

ERWIN NEHER

SIGNALE IM NERVENSYSTEM: WAS ›SIEHT‹
UND VERARBEITET UNSER GEHIRN

Das Phänomen ›Bioelektrizität‹ hat die Menschen seit Jahrhunderten bewegt. Bei den berühmten Experimenten der italienischen Wissenschaftler Luigi Galvani und Alessandro Volta standen elektrische Entladungen und die damit auslösbaren Zuckungen, sowohl in tierischen Nerv-Muskel-Präparaten als auch im menschlichen Körper, im Mittelpunkt. Seit dieser Zeit wurde intensiv über die Ursachen für diese Erscheinungen und über die Bedeutung der Bioelektrizität geforscht, wobei wir uns darüber im Klaren sein müssen, daß ›Elektrizität‹ zu dieser Zeit ein ganz anderes Gesicht hatte als heute. Sie war geprägt von Phänomenen der sog. Elektrostatik: Blitze, Funken, Reibungselektrizität und Leydener Flaschen. Elektromagnetismus, Elektromotoren, Beleuchtung, elektrische Schaltkreise waren erst denkbar, nachdem Alessandro Volta seine ›Pila‹, die erste belastbare Stromquelle, erfunden hatte – als Ergebnis seiner Experimente über ›Bioelektrizität‹.

Das Verständnis der Signale im Nervensystem erfuhr einen weiteren wesentlichen Impuls hundert Jahre später durch die Neuroanatomie an der Schwelle zum 20. Jahrhundert. Vor allem der spanische Neuroanatom Ramon y Cajal hat durch seine lichtmikroskopischen

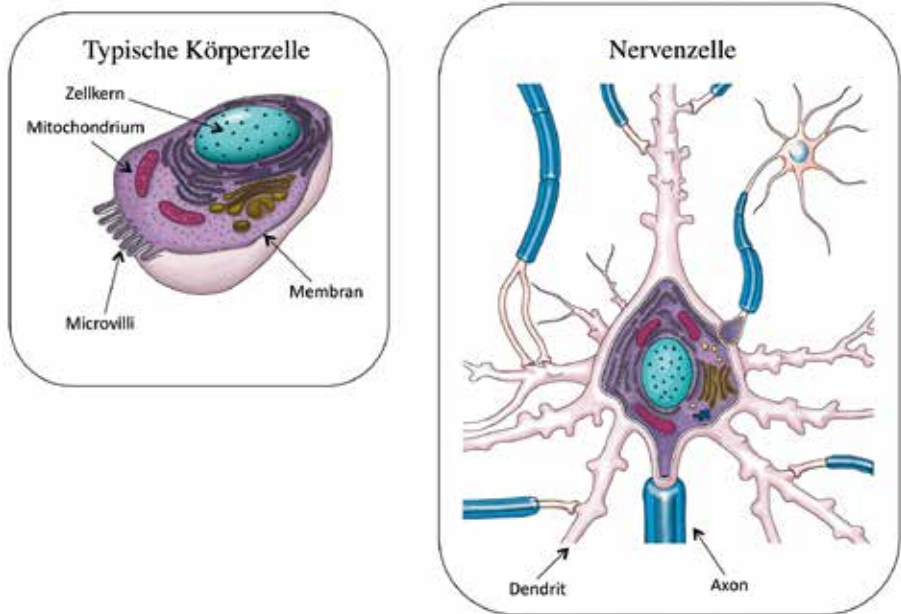


Abb. 1: Die Nervenzelle (rechts) im Vergleich mit einer typischen Körperzelle (links)

Beobachtungen dafür die Grundlage gelegt. In seinen berühmten Zeichnungen finden sich die filigranen Formen einer Vielzahl verschiedener Typen von Nervenzellen, sowie häufig kleine Pfeile, die darstellen, wie sich Ramon y Cajal den Signalfluß im Nervensystem vorstellte. Heute wissen wir, daß er dabei meist recht hatte, obwohl er damals noch nicht wissen konnte, um welche Art von Signalen es sich handelte. Ein Zeitgenosse von Cajal, Julius Bernstein, jedoch hatte bereits im Jahre 1868 erstmals kurze elektrische Impulse an Nerv und Muskelgewebe nachgewiesen¹ und stellte 1902 seine sog. »Membrantheorie« auf.² Danach ist jede lebende Zelle von einer Membran umgeben, die einen elektrisch leitfähigen Zellinnenraum vom Zelläußeren trennt. Abbildung 1 kann als Zusammenschau der Einsichten von Cajal und Bernstein aufgefaßt werden. Sie stellt links einen einfachen Zelltyp im Querschnitt dar, wie er in verschiedenen Geweben des menschlichen Körpers gefunden wird. Die Au-

