

Neuronale Grundlagen der Merkmalsintegration

Andreas K. Engel

- 6.1 Problem der perzeptiven Integration – 68
- 6.2 Erklärungsmodell für die Gestaltbildung – 70
- 6.3 Zeitliche Bindung im Sehsystem – 71
- 6.4 Intermodale und sensomotorische Integration – 73
- 6.5 Top-down-Mechanismen und zeitliche Dynamik – 75



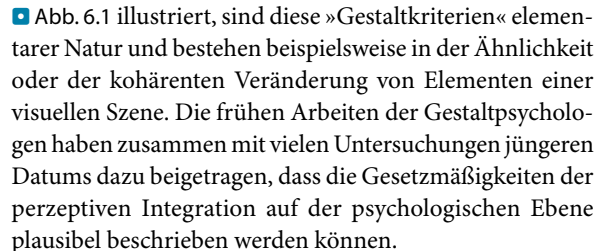
Eine Leistung, die unser Gehirn ständig erbringen muss, ist die Integration von Sinnesdaten zu kohärenten Wahrnehmungseindrücken. Eine solche Integrationsfähigkeit ist Voraussetzung dafür, dass wir Objekte und Ereignisse in unserer Umwelt voneinander unterscheiden und klassifizieren können. Hierzu müssen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

Aus neurobiologischer Sicht stellen sich bezüglich der Merkmalsintegration mehrere Probleme. Zum einen ist noch weitgehend ungeklärt, wie die Integration innerhalb einzelner Sinnessysteme – wie etwa dem Seh- oder Hörsystem – geleistet wird. Damit verbunden ist die Frage, wie Objekte der Außenwelt als kohärente Einheiten im Gehirn verarbeitet und in neuronalen Aktivitätsmustern dargestellt werden. Darüber hinaus ergibt sich das Problem, wie Information, die in verschiedenen sensorischen Systemen vorverarbeitet worden ist, zusammengeführt werden kann. Dies ist offensichtlich notwendig, um verschiedene Klassen von Objekteigenschaften, also z. B. die visuellen, akustischen und taktilen Aspekte eines Objekts, assoziieren zu können. Und schließlich stellt sich die Frage, wie die sensorischen Informationen mit der motorischen Aktivität verknüpft und koordiniert werden können. Das Verständnis dieses Prozesses, der als sensomotorische Integration bezeichnet wird, ist für die Erklärung von tierischem und menschlichem Verhalten ebenfalls von entscheidender Bedeutung.

6.1 Problem der perceptiven Integration

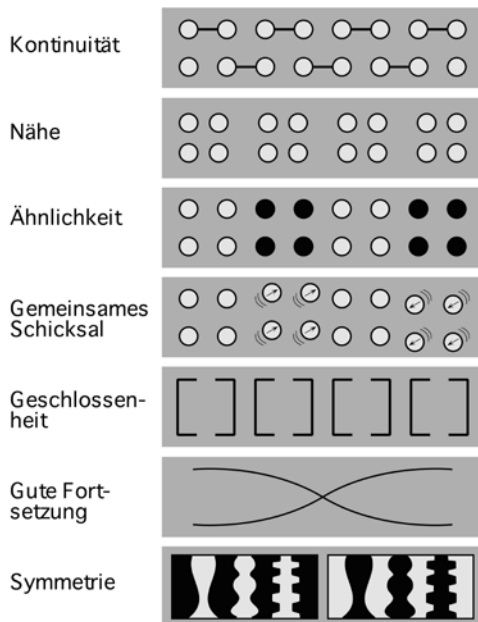
Die integrative Funktion von Sinnessystemen lässt sich am Beispiel des Sehsystems paradigmatisch verdeutlichen. In jedem Augenblick analysiert das visuelle System eine Vielzahl von Merkmalen, die für die Wahrnehmung der Umwelt von Bedeutung sind, wie etwa die Farbe, Form oder Oberflächenstruktur von Objekten, ihre Entfernung vom Beobachter sowie ihre räumliche Orientierung und Bewegungsrichtung. Ein entscheidender Schritt in der visuellen Infor-

mationsverarbeitung besteht nun darin festzulegen, welche Merkmale und welche möglichen Objektbereiche zusammengehören. Da sich meist mehrere Objekte im Gesichtsfeld befinden, reicht es nicht aus, die an den verschiedenen Stellen im Sehraum auftretenden Merkmale zu erfassen. Um Objekte als Einheiten identifizieren und gegen andere Objekte abgrenzen zu können, ist es vielmehr von entscheidender Bedeutung, dass zusätzlich die Relationen zwischen den analysierten Merkmalen bestimmt werden. Aufgrund einer solchen Merkmalsbindung kann dann die Abgrenzung zusammgehörender Bildbereiche vorgenommen werden – ein Prozess, der als Segmentierung bezeichnet wird.

Auf der psychologischen Ebene sind die integrierenden Verarbeitungsschritte, die zu Merkmalsbindung und Segmentierung führen, inzwischen gut untersucht. Von der Gestaltpsychologie wurde bereits in den 20er und 30er Jahren hierzu eine ausgearbeitete Theorie vorgelegt (Rock u. Palmer 1991). Die Gestaltpsychologen erkannten, dass die Gruppierung oder Bindung von Merkmalen notwendig ist, um Figuren vom Hintergrund zu trennen und zu einer Objekterkennung zu kommen. Sie untersuchten systematisch die Regeln, nach denen unser Sehsystem Objektmerkmale zu kohärenten Einheiten – zu Gestalten – zusammenfasst. Die Ergebnisse ihrer Experimente waren die Grundlage für die Identifikation der Kriterien, die beim Prozess der Merkmalsbindung eingesetzt werden. Wie in  Abb. 6.1 illustriert, sind diese »Gestaltkriterien« elementarer Natur und bestehen beispielsweise in der Ähnlichkeit oder der kohärenten Veränderung von Elementen einer visuellen Szene. Die frühen Arbeiten der Gestaltpsychologen haben zusammen mit vielen Untersuchungen jüngerer Datums dazu beigetragen, dass die Gesetzmäßigkeiten der perceptiven Integration auf der psychologischen Ebene plausibel beschrieben werden können.

