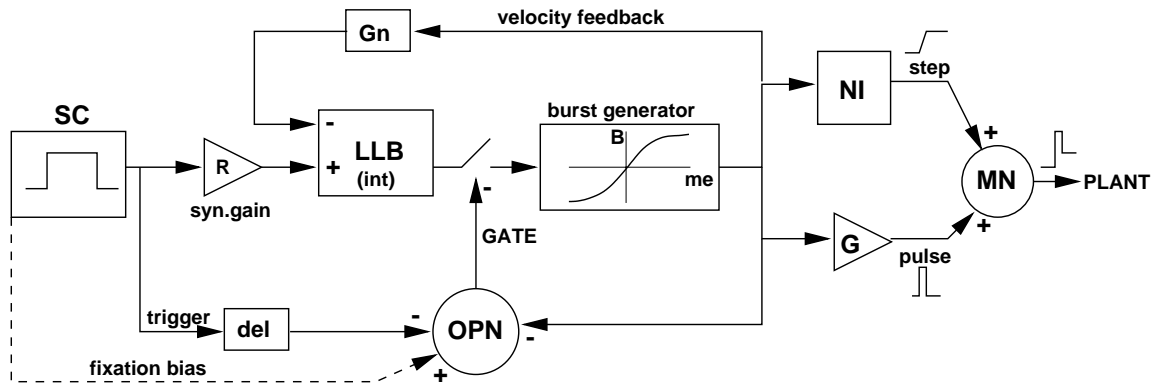


NEUROBIOFYSICA:

1. Signalen en Lineaire Systeemtheorie

2. Het Saccadisch Systeem



Cursus Neurobiofysica.

November 2012

prof dr A.J. van Opstal
Afdeling Biofysica.
Huygensgebouw HG00.831
e-mail: j.vanopstal@donders.ru.nl

Contents

1	Inleiding Lineaire Systeemtheorie	2
1.1	Algemene Achtergrond en Opzet	2
1.2	Signalen en hun Eigenschappen	3
1.2.1	Periodieke signalen.	4
1.2.2	Transiënte signalen	6
1.2.3	De Fouriertransformatie: van Tijd naar Frequentie en v.v.	9
1.3	Lineaire Systemen	12
1.3.1	Impulsrespons en Staprespons	13
1.4	Respons op een willekeurige stimulus voor causale systemen	15
1.5	Frekwentiekarakteristieken (overdrachtsfuncties)	16
1.6	Combinaties van Lineaire Systemen	19
1.6.1	Serieschakeling	20
1.6.2	Parallelschakeling	20
1.6.3	Terugkoppeling.	21
2	The Saccadic System	24
2.1	General background	24
2.2	Saccades.	25
2.3	Processes Underlying Saccade Generation.	27
2.4	The Brainstem	27
2.5	A Quantitative Model of the Saccadic System.	33
2.6	Feedback	35
3	The Computer Models	37
3.1	Some remarks concerning Simulink.	37
3.2	Computer Exercises with PulseStep.mdl	38
3.3	Computer Exercises with Saccade.mdl	40

1 Inleiding Lineaire Systeemtheorie

1.1 Algemene Achtergrond en Opzet

Biologische organismen zijn hoog georganiseerde en complexe systemen. Als men dergelijke systemen wil beschrijven en begrijpen, dan zal een totale opsomming van de verschillende onderdelen weinig inzicht verschaffen, daar het namelijk juist om de *interacties* tussen de verschillende organen, cellen, etc., gaat.

Het is dan ook niet zo vreemd, dat een algemene theorie voor de analyse van systemen juist vanuit de *Biologie* is ontstaan. Overigens beperkt deze zogeheten *Systeemtheorie* zich niet tot de biologie. Het is inmiddels uitgegroeid tot een belangrijk verbindend interdisciplinair element tussen vele gebieden van de wetenschap: niet alleen binnen de Technische wetenschappen, maar ook in de Natuurwetenschappen, en zelfs in de Economische en de Sociale wetenschappen.

Kenmerkend voor de Systeemtheorie is gebruik van *Black-Box (BB) modellen*. Een Black Box is een wiskundige abstractie van het bestudeerde probleem, waarbij alleen gekeken wordt naar de interactie van het systeem met de omgeving: het systeem communiceert met de buitenwereld doordat het signalen ontvangt (*de input(s)*), en het reageert op die inputs door, na een interne bewerking, zelf signalen naar de omgeving te sturen, de *outputs*. De onderliggende structuur van het systeem wordt dus niet in de beschouwing meegenomen.

Het idee erachter is dat als de input-outputrelaties van de Black Box identiek zijn aan die van het originele systeem, dan zijn het originele systeem en de Black Box *equivalent*. Dit betekent dan dat (in het ideale geval) voorspellingen van de BB voor willekeurige inputs gebruikt kunnen worden om het gedrag van het echte systeem te voorspellen. De BB is dan een goed *model* voor het oorspronkelijke systeem. N.B.: dit is iets anders dan te zeggen dat BB en origineel systeem 'hetzelfde' zijn!



Fig. 1: Een Black-Box.

In deze cursus zullen aan de hand van enkele inleidende colleges methoden worden besproken, die eigen zijn aan de systeem-theoretische aanpak. Hoewel er hier en daar een formule uit de lucht zal vallen, is het niet nodig deze uit het hoofd te kennen; belangrijker is dat de ideeën die achter deze formules zitten (de concepten) wél duidelijk zijn. Deze concepten worden vervolgens verder ontwikkeld in enkele korte computerpractica.

De kennis zal concreet worden gebruikt om een dieper begrip te krijgen van de werking van het saccadisch oogbewegingssysteem. Daartoe wordt een kwantitatief model bestudeerd, dat stap voor stap in deze cursus zal worden opgebouwd.

Opzet:

Eerst zullen we iets dieper moeten ingaan op de Signaaltheorie en de *Fourieranalyse*. We zullen zien dat Fouriertheorie inderdaad gebruikt kan worden om willekeurige signalen mee te beschrijven. Enkele speciale signalen zullen aan de orde komen, die voor de Systeemtheorie van belang zijn.

Vervolgens zullen we kijken wat Lineaire Systemen eigenlijk zijn, en wat hun belangrijkste eigenschappen zijn. Een paar concrete voorbeelden van de Lineaire Systeemtheorie uit de Biofysica zullen de revue passeren. Belangrijke begrippen uit de lineaire systeemtheorie zullen zijn: *impulsrespons*, *staprespons*, *laagdoorlaat filter*, en *terugkoppeling*. Aan de hand van enkele opgaven zullen we proberen om deze theorie wat in de vingers te krijgen.

De computer zal ook in dit onderdeel van de cursus veelvuldig worden gebruikt. Daartoe zullen we het modelsimulatiepakket SIMULINK gaan gebruiken waarin op eenvoudige wijze modellen kunnen worden ingevoerd en bestudeerd. Eerst zullen we aan de hand van enkele simpele voorbeelden met dit pakket kennismaken.

In het laatste deel van dit onderdeel zal uitgebreid worden ingegaan op een kwantitatief model uit de Biofysica dat verklaart hoe snelle doelgerichte oogbewegingen (*saccades*) door de hersenen worden geprogrammeerd. Het model stoelt op een aantal concepten uit de Systeemtheorie die eerder aan bod kwamen. Een deel van dit model is *lineair*, het hart van het model zal blijken *niet-lineair* te zijn.

In twee computerpractica zullen de eigenschappen van dit model (en dus van de oogbewegingen die het beschrijft, en voorbeelden van neurologische afwijkingen) aan de hand van computersimulaties worden bestudeerd.

Het is de bedoeling dat van de Computerpractica korte schriftelijke **verslagen** worden gemaakt met daarin de uitgewerkte opdrachten, figuren en beantwoorde vragen. In principe zal het mogelijk zijn het verslag nog dezelfde middag ter plekke te maken. Dit onderdeel zal worden beoordeeld aan de hand van het ingeleverde werk.

Verslagen dienen te worden ingeleverd bij het secretariaat van de afdeling Biofysica (HG00.800), in de postvakjes van de studentassistent.

1.2 Signalen en hun Eigenschappen

Signalen:

Een *signaal* is niets anders dan een gegeven functie van de tijd, aangeduid met bv. $x(t)$. In deze korte cursus zullen we ons op twee klassen van signalen concentreren die van belang zijn voor de analyse van lineaire systemen: de *Periodieke Signalen* en de *Transiënte Signalen*.

Een simpel voorbeeld:

Een massa die aan een veer hangt (veerconstante K) wordt uit de evenwichtspositie gebracht over een afstand D . Als op tijdstip $t = 0$ de massa m wordt losgelaten zal voor de positie $x(t)$ van de massa (veronderstel geen wrijving) gelden:

$$x(t) = D \cdot \cos\left(2\pi\sqrt{\frac{K}{m}} \cdot t + \phi\right)$$

Hierin is D de *amplitude* van de trilling, $f_o = \sqrt{K/m}$ Hz de *frekwentie* van de trilling, en ϕ (in radialen) de *fase* (die is hier gelijk aan 0). Merk op dat de frekwentie afhangt van de *parameters* van het systeem, K en m , en niet van bijv. de variabelen x en t , of van de beginuitwijking D .

Omdat op elk tijdstip t de positie $x(t)$ van de massa met wiskundige precisie te voorspellen is, spreken we van een *deterministisch* signaal $x(t)$. Omdat het signaal zich na elke periode $T_o = 1/f_o = \sqrt{m/K}$ seconden precies herhaalt, is het signaal tevens *periodiek*.

Als wrijving (met wrijvingscoëfficiënt (of viscositeit) W) in het probleem wordt meegenomen (de massa hangt bijv. in een olie-achtige substantie), zal de trilling van de massa na verloop van tijd

uitdoven. Voor de positie van de massa geldt dan de volgende relatie:

$$x(t) = D \cdot \exp(-W \cdot t) \cdot \cos(2\pi \sqrt{\frac{K}{m}} \cdot t)$$

Het signaal is nu niet langer periodiek, aangezien het niet langer invariant (d.w.z. onveranderlijk) is onder heeltallige periodeverschuivingen. Het is nu een kortdurende trilling geworden, ofwel een transiënt signaal.

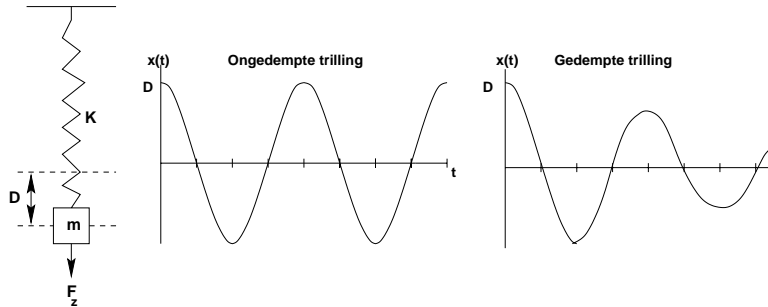


Fig. 2: Een massa die aan een veer hangt voert een ongedempte (midden) of gedempte (rechts) trilling uit, afhankelijk van de af- of aanwezigheid van wrijving.

1.2.1 Periodieke signalen.

Periodieke signalen hebben dus een golfvorm die zich na een vast tijdsinterval T_o steeds weer herhaalt. Deze golfvorm hoeft niet persé sinusvormig te zijn, maar mag willekeurig zijn! In wiskundige notatie schrijven we dat als volgt:

$$x(t) = x(t \pm n \cdot T_o) \text{ met } T_o = \text{signaalperiode, } n \text{ een geheel getal} \quad (1)$$

en $f_o \equiv 1/T_o = \text{de grondfrequentie van het signaal.}$

Fourier:

Elk periodiek signaal kan worden geschreven als een superpositie (= optelling) van harmonische (sinusvormige) signalen, die ieder hun eigen amplitude, frequentie en fase hebben. Hierbij zijn de frequenties van de cosinussen allemaal heeltallige veelvouden van de grondfrequentie van het periodieke signaal.

Dit idee is zo essentieel voor de analyse van Systemen dat we er wel even bij stil moeten staan. In formulevorm: Als geldt dat $x(t) = x(t \pm n \cdot T_o)$, met $n \in \mathbb{Z}$, dan is het dus mogelijk om $x(t)$ te schrijven als:

$$x(t) = \frac{a_o}{2} + \sum_{n=1}^{\infty} a_n \cos(2\pi \cdot n f_o \cdot t) + \sum_{n=1}^{\infty} b_n \sin(2\pi \cdot n f_o \cdot t) \quad (2)$$

Een dergelijke reeks heet een Fourierreeks en de getallen (a_n, b_n) zijn de zogeheten Fouriercoëfficiënten. Deze set van coëfficiënten is **uniek** voor elk periodiek signaal. a_n zijn de *amplitudes* van de cosinussen in de reeks, en b_n zijn de amplitudes van de deelnemende sinussen. Volgens Fourier kunnen deze coëfficiënten als volgt worden berekend voor de periodieke functie $x(t)$ (periode T_o):

$$a_n = \frac{2}{T_o} \int_0^{T_o} x(t) \cdot \cos(2\pi f_o \cdot t) dt \quad \text{en} \quad b_n = \frac{2}{T_o} \int_0^{T_o} x(t) \cdot \sin(2\pi f_o \cdot t) dt \quad (3)$$

Merk nu bovendien op, dat als een periodieke functie *even* is (d.w.z. dat $x(t) = x(-t)$ (symmetrisch t.o.v. de $t = 0$ as), dat alle $b_n = 0$.

Als een periodieke functie *oneven* is (d.w.z. dat $x(t) = -x(-t)$ (symmetrisch t.o.v. het punt $t = 0$), dat alle $a_n = 0$. Deze symmetrie-eigenschap kan de berekeningen van Eqn. 3 tot de helft reduceren!

Op het werkcollege zullen we enkele eenvoudige voorbeelden gaan proberen op heel simpele periodieke functies, zoals de blokfunctie (zie Fig. 3), om even de watervrees m.b.t. het gebruik van dergelijke formules (en met name integralen) te overwinnen. Neem hiertoe de volgende periodieke functie:

$$x(t) = +1 \quad \text{voor } 0 \leq t \leq 1 \quad \text{en} \quad x(t) = -1 \quad \text{voor } -1 \leq t < 0$$

en $x(t)$ is periodiek. Stel Uzelf steeds eerst de volgende vragen:

(i) wat is de periode T_o ?, en

(ii) is de functie (toevallig) even of oneven? Ga vervolgens aan de slag met Eqn. 3 om de Fouriercoëfficiënten uit te rekenen!

(iii) teken tenslotte het spectrum (dit zijn de Fouriercoëfficiënten) als functie van n .

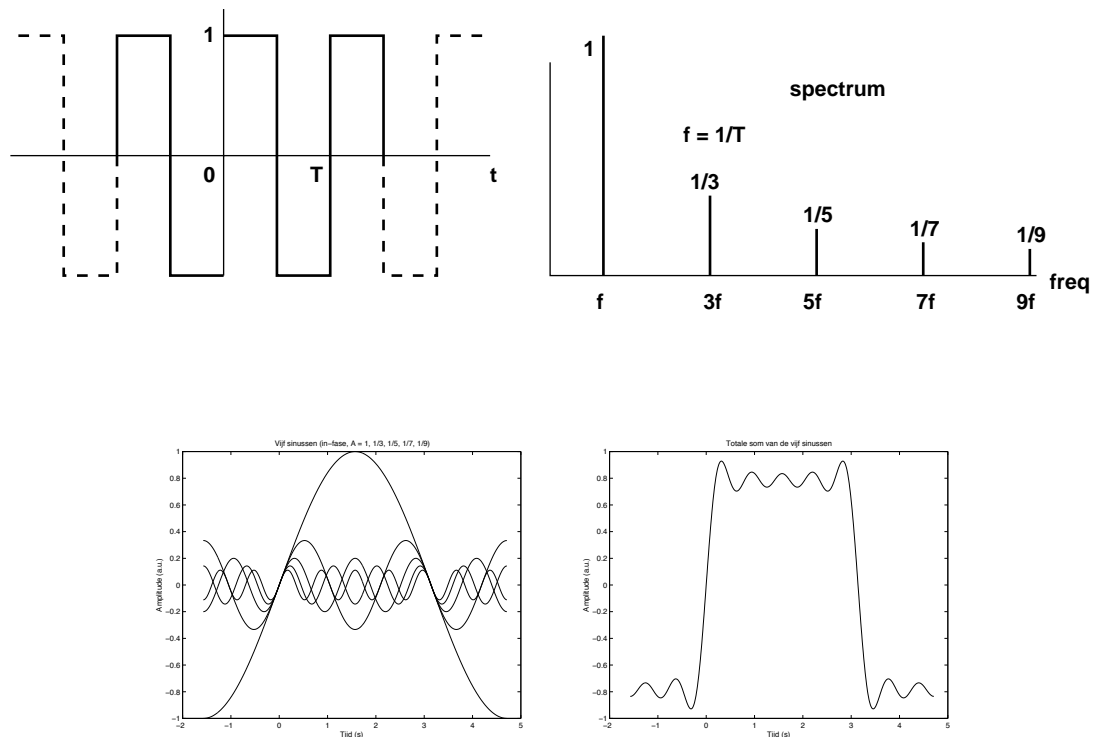


Fig. 3A: Harmonisch spectrum van een periodieke blok golf volgens de Fourier-reeks. **B:** Goed is te zien hoe sommatie van de eerste vijf harmonische componenten al aardig in de buurt komt van een echte blok golf.

