

Neuronale Grundlagen der Gestaltwahrnehmung

In Reaktion auf eingehende sensorische Signale sind Nervenzellen der Hirnrinde dazu in der Lage, sich durch synchrone Aktivität zu Verbänden zusammenzuschließen. Diese Verbände bilden die Basis für die neuronale Repräsentation von Gegenständen und Ereignissen der Umwelt. Die Synchronisation der Neurone ist dabei möglicherweise auch für die perzeptive Einheit – für die Gestalt – des Wahrgenommenen verantwortlich.

Von Andreas K. Engel und Wolf Singer

Eine Leistung, die unser Gehirn ständig erbringen muß, besteht in der Integration von Sinnesdaten zu kohärenten Wahrnehmungseindrücken. Eine solche Integrationsfähigkeit ist die Voraussetzung dafür, daß wir Objekte und Ereignisse in unserer Umwelt voneinander unterscheiden und klassifizieren können. Hierzu müssen die von den Sinnesorganen aufgenommenen Signale einem Ordnungs- und Strukturierungsprozeß unterworfen werden, in dem elementare Sinnesdaten in gestalthafte Kontexte eingebettet und mit Bedeutung versehen werden. Ohne diese von den Sinnessystemen geleistete Integration bliebe unsere Wahrnehmungswelt eine Anhäufung bedeutungsloser Farbflecken, Geräusche und Gerüche, ein unübersichtlicher Wirrwarr von Sinneseindrücken – dem vergleichbar, was man beim Blick in ein Kaleidoskop sieht. Obwohl die Bedeutung solcher Integrationsprozesse in der Wahrnehmungspsychologie schon sehr lange bekannt ist, wissen wir bis heute nur relativ wenig über deren physiologische Grundlagen. Erst in jüngster Zeit konzentriert sich die Hirnforschung verstärkt auf die Frage, durch welche Mechanismen integrative Prozesse wie Gestaltbildung und Figur-Grund-Trennung auf der biologischen Ebene realisiert werden.

Aus der Sicht der Hirnforschung umfaßt das Problem der Integration von Wahrnehmungseindrücken mehrere Fragenkomplexe. Zum einen ist noch weitgehend ungeklärt, wie die Integration in-

nerhalb einzelner Sinnessysteme – wie etwa dem Seh- oder Hörsystem – geleistet wird. Unmittelbar damit verbunden ist die Frage, wie Objekte der Außenwelt als kohärente Einheiten im Gehirn repräsentiert – das heißt in neuronalen Aktivitätsmustern dargestellt und gespeichert – werden. Zweitens ergibt sich das Problem, wie Information, die in verschiedenen sensorischen Systemen vorverarbeitet worden ist, zusammengeführt werden kann. Dies ist offensichtlich notwendig, um verschiedene Klassen von Objekteigenschaften, also zum Beispiel die visuellen, akustischen und taktilen Aspekte eines Objekts, assoziieren zu können. Und schließlich stellt sich die Frage, wie die sensorischen Informationen mit der motorischen Aktivität verknüpft und koordiniert werden können. Das Verständnis dieses Prozesses, der als sensomotorische Integration bezeichnet wird, ist für die Erklärung von tierischem und menschlichem Verhalten ebenfalls von entscheidender Bedeutung.

Das Problem der perzeptiven Integration

Die integrative Funktion von Sinnessystemen läßt sich am Beispiel des Sehsystems paradigmatisch verdeutlichen. In jedem Augenblick analysiert das visuelle System eine Vielzahl von Merkmalen, die für die 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. Ein entscheidender Schritt in der visuellen Informationsverarbeitung besteht nun darin festzulegen, welche Merkmale und welche möglichen Objektbereiche zusammengehören. Da sich – zumindest in unserer Alltagsumgebung – meist mehrere Objekte im Gesichtsfeld befinden, reicht es nicht aus, die an den verschiedenen Stellen im Sehraum auftretenden Merkmale zu erfassen. Um Objekte als Einheiten identifizieren und gegen andere Objekte abgrenzen zu können, ist es vielmehr von entscheidender Bedeutung, daß zusätzlich die Relationen zwischen den analysierten Merkmalen bestimmt werden. Aufgrund einer solchen Merkmalsbindung kann dann die Abgrenzung zusammengehörender Bildbereiche vorgenommen werden – ein Prozeß, der als Segmentierung bezeichnet wird.

Auf der psychologischen Ebene sind die integrierenden Verarbeitungsschritte, die zu Merkmalsbindung und Segmentierung führen, inzwischen gut untersucht. Von der Gestaltpsychologie wurde bereits in den zwanziger und dreißiger Jahren hierzu eine ausgearbeitete Theorie vorgelegt (Spektrum der Wissenschaft, Februar 1991, Seite 68). Die Gestaltpsychologen erkannten, daß die Gruppierung oder Bindung von Merkmalen notwendig ist, um Figuren vom Hintergrund zu trennen und zu einer Objekterkennung zu kommen. Sie untersuchten systematisch die Regeln, nach

denen unser Sehsystem Objektmerkmale zu kohärenten Einheiten – zu Gestalten – zusammenfaßt. Die Ergebnisse ihrer Experimente waren die Grundlage für die Identifikation der Kriterien, die beim Prozeß der Merkmalsbindung eingesetzt werden. Wie in Bild 1 angedeutet, sind diese „Gestaltkriterien“ sehr einfacher Natur und bestehen beispielsweise in der Ähnlichkeit oder der kohärenten Veränderung von Elementen einer visuellen Szene. Die frühen Arbeiten der Gestaltpsychologen haben zusammen mit vielen Untersuchungen jüngerer Datums dazu beigetragen, daß die Gesetzmäßigkeiten der perceptiven Integration – der Integration unserer Wahrnehmungseindrücke – auf der psychologischen Ebene plausibel beschrieben werden können. Verglichen damit ist unser Wissen über die physiologischen Mechanismen der Merkmalsbindung und der Gestaltbildung noch außerordentlich dürftig.

Auf der physiologischen Ebene ist die Integration im Wahrnehmungprozeß aus mehreren Gründen schwer zu verstehen. Zum einen gibt es keine Nervenzellen, die in der Lage wären, durch ihre Aktivität komplexe Objekte als Ganzheiten zu repräsentieren. Vielmehr ist es so, daß Neurone etwa im Sehsystem in den allermeisten Fällen nur auf einfache Merkmale und auf Teilaspekte von Objekten reagieren. Dieser Sachverhalt ist in Bild 2 schematisch dargestellt. So antworten viele Nervenzellen beispielsweise dann besonders gut, wenn sie mit Hell-Dunkel-Konturen einer bestimmten Orientierung stimuliert werden. Andere Neurone reagieren auf die Farbe eines Objekts, und wieder andere kodieren die Bewegungsrichtung oder auch den relativen räumlichen Abstand von Objekten. Einzelne Neurone repräsentieren durch den Grad ihrer Aktivierung also lediglich elementare Objektmerkmale, keine komplexen Merkmalskonstellationen. Die Merkmalsanalyse erfolgt überdies nur lokal im Bereich der rezeptiven Felder der jeweiligen Nervenzellen. Die Information über komplexe Objekte wird im Gehirn also in jedem Fall arbeitsteilig durch sehr viele Neurone analysiert, von denen jedes durch seine Aktivierung jeweils nur einen relativ kleinen Teilaspekt der Objektbeschaffenheit kodiert.

