

JÖRG-PETER EWERT

FILM C 1805

**Bildverarbeitung im Sehsystem der Erdkröte
Verhalten, Hirnfunktion, Künstliches Neuronales Netz**

Sonderdruck

Publ. **Wiss. Film., Biol.** 22 (1995), 73–150.

JÖRG-PETER EWERT: **Bildverarbeitung im Sehsystem der Erdkröte — Verhalten, Hirnfunktion, Künstliches Neuronales Netz. Film C 1805.**

ISSN 0073-8417



GÖTTINGEN 1995

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

JÖRG-PETER EWERT

Bildverarbeitung im Sehsystem der Erdkröte – Verhalten, Hirnfunktion, Künstliches Neuronales Netz¹

Film C 1805

Mit 23 Abbildungen

Allgemeine Vorbemerkungen

1. Signale im Tierreich: ein ethologisch-historischer Rückblick

In seinem berühmten Lehrbuch „The Study of Instinct“ leitete NIKO TINBERGEN [99] die Thematik ein mit dem Foto (Abb. 1) eines Stichlingsmännchens, das – sein Spiegelbild wahrnehmend – eine vertikale Körperhaltung einnimmt. Zur Frage, warum sich der Fisch in dieser Weise verhält, verwies TINBERGEN auf Instinkt

„als einen hierarchisch organisierten nervösen Mechanismus, der auf bestimmte vorwarnende, auslösende und richtende Impulse, sowohl innere wie äußere, anspricht und sie mit wohlkoordinierten, lebens- und artershaltenden Bewegungen beantwortet“ (TINBERGEN [99]; deutsche Ausgabe in der Übersetzung von OTTO KOEHLER).

Angesichts seines männlichen Spiegelbildes signalisiert der Stichling mit dieser Drohhaltung Aggressivität. Zur Frage nach den Grundlagen solcher Bildererkennung wurde postuliert:

„... die strenge Abhängigkeit einer jeden angeborenen Reaktion von einer Anzahl bestimmter Schlüsselreize läßt auf einen neurosensorischen Mechanismus schließen, der die Reaktion zur Auslösung durch diese Außenreize freigibt; er bestimmt die selektive Empfindlichkeit des Tieres für gerade eben diese höchst

¹ Herrn Professor Dr. Drs. h. c. mult. Hansjochem Autrum in Dankbarkeit zum 85. Geburtstag gewidmet.

spezielle Reizkombination. Konrad Lorenz nannte ihn, im Anschluß an ältere Gedankengänge J. von Uexkülls, das angeborene auslösende Schema. Wir wollen in genau gleichen Sinne vom angeborenen Auslösemechanismus reden, abgekürzt AAM" (TINBERGEN [99]).



Abb. 1. Der Dreistachlige Stichling – sein männliches Spiegelbild wahrnehmend – reagiert mit einer Drohhaltung

Foto: TINBERGEN [99], aus EWERT [31]

TINBERGENS Konzept hierarchisch organisierter Strukturen war ein wichtiger Schritt zum Verständnis serieller Informationsverarbeitung in sensomotorischen Systemen. Andere Ethologen, wie z. B. BAERENDS [9], wiesen aber auch auf laterale Kopplungsprozesse hin, denen wir heute in der Neuroinformatik mit dem Begriff „parallel verteilte Datenverarbeitung“ (parallel distributed processing) Bedeutung zumessen.

Besondere Aufmerksamkeit widmete TINBERGEN der Analyse figuraler Reize, bei denen es sich nicht um einfache, meßbare Energieeinheiten handelt. Verhaltensauslösende Schlüsselreize, Signale, bestehen meistens aus Komponenten, die miteinander in bestimmter Beziehung stehen, d. h., sie sind gestalthaft. So läßt die Drohhaltung des Stachelhäutlers die Körperform unverändert, nur die Ausrichtung in Bezug zur Schwerkraft ist neu:

„die Frage nach gestalteter Wahrnehmung hat, seit Wolfgang Köhler (1918) und Wertheimer (1922) sie stellten, viel Aufsehen erregt ... doch sollte man darüber nicht vergessen, daß das Gestaltprinzip zwar richtig beschreibt, jedoch nichts erklärt ... [daraus ergibt sich die] ... Aufforderung, den höchstverwickeltesten Zusammenhang zu analysieren, den man mit dem Wörtchen Reiz abzutun pflegt“ (TINBERGEN [99]).

Der Aufforderung gewissermaßen folgend (EWERT [26], [31]) werden in diesem Film am Beispiel des Beutefangs der Erdkröte Phänomene visueller Gestaltwahrnehmung neuroethologisch untersucht und neuroinformatisch betrachtet.

2. Neurobiologie und Neuroinformatik

Untersuchungen von Funktionsprinzipien des Gehirns sind, wie es ARBIT [1] formuliert, mit zwei Metaphern verknüpft. Die Metapher „Menschen sind Tiere“ weist auf den evolutiven Aspekt von Gehirn und Verhalten im Wirbeltierreich hin: Eine Frage ist, wie sensomotorische Systeme des Gehirns in Interaktion mit ihrer Umwelt Probleme lösen und auf welche Weise sie sich mit veränderten Bedingungen auseinandersetzen bzw. sich diesen anpassen. Hierbei gilt es, aufgabenbezogene Neuroarchitekturen experimentell aufzuspüren und zugeordnete Prinzipien der Informationsverarbeitung zu verstehen. Der Vergleich von Verarbeitungsprinzipien in unterschiedlich differenzierten homologen Hirnstrukturen von niederen und höheren Wirbeltieren kann zum Verständnis entsprechender Funktionen bis hin zum Menschen beitragen. Mit solchen Fragen befaßt sich ein Zweig der Neurobiologie, die Neuroethologie (PLOOG U. GOTTWALD [79]; EWERT [29]; HUBER [60]; BULLOCK [15]; GUTHRIE [53]; BISCHOF [12]).

Die Metapher „Menschen sind [Bio-]Maschinen“ betrachtet das Gehirn des Menschen als hochkomplexen Computer: Modelle von Neuroarchitekturen und Verarbeitungsstrukturen, die z.B. der Steuerung von zielgerichteten Verhaltensweisen bei Tier und Mensch zugrunde liegen, können mithelfen, intelligente Roboter zu konstruieren. Der wissenschaftliche Anspruch besteht nicht darin — gesetzt den Fall, es gelänge — ein Gehirn in seiner gesamten

Komplexität strukturell und funktionell zu erfassen und zu kopieren. Die Vorteilnahme liegt vielmehr darin, daß aufgabenbezogene Prinzipien der Informationsverarbeitung, die sich in der Evolution herausgebildet haben, oft effizienter und ökonomischer sind, als sie vielleicht ein Ingenieur, mit einem vergleichbaren Problem konfrontiert, zur Lösung vorschlagen würde (vgl. z.B. STEVENS [94]; ARKIN [6]; MALLOT U. V. SEELEN [72]). Als technisch applikabel erweisen sich hierbei nicht unbedingt die genauen Nachbildungen von Neuronennetzwerken, sondern Philosophien, die hinter ihren Arbeitsprinzipien stecken (Philosophie im Sinne der Erkenntnis von Zusammenhängen). Ein Beispiel hierfür ist parallel-interaktive Verarbeitungsweise von Information, deren Vernetzungsphilosophie – auf die von HARTLINE und Mitarbeitern 1956 im Auge des Pfeilschwanzkrebse entdeckte „laterale Inhibition“ zurückgehend (HARTLINE U. RATLIFF [54]) – in den Netzwerk-Topologien künstlicher neuronaler Netze Anwendung findet (ECKMILLER, HARTMANN U. HAUSKE [22]; KRATZER [67]; RITTER, MARTINETZ U. SCHULTEN [81]). Eine weitere der Hirnforschung entlehnte Philosophie ist die „parallel verteilte Datenverarbeitung“ (RUMELHART U. MCCLELLAND [84]). Man versteht darunter die Gleichzeitigkeit von Informationsverarbeitung in verschiedenen Hirnstrukturen unter verschiedenen Aspekten, wobei dieselbe Struktur an unterschiedlichen Informationsverarbeitungsprozessen beteiligt sein kann. Dieses Prinzip förderte die Entwicklung von Parallelrechnern (sog. Multitransputer, Neurocomputer).

3. Fallstudie: Unterscheidung bewegter Objekte

Ein Thema interdisziplinärer Forschung ist Bildverarbeitung, z.B. Unterscheidung und Klassifizierung von Objekten. Es gibt Organismen, deren visuelles System zur Steuerung bestimmter Verhaltensweisen auf die Unterscheidung bewegter Objekte ausgerichtet ist. Das trifft für das Beutefang- und Fluchtverhalten der Erdkröte zu. Kröten gehören als Amphibien zu den niederen Wirbeltieren. Sie verhalten sich weitgehend reizangepaßt, sind jedoch in verschiedenen Funktionskreisen lernfähig.¹

Der vorliegende Film zeigt: 1. nach welchen Merkmalskriterien Objekte von der Kröte für die Auslösung ihres Beutefangs unterschieden werden, 2. wie die merkmalsbezogenen Informationen in verschiedenen Bereichen des visuellen Systems des Krötenhirns unter bestimmten Aspekten parallel-interaktiv verarbeitet werden, 3. auf welche Weise sich die Merkmalszuordnung durch das

¹ Zur didaktischen Einführung in die Neuroethologie des Beutefang- und Fluchtverhaltens der Erdkröte sei auf die beiden DIFF-Studienbriefe von EWERT und KÜHNEMUND [40] verwiesen.

Modell einer Neuronenschaltung grobschematisch veranschaulichen läßt, 4. wie dieses Modell experimentell testbar ist, 5. daß Objektunterscheidung durch assoziatives Lernen modifiziert werden kann, 6. wie am Lernen beteiligte Hirnstrukturen aufgespürt werden können, was zur Erweiterung des Modells führt, 7. daß einige Charakteristika der Objektunterscheidung mit Hilfe eines relativ einfachen, computergenerierten künstlichen neuronalen Netzes simuliert werden können und 8. daß solch ein Netz einen Roboter veranlassen kann, z.B. fließbandbewegte Objekte zu sortieren.

Adressaten dieses Films sind einerseits Ethologen, Psychologen und Neurobiologen, die sich für visuelle Auslösesysteme von Verhaltensweisen interessieren, und andererseits Neuroinformatiker, die Fortschritte der Informationstechnik darin sehen, biologische Problemlösungen der Signalverarbeitung für künstliche neuronale Netze zu nutzen.

4 Auslösemechanismen

Das visuell gesteuerte Beutefangverhalten der Erdkröte enthält folgendes Repertoire:

- [w] Wendebewegung in Richtung eines als Beute identifizierten Objekts (Entfernungsschätzung und „visuelles Einfangen“ des Objekts in den binokularen Fixierbereich),
- [a] Annäherung zur Beute (Entfernungsschätzung und Verringerung des Abstands zur Beute),
- [f] binokulares Fixieren der Beute (Entfernungsschätzung für zielgerichtetes Schnappen),
- [s] Schnappen der Beute (in Schnappdistanz „mechanisches Ergreifen“ der Beute durch Zubeißen mit den Kiefern oder Zungenschlag; EWERT u. a. [37]).

Bei den Reaktionen [w], [a] und [f] handelt es sich nach ethologischer Terminologie um gerichtetes Appetenzverhalten und bei [s] um die konsumierende Endhandlung des Beutefangs. Ihr schließt sich Freßverhalten an: Verschlingen der Beute und eventuelles Schnauzeputzen mit den Vorderextremitäten. Jede der Reaktionen [w] bis [s] wird aus ethologischer Sicht durch einen Auslösemechanismus (AM) aktiviert (Abb. 2). Diese AMs besitzen das gleiche Beuterkennungssystem, sie setzen Beutefangmotivation voraus, aber sie unterscheiden sich durch die Reizortung: Die adäquate zielgerichtete Reaktion wird entsprechend der im Raum lokalisierten Beute ausgelöst. Folglich läuft der Beutefang der Kröte nicht unbedingt in der Reihenfolge [w]-[a]-[f]-[s] ab; er

wird auch vom Verhalten der Beute bestimmt. Angesichts einer sich am Ort bewegenden Beute bietet sich in der Verhaltensfolge

[w]-[a]-[f]-[s]

jeweils im Anschluß an eine Verhaltensreaktion zwar die Reizsituation für die nächstfolgende Reaktion, doch ist die Durchführung einer Reaktion nicht die

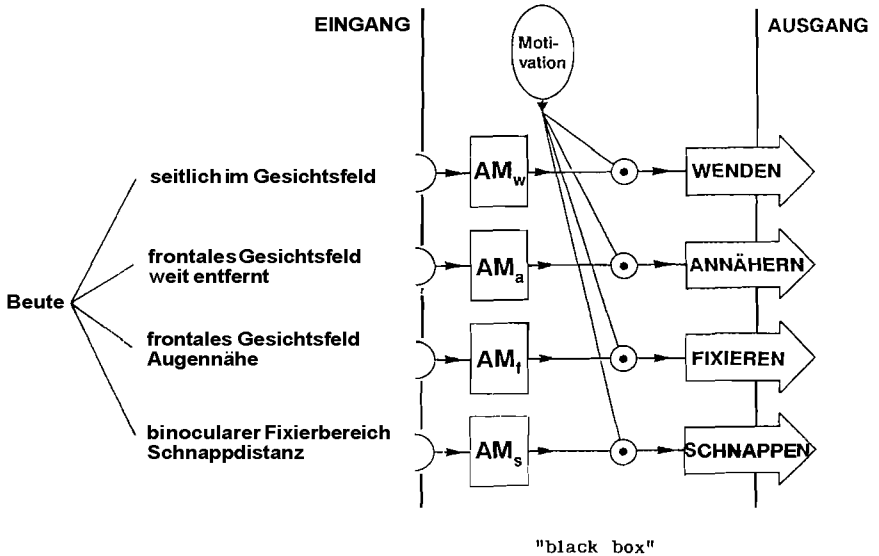


Abb. 2. Bedingungen für die Auslösung der Beutefang-Teilhandlungen bei der Erdkröte *Bufo bufo* durch Auslösemechanismen (AM)

Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT

Voraussetzung für das Starten der nächstfolgenden: Wenn Beute dicht vor der Kröte auftaucht, reagiert sie mit [w]-[s] oder [f]-[s] oder nur mit [s]; falls die Beute flieht, kann das gerichtete Appetenzverhaltender Kröte – abhängig vom Verhalten der Beute – in unterschiedlicher Reihenfolge auftreten, z. B.

[w]-[w]-[w]-[a]-[f]-[a]-[w]-[a]-[f]-[s]

Wenn sich die Beute in relativ weitem konstanten Abstand um eine Kröte herumbewegt – Kröte im Glasgefäß, s. Film –, dann

[w]-[w]-[w]-[w]-[w] ..

Für die Frage, an welchen Merkmalen die Kröte ihre Beute erkennt, genügt es demnach, die visuellen Auslöser für eine der Beutefangreaktionen, z.B. [w] oder [s], zu analysieren. Bei einer beutemotivierten Kröte ist die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten einer objektorientierten Reaktion [w], [a], [f] oder [s] positiv korreliert mit der Beuteähnlichkeit des gebotenen Objekts (EWERT [26], [30]).

5. Algorithmus der Zuordnung von Merkmalen

Der Wahrnehmungspsychologe GIBSON [51] hatte erstmals darauf hingewiesen, daß die Frage nach der Bedeutung eines visuellen Objekts für einen Funktionskreis (UEXKÜLL [101]) im Vergleich mit Objekten abgewandelter figuraler Merkmale zu untersuchen ist. Nach TINBERGEN [99] ist es gerade der Effekt auf die Abwandlung solcher Merkmale, an dem die Wirksamkeit einer Attrappe für die Auslösung einer Verhaltensweise beurteilt werden kann: Auf die Untersuchung der Beziehung von Merkmalen zueinander – der Konfiguration (Gestalt) – kommt es an.

Da Erdkröten auf bewegte Objekte mit Beutefang reagieren (SCHNEIDER [87]), liegt es nahe, zur Analyse auslösender Merkmale solche Parameter zu variieren, die einen Bezug zur Bewegung haben: Von einem zweidimensionalen $l_1 \times l_2 = 2,5 \times 2,5 \text{ mm}^2$ großen schwarzen Quadrat ausgehend (Abb. 3 a), wird schrittweise in aufeinander folgenden Experimenten seine Ausdehnung längs (x_{l_1}) der und/oder senkrecht (x_{l_2}) zur Bewegungsrichtung verändert und die Beutefangaktivität R für jedes Objekt gemessen (EWERT [27]). Hierbei sei x der Kantenfaktor der Objektkanten l_1 und l_2 , variiert in Logarithmusschritten $x = 1, 2, 4, 8$ und 16 . Während des Versuchs sitzt die Kröte in einem zylindrischen Glasgefäß; das schwarze rechtwinklige Objekt wird in konstantem Abstand und mit konstanter Winkelgeschwindigkeit v vor weißem Hintergrund maschinell um das Gefäß bewegt. In Abb. 3 a gibt R die Beutefangaktivität wieder; sie gilt sozusagen als Maß für die Wahrscheinlichkeit, mit der das betreffende Objekt in das Beuteschema paßt. Innerhalb eines verhaltensrelevanten Größenbereichs gilt für streifenförmige, mit konstanter Geschwindigkeit v bewegte Objekte:

$$R = \begin{cases} \beta_1 \log xl_1 + k_1, & \text{für } xl_1 < 30 \text{ mm; } xl_2 = 2,5 \text{ mm} = \text{const.} \\ \beta_2 \log xl_2 + k_2, & \text{für } xl_2 > 2,5 \text{ mm; } xl_1 = 2,5 \text{ mm} = \text{const.} \end{cases} \quad \text{(Gl. 1)}$$

Die figurale Objektunterscheidung ist durch $\{\beta_1 > 0 > \beta_2\}$ gekennzeichnet; die Konstanten k_1 und k_2 sind von anderen Reizparametern abhängig, wie der Geschwindigkeit und dem Kontrast, aber auch von der Verhaltensmotivation.

Bei quadratischen, mit v bewegten Objekten interagieren die xl_1 - und xl_2 -abhängigen Effekte, so daß bei $xl_{1,2} = 5$ bis 10 mm für R ein Maximum entsteht (Abb. 3a); wesentlich größere bewegte Objekte ($xl_{1,2} > 50$ mm) lösen Flucht aus. Kröten beurteilen beim Beutefang die reale Objektgröße; wir sprechen von „Größenkonstanz“. Hierzu ist Entfernungsschätzung erforderlich, für die binokulare, aber auch verschiedene monokulare Kriterien herangezogen werden können, wie z. B. Bewegungsparallaxe oder die Information aus der Linsenakkommodation (COLLETT [17]).

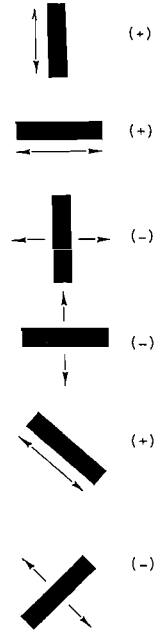
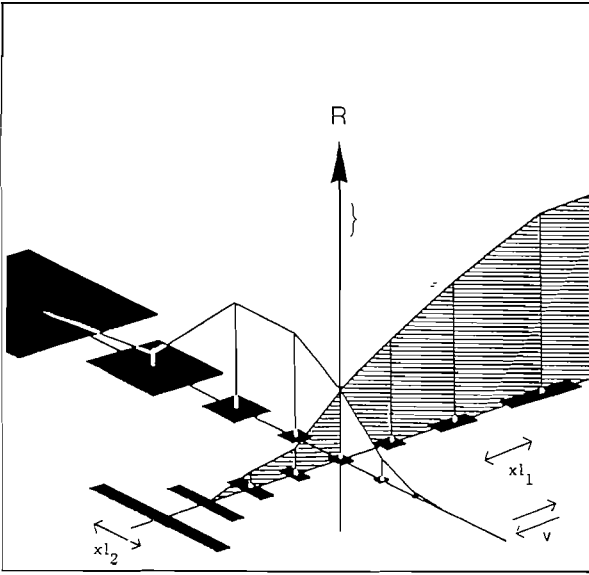
Die in Abb. 3 a wiedergegebenen Zusammenhänge gelten prinzipiell auch für dreidimensionale bewegte Körper (EWERT [30]). Ferner sind die Parameter xl_1 und xl_2 nicht auf kontinuierliche Flächen beschränkt (EWERT, SPECKHARDT, AMELANG 1970*). Beispiel: Der Beutesignalwert eines längs zur Bewegung ausgerichteten Streifens wird reduziert, wenn quer zur Bewegungsrichtung, oberhalb eines Streifenendes ein $2,5 \times 2,5 \text{ mm}^2$ kleines Quadrat mitbewegt wird. Der hemmende Effekt ist vom Abstand des Quadrats zum Streifen abhängig.

Der R bestimmende Zusammenhang zwischen xl_1 und xl_2 (Abb. 3a) folgt einem „Merkmalsbeziehungs-Algorithmus“, wobei wir unter Algorithmus

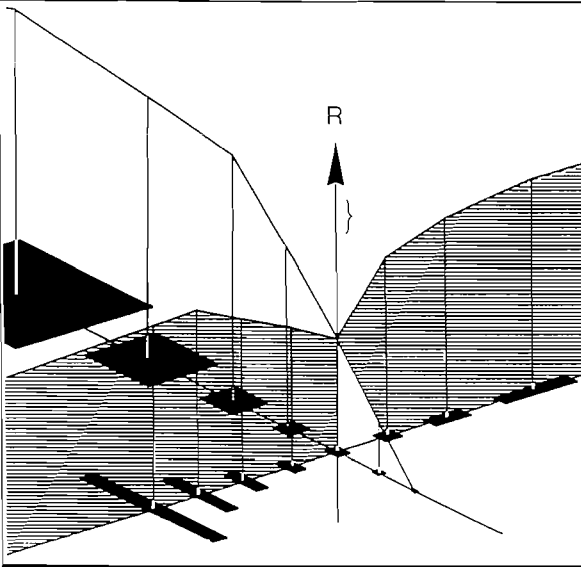
Abb. 3. a) Unterscheidung bewegter figuraler Objekte im Beutefangverhalten der Erdkröte. Von einem $2,5 \times 2,5 \text{ mm}^2$ großen schwarzen Quadrat ausgehend wurde dessen Ausdehnung längs (xl_1) der Bewegungsrichtung (W-Konfiguration), senkrecht (xl_2) zur Bewegungsrichtung (A-Konfiguration) bzw. quadratisch (Q-Konfiguration) für konstante Bewegungsgeschwindigkeit ($v = 23 \text{ %/s}$) schrittweise geändert. R: Beutefangaktivität; Skalierung: 5 Beutefangwenderreaktionen pro min (EWERT [27], BURGHAGEN u. EWERT [16]). Rechts: Bewegungsrichtungsinvarianz: Ein $2,5 \times 30 \text{ mm}^2$ großer schwarzer bewegter Streifen löst Beutefang aus (+), wenn seine Längsachse parallel zur Bewegungsrichtung orientiert ist (W-Konfiguration); er bleibt unbeantwortet (-), wenn die Längsachse quer zur Bewegungsrichtung orientiert ist (A-Konfiguration). Bewegungsrichtung s. Doppelpfeil (EWERT, AREND, BECKER u. BORCHERS 1979 c*). b) Einfluß praectaler Zwischenhirnläsion auf die Unterscheidung bewegter Objekte (EWERT [26]; EWERT u. v. WIETERSHEIM 1974 c*).

Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT

a



b



eine bestimmte Arbeitsanweisung verstehen. Er ist invariant gegenüber der Bewegungsrichtung des Objekts, dessen Bewegungsgeschwindigkeit und dessen Ort im Gesichtsfeld. Er ist, bezogen auf die retinale Abbildverschiebung, unabhängig von der Kopfneigung der Kröte. Er ist auch unabhängig davon, ob sich das Objekt bewegt oder die Kröte vor dem stationären Objekt bewegt wird bzw. sich bewegt, sofern das Umfeld homogen ist (BURGHAGEN U. EWERT [16]; vgl. Film [112]).

Die figurale Objektunterscheidung entsprechend dem Reizparadigma von Abb. 3 a läßt sich bei frisch im Freiland gefangenen Erdkröten nachweisen ebenso wie bei Erdkröten, die in Terrarien im Labor gehalten ausschließlich mit Mehlkäferlarven (Mehlwürmern) gefüttert werden. Das Objektunterscheidungsprinzip ist für die Individuen der Spezies *Bufo bufo* einheitlich. Wir sprechen daher von species-universeller Unterscheidung. Diese Einheitlichkeit im Verhalten kann einerseits dadurch erklärt werden, daß alle Artgenossen nach der Metamorphose zur räuberischen Lebensweise (die Kaulquappen ernähren sich vegetarisch) die gleichen Beuteerfahrungen machen oder daß es sich um eine genetische Disposition handelt, wofür ontogenetische Untersuchungen sprechen (TRAUD [100]). Species-spezifische Varianten in der Objektunterscheidung unter Amphibien wurden ausführlich analysiert (EWERT U. BURGHAGEN 1979"). Unter verschiedenen Vertretern der Anuren wurde eine Korrelation zwischen Maulbreite j und Kantenlänge $x_{1,2}$ der jeweils bevorzugten quadratischen Beuteattrappe gefunden: $x_{1,2} = 0,4j$, für $5 L j L 25 mm$ (BURGHAGEN 1979).

Hervorzuheben ist der allgemeine Befund (Abb. 3 a, rechts), wonach schmale längliche Objekte den Beutefang wesentlich stärker auslösen, wenn sie in Richtung ihrer Längsachse bewegt werden („W[urm]-Konfiguration“), als wenn ihre Längsachse senkrecht zur Bewegung orientiert ist („A[ntiwurm]-Konfiguration“). Generell bezieht sich W-Konfiguration auf invertebrate Beutetiere, z. B. auch auf Asseln oder Tausendfüßler. Die Konfigurationen W und A kennzeichnen den figuralen Kontrast eines schmalen, länglichen bewegten Objekts entsprechend

$$D_{W,A} = (R_W - R_A)(R_W + R_A)^{-1} \quad (\text{Gl. 2})$$

wobei dieser Wert mit wachsendem Kantenfaktor x der Objektlängsachse

$$D_{W,A} = f(x) \quad (\text{Gl. 3})$$

gegen 1 strebt. Beispiel: derselbe $2,5 \times 30 \text{ mm}^2$ große, vor hellem Hintergrund bewegte schwarze Streifen wird in W-Konfiguration maximal mit Beutefang, in A-Konfiguration jedoch mit Meideverhalten oder motorischer Starre beantwortet; dann ist $D_{W,A} = 1$, was einer Ja/Nein-Entscheidung entspricht. Ferner wird ersichtlich, daß her nicht die Flächengröße des Reizmusters, sondern dessen Konfiguration entscheidend ist. Die „Wurm/Antiwurm“-Terminologie trägt gegenüber der von uns anfangs verwendeten Differenzierung „horizontal/vertikal“ der Richtungsinvarianz Rechnung: Der horizontal orientierte, in vertikaler Richtung bewegte Streifen hat A-Konfiguration; er löst keinen Beutefang aus. Derselbe Streifen vertikal orientiert, in vertikaler Richtung bewegt, hat W-Konfiguration und wird mit Beutefang beantwortet; Entsprechendes gilt für andere Bewegungsrichtungen (BECK U. EWERT 1979'). Der Wert $D_{W,A}$ für den figuralen Kontrast bleibt also positiv, unabhängig von der Bewegungsrichtung, der Bewegungsgeschwindigkeit und der Bewegungsform des Objekts (EWERT [30]).

Wir halten an dieser Stelle fest und betonen, daß der species-universelle Auslösemechanismus des Beutefangs der Erdkröte nicht spezifisch auf ein bestimmtes Merkmal anspricht. „Wurm“ und „Antiwurm“ werden von der Kröte nicht explizit detektiert; vielmehr handelt es sich bei ihnen um zwei extrem kontrastreiche Reizkonfigurationen des untersuchten Merkmalraums (s. Reizkontinuum in Abb. 3 a). Aus den Reiz-Reaktions-Beziehungen wird deutlich (Abb. 3 a), wie sich das neurosensorische (visuelle) System der Erdkröte den Zugang zur Beute erschließt: Der Schlüssel des Beuteschlüsselreizes ist mit der Spezifität eines Algorithmus verbunden, der zwischen Beute und Nichtbeute differenziert, indem er die Geometrie eines bewegten Objekts in Bezug zu dessen Bewegung(srichtung) analysiert und hierdurch das figurale Beuteschema bestimmt. Ein Wurm, ein Tausendfüßler oder ein Käfer wird demnach nicht explizit detektiert, sondern sie sind implizit im Beuteschema. Für die figurale Abgrenzung des Beuteschemas spielt offensichtlich das Merkmal x_{l_2} mit $\beta_2 < 0$ eine wesentliche Rolle; es mahnt — z. B. in der abstrakten Gestalt des „Antiwurms“ — zur Vorsicht (EWERT U. TRAUD 1979'). Durch Variation der Konstanten k wird die die Konfiguration betreffende Klassifikationsschwelle verändert.

