



Die Repräsentation von Bewegung im Raum im Primatenkortex

Markus Lappe, Frank Bremmer und Klaus-Peter Hoffmann

Zusammenfassung

Für alle höherentwickelten Tiere ist die Wahrnehmung der eigenen Bewegung im Raum eine wichtige Verhaltensgrundlage. Die dazu notwendigen Verarbeitungsmechanismen werden in der Großhirnrinde von Primaten einem hierarchischen System dorsaler kortikaler Areale zugeschrieben. Die Verarbeitung primärer sensorischer Information zu einem räumlichen Konzept erfordert dabei die Transformation zwischen verschiedenen Bezugssystemen. Dies gilt im besonderen auch für die Verarbeitung optischer Flußfelder, da deren Struktur von Augen- oder Kopfbewegungen massiv beeinflusst wird. Dabei sind biologisch plausible theoretische Modelle nützlich, um die neuronalen Befunde zu interpretieren und experimentell überprüfbare Vorhersagen zu liefern, insbesondere deshalb, weil die verhaltensrelevanten Parameter nicht immer in den Aktivitäten einzelner Zellen abgebildet sind, sondern im allgemeinen in einer verteilten Weise in der Kombination der Aktivitäten einer gesamten Zellpopulation.

Abstract

Perceiving self-motion within the three-dimensional world is an essential requirement for the normal behavior of all higher animals.

In primate cortex the computational steps necessary to determine self-motion occur in a hierarchical system of specialized areas within the dorsal stream. The required processing of sensory information originating in various frames of reference enforces dedicated coordinate transformations. This applies also to the processing of optic flow fields which are strongly influenced by eye or head movements.

In this respect, computational models are very beneficial for interpreting neuronal data and to formulate testable predictions, especially since behaviorally relevant parameters might be encoded not in the single neuron activity but rather in a distributed manner by the neuronal population.

Key Words: motion; optic flow; visual cortex; monkey

Einleitung

Wahrnehmung und Kontrolle von Bewegung im Raum ist eine fundamentale Aufgabe des Zentralnervensystems im sich verhaltenden Tier. Diese Aufgabe wird vom Gehirn scheinbar mühelos geleistet, obwohl sie die komplexe Verrechnung verschiedener Sinnesmodalitäten erfordert, die noch dazu in unterschiedlichen Koordinatensystemen vorliegen. Der Schweresinn (vestibuläres System) etwa gibt Information über die Neigung des Kopfes, also ‚kopfzentrierte‘ Koordinaten. Das Auge bildet die Umwelt in ‚retinotopen‘, das heißt netzhautzentrierten Koordinaten ab. Je nach Augenstellung verändert sich dieser Bezugspunkt gegenüber der kopfzentrierten Information des vestibulären Systems. Deshalb muß die jeweilige Augenstellung bekannt sein, um diese beiden Informationen gemeinsam nutzen zu können. Information über die Augenstellung wird durch eine *Efferenzkopie* (vgl. Glossar), einer Information zur Größe

einer eingeleiteten Augenbewegung, bei jeder Augenbewegung gespeichert und steht somit dem Gehirn zur Verfügung. Ein ‚körperzentriertes‘ Koordinatensystem gibt Informationen über die Position jedes Körperteils. Diese Information ergibt sich aus Messungen der Längenveränderung einzelner Muskeln (durch Muskelpropriozeptoren).

Die Interaktion zwischen den genannten Meßsystemen zeigt sich deutlich, wenn Widersprüche auftreten. Schaut man etwa aus einer stehenden Eisenbahn auf einen gerade losfahrenden Nachbarzug, so hat man zunächst das Gefühl, sich selbst zu bewegen. Hierbei beeinflusst das Sehsystem ganz deutlich die vestibuläre Wahrnehmung, die keine Beschleunigung des Kopfes gegenüber dem Schwerfeld gemeldet hat. Der Bewegungseindruck wird erst ‚korrigiert‘, wenn man aus dem anderen Fenster schaut und sieht, daß die Bahnhofskulisse stillsteht. Das Sehsystem dominiert also deutlich über das vestibuläre System.

Interessanterweise ist das auch für eine Raumdimension gültig, die dem Auge gar nicht direkt zur Verfügung steht. Obwohl das Bild auf der Netzhaut nur zweidimensional vorliegt, gibt es uns Information über unsere Vorwärtsbewegung im Raum. Diese Information erhält das Gehirn über eine Analyse der relativen Bewegung von verschiedenen Objekten eines Bildes, dem sogenannten *optischen Fluß* (vgl. Abb. 1B). Punkte, die weit von uns entfernt sind, ändern ihren ‚retinotopen‘ Ort langsamer als Punkte, die direkt vor uns sind. Deutlich wird dies etwa in einem fahrenden Auto, wo der Horizont vor uns sehr stabil ist, jedoch die Bäume am Straßenrand schnell vorbeihuschen.

Für die Erkennung der eigenen räumlichen Bewegungsrichtung ist eine andere Eigenschaft des optischen Flusses bedeutsam, nämlich die, daß die Bewegung aller Objekte vom Fluchtpunkt, dem sogenannten *Expansionsfokus*, weg gerichtet ist. Der optische Fluß hat eine radial expandierende Struktur (Abb. 1B). Dies ist jedoch nur in einem körperzentrierten Koordinatensystem der Fall. Jeweils charakteristische Änderungen des optischen Flusses auf der Netzhaut treten nämlich auf, wenn Blickrichtung und Bewegungsrichtung sich unterscheiden. Durch eine Veränderung der Augenstellung, z. B. bei einem schnellen Blickwechsel, wird die Netzhautabbildung verstellt und der Expansionsfokus erscheint an einer anderen retinotopen Position (Abb. 1C/D). Noch gravierender ist die Überlagerung einer Augen- oder Kopfbewegung. Jede langsame Augenbewegung erzeugt ein zusätzliches retinales Bewegungsmuster, welches dem eigenbewegungsinduzierten Flußfeld überlagert ist. Der optische Fluß auf der Retina ist damit eine Kombination aus eigen- und augenbewegungsinduzierten Anteilen. Im Netzhautbild ist deshalb die Eigenbewegungsrichtung im allgemeinen nicht durch einen Expansionsfokus gekennzeichnet (Abb. 1E/F), so daß die visuelle Eigenbewegungsbestimmung einen komplexeren Mechanismus erfordert.

Für eine kontrollierte Bewegung des Körpers hin zu einem räumlichen Zielpunkt muß auf die gesamte Rauminformation zurückgegriffen werden. Das Auge gibt zunächst Information über den Zielort in einem retinotopen Koordinatensystem. Um den aktuellen Stand des Körpers und die erforderliche Bewegung zum Erreichen des Zieles zu bestimmen, muß das Gehirn nun die Körperkoordinaten (körperzentriertes Koordinatensystem) mit der Sehinformaton (retinopes Koordinatensystem) verrechnen.

