

5. Prinzipien der Wahrnehmung: Das visuelle System

Andreas K. Engel

5.1 Die Aufgaben des Sehsystems: Merkmalsanalyse und Segmentierung

Die Leistungen, die unser Sehsystem scheinbar mühelos vollbringt, sind bei genauerer Betrachtung von erstaunlicher Komplexität. In jedem Augenblick analysiert das visuelle System eine Vielzahl von Merkmalen, die für unsere Wahrnehmung der Umwelt von Bedeutung sind, wie etwa die Farbe, Form oder Oberflächenstruktur von Objekten, ihre Entfernung vom Beobachter sowie ihre räumliche Orientierung und Bewegungsrichtung. Der Informationsfluß, den unser Sehsystem bewältigen muß, ist hierbei beträchtlich. Dies hängt unter anderem damit zusammen, daß die Analyse von Objektmerkmalen stets gleichzeitig für den gesamten Bereich unseres Sehraums stattfindet, der auf die Netzhaut der beiden Augen abgebildet wird – bei Normalpersonen überstreicht dieses *binokuläre Gesichtsfeld* immerhin einen Winkel von 180 Grad in der horizontalen und 130 Grad in der vertikalen Richtung. Darüber hinaus steht immer nur wenig Zeit für diese Merkmalsanalyse zur Verfügung, da Gegenstände unserer Umwelt im allgemeinen nur für Sekundenbruchteile stabil auf der Netzhaut abgebildet werden. Dies liegt daran, daß wir beim Betrachten von Gegenständen in kurzen Abständen sprungartige Augenbewegungen (sogenannte *Sakkaden*) durchführen, so daß ständig wechselnde Teile des Objekts auf den zentralen Bereich der Netzhaut projiziert werden. Obwohl dem Sehsystem damit in jeder Fixationsperiode nur etwa 0,2–0,5 Sekunden zur Verfügung stehen, ist es in der Lage, die im Netzhautbild enthaltene Information auszuwerten.

Zusätzlich werden die Anforderungen, denen das visuelle System zu genügen hat, dadurch gesteigert, daß sich die Umgebungsverhältnisse dauernd ändern, unter denen Objektmerkmale analysiert werden müssen. So verändert sich etwa die Leuchtdichte in unserer Umwelt um mehr als 10 Größenordnungen, wenn man von hellem Tageslicht zu dunkler Nacht übergeht. Um mit solchen enormen Schwankungen zurechtzukommen, muß das Sehsystem ständig seine Empfindlichkeit nachregulieren. Darüber hinaus variiert in verschiedenen Umgebungen beispielsweise auch die spektrale Zusammensetzung des Lichtes beträchtlich. Durch interne Verrechnungen ist das Sehsystem jedoch in der Lage, diese Veränderungen zu kompensieren, und ermöglicht uns so eine relativ zuverlässige Einschätzung der Farbe eines Gegenstands – eine perzeptive Leistung, die als *Farbkonstanz* bezeichnet wird.

Diese Überlegungen machen bereits deutlich, daß eine der entscheidenden Leistungen des visuellen Systems darin besteht, daß es eine schnelle, sensitive und robuste *Merkmalsanalyse* durchführen kann. Seine Fähigkeiten gehen jedoch noch weit darüber hinaus – und spätestens an diesem Punkt erweist sich die Überlegenheit natürli-

cher Wahrnehmungssysteme über alle bislang konstruierten technischen Apparaturen. Für die Wahrnehmung komplexer Umgebungen ist es nämlich entscheidend, daß das Sehsystem nicht nur Information über die Qualitäten von Objektmerkmalen an den verschiedenen Stellen des Gesichtsfeldes übermittelt, sondern auch *Relationen* bestimmt, die zwischen lokalen Merkmalen bestehen. Um überhaupt ein Objekt als Einheit identifizieren und gegen andere Objekte abgrenzen zu können, reicht es nicht, lokale Merkmale wie Farbe, Kontrast oder Orientierung von Konturen für die verschiedenen Stellen im Gesichtsfeld zu erfassen. Vielmehr muß festgelegt werden, welche Merkmale und welche möglichen Objektbereiche zusammengehören – es müssen also bestimmte *Bindungen* von Merkmalen erfaßt werden.

Dieser zweite Schritt in der Verarbeitung visueller Information, der durch Merkmalsbindung zur Abgrenzung zusammengehörender Bildbereiche führt, wird als *Segmentierung* bezeichnet. Wie Abbildung 5.1 anhand eines einfachen Beispiels demonstriert, ist die durch Merkmalsbindung bewirkte Ordnung und Strukturierung tatsächlich von kaum zu überschätzender Wichtigkeit. Ohne die von unseren Sinnessystemen erbrachte Segmentierung bliebe unsere Wahrnehmungswelt buchstäblich eine



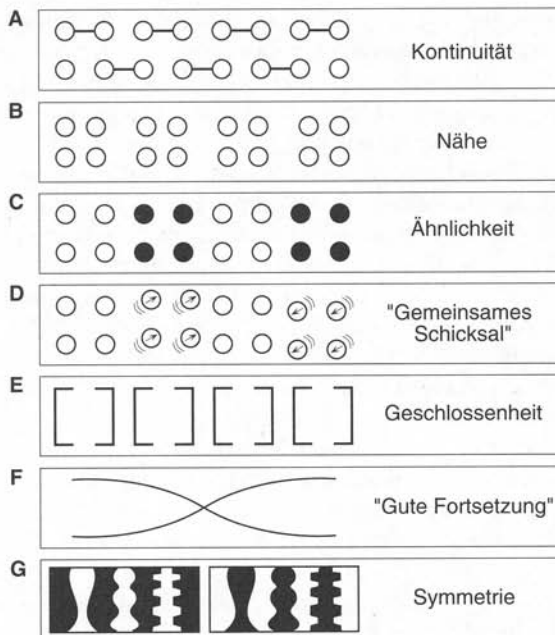
5.1 Sehen Sie den Dalmatiner? Die Abbildung demonstriert, daß korrekte Merkmalsbindung eine Voraussetzung für die Figur-Grund-Trennung und die Identifikation von Objekten darstellt: Wenn man die im Bild vorhandenen Flecken auf die richtige Weise zusammensetzt, erkennt man einen gefleckten Hund, der mit gesenktem Kopf den Boden beschnüffelt. Die Objekterkennung wäre in diesem Fall sehr viel einfacher, wenn der Hund sich plötzlich bewegen würde, denn die gemeinsame Veränderung bestimmter Bildelemente stellt eines der stärksten Gestaltkriterien dar (vgl. Abbildung 2). Das Bild zeigt insofern einen Grenzfall, als die lokale Merkmalsanalyse hier nur einen relativ geringen Beitrag zur Objekterkennung liefert, und das dargestellte Objekt überhaupt nur durch geeignete Bindung von Bildelementen identifiziert werden kann. Zumindest für die Wahrnehmung von Objekten in einer vertrauten Alltagsumgebung würden jedoch auch einzelne Schlüsselmerkmale eine größere Rolle spielen. Aus Engel et al., 1993.

Anhäufung bedeutungsloser Flecken, ein unübersichtlicher Wirrwarr von Sinneseindrücken – dem vergleichbar, was man beim Blick in ein Kaleidoskop sieht. Wie uns die Alltagserfahrung lehrt, löst unser Sehsystem dieses *Bindungsproblem* mit hoher Effizienz und Zuverlässigkeit – wären wir doch sonst kaum in der Lage, in einer sehr komplexen visuellen Welt die für uns wichtigen Strukturen und Objekte auszumachen. Die Geschwindigkeit und Robustheit von Segmentierungsprozessen wird darüber hinaus auch in Laborexperimenten sichtbar. Wahrnehmungspsychologische Versuche zeigen, daß komplexe Bilder auch bei sehr kurzzeitiger Darbietung erkannt werden können. Ein Beispiel für einen solchen schnellen Segmentierungsprozeß stellt das *pop-out*-Phänomen dar (vgl. dazu Eimer, Kapitel 8, in diesem Band).

Wie kommt es, daß unser Sehsystem so effizient segmentiert? Zum Teil liegt dies daran, daß das visuelle System hier relativ einfachen und dementsprechend zuverlässigen Regeln folgt, die schon früh durch Lernvorgänge in der Architektur des Gehirns verankert werden. Die Suche nach solchen Regeln, die die Struktur unserer Wahrnehmungsinhalte bestimmen, beschäftigt die Wahrnehmungspsychologen schon seit langem. Unter den psychologischen Schulen, die sich mit der Wahrnehmungsorganisation befaßten, hat sich insbesondere die *Gestaltpsychologie* einen Namen gemacht, die kurz nach der Jahrhundertwende in Frankfurt begründet wurde (vgl. dazu Rock & Palmer, 1991).

Die Gestaltpsychologen erkannten bereits, daß eine Gruppierung oder Bindung von Merkmalen notwendig ist, um eine Trennung von Figur und Grund durchzuführen und damit zu einer Objekterkennung zu kommen. Motiviert durch diese Einsicht, nahmen sie eine systematische Untersuchung der Regeln vor, nach denen unser Sehsystem Objektmerkmale zu kohärenten Einheiten – zu Gestalten – zusammenfaßt. Als Ergebnis ihrer Experimente beschrieben sie eine Reihe von *Gestaltkriterien*, die beim Prozeß der Gestaltbildung eingesetzt werden (Abbildung 5.2). Die meisten dieser Kriterien sind sehr einfach und in ihrer Bedeutung aufgrund von Alltagserfahrungen ohne weiteres einleuchtend. Dies gilt beispielsweise für die Ähnlichkeit oder auch für die kohärente Veränderung von Objektmerkmalen – zwei der wichtigsten Gestaltkriterien (Abbildung 5.2c, d): Bereiche im Gesichtsfeld, die dieselbe Farbe haben oder sich in dieselbe Richtung bewegen, wird man in den allermeisten Fällen als Teil derselben Figur wahrnehmen. Diese und die anderen von den Gestaltpsychologen hervorgehobenen Kriterien werden auch heute – fast ein Jahrhundert nach ihrer Entdeckung – noch im wesentlichen als gültig betrachtet. Betont sei an dieser Stelle allerdings, daß neben diesen einfachen Kriterien der Merkmalsbindung auch viele andere Faktoren die Segmentierung beeinflussen. So hängt die Segmentierung visueller Szenen beispielweise auch von Faktoren wie der Aufmerksamkeit und dem Vorwissen des Betrachters über die Situation ab (vgl. Eimer, Kapitel 8, in diesem Band).

Zusammenfassend kann die Grundfunktion des Sehsystems damit wie folgt umschrieben werden: Um zur Erkennung von Objekten und Ereignissen in unserer Umwelt beizutragen, muß das visuelle System zwei entscheidende Aspekte analysieren – die lokalen Merkmalsqualitäten und die Art ihrer Bindung zu perceptiven Einheiten. Beide Aspekte der visuellen Welt müssen dann durch neuronale Aktivitätsmuster repräsentiert werden, die das Sehsystem im Wahrnehmungsvorgang aufbaut. In diesem zweistufigen Prozeß, der Merkmalsanalyse und Segmentierung umfaßt, liegt die wesentliche Leistung des Sehsystems. Erst wenn die Resultate dieser beiden Verarbeitungsschritte zur Verfügung stehen, ist es möglich, Figur-Grund-Trennungen zu vollziehen, zu einer Objekterkennung zu kommen und anderen Hirnbereichen Informationen zu übermitteln, die für die Verhaltenssteuerung benötigt werden.



5.2 Schematische Darstellung der Gestaltkriterien. (A) Miteinander verbundene Bildelemente werden im allgemeinen als Teil derselben Figur gesehen. Dasselbe gilt für Bildelemente, die nahe beieinander liegen (B) oder einander ähnlich sind (C). Auch hier wird man dazu neigen, sie zu einer Figur zusammenzufassen. (D) Mit dem Gestaltkriterium des „gemeinsamen Schicksals“ ist eine kohärente raum-zeitliche Veränderung von Objektteilen gemeint. Wenn sich beispielsweise eine bestimmte Teilmenge von Bildelementen in dieselbe Richtung bewegt, werden diese als Figur herausgehoben. (E) Im allgemeinen wird man auch Bildelemente gruppieren, die einen geschlossenen Umriß bilden. In dieser Darstellung wird man daher vier Quadrate sehen. (F) Der Gestaltfaktor der „guten Fortsetzung“ wirkt sich hier so aus, daß man zwei geschwungene Linien sieht, die sich überkreuzen, und nicht etwa zwei aneinanderstoßende Spitzen. (G) Schließlich ist auch die Symmetrie wichtig für die Bildung perceptiver Gestalten. In den hier gezeigten Beispielen wird man die von symmetrischen Linien umschlossenen Bereiche als Vordergrundfiguren sehen.

Das vorliegende Kapitel soll einen Überblick über die physiologischen Grundlagen der Merkmalsanalyse und der Segmentierung geben. Im folgenden werden zunächst der Aufbau des Auges und die Signalverarbeitung in der Netzhaut dargestellt. Daran anschließend werden die weiteren Verarbeitungsstufen des Sehsystems und die Antwortigenschaften von Neuronen in der Sehrinde beschrieben, die für das Verständnis der Merkmalsanalyse von großer Bedeutung sind. Der letzte Abschnitt befaßt sich dann mit dem Problem der Integration visueller Information und mit den neuronalen Grundlagen der Gestaltwahrnehmung.

5.2 Das Auge: Fenster zum Gehirn

Die visuelle Informationsverarbeitung beginnt im Auge, dessen wesentliche Aufgabe darin besteht, einfallendes Licht in neuronale Erregung umzusetzen, die vom *optischen Nerven* zu weiteren Verarbeitungsstationen des Sehsystems geleitet werden kann.

Obwohl die Evolution sehr verschiedenartige Formen von Augen hervorgebracht hat, und sich etwa die Facettenaugen der Insekten oder die Becheraugen der im Wasser lebenden Invertebraten von unserem Auge erheblich unterscheiden, erfüllen letztlich alle Typen von Augen diese Grundfunktion. Der vorliegende Abschnitt konzentriert sich auf den Typ des Auges, den wir mit allen anderen Wirbeltieren gemeinsam haben, nämlich das *Einzellinsenaue* (eine ausführlichere Darstellung der nachfolgend beschriebenen Sachverhalte findet sich in Shepherd, 1993, in Nicholls et al., 1995, sowie in Kandel et al., 1996).

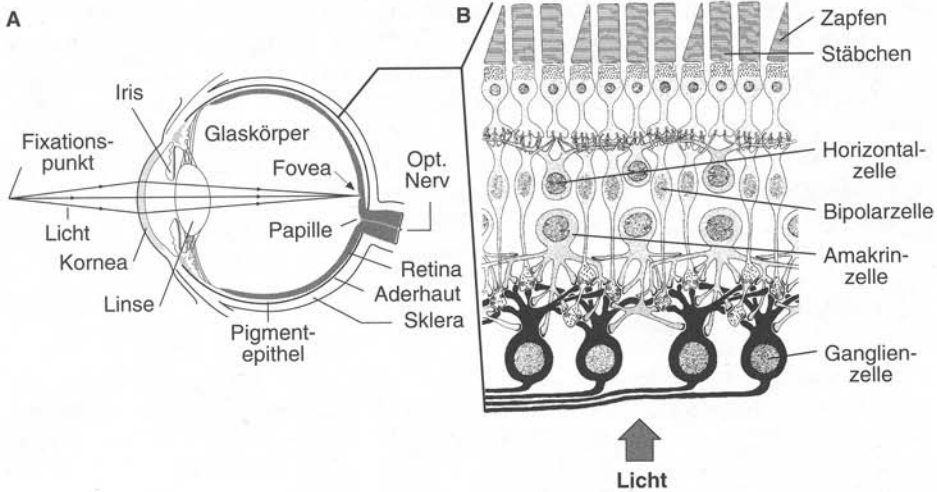
5.2.1 Aufbau des Auges

Im Linsenaue wird das visuelle Abbild der Umwelt durch Lichtbrechung auf den Augenhintergrund projiziert. Der typische Bau des Linsenauges ist in Abbildung 5.3 dargestellt. Das einfallende Licht wird durch die Hornhaut (*Kornea*) und die *Linse* auf die Hinterwand des Auges fokussiert, wo sich die Netzhaut (*Retina*) befindet, die die eigentliche lichtempfindliche Rezeptoroberfläche darstellt. Die Netzhaut des menschlichen Auges ist 0,2 mm dick, hat etwa die Größe eines Fünfmarkstücks und enthält mehr als 100 Millionen Nervenzellen. Wie in der Vergrößerung eines Ausschnitts in Abbildung 5.3B zu erkennen, handelt es sich bei der Retina um ein komplexes Netzwerk, das in mehrere Schichten untergliedert ist. Wenn man der Richtung des Informationsflusses folgt, findet man zunächst die Schicht der *Photorezeptoren* – derjenigen Zellen, die das einfallende Licht in elektrische Potentiale umsetzen und damit für die sogenannte *Phototransduktion* zuständig sind. Diese Rezeptorzellen geben die Information an die nächste Schicht weiter, in der sich die sogenannten *Bipolarzellen* befinden, welche wiederum mit den *Ganglienzellen* in der dritten Netzhautschicht verschaltet sind. Die Ganglienzellen sammeln die Lichtsignale aus einem bestimmten Netzhautbereich und senden das von ihnen verrechnete Signal über ihr *Axon* im optischen Nerven weiter zum Gehirn. Von großer Bedeutung für die von der Netzhaut geleistete Informationsverarbeitung sind darüber hinaus die sogenannten *Horizontalzellen* und *Amakrinzellen*, die laterale Interaktionen innerhalb der einzelnen Netzhautschichten vermitteln.

