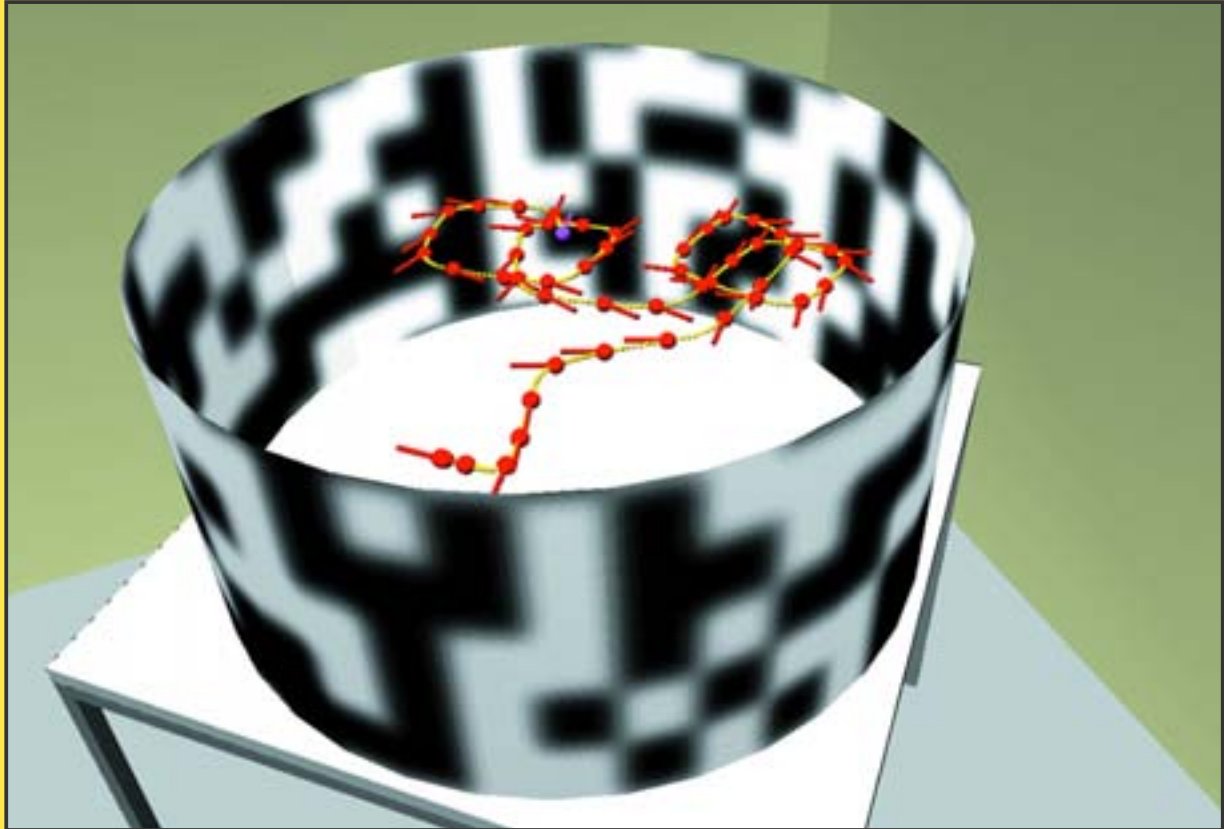


Forschung

an der Universität Bielefeld



Von der Nervenzelle zum Bewusstsein

Neurowissenschaften
an der Universität Bielefeld

- Tödlicher Verkehrsstau in der Nervenzelle
- Aus den Augen in den Sinn:
Wohin blickt ein Vogel?
- Aktives Sehen: Strategien und neuronale
Mechanismen der Raumorientierung
- Komplexes Verhalten erfordert kein
komplexes Gehirn
- Neuronale Netze: von Daten zu Bedeutung
- Epileptische Anfälle und Epilepsien
- Die Hirnaktivität auf dem Prüfstand
- Gehirn, Gedächtnis und Bewusstsein
- Anna, Anmut, Anker:
Die Struktur der Wörter im Gehirn
- Willensfreiheit – nichts als eine Illusion?
- Glaube und Gehirnwäsche

