

O. Bock

Mechanismen der sensomotorischen Adaptation beim Menschen

The mechanisms for human sensorimotor adaptation

Physiologisches Institut Deutsche Sporthochschule Köln

Zusammenfassung

Sensomotorische Leistungen in einer sich ständig ändernden Welt erfordern von unserem Gehirn ein hohes Maß an Anpassungsfähigkeit. Dafür stehen uns Mechanismen zur Verfügung, die man gern mit der Metapher „internes Modell“ zusammenfasst. Vorliegende Untersuchungen weisen darauf hin, dass interne Modelle über lange Zeit im Gedächtnis verbleiben und bei Bedarf wieder aktiviert werden können, auf ungeübte Bewegungen generalisieren, allmählich verändert, aus Komponenten zusammengesetzt und in diese zerlegt werden können, und sich einem Zerfall widersetzen. Änderungen interner Modelle sind für unser Gehirn rechenaufwendig, wobei sich der Rechenbedarf im Adaptationsverlauf quantitativ und qualitativ verändert. Dabei können ältere Menschen solche Änderungen ebenso gut durchführen wie jüngere, bis auf eine mögliche Verlangsamung. Interne Modelle sind nicht in einer spezifischen Hirnregion lokalisiert, sondern dürften eine der vielen Funktionen eines verteilten neuronalen Systems zur Bewegungskontrolle darstellen.

Schlüsselwörter: Adaptation, Geschicklichkeit, interne Repräsentation, Ressourcen, Alter

Einleitung

Unser tägliches Leben macht es oft erforderlich, sich an Veränderungen der Umwelt anzupassen. So sind wir z.B. in der Lage, uns an das Fahrverhalten eines neuen Autos oder an den Schwung eines neuen Tennisschlägers allmählich zu gewöhnen, bzw. die anfangs störende Verzerrung einer neuen Verschreibungsbrille allmählich zu kompensieren. Unter Laborbedingungen werden solche Adaptationsleistungen oft untersucht, indem man experimentell eine visuelle Verzerrung oder ein Kraftfeld erzeugt, und Probanden unter diesen Bedingungen Bewegungen durchführen lässt. Werden einem Probanden z.B. links-rechts-umkehrende Prismenbrillen aufgesetzt, so ist er zunächst nicht in der Lage, Gegenstände die er vor sich sieht mit der Hand zu ergreifen; nach längerer Übung werden die Handbewegungen aber allmählich angemessener, bis er mit der Prismenbrille ebenso schnell und genau wie vorher greifen kann.

Den obigen Adaptationsvorgängen ist gemeinsam, dass sie durch ein Missverhältnis zwischen Wahrnehmungen und Handlungen ausgelöst werden. Versucht etwa ein Proband mit Prismenbrillen einen links sichtbaren Gegenstand zu fassen, so wird er seine Hand rechts im Blickfeld auftauchen se-

Summary

Sensorimotor performance in an ever-changing environment requires substantial adaptive capabilities. The underlying neural mechanisms are often summarized by the metaphor “internal model”. Available data suggest that internal models can be stored in long-term motor memory and activated later upon demand; they generalize to unpractised movements, are gradually modified, composed, and decomposed to fit changing requirements, and are not easily suppressed. Changes of internal models are computationally demanding, with demand changing quantitatively and qualitatively during adaptation. Elderly subjects show little decrements in their ability to change internal models, except perhaps a slowing. Internal models are not localized in a specific brain region, but rather appear to be one of the many characteristics of a distributed motor control system.

Key words: Adaptation, motor skills, internal representation, resources, aging

hen, und ins Leere greifen. Ein Spieler mit neuem Tennisschläger wird seiner Armmuskulatur die selben motorischen Kommandos geben wie früher, aber er wird sehen und fühlen, dass sich der Schläger nicht in erwünschter Weise bewegt. Es besteht also eine sensomotorische Diskordanz – eine fehlende Übereinstimmung zwischen den eigenen Handlungen und deren erwarteten sensorischen Konsequenzen. Eine solche Diskordanz löst dann adaptive Prozesse im zentralen Nervensystem aus, die solange anhalten, bis Handlung und Wahrnehmung erneut widerspruchsfrei zusammenpassen.