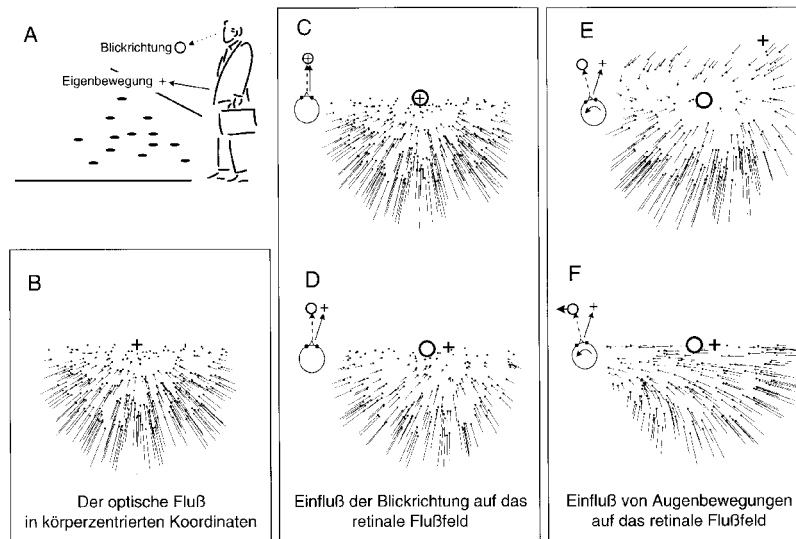


Abb. 1: Das retinale Flußfeld. **A, B:** Jede Eigenbewegung in einer statischen Umwelt (**A**) erzeugt visuelle Bewegung im Gesichtsfeld. In einem körperzentrierten Koordinatensystem (**B**) besteht ein direkter Zusammenhang zwischen der Eigenbewegungsrichtung und dem optischen Flußfeld: Alle Objekte bewegen sich radial vom Fluchtpunkt nach außen, so daß sich der Eindruck einer visuellen Expansion ergibt. Der Expansionsfokus (+) im Fluchtpunkt zeigt die Richtung der Eigenbewegung an. **C, D:** Das auf der Netzhaut abgebildete Bewegungsmuster auf der Netzhaut, hängt jedoch von der Stellung und Bewegung der Augen relativ zur Eigenbewegungsrichtung ab. Sind Blickrichtung und Eigenbewegungsrichtung identisch, so ergibt sich ein radiales Expansionsmuster, dessen Zentrum in der Fovea (o) liegt (**C**). Eine Veränderung der Augenstellung führt zu einer Verlagerung des Bewegungsmusters auf der Netzhaut (**D**). Wiederum zeigt der Expansionsfokus (+) die Richtung der Eigenbewegung an. **E, F:** Augenbewegungen beeinflussen dagegen die Struktur des retinalen Flußfeldes. Im natürlichen Fall dienen Augenbewegungen meist dazu, das Netzhautabbild eines Objektes stabil zu halten. Ist dieses Objekt statisch im Raum angeordnet, so sind die Augenbewegungen mit der Eigenbewegung gekoppelt, da die visuelle Bewegung des Objektes allein durch die Eigenbewegung bedingt ist. Das retinale Flußfeld (**E**) weist in dieser Situation einen Nullpunkt auf der Fovea (o) auf. Wird dagegen ein sich unabhängig bewegendes Objekt verfolgt, so sind Augen- und Eigenbewegung entkoppelt (**F**). In beiden Fällen (**E, F**) existiert jedoch kein Expansionsfokus im retinalen Fluß. Die Eigenbewegung muß also auf andere Art bestimmt werden.

nen. Hierbei muß natürlich die Augenstellung und die Kopfstellung gegenüber dem Rumpf (kopfzentriertes Koordinatensystem) mitberücksichtigt werden. Jede Information muß also in ein gemeinsames Koordinatensystem übertragen werden, man spricht hier von einer Koordinatentransformation.

Untersuchungen an Rhesusaffen erlauben Aussagen zu den neuronalen Mechanismen solcher Koordinatentransformationen beziehungsweise zur gegenseitigen Beeinflussung von Informationen mit unterschiedlichen Koordinatensystemen. Ein zugängliches Beispiel ist hier etwa die zentralnervöse Analyse von Bildverschiebungen, die durch Augen-, Kopf- oder Umweltbewegungen auf der Netzhaut entstehen. Hierzu werden die Tiere zunächst daraufhin trainiert, ihre Augen auf einen definierten Punkt

in der Umwelt zu richten (Fixationspunkt) und auf ein Signal hin eine definierte Augenbewegung zu machen. Anhand von Einzelzellmessungen kann dann bestimmt werden, wie Nervenzellen auf solche Bildbewegungen auf der Netzhaut, die entweder durch Augen- oder Kopfbewegungen oder durch Bewegung der Umwelt (Verschieben eines projizierten Bildes vor dem Tier), hervorgerufen wurden, reagieren. Durch Untersuchungen an verschiedenen Hirnregionen kann so auch definiert werden, wo welche Information verarbeitet wird. Aufgrund solcher Untersuchungen konnte bereits vielen Hirnregionen spezifische Aufgaben zugeordnet werden. Dabei zeigte sich eine Aufspaltung visueller Informationsverarbeitung in parallele Verarbeitungswege, innerhalb derer eine hierarchische Verarbeitung spezieller Informationen erfolgt.

Kortikale Repräsentation des Flußfeldes in Area MT

Im kortikalen Sehsystem des Makaken wird die auf der Retina gesammelte visuelle Information entlang mindestens zweier unterschiedlicher Verarbeitungswege geführt, die sich mit verschiedenen Aspekten des Sehens befassen. Ein ventrales System ist mit der Verarbeitung von Forminformation und mit Objektwahrnehmung betraut, während ein dorsales System der Verarbeitung von Bewegungs- und Rauminformation dient. So sind die Bestimmung von Bewegung, das Erkennen und Analysieren räumlicher Beziehungen sowie visuomotorische Leistungen im dorsalen Pfad lokalisiert. Zwei kortikale Areale innerhalb des dorsalen Pfades werden gegenwärtig als wesentliche Stufen in der Verarbeitung optischer Flußfelder angesehen. Aufgrund ihrer anatomischen Lage werden sie als medio-temporales Areal (Area MT) und medio-superior-temporales Areal (Area MST) bezeichnet (Abb. 2).

Area MT ist ein funktionell wie auch anatomisch definiertes, abgrenzbares Areal im Sulcus temporalis superior, das seinen (aufsteigenden) Eingang aus den visuellen Arealen V1, V2, V3 und V4 erhält. Zellen in Area MT besitzen mittelgroße receptive Felder, die mit zunehmend peripherer Lage im Gesichtsfeld größer werden und zumeist deutlich richtungs- und geschwindigkeitsselektiv sind, das heißt, bei Bewegung eines adäquat orientierten Stimulus antworten sie nur dann stark, wenn der Stimulus in Vorzugsrichtung bewegt wird, jedoch schwach oder gar nicht bei Bewegung des Stimulus in der Gegenrichtung. Zellen mit gleicher Vorzugsrichtung sind in kortikalen Richtungssäulen angeordnet. MT weist zudem eine klar geordnete Retinotopie auf, das heißt, benachbart liegende Zellen empfangen Signale aus benachbarten Bereichen im Gesichtsfeld. In Area MT sind mehr peripher gelegene Teile des Gesichtsfeldes dorsaler repräsentiert als foveanah.

Läsions- und Mikrostimulationsstudien haben gezeigt, daß Area MT eine zentrale Struktur zur Bewegungswahrnehmung ist. In diesen Experimenten wurden Rhesusaffen darauf trainiert, die Bewegungsrichtung eines Rauschmusters anzuzeigen. Wenn in einem derart trainierten Tier große Teile von Area MT durch eine gezielte Läsion ausgeschaltet werden, ist das Tier nicht mehr in der Lage, diese „Richtungsdetektionsaufgabe“ konsistent zu bewältigen, was auf eine klare Beteiligung von Area MT an der Bewegungswahrnehmung schließen läßt. Allerdings kehrt die Fähigkeit, diese Aufgabe

