

Beispiele für Informationsverarbeitung im Zentralnervensystem

Die Untersuchung eines komplexen Problembereiches wird bei der Anwendung naturwissenschaftlicher Methoden im allgemeinen dadurch vereinfacht, daß aus der Fülle der Phänomene relativ klar definierte und möglichst einfach zu messende Fälle ausgewählt werden. Der sich daraus ergebende Nachteil der Beschränkung auf einen Teil der Realität wird ausgeglichen durch den Vorteil, auf diese Weise auch recht komplizierte Mechanismen im Detail aufzuklären und verstehen zu können. Wie in verschiedenen Beiträgen dieses Bandes dargelegt, werden die Begriffe Information und Kommunikation sehr vielschichtig verwandt. Im naturwissenschaftlich-technischen Bereich gibt es für den Begriff Information zwar eine exakte mathematische Definition, doch erscheint es in diesem Zusammenhang sinnvoll, eine etwas allgemeinere und dem umgangssprachlichen Sinne nähere Begriffsbestimmung anzuwenden. Unter Information oder Informationsgehalt wird der Inhalt der Signale verstanden, der zwischen einem Sender und einem Empfänger ausgetauscht wird. Soll der Empfänger die vom Sender abgegebene Information »verstehen« können, so muß beiden, Sender und Empfänger, der für diese Signale gültige Code bekannt sein. Es muß also ein »gemeinsames Wissen« zugrunde liegen. Daher ist beim Austausch von Information neben der reinen Informationsübertragung auch ein gewisses Maß an Informationsverarbeitung notwendig, etwa beim Vergleich der ankommenden Signale mit dem abgespeicherten Code.

Informationsübertragung mit Rückgriff auf gemeinsames Wissen wird häufig mit dem Begriff Kommunikation bezeichnet (Strohner, in diesem Band S. 209–226). Kommunikation liegt demnach schon in dem einfachen Fall der Signalübertragung und Signalerkennung bei biologischen und bei technischen Systemen vor. Kommunikation setzt also Informationsübertragung zwischen zwei Systemen und Informationsverarbeitung innerhalb der Systeme voraus. Im vorliegenden Beitrag werden einige Beispiele vorgestellt, an Hand derer Probleme der Infor-

mationsverarbeitung, wie sie im Bereich biologischer Forschung auftreten, erläutert werden können.

Fragen zur Informationsverarbeitung in und der Kommunikation zwischen Systemen treten in verschiedenen Bereichen der Biologie auf, etwa auf molekularem Niveau bei Regelvorgängen in der Stoffwechsell-physiologie oder in der Genetik, bei ökologischen Systemen oder in der Ethologie. Das informationsverarbeitende System par excellence stellt jedoch das Zentralnervensystem mit den Sinnesorganen als Eingang und der Muskulatur als (wichtigstem) Ausgang dar. Die vorgestellten Beispiele sind daher aus diesem Bereich entnommen. Zunächst sollen einfache Beispiele für informationsverarbeitende Systeme dargestellt werden. Diese werden bevorzugt mit der Methode der Systemtheorie beschrieben. Da der Begriff Systemtheorie im geisteswissenschaftlichen Bereich mit anderem Inhalt gefüllt ist als im naturwissenschaftlich-technischen Bereich, soll die Bedeutung des letzteren hier kurz skizziert werden. Die Systemtheorie stellt hier ein mathematisches Werkzeug dar, mit dessen Hilfe das Übertragungsverhalten informationsverarbeitender Systeme quantitativ erfaßt werden kann. Die Systemtheorie, gelegentlich auch Filtertheorie genannt, kann dann eingesetzt werden, wenn das zu untersuchende System einen oder mehrere Eingänge und Ausgänge besitzt, an denen zeitabhängige Eingangs- und Ausgangswerte (sogenannte Eingangs- und Ausgangsfunktionen) gemessen werden können. Der Versuch, Systeme mit dieser Methode zu beschreiben, wird auch Black-Box-Analyse oder Input-Output-Analyse genannt.

Die Systemtheorie ist vor allem ein Werkzeug zur Untersuchung von Systemen, die so komplex sind, daß sie nicht ohne weiteres durch Untersuchungen auf der Ebene ihrer Grundelemente verstanden werden können. Ein Beispiel für den Einsatz der Systemtheorie soll an Hand des Bewegungssehens gegeben werden. Es handelt sich hierbei um ein System mit zwei Eingängen und einem Ausgang.

Das Grundelement der Informationsverarbeitung im Nervensystem ist die Nervenzelle (Neuron). Im allgemeinen wird sie als ein System mit sehr vielen (in der Größenordnung von tausend) Eingängen und einem Ausgang dargestellt. Neuere Untersuchungen zeigen jedoch, daß es viele Neurone gibt, die sehr viele Eingänge, aber auch sehr viele Ausgänge haben. Obwohl über deren Funktionsweise noch sehr wenig bekannt ist, sollen die Neuronentypen wegen ihrer grundsätzlichen Wichtigkeit wenigstens andeutungsweise erläutert werden.

Daran anschließend wird ein neuronales Netzwerk behandelt, das ebenfalls viele Eingänge und viele Ausgänge besitzt, das Netzwerk der lateralen Inhibition. Von diesem wird angenommen, daß es in vielen

sensorischen Bereichen, u. a. dem visuellen, dem akustischen und dem taktilen Bereich, vorkommt.

Nach diesen Systemen, bei denen die Eingänge gleichwertig verarbeitet werden, sollen solche beschrieben werden, bei denen die Eingänge qualitativ verschiedene Funktionen besitzen. Dies ist zum einen der Einfluß optischer Information auf die Steuerung des Flügelschlages fliegender Heuschrecken und zum anderen die verschiedene Bedeutung mechanosensorischer Signale bei der Steuerung der Laufbewegung von Insektenbeinen. Hier wirkt das sensorische Signal auf ein »laufendes Programm« ein, was im Sinne einer hierarchischen Struktur gedeutet werden kann.

Im Gegensatz zu der oben erwähnten eher engen Definition des Begriffes Kommunikation versteht man im umgangssprachlichen Sinne unter kommunizierenden Systemen solche Systeme, die wechselseitig Information austauschen. Das letzte Beispiel befaßt sich mit einem derartigen Fall. Dabei handelt es sich um Systeme, die Teile innerhalb eines Zentralnervensystems darstellen. Es sind dies die schon angesprochenen Systeme, die die Bewegung eines Beines steuern. Um die Bewegung zweier Laufbeine sinnvoll zu koordinieren, ist ein Informationsaustausch zwischen diesen beiden Systemen notwendig. Es wird gezeigt werden, daß in diesem Fall zwar Information in beiden Richtungen ausgetauscht wird, die Qualität der Information jedoch von der Richtung abhängt.

Es gibt selbstverständlich eine große Zahl von Beispielen, bei denen Kommunikation zwischen verschiedenen Individuen betrieben wird, was damit der menschlichen Kommunikation am nächsten kommt. Dies soll jedoch in diesem Beitrag nicht behandelt werden.

Bewegungsehen

Der Einsatz der Systemtheorie ist unter anderem dann sinnvoll, wenn eine Untersuchung des Systems auf der Ebene seiner Grundelemente zu schwierig ist. Die Systemtheorie ermöglicht es, das System auf einem abstrakteren Niveau, d. h. ohne Kenntnis der Einzelstrukturen, zu untersuchen und quantitativ zu beschreiben. Zu diesem Zweck werden bestimmte abstrakte Grundelemente eingeführt, und es wird versucht, ein äquivalentes System zu finden, das aus solchen Grundelementen aufgebaut ist. Die Äquivalenz ist dann gegeben, wenn beide Systeme dasselbe Übertragungsverhalten zeigen, d. h. wenn auf eine beliebige Eingangsfunktion beide Systeme mit derselben Ausgangsfunktion reagieren. Die wichtigsten Grundelemente werden durch sogenannte Filter

wie Tiefpaßfilter und Hochpaßfilter dargestellt. Die Eigenschaften dieser Filter, die unten näher bezeichnet werden, können mit Hilfe elektronischer Schaltungen sehr einfach aufgebaut werden. Das hier zu besprechende System enthält zwei Hochpaßfilter, einen Tiefpaßfilter und einen Multiplikator.