Verglichen damit ist unser Wissen über die physiologischen Mechanismen der Merkmalsbindung und der Gestaltbildung noch außerordentlich dürftig. Auf der physiologischen Ebene ist die Integration im Wahrnehmungsprozess aus mehreren Gründen schwer zu verstehen. Zum einen gibt es keine Nervenzellen, die in der Lage wären, durch ihre Aktivität komplexe Objekte als Ganzheiten zu codieren. Vielmehr ist es so, dass Neurone in den allermeisten Fällen nur auf einfache Merkmale und auf Teilaspekte von Objekten reagieren. Im Sehsystem beispielsweise antworten viele Nervenzellen dann besonders gut, wenn sie mit Hell-Dunkel-Konturen einer bestimmten Orientierung stimuliert werden. Andere Neurone reagieren auf die Farbe eines Objekts und wieder andere verarbeiten die Bewegungsrichtung oder auch den relativen räumlichen Abstand von Objekten. Einzelne Neurone stellen durch den Grad ihrer Aktivierung also lediglich elementare Objektmerkmale dar, keine komplexen Merkmalskonstellationen. Die Merkmalsanalyse erfolgt über-

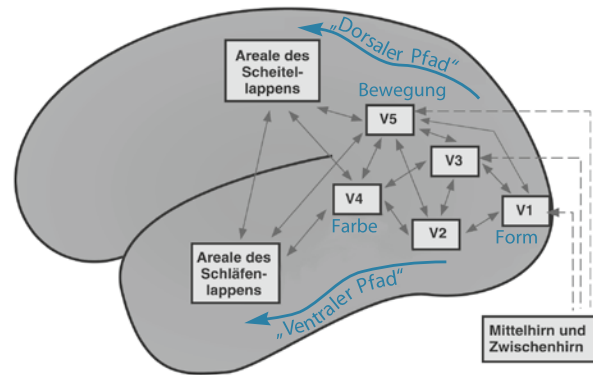
6.1 · Problem der perceptiven Integration



■ **Abb. 6.1** Schematische Darstellung der Gestaltkriterien. Ein wichtiges Kriterium ist Kontinuität, d. h. miteinander verbundene Bildregionen werden i. Allg. als Teil derselben Figur gesehen. Dasselbe gilt für Bildelemente, die nahe beieinander liegen oder sich ähnlich sind. Darüber hinaus gibt es den Gestaltfaktor des »gemeinsamen Schicksals«: Hiermit ist eine kohärente raum-zeitliche Veränderung von Elementen gemeint. Wenn sich eine bestimmte Teilmenge von Bildelementen in dieselbe Richtung bewegt, werden diese als Figur herausgehoben. Ferner spielt Geschlossenheit eine Rolle. Im Allgemeinen wird man Bildelemente gruppieren, die einen geschlossenen Umriss bilden, und in der hier gezeigten Darstellung daher vier Quadrate sehen. Des Weiteren sprachen die Gestaltpsychologen von der »guten Fortsetzung«. Dieser Gestaltfaktor wirkt sich im hier gezeigten Beispiel so aus, dass man zwei geschwungene Linien sieht, die sich überkreuzen, und nicht etwa zwei aneinanderstoßende Spitzen. Schließlich ist auch Symmetrie wichtig für die Bildung perceptiver Gestalten. In den hier gezeigten Beispielen wird man die von symmetrischen Linien umschlossenen Bereiche als Vordergrundfiguren sehen

dies nur lokal im Bereich der rezeptiven Felder der jeweiligen Nervenzellen. Die Information über komplexe Objekte wird im Gehirn also in jedem Fall arbeitsteilig durch sehr viele Neurone analysiert, von denen jedes durch seine Aktivierung jeweils nur einen relativ kleinen Teilaspekt der Objektbeschaffenheit codiert.

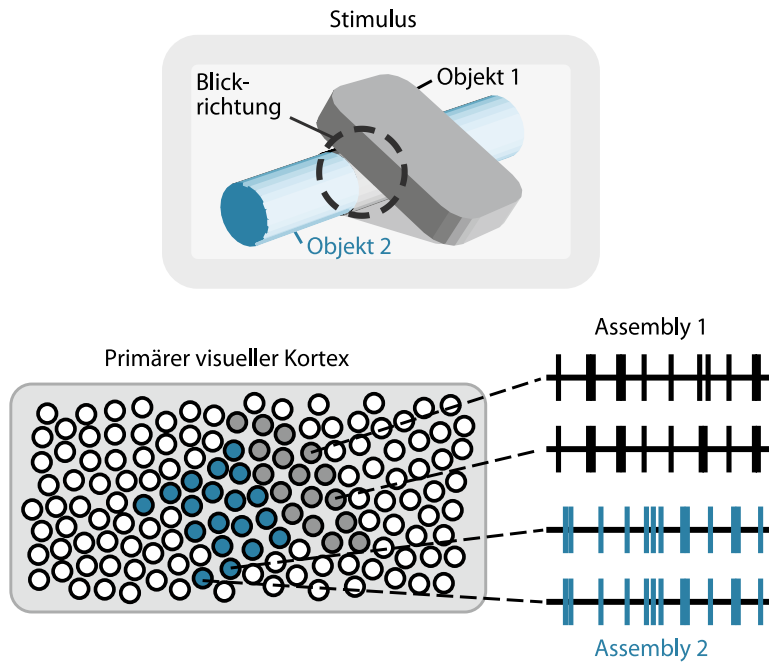
Außerdem wirkt sich für die Erforschung der perceptiven Integration der Umstand erschwerend aus, dass diese jeweils für ein Merkmal zuständigen Neurone nicht etwa in einem eingegrenzten Hirnareal aufzufinden wären, sondern über ausgedehnte Hirnbereiche verteilt sind (■ **Abb. 6.2**). Wie man heute weiß, zeichnet sich das Sehsystem durch eine hochgradig parallele Architektur aus (Felleman u. Van Essen 1991). Aus zahlreichen Untersuchungen geht hervor, dass verschiedene Klassen von Objektmerkmalen in unterschiedlichen Kortexarealen