Außerdem wirkt sich für die Erforschung der perceptiven Integration der Umstand erschwerend aus, daß diese jeweils für ein Merkmal zuständigen Neurone nicht etwa in einem eingegrenzten Hirnareal aufzufinden wären, sondern über ausgedehnte Hirnbereiche verteilt sind (Bild 3). Wie man heute weiß, zeichnet sich das Sehsystem durch eine hochgradig parallele Architektur aus

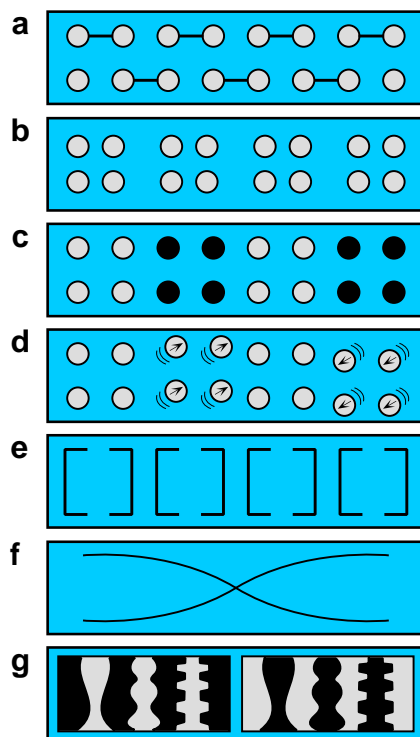


Bild 1: Schematische Darstellung der Gestaltkriterien. Ein wichtiges Kriterium ist **Kontinuität**, das heißt miteinander verbundene Bildregionen werden im allgemeinen als Teil derselben Figur gesehen (a). Dasselbe gilt für Bildelemente, die nahe beieinander liegen (b) oder sich ähnlich sind (c) – auch hier wird man dazu neigen, sie zu einer Figur zusammenzufassen. Darüberhinaus gibt es den Gestaltfaktor des „gemeinsamen Schicksals“: Hiermit ist eine kohärente raum-zeitliche Veränderung von Elementen gemeint. Wenn sich eine bestimmte Teilmenge von Bildelementen in dieselbe Richtung bewegt, werden diese als Figur herausgehoben (d). Ferner spielt Geschlossenheit eine Rolle (e). Im allgemeinen wird der Betrachter Bildelemente gruppieren, die einen geschlossenen Umriss bilden. In dieser Darstellung wird man daher vier Quadrate sehen. Des weiteren kannten schon vor Jahrzehnten die Gestaltpsychologen eine „gute Fortsetzung“ (f). Dieser Gestaltfaktor wirkt sich in diesem Beispiel so aus, daß man zwei überschungene Linien sieht, die sich überkreuzen, und nicht zwei aneinanderstoßende Spitzen. Schließlich ist auch Symmetrie wichtig für die Bildung perceptiver Gestalten (g). In den zwei Beispielen sieht man die von symmetrischen Linien umschlossenen Bereiche als Vordergrundfiguren.

(Spektrum der Wissenschaft, November 1992, Seite 54). Aus zahlreichen Untersuchungen geht hervor, daß verschiedene Klassen von Objektmerkmalen in unterschiedlichen Kortextarealen analysiert werden, die verschiedene Merkmalsdimensionen – wie etwa Farbe, Form oder Bewegung – repräsentieren. So lassen sich beispielsweise bei Rhesusaffen schon mehr als 30 visuelle Areale identifizieren, in denen sich Neurone mit sehr

unterschiedlichen Antworteigenschaften befinden. Bei Katzen sind ebenfalls in zwischen fast 20 visuelle Areale bekannt, die sich in den Antworteigenschaften ihrer Neurone zum Teil erheblich unterscheiden. Diese Befunde belegen, daß Objekte nicht durch die Aktivität einzelner oder sehr weniger Neurone in der Hirnrinde repräsentiert werden, sondern durch ausgedehnte und über weite Bereiche verteilte Neuronenverbände – sogenannte Assemblies (Spektrum der Wissenschaft, Juni 1988, Seite 54). Damit wird freilich deutlich, daß es hier tatsächlich ein Integrationsproblem oder – wie man auch sagt – ein Bindungsproblem gibt. Es stellt sich nämlich die Frage, auf welche Weise große Anzahlen von räumlich verteilten Neuronen zu solchen Assemblies – und damit zu kohärenten Objektrepräsentationen – zusammengefaßt werden.

Die parallele Architektur des Sehsystems erschwert die Integration von Wahrnehmungsinhalten beträchtlich: Es gibt zum Beispiel, wie Bild 3 auch verdeutlicht, kein Areal im Gehirn, in dem alle Verarbeitungswege des visuellen Systems zusammenlaufen. Die Integration der verteilt bearbeiteten Information wird also offenbar anders als durch eine konvergente anatomische Verschaltung der Verarbeitungskanäle erreicht. Auch wird die Lösung des Bindungsproblems dadurch erschwert, daß unter natürlichen Bedingungen ein Objekt niemals isoliert wahrgenommen wird, sondern stets in einem Hintergrund aus anderen Objekten eingebettet ist. Diese Objekte aktivieren ebenfalls Neurone, die auf deren jeweilige Merkmale reagieren. Die Analyse einer komplexen visuellen Umwelt erfordert daher in aller Regel die gleichzeitige Bildung mehrerer Assemblies in der Sehrinde, die jeweils verschiedene Objekte repräsentieren. Dies ist aber wiederum nur möglich, wenn ein Mechanismus zur Verfügung steht, der in der Vielzahl aktivierter Neuronen selektiv diejenigen markiert, die zu ein- und derselben Objektrepräsentation gehören. Erst ein solcher Mechanismus würde die Lösung des Bindungsproblems erlauben und sich somit eignen, die Merkmalsbindung physiologisch zu realisieren.

Ein Erklärungsmodell für die Gestaltbildung

In den achtziger Jahren hat der Neuroinformatiker Christoph von der Malsburg, Ruhr-Universität Bochum, vorgeschlagen, daß ein zeitlicher Integrationsmechanismus die Lösung für das beschriebene Bindungsproblem sein könnte.

te (Spektrum der Wissenschaft, September 1993, Seite 42). Sein Erklärungsvorschlag lautet, daß die von einem gesehenen Objekt aktivierten Neurone durch eine Synchronisation ihrer Impulse zu

Assemblies zusammengeschlossen werden könnten (Bild 4). Die zeitliche Korrelation zwischen den neuronalen Impulsen sollten dabei – so seine Hypothese – die Genauigkeit von wenigen Tausend-

stel Sekunden aufweisen. Somit wäre also das synchrone Feuern der Hirnrindenneurone Ursache für die ganzheitliche Struktur unserer Wahrnehmungen – etwa für die Gestaltnatur der visuellen Eindrücke. Die zeitlichen Korrelationen würden nämlich – wenn das Modell zutrifft – die Zusammengehörigkeit der Merkmale eines Objektes repräsentieren und wären auf diese Weise für die Erzeugung eines kohärenten Perzepts von entscheidender Bedeutung.