Viele mit Augen ausgestattete Tiere reagieren auf eine Bewegung der optischen Umwelt mit einer Wendereaktion entweder des ganzen Körpers oder nur eines Teiles, z. B. der Augen (hierzu gehört auch der sogenannte Eisenbahnnystagmus beim Menschen). Diese Reaktion hat den biologischen Sinn, die Relativbewegung zwischen Auge und Umwelt zu verringern. Für den Experimentator stellt sie eine einfache Meßgröße dar, mit deren Hilfe das Bewegungsehen untersucht werden kann. Auf welche Weise die Fähigkeit zustande kommt, Bewegungen sehen zu können, wurde am gründlichsten an Fliegen untersucht. Fliegen besitzen wie alle Insekten Komplexaugen, die aus vielen Einzelaugen zusammengesetzt sind. Die Untersuchungen ergaben, daß zwei Einzelaugen (Ommatidien) ausreichen, aber auch nötig sind, um eine Bewegungsreaktion auszulösen. Wir haben also ein System mit zwei Eingangsgrößen und einer Ausgangsgröße vor uns. Die Eingangsgrößen sind die auf die beiden Einzelaugen auftreffenden Helligkeitsänderungen, die durch die Bewegung der optischen Umwelt zustandekommen. Die Ausgangsgröße ist die Wendereaktion des Tieres. Weitere Untersuchungen zeigen, daß die Augen nur auf Änderung der Helligkeit reagieren.

Dies entspricht der Verhaltensweise eines Hochpaßfilters: Auf eine stufenförmige Änderung des Eingangssignales reagiert dieser ebenfalls mit einer gleichsinnigen Änderung, die aber nur kurz andauert. Die Reaktion des Hochpaßfilters fällt, wie in Abb. 1 angedeutet, nach kurzer Zeit wieder auf den Anfangszustand ab.

Die Untersuchung mit verschiedenen großen Helligkeitsunterschieden in der Eingangsfunktion ergab, daß die über beide Einzelaugen eintreffenden Signale miteinander multipliziert werden. Die Reaktion auf verschiedene Geschwindigkeiten des Helligkeitsmusters zeigte, daß das Signal des in Bewegungsrichtung ersten Einzelauges entsprechend der Wirkungsweise eines Tiefpaßfilters verzögert wird: Auf eine stufenförmige Änderung am Eingang des Tiefpaßfilters würde sich langfristig eine entsprechende Änderung am Ausgang ergeben. Der Anstieg selbst wird jedoch in der in der Abbildung gezeigten Weise abgeflacht, d. h. verlangsamt. In ausführlichen quantitativen Untersuchungen konnte gezeigt werden, daß das in Abb. 1 schematisch dargestellte Flußdiagramm mit seinem Eingangs-Ausgangs-Verhalten mit dem des Tieres übereinstimmt. Es reagiert nur schwach bei sehr niedrigen und bei sehr

hohen Geschwindigkeiten des Reizmusters und zeigt eine maximale Reaktion bei einer mittleren Geschwindigkeit. Es ist denkbar, daß dieses für Fliegen aufgestellte Flußdiagramm qualitativ auch für viele andere visuelle Systeme gilt, die Bewegung sehen können.

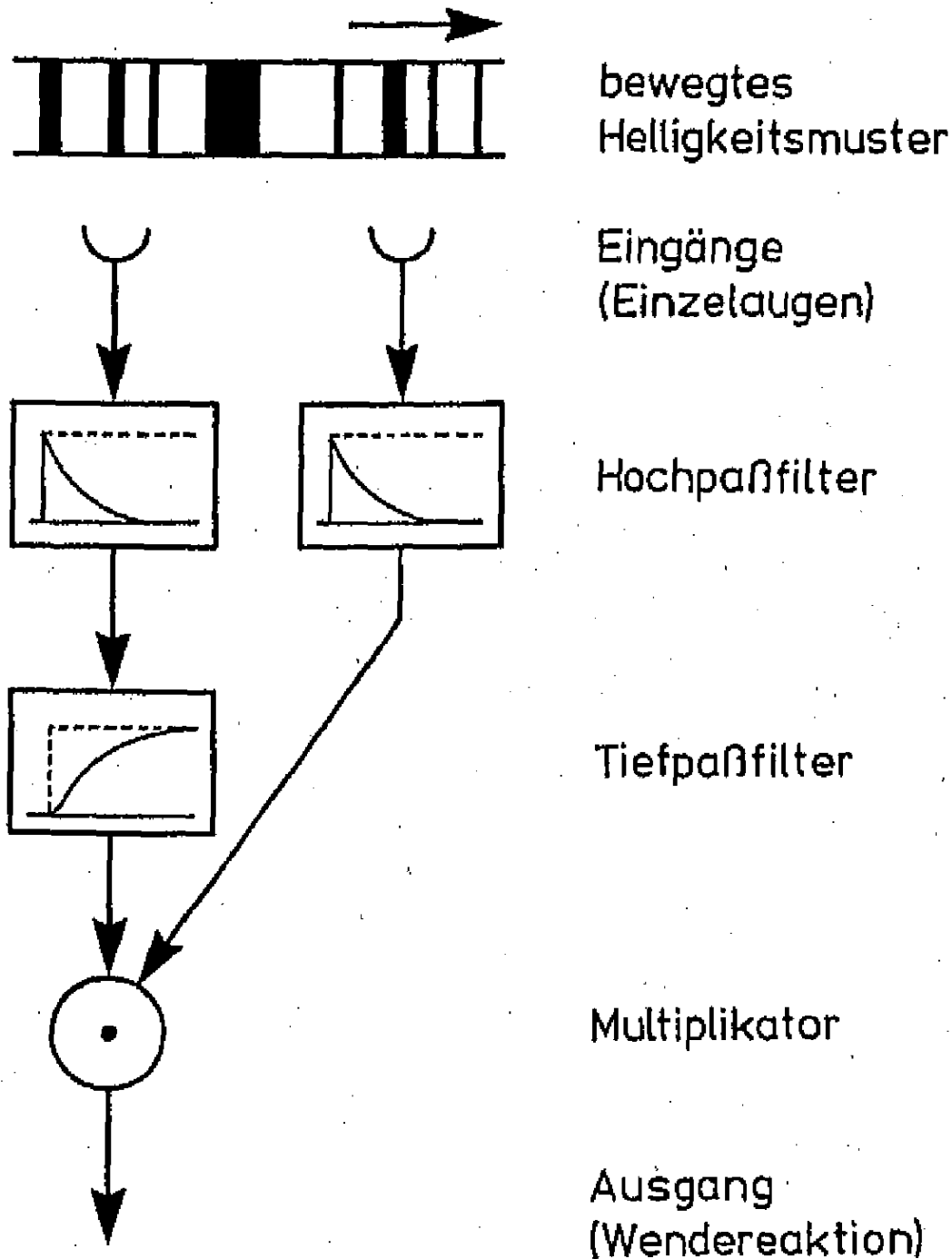


Abb. 1 Flußdiagramm zum Bewegungsssehen bei Insekten. Die beiden Eingangsfunktionen werden durch die auf jedes Einzelauge auftreffenden Helligkeitsmuster dargestellt. Die Übertragungseigenschaften der Hoch- und Tiefpaßfilter sind dadurch symbolisiert, daß ihre Antwort (durchgezogene Kurve) auf eine stufenförmige Eingangsfunktion (unterbrochene Linien) angegeben ist.

