

Visuelle Wahrnehmung und Augenbewegungen: Neurale Mechanismen der Sakkadenkontrolle*

1 Einleitung

Zwischen visueller Wahrnehmung und Augenbewegungen bestehen enge Beziehungen. Schon das 1583 erschienene erste Lehrbuch der Augenheilkunde, der "Augendienst" von BARTISCH, verweist darauf, daß Seheindrücke in einem sehr komplexen Prozeß im Gehirn verarbeitet werden. Aus diesem Buch stammt der Holzschnitt in Abb. 1, der die damals bekannten anatomischen Gegebenheiten eindrucksvoll wiedergibt. Erst im letzten Jahrhundert (vgl. HELMHOLTZ (1866)), vor allem aber in den letzten Jahrzehnten haben die fortgeschrittenen Experimentiertechniken der Neurobiologie, Psychophysik und Psychologie wesentlich tiefere Erkenntnisse über die Organisation des visuellen Systems einschließlich des komplizierten Zusammenspiels von Augenbewegungen und visueller Wahrnehmung erbracht. Die Sinnesfläche im menschlichen Auge (die Retina) ist dadurch gekennzeichnet, daß sie eine Region höherer Auflösung nahe der optischen Achse besitzt (die Fovea). In diesem kleinen Bereich (weniger als 3 % der Retina) ist die Auflösung eine Größenordnung besser als in der Peripherie. Dieser retinale Aufbau bewirkt, daß ein großer Teil des visuellen Felds auf die Retina abgebildet wird, wobei hohe Sehschärfe nur in der Fovea vorliegt. Das menschliche visuelle System benutzt also Augenbewegungen, um die Fovea auf räumliche Ziele in unterschiedlicher Position zu lenken. Daher ist adaptive Blickkontrolle von grundsätzlicher Bedeutung für das menschliche Sehen.

Die frühen Verarbeitungsstufen visueller Reize sind in struktureller und funktioneller Hinsicht recht gut bekannt. Zwei anatomische Hauptbahnen im visuellen System der Primaten lassen sich unterscheiden. Sie besitzen komplementäre Eigenschaften, die den Gedanken einer funktionellen Dualität unterstützen. Das eine Bahnsystem (das ventrale System) ist zuständig für die Kodierung von Objekteigenschaften; es realisiert damit die Objekterkennung. Das andere, dorsale System, das die Kodierung von räumlichen Objekteigenschaften leistet, führt die Objektlokalisierung aus (UNGERLEIDER/MISHKIN 1982).

Wir gehen davon aus, daß sich die neuronalen Mechanismen der Kodierung und Verarbeitung in den Subsystemen unterscheiden: bei der Objekterkennung spielen zeitliche Muster der neuronalen Aktivität eine wichtige Rolle, während für die Objektlokalisierung räumliche bzw. raum-zeitliche Aktivitätsmuster vorrangige Bedeutung haben. Der Prozeß der kategorialen Verarbeitung im ventralen System basiert auf der Funktion verschiedener Subsysteme, die unterschiedliche Merkmale verarbeiten (Form, Farbe, Textur usw.). Als wahrscheinlicher neuronaler Mechanismus der Integration dieser Merkmale (*feature linking, binding*) wurde die

* In: Bild - Bildwahrnehmung – Bildverarbeitung (K. Sachs-Hombach, K. Rehkämper, Hg.) Dt. Universitätsverlag 1998, pp. 275-284.

Synchronisation von merkmalspezifischen Neuronengruppen vorgeschlagen (ECKHORN et al. 1988; GRAY/SINGER 1989).