Manche Autoren gehen davon aus, dass die notwendigen adaptiven Prozesse in einem motorischen Gedächtnis ablaufen, welches sich anatomisch und funktionell von den beiden anderen bekannten Gedächtnisformen – semantisches und episodisches Gedächtnis – unterscheidet. Die wenigen vorhandenen Untersuchungen zu diesem Thema weisen in der Tat auf separate Mechanismen hin. So konnten sich z.B. Patienten nach Elektroschock-Therapie nicht mehr an eine zuvor abgehaltene Übungsstunde erinnern (episodisches Gedächtnis gelöscht), die in dieser Stunde erworbene motorische Fertigkeit blieb jedoch erhalten (24). Statt von einem motorischen Gedächtnis spricht die Literatur oft vom internen Modell der Umwelt. Demnach sind in unserem Gehirn die räumlichen und

dynamischen Eigenschaften unserer Umwelt, einschließlich unseres eigenen Körpers, in expliziter oder impliziter Form repräsentiert; diese Repräsentation wird laufend durch multimodale sensorische Eingänge aktualisiert, und steht dem motorischen System für die Bewegungsplanung zur Verfügung (2). Entsteht nun eine sensomotorische Diskordanz, dann ist das interne Modell nicht mehr adäquat, und führt zu fehlerhaften Handlungen. Es muss daher allmählich adaptiv verändert werden, bis sich das Zusammenspiel von Wahrnehmung und Motorik wieder normalisiert.

Im Folgenden soll dargestellt werden, nach welchen Prinzipien sich interne Modelle adaptiv verändern lassen.

Retention

Abbildung 1 zeigt einen typischen Versuchsaufbau für Adaptationsexperimente. Der Proband betrachtet einen Computer-Monitor durch einen Spiegel, so dass das virtuelle Abbild des Monitors in seiner Arbeitsebene erscheint. Dabei sieht der Proband ein visuelles Ziel, das sich auf einer nicht vorher-sagbaren Bahn bewegt, und er soll dieses Ziel mit dem Finger so genau wie möglich folgen. Aufgrund des Spiegels bleibt der Finger unsichtbar; die Fingerposition wird jedoch registriert, und gemeinsam mit dem Ziel als Fadenkreuz dargestellt. Letztlich besteht die Aufgabe des Probanden also darin, Ziel und Fadenkreuz möglichst zur Deckung zu bringen.

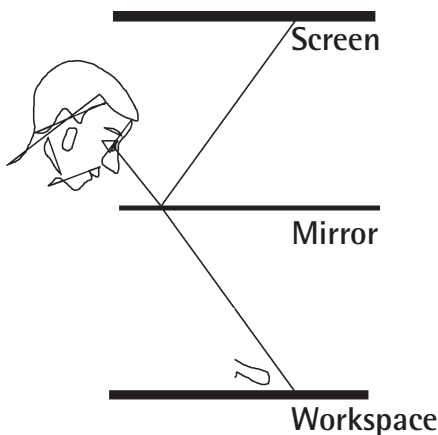


Abbildung 1: Schema eines Versuchsaufbaus zur sensomotorischen Adaptation, wie im Text beschrieben.

Nach einer kurzen Einübungsphase wird jedoch eine sensomotorische Diskordanz erzeugt, indem z.B. der Zusammenhang zwischen Finger- und Fadenkreuzbewegung links-rechts-verkehrt wird: Fingerbewegungen nach links bewirken nun Fadenkreuzbewegungen nach rechts, und umgekehrt, während Fingerbewegungen zum und vom Körper weiterhin korrekt vom Fadenkreuz widergegeben werden. Eine solche Diskordanz führt zunächst zu einem deutlichen Anstieg des Folgefehlers, und anschließend zu einer allmählichen Normalisierung, wie in Abbildung 2 beispielhaft für 2 Probanden gezeigt wird.

Adaptive Veränderungen, wie diejenigen in Abbildung 2, gehen nicht bei Ende der Untersuchung verloren. Vielmehr bleiben sie auch über länger Zeit im Gehirn verfügbar. Kehrt etwa der Proband zu einer zweiten Versuchssitzung bei der selben visuellen Umkehr wieder, dann findet man nicht den selben hohen Initialfehler wie zu Beginn der ersten Sitzung:

Vielmehr scheint der Proband dort fortzufahren, wo er am Ende der ersten Sitzung aufgehört hat. Eine solche Retention wurde in verschiedenen Arbeiten gefunden (2,16,18,21), selbst wenn zwischen den beiden Sitzungen ein voller Monat verging (4). Hieraus lässt sich schließen, dass ein neu gelerntes internes Modell langfristig im Gedächtnis gespeichert, und bei Bedarf daraus wieder abgerufen werden kann.