Universität Bielefeld

28/2005



Aktives Sehen: Strategien und neuronale Mechanismen der Raumorientierung

Martin Egelhaaf, Roland Kern,
Jens P. Lindemann, Holger Weiss

Fakultät für Biologie



Abb. 1: Bildfluss, der auf den Augen induziert wird, wenn man sich auf der Stelle dreht (obere Abbildung) oder wenn man sich geradeaus bewegt (untere Abbildung). Der Bildfluss wird schematisch durch die Überlagerung von drei aufeinander folgenden Bildern illustriert. Die Geschwindigkeit einzelner Bildpunkte wird beispielhaft durch Pfeile angedeutet. Wichtig ist, dass sich bei einer Drehung alle Bildpunkte mit gleicher Geschwindigkeit bewegen unabhängig vom Abstand der jeweiligen Objekte in der Umwelt. Im Gegensatz dazu hängt bei einer Geradeausbewegung der Bildfluss vom Abstand der Objekte ab und enthält somit Information über die Dreidimensionalität der Umwelt.

Welche Prozesse im Gehirn ermöglichen es Tieren und Menschen, sich in ihrer Umwelt zu bewegen, ohne mit Hindernissen zu kollidieren? Für die Analyse dieser grundlegenden, mitunter lebenswichtigen Leistung ist die Fliege ein exzellentes Modellsystem: Mit ihrem winzigen, kaum Stecknadelkopf großen Gehirn steuert sie ihr akrobatisches Flugverhalten und übertrifft dabei in mancher Hinsicht künstliche autonome Systeme bei weitem. Um das mit einem Miniaturgehirn so schnell und effizient leisten zu können, wendet die Fliege einen Kniff an: Sie formt durch die Dynamik ihrer eigenen Bewegungen die Bildfolge, die von ihren Augen aufgenommen wird, aktiv so, dass die Sehinformation vom Gehirn relativ leicht für die Verhaltenskontrolle genutzt werden kann. In Kooperation mit anderen Arbeitsgruppen untersuchen die Verfasser als Neurobiologen, ob ähnliche aktive Sehstrategien auch für andere Tiere bis hin zum Menschen wichtig sind und ob durch Berücksichtigung solcher biologischer Verhaltensstrategien eine neue Generation autonomer Roboter geschaffen werden kann, die in ihren Leistungen den biologischen Vorbildern näher kommen.

Wenn wir zum Beispiel zwei Fliegen über dem Frühstückstisch bei ihren rasanten Verfolgungsjagden zuschauen oder den blitzschnellen, zielgerichteten Sprung einer zunächst durch das Gebüsch schleichen- den Katze beobachten, wird klar, dass sich Tiere – und das gilt natürlich auch für uns Menschen – scheinbar mühelos in komplexen und sich ständig ändernden Umwelten orientieren können. Es mag überraschen, dass noch zu Beginn des neuen Jahrtausends Maschinen und Computer kaum in der Lage sind, derartiges autonomes Verhalten von Tier und Mensch erfolgreich zu reproduzieren. Zwar sind Computer im Ausführen von elementaren Rechenoperationen sehr viel schneller als Menschen. Geht es jedoch um andere, scheinbar einfachere Leistungen, wie z.B. die Orientierung in komplex strukturierten Umwelten, sind Menschen und Tiere, wie Katzen oder gar Insekten, künstlichen Systemen noch weit überlegen. Ein prinzipielles Verständnis der Verhaltens-

strategien von Tieren und der Funktionsweise der neuronalen Netzwerke ihrer Gehirne ist deshalb nicht nur eines der faszinierendsten und ambitioniertesten wissenschaftlichen Ziele, sondern kann auch wichtige Anregungen geben, will man Roboter mit autonomem Verhalten schaffen. Trotz großer Fortschritte der Neurowissenschaften sind wir hiervon noch weit entfernt.

Dies gilt auch für ein ganz fundamentales und scheinbar einfaches Problem der Raumorientierung, nämlich die Fähigkeit, sich auch in zuvor unbekanntem Umwelten bewegen zu können, ohne mit Hindernissen zu kollidieren. Da wir, wie auch die meisten Tiere, dies ganz selbstverständlich können, wird die Komplexität dieses Problems leicht unterschätzt. Man erkennt die Schwierigkeiten einer Aufgabe oft erst dann, wenn man versucht, diese zu lösen. Im Hinblick auf die Kollisionsvermeidung bedeutet das, ein autonomes künstliches System zu entwickeln, das diese Aufgabe tatsächlich erfüllen kann. Auch wenn es schon vielfältige Ansätze zur Entwicklung von Systemen gibt, die sich in unbekanntem Umwelten autonom bewegen, ohne mit Hindernissen zu kollidieren, würde es noch niemand von uns wagen, sich einem solchen System anzuvertrauen, ohne selbst steuernd einzugreifen. Dass Menschen und Tiere diese Aufgabe scheinbar mühelos bewältigen, zeigt, dass ihre Gehirne im Laufe der Evolution effiziente Lösungsstrategien entwickelt haben.