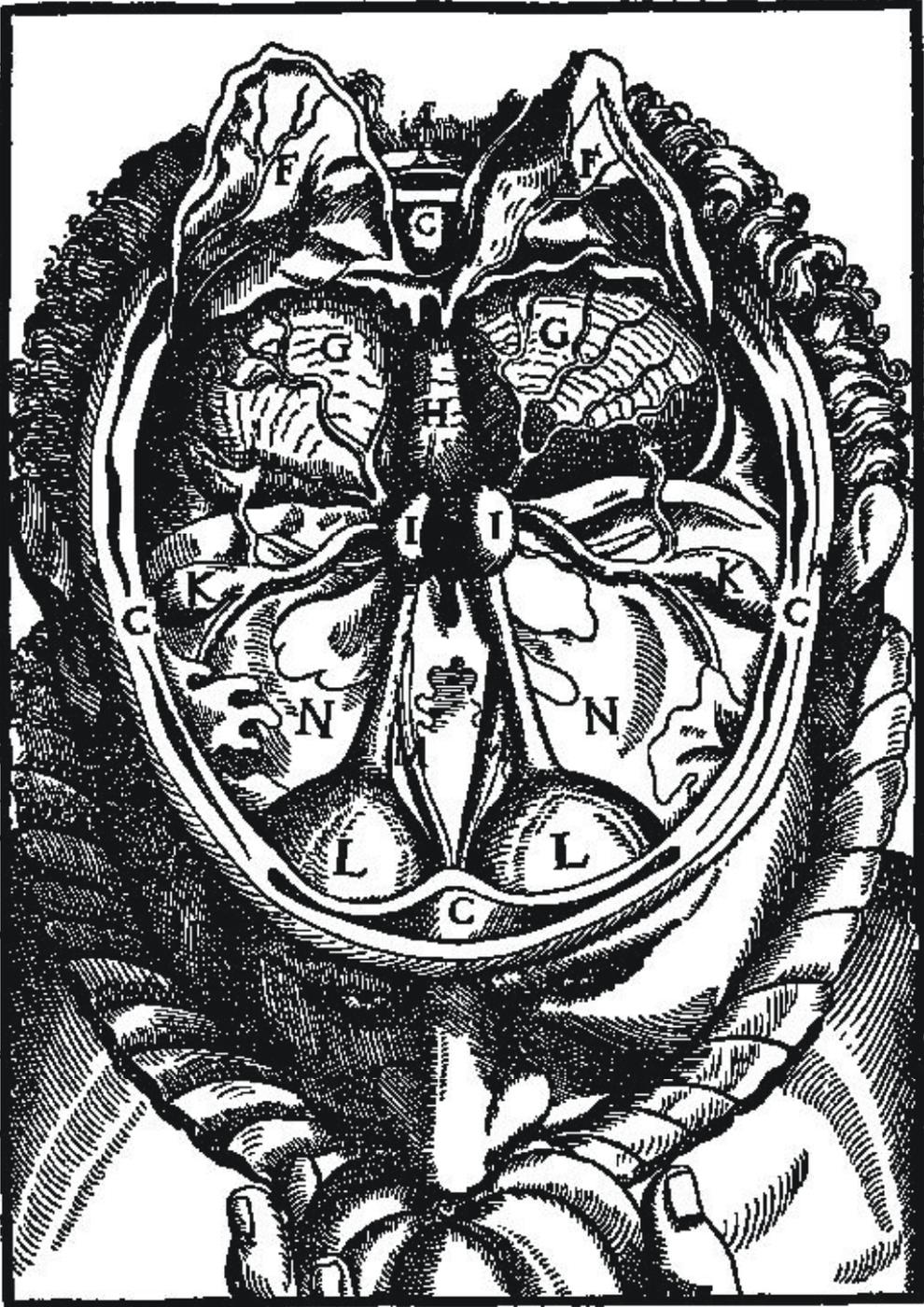


Abb. 1. Das visuelle Systems des Menschen in einer mittelalterlichen Darstellung. Der Holzschnitt stammt aus dem "Augendienst" von BARTISCH (1583), dem ersten Lehrbuch der Augenheilkunde.

Die Repräsentation räumlicher Information ist ein entscheidender Schritt bei sensorischen Transformationen. Da Bewegungen zu Lokalisationen im Raum gemacht werden, müssen diese Lokalisationen in einem Bezugssystem kodiert werden, das unabhängig von Augen- und Kopfposition und von der Sinnesmodalität ist, die das Target momentan signalisiert. Grundlage der Repräsentation räumlicher Information scheint das coarse coding zu sein. Dies bezeichnet eine Repräsentationsstrategie, die auf Populationen breit abgestimmter Einheiten beruht, von denen viele simultan aktiv sind, um einen Wert sehr präzise zu kodieren. Am Beispiel der Kontrolle schneller Augenbewegungen (*Sakkaden*) analysieren wir im folgenden neuronale Mechanismen, mit denen die Abgleichung unterschiedlicher Bezugssysteme mit dem Ziel einer einheitlichen Raumrepräsentation und die Bildung von motorischen Plänen (Augenbewegungen) erklärbar wird.

Funktionale Überlegungen (KOPECZ/SCHÖNER 1995) und aktuelle neurobiologische Befunde (MUNOZ/WURTZ 1995) legen ein Modell aus drei Kompartimenten für die neurale Maschinerie nahe, die der overten Orientierung in Form sakkadischer Augenbewegungen zugrunde liegt. Die drei Kompartimente des Modells führen (1) die retinotop Transformation der visuellen Information, (2) die Programmierung der Sakkade und (3) die Erzeugung der resultierenden Blicktrajektorie aus. Im weiteren stellen wir auf der Grundlage aktueller neurophysiologischer Daten ein Modell der Sakkadenkontrolle vor, das Funktionen der 2. und 3. Ebene realisiert. Das Modell basiert auf dem Konzept einer dynamischen Repräsentation des visuellen und motorischen Raums (DROULEZ/BERTHOZ 1991). Die formale Beschreibung verwendet neurale Felder, die erstmals von AMARI (1977) analysiert wurden.

2 Das behaviorale Paradigma

Erklärtes Ziel der Neuroinformatik ist es, das theoretische Instrumentarium für die Analyse neuronaler Struktur-Funktions-Beziehungen zu entwickeln (SCHIERWAGEN 1993). Ein Kritikpunkt betrifft den Umstand, daß das Verhalten als entscheidende biologische Grundlage kognitiver Prozesse in konnektionistischen Modellen meist unberücksichtigt bleibt: das Nervensystem wird als Input-Output-System betrachtet, das isoliert vom zugehörigen Körper untersucht und verstanden werden kann. Ein derartiger Ansatz steht wie der Symbolverarbeitungsansatz der Künstlichen Intelligenz vor dem Problem erklären zu müssen, worauf sich die Semantik des Systems gründet. Eine Lösungsmöglichkeit scheint darin zu bestehen, die neuronalen Netzwerke mittels eines sensomotorischen Systems mit der Umwelt zu verbinden. Auf diese Weise läßt sich möglicherweise die Symbolverankerung (HARNAD 1990) des kognitiven Systems erreichen, so daß dessen Semantik quasi automatisch begründet werden könnte (LAKOFF 1988). Entsprechend sind in den letzten Jahren von verschiedenen Teildisziplinen der Kognitionswissenschaft Forschungsansätze formuliert worden, die auf einem expliziten Verhaltensbezug beim Studium kognitiver Prozesse basieren (z.B. NEUMANN/PRINZ 1990).

Eine für die Künstliche Intelligenz spezifische Ausprägung dieser Ideen stellt das von Brooks am MIT entwickelte Konzept einer verhaltensbasierten Robotik dar (BROOKS 1991). Zentraler Punkt ist die Abkehr von dem Versuch, intelligente Systeme mit Hilfe von Wissensrepräsentation und wissensbasierten Techniken zu entwickeln. Statt dessen ist die physische Realisierung künstlicher Systeme vorgesehen, die in einer dynamischen Umwelt agieren. Die dafür

vorgeschlagene Subsumptions-Architektur basiert auf selbständigen Verhaltenseinheiten, über die weitere, diese kontrollierende Einheiten geschichtet werden. Durch die Interaktion der konkurrierenden Verhaltenseinheiten emergiert das komplexe Gesamtverhalten des Systems (STEELS 1991).