Generalisierung

Die Adaptation beschränkt sich nicht auf die konkret trainierten Bewegungen. Vielmehr kann sie sich auch auf Bewegungen mit ungeübten Amplituden (3) oder Richtungen (15) und auf untrainierte Teile des Arbeitsfeldes (23) übertragen. Adaptation kann sogar auf ganz neue Bewegungskategorien generalisieren: In einer Versuchsserie führten Probanden bei einer gegebenen Diskordanz zunächst 15 Minuten Folge-, und dann 15 Minuten Zeigebewegungen durch; bei anderen Probanden war die Abfolge umgekehrt. Wie in Abbildung 3 dargestellt, hatten naive Probanden zu Beginn der Adaptation deutlich höhere Folgefehler als Probanden, die vorher bereits ihre Zeigebewegungen adaptiert haben. Entsprechend wurden auch die Zeigefehler durch vorherige Adaptation des Folgesystems reduziert, wenn auch nicht so ausgeprägt. Diese zumindest teilweise Generalisierung über Bewegungskategorien spricht für die Existenz eines internen Modells, welches – vor und nach adaptiven Veränderungen – verschiedenen motorischen Systemen zur Verfügung steht.

Nicht immer wurde in der Literatur eine überzeugende Generalisierung festgestellt. Eine Durchsicht der verfügbaren Daten weist darauf hin, dass Generalisierung von der Bandbreite des Trainings abhängt: Werden nur wenige stereotype Bewegungsabläufe eingeübt, dann erfolgt die Adaptation zwar schnell, aber sie generalisiert wenig. Wird dagegen eine breite Palette an Alltagstätigkeiten trainiert, dann ist die Adaptation langsam, aber generalisiert stark.

Wir haben kürzlich eine besonders umfassende Form der Generalisierung nachweisen können (4). Probanden adap-

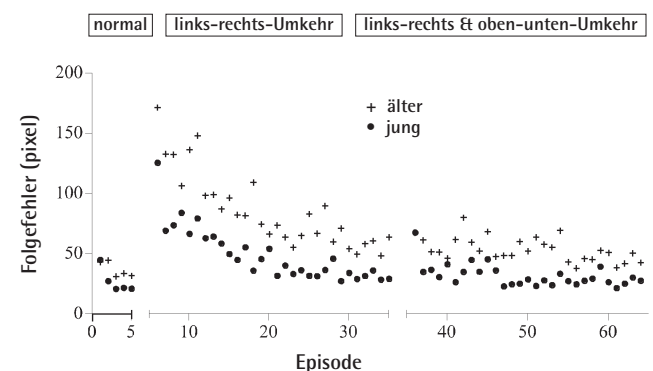


Abbildung 2: Folgefehler eines älteren und eines jüngeren Probanden im Verlauf eines Adaptationsexperimentes. Die Probanden sollten Folgebewegungen des Fingers 5 Minuten lang unter normaler Rückmeldung der Handposition durchführen, dann für 30 Minuten unter links-rechts-Umkehr, und nach einer Ruhepause für weitere 30 Minuten unter links-rechts- und oben-unten-Umkehr. In jeder Versuchsminute wurde der Folgefehler als Wurzel des mittleren quadratischen Abstandes zwischen Ziel und Fadenkreuz berechnet.

