkeit, Zelerität  $w^*$ , als Funktion der Drehgeschwindigkeit  $v^*$  eines Streifenmusters (Relativverschiebung auf der Netzhaut); Quadrate:  $w^*$  errechnet aus den Meß- und Schätzwerten von Körner und Dichgans 1967, Abb. 4, S. 38; Funktion: angepaßter Kurvenverlauf entsprechend Formel (4)

Die Anpassung der Funktion (4) an die experimentellen Werte erfolgte mit einem Rechenprogramm von Sherrod (1992-1995). Für die Funktion (4) ergibt sich ein  $k_p=1,46$  und eine Grenzdrehgeschwindigkeit  $\delta^*=80,39^\circ/s$ . Diese Funktion beschreibt den Punkteverlauf besser als eine Gerade durch den Ursprung und prinzipiell besser als jede Regressionsgerade (Körner, Dichgans 1967), die nicht durch den Ursprung geht. Der Faktor  $k_p$  ist in der aus physikalischen Überlegungen hervorgehenden Formel (3) gleich 1,0. Welche Bedeutung ein  $k_p$  von 1,3 im Wahrnehmungsraum hat, ist noch offen. Aus der Grenzdrehgeschwindigkeit  $\delta^*$  von  $80,39^\circ/s$  läßt sich eine translatorische Grenzgeschwindigkeit aus den optischen Kenngrößen des Augapfels errechnen. Mit dem Abstand von 17,0 mm des Knotenpunktes  $K'$  der zweiten Hauptebene des optischen Systems des Auges von der Netzhaut ergibt sich, daß  $1^\circ$  Sehwinkel einer Entfernung von 0,3mm auf der Netzhaut entspricht (Eysel 1996, S.587). Mit diesem Verhältnis entsprechen  $\delta^*=80,39^\circ/s$  einer Grenzgeschwindigkeit von  $\delta=24,12\text{mm/s}$  auf der Netzhaut.

Eine tatsächliche Bewegung der  $\Omega$ -Instanz im Wahrnehmungsraum erscheint nicht so unwahrscheinlich, wenn man die Experimente von Shepard und Metzler (1971) in die Überlegung einbezieht. Shepard und Metzler zeigten, daß Versuchspersonen vorgestellte Körper im Wahrnehmungsraum rotieren lassen können. Die Aufgabe bestand darin, zwei komplizierte geometrische Körper, die durch Drehung im Wahrnehmungsraum ineinander überführbar waren, als gleich oder ungleich zu erkennen. Die Zeitdauer bis zum Erkennen der Gleichheit erwies sich dabei als linear abhängig von der Größe des notwendigen Drehwinkels. Man erhält aus den Werten von Shepard und Metzler (1971; Fig.2. B, Depth pairs) eine Drehgeschwindigkeit von im Mittel  $53,87^\circ/s$  mit maximal  $59,89^\circ/s$ . Der Versuchsansatz legt auch den Gedanken nahe, daß es sich bei diesen Werten um die Grenzdrehgeschwindigkeit  $\delta^*$  handeln könnte, die mit der bei afferenter Geschwindigkeitswahrnehmung sich ergebenden in der Größenordnung übereinstimmt.

Caelli et al. (1978) ermittelten die Grenzdrehgeschwindigkeit direkt, indem sie feststellten bei welcher Musterverschiebungsgeschwindigkeit eine Versuchsperson keinen Geschwindigkeitseindruck mehr hat. Sie erhielten bei vier Personen individuell stark unterschiedliche Werte von 50.28, 58.46, 60.31 und 97.44  $^\circ/s$ . Diese Werte stimmen in der Größenordnung gut mit dem indirekt aus Mittelwerten von Bewegungswahrnehmungen unterhalb der Grenzgeschwindigkeit von uns berechneten Wert von  $80,39^\circ/s$  überein.