Aus Abbildung 5.3 geht auch hervor, daß die Richtung des Lichteinfalls nicht der Hauptrichtung des Informationsflusses in der Netzhaut entspricht: Das Licht tritt durch die Schicht der Ganglien- und Bipolarzellen hindurch, bevor es die außen gelegenen Photorezeptoren erreicht. Da es hierdurch zu einer leichten Streuung des einfallenden Lichtes und damit zu einer leichten Qualitätsminderung des Netzhautbildes kommt, weicht die Schichtung der Netzhaut an der Stelle des schärfsten Sehens (der *Fovea*) von dem eben beschriebenen typischen Profil ab. Hier sind die Bipolarzellen und Ganglienzellen zur Seite verlagert, so daß das Licht ungehindert zu den Photorezeptoren gelangen kann, die an dieser Stelle ihre höchste Dichte in der gesamten Netzhaut erreichen. Aufgrund dieser Verlagerung weist die Netzhaut hier eine grubenartige Vertiefung auf.

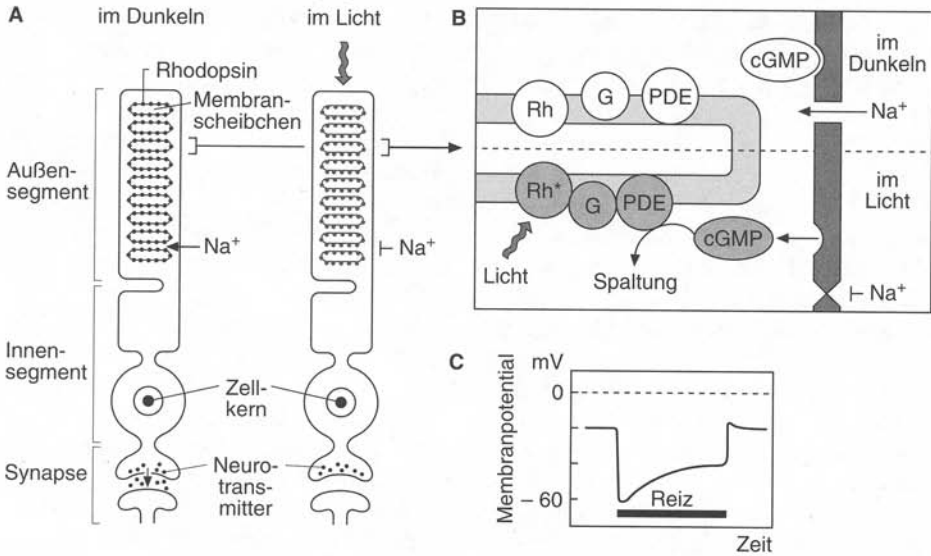
5.2.2 Zapfen und Stäbchen – zwei unterschiedliche Rezeptorsysteme

Um den unterschiedlichen Anforderungen gerecht werden zu können, die unter verschiedenen Beleuchtungsbedingungen an das Sehsystem gestellt werden, enthält die



5.3 Bau des Linsenauges. (A) Horizontaler Querschnitt durch das Auge. Die vordere Begrenzung wird durch die Kornea gebildet, die zusammen mit der dahinter liegenden Linse für die Lichtbrechung verantwortlich ist. Die Linse ist durch Kontraktion eines Ringmuskels, an dem sie aufgehängt ist, verformbar. Dies erlaubt es, Objekte aus unterschiedlichen Entfernungen scharf auf der Netzhaut abzubilden. Der größte Teil der Innenfläche des Auges wird von der Netzhaut ausgekleidet. In der Mitte des Augenhintergrunds befindet sich die Fovea, eine grubenförmig vertiefte Stelle der Netzhaut, die das Sehen mit der höchsten Auflösung vermittelt. Seitlich der Fovea liegt die *Papille*, durch die die Fortsätze der Ganglienzellen austreten und den optischen Nerven bilden. Da sich hier keine lichtempfindlichen Rezeptoren befinden, entspricht der Papille ein „blinder Fleck“ im Gesichtsfeld. Hinter der Netzhaut liegt das *Pigmentepithel*, eine Schicht von Zellen, die den schwarzen Farbstoff Melanin enthalten und das Restlicht absorbieren, das nicht von der Retina aufgefangen wurde. Weiter außen liegen die *Aderhaut* und die *Sklera*, die als schützende Hülle das Auge umgibt. (B) Schichtenaufbau und Zelltypen der Retina. Oben sind die Photorezeptoren zu erkennen, von denen es zwei Typen gibt, Stäbchen und Zapfen. Die Rezeptorzellen haben an ihrem unteren Ende eine Kontaktstelle (*Synapse*) mit den beiden nachgeschalteten Zelltypen, den Bipolar- und Horizontalzellen. Im unteren Teil sind die Bipolarzellen mit den Amakrinzellen und den Ganglienzellen verschaltet. Letztere sammeln die Lichtsignale aus einem bestimmten Netzhautbereich und senden einen Fortsatz im optischen Nerven zum Gehirn. Man beachte die Richtung des Lichteinfalls auf die Netzhaut (vgl. Bildteil A): Die Schicht der Photorezeptoren liegt *außen*, und das Licht muß durch alle anderen Netzhautschichten hindurchtreten, bevor es absorbiert wird. Nach Kandel et al., 1996 (A) und Wässle, 1993 (B).

Retina zwei verschiedene Typen von Photorezeptoren: die Zapfen und die Stäbchen. Die Zapfen sind für das Sehen bei Tageslicht und für das Farbsehen verantwortlich. Die Stäbchen hingegen vermitteln aufgrund ihrer sehr viel höheren Lichtempfindlichkeit das Sehen bei Dunkelheit. In Abbildung 5.4 ist der Aufbau der Rezeptorzelle genauer dargestellt. Bei beiden Arten von Photorezeptoren befindet sich der Mechanismus, der für die Umwandlung von Lichtenergie in elektrische Erregung zuständig ist, in einem äußeren Zellsegment, das scheibchenförmige Membraneinstülpungen enthält. In diesen Membranscheibchen befinden sich Sehpigmentmoleküle, die Lichtquanten absorbieren können. Abbildung 5.4 erläutert schematisch, was beim Phototransduktionsprozeß in der Rezeptorzelle geschieht. In der Membran der Zelle sind *im Dunkeln* Ionenkanäle geöffnet, durch die Na^+ ins Zellinnere einströmt. Durch diesen Dunkelstrom ist die Rezeptorzelle dauerhaft depolarisiert, und es wird daher an der Kontaktstelle zu den nachgeschalteten Bipolarzellen ständig Glutamat als Transmitter ausgeschüttet. Bei Belichtung werden – durch die Aktivierung der Sehpigmentmole-



5.4 Umwandlung von Lichtenergie in elektrische Potentialveränderungen in den Photorezeptoren. (A) Aufbau der Stäbchen. Die Zelle besteht aus dem *Außensegment* (oben), dem *Innensegment* (Mitte), das den Zellkern und die für den Stoffwechsel zuständigen Zellorganellen enthält, und aus einer *synaptischen Endigung* (unten), an der Glutamat als Neurotransmitter ausgeschüttet wird. Die Außensegmente der Photorezeptoren enthalten den Sehfärbstoff (das *Rhodopsin*). Dieser ist in die Membran von zahlreichen Scheibchen eingelagert, die im Außensegment übereinander gestapelt sind. Der Aufbau der Zapfen ist ähnlich, sie haben aber kegelförmige Außensegmente, sind kürzer, und statt der im Inneren der Zelle liegenden Scheibchen finden sich hier lediglich lamellenförmige Einfaltungen der äußeren Zellmembran. (B) Vergrößerter Ausschnitt eines Scheibchens. Diese Scheibchen, die ebenfalls aus Zellmembran bestehen, enthalten den Sehfärbstoff sowie weitere an der Phototransduktion beteiligte Enzyme. Die Sehpigmentmoleküle bestehen aus einem großen Proteinanteil (dem *Opsin*) und einem kleinen lichtabsorbierenden Molekül (dem *Retinal*), das aus der Vorstufe Vitamin A gebildet wird. Absorption eines Lichtquants (unten) durch das Retinal führt zu einer Strukturänderung des Rhodopsins (Rh⁺). Dieses wiederum aktiviert über ein *G-Protein* (G) dann ein Enzym, das als *Phosphodiesterase* (PDE) bezeichnet wird und cGMP spaltet. cGMP ist ein intrazellulärer Botenstoff, den die Na⁺-Kanäle der Außenmembran benötigen, um geöffnet zu bleiben. Absinken des cGMP-Gehalts führt dann zur *Schließung* der Na⁺-Kanäle. (C) Darstellung des Potentialverlaufs an der Rezeptorzelle (durchgezogene Linie). Im Dunkeln ist das Spannungsgefälle zwischen Zellinnerem und Extrazellulärraum relativ gering (die Photorezeptorzelle ist *depolarisiert*). Bei Belichtung kommt es durch die Schließung der Kanäle zu einer Vergrößerung des Spannungsgefälles und zu einer Absenkung des Membranpotentials auf negativere Werte (*Hyperpolarisation*). Nach Wehner und Gehring, 1990.

küle und den Ablauf weiterer intrazellulärer Reaktionen – die Ionenkanäle *geschlossen*, so daß es zu einer Hyperpolarisation der Zelle und zu einer *Verminderung* der Glutamatausschüttung kommt. Dieses hyperpolarisierende Potential mit der begleitenden Absenkung der Transmitterausschüttung stellt die eigentliche Lichtantwort der Rezeptorzelle dar (Abbildung 5.4C; weitere Details sind in der Abbildung beschrieben).

Obwohl Stäbchen und Zapfen hinsichtlich der Phototransduktion Gemeinsamkeiten aufweisen, gibt es eine ganze Reihe wichtiger Unterschiede zwischen den beiden Rezeptorsystemen. Diese bestehen hinsichtlich der Lichtempfindlichkeit der Rezeptorzelle, der Art der in den Rezeptoren enthaltenen Sehfärbstoffe, sowie hinsichtlich der Verteilung der beiden Rezeptorzelltypen und ihrer Verschaltung mit anderen Nerven-

zellen in der Netzhaut. Wie erwähnt, ist das Stäbchensystem für das Sehen bei Dunkelheit zuständig, denn seine Lichtempfindlichkeit liegt um mehrere Größenordnungen über der des Zapfensystems. Im Prinzip ist das Stäbchensystem in der Lage, einzelne Lichtquanten zu detektieren. Dies liegt zum einen daran, daß die Stäbchen sehr viel mehr Sehpigment als die Zapfen enthalten. Darüber hinaus ist die Verschaltung im Stäbchensystem *konvergent*, d. h. es übertragen immer mehrere Stäbchen ihre Information auf eine nachgeschaltete Bipolarzelle. Dieser vergrößerte Einzugsbereich hat zur Folge, daß die nachgeschalteten Neurone sehr viel empfindlicher auf Licht reagieren. Zugleich sinkt damit aber auch das räumliche Auflösungsvermögen, da die nachgeschalteten Zellen keine genaue Information darüber erhalten, wo innerhalb des Einzugsbereichs die betreffenden Lichtquanten auf der Retina auftrafen.

Das Zapfensystem, mit dem wir bei Tage sehen, ist im Vergleich zum Stäbchensystem durch eine geringere Lichtempfindlichkeit ausgezeichnet, besitzt aber ein wesentlich besseres räumliches Auflösungsvermögen. Die niedrigere Empfindlichkeit ist unter anderem durch den geringeren Sehpigmentgehalt der Zapfen gegenüber den Stäbchen bedingt. Darüber hinaus ist die Verschaltung des Zapfensystems sehr viel weniger konvergent. So ist etwa in der Fovea, in der die Stäbchen völlig fehlen und sich ausschließlich Zapfen finden, jeweils ein Zapfen mit einer Bipolarzelle verbunden. Diese Art der Verschaltung trägt einerseits zur geringeren Lichtempfindlichkeit des Zapfensystems bei. Andererseits bringt die geringere Konvergenz aber ein sehr viel höheres Auflösungsvermögen mit sich. Aus diesem Grund bestimmt auch das Zapfensystem letztlich die *Sehschärfe*, die in der Fovea wegen der großen Rezeptordichte am höchsten ist und in der Netzhautperipherie schnell abnimmt.

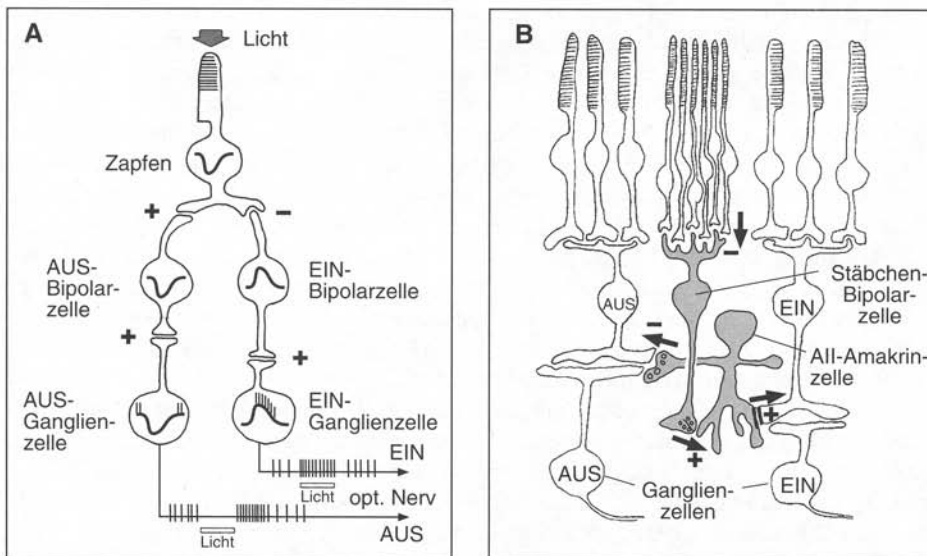
Ein weiterer wichtiger Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfen besteht darin, daß die ersteren alle das gleiche Sehpigment (*Rhodopsin*) enthalten, letztere dagegen in drei verschiedenen Typen vorkommen, die sich in ihren Sehfärbstoffen (*Zapfenopsinen*) unterscheiden. Diese Sehfärbstoffe haben ihre *Absorptionsmaxima* in verschiedenen Bereichen des sichtbaren Spektrums und vermitteln daher unterschiedliche Farbensensibilitäten: ein Zapfentyp ist maximal empfindlich für kurzwelliges (blaues) Licht, der zweite für mittelwelliges (grünes) und der dritte für langwelliges (rotes) Licht. Das Vorhandensein dreier Zapfentypen ermöglicht es uns, Farben zu sehen, da ein Lichtreiz mit einer bestimmten spektralen Zusammensetzung in den drei Arten von Zapfen zu unterschiedlichen Lichtantworten (d. h. zu einem unterschiedlichem Grad der Hyperpolarisation) führt. Ändert sich die spektrale Charakteristik des Reizes, so ergeben sich Veränderungen in der relativen Gewichtung dieser Lichtantworten, was das Sehsystem zur Unterscheidung verschiedener Farben nutzen kann. Aus der Tatsache, daß das Zapfensystem nur bei hohen Lichtstärken anspricht und das Stäbchensystem nicht farbensensibel ist, läßt sich die bekannte Beobachtung erklären, daß unser Farbsehen bei Dunkelheit abnimmt und nachts „alle Katzen grau sind“.