Aus dieser Überlegung folgt nun im Umkehrschluß, daß sich zwischen den Impulsen von Neuronen, die verschiedene Objekte der Außenwelt repräsentieren, keine solchen zeitlichen Korrelationen finden lassen sollten. Träfe diese Vermutung zu, dann könnte das Hirn die Desynchronisation verschiedener Assemblies für eine Segmentierung und Figur-Grund-Trennung nutzen. Wie in Bild 4 schematisch gezeigt, blieben mehrere – verschiedenen Objekten zugeordnete – Assemblies tatsächlich unterscheidbar, da ja durch die zeitlichen Beziehungen eindeutig festgelegt wäre, welche Teilmenge der aktiven Neurone jeweils zum selben Assembly gehört. Und das Gesamtmuster der aktiven Zellen im visuellen System würde auf diese Weise eine für andere Hirnregionen lesbare Struktur erhalten, welche die separate Weiterverarbeitung von zusammengehöriger Information ermöglicht. Da synchrone Aktivität besonders gut dazu geeignet ist, nachgeschaltete Hirnrindenneurone zu aktivieren, erlauben es diese Zeitmuster dem Gehirn auf elegante Weise, bestimmte Assemblies im Verarbeitungsprozeß zu selektieren und mit Aktivität in anderen Bereichen der Hirnrinde funktionell zu verknüpfen.

Aus diesen Gründen scheint das Assembly-Modell anderen Lösungsvorschlägen für das Integrationsproblem überlegen zu sein. Etwa einer Annahme, die in den sechziger und siebziger Jahren in der Sinnesphysiologie weithin Beachtung fand. Danach sollten komplexe Objekte durch die Aktivität einzelner oder sehr weniger Neurone im Sehsystem repräsentiert werden. Solche Neurone, die außerordentlich komplizierte Antworteigenschaften besitzen müßten, um als spezifische Objektdetektoren zu dienen, könnten im Prinzip durch konvergente Verschaltung in den visuellen Verarbeitungswegen entstehen. Diese Art der Objektrepräsentation hätte allerdings den entscheidenden Nachteil, daß es für jedes nur denkbare Objekt, das möglicherweise irgendwann zu sehen wäre, neuer Zellen in der Sehrinde bedürfte und die Zahl der Neurone, die für eine angemessene Repräsentation einer hochkomple-

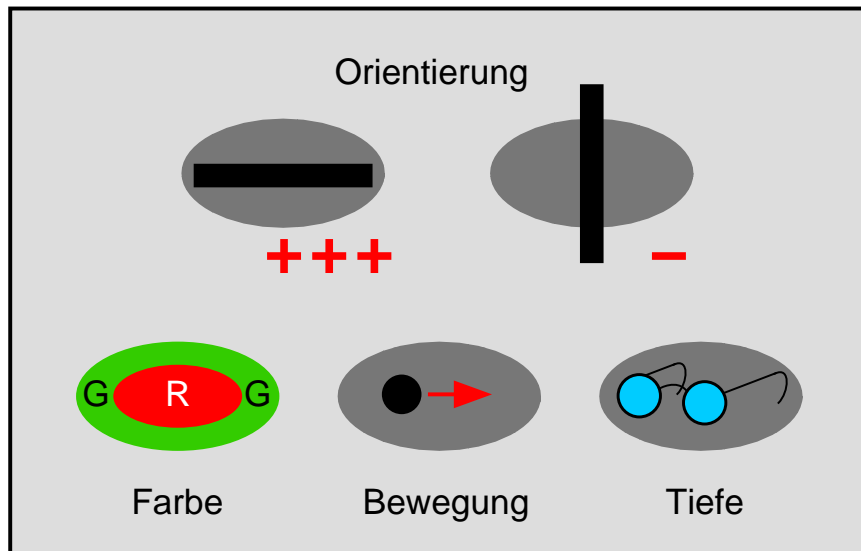


Bild 2: Antworteigenschaften kortikaler Neurone. Der grau unterlegte Bereich stellt jeweils das rezeptive Feld des Neurons dar, das heißt einen umschriebenen Bereich im Sehraum, in dem die Aktivität der Zelle durch Lichtreize beeinflusst wird. Viele Zellen im Sehsystem reagieren auf die Orientierung von Reizen (oben). Das dargestellte Neuron wird bei einem horizontal

orientierten Lichtreiz (schwarzer Balken) stark aktiviert, bei einem vertikalen Lichtreiz dagegen tritt eine Hemmung auf. Andere Neurone reagieren wiederum auf die Farbe eines Objekts (unten links; R ist der rotempfindliche Bereich; G ist der grünempfindliche Bereich), seine Bewegungsrichtung (unten Mitte) oder seinen relativen räumlichen Abstand (unten rechts).

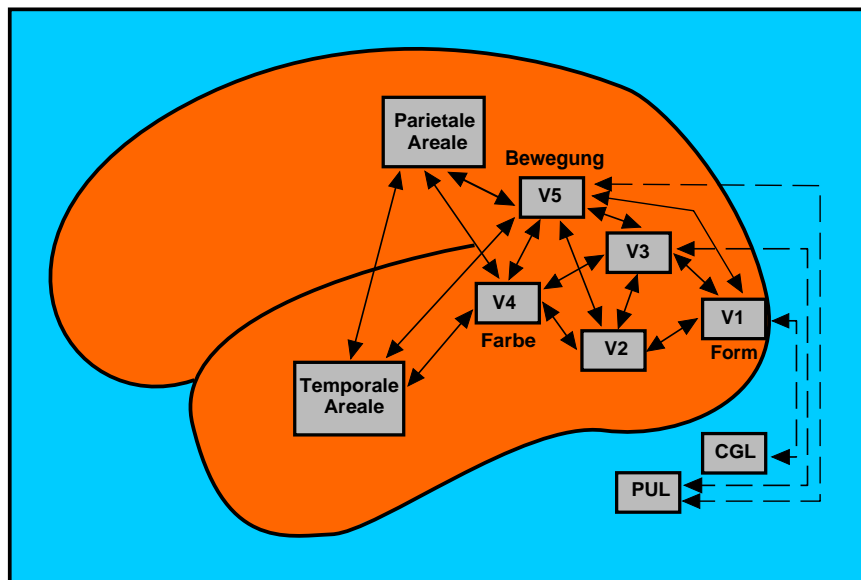


Bild 3: In diese Seitenansicht eines Gehirns sind die wichtigsten visuellen Hirnrindengebiete und ein Teil der zwischen ihnen bestehenden Verbindungen eingetragen, um die Parallelverarbeitung im Sehsystem zu verdeutlichen. Jedes Kästchen vertritt – abgesehen von der primären (V1) und sekundären (V2) Sehrinde – einen Komplex aus mehreren visuellen Arealen. Stark vereinfachend sind hier die drei Objektmerkmale Form, Farbe und Bewegung Arealen

zugeordnet, in denen sie wahrscheinlich bevorzugt verarbeitet werden. Wichtig ist der reziproke Charakter der Verbindungen und das Vorhandensein mehrerer paralleler Eingänge von subkortikalen Strukturen. Im Bild: Corpus geniculatum laterale (CGL), Pulvinar (PUL), erster bis fünfter visueller Arealkomplex (V1 bis V5), parietale Areale (die visuellen Areale des Scheitellappens), sowie temporale Areale (die visuellen Areale des Schläfenlappens).

nen Umwelt erforderlich wären, unendlich groß werden müßte. Das Assembly-Modell vermeidet dieses Dilemma, da sich hier im Prinzip dieselben Kortexneurone durch bloße Änderung der Zeitbeziehungen zu neuen repräsentationalen Mustern kombinieren.