### 3.3 Messung der „Rapidität“ $\varphi$ mit der „internen“ Meßmethode - Geschwindigkeitswahrnehmung mit dem Bogengangssystem

Bei der physikalischen Messung der Rapidität  $\varphi$  bewegt sich der Beobachter mit einer Uhr zur Messung der Zeit  $\Delta t_0$  mit dem Objekt mit. Außerdem hat er noch ein Meßgerät zur Messung der Beschleunigung  $\gamma$  bei sich, mit dem er nach einmaliger Integration über die Zeit  $\Delta t_0$  die mittlere Rapidität  $\Delta\varphi$  erhält. Da der Beobachter ohne Bezug auf eine umgebende Welt nicht feststellen kann, ob er ruht oder sich bewegt, kann er nur Änderungen der Rapidität messen. Für die Änderung der Rapidität vom Wert  $\varphi'$  auf den Wert  $\varphi$  mit der Beschleunigung  $\gamma$  gilt

$$\varphi - \varphi' = \int_{t_0}^{\varphi} \gamma_0 dt_0. \quad (5)$$

Der Index 0 zeigt an, daß über die Zeit im bewegten System mit begrenzter Signalgeschwindigkeit integriert wird, die nicht mit der Zeit außerhalb des bewegten Objekts übereinstimmt. Aus (6) ergibt sich die Beziehung zwischen Geschwindigkeit  $v$  und Rapidität  $\varphi$  (Lévy-Leblond 1980)

$$\varphi = \delta \operatorname{artanh}(v/\delta). \quad (6)$$

Die Rapidität  $\varphi$  wächst wie die Zelerität  $w$  mit zunehmender Geschwindigkeit  $v$  immer stärker an und strebt gegen unendlich, wenn sich  $v$  der Grenzggeschwindigkeit  $\delta$  nähert. Mit der „internen“ Meßmethode der Physik stimmt die Drehgeschwindigkeitswahrnehmung mit dem Bogengangorgan überein. Das Bogengangorgan ist auf Grund seiner Konstruktion ein Meßsystem, das nur auf Drehbeschleunigungen anspricht. Da intern nochmals integriert wird, werden Drehgeschwindigkeiten wahrgenommen. Es sind deutlich höhere Werte als die von einem äußeren Beobachter gemessenen.

Um die Funktion (6) für die Rapidität an Schätzwerte für Drehgeschwindigkeiten in der Literatur anpassen zu können, werden für die Rapidität  $\varphi$ , die Geschwindigkeit  $v$  und die Grenzggeschwindigkeit  $\delta$  die Drehgeschwindigkeiten  $\varphi^*$ ,  $v^*$  und  $\delta^*$  in Grad pro Sekunde eingeführt. Außerdem muß die Funktion (6), wie sich im nachfolgenden zeigen wird, zur optimalen Anpassung der Schätzwerte um einen Faktor  $k_p > 1$  erweitert werden, was wie im Fall der „gemischten“ Meßmethode theoretisch nicht begründet ist:

$$\varphi^* = k_p \delta^* \operatorname{artanh}(v^*/\delta^*) \quad (7)$$

Für die Auswahl der experimentellen Ergebnisse aus der Literatur zur Bestätigung der Beziehung (7) ist zu berücksichtigen, daß das Bogengangorgan und die nachfolgenden neuronalen Strukturen nur bis zu einer begrenzten Reizdauer als Integratoren arbeiten, d.h. Drehgeschwindigkeiten messen. Physiologischer Weise wird das Bogengangorgan durch Kopfbewegungen kürzer als 0.3s erregt (Henn 1996; S.660), aber unter experimentellen Bedingungen dauert die Einwirkung der Drehbeschleunigung bis zur Schätzung der wahrgenommenen Geschwindigkeit durch die Versuchsperson häufig viel länger. Aus diesem Grund ist die Abschätzung des Fehlers bei nicht idealer Integration erforderlich. Da über die interne Zeit  $t_0$  ohne Kenntnis der Grenzggeschwindigkeit im Zentralnervensystem keine Aussagen gemacht werden können, wird bei der Abschätzung die Zeit  $t$  des äußeren Beobachters

vorausgesetzt. Das Bogengangsorgan lässt sich mit der Übertragungsfunktion (Milsum 1966; S.187)