Schließlich unterscheiden sich die beiden Systeme auch darin, wie die Rezeptorzellen letztlich auf die Ganglienzellen verschaltet sind (vgl. hierzu Wässle & Boycott, 1991, sowie Peichl, 1992). Diese Verschaltung ist in Abbildung 5.5A für das Zapfensystem illustriert. Jeder Zapfen ist mit zwei Sorten von Bipolarzellen verschaltet. Interessanterweise übt das in der Synapse als Überträgerstoff ausgeschüttete Glutamat an diesen Zelltypen unterschiedliche Wirkungen aus. Dies kommt daher, daß sich der Transmitter bei den beiden Bipolarzelltypen an verschiedene Arten von Membranrezeptoren anlagert, die im einen Fall eine erregende, im anderen Fall eine hemmende Wirkung vermitteln. Die in der Abbildung dargestellte Reaktion der Bipolarzellen kann man sich anhand der Tatsache verdeutlichen, daß erregende Synapsen eine vor-

zeichenerhaltende, hemmende Synapsen dagegen eine vorzeichenumkehrende Wirkung auf die Signalübertragung haben. Beim ersten Bipolarzelltyp, der mit dem Zapfen über eine vorzeichenerhaltende Synapse verbunden ist, kommt es dementsprechend bei Belichtung zu einer *Hyperpolarisation* – diese wird vom Zapfen einfach weitergegeben. Beim zweiten Bipolarzelltyp kommt es dagegen zu einer *Depolarisation*, da diese Zellen von den Zapfen über eine vorzeichenumkehrende Synapse kontaktiert werden.

Beide Typen von Bipolarzellen geben ihren Erregungszustand über vorzeichenerhaltende Synapsen an Ganglienzellen weiter, bei denen dann ebenfalls hyperpolarisierende und depolarisierende Lichtantworten auftreten. Wie in Abbildung 5.5A gezeigt, führt dies an den Ganglienzellen zu einer Absenkung bzw. Erhöhung der Frequenz der Aktionspotentiale. Aufgrund ihrer unterschiedlichen Antwortcharakteristik werden diese zwei Zellsorten als *AUS-* und *EIN-Ganglienzellen* bezeichnet: die AUS-Zellen werden durch Belichtung *gehemmt*, die EIN-Zellen dagegen werden *erregt*. Sieht man dunkle Reize auf einem hellen Hintergrund, so gilt das Umgekehrte – in diesem Fall werden die AUS-Zellen aktiviert, wohingegen die EIN-Zellen gehemmt werden.

Zu den gleichen Reaktionen kommt es, wenn beim Sehen in der Dunkelheit die Ganglienzellen durch die Stäbchen aktiviert werden. Deren Verschaltung unterscheidet sich jedoch von der der Zapfen in zwei wesentlichen Punkten. Wie in Abbildung



5.5 Verschaltungswege der Photorezeptoren. (A) Die Zapfenbahn in der Retina. Das Zapfensignal wird auf zwei getrennte Kanäle übertragen, den AUS- (links) und den EIN-Kanal (rechts). In den Zellkörpern sind schematisch die Lichtantworten einzeichnet: Depolarisation als Potentialveränderung nach oben, Hyperpolarisation als Auslenkung nach unten. Während die Photorezeptoren und die Bipolarzellen mit kontinuierlichen Potentialschwankungen reagieren, sind die Lichtantworten der Ganglienzellen und ihrer Axone durch Aktionspotentiale codiert. (B) Stäbchenbahn und Zapfenbahn in kombinierter Darstellung. Die Stäbchenbipolare und die All-Amakrinzelle sind gerastert hervorgehoben. Die Amakrinzelle kontaktiert die AUS- und EIN-Ganglienzellen über Synapsen mit unterschiedlicher Polarität. In beiden Bildteilen sind vorzeichenerhaltende und vorzeichenumkehrende Signalübertragung jeweils durch Plus- bzw. Minuszeichen symbolisiert. Nach Peichl, 1992 (A) und Wässle und Boycott, 1991 (B).

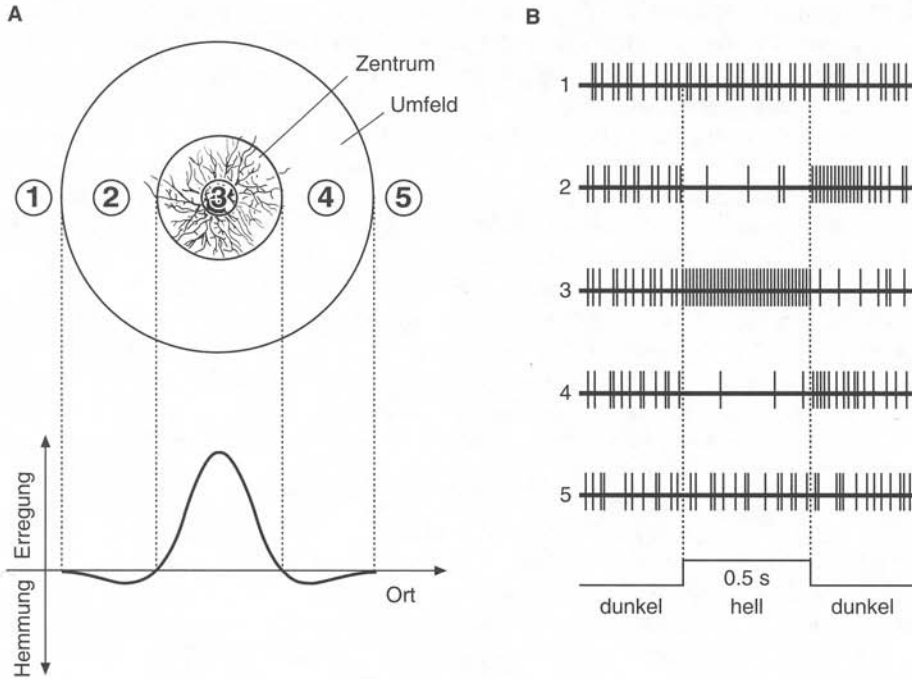
5.5B dargestellt, gibt es hier nur einen einzigen Bipolarzelltyp, die *Stäbchen-Bipolarzelle*. Diese Bipolarzelle steht darüber hinaus nicht in direktem Kontakt mit den Ganglienzellen, sondern leitet ihr Signal über eine bestimmte Sorte von Amakrinzellen (die *AII-Amakrine*) weiter. Die Dichotomie von EIN- und AUS-Lichtantwort wird in diesem Fall dadurch hergestellt, daß die AII-Amakrinzelle ihr Signal über zwei unterschiedliche Arten von Synapsen weitergibt, die eine vorzeichenerhaltende bzw. vorzeichenumkehrende Wirkung haben. Auf diese Weise ist das Stäbchensystem ebenfalls in der Lage, EIN- und AUS-Ganglienzellen anzusteuern.

Aus diesen Überlegungen läßt sich eine interessante Schlußfolgerung ziehen: Die Art der Verschaltung von Zapfen und Stäbchen auf EIN- und AUS-Ganglienzellen zeigt, daß es bereits auf der Ebene der Netzhaut eine parallele Verarbeitung unterschiedlicher Objektmerkmale gibt – in diesem Fall handelt es sich um verschiedene Kanäle für die Wahrnehmung von hellen und dunklen Bezirken im Gesichtsfeld. Dieses *parallele Organisationsprinzip*, das sich auch auf den nachgeschalteten Verarbeitungsstufen des Sehsystems findet, wird uns in späteren Abschnitten dieses Kapitels noch weiter beschäftigen.

5.2.3 Ganglienzellen und ihre rezeptiven Felder

Die eben erörterte Art der vertikalen Verschaltung bestimmt letztlich das Einzugsgebiet der Ganglienzellen: Diese sammeln die Lichtsignale jeweils nur in einem ganz bestimmten Netzhautbereich, in dem sie über die zugehörigen Bipolarzellen mit einer bestimmten Menge von Zapfen und Stäbchen in Kontakt stehen. Dieser Bereich wird als das *rezeptive Feld* der Ganglienzelle bezeichnet. Solche rezeptiven Felder kann man im physiologischen Experiment dadurch charakterisieren, daß man die Aktivität einer Ganglienzelle mit Hilfe einer Mikroelektrode registriert und dann an verschiedene Stellen der Netzhaut punktförmige Lichtreize projiziert. Die Ergebnisse einer solchen Messung sind in Abbildung 5.6 dargestellt. Im dort gezeigten Beispiel kommt es bei Belichtung über dem Dendritenbaum der Ganglienzelle (derjenigen Zellregion, wo die Eingänge von den Bipolarzellen verschaltet sind) zu einer Aktivierung, da es sich hier um eine der schon erwähnte EIN-Zellen handelt. Interessanterweise kann man nun die Aktivität der Ganglienzelle aber auch durch Belichtung der *Umgebung* des Dendritenbaums modulieren. Wie in Abbildung 5.6 gezeigt, wird hierdurch der Aktivierungszustand der Ganglienzelle in die entgegengesetzte Richtung beeinflusst, es kommt in diesem Fall also zu einer Hemmung. Untersucht man mit dem gleichen Meßverfahren die Lichtantworten der AUS-Ganglienzellen, so findet man das Umgekehrte: bei diesem Zelltyp kommt es bei Belichtung des Dendritenbaums zur Hemmung, bei Belichtung der Umgebung dagegen zur Erregung der Zelle.

Wie solche Experimente zeigen, bestehen die rezeptive Felder retinaler Ganglienzellen aus zwei konzentrisch angeordneten Zonen – dem *Zentrum* und dem *Umfeld* –, deren Reizung die Aktivität der Ganglienzelle in entgegengesetzte Richtung beeinflusst. Die beiden antagonistischen Zonen entstehen aufgrund unterschiedlicher Mechanismen. Das Zentrum des Feldes kommt durch den bereits beschriebenen *vertikalen* Signalfuß zustande und ist durch die Ausdehnung des Dendritenbaum definiert. Die Belichtung des Umfeldes wirkt dagegen auf die Ganglienzelle durch eine *laterale* Signalübertragung, an der besonders die Horizontalzellen beteiligt sind. Funktionell ist dieser *Zentrum-Umfeld-Antagonismus* von großer Bedeutung. Dies wird deutlich, wenn man versucht, die Ganglienzelle mit großflächigen homogenen Lichtreizen zu



5.6 Messung des rezeptiven Feldes einer Ganglienzelle. (A) Bei Belichtung mit kleinen Lichtpunkten (Kreise) an verschiedenen Orten des rezeptiven Feldes erhält man verschiedenartige Lichtantworten, die in B gezeigt sind. In der Mitte der Darstellung ist schematisch der verzweigte *Dendritenbaum* der Ganglienzelle gezeigt. Die Dendriten sind diejenigen Zellfortsätze, auf denen die Ganglienzelle Eingänge von Bipolarzellen erhält. (B) Lichtantworten der Zelle bei Reizung an verschiedenen Netzhautstellen. Die vertikalen Striche in den Aktivitätsspuren 1–5 stellen *Aktionspotentiale* dar, die über des Axon der Ganglienzelle (das im optischen Nerven verläuft) zu anderen Neuronen im Gehirn geleitet werden. Bei Belichtung über dem Dendritenbaum (Position 3) findet man eine Zunahme der Aktionspotentialfrequenz. Fällt der Reiz auf die unmittelbare Umgebung des Dendritenbaums (Position 2 und 4), so tritt eine hemmende Reaktion auf, und es kommt zu einer Verminderung der Zahl der Aktionspotentiale. Weiter außen schließlich wird die Aktivität der Ganglienzelle nicht mehr vom Lichtreiz beeinflusst (Position 1 und 5). (C) Profil der Antwortstärke in zusammenfassender Darstellung. Das Profil, das durch ein erregendes Zentrum und hemmende Flanken gekennzeichnet ist, hat die Form eines „Mexikanerhuts“. Nach Wässle, 1993.

aktivieren, die das gesamte rezeptive Feld beleuchten. Anders als bei Reizung mit kleinen Lichtpunkten wird man in diesem Fall kaum eine Reaktion finden: Da sich die erregenden und hemmenden Einflüsse von Zentrum und Umfeld bei gleichzeitiger Belichtung gegenseitig aufheben, verändert sich die Frequenz der Aktionspotentiale nicht. Um die Aktivität der Ganglienzelle zu modulieren, müssen also Kontrastgrenzen im Bereich des rezeptiven Feldes liegen – die Ganglienzelle ist ein *Kontrastdetektor*.

Obwohl diese grundlegende Organisation der rezeptiven Felder für die meisten retinalen Ganglienzellen ähnlich ist, gibt es eine Reihe wesentlicher Unterschiede, wenn man verschiedene Stellen der Netzhaut miteinander vergleicht. Im fovealen Bereich, also der Stelle des schärfsten Sehens, sind die Zentren der rezeptiven Felder am kleinsten: Hier entspricht aufgrund der 1:1-Verschaltung im Zapfenweg die Größe des Zentrums dem Durchmesser eines einzelnen Zapfens. Zur Peripherie hin nimmt

die Dichte der Ganglienzellen ab und die Größe der rezeptiven Felder stark zu, da die Konvergenz der Verschaltung von den Photorezeptoren auf die Ganglienzellen mit dem Abstand von der Fovea ansteigt. Hierin liegt die Ursache für die zur Peripherie hin schnell abnehmende Sehschärfe.

Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß es darüber hinaus auch an der gleichen Netzhautstelle Unterschiede zwischen verschiedenen Typen von Ganglienzellen gibt (vgl. hierzu Wässle & Boycott, 1991; Peichl, 1992). Inzwischen sind ca. 20 Klassen von Ganglienzellen in der Netzhaut der Säugetiere beschrieben worden, von denen an dieser Stelle nur zwei hervorgehoben werden sollen: die *Parvo-* und *Magno-Ganglienzellen*. Diese terminologische Unterscheidung, die sich vor allem für die Netzhaut des Affen und des Menschen eingebürgert hat, bezieht sich auf die unterschiedliche Größe der rezeptiven Felder dieser beiden Ganglienzellklassen: Die Dendritenbäume (und auch die Zellkörper) der Parvo-Zellen weisen an jedem Retinaort geringere Durchmesser als die der Magno-Zellen auf, und dementsprechend besitzen sie wesentlich kleinere rezeptive Felder. Für jede der beiden Ganglienzellklassen gibt es die oben erwähnten EIN- und AUS-Antworttypen.

Zusätzlich zum Unterschied im Durchmesser des rezeptiven Feldes und der damit geleisteten Auflösung (die für die Parvo-Zellen hoch und für die Magno-Zellen niedrig ist) gibt es zwischen diesen beiden Zellklassen aber noch weitere funktionelle Unterschiede. Obwohl beide Zelltypen mit Stäbchen und Zapfen verschaltet sind, tragen nur die Parvo-Zellen zur Farbwahrnehmung bei. Dies liegt sehr wahrscheinlich daran, daß die Magno-Zellen über die Signale der verschiedenen Zapfentypen Mittelwerte bilden, während die Parvo-Ganglienzellen die von verschiedenen Zapfen kommende Information differentiell auswerten. Die Parvo-Neurone reagieren dementsprechend nicht nur – wie oben beschrieben – auf Helligkeitskontraste im Bereich ihres rezeptiven Feldes, sondern meist auch auf *Farbkontraste*. So gibt es z.B. Parvo-Ganglienzellen, deren Feldzentrum gut auf rotes Licht anspricht, während das Umfeld durch grüne Lichtreize beeinflusst wird. Im Gegensatz zu den Parvo-Ganglienzellen, die vor allem an der Farbwahrnehmung und (aufgrund der guten räumlichen Auflösung) an der Wahrnehmung feiner Details von Objekten beteiligt sind, spielen die Magno-Zellen eher für das Bewegungssehen und die Wahrnehmung schneller Veränderungen in der visuellen Umwelt eine Rolle.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß es zusätzlich zu den bereits beschriebenen Signalfaden für Hell-Dunkel-Unterschiede eine Anzahl weiterer *paralleler Verarbeitungskanäle* in der Retina gibt. Das auf den Augenhintergrund projizierte Bild der Umwelt wird an jedem Punkt der Netzhaut von etwa 20 Ganglienzellklassen mit unterschiedlichen Antwortigenschaften analysiert. Will man das Auge mit einer Kamera vergleichen, so muß man sich eine Kamera vorstellen, in die eine große Zahl verschiedener Filme eingelegt sind, die gleichzeitig belichtet werden. Wie unsere bisherigen Erörterungen zeigen, gibt es hier unter anderem – um bei der Metapher zu bleiben – Negativ- und Positivfilme, feinkörnige und grobkörnige Filme sowie Schwarzweiß- und Farbfilme. Diese verschiedenen Arten von Information über das Netzhautbild werden dann parallel zu den nächsten Stationen des visuellen Verarbeitungsweges weitergegeben, die im folgenden Abschnitt besprochen werden.

