

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 15 · NUMMER 26 · 1982

FILM C 1432

Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte
III. Neuroethologische Analyse
des angeborenen Beuteerkennens



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 221 m, 20 1/2 min (24 B/s). Hergestellt 1980, veröffentlicht 1982.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus der Universität des Landes Hessen, Gesamthochschule Kassel, Arbeitsgruppe Neuroethologie, Prof. Dr. J.-P. EWERT, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H. KUCZKA; Kamera: R. DRÖSCHER, K. LECHNER; Schnitt: R. DRÖSCHER.

Zitierform:

EWERT, J.-P., und INST. WISS. FILM: 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. Biol., Ser. 15, Nr. 26/C 1432 (1982), 28 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. J.-P. EWERT, Neuro-Ethologie und Biokybernetik, FB 19, Universität des Landes Hessen, GHK, Heinrich-Plett-Str. 40, D-3500 Kassel-Oberzwehren.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (05 51) 202202

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

JÖRG-PETER EWERT, Kassel, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM,
Göttingen:

Film C 1432

Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte
III. Neuroethologische Analyse des angeborenen Beuteerkennens

Verfasser der Publikation: JÖRG-PETER EWERT

Mit 11 Abbildungen

Inhalt des Films:

Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte. III. Neuroethologische Analyse des angeborenen Beuteerkennens. Die Anfangsszenen zeigen die Fähigkeit der Erdkröte, bewegte Beuteattrappen an figuralen Merkmalen zu erkennen. Ihr angeborener Auslösemechanismus unterscheidet z. B. zwischen der Wurm (W)- und der Antiwurm (A)-Konfiguration eines bewegten Streifens. Dieses Gestaltwahrnehmungsphänomen ist invariant gegenüber verschiedener Veränderungen im Ort/Zeit- und Spektralbereich. Mit Hilfe von neurophysiologischen Ableitungsexperimenten kann gezeigt werden, daß es im zentralen Sehsystem der Erdkröte (Tectum opticum und caudaler dorsaler Thalamus) Neuronen gibt, deren Antwort für die W- oder A-Konfiguration einer durch das rezeptive Feld bewegten Attrappe empfindlich bzw. selektiv ist. Das Auffinden des rezeptiven Feldes eines Neurons im Gesichtsfeld der Kröte wird an einem Beispiel gezeigt. Der Begriff „rezeptives Feld“ wird in Trickfilmszenen erläutert. Die möglichen neuronalen Grundlagen der W/A-Unterscheidung lassen sich anhand eines einfachen Neuronenmodells veranschaulichen. Das Modell erlaubt, Voraussagen zu machen, die durch Einsatz von elektrischen Hirnreizungs- und Hirnausschaltungstechniken experimentell überprüft werden können. Die Hypothese wird vertreten, daß grundlegende Schritte der Beute/Nichtbeute/Feind-Erkennung im Sehsystem der Erdkröte auf „demokratischem Zusammenwirken“ verschiedener Neuronenpopulationen in bestimmten Regionen des Zwischen- und Mittelhirns beruhen.

Summary of the Film:

Gestalt Perception in the Common Toad. III. Neuroethological Analysis of Innate Prey Recognition. At the beginning the film shows the ability of the toad to recognize moving prey dummies based on their configuration. The toad's innate releasing mechanism discriminates, for example, between worm (W) and antiworm (A) configuration of a moving stripe. This phenomenon in Gestalt perception is invariant with regard to certain changes in space, space/time, and spectral domains. By means of neurophysiological recording experiments from the toad's central visual system (optic tectum, caudal dorsal thalamus) it can be shown that certain neurons exhibit sensitivity or selectivity in response to worm and

antiworm configurations of a stripe traversing their receptive field. The localization of a receptive field of a neuron in the toad's field of vision is experimentally shown. The term "receptive field" is explained by cartoon motion picture. The assumed neurophysiological basis of W/A-discrimination can be explained by means of a simple neuronal model. This model permits some predictions which can be tested in experiments using electrical brain stimulation and brain lesion techniques. According to the hypothesis fundamental steps of prey/nonprey/predator recognition are based on "democratic interactions" of different neuronal populations located in certain thalamic and tectal brain regions.