$$\phi(s)/\alpha(s) = k_c / [(J/k)s^2 + (b/k)s + 1] \quad (8)$$

beschreiben, wobei  $s=d/dt$  der Laplace-Operator ist. Der Winkel  $\phi$  ist die Cupulaauslenkung, das Ausgangssignal des mechanischen Meßsystems, das in eine Aktionspotentialfolge umgesetzt wird. Die Drehwinkelbeschleunigung des Kopfes  $\alpha$  ist das Eingangssignal. Die mechanischen Parameter des Meßsystems sind das Trägheitsmoment der Endolymphe  $J$ , die visköse Reibung der Endolymphe  $b$  und die Federkonstante der Cupula  $k$ .  $k_c$  ist gleich  $aJ/k$  mit  $a$  als einer Konstante, die gleich dem Verhältnis der Querschnitte von Bogengang und Ampulle ist.

Im stark gedämpften Fall, wie er beim Bogengangsorgan gegeben ist, kann man näherungsweise eine Übertragungsfunktion

$$\phi(s)/\alpha(s) = k_c / [(\tau_1 s + 1)(\tau_2 s + 1)] \quad (9)$$

mit zwei Zeitkonstanten  $\tau_1$  und  $\tau_2$  erhalten. Der Koeffizientenvergleich des Nenners der Übertragungsfunktion (8) mit dem Nenner  $\tau_1 \tau_2 s^2 + (\tau_1 + \tau_2)s + 1$  der Übertragungsfunktion (9) ergibt  $J/k = \tau_1 \tau_2$  und  $b/k = \tau_1 + \tau_2$ . Da  $\tau_1 \gg \tau_2$  gilt, kann man schreiben  $b/k \cong \tau_1$ , und es ergibt sich  $J/b \cong \tau_2$ .

Mit einem Drehbeschleunigungssprung des Kopfes mit der Laplace-Transformierten  $1/s$  ergibt sich für die Laplacetransformierte der Cupulaauslenkung

$$\phi(s) = k_c / s [(\tau_1 s + 1)(\tau_2 s + 1)] \quad (10)$$

und durch Rücktransformation in den Zeitbereich

$$\phi(t) = k_c \left[ \left(1 - \frac{\tau_1}{\tau_1 - \tau_2}\right) e^{-t/\tau_1} + \left(\frac{\tau_2}{\tau_1 - \tau_2}\right) e^{-t/\tau_2} \right] \quad (11)$$

Da  $\tau_1 \gg \tau_2$  gilt, kann man nochmals vereinfachen und erhält

$$\phi(t) = k_c (1 - e^{-t/\tau_1}) \quad (12)$$

für die Auslenkung der Cupula. Entwickelt man  $e^{-t/\tau_1}$  in eine Reihe, so ist für  $t \ll \tau_1$   $e^{-t/\tau_1} \cong 1 - t/\tau_1$  und für die Cupulaauslenkung ergibt sich

$$\phi(t) = k_c t / \tau_1, \quad (13)$$

d.h. die Cupulaauslenkung ist proportional der Drehgeschwindigkeit des Kopfes. Das Bogengangorgan arbeitet für Reizdauern, die wesentlich kürzer sind als die Zeitkonstante  $\tau_1$  als Integrator.

Die Zeitkonstante  $\tau_1$ , die direkt dem Bogengangssystem zugeordnet ist, liegt je nach der Spezies in der Größenordnung von 2-6s (Goldberg, Fernandez 1984; S.984). Es ergibt sich z.B.  $\tau_1 = 5.7s$  bei Pinseläffchen aus Aktionspotentialableitungen an peripheren Neuronen, die die Bogengänge innervieren (Goldberg, Fernandez 1971, 1984; S.984; Fernandez, Goldberg 1971). Die kleinere Zeitkonstante  $\tau_2$  liegt im Bereich von 3-5ms (Goldberg und Fernandez 1984; S.984), sodaß die vorausgesetzte Bedingung  $\tau_1 \gg \tau_2$  erfüllt ist.