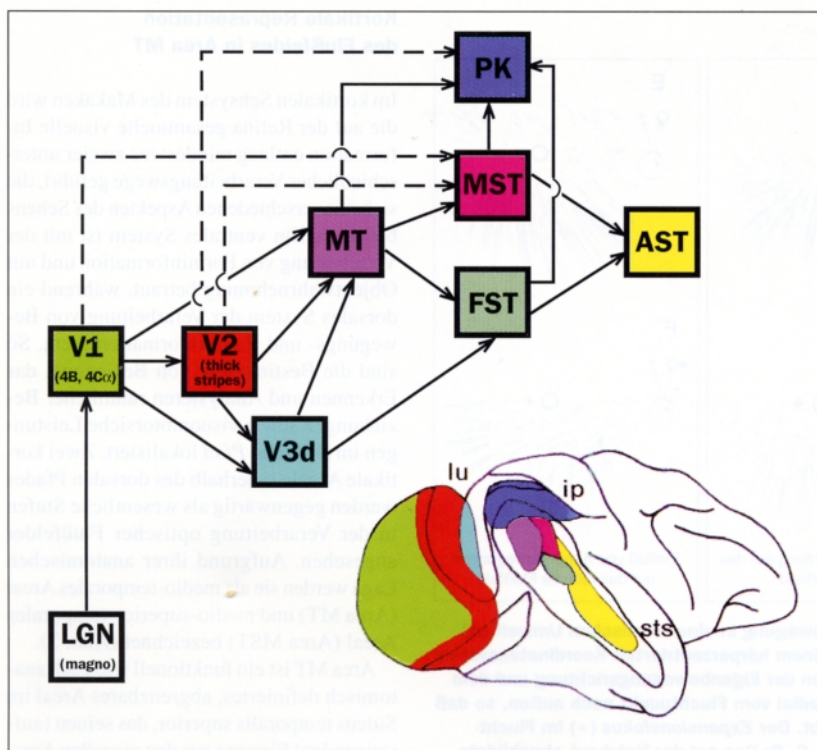


Abb. 2: Schematische Darstellung der Verschaltung bewegungsverarbeitender Areale im visuellen Kortex des Makaken. Visuelle Signale aus den magnozellularen Schichten des Geniculatums laterale (LGN) werden in die Schicht 4Ca des primären visuellen Kortex (V1) geleitet. Interne Verschaltungen innerhalb der Schichten in V1 erzeugt bewegungssensitive Zellen in Schicht 4B. Diese Zellen projizieren sowohl direkt als auch über die Areale V2 und V3d in das spezifisch bewegungsverarbeitende Areal MT (medio-temporales Areal) und von hier nach MST (medio-superior-temporales Areal). Dort werden visuelle Bewegungen bestimmt und analysiert. Weitergehende Projektionen aus MT und MST führen in höhere Areale im Parietalkortex (PK), denen multimodale Raumrepräsentationen zugeschrieben werden. (lu = Sulcus lunatus, ip = Sulcus intraparietalis, sts = Sulcus temporalis superior, FST = Fundus des Sulcus temporalis superior, AST = antero-superior-temporales Areal)

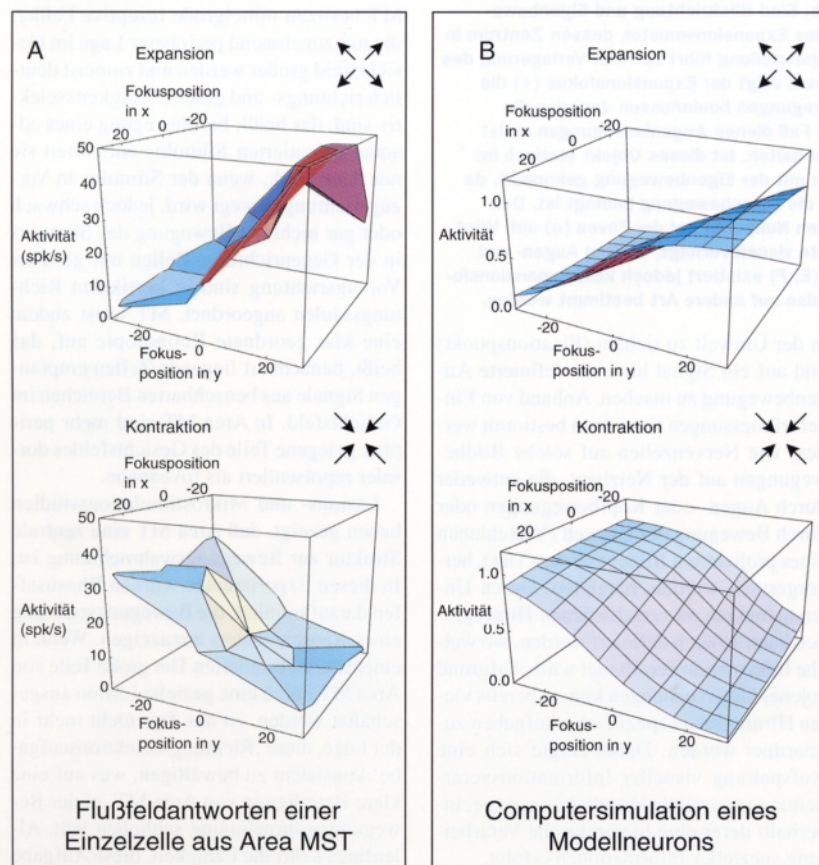


Abb. 4: Neurophysiologische Ableitungen in wachen Rhesusaffen belegen, daß die Reizantwort flußfeldsensitiver MST-Zellen von der Lage des Expansionsfokus im Gesichtsfeld abhängig ist. In diesen Experimenten wurden visuelle Ganzfeldreize dargeboten, die Vorwärts- (Expansion) und Rückwärtsbewegung (Kontraktion) in verschiedene Raumrichtungen simulierten, so daß Expansions- bzw. Kontraktionsfokus auf verschiedene Netzhautpositionen abgebildet wurden. Das Versuchstier mußte dabei jeweils einen zentralen Punkt in der Mitte des Projektionsschirmes fixieren. Abbildung A zeigt die Antwort eines einzelnen Neurons in Abhängigkeit der retinalen Position des Fokus. Das Beispielneuron zeigt eine sigmoide Antwortmodulation und komplementäre Antworteigenschaften für Expansions- und Kontraktionsreize. Die Antwortkurven stimmen mit denen simulierter Modellneurone (B) überein.

zu lösen, innerhalb einiger Tage bis Wochen fast vollständig zurück – ein Befund, der seinerseits eindrucksvoll die Fähigkeit des Gehirns dokumentiert, sich veränderten Bedingungen anzupassen und Aufgaben zerstörter Hirnbereiche neu zu verschalten. Im intakten Tier läßt sich die Beteiligung von Area MT an der Bewegungswahrnehmung durch Mikrostimulation ebenfalls in der ‚Richtungsdetektionsaufgabe‘ zeigen. Bringt man nämlich während dieser Aufgabe einen leichten externen Stromimpuls über eine Reizelektrode innerhalb Area MT ein, so läßt sich die vom Tier angezeigte

Bewegungsrichtung gezielt verändern, das heißt, der Affe ‚sieht‘ eine andere Bewegungsrichtung als diejenige, welche als visueller Reiz dargeboten wurde.

Einige Untersuchungen legen nahe, daß MT eine Vorbedingung zur visuellen Eigenbewegungsanalyse, nämlich die Gewinnung oder Berechnung des Flußfeldes, leisten kann. Dies ist eine komplexe Aufgabe, da dabei Uneindeutigkeiten wie zum Beispiel das sogenannte Aperturproblem auftreten können. Das Aperturproblem tritt auf, wenn die Bewegung eines großen Objektes durch ein kleines Guckloch betrachtet wird. Dann

kann die Gesamtbewegung des Objektes nicht eindeutig bestimmt werden, statt dessen kann nur eine Bewegungskomponente, die von der Orientierung des im Guckloch sichtbaren Teils des Objektes abhängt, gemessen werden. Diese Situation tritt für eine Zelle im primären visuellen Kortex ständig auf, da ihr rezeptives Feld – also der Sehbereich, aus dem sie Signale empfängt – sehr klein ist und daher auch nur ein derartiges Guckloch in die Außenwelt darstellt. Verschiedene Modellvorstellungen wurden entwickelt, um durch Verschaltung von elementaren Bewegungsdetektoren aus VI die