■ Quellen für Rauminformation

Um sich in einer unbekanntem Umwelt orientieren zu können, benötigt man Information über den Abstand und die Lage von Objekten, wie z.B. von Hindernissen. Welche Informationsquellen können hierfür genutzt werden? Im Nahbereich steht uns Menschen und vielen Tieren Tastinformation zur Verfügung: Viele Tiere gewinnen Rauminformationen durch Abtasten der Umwelt mit beweglichen Extremitäten, wie den Händen, bzw. mit speziellen Mechanosensoren im Kopfbereich, wie z.B. Schnurrhaare bei Katzen und Ratten oder Antennen bei Insekten. Im Fernbereich spielt natürlich das Sehsystem eine wichtige Rolle.

Sehen bedeutet, mechanistisch betrachtet, dass auf der Netzhaut des Auges Sequenzen von Bildern der Umwelt abgebildet werden, so ähnlich wie auf dem Chip einer Videokamera, und dass diese Bildfolgen vom Gehirn weiter ausgewertet werden. Da die Abbildung der Umwelt auf dem Auge den dreidimensionalen Raum auf ein zweidimensionales Bild reduziert, geht jedoch die Tiefeninformation

verloren. Diese kann teilweise rekonstruiert werden, wenn wir mit zwei Augen aus einem etwas unterschiedlichen Winkel auf nahe gelegene Objekte blicken. Diese durch stereoskopisches Sehen ermöglichte Abstandsermittlung ist jedoch nur für Objekte im Nahbereich möglich. Für Menschen spielt deshalb z.B. beim Autofahren stereoskopisches Sehen keine Rolle, weil wir gezwungen sind, angemessen auf Objekte schon in einem sehr viel größeren Abstand zu reagieren. Auch wenn die durch Erfahrung erlernte Größe von Objekten bei der Abstandsschätzung in vielen Umwelten wichtig sein kann, sind Menschen und Tiere in der Lage, sich auch in völlig unbekanntem Umwelten kollisionsfrei zu orientieren. Hier nutzt das visuelle System eine andere Informationsquelle.

■ Rauminformation durch aktives Sehen

Wenn wir uns bewegen, verschiebt sich das zweidimensionale Bild der Umwelt auf der Netzhaut des Auges. Die Größe der Bildverschiebungen hängt vom Abstand zu Umweltobjekten ab. Sitzen wir z.B. im Zug, scheinen sich die Bäume direkt neben den Gleisen sehr viel schneller zu bewegen als weiter entfernte Häuser. Folglich enthält dieser Bildfluss, der so genannte optische Fluss, sowohl Information über unsere Eigenbewegung als auch über die dreidimensionale Struktur der Umwelt. Tiefeninformation ergibt sich aus der einfachen Regel: Je schneller der optische Fluss, der von einem Objekt auf dem Auge verursacht wird, desto näher befindet sich dieses Objekt relativ zum Tier oder Menschen. Diese Art der Abstandsinformation steht nicht zur Verfügung, wenn das Tier oder der Mensch stationär und unbeweglich in die Welt blickt, sondern wird durch dessen Bewegung, d.h. durch sein Verhalten, aktiv erzeugt.

Die Sache hat jedoch einen Haken: Eindeutige Abstandsinformation kann nur gewonnen werden, solange sich die Blick- und Bewegungsrichtung nicht ändert, im einfachsten Fall also, wenn sich das Tier oder der Mensch ausschließlich geradeaus bewegt. Bei Drehungen auf der Stelle ist die Geschwindigkeit des optischen Flusses auf dem Auge unabhängig vom Abstand zu Umweltobjekten. In einer normalen Verhaltenssituation überlagern sich in der Regel beide Bewegungstypen. Zwar gibt es mathematische Verfahren, um Abstandsinformation aus optischem Fluss auch dann zu errechnen, wenn dieser durch kombinierte Geradeaus- und Drehbewegungen zustande kommt, doch erfordern diese Verfahren sehr viel Rechenaufwand. Biologische Systeme