Die große Zeitkonstante  $\tau_1$  des Bogengangssystems bestimmt jedoch nicht den Abfall der subjektiven Geschwindigkeitswahrnehmung bei konstanter Drehgeschwindigkeit. Letztere Zeitkonstante  $\tau_{1n}$  beträgt ungefähr 14s (Young 1984; S.1029; Groen 1957). Der Index n soll andeuten, daß die Zeitkonstante nicht einem mechanischen System sondern einer neuronalen Struktur zugeordnet ist. In Übereinstimmung mit der Zeit von 14s ist, daß bei wachen im Gegensatz zu narkotisierten Affen an Neuronen der Vestibulariskerne in der Mehrzahl eine Zeitkonstante  $\tau_{1n}$  von 10-20s gefunden wurde (Miles und Henn 1977). Mit der größeren Zeitkonstante  $\tau_{1n}$  in den Vestibulariskernen ist die Geschwindigkeitswahrnehmung nicht mehr unmittelbar von der Integration über die physikalische Zeit durch die Mechanik des Bogengangssystems abhängig, sondern es wird bei dem neuronalen Integrator über die interne Zeit integriert, die der bewegten wahrnehmenden  $\Omega$ -Instanz zugeordnet ist. Das heißt ein relativistischer Effekt, die Überhöhung der wahrgenommenen Drehgeschwindigkeit  $\varphi^*$  gegenüber der tatsächlichen Drehgeschwindigkeit  $v^*$ , ist theoretisch möglich.

Eine Abschätzung des Fehlers  $\varepsilon$  in Prozent bei nichtidealer Integration entsprechend einem Verzögerungsglied 1. Ordnung ergibt sich aus der Differenz der Zeitfunktionen des idealen Integrators (13) und des Verzögerungsgliedes (12) zu

$$\varepsilon = \{[(t/\tau_1) - (1 - e^{-t/\tau_1})]/(t/\tau_1)\} 100. \quad (14)$$

Für die Bestätigung der Theorie wurden die experimentellen Daten von Brown (1966; S.170, Fig.1) gewählt. Aus seiner graphischen Darstellung ist im Gegensatz zu den Darstellungen anderer Autoren (Clark, Stewart 1972; Elsner 1971; Groen, Jongkees 1948a,b; Guedry, Lauver 1961) die Zeit abzulesen, in der die jeweiligen Schätzwerte für die Drehgeschwindigkeit erhalten wurden. Wählt man Zeiten vom Beginn der Drehbeschleunigung bis einschließlich 6s und setzt eine Zeitkonstante von  $\tau_1=18s$  voraus, so ergibt sich entsprechend (14) ein maximaler Fehler  $\varepsilon$  von 15%. Daraus folgt, daß für die gleiche Drehgeschwindigkeit, nach kürzerer Zeit geschätzt, sich noch ein entsprechend größerer Schätzwert ergeben würde, die angepaßte Kurve also in keinem Fall weniger, sondern eher steiler ansteigen muß.

Brown testet 25 Soldaten im Alter von 18 bis 24 Jahren in totaler Dunkelheit mit Drehwinkelbeschleunigungen von 3,0, 5,0, 8,0, 12,0, 17,0 und 24,0  $^\circ/s^2$ . Die maximale Geschwindigkeit bei 9,0 $^\circ/s^2$  war der Vergleichswert für die Drehgeschwindigkeitsschätzung. Die Schätzwerte von Brown (1966) wurden in tatsächliche Geschwindigkeitswerte umgerechnet (Quadrate in Abb. 2), indem angenommen wurde, daß bei ungefähr 10 $^\circ/s$  die geschätzte Geschwindigkeit  $\varphi^*$  noch der tatsächlichen Geschwindigkeit  $v^*$  entspricht. Das entspricht den direkten Schätzwerten des Drehwinkels bzw. der Drehgeschwindigkeit von Guedry und Lauver (1961). In Übereinstimmung mit den Annahmen über die Wahrnehmung der Drehgeschwindigkeit bei niedrigen Drehgeschwindigkeiten sind auch die Ergebnisse von Groen und Jongkees (1948b). Sie ließen Versuchspersonen bei einer Drehung mit konstanter Beschleunigung angeben, wann fortlaufend jeweilig ein Winkel von 90 $^\circ$  durchlaufen worden war und berechneten daraus die Drehgeschwindigkeit. Die optimale Anpassung der Funktion (7) an die experimentellen Werte erfolgte mit einem Rechenprogramm von Sherrod (1992-1995). Eine Schwelle von 0,5 $^\circ/s^2$ , wie sie Groen und Jongkees (1948a) angeben, wird vernachlässigt. Für die Funktion (7) ergibt sich ein  $k_p$  von 1,24 und eine Grenzdrehgeschwindigkeit  $\delta^*$  von 132,49 $^\circ/s$ . Mit diesen Werten beschreibt die Funktion den