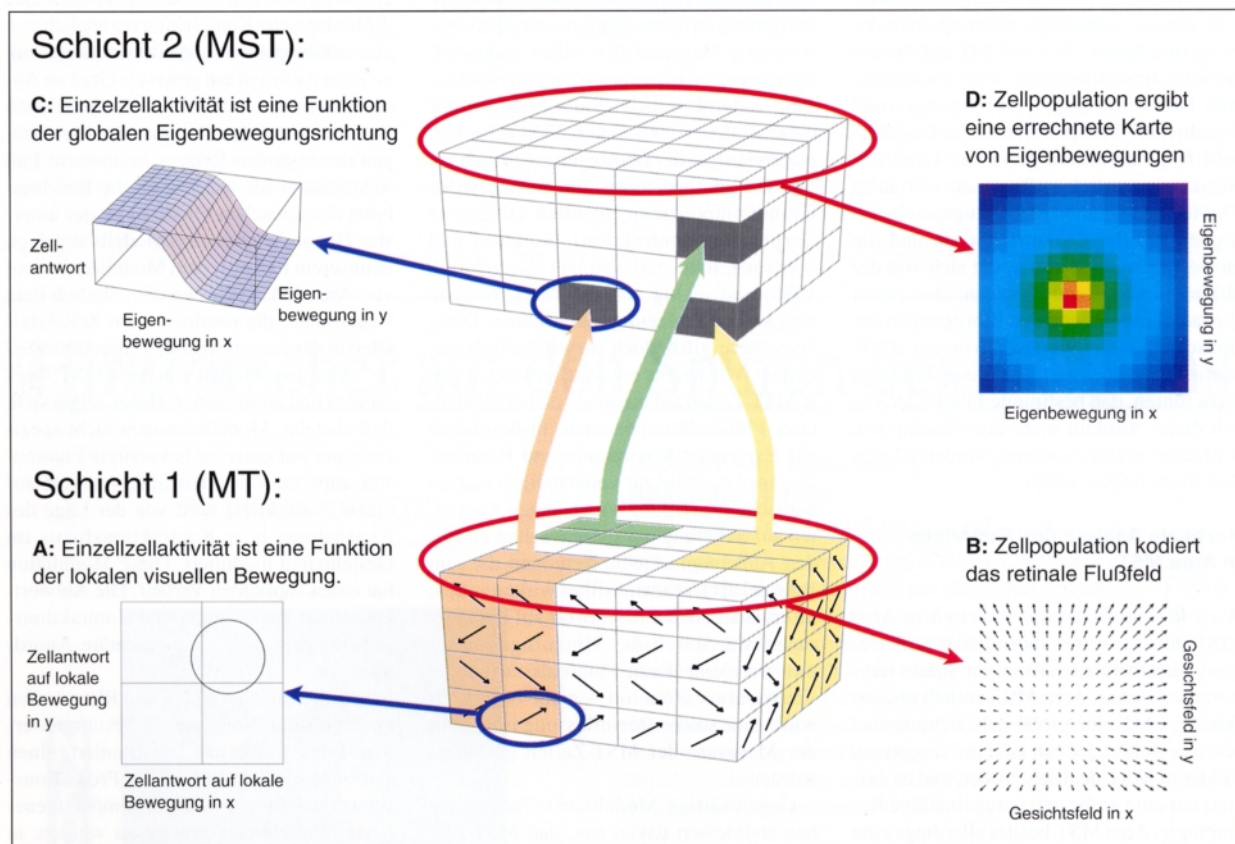


Abb. 3: Ein biologisch plausibles neuronales Netzwerkmodell (Lappe und Rauschecker 1993) kann die vorhandene Lücke zwischen den Antworteigenschaften einzelner Neurone und dem psychophysisch beobachtbaren Gesamtverhalten des Systems überbrücken. Dieses Modell ist als neuronale Implementation eines Minimierungsalgorithmus formuliert, der die unbekanntes Eigenbewegungsparameter an den gemessenen optischen Fluß anpaßt. Die Implementation geht davon aus, daß in einer ersten Schicht von lokal bewegungssensitiven Neuronen eine Kodierung des optischen Flußfeldes vorliegt. Diese Schicht wäre funktional zu Area MT äquivalent. Einzelne Neurone antworten richtungsselektiv auf lokale visuelle Bewegung (A). Gruppen von Neuronen mit unterschiedlichen Vorzugsrichtungen, aber gleichen rezeptiven Feldern signalisieren die lokale Bewegungsrichtung. Die Gesamtpopulation ergibt eine neuronale Kodierung des retinalen Flußfeldes (B). Eine zweite Schicht von Neuronen bestimmt die Richtung der Eigenbewegung aus den neuronalen Aktivitäten in der ersten Schicht und bildet ein Modell für Area MST. Diese Schicht enthält eine errechnete Karte möglicher Eigenbewegungen (D). Einzelne Neurone leisten jedoch nur einen Teilbeitrag zu dieser Berechnung. Ihre Aktivität ist in sigmoider Weise von der Eigenbewegungsrichtung abhängig (C). Ein einzelnes Neuron allein kann damit die Eigenbewegungsrichtung nicht vollständig signalisieren, vielmehr ist die gemeinsame Aktivität von Gruppen von Neuronen dazu notwendig. Die Bestimmung der Eigenbewegungsrichtung wird von der Neuronenpopulation durch Überlagerung vieler überlappender sigmoider Einzelkurven geleistet.



bewegungsverarbeitenden Eigenschaften von MT-Neuronen zu erzeugen und das Aperturproblem zu lösen. Dies wird erreicht durch Berücksichtigung und Vergleich der Antworten vieler Bewegungsdetektoren. Jeder einzelne unterliegt dem Aperturproblem, aber durch Vergleich der Signale benachbarter Detektoren, die jeweils unterschiedliche Teilbereiche des gleichen Objektes sehen, kann die Gesamtheit ein korrektes Bewegungssignal ermitteln. Allen solchen MT-Modellen ist gemeinsam, daß sie im Ergebnis eine neuronale Kodierung des retinalen Flußfeldes liefern.

Obwohl Area MT als allgemeines bewegungsverarbeitendes Areal angesehen werden muß, weisen einige Eigenschaften der globalen Organisation von MT auf die besondere Bedeutung optischer Flußfelder hin. Die Verteilung von Richtungs- und Geschwindigkeitspräferenzen im Gesichtsfeld folgt zu einem gewissen Grad der Struktur natürlich auftretender retinaler Flußfelder. So nimmt die Vorzugsgeschwindigkeit mit der Exzentrizität zu, und die Bewegung von Objekten, die sich von der Bildmitte zum Rand bewegen, also genau die radial expandierenden Bewegungen des optischen Flusses werden bevorzugt repräsentiert. Eine solche Spezialisierung kann dazu führen, daß bestimmte Flußfelder, die mit dieser Struktur nicht übereinstimmen, schlechter wahrgenommen werden (Lappe und Rauschecker 1994).

Kortikale Analyse des Flußfeldes in Area MST

Area MT projiziert am stärksten in Area MST, einem weiter spezialisierten bewegungsverarbeitenden Areal im Sulcus temporalis superior. Area MST enthält ebenso wie Area MT eine große Zahl richtungsselektiver Zellen, jedoch sind die rezeptiven Felder in MST deutlich größer, und es existiert nur eine grobe und unregelmäßige Retinotopie. Area MST besitzt allerdings eine Besonderheit, die dieses Areal direkt mit der visuellen Eigenbewegungsbestimmung in Verbindung bringt. Vornehmlich im dorsalen Teil von MST existieren Zellen, die selektiv auf großflächige optische *Flußmuster* wie Expansionen, Kontraktionen und Rotationen antworten (Tanaka und Saito 1989). Um diese Experimente durchzuführen, wurden Reize verwandt, die nicht nur die isolierte Bewegung eines Objektes darstellen, sondern vielmehr die gekoppelte Bewegung vieler Objekte, die sich zum Beispiel alle von einem Zentrum (Expansionsfokus) wegbewegen, ähnlich dem in Abbildung 1B

dargestellten Flußfeld. Ein solcher Reiz läßt sich durch die rasche Verstellung der Brennweite eines Zoom-Objektivs an einem Diaprojektor näherungsweise realisieren, wie es in ersten Experimenten auch geschah. Später benutzte man dazu Computerprogramme und neuerdings auch spezielle Rechner, die zur der Erzeugung virtueller Realität entwickelt wurden.