5.3 Die weiteren Stationen der Sehbahn: Parallelverarbeitung und funktionelle Spezialisierung

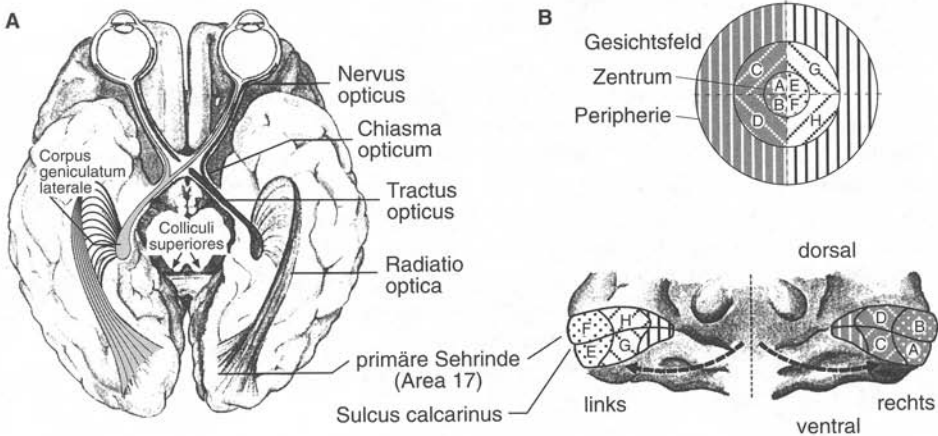
Der für die visuelle Wahrnehmung wichtigste Verarbeitungsweg führt von der Netzhaut über den optischen Nerven in den *Thalamus*, eine Struktur des Zwischenhirns, in der die von den Ganglienzellen kommende Information über synaptische Kontakte auf die nächsten Neurone der Verarbeitungskette weitergegeben wird. Die thalamischen Neurone wiederum projizieren in die *Hirnrinde*, wo es dann zur Aktivierung einer großen Zahl von visuellen Arealen kommt. Wie wir im folgenden sehen werden, haben die Neurone, die sich auf den verschiedenen Stufen dieser Verarbeitungskette finden, zunehmend komplexere rezeptive Felder. Ähnlich wie in der Retina finden sich auch auf den höheren Stationen der Sehbahn mehrere Verarbeitungskanäle, die aufgrund unterschiedlicher Antworteigenschaften der beteiligten Neurone auf die Analyse verschiedener Objektmerkmale spezialisiert sind (Details hierzu finden sich in Felleman & Van Essen, 1991; Merigan & Maunsell, 1993). Diese Art der *Arbeitsteilung* im Sehsystem wird am Ende unserer Betrachtungen die Frage aufwerfen, wie die unterschiedlichen Arten von Information wieder integriert werden können, so daß eine kohärente Wahrnehmung von Objekten möglich wird.

Im folgenden werden zunächst die Struktur des visuellen Thalamus und der Sehrinde sowie die Antworteigenschaften der thalamischen und corticalen Neurone erörtert. Anschließend werden die parallelen Verarbeitungswege diskutiert, die sich im visuellen Cortex finden. Die nachfolgende Darstellung bezieht sich in erster Linie auf das Sehsystem von Affen und Menschen. Es sei aber darauf hingewiesen, daß die funktionelle Architektur des Sehsystems auch für eine Vielzahl anderer Spezies gut untersucht ist, und daß zahlreiche der im folgenden besprochenen Organisationsmerkmale (wie etwa die grundsätzlichen Antworteigenschaften der Neurone oder die parallele Struktur der Verarbeitung in den höheren Sehzentren) bei Wirbeltierarten generell weit verbreitet sind (eine Übersicht findet sich Shepherd, 1993; Nicholls et al., 1995; Kandel et al., 1996).

5.3.1 Die Sehbahn

Die Axone der retinalen Ganglienzellen ziehen zur Papille (vgl. Abbildung 5.3), wo sie das Auge verlassen und zusammen den optischen Nerven bilden. Wie in Abbildung 5.7 dargestellt, treffen sich die optischen Nerven der beiden Augen an der Sehnervenkreuzung, dem *Chiasma opticum*. Im Chiasma wechseln diejenigen Fasern, die von den *nasalen* (d.h. innenliegenden) Netzhautbereichen der beiden Augen kommen, jeweils zur anderen Seite des Gehirns. Die Fasern aus den *temporalen* (zur Schläfe gelegenen) Netzhauthälften verlaufen dagegen ungekreuzt weiter. Jenseits des Chiasma ziehen die neu kombinierten Faserbündel im *Tractus opticus* weiter zentralwärts. Bei Betrachtung der Abbildung wird deutlich, daß als Resultat dieses Faserverlaufs eine gekreuzte Projektion der beiden Gesichtsfeldhälften in den beiden Hemisphären des Gehirns entsteht: Die beiden rechten Netzhauthälften sind in der rechten Hemisphäre repräsentiert, Information von den beiden linken Netzhauthälften gelangt dagegen in die linke Hemisphäre. Wegen der Bildumkehr bei der optischen Abbildung im Auge hat dies zur Folge, daß jede Hemisphäre Reize aus der jeweils gegenüberliegenden Gesichtsfeldhälfte verarbeitet (Abbildung 5.7B).

Der linke und rechte optische Trakt projizieren jeweils in drei verschiedene subcorticale Schaltstationen. Der Hauptteil der Axone endet in einem Kerngebiet des Zwischenhirns, das als *Corpus geniculatum laterale* bezeichnet wird (Abbildung 5.7). Dieses Kerngebiet ist für die Weiterleitung der visuellen Signale in die Hirnrinde zuständig. Darüber hinaus ziehen Fasern des Tractus opticus in zwei weitere Regionen, die zum Mittelhirn gehören: Zum einen wird hier die *prätektale Region* aktiviert, die für die Steuerung der Pupillenreaktion wichtig ist; zum anderen innervieren die Ganglienzellaxone auch Neurone im *Colliculus superior*, einem Kerngebiet, das vor allem an der Kontrolle von Augenbewegungen beteiligt ist. Im *Corpus geniculatum laterale* sind die von der Retina kommenden Axone synaptisch mit Neuronen verschaltet, die direkt in den visuellen Cortex projizieren. Ihre Fortsätze ziehen in der Sehstrahlung (*Radiatio optica*) zum hinteren Pol der Hemisphären, wo sie in den Eingangsschichten der *primären Sehrinde* enden, die auch als *Area 17* bezeichnet wird (Abbildung 5.7).



5.7 Verlauf der Sehbahn im menschlichen Gehirn. (A) Schematische Darstellung in einer Ansicht des Gehirns von der Unterseite. Rückenmark, Kleinhirn und der größte Teil des Hirnstamms sind in dieser Darstellung entfernt. Man beachte, daß der Tractus opticus, das Corpus geniculatum und die Radiatio optica im Hirninneren liegen. Die optischen Nerven, das Chiasma und die Colliculi superiores sind dagegen an der Unterfläche des Gehirns von außen sichtbar. (B) Abbildung der verschiedenen Bereiche des Gesichtsfelds auf die primäre Sehrinde. Um die Lage der Area 17 an der Innenseite der Hirnhälften sichtbar zu machen, wurden die beiden Occipitalpole auseinandergeklappt. Nach Klinke und Silbernagl, 1994.

Der Verlauf dieser Projektion zeigt eine interessante Gesetzmäßigkeit: Benachbarte Orte der Retina werden auf benachbarte Stellen im *Corpus geniculatum laterale* und in der Sehrinde abgebildet – man spricht von einer *retinotopen Abbildung*. Topographische Projektionen dieser Art spielen in Nervensystemen generell eine große Rolle. Da die Ganglienzellen in den zentralen Netzhautbereichen wesentlich dichter gepackt sind als in der Peripherie, nimmt die Fovea eine überproportional große Projektionsfläche im Thalamus und im Cortex ein, während die Peripherie in der zentralen Sehbahn durch kleinere Bereiche repräsentiert ist. Abbildung 5.7B verdeutlicht die Art der Abbildung der verschiedenen Gesichtsfeldbereiche in der Sehrinde. Beim Menschen

liegt die primäre Sehrinde (Area 17) im wesentlichen auf der Innenseite der Hemisphären, und zwar an einer Hirnfurche, die den hinteren Pol der Hemisphäre durchzieht und als *Sulcus calcarinus* bezeichnet wird. Dabei werden die oberen Bereiche des Gesichtsfelds auf die untere Hälfte von Area 17 abgebildet. Die peripheren Bereiche des Gesichtsfelds werden vorne, die zentralen Bereiche dagegen im hinteren Teil der primären Sehrinde repräsentiert.

Das Corpus geniculatum laterale zeigt einen komplexen mehrschichtigen Aufbau (Abbildung 5.8A, auf dem Farbbogen, Seite I). Bei Mensch und Affe kann man sechs verschiedene Schichten unterscheiden, die von ventral nach dorsal durchnummeriert werden. Durch diese Aufteilung wird das bereits angesprochene parallele Verarbeitungsprinzip aufrechterhalten, da die verschiedenen Schichten Information von unterschiedlichen Augen erhalten und darüber hinaus auch die Eingänge von den Magno- und den Parvo-Ganglienzellen separat weiterverschaltet werden: Das jeweils *kontralaterale* Auge innerviert die Schichten 1, 4 und 6, das *ipsilaterale* Auge dagegen die dazwischenliegenden Schichten 2, 3 und 5 (Abbildung 5.8A). Die zwei innersten Schichten erhalten ihre Eingänge von den Magno-Ganglienzellen. Da die Zellkörper der hier gelegenen Neurone ebenfalls relativ groß sind, werden diese Schichten auch als *magnozellulär* bezeichnet. Die vier äußeren *parvozellulären* Schichten enthalten kleinere Neurone, die von den Parvo-Ganglienzellen innerviert werden. Die in diesen Schichten getrennt bearbeiteten Informationen werden erst im Cortex, wo die unterschiedlichen Afferenzen sich im selben Areal treffen, miteinander verrechnet. Die sechs Schichten, von denen jede eine Repräsentation der kontralateralen Gesichtsfeldhälfte enthält, sind in präziser Passung aufeinander gestapelt: Übereinanderliegende Punkte in benachbarten Schichten repräsentieren jeweils die gleiche Stelle im Gesichtsfeld.

Im Thalamus lassen sich mit dem bereits beschriebenen Meßverfahren natürlich ebenfalls die rezeptiven Felder der Neurone untersuchen. Überraschenderweise fand man, daß sich die Neurone des Corpus geniculatum in ihren Antworteigenschaften nur relativ wenig von den Retinazellen unterscheiden, von denen sie ihre Eingänge erhalten. Alle Zellen haben hier ebenfalls runde rezeptive Felder mit konzentrischen EIN- und AUS-Zonen. Die Neurone in magno- und parvozellulären Schichten unterscheiden sich bezüglich ihrer Antworteigenschaften in ähnlicher Weise wie die Magno- und Parvo-Ganglienzellen der Retina. Die Neurone der parvozellulären Schichten haben kleinere, farbempfindliche rezeptive Felder, die der magnozellulären Schichten sind dagegen größer und tragen wahrscheinlich vor allem zur Analyse von Bewegung im Gesichtsfeld bei. Diese beiden Verarbeitungswege laufen vom Corpus geniculatum parallel in die Sehrinde weiter, und erst dort kommt es zu wechselseitigen Beeinflussung der beiden neuronalen Systeme.

Da die unterschiedlichen Verarbeitungswege, die in der Netzhaut ihren Ursprung nehmen, weitgehend unabhängig voneinander durch das Corpus geniculatum laufen, und sich die Antworteigenschaften insgesamt wenig ändern, stellt sich die Frage, welche Funktion diesem thalamischen Kerngebiet eigentlich zukommt. Bis heute ist diese Funktion nicht völlig geklärt, es ist aber wahrscheinlich, daß in dieser Schaltstation die Signalübertragung in den Cortex sehr selektiv moduliert werden kann. Hierfür sprechen neben physiologischen Befunden bereits die anatomischen Gegebenheiten, da das Corpus geniculatum zahlreiche Eingänge von modulatorischen Systemen des Hirnstamms erhält (z. B. von der *Formatio reticularis* des Mittelhirns), und auch massive Rückprojektionen von der Hirnrinde empfängt (Abbildung 5.8A). Tatsächlich stammen nur etwa 10–20% der synaptischen Kontakte auf den Neuronen im Corpus geni-

culatum von retinalen Afferenzen. Die übrigen Eingänge kommen aus nichtretinalen Strukturen, und es wird angenommen, daß diese den Informationsfluß von der Retina zum Cortex steuern können.

5.3.2 Aufbau der primären Sehrinde

Der *primäre visuelle Cortex* (Area 17) ist das größte aller visuellen Areale. Wie für die Hirnrinde insgesamt typisch, liegen hier in einer Dicke von etwa 2 mm sechs Schichten übereinander, die unterschiedliche Ein- und Ausgänge haben und unterschiedliche Funktionen erfüllen (Abbildung 5.8B, auf dem Farbbogen, Seite I; vgl. hierzu auch Kapitel 1, in diesem Band). Im Lichtmikroskop geben diese Schichten dem Cortex ein charakteristisches Erscheinungsbild, da sie sich in Zell- und Faserdichte voneinander unterscheiden. In der primären Sehrinde ist die Schicht 4, in der die Afferenzen vom Corpus geniculatum enden, besonders ausgeprägt und in mehrere Subschichten untergliedert. Im mikroskopischen Bild zeigt daher die Area 17 eine besonders deutliche Streifung und wird aus diesem Grund auch als Streifenfeld oder *Area striata* bezeichnet. Von der Eingangsschicht 4 aus wird die Information in die darüber- und darunterliegenden Cortexschichten weitergeleitet, die wiederum zu unterschiedlichen Hirnbereichen projizieren. Die Neurone der Schichten 2 und 3 unterhalten Verbindungen zu anderen visuellen Hirnrindenaeren (Genauerer hierzu findet sich im nächsten Abschnitt), Zellen aus Schicht 5 projizieren zum Colliculus superior, und die Neurone der Schicht 6 senden Signale zurück zum Corpus geniculatum laterale und sind damit Ursprung der bereits erwähnten Rückprojektion zum Thalamus. Die Schicht 1, die an der Hirnoberfläche liegt, enthält kaum Zellkörper, sondern besteht hauptsächlich aus Axonen, die Afferenzen aus anderen Hirnarealen darstellen.

In der primären Sehrinde treten erstmals rezeptive Felder auf, die sich von denen der retinalen Ganglienzellen deutlich unterscheiden. Wie bereits erwähnt, sind die retinalen und genikulären rezeptiven Felder aufgrund ihrer Untergliederung in antagonistische Subzonen besonders geeignet, um Helligkeits- oder Farbkontraste zu detektieren. Da diese Felder rund sind und auch keine Asymmetrien der Subzonen aufweisen, spielt für diese Neurone die Orientierung der Kontrastgrenzen, die über sie hinweg verlaufen, im Regelfall keine Rolle. Im Cortex dagegen sind die meisten Neurone nicht nur kontrast-, sondern auch orientierungsempfindlich: Sie werden nur durch Reize mit einer bestimmten Orientierung aktiviert; hat der Reiz dagegen eine andere Orientierung, tritt eine geringere Aktivierung oder eine völlige Hemmung des Neurons auf (Abbildung 5.9, auf dem Farbbogen, Seite II). Diese *Orientierungsselektivität* läßt sich an zwei für die primäre Sehrinde charakteristischen Zellklassen verdeutlichen, deren rezeptive Felder in klassischen Studien in den sechziger Jahren bereits untersucht worden sind (Details finden sich z.B. in Hubel, 1988).