Punkteverlauf besser als eine Gerade beliebiger Steigung durch den Ursprung und prinzipiell besser als die von Elsner (1971) sowie Clark und Stewart (1972) vorgeschlagene Potenzfunktion mit  $n > 1$  und ihrem Anstieg von Null im Ursprung. Der Faktor  $k_p$  ist in den ursprünglichen, aus physikalischen Überlegungen hervorgehenden Formeln gleich eins. Welche Bedeutung ein  $k_p = 1,24$  im Wahrnehmungsraum haben könnte ist noch offen.

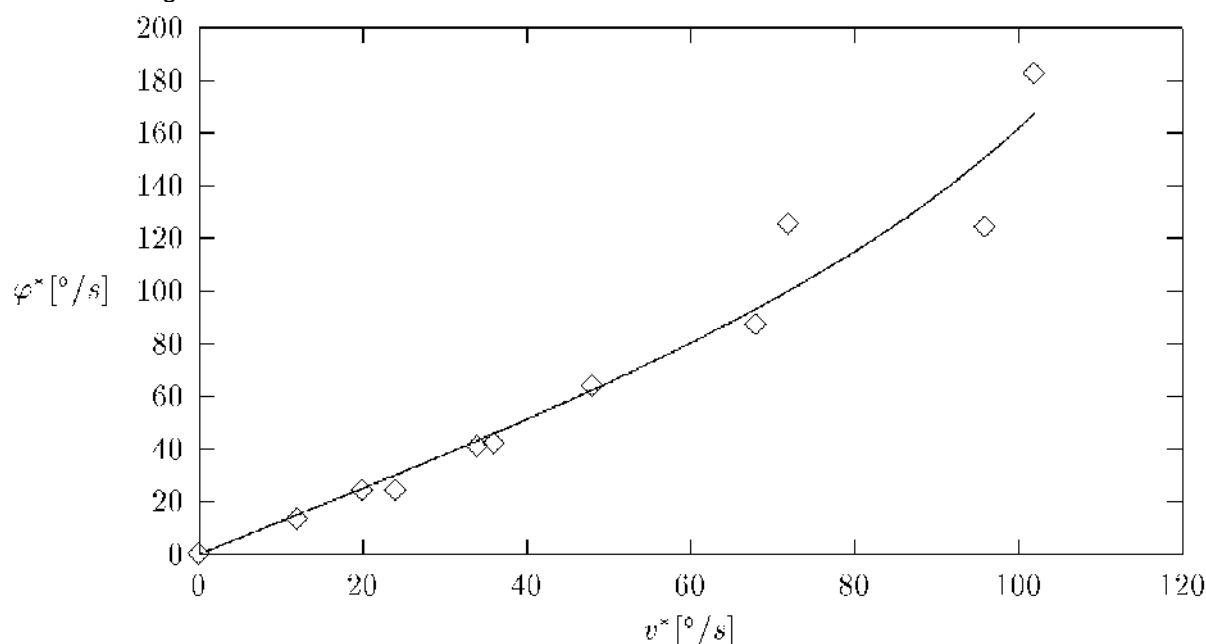


Abb. 2: Geschätzte Drehgeschwindigkeit, Rapidität  $\varphi^*$  als Funktion der Drehgeschwindigkeit  $v^*$  einer Versuchsperson; Quadrate:  $\varphi^*$  errechnet aus den Meß- und Schätzwerten von Brown 1966, Fig. 1, S.170; Funktion: angepaßter Kurvenverlauf entsprechend Formel (7)