■ **Abb. 6.2** Parallelverarbeitung im Sehsystem. In diese schematische Seitenansicht eines Gehirns sind die wichtigsten visuellen Hirnrindenareale und ein Teil der zwischen ihnen bestehenden Verbindungen eingetragen. Jedes der Kästchen vertritt – abgesehen vom primären (V1) und sekundären (V2) visuellen Kortex – einen Komplex aus mehreren Arealen (V3, V4, V5). Stark vereinfachend sind hier die drei Objektmerkmale Form, Farbe und Bewegung Arealen zugeordnet, in denen sie wahrscheinlich bevorzugt verarbeitet werden. Wichtig sind der reziproke Charakter der Verbindungen und das Vorhandensein mehrerer paralleler Eingänge von subkortikalen Strukturen. Basierend auf der Art ihrer Verknüpfung und ihrer funktionellen Charakteristik können die Arealen zwei verschiedenen Verarbeitungspfaden zugeordnet werden, dem sog. dorsalen Pfad und dem sog. ventralen Pfad. Zum dorsalen (parietalen) Pfad gehört u. a. das Areal V5, zum ventralen (temporalen) Pfad das Areal V4

analysiert werden, die verschiedene Merkmalsdimensionen – wie etwa Farbe, Form oder Bewegung – analysieren. So lassen sich beispielsweise bei Rhesusaffen mehr als 30 visuelle Areale identifizieren, in denen sich Neurone mit sehr unterschiedlichen Antwortereigenschaften befinden. Beim Menschen liefern neuere Untersuchungen mit bildgebenden Verfahren Hinweise auf eine ähnlich starke Parzellierung. Diese Befunde belegen, dass Informationen über Objekte nicht durch einzelne oder sehr wenige Neurone in der Hirnrinde verarbeitet werden, sondern durch ausgedehnte und über weite Bereiche verteilte Neuronenverbände – sog. »Assemblies«. Damit wird freilich deutlich, dass es hier tatsächlich ein Integrationsproblem oder – wie man auch sagt – ein Bindungsproblem gibt. Es stellt sich nämlich die Frage, auf welche Weise große Zahlen von räumlich verteilten Neuronen dynamisch koordiniert und zu solchen Assemblies zusammengefasst werden können.

➤ **Die neuronalen Mechanismen der Merkmalsintegration sind bislang ungeklärt. Auf der physiologischen Ebene besteht das Problem darin, dass sensorische Informationen von Neuronen in zahlreichen Hirnarealen gleichzeitig analysiert werden. Diese verteilten neuronalen Antworten müssen dynamisch koordiniert und zu kohärenten Aktivitätsmustern zusammengefasst werden.**



■ **Abb. 6.3** Lösung des Bindungsproblems durch neuronale Synchronisation am Beispiel einer visuellen Szene. Die Bindung von Objektmerkmalen erfolgt durch zeitliche Korrelation zwischen den neuronalen Antworten. Das Assembly-Modell nimmt an, dass Objekte im visuellen Kortex (*unten*) durch Verbände von synchron aktiven Neuronen repräsentiert werden. Im hier gezeigten Fall – durch *graue und blaue Kreise* angedeutet – würden die beiden gesehenen Objekte (*oben*) durch jeweils ein solches Assembly neuronal dargestellt. Diese Assemblies bestehen aus Neuronen, die elementare Objektmerkmale, wie etwa Farbinformation oder die Orientierung

von Kontursegmenten, detektieren. Die Zusammengehörigkeit der Merkmale wird dabei durch die zeitliche Korrelation zwischen den Neuronen eines Assembly codiert (*rechts*). Diejenigen Neuronen, die zum selben Zellverband gehören, erzeugen nach der Assembly-Hypothese ihre Impulse – die durch *senkrechte Striche* angedeutet sind – jeweils synchron. Zwischen den beiden Assemblies besteht keine feste zeitliche Beziehung. Diese Desynchronisation könnte beispielsweise dann zur Segmentierung genutzt werden, wenn Teile der Szene in den Blick kommen, in denen Teile verschiedener Objekte einander überlappen (*oben*)

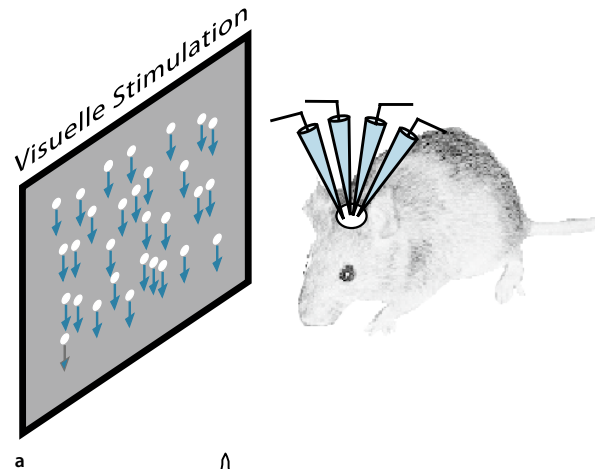
6.2 Erklärungsmodell für die Gestaltbildung

In theoretischen Arbeiten wurde vorgeschlagen, dass ein zeitlicher Integrationsmechanismus die Lösung für dieses Integrationsproblem sein könnte (zur Übersicht s. Engel et al. 2001). Diese Hypothese, die im Folgenden erläutert werden soll, besagt, dass die von einem Objekt aktivierten Neurone durch eine Synchronisation ihrer Impulse zu Assemblies zusammengeschlossen werden könnten (■ **Abb. 6.3**). Die zeitliche Korrelation zwischen den neuronalen Impulsen sollten dabei – so die Vorhersage – die Genauigkeit von wenigen tausendstel Sekunden aufweisen. Somit wäre also das synchrone Feuern der Hirnrindenneurone Ursache für die ganzheitliche Struktur unserer Wahrnehmungen – etwa für die Gestaltnatur der visuellen Eindrücke. Die zeitlichen Korrelationen würden nämlich – wenn das Modell zutrifft – die Zusammengehörigkeit der Merkmale eines Objektes codieren und wären auf diese Weise für die Erzeugung eines kohärenten Perzepts von entscheidender Bedeutung.

Aus dieser Überlegung folgt zugleich, dass sich zwischen den Impulsen von Neuronen, die verschiedene Objekte der Außenwelt verarbeiten, keine solchen zeitlichen Korrelationen finden lassen sollten. Träfe diese Vermutung zu, dann könnte das Hirn die Desynchronisation verschiedener Assemblies für eine Segmentierung und Figur-Grund-Trennung nutzen. Wie in ■ **Abb. 6.3** schematisch gezeigt, blieben mehrere – verschiedenen Objekten zugeordnete – Assemblies tatsächlich unterscheidbar, da ja durch die zeitlichen Beziehungen eindeutig festgelegt wäre, welche Teilmenge der aktiven Neurone jeweils zum selben Assembly gehört. Und das Gesamtmuster der aktiven Zellen im visuellen System würde auf diese Weise eine für andere Hirnregionen lesbare Struktur erhalten, die die separate Weiterverarbeitung von zusammengehöriger Information ermöglicht. Da synchrone Aktivität besonders gut dazu geeignet ist, nachgeschaltete Hirnrindenneurone zu aktivieren, erlauben es diese Zeitmuster dem Gehirn, bestimmte Assemblies im Verarbeitungsprozess zu selektieren und mit Aktivität in anderen Bereichen der Hirnrinde funktionell zu verknüpfen.