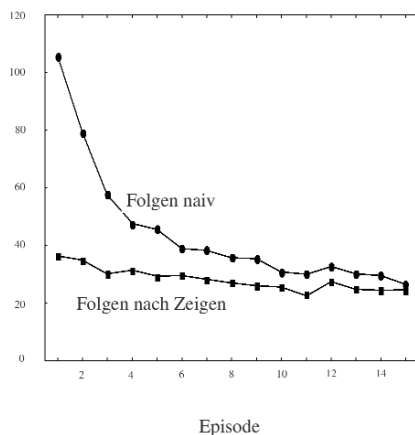
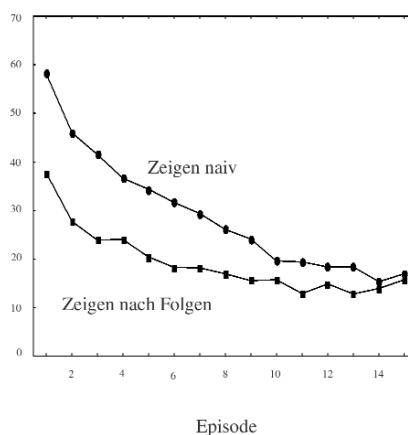


Abbildung 3: Mittlerer Fehler von jeweils 10 Probanden, die unter einer gegebenen Diskordanz zunächst Folge- und dann Zeigebewegungen durchführten, oder umgekehrt. Die Zeigebewegungen erfolgten von einem gemeinsamen Startpunkt aus zu acht randomisiert angebotenen Zielen; ihr Fehler wurde als Unterschied zwischen Zielrichtung und initialer Bewegungsrichtung berechnet.

tierten zunächst an eine links-rechts-Umkehr, und nach einer Pause an eine zusätzliche oben-unten-Umkehr. Dabei fanden wir, dass der initiale Fehler in der zweiten Sitzung deutlich geringer als in der ersten war. Dieses Ergebnis zeigt sich auch bei den beiden Probanden in Abbildung 2; über eine ganze Probandengruppe gemittelt betrug der Vorteil der zweiten Sitzung mehr als 36%. Kontrollversuche zeigten, dass dieser Vorteil nicht so zu erklären ist, dass oben-unten- oder zwei-Achsen-Adaptationen einfacher wären als eine links-rechts-Adaptation. Wir haben daher unsere Daten so gewertet, dass sich durch Teilnahme an der ersten Sitzung die Adaptationsfähigkeit unserer Probanden verbesserte, so dass sie anschließend eine andere, unabhängige Diskordanz leichter lernen konnten. Unser Ergebnis dürfte daher ein experimenteller Hinweis auf „learning to learn“ (11) sein, wonach beim Lernen nicht nur Wissen gespeichert, sondern zugleich auch die Fähigkeit zum Lernen verbessert wird. Dabei bleibt diese Verbesserung erstaunlich lange wirksam; selbst wenn zwischen den beiden Sitzungen ein ganzer Monat Pause lag, war der Initialfehler in der zweiten Sitzung immer noch signifikant niedriger als in der ersten.

Graduelle Verstellbarkeit

Werden Probanden zunächst einer kleineren und dann einer größeren Diskordanz der selben Art ausgesetzt, dann adaptieren sie in der zweiten Sitzung leichter als Kontrollprobanden, die nur der größeren Diskordanz ausgesetzt wurden (18). Dieses Ergebnis könnte man auch als „learning to learn“ interpretieren: Die Adaptationsfähigkeit der Probanden hätte sich demnach durch Teilnahme an der ersten Sitzung verbessert. Eingehendere Untersuchungen weisen allerdings auf ein andere Interpretation hin (2). In dieser Versuchsserie wurde als Diskordanz eine visuelle Drehung in der Arbeitsebene verwendet, d.h. das Fadenkreuz bewegte sich um einen vorgegebenen Winkelbetrag, versetzt zum Finger des Probanden. Betrug diese Drehung z.B. 45°, dann führte eine Fingerbewegung nach rechts das Fadenkreuz nach rechts und oben, eine Fingerbewegung nach rechts und oben führte es direkt



nach oben, usw. Drei Probandengruppen wurden miteinander verglichen. In einer ersten Sitzung führte die Kontrollgruppe Folgebewegungen ohne Diskordanz durch, eine zweite Gruppe unter 45°-Drehung, und eine dritte unter 60°-Drehung. Anschließend absolvierten alle Gruppen eine zweite Sitzung unter 90°-Drehung. Wie Abbildung 4 zeigt, war der Initialfehler in der zweiten Sitzung bei der Kontrollgruppe am größten, bei der 45°-Gruppe kleiner, und bei der 60°-Gruppe noch kleiner. Dieser abgestufte Effekt weist darauf hin, dass sich während der Adaptation das interne Modell allmählich von 0° über Zwischenwerte bis zum erforderlichen

Winkelbetrag verstellte: Die 45°-Gruppe musste in der zweiten Sitzung ihr internes Modell um nochmals 45° verstellen, während die 60°-Gruppe nur noch weitere 30° benötigte.