Benhaut oder ›Membran‹ umschließt den Zellkörper lückenlos. Im Inneren der Zelle befinden sich Zellorganellen, wie z. B. Zellkern, Mitochondrien (Energieförderer) und endoplasmatisches Retikulum. Viele Zelltypen besitzen Ausstülpungen, wie z. B. die Mikrovilli (links, unten). Die Nervenzelle (rechts) zeigt einen sehr ähnlichen Aufbau im Inneren, weist jedoch besonders ausgeprägte Ausstülpungen auf: Eine dieser Strukturen, das Axon (oder die Nervenfaser), ist eine schlauchartige Ausstülpung, deren Länge das Tausendfache des Zelldurchmessers erreichen kann. Elektrisch gesehen wirkt das Axon wie ein Kabel, wobei die Membran als Isolator den leitfähigen Innenraum vom leitfähigen Außenraum trennt. Auf ihm breitet sich der Nervenimpuls aus, der immer dann ausgelöst wird, wenn die ›Reizung‹ der Nervenzelle einen bestimmten Schwellenwert überschreitet. Orte der ›Reizung‹ sind die Synapsen, an denen die Nervenendigungen vorgeschalteter Nervenzellen die nachgeschaltete Zelle kontaktieren. Dies geschieht hauptsächlich an den ›Dendriten‹, der zweiten Art besonderer Ausstülpungen von Nervenzellen. Eine Nervenzelle erhält im Durchschnitt solche Reize von etwa 10000 vorgeschalteten Nervenzellen, addiert diese auf und – wie schon erwähnt – generiert ihrerseits ein Aktionspotential, wenn ein gewisser Schwellenwert überschritten wird. Unser Zentralnervensystem (ZNS) ist insgesamt ein Netzwerk von etwa 100 Milliarden solcher Zellen, die sich gegenseitig erregen und hemmen und in der Summe die Leistung erbringen, die wir im täglichen Leben erfahren. Im Folgenden werde ich zunächst über eigene Arbeiten berichten, die es erstmals ermöglichten, Ionenkanäle, die elementaren Signalvermittler in den Membranen der Körperzellen, im Detail zu studieren. Daran anschließend werde ich der Frage nachgehen, welche Bedeutung Nervenimpulse im ZNS haben, oder – anders ausgedrückt – welche Botschaft sie vermitteln. Dies werde ich anhand von Literaturbefunden über die ersten Stufen der visuellen Informationsverarbeitung im ZNS aufzuzeigen versuchen.

Nervenimpulse und Ionenkanäle

Unser Wissen über ›elektrische Erregbarkeit‹ von Membranen hat einen Quantensprung erfahren, als die britischen Physiologen Alan Hodgkin und Andrew Huxley im Jahre 1952 ihre ›Ionentheorie‹ veröffentlichten.⁵ Ihnen gelang es durch Messungen an der sog. ›Riesenfaser‹ des Tintenfisches, die über die Nervenmembran fließenden Ströme aufzuspalten in einen Anteil, der von Natriumionen getragen wird, und einen zweiten, der durch Kaliumionen vermittelt wird. Sie konnten zeigen, daß beide Stromkomponenten sich in charakteristischer Weise mit dem Membranpotential ändern, derart, daß nach einer anfänglichen Reizung zunächst ein Einstrom von Natriumionen erfolgt, der das Membranpotential in positiver Richtung verändert. Der Einstrom ist jedoch nur von kurzer Dauer und wird gefolgt von einem Ausstrom von Kaliumionen, der das Membranpotential wieder auf den Ausgangswert zurückführt. Außerdem konnten Hodgkin und Huxley rechnerisch zeigen, daß sich auf einer schlauchartigen Struktur mit diesen Leitfähigkeitseigenschaften eine Erregung wellenartig ausbreitet – genau so, wie es in der Tintenfischfaser (wie auch in anderen Nervenfasern) beobachtet wird. Das ›Aktionspotential‹ der Nervenfasern konnte somit auf spannungsabhängige Permeabilitätsänderungen der Membran zurückgeführt werden.

In den späten Sechzigerjahren, als ich mich in meiner Doktorarbeit mit der weiteren Charakterisierung von Strömen der Nervenmembran beschäftigte, war eine der dringendsten Fragen: Was ist der molekulare Mechanismus der Permeabilitätsänderungen der Nervenmembran? Hodgkin und Huxley hatten in ihren Arbeiten von ›gates‹, also Toren oder Schaltern gesprochen, die durch die Membranspannung geöffnet und geschlossen werden. Dies legte natürlich das Vorhandensein von porenartigen Strukturen in der Membran, sogenannten Ionenkanälen, nahe. In der Literatur der Sechzigerjahre wurde jedoch eine Vielzahl alternativer Mechanismen diskutiert, z. B. Ionencarrier, welche Ionen im ›Huckepack‹ einzeln über die Membran transportieren, oder Phasenübergänge der Lipidmem-