In dem Paradigma der verhaltensbasierten Intelligenz ist das Sehen von entscheidender Bedeutung. Sehen kann bei Lebewesen nicht von Verhalten getrennt werden; in seiner Gerichtetheit auf die Interaktion mit der Umwelt ist es zweckbezogen und willentlich. Diesem Umstand trägt der Forschungsansatz des Aktiven Sehens (BAJCSY 1988; ALOIMONOS 1993) Rechnung, dessen Wurzeln einerseits in kognitivistischen Theorien des Bildverstehens (Computer Vision) liegen. Andererseits ist er durch Brooks' Zugang zur KI motiviert, indem das Sehen im Kontext des visuellen Verhaltens untersucht wird, das ein System ausführt. Kennzeichnend für die Aktiven Sehsysteme der KI sind Architektur-Merkmale wie Binokularität, Fovealisierung und schnelle Blicksteuerung, wie sie Primaten aufweisen. Ein spezieller Verhaltenskontext ist durch die Notwendigkeit gegeben, die Blickrichtung zu kontrollieren, wenn die Bildabtastung auf ungleichförmiger Auflösung beruht, wie es bei fovealem Sehen der Fall ist. Im folgenden werden die neurobiologischen Grundlagen und Berechnungsstrategien der visuo-motorischen Kontrolle vorgestellt, die im okulomotorischen System von Primaten identifiziert wurden.

3 Blickkontrolle: Neurobiologische Resultate und Modelle

Eine zentrale Rolle bei der Blickkontrolle spielt der Colliculus superior (CS), ein sensomotorisches Transformationszentrum im Mittelhirn der Säuger. Er ist sowohl an der Lokalisation visueller, auditorischer und anderer sensorischer Stimuli als auch an der Auslösung der Orientierungsantwort beteiligt. Der CS ist eine aus 7 Faser- bzw. Zellschichten aufgebaute Struktur. Aufgrund von anatomischen, physiologischen und Verhaltensstudien wird der CS in zwei Hauptteile eingeteilt - die oberen und die tiefen Schichten. Neurone in den oberen CS-Schichten antworten nur auf visuelle Reize. Sie sind über die CS-Fläche in einem topographischen, kartenartigen Format verteilt, d.h., die Lage eines Neurons in dieser Karte wird durch die Position des Zentrums seines rezeptiven Felds bestimmt. Diese retinotope Repräsentation erstreckt sich über die CS-Fläche von 0° bis zu 80° des kontralateralen visuellen Halbfelds (Abb. 2).

Zellen in den tiefen Schichten entladen mit hochfrequenten Bursts von Spikes unmittelbar vor Beginn von schnellen Augenbewegungen (Sakkaden). Der Bereich möglicher Sakkaden, vor denen ein gegebenes Neuron jeweils feuert, bestimmt sein Bewegungsfeld (BF). Das BF eines Sakkadenneurons hat ein Zentrum, das zu maximaler Entladung gehört, und einen Gradienten der Antwort, der für Sakkadenvektoren abfällt, die vom Optimum abweichen. Damit feuert ein bestimmtes Neuron für einen spezifischen, aber großen Bewegungsbereich. Die Neurone in den tiefen Schichten sind gleichfalls in topographischer Anordnung organisiert: die BF-Zentren der Sakkadenneurone bilden eine Motorkarte (Übersicht in SPARKS/MAYS 1990). Das bedeutet, daß die Lage aktiver Neurone den Motorfehler repräsentiert, der durch den Blickänderungsvektor (Amplitude und Richtung) definiert wird, der noch von den Augen ausgeführt werden muß, um das Ziel zu erreichen. Die Topographie der Motorkarte ist derart, daß der

horizontale Motorfehler i.w. längs der rostro-caudalen Achse kodiert ist, während der vertikale Motorfehler längs der medio-lateralen Achse kodiert ist. Je weiter das Zentrum neuronaler Aktivität in caudaler (medio-lateraler) Richtung lokalisiert ist, desto größer ist der horizontale (vertikale) Motorfehler (Abb. 2).