Zum einen finden sich hier sogenannte *einfache rezeptive Felder*, die wie die Felder der Geniculatum-Neurone aus antagonistischen EIN- und AUS-Zonen aufgebaut sind. Da hier jedoch die beiden Subzonen nicht konzentrisch, sondern länglich und parallel angeordnet sind, spielt die Orientierung des Reizes für die Antwort der Zelle (d.h. die Zahl der pro Zeiteinheit gefeuerten Aktionspotentiale) eine große Rolle (Abbildung 5.9A). Eine starke Erhöhung der Aktionspotentialfrequenz tritt nur dann auf, wenn der Reiz die Orientierung der erregenden EIN-Zone hat und sie genau bedeckt. Bei anderen Orientierungen oder einer räumlichen Verschiebung des Reizes wird der aktivie-

rende Effekt durch hemmende Einflüsse von den AUS-Zonen abgeschwächt. Die rezeptiven Felder der *komplexen Zellen* sind ebenfalls orientierungsselektiv (Abbildung 5.9B). Bei ihnen kommt es jedoch, im Gegensatz zu den Feldern der einfachen Zellen, nicht auf die genaue Position des Reizes innerhalb des rezeptiven Feldes an – sie zeigen eine Eigenschaft, die als *Ortsinvarianz* bezeichnet wird.

Die Entdeckung dieser rezeptiven Felder in der Hirnrinde führte zu zwei konzeptuell bedeutsamen Schlußfolgerungen. Zum einen zeigen diese Ergebnisse, daß corticale Neurone durch den Grad ihrer Aktivierung bestimmte *Merkmale* von gesehenen Objekten *repräsentieren* – im Fall von einfachen und komplexen Zellen eben die Orientierung von Kontrastgrenzen, die beispielsweise an den äußeren Konturen eines Gegenstandes auftreten. Dies führt uns zu den am Anfang dieses Kapitels erörterten Funktionen des Sehsystems zurück: Die Fähigkeit zur Merkmalsanalyse gründet in den Antworteigenschaften der Sehrindenneurone und in der Struktur ihrer rezeptiven Felder. Zum anderen wurde aus den eben beschriebenen Ergebnissen der Schluß gezogen, daß durch *hierarchische Verschaltung* von Neuronen im Sehsystem aus einfacheren Feldtypen zunehmend komplexere Antworteigenschaften erzeugt werden können. Abbildung 5.9 zeigt dies am Beispiel der einfachen und komplexen Zellen. Hier ist es im Prinzip denkbar, daß durch Zusammenschaltung von geeignet angeordneten Zellen des Corpus geniculatum die einfachen rezeptiven Felder der Sehrinde entstehen (Abbildung 5.9C) und aus diesen wiederum durch konvergente Verschaltung die Felder der komplexen Zellen (Abbildung 5.9D). Dieses Modell der hierarchisch-konvergenten Verschaltung wird uns im letzten Abschnitt dieses Kapitels noch einmal begegnen, da diese Idee auch für die Frage der *Integration* der visuellen Information von Bedeutung ist.

Neben der Selektivität für die Orientierung von Kontrastgrenzen weisen die Zellen der primären Sehrinde noch weitere spezifische Antworteigenschaften auf. Viele Zellen lassen sich auch mit bewegten Reizen aktivieren, und oft ist die Richtung der Bewegung für die Auslösung einer Antwort entscheidend (*Richtungsselektivität*). Eine weitere Sorte von rezeptiven Feldern ist durch eine sogenannte Längeninhibition charakterisiert. Bei diesen Zellen, die auch als *hyperkomplexe Zellen* bezeichnet werden, darf der optimale Reiz eine bestimmte Länge nicht überschreiten, und die Neurone reagieren im allgemeinen gut, wenn die Enden oder Ecken von Konturen im Bereich des rezeptiven Feldes liegen. Schließlich gibt es in der Sehrinde selbstverständlich auch farbselektive Neurone. Viele dieser Zellen weisen keine Orientierungsselektivität auf und haben, ähnlich wie die parvozellulären Neurone im Corpus geniculatum, konzentrische Felder. Allerdings kann die Farbselektivität dieser rezeptiven Felder im Cortex wesentlich komplexer sein.

Die verschiedenen Typen von Zellen mit ihren charakteristischen Antworteigenschaften sind nun keineswegs zufällig verteilt. Vielmehr sind Neurone, die ähnliche Antworteigenschaften aufweisen, in der Sehrinde in bestimmten Kompartimenten gruppiert. Wie in Abbildung 5.8B (Seite I) schematisch dargestellt, gibt es im visuellen Cortex zusätzlich zu den horizontal verlaufenden Schichten auch vertikal ausgerichtete Kompartimente. Ein Beispiel hierfür ist die Verteilung orientierungsselektiver Neurone: Zellen, die an einem bestimmten Ort der Sehrinde übereinanderliegen, werden fast immer durch ähnlich orientierte Reize optimal aktiviert. Man spricht daher von *Orientierungskolumnen* – säulenförmigen Bereichen mit homogener Vorzugsorientierung der Neurone, die sich senkrecht durch die verschiedenen Cortexschichten erstrecken. Wenn man – in einem Gedankenexperiment – tangential durch die Cortexschichten hindurchwandert, findet man dann eine langsame und systematische Verän-

derung der Vorzugsorientierung, da sich diese zwischen benachbarten Kolumnen jeweils nur relativ wenig ändert (Abbildung 5.8B).

Dieser Gliederung in Orientierungskolumnen ist ein zweites Ordnungssystem überlagert, nämlich Kolumnen mit verschiedener *okulärer Dominanz*. Das Muster der Okularitätskolumnen kommt dadurch zustande, daß die vom ipsi- und kontralateralen Auge innervierten Schichten des Corpus geniculatum jeweils alternierend in benachbarte Bereiche der primären Sehrinde projizieren (Abbildung 5.8B). In einer solchen Okularitätskolumne sind die Neurone jeweils durch die Afferenzen des linken *oder* des rechten Auges bestimmt. Obwohl damit viele Zellen der primären Sehrinde nur von einem Auge aus aktiviert werden, gibt es aber auch *binokuläre Zellen*. Diese liegen außerhalb der vierten Cortexschicht und finden sich vor allem in den Grenzbereichen zwischen links- und rechtsdominierten Kolumnen. Die von diesen Neuronen vermittelte Integration von Information, die von jeweils ähnlichen Stellen im linken und im rechten Auge kommt, ist von großer Bedeutung für das *stereoskopische Tiefsehen*. Schließlich sei erwähnt, daß sich die farbselektiven Neurone der primären Sehrinde wiederum in eigenen Kompartimenten befinden. Diese werden als *Blobs* bezeichnet und entsprechen fleckförmigen Bereichen, die vor allem in den oberen Cortexschichten stark ausgeprägt sind. Diese fleckförmigen Bereiche sind durch eine besonders hohe Aktivität des in den Mitochondrien enthaltenen Enzyms *Cytochromoxidase* ausgezeichnet, was man sich für den anatomischen Nachweis dieser Kompartimente zunutze macht.

Insgesamt zeigt sich, daß bereits in der primären Sehrinde die vom Thalamus kommenden Signale in paralleler Weise in einer Vielzahl von Kompartimenten weiter verrechnet werden. Dabei werden, bedingt durch die unterschiedlichen Antwortheigenschaften der Neurone, zahlreiche verschiedene Merkmale des Retinabildes analysiert. Inzwischen hat sich gezeigt, daß damit die vom Sehsystem geleistete Informationsverarbeitung keineswegs beendet ist, sondern daß vielmehr von der primären Sehrinde aus noch zahlreiche weitere visuelle Areale aktiviert werden. Der folgende Abschnitt gibt eine Übersicht über den weiteren Verlauf der Verarbeitung. Die Verarbeitungswegen jenseits der primären Sehrinde sind vor allem bei Rhesusaffen gut untersucht, so daß sich die nachfolgende Darstellung größtenteils auf diese Primatenart bezieht. Das menschliche Sehsystem ist jedoch dem des Affen unter vielen Gesichtspunkten ähnlich, so daß wesentliche Erkenntnisse übertragen werden können.

5.3.3 Verarbeitungsströme im visuellen Cortex

Wie in Abbildung 5.10 dargestellt, enthält der *extrastriäre* visuelle Cortex (d.h. der visuelle Cortex jenseits der primären Sehrinde) eine sehr große Zahl weiterer Areale. Beim Rhesusaffen sind insgesamt inzwischen über 30 visuelle Areale beschrieben worden (zur Übersicht s. Felleman & Van Essen, 1991; Merigan & Maunsell, 1993). Diese Areale haben gewisse Organisationsprinzipien mit der primären Sehrinde gemeinsam – sie zeigen meist ebenfalls eine kolumnäre Organisation und genügen oft auch dem erwähnten Prinzip der retinotopen Abbildung. Allerdings sind diese Areale ausnahmslos kleiner als die primäre Sehrinde, da in ihnen die von der Retina kommende Information mit geringerer räumlicher Auflösung und dementsprechend unter Einsatz von weniger Neuronen analysiert wird. Im Gegensatz zur primären Sehrinde sind diese Areale darüber hinaus eher auf die Analyse einzelner Arten von Objektmerkmalen spezialisiert, und zum Teil treten in ihnen auch noch komplexere Antwortheigenschaften auf.

Interessanterweise findet nun die in der Retina und im Thalamus vorhandene Arbeitsteilung mit einem Parvo- und einem Magno-System im extrastriären Cortex keine unmittelbare Entsprechung, da es zu Wechselwirkungen und Durchmischungen dieser beiden Verarbeitungspfade kommt. Trotzdem kann man auch hier von zwei großen, parallel verlaufenden Handlungsströmen sprechen, von denen einer in den parietalen visuellen Cortex und der andere in den temporalen visuellen Cortex zieht (Abbildung 5.10A, auf dem Farbbogen, Seite III). Aus physiologischen Studien und der Untersuchung von Funktionsausfällen nach Läsionen in diesen Bereichen ist geschlossen worden, daß der *parietale Pfad* vor allem an der Analyse *räumlicher Beziehungen* zwischen Objekten und an der Bewegungsanalyse beteiligt ist. Der *temporale Pfad* spielt demgegenüber eher für die *Identifikation von Objekten*, sowie für die Analyse von Farben und Mustern eine Rolle. In Abbildung 5.10B ist die Lage verschiedener Areale, die an diesen beiden corticalen Verarbeitungswegen beteiligt sind, in vereinfachter Weise dargestellt. Abbildung 5.10C faßt die Fortsetzung der auf subcorticaler Ebene unterscheidbaren Magno- und Parvo-Kanäle, ihre Wechselwirkung in der Sehrinde und ihren Übergang in den parietalen und temporalen Pfad zusammen.

Wie im vorigen Abschnitt beschrieben, terminieren die aus dem Corpus geniculatum kommenden Axone in der vierten Cortexschicht der primären Sehrinde (die auch als *V1* bezeichnet wird). In verschiedenen *Unterschichten* dieser Eingangsschicht bleiben die magno- und parvozellulären Afferenzen zunächst immer noch getrennt: Erstere terminieren vor allem in einer Unterschicht, die als *4C α* bezeichnet wird, letztere enden zum größten Teil in der darunterliegenden Unterschicht *4C β* (Abbildung 5.10C, Seite III). Der weitere Verlauf des *Magno-Pfades* führt dann weiter in die Unterschicht *4B*. Von dort ziehen efferente Axone in das zweite visuelle Areal (*V2*), das die primäre Sehrinde gürtelförmig umgibt. Hier terminieren sie besonders in den sogenannten *dicken Streifen*, d.h. breiten Zonen im Areal *V2*, die sich durch eine hohe Cytochromoxidase-Aktivität auszeichnen und daher im Lichtmikroskop sichtbar gemacht werden können. Diese Zonen projizieren dann wiederum in das Areal *V5*, von wo aus die Information in verschiedene Areale des parietalen Cortex weiterverteilt wird (Abbildung 5.10C). Der *Parvo-Pfad* verläuft in *V1* und *V2* durch andere Kompartimente als der Magno-Verarbeitungsweg. Die Zellen der Unterschicht *4C β* senden Axone in die oberhalb gelegenen Schichten 2 und 3, wo sich der Parvo-Pfad in zwei Routen spaltet. Zum einen werden hier *farbselektive* Zellen in den bereits erwähnten Blobs aktiviert, aber auch Neurone in den dazwischenliegenden Bereichen (die „Interblobs“), die vor allem Information über die *Form* von Objekten verarbeiten. Diese beiden Anteile – das Farb- und das Formsyste – sind über verschiedene Zonen innerhalb des Areals *V2* (die „dünnen“ cytochromoxidasehaltigen Streifen und die cytochromoxidasefreien „blassen“ Streifen) dann mit dem Areal *V4* und schließlich mit verschiedenen Arealen des temporalen Cortex verbunden (Abbildung 5.10C).

Über diese komplizierte Abfolge von Verarbeitungsstufen wird die von den Ganglienzellen der Retina extrahierte Information in die corticalen Verarbeitungszentren verteilt. Tatsächlich ist das Bild, das wir heute von den corticalen Verarbeitungswegen haben, noch wesentlich komplexer als eben beschrieben. Zum einen verlaufen die anatomischen Projektionsbahnen in den genannten Verarbeitungswegen keineswegs nur in einer Richtung. Vielmehr sind fast alle Verbindungen zwischen den visuellen Cortexarealen *reziprok* angelegt. Darüber hinaus gibt es Durchmischungen und Wechselwirkungen der parallelen Verarbeitungspfade. Diese sind teilweise auch aus Abbildung 5.10c ersichtlich. Beispielsweise sind in der primären Sehrinde die Blobs auch mit den Schichten *4B* und *4C α* verbunden, also mit Kompartimenten, die eigentlich

nicht zum Parvo-Pfad, sondern zum Magno-System gehören. Darüber hinaus gibt es innerhalb des Areal V2 starke Querverbindungen zwischen den verschiedenen erwähnten Streifen-Systemen. Schließlich folgen auch die Rückprojektionen keineswegs immer der Aufteilung in die verschiedenen Verarbeitungspfade. So projiziert etwa das Areal V4 in alle drei Streifensysteme des Areal V2, insbesondere auch in die dem Magno-Pfad zugeordneten „dicken Streifen“. Diese anatomischen Ergebnisse zeigen, daß es keine *strikte* Trennung der verschiedenen Verarbeitungswege auf corticaler Ebene gibt. Die Interaktion und Durchmischung der Verarbeitungskanäle führt dazu, daß sowohl der temporale als auch der parietale Pfad aus dem Parvo-System *und* dem Magno-System gespeist werden. Allerdings scheinen die funktionellen Beiträge asymmetrisch zu sein: Der temporale Cortex ist stärker vom Parvo-System kontrolliert, das für hochauflösendes Farb- und Formsehen zuständig ist und dementsprechend wichtige Beiträge zur Objektidentifikation leisten kann; der parietale Cortex wird dagegen stärker vom Magno-System beeinflusst, das vor allem zum Sehen von Bewegung und räumlicher Tiefe beiträgt und daher für die Analyse räumlicher Beziehungen zwischen Objekten große Bedeutung besitzt.

Insgesamt gilt jedoch – trotz der starken Verflechtung der Verarbeitungswege – als gesichert, daß es im extrastriären visuellen Cortex eine funktionelle Arbeitsteilung gibt, die vor allem auf das unterschiedliche Antwortverhalten der Neurone in den verschiedenen Arealen zurückzuführen ist. Gut untersuchte Beispiele für diese funktionelle Spezialisierung stellen die Areale V4, V5, MST und die inferotemporalen Areale dar (vgl. Abbildung 5.10B, C, Seite III). Die Zellen des Areal V4 zeigen eine ausgeprägte Farbempfindlichkeit, können aber die Bewegungsrichtung von Reizen nicht unterscheiden. Für die Areale V5 und MST gilt das Umgekehrte: Hier spielt die Objektbewegung für das Antwortverhalten der Neurone eine entscheidende Rolle, die Farbe der Reize wird dagegen „ignoriert“. Die Neurone der inferotemporalen Areale schließlich haben typischerweise sehr große rezeptive Felder und können selektiv auf kompliziertere Konstellationen von Objektformen und -farben ansprechen. Die Verteilung der neuronalen Antwortigenschaften läßt den Schluß zu, daß die verschiedenen extrastriären Areale auf die Analyse unterschiedlicher Merkmalsklassen spezialisiert sind. Diese Annahme, die sich überwiegend auf Daten stützt, die am Sehsystem von Affen erhoben wurden, konnte inzwischen auch für den visuellen Cortex des Menschen bestätigt werden. Mit verschiedenen bildgebenden Verfahren ist es heute möglich, die Aktivierung von Hirnarealen beim Menschen zu untersuchen, ohne daß Mikroelektroden in das Gehirn eingeführt werden müssen (vgl. Kapitel 1, in diesem Band). Auf diese Weise konnten unter anderem, wie in Abbildung 5.11 (Seite V) schematisch gezeigt, die Areale V4 und V5 des menschlichen Sehsystems in ihrer Lage bestimmt und hinsichtlich verschiedener funktioneller Eigenschaften charakterisiert werden.