Die „Relativität“ figuraler perzeptiver Schemata erweist sich aus zweierlei Gründen als vorteilhaft: 1. Beuteerkennung ist robust und schnell; 2. Lernprozesse, Spezifikation oder Generalisation, sind innerhalb des Beuteschemas möglich.

6. Neurophysiologische Grundlagen

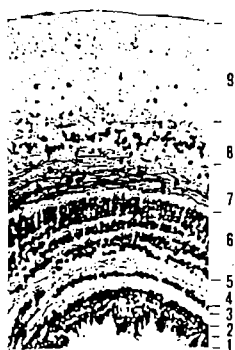
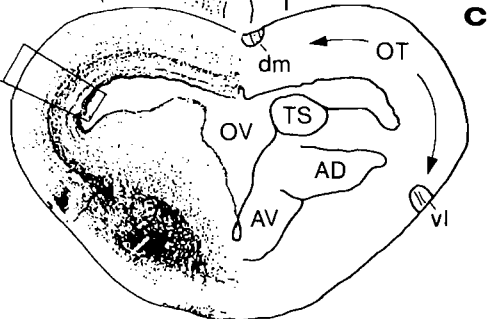
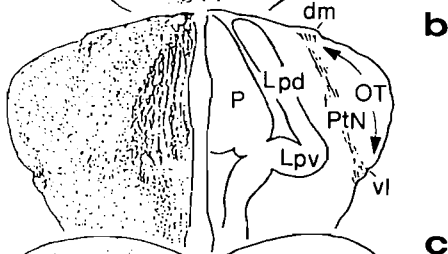
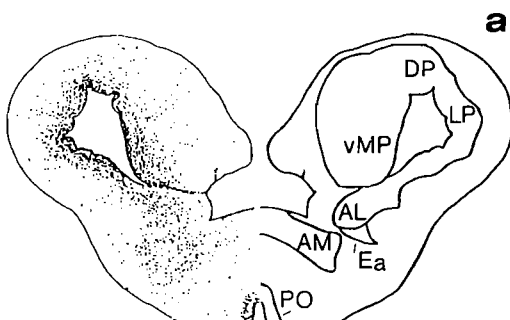
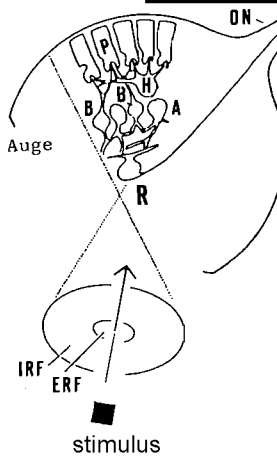
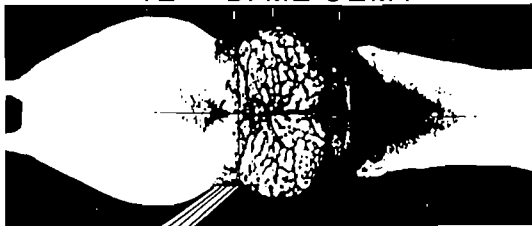
Jetzt wird nach neurophysiologischen Grundlagen für figurale Objektunterscheidungen gefragt, die es der Kröte erlauben, zwischen Beute und Nichtbeute zu differenzieren und somit ihr Beuteschema zu bestimmen. Extrazelluläre Mikroelektroden-Ableitungen der Antworten von monokular aktivierbaren Neuronen auf Reizmuster entsprechend Abb. 3 a können hierüber Aufschluß geben. Die Retina des Auges (Abb. 4, links oben) besteht aus Rezeptorzellen und nachgeschalteten Zwischenneuronen wie Bipolarzellen, Horizontalzellen, Amakrinen und Ganglienzellen. Eine Ganglienzelle steht seriell über Amakrine und Bipolare mit einer Anzahl von Photorezeptoren in Verbindung; an seitlichen Verschaltungen sind Horizontalzellen und Amakrine beteiligt. Den zugeordneten Ausschnitt des Gesichtsfelds einer Ganglienzelle nennt man rezeptives Feld, RF. Aufgrund spezifischer erregender (exzitatorischer) und hemmender (inhibitorischer) Zellverknüpfungen besteht das RF aus einem konzentrischen exzitatorischen ERF, das von einem inhibitorischen IRF umgeben ist. Das IRF ist physiologisch dadurch definiert, daß Objektbewe-

Abb. 4. Erdkrötengehirn in Aufsicht – TE: Telencephalon (Vorderhirn), DI: Diencephalon (Zwischenhirn), ME: Mesencephalon (Mittelhirn), CE: Cerebellum (Kleinhirn), MY: Myelencephalon (Nachhirn). Auge: eine retinale Ganglienzelle (R) mit vorgeschalteten Amakrinen (A), Bipolarzellen (B), Horizontalzellen (H) und Photorezeptoren (P) ist herausgezeichnet; ERF: exzitatorisches rezeptives Feld, IRF: inhibitorisches rezeptives Feld, das Axon der Ganglienzelle verläuft im Sehnerv (ON, Nervus opticus).

a-c) Hirnquerschnitte entsprechend der drei eingezeichneten Ebenen durch das caudale Vorderhirn (a), das caudale Zwischenhirn (b) und das mediale Mittelhirn (c); linke Hemisphäre: histologisches Bild, gefärbt nach Klüver-Barrera; rechte Hemisphäre: Bezeichnungen und Umrisse der Hirnstrukturen. Telencephale Strukturen: AL, AM – lateraler bzw. medialer Nucleus amygdalae; Ea – anteriorer Nucleus entopedunculus; LP, DP – laterales bzw. dorsales Pallium; vMP – ventrales mediales Pallium; PO – Area praeoptica (Nomenklatur nach KICLITER u. EBBESSON [63]). Diencephale Strukturen: PtN – praetectales Neuropil (enthält praetectale Neuronen innervierende Sehnervendigungen); Lpd, Lpv, P – lateraler posterodorsaler praetectal, lateral posteroventraler bzw. posterocentraler praetectal thalamischer Nucleus (Nomenklatur nach NEARY u. NORTHCUTT [76]). Mesencephale Strukturen: OT – Tectum opticum (die oberste Schicht 9 enthält tectale Neuronen innervierende Sehnervendigungen); 1 bis 9 – tectale Zell- und Faserschichten (s. SZÉKELY u. LÁZÁR [96]). Äste des Sehnervs: dm, vl – dorsomedialer bzw. ventrolateraler Ast des Tractus opticus. TS – Torus semicircularis; AD, AV – anterodorsaler bzw. anteroventraler Nucleus des Tegmentum. Hirnventrikel: OV – optischer (dritter) Ventrikel. Die Schnittebene * bezieht sich auf den in Abb. 12 dargestellten Querschnitt.

Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT

TE DI ME CEM Y



1 mm

gung in diesem Bereich die Antwort einer Ganglienzelle auf ein gleichzeitig durch das ERF bewegtes Objekt abschwächt. Nebeneinanderliegende Ganglienzellen erfassen mit ihren sich teilweise überlappenden rezeptiven Feldern das Gesichtsfeld des Auges. Die retinale Information wird im Sehnerv — in dem die Axone der Ganglienzellen verlaufen — über die Sehnervkreuzung u. a. verschiedenen Oberflächenschichten des gegenüberliegenden Mittelhirndachs (Tectum opticum) und dem gegenüberliegenden caudalen dorsalen Zwischenhirn (praetectalem Thalamus) zugeleitet. Hierbei projiziert die Retina topographisch, retinotop, in diese Hirnregionen (Abb. 5).

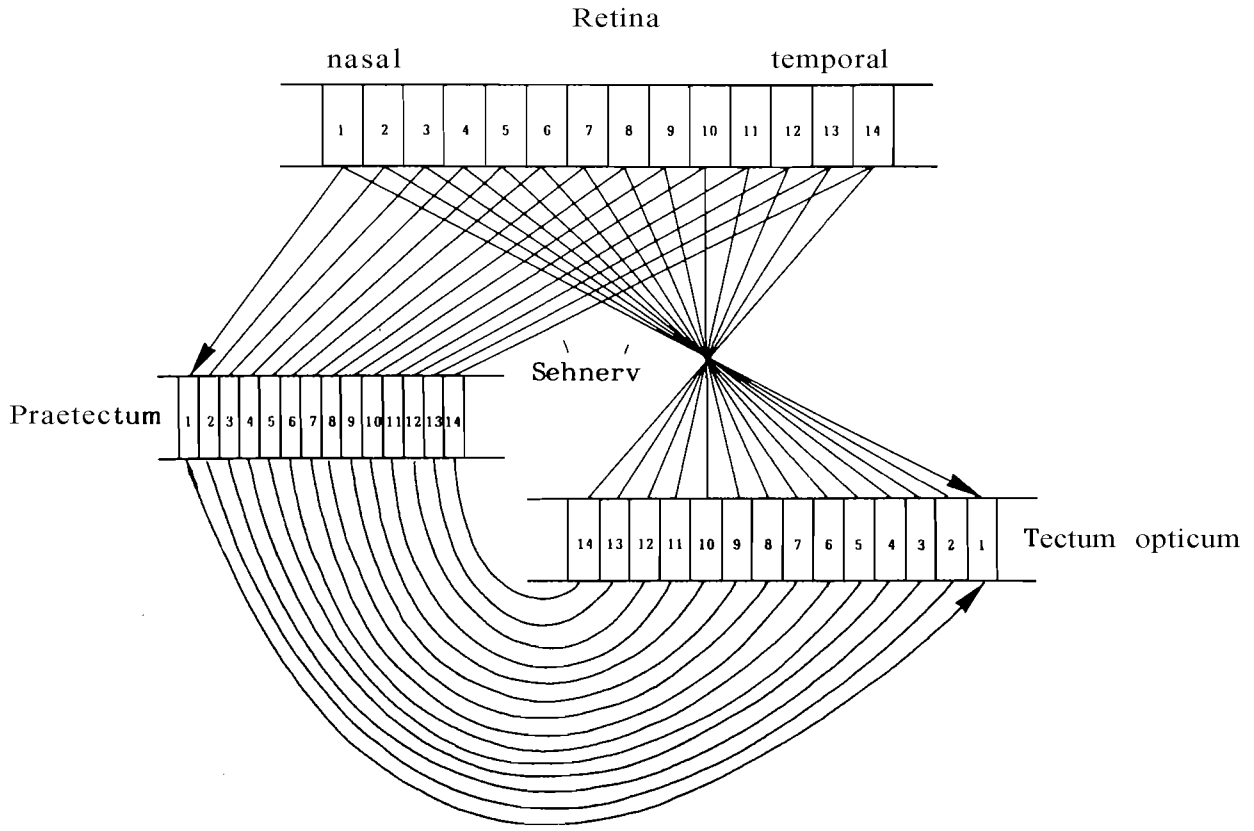
Erdkröten besitzen drei bis vier Ganglienzellklassen (R1, R2, R3 und R4 (R für Retina), die sich u. a. in der Größe ihrer ERFs ($\phi = 4-6^\circ$ Sehwinkel [R1, R2], $8-10'$ [R3], $12-16'$ [R4]) unterscheiden; R1-Neuronen treten bei Erdkröten selten auf. Am pharmakologisch demobilisierten, muskelgelähmten Tier sind die Antworten retinaler Ganglienzellen auf Objekte, die ihre RF-Zentren durchqueren, quantitativ untersucht worden; hierzu wurden die Aktionspotentiale (Nervenimpulse, Entladungen) jeweils von deren Axonendingung im Tectum opticum mit einer Mikroelektrode abgeleitet. Die Entladungsrate ist ein Maß für die neuronale Aktivität.¹

Es zeigt sich, daß in der Retina eine Vorverarbeitung visueller Reizparameter — z. B. nach Winkelgröße, Winkelgeschwindigkeit, Kontrast — in einer für jede Ganglienzellklasse typischen Differenzierung stattfindet (GRÜSSER u. a. [52]; EWERT u. HOCK 1972¹). Dem jeweiligen ERF-Durchmesser der R-Neuronen entsprechend werden unterschiedlich große, bewegte Objekte maximal beantwortet; d. h., die neuronale Entladungsrate steigt auf quadratische Objekte oder auf antiwurmformig bewegte Streifen mit wachsender Kantenlänge an, erreicht für $x_{l_1,2}$ bzw. $x_{l_2} = \text{ERF-}\phi$ ein Maximum und sinkt für $x_{l_1,2}$ bzw. $x_{l_2} > \text{ERF-}\phi$ wieder ab. Die Empfindlichkeit für Bewegungsreize läßt sich auf

¹ Die Demobilisation der Kröte erfolgt durch intrajmythatische Injektion von Succinylcholin, eine Substanz, die im peripheren Nervensystem die cholinerge Übertragung von den motorischen Nerven auf die quergestreifte Muskulatur unterbindet. Da die Kröte bei feuchtgehaltener Körperhaut über ausreichende Hautatmung verfügt, ist künstliche Beatmung nicht erforderlich.

Abb. 5. Retino-*praetectale* sowie *retino-tectale* topographische Projektionen und *praetecto-tectale* Vernetzung als Grundlage für parallel verteilte, interaktive visuelle Informationsverarbeitung bei Amphibien (nach EWERT, HOCK u. v. WIETERSHEIM 1974¹; FITE u. SCALIA [49]; WILCZYNSKI u. NORTH CUTT [105]). Dieses Netzwerk ist integriert in ein Makronetzwerk (s. Abb. 13).

Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT



Adaptation der Synapsen zwischen Amakrinen und Ganglienzelle zurückführen. Einfach ausgedrückt, da Reizung eines Rezeptororts den zugeordneten Erregungsweg zur Ganglienzelle aktiviert, wiederholte Reizung desselben Orts die Ganglienzelle jedoch infolge synaptischer Adaptation verstummen läßt, ist Ortswechsel – ein Bewegungsreiz – notwendig, um die Ganglienzelle über „freie“ Synapsen zu aktivieren. Bei den meisten Ganglienzellen ist die Antwortstärke von der Bewegungsrichtung eines Objekts weitgehend unabhängig. Bezüglich figuraler Merkmale steigt vor allem die Aktivität von R3-Neuronen mit Vergrößerung von xl_2 in Grenzen an. Diese Neuronen sind sehr empfindlich für bewegte Kontrastgrenzen, besonders für die verdunkelnde Kante. Figurale Merkmalsunterscheidung gemäß Abb. 3 a findet in der Retina jedoch nicht statt (EWERT u. HÖCK 1972*; SCHÜRG-PFEIFFER [88]; vgl. auch HOOD u. GORDON [56]).

Im Teaum opticum der Erdkröte lassen sich teale Neuronen eines Typs T5.1 ableiten, die für xl_1 sensitiver sind als für xl_2 , wobei $\beta_1 > \beta_2 = 0$ (wenn R in Gl. 1 die neuronale Entladungsrate wiedergibt, gültig für W-Konfiguration: $2'' < xl_1 < 16''$ und $xl_2 = 2''$; A-Konfiguration: $xl_2 > 2''$ und $xl_1 = 2^\circ$).

Im praetealen Thalamus gibt es Neuronen eines Typs TH3, die umgekehrt für xl_2 sensitiver sind als für xl_1 , wobei $\beta_2 > \beta_1 = 0$ (gültig für W-Konfiguration: $xl_1 > 2^\circ$ und $xl_2 = 2''$; A-Konfiguration: $xl_2 > 2^\circ$ und $xl_1 = 2^\circ$). Diese Neuronen sprechen vor allem auf große bewegte Objekte oder bewegte strukturierte Flächen an.

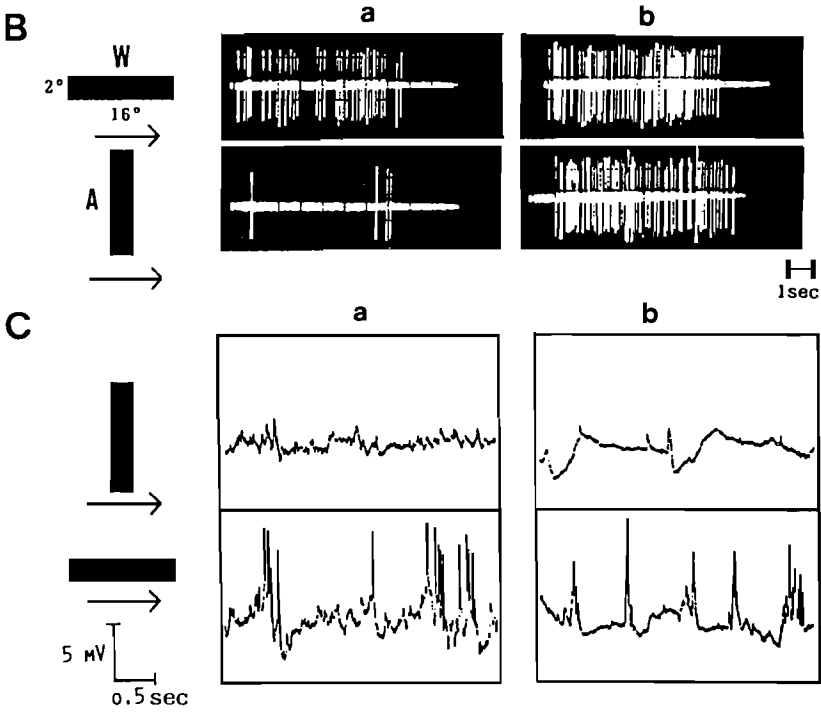
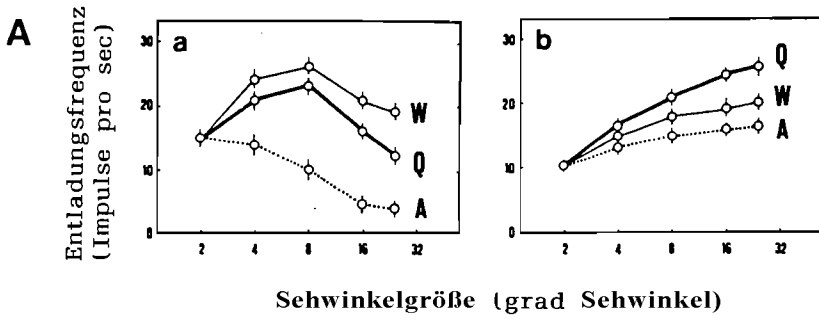
Abb. 6. Aa) Aktivität von T5.2-Neuronen aus dem Tectum opticum der Erdkröte auf bewegte figurale Objekte; von einem $2^\circ \times 2^\circ$ großen schwarzen Quadrat ausgehend wurde entsprechend Abb. 3 a dessen Ausdehnung längs zur Bewegungsrichtung (W-Konfiguration), senkrecht zur Bewegungsrichtung (A-Konfiguration) oder quadratisch (Q-Konfiguration) schrittweise vergrößert.

Ab) Aktivität von Neuronen aus der gleichen Tectumschicht bei Erdkröten, deren Objektunterscheidung im Beutefangverhalten als Folge praetectaler Läsion aufgehoben war. Die Objektbewegungsgeschwindigkeit betrug 7,6 %/s. Extrazelluläre Ableitungen von je 20 Neuronen.

B) Extrazellulär abgeleitete Antworten eines T5.2-Neurons der Erdkröte auf einen in W-Konfiguration oder A-Konfiguration bewegten Streifen vor (a) und nach (b) einer ipsilateral zum Ableitort gesetzten praetectalen elektrolytischen Läsion.

C) Intrazelluläre Ableitungen von einem T5.2-Neuron aus dem Tectum opticum des Grasfrosches als Antwort auf einen in W-Konfiguration oder A-Konfiguration bewegten Streifen.

Illustration: A) aus EWERT u. v. WIETERSHEIM 1974 b, c*; B) nach FINKENSTÄDT in EWERT [32]; C) aus MATSUMOTO u. a. [73]



Das Tectum enthält zudem Neuronen eines Typs T5.2, deren Aktivität die Wahrscheinlichkeit widerspiegelt, mit der ein Objekt hinsichtlich der Beziehung seiner Merkmale $\{x_1; x_2\}$ in das Beuteschema paßt, wobei $\beta_1 > 0 > \beta_2$ (gültig für W-Konfiguration: $2^\circ < x_1 < 16^\circ$ und $x_2 = 2^\circ$; A-Konfiguration: $x_2 > 2^\circ$ und $x_1 = 2^\circ$; vgl. Abb. 3 a und 6 Aa).

Die ERFs dieser monokularen, bewegungsspezifischen Neuronen sind annähernd radiärsymmetrisch und verschieden groß: ca. 25–30" \varnothing für T5.1 und T5.2, ca. 45" \varnothing für TH3 (EWERT u. v. WIETERSHEIM 1974 b*; v. WIETERSHEIM u. EWERT 1978*). Für jeden Neuronentyp sind die ERFs über das gesamte Gesichtsfeld verteilt, wobei retinotopie Zuordnungen entsprechend Abb. 5 bestehen, d. h., jeder Gesichtsfeldbereich wird von jedem der genannten R-, T- und TH-Typen gleichzeitig erfaßt (EWERT, HOCK u. v. WIETERSHEIM 1974*). Interessanterweise bewerten R- und T-Neuronen beim muskelrelaxierten Tier die Größe eines bewegten Objekts auf die Netzhaut, bezogen in Grad Sehwinkel; beim freibeweglichen Tier sind T5.1- und T5.2-Neuronen – nicht dagegen R-Neuronen – für die reale Größe eines Objekts sensitiv (SCHÜRG-PFEIFFER, SPRECKELSEN u. EWERT [89]). Vielleicht ist als Folge der Demobilisation eine für die Größenbewertung erforderliche Entfernungsschätzung des Objekts nicht möglich.

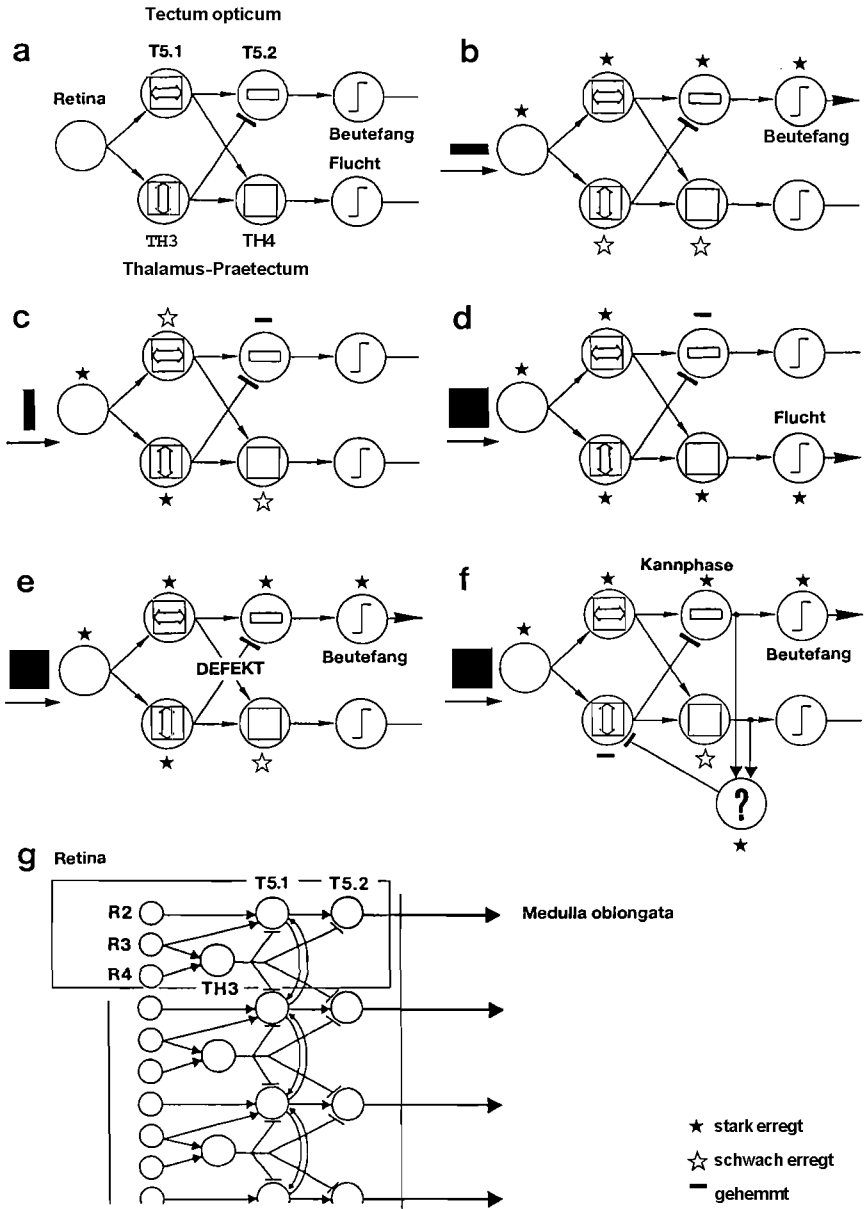
Abb. 4 orientiert über Hirnmorphologie und Histologie: Die Antworten von T5.1- und T5.2-Neuronen ließen sich hauptsächlich aus den Tecturnschichten 6–8 ableiten (Abb. 4 c). TH3-Neuronen wurden aus dem lateralen posterodorsalen (Lpd) sowie dem lateralen Bereich des posterocentralen (P) praetectalen Thalamus abgeleitet (Abb. 4 b); Lpd/P wird nachfolgend Praetectum genannt. Neben diesen gibt es zahlreiche andere Neuronentypen, z. B. solche, die selektiv auf große, allseitig ausgedehnte bewegte Flächen antworten (TH4)

Abb. 7. a) Stark vereinfachtes Modell einer Neuronenschaltung für die Unterscheidung verschiedener bewegter Reizobjekte. Jeder Kreis steht für ein Neuronensystem. Die Symbole – bezogen auf horizontale Bewegungsrichtung – in den Retina(R)-gespeisten Neuronensystemen T5.1, T5.2, TH3 und TH4 veranschaulichen grobschematisch die verschiedenen Merkmalsbewertungen.

Antworten auf: b) einen Streifen in W[urm]-Konfiguration, c) einen Streifen in A[ntiwurm]-Konfiguration, d) ein großflächiges Quadrat, e) ein großflächiges Quadrat nach Durchtrennung praetectal/tectaler Verbindungen, f) ein großflächiges Quadrat nach Konditionierung durch Handfütterung – (?) bezieht sich auf bislang nicht identifizierte, sog. sensitivierbare Neuronen.

Unten: Modellvorstellung eines retino-praetectal/tectalen Netzwerks, in dem der beuteselektierende Teil der Neuronenschaltung als Funktionseinheit integriert ist. Erläuterungen s. Abb. 8.

Illustration: nach EWERT u. v. SEELEN [42]; Originalregistrierungen: EVELYN SCHÜRG-PFEIFFER



oder die für die Entfernung eines Objekts sensitiv sind (T1.1–3) (Zusammenfassungen s. EWERT [30], [32]; vgl. auch Abb. 22 und 23).