Aus der Grenzdrehgeschwindigkeit  $\delta^*$  von  $132,49^\circ/s$  läßt sich eine translatorische Grenzgeschwindigkeit aus den histologischen Abmessungen des Stammhirns auf der Höhe der Vestibulariskerne abschätzen. Entnimmt man Nieuwenhuys et al. (1991) aus Abb.105 (S.122/23) den Abstand des Nucleus vestibularis lateralis zu ungefähr 6mm von der Sagittalebene, so ergibt sich mit diesem Wert als angenommenem Radius  $r=6\text{mm}$  eines Kreises auf dem sich die wahrnehmende  $\Omega$ -Instanz mit einem Integrator bewegt, eine Grenzgeschwindigkeit  $\delta$  von  $13,87\text{mm/s}$ . Damit erhält man eine weitere Abschätzung einer Grenzgeschwindigkeit im Zentralnervensystem des Menschen, die die gleiche Größenordnung wie die aus der afferenten Bewegungswahrnehmung erhaltene hat.

#### 4. Zusammenfassung

Ein freibewegliches Lebewesen muß mit seinen Sinnen die Geschwindigkeit der Bewegungen des eigenen Körpers und der Bewegungen in der Umwelt perzipieren und selbst Bewegungen mit bestimmter Geschwindigkeit produziern. Die Repräsentation der Bewegungen im visuellen, okulomotorischen und vestibulären System ist dafür eine Voraussetzung. Ein Verständnis und eine widerspruchsfreie funktionelle Beschreibung der Somatomotorik erfordert die Berücksichtigung einer Grenzgeschwindigkeit, da Kausalität als selbstverständlich vorausgesetzt wird.

Aus der Analyse der Bewegungswahrnehmung mit den begrifflichen Werkzeugen der speziellen Relativitätstheorie ergibt sich, wie schon Caelli mit seinen Mitarbeitern (1978) in anderer Weise gezeigt hat, ein experimenteller Zugang zur Ermittlung einer Grenzgeschwindigkeit im Zentralnervensystem, womit ein Beitrag zu der von Arduini (1987) geforderten theoretischen Neurophysiologie geleistet wird.

#### Literatur

Alexandrov, A.D. (1967). A contribution to chronogeometry. Canadian J. Math. 19, 1119-1128.

- Alexandrov, A.D. and V.V. Ovchinnikova (1953). Notes on the foundation of relativity theory. Vestnik Leningrad. Univ., 11, 95-108.
- Arduini, A. (1987). Principles of theoretical neurophysiology. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo.
- Brown, J.H. (1966). Magnitude estimation of angular velocity during passive rotation. J. of Experimental Psychology, 72, No. 2, 169-172.
- Budde, R. und N. Nieters (1984). Einführung in die Netztheorie (Theorie der Petri-Netze). Regelungstechnik 32, H.3, 76-80, H.4, 107-113.
- Caelli, T., Hoffmann, W. C., Lindman, H. (1972). Subjective Lorentz transformations and the perception of Motion. J. Opt. Soc. Am. 68, 402-411
- Clark, B. and J.D. Stewart (1972). The power law for the perception of rotation by airline pilots. Perception & Psychophysics, 11, No.6, 433-436.
- Dichgans, J., F. Körner und K. Voigt (1969). Vergleichende Skalierung des afferenten und efferenten Bewegungssehens beim Menschen: Lineare Funktionen mit verschiedener Anstiegssteilheit. Psychol. Forsch. 32, 277-295.
- Einstein, A. (1905). Zur Elektrodynamik bewegter Körper. Annalen d. Physik (Leipzig) 17, 891-921.
- Elsner, W. (1971). Power laws for the perception of rotation and the oculogyral illusion. Perception & Psychophysics, 9, No. 5, 418-420
- Eysel, U. (1996). Sehsystem. S. 385-610 in: „Lehrbuch der Physiologie“ 2. Aufl. R. Klinke und S. Silbernagel (Hrsg.), Georg Thieme Verlag, Stuttgart und New York.
- Fernandez, C. and J.M. Goldberg (1971). Physiology of peripheral neurons innervating semicircular canals of the squirrel monkey. II. Response to sinusoidal stimulation and dynamics of peripheral vestibular systems. J. Neurophysiol. 34, 661-675.
- Goldberg, J.M. and C. Fernandez (1971). Physiology of peripheral neurons innervating semicircular canals of the squirrel monkey. I. Resting discharge and response to constant angular accelerations. J. Neurophysiol. 34, 635-660.
- Goldberg J.M. and C. Fernandez (1984). The vestibular system. p.977-1022 in: Handbook of Physiology, Sect. 1: The Nervous System, Vol. III (eds. J.M. Brookhart, V.B. Mountcastle, I. Darian-Smith, S.R. Geiger), American Physiological Society, Bethesda, Maryland.
- Goldblatt, R. (1987). Orthogonality and spacetime geometry. Springer-Verlag, New York u.a.
- Groen, J.J. (1957). Adaptation. Pract. Oto-Rhino-Laryngol. 19, 542-530.
- Groen, J.J. and L.B.W. Jongkees (1948a). The threshold of angular acceleration perception. J. Physiol. 107, 1-7.
- Groen, J.J. and L.B.W. Jongkees (1948b). The turning test with small regulable stimuli. VI. The cupulogram obtained by subjective angle estimation. J. of Laryngology and Otology, London, 62, 236-240.
- Guedry, F.E. and L.S. Lauver (1961). Vestibular reactions during prolonged constant angular acceleration. J. Appl. Physiol. 16, 215-220.