Op het werkcollege laten jullie vervolgens ook zien dat voor goniometrische functies het volgende kan worden gesteld:

$$a \cdot \cos(x) + b \cdot \sin(x) = c \cdot \cos(x + \varphi)$$

(de vraag is dus hoe c en φ samenhangen met a en b .)

Het gevolg van deze goniometrische identiteit is dat de Fourierreeks ook kan worden geschreven als (en zo wordt ie meestal gebruikt):

$$x(t) = \frac{a_o}{2} + \sum_{n=1}^{\infty} c_n \cos(2\pi \cdot n f_o \cdot t + \phi_n) \quad (4)$$

Hierin zijn c_n de *amplitudes* van de cosinussen in de reeks, ϕ_n zijn de *fases*. Hieronder volgen enkele voorbeelden van Fourierreeksen.

Het totaal van verschillende harmonische frekwenties van de sinussen waaruit een signaal volgens deze Fourierbeschrijving is opgebouwd wordt het *spectrum* van het signaal genoemd (= frekwentierepresentatie), en vormt een net zo volledige weergave van de signaaleigenschappen als de tijdsafhankelijkheid van het signaal. Een signaal heeft dus verschillende 'aspecten' in zich:

- een Tijdsaspect.
- een Frekwentieaspect (spectrum: cosinussen met eigen amplitude en fase).

Merk op, dat het *spectrum* van een periodiek signaal een grote mate van regelmaat kent. Alle frekwentiecomponenten zijn een *heeltallig veelvoud* van de grondfrekwentie. Anders gezegd: alle frekwenties verhouden zich tot elkaar als *rationale breuken*, ofwel $f_n/f_m \in \mathcal{Q}$ voor alle $n, m \in \mathcal{N}$.

Een dergelijk spectrum is een *discreet* spectrum (alleen bepaalde frekwenties doen mee), en het is bovendien *harmonisch*. Figuur 3 toont de periodieke blok golf. Daarnaast is te zien hoe door sinussen van de juiste amplitudes, frekwenties en fases bij elkaar op te tellen, de blok golf steeds beter benaderd kan worden. Voor dit specifieke geval blijkt te gelden (maar dit laten jullie netjes op het werkcollege zien!):

$$x(t) \sim \sin(2\pi f_o t) + \frac{1}{3} \sin(2\pi(3f_o)t) + \frac{1}{5} \sin(2\pi(5f_o)t) + \frac{1}{7} \sin(2\pi(7f_o)t) + \dots$$

In de powerpoint file van het eerste college staan nog enkele voorbeelden geïllustreerd.

1.2.2 Transiënte signalen

Merk op dat een periodiek signaal verondersteld wordt op een oneindig tijdsdomein ($-\infty < t < +\infty$) te leven. In de fysische werkelijkheid komen dergelijke ideale signalen niet voor; meestal is een signaal vanaf een zeker beginmoment (gewoonlijk $t = 0$) tot aan een zeker eindmoment gedefinieerd (of ongelijk 0).

Dergelijke signalen heten *transiënte* signalen, en ook dergelijke signalen hebben een frekwentiespectrum. Echter, de bijbehorende spectra zijn niet langer discreet (of harmonisch), zoals voor periodieke signalen, maar *continu*. Dit betekent dat het aantal deelnemende frekwentiecomponenten in het spectrum oneindig dicht (dus langs een continue frekwentie-as) verdeeld is.

Een zeer belangrijk voorbeeld binnen deze categorie signalen is de zogenaamde *Dirac impuls functie* (genoemd naar de wiskundige Paul Dirac, Fig. 4). Dit is één van de meest gebruikte signalen in de systeemtheorie, vooral vanwege de handige wiskundige eigenschappen van een dergelijk signaal. Het hoe en waarom hiervan komt hierna nog uitgebreid aan de orde. **De impuls functie**, $\delta(t)$, is gedefinieerd door:

$$\begin{aligned} \delta(t) &= \infty \text{ voor } t = 0 \\ &= 0 \text{ voor } t \neq 0 \\ \text{met } \int_{-\infty}^{\infty} \delta(t) dt &= 1 \quad (\text{Oppervlakte} = 1) \\ \text{waardoor } \int_{-\infty}^{\infty} f(t) \cdot \delta(t - t_o) dt &= f(t_o) \end{aligned} \quad (5)$$

Voor de laatste eigenschap zal van groot belang blijken te zijn voor de beschrijving van lineaire systemen. Ga zelf na dat de laatste eigenschap volgt uit de derde.

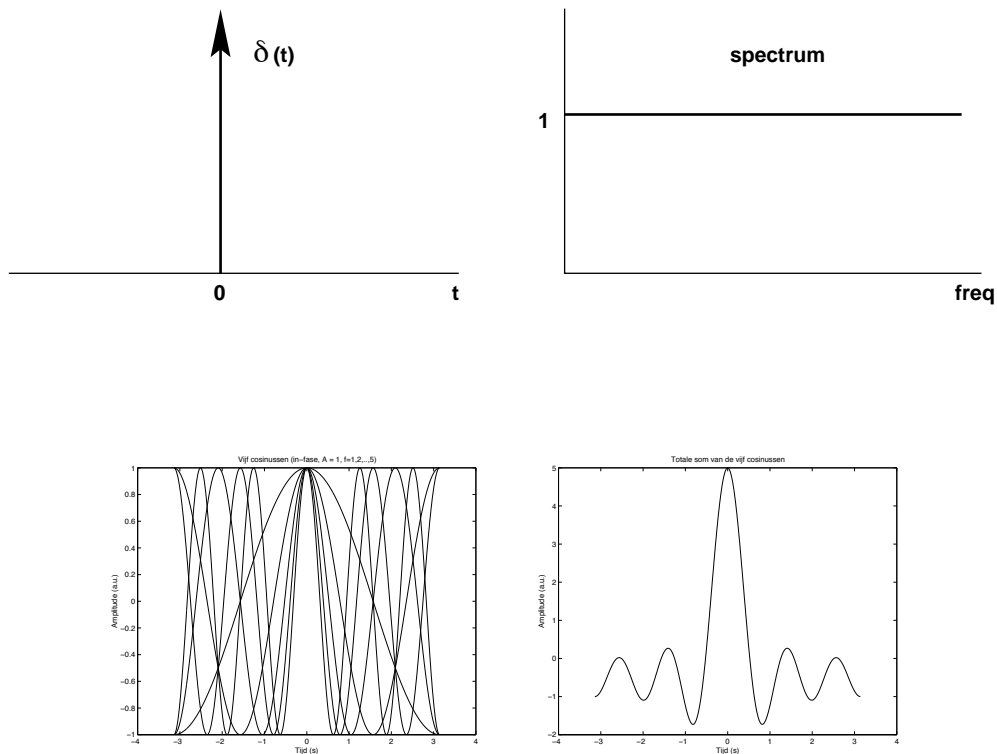


Fig. 4A: De impuls in het tijdsdomein en het bijbehorende spectrum. **B:** Ook is te goed zien hoe sommatie van een vijftal cosinussen (die in fase zijn), al aanleiding geeft tot een scherpe piek (hoogte 5) rond $t = 0$.

Merk op, dat het spectrum van de impuls volledig vlak is, d.w.z. dat alle frekwenties even sterk (met amplitude 1) in het signaal zijn vertegenwoordigd. In feite is de Diracfunctie te schrijven als de som van alle mogelijke cosinussen (met amplitude 1) die met gelijke fase $\phi = 0$ op $t = 0$ worden aangeboden:

$$\delta(t) \approx \sum_{\text{alle } f} \cos(2\pi \cdot f \cdot t)$$

Alleen op $t = 0$ hebben alle cosinussen dezelfde waarde (nl. 1), zodat de gesommeerde bijdrage voor oneindig veel cosinussen daar naar oneindig gaat. Voor alle andere tijdstippen blijken de cosinussen elkaar precies uit te doven.

Enkele andere transiënte signalen en hun (kwalitatieve) spectra:

De exponentiële puls:

$$\begin{aligned} f(t) &= A \cdot e^{-a \cdot t} \text{ voor } t > 0 \\ &= 0 \text{ voor } t < 0 \end{aligned}$$

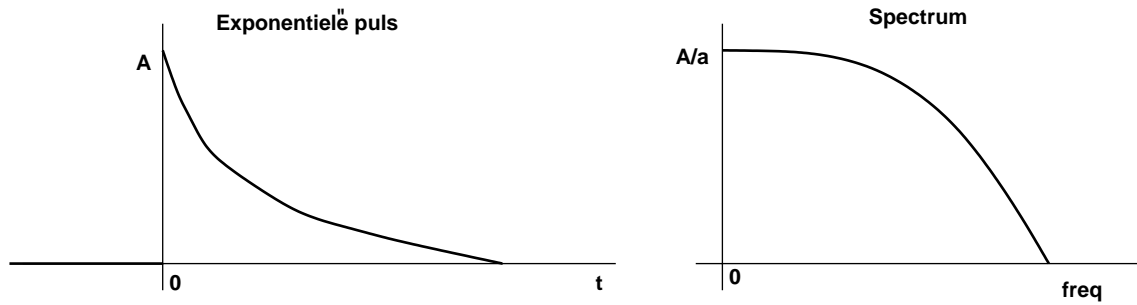


Fig. 5 De exponentiële puls met bijbehorend spectrum.

De blokvormige puls:

$$\begin{aligned} f(t) &= A \text{ voor } 0 \leq t \leq c \\ &= 0 \text{ elders } t < 0 \end{aligned}$$

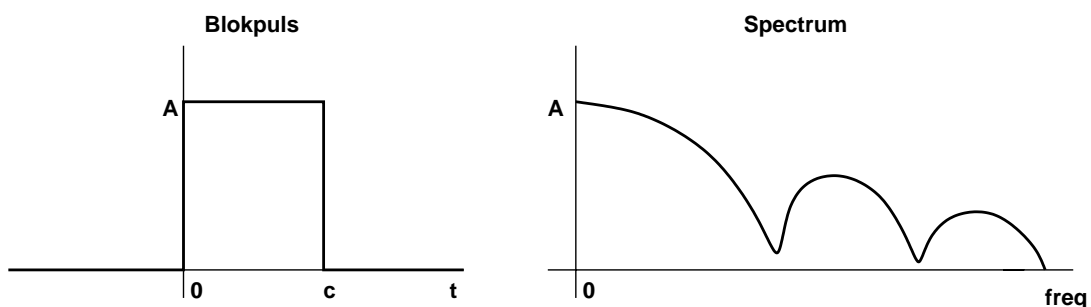


Fig. 6 De blokpuls met bijbehorend amplitudespectrum.

Het idee van het *frekwentiedomein* is niet alleen een door dhr. Fourier bedachte “constructie”. Ook in de natuur komen signaalrepresentaties in het frekwentiedomein voor. Een mooi voorbeeld hiervan is het basilair membraan (BM), een vlies dat zich in het slakkenhuis van het binnenoor (de cochlea; Fig. 7) bevindt, en eigenlijk het cruciale sensorische hoororgaan vormt. Op dat vlies worden de drukvariaties op het trommelvlies, die via de gehoorbeentjes en het ovale venster de omringende vloeistof in het slakkenhuis in trilling hebben gebracht, vanwege de speciale mechanische eigenschappen van dit vlies omgezet in een spatieel gecodeerde frekwentiecode (d.w.z. hoge frekwenties leiden tot de sterkste trillingen vlak bij het ovale venster, lage frekwenties geven juist aanleiding tot een grote trillingsamplitude achterin het slakkenhuis; Fig. 8). Je kunt je voorstellen dat dit vlies ongeveer net zo is georganiseerd als het toetsenbord van de piano. Een dergelijke organisatie noemt men een *tonotopische* representatie van geluid. Het perifere auditieve systeem werkt dus als een spectrum-analysator op het geluidssignaal.

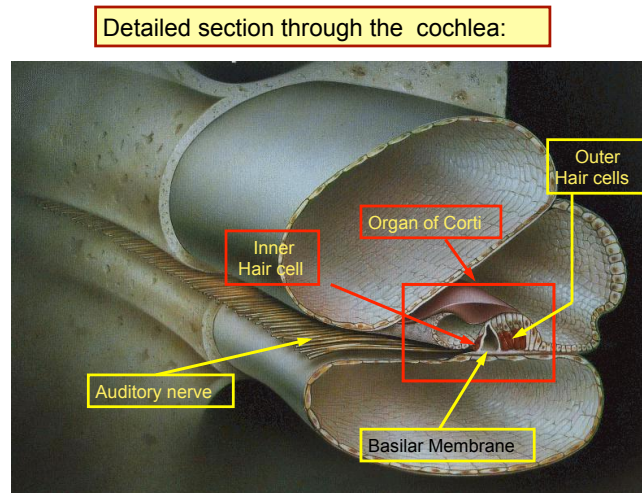


Fig. 7: De cochlea met het Orgaan van Corti en de buitenste en binnenste haarcellen, het basilaire membraan en de auditieve zenuw.

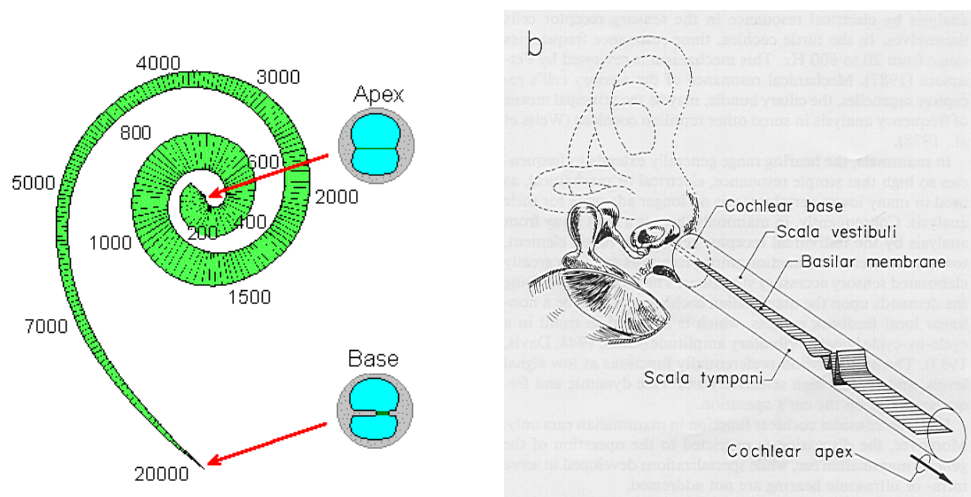


Fig. 8: Het basilaire membraan (hier in schematisch en uitgerekt getekend) wordt op verschillende plaatsen maximaal in trilling gebracht als pure tonen van verschillende frequenties worden aangeboden. Het voorbeeld rechts toont de respons van het membraan als een frequentie van 2 kHz wordt aangeboden.