7. Arbeitshypothese: Modell einer Neuronenschaltung

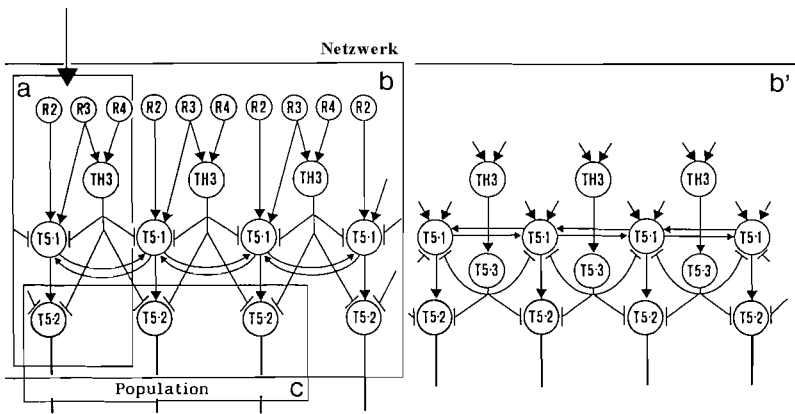
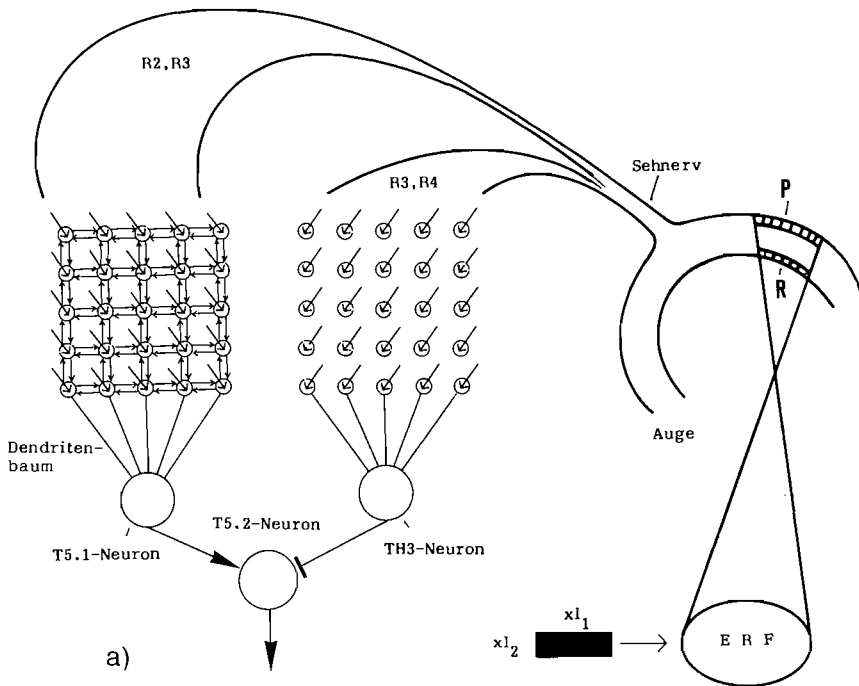
a) Parallel-interaktive Verarbeitung konfigurationaler Information

Nach einer stark vereinfachten Modellvorstellung (EWERT [28]) basiert die figurale Beute-Feind-Unterscheidung der Kröte im ersten Schritt auf parallel verteilter Verarbeitung retinaler Information in tectalen (T5.1) und praectectalen (TH3) Neuronensystemen und im zweiten Schritt auf Interaktion zwischen beiden (Abb. 7a): Subtraktive Interaktion bestimmt in T5.2 Beutemerkmale, additive Interaktion in TH4 Feindmerkmale. Beutefang (Abb. 7b) bzw. Flucht (Abb. 7d) wird nach Überschreiten einer Schwelle jeweils durch nachgeschaltete Neuronensysteme ausgelöst. Diese Darstellung ist insofern didaktisch vereinfacht, als daß an der Auslösung des Beutefang- und Fluchtverhaltens weitere Einflüsse beteiligt sind (s. Abschnitt 9 und Abb. 22, 23).

Im Detail läßt sich die figurale Beuteerkennung durch ein retinotop (Abb. 5) organisiertes Neuronennetzwerk (Abb. 7g, 8b) deuten, in dem seriell verschaltete T5-Neuronen mehrstufig durch TH3-Neuronen direkt (Abb. 8b) – oder indirekt über T5.3-Zwischenneuronen (Abb. 8b) – gehemmt werden. Ein solcher Prozeß erklärt die Antwortcharakteristik von T5.2-Neuronen. Die TH3- und T5.1-Neuronen erhalten Eingänge von zahlreichen retinalen Ganglienzellen, wodurch die Größe der ERFs bestimmt wird (Abb. 8, oben);

Abb. 8. Mögliche Funktionsprinzipien der T5.1- und TH3-Merkmalenfilter von Abb. 7a (nach EWERT in GUTHRIE [53]). Die kleinen Kreise symbolisieren dendritische Eingangsstrukturen, die kleinen Pfeile erregende retinale topographische Eingänge und die Zweiwegpfeile (s. T5.1-Neuron) einige herausgezeichnete erregende dendrodendritische laterale Kopplungen. Rechts ist das exzitatorische rezeptive Feld (ERF) des zugeordneten TS.2-Neurons – das mit TS.1 und TH3 verknüpft ist – dargestellt; P: Photorezeptoren; R: retinale Ganglienzellen (Erläuterungen im Text). Die Funktionseinheit (a) – teilweise Abb. 7a entsprechend – ist integrativer Bestandteil eines Neuronennetzwerks (b), dessen hier betrachteter Ausgang durch eine Population (c) von TS.2-Neuronen vermittelt wird (nach EWERT [32]). R: retinale Ganglienzellen, ERF- ϕ = 4° bis 6° (R2), 8° bis 10° (R3), 12° bis 16° (R4); TS.1, TS.2: monoculare Tectumneuronen, ERF- ϕ = ca. 27°; TH3: Neuronen des thalamischen praectectalen lateralen Lpd/P-Nucleus, ERF- ϕ = ca. 45°.

Netzwerk b' berücksichtigt die Möglichkeit, daß hemmende Einflüsse von TH3 auf TS.1 und TS.2 durch TS.3-Neuronen vermittelt werden. Pfeile symbolisieren erregende und Linien mit Querstrich hemmende Eingänge. Das Netzwerk wird kontrolliert und moduliert durch verschiedene Vorderhirnschleifen (s. Abb. 13).



hierbei ist offenbar die Kombination retinaler Eingänge typisch: R2 und R3 für T5.1, R3 und R4 für TH3. Die Merkmale x_1 und x_2 werden in den tectalen (T5.1) bzw. praectectalen (TH3) Neuronensystemen unterschiedlich gewichtet (Abb. 8, oben). Der beuteselektive Bezug zwischen x_1 und x_2 erfolgt durch praectecto-tectale Inhibition; er spiegelt sich in der Antwortcharakteristik von T5.2-Neuronen wider (quantitative Beschreibung von Netzwerkmodellen s. EWERT U. V. SEELEN [42]; LARA, CERVANTES U. ARBIB [69]; ARBIB [1]). Zur Bewertung von Feindmerkmalen könnte sich dieses Netzwerk vorhandener Neuronensysteme (T5.1 und TH3) bedienen, jedoch in anderer Verschaltung. So läßt sich die starke Antwort von TH4-Neuronen auf große, allseitig ausgedehnte bewegte Objekte durch gleichzeitig eintreffende, entsprechende erregende Eingänge von T5.1 und TH3 deuten (Abb. 7d).¹

b) Implizite Verarbeitung konfiguraler Information

Interessant ist die Tatsache, daß parallel und senkrecht zur Bewegungsrichtung orientierte Streifen (W- bzw. A-Konfiguration) — unabhängig von der Richtung ihrer Bewegung — unterschieden werden (Abb. 3 a, rechts). Dies erfolgt nicht durch Neuronen, die „Wurm“ und „Antiwurm“ mit Hilfe von asymmetrischen, entsprechend orientierten rezeptiven Feldern explizit detektieren. Die rezeptiven Felder von T5.2-Neuronen, die diese Unterscheidung erlauben, sind annähernd radiärsymmetrisch (EWERT, BORCHERS U. V. WIETERSHEIM 1979*). Die Verarbeitung konfiguraler Information muß demnach eine implizite Netzwerkeigenschaft sein. Sie läßt sich folgendermaßen erläutern (Abb. 8, oben): Retinale Ganglienzellen liefern flächenhafte Informationen über bewegte Reize. Die Ausgänge mehrerer Ganglienzellen — mit teilweise sich überlappenden ERFs — konvergieren jeweils auf ein tectales T5-Neuron, dessen ERF dementsprechend größer ist. Die dendritischen Eingangsstrukturen des T5-Neurons mögen untereinander durch dendrodendritische Synapsen exzitatorisch allseitig verknüpft sein (in Abb. 8, oben links, grob schematisch angedeutet). Dann wird durch retinale Erregung einer Eingangsstruktur die seitlich benachbarte mit erregt. Ein solcher lateraler Selbsterregungsprozeß wird für ein streifenförmiges Objekt, dessen Längsachse parallel zur Bewegung ausgerichtet ist (W-Konfiguration), stärker sein als für dasselbe Objekt, dessen Längsachse senkrecht zur Bewegung orientiert ist (A-Konfiguration), und zwar bei der W-Konfiguration — in Grenzen — um so stärker, je länger die Streifenachse x_1

¹ TS.1-Neuronen sind nicht einheitlich; für die Beute-Feind-Unterscheidung wird im Modell ein Typ berücksichtigt, der keine hemmenden Eingänge von TH3 erhält.

ist; dies erklärt $\beta_1 > \beta_2 > 0$. Aufgrund der symmetrischen lateralen Kopplung kommt dieser Effekt für jede Bewegungsrichtung gleichermaßen zur Geltung, d. h., er ist richtungsinvariant. Durch laterale exzitatorische Kopplung benachbarter T5-Neuronen kann dieser Effekt im Netzwerk noch weiter verstärkt werden (Abb. 8 b).

Hiermit wäre das Detektionsproblem eigentlich schon gelöst, für das Krötenhirn jedoch offenbar nicht befriedigend, denn 1. darf die Selbsterregung bei allseitig ausgedehnten, bewegten Objekten nicht lawinenartig ausufern und 2. ist zur Objektunterscheidung eine figurale Kontrastverschärfung angebracht. Dies geschieht offenbar unter Mitwirkung der TH3-Neuronen. Angenommen, ihre dendritischen Eingangsstrukturen besitzen keine lateral erregende Kopplung (Abb. 8, oben), würde das ihre Bevorzugung für x_2 entsprechend retinaler Eingänge von R3-Neuronen erklären. Die Bedingungen 1 und 2 werden erfüllt, wenn das retino-praectectale Verarbeitungssystem zweistufig auf das tectale inhibitorisch einwirkt (Abb. 8 b bzw. b'). Die erste Stufe würde die figurale Sensitivität erhöhen, die zweite Selektivität bewirken ($\beta_1 > 0 > \beta_2$ für T5.2-Neuronen). Auch das Fehlen der Antworten von T5.2-Neuronen auf bewegte Hintergrundtexturen wäre somit erklärbar.¹

c) Besonderheit des Prinzips impliziter Verarbeitung

Implizite Verarbeitung figuraler Information läßt sich im Vergleich zu expliziter Verarbeitung beurteilen. Letztere setzt anisotrope Neuronensysteme als Prozessoren voraus, die aufgrund asymmetrischer ERF/IRF-Interaktionen die Orientierung einer Objektkante erfassen, wobei zwecks Richtungsinvarianzfür alle Richtungen entsprechend orientierte Prozessoren vorliegen müssen, und zwar für jeden Ort des Gesichtsfelds. Dies trägt zweifellos zur getreuen Verarbeitung von Bildinformation bei. Dazu ist allerdings eine enorm aufwendige Verarbeitungsstruktur erforderlich. Im visuellen Cortex der Säugetiere sind solche Voraussetzungen gegeben (HUBEL [59]), im Gehirn von Amphibien jedoch nicht. Die für die Unterscheidung längs und senkrecht zur Bewegung ausgedehnter Objekte erforderliche Anisotropie beruht bei Kröten auf den räumlichen sowie räumlich-zeitlichen Eigenschaften der Merkmale x_2 bzw. x_1 und auf den Systemeigenschaften diese Merkmale auswertender, interagierender Netzwerke (EWERT U. V. SEELEN [42]).

Implizite Verarbeitung ist sozusagen ein Trick der Evolution. Durch relativ einfache Mittel wird etwas Ähnliches erreicht, lediglich auf Kosten einer nicht

¹ Aus Gründen didaktischer Vereinfachung wird in den Trickfilmszenen des vereinfachten Modells (Abb. 7) nur hemmender Einfluß von TH3 auf T5.2 dargestellt.

erforderlichen Genauigkeit. In dieser „Unschärfe“ liegen sogar Vorteile: 1. Ökonomie relativ weniger, über die retinalen zentralen Projektionsfelder verteilter isotroper Prozessoren, 2. „Relativität“ der Merkmalerfassung, 3. Robustheit der Klassifizierung und 4. Offenheit für individuelle Anpassungen.

d) Definition des Begriffs „neuronale Beuteselektivität“

Wie oben näher ausgeführt, handelt es sich bei T5.2-Neuronen um keine Detektoren, die explizit auf wurmförmliche Objekte ansprechen¹ Statistische Analysen zeigen (BORCHERS U. EWERT [13]), daß sich in der T5.2-Antwortcharakteristik der Merkmalsbeziehungs-Algorithmus ausdrückt, der eine figurale Unterscheidung zwischen Beute und Nichtbeute ermöglicht (vgl. Abb. 3 a und 6 Aa). In diesem Zusammenhang ist eine systemtheoretische Definition des Begriffs Beuteselektivität angebracht. Bezogen auf das Reizparadigma (Abb. 3 a) erfüllt die erörterte neuronale Verarbeitungsstruktur die Funktion eines Beutefilters. Seine Aufgabe besteht darin, die Information bezüglich der figuralen Merkmale eines bewegten Objekts mit Information zu vergleichen, die in den Eigenschaften des Neuronennetzwerks enthalten ist. Anders ausgedrückt, das betrachtete Netzwerk – dessen Ausgänge durch T5.2-Neuronen vermittelt werden – vergleicht den visuellen Eingang mit seiner Filtercharakteristik. Ein solcher Vergleich ist z. B. durch Kreuzkorrelation möglich. Angenommen, $y(r, s, t)$ ist das orts(r, s)- und zeit(t)-abhängige Eingangssignal, $H(r, s, t)$ die neuronale Koppelfunktion für laterale Kopplung und $z(r, s, t)$ der Ausgang des Systems, dann ergibt sich für die Kreuzkorrelationsfunktion

$$z(r, s, t) = \int_0^t \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} H(r-r', s-s', t-\tau) y(r', s', \tau) dr' ds' d\tau \quad (\text{Gl. 4})$$

Kennzeichnet H_1^* die Merkmalsextraktion des retino-tectalen und H_2^* die des retino-praectectalen Netzwerks, so resultiert aus subtraktiver Interaktion Merkmalsunterscheidungsfunktion. Anschaulich: das Filter entnimmt der visuellen Umwelt figurale Beuteinformation, gewichtet sie und unterdrückt Nichtbeuteinformation (Einzelheiten s. EWERT U. V. SEELEN [42]). Aus entsprechender Abstimmung von $[H_1^*, H_2^*]$ und gewichteter subtraktiver Interaktion im Zusammenhang mit Schwellwertoperationen erklären sich: 1. die species-

¹ Das im Modell von Abb. 7 für T5.2 eingetragene Balkensymbol deutet lediglich auf eine gemäß Abb. 6 Aa ablesbare Wurmpräferenz hin.

typischen Variationen der Objektunterscheidung, 2. die Modifikation der Objektunterscheidung durch Lernen und 3. die Bewertung der Größe eines Objekts, z. B. unter Einbezug von Information aus dem Linsenakkommodationsmechanismus oder der Bewegungsparallaxe (EWERT [30]). Der weitere Vorteil dieses Netzwerks besteht darin, durch gewichtete Variation von Vernetzungsparametern verschiedene Funktionen erfüllen zu können, ohne hierfür zusätzliche Verarbeitungsstrukturen erforderlich zu machen.

8. Experimentelle Überprüfung der Arbeitshypothese

a) Reizmusterabhängige Aktivitätsmuster im Gehirn

Es stellt sich die Frage nach der Verteilung neuraler Aktivität im Zwischen- und Mittelhirn der Kröte gegenüber verschiedenen Objekten, z. B. einem bewegten schwarzen $4 \times 28 \text{ mm}^2$ großen Streifen in W-Konfiguration als Beutefalle, demselben Streifen in A-Konfiguration als Drohreflex oder einem bewegten schwarzen Quadrat von 84 mm Kantenlänge als Feindfalle. Regionale Hirnaktivität läßt sich anhand der Stoffwechselaktivität mit Hilfe der ^{14}C -2-DG-Technik nach SOKOLOFF [92] autoradiografisch kartieren. Das Prinzip beruht darauf, daß Neuronen ihren Energiebedarf aus dem Glukosemetabolismus decken, wobei der Glukoseverbrauch mit der neuronalen Aktivität korreliert ist. Es gibt eine glukoseähnliche Substanz, ^{14}C -markierte 2-Desoxy-D-Glukose, abgekürzt ^{14}C -2-DG. Neuronen verwechseln diese mit Glukose, nehmen sie auf, können sie jedoch nur bis zum ^{14}C -2-DG-6-Phosphat metabolisieren, das sich dann im Neuron anreichert. Entsprechend steigt dort die Radioaktivität; sie wird zum Maß für die neurale Aktivität. Das Experiment besteht nun darin, der Kröte intralymphatisch ^{14}C -2-DG zu verabreichen, sie danach in ein Glasgefäß zu setzen und vor ihr eine Zeitlang den Streifen in A-Konfiguration zu bewegen. Die Reizdarbietung erfolgt 45 min lang nach einem Programm, das durch zwischengeschaltete Erholungspausen eine Gewöhnung an das Reizmuster vermeidet. Dann werden Gefrierquerschnittserien des Gehirns angefertigt, diese durch Exposition mit Röntgenfilm in autoradiographische Bilder überführt und mit Hilfe eines computergestützten Bildanalysators densitometrisch analysiert. Die Stärke der Radioaktivität wird durch einen Farbcode in sog. Falschfarben ausgedrückt (Abb. 9), wobei die Hirnaktivität in Richtung warmer Farben ansteigt, heiß = schwarz.

Nach Darbietung des Streifens in A-Konfiguration zeigt sich im Praetectum deutlich höhere Aktivität als im Tectum (Abb. 9 A_{1,2}; s. entsprechenden Hirnquerschnitt in Abb. 4b). In diesem Experiment war ein Auge der Kröte verdeckt, so daß im Vergleich zwischen beiden Hirnhälften deutliche Aktivität nur

im gegenüberliegenden, auf das unverdeckte Auge bezogenen Praetectum zum Ausdruck kommt. Bei einer anderen Kröte, der im binokularen Gesichtsfeld die Feindattrappe wiederholt gezeigt wurde, waren alle praetealen Strukturen und Teile des Tectum beidseitig stark aktiviert (Abb. 9 B₂). Versuche, in denen der Streifen, in W-Konfiguration geboten, Schnappen auslöste, ergaben beidseitig im Tectum sehr viel stärkere Aktivität als im Praetectum (Abb. 9 C₁₋₃; vgl. Abb. 4b, c; FINKENSTÄDT u. a. [47]). Entsprechende Ergebnisse lagen vor, wenn demobilisierten Kröten eines der Objekte wiederholt geboten wurde; allerdings war dann insgesamt schwächere metabolische Aktivität zu verzeichnen, infolge der geringeren Sauerstoffversorgung mangels Lungenatmung. Die oben beschriebenen praetectalen/tectalen Aktivitätsmuster sind also reizmusterkorreliert.

Wenn man die Hirnaktivitäten für unterschiedliche Verhaltensweisen auslösende Reizmuster vergleicht, so sind folgende Aspekte interessant: Bei visueller Auslösung des Fluchtverhaltens ist das Zwischen- und Mittelhirn – einschließlich des den Ventrikel umgebenden Höhlengraus – durchweg „heiß“ (Abb. 9B). Im Gegensatz hierzu ist bei visueller Auslösung des Beuteschnappens die Hirnaktivität vor allem auf eine umgrenzte „heiße Region“ jeder Tectumhälfte konzentriert (Abb. 9 C).

b) Praeteao-teaale Inhibition

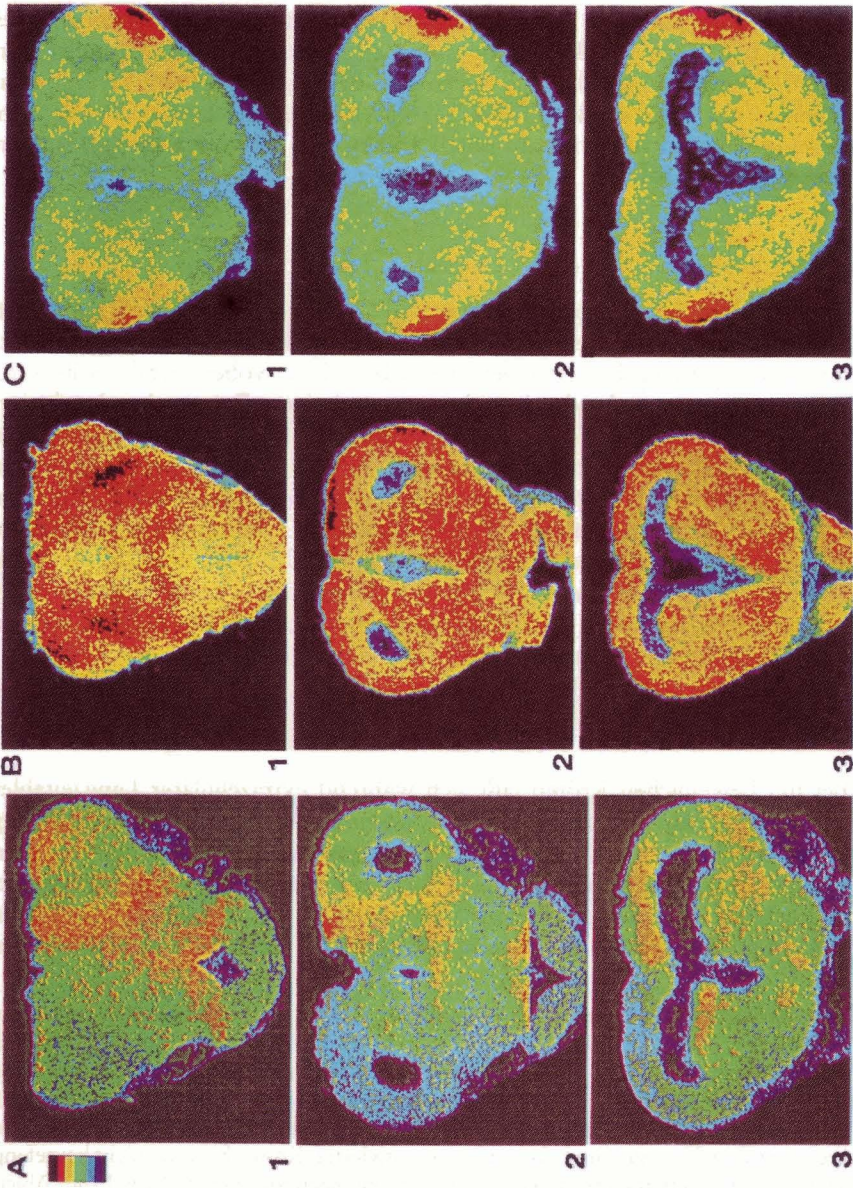
Aus dem Tectum intrazellulär abgeleitete beuteselektive T5.2-Neuronen antworten auf einen in W-Konfiguration bewegten Streifen hauptsächlich mit exzitatorischen postsynaptischen Potentialen (EPSPs) und Aktionspotentialen, auf denselben Streifen in A-Konfiguration dagegen mit keiner Aktivität oder überwiegend mit inhibitorischen postsynaptischen Potentialen, IPSPs (Abb. 6C). Das ist ein Hinweis auf prae- bzw. postsynaptische Hemmung seitens

Abb. 9. Kartierung der Stoffwechselaktivität im Krötenhirn mit Hilfe der ¹⁴C-2DG-Technik, die Querschnitte 1 und 3 entsprechen den Querschnitten b und c in Abb. 4.

A) Im Gesichtsfeld einer einäugigen Kröte wurde ein schwarzer Streifen in A-Konfiguration geboten, sie blieb reaktionslos. B) Im binokularen Gesichtsfeld einer anderen Kröte wurde als Feindattrappe ein großes schwarzes Quadrat bewegt, es löste Flucht aus. C) Im binokularen frontalen Gesichtsfeld dieser Kröte wurde ein schwarzer Streifen in W-Konfiguration hin und her bewegt, er löste Schnappen aus.

Die ¹⁴C-2DG-Aufnahme wurde autoradiographisch ermittelt und mit Hilfe eines computergestützten Bildanalytators (Quantimet 920) farbcodiert; die Aktivität steigt in Richtung „warmer“ Farben an, „schwarz“ im Hirnschnitt bedeutet maximale Aktivität (Erläuterungen im Text, nach FINKENSTÄDT u. a. [47]).

Aufnahmen: JÖRG-PETER EWERT



Neuronen, die durch die A-Konfiguration relativ stark erregt werden, z. B. des praectectalen Typs TH3. Hierfür sprechen intrazelluläre Ableitungen von einem Tectumneuron, das auf elektrische Reizung des gegenüberliegenden Sehnervs mit sequentieller EPSP/IPSP-Aktivität, auf gleichseitige Praectectum-Reizung dagegen überwiegend mit IPSP-Aktivität antwortet (EWERT, SCHWIPPERT U. BENEKE [41]).

c) Tectale Disinhibition durch Praectectum-Läsion

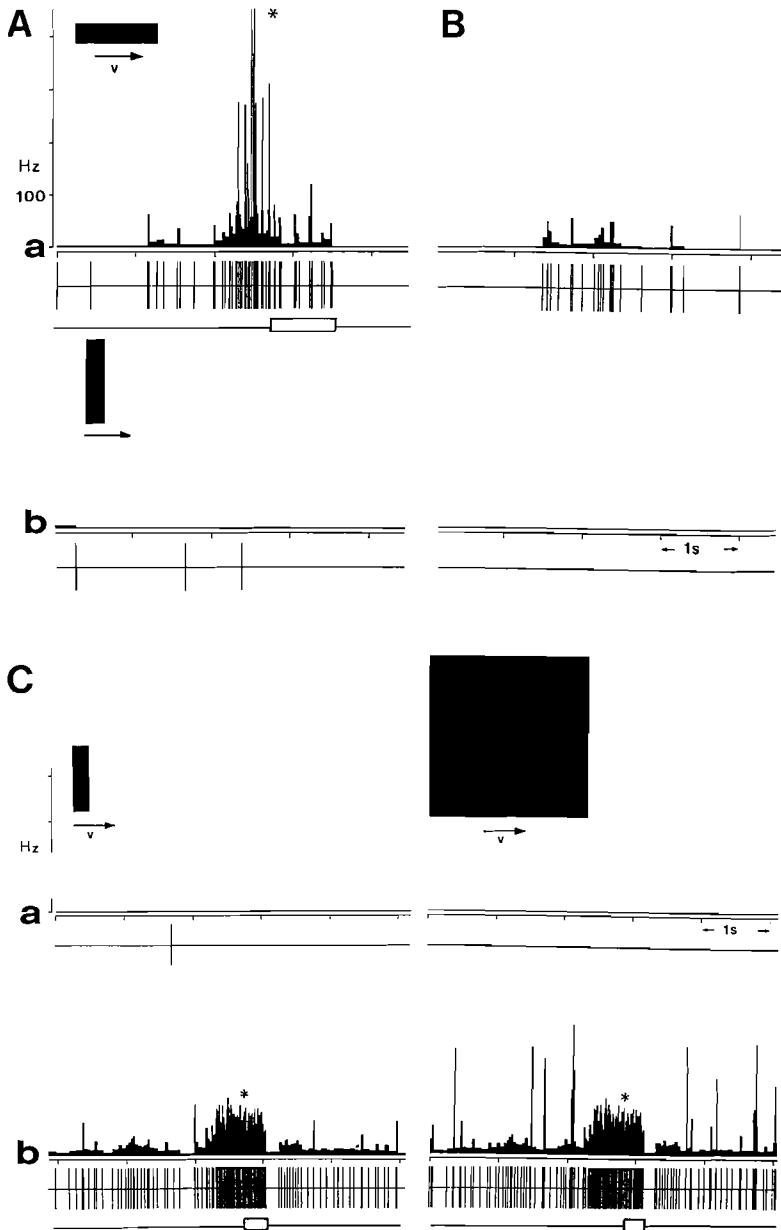
Extrazelluläre Ableitungen von einem T5.2-Neuron zeigen, daß die Unterscheidung figuraler Objekte (Abb. 6 Ba) im Anschluß an gleichseitige Praectectum-Läsion erheblich vermindert ist (Abb. 6 Bb), wobei tectale Selbsterregungsprozesse zum Ausdruck zu kommen scheinen. Entsprechend reduziert ist das Objektunterscheidungsverhalten der praectectumdefekten Kröte beim Beutefang (vgl. Abb. 3 a und 3 b); das visuelle Fluchtverhalten ist ausgefallen. In Übereinstimmung hierzu stehen Ableitungen von Tectum-Neuronen an Kröten, bei denen das läsionsbedingte Defizit der Objektunterscheidung zuvor im Beutefangverhalten geprüft worden war (vgl. Abb. 6 Ab und 3 b). Wirksam in diesem Zusammenhang sind z. B. Durchtrennungen der anatomisch nachweisbaren Verbindungen vom Praectectum zum Tectum (Abb. 7e) oder elektrolytische Läsionen im Lpd/P-Nucleus des Praectectum.

d) Korrelation zwischen Neuronenantworten und Beutefangaktivität

Bei frei beweglichen Kröten läßt sich während extrazellulärer Langzeitableitungen eine Korrelation zwischen T5.2-neuronaler Aktivität und Beutefang feststellen. Befindet sich die Kröte in Beutestimmung, so wird ihr Beutefang auf einen in W-Konfiguration durch das ERF bewegten Streifen mit ansteigender neuronaler Aktivität eingeleitet (Abb. 10 Aa); auf denselben Streifen in A-Konfiguration bleibt das Neuron stumm und die Verhaltensantwort aus

Abb. 10. Korrelation zwischen T5.2-neuronaler Aktivität und Beutefangverhalten freibeweglicher Erdkröten. Ein Reizmuster wurde durch das rezeptive Feld des Neurons bewegt, Einsetzen (*) und Dauer (weißer Balken) der Beutefangwendereaktion sind in Beziehung zur neuronalen Aktivität gesetzt. A) Neuronale Aktivität als Antwort auf einen in W- oder A-Konfiguration bewegten Streifen, ausgedrückt als Interspike-Frequenz-Zeit-Histogramm bei einer beutemotivierten Kröte. B) Kröte nicht beutefangmotiviert. C) Aktivität auf Nichtbeute vor (a) und nach (b) einer ipsilateral zum Ableitort gesetzten praectectalen elektrolytischen Läsion.