Die Erstellung eines derartigen Flußdiagramms stellt zwar einen wichtigen Schritt auf dem Wege zum Verständnis des biologischen Systems dar. Das Endziel besteht jedoch darin, das System auf der Basis seiner Grundbausteine, d. h. auf der Ebene der Neurone, zu verstehen. Dies Vorhaben ist im Falle des Bewegungssehen bei Fliegen zwar schon relativ weit gediehen, aber noch keineswegs abgeschlossen. Dies gilt insbesondere für die weiter unten zu behandelnde motorische Seite. Dennoch sollen hier wenigstens in groben Zügen die wesentlichen Eigenschaften der Grundelemente der Informationsverarbeitung und -übertragung, also der Nervenzellen, dargestellt werden.

Nervenzellen können in drei Gruppen eingeteilt werden, nämlich in sensorische Neurone, die die in Sinnesorganen rezipierten Reize aufnehmen, in motorische Neurone, die Signale an die Muskulatur weiterleiten, sowie in alle übrigen Neurone. Diese werden Interneurone genannt, da sie in irgendeiner Weise zwischen den sensorischen und den motorischen Neuronen vermitteln. Die letzteren stellen also den wesentlichen Teil des Nervensystems dar. Aus versuchstechnischen Gründen sind allerdings die beiden ersteren Typen viel besser untersucht als eben die Interneurone.

Als klassischer Typ eines Neurons wird daher üblicherweise ein Motoneuron angegeben. Ein Neuron setzt sich aus mehreren Teilen zusammen (*Abb. 2*).

Der dendritische Bereich besteht aus feinen Verästelungen. Hier treffen über die sogenannten Synapsen die Informationen von anderen Neuronen ein. Diese Informationen werden zusammengefaßt – was stark vereinfacht einer Summation der eintreffenden Signale entspricht – und über ein »Kabel«, das Axon, zur Endverzweigung geleitet. Diese Endverzweigungen sind wiederum über Synapsen mit den nachfolgenden Zellen verbunden, um so die Information weitergeben zu können. Schließlich besitzt die Zelle noch einen Zellkörper mit dem Zellkern. Die Lage des Zellkörpers zu den übrigen Teilen der Zelle kann recht verschieden sein.

Wo findet nun die Informationsverarbeitung statt? Dies geschieht zum einen im Bereich der Synapsen, zum anderen im Bereich des Dendriten. Die Art der Informationsverarbeitung wird zunächst durch die Auswahl der Information bestimmt, die überhaupt Zugang zu dem betreffenden Neuron erhält. Zum zweiten ist das Vorzeichen des Eingangssignales von Bedeutung. In Abhängigkeit vom Typ der Synapse kann nämlich das Signal entweder erregend oder hemmend auf den dendriti-

Zellkörper mit Zellkern

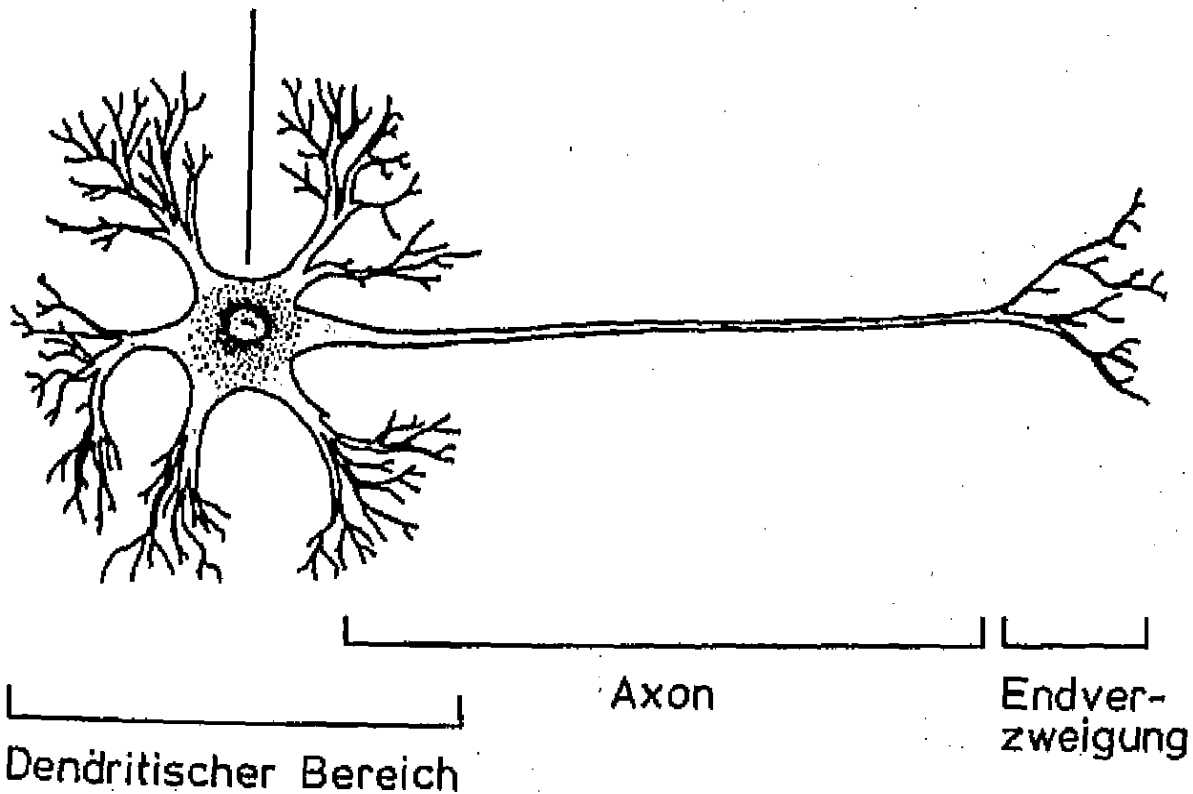


Abb. 2 Schematische Darstellung eines Neurons.

schen Bereich einwirken. Neben diesen eher langfristig festgelegten Bedingungen gibt es im Bereich der Synapsen auch kurzfristig veränderliche Eigenschaften. Es könnte die Intensität der Wirkung einzelner Synapsen variiert werden (z. B., bei Lernvorgängen) und es könnten sich die dynamischen Übertragungseigenschaften von Synapsen (z. B. von Tiefpaß- zu Hochpaßverhalten) ändern. Nachdem die Signale über die Synapsen auf dem Dendriten angelangt sind, können sie in verschiedener Weise weiterverarbeitet werden. Liegen nur erregende Synapsen vor, so findet eine Art Summation der Signale statt. Liegen auch hemmende Synapsen vor, so entspricht die Verrechnung in etwa einer Subtraktion. Hierbei spielt im einzelnen auch die räumliche Anordnung der Synapsen auf dem Dendriten eine Rolle. Aufgrund lokaler Variationen geometrischer (z. B. Durchmesser) und biochemischer Eigenschaften der Dendritenäste könnten verschiedene Erregungsschwellen oder Änderung der Filtereigenschaften hinzukommen. Letztere können ein Übertragungsverhalten erzeugen, das den mathematischen Operationen der Differenzierung oder der Integration entspricht. Darüber hinaus kann sich die Erregbarkeit des Neurons in Abhängigkeit von der Vorgeschichte erhöhen oder erniedrigen.

In dem üblicherweise dargestellten Neuronentyp werden Signale im dendritischen Bereich in graduiertes Weise übertragen, d. h. die Stärke der Erregung wird im Wert einer elektrischen Spannung repräsentiert, die beliebige Zwischenwerte annehmen kann. Im Gegensatz dazu werden diese Spannungswerte am Beginn des Axons, der sogenannten spike-generierenden Zone, in ein Alles-oder-Nichts-Signal (ein »Spike«) übersetzt und, als solches gut gegen Störungen gesichert, über die teilweise beträchtliche Länge des Axons fortgeleitet. Neben diesen »spikenden« Neuronen gibt es auch Neurone, die keine Spikes erzeugen. Anfänglich eher als Kuriosität betrachtet, wurden derartige »nicht-spikenden« Neurone in jüngster Zeit immer häufiger, insbesondere bei Interneuronen, gefunden und werden inzwischen als eine eigene, höchstwahrscheinlich sehr wichtige Gruppe von Neuronen angesehen.