1.2.3 De Fouriertransformatie: van Tijd naar Frequentie en v.v.

Wiskundig is te bewijzen dat er ook voor continue, transiënte signalen een éénduidige relatie bestaat tussen het signaal beschreven in het tijdsdomein, $x(t)$, en in het frequentiedomein, $X(f)$. Door middel van de *Fouriertransformatie* op zo'n tijdssignaal kun je het bijbehorende amplitude- en fasespectrum van het signaal berekenen:

$$x(t) \Rightarrow X(f) \quad \text{Fouriertransformatie:} \quad X(f) = \int_{-\infty}^{\infty} x(t) \cdot e^{-i2\pi f \cdot t} dt$$

met $\omega \equiv 2\pi f$ de hoekfrequentie, en i het complexe getal ($i^2 = -1$).

Andersom is het mogelijk om van een spectrum via de *Inverse Fouriertransformatie* het bijbehorende tijdssignaal terug te reconstrueren:

$$X(f) \Rightarrow x(t) \quad \text{Inverse Fouriertransformatie} \quad x(t) = \int_{-\infty}^{\infty} X(f) \cdot e^{i2\pi f \cdot t} df$$

Omdat we in dit geval complexe getallen nodig hebben om dergelijke berekeningen te kunnen uitvoeren, zullen we dat hier niet doen. Het voert te ver om hier diep op in te gaan, maar voor een paar veelvoorkomende functies gelden de volgende Fourierparen $(x(t), X(f))$:

	Tijdsdomein		Frekwentiedomein
De <i>impulsfunctie</i> :	$x(t) = \delta(t)$	\Leftrightarrow	$X(f) = 1$
De <i>constante</i> :	$x(t) = 1$	\Leftrightarrow	$X(f) = \delta(f)$
De <i>zuivere sinus</i> :	$x(t) = A \sin(2\pi f_o \cdot t)$	\Leftrightarrow	$X(f) = A\pi \cdot \delta(f - f_o)$
De <i>Gaussfunctie</i> :	$x(t) = A \exp(-t^2)$	\Leftrightarrow	$X(f) = A\pi \cdot \exp(-f^2)$

Het is niet belangrijk om deze formules te kennen, maar wel belangrijk is de essentie van de transformatie tussen beide domeinen die is vervat in de volgende vuistregel:

Smal in het ene domein \Leftrightarrow Breed in het andere domein

m.a.w.

- *kortdurende signalen* (in het tijdsdomein) hebben een *breed spectrum* (vb.: de oneindig kortdurende impuls heeft een oneindig breed spectrum) en
- *langdurende signalen* hebben een *smal spectrum* (vb.: de oneindig lang durende sinus heeft een oneindig smal spectrum: één frekwentie-impuls!).

Het is nuttig om voor deze *tijd-frekwentie dualiteit* een beetje een kwalitatief gevoel te kweken. Daarom is hieronder voor een aantal signalen het bijbehorende spectrum geschetst. Ga bovenstaande regel bij deze signaalparen zelf na.

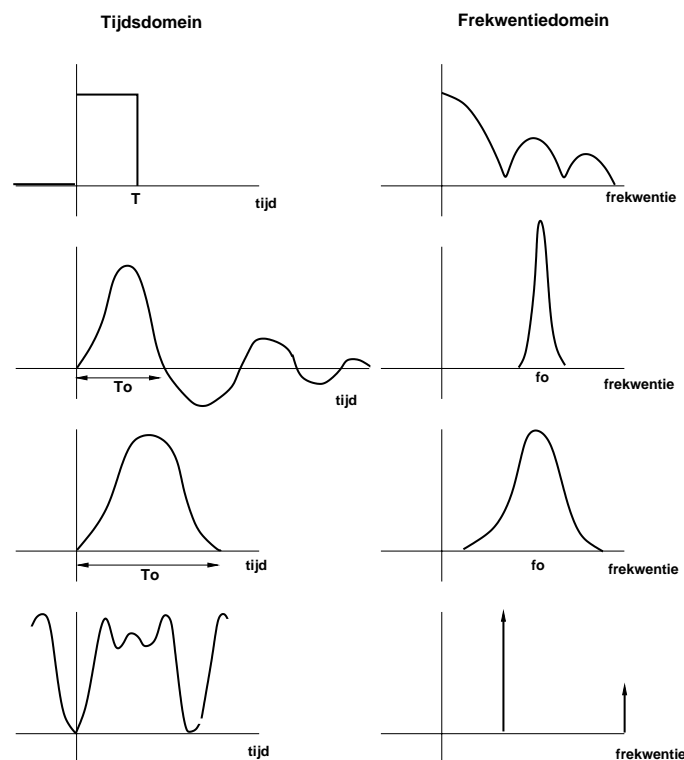


Fig. 9: Schematische Fourierparen van een aantal signalen.

Dit betekent dus dat het principieel *onmogelijk* is, om zowel in de tijd als in frequentie een willekeurige precisie te behalen! (in de fysica komt dit fenomeen naar voren in de quantummechanica, waar het het *Onzekerheidsprincipe van Heisenberg* betreft voor elementaire deeltjes; in het kort komt het er op neer dat het van zo'n deeltje onmogelijk is om met willekeurige precisie zowel de positie als de snelheid van het deeltje te kennen).

Op het werkcollege zullen we ingaan op een belangrijk rekenvoorbeeld, wat hier direct mee te maken heeft, en wordt gebruikt als toepassing om het spectrum te berekenen van een periodiek signaal, de kortdurende repetitieve puls:

$$x(t) = 1 \text{ voor } 0 \leq t \leq \Delta T \text{ en } x(t) = 0 \text{ voor } \Delta T < t < T \text{ met } \Delta T \ll T$$

Ook hiervoor stelt U zich eerst de volgende vragen:

(i) wat is de periode?, en

(ii) is de functie (toevallig) even of oneven? Indien geen van beide, hoé kan ie dan even of oneven worden gemaakt? Ga vervolgens aan de slag met Eqn. 3 om de Fouriercoëfficiënten uit te rekenen, die nu zullen afhangen van ΔT en T .

(iii) teken tenslotte het spectrum als functie van n voor verschillende verhoudingen van $(\Delta T)/T$.

1.3 Lineaire Systemen

We zullen ons in dit college beperken tot de eenvoudigste klasse van systemen:

1. *Enkelvoudige in- en uitgang* (zie bijv. figuur 1)
2. *Tijdsinvariant*: de eigenschappen van het systeem veranderen niet als functie van de tijd (n.b. met name voor biologische systemen is dit niet vanzelfsprekend! Denk aan veroudering, vermoeidheid, ziekte, e.d.)
3. *Causaal*: de waarde van de uitgang hangt alleen af van waarden aan de ingang in heden en verleden. Iets netter gezegd:

$$y(t) = F[x(s)] \quad \text{met } s \leq t$$

4. de *Lineaire Systemen*. Dergelijke systemen hebben de volgende belangrijke eigenschap:

Een systeem is lineair als de responsie op de gewogen som van een willekeurig aantal inputs gelijk is aan dezelfde gewogen som van de responsies op de afzonderlijke inputs.

Deze eis wordt ook wel het *Superpositiebeginsel* genoemd. Dit principe heeft een aantal zeer belangrijke gevolgen, die we hierna zullen gaan behandelen.

Voorbeeld:

Stel dat de respons van een systeem op inputsignaal $x_1(t)$ wordt gegeven door $y_1(t)$, en de respons op input $x_2(t)$ door $y_2(t)$. We bouwen nu een samengestelde input, door een gewogen som te nemen: $x(t) = a \cdot x_1(t) + b \cdot x_2(t)$. Lineariteit van het systeem vereist nu dat de respons van het systeem op $x(t)$ wordt gegeven door: $y(t) = a \cdot y_1(t) + b \cdot y_2(t)$.

Algemener:

$$\text{als } x_i(t) \rightarrow y_i(t) \quad \text{dan: } \sum_{i=1}^N \alpha_i x_i(t) \rightarrow \sum_{i=1}^N \alpha_i y_i(t) \quad \text{voor } \alpha_i \in \mathcal{R} \quad (6)$$

Onderstaande opdrachten laten zien dat lineariteit niet vanzelfsprekend is:

OPGAVE 1:

Stel dat een systeem een inputsignaal met een bepaalde factor, a , vermenigvuldigt, en er vervolgens een vaste waarde, b bij optelt:

$$y(t) = a \cdot x(t) + b$$

Ofwel, de relatie tussen $y(t)$ en $x(t)$ beschrijft een rechte lijn. Onderzoek nu voor welke a en b dit systeem lineair is.

(*Hint*: Pas letterlijk bovenstaand voorbeeld toe!)

OPGAVE 2:

Stel dat de input-output relatie van een systeem wordt gegeven door:

$$y(t) = a \cdot x^2(t) + b$$

Laat zien dat dit systeem nooit lineair kan zijn voor $a \neq 0$.

(*Hint*: Doe hetzelfde als in Opgave 1!)

1.3.1 Impulsrespons en Staprespons

Een belangrijk gevolg van het Superpositiebeginsel is de volgende:

Een lineair systeem wordt *volledig* gekarakteriseerd door zijn *Impulsrespons*.

De impulsrespons van een systeem is het verloop van het uitgangssignaal, als functie van de tijd, als aan de ingang een impulsfunctie wordt aangeboden. Onderstaande figuur geeft een voorbeeld.

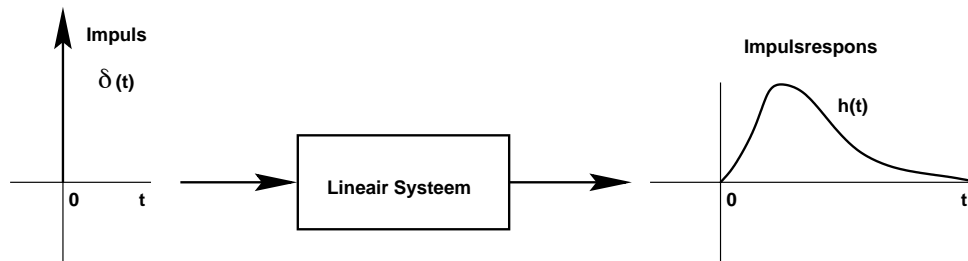


Fig. 10: De impuls en de impulsresponsie van een willekeurig lineair systeem.

De reden dat de impuls zo'n belangrijke rol speelt voor Lineaire Systeemtheorie is gelegen in de eigenschap die we in Eqn. (5) tegenkwamen! De laatste regel in die formule stelt, kwalitatief geïllustreerd in onderstaande figuur, dat een *willekeurig* signaal $x(t)$ dus kan worden gedacht te zijn opgebouwd uit een reeks (d.w.z. een som, ofwel een superpositie!) van opeenvolgende pulsen, die allemaal een verschillende amplitude hebben, gegeven door de waarde van het signaal. Hier herhalen we die formule uit Eqn. (5) nog een keer voor signaal $x(t)$:

$$x(t_o) = \int_{-\infty}^{+\infty} x(t) \cdot \delta(t - t_o) \cdot dt$$

maar merk op dat we deze ook als volgt mogen schrijven:

$$x(t) = \int_{-\infty}^{+\infty} x(t_o) \cdot \delta(t - t_o) \cdot dt_o \quad (7)$$

In deze laatste vorm staat dus dat het hele signaal $x(t)$ een opeenvolging is van individuele pulsen met hoogte $x(t_o)$, gegeven op achtereenvolgende tijdstippen (t_o).

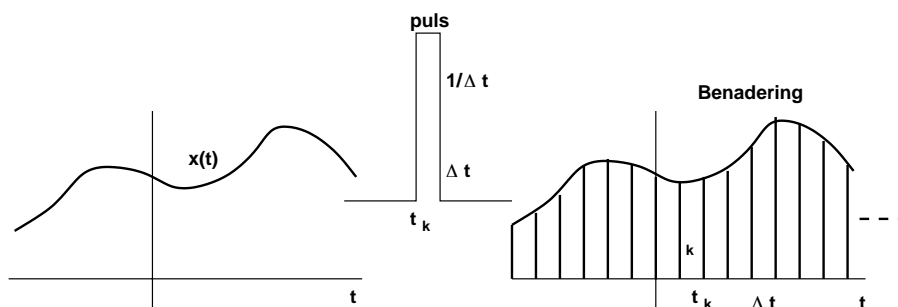


Fig. 11: Opbouw van een willekeurig signaal als een opeenvolging van gewogen pulsen.

Het superpositiebeginsel zegt dan dat de respons van het lineair systeem op een dergelijke gewogen gesommeerde input gelijk is aan dezelfde gewogen som van individuele impulsresponsies! Dus voor een Lineair Systeem geldt dat de respons op een willekeurig inputsignaal kan worden berekend als we de impulsresponsie kennen! Er volgt

onmiddellijk uit Eqn. 7 dat als de respons op een enkele impuls $\delta(t)$ gegeven is door $h(t)$, de respons op het hele signaal $x(t)$ is gegeven door:

$$y(t) = \int_{-\infty}^{+\infty} x(t_o) \cdot h(t - t_o) \cdot dt_o \quad (8)$$

dezelfde gewogen som van impulsresponsies, elk gegeven op de tijden t_o ! Omdat t_o een continue variabele is zullen we hem vanaf nu aanduiden met de Griekse letter τ . Wij zien dus dat:

$$y(t) = \int_{-\infty}^{+\infty} x(\tau) \cdot h(t - \tau) \cdot d\tau \quad (9)$$

Deze formidabele formule wordt ook wel de *convolutie integraal* genoemd.

Voorbeeld:

Een belangrijke toepassing van het bovenstaande is de volgende. Stel dat ons inputsignaal $x(t)$ een heel eenvoudige is, nl. een *Stap*, $u(t)$. Deze neemt vanaf $t = 0$ de waarde 1 aan, en voor $t = 0$ was hij nul. We kunnen deze simpele inputfunctie dus onmiddellijk invullen in de convolutie integraal:

$$y(t) = \int_{-\infty}^{+\infty} x(\tau) \cdot h(t - \tau) \cdot d\tau = \int_0^{+\infty} u(\tau) \cdot h(t - \tau) \cdot d\tau = \int_0^t 1 \cdot h(\tau) \cdot d\tau$$

waarbij we in de laatste stap gebruik hebben gemaakt van de eis dat ons systeem *causaal* is (zie iets verderop!).

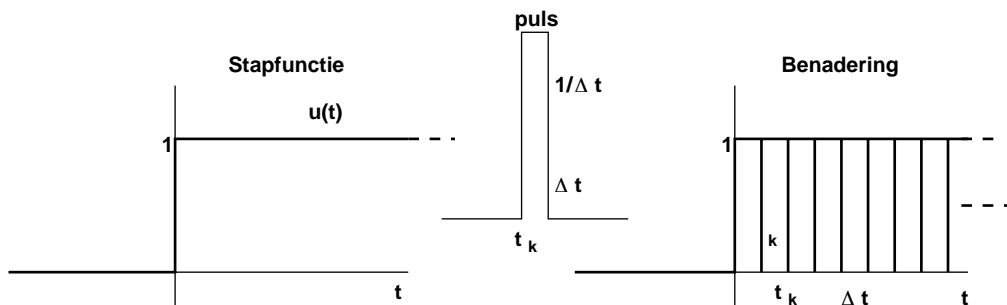


Fig. 12: De stapfunctie kan gezien worden als een sommatie van opeenvolgende pulsen met weging 1.

De Stap dus eigenlijk niets anders is dan de cumulatieve oppervlakte (de '*integraal*') van de impuls. Immers: voor $t < 0$ is de stap nog nul, vanaf $t = 0$ is hij plotseling 1 en blijft dat. Hieruit volgt dan dat de respons van een lineair systeem op een stapvormige input (de *Staprespons*) gegeven wordt door de *cumulatieve oppervlakte* te bepalen van de Impulsrespons (d.w.z. de oppervlakte als functie van de tijd)! Ofwel:

$$s(t) = \int_0^t h(\tau) d\tau$$

Andersom geldt dan natuurlijk ook dat de Impulsrespons bepaald kan worden uit de Staprespons, door hiervan de *afgeleide* naar de tijd te nemen:

$$h(t) = \frac{ds}{dt}$$

OPGAVE 3:

Hieronder zijn enkele impulsresponsies (links) en stapresponsies (rechts) geschetst. *Schets* nu zelf de bijbehorende stap, resp. impulsresponsies voor die systemen.