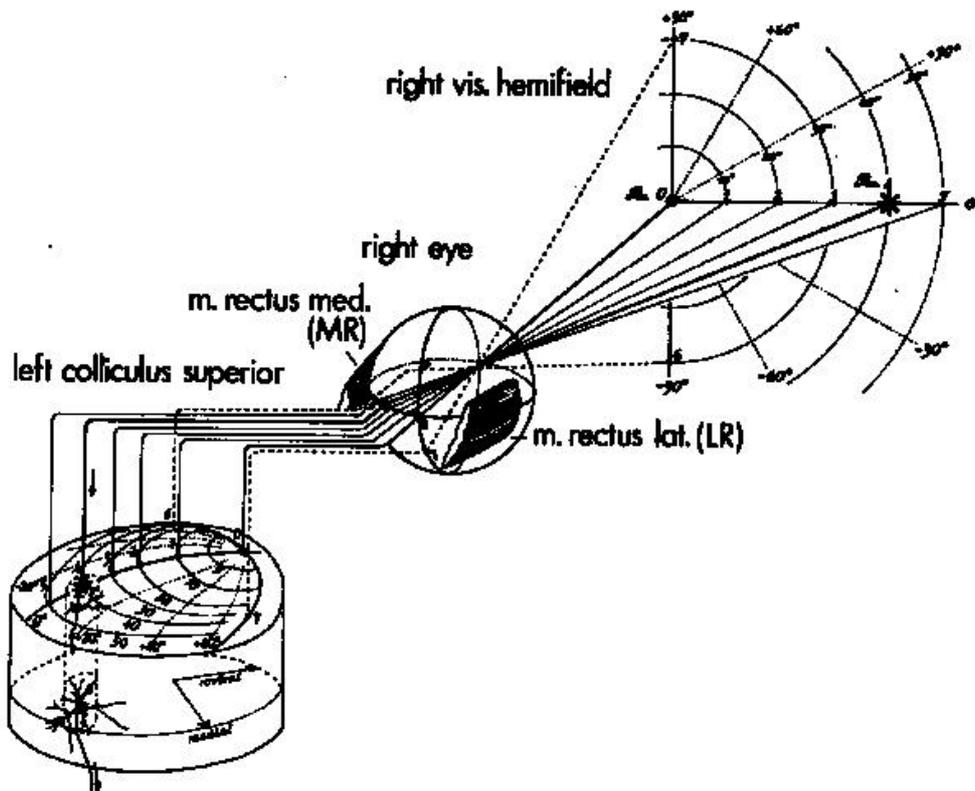


Abb. 2. Schema der Beziehungen zwischen dem visuellen Feld, der retinotopen visuellen Karte in den oberen und der Motorkarte in den unteren CS-Schichten. Ein visueller Reiz (*) erzeugt ein Signal im oberen CS, das zu den Sakkadenneuronen in den tieferen Schichten weitergeleitet wird, die eine Sakkade zur Zielposition (*) auslösen. Nach GRANTYN (1988).

Eine Population von Sakkadenneuronen beginnt zu feuern, wenn ein Motorfehler auftritt; dabei hat die Aktivitätsverteilung innerhalb der Motorkarte das Aussehen eines glockenförmigen Hügels. Die neuronalen Feuerraten kodieren die Bewegungsgeschwindigkeit (BERTHOZ et al. 1987). Sakkaden zu verschiedenen Teilen des visuellen Felds gehen Aktivitätsgipfel in verschiedenen Regionen der Karte voraus. In Tracerstudien (GRANTYN 1988; HILBIG/SCHIERWAGEN 1994) konnte gezeigt werden, daß die oberen, visuellen Schichten mit den tiefen Schichten verbunden sind. Die Aktivität in der Motorkarte bringt dann das Auge von seinem aktuellen Fixationspunkt zu dem Ziel, das das rezeptive Feld des entsprechenden visuellen Neurons aktiviert hat.

Elektrophysiologische Ableitungen haben gleichfalls gezeigt, daß Neurone in der 0°-Amplitudenregion am rostralen Pol der Motorkarte während Fixationsperioden aktiv sind, und inaktiv bei Sakkaden (sog. Fixationsneurone). Die reziproke Beziehung der Aktivität zwischen Sakkaden- und Fixationsbereichen der CS-Motorkarte ist im Sinne einer wechselseitigen Inhibition der beiden Gebiete interpretierbar.

Neue Untersuchungen bei Affen (MUNOZ/WURTZ 1995) haben Evidenz dafür geliefert, daß zwei Typen von Sakkadenneurone die genannten Aktivitätsmuster in der Motorkarte des CS hervorbringen - Burst-Neurone (BN) und Build up-Neurone (BUN). Die stationäre Aktivität in der BN-Schicht geht mit der Verringerung des Motorfehlers während der Sakkade zurück. In der BUN-Schicht wandert ein Aktivitätsgipfel während einer Sakkade über die Motorkarte von seiner Ausgangsposition zur Fixationszone. Die jeweilige momentane Gipfelposition auf der Karte bestimmt den verbleibenden Motorfehler. Die Sakkade endet, wenn der wandernde Aktivitätsgipfel die Fixationszone erreicht. Dieses Ergebnis verdeutlicht, wie die räumliche Repräsentation der Aktivität auf der Motorkarte in einen Zeitkode (Frequenz und Dauer der Entladung) transformiert wird, wie er von Motoneuronen benötigt wird: das momentane Motorfehler-Signal wird räumlich als ein bestimmter Ort auf der Trajektorie der neuralen Aktivität über die BUN-Schicht kodiert.

Die BUN-Schicht scheint demnach eine Form der neuralen Repräsentation zu verwirklichen, die als dynamische Speicherung bezeichnet wird (DROULEZ/BERTHOZ 1991). Die Zielposition wird in der BUN-Schicht in retinotopen Koordinaten gespeichert und auch bei fehlender visueller Reafferenz kontinuierlich angepaßt. Der Output eines solchen Speichers ist daher nicht die beabsichtigte Blickänderung, sondern der in retinotopen Koordinaten kodierte momentane Motorfehler.

Die theoretische Analyse der Blickkontrolle durch den CS basierte bis in die jüngste Vergangenheit fast ausschließlich auf den regelungstheoretischen Konzepten der linearen Systemtheorie. So gehen nahezu alle Blickkontroll-Modelle von der Existenz einer Feedback-Schleife aus, mit der die Genauigkeit der Sakkaden gewährleistet werden soll. Während frühere CS-Modelle dem CS einen Platz oberhalb der Feedback-Schleife zuwiesen, wird das oben betrachtete dynamische Fehlerkodierungsschema nun als starkes Argument für eine Position des CS innerhalb dieser postulierten Schleife angesehen.

Bezogen auf die Motorkarte bedeutet das, daß diese ein Feedback-Signal - eine sog. Efferenzkopie des Motorfehlers - vom Hirnstamm erhalten muß, um die neuronale Aktivität anzupassen. Entsprechend nehmen DROULEZ/BERTHOZ (1991) an, daß die Anpassung der BUN-Aktivität durch die Efferenzkopie des Augengeschwindigkeitssignals erfolgt. Im Unterschied zu der gut verstandenen Kodierung der Sakkaden in der komputatorischen Motorkarte des CS ist die Idee der Rückprojektion einer Efferenzkopie zu dieser Karte, die die erforderliche temporal-spatialen Transformation realisiert, aber eher spekulativ.