6.3 · Zeitliche Bindung im Sehsystem

■ **Abb. 6.4a–c** Beispiel für neuronale Synchronisation im visuellen Kortex der Maus. **a** Bei einem narkotisierten Versuchstier wurden Elektroden in den primären visuellen Kortex platziert. Durch visuelle Stimulation können die Neuronen aktiviert werden. **b** Über die Elektroden können zwei verschiedene Signale aus der Hirnrinde aufgezeichnet werden, die von einzelnen Nervenzellen erzeugten Aktionspotenziale (*unten*), sowie ein lokales EEG-Signal, das die Aktivität einer größeren Neuronengruppe widerspiegelt (*oben*). Die Gruppierung der Aktionspotenziale zu sog. Bursts und die dazu synchrone Oszillation des lokalen EEG-Signals resultieren aus einer Synchronisation der Nervenzellen in der untersuchten Kortexregion. **c** Eine Analyse der in diesen Signalen enthaltenen Frequenzen zeigt, dass die synchrone Oszillation der lokalen Zellpopulation sich in diesem Fall im sog. Gammaband abspielt, d. h. im Frequenzbereich zwischen etwa 30 und 100 Hz

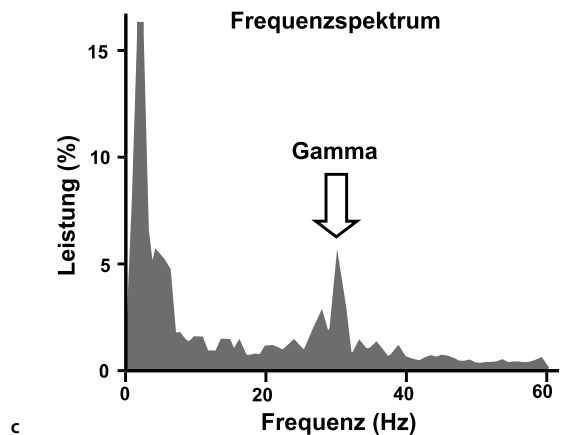
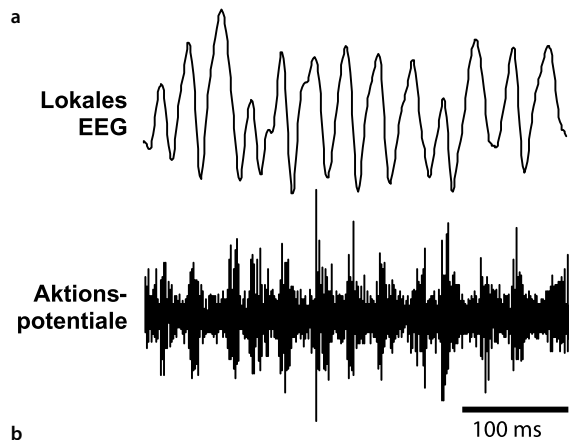


➤ **Merkmalsbindung könnte dadurch erzeugt werden, dass diejenigen Nervenzellen, die auf dasselbe Objekt reagieren, ihre elektrischen Impulse synchron erzeugen. Die Desynchronisation verschiedener Assemblies könnte dazu genutzt werden, um Figur-Grund-Trennungen herbeizuführen.**

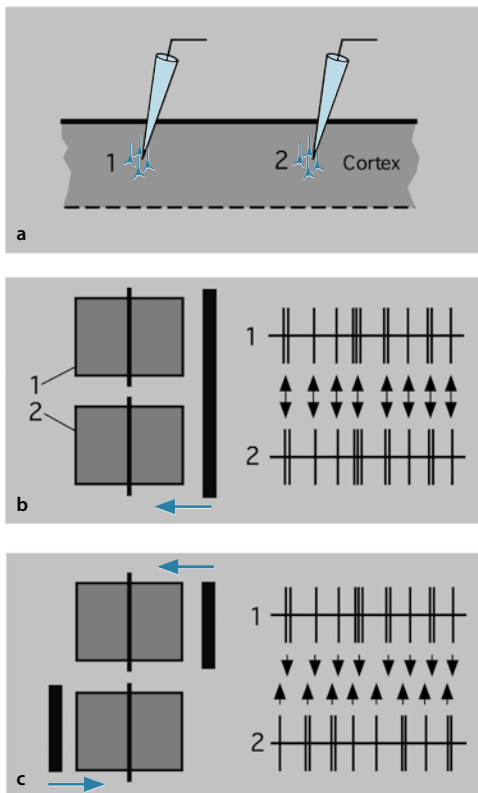
6.3 Zeitliche Bindung im Sehsystem

In zahlreichen Arbeiten wurde inzwischen nachgewiesen, dass die Neurone des Sehsystems tatsächlich ihre Aktionspotenziale präzise im Millisekundenbereich synchronisieren können (zur Übersicht s. Engel et al. 2001). Zudem weisen viele Forschungsergebnisse darauf hin, dass diese zeitlichen Korrelationen bedeutsam für die perzeptive Integration und somit für die Segmentierungsleistungen des Sehsystems sind. Entsprechende Versuche wurden vor allem am Sehsystem von Katzen und Affen gemacht. Diese Ergebnisse können sehr wahrscheinlich auf das menschliche Gehirn übertragen werden, da sich hier durch nicht-invasive Messung der Hirnaktivität (EEG, MEG) ähnliche Synchronisationsphänomene nachweisen ließen.

Sollte das Assembly-Modell zutreffend sein, muss eine Bindung der neuronalen Antworten auf Sehreize innerhalb einzelner visueller Areale stattfinden, um so die Zusammengehörigkeit von Objektteilen darstellen zu können, die sich an unterschiedlichen Orten im Gesichtsfeld befinden (wie in ► Kap. 8 dargestellt, enthalten die meisten visuellen Kortexareale eine systematische Karte des Sehraums). Darüber hinaus muss bei Gültigkeit des Modells die neuronale Synchronisation über sehr große Entfernungen im Gehirn möglich sein, um eine Bindung zwischen visuellen Arealen herbeiführen zu können, die unterschiedliche Objektmerkmale analysieren. Beide Voraussagen konnten experimentell bestätigt werden. Am Sehsystem von Katzen und Affen zeigte sich, dass Neurone innerhalb einzelner



kortikaler Areale ihre Aktionspotenziale synchronisieren können. Dies konnte u. a. auch für den visuellen Kortex der Maus gezeigt werden (■ Abb. 6.4). Zudem wurden solche zeitlichen Korrelationen auch über die Grenzen einzelner visueller Areale hinweg beobachtet – so etwa zwischen dem primären und sekundären visuellen Areal (V1 bzw. V2; ■ Abb. 6.2). Insgesamt legen die bislang erzielten Ergebnisse den Schluss nahe, dass die Zellen im visuellen