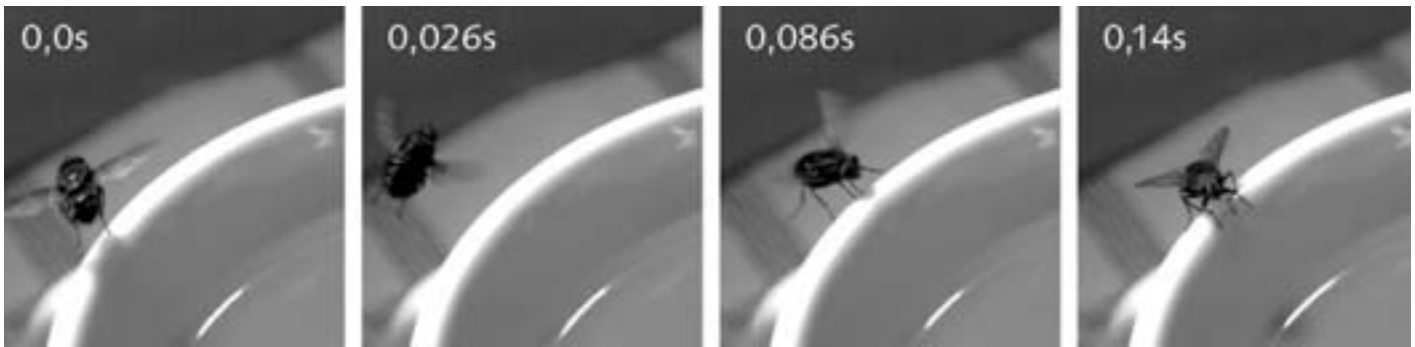


Abb. 2: Virtuoses Flugmanöver einer Fliege beim Landeanflug auf eine Kaffeetasse mit einer Hochgeschwindigkeitskamera aufgenommen. Der Zeitpunkt der gezeigten Bilder ist jeweils oben links angegeben. Die Fliege schafft es offenbar, sich in weniger als 1/7 Sekunde auf engstem Raum um fast 180° zu drehen und zielgerichtet auf dem Tassenrand zu landen. Zwischenzeitlich erreicht sie dabei Drehgeschwindigkeiten von fast 5000°/s.

scheinen sehr viel einfachere Strategien einzusetzen, die es erlauben, schon mit einem winzigen Gehirn, wie dem der Fliege, blitzschnell verhaltensrelevante Information aus dem optischen Fluss zu extrahieren.

■ **Aktives Sehen als Strategie zur Komplexitätsreduktion von optischem Fluss**

Viele Tiere (und auch der Mensch) setzen ganz charakteristische aktive Blickstrategien ein, die die dynamischen Eigenschaften des optischen Flusses bestimmen. Besonders bei vielen Insekten sind derartige Verhaltens- und Blickstrategien im Zusammenhang mit der Gewinnung von Rauminformation detailliert untersucht worden. Bei der Fliege sind darüber hinaus sogar die neuronalen Netzwerke im Gehirn, die auf Basis von äußerst effizienten aktiven Blickstrategien Rauminformation auswerten und zur Verhaltenskontrolle verwenden, in groben Zügen bekannt.

Fliegen sind extrem virtuose Flieger. Sie erreichen Geschwindigkeiten von bis zu 3m/s, d.h. etwa 300 Körperlängen pro Sekunde. Wenn man diese Geschwindigkeiten auf ein 4,5 m langes Auto hochrechnet, entspräche das einer Geschwindigkeit von 5000 km/h! Darüber hinaus drehen Fliegen in Kurven ihren Körper nicht gleichmäßig, wie dies Autofahrer mit ihrem Auto tun. Vielmehr drehen sich Fliegen blitzschnell und ruckartig für etwa 30 ms, wobei sie Drehgeschwindigkeiten von bis zu 5000°/s erreichen können. Solche enormen Drehgeschwindigkeiten könnten Menschen körperlich gar nicht aushalten. Fliegen können bis zu zehn solcher Drehungen, so genannte „Sakkaden“, pro Sekunde machen, z.B.

wenn sie um ein Hindernis herumfliegen. Zwischen diesen Sakkaden halten sie die Ausrichtung ihres Kopfes und Körpers weitgehend konstant. Offensichtlich werden durch diese aktive Flug- und Blickstrategie Drehungen und Geradeausflug weitgehend von einander getrennt, so dass der jeweils resultierende optische Fluss in zwei Komponenten zerlegt wird. Abschnitte, in denen der Fluss Abstandsinformation enthält, werden nur kurz unterbrochen von solchen, in denen keine Abstandsinformation rekonstruiert werden kann.