Hier sei der Hinweis erlaubt, daß trotz dieser Alles-oder-Nichts-Signalf orm bei den spikenden Neuronen keine digitale Codierung vorliegt, wie gelegentlich fälschlicherweise gesagt wurde. Die Information ist in der Frequenz der Spikes und damit analog codiert.

Der Normaltyp eines Neurons wurde bisher als System dargestellt, das in Form der Synapsen am Dendriten sehr viele Eingangsgrößen besitzt, über die verschiedene Eingangsfunktionen gleichzeitig einwirken können und im Neuron miteinander verrechnet werden. Das Ergebnis wird über das Axon zur Endverzweigung geleitet. Das Neuron besitzt damit nur eine Ausgangsfunktion. Neben diesem klassischen Typ des Neurons werden auch Interneurone gefunden, die diesem Typ nicht entsprechen. Der große Dendrit besitzt nicht nur viele Eingangssynapsen, sondern außerdem sehr viele Ausgangssynapsen, die ebenfalls mehr oder weniger gleichmäßig über den Dendriten verteilt sein können. Eingangssynapsen und Ausgangssynapsen liegen daher dicht nebeneinander. Ein eigentliches Axon ist nicht mehr vorhanden. Da aufgrund der enormen technischen Schwierigkeiten bisher noch keine Messungen zur Funktionsweise vorliegen, kann hierüber vorläufig nur spekuliert werden. So wäre zum Beispiel denkbar, daß einzelne Abschnitte des Dendriten zu funktionellen Untereinheiten zusammengeschlossen sind, die relativ getrennt voneinander arbeiten können. Eine ganz andere Möglichkeit bestünde darin, daß Informationen von allen Seiten zugleich in das Neuron einlaufen und dort, um eine Analogie aus der Wellenoptik zu gebrauchen, eine Art Erregungs-Interferenzmuster erzeugen. Dieses Interferenzmuster würde dann gleichzeitig an allen Orten abgegriffen und als Ausgangsinformation an andere Neuronen weitergegeben.

Laterale Inhibition

Dies ist allerdings, wie gesagt, reine Spekulation. Im folgenden wird nun ein System behandelt, das ebenfalls sehr viele Eingänge und viele Ausgänge besitzt. Es ist jedoch sowohl experimentell als auch theoretisch sehr gut untersucht. Es handelt sich um das mit »lateraler Inhibition« bezeichnete Verschaltungsprinzip, das üblicherweise als zweidimensionales Neuronennetz betrachtet wird, der besseren Übersichtlichkeit halber hier aber an einem eindimensionalen Netz beschrieben werden soll. Dieses Verschaltungsprinzip ist für die Informationsverarbeitung in verschiedenen Sinnesmodalitäten nachgewiesen. Es wird hier am Beispiel des optischen Sinnes erläutert.

Die Sinneszellen eines Auges stellen im Prinzip eine zweidimensionale Anordnung von Neuronen dar, auf die mit Hilfe eines Linsenapparates ein Bild des in der Umwelt vorliegenden Helligkeitsmusters projiziert wird. Diese Abbildung ist häufig unscharf, d. h. Helligkeitssprünge, die im Original sehr steil sind, erscheinen in der Bildebene abgeflacht (*Abb. 3, S. 236*).

Eine Aufgabe des hier beschriebenen Verschaltungsschemas besteht darin, diese »Verschmierung« wieder rückgängig zu machen. Wie in *Abb. 3* angedeutet, wird bei dieser Schaltung die Erregungsstärke, die jeder Kanal am Eingang erhält, zum einen direkt zum Ausgang des Kanals weitergegeben, zum andern aber, mit einem bestimmten Faktor b multipliziert, vom Wert der Erregungsstärke der benachbarten Kanäle subtrahiert. Die Erregung des Nachbarn wird also gehemmt, woraus sich der Name laterale Inhibition erklärt. Führt man dies für jeden Kanal durch, so ergibt sich bei einem geeigneten Faktor b am Ausgang ein Erregungsmuster, das wieder den ursprünglichen Kontrastsprung aufweist. Um diese Überlegung besser nachvollziehen zu können, sind in *Abb. 3* für die Lichtintensitäten und die Erregungsstärken jeweils Zahlenbeispiele angegeben. Die Schaltung erzeugt also eine Erhöhung eines vorhandenen schwachen Kontrastes. Der Übersichtlichkeit halber wurde hier nur eine Hemmung der direkten Nachbarn angenommen. Tatsächlich werden auch weiter entfernt liegende Kanäle gehemmt, wobei die Hemmungsstärke mit zunehmendem Abstand immer kleiner wird.

Mit Hilfe des Netzwerkes der lateralen Inhibition lassen sich auch verschiedene optische Täuschungen auf einfache Weise erklären. *Abb. 4* zeigt zwei graue Zentralfelder, deren Helligkeit physikalisch gleich ist, dem Betrachter aber aufgrund des hellen und dunklen Umfeldes verschieden hell erscheinen.

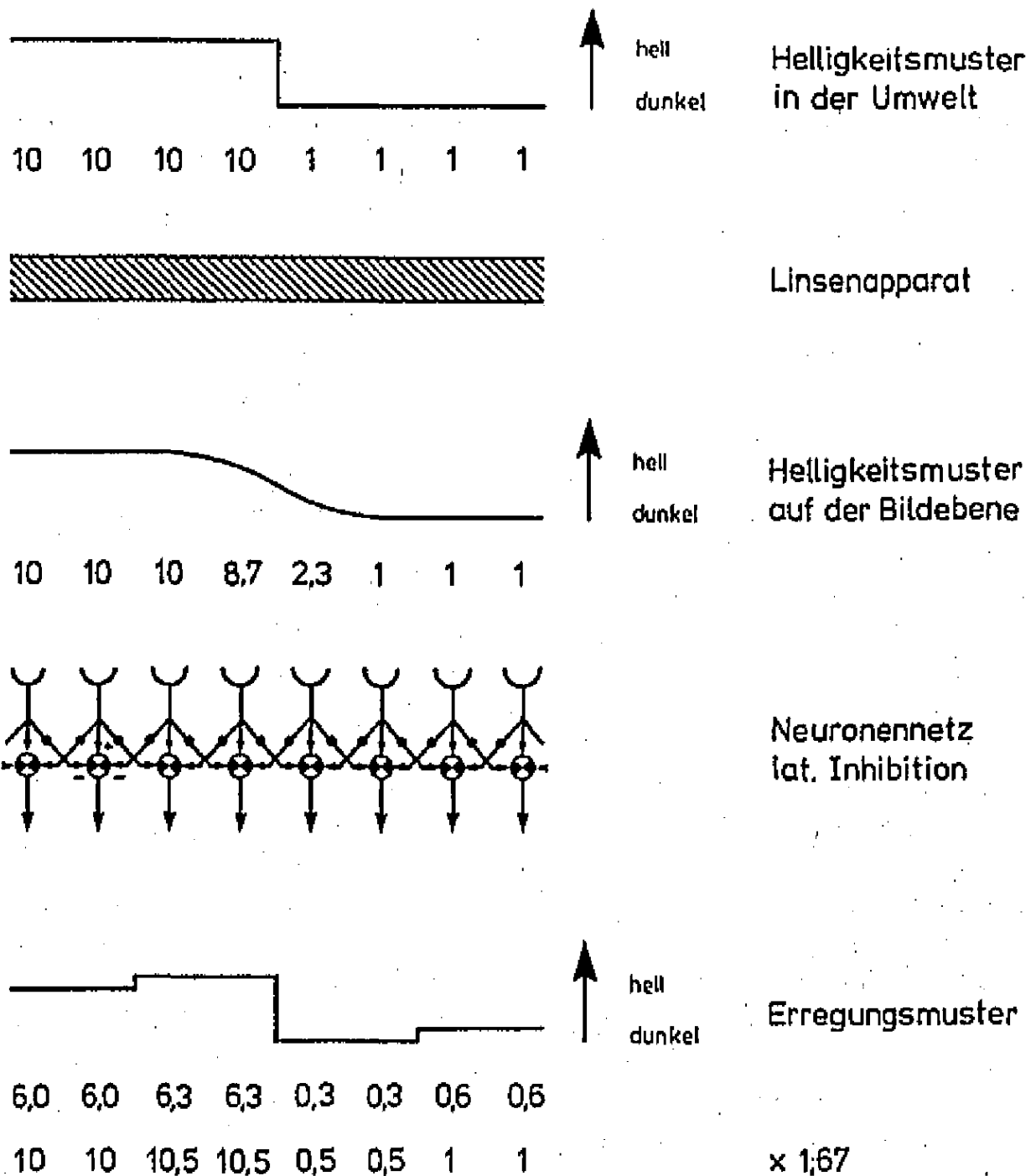
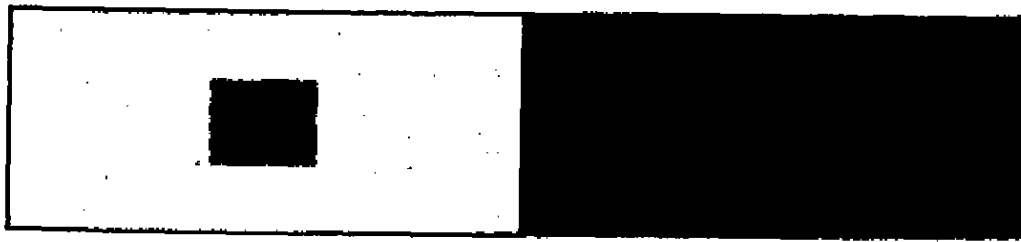