Auf die Notwendigkeit, die theoretische Beschreibung neuraler bzw. kognitiver Prozesse nicht länger auf die Konzepte der linearen Systemtheorie zu stützen, habe ich an anderer Stelle hingewiesen (SCHIERWAGEN 1993). An deren Stelle ist die Theorie nichtlinearer dynamischer Systeme der selbstorganisierenden Dynamik des Gehirns weit besser angepaßt. Eine ähnliche Kritik hat DEUBEL (1994) bezüglich der weiterhin dominierenden linearen, regelungstheoretischen Konzepte bei der Analyse der Blickkontrolle geäußert. Wir schlagen daher eine Erklärung vor, bei der die dynamische Fehlerkodierung ohne Efferenzkopie realisiert wird, sondern aufgrund der nichtlinearen, raum-zeitlichen Attraktordynamik der Neuronenpopulationen in der Motorkarte des CS (SCHIERWAGEN 1996; SCHIERWAGEN/WERNER 1996b). Die zugrundeliegenden Berechnungskonzepte - neurale Karten, Populationskodierung und neurale Felder - werden als nächstes erläutert.

4 Prinzipien neuraler Berechnungen

Im Unterschied zu den extrem vereinfachten Modellen künstlicher neuraler Netze erfordert die Modellierung biologischer Neuronennetze, daß eine Reihe komplexer Struktur- und Funktions-Prinzipien einbezogen wird, die die Neurowissenschaften in den letzten Jahrzehnten aufgedeckt haben.

Zu den grundlegenden Architekturmerkmalen gehören neurale Karten. Im weiteren ignorieren wir das Problem der Kartenentstehung durch Selbstorganisation und betrachten Karten als Strukturen biologischer Informationsrepräsentation und ihre Beziehung zur nichtlinearen, raum-zeitlichen Dynamik in neuralen Schichten. Eine neurale Karte besteht aus einer Schicht von Neuronen, deren komputatorische Eigenschaften mit ihrer räumlichen Position variieren. Grundsätzlich sind Karten durch die rezeptiven Feldeigenschaften ihrer Neurone bestimmt, die ihrerseits durch Parameter wie Position (Schwerpunkt), Linienorientierungspräferenz, Bewegungsrichtungsselektivität usw. beschrieben werden (Diskussion in MALLOT et al. (1990)).

Die Position eines Neurons in der Karte bestimmt weitgehend (1) welchen Teil des Inputs es empfängt, (2) wie dieser Input verarbeitet und (3) zu welchem Ziel das Ergebnis übertragen wird. In Übereinstimmung mit diesen Aspekten lassen sich Karten als (1) afferente, rezeptotop oder sensorische Karten, (2) interne oder Verarbeitungskarten und (3) efferente oder Motorkarten kennzeichnen.

Die Neurone einer rezeptotopen Karte stellen ein Feld breit abgestimmter Filter dar, die das Inputsignal parallel verarbeiten. Auf diese Weise wird ihr Input augenblicklich in eine räumlich kodierte Verteilung neuraler Aktivität überführt, wobei die Werte der abgebildeten Parameter als Lokalisationen und Höhen von Gipfeln neuronaler Aktivität dargestellt werden. Auf diese räumlich kodierte Information kann durch Prozessoren höherer Ordnung bequem zugegriffen werden (letztere können gleichfalls Karten sein), unter Verwendung relativ einfacher Verknüpfungsschemata. Beispiele rezeptotoper Karten sind retinotop, tonotop und somatotop Karten.

Wird "Berechnung" als eine (nichttriviale) Transformation der repräsentierten Information definiert, ergibt sich, daß rezeptotop Karten nicht komputatorisch sind - sie realisieren nur die Abbildung von Sinnesflächen unter Beibehaltung der räumlichen Beziehungen im peripheren Sensorium. Die bisher untersuchten komputatorischen Karten sind zumeist an der Verarbeitung sensorischer Information beteiligt, etwa die schon erwähnten Karten im visuellen System, aber auch im auditorischen System, und an der Programmierung von Bewegungen (vgl. KNUDSEN et al. (1987)).

Die oben beschriebene Motorkarte des CS, d.h. die Karte der Blickrichtungsänderung, ist eine der bekanntesten komputatorischen Karten, mit der eine Bewegungsprogrammierung realisiert wird. Diese Beispiel hat gezeigt, daß Motorkarten systematische Veränderungen in den Bewegungsparametern (Amplitude und Richtung) topographisch auf der neuralen Schicht repräsentieren. Der Berechnungscharakter dieser Karten ist offensichtlich: das topographisch repräsentierte Bewegungskommando muß in zeitliche Erregungsmuster der Motoneurone transformiert werden; dabei definiert der Aktivitätsschwerpunkt die Merkmale der Transformation. Dieses Verarbeitungsprinzip komputatorischer Motorkarten kann als invers zu dem komputatorischer sensorischer Karten gekennzeichnet werden: während sensorische Karten das Resultat

tat ortsvarianter Berechnungen repräsentieren, stellen Motorkarten den Quellcode für systematisch variierende Berechnungen dar.

5 Neurale Felder und ihre Dynamik

Die Bedeutung, die der synchronen Aktivität großer Neuronenpopulationen (etwa in Form von Oszillationen und wandernden Aktivitätswellen) zukommt, ist bekannt (MILTON et al. 1995). Ein weiteres Architekturmerkmal vieler neuraler Subsysteme ist die Schichtung. Neuronale Schichten sind durch anatomische und physiologische Parameter gekennzeichnet, die innerhalb einer Schicht mehr oder weniger konstant bleiben, zwischen verschiedenen Schichten aber variieren. Ein Modelltyp, der speziell an diese Umstände angepaßt ist, wird durch neurale Felder repräsentiert, wobei Neurone als Punkte in einem räumlichen Kontinuum betrachtet werden. Dieser Zugang ist besonders gut geeignet für neurale Systeme wie CS und Kortex, wo Neurone eines Typs in relativ homogenen Schichten angeordnet sind, die möglicherweise ein gleichförmiges laterales Konnektivitätsmuster vom Typ der lateralen Inhibition aufweisen.