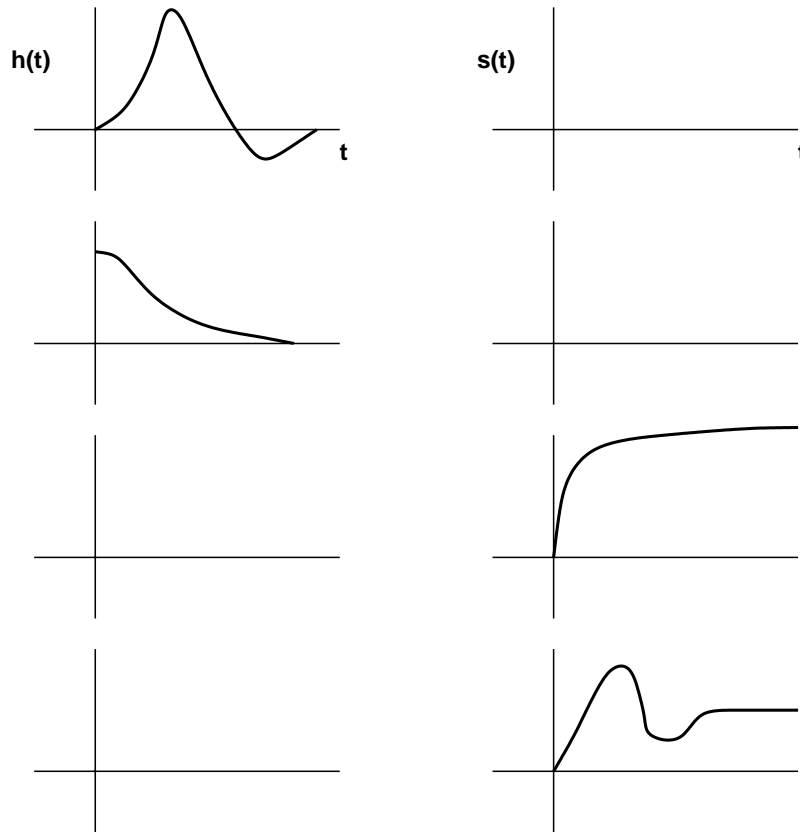


Fig. 13: Stapresponsies, $s(t)$, of impulsresponsies, $h(t)$, zijn gegeven. Schets de bijbehorende impuls-, resp. stapresponsie.

1.4 Respons op een willekeurige stimulus voor causale systemen

Omdat we net zagen dat een willekeurig inputsignaal beschreven kan worden door een cumulatieve som van opeenvolgende, gewogen, pulsen (waarvan de oppervlakten gewogen worden door de waarde van het signaal; zie Fig. 11), volgt uit het superpositiebeginsel dat de respons op zo'n signaal wordt gegeven door *dezelfde* gewogen som van *pulsresponsies* te nemen! Dus:

$$y(t) = \int_{-\infty}^{+\infty} x(\tau) \cdot h(t - \tau) \cdot d\tau$$

We nemen nu *causaliteit* van het systeem aan. Dit betekent dat de impuls response functie alléén ongelijk aan nul kan zijn nádat de impuls op tijdstip t is gegeven (oftewel: er kan alleen een gevolg zijn na de oorzaak!). Dit betekent:

$$h(t) = 0 \quad [\text{voor } t < 0] \quad (10)$$

Voor de convolutie integraal betekent dit dan dat:

$$h(t - \tau) = 0 \quad \text{voor } \tau \geq t$$

M.a.w., om het systeem causaal te maken, schrijven we de convolutie integraal als volgt:

$$y(t) = \int_{-\infty}^t x(\tau) \cdot h(t - \tau) \cdot d\tau$$

U zult nu op het werkcollege nagaan dat deze uitdrukking verder kan worden bewerkt tot de meer gebruikelijke vorm, die we in de literatuur gewoonlijk als de convolutie integraal tegenkomen:

$$y(t) = \int_0^{\infty} x(t - \tau) \cdot h(\tau) \cdot d\tau \quad (11)$$

OPGAVE 4:

Probeer Eqn. 11 helemaal te begrijpen door van *elke* grootte in de formule precies te definiëren wat die betekent. Kortom, geef aan wat de conceptuele betekenis is (in deze vergelijking) van t , τ , $\tau = 0$, $\tau = +\infty$, $x(t - \tau)$, $h(\tau)$ en \int . (hint: waarom zou $h(\tau)$ als het *geheugen* van het lineaire systeem kunnen worden beschouwd?)

Hoewel deze formidabele convolutie-integraal ons in principe in staat stelt om voor elk lineair systeem de output op een willekeurige input te berekenen, is het in de praktijk vaak erg lastig om hem (analytisch, of numeriek) uit te rekenen. Meestal dient deze dan ook op de computer te worden benaderd.

OPGAVE 5:

Voor eenvoudige impulsresponsies en inputsignalen is het soms wel mogelijk om de convolutie-integraal echt uit te rekenen. Laten we dat eens een keer proberen! Stel dat van een lineair systeem de impulsrespons is gegeven door $h(\tau) = A \cdot \exp(-a \cdot \tau)$. Beantwoord voor dit systeem dan de volgende vragen:

- Bereken en schets de staprespons
- Stel dat het inputsignaal gegeven is door een puls met hoogte B en duur T , en 0 elders. Bereken en schets de output van het systeem.
- Geef de output van het systeem op de som van de twee inputs uit (a) en (b) ($B > 1$).

1.5 Frekwentiekarakteristieken (overdrachtsfuncties)

Het Fouriertheorema (zie boven) liet zien dat élk periodiek en transiënt signaal ook opgebouwd gedacht kan worden uit een som van *cosinussen*, elk met een eigen amplitude en fase. Als dat zo is, moet volgens het Superpositiebeginsel de respons van een lineair systeem ook beschouwd kunnen worden als de gesommeerde respons van ‘*cosinus-responsies*’!

Een uiterst belangrijke eigenschap van lineaire systemen is dat hun output op een cosinusvormige input altijd dezelfde frekwentie heeft als de input. Alléén de amplitude en de fase van de cosinus kunnen dus door een Lineair Systeem worden veranderd.

Waarom deze eigenschap een gevolg is van het Superpositiebeginsel, is volstrekt niet triviaal:

De convolutie-integraal (Eqn. 11) zou hierop het antwoord moeten kunnen geven. Immers, deze geeft de output van een lineair systeem op een willekeurige input, dus ook op een sinus of cosinus. Stel nu maar eens dat we een sinus als input signaal hebben:

$$x(t) = A \cdot \sin(2\pi ft + \Phi) = A \cdot \sin(\omega t + \Phi)$$

en laten we voor de eenvoud $A = 1$ en $\Phi = 0$ nemen. Volgens Eqn. 11 geldt dan voor de output van het (willekeurige) lineaire systeem met impulsresponsie $h(t)$:

$$y(t) = \int_0^{\infty} \sin(\omega(t - \tau)) \cdot h(\tau) \cdot d\tau$$

Dit ziet er op het eerste gezicht vrij hopeloos uit, maar laten we niet wanhopen. Uit onze VWO tijd weten we vast nog wel dat (anders: zie Binas or Wikipedia!): $\sin(a - b) = \sin(a)\cos(b) - \sin(b)\cos(a)$. Dit gaan we hier gebruiken:

$$y(t) = \int_0^\infty [\sin(\omega t) \cos(\omega \tau) - \cos(\omega t) \sin(\omega \tau)] \cdot h(\tau) \cdot d\tau$$

Nu de volgende stap: we dienen ons hier te realiseren, dat de integratie genomen wordt over de variable τ (de 'geheugentijd'), en dat de 'echte tijd', t , dus straffeloos buiten de integraal kan worden gehaald (als ware het een constante!):

$$y(t) = \sin(\omega t) \int_0^\infty \cos(\omega \tau) \cdot h(\tau) d\tau - \cos(\omega t) \int_0^\infty \sin(\omega \tau) \cdot h(\tau) \cdot d\tau$$

en nu bedenken we ons, dat we de integralen niet uit kunnen rekenen, zolang we niet weten met wat voor systeem we precies te doen hebben. Maar hoe het ook zij, en wat voor systeem het ook is, uit de integraal zal gewoon iets komen wat niet meer afhangt van τ !. Het enige wat we er over kunnen zeggen is, dat het resultaat van de integratie een functie van ω zal zijn, en dat deze voor de twee integralen verschillend is:

$$y(t) = \sin(\omega t) \cdot A(\omega) - \cos(\omega t) \cdot B(\omega)$$

waarin

$$A(\omega) \equiv \int_0^\infty \cos(\omega \tau) \cdot h(\tau) d\tau \quad \text{en} \quad B(\omega) \equiv \int_0^\infty \sin(\omega \tau) \cdot h(\tau) d\tau$$

Vergelijk deze laatste uitdrukkingen nu eens met de Fourierreeks uitdrukkingen voor de Fouriercoëfficiënten a_n en b_n ! Wat U hier nu ziet is de *Fouriergetransformeerde van de Impulsresponsie*!

Tenslotte duiken we weer in ons Binasboekje/Wikipedia/werkcollege om te zien dat deze uitdrukking ook weer kan worden omgeschreven tot een enkele sinus:

$$y(t) = G(\omega) \cdot \sin(\omega t + \Phi(\omega)) \quad (12)$$

Opgave 6:

Verifieer deze laatste stap, door de functies $G(\omega)$ en $\Phi(\omega)$ uit te drukken in $A(\omega)$ en $B(\omega)$.

Merk op dat Eqn. 12 ons vertelt dat de respons van een lineair systeem op een sinusvormige input met hoekfrequentie ω wordt gegeven door een sinus met *dezelfde* hoekfrequentie ω , maar met een frequentie-afhankelijke amplitude, $G(\omega)$ en fase, $\Phi(\omega)$.

Door nu voor elke sinus/cosinuscomponent van de Fouriergetransformeerde van het inputsignaal te kijken wat het systeem doet met de amplitude en met de fase van die sinus/cosinus, kun je dus een alternatieve karakterisatie van het systeem krijgen. Een dergelijke analyse vindt dus plaats in het frekwentiedomein.

In het algemeen zijn de *amplitude* en de *fase* van de output *frequentieafhankelijk*, en ze worden volledig bepaald door de eigenschappen van het lineaire systeem.

Het gedrag van de amplitude en fase als functie van de frequentie is dus karakteristiek voor het specifieke lineaire systeem, en wordt ook wel de *Overdrachtskarakteristiek* van het systeem genoemd. De *Gain* (= versterking) van het systeem wordt gedefinieerd als de verhouding tussen output- en inputamplitude voor elke frequentie: $G(f)$, terwijl de fasekarakteristiek wordt bepaald door het verschil in fase te nemen tussen output- en inputcosinus: $\Phi(f)$.

Gain en fasekarakteristiek worden meestal in een *Bodeplot* ($20 \log(G)$ en $\Phi(f)$ als functie van $\log(f)$) uitgezet. De 'vingerafdruk' die dan in het frekwentiedomein te zien is karakteriseert het lineaire systeem volledig. Hoewel

meestal alleen naar de amplitudekarakteristiek wordt gekeken, bepalen eigenlijk beide functies samen de volledige Overdrachtskarakteristiek.

De overdrachtskarakteristiek stelt ons vaak in staat om in één oogopslag de eigenschappen van een systeem te doorgronden. Daarom worden dergelijke karakteristieken in de systeemanalyse meer gebruikt dan de impulsrespons (zie boven). Natuurlijk is er een éénduidige relatie tussen de beide systeemrepresentaties, aangezien beide het gedrag van het systeem volledig bepalen! Gezien het voorgaande zal het aannemelijk zijn dat die relatie gegeven wordt door de Fouriertransformatie! Ofwel:

De Overdrachtskarakteristiek is de Fouriergetransformeerde van de Impulsrespons!

$$h(\tau) \implies H(f) \quad \text{Fouriertransformatie: Spectrum (Gain én Fase)}$$

$$H(f) \implies h(\tau) \quad \text{Inverse Fouriertransformatie: Tijdsdomein}$$

Belangrijke karakteristieken die in de Lineaire Systeemtheorie (en in de modellen van biologische systemen) veel voorkomen zijn:

- De Low-Pass (LP) karakteristiek: zo'n systeem laat *lage* frekwenties goed door, maar stopt de hoge frekwenties.
- De High-Pass (HP) karakteristiek laat juist de *hoge* frekwenties goed door en stopt langzame veranderingen in het signaal.
- De Band-Pass (BP) karakteristiek laat alleen een specifieke band van frekwenties goed door; frekwenties die hoger of lager zijn komen niet door.
- De Band-Stop (BS) karakteristiek stopt juist alle frekwenties binnen een speciale band.
- De Tijdsvertraging (het 'delay'): laat alle frekwenties even goed door ('All-Pass'), maar met een vast delay, ΔT : $y(t) = x(t - \Delta T)$.
- De Integrator: integreert de input. Is een LP systeem.
- De Differentiator: differentieert de input (bepaalt de afgeleide). Is HP.

Hieronder zijn een tweetal eenvoudige lineaire systemen gegeven, bestaande uit een weerstand en een condensator, die zowel een low-pass als een high-pass overdrachtskarakteristiek kunnen hebben.

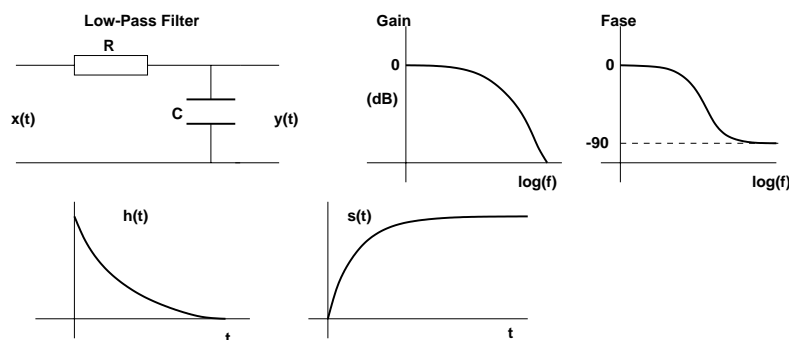


Fig. 14: Voorbeeld van de Bodeplot van een eenvoudig laagdoorlaatsysteem (low-pass, LP): een weerstand, R , in serie met een condensator, C . De uitgangsspanning wordt gemeten over de condensator. Hoge frekwenties worden sterk verzwakt doorgelaten en lopen 90 graden in fase achter, terwijl lage frekwenties nagenoeg ongeschonden en zonder vertraging doorkomen. De impuls- en stapresponsies zijn ook gegeven.

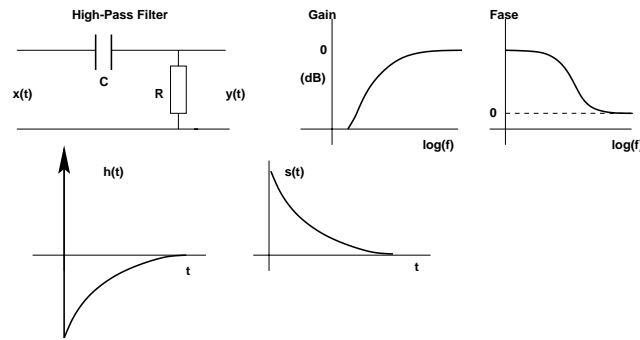


Fig. 15: Voorbeeld van de Bodeplot van een eenvoudig hoogdoorlaatsysteem (high-pass, HP): weer de weerstand, in serie met een condensator, waarbij de uitgangsspanning nu wordt gemeten over de weerstand. Hoge frekwenties worden goed en zonder fasedraaiing doorgelaten, terwijl lage frekwenties sterk worden verzwakt. De impuls- en stapresponsies zijn ook gegeven.

Opgaven:

In de powerpoint file van het derde college staan vragen geformuleerd m.b.t. enkele van deze elementaire lineaire systemen.