Illustration: nach SCHÜRIG-PFEIFFER u. a. [90]



(Abb. 10 Ab). Wenn diese Kröte zwischenzeitlich nicht beutefangbereit ist (Abb. 10 B), zeigt dasselbe Neuron nur geringfügige Aktivität auf die Beuteattrappe. Wird über eine gleichzeitig implantierte Koagulationselektrode ipsilateral zum Ableitort eine praetectale Läsion gesetzt, dann ändert sich die Charakteristik des T5.2-Neurons: Jetzt leitet starke praemotorische Aktivität den Beutefang auf Objekte ein (Abb. 10 Cb), die vor der Läsion nicht beantwortet worden waren (Abb. 10 Ca).

e) Verbindungen zwischen Teaum und motorischen Koordinationssystemen

Mit Hilfe intrazellulärer Ableit- und Markierungstechnik konnten T5.2-Neuronen physiologisch charakterisiert und morphologisch als Pyramidenzellen identifiziert werden, wobei das Axon eines Neurons in Richtung Medulla oblongata histologisch zu verfolgen war (Abb. 11 A). Durch elektrische Reizung in der Medulla oblongata ließen sich bestimmte Tectumzellen antidrom, d. h. rückwirkend aktivieren (SATOU U. EWERT [85]) bzw. durch medulläre Injektion von Meerrettichperoxidase retrograd, d. h. rückläufig markieren (WEERASURIYA U. EWERT 1981*), womit der Beweis vom Teaum zur Medulla projizierender Neuronen — z. B. des Typs T5.2 (Abb. 11 B) — erbracht

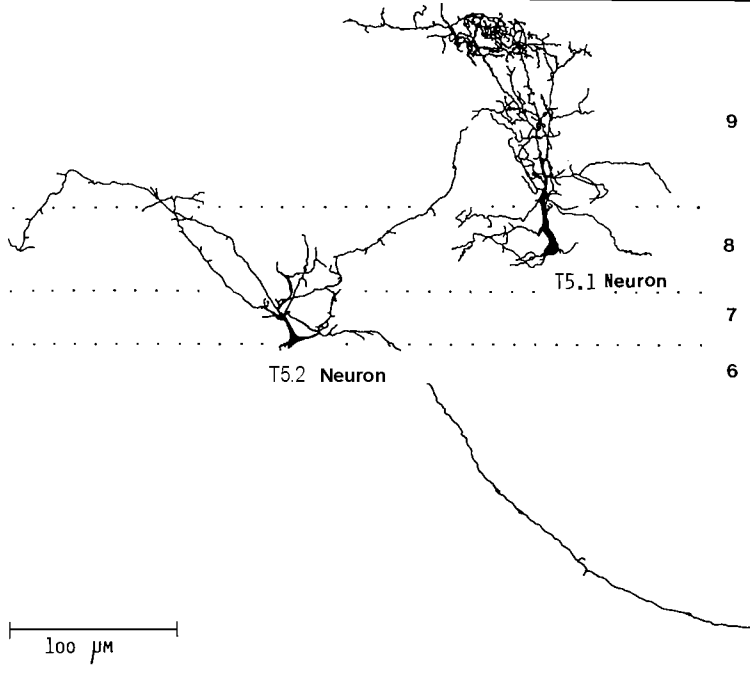
Abb. 11. Nachweis vom Tectum zur Medulla projizierender TS.2-Neuronen. A) Intrazelluläre Mikrokapillableitung und iontophoretische Co^{3+} -Lysin-Markierung eines pyramidenzellförmigen TS.2-Neurons beim Grasfrosch *Rana temporaria*. Der in Richtung Medulla oblongata rekonstruierte Verlauf des Axon erscheint in der Darstellung verzerrt; zum Vergleich ein birnenzellförmiges TS.1-Neuron. Die Zahlen kennzeichnen entsprechend Abb. 4 c die Tectumschichten.

B) Antidrome Aktivierung einer aus dem Tectum opticum extrazellulär abgeleiteten TS.2-Zelle auf elektrische Reizung des Tractus tectobulbaris et spinalis cruciatus (TS in Abb. 12) in der zum Ableitort contralateralen Medulla oblongata der Erdkröte. a) Latenzzeitkonstanz mehrerer auf dem Speicheroszilloskopschirm übereinander registrierter antidrom sich fortpflanzender Aktionspotentiale a, ausgelöst durch einen 0,1 ms langen Elektroimpuls e.

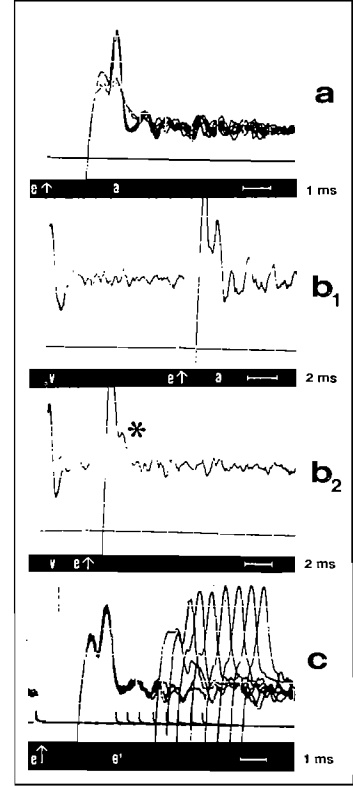
b_{1,2}) Kollisionstest. b₁) Keine Kollision zwischen einem visuell ausgelösten orthodrom geleiteten Aktionspotential v und einem durch medulläre Elektrostimulation ausgelösten, durch v getriggerten antidromen Aktionspotential a; das Zeitintervall $t = 9,5$ ms zwischen v und e war hier zu lang, d. h., v und a treffen sich nicht. b₂) Kollision für ein kritisches Zeitintervall zwischen v und e von $t = 3,3$ ms, bei dem a ausgelöscht ist; dies beweist, daß das Axon der TS.2-Tectumzelle in der Medulla verläuft. c) Bestimmung der Refraktärzeit von a durch elektrische Doppelimpulse e-e' unterschiedlichen Zeitintervalls; 8 übereinander registrierte Ableitungen.

Illustration: A) aus MATSUMOTO u. a. [73], B) aus EWERT u. a. [39]

Tectum-Oberfläche



B



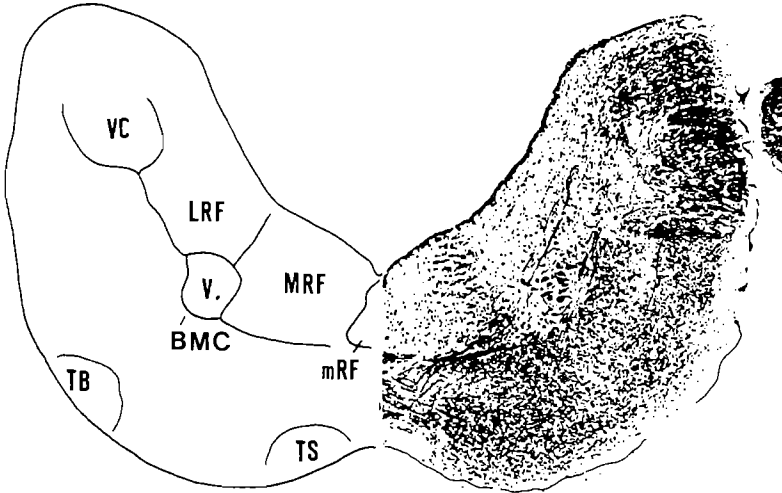
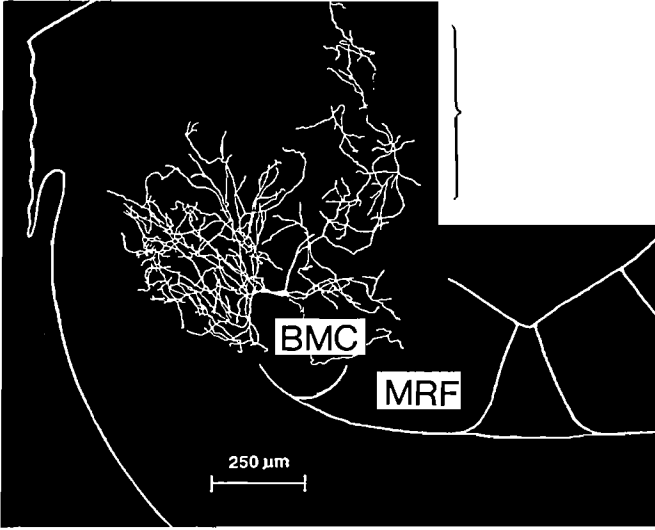
ist. Auch im Praetectum gibt es Neuronen, die ihre Axone zur Medulla entsenden. Die Vermutung, daß der Aktivierung solcher Neuronen motorische (Teil-)Kommandos entsprechen, wird dadurch gestützt, daß elektrische Reizung im Teaum bei freibeweglichen Kröten — abhängig vom Reizort — unterschiedlich orientierte Kopf-/Körper-Wendungen bzw. Schnappen auslösen; durch elektrische Reizung des praectalen Thalamus sind dagegen ausschließlich Lage-, Meide- und Fluchtreaktionen aktivierbar (EWERT [30]). In den für Kopf- und Schnappmotorik verantwortlichen Neuronenarealen der Medulla oblongata sind Neuronen abgeleitet und histologisch rekonstruiert worden, die ihrer Antwortcharakteristik nach von tectalen T5.2-Neuronen informiert werden, aber auch weitere Eingänge besitzen, wofür ihre ausgeprägten Dendritenbäume ein geeignetes Substrat bilden (z.B. Abb. 12). Einige dieser hochintegrativen medullären Neuronen erfüllen Kriterien von Komponenten motorischer Koordinationssysteme, wie sie bei ROBERTS und ROBERTS [82] und GUTHRIE [53] für Wirbeltiere und Wirbellose beschrieben worden sind: schwach tonische Entladungsaktivität, die nach sensorischer Reizung plötzlich ansteigt und sich bei Reiz-Ende in rhythmischer Impulsgruppenaktivität fortsetzen kann (EWERT u. a. [39]; SCHWIPPERT, BENEKE u. EWERT [91]).

9. Konzept der „sensomotorischen Codes“⁶⁶

Es stellt sich die Frage nach der Ansteuerung motorischer Koordinationssysteme, d. h. nach dem neurophysiologischen Korrelat eines Auslösemechanismus, AM. Das Konzept der sensomotorischen Codes besagt (EWERT [29], [32]), daß Motorkoordinationen durch bestimmte Kombinationen verschiedene Aspekte erfassender Neuronentypen kooperativ abgerufen werden. Diese

Abb. 12. Oben: Kamera-Lucida-Rekonstruktion eines visuell erregbaren Neurons in der Medulla oblongata der Erdkröte nach intrazellulärer Mikrokapillarableitung und iontophoretischer Füllung mit Co^{3+} -Lysin. Das Neuron antwortete auf Reizung mit einem Streifen in W-Konfiguration besonders sensitiv; bei Reiz-Ende ging die Antwort in rhythmische Impulsgruppenaktivität über. Der Zellkörper befand sich am Rande des motorischen Kerns des V. Hirnnerven. Der durch die Klammer gekennzeichnete Ast des Dendritenbaums verlief in rostraler Richtung.

Unten: Querschnitt durch die Medulla oblongata (entsprechend der durch * gekennzeichneten Schnittebene in Abb. 4); rechts: Histologie nach Klüver-Barrera-Färbung, links: Bezeichnung der Strukturen. BMC: Branchiomotorkolumne; LRF, MRF, mRF: laterale, mediale bzw. mediane Formatio reticularis; VC: vestibulärer Komplex; V.: Nucleus des V. Hirnnerven. TB, TS: tecto-bulbarer bzw. tecto-bulbo/spinaler Tract. Illustration: nach SCHWIPPERT, BENEKE u. EWERT [91]



Neuronen bilden als Kommandoelemente zusammen ein Kommando auslösendes System, KAS. In einer solchen Kombination gibt es Neuronen mit Erkennungsfunktion, wie beuteselektive T5.2-Neuronen, aber auch solche, die andere Aspekte der Reizsituation erfassen, z. B. T1.3-Neuronen mit Lokalisationsfunktion (Abb. 22). Nach diesem Konzept kann ein Kommandoelement in verschiedenen KAS integriert sein, und dieselbe Motorkoordination kann durch unterschiedliche KAS aktiviert werden.

Unsere neurobiologischen Modellvorstellungen der Verhaltensauslösung enthalten Prinzipien hierarchischer Organisation (TINBERGEN [99]) und paralleler Interaktion (BAERENDS [9]). Die Abb. 23 zeigt, wie Kombinationen verschiedene Reizaspekte erfassender Neuronentypen zugeordnete Motorkoordinationen aktivieren könnten: Zuwendung zur Beute, Schnappen; Abwendung, Ducken, Wegspringen in Feindsituationen; Zuwendung der männlichen Kröte zum Geschlechtspartner während der Paarungszeit.

Hier ist eine Betrachtung über Verhaltenshierarchien angebracht. Im Frühjahr, zur Paarungszeit, dominiert die Partnerzuwendung gegenüber dem Sich-Abwenden von Objekten entsprechender Größe, während Beute überhaupt nicht beantwortet wird. Wenn die Paarungstimmung nachläßt, kann ein beutegroßes Objekt (Ball von 20 mm \varnothing) sogar abwechselnd Beutefang und Paarungsverhalten auslösen (KONDRASHEV u. a. [65]). Außerhalb der Paarungszeit tritt kein Paarungsverhalten auf, und Flucht dominiert über Beutefang, d. h., die Kröte unterbricht ihren Beutefang sofort, wenn ein Feind naht. Solch eine Hierarchie kann durch hemmende Abzweigungen von bestimmten Kommandoelementen erklärt werden: Hemmung von T5.2 durch TH4; Hemmung der Beutefangkoordinationsysteme durch TH4. Die Änderung dieser Hierarchie zur Paarungszeit ist auf selektive hormongesteuerte Einflüsse rückführbar (s. Abb. 23).

10. Modifikation des Merkmalsbeziehungs-Algorithmus durch Lernen

Amphibien lassen sich konditionieren. Im Funktionskreis des Beutefangs z. B. vermögen Kröten: 1. nach negativen Erfahrungen mit geschnappten Bienen (COTT [18]), diese selektiv zu meiden, 2. nach wiederholter Handfütterung die zuvor gefürchtete Hand in das Beuteschema einzubeziehen (BRZOSKA u. SCHNEIDER [14]), was mit einem generellen Defizit der Objektunterscheidung einhergeht (EWERT, BURGHAGEN u. SCHÜRG-PFEIFFER 1983^{*}; DINGES u. EWERT [20]), und 3. — nach Assoziation von Beute mit deren Duft — nur in Anwesenheit des bekannten Beutedufts das Beuteschema zu erweitern (EWERT [26]; MERKEL-HARFF u. EWERT [75]).

Tab. 1. Änderung des Glukosegebrauchs in verschiedenen Hirnstrukturen (vMP bis v/mOT) von naiven Tieren (Nav), Beute/Hand konditionierten (Kond) und Beute/Duft konditionierten (Kond) Erdkröten *Bufo bufo* bei Stimulation mit bewegten schwarzen Objekten in W-, A-, oder Q-Konfiguration (Q = großes Quadrat); M ist beuteassoziiertes Mehlwurmkotduft. Der Glukosegebrauch wurde jeweils in Relation zu einer „neutralen“ Referenzstruktur gemessen. Ein Anstieg „+“ des Glukosegebrauchs (verglichen mit Kontrollen) wird als Anstieg neuronaler Aktivität in der betreffenden Hirnstruktur interpretiert; „0“ bedeutet keine signifikante Änderung; eine Abnahme „-“ weist auf Hemmung hin. Abkürzungen für Hirnstrukturen s. Abb. 4 und 13. Die qualitativen Angaben in der Tabelle beruhen auf quantitativen autoradiographischen Messungen und statistischen Auswertungen; s. FINKENSTÄDT u. a. [1985], FINKENSTÄDT [1989], MERKEL-HARFF u. EWERT [1991]

Versuchstier	Stimulus	Verhalten	¹⁴ C-2DG Aufnahme in:							
			vMP	vSTR	dHYP	vHYP	La	Lpd	v/mOT	
Nav	W	Beutefang	-	++	(+)	0	++	(+)	H-	
Nav	A	keine Reakt.	0	+	(+)	0	+	+	+	
Nav	Q	Flucht	-	++	(+)	0	+	+	++	
Kond: „Beute/Hand“ Q			Beutefang	H-	0	H-	0	+	-	++
Kond: „Beute/Duft“ M			keine Reakt.	+	0	0	-	0	0	-
Kond: „Beute/Duft“ [M, Q]			Beutefang	++	0	0	-	+	0	++

Zur Untersuchung neurophysiologischer Grundlagen für assoziative Lernvorgänge eignen sich bei Erdkröten vor allem zwei Lernparadigmen: Beutegeneralisierung nach Handfütterung (ein Thema dieses Films) und Beutegeneralisierung in Anwesenheit von beuteassoziiertem Duft (vgl. Film [113]). Der experimentelle Zugang zu entsprechenden Hirnstrukturen war mit Hilfe herkömmlicher Methoden — Ableitung, Elektrostimulation, Läsion — allein schwer zu erbringen, denn es kommt zunächst darauf an, Aktivitätsmuster in Hirnregionen von naiven im Vergleich zu erfahrenen Kröten auf den konditionierten Reiz zu kartieren und im Hirn-zu-Hirn-Vergleich quantitativ zu bewerten. Das ist durch Messungen des regionalen Glukosegebrauchs mit Hilfe der ¹⁴C-2DG-Technik möglich. Tabelle 1 gibt eine auf quantitativen Messungen basierende qualitative Übersicht für naive (Nav) und konditionierte (Kond) Kröten in entsprechenden Reizsituationen. Bei Kond wird die Ände-

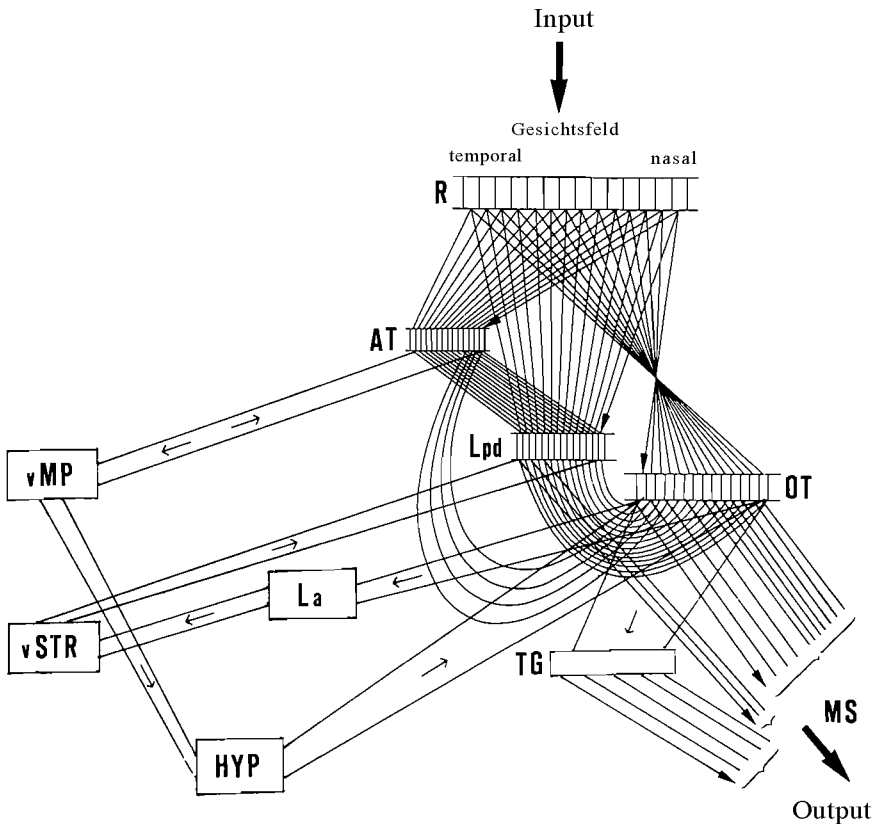


Abb.13. Makronetzwerk. Verbindungen zwischen Telencephalon (ventromediales Pallium: vMP; caudales ventrales Striatum: STR) und Mesencephalon (Tectum opticum: OT), vermittelt durch diencephale Strukturen (anteriorer Thalamus: AT; dorsaler/ventraler Hypothalamus: HYP; lateraler anteriorer thalamischer Nucleus: La; lateraler posterodorsaler praectectal thalamischer Nucleus: Lpd). Retina: R; Tegmentum: TG; medulläre und spinale Motorsysteme: MS. Das Netzwerk aus Abb. 5 ist in diesem Makronetzwerk integriert. Nachweis der anatomischen Verbindungen s. NEARY u. NORTH CUTT [76]; WILCZYNSKI u. NORTH CUTT [105], [106].

Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT

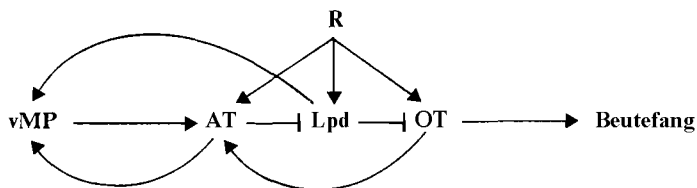
zung der ^{14}C -2 DG-Aufnahme jeweils gegenüber Nav, und bei Nav wird sie für objektstirnierte gegenüber unstimulierten Tieren ausgedrückt.

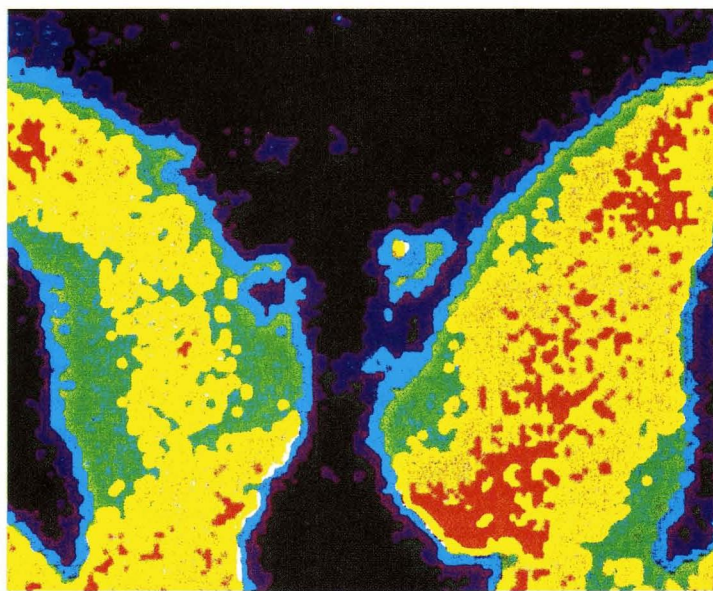
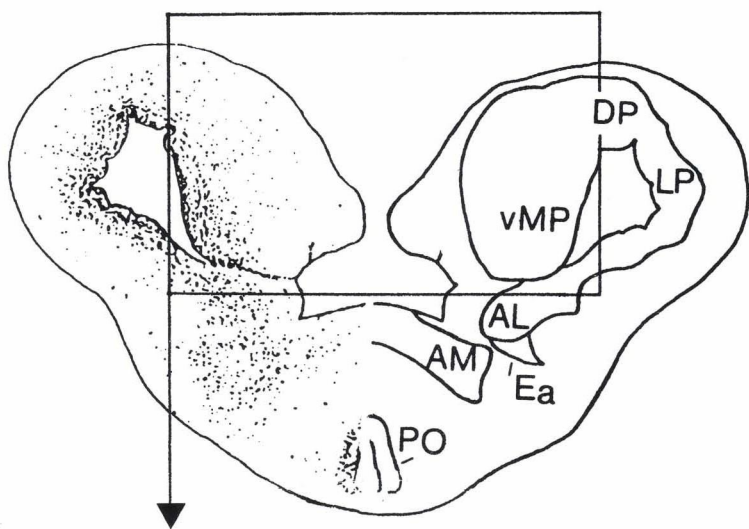
Zunächst ist in Tabelle 1 auffällig, daß verschiedene Hirnstrukturen reiz- und lernparadigmabedingt unterschiedliche Aktivitätsmuster aufweisen. Hervor-

stechend ist der Befund, daß das telencephale posteriore ventromediale Pallium vMP bei visuell stimulierten Nav-Tieren gegenüber unstimulierten keine oder eher eine Verminderung des Glukosegebrauchs zeigt, während diese Hirnstruktur bei Kond-Tieren auf den konditionierten Reiz stark aktiviert ist. Etwa entgegengesetzte Verhältnisse liegen im ventralen Striatum vSTR des Telencephalon vor. Offenbar spielt vMP bei Lernvorgängen eine Rolle. In aller Vorsicht, mit der die Angaben der Tabelle 1 zu bewerten sind, erscheint es sinnvoll, Überlegungen über das mögliche Zusammenwirken von Vorderhirn- und Mittelhirnstrukturen für lernbedingte Signalverarbeitungsprozesse anzustellen. Neuroanatomisch nachgewiesene Verbindungen zwischen Tectum opticum (OT) einerseits und vMP sowie vSTR andererseits – vermittelt durch diencephale Strukturen – zeigt Abb. 13. Für die beiden Lernparadigmen stellen sich folgende Arbeitshypothesen zur Diskussion, die unsere Modellvorstellung über Verarbeitungsstrukturen (Abb. 5, 7a, 8) im Hinblick auf Anpassungsfähigkeit erweitern (vgl. Abb. 13 und Tabelle 1).

a) Beute/Feind-Assoziation

Die bewegte Hand des Experimentators löst bei einer Erdkröte Flucht aus. Bietet man ihr vorsichtig mit der Hand einen Mehlwurm, so verliert sie im Verlaufe wiederholter Handfütterungen die Furcht vor der Hand und assoziiert sie mit Beute. Nach einer Arbeitshypothese (EWERT [34]) geschieht dies unter Mitwirkung des vMP, das über verschiedene Neuronen des anterioren Thalamus (AT) vom Tectum opticum (OT) über Beuteinformation und vom Praetectum (Lpd) über Feindinformation unterrichtet wird. Es ist denkbar, daß das vMP Neuronen enthält (vgl. „?“ in Abb. 7f), die beim Zusammentreffen von Beute(Wurm)- und Feind(Wand)-Informationen in der Trainingsphase (Handfütterung) sensitiviert werden, so daß in der Kannphase die bewegte Hand allein diese Neuronen aktiviert. Die vMP-Neuronen sind dann generell für große bewegte Objekte sensitiv (Abb. 14) und hemmen über bestimmte Neuronen des AT den praetectalen (Lpd) Thalamus, was infolge Reduktion praectecto-tectaler Hemmung die visuelle Objektunterscheidung herabsetzt und das Beuteschema erweitert (Abb. 15 a, vgl. Abb. 3 a):





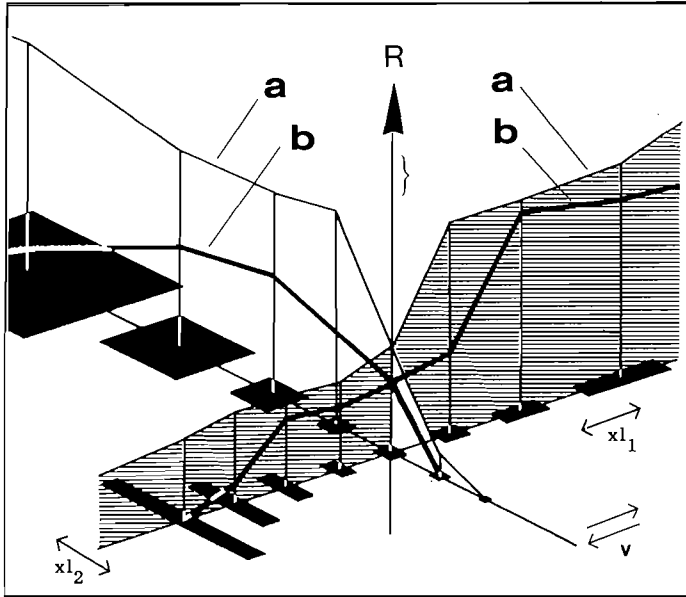


Abb. 15. a) Defizit der Unterscheidung bewegter Objekte im Beutefangverhalten von Erdkröten nach Handfütterung. b) Anstieg der Unterscheidungsschärfe bei denselben Kröten nach bilateraler Läsion des posterioren ventromedialen Palliums; vgl. hierzu Abb. 4 a (Mittelwerte von 4 Tieren; nach FINKENSTÄDT [45]).

Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT

Abb. 14. Kartierung neuronaler Aktivität im caudalen Telencephalon (entsprechend Querschnitt a in Abb. 4) einer trainierten, einäugigen Erdkröte. Durch Handfütterung konditioniert, antwortete sie generalisierend auf ein großes, bewegtes schwarzes Quadrat mit Beutefang. Die neurale Aktivität wurde mit Hilfe der ^{14}C -2DG-Technik wie in Abb. 9 autoradiographisch ermittelt. Auffällig ist beim Vergleich beider Hirnhälften (s. Ausschnitt unten) die stärkere ^{14}C -2DG-Aufnahme im contralateralen (bezogen auf das Auge), rechten ventralen medialen Pallium (nach FINKENSTÄDT U. EWERT [46]; FINKENSTÄDT [45]).

Zeichnung und Aufnahme: JÖRG-PETER EWERT

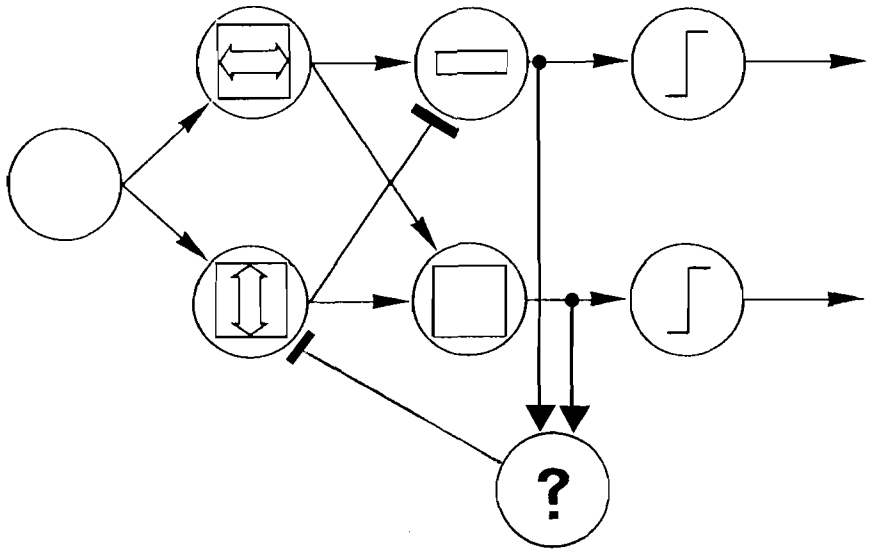


Abb. 16. Modell einer Neuronenschaltung entsprechend Abb. 7f zur Erläuterung der Beutegeneralisierung nach Handfütterung. Dieses Schema kann als Kopiervorlage zur Eintragung und zum Studium der im Film gezeigten Aktivierungsmuster für Trainings-, Lern-, Kann- und Generalisierungsphasen verwendet werden.

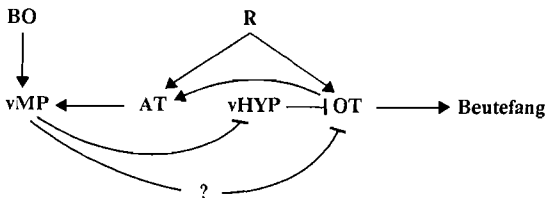
Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT

Pfeile stehen für erregende und Linien mit Querstrich für hemmende Einflüsse.¹ Für einen solchen Funktionszusammenhang spricht, daß in Kond-Versuchen die ¹⁴C-2DG-Aufnahme in vMP und OT erhöht, in Lpd dagegen reduziert ist (FINKENSTÄDT U. EWERT [46]; Tabelle 1). Abb. 14 zeigt das computergestützte autoradiographische Bild einer einäugig konditionierten Kröte; interessanterweise ist das vMP nur in der contralateralen Hirnhälfte stark aktiviert (vgl. Hirnquerschnitt mit Abb. 4 a). Nach vMP-Ausschaltung fällt der im Verhalten meßbare individuelle Lerneffekt aus, und die Kröte unterscheidet bewegte Objekte wieder in species-universeller Weise (Abb. 15 b). Naive vMP-defekte Kröten lassen sich nicht dauerhaft konditionieren (FINKENSTÄDT [45]).

¹ Im Trickfilm wird aus didaktischen Gründen in Anlehnung an Abb. 7a ein vereinfachtes Verknüpfungsdigramm gezeigt; vgl. Abb. 7f und Abb. 16.

b) Beute/Duft-Assoziation

Mehlwürmer kommen im Biotop der Erdkröte nicht vor. Im Labor assoziiert die Mehlwurm fangende Kröte den Mehlwurmduft mit der Beute. Ähnlich verlaufen Experimente mit anderen Duftstoffen wie Cineol oder dem im Mehlwurmkot enthaltenen Farnesol. Vermutlich wird vMP von diencephal visuellen und telencephal olfaktorischen Strukturen (Bulbus olfactorius, BO) informiert, was dazu führt, daß vMP schließlich für Mehlwurmduft sensitiv wird (Tabelle 1). In Abwesenheit visueller Bewegungsreize löst bekannter Beuteduft keinen Beutefang bei der Erdkröte aus; in Kombination mit bekanntem Beuteduft wird dagegen fast jedes bewegte visuelle Objekt mit Beutefang beantwortet. Dies läßt nach MERKEL-HARFF und EWERT [75] mehrere Deutungen zu. Einerseits könnte vMP eine hemmende Wirkung auf den ventralen Hypothalamus (vHYP) ausüben, der normal möglicherweise das tectale Beutefangauslösesystem dämpft:



Hierfür spricht der starke Glukosegebrauch in vMP und OT und der verminderte in vHYP (Tabelle 1, {M, Q}). Zudem könnte vMP – via diencephale Strukturen – tectale inhibitorische Interneuronen des Typs T5.3 hemmen, die vermutlich für die Objektdiskrimination mitverantwortlich sind (vgl. Abb. 8 b'). Dies würde den verminderten Glukosegebrauch in OT bei blinden, mit bekanntem Beuteduft stimulierten Tieren erklären (Tabelle 1, M).

11. Künstliche neuronale Netze

a) Übersicht

Im Blickpunkt der Neuroinformatik stehen verschiedene Disziplinen:

1. Bei „Künstlicher Intelligenz“ (KI) handelt es sich um Nachbildung kognitiver Fähigkeiten auf jeweils eng begrenzten Bereichen durch menschliche Experten mit Hilfe von bestimmten Programmen, den Expertensystemen. Die Wissensbasis ist in Form von Wenn-dann-Regeln abgefaßt und eignet sich daher insbesondere für Diagnosezwecke. Beispiel: Wenn gewisse Beurteilungskriterien auftreten, dann liegt ein bestimmter Befund vor. Das Fernziel von KI

besteht im symbolischen Modellieren kognitiver Prozesse mit Hilfe einer formalen Wissensrepräsentationssprache, der „language of thought“. In dieser Entwicklung zeigen sich jedoch Grenzen.

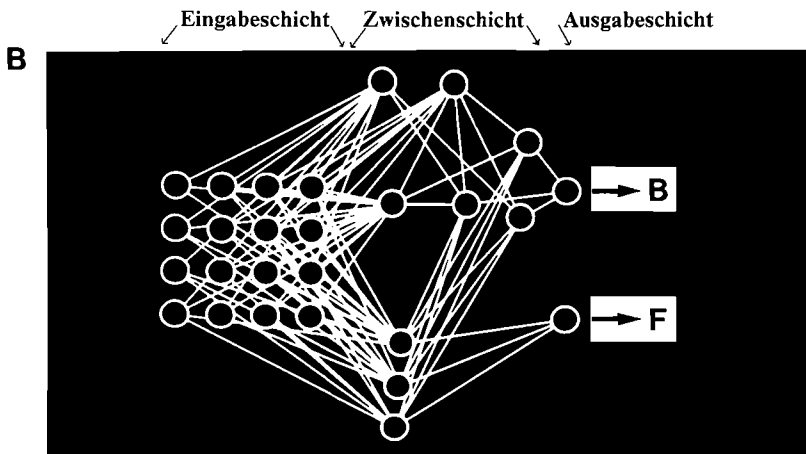
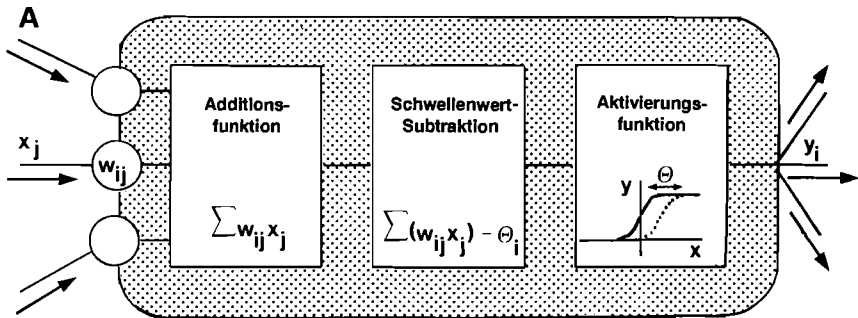
2. Modelle von Neuronennetzwerken (MNN) orientieren sich an neurobiologisch erforschten Prinzipien von Informationsverarbeitungsprozessen des Gehirns. Diese Modelle treffen Voraussagen, die im Experiment prüfbar das Modell der Realität näherbringen sollen. Ihre Aufgabe besteht darin, Hirnfunktionen zu verstehen und Verarbeitungsprinzipien im Sinne von Philosophien z. B. technologisch zu nutzen.

3. Künstliche neuronale Netze (KNN) sind Rechnerarchitekturen, die stark vereinfacht ein Neuronennetz in Form hochgradig verknüpfter Recherelemente (Prozessoren) softwaremäßig nachbilden. Man kann ein KNN als Abbildungssystem auffassen, dessen Eingänge und Ausgänge bekannt sind, wobei die Aufgabe des Netzes darin besteht, den Zusammenhang herauszufinden. Die Ist- und Soll-Wert-Funktionalität ergibt sich z. B. mit Hilfe sog. Backpropagation durch entsprechende Verstellung der Netzwerkparameter, analog einem Lernprozeß. KNNs sind technisch von großem Interesse und haben eine breite Anwendung, die von Bild-, Schrift- und Spracherkennung bis zur sensomotorischen Koordination von Roboterbewegungen reicht.

Im Gegensatz zur KI erlangen KNN ihre kognitiven Fähigkeiten durch kollektives Zusammenwirken miteinander kommunizierender Prozessoren. Der Vorteil von MNN gegenüber KNN beruht z. B. auf situationsbezogener Dynamik, etwa der Anpassung an unvorhersehbare Ereignisse. Für aufgabengerechten Einsatz mit Aufgabenteilung werden derzeit verschiedene Möglichkeiten erprobt wie a) miteinander vernetzte KNNs, b) Kombinationen von KI, KNN und MNN, c) adaptive KNNs und d) Reinforcement(R)-lernende RANNs (KRATZER [67]; RITTER, MARTINETZ U. SCHULTEN [81]). Komplexere neuronale Netze, die – analog zum Krötenhirn – verschiedene Funktionen in Form von kommunizierenden Modulen berücksichtigen, können für neue Informationstechnologien wegweisend sein. So beachtenswert die Leistungen

Abb. 17. Künstliches neuronales Netz KNN, Backpropagation-Netz, zur Unterscheidung figuraler Objekte für horizontale (H) bzw. vertikale (V) Bewegungsrichtung. A) Verarbeitungsprozesse in einem künstlichen Neuron. B) Topologie eines neuronalen Netzes, bestehend aus Eingabeschicht (4x4 Neuronen), verarbeitender Zwischenschicht (9 Neuronen) und Ausgabeschicht (2 Neuronen für die Bewertung „beuteähnlich“ [B] und „feindlich“ [F]). C) Wertetabellen für die Bewertung „beuteähnlich“ [B] und „feindlich/bedrohlich“ [F] durch die Ausgabeneuronen in dem intakten Netz und nach Läsion eines Neurons der Zwischenschicht, vgl. in B) zweites Neuron von unten.

Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT, dabei B) und C) nach KLÖPPEL [64]



C

		W	Q	A	D	
						$\rightarrow v$
H	B	0,76	0,09	0,15	0,26	} nach Läsion
	F	0,24	0,80	0,72	0,60	
V	B	0,79	0,11	0,27		
	F	0,12	0,75	0,69		
H	B	0,91	0,89	0,91		
	F	0,06	0,43	0,31		

dieser neuronalen Netze sind, sei ausdrücklich betont, daß sie weder biologische Neuronen in ihrer Komplexität erfassen, noch die Leistungsfähigkeit eines Gehirns erreichen können.

b) Beispiel eines einfachen KNN

Im folgenden wird ein KNN vorgestellt, das unter TURBOPASCAL auf einem 486-Computer simuliert wurde (KLÖPPEL [64]). Es besteht aus einer Eingabematrix, einer Zwischenschicht und einer Ausgabeschicht (Abb. 17B). Jede Schicht setzt sich aus Rechnelementen zusammen. Ein solches Element (Abb. 17A) heißt Knoten (künstliches Neuron). Über Verbindungen — sog. Kanten (künstliche Synapsen) — werden Signale x_j (numerische Werte) von mehreren sendenden Knoten zu einem empfangenden Knoten i übermittelt. In diesem Knoten i werden die Eingangssignale x_j mit Kantengewichten w_{ij} multipliziert, $w_{ij} \cdot x_j$, die das empfangene Signal verstärken oder abschwächen. Dann vergleicht der Knoten (im folgenden Neuron genannt) das empfangene aufsummierte Gesamtsignal mit seinem eigenen Schwellenwert θ_i (Empfindlichkeit des Neurons i) durch Differenzbildung: $C(w_{ij} \cdot x_j) - \theta_i$. Das Ausgangssignal y_i des Neurons berechnet sich mittels einer Aktivierungsfunktion (z. B. Sigmoidfunktion), die die Werte auf einen gewissen Bereich beschränkt. Als Eingang zum Verarbeitungsnetz dient eine Eingabeschicht, deren Zustände der Eingabe entsprechend eingestellt werden. Diese Schicht sendet ihre Signale über die verarbeitende Schicht zur Ausgabeschicht. Soll das Netz lernen, auf eine bestimmte Eingabe mit einer bestimmten Ausgabe zu antworten, so müssen die Gewichte w_{ij} entsprechend verändert werden. Dies geschieht hier durch eine sog. Backpropagation-Lernregel. Ihre Aufgabe besteht darin, das Netz aus Fehlern lernen zu lassen. Das KNN wird nach folgendem Ablaufschema trainiert:

1. Vorbelegung der Gewichte w_{ij} mit Zufallszahlen.
2. Darstellen eines Eingabemusters in der Eingabematrix (vgl. z. B. Abb. 18).
3. Berechnung der Ausgabeaktivität in der Ausgabeschicht (Feedforward).
4. Vergleich des Ist-Ergebnisses der Ausgabeneuronen mit der Soll-Ausgabe. Rückwirkendes Verändern der Gewichte w_{ij} nach der Lernregel.
5. Wiederholen der Schritte 2—4, bis die Abweichung zwischen Ist und Soll für alle Eingabemuster akzeptabel gering ist.

c) Aufgabenbeispiel

Vergleichbar dem Verhalten der Kröte soll das KNN streifenförmige Objekte in W[urm]-Konfiguration und A[ntiwurm]-Konfiguration sowie ein großes quadratisches Objekt [Q] den Bedeutungen „beuteähnlich“ bzw. „bedrohlich“

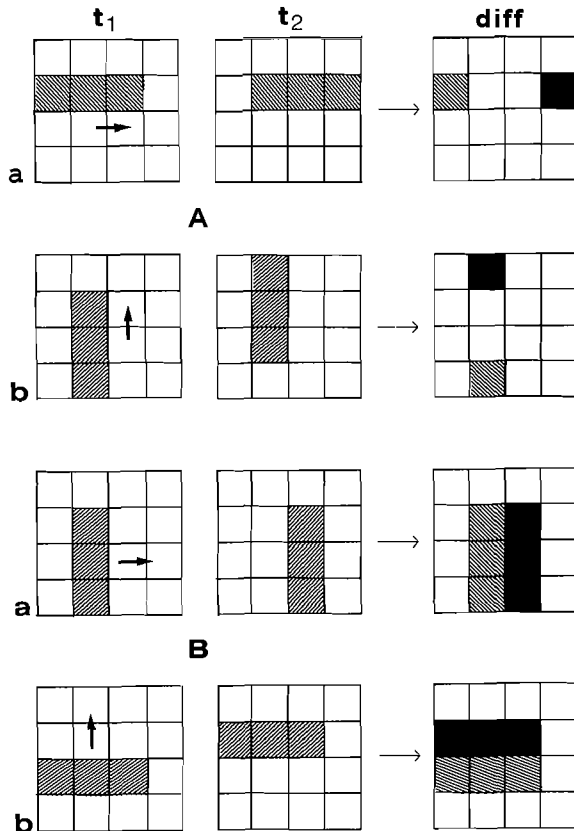


Abb. 18. Vorverarbeitung eines bewegten Objekts mit Hilfe von Differenzbildern. Als Signal für die 4×4 -Eingabematrix des KNN dient das Differenzbild (diff) von zwei in kurzen Zeitabständen (t_1 und t_2) aufgenommenen Bildern einer CCD-Videokamera. Auf diese Weise wird Information aus einem bewegten Ablauf in einen statischen überführt. Beispiele für A) wurmförmig und B) antiwurmformig in horizontaler a) bzw. vertikaler b) Richtung bewegter Objekte, für konstante Bewegungsgeschwindigkeit. Das in Abb. 17 dargestellte KNN wird trainiert, solche vorverarbeiteten Signale zuzuordnen. Das Differenzbild wird durch ein XOR-Verfahren in einer der Netzmatrix vorgeschalteten Bitmap erzeugt.

Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT

zuordnen. Das im Film vorgestellte Netz lehnt sich — extrem vereinfacht — in einigen Punkten an das biologische Vorbild an (Abb. 17 B): Die Neuronen der Eingabeschicht stehen für retinale Ganglienzellen des Typs R3, die bereits Vorverarbeitungen entsprechend Abb. 18 ausdrücken. Die verarbeitende Zwischenschicht soll dem praetectal/tectalen Neuronennetzwerk entsprechen. Sie konvergiert auf zwei Ausgabeneuronen, die eine Bewertung „beuteähnlich“ bzw. „feindlich/bedrohlich“ numerisch zwischen 0 bis 1 ausdrücken (Abb. 17 C).

Zunächst müssen die Eingabemuster des Netzes vorverarbeitet werden. Praktisch kann dies folgendermaßen geschehen: Aus zwei kurz hintereinander aufgenommenen Videokamerabildern wird ein Differenzbild erstellt (Abb. 18), das in einer Bitmap nach einem algebraischen XOR-Verfahren verarbeitet wird. Diese Methode ermöglicht es, den zeitlichen Vorgang der Bewegung eines Objekts in ein stationäres Differenzbild umzuwandeln. Das neuronale Netz wird nun mit einer Vielzahl von Differenzmustern — die horizontale und vertikale Bewegungen von Objekten in W-, A- und Q-Konfiguration repräsentieren — trainiert, bis es die Aufgabe beherrscht.

Zur Erläuterung der Trickfilmszenen sei folgendes angemerkt: Zuerst erscheint jeweils das zu bewertende schwarze Objekt, vor weißem Hintergrund bewegt. Die Konfiguration dieses Eingabemusters wird in der Computergraphik des KNN durch versetztes rotes Aufleuchten der erregten Eingangsneuronen symbolisiert. Dies entspricht der Reaktion retinaler R3-Neuronen, die den Hell-dunkel-Wechsel (off) der vorderen Objektkante und den Dunkel-hell-Wechsel (on) der hinteren Kante registrieren. Die Aktivitätszustände der Neuronen in der verarbeitenden Zwischenschicht werden durch Farbtöne veranschaulicht. Aus Gründen der Übersichtlichkeit sind erregende und hemmende Einflüsse zwischen den Neuronen nicht farblich differenziert.

Schon an solch einem Meinen Netz — mit erweiterter Eingabematrix — lassen sich drei grundlegende Eigenschaften von KNN erkennen:¹ 1. Interpolation. Werden z. B. nur relativ kurze und lange Streifen in W-Konfigurationals Beute trainiert, so bewertet das Netz auch dazwischenliegende Streifen als Beute. 2. Generalisation. Die Fähigkeit geht über die trainierte Vorgabe hinaus, denn auch einige für das Netz unbekannte Objekte (vgl. „D“ in Abb. 17 C) werden sozusagen krötengerecht eingestuft. 3. Relative Unempfindlichkeit gegenüber Verletzungen. Wenn ein verarbeitendes Neuron der Zwischenschicht ausgeschaltet wird, kann die korrekte Bewertung erhalten bleiben. Allerdings trifft

¹ Computersimulation einfacher KNN auf Diskette mit Anleitung für verschiedene Experimentiermöglichkeiten kann angefordert werden bei: J. C. Ewert, Königsbergerstr. 6, 34270 Schauenburg (s. auch DISSE u. a. [21]).

dies nicht für jedes ausgeschaltete Neuron zu. Nach Läsion eines bestimmten Neurons (zweites Neuron von unten in der Zwischenschicht, Abb. 17B) verhält sich das Netz wie eine praectuindefekte Kröte (Abb. 17C, unten).

Es muß besonders verinerkt werden, daß dieses Backpropagation-Netz auf die Objektunterscheidungen hin explizit trainiert wurde. In der Weiterentwicklung befindet sich ein inodular aufgebautes Netz, das sich an Verarbeitungsprinzipien des Krötenhirns orientiert. Seine Fähigkeit zur Objektbeschreibung (Dimension parallel und senkrecht zur Bewegungsrichtung) ist implizit in tectuin- und praectumanalogen Funktionsmodulen. Für solche Simulationen (unter C++) steht eine Workstation (RS-6000) zur Verfügung (FINGERLING u. a. [44]).

d) Testbeispiel

Nach dein Modell eines Abroll-Bahnhofs wurde eine Minitrix-Gleisanlage auf schiefer Ebene installiert (Abb. 19). Die Aufgabe des weiterentwickelten neuronalen Netzes bestand darin, Waggons entsprechend ihrer unterschiedlichen

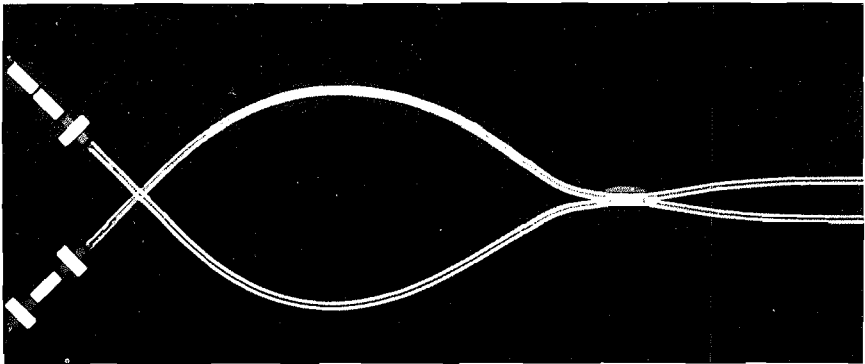


Abb. 19. Testbeispiel: Sortieren mit einem KNN. Einfache Experimentalanordnung für den Test auf Bewegungsrichtungsinvarianz: Modellbahn-Gleisanlage auf schiefer Ebene, von links nach rechts leicht fallend. Auf zwei Gleisen links der Kreuzung befinden sich je drei Waggons mit unterschiedlicher Ladung. Die Videokamera ist auf die Kreuzung gerichtet; nacheinander durchqueren die Waggons das Blickfeld der Kamera in unterschiedlicher Richtung. Sobald ein Waggon ins Blickfeld eintritt, löst er über Magnetkontakt die Kamera aus. Die Differenzbildinformation (vgl. Abb. 18) wird vom KNN bewertet; seine Ausgabe steuert eine Kreuzweiche, die Waggons entsprechend gleicher Ladung auf eines der zwei Gleise sortiert.

Foto: HORST WITTMANN, IWF

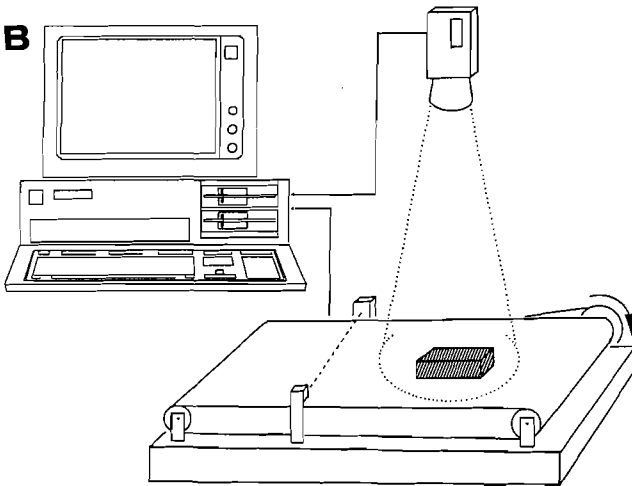
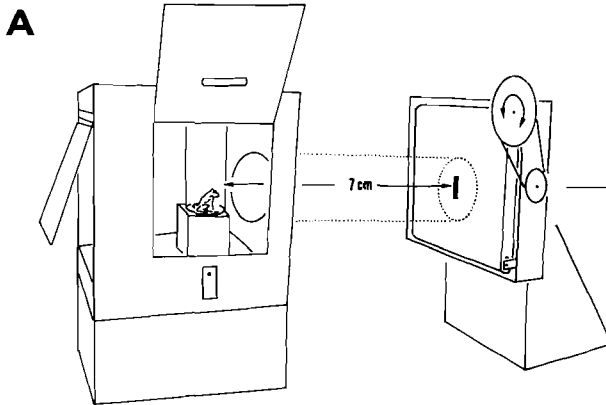


Abb. 20. Vergleich von Versuchsanordnungen. A) Eine Kröte unterscheidet durch ihr Beutefangverhalten bandbewegte Objekte. B) Ein computersimuliertes künstliches neuronales Netz unterscheidet bandbewegte Objekte. In B) durchquert das Objekt eine Infrarotschranke, die zwei Bilder der Videokamera für das Differenzbildverfahren auslöst und die durch das KNN bewertet werden: rote Diode signalisiert „Beute“, grüne signalisiert „Nichtbeute“ (nach FINGERLING U. EWERT, Laborbericht 1992).

Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT

längs bzw. senkrecht zur Fahrrichtung ausgerichteten Beladung zu erkennen und auf zwei verschiedene Gleise zu sortieren. Für den Test auf Bewegungsrichtungsinvarianz diente eine Gleiskreuzung im Blickfeld der Videokamera. Bevor ein Waggon sie durchquerte, überfuhr er einen Magnetkontakt, der zwei Kamerabilder auslöste; die Waggons wurden auf zwei Gleisarmen einer vom neuronalen Netz gesteuerten Kreuzweiche zugeführt und sortiert.

e) Anwendungsbeispiel

In Zusammenarbeit zwischen der Abteilung Neurobiologie der Universität Kassel (Prof. Dr. J-P. Ewert) und dem Institut für Mechanik der Technischen Universität München (Prof. Dr. F. Pfeiffer) wurde eine „Experimentierplattform

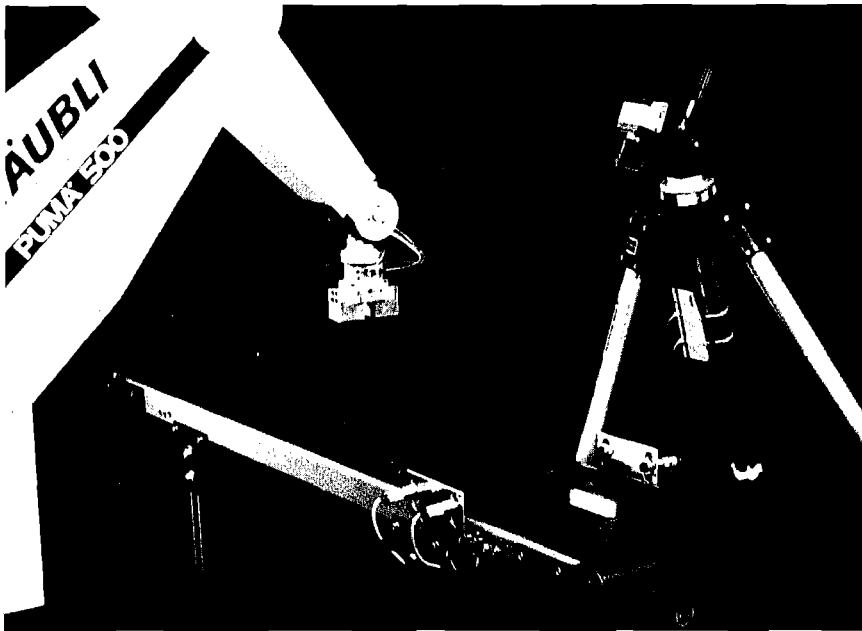


Abb. 21. „Experimentierplattform Kröte/Roboter“: Dimensionieren und Sortieren fließbandbewegter Objekte mit Hilfe eines KNN-gesteuerten Roboters. Rechts im Bild eine Videokamera, die auf das Band im Bereich der Infrarotschranke gerichtet ist. Erläuterung im Text. Versuchsanordnung: Institut (LB) für Mechanik (Prof. Dr. F. Pfeiffer), Technische Universität München.

Foto: HORST WITTMANN, IWF

Kröte/Roboter“ installiert. In dieser konnte das weiterentwickelte neuronale Netz zum Sortieren fließbandbewegter Objekte erfolgreich eingesetzt werden (Abb. 21). Hierzu galt es zunächst, diverse Probleme der Schnittstellen des „Sensor-KNN-Aktor“-Systems zu lösen. Im Blickfeld der Kamera durchquert das Objekt eine Infrarotschranke, die zwei Bilder auslöst und die entsprechende Information zur Detektion in das neuronale Netz einspeist. Die Ausgabe des neuronalen Netzes ermöglicht dem Roboter, nur solche auf Förderband bewegte Objekte anzusteuern, die er mit seiner Zange greifen kann.

12. Schlußfolgerungen und Perspektiven

a) Schlüsselreizkonzept

Das von TINBERGEN [99] und LORENZ [71] entwickelte Konzept der verhaltenssteuernden Signal-(Auslöse-,Schlüssel-)Reize ist für verschiedene Tiergruppen und Funktionskreise von anderen Forschern bestätigt worden. Ein Beispiel liefert der vorliegende Film. Das Konzept ist verallgemeinerbar, aber damit nicht unbedingt allgemeingültig. Es gibt jedoch Ethologen, die meinen, anhand einzelner, schwer oder gar nicht reproduzierbarer klassischer Experimente gleich das gesamte Konzept zu invalidieren. Von ihnen wird häufig die „Spezifität“ von Schlüsselreizen für die Auslösung von Verhaltensweisen angezweifelt (Kommentar hierzu s. FRANK [50]; vgl. auch NEUMANN U. SCHARF [77]). Der „Schlüssel“ im Sinne TINBERGENS betrifft einen Merkmalsbeziehungs-Algorithmus, d. h. einen mathematisch faßbaren Zusammenhang mit Zuordnungswahrscheinlichkeit. So war es NIKO TINBERGEN selbst, der über ein Sticlingsmännchen berichtete, das im Aquarium am Fenster einem vorbeifahrenden roten (englischen) Postauto drohte. Auch erzählte jemand, er hätte einmal beobachtet, wie ein Laubfrosch am Fenster eines Labors nach einem startenden Flugzeug schnappte. Das kann ja alles vorkommen; doch die Wahrscheinlichkeit für solche Fehlzusammenhänge ist gering.

Fraglos ist die ständige, vorurteilsfreie kritische Auseinandersetzung mit Forschungsergebnissen unerlässlich und zugleich Ausdruck lebendiger, sich selbst kontrollierender Wissenschaft. Wenn „kritische Ethologen“ ihre Zweifel an klassischen ethologischen Konzepten allerdings dadurch mitbegründen möchten – wie in jüngster Zeit geschehen –, daß nach ihrer Meinung bis heute keine Neuronen oder Neuronenverbände gefunden worden sind, die einen Bezug zur Auslösung bzw. Steuerung von Verhaltensweisen zeigen, dann sei auf eine Auswahl orientierender Handbücher hingewiesen: KANDEL [62]; HOYLE [58]; ROBERTS und ROBERTS [82]; EWERT, CAPRANICA und INGLE [38]; GUTHRIE [53].

Die Intention unserer neuroethologischen Untersuchungen bestand nicht in einer ganzheitlichen Erfassung des Beutefang- und Fluchtverhaltens der Kröte, eingebunden in die Komplexität ihres Lebensraumes. Vielmehr galt es, Prinzipien der Objektunterscheidung am Beispiel des Beutefangs zu studieren. Das setzte eine reduzierende Vorgehensweise voraus, in der bestimmte Parameter variiert und andere konstant gehalten wurden. Insofern stellt sich hier nicht die Frage, wie eine Kröte vielleicht auf natürliche Beutetiere (Schaben, Raupen, Grillen, Tausendfüßler, Asseln), die für uns ungeheuer komplex aussehen, differenzierend reagieren könnte. Vielmehr gilt die Analyse dem figuralen Beuteschema. Mit Hilfe des Reizparadigmas von Abb. 3 a untersuchen wir den Algorithmus, der es Kröten für ihren Beutefang erlaubt, zwischen bewegten Objekten zu unterscheiden, und fragen dann nach neurobiologischen Grundlagen. Solche Reduktion kann je nach Fragestellung nicht nur sinnvoll, sondern sogar geboten sein. Wichtig ist, daß man sich über die Möglichkeiten und die Grenzen der Aussagekraft bewußt ist. Beschreibungen der „Wirklichkeit“ bleiben stets modellhafte Annäherungen (CREUTZFELDT [19]). Dabei hängt die Genauigkeit unserer Aussagen von den zur Verfügung stehenden Untersuchungstechniken ab.

Mit der Frage nach der Spezifität von Signalreizen stellt sich auch die Frage der Selektivität von Neuronentypen (vgl. BARLOW [10]). Unbestritten gibt es im inferotemporalen Cortex von Primaten Neuronen, die selektiv auf ein Gesicht, z.B. das des Experimentators, antworten (PERRET U. ROLLS [78]), im auditorischen Cortex von Fledermäusen biosonar codierende Neuronen (SUGA [95]), im Vorderhirn von Singvögeln gesangsspezifische Neuronen (KONISHI [66]), im Tectum opticum von Amphibien beuteselektive Neuronen (EWERT [28], [30]) und im Stammhirn schwach elektrischer Fische sog. Delta-F-Vorzeichen-selektive Neuronen, die elektrische Störfelder benachbarter Artgenossen registrieren und dementsprechendes Ausweichverhalten auslösen (ROSE, KELLER U. HEILIGENBERG [83]). Solch ein Neuron „enthält“ keineswegs diese komplexe Information, sondern es verdankt sie u. a. den Vorverschaltungen mit anderen Neuronen des Netzwerks, in dem es integriert ist, einschließlich Rückkopplungsschleifen. Auch diese selektiven Neuronen antworten nicht spezifisch auf einen bestimmten Reiz. Vielmehr korreliert ihre Antwortstärke auf einen Reiz mit der Wahrscheinlichkeit dessen Zuordnung zu einer Bedeutung.

Die am Beispiel der Kröte vorgestellten Untersuchungen führen zur Erkenntnis verschiedener Prinzipien visueller Informationsverarbeitung: 1. gleichzeitige Analyse verschiedener Reizmerkmale in unterschiedlichen Hirnstrukturen, 2. Zuordnung von Merkmalen zu Bedeutungsklassen durch Zusammenwirken dieser Strukturen, 3. Richtungs- und Ortsinvarianz der Merkmalszuordnung durch implizite Verarbeitung, 4. Einbezug modulierender

Vorderhirnschleifen, die den species-universellen Merkmalsbeziehungs-Algorithmus durch Lernen modifizieren, und 5. Kommando auslösende Systeme, die „sensomotorische Codes“ durch verschiedene Aspekte erfassende Neuroenklassen an zugeordnete motorische Koordinationssysteme übermitteln.

b) Ist das Konzept vom Auslösemechanismus heute noch zeitgemäß?

Die Entwicklung unserer Vorstellung von Auslösemechanismen ist ein eindrucksvolles Beispiel für die zunehmende Differenzierung und Präzisierung von Denkmodellen im Verlauf wissenschaftlicher Forschung. Erst heute, etwa 40 Jahre nach der Beschreibung durch LORENZ und TINBERGEN, beginnen wir, grundlegende Informationsverarbeitungsprinzipien dieses neurosensorischen Systems neurobiologisch zu verstehen. Je nach Art und Komplexität des Reiz-Reaktions-Zusammenhangs kann ein Auslösemechanismus vielfältige und für jeden betrachteten Auslösemechanismus verschiedenartige Prozesse zwischen Rezeptoren (Sinneszellen) und Effektoren (z.B. Muskulatur) einschließen: Filtern und Orten des Reizmerkmals, Motivieren und Starten der Verhaltensreaktion. Den Kern von Auslösemechanismen bilden „sensomotorische Codes“ (EWERT [29], [32]), die sensorische und motorische Bereiche verknüpfen. Auslösemechanismen bestehen anschaulich aus „neuronalen Arbeitsgemeinschaften“, deren Mitglieder arbeitsteilig für diverse Spezialfunktionen in verschiedenen Hirnbereichen (Abb. 22, 23) gleichzeitig tätig sind und deren jeweilige Zusammensetzung zur Fällung von Entscheidungen projekt- und zielbezogen ist. Dies schließt die Möglichkeit ein, daß einige „Komponenten“ Mitglieder verschiedener Arbeitsgemeinschaften sind. Statt von Auslösemechanismen sollte man heute eigentlich besser von Auslösesystemen sprechen, in denen Merkmalsfilter-, Ortungs-, Motivations- und Starterfunktionen miteinander verschränkt sind.

Unter Einbeziehung einer solchen Differenzierung behält der Begriff Auslösemechanismus vor allem in der neuroethologischen Forschung seine Fruchtbarkeit. Aufgrund relativ fester Zuordnungen zwischen Reizkombinationen und Verhaltensantworten, die sich in der Evolution herausgebildet haben, lassen sich die Antwortcharakteristika von Neuronen verschiedener Stufen sensomotorischer Systeme mit Hilfe von Signalen testen, deren Bedeutung für das Verhalten zuvor ethologisch untersucht worden ist. Dies ist ein Fortschritt, wenn man bedenkt, daß die klassischen neurophysiologischen Untersuchungen der Informationsverarbeitung des visuellen Systems von Säugetieren (z.B. Katzen) mit stationären oder bewegten Lichtpunkten oder anderen Reizen durchgeführt wurden, deren Bedeutung für das Verhalten dem Experimentator

unbekannt war. Fraglos haben diese Untersuchungen zu wichtigen grundlegenden Erkenntnissen über Verarbeitungsprozesse geführt.

c) Lernen

Für dauerhaftes Lernen spielt bei Kröten das ventrale mediale Pallium eine wichtige Rolle (Abb. 4a, Abb. 14). Diese Region des Telencephalon ist als „primordium hippocampi“ (HERRICK [55]) dem Hippocampus der Säuger homolog, dessen Bedeutung für das assoziative Lernen (ISAACSON u. PRIBRAM

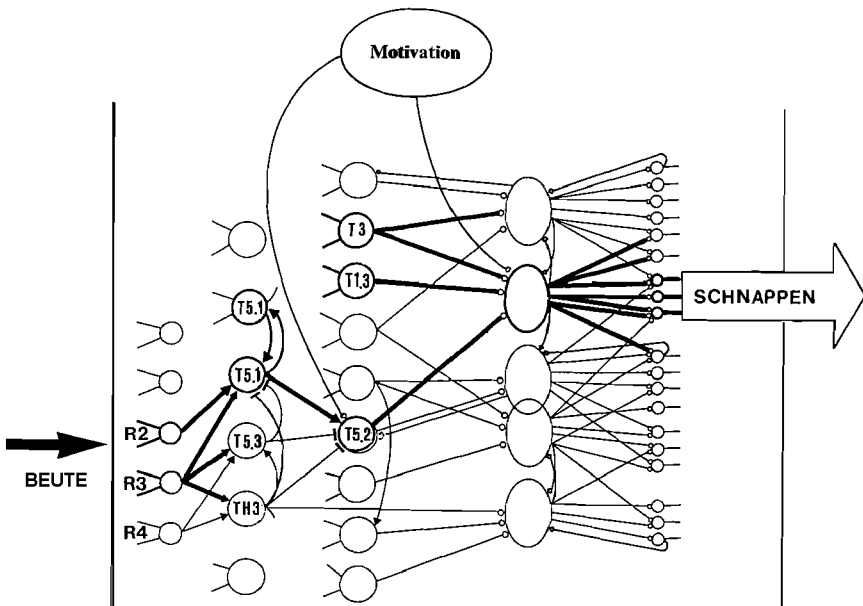


Abb. 22. Neuronenschaltung (s. dicke Linien) als Bestandteil eines Auslösemechanismus für das Beuteschnappen (vgl. Abb. 2), inhärent in einem Neuronennetzwerk, das verschiedene merkmalanalyisierende, lokalisierende und sensomotorische Funktionen erfüllt – entsprechend des Konzepts der „sensomotorischen Codes“ (EWERT [32]). Jeder Kreis symbolisiert eine Population von Neuronen, die der gleichen Klasse angehören. T 3 und T1.3 sind ortsbestimmende Neuronen; weitere Erklärungen s. Text und Abb. 8. Ovale Symbole stehen für Neuronennetzwerke motorischer Koordinationssysteme; sie haben Zugang zu den entsprechenden, am Zungenschlag beteiligten Motoneuronen (s. EWERT in NEUMANN und SCHARF [77]; EWERT u. a. [37]).

Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT

[61]; SCHMAJUK [86]) im Zusammenhang mit synaptischen Langzeitpotenzierungen (McNAUGHTON U. MORRIS [74]) zur Gedächtnisbildung im telencephalen Cortex (ARTOLA, BRÖCHER U. SINGER [7]) diskutiert wird. Hierbei handelt es sich keineswegs um ein „Lernzentrum“, sondern um eine für das Lernen wichtige Struktur, die in einem Makronetzwerk integriert ist. Sie spielt bei der Beurteilung des Bekanntheitsgrads eines Reizes eine Rolle (VINOGRADOVA [103], [104]; vgl. auch THINUS-BLANC [97]) und bestimmt – vermittelnd zwischen Gegenwart und Vergangenheit – gewissermaßen das zukünftige Reagieren. Die Untersuchungen an Kröten zeigen, daß in einem solchen Makronetzwerk durch Läsion des ventromedialen Palliums die species-universelle Objektunterscheidung – nachdem sie durch Lernen verändert worden war – wieder hervortritt.

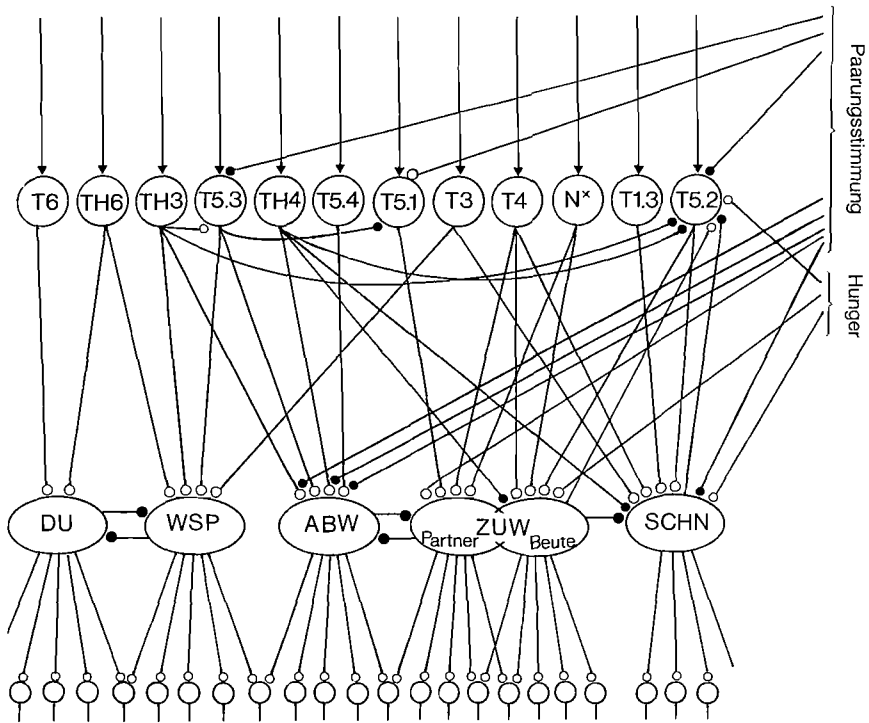
Das Lernparadigma der „Handfütterung“ ist neurobiologisch von heuristischem Interesse. Im Biotop tritt es nicht auf. Kröten, deren Hunger nur dann gestillt wird, wenn ein Feind (Hand) das Futter (Mehlwurm) reicht, gewöhnen sich mit der Zeit an den Feind, nehmen das Futter an und assoziieren ihn mit Nahrung. Den Feind von Beuteobjekten nicht mehr unterscheiden zu können und in fast allem das gleiche zu sehen, kommt in der Auswirkung einem Defekt im Praetectum gleich. Die „Handzahnheit“ der Kröte ist eine Nebenwirkung der Lernpotenz. Sie führt uns vor Augen, in welche Lage ein Vertebratengehirn

Abb. 23. Beispiele kornmandoauslösender Systeme, die ihre sensorimotorischen Codes motorischen Koordinationssystemen für verschiedene Verhaltensmuster übermitteln: Ducken (DU), Wegspringen (WSP), Abwendung (ABW), Zuwendung (ZUW), Schnappen (SCHN). Mit dem Hungerzustand oder der Paarungsstimmung sind unterschiedliche modulatorische Einflüsse verbunden. Offene kleine Kreissymbole kennzeichnen erregende und gefüllte Kreissymbole hemmende Wirkungen; weitere Erläuterungen s. Abb. 22.

Reaktionscharakteristika von Tecturn (T) und praetectalen Thalamusneuronen (TH) als Kornmandoelemente; T6: großes bewegtes Objekt im oberen Gesichtsfeld; TH6: großes sich annäherndes Objekt; TH3*, T5.3": großes bewegtes Objekt, Sensibilität für dessen **Flächenänderung** quer zur Bewegungsrichtung; TH4*: großes bewegtes Objekt, das rezeptive Feld entspricht dem Gesichtsfeld eines Auges; T5.4*: selektiv für **allseitig** ausgedehnte kompakte Objekte; T5.1*: relativ großes bewegtes Objekt, Sensitivität für dessen **Flächenausdehnung** parallel zur Bewegungsrichtung; T3*: sich näherndes Objekt; T4*: wie T5.1, das rezeptive Feld entspricht dem Gesichtsfeld eines Auges; N: Signal über Körperposition; T1.3: binokulare Tiefensensibilität; T5.2: figurale Beute-Selektivität.

(*): Der projektive Charakter dieser Neuronentypen konnte mit Hilfe der antidromen Stimulations/Ableittechnik eindeutig bewiesen werden (nach EWERT [29], [30], [32]; EWERT u. a. [36], [39]; SATOU U. EWERT [85]).

Zeichnung: JÖRG-PETER EWERT



– relativ niedriger Organisationsstufe – gebracht werden kann, wenn es wiederholt derselben extremen Konditionierungssituation ausgesetzt wird.

Die Beute/Duft-Assoziation, bei der nur in Anwesenheit des bekannten Beutedufts visuelle Hemmungsprozesse abgeschwächt werden, könnte für die Kröte in der Natur vorteilhaft sein. Es würde ihr z. B. ermöglichen, angesichts eines „Beuteschwarms“ Beute zu fangen. Treten Beuteobjekte in Vielzahl als „Schwarm“ auf, dann ist der Beutefang der Kröte visuell gehemmt. Hat die Kröte erst einmal den Beuteduft beim Fressen assoziiert, dann schnappt sie „olfaktorisch enthemmt“ auch in das Gewimmel. Zwar ist die Schnappreaktion nicht zielsicher, doch ist ein Fangerfolg angesichts der Beutedichte garantiert. Beispiel: Im Freiland gefangene Erdkröten lassen sich im Labor nur schwer füttern, wenn vor sie eine mit Mehlwürmern gefüllte Schale gestellt wird. Sie kennen Mehlwürmer nicht, und angesichts deren „Gewimmels“ ist ihr Beutefang gehemmt. Erst wenn sie den Mehlwurmduft beim Schnappen einzelner Mehlwürmer assoziiert haben, fressen sie „olfaktorisch enthemmt“ auch aus

dem Napf. Zweifellos könnte sich die Lernfähigkeit dieses Lernparadigmas in der Natur für die Kröte nachteilig auswirken, denn in Anwesenheit von bekanntem Beuteduft sinkt ihre Furcht vor großen gefährlichen Objekten. So begegnen wir bei Wirbeltieren niederer Organisationsstufe vielfältigen Aspekten der Lernfähigkeit und werden uns damit um so mehr der Komplexität auf höchster Organisationsstufe – Mensch – bewußt.

d) Übergeordnete Gesichtspunkte: Abbildung, Determiniertheit, Offenheit

Während auf der einen Seite das reduzierende Vorgehen als notwendige Einschränkung kritisch beleuchtet wurde, gewinnen wir auf der anderen Seite Einblicke in subtile effiziente Informationsverarbeitungsprinzipien. Damit stellt sich die Frage, ob die Kröte von diesem Können beim Beutefang in ihrem Lebensraum überhaupt hinreichend Gebrauch macht. Zwar konnte ein Mitarbeiter in Puerto Rico feststellen, daß auch ein auf einem Blatt sitzender tropischer Baumfrosch *Eleutherodactylus coqui* die W- und A-Konfiguration eines bewegten Streichholzes beutegerecht unterscheidet, doch wie häufig treten in der Natur bewegte Objekte in A-Konfiguration auf, so daß W/A-Unterscheidung notwendig ist? Wie oft bewegen sich vor der Erdkröte Objekte in vertikaler oder schräger Richtung, so daß Bewegungsrichtungsinvarianz der Objektunterscheidung erforderlich ist?

Allgemein gefragt: Bilden sich in den hier erkannten Fähigkeiten des Gehirns die natürlichen Bedürfnisse der Kröte ab? Oder sind solche Fähigkeiten, in denen wir z.B. das ökonomische „Implicit Computing“ (STEVENS [94]) erkennen, inhärent in der aufgabenbezogenen Verarbeitungsstruktur? Für ein System, das auf Unterscheidung bewegter Objekte spezialisiert ist, bildet die Bewegungsebene eine geeignete Bezugsgröße. W/A-Unterscheidung als extremer figuraler Kontrast und Invarianz gegenüber der Bewegungsrichtung treten damit zwangsläufig auf.

In diesem Fragenkomplex stehen auch die Befunde der Simulationsversuche mit künstlichen neuronalen Netzen, deren Fähigkeiten über das Eintrainierte hinausgehen. Determiniertheit muß also Offenheit nicht ausschließen. Zweifellos enthält das relativ einfache KNN nicht die Komplexität des Krötenhirns, und sein Training vollzieht nicht die Prozesse der Evolution. Dennoch zeigt uns das Studium solcher Netze, daß durch Forderung bestimmter Fähigkeiten auch unvorhersehbare Eigenschaften als Nebenwirkung – sozusagen als Beigabe – entstehen können. Damit stellt sich generell die Frage nach „neuraler Potenz“^c. Was wird im Gehirn genutzt, welche Möglichkeiten bleiben unausgeschöpft? Was ist angelegt, um sich – deterministisch betrachtet – in der Phylogenese bei

Bedarf zu differenzieren? Wir haben früher darauf hingewiesen (EWERT U. V. SEELEN [42]), daß jenes Verarbeitungsprinzip, das bei Kröten das Beuteschema abgrenzt, möglicherweise bei Vertretern anderer Tierstämme für entsprechende Aufgaben eingesetzt wird. PRETE [80] hat es kürzlich bei der Gottesanbeterin, einem räuberisch lebenden Insekt, nachgewiesen.

e) Anwendungsorientierte neuroinformatische Aspekte

Angenommen, einem Ingenieur wird die Aufgabe gestellt, ein bildverarbeitendes System zu entwickeln, das

- a) bewegte Objekte wahrnimmt,
- b) bewegte Objekte (rechtwinklig oder elliptisch) nach Form und Größe dimensioniert,
- c) die Dimensionierung unabhängig vom Ort des bewegten Objekts und von der Richtung der Bewegung trifft,
- d) bewegte Objekte aufgrund h e r Dimensionen klassifiziert.

Auf den ersten Blick erscheint die Aufgabe nicht sehr anspruchsvoll, wenn nicht die Invarianzbedingung c) zu erfüllen wäre. Die Erdkröte, die bei der Erkundung ihres Lebensraums mit prinzipiell vergleichbaren Aufgaben konfrontiert ist, hat diese Aufgaben gelöst. „Philosophien“ solcher Verarbeitungsprinzipien können anwendungsorientiert in die Entwicklung künstlicher neuronaler Netze einfließen. An die neurobiologischen Befunde anknüpfend, sind folgende Aspekte von Interesse:

1. Merkmalsbeziehungs-Algorithmus für Unterscheidung bewegter Objekte,
2. Prinzip paralleler Merkmalerfassung und interaktiver Merkmalszuordnung,
3. Robustheit der Klassifizierung durch Relativität der Merkmalszuordnung,
4. Invarianzen durch implizite Verarbeitungsprozesse,
5. Änderung der Klassenbildung durch adaptive Verstellung von Netzwerkparametern (FINGERLING U. a. [44]).

In der „Experimentierplattform Kröte/Roboter“ ist der Brückenschlag von der Biologie zur Technik zunächst heuristisch von Interesse. Die Aufgabenstellung des künstlichen neuronalen Netzes wird dahingehend erweitert, daß der Roboter a) Objekte nach Längen sortiert, b) mit verändertem Greifer Objekte aus unterschiedlicher Bandposition erfaßt sowie seine Greifbewegung der Dimension des Objekts entsprechend anpaßt und c) Objekte bei variabler Fließbandgeschwindigkeit und unterschiedlicher Kamerastellung greift, wofür sich die Invarianz der Berechnungen gegenüber der Bewegungsgeschwindigkeit und der Bewegungsrichtung von Vorteil erweist. Die Experimentierplatt-

form steht exemplarisch für Aufgaben, in denen bewegte bzw. sich bewegende Objekte dimensioniert und klassifiziert werden sollen.

Filmbeschreibung

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Der Beutefang der Erdkröte wird durch zentralnervöse Auslösesysteme gesteuert, die Beute erkennen und je nach Lokalisation der Beute unterschiedliche Handlungen auslösen; Beute seitlich: Zuwenden; Beute entfernt: Annähern; Beute nah: Fixieren und Zuschnappen.

Der Beuteschlüsselreiz läßt sich im Labor analysieren: Mit dieser Versuchsvorrichtung können verschiedene Attrappen gewählt und in der Ebene einer Arena bewegt werden. Als Beuteattrappe dient ein horizontaler Streifen aus schwarzem Karton; nur wenn er bewegt wird, wendet sich die Kröte ihm zu – und schnappt.

Bewegung ist also ein wichtiges Merkmal des Beuteschlüsselreizes. Welchen Einfluß hat die Form? Die einfachste Änderung ist, den Streifen in vertikaler Anordnung zu bewegen. Ein horizontaler Streifen wird als Beute erkannt – ein vertikaler Streifen dagegen nicht. Um zu untersuchen, wann die Kröte die Entscheidung „Beute“ oder „Nichtbeute“ trifft, wird sie in ein Glasgefäß gesetzt, so daß sie sich dem Objekt nicht nähern kann. Offensichtlich trifft die Kröte diese Entscheidung bereits vor der Zuwendung. Vertikaler Streifen im seitlichen Gesichtsfeld: keine Reaktion. Horizontaler Streifen: sofortige Zuwendung.