In MST scheint also weniger eine Feinanalyse der visuellen Umwelt durchgeführt zu werden, sondern vielmehr findet sich hier eine Repräsentation von Information, die direkt im Zusammenhang mit Körperbewegung entsteht. Allerdings antwortet nur ein sehr geringer Teil der Neuronen ausschließlich auf ein isoliertes Flußmuster. Die überwiegende Mehrzahl der Zellen zeigt Antworten auf mehrere verschiedene Flußmuster. Dadurch stellt sich die Frage, wofür diese Zellen selektiv sind. Eine erste Hypothese folgte der Überlegung, daß sich ein Flußfeld mathematisch immer in gewisse Grundkomponenten, nämlich Divergenz (Expansion/Kontraktion), Rotation und Scherung, lokal zerlegen läßt (Koenderink 1986) und schlug vor, daß MST-Neurone eine solche Zerlegung durchführen. Diese Hypothese gilt jedoch inzwischen als widerlegt. Wie bereits erwähnt, antworten viele MST-Zellen auf mehrere solcher elementarer Flußfeldkomponenten, insbesondere auf Expansion/Kontraktion und Rotation. Dagegen sind die zur vollständigen mathematischen Zerlegung notwendigen Antworten auf Scherung nur extrem selten zu finden. Außerdem wäre für Neuronen, die zum Beispiel als Expansionsfilter wirken sollen, zu erwarten, daß ihre Antwort auf Expansionsmuster durch das Hinzufügen einer zweiten elementaren Flußfeldkomponente – etwa einer Rotation – nicht beeinflusst wird. Eine solche Beeinflussung ist aber in der Mehrzahl der MST-Zellen gefunden worden.

Gegenwärtige Modellvorstellungen gehen stattdessen davon aus, daß MST-Zellen vielmehr die momentane Eigenbewegungsrichtung kodieren, entweder als einzelne Filter für festgelegte Flußfelder oder in Form einer Populationskodierung der Eigenbewegungsrichtung durch Kombination vieler Neurone, die einzeln nur eine geringe Selektivität aufweisen (Lappe und Rauschecker 1993). Wie eine solche Kodierung aussehen und durch Verschaltung von richtungsselektiven MT-Neuronen erzeugt werden kann, zeigt Abbildung 3. Die Berechnung der Eigenbewegung kann, ähnlich wie die Lösung des Aperturproblems, nur durch den Vergleich der Aktivitäten vieler

Neuronen erreicht werden. Dabei stimmt jedes Einzelneuron für eine festgesetzte Bewegungsrichtung. Das Gewicht der Stimme ist abhängig von der Stärke der neuronalen Aktivität. Diejenige Bewegungsrichtung, die die meisten und stärksten Antworten erhält, wird ausgewählt. In Computersimulationen einzelner Neurone dieses Modells lassen sich Vorhersagen über die Eigenschaften flußfeldsensitiver Zellen entwickeln, die experimentell überprüfbar sind. Dazu werden in einem Computerprogramm die Eigenschaften und Verbindungen einer Gruppe von Modellzellen eingegeben, die dem in den Abbildungen 2 und 3 skizzierten hierarchischen Aufbau entsprechen. Da die biologische Komplexität unmöglich von einem Computer verarbeitet werden kann, ist dazu natürlich ein gewisser Grad an Abstraktion notwendig. In der eigentlichen Simulation werden Computerbeschreibungen der visuellen Reize – in unserem Fall Vektorfelder als mathematische Beschreibung des optischen Flusses – an der untersten Hierarchieebene des Modells angelegt, in unserem Fall also dem Modelläquivalent von Area MT. Dann werden, ähnlich dem Experiment, die resultierenden Zellaktivitäten in der darauffolgenden Hierarchieebene – hier dem Modell von Area MST – gemessen und ausgewertet. Dabei zeigte sich, daß einzelne Modellneurone nicht spezifisch nur auf einzelne bevorzugte Flußmuster antworten, sondern ihre Antwort auf einen Flußfeldreiz wird von der Lage des Expansions- oder Kontraktionsfokus im Gesichtsfeld moduliert. Diese Modulation hat einen sigmoiden Verlauf. Die Antwortkurven für Expansions- und Kontraktionsreize zeigen eine komplementäre Anordnung.

In Experimenten an wachen Rhesusaffen konnten diese Vorhersagen bestätigt werden. Dazu wurde das Tier trainiert, einen stationären Punkt auf einem Projektionschirm zu fixieren, während computergenerierte Flußfeldreize präsentiert wurden, in denen der Expansionsfokus in 17 verschiedenen Positionen auf dem Schirm dargeboten wurde. Diese Reize simulieren die Bewegung durch eine virtuelle Umwelt in verschiedenen Richtungen. Abbildung 4 zeigt exemplarisch die Antwort eines gemessenen Einzelneurons im Vergleich zu einer Modellsimulation. Die sigmoidale Verlaufskurve ist deutlich zu erkennen. Obwohl einzelne solcher Zellen die Lage des Expansionsfokus nicht eindeutig übermitteln können, ist die gesamte Neuronenpopulation prinzipiell fähig, den Expansionsfokus zu lokalisieren (Abb. 5).



Ähnliche sigmoide Abhängigkeiten wurden in einem Teil der Neurone in einer neuen Studie von Charles Duffy und Bob Wurtz (1995), die mit einem gleichartigen Reizparadigma durchgeführt wurde, bestätigt. Einige MST-Zellen zeigten allerdings keine sigmoide Antwortkurve, sondern ein Aktivitätsmaximum immer dann, wenn der Expansionsfokus ins Zentrum des Gesichtsfeldes projiziert wurde. Diese Zellen könnten in der Tat bereits eine Selektivität für bestimmte Eigenbewegungen zeigen, die durch Selektivität für spezifische Flußmuster oder aber durch interne Auswertung der Populationsantwort sigmoid modulierender Zellen entstehen könnte.

Integration mit anderen Signalen

Die dargestellten Befunde verdeutlichen das Potential, visuelle Information zur Analyse und Steuerung von Eigenbewegung zu nutzen. Darüber hinaus sind aber verschiede-

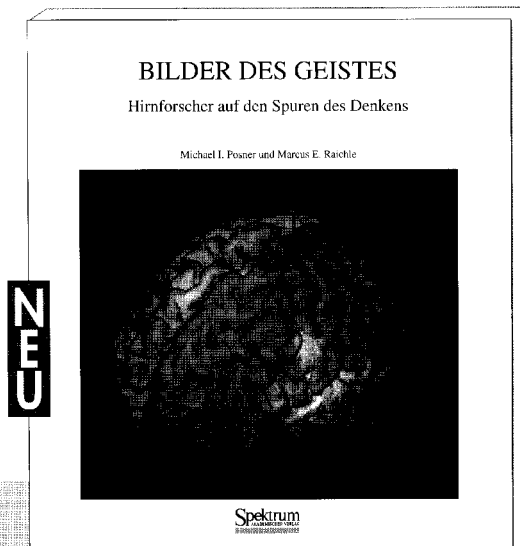
ne, dem Zentralnervensystem zur Verfügung stehende Signale geeignet, diese visuelle Analyse zu unterstützen. Dazu zählen zunächst insbesondere Augenbewegungssignale wie die genannte Efferenzkopie, die man zur Unterstreichung ihres nicht-visuellen Ursprungs als ‚extraretinale‘ Signale bezeichnet. Zuerst gilt es aber festzuhalten, daß Area MST, aber auch Area MT maßgeblich an der Generierung von langsamen Augenfolgebewegungen beteiligt sind, wie elektrophysiologische und Läsionsstudien belegen. In der Tat konnten wir zeigen, daß optische Flußfelder auch dazu geeignet sind, Augenfolgebewegungen auszulösen, wenn die Blickrichtung nicht mit der Eigenbewegungsrichtung übereinstimmt.

Area MST erhält aber auch extraretinale Informationen über das Auftreten einer Augenbewegung. Ein Teil der MST-Zellen ist aktiv, wenn die Augen eine Folgebewegung auf ein bewegtes Ziel durchführen.