■ **Abb. 6.5a–c** Experiment zur Reizabhängigkeit der Synchronisation von Neuronen. Die Synchronisation von Neuronen in der Sehrinde hängt von der Konfiguration der visuellen Reize ab. Das Schema zeigt ein typisches Experiment, in dem mit zwei Mikroelektroden aus dem visuellen Kortex eines Versuchstieres abgeleitet wird (a). Die Neurone können dann mit verschiedenen Reizkonfigurationen aktiviert werden. Bietet man ein einziges kohärentes Objekt an – in diesem Fall ein durchgehender vertikaler Lichtbalken, der über die rezeptiven Felder bewegt wird (b) –, so sind die Zellen an den beiden Ableiteorten synchron aktiv (Pfeile). Stimuliert man die gleichen Neurone dagegen mit zwei verschiedenen Objekten, beispielsweise zwei kleineren balkenförmigen Lichtreizen, die sich in verschiedene Richtungen bewegen (c), so sind die neuronalen Impulse nicht mehr synchronisiert. Man beachte die Versetzung der Pfeilspitzen gegeneinander

Kortex tatsächlich durch Synchronisation zu Assemblies zusammengefasst werden. Da diese Neurone jeweils nur im Bereich ihrer rezeptiven Felder auf lokale Objektmerkmale reagieren, könnte diese Synchronisation tatsächlich die Merkmalsbindung vermitteln, denn in einem solchen Synchronisationsprozess werden Informationen über verschiedene Stellen im Gesichtsfeld integriert. Interessant ist, dass die hier angesprochenen Synchronisationsprozesse sehr häufig bevorzugt in einem bestimmten Frequenzband beobachtet werden, im sog. Gammaband, das Frequenzen zwischen etwa 30 und 100 Hz umfasst (■ Abb. 6.4).

Weiterhin konnte gezeigt werden, dass diese zeitlichen Korrelationen nicht immer in gleicher Weise auftreten,

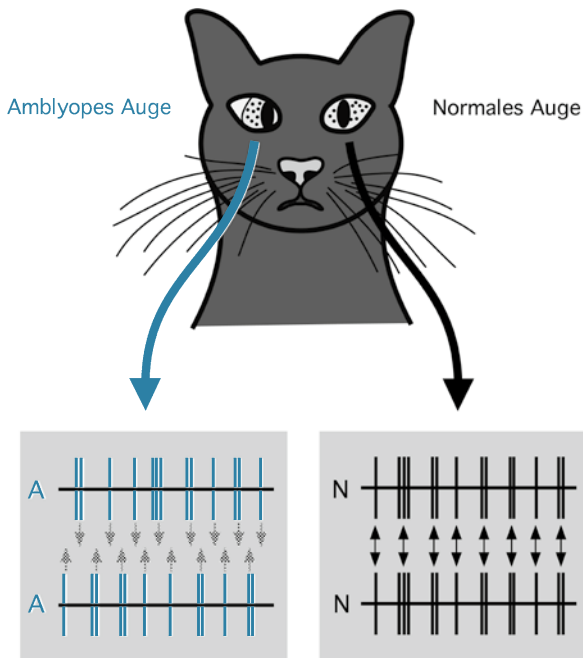
sondern durch die Konfiguration der gezeigten visuellen Reize beeinflussbar sind. Das Assembly-Modell sagt voraus, dass die Neurone nur dann synchron aktiv sein sollten, wenn sie tatsächlich Merkmale desselben Objekts verarbeiten. Wie in ■ Abb. 6.5 schematisch gezeigt, bestätigen tierexperimentelle Untersuchungen diese Annahme (Gray et al. 1989). Die Experimente zeigen, dass die neuronalen Impulse im visuellen Kortex nur dann stark korreliert sind, wenn die Zellen tatsächlich auf dasselbe Objekt antworten. Werden die Neurone dagegen durch verschiedene Reize aktiviert, so wird die zeitliche Kopplung schwächer oder verschwindet sogar vollständig – ein Beleg dafür, dass die Synchronisation im visuellen Kortex tatsächlich von der Konfiguration der gezeigten Reize abhängt.

➤ **Physiologische Experimente belegen die vom Assembly-Modell vorhergesagten spezifischen zeitlichen Korrelationen. Die Ergebnisse machen es sehr wahrscheinlich, dass die Synchronisation die Grundlage für einen dynamischen Bindungsprozess ist, der die Bildung von Assemblies – und damit die Integration visueller Information – in flexibler Weise ermöglicht.**

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

Hierfür sprechen z. B. Ergebnisse aus Untersuchungen, die an Katzen mit einer Fehlstellung der Augen durchgeführt wurden (■ Abb. 6.6). Menschen und Tiere bevorzugen bei einer solchen Störung – insbesondere beim konvergenten Schielen – häufig eines der beiden Augen für das aktive Sehen. Die Wahrnehmung durch das andere Auge wird dagegen mehr oder weniger dauerhaft unterdrückt, was zu einer Erkrankung führt, die als Schielamblyopie bezeichnet wird. Zu den Symptomen dieser Krankheit gehören u. a. eine herabgesetzte Sehschärfe des betroffenen Auges, räumliche Verzerrungen des subjektiven Wahrnehmungsbildes sowie charakteristische Störungen der Mustererkennung, die besonders bei der Betrachtung feiner Details auftreten.