Er blijkt een belangrijk voordeel te zijn om Systemen te analyseren in het frekwentiedomein i.p.v. in het tijdsdomein. De reden is dat de relatie tussen input $X(f)$, overdrachtskarakteristiek $H(f)$, en de output $Y(f)$ in het frekwentiedomein op de volgende eenvoudige manier kan worden weergegeven:

$$Y(f) = H(f) \cdot X(f)$$

ofwel, om het spectrum van de output te berekenen hoeft men slechts frekwentiegewijs de spectra van de overdrachtskarakteristiek en het input signaal algebraïsch met elkaar te vermenigvuldigen. In de praktijk blijkt dit veel eenvoudiger te zijn dan het berekenen van de respons van het systeem in het tijdsdomein (blijkt nl. een zeer bewerkelijke integratie te zijn).

Een direct gevolg van deze simpele regel is dat het daardoor erg eenvoudig wordt om willekeurige combinaties van lineaire systemen te analyseren. Hoe dat in zijn werk gaat wordt nu kort besproken.

Afspraak: Hoofdletters geven aan dat we in het frekwentiedomein werken [$H(f)$, $Y(f)$, $X(f)$]. Kleine letters representeren signalen en karakteristieken in het tijdsdomein [$h(\tau)$, $x(t)$, $y(t)$]

1.6 Combinaties van Lineaire Systemen

Een combinatie van lineaire systemen resulteert op zich ook weer in een lineair systeem.

De drie combinaties die in deze cursus van belang zijn, zijn:

- de serieschakeling
- de parallelschakeling
- terugkoppeling (“*feedback*”). Vooral bij deze vorm zullen we even stilstaan, omdat die van belang is voor het saccadisch systeem.

1.6.1 Serieschakeling

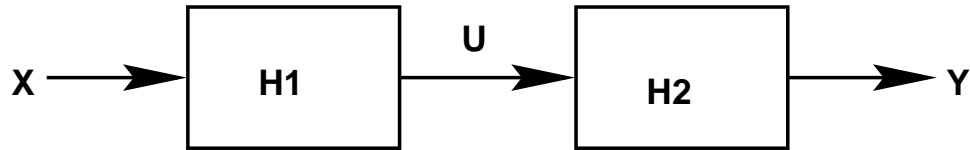


Fig. 16 Serieschakeling van twee lineaire systemen.

Om de totale overdracht te bepalen bij gecombineerde systemen is het handig om een hulpsignaal in te voeren. In dit geval, voeren we U in als output van systeem H_1 , tevens dienend als input voor systeem H_2 . Ga nu na, door toepassing van de bovenstaande vermenigvuldigingsregel dat voor de relatie tussen de uiteindelijke output Y , en input X geldt:

$$Y = H_1 \cdot H_2 \cdot X \Rightarrow H = H_1 \cdot H_2 \quad (13)$$

OPGAVE 7:

Beschouw een Low-Pass en een High-Pass systeem met hun karakteristiek (bijv. zoals hierboven). Wát kunt U zeggen over de totaaloverdracht als beide systemen in serie worden geschakeld? Kunt U verschillende gevallen onderscheiden?

Een voorbeeld van seriële systeemschakeling in een biologisch systeem wordt bijvoorbeeld gevormd door de verschillende deelprocessen waaruit ons oor bestaat.

$$\begin{aligned} H_1 &= \text{Oorschelp} + \text{gehoorgang} \\ H_2 &= \text{Middenoorbeentjes} \\ H_3 &= \text{Binnenoor (slakkenhuis)} \end{aligned}$$

1.6.2 Parallelschakeling

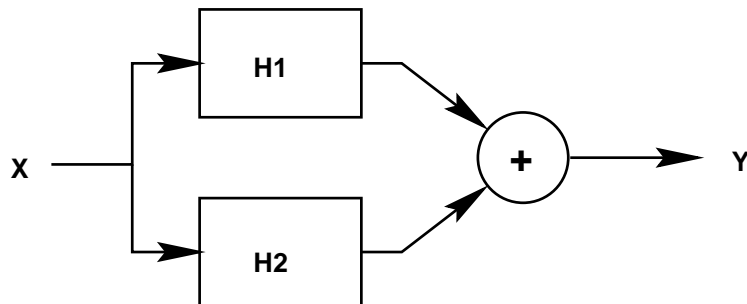


Fig. 17: Parallelschakeling van twee lineaire systemen.

Het is eenvoudig in te zien dat bij een parallelschakeling voor de totale overdrachtskarakteristiek geldt:

$$Y = (H_1 + H_2) \cdot X \quad (14)$$

Bij parallelschakeling tellen de overdrachtsfuncties van de verschillende subsystemen dus gewoon op.

OPGAVE 8:

Wat kunt U nu zeggen over de totaaloverdracht van $H_1 = \text{Low-Pass}$ systeem parallel aan $H_2 = \text{High-Pass}$ systeem?

1.6.3 Terugkoppeling.

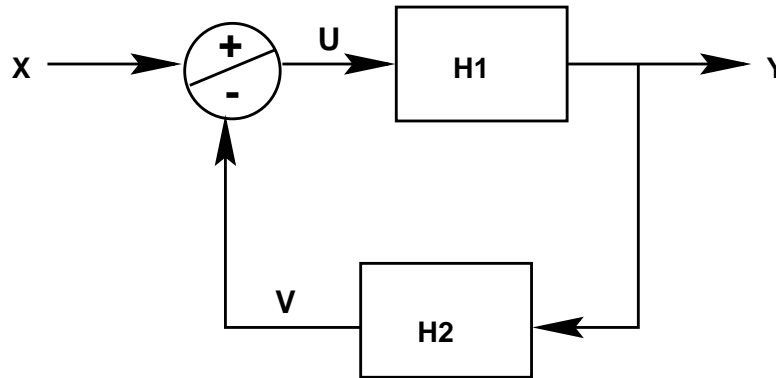


Fig. 18: Terugkoppeling met twee lineaire systemen.

Om de totale overdracht van een teruggekoppeld systeem te bepalen voeren we twee hulpsignalen in: U is het resultaat van de optel/aftrekeoperatie, V is de output van systeem H_2 .

$$\begin{aligned} \text{Er geldt dat } Y &= H_1 \cdot U \\ \text{terwijl } U &= X - V \\ \text{en } V &= H_2 \cdot Y \end{aligned}$$

De totale overdracht van het systeem, $\frac{Y}{X}$, is dan (maar ga natuurlijk na!):

$$\frac{Y}{X} \equiv H = \frac{H_1}{1 + H_1 \cdot H_2} \quad (15)$$

Terugkoppeling is een essentieel aspect van complexere (m.n. biologische) systemen. Er zal dus wel een zeker voordeel te behalen zijn met terugkoppeling.

Een eerste voordeel is in te zien, als we kunnen aannemen dat (voor een relevant frekwentiegebied) zou gelden dat $H_1(f) \cdot H_2(f) \gg 1$. In dat geval zal Eqn.15 reduceren tot:

$$H(f) = \frac{1}{H_2(f)} \quad (16)$$

ofwel:

De overdracht is *onafhankelijk geworden van het systeem in het voorwaartse signaalpad!* Hier ligt o.a. de kracht van feedback, want als we b.v. een systeem hebben waarvan deze zogn. "forward gain" veel varieert of b.v. kwetsbare componenten bevat, is terugkoppeling voldoende om tóch een betrouwbare overdracht te krijgen.

Een voorbeeld:

Het gladde oogvolg-systeem ('smooth pursuit system') dient er voor om een in de buitenwereld bewegend voorwerp met de ogen precies te volgen. De input voor dit systeem is de snelheid van het bewegende voorwerp (bijv. een vogel in de lucht, of het nummerbord van een weggrijdende auto) op het netvlies. Dit wordt ook wel de *retinale slipsnelheid* genoemd. Het doel van het systeem is om deze slip-snelheid zo klein mogelijk te houden (liefst nul, want in dat geval beweegt het oog precies net zo snel als het voorwerp!). De output van het systeem is natuurlijk de snelheid van de bewegende ogen.

Merk nu op dat dit een systeem is met negatieve terugkoppeling, waarvan de terugkoppeling 'automatisch' gegeven wordt door de eigen beweging van het oog (zie onderstaande figuur).

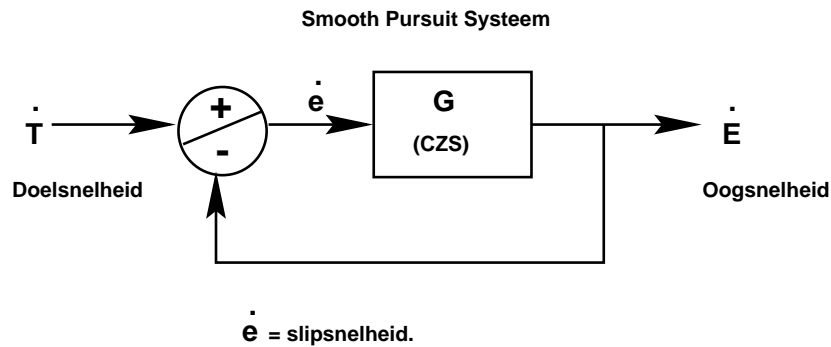


Fig. 19: Simpel model van het smooth pursuit systeem.

De overdracht van dit systeem wordt dus gegeven door:

$$\frac{\dot{E}}{\dot{T}} \equiv G_{tot.} = \frac{G}{1 + G}$$

Hierin is G de voorwaartse versterking van het teruggekoppelde systeem. Dit zou je kunnen zien als een proces dat zich ergens in de hersenen afspeelt: de gemeten beweging op het netvlies, \dot{e} , wordt na een versterking met G omgezet in een snelheid van het oog, \dot{E} . Hierdoor verandert het verschil in snelheden tussen het doel (\dot{T}) en het oog, dus de slipsnelheid op het netvlies, een gevolg van de terugkoppeling.

Het systeem tracht \dot{E} en \dot{T} gelijk te maken, dus $\dot{e} = 0$. Hiertoe moet de totale overdracht, G_{tot} dicht bij 1 liggen, en daarvoor zou de systeemversterking, G , groot dienen te zijn. Met het volgende experiment is G direct te meten:

1. Het oog waar de stimulusbeweging mee gezien wordt, wordt tijdelijk verlamd.
2. De oogbeweging van het niet-verlamde maar *afgedekte* oog wordt gemeten.

OPGAVE 9:

Beargumenteer waarom we zo direct de interne versterking G van dit systeem meten (deze blijkt overigens ongeveer 20 te zijn).

Uit Eq. 16 zien we nog iets anders dat als een voordeel gezien zou kunnen worden:

In een teruggekoppeld systeem met een grote interne voorwaartse versterking $H_1(f)$ geldt dat het totale systeem het *omgekeerde* doet van $H_2(f)$.

ofwel als

H_2	dan	H
Integrator	\Leftrightarrow	Differentiator
Differentiator	\Leftrightarrow	Integrator
Low-pass filter	\Leftrightarrow	High pass filter
High-pass filter	\Leftrightarrow	Low pass filter

Samenvattend:

- a) Terugkoppeling stabiliseert het systeem tegen uitwendige verstoringen.

- b) Het maakt een nauwkeurige overdracht mogelijk met een systeem dat uit onbetrouwbare (of zieke) elementen bestaat.
- c) Terugkoppeling met een hoge voorwaartse versterking (amplitude van H_1 groot) maakt de respons van een traag voorwaarts systeem snel.
- d) N.B.: Bij te veel terugkoppeling (versterking van $H_2(f)$ ook zeer hoog) kan het systeem echter instabiel worden! (d.w.z. gaan *oscilleren*).

Meer informatie over de toepassingen en achtergronden van de lineaire systeemtheorie kunt U aantreffen in de powerpoint files.

2 The Saccadic System

2.1 General background

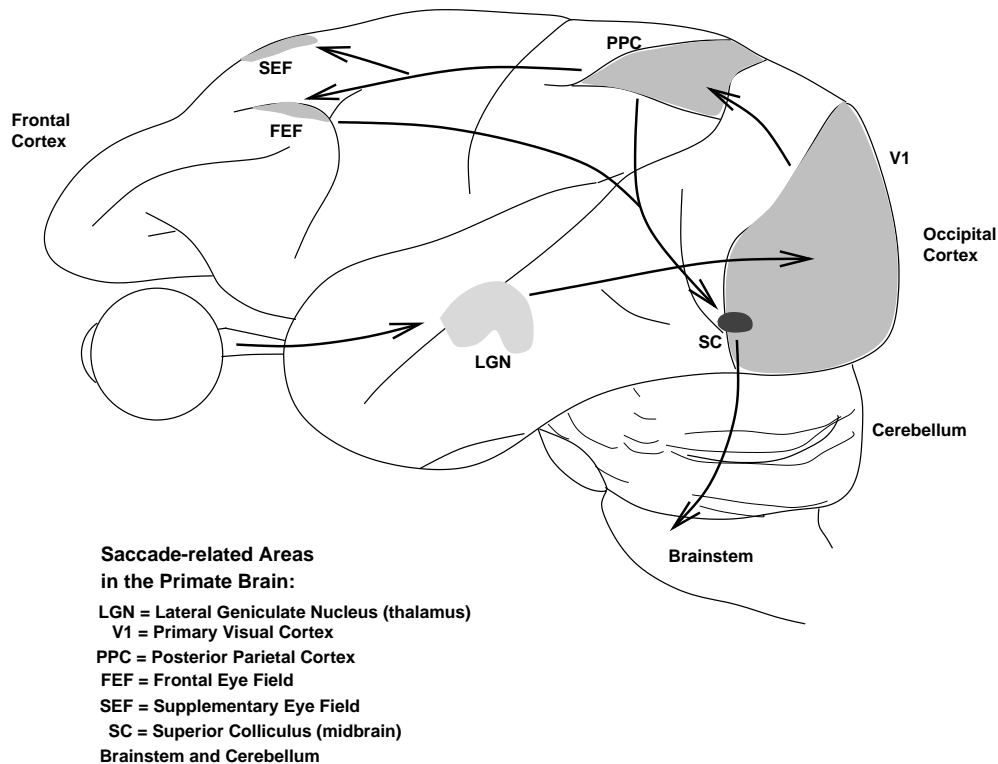


Fig. 1: Brain areas involved in the generation of saccadic eye movements in the monkey. Only the main cortical (V1, PPC, FEF and SEF), and a few subcortical structures (LGN and SC) are shown. The brainstem contains a large number of saccade-related nuclei, which will be discussed later on in this course. Arrows indicate the main flow of visual information: from retina to LGN (a relay station), first to V1. Then, via the parietal cortex (PPC) to the frontal areas (FEF and SEF). Both parietal and frontal cortex project to the SC (partly directly, partly via the Substantia Nigra), which in turn is connected to the brainstem.

In this course we will deal with a relatively simple system, the **saccadic eye movement system**, the task of which is to redirect the current line of sight as quickly and as accurately as possible to a newly-selected peripheral target. We make these eye movements about 3 times/sec, whenever we are scanning our visual environment, or when we read.

To refresh our memory, we introduce the main brain areas of the primate (i.e. monkeys and humans) that are known to be involved in the generation of these rapid eye movements.

Although this course will not deal with the **Cortex**, the cortical areas involved in saccadic eye movements (saccades, for short) are shown in Fig. 1. The output from several cortical areas is transmitted to a small (about 3x3x2 mm) nucleus in the midbrain, called the **Superior Colliculus**. From there, the command to make a saccadic eye movement is generated, and the coordinates of the eye movement (i.e. how far to the right/left, and how far up/down does the eye have to move to look at the target?) are determined. These command signals are relayed to the **Brainstem** (= 'hersensham'), where one encounters an intricate circuit of interconnected nuclei, that is responsible for the actual eye movement. It is this final stage, which will be studied and discussed in this short course.

2.2 Saccades.

Kinematic Properties of Saccadic Eye Movements:

Whenever the target is outside the current fixation area, a saccadic eye movement toward the peripheral stimulus is being programmed and generated.

Saccades are very rapid and accurate eye movements (in humans they can be as fast as 700 deg/s, but in rhesus monkeys even up to 1300 deg/s!). From the point of view of Systems Theory, the input to the saccadic system may be regarded as a *Step* function (sudden displacement of the target to a new location), so that the saccadic eye movement may be conceived of as the *Step Response* of the system.