Résumé du Film:

Perception des formes chez le crapaud commun. III. Analyse neuro-éthologique de la reconnaissance innée des proies. Les scènes du début montrent la capacité du crapaud à reconnaître à leurs caractères particuliers des leurres en mouvement. Leur mécanisme de déclenchement inné fait la différence entre le ver (W) et l'anti-ver (A), en fonction de la configuration d'une bande mise en mouvement. Ce phénomène de reconnaissance des formes est invariable, quelles que soient les transformations dans les domaines du lieu, du temps et du spectre. On peut montrer, par des expériences neuro-physiologiques de déduction, qu'il y a dans le système visuel central du crapaud (couche optique et région infundibulo tubérienne) des neurones, dont la réponse à la configuration W ou à la configuration A est sensible ou sélective vis-à-vis du leurre en mouvement, par l'intermédiaire du domaine réceptif. La découverte du domaine réceptif d'un neurone dans le champ de vision du crapaud est montré par un exemple. La notion de «domaine réceptif» est expliquée par des scènes de dessin animé. Les fondements neuronaux possibles de la différenciation du ver et de l'anti-ver sont illustrés au moyen d'un modèle simple de neurone. Ce modèle permet de faire des prévisions pouvant être vérifiées expérimentalement, grâce à des techniques de stimulation et de déconnexion électriques du cerveau. L'hypothèse est fondée sur le fait que les étapes fondamentales de la reconnaissance proie-non proie-enemi du système visuel du crapaud reposent sur la «collaboration démocratique» de différentes populations de neurones, dans certaines régions du cerveau intermédiaire et du mésencéphale.

Allgemeine Vorbemerkungen

Erdkröten erkennen Beuteobjekte an ihrer bewegten Gestalt. Quantitative Experimente mit Attrappen haben gezeigt, daß Kröten zur Beuteerkennung im wesentlichen zwei Gestaltparameter auswerten: Ausdehnung eines Objekts in Bewegungsrichtung bedeutet Beute; Ausdehnung eines Objekts quer zur Bewegungsrichtung signalisiert Nichtbeute, Bedrohung oder Feind (s. Gestaltwahrnehmung bei der Erdkröte I: Angeborenes Beuteerkennen. Film C 1430 des IWF, Göttingen 1982). Das läßt sich anhand eines einfachen Experiments beweisen: wird ein $2,5 \times 40 \text{ mm}^2$ großer Streifen in Richtung seiner Längsachse bewegt (Wurm-Konfiguration), so löst er Beutefang aus; ist die Längsachse desselben Streifens jedoch quer zur Bewegungsrichtung orientiert (Antiwurm-Konfiguration), dann bleibt er unbeantwortet; manchmal wendet sich die Kröte sogar von dem Streifen ab. Die Fähigkeit der Kröte, zwischen Wurm- (W)- und Antiwurm-(A)-Konfiguration eines Streifens zu unterscheiden, ist invariant gegenüber verschiedenen Veränderungen im Orts-, Ort/Zeit- und Spektralbereich. So bleibt ein horizontal orientierter, in vertikaler Richtung bewegter Streifen unbeantwortet (Antiwurm-Konfiguration); ein

vertikal orientierter in vertikaler Richtung bewegter Streifen löst dagegen Beutefang aus (Wurm-Konfiguration). Wir sprechen hier von Richtungsinvarianz. Erdkröten zeigen die W/A-Unterscheidung bereits unmittelbar nach der Metamorphose, also mit dem Übergang zum Landleben. Offenbar wird dieses Phänomen der Gestaltwahrnehmung durch einen angeborenen Auslösemechanismus vermittelt.