Die zeitliche Bindung im Sehsystem

In zahlreichen Arbeiten wurde inzwischen nachgewiesen, daß die Neurone des Sehsystems tatsächlich ihre Aktionspotentiale – also die elektrischen Impulse, die sie bei visueller Reizung erzeugen – präzise im Millisekundenbereich synchronisieren können (Spektrum der Wissenschaft, September 1993, Seite 42). Zudem weisen viele Forschungsergebnisse darauf hin, daß diese zeitlichen Korrelationen tatsächlich bedeutsam für die perzeptive Integration und somit für die Segmentierungsleistungen des Sehsystems sind. Entsprechende Versuche wurden vor allem am Sehsystem von Katzen und Affen gemacht. Diese Ergebnisse können aber sehr wahrscheinlich auf das menschliche Gehirn übertragen werden, da sich hier durch Messung von Hirnströmen mit Hilfe des Elektroenzephalogramms ähnliche Synchronisationsphänomene nachweisen ließen.

Sollte das Assembly-Modell zutreffend sein, muß eine Bindung der neuronalen Antworten auf Schreize innerhalb einzelner visueller Areale stattfinden, um so die Zusammengehörigkeit von Objektteilen darstellen zu können, die sich ja an unterschiedlichen Orten im Gesichtsfeld befinden. Tatsächlich enthalten die meisten visuellen Kortexareale so etwas wie eine systematische Karte des Sehraums (Spektrum der Wissenschaft, April 1996, Seite 38). Darüber hinaus muß bei Gültigkeit des Modells die neuronale Synchronisation über sehr große Entfernungen im Gehirn möglich sein, um eine Bindung zwischen visuellen Arealen herbeiführen zu können, die unterschiedliche Objektmerkmale analysieren. Beide Voraussagen konnten von uns am Max-Planck-Institut für Hirnforschung in Frankfurt und auch von anderen Arbeitsgruppen experimentell bestätigt werden. Am Sehsystem von Katzen und Affen zeigte sich, daß Neurone innerhalb einzelner kortikaler Areale ihre Aktionspotentiale synchronisieren können.

Zudem hat sich gezeigt, daß eine solche zeitliche Korrelation auch über die Grenzen einzelner visueller Areale hinweg auftritt und etwa zwischen dem primären und dem sekundären visuellen Areal (V1 beziehungsweise V2, siehe

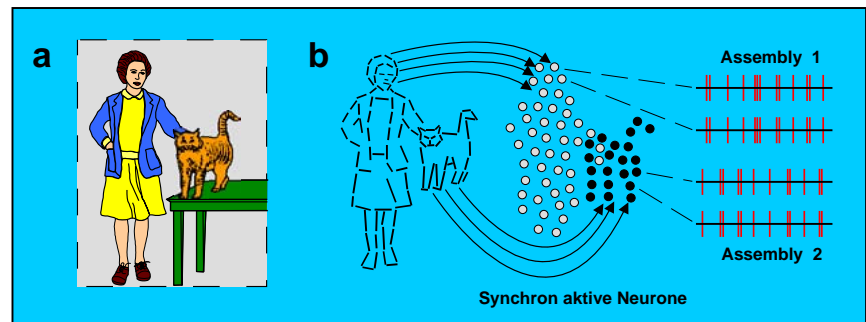


Bild 4: Lösung des Bindungsproblems durch neuronale Synchronisation am Beispiel einer visuellen Szene (a). Die Bindung von Objektmerkmalen erfolgt durch zeitliche Korrelation zwischen den neuronalen Antworten (b). Das Assembly-Modell nimmt an, daß Objekte im visuellen Kortex durch Verbände von synchron aktiven Neuronen repräsentiert werden. Im hier gezeigten Fall – durch offene und gefüllte Symbole angedeutet – würden die Frau und ihre Katze durch jeweils ein solches Assembly neuronal dargestellt. Diese

Assemblies bestehen aus Neuronen, die elementare Objektmerkmale, wie etwa die Orientierung von Kontursegmenten (Bild 2), detektieren. Die Zusammengehörigkeit der Merkmale wird dabei durch die zeitliche Korrelation zwischen den Neuronen eines Assemblies kodiert (rechts). Diejenigen Neurone, die zum selben Zellverband gehören, erzeugen nach der Zeitkodierungshypothese ihre Impulse – die durch senkrechte Striche angedeutet sind – jeweils synchron. Zwischen den beiden Assemblies besteht keine feste zeitliche Beziehung.

Bild 3) zu finden ist. Darüberhinaus konnten wir vor einigen Jahren schon nachweisen, daß eine Synchronisation auch zwischen Arealen verschiedener Hirnhälften auftritt (Bild 5). Da der visuelle Kortex jeder Hirnhälfte jeweils nur die Hälfte der visuellen Welt repräsentiert, ist diese Art der Synchronisation zwingend erforderlich, um die Merkmale von Objekten zu binden, die sich über die Mittellinie des Gesichtsfeldes erstrecken. Insgesamt legen die bislang erzielten Ergebnisse den Schluß nahe, daß die Zellen im visuellen Kortex tatsächlich durch Synchronisation zu Assemblies zusammengefaßt werden. Und da nun diese Neurone jeweils nur im Bereich ihrer rezeptiven Felder auf lokale Objektmerkmale reagieren, könnte diese Synchronisation tatsächlich die Merkmalsbindung vermitteln, denn in einem solchen Synchronisationsprozeß werden Informationen über verschiedene Stellen im Gesichtsfeld integriert.

Weiterhin konnte von unserer Arbeitsgruppe gezeigt werden, daß diese zeitlichen Korrelationen nicht in immer gleicher Weise auftreten, sondern durch die Konfiguration der gezeigten visuellen Reize beeinflussbar sind. Das Assembly-Modell sagt voraus, daß die Neurone nur dann synchron aktiv sein sollten, wenn sie tatsächlich an der Repräsentation desselben Objekts beteiligt sind. Wie Bild 6 zeigt, bestätigten die von uns durchgeführten physiologischen Untersuchungen diese Annahme: Die neuronalen Impulse im visuellen Kortex sind nur dann stark korreliert, wenn die Zellen tatsächlich auf dasselbe Objekt antworten. Werden die Neurone dagegen durch verschiedene

Reize aktiviert, so wird die zeitliche Kopplung schwächer oder verschwindet sogar vollständig – ein Beleg dafür, daß die Synchronisation im visuellen Kortex tatsächlich von der Konfiguration der gezeigten Reize abhängt. Diese Ergebnisse machen es sehr wahrscheinlich, daß die Synchronisation die Grundlage für einen dynamischen Bindungsprozeß ist, der die Bildung von Assemblies – und damit die Integration visueller Information – in flexibler Weise ermöglicht.

Von besonderem Interesse ist natürlich die Frage, ob die beobachteten Synchronisationsphänomene tatsächlich funktionell relevant sind, denn die erwähnten Experimente belegen lediglich, daß im Sehsystem die Voraussetzungen für die Etablierung zeitlicher Bindungen gegeben sind. Sie liefern aber noch keinen Beweis dafür, daß den zeitlichen Korrelationen kausale Relevanz zukommt und daß sie vom Gehirn in der Weise genutzt werden, wie es das Assembly-Modell vorhersagt. Inzwischen gibt es jedoch viele Hinweise darauf, daß die Synchronisation in der Sehrinde mit den Wahrnehmungsleistungen der Tiere korreliert und zeitliche Beziehungen zwischen neuronalen Impulsen Bedingung für die Entstehung kohärenter Wahrnehmungseindrücke sind.