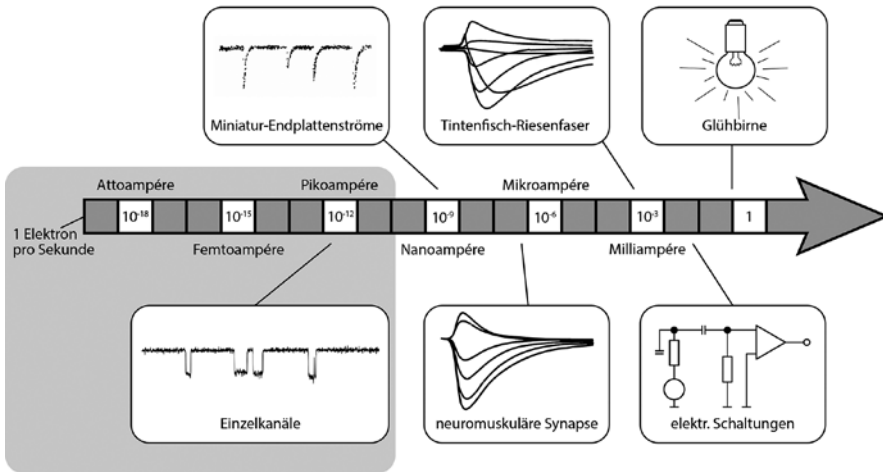


Abb. 2: Meßgröße ›Strom‹ in logarithmischer Darstellung mit Beispielen typischer Meßsignale oder stromführender Objekte: 1 Ampere: typischer Strom in Glühbirnen und elektrischen Apparaten; 1 milliAmpere oder 10^{-3} A: typischer Strom in elektronischen Schaltungen und größter beobachtbarer Strom in biologischen Geweben, z. B. in der Riesenfaser des Tintenfisches; 1 mikroAmpere oder 10^{-6} A: Strom an der neuromuskulären Synapse (der vom Nervenimpuls in einer Muskelfaser ausgelöste Strom); 1 nanoAmpere oder 10^{-9} A: der Strom, der bei der Freisetzung von Neurotransmittern aus einem einzelnen synaptischen Vesikel ausgelöst wird; 1picoAmpere oder 10^{-12} A: der Strom, der durch einen einzelnen Ionenkanal fließt.

bran. Es gab jedoch auch einen deutlichen experimentellen Hinweis auf die Existenz von Ionenkanälen: Messungen an künstlichen Membranen, sog. bimolekularen Lipidschichten, hatten gezeigt, daß solche Membranen relativ gute elektrische Isolatoren sind. Bei Zugabe kleinster Mengen bestimmter Antibiotika und Anlegen einer Spannung konnten jedoch schrittartige Veränderungen des Membranstroms beobachtet werden, die in ihren Eigenschaften genau dem entsprachen, was man erwartet, wenn sich diese Moleküle in die Membran einlagern und dabei Poren mit einer bestimmten Ionenleitfähigkeit bilden. Die Größe der dabei fließenden Ströme

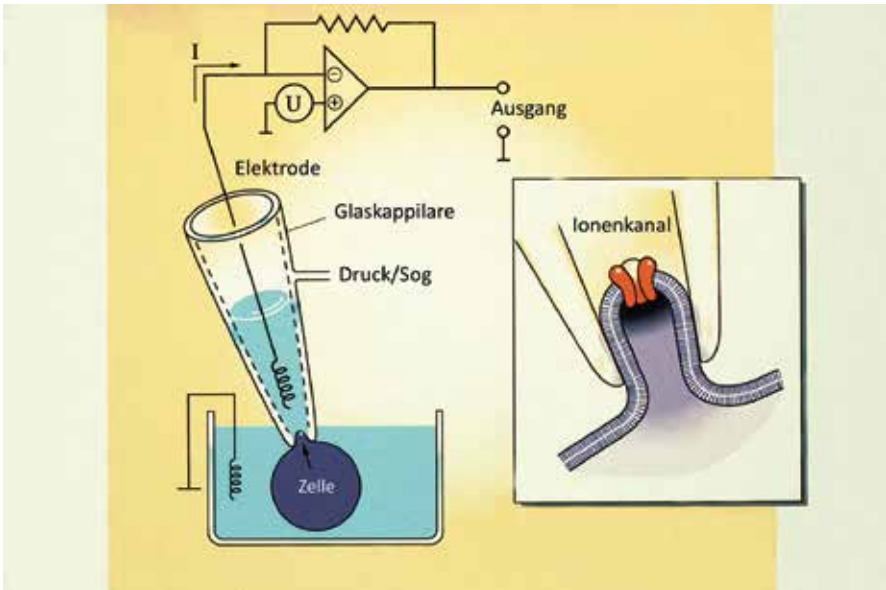


Abb. 3: Patch-Clamp-Technik.

Eine flüssigkeitsgefüllte Glaspipette wird berührend auf die Zelloberfläche aufgesetzt, um den damit abgedeckten Membranfleck (engl. »Patch«) elektrisch zu isolieren (siehe Text).
Rechts: Ausschnittsvergrößerung.

wurde im Bereich pico-Ampère (10^{-12} Ampère) bestimmt. Die große Herausforderung war es, festzustellen, ob (oder daß) diskret schaltende Ströme dieser Größenordnung auch in biologischen Membranen, vor allem in der Membran von Nervenfasern, auftreten.

Abbildung 2 vermittelt einen Eindruck über die Größe pico-Ampère. Der Pfeil soll die Meßgröße »Strom« darstellen, im logarithmischen Maßstab. Er reicht von 1 Ampère (links), der Größenordnung von Strömen in Glühbirnen und elektrischen Apparaten, bis atto-Ampère (10^{-18} Ampère, links). Entlang der Achse sind typische Beispiele für Ströme biologischer und nichtbiologischer Natur, jeweils im Abstand von drei Größenordnungen, aufgeführt (siehe Legende der Abbildung). Die oben erwähnte Herausforderung bestand darin, daß alle bekannten Methoden der Strommessung in biologischen

Gewebe mit einem Hintergrundrauschen von etwa 10^{-10} Ampère behaftet waren. Die interessierenden Ströme waren also etwa hundertmal kleiner als die erzielbare Meßgenauigkeit und lagen somit im ›Dunkeln‹ (angedeutet in Abb. 2 durch den grau eingefärbten Bereich). Als ich, zusammen mit Bert Sakmann, den Plan faßte, solche Ströme zu messen, war uns also klar, daß wir meßtechnisch völlig neue Wege gehen mußten. Unsere Lösung des Problems bestand in einer Meßanordnung, wie sie in Abb. 3 dargestellt ist und heute als die sog. ›Patch Clamp‹-Technik bekannt ist.