Abb. 3 Laterale Inhibition. Ein steiler Helligkeitssprung in der Umwelt wird durch den Linsenapparat unscharf auf die Bildebene projiziert. Durch die Verrechnung nach dem Prinzip der lateralen Inhibition wird der ursprüngliche Kontrast wiederhergestellt. In diesem Beispiel tritt sogar eine Kontrastüberhöhung auf. Jeder Kanal hemmt seinen seitlichen Nachbarn, indem seine Erregungsstärke mit einem Faktor b multipliziert (hier durch einen schwarzen Punkt symbolisiert) und vom Wert der Erregungszustände des Nachbarn subtrahiert wird. Zur Verdeutlichung sind (gerundete) Zahlenbeispiele angegeben. Der Faktor b beträgt hier 0,2. Zur besseren Vergleichbarkeit sind die Werte des Erregungsmusters am Ausgang ein zweites Mal, diesmal mit dem Faktor 1,67 multipliziert, angegeben.



10	10	10	5	5	10	10	10	1	1	1	5	5	1	1	1	Helligkeit
6	6	7	2	2	7	6	6	1	1	0	4	4	0	1	1	Erregung

Abb. 4 Die beiden physikalisch gleich hellen, grauen Flächen erscheinen dem Betrachter bei hellem Umfeld dunkler und bei dunklem Umfeld heller. In dem angegebenen Zahlenbeispiel ist als Maß für die Helligkeit des hellen Umfeldes der Wert 10, für die grauen Felder der Wert 5 und für das dunkle Umfeld der Wert 1 angenommen. Nach Durchlaufen des Netzwerkes, das der lateralen Inhibition entspricht (s. Abb. 3), ergibt sich bei dem grauen Feld links eine schwächere Erregung als bei dem gleich grauen Feld rechts ($b = 0,2$; Werte gerundet).

Wie in einem Zahlenbeispiel dargestellt, erklärt sich dies Phänomen direkt als Resultat einer Verschaltung nach dem Prinzip der lateralen Inhibition.

Die »Verschmierung« eines Erregungsmusters, wie es in Abb. 3 beim Übergang vom Original zur Bildebene dargestellt ist, kann auch durch eine neuronale Schaltung (Streuungsschaltung) erzeugt werden. Ohne daß dies hier näher erläutert werden soll, sollte aber doch erwähnt werden, daß eine Streuungsschaltung die Eigenschaften eines Tiefpaßfilters aufweist, während die Verschaltung nach dem Prinzip der lateralen Inhibition eine Informationsverarbeitung darstellt, die Hochpaßeigenschaften besitzt. Bei der Verarbeitung der visuellen Information sind mehrere solcher Streuungs- und Hemmungsnetze hintereinandergeschaltet. Dies gilt vermutlich auch für die Verarbeitung in anderen sensorischen Bereichen.

Es wird gelegentlich darüber spekuliert, ob ähnliche Schaltungen für die Entscheidung verantwortlich sein könnten, welchen psychischen Zustand das Zentralnervensystem in einem bestimmten Moment annimmt. Nehmen wir an, es gibt mehrere psychische Zustände, die sich aber gegenseitig ausschließen. Es sei dies etwa Wut, Freude und Angst. Sind in einem bestimmten Augenblick die Eingänge in das Zentralnervensystem derart, daß nur einer dieser Zustände erregt wird, so ist es keine Frage, welcher der möglichen Zustände angenommen wird. Was aber passiert, wenn nun gleichzeitig Reize eintreffen, die jeden dieser drei Zustände in gewissem Maße aktivieren? Nehmen wir an, um diesen

an einem Zahlenbeispiel zu verdeutlichen, der Zustand »Wut« erhalte eine Erregung der Stärke 6, der der Angst eine Erregung der Stärke 8 und der für Freude eine Erregung der Stärke 10. Nehmen wir weiter an, daß jeder Zustand jeden anderen mit dem Faktor $b = 0,5$ hemmt. Dies ergäbe rechnerisch für Wut eine Erregung von -3 , für Angst eine Erregung von 0 und für Freude eine Erregung von 3. Wenn negative Werte nicht vorkommen können, eine nichtlineare Eigenschaft, die in Nervensystemen häufig realisiert ist, so wird aus dem etwas unklaren Eingangsmuster (6, 8, 10) das sehr eindeutige Ausgangsmuster (0, 0, 3). Auf diese Weise könnte die Hemmungsschaltung also zur Entscheidungsfindung beitragen.

Das hier diskutierte Prinzip der Erregung und Hemmung der Nachbarn kann aber auch bei der Musterbildung eingesetzt werden. Um die Darstellung vereinfachen zu können, soll wieder von einer eindimensionalen Kette von Neuronen ausgegangen werden. Weiterhin sei vereinfachend vorausgesetzt, daß jedes Neuron nur die beiden Erregungszustände 0 und 1 annehmen kann. Diese Neurone seien nun so verschaltet, daß jedes Neuron seine Nachbarn im engeren Umfeld erregend und die im weiteren Umfeld hemmend beeinflusst. Das nach dieser Berechnung für jeden Kanal erhaltene Ergebnis soll jeweils wiederum auf den Eingang dieses Kanals gegeben werden. Auf diese Weise können nacheinander eine große Zahl von Durchläufen gerechnet werden. Sind nun zu Beginn die Neurone mit Erregungszustand 0 und die mit Erregungszustand 1 in zufälliger Weise über die Neuronenkette verteilt, so ergibt sich nach einigen Durchläufen ein stabiles Muster, das in dem Sinne gerichtet ist, daß am anderen Ende der Kette nur Neurone im Zustand 0, zum anderen Ende hin nur solche mit Zustand 1 auftreten. Derartige »selbstorganisierende« Systeme haben Bedeutung auch jenseits der Bildung von Erregungsmustern im Zentralnervensystem. Das Problem der Musterbildung stellt sich etwa auch bei der Entwicklung eines Embryos, wenn gerichtete Gewebestrukturen aus einer zunächst ungerichteten Eimasse erzeugt werden.