5.4 Neuronale Synchronisation und die Grundlagen der Gestaltwahrnehmung

Die im vorigen Abschnitt erörterten Befunde machen deutlich, daß jedes Objekt, das im Gesichtsfeld erscheint, zu einer Aktivierung von zahlreichen corticalen Arealen führt. Daraus ergibt sich, daß Objekte wahrscheinlich nicht durch das Feuern einzelner oder sehr weniger Neurone in der Hirnrinde repräsentiert werden, sondern durch

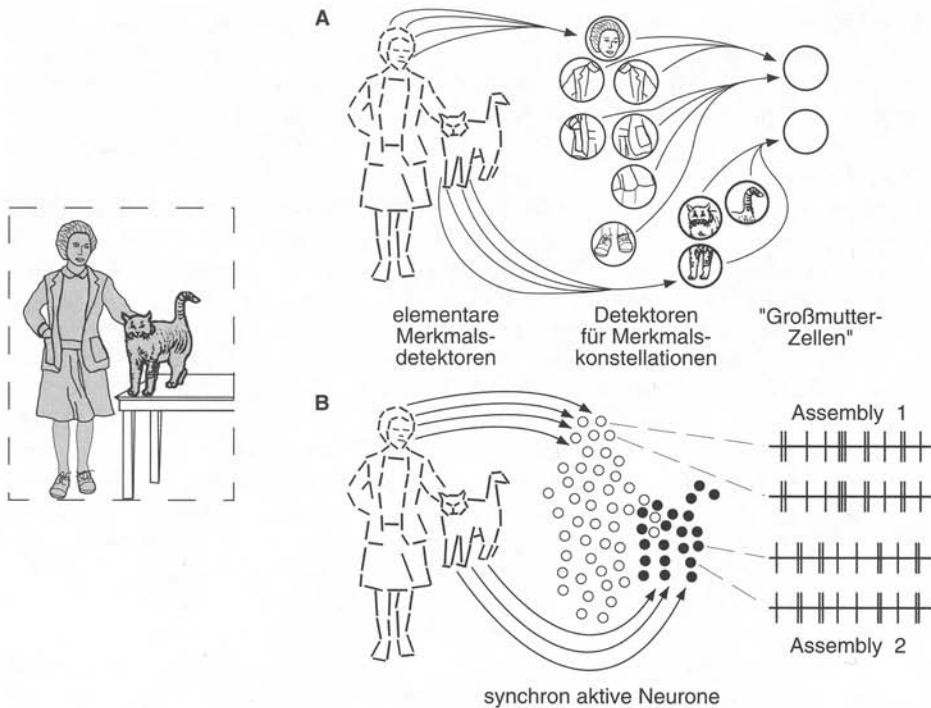
ausgedehnte und über weite Bereiche verteilte Neuronenverbände – sogenannte *Assemblies*. Damit stellt sich jedoch die Frage, auf welche Weise große und hochgradig verteilte Neuronenpopulationen für die Bildung von *Assemblies* – und damit für die Bildung kohärenter Objektrepräsentationen – koordiniert werden können (weitere Details zu den im folgenden dargestellten Ergebnissen finden sich in Engel et al., 1993; Singer & Gray, 1995).

Dies führt uns – auf der physiologischen Ebene – zum einleitend diskutierten *Bindungsproblem* zurück. Die Integration der einzelnen Wahrnehmungsinhalte wird durch die parallele Architektur des Sehsystems offensichtlich beträchtlich erschwert. Wie Abbildung 5.10C, Seite III, zeigt, gibt es kein Areal im visuellen System, in dem alle Verarbeitungskanäle zusammenlaufen. Daher kann die Integration der verteilt verarbeiteten Information nicht durch zunehmende Konvergenz auf den obersten Stufen der Verarbeitungshierarchie erreicht werden – eine Vorstellung, die in den sechziger und siebziger Jahren in der Sinnesphysiologie eine große Rolle spielte (Abbildung 5.12A). Darüber hinaus wird die Lösung des Bindungsproblems dadurch erschwert, daß unter natürlichen Bedingungen ein Objekt niemals isoliert wahrgenommen wird, sondern stets in einen Hintergrund aus anderen Objekten eingebettet erscheint. Diese Objekte aktivieren ebenfalls in den verschiedenen visuellen Arealen merkmalsensitive Neurone. Die Analyse komplexer visueller Szenen erfordert daher in der Regel die Bildung *mehrerer* *Assemblies* in der Sehrinde, die jeweils eines dieser Objekte repräsentieren. Dies ist aber nur möglich, wenn ein Mechanismus zur Verfügung steht, der in der Vielzahl aktivierter Neurone selektiv diejenigen markiert, die auf ein und dasselbe Objekt antworten. Im folgenden soll ein Mechanismus diskutiert werden, der dem Sehsystem wahrscheinlich die Lösung dieses Problems erlaubt. Damit führt uns unser Rundgang durch die Architektur des Sehsystems zur zweiten der einleitend erwähnten Grundfunktionen zurück, nämlich zur neuronalen Codierung von *Relationen* zwischen Objektmerkmalen und zur *Segmentierung* von visuellen Szenen.

5.4.1 Vorschläge zur Lösung des Bindungsproblems

In theoretischen Arbeiten wurde vorgeschlagen, daß das Bindungsproblem durch einen *zeitlichen* Integrationsmechanismus gelöst werden könnte. Diesem Vorschlag zufolge könnten im Cortex verteilte Neurone durch eine *Synchronisation* ihrer Entladungen zu *Assemblies* zusammengeschlossen werden (Abbildung 5.12B). Diese zeitlichen Korrelationen sollten dabei mit einer Präzision von wenigen Millisekunden auftreten. Nach diesem „*Zeitcodierungsmodell*“ wird die perzeptive Einheit gesehener Objekte durch das synchrone Feuern der entsprechenden merkmalsensitiven Zellen repräsentiert: Die zeitlichen Korrelationen, die innerhalb der Sehrinde auftreten, bilden die Zusammengehörigkeit der Merkmale eines Objektes ab. Dementsprechend sollte die Aktivität von Neuronen, die auf verschiedene Objekte antworten, *keine* solchen zeitlichen Korrelationen zeigen.

Der entscheidende Vorteil einer solchen zeitlichen Codierung liegt darin, daß sich die Desynchronisation verschiedener *Assemblies* dazu nützen läßt, um eine Segmentierung und Figur-Grund-Trennung zu erreichen. Wie in Abbildung 5.12B schematisch gezeigt, bleiben mehrere – durch verschiedene Objekte aktivierte – *Assemblies* tatsächlich unterscheidbar, da durch die zeitlichen Beziehungen eindeutig festgelegt werden kann, welche Teilmenge der aktiven Neurone jeweils zum selben *Assembly* gehört. Das Gesamtmuster der aktiven Zellen im visuellen System kann auf diese Weise



5.12 Modelle zur Lösung des Bindungsproblems. (A) Integration durch anatomische Konvergenz. Dieses Modell nimmt an, daß auf niedrigen Verarbeitungsebenen zunächst elementare Objektmerkmale wie etwa die Orientierung von Konturen detektiert werden. Durch progressive Konvergenz der Verschaltung gibt es auf höheren Ebenen der Verarbeitung dann Zellen mit zunehmend spezifischeren Antworteigenschaften. An der Spitze der Hierarchie stehen Neurone (die sogenannten „Großmutterzellen“), die als spezifische Detektoren für ganze Objekte – in diesem Fall für die Frau und ihre Katze – dienen. (B) Bindung von Objektmerkmalen durch neuronale Synchronisation. Das Zeitcodierungsmodell nimmt an, daß Objekte im visuellen Cortex durch Assemblies von synchron feuernenden Neuronen repräsentiert werden. Im hier gezeigten Fall würden die Frau und ihre Katze durch jeweils ein solches Assembly neuronal dargestellt (durch offene und gefüllte Symbole angedeutet). Diese Assemblies bestehen aus Neuronen, die elementare Objektmerkmale detektieren. Die Zusammengehörigkeit der Merkmale wird dabei durch die zeitliche Korrelation zwischen den Neuronen eines Assemblys abgebildet (rechts). Diejenigen Neuronen, die zum selben Zellverband gehören, feuern nach der Zeitcodierungshypothese jeweils synchron. Zwischen den beiden Assemblies besteht jedoch keine feste zeitliche Beziehung.

eine für andere Hirnregionen bedeutsame innere Struktur erhalten, die zur Selektion von Antworten für die weitere Verarbeitung dienen kann.

Dieses Zeitcodierungsmodell scheint älteren Vorschlägen zur Lösung des Integrationsproblems überlegen zu sein. Einer klassischen Annahme zufolge sollten komplexe Objekte durch die Aktivität einzelner oder sehr weniger Neurone im Sehsystem repräsentiert werden (Abb. 5.12A). Solche Neurone, die außerordentlich komplizierte Antworteigenschaften besitzen müßten, um als spezifische Objektdetektoren zu dienen, könnten im Prinzip durch konvergente Verschaltung in den höheren Verarbeitungsebenen entstehen. Dies ist jedoch nach unserem heutigen Wissen über den Aufbau des Sehsystems unwahrscheinlich. Darüber hinaus hätte diese Art der Objektrepräsentation eine Reihe entscheidender Nachteile. Ein Problem besteht darin, daß es hier zu

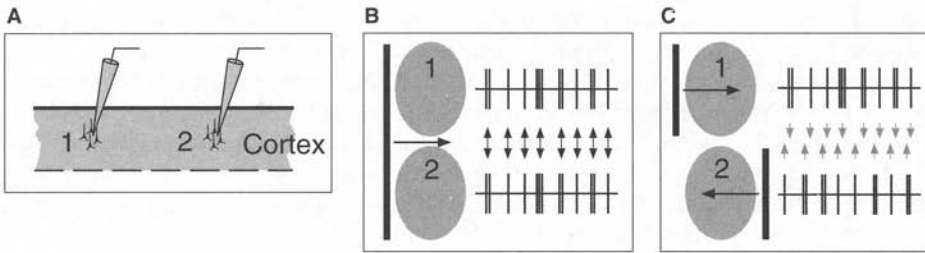
einer „kombinatorischen Explosion“ bezüglich der Zahl der erforderlichen repräsentationalen Elemente kommt. Für jedes nur denkbare Objekt, das möglicherweise wahrgenommen werden könnte, würden nach dieser Hypothese neue Zellen in der Sehrinde benötigt. Damit wüchse jedoch die Zahl der Neurone, die für eine angemessene Repräsentation einer hochkomplexen Umwelt erforderlich wären, ins Astronomische. Das Zeitcodierungsmodell vermeidet diese kombinatorische Explosion, da hier im Prinzip dieselben Cortexneuronen durch bloße Änderung der Zeitbeziehungen zu neuen repräsentationalen Mustern kombiniert werden können.

5.4.2 Zeitliche Codierung im Sehsystem

In zahlreichen Arbeiten wurde inzwischen nachgewiesen, daß Neurone in corticalen und subcorticalen Zentren des Sehsystems tatsächlich ihre Aktionspotentiale mit einer Präzision im Millisekundenbereich synchronisieren können (zur Übersicht s. Engel et al., 1993; Singer & Gray, 1995). Im folgenden sollen in aller Kürze Ergebnisse zusammengefaßt werden, die darauf hinweisen, daß diese zeitlichen Korrelationen tatsächlich eine Rolle für die perzeptive Integration spielen und damit für die Segmentierungsleistungen des Sehsystems von großer Bedeutung sind. Diese Ergebnisse wurden vor allem am Sehsystem von Katzen und Affen erzielt, können aber sehr wahrscheinlich auf das menschliche Gehirn übertragen werden, da sich hier durch Ableitung von Hirnströmen mit Hilfe des EEGs ähnliche Synchronisationsphänomene nachweisen lassen.

Nach der Zeitcodierungshypothese muß eine Bindung neuronaler Antworten innerhalb retinotop geordneter visueller Areale stattfinden, um die Zusammengehörigkeit von Objektteilen darzustellen, die sich an verschiedenen Stellen im Gesichtsfeld befinden. Darüber hinaus muß die neuronale Synchronisation über sehr große Entfernungen möglich sein, um eine Bindung zwischen visuellen Arealen herbeizuführen, die unterschiedliche Objektmerkmale analysieren. Dies ist erforderlich, um Objekte hinsichtlich ihrer verschiedenen Merkmale vollständig zu repräsentieren. Beide Voraussagen konnten inzwischen experimentell bestätigt werden. Im Sehsystem von Katzen und Affen wurde von verschiedenen Arbeitsgruppen gezeigt, daß räumlich verteilte Neurone innerhalb einzelner corticaler Areale bei visueller Reizung ihre Entladungen synchronisieren können. Darüber hinaus konnte nachgewiesen werden, daß zeitliche Korrelationen auch über die Grenzen einzelner visueller Areale hinweg auftreten und etwa zwischen der primären Sehrinde und dem Areal V2 zu finden sind. Interessanterweise tritt eine Synchronisation auch zwischen Arealen in verschiedenen Hemisphären auf. Nach dem oben erörterten Verlauf der Sehbahn ist diese Art der Synchronisation erforderlich, um Objekte zu repräsentieren, deren retinales Bild sich über die Mittellinie des Gesichtsfeldes erstreckt. In all den genannten Fällen wird die Synchronisation wahrscheinlich durch Verbindungen auf corticaler Ebene und nicht durch sich verzweigende Afferenzen aus dem Thalamus vermittelt.

In einer Reihe von Experimenten, die für eine Bestätigung des Zeitcodierungsmodells besondere Aussagekraft besitzen, konnte gezeigt werden, daß diese zeitlichen Korrelationen nicht in immer gleicher Weise auftreten, sondern durch die Konfiguration der gezeigten visuellen Reize modulierbar sind. Diese Experimente belegen, daß hierbei tatsächlich diejenigen Gestaltkriterien eine Rolle spielen, die auf psychologischer Ebene zur Figur-Grund-Trennung und Objektunterscheidung eingesetzt werden. Abbildung 5.13 gibt ein Beispiel für diese Reizabhängigkeit der neuronalen Synchroni-



5.13 Die Synchronisation von Neuronen in der Sehrinde hängt von der Konfiguration der visuellen Reize ab. Das Schema zeigt ein typisches Experiment, in dem mit zwei Mikroelektroden aus dem visuellen Cortex eines Versuchstieres abgeleitet wird (A). Die Neuronen können dann mit verschiedenen einfachen Reizkonfigurationen aktiviert werden. (B) Bietet man ein einziges kohärentes Objekt an (in diesem Fall ein durchgehender vertikaler Lichtbalken, der über die rezeptiven Felder bewegt wird), so feuern die Zellen an den beiden Elektroden synchron (Pfeile). (C) Stimuliert man die gleichen Neurone dagegen mit zwei verschiedenen Objekten (z. B. zwei kleineren balkenförmigen Lichtreizen, die sich in verschiedene Richtungen bewegen), so feuern die Zellen nicht mehr synchron. Man beachte die Versetzung der Pfeilspitzen gegeneinander.

nisation. Wie in der Abbildung gezeigt, feuern die Neurone im visuellen Cortex nur dann stark korreliert, wenn sie tatsächlich auf dasselbe Objekt antworten. Werden die Zellen dagegen durch verschiedene Reize aktiviert, so wird die zeitliche Kopplung schwächer oder verschwindet sogar vollständig. Diese Ergebnisse legen die Schlußfolgerung nahe, daß die Synchronisation tatsächlich einen dynamischen Bindungsmechanismus darstellt, der die Bildung von Assemblies in flexibler Weise ermöglicht.