Beim ›Patch Clamp‹ wird nicht, wie traditionell üblich, mit sehr feinen, spitzen Glaskapillaren in die Zellen eingestochen. Vielmehr werden etwas größere pipettenförmige Kapillaren berührend auf die Zelle aufgesetzt mit dem Ziel, den damit bedeckten Membranfleck (engl. patch) für die elektrische Messung zu isolieren. Falls sich dann, wie in der Ausschnittvergrößerung (Abb. 3) gezeigt, auf dem isolierten Membranbereich ein Ionenkanal befindet, so sollte es möglich sein, dessen Strombeitrag, isoliert vom ›Rauschen‹ anderer Signalquellen, zu messen. Für die Verwirklichung dieses Meßprinzips mußte eine Reihe von technischen Problemen gelöst werden. Das wichtigste war das Erzielen einer möglichst guten ›Abdichtung‹ des Membranflecks gegenüber dem Rest der Zelle. Die Erfahrung zeigte nämlich, daß bei einfachem Aufsetzen einer flüssigkeitsgefüllten Glaspipette auf die Zelle keineswegs sofort ein guter Abdichtwiderstand zustande kommt. Es verbleibt in der Regel zwischen Glas und Membran eine Flüssigkeitsschicht, die elektrisch gesehen einen Nebenschluß darstellt. Einfache physikalische Überlegungen haben uns gezeigt, daß dieser Nebenschluß die dominierende Rauschquelle der Messung darstellt und daß wir unser Ziel nur erreichen können, wenn es uns gelingt, den Abdichtwiderstand (elektrischer Widerstand zwischen Pipetteninnerem und Außenbereich) massiv zu erhöhen. Dies gelang uns schließlich durch eine Kombination verschiedener Manipulationen, vor allem durch leichtes Ansaugen des Membranflecks, wie in Abb. 3 dargestellt.

Wie erwartet konnten wir mit dieser Methode diskretes Schalten von Ionenkanälen nachweisen. Abb. 4 zeigt Messungen, die mein Mitar-

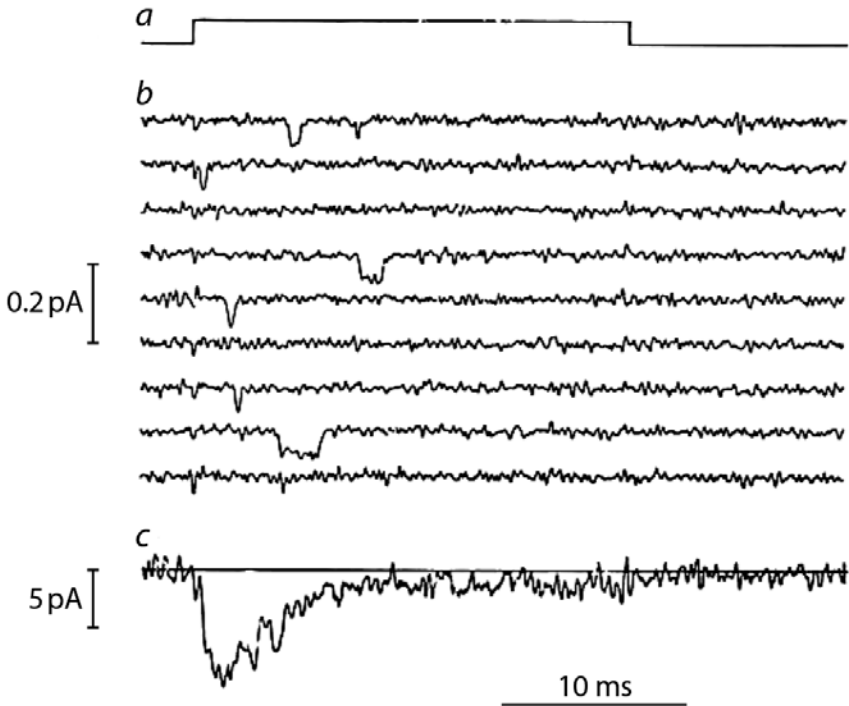


Abb. 4: Registrierung von Einzelkanalantworten elektrisch erregbarer Na^+ -Kanäle.

- a) Zeitverlauf der angelegten Spannung;
- b) einige Beispiele von rechteckigen Strombeiträgen einzelner Na^+ -Kanäle, die vermehrt kurz nach Veränderung der Spannung auftreten;
- c) Summenantwort, gewonnen aus der Überlagerung vieler Einzelantworten, wie in b) gezeigt.

beiter Fred Sigworth an Membranen von Muskelzellen durchgeführt hat. Diese besitzen Natriumkanäle, welche ähnlich den neuronalen Natriumkanälen bei Positivierung (Depolarisation) der Membranspannung kurz öffnen. Spur (a) zeigt die angelegte Spannung, einen rechteckförmigen Reiz, der etwa 25 tausendstel Sekunden andauert. In Teil (b) sind einzelne Stromspuren gezeigt, die bei repetitiver Applikation des Reizes registriert wurden. In einigen der Spuren

sind deutlich kurzzeitige Ausschläge nach unten zu erkennen, welche jeweils ein kurzzeitiges Öffnen eines einzelnen Natriumkanals darstellen. Diese Ereignisse häufen sich zu Beginn des jeweiligen Reizes, ihr Eintreten ist jedoch ›stochastisch‹, ebenso wie ihre Dauer. Die ›Stochastik‹ identifiziert die Ereignisse als Einzelmolekülreaktionen, welche aufgrund der thermischen Bewegung zufallsmäßig angeregt werden. Bildet man den Mittelwert vieler solcher Spuren, so erhält man einen Zeitverlauf, wie in Teil (c) der Abbildung dargestellt. Dieser reproduziert erstaunlich gut die Natriumströme, wie sie von Hodgkin und Huxley am Tintenfischaxon gemessen wurden. Unsere Messungen gelten somit als Nachweis, daß der Nervenimpuls durch kurzzeitig anschaltende Ionenkanäle getragen wird.