Zumindest einige dieser Defizite lassen sich als Ausdruck einer gestörten Gestaltbildung interpretieren und



■ **Abb. 6.6** Synchronisation in der Sehrinde von Tieren mit einer Schielamblyopie. Die Untersuchungen wurden an Katzen durchgeführt, die mit einem Auge einwärts schielten – in diesem Fall mit dem rechten Auge. Dieses Auge entwickelt dann eine Sehschwäche, die als Schielamblyopie bezeichnet wird. Der untere Bildteil illustriert die zeitlichen Korrelationen zwischen Zellen, die Signale vom amblyopen Auge (A, links) bzw. vom normalen Auge (N, rechts) verarbeiten. Zwischen Neuronen, die vom normalen Auge aktiviert werden, tritt eine deutliche Synchronisation auf (Pfeile). Zwischen Zellen, die vom amblyopen Auge versorgt werden, gibt es dagegen keine Synchronisation

deuten auf eine Beeinträchtigung neuronaler Bindungsmechanismen hin. Physiologische Ergebnisse deuten darauf hin, dass diese Defizite tatsächlich auf eine Störung der intrakortikalen Synchronisation zurückgehen (Roelfsema et al. 1994). Wie in ■ Abb. 6.6 dargestellt, fanden sich bei Tieren mit Schielamblyopie hinsichtlich der Synchronisation deutliche Unterschiede zwischen Zellen, die vom normalen Auge innerviert werden, und Neuronen, die Eingänge vom amblyopen Auge erhalten. Zwischen Letzteren treten nur sehr selten zeitliche Korrelationen auf. Die Antworten von Neuronen, die vom nichtamblyopen Auge aktiviert werden, zeigen dagegen eine normale Synchronisation. Daraus lässt sich schließen, dass das bei Schielern auftretende Wahrnehmungsdefizit in der Tat mit einer selektiven Störung der intrakortikalen Synchronisation einhergeht. Dies wiederum belegt, dass die zeitlichen Korrelationen für den Aufbau normaler Objektrepräsentationen notwendig und damit für die perzeptive Integration funktionell relevant sind.

Direkte Hinweise auf eine Beziehung zwischen kortikaler Synchronisation und perzeptiver Funktion ergeben sich darüber hinaus aus Untersuchungen zum sog. binoku-

lären Wettstreit (Fries et al. 1997). Im Unterschied zu den bisher erwähnten Studien, bei denen die Versuchstiere meist narkotisiert waren, wurden diese Studien an wachen Tieren mit chronisch implantierten Elektroden durchgeführt. In diesen Experimenten wurden dem linken und rechten Auge der Katze gleichzeitig verschiedene Muster präsentiert (■ Abb. 6.7). Diese widersprüchliche Situation löst das Hirn, indem es immer nur Information von einem Auge – dem gerade dominanten Auge – wahrnimmt. Die vom anderen Auge kommenden Signale werden unterdrückt und stehen nicht für die Wahrnehmung und Verhaltenssteuerung zur Verfügung. Die physiologischen Messungen ergaben, dass kortikale Neurone, die den dominanten bzw. supprimierten Reiz repräsentieren, sich deutlich in ihrer Synchronisation unterscheiden. Zellen, die das dominante (wahrgenommene) Muster repräsentieren, verstärken ihre zeitliche Korrelation, während die Synchronisation zwischen denjenigen Neuronen abnimmt, die das supprimierte Muster codieren (■ Abb. 6.7). Dieses Ergebnis spricht sehr stark dafür, dass die Strukturierung der sensorischen Informationen und das Entstehen eines Wahrnehmungseindrucks nur dann möglich sind, wenn die hierfür relevanten neuronalen Populationen hinreichend synchronisiert sind.

➤ **Experimente an wachen Tieren zeigen, dass neuronale Synchronisation mit Wahrnehmungsprozessen in Zusammenhang gebracht werden kann und tatsächlich für den Aufbau kohärenter Sinneseindrücke wichtig ist.**

6.4 Intermodale und sensomotorische Integration

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

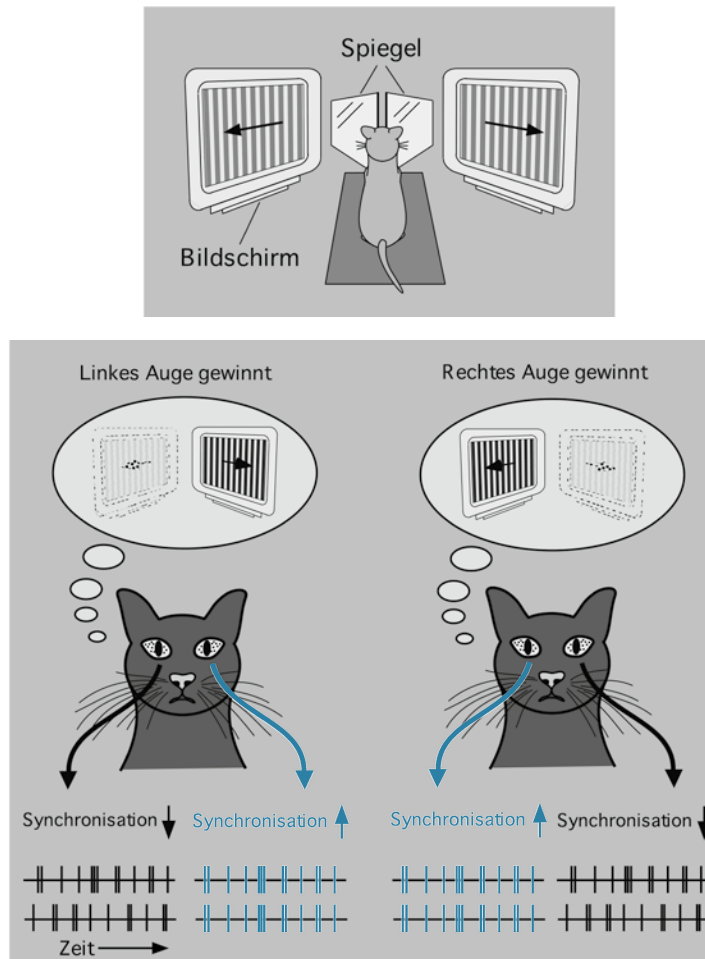


Abb. 6.7 Neuronale Synchronisation bei binokulärem Wettstreit. Um binokulären Wettstreit zu induzieren, werden zwei Spiegel vor den Augen des Versuchstieres platziert, sodass die Augen mit unterschiedlichen Mustern gereizt werden, die auf zwei Monitoren dargeboten werden (*oben*). Bei dieser Art der Reizung nimmt die Katze abwechselnd das linke und das rechte Streifenmuster wahr. Entscheidend ist, dass es zu einem Wechsel des Perzepts kommt, obwohl beide Reizmuster ohne Unterbrechung dargeboten werden. Dem Versuchstier wurden Elektroden in der Sehrinde chronisch implantiert, sodass die neuronale Aktivität – für das Tier schmerzfrei – im Wachzustand registriert werden kann. Die schematische Darstellung in der unteren Hälfte der Abbildung verdeutlicht das experimentelle Ergebnis. Es lassen sich in diesem Paradigma zwei perzeptive Zustände

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

In der Tat wurden bereits in einer ganzen Reihe von Versuchen Beobachtungen gemacht, die auf eine weite Verbreitung ähnlicher Synchronisationsphänomene hindeuten. So ist etwa im Riechsystem eine präzise neuronale Synchronisation bereits für eine ganze Reihe verschiedener Tierarten nachgewiesen worden. Ähnliches gilt für das Hörsystem, wo in Tierexperimenten ebenfalls zeitliche Korrelationen gefunden wurden. In der menschlichen Hörinde wurden entsprechende Synchronisationsphänomene durch Aufzeichnung der bei neuronaler Aktivität

auftretenden elektrischen bzw. magnetischen Felder (EEG bzw. MEG) nachgewiesen. Für das somatosensorische System, das den Tastsinn vermittelt, wurde die Möglichkeit präziser neuronaler Synchronisation ebenfalls im Tierversuch aufgezeigt. Diese Vielfalt gleichlautender Ergebnisse spricht dafür, dass die Etablierung zeitlicher Bindungen in allen sensorischen Systemen möglich ist – was wiederum die Vermutung nahelegt, dass die neuronale Synchronisation ganz generell für integrative Prozesse bedeutsam ist.