Eine Kategorisierung der Dynamik in 1-dimensionalen Varianten neuraler Felder mit homogener ortsinvarianter lateraler Kopplung wurde von AMARI (1977) angegeben. In einschichtigen Feldern konnten 5 Dynamik-Typen nachgewiesen werden, die i.a. multistabil sind. Bestimmte Feldparameter ermöglichen, daß ein lokalisiertes Erregungsmuster an der Stelle, wo ein Reiz einwirkte, auch nach seinem Verschwinden aufrecht erhalten wird. Dieses Verhalten läßt sich als Speichermechanismus eines Kurzzeitgedächtnisses interpretieren.

Folgende Interaktionsmoden für Erregungsmuster treten auf: zwei erregte Gebiete können einander anziehen, so daß sie zu einer lokalen Erregung verschmelzen. In anderen Fällen stoßen sie einander ab, oder sie bleiben unabhängig voneinander bestehen. Zweischichtige Felder gestatten oszillatorische und Wanderwellen-Lösungen.

Die genannten Ergebnisse übertragen sich auf den uns interessierenden 2-dimensionalen Fall (MILTON et al. 1995). Allerdings folgt auch, daß die Amari-Gleichungen keine isolierten, 1-dimensionalen Trajektorien der Aktivitätshügel erlauben, wie sie in der Motorkarte des CS beobachtet wurden. Dies wird durch die Eigenschaft neuraler Felder mit beliebiger lateraler Konnektivität (homogen oder nicht) verursacht, die besagt, daß die Erregungsausbreitung in Form einer Wanderwelle richtungsunabhängig ist. Ein Modell mit den gewünschten Merkmalen läßt sich aber gewinnen, wenn Ergebnisse aus der Theorie erregbarer Medien herangezogen werden. Im Rahmen dieser Theorie werden v.a. nichtlineare partielle Differentialgleichungen (PDG) untersucht. Eine herausragende Rolle spielt hierbei das FitzHugh-Nagumo (FHN)-Modell, vor allem wegen seiner Einfachheit und der qualitativen Übereinstimmung mit komplizierten Modellen (SCHIERWAGEN 1991).

Ein wichtiges Ergebnis der Untersuchungen zum 2-dimensionalen FHN-Modell ist das folgende: im Gegensatz zu kontinuierlichen, 2-dimensionalen FHN-Modellen mit beliebigen Kopplungen hängt in diskreten Modellen mit inhomogenen Kopplungen der Ausbreitungserfolg einer Erregung von der Richtung ab. KEENER (1988) konnte zeigen, daß ein diskretes 2-dimensionales FHN-Feld mit inhomogenen Kopplungen 1-dimensionale Trajektorien von Aktivitätshügeln unterstützt, wobei diese Gipfel sich nicht in benachbarte Feldregionen aus-

breiten, wenn die Kopplungskoeffizienten in den zwei Raumrichtungen hinreichend unterschiedlich sind.

6 Modellstruktur und Simulationsergebnisse

In Verallgemeinerung des Konzepts homogener, ortsinvarianter neuraler Felder (AMARI 1977) modellierten wir die Motorkarte des CS als 2-dimensionales, 2-schichtiges Neuronenfeld. Aufgrund der experimentell beobachteten Aktivitätsmuster wählten wir für die BN- bzw. BUN-Schicht ein laterales Verknüpfungsschema, das vom on center-off surround Typ ist. Die erwähnten theoretischen Ergebnisse zum FHN-Modell und die verfügbare experimentelle Evidenz dafür, daß die laterale Konnektivität in der BUN-Schicht inhomogen ist, veranlaßte uns, ein asymmetrisches, radial orientiertes Kopplungsschema im Feldmodell der BUN-Schicht zu wählen (vgl. SCHIERWAGEN (1996) und SCHIERWAGEN/WERNER (1996b) für Details). Dagegen weist die BN-Schicht ein homogenes Kopplungsschema auf.

In Simulationen mit dem Modell konnten wir die oben erwähnten, in neurophysiologischen Experimenten beobachteten Aktivitätsmuster reproduzieren. In der BN-Schicht des Modells traten Dynamik-Typen auf, die auch schon in 1-dimensionalen Modellen gefunden worden waren (KOPECZ et al. 1995). Die geeignete Wahl der Feldparameter bewirkte, daß ein Aktivitätsgipfel an der Stelle, wo ein Reiz eingewirkt hatte, auch nach seinem Verschwinden bestehen blieb. Unter anderen Bedingungen interagierten Aktivitätsgipfel: zwei erregte Bereiche zogen einander an, so daß sie zu einer lokalen Erregung verschmolzen. In anderen Fällen stießen sie einander ab, oder sie blieben unabhängig voneinander bestehen. Diese (quasi)stationären Erregungsmuster wurden von KOPECZ et al. (1995) zur Erklärung der Zielauswahl und motorischen Programmierung der Sakkaden verwendet. Mit der Speicherung der Zielposition realisiert die BN-Schicht ein räumliches Kurzzeitgedächtnis.

Die ortsvariante Verarbeitung in der BUN-Schicht wurde durch die asymmetrische Zentrum-Umfeld-Organisation der lateralen Kopplungen und durch ihre radiale Ausrichtung verwirklicht. Ausgehend von einer lokalisierten Erregung auf dem Feld entwickelte sich ein Aktivitätshügel, der eine Trajektorie auf der BUN-Schicht beschrieb, wie in der Motorkarte des CS beobachtet. Die Bewegungsrichtung des Hügels war durch die Richtung der steiler abfallenden Flanke der Koppelfunktion bestimmt. Die radiale Anordnung der Koppelfunktionen bewirkte, daß sich der Hügel stets hin zum Ursprung des Koordinatensystems bewegte, unabhängig von der Startposition auf dem Feld.