Die ›Botschaft‹ von Nervenimpulsen

Ich hatte bereits eingangs erläutert, daß unser Zentralnervensystem (ZNS) ein Netzwerk von etwa 100 Milliarden Nervenzellen ist, die sich mittels Nervenimpulsen (sog. Aktionspotentialen) und über Synapsen gegenseitig beeinflussen. Ein Verständnis der Funktion des ZNS erfordert Antworten auf die Frage, was Aktionspotentiale eigentlich bedeuten. Dies ist relativ einfach zu beantworten für die Ein- und Ausgänge des Systems. Das ZNS erhält Informationen über die Umwelt durch unsere Sinnesorgane. Aktivität im Riechnerv z.B. bedeutet Anwesenheit bestimmter Geruchsstoffe, oder der plötzliche Anstieg von Aktivität im Hörnerv bedeutet Einsetzen eines Geräusches. Auf der Ausgangsseite des ZNS ist die Steuerung des Bewegungsapparates eine der wichtigsten Aufgaben. Hier bedeutet Aktivität motorischer Nerven Kontraktion des jeweiligen innervierten Muskels. Ziel neurobiologischer Forschung der letzten Jahrzehnte war es, die sehr viel schwierigere Frage zu beantworten, wie die Information, welche von den Sinnesorganen geliefert wird, weiterverarbeitet wird und welche Bedeutung der Aktivität in den verschiedensten Hirnregionen zukommt. Im Folgenden will ich Erfolge in dieser Hinsicht am Beispiel der Signalverarbeitung im

visuellen System beschreiben. Anhand von Literaturbefunden will ich versuchen, den Weg der Signale von den Photorezeptoren der Retina bis in die ersten Stationen im visuellen Kortex zu verfolgen, um darzulegen, welche Merkmale dabei herausgearbeitet werden. Eine umfassende Darstellung verschiedenster Aspekte der visuellen Informationsverarbeitung ist in der Niederschrift des Vortrags von Eric R. Kandel während der Jahrestagung 2012 zu finden.⁴

Die Linse des Auges projiziert ein Abbild der Außenwelt auf die Retina. Dort wird das einfallende Licht von den Photorezeptorzellen umgesetzt in eine elektrische Spannung, wobei einzelne Photorezeptorzellen beschränkt vergleichbar sind mit den Pixeln einer Digitalkamera. Jedoch nur hier, in der Schicht der Rezeptorzellen, ist dies der Fall. Die Retina ist ein komplexes Netzwerk von Neuronen, die von den Photorezeptorzellen über Synapsen erregt und gehemmt werden und schließlich Aktionspotentiale in den sog. Ganglienzellen hervorrufen. Die Ganglienzellen stellen die Ausgangsstation der Retina dar, da ihre Axone den Sehnerv bilden, der die visuelle Information über das Genikulatum in den Kortex übermittelt.

Was ›sehen‹ die Ganglienzellen? Oder anders formuliert, auf welche Lichtreize reagieren Ganglienzellen? Dazu muß zunächst festgestellt werden, daß jede Ganglienzelle ein bestimmtes ›Rezeptives Feld‹ besitzt – eine Region der Netzhaut, die ihre Aktivität beeinflusst.⁵ In Abb. 5 ist dieser Bereich als dunkle Scheibe dargestellt. Die Abbildung zeigt außerdem in der rechten Spalte das zeitliche Aktivitätsmuster einer typischen Ganglienzelle als eine Abfolge von Aktionspotentialen. Die oberste Zeile stellt den Fall dar, daß das Zentrum des rezeptiven Feldes der Zelle (weißer Bereich innerhalb der obersten dunklen Scheibe) beleuchtet wird. Man kann erkennen, daß die Zelle spontan, d. h. bereits vor Lichteinwirkung, aktiv ist. Während der Lichteinwirkung nimmt die Frequenz der Aktionspotentiale zu, fällt jedoch bereits vor Ende des Lichtreizes auf den Ausgangswert zurück. Die Abnahme nennt man Desensitisierung oder Adaption. Es ist eine Folge der speziellen Verschaltungen innerhalb des retinalen Nervennetzwerkes. In der zweiten Zeile der Abbildung

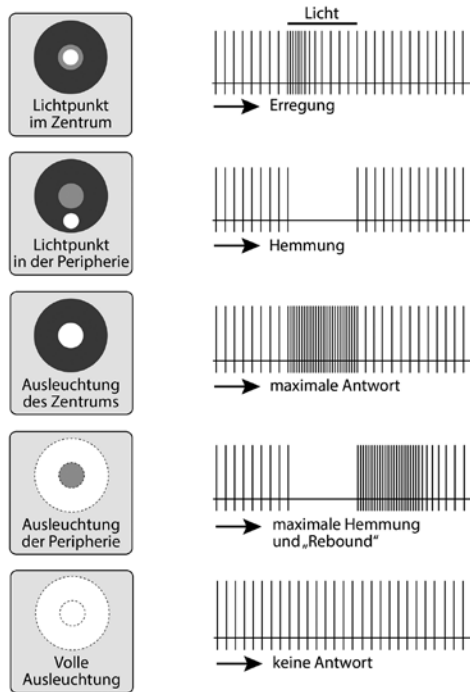


Abb. 5: Rezeptives Feld der Ganglionzellen.