Hierfür sprechen zum Beispiel Ergebnisse aus Untersuchungen, die wir an Katzen mit einer Fehlstellung der Augen durchführten (Bild 7). Menschen und Tiere bevorzugen bei einer bestimmten Störung – dem konvergenten Schielen – häufig eines der beiden Augen für das aktive Sehen. Die Wahrnehmung durch das andere Auge wird dagegen mehr

oder weniger dauerhaft unterdrückt, was zu einer Störung führt, die als Schielamblyopie bezeichnet wird. Zu den Symptomen dieser Krankheit 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 als Ausdruck einer gestörten Gestaltbildung interpretieren und deuten auf eine Beeinträchtigung neuronaler Bindungsmechanismen hin. Von Pieter Roelfsema in unserer Arbeitsgruppe erzielte Versuchsergebnisse deuten darauf hin, daß diese Defizite tatsächlich auf eine Störung der intrakortikalen Synchronisation zurückgehen. Wie in Bild 7 dargestellt, fanden wir bei Tieren mit Schielamblyopie hinsichtlich der Synchronisation deutliche Unterschiede zwischen Zellen, die vom normalen Auge innerviert werden, und Neuronen, die Eingänge vom amblyopen Auge erhalten. Zwischen letzteren finden sich nur sehr selten zeitliche Korrelationen. Die Antworten von Neuronen, die vom nichtamblyopen Auge aktiviert werden, zeigen dagegen eine normale Synchronisation.

Daraus läßt sich schließen, daß das bei Schielern auftretende Wahrnehmungsdefizit in der Tat mit einer selektiven Störung der intrakortikalen Synchronisation einhergeht. Dies belegt wiederum auf indirekte Weise, daß die oben beschriebenen zeitlichen Muster für den Aufbau normaler Objektrepräsentationen notwendig und damit für die perzeptive In-

tegration funktionell relevant sind. Direkte Hinweise auf eine Beziehung zwischen kortikaler Synchronisation und perzeptiver Funktion ergeben sich darüber hinaus aus Experimenten, die Pascal Fries kürzlich in unserer Arbeitsgruppe durchführte. Wir wählten Reizbedingungen, die den sogenannten binokulären Wettstreit auslösen (Spektrum der Wissenschaft, November 1992, Seite 144). Im Unterschied zu den bisher erwähnten Studien, bei denen die Versuchstiere meist narkotisiert waren, wurden diese Untersuchungen nun an wachen Tieren mit chronisch implantierten Elektroden vorgenommen. Wir haben dem linken und rechten Auge der Katze gleichzeitig verschiedene Muster präsentiert (Bild 8). Diese widersprüchliche Situation löst das Hirn, indem es immer nur Information von einem Auge – dem gerade dominanten Auge – wahrnimmt. Die vom anderen Auge – dem gerade supprimierten Auge – kommenden Signale werden unterdrückt und stehen nicht für die Wahrnehmung und Verhaltenssteuerung zur Verfügung. Unsere Messungen haben ergeben, daß kortikale Neurone, die den dominanten beziehungsweise supprimierten Reiz repräsentieren, sich deutlich in ihrer Synchronisation unterscheiden. Zellen, die das dominante Muster repräsentieren – also das Muster, das tatsächlich wahrgenommen wird –, verstärken ihre zeitliche Korrelation, während die Synchronisation zwischen den Neuronen, die das supprimierte Muster kodieren, abnimmt. Dieses Ergebnis spricht sehr stark dafür, daß der Aufbau einer kohärenten Objektrepräsentation und das Entstehen eines Wahrnehmungseindrucks nur dann mög-

lich sind, wenn die hierfür relevanten neuronalen Populationen hinreichend synchronisiert sind.

Intersensorische und sensomotorische Integration

Inzwischen wissen wir, daß sich die am Beispiel der visuellen Informationsverarbeitung gewonnenen Erkenntnisse verallgemeinern und auch auf andere neuronale Systeme anwenden lassen, in denen die Informationsverarbeitung hochgradig parallel und arbeitsteilig erfolgt. Denn die in der visuellen Wahrnehmung zu beobachtenden Bindungsprobleme sind letztlich nur Spezialfälle eines allgemeinen Integrationsproblems, das in sehr vielen Arten von neuronalen Netzen auftritt. So besteht selbstverständlich auch in anderen Systemen die Notwendigkeit, räumlich verteilte neuronale Aktivität zu organisieren und zu kohärenten Mustern zusammenzufassen. Aus der Sicht des Assembly-Modells ergibt sich damit die Vorhersage, daß zeitliche Bindungsmechanismen in anderen Sinnessystemen ebenfalls nachweisbar sein müßten. Darüber hinaus sollte eine Synchronisation auch zwischen den verschiedenen sensorischen Systemen sowie zwischen sensorischen und motorischen Zentren im Gehirn auftreten.

In der Tat wurden bereits in einer ganzen Reihe von Versuchen Beobachtungen gemacht, die auf eine weite Verbreitung ähnlicher Synchronisationsphänomene hindeuten. So ist etwa im Riechsystem eine präzise neuronale Synchronisation bereits für eine ganze Reihe verschiedener Tierarten nachgewiesen wor-

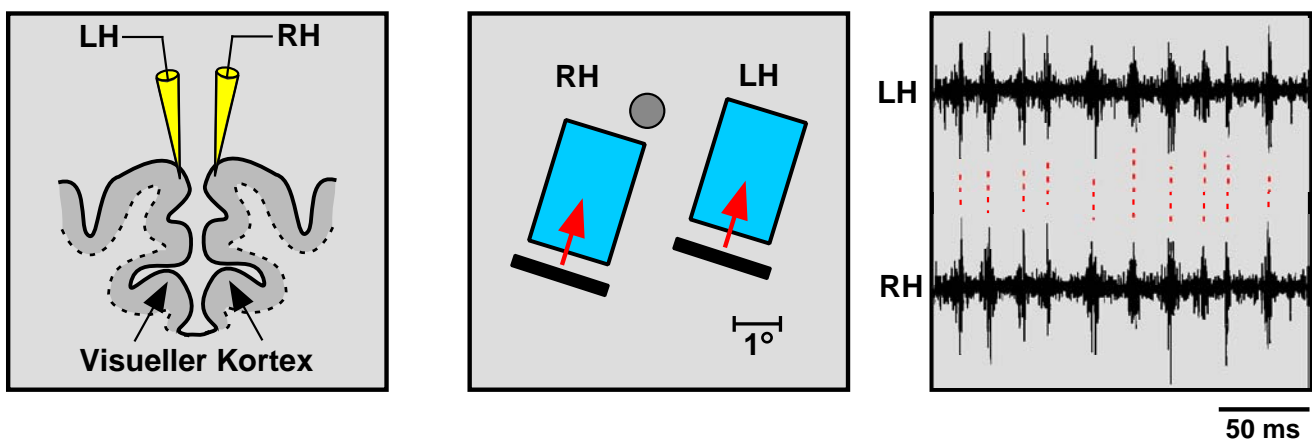


Bild 5: Schematische Darstellung der neuronalen Synchronisation im visuellen Kortex der Katze: Bei einem narkotisierten Versuchstier wurden Elektroden in den visuellen Kortex der linken und rechten Hirnhälfte (LH, RH) plazierte. In der Mitte sind die rezeptiven Felder in Form von Rechtecken für die beiden Ableiteorte angedeutet. Die Felder befanden sich in unmittelbarer Nähe der Gesichtsfeldmitte (Kreis). Die Neurone wurden durch zwei bal-

kenförmige Lichtreize aktiviert, die – in Pfeilrichtung – über die rezeptiven Felder bewegt wurden. Rechts zwei kurze Ausschnitte aus den in der linken (LH) und rechten (RH) Hirnhälfte aufgezeichneten Aktivitätsspuren. Die senkrechten Striche entsprechen einzelnen neuronalen Impulsen. Es ist bemerkenswert, daß die Neurone der beiden Hirnhälften synchron aktiv sind. Die Gleichzeitigkeit der Impulse ist durch gestrichelte Linien angedeutet.