7 Schlußfolgerungen

Neurale Felder verwirklichen auf natürliche Weise die Idee der analogen Berechnung (SCHIERWAGEN/WERNER 1996a). Sie stellen einen Spezialfall erregbarer Medien dar, die verschiedentlich als Mittel für analoge Berechnungen vorgeschlagen worden sind (MIKHAILOV 1990; STEELS 1990). Diese Idee beruht auf der Möglichkeit, ein bestimmtes Problem auf die Dynamik eines erregbaren Mediums abzubilden, so daß sich die Lösung ergibt, indem man dessen Evolution in Raum und Zeit verfolgt. Wie der vorliegende Bericht gezeigt hat, weisen

neurale Felder ein reichhaltiges, qualitativ unterschiedliches dynamisches Verhalten auf, das auch andere Autoren schon mit Erfolg benutzt haben, um diese Idee zu verwirklichen. So schlugen KOPECZ/SCHÖNER (1995) ein 1-dimensionales, homogenes Feldmodell vor, um die Speicherung und Auswahl von Zielen bei der Sakkadenkontrolle zu erklären. ENGELS/SCHÖNER (1995) untersuchten eine 2-dimensionale, homogene Feldarchitektur aus mehreren Schichten im Rahmen der Roboter-Navigation (Zielerfassung und Hindernisvermeidung).

Wir untersuchten am Beispiel der Sakkadenkontrolle neuronale Mechanismen, die an der Abgleichung unterschiedlicher Bezugssysteme mit dem Ziel einer einheitlichen Raumrepräsentation und an der Bildung von motorischen Plänen (Augenbewegungen) beteiligt sind. Vorgelegt wurde ein Modell der raum-zeitlichen Dynamik in der Motorkarte des CS. Das Modell verwirklicht neurale Berechnungsprinzipien wie neurale Karten, Populationskodierung und ortsvariante Verarbeitung in geschichteten Systemen, von denen bekannt ist, daß sie der Sakkadenkontrolle zugrunde liegen. Es stellt eine Beziehung zwischen mikroskopische Daten zur lateralen Kopplung in den neuronalen Schichten und den emergenten dynamischen Aktivitätsmustern in diesen Schichten her.

Für die BN-Schicht des Modells wählten wir eine homogene laterale Kopplungsstruktur, die stationäre Aktivitätsgipfel ermöglichte. Diese (quasi)stationären Erregungsmuster realisieren die Zielauswahl und motorische Programmierung der Sakkaden. Damit stellt die BN-Schicht einen Kurzzeitspeicher dar, in dem die Zielposition in retinotopen Koordinaten abgelegt wird. Dagegen realisiert die BUN-Schicht des Modells die als dynamische Speicherung bezeichnete Form der neuronalen Repräsentation. Die inhomogene laterale Kopplungsstruktur in der BUN-Schicht bewirkt, daß ein Aktivitätsgipfel von seiner Startposition zur Fixationszone wandert, wobei seine aktuelle Position den momentanen Motorfehler repräsentiert. Die dynamische Kodierung des Motorfehlers im CS wird also aufgrund der Attraktordynamik in der BUN-Schicht verwirklicht. Im hier betrachteten Fall einfacher Sakkaden wird eine Rückkopplung in Form einer Efferenzkopie des motorischen Signals nicht benötigt, um den Motorfehler anzupassen. In anderen Situationen (Doppelsakkaden, Sequenzen, Auge-Kopf-Bewegungen, vgl. SPARKS/MAYS (1990)) erscheint ein Feedback der Augenposition jedoch unverzichtbar.

Von einem allgemeinen Gesichtspunkt aus gesehen haben unsere Untersuchungen ergeben, daß das Berechnungskonzept der homogenen, ortsinvarianten Amari-Felder zusätzliche Leistungsfähigkeit gewinnt, wenn auch inhomogene laterale Kopplungen der Felder betrachtet werden. Dabei kann dieses Berechnungskonzept bequem mit topographischen Abbildungen entweder von Sinnesflächen (rezeptotope Karten) oder von gewissen Parametern wie Motorfehler im CS (komputatorische Karten) verknüpft werden. Im Rahmen des behavioralen Paradigmas treten Fragen danach in den Vordergrund, wie neurale Information repräsentiert und verarbeitet wird. Das ist vor allem darin begründet, daß Mechanismen der Perzeption und Aktion innerhalb verschiedener Bezugssysteme operieren, so daß aktiv handelnde Systeme verschiedene Transformationen zwischen den Bezugssystemen realisieren müssen, was mehrfache Wechsel des Kodierungsformats impliziert. Jüngste Untersuchungen (MORASSO/SANGUINETI 1997) unterstützen unsere Auffassung, daß neurale Felder einen konzeptionellen Rahmen bereitstellen, der an die Untersuchung solcher Probleme besonders angepaßt ist. Insbesondere läßt sich auf diese Weise das Konzept der dynamischen Speicherung

theoretisch begründen, das eine entscheidende Rolle bei der neuralen Repräsentation räumlicher Information zu spielen scheint.