Links: Schematische Darstellung des Rezeptivfeldes einer Ganglionzelle (d. h. derjenigen Regionen der Netzhaut, aus der die Zelle Information erhält). Es besteht aus einem zentralen Bereich (halbdunkel) und aus einem peripheren Bereich (dunkel). Hell eingefärbte Bereiche stellen die Beleuchtung dar.

Rechts: Typische Folgen von Aktionspotentialen, wie sie in einer Ganglionzelle registriert werden, wenn deren Rezeptivfeld kurzzeitig so belichtet wird, wie jeweils links dargestellt.

ist der Fall dargestellt, wenn ein Bereich in der Peripherie des Rezeptivfeldes ausgeleuchtet wird. Dies führt zu einer Hemmung der Aktivität der Zelle. Die dritte und vierte Zeile der Abbildung zeigt die Fälle maximaler Ausleuchtung des Zentrums bzw. maximaler Ausleuchtung der Peripherie, was jeweils maximale Effekte erzeugt. Hinweisen möchte ich auf den sog. ›Rebound‹ im letzteren Fall, nämlich auf eine Episode erhöhter Aktivität nach dem Ende der Hem-

mung. Der interessanteste Fall ist jedoch der in der untersten Zeile gezeigte, nämlich das Fehlen jeder Reaktion, wenn das ganze rezeptive Feld gleichmäßig ausgeleuchtet wird. In diesem Sinne lautet die Antwort auf die Frage: Was sieht die Ganglienzelle? – hauptsächlich Kontraste: Kontraste im räumlichen Sinn (nämlich zwischen Zentrum und Peripherie) und zeitliche Kontraste (Adaption und Rebound!).

Es muß hinzugefügt werden, daß die beschriebenen Eigenschaften von Ganglienzellen nur auf eine allerdings relativ häufige Klasse solcher Ganglienzellen zutreffen. Andere Typen von Ganglienzellen reagieren genau umgekehrt, d. h., sie werden bei Beleuchtung des Zentrums gehemmt und bei Beleuchtung der Peripherie erregt. Wieder andere Ganglienzellen sind spezialisiert auf Bewegung oder auf das sog. ›looming‹, d. h. schnelles Größerwerden eines Objekts, wie es bei Annäherung desselben der Fall ist. Zusammenfassend kann man feststellen, daß die Information, die der Kortex über den Sehnerv erhält, weitgehend vorverarbeitet ist und hauptsächlich bestimmte Aspekte – Kontraste, Bewegungen, etc. – wiedergibt. Einer der Gründe für diese Vorverarbeitung ist die Notwendigkeit der Datenreduktion. Es wäre kaum möglich, ein Bild, das in seiner Auflösung etwa der einer 500 Megapixel-Kamera entspricht, pixelweise über den Sehnerv mit der erforderlichen Geschwindigkeit in den Kortex zu übertragen.

Was geschieht weiter mit dem Informationsstrom, den der Sehnerv liefert? Zunächst wird er im Genikulatum aufgespalten in drei oder mehr Ströme, die verschiedene Aspekte beinhalten. Der wohl wichtigste Datenstrom wird in den primären visuellen Kortex weitergeleitet. Was ›sehen‹ die Neurone in dieser Hirnregion? Antworten darauf waren zunächst vage, da diese Zellen nur sehr wenig aktiv sind und kaum auf lokale Lichtreize reagieren. Im Jahre 1959 jedoch entdeckten David Hubel und Torsten Wiesel,⁶ daß diese Zellen sehr wohl zu heftiger Aktivität angeregt werden können, indem man Linienkontraste über ihr rezeptives Feld bewegt. Das Besondere an dieser Entdeckung war, daß die Zellen eine ausgeprägte Richtungsselektivität aufwiesen, d. h., sie reagierten nur, wenn der Linienkon-

trast eine bestimmte Orientierung hatte. Benachbarte Zellen zeigten ähnliches Verhalten, reagierten jedoch meist auf unterschiedliche Orientierungen. Die Forscher konnten zeigen, daß diese Hirnregion sozusagen eine ›Landkarte‹ von Linienkontrasten bestimmter Orientierungen darstellt.

Wenn wir den Weg der Signale von der Retina in den Kortex verfolgen, so können wir feststellen, daß die Repräsentation der Information über die Umwelt immer abstrakter wird:

- Nur auf der Ebene der Photorezeptorzellen entsprechen die lichtinduzierten Signale dem Hell-Dunkel-Muster der Außenwelt.
- Bereits auf der Ebene der Ganglienzellen und im Sehnerv finden wir eine ›Landkarte‹ von lokalen und zeitlichen Kontrasten.
- Im primären visuellen Kortex schließlich liegen ›Landkarten‹ von Orientierungen vor.

Dabei ist zu erkennen, daß auf jeder Ebene bestimmte Aspekte herausgearbeitet werden, während andere verlorengehen, z. B.:

- Die Ganglienzellen fokussieren auf Information über Kontraste unter teilweisem Verlust der Information über absolute Helligkeitswerte.
- Die Zellen des visuellen Kortex erkennen die Richtung von Linienkontrasten unter Verlust höherer Ortsauflösung (die rezeptiven Felder dieser Zellen sind relativ groß).