den (Spektrum der Wissenschaft, April 1991, Seite 60). Ähnliches gilt für das Hörsystem, wo in Tierexperimenten ebenfalls zeitliche Korrelationen gefunden wurden. In der menschlichen Hörinde wurden entsprechende Synchronisationsphänomene mit Hilfe elektro- und magnetoenzephalographischer Methoden beobachtet. Eine präzise Synchronisation neuronaler Verbände in der Hirnrinde konnte hier etwa von Christo Pantev und seinen Mitarbeitern an der Universität Münster durch Aufzeichnung von Magnetfeldern nachgewiesen werden. Für das somatosensorische System, das den Tastsinn vermittelt, wurde die Möglichkeit präziser neuronaler Synchronisation ebenfalls im Tierversuch aufgezeigt. Diese Vielfalt gleichlautender Ergebnisse spricht dafür, daß die Etablierung zeitlicher Bindungen in allen sensorischen Systemen möglich ist – was wiederum die Vermutung nahelegt, daß die neuronale Synchronisation ganz generell für integrative Prozesse bedeutsam ist. Für eine zeitliche Bindung zwischen den verschiedenen Sinnesmodalitäten gibt es derzeit noch keine experimentellen Belege, aber der Nachweis einer zeitlichen Kopplung zwischen verschiedenen sensorischen Systemen darf in Kürze erwartet werden.

Es gibt klare Hinweise auf die Bedeutung zeitlicher Korrelationen für die sensorische Integration. So wies die Arbeitsgruppe um Eberhard Fetz an der Universität von Washington in Seattle vor einigen Jahren bei Rhesusaffen eine Synchronisation zwischen somatosensorischen und motorischen Kortexarealen nach. Ähnliche Ergebnisse erzielten wir in Frankfurt kürzlich an Katzen, die darauf trainiert worden waren, einen visuellen Reiz mit einer gezielten motorischen Reaktion zu beantworten. In diesen Experimenten, die Pieter Roelfsema in unserer Arbeitsgruppe durchführte, wurde neuronale Aktivität gleichzeitig in verschiedenen visuellen Arealen und im motorischen Kortex gemessen. Zugleich wurde auch der dazwischenliegende parietale Kortex, also die Hirnrinde des Scheitellappens, untersucht, der den Signalfluß von den visuellen zu den motorischen Arealen vermittelt. Die Ergebnisse dieser Experimente zeigen nun zum einen, daß eine neuronale Synchronisation nicht nur innerhalb des visuellen Kortex auftritt, sondern im gesamten sensorischen Verarbeitungsweg zu finden ist. Ein weiteres Ergebnis ist die Entdeckung, daß sich die zeitliche Kopplung zwischen den Arealen in verschiedenen Phasen der Verhaltensaufgabe stark verändert. Eine präzise Synchronisation zwischen sensorischen und motorischen

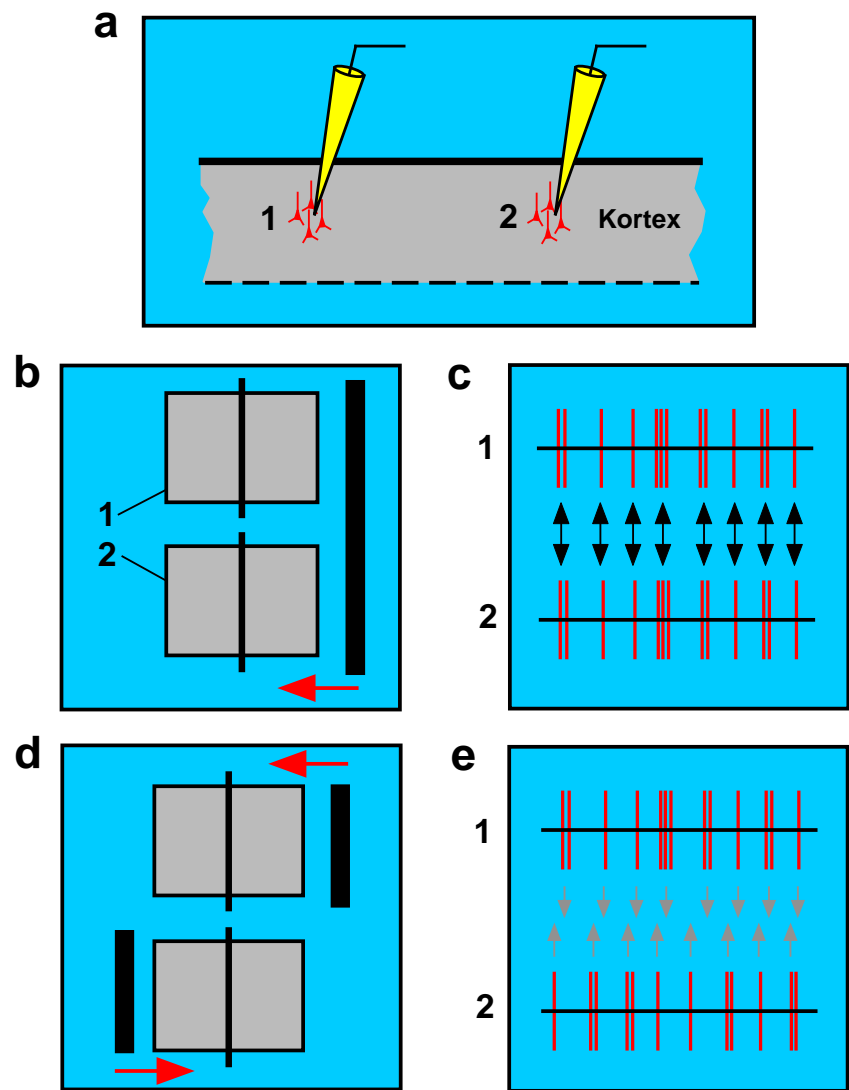


Bild 6: Die Synchronisation von Neuronen in der Sehrinde hängt von der Konfiguration der visuellen Reize ab. Hier ein typisches Experiment, in dem mit zwei Mikroelektroden aus dem visuellen Kortex eines Versuchstieres abgeleitet wird (a). Die Neurone können nun mit verschiedenen Reizkonfigurationen aktiviert werden. Bietet man ein einziges kohärentes Objekt an, in diesem Fall ein durchgehender vertikaler

Lichtbalken, der über die rezeptiven Felder bewegt wird (b), so sind die Zellen an den beiden Ableitungsstellen synchron aktiv (c, Pfeile). Stimuliert man die gleichen Neurone hingegen mit verschiedenen Objekten, etwa zwei kleineren balkenförmigen Lichtreizen, die sich in verschiedene Richtungen bewegen (d), so sind die neuronalen Impulse nicht mehr synchronisiert (Die Pfeilspitzen in e sind nun versetzt).