Mit Hilfe von neurophysiologischen und neuroanatomischen Untersuchungsmethoden kann gezeigt werden, daß es im zentralen visuellen System der Erdkröte Neuronen gibt, deren Antworten für die verhaltensrelevanten Gestaltparameter einer bewegten Attrappe sensitiv oder sogar selektiv sind. Der kombinierte Einsatz von verschiedenen Untersuchungstechniken erlaubt fundamentale Einblicke in das zentrale Wirkungsgefüge der sensomotorischen Steuerung von Beutefang und Flucht (zusammenfassende Darstellungen s. EWERT [1], [2], [3]; EWERT und EWERT [4]); EWERT et al. [6]).

Methodische Anmerkungen

Präparation. Während der neurophysiologischen Ableitungsexperimente soll eine Mikroelektrode von 2–3 μm Spitzendurchmesser dicht neben ein Neuron des visuellen Systems gebracht und dessen Aktivität (Aktionspotentiale) bei Reizung mit verschiedenen Attrappen registriert werden. Damit die Elektrode sich im Gehirn nicht verschiebt, muß das Versuchstier unbeweglich sein. Dies läßt sich durch Injektion des Muskelrelaxans Succinylcholin erreichen. Die Kröte ist danach wach, d. h. sie kann sehen und visuelle Reize verarbeiten, das Resultat dieser Verarbeitung kann jedoch nicht auf die Bewegungsmuskulatur übertragen werden. Die Erregungsübertragung zwischen motorischen Nervenfasern und Muskelfasern der quergestreiften Muskulatur ist pharmakologisch blockiert. Succinylcholin geht mit den Acetylcholin-Rezeptoren (Empfängerstrukturen) der motorischen Endplatte (postsynaptische Membran der Muskelfaser) eine relativ lang anhaltende Bindung ein und öffnet dort Na^+ -Ionenkanäle. Die Endplattenmembran verliert dann ihre Ansprechbarkeit als Folge einer Dauererregung. Für den natürlichen Transmitter Acetylcholin werden die Rezeptoren durch Succinylcholin blockiert; das Tier kann sich nicht bewegen. In dem Maße, in dem Succinylcholin abgebaut wird und sich aus den Rezeptoren löst, kann der natürliche Transmitter Acetylcholin wieder wirksam werden. Dann ist die Endplattenmembran wieder normal erregbar, und das Tier kann sich bewegen. Dieser Prozeß der Erholung nimmt je nach verabreichter Succinylcholin-Dosis mehrere Stunden in Anspruch. Während der Zeit der Blockierung müssen die Versuche durchgeführt werden. Hierbei ist zu beachten, daß durch die neuropharmakologische Blockade auch die Atmungsmuskulatur betroffen ist. Kröten verfügen jedoch über ausreichende Hautatmung, die durch Feuchthalten der Haut mit einer dünnen Lage nassen Zellstoffs unterstützt werden kann. Succinylcholin geht nur mit den Acetylcholin-Rezeptoren der quergestreiften Muskulatur eine Bindung ein. So bleiben Herzmuskulatur und glatte Muskulatur von diesen pharmakologischen Wirkungen unbeeinflusst. (Nähere Einzelheiten s. EWERT [2]).

In der Humanmedizin wird bei chirurgischen Eingriffen am Körper ebenfalls Succinylcholin eingesetzt. Da die Hautatmung des Menschen für die Sauerstoffversor-

gung beiweitem nicht ausreicht, wird der Patient an ein Beatmungsgerät angeschlossen.