Steuerung der Motorik

Die bisher erwähnten Beispiele für Informationsverarbeitung behandeln Systeme, die mehrere, im Prinzip gleichwertige Eingänge besitzen. Im folgenden sollen Beispiele besprochen werden, bei denen die verschiedenen Eingangsgrößen ganz verschiedene Funktionen erfüllen. Im Falle des Bewegungssehens wurde zwar der visuelle Eingang etwas

näher betrachtet. Es wurde aber davon abgesehen, in welcher Weise sich die neuronal berechnete Drehtendenz im einzelnen auf die Bewegung der Beine eines laufenden oder der Flügel eines fliegenden Tieres auswirkt.

Dies soll zunächst am Beispiel der Steuerung des Heuschreckenfluges geschildert werden. Die rhythmische Bewegung der Flügel wird durch einen neuronalen Mustergenerator gesteuert, der abwechselnd die Hebermuskeln und die Senkermuskeln der Flügel aktiviert. Wird nun das Tier während des Fluges durch einen Windstoß aus seiner normalen Lage nach links gedreht, so muß dies durch eine verstärkte Aktivierung der Flügel der linken Seite kompensiert werden. Die Veränderung der Körperlage könnte mit Hilfe verschiedener Sinnessysteme gemessen werden, darunter auch mit den Augen, etwa unter Einsatz des beim Bewegungssehen besprochenen Mechanismus. Die Drehung des Körpers erfolgt relativ langsam, braucht also sehr viel länger als ein einzelner Flügelschlag, der etwa 0,05 Sekunden dauert. Es stellt sich daher das Problem, wie dieser während vieler Flügelschläge andauernde Reiz umgesetzt wird in eine verstärkte rhythmische Aktivität der Flugmuskeln einer Seite. Der Hebermuskel soll dabei ja nur während des Hebens, nicht aber während des Senkens des Flügels stärker aktiviert werden. Untersuchungen auf neuronalem Niveau haben gezeigt, daß es Interneurone gibt, auf die sowohl die rhythmischen Signale des Mustergenerators als auch die nicht rhythmischen Signale des optischen Reizes additiv einwirken. Die Übersetzung dieses Summensignals in Signale an das nachfolgende Motoneuron durchläuft aber eine relativ hohe Schwelle (Abb. 5, S. 240).

Dies hat zur Folge, daß sich der sensorische Einfluß während des Hebens zwar sehr wohl auf die Motoneurone auswirkt, daß derselbe Einfluß während des Senkens aber unterschwellig bleibt und damit auf diesen Muskel keinen Einfluß hat. Entsprechende Interneurone existieren für die Senkermuskeln. Dieser einfache Mechanismus erlaubt es also, ein vergleichsweise lang andauerndes Signal phasenrichtig auf die jeweils richtigen Kanäle zu leiten. Er hat außerdem den Vorzug, zugleich die folgende Beobachtung erklären zu können. Befindet sich das Tier nicht im Flug, sondern in Ruhe, so werden die Flugmuskeln durch dieselben optischen Reize nicht erregt. Ist der Flugmustergenerator abgeschaltet, so können die sensorischen Signale die Erregungsschwelle nicht erreichen. Trotz derselben Reizgröße bleiben damit die Muskeln in Ruhe.

Dies Beispiel zeigt, wie äußere Signale modifizierend auf die Aktivität des »laufenden Motors« einwirken können. Es wurde bisher nicht be-

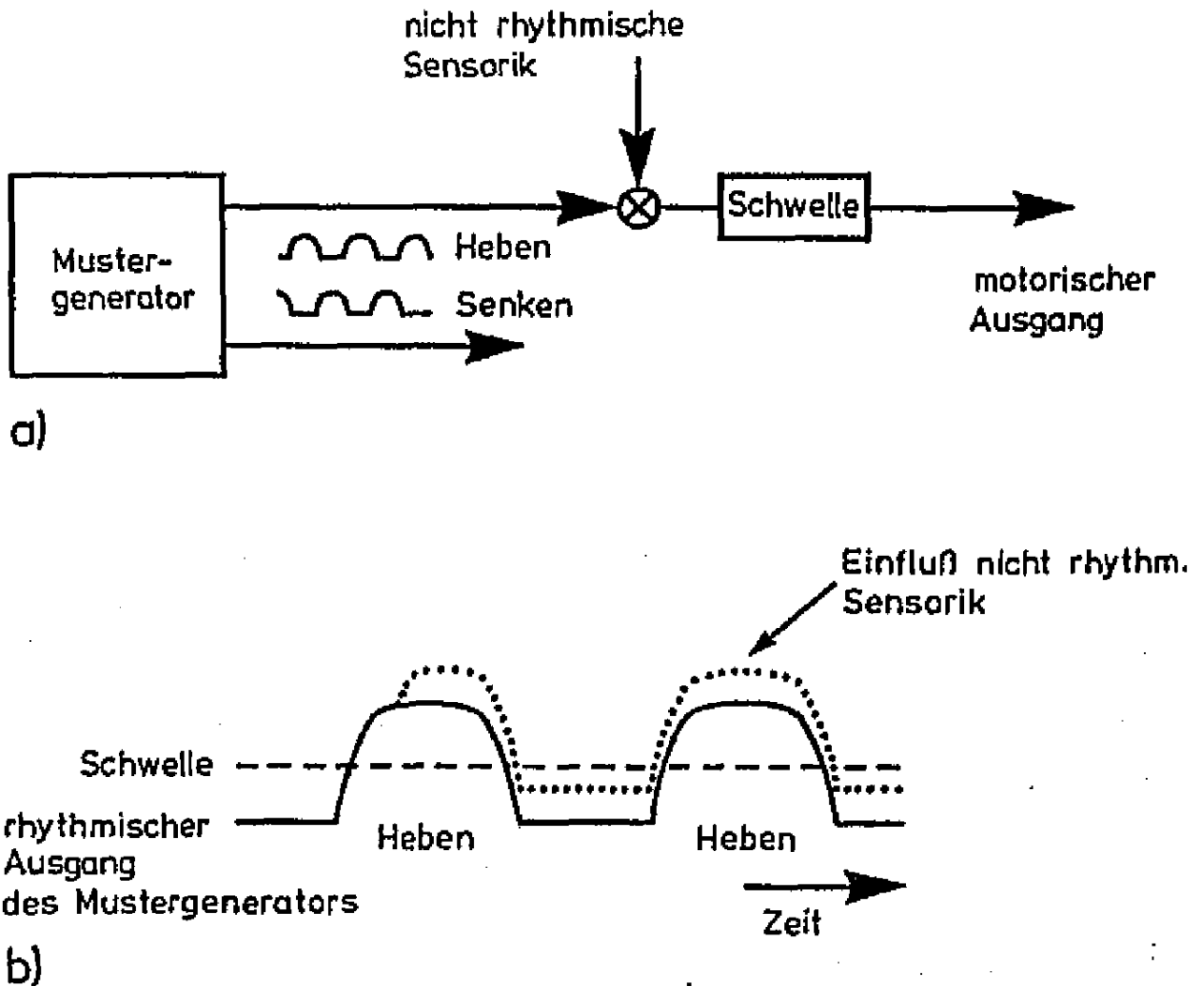


Abb. 5 Zur Funktion eines Interneurons, das den Einfluß optischer Signale auf das Flugmuster kontrolliert. Der rhythmische Einfluß des Flugmuster-generators, hier am Beispiel des Flügelhebers gezeigt, wird mit dem nicht-rhythmischen Einfluß aus optischen Eingängen additiv verrechnet. Nur solche Werte, die die nachfolgende Schwelle überschreiten, erregen die Hebermuskeln. Während der Aktivität der antagonistischen Senkermuskeln wirkt sich dieser sensorische Einfluß also nicht auf die Hebermuskeln aus.