When elicited by an unexpected target they have quite stereotyped kinematics (i.e. temporal properties): the relations between saccade amplitude and saccade duration, and between amplitude and peak eye velocity are known as the ‘**Main Sequence**’ of saccadic eye movements. Fig. 2 schematizes these features for saccades. Some very important conclusions can be drawn from the Main Sequence behaviour of Saccades:

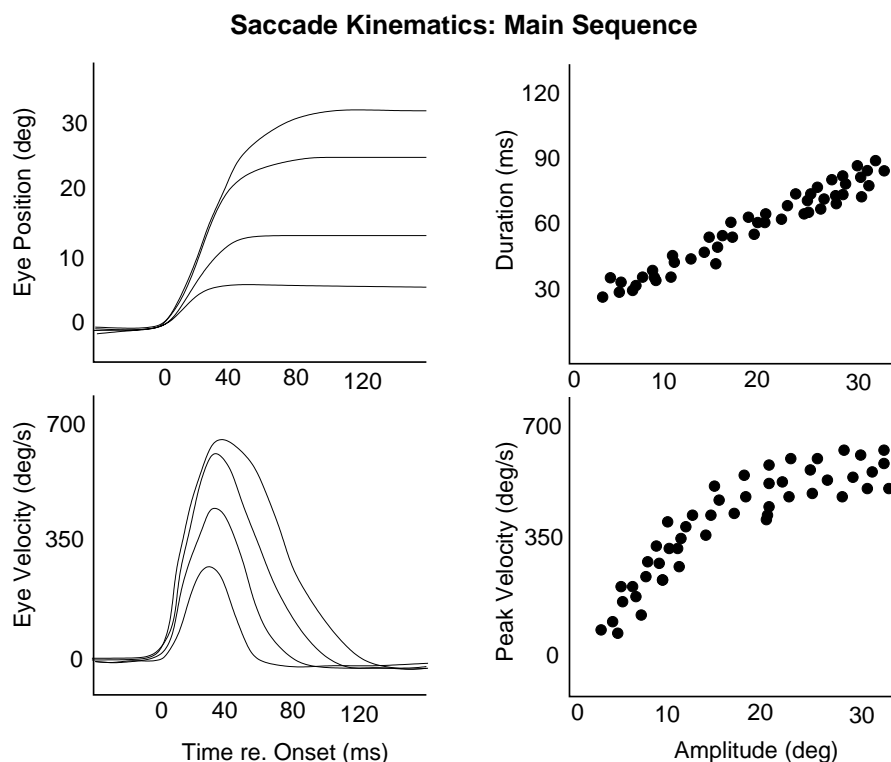


Fig. 2: Kinematics of saccadic eye movements having different amplitudes. Note that saccade duration increases in a straight-line fashion with amplitude, whereas saccade peak velocity has a saturating relationship with amplitude. Also notice that the shape of the velocity profile changes with saccade amplitude.

1. There can be no step-like motoneuron command.....

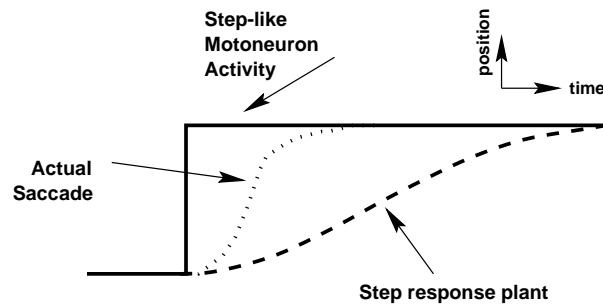


Fig. 3: The step response of the overdamped oculomotor plant (dashed line) is far too slow to explain real saccadic behavior (dotted line.)

2.but a Pulse-Step motoneuron innervation is needed:

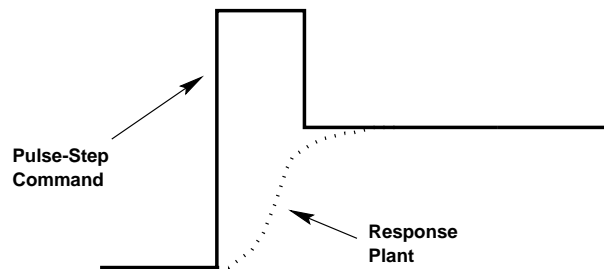


Fig. 4: A pulse-step response of the oculomotor plant (dotted line) may account for the kinematics of saccades.

3. The saccadic system is nonlinear!

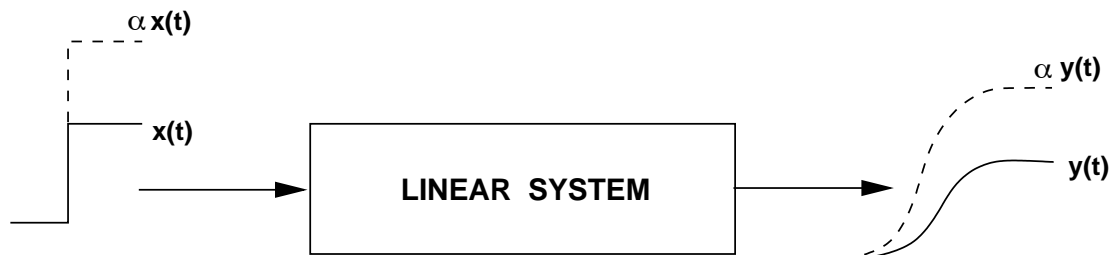


Fig. 5: Property of a linear system.

As indicated in Fig. 5, linearity of a system requires that whenever the input amplitude of a signal (e.g. the size of the target jump) is multiplied by a certain factor, say a , the system also scales its output by *the same* factor:

$$x_1(t) = a \cdot x(t) \Rightarrow y_1(t) = a \cdot y(t)$$

If the **input** to the saccadic system is considered to be a Step-displacement of the target on the retina, one should conclude that on the basis of the main-sequence properties of saccades (Fig. 3) the saccadic system as a whole is a nonlinear system.

Question 1: Why is this conclusion drawn?

Draw the *expected* 'Main Sequence' of a (i.e. any!) linear system!

2.3 Processes Underlying Saccade Generation.

Different processes should be identified in the programming of a saccadic eye movement:

1. **Target Selection.** From the virtually infinite number of potential visual (and auditory) targets, the CNS has to select the one for the saccade. Often, reflexes need to be avoided. Attentional (higher cortical) mechanisms play an important role in this selection process.
2. Computation of the **coordinates** (i.e. direction and amplitude) of the ensuing eye movement. In this process, the saccadic system needs to account for not only the retinal error vector of the target (i.e. the angular distance of the target to the fovea), but also with the starting position of the eyes in the head, and with the orientation of the head on the neck (a problem not dealt with in this course).
3. The **initiation** of the saccade, i.e. the actual decision, or 'trigger' to make the saccade and to 'disengage' the current fixation.
In a simple visual environment (e.g. a single target in an otherwise dark room) these three stages typically take about 200 ms to start the saccade. In more complex visual scenes the reaction time (or '*latency*') rapidly increases.
4. The actual **control** of the eye movement. It is assumed that the saccadic system continuously compares the actual eye movement to the desired eye movement, by means of an internal feedback loop. The properties of this latter stage will form the main topic of this exercise (see also below).

2.4 The Brainstem

A number of different cell groups in the **brainstem** and **midbrain** have been extensively studied and much is known about their role in saccades. Here, we will limit the discussion to horizontal saccades (see Fig. 6), for which the relevant cell groups are (read this, learn it by heart, and you can have intelligent discussions with any neurologist!):

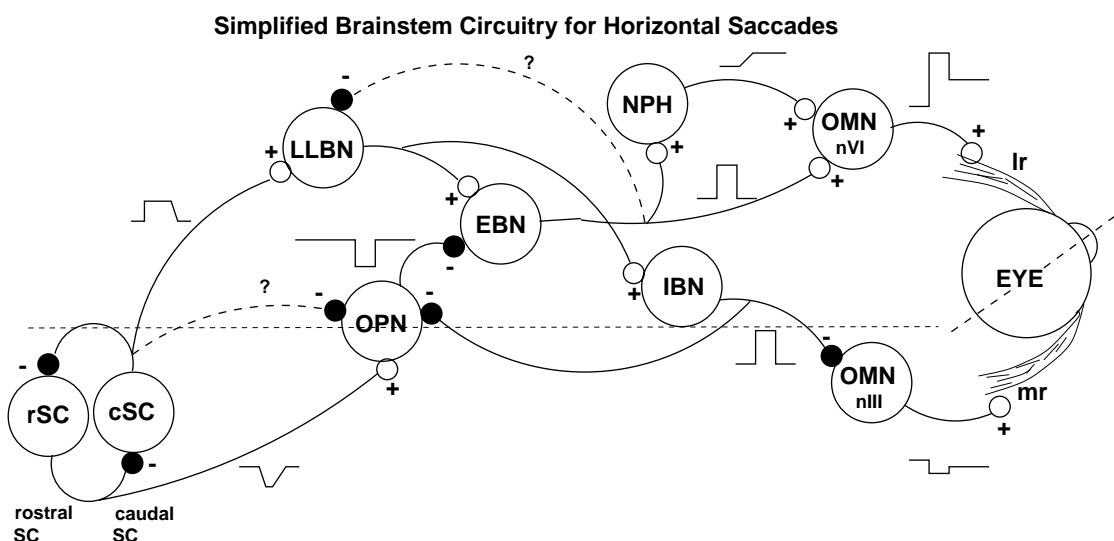


Fig. 6: A highly simplified scheme of the brainstem regions involved in the generation of horizontal (leftward) saccadic eye movements, shown for the left eye only. SC = superior colliculus (rostral zone and caudal part), LLBN = long-lead burst neurons, OPN = omni-pause neurons, EBN = short-lead excitatory burst neurons, NPH = tonic neurons, OMN = oculomotor neurons (nVI = abducens nucleus, nIII = oculomotor nucleus), IBN = inhibitory burst neurons. LR = lateral rectus muscle, MR = medial rectus muscle. Not all inhibitory interneurons are shown, for reasons of clarity.

- Oculomotor neurons in the Abducens Nucleus (n.VI) and the third nucleus (n.III) (OMN)
- Tonic neurons (i.e. neurons firing at a d.c.-rate) in the Nucleus Prepositus Hypoglossi (NPH)
- Short-Lead Excitatory (EBN) and Inhibitory (IBN) Burst neurons in the paramedian pontine reticular formation (PPRF).
- Long-Lead Burst Neurons in the PPRF (LLBN)
- Omni-pause neurons in the Raphe Nucleus (OPN)
- Saccade-related burst neurons in the caudal Superior Colliculus (cSC)
- Fixation-related neurons in the rostral (=‘front’) portion of the SC (rSC).

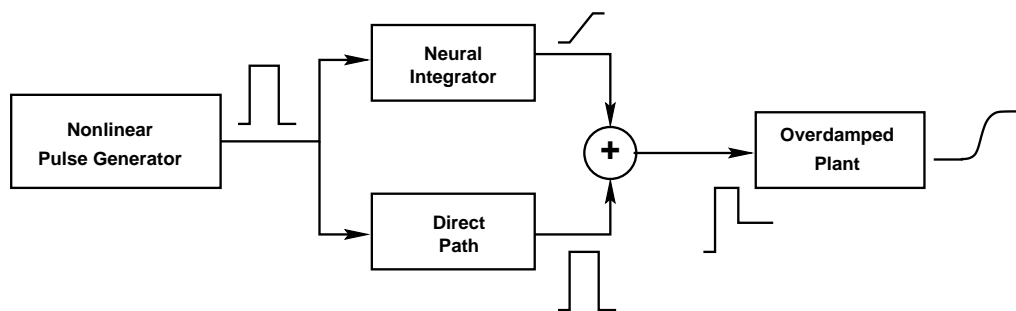


Fig. 7: The pulse-step generator of the saccadic system involves three stages (neural populations): pulse generation (PPRF), neural integration (NPH), and summation (OMN). See also the Computer exercises.

The **Oculomotoneurons** (OMN) control a heavily-damped ‘plant’ (short-cut name for the ocular globe, the six extraocular muscles and surrounding tissues; see also below) with a so-called **Pulse-Step** command signal on the agonist muscle (see above), and often a complete cessation of activity on the antagonist (Note: a muscle’s action is called *agonistic* when it pulls into the direction of net motion; it’s called *antagonistic* when it pulls in the opposite direction.)

The **Pulse** component of this signal is needed to overcome the relatively strong viscous (‘friction’) forces that are especially prominent at the high saccade velocities (note that friction increases roughly quadratically with velocity; Figs. 3-4). The **Step** component of the signal keeps the eye in its new peripheral orientation after the saccade has ended. It thus precisely compensates for the static elastic restoring forces of the eye muscles (which behave like mechanical ‘springs’).

Note, that the different neuronal pools that have to innervate the eye muscles, should be precisely coordinated. For example, horizontal eye movements are generated by either the Lateral Rectus muscle, which pulls each eye outwards, or the Medial Rectus muscle, which pulls each eye inwards. If **both** eyes are to move rightward, the

LR of the right eye, and the MR of the left eye should be activated by a Pulse-Step signal, but at the same time, the MR of the right eye, and LR of the left eye should be silenced! Below, in Fig. 8, a more complete scheme is shown that does exactly that:

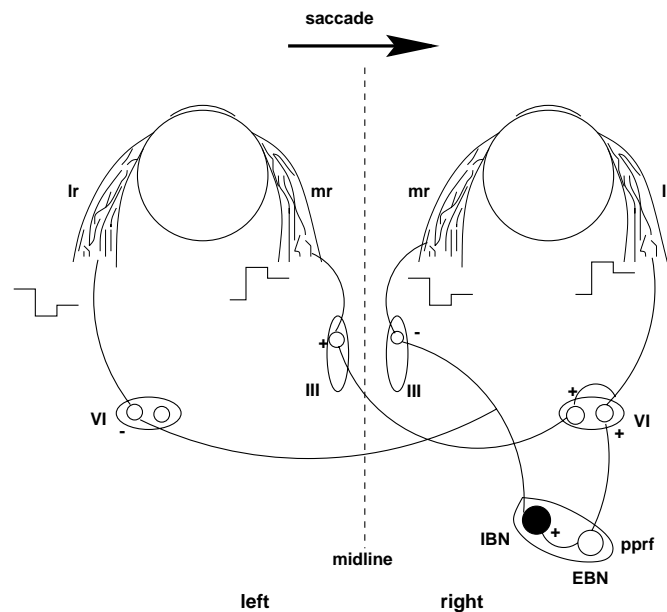


Fig. 8: Oculomotoneuron control of both eyes for horizontal saccades. Note the ‘push-pull’ organization of the different motoneuron pools (VI and III). Explain what happens, when a rightward saccade is made (i.e. the PPRF on the right side sends a Pulse).

Question 2: What eye movement abnormalities result after damage of

- (a) the Abducens *Nucleus* (nVI; i.e. the actual cells)?
- (b) the Abducens *Nerve* (i.e. the output of the nucleus to the LR)?

The **Long-Lead and Short-Lead Burst Neurons** are a crucial part of the central saccade generator in the brainstem. Lesions (=‘beschadiging’) in the paramedian pontine reticular formation, where these neurons are found, lead to a complete abolishment of all horizontal saccades toward the side ipsilateral to (i.e. to the same side of) the lesion. It is generally held that these neurons are crucial for the generation of both the pulse and the step components of the motoneuron command for both eyes. The antagonist muscle relaxes due to the action of inhibitory burst neurons (IBNs; Fig. 9). Quantitative analysis of the activity of these burst neurons (especially in the EBNs and IBNs) shows a strong relation with **eye velocity**, and it is thought that these firing patterns underlie the nonlinearity in saccade kinematics (see above). This relation is less tight in the LLBNs.

The **tonically active neurons** in the NPH are supposed to embody the **neural integrator** that generates an **eye-position** related signal (the ‘step’) from the velocity burst of the EBNs/IBNs.