Ableittechnik. Zum Einführen der Ableit-Mikroelektrode in das Gehirn wird am Kopf der anästhesierten Kröte ein kleines Stück der Kopfhaut und der Schädeldecke oberhalb des Zwischenhirn/Mittelhirnbereichs gelöst und die Hirnhaut lokal zur Seite geschoben. Das Gehirn selbst ist schmerzempfindlich. Zur Ableitung von Aktionspotentialen eines Neurons aus dem zentralen Sehsystem läßt sich eine elektrolytisch bis ca. 2 μm Spitzendurchmesser angespitzte Nadel aus rostfreiem Stahl oder aus Wolfram verwenden. Die Nadel wird mit Hilfe von Speziallack isoliert; ihre Spitze soll über eine Länge von 4–6 μm lackfrei sein. Die Ableitelektrode wird mit Hilfe eines Mikromanipulators senkrecht in den zu untersuchenden Hirnbezirk versenkt und dort an einzelne Neuronen des visuellen Systems in 1/1000 Millimeter-Schritten herangeschoben (zur Frage, wie man sich im Gehirn mit einer Mikroelektrode orientiert, s. EWERT [2]). Die Kröte spürt hierbei keine Schmerzen. (In der Neurochirurgie werden sogar operative Eingriffe im Gehirn am wachen Patienten durchgeführt.) Wenn das Experimentalprogramm abgeschlossen ist, wird das Operationsfeld verschlossen, das gelöste Stück Schädeldecke wieder aufgesetzt und die Kopfhaut darübergelappt. Die Kröten erholen sich nach dem Eingriff relativ schnell. Sie unterscheiden sich in ihrem Verhalten nicht von unbehandelten Artgenossen. Für einige Versuche ist es jedoch erforderlich, den Ableitort im Gehirn der Kröte zu markieren. Hierdurch werden durch Anlegen eines Gleichstroms über die als Anode geschaltete Stahl-Elektrode Eisenionen an der Elektrodenspitze abgeschieden. Das Abscheidungsprodukt – und somit der Ableitort – kann später im gefärbten histologischen Schnittpräparat mit Hilfe der Berliner-Blau-Reaktion sichtbar gemacht werden. (Nähere methodische Einzelheiten s. EWERT [2].)

Grundzüge des visuellen Systems. Die Netzhaut der Erdkröte besteht u. a. aus Sehzellen, Bipolarzellen, Horizontalzellen, amakrinen Zellen und Ganglienzellen (Abb. 1). Eine Ganglienzelle steht über Amakrine und Bipolare mit einer Anzahl von Sehzellen in Verbindung. Den zugeordneten Ausschnitt im Gesichtsfeld nennt man rezeptives Feld (Abb. 1). Es gibt bei der Kröte mindestens drei verschiedene Ganglienzelltypen, die sich u. a. durch die Größe ihrer im Gesichtsfeld überlappenden rezeptiven Felder unterscheiden. Die Axone der Ganglienzellen ziehen im Sehnerven, der an der Basis des Zwischenhirns ein annähernd vollständiges Chiasma bildet, in die gegenüberliegende Hälfte des Gehirns. Die Fasern sind dort mit Neuronen des Zwischenhirns (z. B. caudaler dorsaler Thalamus = Thalamus-Praetectum-Region = TP-Region) und des Mittelhirndachs (= Tectum opticum) verbunden. Dadurch, daß mehrere Ganglienzellen jeweils auf ein Neuron dieses zentralen Sehsystems konvergieren, sind die erregenden rezeptiven Felder dieser Neuronen gewöhnlich größer ($\varnothing = 20\text{--}50^\circ$ Sehwinkel) als die der Netzhautneuronen ($\varnothing = 4\text{--}16^\circ$ Sehwinkel). Zwischen den Ganglienzellen der Netzhaut und den Neuronen des zentralen visuellen Systems (TP-Region, Tectum opticum) bestehen topographische Beziehungen (= Retinotopie). Somit entspricht jedem Ort auf der Retina (oder im Gesichtsfeld) ein bestimmter Bereich im visuellen System (Abb. 2). Die Netzhaut projiziert sich also mit dem Sehnerven als Projektionsbahn systematisch – unter Wahrung

der Topographie ihres Sinnesfeldes – in verschiedene Bereiche (= Projektionsfelder) des Gehirns. Wenn man die Ableitelektrode an ein Neuron eines solchen Projektionsfeldes (TP-Region, Tectum opticum) heranschiebt, so läßt es sich nur dann ak-