Interessanterweise setzen Fliegen diese aktive Blickstrategie nicht nur ein, wenn sie Kurven fliegen, sondern auch, wenn sie eigentlich geradeaus fliegen könnten. Da sie dies in einer unbekanntem Umwelt natürlich nicht von vornherein wissen können, testen sie mit ihrer sakkadischen Flug- und Blickstrategie die dreidimensionale Struktur ihrer Umwelt aus, um letztendlich einen kollisionsfreien Kurs fliegen zu können. Fliegen scheinen also ihr Flug- und Blickkontrollsystem aktiv so einzustellen, dass es zu einer Komplexitätsreduktion der Eingangssignale für das visuelle System kommt. So können sie verhaltensrelevante Information über die räumliche Struktur ihrer Umwelt einfacher gewinnen.

Will die Fliege Abstandsinformation aus dem optischen Fluss gewinnen, müssen die Nervennetze in ihrem Gehirn blitzschnell die Bildfolgen auswerten, die vom Geradeausflug zwischen den Sakkaden herrühren. Die gewonnene Abstandsinformation wird dann für die Kontrolle der anschließenden sakkadischen Drehungen eingesetzt, die dann gegebenenfalls die Kollision mit einem Hindernis verhindern.

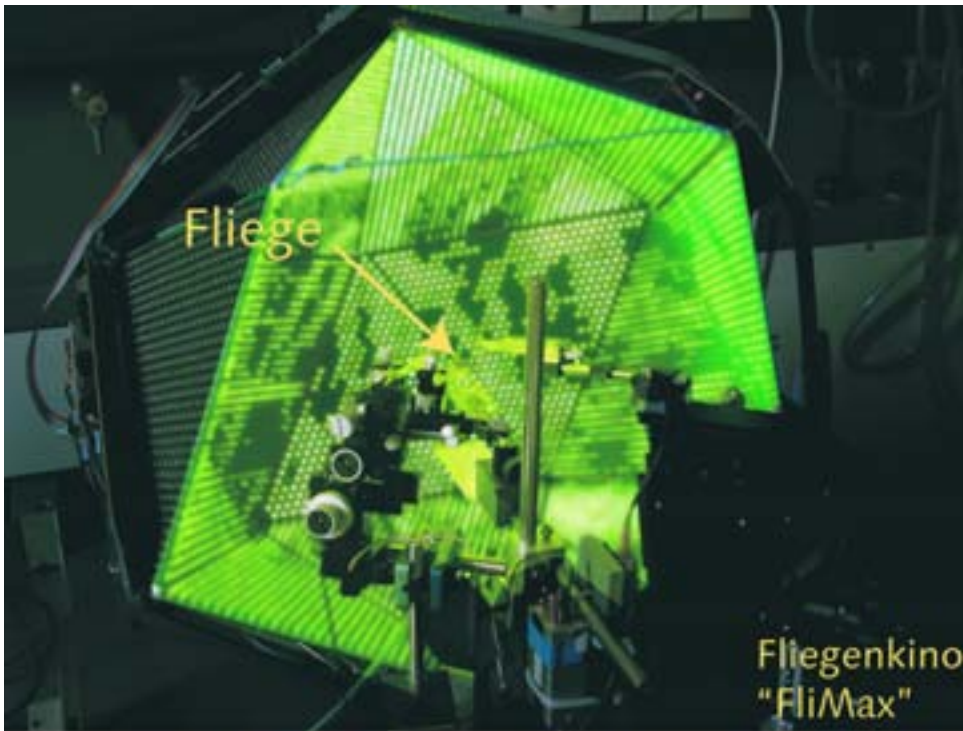
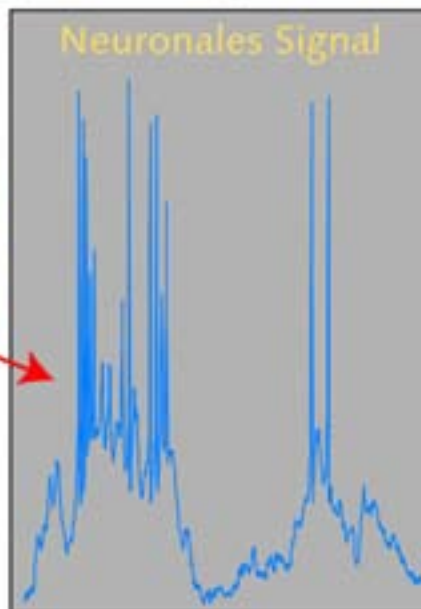