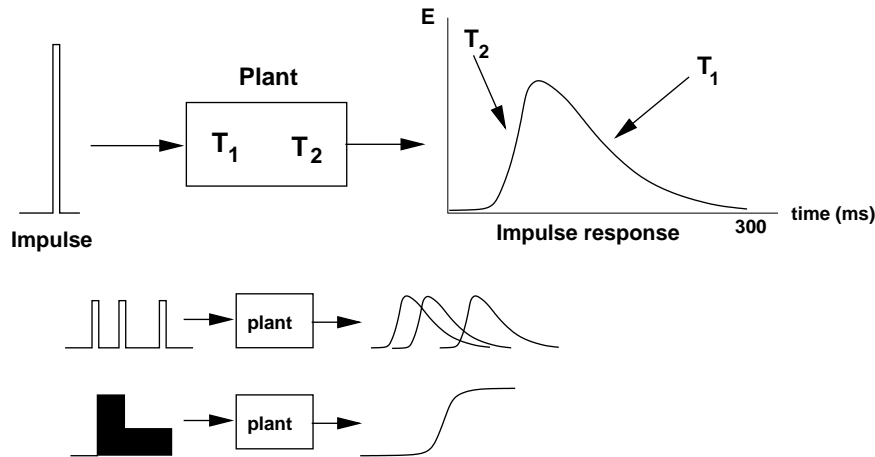


Fig. 9: Linear model of the plant is fully characterized by its impulse response. Conceptually, the impulse response is the (miniature) eye movement that would result in response to a single spike at its input. Due to the **superposition principle** resulting from linearity, the plant's response to a burst of spikes is the linear sum all single-spike impulse responses.

The '**plant**' is highly over-damped, but **linear** for a considerable range of movements. It is usually modeled as a second-order linear system. This means two things:

- (i) that its input-output relation can be described by a second-order linear differential equation, and
- (ii) that its **impulse response** can be characterized by two time constants.

The long time constant (T_1 about 150 ms) is mainly determined by the elastic properties of the muscles (de 'veerconstante'), the short time constant (T_2 about 12 ms) is related to the plant's viscosity ('wrijving').

The Impulse response of the plant, $h(\tau)$, is given by the following equation:

$$h(\tau) = \frac{1}{T_1 - T_2} \left[e^{-\frac{\tau}{T_2}} - e^{-\frac{\tau}{T_1}} \right]$$

Question 3:

Make a graph of $h(\tau)$, and determine the location of its maximum.

By assuming that in certain neurological diseases the oculomotor plant itself remains unaffected, many typical oculomotor problems associated with horizontal saccades can be diagnosed.

The **OmniPauseNeurons** (OPN) are crucially involved in the **initiation** of the saccade. Their firing follows a reverse pattern as that of burst neurons: they are active during fixation, and silent during the saccade. It is therefore thought that EBNs and OPNs form mutually inhibitory connections.

As has been extensively documented by a number of studies, cells in the caudal zone of the **Superior Colliculus** are arranged in a so-called **Motor Map**. Each saccade vector appears to be associated with a specific group of SC cells. Such a localized group of cells sends a burst of spikes to the brainstem saccade generator. Burst onset is tightly coupled to saccade onset, but only loosely related to saccade kinematics. In fact, the burst properties of different SC sites appear to be very similar across the entire motor map. In models of the SC it is therefore

assumed that large and small saccades are encoded by the synaptic connectivity of the different groups of SC cells, rather than by their specific firing rates.

Cells in the rostral pole of the SC having firing properties that resemble those of the OPNs, to which they make direct connections. It is therefore assumed that these rostral cells play a role in fixation by exciting the OPNs.

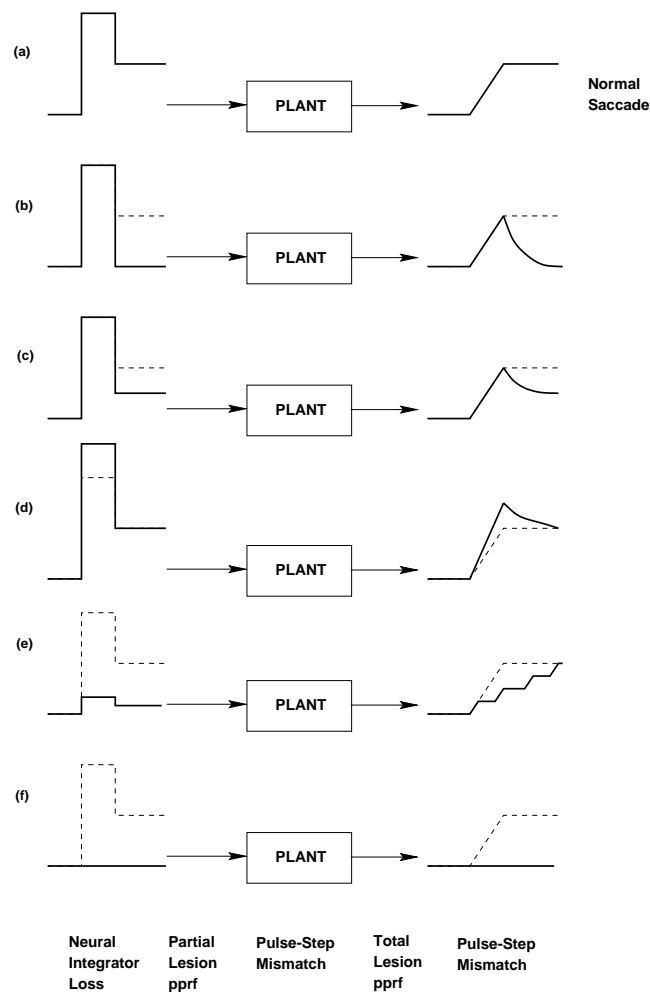


Fig. 10: Pathologies in different parts of the pulse-step generator cause specific abnormalities in saccade behavior.

Question 4: Assign, in Fig. 10, the correct neural pathology to its associated saccade abnormality.

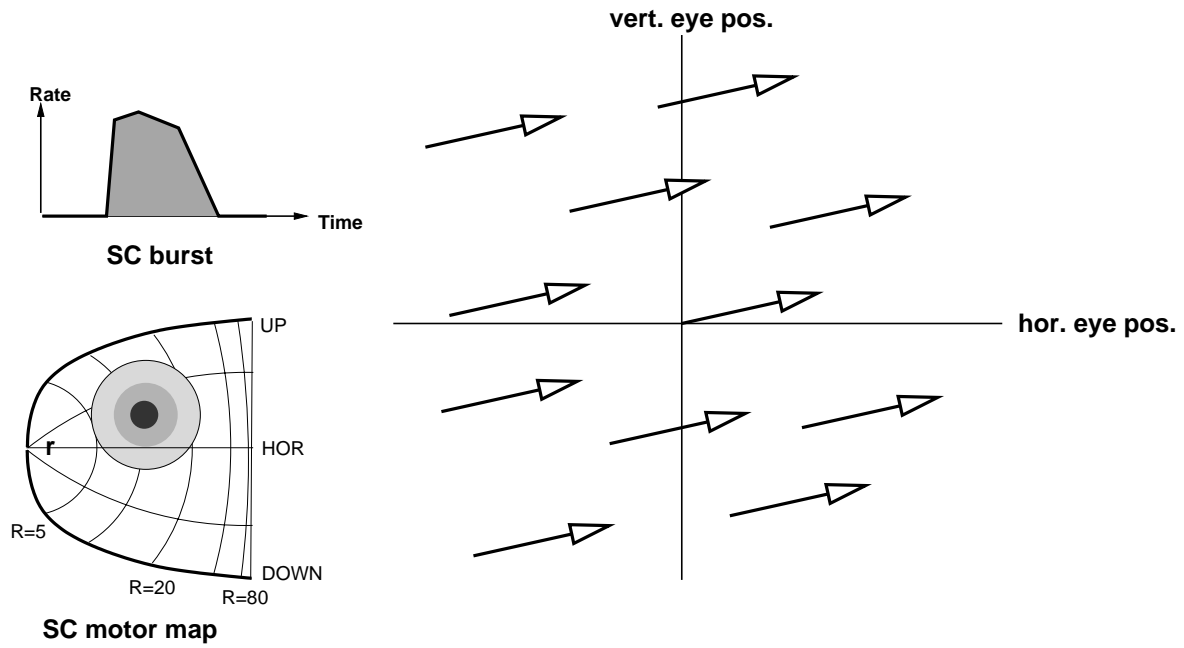


Fig. 11: A local population of cells in the caudal SC motor map (circular, grey-shaded area) sends a (roughly fixed) burst of spikes (top-left figure) to the brainstem. A given population encodes a fixed eye displacement vector, irrespective of initial eye position (right figure). Thus, for all saccades shown, the same population of cells will be equally recruited. Different saccade displacements are encoded by different populations in the map. r =rostral fixation zone.

The block diagram illustrates the control system for the monkey reaching task. The system is composed of several interconnected blocks and signals:

- SC (Stimulus Control):** Provides a square wave input to the **R (syn.gain)** block and a **trigger** signal to the **del** block.
- R (syn.gain):** A gain block that receives input from SC and feeds into the **LLB (int)** block.
- LLB (int):** A block with a negative feedback loop (indicated by a minus sign) that receives input from SC and the **velocity feedback** signal. Its output is fed into the **burst generator**.
- burst generator:** A block containing a graph of **B** (burst) versus **me** (motor error). It receives input from the **LLB (int)** block and the **velocity feedback** signal. Its output is fed into the **OPN** block.
- OPN (Operator):** A block that receives input from the **burst generator** and the **velocity feedback** signal. It also receives a **fixation bias** signal (indicated by a dashed line) and a **trigger** signal from the **del** block. Its output is fed into the **NI** block.
- NI (Neural Interface):** A block that receives input from the **OPN** block and outputs a **step** signal to the **MN** block.
- G (Gain):** A block that receives input from the **OPN** block and outputs a **pulse** signal to the **MN** block.
- MN (Motor Neuron):** A block that receives input from the **NI** block and the **G** block. Its output is fed into the **PLANT**.
- velocity feedback:** A signal that is fed back from the **PLANT** to the **LLB (int)** block and the **OPN** block.

The model is based on a number of assumptions and experimental findings:

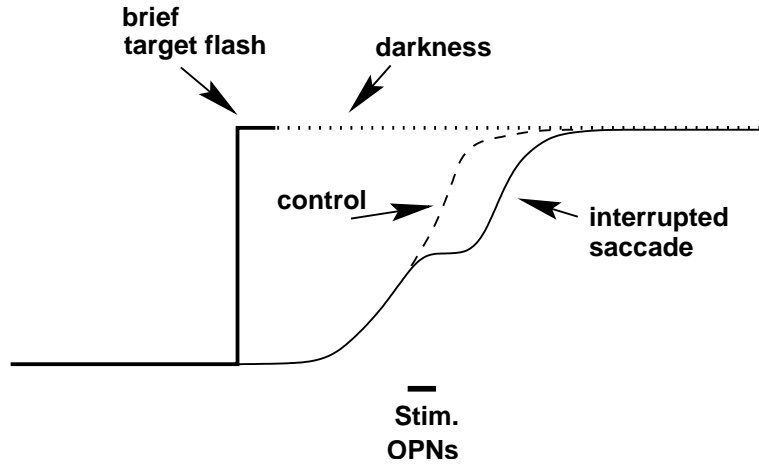


Fig. 13: Evidence for internal feedback in the saccadic system. Brief stimulation of the OPNs causes the eye to stop in midflight. However, in the absence of visual feedback, the resuming eye movement reaches the extinguished target position.

1. Saccades are controlled by an **internal feedback** loop. In the model, the feedback loop carries the *velocity* output from the Inhibitory Burst Neurons. Below, we will discuss the potential benefits of feedback into somewhat more detail.

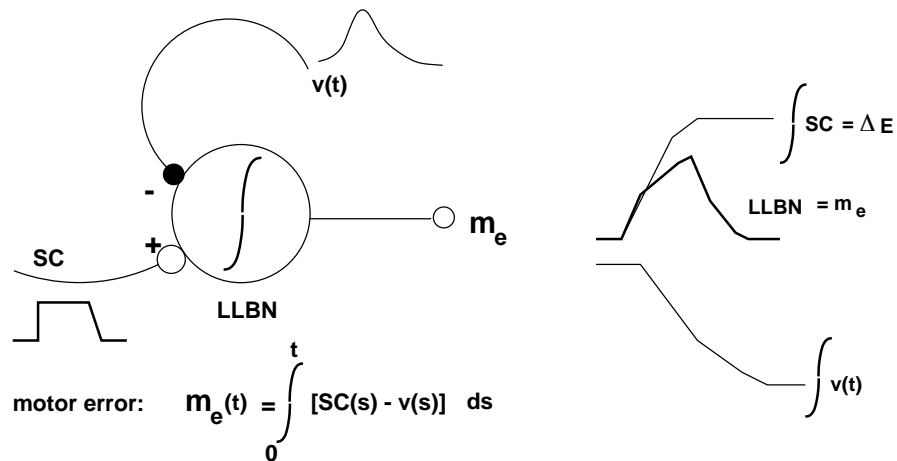


Fig. 14: The LLBNs integrate the ongoing difference between the SC burst and the feedback velocity signal from the EBNs. Note, that according to the saccade model, the SC firing rate encodes desired eye velocity, whereas the number of spikes in the SC burst encodes the desired eye displacement, ΔE . The output of the LLBNs is instantaneous eye motor error, $m_e(t)$.

2. The **Long-lead Burst** cells compare the saccadic command from the Superior Colliculus, with the neural (internal feedback) estimate of the actual eye movement. The difference between these signals is time-integrated by the LLBNs. Their output is a neural estimate of the **current motor error**, m_e . The motor error is the distance the eye still is to go to reach the target. This signal drives the two kinds of short-lead burst cells (EBNs and IBNs).

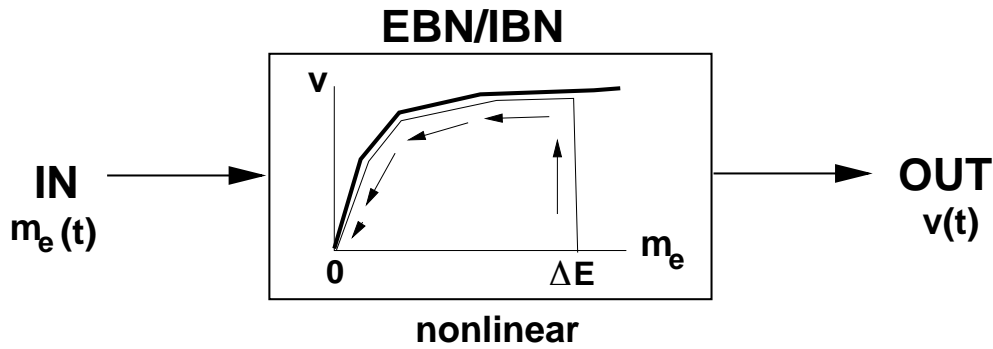


Fig. 15: The EBN's and IBN's embody the saccadic pulse generator. It transforms eye motor error into an eye velocity command: the larger eye motor error, the higher the eye velocity. As motor error falls to zero (due to the internal feedback loop), eye velocity goes to zero too. Note that the transformation is a saturating nonlinearity, that accounts for the Main Sequence of Fig. 3.

3. The **Burst Neurons** have a nonlinear (saturating) input-output characteristic (Fig. 15). In the saccade model, the relation between current motor error and the eye-velocity (pulse) command is given by:

$$v(t) = V_0 \cdot \left[1 - e^{-\frac{m_e(t)}{e_0}} \right]$$

where V_0 is the **asymptote**, and e_0 is the **angular constant** of the nonlinearity.

2.6 Feedback

Feedback is an important feature of many biological systems. Since it occurs so commonly, there must be a good reason for such an organization. Let's look at a very simple example, which illustrates the main basic properties. The negative feedback (why?) system depicted in Fig. 16 contains two linear gain elements (both real and positive). The input of the system is first compared with an amplified version of the output, before it is being transmitted through the forward gain.

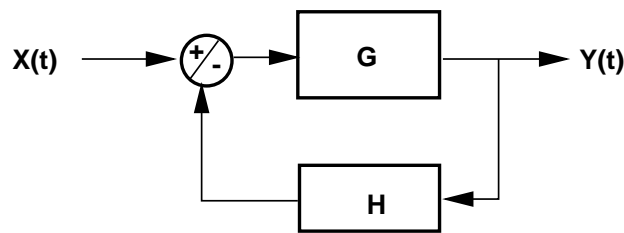


Fig. 16: A simple feedback system, with forward gain, G , and feedback gain, H .