In Fortsetzung dieser Methode zeigen unsere laufenden Untersuchungen, dass sich das Interne Modell nicht beliebig weit über 90° hinaus verstellt; vielmehr erfolgt die Adaptation an z.B. 150° durch eine Umkehr der Achsenpolarität (entspricht 180°-Drehung), gefolgt von einer graduellen Drehung „zurück“ von 180° bis 150°.

Modulare Struktur

Weitere Untersuchungen weisen darauf hin, dass sich das interne Modell aus Komponenten zusammensetzen, bzw. in

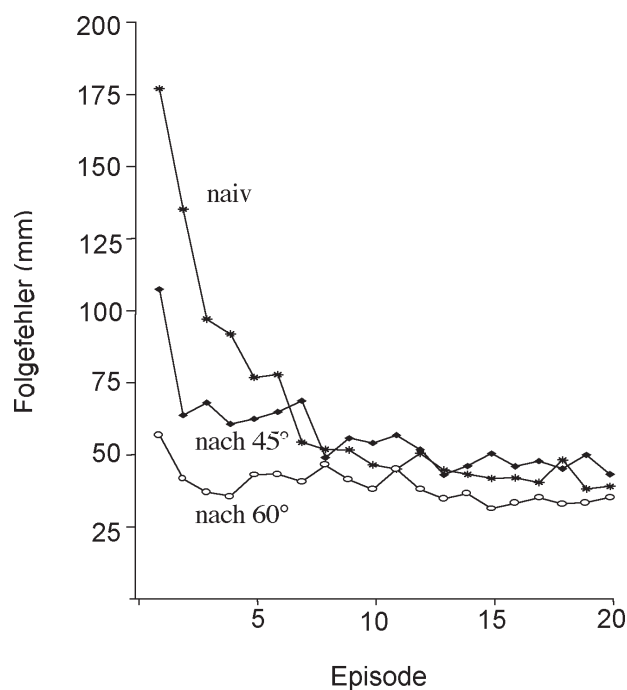


Abbildung 4: Mittlerer Fehler von drei Gruppen von je 5 Probanden, die Folgebewegungen unter einer visuellen 60°-Drehung durchführten. Die naive Gruppe war zuvor keiner anderen Diskordanz ausgesetzt, die beiden anderen Gruppen dagegen einer 45°- bzw. 60°-Drehung.

solche zerlegen lässt. Adaptierten Probanden vorab an eine visuelle Drehung, sowie an ein externes Kraftfeld, dann konnten sie anschließend an die kombinierte visuell-mechanische Diskordanz einfacher Adaptieren als naive Kontrollprobanden (8). Entsprechend wurden in einem separaten Experiment Probanden erst der kombinierten Diskordanz, und anschließend einer ihrer Komponenten ausgesetzt; auch hier zeigte sich in der zweiten Sitzung ein Vorteil gegenüber naiven Kontrollpersonen (8).

Resistenz gegen Zerfall

Nicht immer führt die Teilnahme an einer Sitzung zur erleichterten Adaptation in der folgenden Sitzung. Wenn etwa Probanden an ein Kraftfeld adaptieren, dann ist die nachfolgende Adaptation an ein entgegengerichtetes Kraftfeld sogar besonders schwierig (22). Dieses Ergebnis wurde so interpretiert, dass im motorischen Kurzzeitgedächtnis aus Kapazitätsgründen zwei unterschiedliche Modelle nicht zugleich Platz finden, und sich daher gegenseitig behindern. Allerdings fand eine andere Studie keine solche Interferenz, wenn in einer Sitzung eine visuelle Drehung, und in der anderen eine mechanische Verzerrung verwendet wurde (16).