Eine Änderung des Reizparameters. Bewegungsgeschwindigkeit beeinflußt zwar die Wendeaktivität, die Bevorzugung des Horizontalstreifens bleibt jedoch erhalten. Entsprechendes gilt auch für diskontinuierliche, ruckartige Bewegungen der Attrappe. Welches Merkmal der bewegten Streifen signalisiert Beute oder Nichtbeute? Ist es wirklich die Orientierung der Streifenlängsachse im Raum? Dies läßt sich mit Hilfe einer Versuchsanordnung prüfen, in der schwarze Streifen auf weißem Laufband das Gesichtsfeld der Kröte in unterschiedlicher Richtung durchqueren. Die Versuchsergebnisse sprechen für sich: Ein Horizontalstreifen, in horizontaler Richtung bewegt, löst Beutefang aus; vor einem gleichlangen Vertikalstreifen, in derselben Richtung bewegt, wendet sich die Kröte sogar ab. Der Vertikalstreifen, in vertikaler Richtung bewegt, signalisiert überraschenderweise Beute. Der Horizontalstreifen in vertikaler Bewegungsrichtung bleibt unbeantwortet. Entsprechende Befunde gelten für diagonale Bewegungsrichtung.

Im Laborjargon sprechen wir von „Wurmkonfiguration“, wenn die Längsachse eines Streifens parallel zur Bewegungsrichtung verläuft, und von „Antiwurmkonfiguration“, wenn die Längsachse eines Streifens quer zur Bewegungsrichtung ausgerichtet ist. Diese Präferenz Wurm gegenüber Antiwurm ist Bestandteil eines angeborenen species-gemeinsamen Musterunterscheidungsvermögens.

Gilt dies auch für diskontinuierliche Muster? Ein bewegtes Meines Quadrat löst nur geringe Beutefangaktivität aus. Zwei Quadrate dicht hintereinander wirken etwas stärker; Hinzufügen mehrerer Quadrate erhöht deutlich die Auslösewirkung; Erweiterung dieses Reizmusters quer zur Bewegungsrichtung durch ein Meines Quadrat darüber reduziert dagegen die Auslösewirkung. Hinzufügen eines weiteren Quadrates hat ähnlichen Effekt.

Daraus ist zu schließen, daß eine zusätzliche Musterausdehnung quer zur Bewegungsrichtung die Ähnlichkeit mit der Beute senkt, während Musterausdehnung nur parallel zur Bewegungsrichtung – in relevanten Grenzen – die Beuteähnlichkeit erhöht. Wir suchen jetzt nach den neurophysiologischen Grundlagen für solche Musterunterscheidungen.

Das Gehirn der Kröte besteht aus Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Kleinhirn und Nachhirn. Netzhaut und Sehnerv sind – entwicklungsgeschichtlich gesehen – vorgeschobene Abschnitte des Zwischenhirns. In der Retina ist jeweils ein Bereich von Rezeptorzellen über zwischengeschaltete Neuronen mit einer Ganglienzelle verbunden. Der entsprechende Bereich des Gesichtsfeldes heißt rezeptives Feld; hier das rezeptive Feld einer Ganglienzelle, deren Axon als Bestandteil des Sehnerven mit Neuronen des Tectum opticum im gegenüberliegenden Mittelhirn bzw. mit Neuronen des prätealen Thalamus im gegenüberliegenden Zwischenhirn in Kontakt steht – Amphibien besitzen eine totale Sehnervenkreuzung.

Wenn ein Objekt durch das rezeptive Feld eines solchen Neurons bewegt wird, kann dessen Impulsantwort, mit Hilfe einer Mikroelektrode abgeleitet, hörbar gemacht und auf dem Schirm eines Oszilloskops sichtbar gemacht werden. Mit Hilfe dieser Perimeterapparatur können den Verhaltensversuchen entsprechende visuelle Reizmuster auf einem Laufband in verschiedenen Richtungen durch das rezeptive Feld bewegt werden. Die Kröte ist während der Ableitungen völlig schmerzfrei pharmakologisch ruhiggestellt.

Zunächst Ableitungen eines Neurons aus dem Tectum opticum. Auf einen wurmförmig bewegten Streifen feuert es mit hoher Impulsfrequenz; derselbe Streifen in Antiwurmkonfiguration bleibt praktisch unbeantwortet. Die Wurm-

präferenz ist unabhängig von der Bewegungsrichtung. Zum Vergleich Ableitungen von einem Neuron aus dem praectectalen Thalamus mit entgegengesetzter Antwortcharakteristik. Dieses Neuron hat also eine Antiwurmpräferenz.

Viele Neuronentypen sind detailliert untersucht worden. Welche Aufgaben könnten sie für die Verhaltensauslösung erfüllen? Nach einer Arbeitshypothese wird visuelle Information – durch Neuronen der Retina vorgefiltert – über den Sehnerv Neuronen des Mittelhirns und gleichzeitig Neuronen des Zwischenhirns zugeführt. Bestimmte Neuronensysteme, T5.1, im Tectum opticum berücksichtigen von der Fläche eines bewegten Objekts hauptsächlich seine Länge in der Bewegungsrichtung. Andere dagegen, TH3, die im Thalamus liegen, berücksichtigen von der Fläche des Objekts überwiegend seine Ausdehnung quer zur Bewegungsrichtung. Bei wechselnder Bewegungsrichtung des Reizobjektes bleiben diese Zuordnungen erhalten.

Die Hypothese besagt, daß Tectumneuronen eines Typs T5.2 erregende Einflüsse von T5.1-Neuronen und gleichzeitig hemmende Einflüsse von TH3-Neuronen erhalten. Wird TH3 nicht erregt und somit T5.2 nicht gehemmt, wird Beutefang ausgelöst. Andere thalamische Neuronentypen, TH4, erhalten erregende Einflüsse von TH3-Neuronen und erregende Einflüsse von T5.1-Neuronen. Diese additive Interaktion bestimmt Feindmerkmale und löst Flucht aus.

Die Neuronensysteme können in unserem Modell folgende Zustände annehmen: nicht aktiviert, schwach oder stark erregt oder gehemmt. Der wurmförmig bewegte Streifen erregt T5.1-Neuronen stark und TH3-Neuronen schwach. Dieses führt zu keiner Hemmung von T5.2 und nur zu schwacher Erregung von TH4, so daß Beutefang und kein Fluchtverhalten ausgelöst wird.

Wird ein Streifen in Antiwurmkonfiguration bewegt, dann sind TH3-Neuronen stark und T5.1-Neuronen schwach erregt. Entsprechend wird T5.2 gehemmt, so daß kein Beutefang ausgelöst wird. Die mäßige Erregung von TH4 führt noch nicht zu Fluchtverhalten.

Ein großes bewegtes Objekt aktiviert T5.1-Neuronen und TH3-Neuronen. T5.2-Neuronen können aufgrund des hemmenden Einflusses von TH3 nicht erregt werden. TH4-Neuronen werden jedoch von T5.1 und TH3 stark aktiviert, so daß Fluchtmotorik ausgelöst wird.

Solche Neuronenschaltungen sind in Verbindung mit dem zugeordneten Auge in jeder Hirnhälfte ausgebildet. Sie werden durch Systeme beeinflusst, die für die Handlungsbereitschaft verantwortlich sind, in diesem Modell jedoch nicht

berücksichtigt werden. Es gibt eine Methode, mit der untersucht werden kann, ob visuelle Reizmuster der Hypothese entsprechend unterschiedliche Aktivitäten im Krötenhirn bewirken. Verabreicht man den Tieren ^{14}C -markierte 2-Desoxyglukose, so verwechseln aktive Neuronen diese radioaktive Substanz mit Glukose, können sie jedoch nicht abbauen. Je aktiver Neuronen sind, desto mehr Radioaktivität speichern sie.

Dies ist das autoradiographische Bild eines histologischen Schnitts durch den Zwischenhirn-/Mittelhirnbereich einer Erdkröte, deren linkem Auge der Antiwurmstreifen eine Zeitlang geboten wurde. Entsprechend der Radioaktivität war die neuronale Aktivität in der rechten Hirnhälfte zwar etwas höher, eine Differenzierung zwischen Tectum opticum und praectectalem Thalamus ist jedoch kaum zu erkennen.

Das autoradiographische Bild läßt sich mit Hilfe eines Computers in Stufen analysieren und farbcodieren. Bei der Auswahl dieses Codes steigt die Radioaktivität in Richtung warmer Farben an. Übereinstimmend mit der Hypothese ist bei der Darbietung des Antiwurms der praectectale Thalamus deutlich stärker aktiviert als das Tectum.

Einer anderen Kröte wurde beidäugig wiederholt eine großflächige Feindattrappe geboten. Entsprechend sind in beiden Hirnhälften das Tectum stark und verschiedene Strukturen des praectectalen Thalamus besonders stark aktiviert. Hier die gleiche Hirnschnittebene einer Kröte, der im binokularen Gesichtsfeld wiederholt eine wurmförmige Beuteattrappe angeboten wurde. Bei der Überblendung hintereinanderliegender Hirnschnitte wird deutlich, daß die Teile des Tectum besonders stark aktiviert sind, die dem Schnappbereich des Gesichtsfeldes entsprechen.

Zurück zum Modell. Nach der Hypothese beruht die Entscheidung Beute/Feind auf paralleler Verarbeitung retinaler Information in praectectalen und tectalen Neuronenpopulationen und deren Zusammenwirken. Was geschieht, wenn man diese Verbindungen operativ durchtrennt? Ein großes bewegtes Quadrat aktiviert TH3- und T5.1-Neuronen; infolge der Durchtrennung fehlt dann jedoch der verstärkende Effekt in TH4 und der hemmende Einfluß auf T5.2. Jetzt sollte die Feindattrappe Beutefang auslösen. Das geschieht wie vorausgesagt; die operierte Kröte antwortet auf alles, was sich bewegt, mit Beutefang; ein großes bewegtes Quadrat, dessen Schatten, eine große Kreisscheibe, ein Streifen in Antiwurmkonfiguration. Selbst eine Spielzeuglokomotive wird von der operierten, hirndefekten Kröte verfolgt.

Theoretisch müßte das Krötenhirn auch durch Lernen das species-gemeinsame Beuteschema erweitern können. Es wäre lediglich notwendig, TH3 zu

hemmen, so daß die Hemmung von T5.2 entfällt. Normalerweise reagieren Kröten auf große bewegte Objekte mit Flucht. Durch Handfütterung kann eine Kröte trainiert werden, die Hand in ihr Beuteschema einzubeziehen: Eine nicht trainierte Kröte zögert, bevor sie einen Mehlwurm aus der Hand des Experimentators schnappt. Diese Fütterungsmethode wird täglich wiederholt, bis die Kröte mit der Reizsituation vertraut ist und die Beute annimmt. Nach einigen Tagen löst sogar die bewegte Hand allein Beutefang aus. Generalisierend bezieht die Kröte auch ein großes, bewegtes schwarzes Quadrat ins Beuteschema ein. Selbst ein Streifen in Antiwurmkonfiguration löst Beutefangverhalten aus.

Daraus ist zu schließen, daß das spezies-gemeinsame Beuteerkennen durch Lernen individuell verändert worden ist. Werden der Kröte in der Trainingsphase sowohl Beute als auch Hand geboten, hat sie entsprechend unserem Verknüpfungsschema zwei Möglichkeiten, sich zu entscheiden. Die Hand müßte Flucht auslösen, der Wurm dagegen Beutefang. Gibt es im Gehirn der Kröte Neuronensysteme, die durch Beute- und Feindinformation sensitiviert werden? Dann könnte in der Lernphase durch Hemmung von TH3 die Hemmung von T5.2 aufgehoben und somit Beutefang gefördert werden. In der Kannphase sollte die Hand allein Beutefang auslösen. Zunächst werden TH3 und T5.1 stark erregt, T5.2 jedoch gehemmt. TH4 aktiviert das sensitive Neuron, wodurch TH3 rückwirkend gehemmt, T5.2 enthemmt – und folglich Beutefang ausgelöst wird. Dieses ist mit einer Generalisierung des Beuteschemas verbunden: Das große bewegte Quadrat löst die gleichen Prozesse aus wie die Hand. Der Antiwurm erregt nur TH3 stark. T5.2 wird gehemmt, und TH4 aktiviert das sensitive Neuron. Daher wird wiederum TH3 gehemmt, T5.2 enthemmt und somit Beutefang ausgelöst.

An der konditionierten Kröte, die auf ein großes bewegtes Objekt mit Beutefang reagiert, kann nach Verabreichung ¹⁴C-markierter 2-Desoxyglukose gezeigt werden, daß es im Vorderhirn solch einen sensitivierten Neuronenbereich gibt. Im farbcodierten autoradiographischen Bild eines Querschnittes durch das Telencephalon einer einäugig trainierten Kröte ist vor allem das ventrale mediale Pallium in der entsprechenden Hirnhälfte stärker aktiviert. Wenn dieser phylogenetische Vorläufer des Hippocampus, der bei Säugern für das Lernen eine wichtige Rolle spielt, bei konditionierten Kröten zerstört ist, dann unterscheiden sie bewegte Objekte wieder nach ihrem species-gemeinsamen Beuteschema: Die in der Stammesgeschichte geknüpfte Neuronenschaltung dominiert. Zwar kennen wir nicht die phylogenetischen Anpassungsprozesse ihrer Verknüpfung. Prinzipiell läßt sich jedoch mit Hilfe neuronennähnlich vernetzter Rechnerbausteine zeigen, daß durch Anpassung von Verknüpfungsparametern Objektunterscheidung möglich ist.

In diesem künstlichen neuronalen Netz hat ein Raster von 16 Eingabeneuronen die Funktion retinaler Ganglienzellen; sie sind über 9 verarbeitende Neuronen der Zwischenschicht mit 2 Ausgangsneuronen verknüpft. Diese sollen das Bild auf der Retina nach den Kriterien „Beute“ – bzw. „Feind“ – quantitativ bewerten. Das Netz wird auf die Unterscheidung längs und quer zur Bewegungsrichtung ausgedehnter Flächen entsprechend einem mathematischen Algorithmus trainiert, bis es die Aufgabe beherrscht.

Ein Streifen in Wurmkonfiguration. Das Netz entscheidet: Beute. Es erfolgt sogar eine differenzierte Bewertung. Der Bewertungsindex kann maximal den Wert 1 annehmen. Derselbe Streifen in Antiwurmkonfiguration. Das Netz betrachtet ihn mit 0,72 als feindlich. Ein großes quadratisches Objekt. Für das Netz ist es mit 0,8 feindähnlich. Die Fähigkeiten dieses Netzes gehen über das minimale Training hinaus. So wird ein Horizontalstreifen mit oberhalb angeordnetem Punkt mit 0,6 eher feindlich als beuteähnlich bewertet. Bei veränderter Bewegungsrichtung ist die Musterbewertung dem Training entsprechend: Wurmkonfiguration – Beute, Antiwurmkonfiguration – feindlich, großes Quadrat – Feind.

Was geschieht, wenn in diesem Netz ein bestimmtes verarbeitendes Neuron ausgeschaltet wird? Das große Quadrat wird jetzt nur noch mit 0,43 als feindlich, dagegen mit 0,89 als beuteähnlich bewertet. Der Antiwurm wird ebenfalls relativ hoch als Beute eingestuft. Die Feindbewertung ist mit 0,31 etwas niedriger als beim Quadrat. Der Wurm wird auch vom defekten Netz als Beute betrachtet. Seine Einstufung als Feind hat mit 0,06 den geringsten Wert. Für alle Reizmuster dominiert im defekten Netz zwar die Bewertung „Beute“, eine Differenzierung nach ihrem „Feindcharakter“ ist jedoch erhalten geblieben.

Die Detektionsfähigkeit eines künstlichen neuronalen Netzes kann technisch genutzt werden, z. B. zum Sortieren von Objekten: Hier ist das Modell eines Ablaufgleises auf schiefer Ebene installiert. Die Waggons sollen entsprechend ihrer unterschiedlichen längs bzw. quer zur Fahrtrichtung orientierten Beladung auf zwei verschiedene Gleise sortiert werden. Zum Test der Bewegungsrichtungsinvarianz dient die rechtwinklige Gleiskreuzung im Blickfeld einer Videokamera. Nach Überfahren eines Magnetkontakts vor der Kreuzung löst jeder Waggon zwei Videobilder aus. Das Differenzbild wird vom künstlichen neuronalen Netz ausgewertet und zur Steuerung einer Kreuzungsweiche verwandt. Die Waggons sind den entsprechenden Gleisen zugeordnet worden.

In der Praxis können künstliche neuronale Netze Roboter steuern. Wenn das Objekt parallel zur Laufrichtung eines Fließbands ausgerichtet ist, greift der Roboter danach. Andere Objekte werden ignoriert. Damit ist die Brücke von

der Biologie zur Robotik geschlagen. Dieses Beispiel ist anwendungsbezogen und deshalb von heuristischem Interesse; denn hiermit öffnet sich gleichsam die Pforte für komplexere Technologien, die von Problemlösungen der Natur profitieren. Lebende Systeme sind die Beweise für Lösungen, die sich in der Evolution in Anpassung an verschiedene Aufgabenstellungen herausgebildet haben.

English Version of the Spoken Commentary

Image processing in the visual system of the common toad. Behaviour, brain function, artificial neuronal net. Prey-catching in the common toad is elicited by central nervous releasing systems that recognize prey and, depending on its localization, select the appropriate action pattern: Prey laterally — turning; prey far afield — approaching; prey close to the toad — fixating and snapping.

The prey sign stimulus can be analyzed in the laboratory: In this experimental set-up, different stimulus objects can be selected and be moved in the plane of an arena. As prey dummy serves a horizontally oriented stripe of black cardboard; only when it is moved, the toad turns towards it — and snaps.

Thus, movement is an important feature of the prey sign stimulus. What is the influence of shape? The simplest change is moving the stripe in vertical orientation. A horizontal stripe is recognized as prey, a vertical stripe is ignored. To analyze, when the toad comes to the decision "prey" or "non-prey", the animal is placed inside a glass vessel, so that it cannot approach the object. Obviously, the toad comes to this decision before it turns. Vertical stripe in the lateral visual field: no response. Horizontal stripe: immediate response.

Changing the stimulus Parameter „velocity“ influences the turning activity, however, the preference of the horizontal stripe is preserved. This also holds for discontinuous, jerky movements of the dummy. Which feature of the stripes signals prey or non-prey? Is it really the stripe orientation in space? This can be tested by means of a procedure in which black stripes on a white moving belt traverse the toad's visual field in the vertical plane in different directions. The results speak for themselves: A horizontal stripe moving in horizontal direction elicits prey-catching; faced with the vertical stripe of the same length moving in horizontal direction, the toad even turns away. The vertical stripe moving in vertical direction, surprisingly, signals prey. The horizontal stripe moving in vertical direction, however, remains unresponded. Corresponding results are obtained for diagonal direction of movement.

In laboratory jargon we speak of "worm" configuration, if the longer axis of a stripe is oriented parallel to its direction of movement and of "anti-worm"

configuration, in case the longer axis of this stripe is oriented perpendicular to the direction of movement. The worm to anti-worm preference results from a species-common pattern discrimination ability.

Does this hold also for segmented patterns? A moving small square elicits weak prey-catching activity only. Two squares closely moving, one behind the other, are more effective; adding further squares clearly raises the efficacy; extending this pattern perpendicular to the direction of movement by a small square above, however, reduces the releasing value. Adding a further square in such a position has a similar effect.

It can be concluded that an extension of a pattern perpendicular to the direction of movement reduces its resemblance to prey, while extension of a pattern parallel to the direction of movement — within behaviorally relevant limits — increases prey resemblance. We are searching now for the neurophysiological basis of such pattern discrimination.

The toad's brain consists of the telencephalon, diencephalon, mesencephalon, cerebellum, and myelencephalon. Retina and optic nerve represent — embryonically — a protuberance of the diencephalon. In the retina, an area of receptor cells — via interneurons — is connected to a ganglion cell. The region of the visual field it corresponds to is called receptive field; this is the receptive field of a ganglion cell whose axon — travelling in the optic nerve — contacts neurons in the optic tectum of the contralateral midbrain, or neurons of the pretectal thalamus of the contralateral diencephalon, respectively. Amphibians have a total optic chiasm.

When an object is moved through the receptive field of such a neuron, its impulse response can be recorded by means of a microelectrode, made audible, and visualized on an oscilloscope. By means of a perimetric apparatus, visual stimulus patterns — corresponding to the behavioral experiments — can be moved on a belt in different directions through a neuron's receptive field. During the recordings, the toad is anesthetized and pharmacologically immobilized.

First recordings from a neuron of the optic tectum. To a worm-like moving stripe, the neuron fires with high impulse frequency; the same stripe in anti-worm configuration remains practically unresponded. The worm preference is independent of the direction of movement. For comparison, recordings from a neuron of the pretectal thalamus, displaying opposite response property. This neuron actually shows an anti-worm preference.

Many types of neurons have been investigated. What function may they fulfill for the release of behavior? A working hypothesis suggests that visual information — prefiltered by retinal neurons — is transmitted via the optic nerve to neurons of the midbrain and simultaneously to neurons of the diencephalon. Certain neuronal systems T5.1 in the optic tectum evaluate from the area of a moving object preferably its extension parallel to the direction of movement. Conversely, other TH3 in the thalamus evaluate from the area of the object predominantly its extension perpendicular to the direction of movement. For different directions of movement, these correlations remain unaltered.

The hypothesis suggests that tectal neurons of a type T5.2 receive excitatory influences from T5.1-neurons and simultaneously inhibitory influences from TH3-neurons. If TH3 is not activated and T5.2 thus not inhibited, prey-catching can be released. Other thalamic neuron types, TH4, receive both excitatory influences from TH3- and T5.1-neurons. This facilitatory interaction determines predator features and releases escape behavior.

In our model, the neuronal systems can display the following states: not activated, weakly, strongly activated, or inhibited. The worm-like moving stripe excites T5.1-neurons strongly and TH3-neurons weakly. This causes no inhibition of T5.2 and only weak excitation of TH4, so that prey-catching is elicited while the threshold for escape is not reached.

If a stripe is moved in anti-worm configuration, then TH3-neurons are strongly and T5.1 weakly excited. Consequently, T5.2 is inhibited, so that prey-catching cannot be elicited. The weak excitation in TH4 is not sufficient to activate escape.

A large moving square activates T5.1- and TH3-neurons relatively strongly. T5.2-neurons cannot be activated due to the inhibitory influence of TH3. The TH4-neurons, however, are excited strongly by T5.1 and TH3, so that escape is elicited.

Such neuronal circuits in connection with each eye are established in each brain hemisphere; they are influenced by systems responsible for motivation which, however, are not considered in this model. There is a method that allows one to check, whether visual stimulus patterns evoke different neural activity patterns in the toad's brain, according to the hypothesis. If ^{14}C -labeled 2-deoxyglucose is applied to the animals, active neurons confuse this radioactive substance with glucose, but cannot decompose it. The more active neurons are, the greater the stored radioactivity is.

This is the autoradiographic image of a histological transverse section through a diencephalic/mesencephalic brain region of a toad whose left eye was stimulated for a while with an anti-worm stripe. Regarding the radioactivity, the neural activity was somewhat higher in the right brain hemisphere, but a differentiation between optic tectum and pretectal thalamus can be hardly detected.

With the aid of a Computer, the autoradiographic image can be analyzed step-wise and color-coded. In the code chosen here, the radioactivity increases in the direction of warm colors. According to the hypothesis, during presentation of the anti-worm stimulus the pretectal thalamus is clearly stronger activated than the tectum.

Another toad was stimulated binocularly with a large predator dummy. Correspondingly, both brain hemispheres are activated, the tectum strongly and the various structures of the pretectal thalamus very strongly. Here, the comparable level of a brain section from a toad whose binocular visual field was repetitively traversed by a worm-like prey dummy. Fading the successive brain sections rostro-caudally, it is obvious that the bilateral areas of the tectum which correspond to the snapping region in the visual field, are activated very strongly.

Back to the model: According to the hypothesis, the decision prey/predator is based on parallel processing of retinal information in pretectal and tectal neuronal populations and their interactions. What happens when these connections are surgically interrupted? A large moving square activates TH3- and T5.1-neurons strongly; due to the defect, both the facilitation in TH4 and the inhibition of T5.2 fail to occur. Now the predator dummy should elicit prey-catching. That happens exactly as predicted. The brain-lesioned toad responds to anything that moves with prey-catching: a large moving square, its shadow, a big disc, a stripe in anti-worm configuration. Even a toy locomotive is pursued by the brain-lesioned toad.

Theoretically, a toad's brain should be able to extend the species-common prey schema individually, by learning. It would only be necessary to inhibit TH3, so that the inhibition of T5.2 fails to occur. Normally, toads respond to large moving objects with escape. By hand feeding a toad can be trained to include the hand in the prey schema: A naive toad hesitates before accepting a mealworm from the experimenter's hand. This feeding method is repeated daily until the toad becomes conditioned to the stimulus situation and snaps at the prey. After a fortnight, even the moving hand alone elicits prey capture. Generalizing, the toad includes also a large moving black square in its prey schema. Even a stripe in anti-worm configuration elicits prey-catching.

It can be concluded that the species-common prey-recognition is modified individually by learning. If in the training phase both the prey and the hand are offered, the toad has a choice according to this circuit: The hand should elicit escape, the worm prey-catching. Are there in the toad's brain neuronal systems that are sensitized by the combination of prey and predator information? Then in the learning phase, by inhibiting TH3, the inhibition of T5.2 could be cancelled and thus prey-catching be facilitated. In the performance phase, the hand alone should elicit prey-capture. Initially, TH3 and T5.1 are strongly activated, whereas T5.2 is inhibited. TH4 activates the sensitized neuron, whereby TH3 in turn is inhibited, T5.2 hence disinhibited and consequently prey-catching is released. That leads to a generalization of the prey-schema. The large moving square triggers the same processes as the hand. The anti-worm stimulus activates only TH3 strongly, T5.2 is inhibited, and TH4 activates the sensitized neuron. As a result TH3 is inhibited, T5.2 disinhibited and thus prey-catching released.

In a conditioned toad, responding to a large moving object with prey-catching, it can be shown after application of ^{14}C -labeled 2-deoxyglucose that in the telencephalon there is such a sensitized neuronal structure. In the color-coded autoradiographic image of a transverse section through the caudal telencephalon of a monocularly trained toad, particularly the ventral medial pallium in the corresponding contralateral brain hemisphere is strongly activated. If this phylogenetical precursor of the hippocampus — in mammals known to play a role in learning — is lesioned in the conditioned toad, then objects are discriminated again according to the species-common prey-schema: The neuronal network that has emerged during phylogeny dominates. We do not know the evolutionary adaptive processes that underlie its connection patterns. Principally, however, it can be shown that neuron-like connected artificial computing elements — through adjustments of their connective Parameters — are able to discriminate objects.

In this artificial neuronal net a matrix of 16 input neurons fulfills the function of retinal ganglion cells; they are connected via 9 processing interneurons — with 2 output neurons. They shall evaluate quantitatively an image on the retina according to the criteria “prey-like” and “predator-like”, respectively. The net is trained, according to a mathematical algorithm, to discriminate squares and stripes oriented parallel and perpendicular to the direction of movement, until the task is mastered.

A stripe in worm configuration. The net decides: prey. There is even a differentiated evaluation: The index maximally reaches the value 1. The same stripe in

anti-worm configuration. The net evaluates it with 0.72 predator-like. A large square object. For the net it is with 0.8 predator-like. The capability of this net even exceeds the training: A horizontal stripe with a small spot above is evaluated with 0.6 more threatening than prey-like. For different directions of movement, the object evaluations are appropriate to the training: worm configuration — prey, anti-worm configuration — predator-like, large square — predator.

What happens, if a certain interneuron of this net is eliminated? The large square now is evaluated with 0.43 predator-like only, but with 0.89 prey-like. The anti-worm is given a relatively high prey value, too. The predator value with 0.31 is somewhat lower than for the square. The worm is regarded as prey also by the lesioned net. Its classification as predator with 0.06 reaches the lowest value. In the lesioned net, for all tested stimulus patterns the evaluation prey dominates, but a differentiation according to their predator character is still present.