Verify that the relation between input and output (i.e. the overall gain of the system) is now given by:

$$\frac{Y(t)}{X(t)} = \frac{G}{1 + G \cdot H}$$

Note:

If $G \cdot H \gg 1$, the transfer of the system is given by $1/H$, which is **independent** of the gain G . In this way, the feedback system as a whole can be made very reliable, despite the fact that part of its elements may be prone to damage, or noise.

If $H = 1$ (direct feedback), and G is sufficiently large, the overall gain of the system can get arbitrarily close to

1, again independent of the actual value of G .

Question 5: What happens in the case of **positive** feedback?

3 The Computer Models

In this computer exercise we will investigate the main properties of the saccade model by means of numerical simulations with Simulink (a graphical simulation package that runs under Matlab 5.0). By interactively changing the parameters in the model, we will gain a further understanding of

- some elementary concepts of the systems-theoretical approach: linearity, nonlinearity, feedback,
- the role of different brainstem nuclei in saccade generation.
- the effect on saccades of specific brainstem lesions.

3.1 Some remarks concerning Simulink.

1. After turning on the computer, double-click on the MATLAB icon, and wait until the command screen appears.
2. Activate the command screen (e.g. by left-clicking the mouse once inside the window) and type:

```
simulink <CR>
```

3. You will now see a Simulink Library window and an Untitled window. Click on the **File** option in this latter window, and choose **open**. You will encounter **saccade.mdl** and **pulsestep.mdl** in the **models** directory.
4. Double-clicking on the **saccade.mdl** file, leads to a (coloured) graphical lay-out of the saccade model, in a separate window, together with a couple of data display windows.
5. Alternatively, the **pulsestep.mdl** is a simpler model version of the final part of this model. In the exercises, we will first start with the pulsestep.mdl version.
6. You can run either model simulation by clicking on the **simulation** option in the Model window, and subsequently on **start**. After choosing the **simulation** option, you may change the runtime simulation parameters (e.g. the simulation time, which is set at a default value of 0.5 sec).
7. By left-double-clicking the mouse on one of the coloured model's boxes (see the exercises), a dialog window will open, in which the relevant numerical values are given. You may change these values and study the effect of these changes on the simulation results. Always ensure that you provide your numerical value in the required units!! (degrees, seconds, or milliseconds).
8. You may want to add a new display to your simulation, e.g. if you want to view the activity patterns of the OPNs or of the LLBNs in the model. In that case, you will have to carry out the following steps:
 - Open the **sinks** icon in the Library window, and drag one of the display icons (e.g. **XY-graph** or **scope-graph** (= **YT**)) to your model window.
 - Put the graphical tool close to the site where you need it.
 - You can then make a **connection** between the new display and the model, by pressing the left mouse button at the input site of the new display and, while keeping the mouse button pressed, moving the mouse toward the selected signal line of the model (not for the 'cross hair' to appear). Release the mouse button. You will now have established a connection.

- Finally, you need to set the display parameters of the graphics box: double-click on the box (you will now see the display window), and click on the parameter setting of the scale.
 - You can remove the display box by clicking on the x in the top-right corner of the display window.
9. If you want to rerun the model with its default parameters, first close Simulink (click on the top-right x of the model window) (you may either keep or not keep your own settings on the main directory, by saving the model on your own name) and rerun Simulink in the command shell.

3.2 Computer Exercises with PulseStep.mdl

To gain more insight into the concept of **Pulse-Step Generation**, and also to get more acquainted with the ideas behind **Linear System's Theory**, a simple model of the so-called 'Final Common Pathway' of the oculomotor system is also available under Simulink as file:

pulstep.mdl

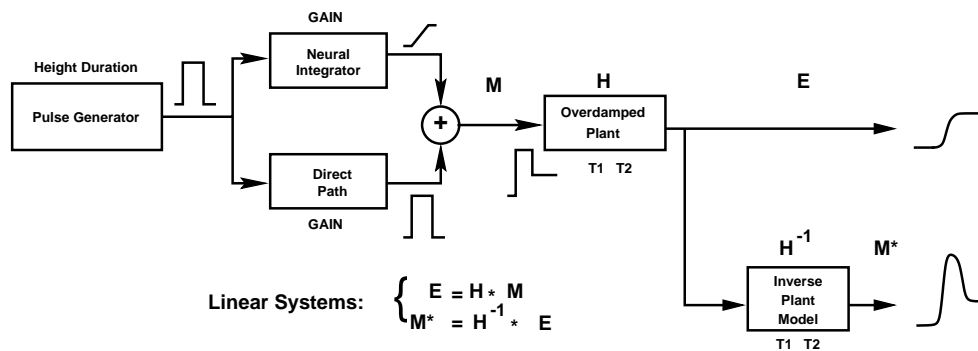


Fig. 17: Model of the Final Common Pathway of the Oculomotor System. For saccades, this embodies the Pulse-Step Generator. The output of this pathway (i.e. eye position) is subsequently fed through an Inverse Model of the Plant, to enable a reconstruction of the motoneuron signal (see also Figs. 18 and 19).

This simulation model (compare it to the final part of the saccade model), allows you to interactively set parameters of

- The *saccadic burst* from the EBNs/IBNs (this is simply modeled as a pulse, having a height, P , and duration D).
- The *neural integrator*: setting its gain to zero mimics total loss of the integrator, whereas a gain of one means normal operation.
- The *direct path*: feeds the pulse directly to the oculomotor neurons. When its gain is set to zero, you actually simulate the effect of a *Step* input to the OMNs.
- The *Plant*, with its two time constants, T_1 and T_2 .

Model parameters of PulseStep.mdl:

Stage	Symbol	Meaning	Range	Default	Unit
Burst Generator	P	Pulse height	[0 - 1000]	700	Hz
	D	Pulse duration	[0 - 0.20]	0.06	sec
Neural Integrator	G	Gain	[0 - 1.0]	1.0	-
Direct Path	k	Gain	[0 - 0.5]	0.15	-
Plant	T_1	Long Time Constant	[0.05 - 0.30]	0.15	sec
	T_2	Short Time Constant	[0 - 0.03]	0.012	sec

Exercise 2.1: Parameters.

First play with this model by changing the Burst parameters, the Neural Integrator gain, and the Plant time constants. Note what happens with each change in parameters. How do you determine the amplitude of a saccade?

Verify that the model is linear.

Exercise 2.2: Determine the Step response of the oculomotor plant. What do you see?

Exercise 2.3: How would you set the model parameters, if you want to simulate the impulse response of the plant? Verify your proposal.

Exercise 2.4: Pulse-Step mismatch - I.

Start with the default model parameters. We concentrate on 20 deg saccades only (How would you ensure a 20 deg saccade?). Now vary only the strength of the Forward Gain in the pulsestep model. Describe the effect of these changes on the saccade. Explain. Do the same effects also occur for saccades of different amplitudes?

Exercise 2.5: Pulse-Step mismatch - II.

Again keep your default parameter set. Now only vary the long time constant of the plant, T_1 . Describe the effects on the saccades, and explain. What do you conclude when you combine these effects with the previous exercise? Test your hypothesis by introducing large variations in both parameters, such that **NO** effect results on the saccades. Does your parameter choice depend on the saccade amplitude?

Exercise 2.6: The Neural Position Integrator.

By changing the gain of the Neural Integrator between 0 and 1, you may study the effects of NI lesions on the saccades. Describe these effects (other parameters default). Also change the long time constant of the plant. Explain your results.

Exercise 2.7: Pulse-Step reconstruction - I:

An additional feature of this simple simulation model is the possibility to *reconstruct* the actual net motoneuron input to the plant, on the basis of the (simulated) eye position signal. To that means, an inverse model of the plant is incorporated (see Fig. 18). Simulate the model with its default parameter set and note the (quite reasonable) resemblance between the reconstructed OMN input and the original Pulse-Step input.

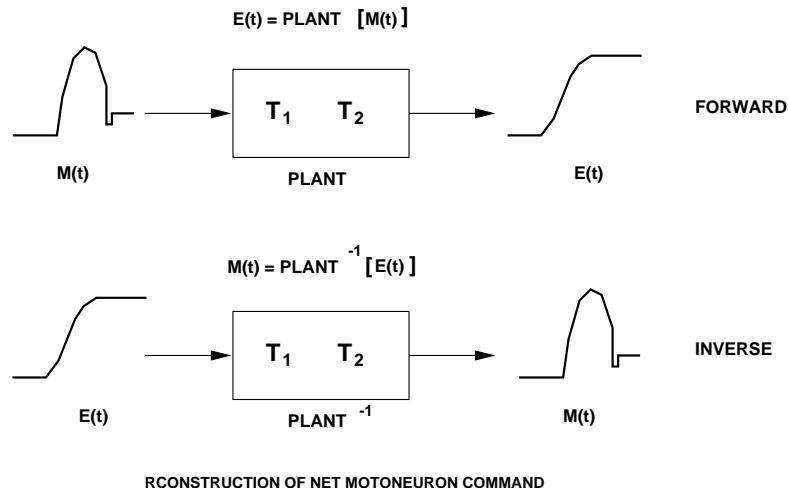


Fig. 18: By virtue of the plant's linearity, it is possible to reconstruct an estimate of its net neural pulse-step control signal from the measured eye movement, $E(t)$.

Question: Explain how the inverse simulation is achieved (Hint: When you open the box, ('Look under Mask'), you'll notice that feedback is used, but why does it do the trick?).

Do you have any idea why actual pulse-step and reconstructed pulse-step are not exactly identical?

3.3 Computer Exercises with Saccade.mdl

Exercise 3.1: Run the Saccade model with its default parameter set (these are already set, but see Table, below for an example) for different saccade amplitudes. The different amplitudes are obtained by changing the value of the **syn.gain** box (= 'synaptic gain'), which represents the connection strength of a particular SC site to the saccade generator.

Parameters of Saccade.mdl:

Stage	Symbol	Meaning	Range	Default	Unit
SC Burst	FR	Burst height	[0 - 1000]	800	Hz
	D	Burst duration	[0 - 0.20]	50	msec
Syn. Gain	R	Connection strength from SC to Brainstem	[0.1 - 1.5]	0.5	-
Burst Generator	Bmax	Pulse height	[0 - 1000]	700	deg/sec
	A0	Angular constant	[1 - 100]	7	deg
OPNs	Bias	Firing rate of OPNs during fixation	[50-500]	80	Hz
	Delay	Trigger moment from SC, re. SC burst onset	[0-50]	15	msec
Neural Integrator	G	Gain	[0 - 1.0]	1.0	-
Feedback Path	Gn	Feedback Gain	[0 - 5]	1.0	-
Direct Path	k	Forward Gain	[0 - 0.5]	0.15	-
Plant	T ₁	Long Time Constant	[0.05 - 0.30]	0.15	sec
	T ₂	Short Time Constant	[0 - 0.03]	0.020	sec

Exercise 3.2: Obtain the Main Sequence of normal saccades (see e.g. Fig. 2).

First, ensure that the parameters of the Pulse-Step generator part of the model (Neural Integrator, Direct path, and Plant), the Burst Generator, and the Superior Colliculus, are chosen at their default values (see Table).

Then, by varying the parameters of the Burst Generator (the saturation level and the angular constant, see above, Fig. 14), determine the changes in the behavior of the main sequence.

Make a **graph** of the main sequences in your **Verslag** (also indicate the different parameter settings that were used!).

You obtain the **amplitude** and **peak velocity** of each saccade by reading out the displays. Saccade **duration** may be taken as the time interval where eye velocity exceeds about 10% of its peak velocity.

Exercise 3.3: Try to obtain a Main Sequence of saccades after 'linearizing' the model. How would you do that? Verify the result, by making a Main Sequence graph, and compare this with your own expectations expressed in Question 1.

Exercise 3.4: Influence of the feedback gain.

Start with the default parameters, and concentrate on 20 deg amplitude saccades. Vary the *gain* in the feedback loop between zero and 2.0. Try to explain the resulting effects.

Superior Colliculus and OPN's in the Model

Exercise 4.1: The OPNs.

Keep the amplitude of the saccade fixed at e.g. 20 deg. Now only change the timing of the OPNs, by changing the *delay* of the SC-trigger burst.

Describe the effect on the LLBN burst of these changes, and on the kinematics of the resulting saccades. Explain your observations.

Exercise 4.2: The SC burst.

Keep the amplitude of the saccade fixed at e.g. 20 deg. Now only change the parameters of the SC burst (everything else being default). First ensure, however, that the total number of spikes in the burst (i.e. the integral of the pulse: width \times height) remains fixed. Describe the effects on the saccades, and explain.

Subsequently, drop the demand on the number of spikes and explain the effect of either a change in burst intensity and/or a change in burst duration.

Influence of Diazepam on Saccades

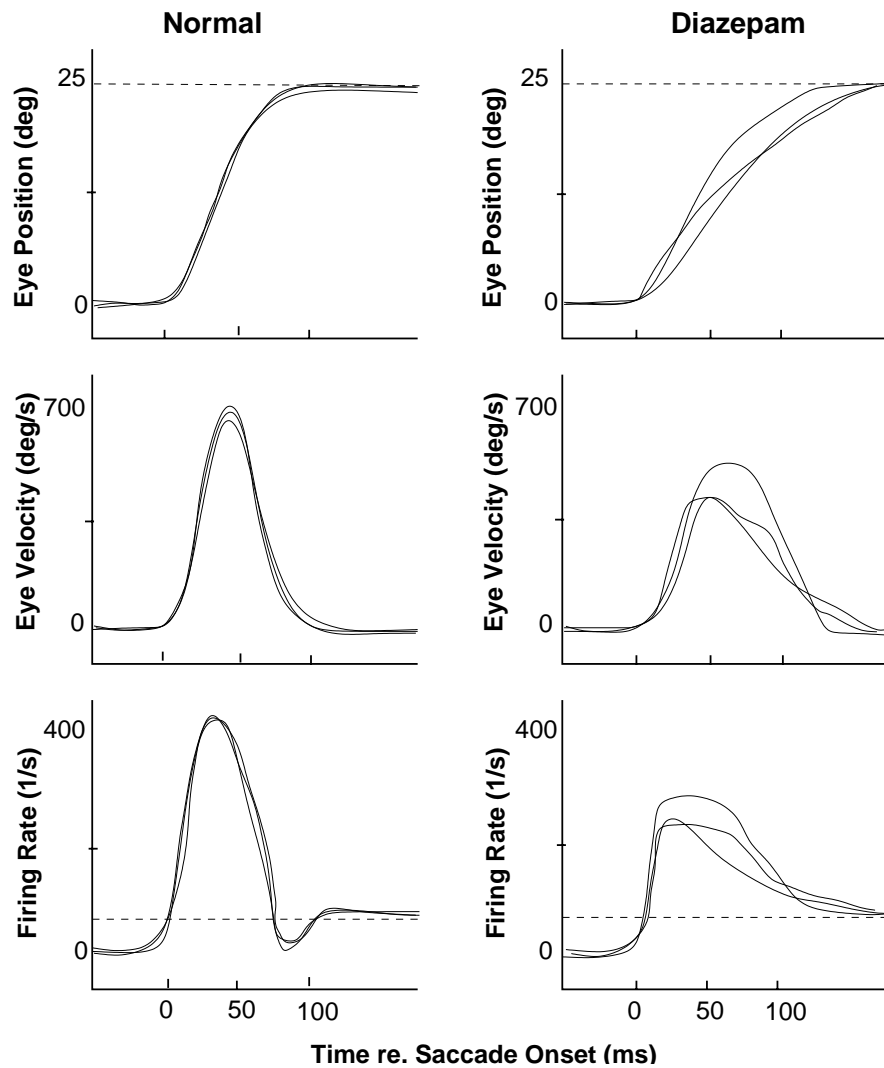


Fig. 19: Effect of an intravenous injection of Diazepam (Valium) on human saccades toward flashed targets: although the Valium saccades (right) are still quite accurate, their kinematics are much more variable and slower than normal responses (left). Note also the differences in the reconstructed Pulse-Step signals (bottom). (After: Van Opstal et al., *Vision Res.*, 1985)

Exercise 5.1: Fig. 19 shows the effect of 7 mg Valium on human saccades. Try to explain the (average) experimental results with the Saccade model, if we assume that benzodiazepines have no effect on the mechanical properties of the plant, but only affect the CNS. Support your explanation with simulations.