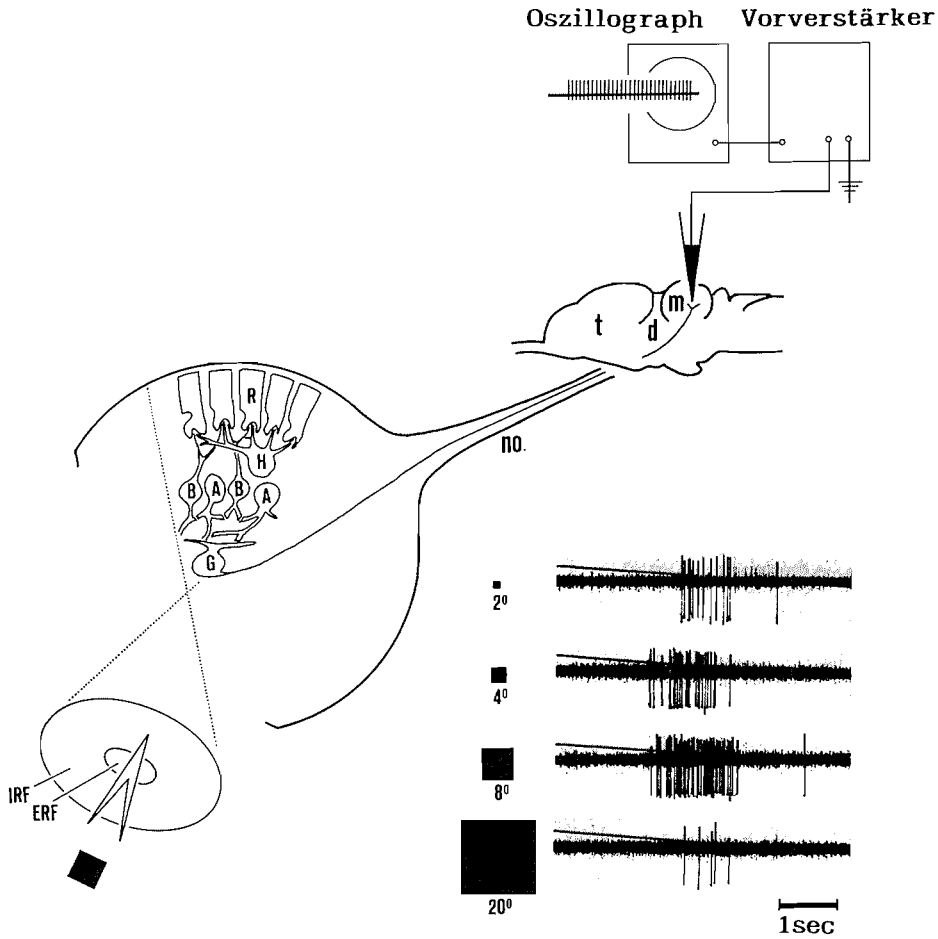


Abb. 1. Das rezeptive Feld einer Ganglienzelle aus der Netzhaut der Erdkröte. Oben rechts: Gehirn in Seitenansicht, t: Telencephalon (Vorderhirn), d: Diencephalon (Zwischenhirn), m: Mesencephalon (Mittelhirn), no: Nervus opticus (Sehnerv). Links: Ausschnitt aus der Netzhaut. A: Amakrine, B: Bipolare, G: Ganglienzelle, H: Horizontalzelle, R: Rezeptorzelle. Das rezeptive Feld (Gesichtsfeldausschnitt) einer Ganglienzelle gliedert sich in ein erregendes (exzitatorisches) rezeptives Feld (= ERF) und in ein umgebendes hemmendes (inhibitorisches) rezeptives Feld (IRF). Rechts: Originalregistrierungen einer Klasse-R3-Ganglienzellfaser aus dem Tectum opticum (Mittelhirndach), während unterschiedlich große quadratische Beuteattrappen durch das rezeptive Feldzentrum (\varnothing des ERF 8° Winkel) mit einer konstanten Schwingelgeschwindigkeit von $7,6 \text{ grad/sec}$ bewegt wurden. Nach EWERT, J.-P. (1973) In: Orientierung der Tiere im Raum I (LINDAUER, M., Hrsg.) Fortschr. Zool. 21, G. Fischer, Stuttgart

tivieren, wenn ein visuelles Objekt in einem bestimmten, zugeordneten Ausschnitt des Gesichtsfeldes (= rezeptives Feld) bewegt wird. (Nähere Einzelheiten s. EWERT [2] EWERT und EWERT [4]).