Neuronen trat in unseren Experimenten nur dann auf, wenn visuelle Information, die für die Steuerung der motorischen Reaktion relevant war, mit erhöhter Aufmerksamkeit verarbeitet wurde. Auch diese Befunde deuten darauf hin, daß neuronale Synchronisation tatsächlich bedeutsam für die sensorische Integration und für die selektive Koordination sensorischer und motorischer Verhaltensaspekte sein könnte.

Neueste Forschungsergebnisse aus unserem Labor zeigen, daß neben der sensorischen Integration auf kortikaler Ebene auch Interaktionen zwischen der Hirnrinde und Zentren im Hirnstamm

durch zeitliche Bindung vermittelt werden können. Dies wird durch Experimente nahegelegt, in denen Michael Brecht zeitliche Korrelationen zwischen dem visuellen Kortex und einer Hirnstammstruktur untersuchte, die als Colliculus superior bezeichnet wird. Dieses Hirnstammzentrum ist in diesem Zusammenhang besonders interessant, da es sich einerseits um eine Struktur handelt, in der Information aus verschiedenen sensorischen Systemen integriert wird, und hier andererseits auch sensorische Signale mit motorischen Steuerungsbefehlen verknüpft werden. Der Colliculus erhält Eingänge aus den meisten Hirnrin-

denarealen, so daß fast alle sensorischen Modalitäten hier repräsentiert sind. Entscheidende Aufgabe dieser Struktur ist es, sensorische Signale aus der Hirnrinde quasi „auszulesen“ und dann aufgrund dieser Information Orientierungsreaktionen zu steuern, also Augen- und Kopfbewegungen zu erzeugen. Wie unsere physiologischen Messungen zeigen, können Neurone der Sehrinde ihre Impulse mit denen der Zellen im Colliculus synchronisieren, und darüber hinaus können auch im Colliculus selbst neuronale Assemblies durch Synchronisation gebildet werden. Dies deutet darauf hin, daß die zeitlichen Korrelationen für die vom Colliculus geleistete sensomotorische Integration von entscheidender Bedeutung sind. Diese Hypothese wird derzeit von uns in weiteren Experimenten untersucht, in denen wir die zeitlichen Beziehungen zwischen colliculären Neuronen gezielt manipulieren und entsprechende

Veränderungen der vom Colliculus gesteuerten Orientierungsreaktionen nachweisen wollen.

Insgesamt läßt sich aus den hier beschriebenen Untersuchungen die Vermutung ableiten, daß der vom Assembly-Modell postulierte zeitliche Bindungsmechanismus im Gehirn tatsächlich existiert. Die bisher vorliegenden Ergebnisse sprechen dafür, daß neuronale Objektrepräsentationen in ausgedehnten und über weite Hirnbereiche verteilten Assemblies bestehen, die durch eine Synchronisation der jeweils relevanten Neurone gebildet werden. Die Synchronisationsphänomene, die den Aufbau solcher Assemblies erlauben, stellen nach unserer Hypothese eine wesentliche Voraussetzung für den Prozeß der Gestaltwahrnehmung dar. Wir vermuten, daß die Fähigkeit zur Generierung interner zeitlicher Bindungen das integrative Prinzip ist, das es dem Gehirn ermöglicht, kohä-

rente Perzepte aus dem durch die Sinne aufgenommenen Material zu konstruieren. Eine sehr viel weitergehende Hypothese wurde in diesem Zusammenhang von den amerikanischen Hirnforschern Francis Crick am Salk Institut in San Diego und Christof Koch am California Institute of Technology in Pasadena vortragen (Spektrum der Wissenschaft, November 1992, Seite 144). Sie vermuten, daß die Synchronisation neuronaler Assemblies auch eine entscheidende Voraussetzung dafür sein könnte, daß aufgenommene sensorische Information zu einem subjektiven Wahrnehmungserlebnis wird – also Bewußtsein konstituiert. Die experimentelle Überprüfung dieser Annahme ist allerdings eine Herausforderung, die die Neurobiologen noch etliche Jahre beschäftigen dürfte.

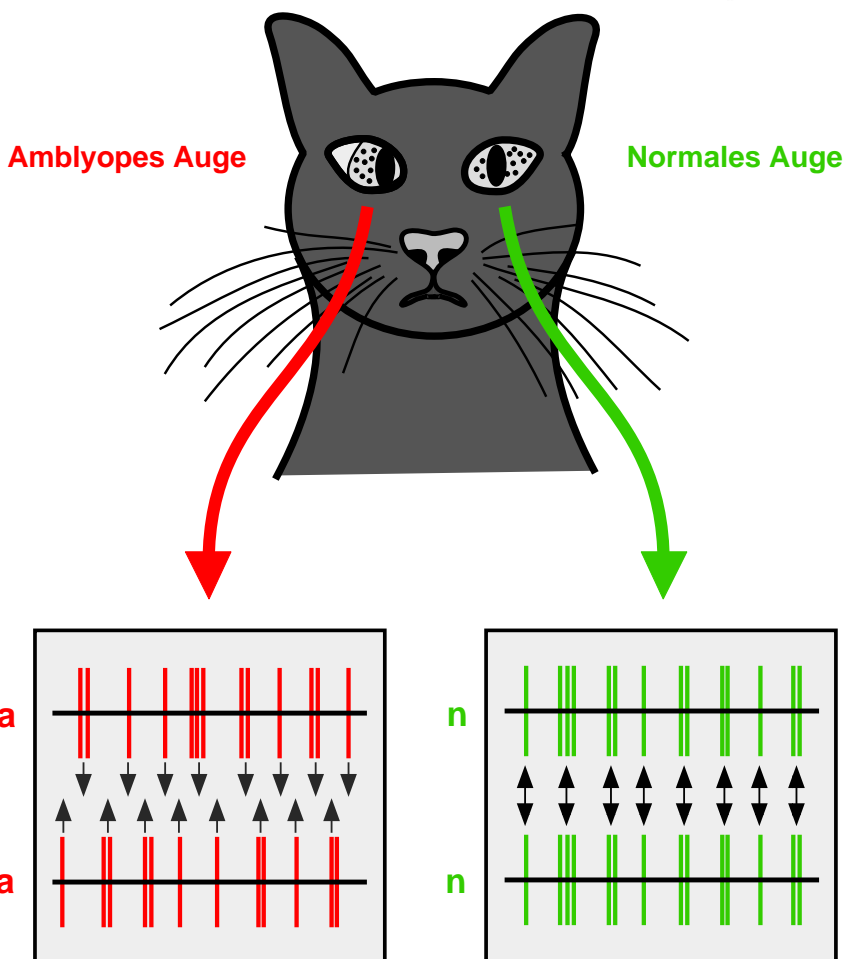


Bild 7: Die Untersuchungen zur Synchronisation in der Sehrinde von Tieren mit einer Schielamblyopie wurden an Katzen vorgenommen, die mit einem Auge einwärts schielten – in diesem Fall mit dem rechten Auge. Dieses Auge entwickelt dann eine Sehschwäche, die als Schielamblyopie bezeichnet wird. Der untere Bildteil illustriert die zeitlichen Korrelationen zwi-

sehen Zellen, die Signale vom amblyopen Auge (a, linker Bildteil) beziehungsweise vom normalen Auge (n, rechter Bildteil) verarbeiten. Zwischen Neuronen, die vom normalen Auge aktiviert werden, tritt eine deutliche Synchronisation auf, wie es die Pfeile andeuten. Zwischen jenen Zellen, die vom amblyopen Auge versorgt werden, gibt es dagegen keine Synchronisation.