Abb. 3:
Blick in das superschnelle Fliegenpanoramakino „FliMax“. Die Fliege mit feinsten Mess-Sonden in ihrem Gehirn befindet sich im Zentrum von FliMax, während sie sich in einem Film das anschaut, was sie zuvor in einem rasanten Freiflugmanöver gesehen hat (obere Abbildung).

Blick durch ein Operationsmikroskop auf den Hinterkopf einer Fliege. In die rechte Kopfhälfte wurde eine kleine Öffnung operiert, durch die man direkt auf das Gehirn sehen kann, in das feine Mess-Sonden zur Registrierung der elektrischen Signale von Nervenzellen eingeführt werden können. Die Augenhinterränder kann man links und rechts des Kopfes als rote Streifen sehen (unten links).



Elektrisches Signal einer bewegungsempfindlichen Nervenzelle, während die Fliege in FliMax einem Film zuschaut (unten rechts).

■ **Auswertung von optischem Fluss mit einem Miniaturgehirn**

Die neuronalen Netze im Gehirn scheinen tatsächlich genau auf die spezifischen Eigenschaften des durch das Verhalten des Tiers aktiv generierten optischen Flusses abgestimmt zu sein. Sie können einerseits Information über Rotationen um alle relevanten Körperachsen und andererseits zwischen den Sakkaden Information über geradlinige Bewegungen und damit über den Abstand zur Umwelt vermitteln.

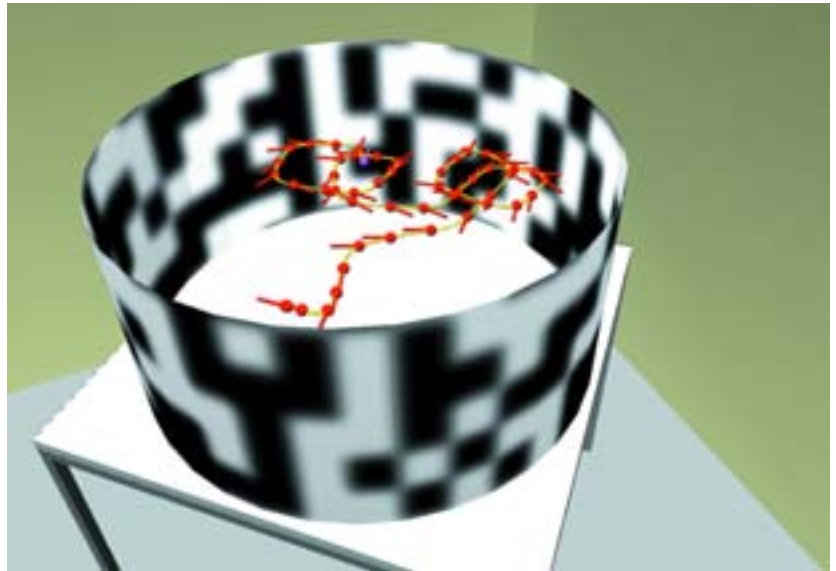
Wir konnten dies durch einen neuen Forschungsansatz herausfinden, für den wir das superschnelle Panoramafliegenkino „FliMax“ entwickelt haben. In FliMax können wir einer Fliege genau das als Film

vorspielen, was diese zuvor während ihrer virtuellen Flugmanöver gesehen hat und dabei ihren hohen Ansprüchen an die Bildwiederholfrequenz gerecht werden. Gleichzeitig können wir die elektrische Aktivität von wichtigen Elementen der Nervennetze im Gehirn registrieren.