Literatur

- ALOIMONOS, Y. (ED.): Active Perception. Orlando FL: L. Erlbaum Assoc. 1993
- AMARI, S.: Dynamics of pattern formation in lateral-inhibition type neural fields. In: Biol. Cybern. 27 (1977) 77-87
- BAJCSY, R.: Active perception. In: Proceedings of the IEEE 76 (1988) 996-1005
- BERTHOZ, A./GRANTYN, A./DROULEZ, J.: Some collicular neurons code saccade velocity. In: Neurosci. Lett. 72 (1987) 289-294
- BROOKS, R.A.: Intelligence without reason. In: Proc. 12th Int. Joint Conf. on Artificial Intelligence, Sydney: Academic Press 1991, 569-595
- DEUBEL, H.: Visuelle Verarbeitung und kognitive Faktoren bei der Generierung sakkadischer Augenbewegungen. In: PRINZ, W./BRIDGEMAN, B. (Eds.): Wahrnehmung. Göttingen: Hogrefe-Verlag 1994, 189-253
- DROULEZ, J./BERTHOZ, A.: A neural network model of sensoritopic maps with predictive short-term memory properties. In: Proc. Natl. Acad. Sci. USA 88 (1991) 9653-9657
- ECKHORN, R./BAUER, R./JORDAN, W./BROSCH, M./KRUSE, W./MUNK, M./REITBOECK, H.J.: Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex? Biol. Cybern. 60 (1988) 121-130
- ENGELS, C./SCHÖNER, G.: Dynamic fields endow behavior-based robots with representations. Robotics and Auton. Syst. 14 (1995) 55-77
- GRANTYN, R.: Gaze control through superior colliculus: Structure and function. In: BÜTTNER-ENNEVER, J. (Ed.): Neuroanatomy of the Oculomotor System. New York: Elsevier 1988, 273-333
- GRAY, C.M. AND W. SINGER: Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 86 (1989) 1698-1702
- HARNAD, S.: The symbol grounding problem. In: Physica D 42 (1990) 335-346
- HELMHOLTZ, H.: Handbuch der Physiologischen Optik. Leipzig: Voss 1866
- HILBIG, H./SCHIERWAGEN, A.: Interlayer neurons in the superior colliculus of the rat - a tracer study using DiI/Di-ASP. In: NeuroReport 5 (1994) 477-480
- KEENER, J.P.: On the formation of circulating patterns of excitation in anisotropic excitable media. In: J. Math. Biol. 26 (1988) 41-56
- KNUDSEN, E.I./DU LAC, S./ESTERLY, S.D.: Computational maps in the brain. In: Ann. Rev. Neurosci. 10 (1987) 41-65
- KOPECZ, K./ENGELS, C./SCHÖNER, G.: Dynamic field approach to target selection in gaze control. In: GIELEN, S./KAPPEN, H. (Eds.): Proceedings ICANN '93, Berlin: Springer 1993, 96-101
- KOPECZ, K./SCHÖNER, G.: Saccadic motor planning by integrating visual information and pre-information on neural dynamic fields. In: Biol. Cybern. 73 (1995) 49-60
- LAKOFF, G.: Smolensky, semantics, and the sensori-motor system. In: Behav. Brain Sci. 11 (1988) 39-40
- MALLOT, H.A., VON SEELEN, W. AND GIANNAKOPOULOS, F.: Neural mapping and space-variant processing. In: Neural Networks 3 (1990) 245-263
- MIKHAILOV, A.S.: Foundations of Synergetics I. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag 1990

- MILTON, J./MUNDEL, T./AN DER HEIDEN, U./SPIRE, J.-P./COWAN, J.: Traveling activity waves. In: ARBIB, M.A. (Ed.): *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*. Cambridge, MA: MIT Press 1995, 994-997
- MORASSO, P./SANGUINETI, V.: *Self-Organization, Computational Maps, and Motor Control*. Amsterdam etc. Elsevier 1997
- MUNOZ, D.P./WURTZ, R.H.: Saccade-related activity in monkey superior colliculus. In: *J. Neurophysiol.* 73 (1995) 2313-2348.
- NEUMANN, O./PRINZ, W. (Eds.): *Relationships between Perception and Action*. Berlin: Springer-Verlag 1990
- SCHIERWAGEN, A.K.: Travelling wave solutions of a simple nerve conduction equation for inhomogeneous axons. In: HOLDEN, A.V./MARKUS, M./OTHMER, H. (Eds.): *Nonlinear Waves in Excitable Media*. Manchester: Manchester University Press 1991, 107-114
- SCHIERWAGEN, A.: Modelle der Neuroinformatik als Mittler zwischen neurobiologischen Fakten und Kognitionstheorien. In: MAAZ, J. (Hrsg.): *Das sichtbare Denken*. Amsterdam: Rodopi-Verlag 1993, 131-152
- SCHIERWAGEN, A.: The collicular motor map as modelled by a two-dimensional mapped neural field. In: Zangemeister, W.H./Stiehl, H.S./Freska, C. (Eds.): *Visual Attention and Cognition*. Amsterdam: Elsevier 1996, 237-248
- SCHIERWAGEN, A./WERNER, H.: Analog computations with mapped neural fields. In: Trappl, R. (Ed.): *Cybernetics and Systems '96*. Vienna : Austrian Society for Cybernetic Studies 1996a, 1084-1089
- SCHIERWAGEN, A./WERNER, H.: Saccade control through the collicular motor map: A two-dimensional neural field model. In: VON DER MALSBURG, C./VON SEELEN, W./VORBRÜGGEN, J.C./SENDHOFF, B. (Eds.): *Artificial Neural Networks - ICANN 96* . Berlin etc.: Springer-Verlag 1996b, 439-444
- SPARKS, D.L./MAYS, L.E.: Signal transformations required for the generation of saccadic eye movements. In: *Ann. Rev. Neurosci.* 13 (1990) 309-336
- STEELS, L.: Exploiting analogical representations. In: *Robotics and Auton. Syst.* 6 (1990) 71-88
- STEELS, L.: Towards a theory of emergent functionality. In: MEYER, J.-A./WILSON, S.W. (Eds.): *From Animals to Animats*. Cambridge MA: MIT Press 1991, 451-461
- UNGERLEIDER, L.G./MISHKIN, M.: Two cortical visual systems. In: INGLE, D.J./GOODALE, M.A./MANSFIELD, R.J.W. (Eds.): *Analysis of Visual Behaviour*. Cambridge, MA: MIT Press 1982, 549-586