Eine Erklärung der obigen, scheinbar widersprüchlichen Ergebnisse wurde durch eine dritte Untersuchung (4) geliefert. Dort wurde in Versuch A die Sehwelt zunächst um eine Achse, und anschließend stattdessen um die andere Achse gespiegelt; dabei wurde eine Interferenz zwischen den beiden aufeinander folgenden Adaptationsvorgängen festgestellt. In Versuch B wurde dagegen erst um eine und anschließend zusätzlich auch um die andere Achse gespiegelt; in diesem Fall blieb eine Interferenz aus. Die beiden Versuche unterschieden sich in einem wesentlichen Aspekt: Während in Versuch A das zuerst Gelernte in der zweiten Sitzung nicht mehr adäquat war, blieb es in Versuch B auch in der zweiten Sitzung nützlich. Aus den Ergebnissen kann man daher schließen, dass ein internes Modell sich zwar leicht weiter ausbauen, aber nicht ganz so leicht unterdrücken lässt.

Ressourcenbedarf

Die Veränderung interner Modelle ist eine rechenaufwendige Leistung unseres Nervensystems. Entsprechend wurde postuliert, dass zu Beginn der Adaptation der neuronale Rechenbedarf sprunghaft zunimmt, und sich dann allmählich wieder normalisiert (12). Solche Änderungen des Rechenbedarfs lassen sich mit Hilfe der Doppeltätigkeits-Methode ausloten (19): Dieser Ansatz geht davon aus, dass zwei gleichzeitig ausgeführte Aufgaben um einen begrenzten Pool an Rechenressourcen wetteifern müssen; je mehr Ressourcen von der einen Aufgabe beansprucht werden, desto weniger bleibt für die andere übrig und desto schlechter werden eine oder beide Aufgaben erledigt. Kombiniert man also eine Adaptationsaufgabe mit einer gleichzeitigen Zusatzaufgabe, dann sollte zu Beginn der Adaptation die Interferenz zwischen beiden sprunghaft zunehmen und sich dann allmählich wieder normalisieren.

Gängige Theorien gehen davon aus, dass motorisches Lernen kein kontinuierlicher Prozess ist, sondern mehrere diskrete Stadien durchläuft. In einem ersten Stadium wird man sich der Aufgabenstellung bewusst, im zweiten Stadium sind die Bewegungen noch ungenau und werden durch intensive Verwertung sensorischer Rückmeldungen korrigiert, und im dritten Stadium erfolgt der „Feinschliff“ der inzwischen etablierten neuen motorischen Programme. Entsprechend dieser Theorien wurde daher vermutet (12), dass im Adaptationsverlauf der Ressourcenbedarf nicht nur abnimmt, sondern sich auch je nach Stadium qualitativ verändert. Auch diese Annahme lässt sich mit Hilfe der Doppeltätigkeits-Methode überprüfen. Dazu muss die Adaptationsaufgabe mit einer Batterie von Zweitaufgaben kombiniert werden, von denen jede einen anderen Ressourcentyp repräsentiert.

Die obigen Vermutungen konnten kürzlich experimentell bestätigt werden (6). Probanden führten mit der rechten Hand Folgebewegungen bei visueller Umkehr durch, während sie mit der linken Hand zugleich eine Batterie von Reaktionszeitaufgaben erledigten. Eine dieser Zusatzaufgaben diente als Kontrolle, die zweite hatte im Vergleich dazu einen besonders hohen Aufmerksamkeitsbedarf, die dritte erforderte komplexe räumliche Transformationen, und die vierte einen aufwendigen Bewegungsablauf. Diese Zusatzaufgaben wurden in der Annahme ausgewählt, dass das erste Lernstadium besonders Aufmerksamkeitsabhängig ist, das zweite vor allem die Auswertung räumlicher Fehler erfordert, und das dritte hohe Anforderungen an die Bewegungsprogrammierung stellt. Wie erwartet, stieg die Interferenz zwischen Folge- und Zusatzaufgaben zu Beginn der Adaptation an, und reduzierte sich später wieder. Dabei war zunächst die aufmerksamkeitsfordernde Zusatzaufgabe besonders störend, dann die Aufgabe mit räumlicher Transformation, und schließlich diejenige mit komplexem Bewegungsablauf. Diese Ergebnisse sind im Einklang mit der Hypothese, dass die Veränderung interner Modelle rechenaufwendig ist, wobei im Adaptationsverlauf jeweils qualitativ unterschiedliche Rechenprozesse im Vordergrund stehen.