Von besonderem Interesse ist natürlich die Frage, ob die beobachteten Synchronisationsphänomene auch funktionell relevant sind. Die erwähnten Experimente zeigen ja lediglich, daß im Sehsystem der untersuchten Tierarten die Voraussetzungen für die Etablierung zeitlicher Bindungen gegeben sind. Sie liefern aber noch keinen Beleg dafür, daß den zeitliche Korrelationen eine kausale Relevanz zukommt und daß sie vom Gehirn tatsächlich in der Weise genutzt werden, wie es das Zeitcodierungsmodell vorhersagt. Inzwischen gibt es jedoch zumindest bei der Katze Hinweise darauf, daß die Synchronisation in der Sehrinde mit den Wahrnehmungsleistungen des Tieres korreliert und zeitliche Beziehungen zwischen neuronalen Antworten für die corticale Verarbeitung sehr wohl wesentlich sind. Hierfür sprechen Ergebnisse aus Untersuchungen, die an Katzen mit einer Fehlstellung der Augen – einem konvergenten Schielen – durchgeführt worden sind (Abbildung 5.14, Seite IV).

Menschen und Tiere mit dieser Störung bevorzugen häufig eines der beiden Augen für die aktive Fixation. Die Wahrnehmung durch das nichtfixierende Auge wird dagegen mehr oder weniger dauerhaft unterdrückt, was zu einer als *Schielamblyopie* bezeichneten Störung führt. Zu den Symptomen dieser Schielamblyopie gehören unter anderem eine herabgesetzte Sehschärfe des betroffenen Auges, räumliche Verzerrungen des subjektiven Wahrnehmungsbildes sowie charakteristische Störungen der Mustererkennung, die besonders bei der Betrachtung feiner Details auftreten. Zumindest einige dieser Defizite lassen sich im Sinne einer gestörten perzeptuellen Integrationsfähigkeit interpretieren und deuten auf eine Beeinträchtigung neuronaler Bindungsmechanismen hin. Die physiologische Untersuchung ergab Hinweise darauf, daß diese Defizite tatsächlich auf eine Störung der intracorticalen Interaktionen zurückgehen. Wie in Abbildung 5.14 (Seite IV) dargestellt, fand man bei Tieren mit Schielamblyopie hinsichtlich der Synchronisation deutliche Unterschiede zwischen Zellen, die

vom normalen Auge innerviert werden, und Neuronen, die ihre Afferenzen vom amblyopen Auge erhalten. Zwischen letzteren finden sich nur sehr selten zeitliche Korrelationen. Die Antworten von Neuronen, die vom nichtamblyopen Auge aktiviert wurden, zeigen dagegen eine normale Synchronisation. Daraus läßt sich schließen, daß das bei Schielern auftretende Wahrnehmungsdefizit in der Tat mit einer selektiven Störung der intracorticalen Interaktionen einhergeht. Dies wiederum belegt aber auf indirekte Weise, daß eine Synchronisation corticaler Neurone für den Aufbau normaler Objektrepräsentationen notwendig und damit sehr wahrscheinlich für die perzeptive Integration funktionell relevant ist.

5.5 Ausblick: Auf dem Weg zu einer Theorie der Wahrnehmung

Die in diesem Kapitel vorgestellten anatomischen und physiologischen Erkenntnisse lassen erwarten, daß die einleitend diskutierten Grundfunktionen des visuellen Systems – Merkmalsanalyse und Segmentierung – in absehbarer Zeit relativ befriedigend erklärt werden können. Die vom Sehsystem durchgeführte Analyse von Objektmerkmalen beruht darauf, daß Neuronen in verschiedenen corticalen Arealen in spezifischer Weise ihren Aktivitätszustand verändern und dadurch das jeweilige Merkmal neuronal repräsentieren. Hierbei spielt die *durchschnittliche Frequenz* der Aktionspotentiale, die bei Reizung von einem Neuron gefeuert werden, eine entscheidende Rolle: Je mehr das detektierte Objektmerkmal den Präferenzen des Neurons entspricht, desto höher ist die Zahl der Entladungen pro Zeiteinheit. Die Bindung der Merkmale zu perzeptiven Gestalten wird demgegenüber wahrscheinlich durch eine andere Eigenschaft neuronaler Aktivitätsmuster zum Ausdruck gebracht: Wie dargestellt, deuten eine Reihe von Ergebnissen darauf hin, daß hierfür die *zeitlichen Beziehungen* zwischen den Entladungen der beteiligten Neurone ausschlaggebend sind und daß die Synchronisation corticaler Neurone das physiologische Korrelat für den Prozeß der Gestaltbildung darstellt.

Am Ende dieses Kapitels scheint der Hinweis angebracht, daß auch die Klärung der neuronalen Grundlagen von Merkmalsanalyse und Merkmalsbindung selbstverständlich noch keineswegs ausreicht, um eine vollständige Theorie der visuellen Wahrnehmung zu liefern. In einer solchen umfassenden Theorie müssen zahlreiche weitere Leistungen und Prozesse Berücksichtigung finden, die hier nicht besprochen werden konnten. Hier wäre die *sensomotorische Integration* zu nennen, also das Zusammenwirken sensorischer und motorischer Systeme bei der Verhaltenssteuerung. Dieser Problemkomplex umfaßt beispielsweise die Rolle der Augenbewegungen und die Frage, wie Sinneseindrücke über sukzessive Fixationsepisoden hinweg – trotz ständiger Veränderung des Retinabildes – gebunden werden können. Hierzu gehört aber auch der generelle Handlungsbezug der Wahrnehmung und das Problem, wie sensorische Information zur Steuerung von komplexen Handlungssequenzen eingesetzt wird (vgl. dazu Müsseler, Aschersleben & Prinz, Kapitel 9, in diesem Band).

In engem Zusammenhang mit der Leistung sensorischer Systeme stehen darüberhinaus natürlich *Gedächtnisprozesse*. Ohne die Leistungen von Kurzzeit- und Langzeitgedächtnis wäre Wahrnehmung im vollen Sinne des Wortes schlicht undenkbar, da die Möglichkeit fehlen würde, Sinneseindrücke über längere Zeit zu speichern oder zu erinnern. Sensorische Information könnte bestenfalls unmittelbar zur Erzeugung von

Reflexen genutzt werden, es wäre aber unmöglich, diese über Ereignissequenzen hinweg zu integrieren, und darüber hinaus wäre jede Erkennung von Objekten und Ereignissen ausgeschlossen, da keine Schemata oder Objektprototypen zur Verfügung stehen würden (vgl. Goschke, Kapitel 10, sowie Menzel & Roth, Kapitel 7, in diesem Band). Schließlich spielt der Prozeß der *Aufmerksamkeit* eine außerordentliche Rolle für die visuelle Wahrnehmung (vgl. Eimer, Kapitel 8, in diesem Band). Nach der Lektüre des vorliegenden Kapitels könnte man den Eindruck gewinnen, daß das Sehsystem die gesamte ihm angebotene Information aufnimmt und ohne die Möglichkeit einer selektiven Steuerung oder Auswahl weiterleitet. Diese Schlußfolgerung wäre völlig unzutreffend – Wahrnehmung ist ein aktiver und konstruktiver Prozeß, in dem Information stark selektiert und den Erfordernissen der Verhaltenssituation entsprechend aufgenommen wird. Aufmerksamkeitsprozesse, die für diese Selektion wichtig sind, haben daher auch für die Merkmalsbindung und die Figur-Grund-Trennung große Bedeutung. Insgesamt machen diese Erörterungen deutlich, daß *Sehen* keinesfalls eine Leistung ist, die vom visuellen System allein erbracht wird. Vielmehr sind hier Interaktionen und ständiger Signalaustausch mit anderen neuronalen Systemen erforderlich.

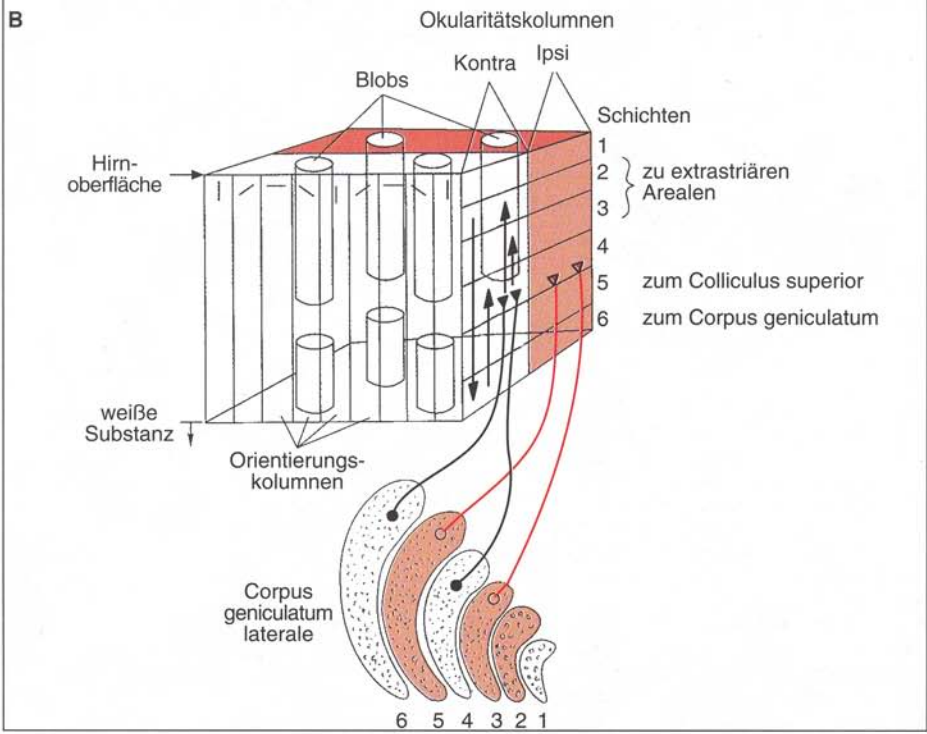
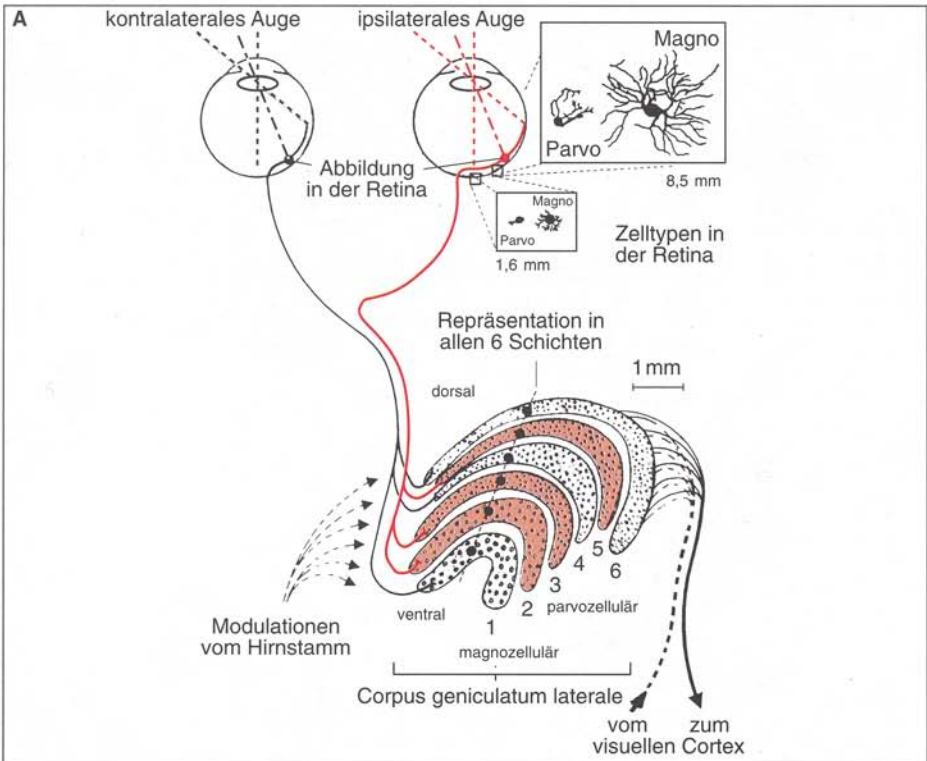
Abschließend sei angemerkt, daß eine Theorie der Wahrnehmung letztlich auch die Frage des *subjektiven Erlebens* einbeziehen muß (vgl. Flohr, Kapitel 13, in diesem Band). Zunächst führt die Erforschung der Sinnessysteme und ihrer Leistungen zu einer Beschreibung der neuronalen *Korrelate* von subjektiv-psychologischen Vorgängen, wie etwa der Gestaltbildung oder der Figur-Grund-Unterscheidung. Unklar ist jedoch, wie auch der Erlebnisaspekt unserer Wahrnehmung in eine solche Theorie abgebildet werden kann. Zu fragen bleibt, auf welche Weise eine neurobiologische Wahrnehmungstheorie der Tatsache Rechnung tragen kann, daß uns Wahrnehmungseindrücke *bewußt* werden und daß (zumindest beim Menschen) dieser subjektive Charakter gerade eines der kennzeichnenden Merkmale von Wahrnehmungsvorgängen darstellt (vgl. dazu Teil V in diesem Band).

Danksagung. Der Autor dankt Herrn Prof. Dr. Wolf Singer und Herrn PD Dr. Leo Peichl für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

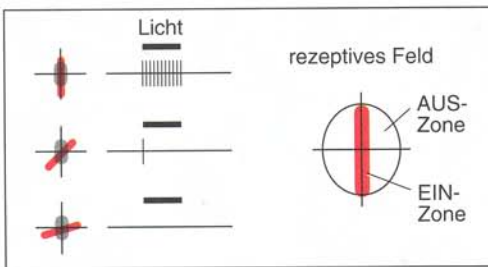
- Engel, A. K.; König, P.; Singer, W. *Bildung repräsentationaler Zustände im Gehirn*. In: *Spektrum der Wissenschaft* September 1993, S. 42–47.
- Felleman, D. J.; Van Essen, D. C. *Distributed Hierarchical Processing in the Primate Cerebral Cortex*. In: *Cerebral Cortex* 1 (1991) S. 1–47.
- Hubel, D. H. *Auge und Gehirn. Neurobiologie des Sehens*. Heidelberg, Berlin, Oxford (Spektrum Akademischer Verlag) 1989.
- Kandel, E. R.; Schwartz, J. H.; Jessell, T. M. *Neurowissenschaften. Eine Einführung*. Heidelberg, Berlin, Oxford (Spektrum Akademischer Verlag) 1996.
- Merigan, W. H.; Maunsell, J. H. R. *How Parallel Are the Primate Visual Pathways?* In: *Annual Review of Neuroscience* 16 (1993) S. 369–402.
- Nicholls, J. G.; Martin, A. R.; Wallace, B. G. *Vom Neuron zum Gehirn. Zum Verständnis der zellulären und molekularen Funktion des Nervensystems*. Stuttgart (G. Fischer) 1995.
- Peichl, L. *Prinzipien der Bildverarbeitung in der Retina der Säugetiere*. In: *Biologie in unserer Zeit* 22/1 (1992) S. 45–53.

- Rock, I.; Palmer, S. *Das Vermächtnis der Gestaltpsychologie*. In: *Spektrum der Wissenschaft* Februar 1991, S. 68–75.
- Shepherd, G. M. *Neurobiologie*. Berlin (Springer) 1993.
- Singer, W.; Gray, C. M. *Visual Feature Integration and the Temporal Correlation Hypothesis*. In: *Annual Review of Neuroscience* 18 (1995) S. 555–586.
- Wässle, H.; Boycott, B. B. *Functional Architecture of the Mammalian Retina*. In: *Physiological Reviews* 71 (1991) S. 447–480.
- Zeki, S. *A Vision of the Brain*. Oxford (Blackwell Scientific Publ.) 1993.