The feature-detecting property of an artificial neuronal net can be applied technically, such as for sorting objects: This is the model of a rail track system, installed at an inclined plane, sloping from left to right. The wagons shall be sorted on two tracks with reference to their load which is oriented in parallel or perpendicularly to the direction of movement. A rectangular track crossing, in the viewing field of a video camera, serves for the test of movement direction invariance. Before each wagon enters the crossing, it passes a rail contact that releases two video pictures. The difference picture is processed by the artificial neuronal net whose output triggers a rail shunt. The wagons are now assigned to the appropriate tracks.

In a practical task, an artificial neuronal net can trigger robotic movements. If an object is aligned parallel to the direction of a conveyor belt, the robot grasps toward it. Other objects are ignored. In this way the bridge is made from biology to robotics. The example is practice-related and therefore of heuristic interest; it opens so-to-speak the gateway for complex technologies which take advantage of solving problems that nature has managed. In fact, living systems are the proof of solutions which — in adaptation to various constraints — have emerged during evolution.

Bibliographic

Literatur¹

- [1] **ADELMAN, G.** (Hrsg.): *Neuroscience Year 1988: The Yearbook of the Encyclopedia of Neuroscience*. Boston 1989.
- [2] **AMARI, S.**, und **M. A. ARBIB** (Hrsg.): *Competition and Cooperation in Neural Nets. Lecture Notes in Biomathematics No. 45*. Berlin 1982.
- [3] **ARBIB, M. A.**: *The Metaphorical Brain 2. Neural Networks and Beyond*. New York 1989.
- [4] **ARBIB, M. A.**, und **S. AMARI** (Hrsg.): *Dynamic Interactions in Neural Networks: Models and Data. Research Notes in Neural Computing*. Bd. 1. New York 1990.
- [5] **ARBIB, M. A.**, und **J.-I?EWERT** (Hrsg.): *Visual Structures and Integrated Functions. Research Notes in Neural Computing 2*. Berlin 1991.
- [6] **ARKIN, R.**: *Neuroscience in Motion: the Application of Schema Theory to Mobile Robotics*. In: **EWERT** und **ARBIB** [35], 649–671.
- [7] **ARTOLA, A.**, **S. BRÖCHER** und **W. SINGER**: *Different Voltage-Dependent Thresholds for Inducing Long-Term Depression and Long-Term Potentiation in Slices of Rat Visual Cortex*. *Nature* **347** (1989), 338–342.
- [8] **AUTRUM, H.**, u. a. (Hrsg.): *Handbook of Sensory Physiology*. Bd. VII/2. Berlin 1977.
- [9] **BAERENDS, G. P.**: *Aufbau tierischen Verhaltens*. In: *Kükenthal* [68], Teil 10, Aufsatz 3, 1–32.
- [10] **BARLOW, H. B.**: *The Role of Single Neurons in the Psychology of Perception. The Twelfth Bartlett Memorial Lecture*. *Quart. J. Exp. Biol.* **37** (1985), 121–145.
- [11] **BELS, V. L.**, **M. CHARDON** und **P. VANDEVALLE** (Hrsg.): *Biomechanics of Feeding in Vertebrates*. Berlin 1994.
- [12] **BISCHOF, H.-J.**: *Neuroethologie*. Stuttgart 1989.
- [13] **BORCHERS, H.-W.**, und **J.-I?EWERT**: *Correlation Between Behavioral and Neuronal Activities of Toads Bufo bufo (L.) in Response to Moving Configurational Prey Stimuli*. *Behav. Processes* **4** (1979), 99–106.
- [14] **BRZOSKA, J.**, und **H. SCHNEIDER**: *Modification of Prey-Catching Behavior by Learning in the Common Toad (Bufo b. bufo L., Anura, Amphibia): Changes in Response to Visual Objects and Effects of Auditory Stimuli*. *Behav. Processes* **3** (1978), 125–136.
- [15] **BULLOCK, T. H.**: *Implications for Neuroethology from Comparative Neurophysiology*. In: **EWERT**, **CAPRANICA** und **INGLE** [18], 53–89.
- [16] **BURGHAGEN, H.**, und **J.-I?EWERT**: *Influence of the Background for Discriminating Object Motion from Self-Induced Motion in Toads Bufo bufo (L.)*. *J. Comp. Physiol.* **152** (1983), 241–249.

¹ Im vorangegangenen Text durch * gekennzeichnete Arbeiten sind in dem Übersichtsartikel von **EWERT** [30] ausführlich zitiert.

- [17] COLLETT, T.S.: **Stereopsis** in Toads. *Nature* **267** (1977), 349–351.
- [18] COTT, H.B.: **The Effectiveness of Protective Adaptations in the Hive-Bee, Illustrated by Experiments on the Feeding Reactions, Habit Formation and Memory of the Common Toad (*Bufo bufo bufo*)**. *Proc. Zool. Soc. (London)* **1** (1936), 113–133.
- [19] CREUTZFELDT, O.D.: **Gehirn und Geist**. Bursfelder Universitätsreden, Heft 5. Göttingen 1986.
- [20] DINGES, A.W., und J.-E. EWERT: **Interocular Transfer of Visual Associative Memory in Toads *Bufo bufo spinosus***. *Naturwiss.* **80** (1993), 285–286.
- [21] DISSE, D., J.C. EWERT, O. HESEBECK und E. LANGER: **Projektstudie „ODANN“: Objektdimensionieren mit ANN (ein Praktikumsprogramm zur Demonstration der Eigenschaften von artifiziellen neuronalen Netzen anhand einer neurobiologischen Fragestellung „die Wurm/Antiwurm-Unterscheidung bei der Erdkröte“)**. Kassel 1993.
- [22] ECKMILLER, R., G. HARTMANN und G. HAUSKE: **Parallel Processing in Neural Systems and Computers**. Amsterdam 1990.
- [23] EDELMAN, G.M., W.E. GALL und W.M. COWAN (Hrsg.): **Dynamic Aspects of Neocortical Function**. New York 1984.
- [24] ELLEN, E. und C. THINUS-BLANC (Hrsg.): **Cognitive Processes and Spatial Orientation in Animal and Man**. Bd. 1. Dordrecht 1987.
- [25] ESSOR, A. H. (Hrsg.): **Behavior and Environment**. New York 1971.
- [26] EWERT, J.-P.: **Der Einfluß von Zwischenhirndefekten auf die Visuomotorik im Beute- und Fluchtverhalten der Erdkröte (*Bufo bufo L.*)**. *Z. Vergl. Physiol.* **61** (1968), 41–70.
- [27] EWERT, J.-E.: **Quantitative Analyse von Reiz-Reaktions-Beziehungen bei visuellem Auslösen der Beutefang-Wendereaktion der Erdkröte (*Bufo bufo L.*)**. *Pflügers Arch.* **308** (1969), 225–243.
- [28] EWERT, J.-P.: **The Neural Basis of Visually Guided Behavior**. *Sci. Amer.* **230** (1974), 34–42.
- [29] EWERT, J.-E.: **Neuro-Ethologie. Einführung in die neurophysiologischen Grundlagen des Verhaltens**. Berlin 1976 (englische Ausgabe: *Neuroethology, Introduction to the Neurophysiological Fundamentals of Behavior*. Berlin 1980).
- [30] EWERT, J.-E.: **Tectal Mechanisms that Underlie Prey-Catching and Avoidance Behaviors in Toads**. In: VANEGAS [102], 247–416.
- [31] EWERT, J.-E.: **The Niko Tinbergen Lecture 1983: Concepts in Vertebrate Neuroethology**. *Anim. Behav.* **33** (1985), 1–29.
- [32] EWERT, J.-E.: **Neuroethology of Releasing Mechanisms: Prey-Catching in Toads**. *Behav. Brain Sci.* **10** (1987), 337–405.
- [33] EWERT, J.-E.: **Instinct, Current Concepts**. In: ADELMAN [1], 83–88.
- [34] EWERT, J.-E.: **Neuroethology of an Object Features Relating Algorithm and Its Modification by Learning**. *Rev. Neurosci.* **3** (1992), 45–63.
- [35] EWERT, J.-P., und M.A. ARBIB (Hrsg.): **Visuomotor Coordination: Amphibians, Comparisons, Models, and Robots**. New York 1989.

- [36] EWERT, J.-P., T.W. BENEKE, H. BUXBAUM-CONRADI, A.W. DINGES, S. FINGERLING, M. GLAGOW, E. SCHÜRG-PFEIFFER und W.W. SCHWIPPERT: Adapted and Adaptive Properties in Neural Networks for Visual Pattern Discrimination: A Neurobiological Analysis Toward Neural Engineering. *Adapt. Behav.* 1, 2 (1992), 123–154.
- [37] EWERT, J.-P., T.W. BENEKE, E. SCHÜRG-PFEIFFER, W.W. SCHWIPPERT und A. WEERASURIYA: Sensorimotor Processes That Underlie Feeding Behavior in Tetrapods. In: BEIS, CHARDON und VANDEVALLE [11], 119–161.
- [38] EWERT, J.-E., R. R. CAPRANICA und D.J. INGLE (Hrsg.): *Advances in Vertebrate Neuroethology*. New York 1983.
- [39] EWERT, J.-P., E. M. FRAMING, E. SCHÜRG-PFEIFFER und A. WEERASURIYA: Responses of Medullary Neurons to Moving Visual Stimuli in the Common Toad: I. Characterization of Medial Reticular Neurons by Extracellular Recording. *J. Comp. Physiol. A* 167 (1990), 495–508.
- [40] EWERT, J.-P., und H. KÜHNEMUND: *Ethologie*. 4. Bd.: *Neuroethologie*, Teil I: Wie wird ein Reiz erkannt?, Teil II: Wie wird eine Reaktion gestartet? (Fernstudium Naturwissenschaften, DIFF) Tübingen 1986.
- [41] EWERT, J.-P., W.W. SCHWIPPERT und T.W. BENEKE: Parallel Distributed Processing of Configural Moving Objects in the Toad's Visual System. In: ECKMILLER, HARTMANN und HAUSKE [22], 109–112.
- [42] EWERT, J.-E., und W.v. SEELEN: Neurobiologie und System-Theorie eines visuellen Muster-Erkennungsmechanismus bei Kröten. *Kybernetik* 14 (1974), 167–183.
- [43] EWERT, J.-E., und H. WERNER (Hrsg.): *Models of Brain Function and Artificial Neuronal Nets*. Kassel 1991.
- [44] FINGERLING, S., J.-P. EWERT, R. MENZEL und E. PFEIFFER: From the Toad to a Robot: Implementation of Neurobiological Principles of Object Discrimination in Neural Engineering. *Naturwiss.* 80 (1993), 321–324.
- [45] FINKENSTÄDT, T.: Visual Associative Learning: Searching for Behaviorally Relevant Brain Structures in Toads. In: EWERT und ARBIB [35], 799–832.
- [46] FINKENSTÄDT, T., und J.-P. EWERT: Effects of Visual Associative Conditioning on Behavior and Cerebral Metabolic Activity in Toads. *Naturwiss.* 75 (1988), 95–97.
- [47] FINKENSTÄDT, T., N. T. ADLER, T. O. ALLEN, S. O. E. EBBESSON und J.-P. EWERT: Mapping of Brain Activity in Mesencephalic and Diencephalic Structures of Toads During Presentation of Visual Key Stimuli: A Computer Assisted Analysis of (¹⁴C)2DG Autoradiographs. *J. Comp. Physiol. A* 156 (1985), 433–445.
- [48] FITE, K.V. (Hrsg.): *The Amphibian Visual System: A Multidisciplinary Approach*. New York 1976.
- [49] FITE, K.V., und E. SCALIA: Central Visual Pathways in the Frog. In: FITE [48], 87–118.
- [50] FRANK, E.: Schlüsselreiz – ein überholter Begriff der Ethologie? *Biologie heute* 402 (1992), 5–6.
- [51] GIBSON, J.J.: *The Perception of the Visual World*. Boston 1950.
- [52] GRÜSSER, O.-J., U. GRÜSSER-CORNEHLS, D. FINKESTEIN, V. HENN, M. PATUTSCHNIK und E. BUTENANDT: A Quantitative Analysis of Movement Detecting Neurons in the Frog Retina. *Pflügers Arch.* 293 (1967), 100–106.

- [53] GUTHRIE, D. M. (Hrsg.): *Aims and Methods in Neuroethology*. Manchester 1987.
- [54] HARTLINE, H. K., und E. RATLIFF: *Inhibitory Interaction in the Retina of Limulus*. In: AUTRUM u. a. [8], 381–447.
- [55] HERRICK, C. J.: *The Amphibian Forebrain. VIII: Cerebral Hemispheres and Pallial Primordia*. *J. Comp. Neurol.* **58** (1933), 737–759.
- [56] HOOD, D. C., und J. GORDON: *The Frog Ganglion Cell: Not a Feature Detector and Not a Monkey Cortical Cell*. *Percept.* **10** (1981), 421–422.
- [57] HORN, G., und R. A. HINDE (Hrsg.): *Short Term Changes in Neural Activity and Behavior*. Cambridge 1970.
- [58] HOYLE, G. (Hrsg.): *Identified Neurons and Behavior of Arthropods*. New York 1977.
- [59] HUBEL, D. H.: *The Visual Cortex of the Brain*. In: THOMPSON [98], 183–191.
- [60] HUBER, E.: *Vom Verhalten zur einzelnen Nervenzelle*. *Akad. Wiss. Lit. Wiesbaden* 1982.
- [61] ISAACSON, R. L., und K. H. PRIBRAM (Hrsg.): *The Hippocampus*. New York 1986.
- [62] KANDEL, E. R.: *Cellular Basis of Behavior*. San Francisco 1976.
- [63] KICLITER, E., und S.O.E. EBBESSON: *Organization of the "Nonolfactory" Telencephalon*. In: LLINAS und PRECHT [70], 946–972.
- [64] KLÖPPEL, B.: *Generalized Backpropagating in Artificial Neuronal Nets*. In: EWERT und WERNER [43], 187–212.
- [65] KONDRASHEV, S. L., V. E. GNYUBKIN, A. M. DIMENTMAN, und O. Y. ORLOV: *Role of Visual Stimuli in the Breeding Behavior of Rana temporaria, Bufo bufo und Bufo viridis*. *Zool. Zhurnal* **55** (1976), 1027–1037.
- [66] KONISHI, M.: *Birdsong: From Behavior to Neuron*. *Ann. Rev. Neurosci.* **8** (1985), 125–170.
- [67] KRATZER, K. P.: *Neuronale Netze: Grundlagen und Anwendungen*. München 1990.
- [68] KÜKENTHAL, W.: *Handbuch der Zoologie*. Bd. 8: Mammalia. Berlin 1956.
- [69] LARA, R., E. CERVANTES und M. A. ARBIB: *Two-Dimensional Model of Retinal-Tectal-Pretectal Interactions for the Control of Prey-Predator Recognition and Size Preference in Amphibia*. In: AMARI und ARBIB [2], 371–393.
- [70] LLINAS, R., und W. PRECHT (Hrsg.): *Frog Neurobiology*. Berlin 1976.
- [71] LORENZ, K.: *Das angeborene Erkennen*. *Natur u. Volk* **84** (1954), 285–295.
- [72] MALLOT, H. A., und W. SEELEN: *Why Cortices? Neural Networks for Visual Information Processing*. In: EWERT und ARBIB [35], 357–382.
- [73] MATSUMOTO, N., W. W. SCHWIPPERT und J.-D. EWERT: *Intracellular Activity of Morphologically Identified Neurons of the Grass Frog's Optic Tectum in Response to Moving Configurational Visual Stimuli*. *J. Comp. Physiol. A* **159** (1986), 721–739.
- [74] McNAUGHTON, B. L., und R. G. M. MORRIS: *Hippocampal Synaptic Enhancement and Information Storage Within a Distributed Memory System*. *TINS* **10** (1988), 408–415.

- [75] MERKEL-HARFF, C., und J.-P. EWERT: Learning-Related Modulation of Toad's Responses to Prey by Neural Loops involving the Forebrain. In: ARBIB und EWERT [5], 417–426.
- [76] NEARY, T., und R. G. NORTHCUTT: Nuclear Organization of the Bullfrog Diencephalon. *J. Comp. Neurol.* 213 (1983), 262–278.
- [77] NEUMANN, G. H., und K. H. SCHARF: *Verhaltensbiologie in Forschung und Unterricht*. Köln 1994.
- [78] PERRET, D. I., und E. T. ROLLS: Neural Mechanisms Underlying the Visual Analysis of Faces. In: EWERT, CAPRANICA und INGLE [38], 543–566.
- [79] PLOOG, D., und P. GOTTWALD: *Verhaltensforschung: Instinkt, Lernen, Hirnfunktion*. München 1974.
- [80] PRETE, H. D.: Discrimination of Visual Stimuli Representing Prey Versus Non-Prey by the Praying Mantis *Sphodromantis lineola* (Burr.). *Brain, Behav. Evol.* 39 (1992), 285–288.
- [81] RITTER, H., T. MARTINETZ und K. SCHULTEN: *Neuronale Netze: eine Einführung in die Neuroinformatik selbstorganisierender Netzwerke*. 2. Aufl., Bonn 1992.
- [82] ROBERTS, A., und B.L. ROBERTS (Hrsg.): *Neural Origin of Rhythmic Movements*. Cambridge 1983.
- [83] ROSE, G. J., C. H. KELLER, und W. HEILIGENBERG: *Sternopygus* Offers insight into the Functional Role of „Sign-Selective“ Neurons in the Torus *semicircularis*. *Soc. Neurosci. Abstr.* 12 (1986), 220.
- [84] RUMELHART, D., und J. MCCLELLAND (Hrsg.): *Pardel Distributed Processing: Explorations in the Microstructure of Cognition*. Cambridge/Mass. 1986.
- [85] SATOU, M., und J.-P. EWERT: The Antidromic Activation of Tectal Neurons by Electrical Stimuli Applied to the Caudal medulla oblongata in the Toad *Bufo bufo* L. *J. Comp. Physiol. A* 157 (1985), 739–748.
- [86] SCHMAJUK, N. A.: The Hippocampus and the Control of Information Storage in the Brain. In: ARBIB und AMARI [4], 53–72.
- [87] SCHNEIDER, D.: Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren. *Biol. Zbl.* 73 (1954), 225–282.
- [88] SCHÜRG-PFEIFFER, E.: Behavior-Related Properties of Tectal Neurons in Freely Moving Toads. In: EWERT und ARBIB [35], 451–480.
- [89] SCHÜRG-PFEIFFER, E., C. SPRECKELSEN und J.-P. EWERT: Tectal Small-Field Neurons Recorded in Prey-Catching Toads are Sensitive to the Real Object Size. *Ann. ENA Meeting*. 1990.
- [90] SCHÜRG-PFEIFFER, E., C. SPRECKELSEN und J.-P. EWERT: Temporal Discharge Patterns of Tectal and Medullary Neurons Chronically Recorded During Snapping Toward Prey in Toads *Bufo bufo spinosus*. *J. Comp. Physiol. A* 173 (1993), 363–376.
- [91] SCHWIPPERT, W. W., T. W. BENEKE und J.-P. EWERT: Responses of Medullary Neurons to Moving Visual Stimuli in the Common Toad: II. An Intracellular Recording and Cobalt-Lysine Labeling Study. *J. Comp. Physiol. A* 167 (1990), 509–520.

- [92] SOKOLOFF, L.: The Relationship Between Function and Energy Metabolism: Its Use in the Localization of Functional Activity in the Nervous System. *Neurosci. Res. Prog. Bull.* **19** (1981), 159–210.
- [93] SOKOLOV, E. N., und O. VINOGRADOVA (Hrsg.): *Neuronal Mechanisms of the Orienting Reflex*. New York 1975.
- [94] STEVENS, K. H.: Implicit Versus Explicit Computation. A Commentary. *Behav. Brain Sci.* **10** (1987), 387–388.
- [95] SUGA, N.: The Extent to Which Biosonar Information is Represented in the Bat Auditor-Cortex. In: EDELMAN, GALL und COWAN [23].
- [96] SZÉKELY, G., und G. LÁZÁR: Cellular and Synaptic Architecture of the Optic Tectum. In: LLINAS und PRECHT [70], 407–434.
- [97] THINUS-BLANC, C.: The Cognitive Map Concept and Its Consequences. In: ELLEN und THINUS-BLANC [24], 1–9.
- [98] THOMPSON, R. E. (Hrsg.): *Progress in Psychobiology. Readings from Scientific American*. San Francisco 1976.
- [99] TINBERGEN, N.: *The Study of Instinct*. Oxford 1951. (Deutsche Ausgabe in der Übersetzung von ORTO KOEHLER.)
- [100] TRAUD, R.: Einfluß von visuellen Reizmustern auf die juvenile Erdkröte (*Bufo bufo* L.). (PhD Thesis: Univ. Kassel) Kassel 1983.
- [101] UEXKÜLL, J. v.: *Umwelt und Innenwelt der Tiere*. Berlin 1909.
- [102] VANEGAS, H. (Hrsg.): *Comparative Neurology of the Optic Tectum*. New York 1984.
- [103] VINOGRADOVA, O.: Registration of Information in the Limbic System. In: HORN und HINDE [17], 95–140.
- [104] VINOGRADOVA, O.: Hippocampus and the Orienting Reflex. In: SOKOLOV und VINOGRADOVA [93], 128–154.
- [105] WILCZYNSKI, W., und R. G. NORTHCUTT: Afferents to the Optic Tectum of the Leopard Frog: An HRP Study. *J. Comp. Neurol.* **173** (1977), 219–229.
- [106] WILCZYNSKI, W., und R. G. NORTHCUTT: Connections of the Bullfrog Striatum: Afferent Organization; Efferent Projections. *J. Comp. Neurol.* **214** (1983), 321 bis 332; 333–343.

Ergänzende Arbeiten (bei Drucklegung erschienen)

- [107] BUXBAUM-CONRADI, H., und J.-E. EWERT: Pretecto-Tectal Influences, I. What the Toad's tectum Tells its Tectum: An Antidromic Stimulation/Recording Study. *J. Comp. Physiol. A* **176** (1995), 169–180.
- [108] EWERT, J.-E., A. W. DINGES und T. FINKENSTÄDT: Species-Universal Stimulus Responses, Modified Through Conditioning, Reappear After Telencephalic Lesions in Toads. *Naturwiss.* **81** (1994), 317–320.
- [109] SCHWIPPERT, W. W., T. W. BENEKE und J.-E. EWERT: Pretecto-Tectal Influences, II. How Retinal and tectal Inputs to the Toad's Superficial Tectum Interact: A Study of Electrically Evoked Field Potentials. *J. Comp. Physiol. A* **176** (1995), 181–192.

- [110] SCHWIPPERT, W.W., und J-E EWERT: Effect of Neuropeptide-Y on Tectal Field Potentials in the Toad. **Brain Res.** **669** (1995), 150–152.
- [111] SPRECKELSEN, C., E. SCHÜRIG-PFEIFFER und J-P. EWERT: Responses of Retinal and Tectal Neurons in Non-Paralyzed Toads *Bufo bufo* and *B. marinus* to the Real Size Versus Angular Size of Objects Moved at Variable Distance. **Neurosci. Lett.** **184** (1995), 105–108.

Filmveröffentlichungen

- [112] EWERT, J-P: Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte – I. Angeborenes Beuteerkennen. Film C 1430 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von J-E EWERT, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biologie, Ser. **15**, Nr. 24/C 1430 (1982), 22 S.
- [113] EWERT, J-P: Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte – II. Modifikation des Beuteerkennens durch Lernen. Film C 1431 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von J-P EWERT, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biologie, Ser. **15**, Nr. 25/C 1431 (1982), 14 S.
- [114] EWERT, J-E: Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte – III. Neuroethologische Analyse des angeborenen Beuteerkennens. Film C 1432 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von J-P EWERT, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biologie, Ser. **15**, Nr. 26/C 1432 (1982), 28 S.

Angaben zum Film

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl., und Originalton), 16 mm, farbig, 305 m, 28 min (24 B/s). Hergestellt 1980 und 1990–92, veröffentlicht 1993.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Die Aufnahmen entstanden unter der Leitung von Prof. Dr. J-E EWERT, Abt. Neurobiologie der Universität Kassel, in Zusammenarbeit mit dem Institut für Mechanik der Technischen Universität München. Aufgenommen, bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; Kamera: R. DRÖSCHER †, K. LECHNER, H. WITTMANN; Trick: M. GRADIAS, Wolfenbüttel.

Inhalt des Films

Bildverarbeitung im Sehsystem der Erdkröte – Verhalten, Hirnfunktion, Künstliches **Neuronales** Netz. Neurobiologie und Neuroinformatik sind zwei miteinander korrespondierende Disziplinen. Ein interdisziplinäres Thema ist Bildverarbeitung. Am Beispiel des visuell gesteuerten Beutefangverhaltens der Erdkröte zeigt der Film: 1. an welchen Merkmalen Beuteobjekte von Nichtbeute unterschieden werden können, 2. wie merkmalsbezogene Information in verschiedenen Hirnbereichen parallel-interaktiv verarbeitet wird, 3. daß die Zuordnung von Merkmalen anhand des Modells einer einfachen Neuronenschaltung in Trickfilmszenen illustriert werden kann, 4. auf welche

Weise sich das Modell neurobiologisch testen läßt, 5. daß Objektunterscheidung durch assoziatives Lernen modifizierbar ist. 6. mit Hilfe welcher Methoden für das Lernen verantwortliche **Hirnstrukturen** aufgespürt werden können, was zur Erweiterung des Modells führt, 7. daß sich einige Charakteristika der **Objektunterscheidung** mit Hilfe eines künstlichen neuronalen Netzes simulieren lassen und 8. daß ein solches Netz z. B. einen Roboter veranlassen kann, **fließbandbewegte** Objekte zu sortieren.

Film Summary

Image **Processing** in the Visual System of the Common Toad – **Behavior**, Brain **Function**, Artificial Neuronal Net. Neurobiology and neuroinformatics are **two corresponding** disciplines. One topic of interdisciplinary research is visual **pattern** discrimination. Selecting visually **guided** prey-catching behavior of the common toad, this film shows: 1. by which features prey objects can be discriminated from nonprey, 2. how feature related information is processed in different brain regions in a parallel interactive manner, 3. that the feature assignment principle can be illustrated by means of a simple model of a neuronal circuit, in **cartoon** motion pictures, 4. how this model can be tested, 5. that object discrimination may be modified by associative learning, 6. how learning involved brain structures are approached, which leads to an extension of the model, 7. that some characteristics of object discrimination can be simulated with the aid of an artificial neuronal net, and 8. that such a net can tell a robot, for example, to sort objects moving on a conveyor belt.

Résumé du Film

Assimilation d'images dans le **système** visuel du crapaud vulgaire – comportement, fonction **cérébrale**, réseau neuronal artificiel. La neuro-biologie et la **neuro-informatique** sont des disciplines qui se correspondent. Un de leurs sujets interdisciplinaires est l'assimilation d'images. Par l'exemple du comportement du crapaud vulgaire pendant la capture de proie qui est **dirigée** visuellement le film illustre: 1. quelles sont les marques pour pouvoir distinguer les objets de proie des autres objets, 2. comment l'information sur les marques est assimilée parallèlement et de **manière** inter-active dans de différentes régions cérébrales, 3. que la coordination des marques distinctives peut être illustrée par **trucage** à l'aide d'un modèle de couplage de neurones, 4. comment l'on passe le modèle au test neuro-biologique, 5. que la distinction d'objets se modifie par apprentissage **associatif**, 6. par quelles **méthodes** les structures **cérébrales** responsables pour l'apprentissage peuvent être détectées, ce qui mène à l'amplification du modèle, 7. qu'il est possible de simuler quelques caractéristiques de la distinction d'objets par le moyen d'un réseau neuronal artificiel, et 8. qu'un tel réseau est capable p. e. de **déterminer** un robot à trier des objets remués par un tapis roulant.

Danksagung

Herrn Dr. Dieter Haarhaus, Herrn Roland Dröschner † und Herrn Horst Wittmann (IWF) sowie Herrn Michael Gradias (Grafisches Atelier, Sternhaus, Wolfenbüttel) danke ich herzlich für die konstruktive Zusammenarbeit. Dem Leiter des Lehrstuhls B für Mechanik der TU München, Herrn Prof. Dr.-Ing. F. Pfeiffer, bin ich für die Bereitstellung der Roboterversuchsanordnung für die Filmaufnahmen zu Dank verpflichtet. Die neurobiologisch/neuroinformatischen Untersuchungen wurden gefördert durch die Deutsche Forschungsanstalt für Luft- und Raumfahrt DLR, Projektträger des BMFT für Informationstechnik (Neuroinformatik) im Verbundprojekt SEKON „Sensorisch-motorische Koordination von Roboterbewegungen mit neuronalen Netzen“.