trachtet, welcher Art die Signale sind, die zur Aufrechterhaltung der Aktivität des Motors, also der rhythmischen Bewegungen der Extremitäten, seien dies nun Flügel oder Laufbeine, nötig sind. Die Signale werden von den Mechanosensoren geliefert. Diese messen zum Beispiel die Position eines Beines oder die Geschwindigkeit, mit der sich ein Gelenkwinkel ändert, oder auch die Belastung, unter der ein Bein steht. Untersuchungen an Insekten haben folgendes gezeigt. Während einer Bewegungsphase, zum Beispiel der Stembewegung, bei der das Bein am Boden ist und den Körper nach vorne drückt, messen bestimmte

Sinnesorgane die Geschwindigkeit der Beinbewegung. Diese Signale werden in ein Regelsystem eingespeist, das dauernd dafür sorgt, daß die gewünschte Geschwindigkeit in etwa eingehalten wird. Eine zu geringe Geschwindigkeit wird sich also in einer Erhöhung der von den Beinmuskeln erzeugten Kraft auswirken. Währenddessen überwacht ein zweites System die Position des Beines. Im Unterschied zu dem eben genannten Regelsystem hat die Meldung über die Position jedoch während der Stemmbewegung keinen Einfluß auf die Ansteuerung der Beinmuskulatur. Sobald sich aber das Bein so weit nach hinten bewegt hat, daß eine bestimmte Position erreicht ist, bewirkt dieses System, daß die Stemmbewegung beendet, d. h. das Bein vom Boden abgehoben und nach vorne geschwungen wird. Entsprechendes spielt sich dann während dieser sogenannten Schwingbewegung ab, woraus sich insgesamt die zyklische Bewegungsform eines Laufbeines ergibt. Das zuletzt beschriebene System hat also sozusagen Überwachungs- und Schaltfunktion. Man könnte daher davon sprechen, daß die Signalflußsysteme, die die Beinbewegung »am Laufen« halten, in gewisser Weise hierarchisch strukturiert sind.

Es bleibt noch die Frage, wie, um im Bilde zu bleiben, der Motor gestartet wird. Die wichtigsten Reize, die den Beginn einer Laufbewegung auslösen, sind sicherlich optische oder mechanisch-taktile Reize. In vielen Fällen kann Laufen aber auch dadurch ausgelöst werden, daß vom Experimentator ein oder mehrere Beine etwa mit Hilfe eines Laufbandes nach hinten bewegt werden. Es ist noch unbekannt, in welcher Weise diese Signale im einzelnen die Neurone des Zentralnervensystems in den Zustand versetzen, in dem die oben beschriebenen Signalflußsysteme des Laufzustandes »angeschaltet« sind. Der einfachst denkbare Fall wäre der, daß bestimmte Sinnesreize die zugehörigen Interneurone unterschwellig erregen. Wenn die Erregung nahe genug der Schwelle ist, werden ähnlich, wie dies in Abb. 5 dargestellt ist, die entsprechenden Verbindungen durchgeschaltet.

Koordination

Nachdem durch einen derartigen Reiz das Laufprogramm eingeschaltet ist, bewegen sich alle diejenigen Beine, die zuvor am Boden standen, nach hinten, befinden sich also in der Stemmbewegung. Gegen Ende der Stemmbewegung ergibt sich das Problem, welches der Beine zuerst mit der Schwingbewegung beginnen darf. Würden zum Beispiel alle Beine gleichzeitig abheben, so würde der Lauf sehr schnell mit einer

Bauchlandung enden. Die einzelnen Beine bzw. deren neuronale Steuersysteme müssen also untereinander Informationen austauschen, um einen koordinierten Gang erzeugen zu können. Sie müssen in dem eingangs erwähnten umgangssprachlichen Sinne miteinander kommunizieren. Obwohl auf neuronalem Niveau noch kaum Untersuchungen vorliegen, können aufgrund von Verhaltensmessungen die entsprechenden Mechanismen schon recht genau beschrieben werden.

Vergleichsuntersuchungen an verschiedenen Tierarten haben gezeigt, daß die Koordinationsmechanismen im einzelnen verschieden sein können. Als Beispiel sollen hier die Mechanismen dargestellt werden, die beim Flußkrebis die Beine einer Körperseite koordinieren.

Die Kommunikation zwischen zwei benachbarten Beinen ist asymmetrisch in dem Sinne, daß das hintere Bein dem vorderen Bein qualitativ andere Signale übersendet, als dies in umgekehrter Richtung vom vorderen zum hinteren Bein geschieht. Beide Signalformen sind in der Abb. 6a und b zunächst getrennt dargestellt.

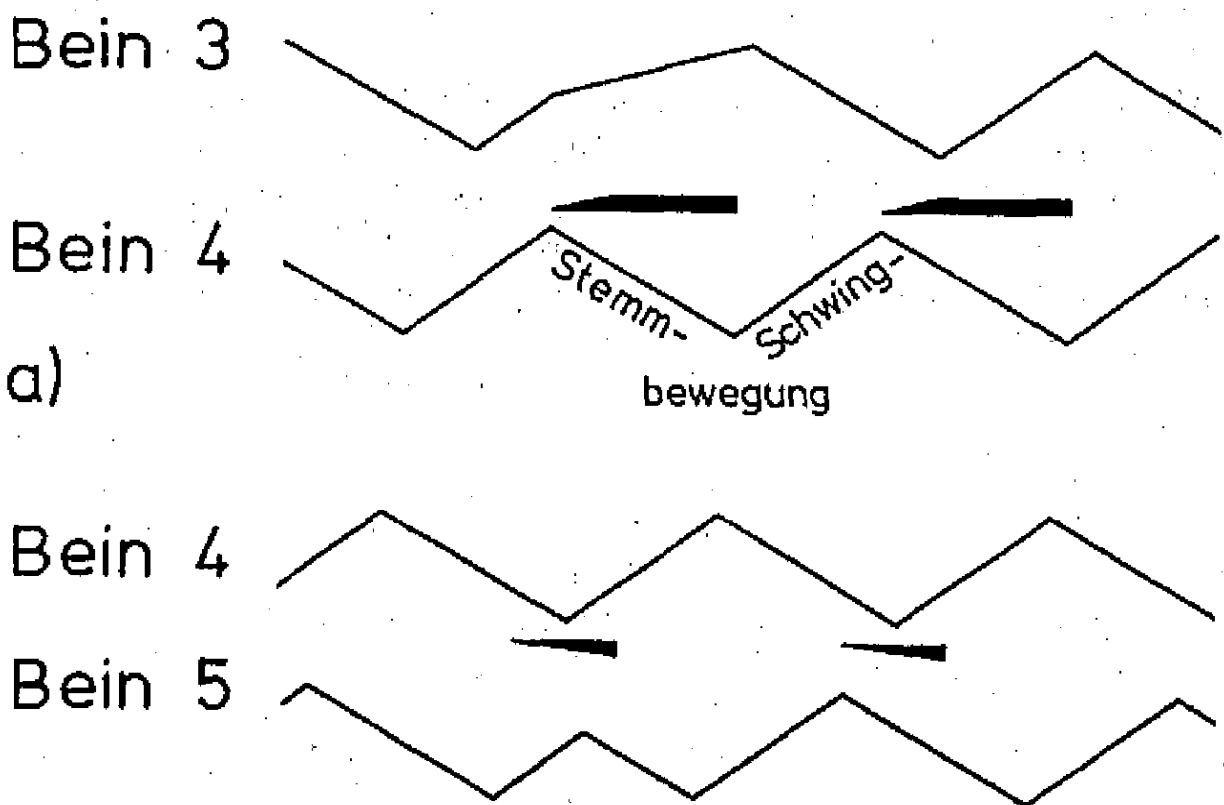
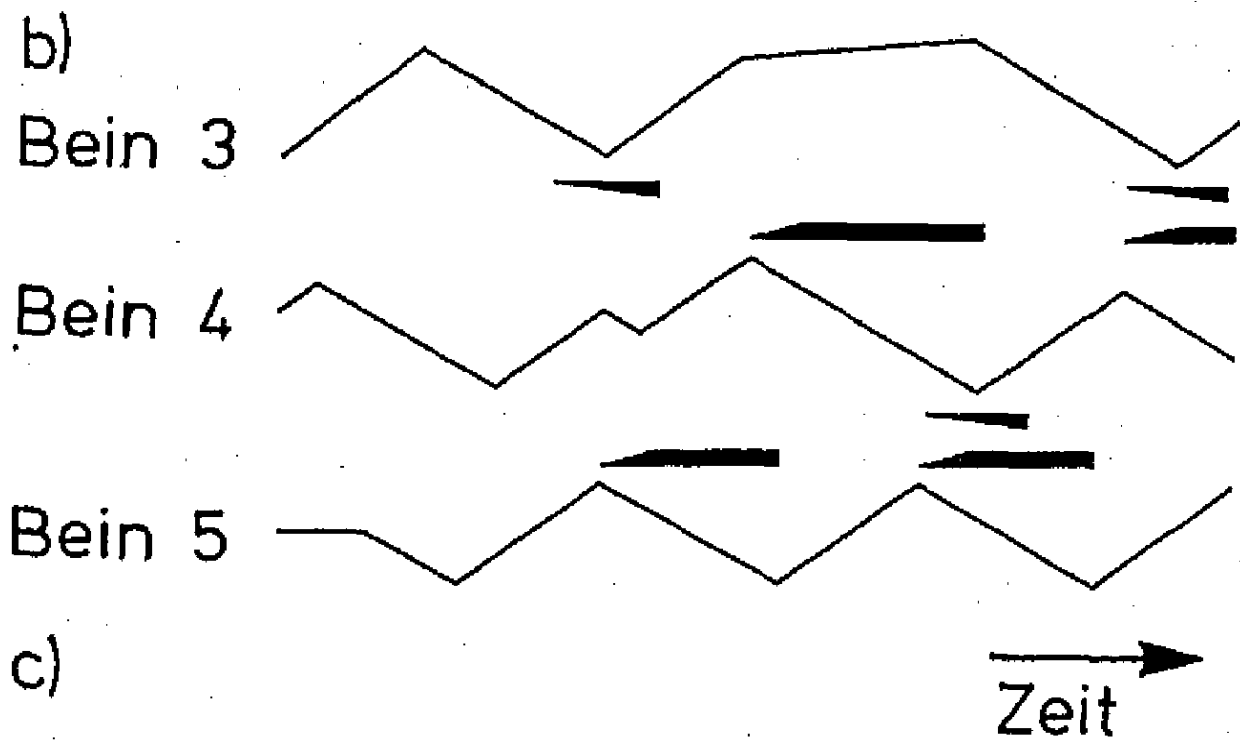