■ **Nutzung dieser Information für Verhalten: Vom biologischen zum künstlichen System**

Doch wie nutzen Fliegen die gewonnene Information? Um Hypothesen zu testen, wie dies geschehen könnte, und als Basis für weitere Experimente auf der Ebene der neuronalen Netze im Gehirn entwickelten wir ein Modell der Fliege, die so genannte „virtuelle

Abb. 4:
 Flugbahn der Virtuellen Fliege in einer texturierten Flugarena. Die Position des Kopfes und die Ausrichtung der Virtuellen Fliege sind zu verschiedenen Zeitpunkten gezeigt. Wichtig ist, dass sich die Virtuelle Fliege wie ihr biologisches Vorbild während eines Kurvenflugs nicht kontinuierlich dreht, sondern mittels blitzschneller sakkadischer Drehungen. Zwischen den Sakkaden ist der Blick jeweils geradeaus gerichtet.



Fliege". Im ersten Schritt wurde ein Modell des Sehsystems entworfen, das die Antworten wichtiger Elemente des neuronalen Netzes zur Verarbeitung von optischem Fluss reproduzieren kann. Im zweiten Schritt dient dieses Modell des Sehsystems als Eingangsmodul von Schaltkreisen, die die so errechnete Information in Verhalten überführen. Diese Schaltkreise generieren auf Basis der visuellen Signale ein sakkadisches Flugmuster, wie wir es bei der Fliege beobachtet haben. Auch die Berücksichtigung der Physik von bewegten Körpern, wie die Masseträgheit und die Reibung, hat sich dabei als wichtig herausgestellt.

Diese virtuelle Fliege ist tatsächlich in der Lage, in virtuellen Flugarenen herumzufliegen, ohne mit den Wänden zu kollidieren. Sie verhält sich also ganz ähnlich wie die reale Fliege. Interessanterweise war es für eine virtuelle Fliege ohne sakkadische Flug- und Blickstrategie nicht möglich, Kollisionen mit der Arenawand zu vermeiden.

Die Modellsimulationen mit der virtuellen Fliege legen nahe, dass tatsächlich diese sakkadische Blick- und Flugstrategie der Fliege ermöglicht, sich kollisionsfrei mit relativ einfachen Mechanismen in einer strukturierten Umwelt zu orientieren. Dieses Verhalten gestaltet die Charakteristika des optischen Flusses aktiv so, dass die relevanten Informationen über die Eigenbewegung des Tiers sowie dessen relativen Abstand zur Umwelt sehr effizient gewonnen und für die Verhaltenskontrolle eingesetzt werden können. Derzeit operiert die virtuelle Fliege nur in einer Ebene. Unter Berücksichtigung weiterer neuronaler Systeme soll sie so weiterentwickelt werden, dass alle für eine erfolgreiche Orientierung im Raum notwendigen Freiheitsgrade eingeschlossen sind.

■ Sakkadische Blickstrategie – ein universelles Prinzip zur Gewinnung von Rauminformation durch aktives Sehen?

Wenn die für die Fliege entdeckte aktive Blickstrategie wirklich so effizient und einfach ist, sollte es nicht überraschen, wenn diese auch bei anderen Tieren gefunden werden könnte und somit eine Art universelle Strategie für die Gewinnung von Rauminformation durch optischen Fluss darstellen würde. In Kooperation mit Hans-Joachim Bischof (Lehrstuhl für Verhaltensforschung) wurden Untersuchungen an Vögeln begonnen, in denen mittels Hochgeschwindigkeitskameras – ähnlich wie bei den geschilderten Verhaltensexperimenten mit der Fliege – die Flug- und Blickstrategie charakterisiert wird. Anschließend sollen die neuronalen Netze des Vogelgehirns, die optischen Fluss auswerten, ähnlich wie wir das bei der Fliege machen, erstmals mit Bildfolgen charakterisiert werden, wie sie tatsächlich in Freiflugmanövern vorkommen. Aber auch Menschen könnten von einer ähnlichen Blickstrategie Gebrauch machen. Hierfür gibt es Anhaltspunkte, jedoch wurde die menschliche Blickstrategie unseres Wissens noch nie in komplexen räumlichen Umwelten untersucht, in denen es neben optischem Fluss keine anderen Quellen für Rauminformation gibt. Dank der Möglichkeit, computergestützt virtuelle Welten zu erzeugen und gleichzeitig Augenbewegungen zu registrieren, sollte dies jedoch möglich sein.