Dies sind nur die allerersten Stationen der visuellen Informationsverarbeitung. Dutzende weiterer Hirnareale sind mit der Interpretation visueller Information befaßt und reagieren bevorzugt auf bestimmte Aspekte wie z. B. Farbe, Bewegung, Objektgrenzen, räumliche Anordnung, Formen und insbesondere auf Gesichter. Ein sehr aktuelles Forschungsthema umfaßt die Frage, wie und in welchen Regionen im ZNS diese Informationen wieder zusammengeführt werden zu einem ganzheitlichen Bild, wie wir es subjektiv wahrnehmen. Eine Vielzahl von wohlbekanntem visuellen Phänomenen und auch Illusionen deutet darauf hin, daß dieser Prozeß der Fragmentierung und Widersynthese der visuellen Information auch im menschlichen ZNS stattfindet. So können wir z. B. mühelos Objekte in einer einfachen Strichzeichnung erkennen, obwohl

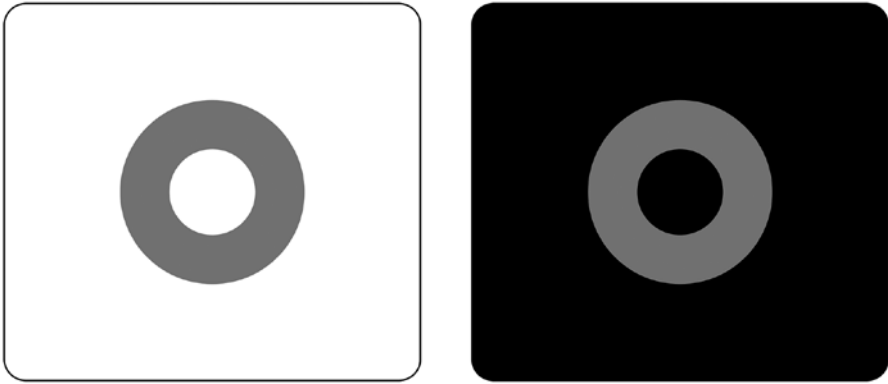


Abb. 6: Die subjektive Helligkeitswahrnehmung hängt vom Umfeld ab!
Die beiden grauen Ringe sind physikalisch gleich hell.

das Hell-Dunkel-Muster der Zeichnung, welches die Linse auf die Retina projiziert, ein vollkommen anderes ist als dasjenige, was die Objekte selbst erzeugen. Der Grund dafür ist, daß unser Gehirn das »Gesehene« sowieso in Linienkontraste zerlegt, die in ähnlicher Form in der Strichzeichnung in »Reinform« enthalten sind.

Der partielle Verlust der Information über absolute Helligkeit läßt sich eindrucksvoll in der unterschiedlichen Wahrnehmung physikalisch gleich heller Flächen bestätigen, wenn diese einmal in einer hellen, zum anderen in einer dunklen Umgebung präsentiert werden (Abb. 6). Daß unser Gehirn viele Aspekte des Gesichtsfeldes nicht in absoluten Größen repräsentiert, sondern im Kontext der Umgebung, ist auch besonders deutlich beim Farbsehen nachzuweisen. Der subjektive Eindruck von Farben ist keineswegs kongruent mit den physikalisch durch das Spektrum definierten Farben. Wir interpretieren Farben weitgehend auf der Basis von Unterschieden zur Umgebung – wie es auch für Unterschiede in der Gesamthelligkeit gilt.

Warum vollzieht sich in unserem Gehirn ein derart komplizierter Prozeß der Zerlegung des Bildes in mehr oder weniger abstrakte Elemente und das nachträgliche Zusammensetzen in eine subjektiv

wahrgenommene Szene? Ein Teil der Antwort ist wohl die bereits erwähnte Notwendigkeit der Datenreduktion und Fokussierung auf relevante Aspekte. Der wichtigere Grund jedoch liegt in der evolutionsgeschichtlichen Rolle des visuellen Systems. Seine maßgebliche Aufgabe ist nicht das Erstellen von naturgetreuen Kopien des Hell-Dunkel-Musters der Umgebung, sondern das Erkennen von Objekten und Veränderungen in der Umwelt, welche für die Verhaltenssteuerung relevant sind. Was dafür zählt, ist nicht die konkret gegebene Helligkeit, Form und Größe eines Objektes oder einer Person, sondern seine Identifikation und Korrelation mit früheren Erfahrungen. Eine Frucht z.B. kann je nach Beleuchtung, Entfernung, Orientierung und teilweiser Abschattung auf der Retina die verschiedensten Hell-Dunkel-Muster erzeugen. Trotzdem muß sie von uns als solche erkannt werden. Sie muß klassifiziert werden und mit zuvor damit gemachten Erfahrungen, z.B. eßbar, wohl-schmeckend, bitter, in Zusammenhang gebracht werden. Nur dann ist eine sinnvolle Entscheidung möglich, ob sich der Aufwand lohnt, sie zu pflücken und sich einzuverleiben. Derartiges ›Sich-Zurechtfinden‹ in der Umwelt ist nicht nur die Aufgabe unseres visuellen Systems, sondern auch die der sensorischen Systeme aller höheren Organismen. Dabei wird die Information über die Umwelt in den wenigsten Fällen identisch sein mit früheren Erfahrungen mit denselben Objekten. Es ist daher die Aufgabe höherer Zentren des ZNS, Objekte und Personen trotz variabler und unvollständiger Repräsentation zu klassifizieren und mit Gedächtnisinhalten zu assoziieren. Es ist bemerkenswert, daß die Ingenieurwissenschaften gerade in Bezug auf diese Fähigkeiten des ZNS – Klassifizierung, assoziative Speicher – die bedeutendsten Erfolge verbuchen konnten. Sogenannte neuronale Netzwerke – Nachbildungen einfachster Verschaltungsmuster des ZNS im Computer – sind in der Lage, Korrelationen zwischen verschiedensten Eingangsgrößen zu ›erlernen‹, wenn die Verbindungen zwischen ihren Elementen nach bestimmten Lernregeln verändert werden. Dabei bildet das künstliche System nicht nur die Struktur neuronaler Verbindungen ab – nämlich sowohl konvergente als auch divergente Verschaltungen zwischen schichtartig