Für eine dynamische Kopplung zwischen den verschiedenen Sinnesmodalitäten gibt es inzwischen ebenfalls erste experimentellen Belege (Senkowski et al. 2008). So wurde beispielsweise beim Rhesusaffen gezeigt, dass die perzeptuelle Integration visueller und auditorischer Informationen mit einer Synchronisation von Gammabandoszillationen zwischen dem auditorischen Kortex und benachbarten multisensorischen Regionen im Temporallappen einhergeht (Maier et al. 2008).

Es gibt darüber hinaus klare Hinweise auf die Bedeutung zeitlicher Korrelationen für die sensomotorische Integration. So wurde von mehreren Arbeitsgruppen gezeigt, dass beim Rhesusaffen und beim Menschen eine Synchronisation zwischen somatosensorischen und motorischen Kortexarealen auftritt. Ähnliche Ergebnisse wurden an Katzen erzielt, die darauf trainiert worden waren, einen visuellen Reiz mit einer gezielten motorischen Reaktion zu beantworten (Roelfsema et al. 1997). In diesen Experimenten wurde neuronale Aktivität gleichzeitig in verschiedenen visuellen Arealen und im motorischen Kortex gemessen. Zugleich wurde auch der dazwischen liegende parietale Kortex untersucht, der den Signalfluss von den visuellen zu den motorischen Arealen vermittelt. Die Ergebnisse dieser Experimente zeigten zum einen, dass eine neuronale Synchronisation nicht nur innerhalb des visuellen Kortex auftritt, sondern im gesamten sensomotorischen Verarbeitungsweg zu finden ist. Ein weiteres Ergebnis bestand darin, dass sich die zeitliche Kopplung zwischen den Arealen in verschiedenen Phasen der Verhaltensaufgabe stark verändert. Eine präzise Synchronisation zwischen sensorischen und motorischen Neuronen trat in diesen Experimenten nur dann auf, wenn visuelle Information, die für die Steuerung der motorischen Reaktion relevant war, mit erhöhter Aufmerksamkeit verarbeitet wurde. Diese Befunde deuten darauf hin, dass neuronale Synchronisation tatsächlich eine Rolle für die sensomotorische Integration spielt und für die selektive Koordination sensorischer und motorischer Verhaltensaspekte wesentlich sein könnte.

➤ **Die am Sehsystem erhobenen Daten zur Bedeutung neuronaler Synchronisation lassen sich wahrscheinlich generalisieren. Sehr ähnliche Verarbeitungsprinzipien scheinen auch in anderen Sinnessystemen und im motorischen System von Bedeutung zu sein.**

6.5 Top-down-Mechanismen und zeitliche Dynamik

Viele der oben angesprochenen Experimente zeigen bereits, dass die neuronale Synchronisation, die in den ver-

schiedenen Systemen auftritt, keineswegs ausschließlich von den verarbeiteten Reizen abhängt, sondern stark von sog. Top-down-Prozessen bestimmt ist. Hiermit sind systeminterne Faktoren wie etwa Aufmerksamkeit, Motivation oder Gedächtnis gemeint, die durch höhere Verarbeitungszentren gesteuert werden. Mehrere kürzlich durchgeführte Studien berichten Aufmerksamkeits- und Gedächtniseffekte auf die neuronale Synchronisation. So wurde in Messungen am visuellen Kortex von wachen Affen eine aufmerksamkeitsbedingte Verstärkung der Synchronisation beobachtet (Fries et al. 2001). Die Affen waren darauf dressiert, Hinweisreize auf einem Computerbildschirm zu beachten und ihre Aufmerksamkeit auf bestimmte Stellen des Bildschirms zu richten. Wurden dann visuelle Reize am erwarteten Ort gezeigt, führte dies zu schnellen rhythmischen Entladungen der Neuronen. Diese oszillatorische Aktivität zeigte charakteristische Frequenzen zwischen 30 und 100 Hz – also im bereits erwähnten Gammaband (■ Abb. 6.4). Diese Gammabandoszillationen waren deutlich stärker ausgeprägt, wenn die Versuchstiere die Reize mit Aufmerksamkeit betrachteten, schwächten sich aber ab, wenn die Aufmerksamkeit anderen Reizen galt.

Dieses Ergebnis wird u. a. durch Untersuchungen am Menschen bestätigt, die mithilfe des MEG durchgeführt wurden (Siegel et al. 2008). Versuchspersonen erhielten die Aufgabe, ihre Aufmerksamkeit entweder auf die linke oder rechte Hälfte des Bildschirms zu richten und auf die Bewegungsrichtung in einem visuellen Reiz zu achten. Auch hier war die Fokussierung der Aufmerksamkeit von verstärkten Gammabandoszillationen begleitet. Zudem konnte gezeigt werden, dass die Aufmerksamkeit zur Verbesserung der Synchronisation oszillatorischer Signale zwischen den Verarbeitungsstufen des parietalen Pfads (■ Abb. 6.2) führte.

Diese Ergebnisse lassen den Schluss zu, dass Aufmerksamkeitsprozesse nicht nur mit Veränderungen der Feuer-rate einzelner Neurone einhergehen – was ebenfalls in zahlreichen Untersuchungen beobachtet wurde, sondern auch mit einer Änderung der zeitlichen Kopplung zwischen den Neuronen, die sich an der Codierung eines Reizes beteiligen. Verstärkt sich die Aufmerksamkeit bei besonders wichtigen Reizen, so verbessert sich die Synchronisation. Da Nervenzellen in anderen Arealen besonders gut durch zeitlich korrelierte Eingangssignale aktiviert werden, könnte dies dazu führen, dass die durch synchrone Assemblies codierten Informationen bevorzugt weiterverarbeitet werden (■ Abb. 6.8). Auf diese Weise ließe sich erklären, weshalb die mit Aufmerksamkeit verarbeiteten Reize eine größere kognitive und verhaltensbezogene Wirksamkeit zeigen als unbeachtete Stimuli.