Obwohl diese Aktivität zumeist visueller Natur ist, nämlich bedingt durch die Bildverschiebung während der Augenbewegung, zeigen einige Zellen eine Fortsetzung der Aktivität auch dann, wenn das visuelle Ziel kurzzeitig ausgeblendet wird, das heißt bei Augenbewegungen in völliger Dunkelheit. Diese Aktivität wird auf extraretinale Eingänge zurückgeführt. Eine zweite Beobachtung ist, daß viele MST-Zellen auf identische visuelle Bewegung unterschiedlich antworten, abhängig davon, ob diese Bewegung von eigenen Augenbewegungen in einer stationären Umwelt herrührt oder ob sie durch fremdbewegte Objekte entsteht. Computersimulationen zeigen, daß diese verschiedenen extraretinalen Signale eine potentielle Basis für die Kombination visueller und nichtvisueller Information zur Analyse optischer Flußfelder bilden können.

Auch binokulare Information kann zur Unterstützung der Eigenbewegungsbestim-

Hirnforscher auf den Spuren des Denkens



Michael I. Posner / Marcus E. Raichle

Bilder des Geistes

Neueste technische Entwicklungen – vor allem die Positronenemmissionstomographie (PET) – versetzen uns in die Lage, bestimmte Aspekte der Gehirnaktivität sichtbar zu machen und ermöglichen erstmals einen Einblick in die Beziehung zwischen Gehirn und Geist. Auf diesem Weg werden ebenfalls zwei bisher getrennt arbeitende Forschungszweige zusammengeführt, nämlich Kognitionsforschung und die Neurowissenschaft. Michael Posner und Marcus Raichle als führende Vertreter dieser beiden faszinierenden Disziplinen beschreiben anschaulich und mit vielen Bildern, welche Hirnareale bei bestimmten kognitiven Leistungen – zum Beispiel beim Sehen oder Sprechen – aktiv sind oder wo in diesem Netzwerk die Ursachen für seelische Krankheiten zu suchen sind.

282 S., 135 Abb., geb.
DM 68,-/öS 497,-/sFr 65,-
ISBN 3-86025-283-6

„Dieses Buch ist eine Feier zu Ehren der Kognitionswissenschaften.“
Nature

Zeit sparen - bequem bestellen

☒ Eine Bestellkarte finden Sie in diesem Heft.

☎ Telefon 07071-935360 ☎ Fax 07071-935393

e-mail: shop@spektrum-verlag.com, <http://www.spektrum-verlag.com>

Spektrum
AKADEMISCHER VERLAG

Vangerowstr. 20, D-69115 Heidelberg

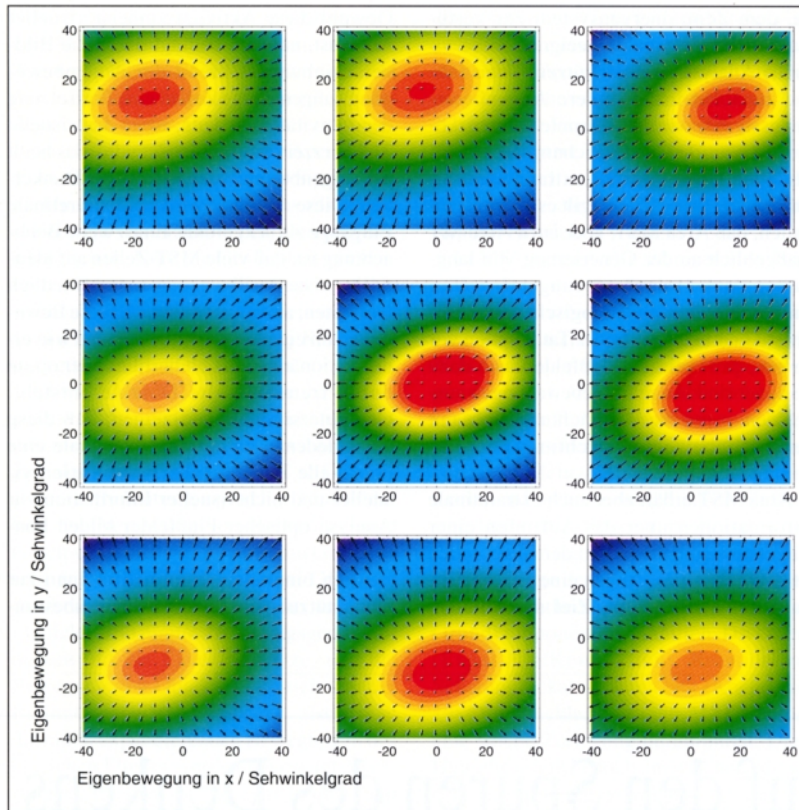


Abb. 5: Um abzuschätzen, ob die gemessenen Flußfeldantworten in MST es der Zellpopulation prinzipiell erlauben, die Lage des Expansionsfokus zu bestimmen, kann man folgendes Verfahren anwenden: An die individuellen Antworten jeder gemessenen Zelle wird eine sigmoide Kurve angepaßt. Damit kann die wirklich gemessene Antwort einer einzelnen Zelle für jede vorgegebene Position des Expansionsfokus als eine Randbedingung an die Lage des Expansionsfokus formuliert werden. Diese ist jedoch nicht eindeutig, da mehrere Fokuspositionen zu derselben Feuerrate eines Neurons führen können (siehe Abb. 4). Die Antworten aller gemessenen Zellen gemeinsam können jedoch dazu benutzt werden, diejenige Fokusposition zu bestimmen, die alle Bedingungen gleichzeitig möglichst gut erfüllt. Dazu läßt sich eine Auswertung nach der Methode der kleinsten Fehlerquadrate anwenden. Die Abbildung zeigt eine Farbstufenauftragung dieser aus den gemessenen Zellantworten bestimmten Fehlerfunktion für neun getestete Fokuspositionen innerhalb der zentralen 15 Grad des Gesichtsfeldes. Zum Vergleich mit der korrekten Position sind schematische Darstellungen der Flußfeldreize superponiert. Die wirkliche Lage des Expansionsfokus wird daraus deutlich. Die Abbildungen zeigen, daß die MST-Population die Lage des Expansionsfokus mit überraschend hoher Genauigkeit bestimmen kann. Der über die neun getesteten Positionen gemittelte Fehler liegt bei nur 4,3 Sehwinkelgrad. Psychophysische Daten des Menschen in einer vergleichbaren Situation zeigen mittlere Fehler von 2,5 Sehwinkelgrad.

mung herangezogen werden, wie jüngste psychophysische Untersuchungen zeigen. In den Arealen MT und MST wird Information über räumliche Tiefe mit Bewegungssignalen funktionell verschaltet. Diese Verschaltung geschieht in Area MT zuerst in einer impliziten Form, die jedoch für die Flußfeldbestimmung von besonderer Bedeutung ist: Richtungsselektive Neurone in MT reagieren auf transparente Bewegungsmuster mit einer Verminderung ihrer Richtungantwort. Solche transparenten Bewe-

gungsmuster sind dadurch gekennzeichnet, daß gegenläufige Bewegungsrichtungen innerhalb eines gemeinsamen Gesichtsfeldbereiches gleichzeitig auftreten. Derartige Bewegungsmuster kommen in natürlicher Weise insbesondere bei Eigenbewegungen vor, nämlich in räumlichen Umgebungen, in denen viele Einzelobjekte überlappend in unterschiedlichen Entfernungen vom Beobachter vorhanden sind, wie es zum Beispiel in einem Wald der Fall ist. In diesem Fall ist das Auftreten transparenter

Bewegungen mit unterschiedlichen Entfernungen vom Beobachter gekoppelt (*Bewegungsparallaxe*). Separiert man nun im Experiment zwei transparente Reizanteile in der Tiefe, so wird die vorher zu verzeichnende Verminderung der Antwort der MT-Neuronen wieder aufgehoben. MT-Neurone liefern also ein spezifisches Bewegungssignal, das räumliche Tiefe zur Trennung unterschiedlicher visueller Bewegungen nutzt. Diese Eigenschaft bewirkt eine gezielte Reduzierung von Störeinflüssen, die zu einer psychophysisch gemessenen Verbesserung der Eigenbewegungswahrnehmung führen kann. Einen noch direkteren Zusammenhang zwischen Stereodisparität und Eigenbewegungsbestimmung auf neuronaler Ebene kann man in Area MST finden. Einige MST-Zellen ändern ihre Vorzugsrichtung in Abhängigkeit von der Disparität in einer Weise, die eng an die Bewegungseindrücke angebunden ist, die ein bewegter Beobachter empfindet, der einen Punkt seitlich zur Bewegungsrichtung fixiert.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß eine Reihe von zur Eigenbewegungsbestimmung nützlichen Signalen in Area MST konvergieren. Allerdings ist noch unklar, inwieweit die Konvergenz dieser Signale wirklich auf Einzelzellniveau realisiert ist, das heißt, wie die Flußfeldantworten durch Augenbewegungen und Disparitäten moduliert werden.