Dr. **Andreas K. Engel** studierte Medizin und Philosophie in Saarbrücken, München und Frankfurt und ist seit 1987 als wissenschaftlicher Mitarbeiter am Frankfurter Max-Planck-Institut für Hirnforschung tätig, wo er sich mit der Reizverarbeitung im Sehsystem höherer Wirbeltiere beschäftigt. Neben seinen physiologischen Forschungen befaßt er sich mit philosophischen Problemen der Kognitionswissenschaft. Derzeit leitet er als Heisenberg-Stipendiat der Deutschen Forschungsgemeinschaft eine Arbeitsgruppe in der Neurophysiologischen Abteilung des Frankfurter Max-Planck-Instituts. Er lehrt als Privatdozent an der Universität Frankfurt. Dr. **Wolf Singer** ist seit 1981 Direktor der Abteilung für Neurophysiologie am Max-Planck-Institut für Hirnforschung und hat eine Professur für Physiologie an der Universität Frankfurt inne. Er studierte Medizin in München und Paris. Zu seinen Hauptarbeitsgebieten gehören neben den Experimenten zur Dynamik neuronaler Signalverarbeitung die Erforschung von Architektur und Entwicklung des Sehsystems sowie die Untersuchung von Langzeitveränderungen der synaptischen Übertragung in neuronalen Netzwerken.

Literaturhinweise

Oscillatory Responses in Cat Visual Cortex Exhibit Inter-columnar Synchronization which Reflects Global Stimulus Properties. Von Charles M. Gray, Peter König, Andreas K. Engel und Wolf Singer in: Nature, Band 338, Seiten 334 bis 337, 1989.

Interhemispheric Synchronization of Oscillatory Neuronal Responses in Cat

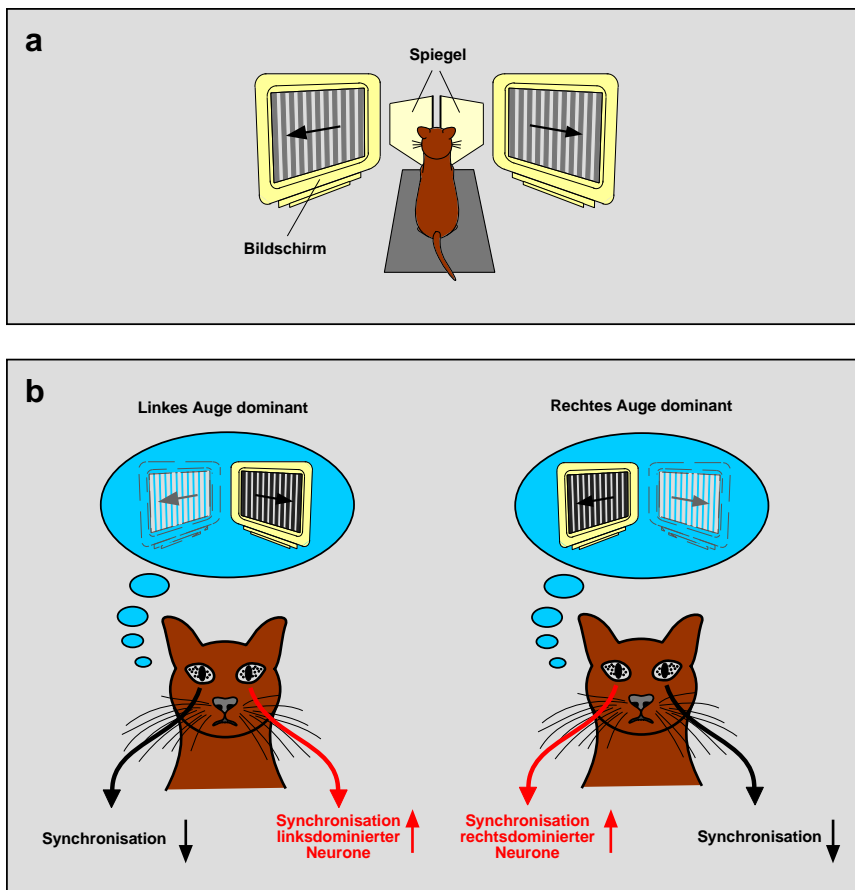


Bild 8: Neuronale Synchronisation bei binokulärem Wettstreit. Um binokulären Wettstreit zu induzieren, werden zwei Spiegel vor den Augen des Versuchstieres platziert, so daß die Augen mit unterschiedlichen Mustern gereizt werden, die auf zwei Monitoren dargeboten werden (a). Bei dieser Art der Reizung nimmt die Katze abwechselnd das linke und das rechte Streifenmuster wahr. Entscheidend ist, daß es zu einem Wechsel des subjektiven Perzepts kommt, obwohl beide Reizmuster ohne Unterbrechung dargeboten werden. Dem Versuchstier wurden Elektroden in der Sehrinde chronisch implantiert, so daß die neuronale Aktivität – für das Tier schmerzfrei – im Wachzustand registriert werden kann. Eine schematische Darstellung (b) verdeutlicht das experimentelle Ergebnis. Es lassen sich in diesem Paradigma zwei perzeptive Zustände unterschei-

den: Einerseits gibt es Episoden, in denen das dem linken Auge gezeigte Muster perzeptiv dominiert und das auf dem rechten Auge dargebotene Muster unterdrückt wird (links). Dann gibt es Episoden, in denen der umgekehrte Effekt auftritt und das rechte Auge die Wahrnehmung dominiert (rechts). In solchen Episoden wurde die Aktivität von Neuronen untersucht, die vom linken oder vom rechten Auge aktiviert werden. Wie unten angedeutet, synchronisieren immer jene Neurone stärker untereinander, die den dominanten Reiz verarbeiten. Wenn also zum Beispiel das linke Auge dominant ist, verbessert sich die Synchronisation unter den Zellen, die Information von diesem Auge erhalten. Die zeitliche Korrelation zwischen den Neuronen, die vom rechten Auge aktiviert werden, nimmt dagegen ab. Bei Dominanz des rechten Auges verhält es sich umgekehrt.

Visual Cortex. Von Andreas K. Engel, Peter König, Andreas K. Kreiter und Wolf Singer in: Science, Band 252, Seiten 1177 bis 1179, 1991.

Temporal Coding in the Visual Cortex: New Vistas on Integration in the Nervous System. Von Andreas K. Engel, Peter König, Andreas K. Kreiter, Thomas B. Schillen und Wolf Singer in: Trends in Neurosciences, Band 15, Seiten 218 bis 226, 1992.

Visual Feature Integration and the Temporal Correlation Hypothesis. Von Wolf Singer und Charles M. Gray in: An-

nual Review of Neuroscience, Band 18, Seiten 555 bis 586, 1995.

Prinzipien der Wahrnehmung – das visuelle System. Von A. K. Engel in: Kopf-Arbeit. Gehirnfunktionen und kognitive Leistungen, Hrsg. von G. Roth und W. Prinz. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Seiten 181 bis 207, 1996.

Visuomotor Integration is Associated with Zero Time-lag Synchronization among Cortical Areas. Von Pieter R. Roelfsema, Andreas K. Engel, Peter König und Wolf Singer in: Nature, Band 385, Seiten 157 bis 161, 1997.