Henn, V. (1996). Sensomotorik: supraspinale Mechanismen. S. 651-673 in: „Lehrbuch der Physiologie“ 2. Aufl. R. Klinke und S. Silbernagel (Hrsg.), Georg Thieme Verlag, Stuttgart und New York.

Hua, L. (1981). Starting with the unit circle. Background to higher analysis. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.

Jung, R. (1973). Visual perception and neurophysiology. Chapter 1 p. 1-152 in: Handbook of Sensory Physiology Vol. VII/3, Central Processing of Visual Information. Part A, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Körner, F. und J. Dichgans (1967). Bewegungswahrnehmung, optokinetischer Nystagmus und retinale Bildwanderung. Der Einfluß visueller Aufmerksamkeit auf zwei Mechanismen des Bewegungssehens. Albrecht v. Graefes Arch. klin. exp. Ophthal. 174, 34-48.

Lässig, P. (1986). Die Willkürmotorik als systemtheoretisches Problem. Dissertation (B), Technische Hochschule Ilmenau, Ilmenau.

Lee, A.R. and T.M. Kalotas (1975). Lorentz transformations from the first postulat. Am. J. Phys. 43(5),434 - 437.

Lévy-Leblond, J.-M.(1976). One more derivation of the Lorentz transformation. Am. J. Phys. 44(3), 271-277.

Lévy-Leblond, J.-M.(1980). Speed(s). Am. J. Phys. 48(5), 345-347.

Miles, T.S. and Henn, V. (1976). Time constants of secondary vestibular neurons recorded from alert monkeys. Pflügers Arch. 362, Suppl. R 49.

Milsum, J.H. (1966). Biological control systems analysis. McGraw-Hill Book Company, New York u.a.

Nieuwenhuys, R., J. Voogd and C. van Huijzen (1991). Das Zentralnervensystem des Menschen. 2.Aufl. Springer-Verlag, Berlin u.a.

Shepard, R.N. and Jaqueline Metzler (1971). Mental rotation of three-dimensional objects. Science 171, 701-703.

Sherrod, P. H. (1992-1995). shareware NLREG vers. 3.4

von Laue, M. (1965). Die Relativitätstheorie. Erster Band, Die spezielle Relativitätstheorie. 7. Aufl. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig.

Young, L.R.(1984). Perception of the body in space: mechanisms. p.1023-1066 in: Handbook of Physiology, Sect. 1: The Nervous System, Vol. III (eds. J.M. Brookhart, V.B. Mountcastle, I. Darian-Smith, S.R. Geiger), American Physiological Society, Bethesda, Maryland.

Zeeman, E.C. (1964). Causality implies the Lorentz group. J. Mathematical Physics 5, 490-493.