Transformation in nicht-retinotopie Kodierung

Die visuelle Bestimmung der Eigenbewegung in Area MST erfordert, daß Transformationen, die bei der Abbildung der Bewegung im dreidimensionalen Raum auf die beiden zweidimensionalen Retinae auftreten, ausgewertet werden. Wie dies geschieht, war Gegenstand der bisherigen Betrachtungen. Eine weitere Frage ist nun, wie die so erhaltene Bewegungsinformation in einer körperzentrierten Kodierung im Parietalkortex repräsentiert ist.

Die raumbezogene Interpretation visueller Eingangssignale während der Eigenbewegung benötigt Informationen über die Stellung des Kopfes zum Rumpf und über die Stellung der Augen im Kopf. Es stellt sich deshalb die Frage, ob und gegebenenfalls wie diese Information in dem Aktivitätsspektrum einzelner Neurone enthalten ist.

Diese Frage geht über die visuelle Eigenbewegungsbestimmung hinaus und ist schon seit vielen Jahren Gegenstand zahl-

reicher Untersuchungen (Andersen et al. 1993). 1983 konnten Andersen und Mountcastle erstmals einen Einfluß der Augenposition auf die Aktivität einzelner Neurone des Parietalkortex nachweisen. Weitere Studien haben bis zum heutigen Tag einen Einfluß der Position der Augen in den Orbitae auf die neuronale Aktivität in vielen verschiedenen Arealen des visuellen kortikalen Systems nachgewiesen und bestätigten ihn sogar als ein generelles kortikales Phänomen, nämlich auch im prämotorischen Kortex und im supplementären Augenfeld.

In Verhaltensexperimenten an wachen Affen konnte gezeigt werden, daß der Einfluß der Position der Augen auf die Zellaktivität in der Regel linear ist (Bremmer et al. 1996). Eine monotone Veränderung der Augenposition führt zu einer monotonen Steigerung der Zellaktivität. Weiterhin zeigte sich, daß die Art des Einflusses auf die neuronale Aktivität unabhängig von der Verhaltensaufgabe ist. Ein Beispiel dafür zeigt Abbildung 6.

Man kann somit sicher davon ausgehen, daß die Information über die Stellung der

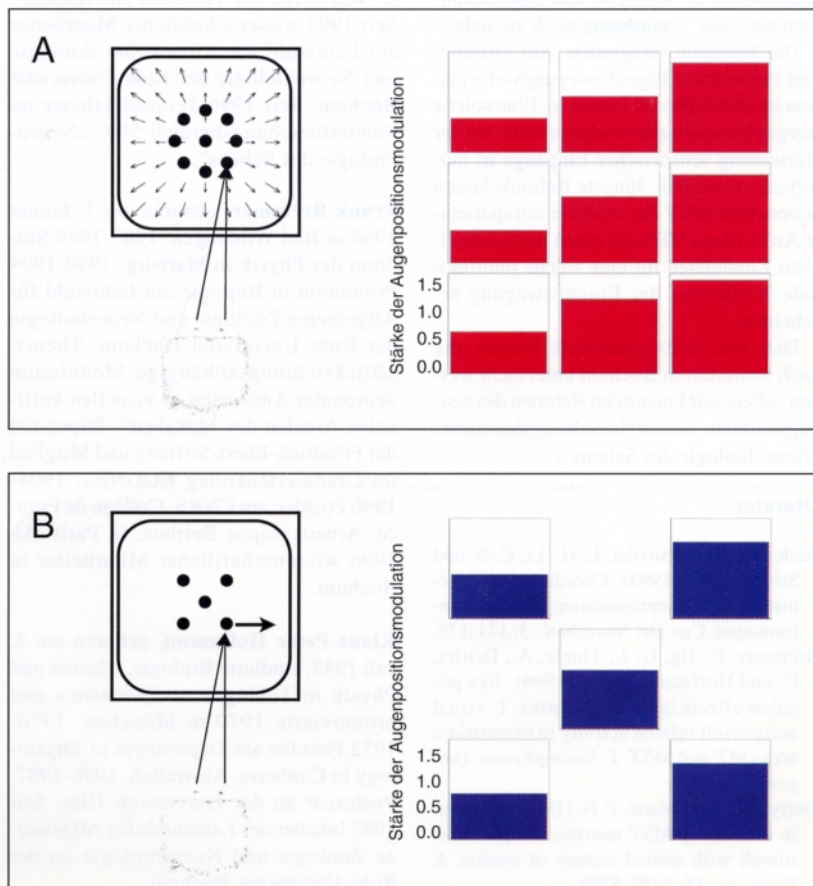
Augen in den Orbitae in der Aktivität von Neuronen des visuellen Kortex repräsentiert ist. Nun ist zu fragen, wie und in welcher Form diese Information extrahiert wird. Ist nämlich für die Mehrzahl der Zellen in den genannten Arealen ein Einfluß festzustellen, so zeigt sich für dieselben Areale ein Ausgleich des Effektes bei einer Summenbetrachtung aller Zellen. Es bedarf daher eines zusätzlichen Verrechnungsschrittes, um Informationen über Augenpositionen zu extrahieren und die visuellen Eingangssignale somit in ein nicht-retinotopes Signal zu transformieren. Auch in diesem Fall sprechen theoretische Betrachtungen für eine verteilte Raumkodierung durch eine Population von Neuronen. Ein aktuelles Modell schlägt eine Kodierung vor, in der Signale parallel in verschiedenen Bezugssystemen präsent sind. Diese Art der Kodierung wäre für das gesamte sensomotorische System sehr effizient und würde zusätzliche Verrechnungsschritte unnötig machen. Diese Lösung scheint insbesondere deshalb attraktiv, weil ähnliche Augenpositionseffekte sowohl im visuellen als auch im prämoto-

rischen Kortex zu finden sind. Eine aufgabenabhängige Wahl des Bezugssystems wäre somit vom sensomotorischen System einfach zu leisten.