Schließlich bleibt zu fragen, ob die von den Fliegen verfolgte Blickstrategie nicht auch in autonomen künstlichen Systemen, z.B. bei der Kollisionsvermeidung autonomer Roboter, Anwendung finden könnte. Visuelle Bewegungssensoren, die denen der Fliege nachgebildet wurden, werden bereits auf

verschiedenen Roboterplattformen eingesetzt. Allerdings geht es hier bislang meistens um Kursstabilisierung, zum Beispiel bei kleinen Ungenauigkeiten im Raddurchmesser auf beiden Seiten. Die wenigen Versuche, sakkadische Blickstrategien zu implementieren, die es bislang gibt, sehen jedoch viel versprechend aus. In Kooperation mit dem Informatiker Ralf Möller (Technische Fakultät) sollen auf der Basis der beschriebenen Modellsimulationen sakkadische Blickstrategien auf Roboterplattformen implementiert werden, um ihre Eignung bei der Kollisionsvermeidung auch in komplexen Situationen und bei hohen Geschwindigkeiten zu testen.

■ Schlussfolgerung

Sehen wurde lange Zeit als ein rein informationsverarbeitender, passiver Prozess zur Rekonstruktion von Umweltinformation betrachtet, der sequentiell aus zweidimensionalen Netzhautbildern im Gehirn

Repräsentationen der Umwelt auf zunehmenden Abstraktionsebenen gewinnt. Die aktive Blickstrategie der Fliege zeigt, dass biologische Systeme andere Strategien einschlagen können, die sehr effizient und schnell sind und sich teilweise schon mit Miniaturgehirnen – das Gehirn der Fliege wiegt weniger als 1 mg! – bewerkstelligen lassen. Der entscheidende Kniff hierbei scheint darin zu bestehen, dass der Organismus als dynamisches System durch kontinuierliche Interaktionen in seine Umwelt eingebettet ist. Das Verhalten des Tiers ist also seinen sensorischen Eingangssignalen nicht ausgeliefert, sondern es formt selbst die sensorischen Eingangssignale in aktiver Weise ganz entscheidend mit. Zumindest ein Teil der Leistungsfähigkeit biologischer Systeme wird durch aktive Interaktionen mit der Umwelt erreicht und nicht durch aufwendige sequentielle Informationsverarbeitung: Das System vereinfacht sich die Aufgabe der Informationsverarbeitung durch entsprechende Verhaltensstrategien.



Prof. Dr. Martin Egelhaaf (rechts) studierte von 1975 bis 1979 Biologie an der Universität Tübingen und verfasste 1979/1980 seine Diplomarbeit an der University of Sussex (Brighton, England). 1984 promovierte er am Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik (Tübingen) und war 1985 bis 1993 dort auch Wissenschaftlicher Mitarbeiter. 1989 habilitierte er sich an der Universität Tübingen. 1994/95 war er Arbeitsgruppenleiter am Centre for Visual Sciences, RSBS, Australian National University (Canberra, Australien). Seit 1995 ist er Inhaber des Lehrstuhls für Neurobiologie der Universität Bielefeld. Sein Forschungsschwerpunkt sind Mechanismen der visuellen Informationsverarbeitung und deren Modellierung. Seit 1999 ist er Sprecher des Graduiertenkollegs „Verhaltensstrategien und Verhaltensoptimierung“.

Dr. Roland Kern (2. v. l.) studierte 1984 bis 1990 Biologie an der Universität Tübingen. 1994 promovierte er am Lehrstuhl für Bio-kybernetik der Universität Tübingen. 1995 war er Visiting Scientist am Centre for Visual Sciences, RSBS, Australian National University (Canberra, Australien) mit einem Post-doktorandenstipendium des DAAD. Seit 1995 ist er Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Lehrstuhl für Neurobiologie der Universität Bielefeld und Teilprojektleiter des Forschungsschwerpunkts „Codierung verhaltensrelevanter Information im Nervensystem“.

Jens P. Lindemann (2. v.r.) studierte 1992 bis 1998 Naturwissenschaftliche Informatik an der Universität Bielefeld und verfasste 1998 seine Diplomarbeit am Lehrstuhl für Neurobiologie. Seine Doktorarbeit mit Schwerpunkten in der Entwicklung von „Virtual Reality“-Umgebungen für Fliegen und der Modellierung der neuronalen Verarbeitung von optischem Fluss und der visuellen Verhaltenskontrolle steht kurz vor dem Abschluss.

Holger Weiss (links) studierte 1998 bis 2005 Naturwissenschaftliche Informatik an der Universität Bielefeld. 1998 Diplomarbeit am Lehrstuhl für Neurobiologie zur Modellierung der visuellen Kurssteuerung der Fliege.