Altersbedingte Veränderungen

Eine umfangreiche Literatur zeigt, dass viele sensomotorische Leistungen sich mit höherem Alter verschlechtern, wobei komplexere Aufgaben besonders stark betroffen sind. Es wäre daher durchaus zu vermuten, dass auch die sensomotorische Adaptation bei Senioren deutlich eingeschränkt ist. Bisherige Untersuchungen stützen diese Annahme allerdings nicht. So zeigt Abbildung 2 beispielhaft, dass die Folgefehler eines älteren Probanden zwar grundsätzlich höher sind als die eines jüngeren, aber beide Kurven im wesentlichen parallel verlaufen: Nach visueller Umkehr nimmt der Fehler jeweils um einen vergleichbaren Betrag zu, und im Adaptationsverlauf wieder um einen ähnlichen Betrag ab. Dieser Trend ließ sich in mehreren Arbeiten statistisch bestätigen (5,7,20). Allerdings erbrachten diese Untersuchungen keine übereinstimmende Aussage darüber, ob die Adaptation bei älteren Probanden verlangsamt abläuft, oder nicht. Zusammenfassend ergibt sich, dass Senioren

ihre internen Modelle im selben Ausmaß, aber möglicherweise nur langsamer verändern können.

Für eine erfolgreiche Adaptation ist es nicht hinreichend, den initial erhöhten Fehler allmählich wieder zu reduzieren. Vielmehr muss das Gelernte längerfristig im motorischen Gedächtnis verbleiben, damit es bei Bedarf von dort wieder abgerufen werden kann. Da die Gedächtnisleistung Älterer bekanntermaßen reduziert ist (Überblick z.B. 10), wäre eine verminderte Retention durchaus denkbar; allerdings bezogen sich die bisherigen Untersuchungen vorwiegend auf semantische Gedächtnisinhalte, und sind nicht notwendigerweise auch auf das motorische Gedächtnis anwendbar. In der Tat zeigte eine erste Studie (20), dass „learning to learn“ (siehe Generalisierung) bei Senioren nicht beeinträchtigt ist: 11 junge (20-30 Jahre) und 11 ältere (60-70 Jahre) Probanden wurden zunächst einer links-rechts-Umkehr, und 24 Stunden später einer links-rechts und oben-unten-Umkehr ausgesetzt; die Ergebnisse eines jungen und eines älteren Probanden aus dieser Studie sind in Abbildung 2 dargestellt. Eine quantitative Analyse aller Probandendaten ergab, dass nicht nur die Lernkurven innerhalb jeder Sitzung bei beiden Altersgruppen parallel verliefen, sondern dass auch die Verbesserung der Adaptationsfähigkeit von der ersten zur zweiten Sitzung mit 54% bzw. 56% sich bei beiden Altersgruppen nicht unterschied.

Verteilte Lokalisation im Gehirn

Mit Hilfe bildgebender Verfahren kann seit einigen Jahren die Verteilung der neuronalen Aktivität im Gehirn mit hoher zeitlicher und örtlicher Auflösung registriert werden. Dabei wurde gefunden, dass es bei sensomotorischer Adaptation zu einer Aktivitätszunahme kommt, die weder auf eine einzelne Hirnregion begrenzt, noch diffus über das ganze Gehirn ausgebreitet ist (9,13,14,17; siehe auch Beitrag von Seitz im vorliegenden Band, S. 343). Vielmehr scheint die Adaptation ein verteiltes Netzwerk neuronaler Zentren zu aktivieren, von denen manche früher und andere später im Adaptationsverlauf am stärksten aktiviert sind (14,17). Allerdings ist noch weitgehend unbekannt, welche spezifischen Beiträge die jeweiligen Zentren zum Adaptationserfolg liefern, ob verschiedene Diskordanztypen (z.B. statische versus dynamische Verzerrungen) unterschiedliche Zentren aktivieren, und ob nach Ausfall eines Zentrums dessen Funktion durch andere Zentren übernommen werden kann.

Danksagung

Die hier dargestellten eigenen Untersuchungen wurden mit Mitteln des Bundesministeriums für Bildung und Forschung, Förderkennzeichen 50WB9547 und 50WB 9942 gefördert.