Abb. 6 Die Einflüsse, die beim Flußkrebis die Bewegungen zweier benachbarter Laufbeine derselben Körperseite koordinieren. Die Stärke der Einflüsse ist durch die Dicke der schwarzen Balken angedeutet.

a) Der Einfluß vom hinteren zum vorderen Bein. Während der Stemm-
bewegung (abfallende Linien) des hinteren Beines (Nr. 3) wird das vor-
dere Bein (Nr. 2) dazu gebracht, eine Schwingbewegung (ansteigende
Linien) zu beginnen oder fortzusetzen.



b) Der Einfluß vom vorderen zum hinteren Bein. Gegen Ende der Stemm- und zu Anfang der Schwingbewegung des vorderen Beines (Nr. 3) wird mit zunehmender Intensität das hintere Bein (Nr. 4) dazu gebracht, eine Schwingbewegung abzubrechen und eine Stembewegung einzuleiten.

c) Besitzt ein Bein sowohl einen vorderen als auch einen hinteren Nachbarn, so überlagern sich beide Einflüsse.

In jedem Fall wird eine gestörte Koordination (jeweils linke Seite) durch die Koordinationsmechanismen innerhalb eines Schrittes wieder in den normalen Zustand gebracht.

Die Abfolge der Schwing- und Stembewegung eines Beines ist jeweils durch ansteigende und abfallende Linien dargestellt. Befindet sich das hintere Bein (in *Abb. 6a* Bein Nr. 3) in einer Stembewegung, so sendet es zum vorderen Bein (Nr. 2) ein Signal, das dieses Bein zur Durchführung einer Schwingbewegung zu überreden versucht. Befindet sich das vordere Bein bereits in einer Schwingbewegung, so wird diese entsprechend verlängert. Gleichzeitig wird die Bewegungsgeschwindigkeit herabgesetzt. Das Signal endet abrupt mit dem Ende der Stembewegung des hinteren Beines. Während sich das hintere Bein in einer Schwingbewegung befindet, wird keine Beeinflussung der Bewegung des vorderen Beines festgestellt. Sind beide Beine durch eine Störung irgendwie außer Tritt geraten, so wird durch diesen Koordinationsmechanismus die normale Beziehung, wie sie im rechten Teil der *Abb. 6a* gezeigt ist, innerhalb eines Schrittes wiederhergestellt. Dennoch gibt es einen zwei-

ten Mechanismus, bei dem das vordere Bein Signale zum hinteren Bein sendet (*Abb. 6b*). Dieses Signal tritt nur gegen Ende der Stemm- und zu Beginn der Schwingbewegung des vorderen Beines (Nr. 3 in *Abb. 6b*) auf. Es bewirkt, daß das hintere Bein (Nr. 4) eine begonnene Schwingbewegung abbricht und eine Stembewegung durchführt. Auch dieser Mechanismus würde allein ausreichen, um nach einer Störung einen wohlkoordinierten Lauf zu erzeugen. Bezüglich dieses Zieles ist das Gesamtsystem also redundant. Wie *Abb. 6c* zeigt, können sich bei einem Bein, das sowohl einen hinteren als auch einen vorderen Nachbarn hat (hier Bein Nr. 3), die beiden Einflüsse überlagern. Der von vorne kommende Einfluß überwiegt, so daß das Bein eine kurze Stembewegung durchführt.

Die Mechanismen, mit deren Hilfe die Steuersysteme zweier Beine kommunizieren, sind also asymmetrisch, redundant und phasenabhängig. Es existiert keine durchgehende hierarchische Ordnung, sondern abhängig von der Phase, in der sich jeweils Sender und Empfänger befinden, ist mal das eine, mal das andere System bestimmend.

Die hier in knapper Form vorgestellten Beispiele stellen eine Reihe einfacher und relativ leicht zu durchschauender Fälle informationsverarbeitender Strukturen im Zentralnervensystem dar. Exemplarisch wurden Beispiele aus dem Bereich der Signalverarbeitung im sensorischen Bereich, ein sehr einfacher Fall von Signalverarbeitung im Bereich der Interneurone sowie letztlich Beispiele aus dem Bereich der Erzeugung motorischer Muster geschildert. Die Fälle stellen damit zugleich sozusagen Puzzlesteine aus den drei wesentlichen Bereichen der Signalverarbeitung im Zentralnervensystem dar. In Gedanken könnte man diese zu einem Gesamtsystem zusammensetzen und hätte damit modellhaft ein funktionierendes Zentralnervensystem erstellt. Hiermit sollte aber nicht zum Ausdruck gebracht werden, daß die grundsätzlichen Verschaltungsmechanismen der Informationsverarbeitung im Zentralnervensystem bereits alle bekannt seien und zum Verständnis der Gehirnfunktionen lediglich die geeigneten Kombinationen untersucht werden müßten. Es ist im Gegenteil viel eher anzunehmen, daß uns wesentliche Verschaltungsprinzipien noch unbekannt sind und deren Aufklärung noch intensiver experimenteller und theoretischer Forschungsarbeit bedarf.