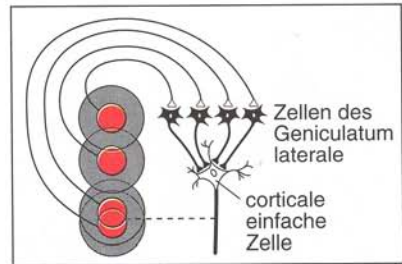


5.8 (Seite I) Feinbau des Corpus geniculatum laterale und der primären Sehrinde. (A) Schichtung und Verbindungen des Corpus geniculatum. Im oberen Bildteil sind die beiden Ganglienzell-systeme schematisch dargestellt, die zum Corpus geniculatum projizieren. Man beachte die unterschiedliche Größe der Dendritenbäume von Magno- und Parvo-Zellen für verschiedene Netzhautbereiche. Die Schichten des Corpus geniculatum werden abwechselnd von den beiden Augen versorgt. Neben den Faserbahnen, die vom Corpus geniculatum zum Cortex ziehen, gibt es auch *afferente* Verbindungen, die von Hirnstamm und Cortex ausgehen (gestrichelt). (B) Projektion des Corpus geniculatum in die primäre Sehrinde. Beim dargestellten Cortexausschnitt liegt die Hirnoberfläche oben, das Innere der Hemisphäre (die *weiße Substanz*) dagegen unten. Die corticalen Schichten sind am rechten Bildrand durchnummeriert. Die afferenten Fasern aus dem Thalamus enden vor allem in Schicht 4. Pfeile deuten die intensiven Verbindungen zwischen übereinanderliegenden Bereichen an. Zusätzlich zur durch die Cortexschichten gegebenen Gliederung gibt es vertikale Kompartimente: Der Cortex ist in Orientierungskolumnen sowie Kolumnen unterschiedlicher okulärer Dominanz (bevorzugte Innervation vom ipsi- oder vom kontralateralen Auge) gegliedert. Dargestellt sind zwei okuläre Dominanzzonen und ein Satz von Orientierungskolumnen. Dieses Muster wiederholt sich für die benachbarten Bereiche innerhalb der primären Sehrinde. Darüber hinaus gibt es in diesem Areal Bereiche, in denen besonders viele farbempfindliche Neurone liegen – die sogenannten *Blobs*, hier durch Zylinder schematisch angedeutet. Die Blobs sind vor allem in den Schichten 2 und 3 stark ausgeprägt, fehlen aber in Schicht 4. Nach Klinker und Silbernagl, 1994 (A) und Kandel et al., 1996 (B).

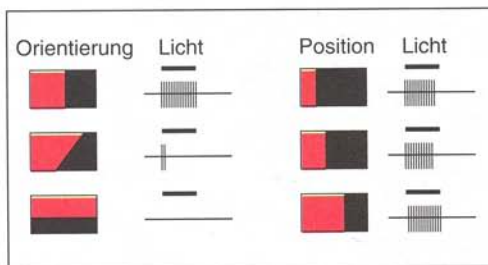
A



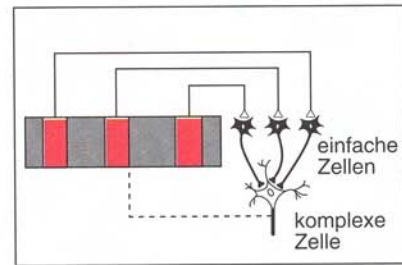
C



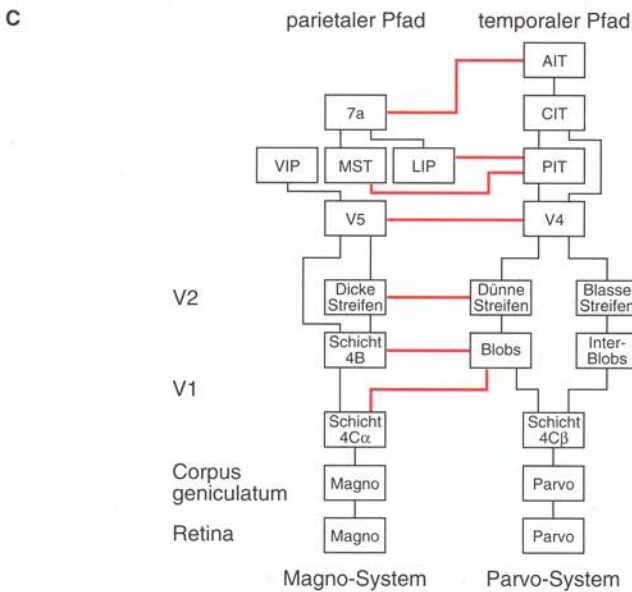
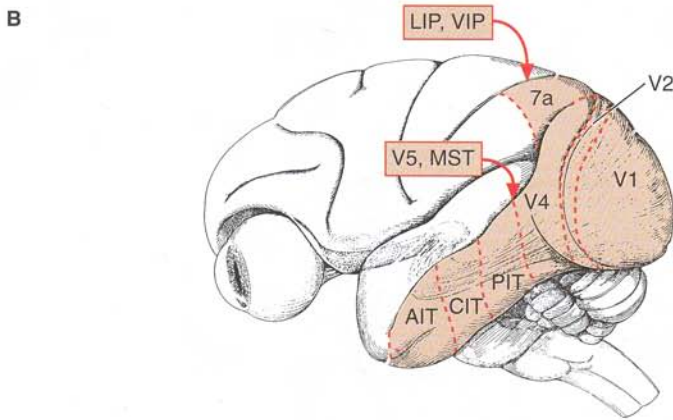
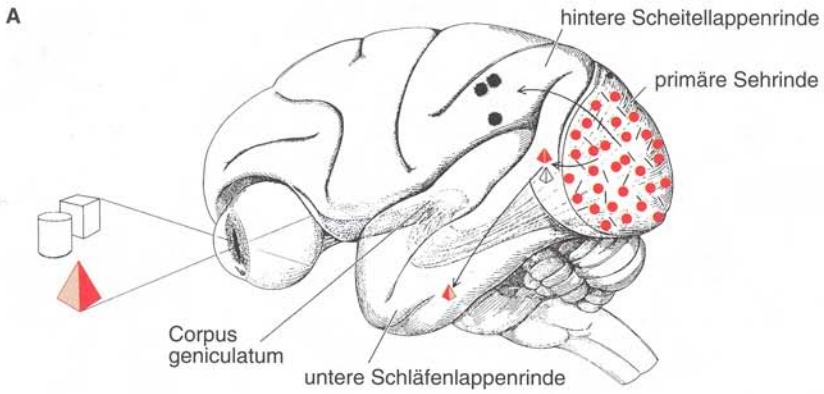
B



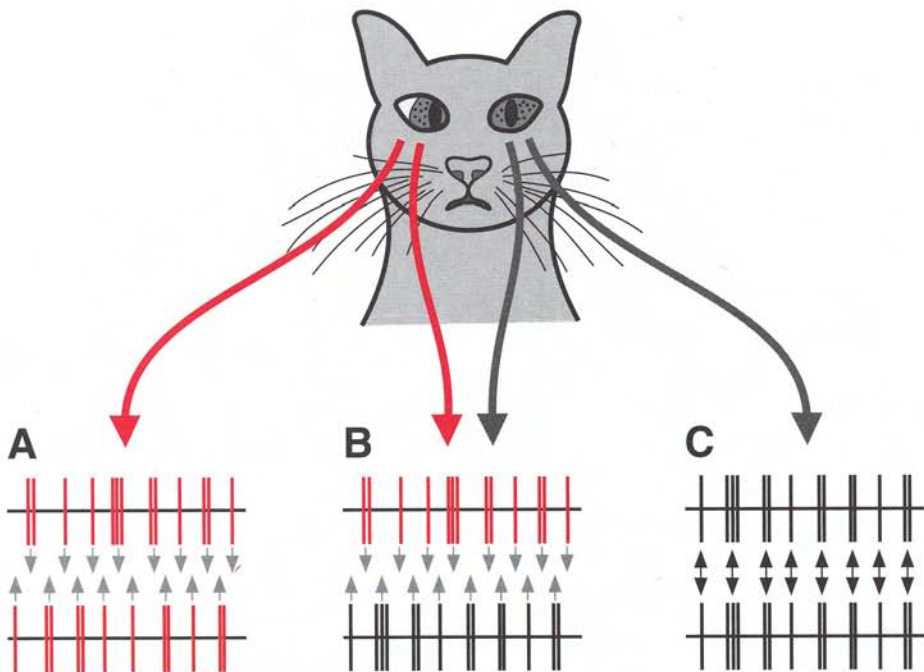
D



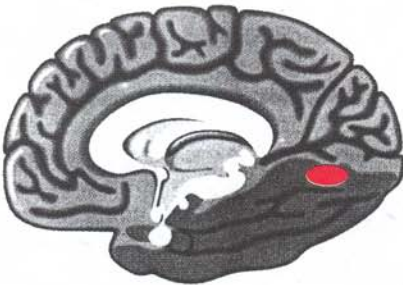
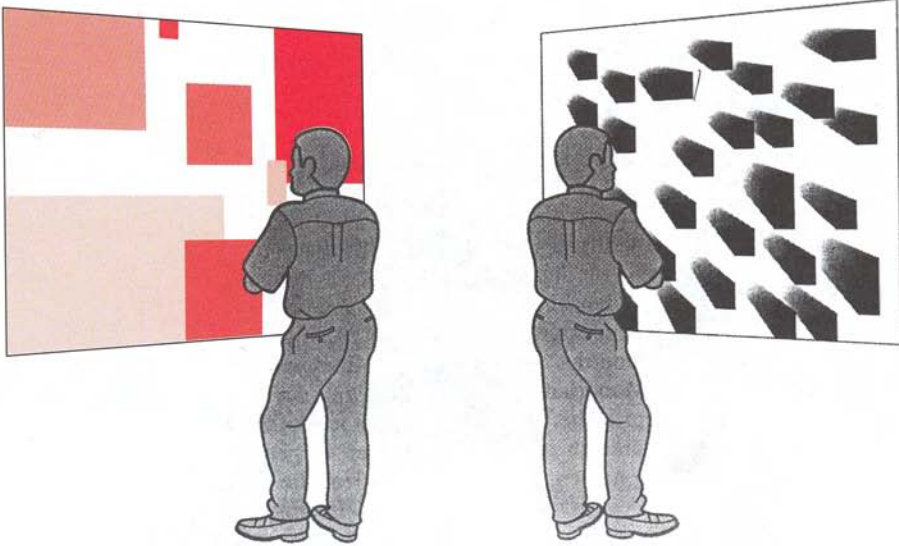
5.9 Struktur von einfachen und komplexen rezeptiven Feldern in der primären Sehrinde. (A) Antwort-eigenschaften einer einfachen Zelle. Das Neuron antwortet am besten auf einen vertikal orientierten, in die Mitte des rezeptiven Feldes projizierten Lichtbalken, da sich in der Mitte des Feldes eine längliche EIN-Zone befindet, die von einer AUS-Zone umgeben ist (rechts). (B) Lichtantwort einer komplexen Zelle. Die Zelle antwortet ebenfalls am besten auf eine vertikal orientierte Lichtkante (links). Die Position der vertikalen Kontrastgrenze innerhalb des Feldes spielt jedoch kaum eine Rolle (rechts), da das rezeptive Feld keine räumlich getrennten EIN- und AUS-Zonen aufweist. (C) Hypothetisches Schaltschema zur Erklärung der Antwort-eigenschaften der einfachen Zelle. Es wird angenommen, daß mehrere Zellen des Corpus geniculatum, deren Felder in der vertikalen Achse des Gesichtsfeldes gegeneinander versetzt sind, auf die einfache Zelle im Cortex konvergent verschaltet sind. Die Überlagerung der EIN- und AUS-Zonen der konzentrischen Felder ergibt dann die längliche Struktur des corticalen Feldes. (D) In entsprechender Weise könnte man aus einer Überlagerung mehrerer einfacher Felder das ortsinvariante rezeptive Feld einer komplexen Zelle erzeugen. Nach Reichert, 1990.



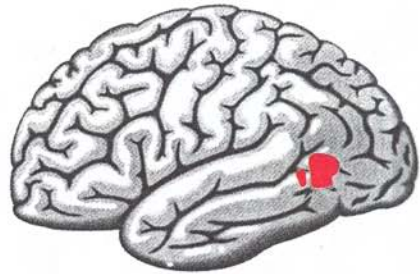
◀ **5.10** Verarbeitungsbahnen im visuellen Cortex des Rhesusaffen. (A) Vereinfachte Darstellung der Sehbahn. Der Verlauf ist dem beim Menschen sehr ähnlich. Die primäre Sehrinde liegt hier allerdings größtenteils auf der Oberfläche des Occipitalpols, während sie beim Menschen vorwiegend auf der Innenseite der Hemisphäre liegt (vgl. Abbildung 5.7). Von der primären Sehrinde aus gelangt die Information in Areale des hinteren Scheitellappens und des unteren Schläfenlappens. (B) Lage der wichtigsten extrastriären visuellen Areale in der Seitenansicht des Affenhirns. Der visuelle Cortex nimmt das gesamte hintere Drittel des Großhirns ein. Zum parietalen Pfad gehören unter anderem die Areale V5, MST, LIP, VIP und 7a. Die Areale V4, PIT, CIT und AIT gehören zum temporalen Verarbeitungsweg. Nur ein Teil der etwa 30 bekannten Areale ist eingetragen. (C) Genauere Darstellung des Verlaufs der Verarbeitungswege. Man beachte, daß es Querverbindungen zwischen den Verarbeitungspfaden gibt (rote Linien) und daß die meisten der Verbindungen auf corticaler Ebene *reziprok* sind. Nur ein Teil der bekannten Verbindungen ist in diesem Schema eingetragen. Abkürzungen: V1, primäre Sehrinde; V2, zweites visuelles Areal; V4, viertes visuelles Areal; V5, fünftes visuelles Areal; MST, mediales superiores temporales Areal; VIP, ventrales intraparietales Areal; LIP, laterales intraparietales Areal; PIT, posteriores inferotemporales Areal; CIT, zentrales inferotemporales Areal; AIT, anteriores inferotemporales Areal. Nach Mishkin und Appenzeller, 1990 (A) und Merigan und Maunsell, 1993 (C).



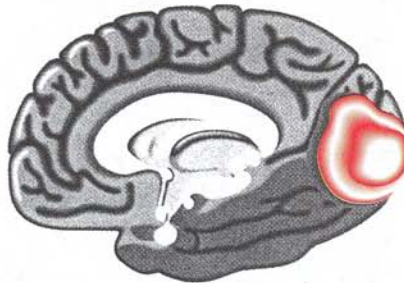
5.14 Synchronisation in der Sehrinde von Tieren mit einer Schielamblyopie. Die Untersuchungen wurden an Katzen durchgeführt, die mit einem Auge einwärts schielten (in diesem Fall mit dem rechten Auge). Dieses Auge entwickelt dann eine Sehschwäche, die als Schielamblyopie bezeichnet wird. Der untere Bildteil illustriert die zeitlichen Korrelationen zwischen Zellen, die ihre Afferenzen vom amblyopen (schielenden) Auge, vom normalen Auge sowie von verschiedenen Augen erhalten. Zwischen Neuronen, die vom normalen Auge aktiviert werden (C), tritt eine deutliche Synchronisation auf (Pfeile). Zwischen Zellen, die vom amblyopen Auge innerviert werden, gibt es dagegen keine Synchronisation (A). Untersucht man die Zeitbeziehungen zwischen Neuronen, die von verschiedenen Augen aktiviert werden, so findet man ebenfalls keine zeitliche Korrelation (B).



V4 aktiv (Medialansicht)



V5 aktiv (Seitenansicht)



V1 und V2 aktiv (Medialansicht)

5.11 Parallelverarbeitung im visuellen Cortex des Menschen. Verschiedene Arten von visuellen Reizen stimulieren auch beim Menschen jeweils andere Regionen der Hirnrinde. Ein farblich strukturiertes Muster führt zu einer starken Aktivierung des Areals V4 (links). Ein Schwarzweißbild mit bewegten Elementen stimuliert dagegen das Areal V5 (rechts). Beide Arten von Reizen aktivieren die Areale V1 und V2 (unten), von denen aus die Information in die unterschiedlichen Verarbeitungspfade verteilt wird. Die Darstellung der Areale wurde mit Hilfe der *Positronen-Emissions-Tomographie (PET)* erreicht, die es erlaubt, die Stärke der Durchblutung in den verschiedenen Hirnbereichen zu messen. Bei funktioneller Aktivierung durch die passenden Reize steigt die Durchblutung überdurchschnittlich an, so daß bestimmte Hirnareale gezielt sichtbar gemacht werden können (vgl. Kapitel 1, in diesem Band). Nach Zeki, 1994.