Literatur

1. Abeele S, Bock O, Ghilardi M-F: Transfer of adaptation between movement categories. (2001) in preparation.
2. Abeele S, Bock O: Mechanisms for sensorimotor adaptation to rotated visual input. *Exp Brain Res* (2001), in press.
3. Bock O, Burghoff M: Visuo-motor adaptation: evidence for a distributed

- amplitude control system. *Behav Brain Res* 89 (1997) 267-273.
4. Bock O, Schneider S, Bloomberg J: Conditions for interference versus facilitation during sequential sensorimotor adaptation. *Exp Brain Res* (2001) in press.
5. Etnier JL, Landers DM: Motor Performance and Motor Learning as a Function of Age and Fitness. *R Q Exercise Sports* 69 (1998) 136 - 146.
6. Eversheim U, Bock O: Evidence for processing stages in skill acquisition: A dual-task study. (2001) under review.
7. Fernández-Ruiz J, Hall C, Vergara P, Díaz R: Prism adaptation in normal aging: slower adaptation rate and larger aftereffect. *Cognit Brain Res* 9 (2000) 223-226.
8. Flanagan JR, Nakano E, Imamizu H, Osu R, Yoshioka T, Kawato M: Composition and decomposition of internal models in motor learning under altered kinematic and dynamic environments. *J Neurosci* 19 (1999) 1-5.
9. Ghilardi M-F, Ghez C, Dhawan V, Moeller J, Mentis M, Nakamura T, Antonini A, Eidelberg D: Patterns of regional brain activation associated with different forms of motor learning. *Brain Res* 871 (2000) 127-145.
10. Grady CL, Craik FIM: Changes in memory processing with age. *Current Opinion Neurobiol* 10 (2000) 224-231.
11. Harlow HF: The Formation of Learning Sets. *Psychol Rev* 56 (1949) 51 - 65.
12. Heuer H: Motor learning as a process of structural constriction and displacement, in: Prinz W, Sanders AF (Hrsg): *Cognition and motor processes*. Springer, Berlin, 1984, 295-305.
13. Imamizu H, Miyauchi S, Tamada T, Sasaki Y, Takino R, Pütz B, Yoshioka T, Kawato M: Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature* 403 (2000) 192-195.
14. Inoue K, Kawashima R, Satoh K, Kinomura S, Goto R, Sugiura M, Ito M, Fukuda H: Activity in the parital area during visuomotor learning with optical rotation. *Cognit Neurosci Neuropsychol* 8 (1997) 3979-3983
15. Krakauer JW, Pine ZM, Ghilardi M-F, Ghez C: Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories. *J Neurosci* 20 (2000) 8916-8924.
16. Krakauer JW, Ghilardi M-F, Ghez C: Independent learning of internal models for kinematic and dynamic control of reaching. *Nature Neurosci* 2 (1999) 1026-1031.
17. Krebs HI, Brashers-Krug T, Rauch SL, Savage CR, Hogan N, Rubin RH, Fischman AJ, Alpert NM: Robot-aided functional imaging: application to a motor learning study. *Hum Brain Mapp* 6 (1998) 59-72.
18. Lazar G, van Laer J: Adaptation to Displaced Vision After Experience with Lesser Displacements. *Percept Motor Skills* 26 (1968) 579-582.
19. Navon D, Gopher D: On the Economy of the Human-Processing System. *Psychol Rev* 86 (1979) 214-255.
20. Schneider S, Bock O: Characteristics of sensorimotor adaptation in the Elderly: Generalization to new adaptation tasks. (2001) in preparation.
21. Shadmehr R, Holcomb HH: Neural Correlates of Motor Memory Consolidation. *Science* 277 (1997) 821-825.
22. Shadmehr R, Holcomb HH: Inhibitory control of competing motor memories. *Exp Brain Res* 126 (1999) 235 - 251.
23. Shadmehr R, Moussavi ZMK: Spatial generalization from learning dynamics of reaching movements. *J Neurosci* 15 (2000) 7807-7815.
24. Squire LR, Cohen NJ, Zouounis JA: Preserved memory in retrograde amnesia: sparing of a recently acquired skill. *Neuropsychologia* 22 (1984) 145-152.
25. Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI: An internal model for sensorimotor integration. *Science* 269 (1995) 1880-1882.

Korrespondenzadresse

Prof. Dr. O. Bock
Physiologisches Institut, Deutsche Sporthochschule
Carl-Diem-Weg 6, 50933 Köln
e-mail: bock@dshs-koeln.de