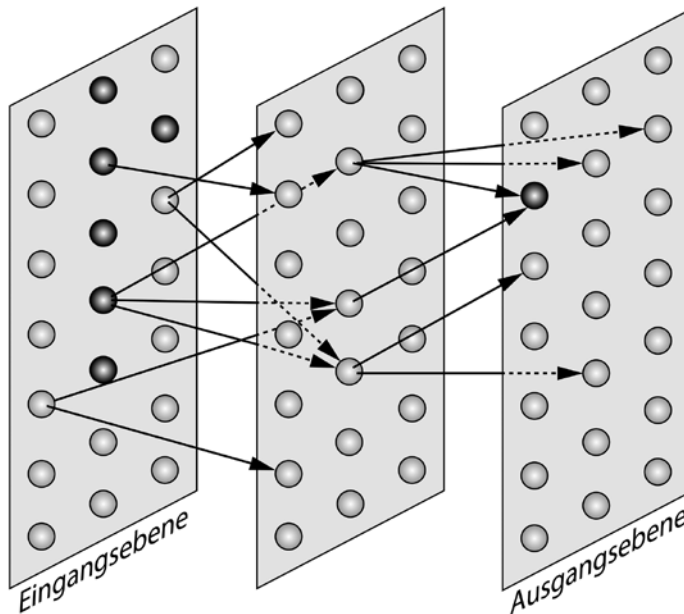


Abb. 7: Struktur Neuronaler Netzwerke

Jedes Element einer nachgeschalteten Ebene erhält Eingangssignale von vielen Elementen der vorgeschalteten Ebene (Konvergenz), integriert diese Signale und gibt das Resultat seinerseits wieder an viele Elemente der nachgeschalteten Elemente ab (Divergenz). Aus Gründen der Übersichtlichkeit ist hier nur ein Bruchteil der tatsächlichen Verbindungen gezeichnet. Ein solches Netzwerk kann »lernen«, bestimmte Muster zu erkennen. Wird z. B. auf die Eingangsebene die Ziffer »1« projiziert (wie in der Abb. durch Schraffierung der dabei aktiven Elemente angedeutet), so kann das System dahingehend trainiert werden, daß schließlich immer bei Anliegen einer »1« ein bestimmtes Element der Ausgangsebene aktiv wird. Einfache »Lernregeln« nach Hebb⁷ oder Kohonen,⁸ wodurch dies erreicht wird, besagen, daß – ausgehend von einer zufälligen Verteilung von Verbindungsstärken bei repetitiver Präsentation des zu lernenden Signals diejenigen Verbindungen verstärkt werden, welche aktiv waren und im nachgeschalteten Element eine Antwort hervorriefen. Alle anderen Verbindungen werden dabei abgeschwächt. Im Gehirn sind ähnliche Mechanismen als sog. »Langzeitpotenzierung« und »Langzeitdepression«

angeordneten Neuronen (siehe Abb. 7)–, sondern repliziert auch, was an dynamischen Veränderungen der Synapsenstärken während der Lernvorgänge im Gehirn stattfindet. Es ist erstaunlich, daß einige der sog. »höheren« Leistungen des ZNS auf diese Weise nachgebildet werden können. Dies sollte jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, daß wir von einem umfassenden Verständnis der Signalverarbeitung im ZNS noch weit entfernt sind.

Anmerkungen

- 1 Bernstein, J., *Ueber den zeitlichen Verlauf der negativen Schwankung des Nervenstroms*. Pfluegers Arch 1(1868) 173-207.
- 2 Bernstein, J., *Untersuchungen zur Thermodynamik der bioelektrischen Ströme*. Pfluegers Arch 92 (1902) 521-562.
- 3 Hodgkin, A. L., Huxley, A. F., *The components of membrane conductance in the giant axon of Loligo*. J Physiol 116 (1952) 473-496.
- 4 Kandel, E., *The Age of Insight*. Orden Pour le mérite. Reden und Gedenkworte. 40. Bd., Göttingen (2013).
- 5 Kuffler, S. W., *Discharge patterns and functional organization of mammalian retina*. J Neurophysiol. 16 (1953) 57-68.
- 6 Hubel, D.H., and Wiesel T.N. *Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex*. J Physiol 148 (1959) 574-591.
- 7 Hebb, D., *Organization of Behaviour*. New York (1949).
- 8 Kohonen, T., *Self-organized formation of topologically correct feature maps*. Biol. Cybernetics 43 (1982) 59-69.

bekannt. Es ist dabei erstaunlich, daß in einem solchen Netzwerk gleichzeitig eine Vielzahl von Inhalten gespeichert werden kann, ohne daß diese sich dabei gegenseitig auslöschen. Außerdem ist erstaunlich, daß ein solcher Speicher assoziative Eigenschaften hat, d. h., er kann Ähnlichkeiten zwischen erlernten Elementen bestimmen und auch Elemente erkennen, wenn diese leicht verfälscht oder unvollständig präsentiert werden.