In ihrer Gesamtheit betrachtet, zeigen diese Experimente sowie zahlreiche weitere EEG- und MEG-Untersuchungen, dass die Synchronisationsprozesse in kortikalen

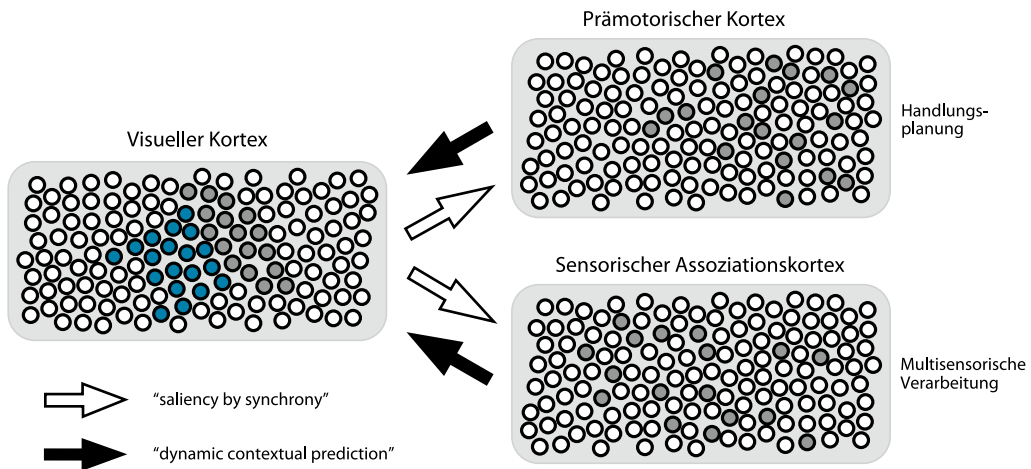


Abb. 6.8 Mögliche Rolle dynamischer Interaktionen zwischen verschiedenen Kortexarealen. Die vom Assembly-Modell vorhergesagte neuronale Synchronisation ist sehr wahrscheinlich eng an die Art der Wechselwirkung zwischen verschiedenen Hirnarealen gekoppelt. Hierbei spielen möglicherweise zwei Verarbeitungsprinzipien eine Rolle. Zum einen ist zu erwarten, dass die in einem Areal entstehenden Synchronisationsmuster dazu führen, dass die betreffenden Informationen mit hoher Präferenz in andere Zentren weiter-

geleitet und dort bevorzugt verarbeitet werden, ein Funktionsprinzip, das als »saliency by synchrony« bezeichnet werden könnte (*offene Pfeile*). Umgekehrt könnte zeitlich strukturierte Aktivität in höheren Zentren die Bildung von Assemblies in frühen sensorischen Arealen vorbereiten, noch bevor ein neuer Reiz verarbeitet wurde. Dieses Interaktionsprinzip, das die Wirkung von Top-down-Prozessen verkörpern könnte, kann als »dynamic contextual prediction« bezeichnet werden (*schwarze Pfeile*)

Arealen sowohl von äußeren Reizen als auch von der inneren Dynamik des Gehirns bestimmt werden. Zahlreiche Argumente legen nahe, dass Top-down-Prozessen und damit der inneren Dynamik kognitiver Systeme eine außerordentlich große Bedeutung zukommt. Nach einer weit verbreiteten Auffassung, die auch wir teilen, ist das Gehirn ein aktives System, das ständig Vorhersagen über zu erwartende Reize erzeugt. Diese »neuronalen Vorhersagen« (Abb. 6.8) könnten sich so äußern, dass in sensorischen Arealen bestimmte zeitliche Muster bereits entstehen, bevor neue Reize eintreffen und verarbeitet werden. Hier würde sich der Einfluss anderer Hirnareale auf neuronale Synchronisationsprozesse geltend machen. Der neue Reiz setzt nun seinerseits bestimmte zeitliche Kopplungsmuster in Gang. Passen diese zur Erwartung, werden die betreffenden Signale weitergeleitet. Wird die Erwartung dagegen enttäuscht, kommt es zur Löschung der eingelaufenen neuronalen Botschaft. Die erwähnten Gammaoszillationen könnten in diesem Szenario geeignet sein, um einen Abgleich von Erwartung und Wirklichkeit herbeizuführen, da die in ihnen enthaltene Phaseninformation im Erfolgsfall zur Verstärkung der neuronalen Signale dienen könnte. Durch einen Prozess der neuronalen »Resonanz« käme es dann zur selektiven Auswahl derjenigen neuronalen Signale, die – abhängig vom jeweiligen Handlungskontext – gerade zweckdienliche Informationen enthalten.

Zusammenfassung

Aus experimentellen Untersuchungen lässt sich die Vermutung ableiten, dass Merkmalsintegration auf neuronaler Ebene durch zeitliche Bindungsmechanismen vermittelt wird. Die bisher vorliegenden Ergebnisse sprechen dafür, dass Informationen über Objekte durch ausgedehnte und über weite Hirnbereiche verteilte Assemblies verarbeitet werden, die sich durch Synchronisation der jeweils relevanten Neurone zusammenschließen. Die Synchronisationsphänomene, die den Aufbau solcher Assemblies erlauben, stellen sehr wahrscheinlich eine wesentliche Voraussetzung für den Prozess der Gestaltwahrnehmung dar. Diese Fähigkeit zur Generierung interner zeitlicher Bindungen könnte das integrative Prinzip sein, das es dem Gehirn ermöglicht, kohärente Perzepte aus dem durch die Sinne aufgenommenen Material zu konstruieren.

Kontrollfragen

Die Antworten auf die folgenden Fragen finden Sie im Lerncenter zu diesem Kapitel unter ► www.lehrbuchpsychologie.de (Projekt Kognitive Neuropsychologie).

1. Worin besteht die funktionelle Bedeutung der Merkmalsintegration?
2. Was besagt das Prinzip der Assembly-Codierung?
3. Was sind wichtige Vorhersagen, die sich aus dem Prinzip der zeitlichen Bindung ergeben?
4. Mit welchen Methoden lassen sich neuronale Oszillationen und Synchronisationsprozesse untersuchen?
5. Welche experimentellen Befunde sprechen für die Existenz zeitlicher Bindungsmechanismen?