Ausblick

Die Untersuchung der Mechanismen der visuellen Eigenbewegungsbestimmung aus dem optischen Flußfeld hat in den letzten fünf Jahren eine Reihe von wichtigen Fortschritten erzielen können. Dies ist insbesondere durch die Kooperation und Konvergenz von psychophysischen und theoretischen Methoden mit neurophysiologischen Untersuchungen begründet, die die Komplexität der Fragestellung erforderlich macht. Theoretische Modellbildung kann plausible neuronale Mechanismen entwickeln, neuronale Eigenschaften nachbilden und dabei helfen, Experimente zur Überprüfung von Modellhypothesen zu konzipieren. Die Frage, wie das Gehirn wirklich arbeitet, kann aber nur im Experiment beantwortet werden. Viele Anzeichen deuten gegenwärtig darauf hin, daß Area MST das neuronale

Abb. 6: Die Aktivität einer MST-Zelle wird durch die Stellung der Augen im Kopf unabhängig von Reiz oder Verhaltensaufgabe moduliert. In diesen Experimenten war das Versuchstier angehalten, ein kleines stationäres Ziel zu fixieren, das in zufallsverteilter Reihenfolge an verschiedenen vorgegebenen Positionen auf einem Projektionsschirm erschien. Fall A zeigt die Augenpositionsabhängigkeit während zusätzlicher Stimulation mit optischem Fluß. Dazu wurde zunächst während Fixation an neun verschiedenen Positionen ein immer gleiches Flußmuster präsentiert, danach während zentraler Fixation neun verschiedene korrespondierende Flußmuster (siehe Abb. 1C,D). Ein Vergleich der Zellantworten in beiden Bedingungen erlaubt eine Beurteilung des Augenpositionseffektes: Man erkennt einen Anstieg der Aktivität für rechts liegende Augenpositionen. Im Fall B mußte das Tier ein auf dem Schirm bewegtes Ziel mit einer glatten Augenbewegung verfolgen. Das Ziel bewegte sich dabei jeweils auf einer von fünf unterschiedlich angeordneten Trajektorien. Auch in dieser Verhaltensaufgabe erhöht das Neuron seine Aktivität spezifisch für rechts liegende Augenpositionen. Die Abbildungen zeigen demnach in sehr eindrucksvoller Weise die Unabhängigkeit des Einflusses der Augenposition von der Verhaltensaufgabe.





Substrat der visuellen Eigenbewegungsbestimmung enthält. Es bleiben aber noch einige wichtige Fragen in diesem Zusammenhang offen.

Die drängendste ist sicher diejenige nach der Abhängigkeit der Flußfeldantworten einzelner MST-Neurone von Augenbewegungen. Dabei ist sowohl wichtig, die Antwort auf visuelle simulierte Kombinationen von Eigen- und Augenbewegungen (siehe Abb. 1E, F) zu untersuchen als auch die Nutzbarmachung der extraretinalen Eingänge in Area MST für die Flußfeldanalyse. Erste Untersuchungen zeigen einen Effekt in beiden Fällen, der jedoch noch quantifiziert werden muß. Darüber hinaus ist in diesem Zusammenhang aber auch zu überlegen, inwieweit der umgekehrte Effekt, nämlich die Auslösung von Augenbewegungen durch Eigenbewegung und Flußfeldreize, mit neuronalen Aktivitäten in Area MST korreliert.

Weiterführende Untersuchungen sind auch zur Verbindung von Flußfeld und Tiefensehen notwendig. Die oben vorgestellten psychophysischen und neurophysiologischen Befunde sind bisher vornehmlich anekdotisch zu sehen, so daß eine zusammenhängende Einordnung noch aussteht.

Die kortikale Integration von visueller und vestibulärer Eigenbewegungsinformation ist ebenfalls von Interesse. Eine solche Integration spielt eine wichtige Rolle bei der Umsetzung sensorischer Eingänge in motorische Kontrolle. Jüngste Befunde lassen neben Area MST das ventrale intraparietale Areal (Area VIP) als einen aussichtsreichen Kandidaten für eine solche multimodale Kodierung der Eigenbewegung erscheinen.

Dies sind alles spannende Fragen, die auch weiterhin in Bochum untersucht werden sollen, seit kurzem im Rahmen des neugegründeten Sonderforschungsbereiches „Neurobiologie des Sehens“.

Literatur

- Andersen, R. A., Snyder, L. H., Li, C.-S. und Stricanne, B. (1993): Coordinate transformation in the representation of spatial information. *Cur. Op. Neurobiol.*, 3: 171-176.
- Bremmer, F., Ilg, U. J., Thiele, A., Distler, C. und Hoffmann, K.-P. (1996): Eye position effects in monkey cortex. I: visual and pursuit related activity in extrastriate areas MT and MST. *J. Neurophysiol.* (angenommen).
- Duffy, C. J. und Wurtz, P. H. (1995): Response of monkey MST neurons to optic flow stimuli with shifted centers of motion. *J. Neurosci.*, 15: 5192-5208.
- Koenderink, J. J. (1986): Optic flow. *Vis. Res.*, 26: 161-180.
- Lappe, M. und Rauschecker, J. P. (1993): A neural network for the processing of optic flow from ego-motion in higher mammals. *Neural Comp.*, 5: 374-391.
- Lappe, M. und Rauschecker, J. P. (1994): Heading detection from optic flow. *Nature*, 369: 712-713.
- Tanaka, K., und Saito, H. - A. (1989): Analysis of motion in the visual field by direction, expansion/contraction, and rotation cells clustered in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey. *J. Neurophysiol.*, 62(3): 626-641.
- Kurzbiographien der Autoren**
- Markus Lappe**, geboren am 11. April 1963 in Frankenberg/Eder. 1982-1989 Studium der Physik und Mathematik in Marburg und Tübingen. 1990-1992 Gastwissenschaftler am National Institute of Mental Health, Poolesville, USA. 1992 Promotion in Physik an der Universität Tübingen, Thema: „Künstliche neuronale Netzwerke zur visuellen Navigation“. Seit 1993 wissenschaftlicher Mitarbeiter am Lehrstuhl für Allgemeine Zoologie und Neurobiologie der Ruhr-Universität Bochum. Seit 1996 Teilprojektleiter im Sonderforschungsbereich 509, „Neurobiologie des Sehens“.
- Frank Bremmer**, geboren am 3. Januar 1964 in Bad Wildungen. 1983-1989 Studium der Physik in Marburg. 1990-1994 Promotion in Biologie am Lehrstuhl für Allgemeine Zoologie und Neurobiologie der Ruhr-Universität Bochum, Thema: „Blickrichtungsabhängige Modulation neuronaler Antworten in visuellen kortikalen Arealen des Makaken“. Stipendiat der Friedrich-Ebert-Stiftung und Mitglied im Graduiertenkolleg KOGNET. 1994-1996 Postdoc am CNRS, Collège de France, Arbeitsgruppe Berthoz, in Paris. Ab 1996 wissenschaftlicher Mitarbeiter in Bochum.
- Klaus Peter Hoffmann**, geboren am 3. Juli 1943, studierte Biologie, Chemie und Physik in Tübingen und München und promovierte 1970 in München. 1970-1972 Postdoc am Department of Physiology in Canberra, Australien. 1976-1987. Professor an der Universität Ulm. Seit 1987 Inhaber des Lehrstuhls für Allgemeine Zoologie und Neurobiologie an der Ruhr-Universität Bochum.

Korrespondenzadresse

Markus Lappe

Allgemeine Zoologie und Neurobiologie
Ruhr-Universität Bochum
44780 Bochum
Tel.: (0234) 7004369
Fax: (0234) 7094278
eMail:
lappe@neurobiologie.ruhr-uni-bochum.de

Glossar

Bewegungsparallaxe – Die scheinbare Geschwindigkeitsdifferenz zweier unterschiedlich weit entfernter Objekte; nahe Objekte bewegen sich schneller als weiter entfernte.

Efferenzkopie – Die intern zurückgeschaltete Kopie eines motorischen Befehls zur Ansteuerung der Augenmuskeln; sie signalisiert den visuellen Hirnarealen die Größe einer eingeleiteten Augenbewegung und kann dazu dienen, die durch die Augenbewegung bedingte Bildverschiebung zu kompensieren.

Optischer Fluß – Der globale visuelle Bewegungseindruck, der bei einer Eigenbewegung erzeugt wird, zum Beispiel die Bewegung der durch die Windschutzscheibe eines fahrenden Autos betrachteten Landschaft.

Populationskodierung – Repräsentation eines Verhaltensparameters, zum Beispiel der Richtung einer Greifbewegung, durch die kombinierten Aktivitäten einer großen Anzahl von Zellen.

sigmoid – s-förmig. Eine sigmoide Funktion hat einen monotonen, s-förmigen Verlauf. Für kleine Funktionsargumente liefert sie den Wert Null, für große Funktionsargumente läuft sie gegen einen Sättigungswert. Im Zwischenbereich gibt es einen graduellen, oft steilen Anstieg. Die Strom/Spannungsbeziehung von Nervenzellen wird häufig durch eine sigmoide Kurve angenähert.