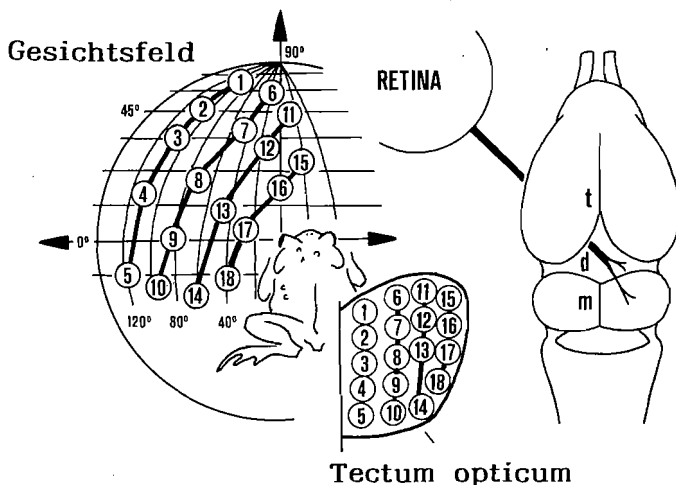


Abb. 2. Projektion des Gesichtsfeldes des linken Auges auf die Oberfläche des rechten Tectum opticum der Erdkröte. Das linke Auge der Kröte befindet sich im Zentrum einer in Längen- und Breitengrade eingeteilten Perimeterhalbkugel. Die nummerierten Bezirke an der Innenwand kennzeichnen die Zentren der rezeptiven Felder von Ganglienzellen der Klasse R3, deren Fasern in entsprechend nummerierten Bereichen des Tectum opticum endigen. Nach EWERT, J.-P., BORCHERS, H.-W. (1971) Z. vergl. Physiol. 71: 165-189

Reizgebung. Die demobilisierte, präparierte Erdkröte wird während des Ableitungsexperiments in einen Perimeter gesetzt, so daß sich das untersuchte Auge im Zentrum der Anordnung befindet (Abb. 3). Hinter einem Fenster der Perimeterwand können den Verhaltensversuchen entsprechende Attrappen in unterschiedlichen Richtungen durch das rezeptive Feld eines Neurons bewegt, dessen Antwort (Abb. 1) (Aktionspotentiale) mit Hilfe einer Mikroelektrode extrazellulär abgeleitet, auf einem Speicheroszillografen sichtbar gemacht und anschließend fotografiert werden. Man kann im Experiment verschiedene Parameter einer Beuteattrappe (Gestalt, Bewegungsgeschwindigkeit, Bewegungsrichtung u. a.) verändern und prüfen, inwieweit hierdurch die Entladungsrates (Frequenz der abgeleiteten Aktionspotentiale) beeinflusst wird.

Neurophysiologische Ableitungsexperimente

In der Retina der Erdkröte gibt es mindestens drei verschiedene Typen von Ganglienzellen - Klasse-R2-, R3- und R4-Neuronen - die unterschiedlich große erregende rezeptive Felder ($\varnothing = 4-16^\circ$ Schwinkel) besitzen. Früher glaubte man, daß es

unter ihnen sog. „Beuteneuronen“ (Klasse R2-Neuronen mit relativ kleinen rezeptiven Feldern) und „Feindneuronen“ (Klasse-R4-Neuronen mit relativ großen rezeptiven Feldern) gibt. Nachdem jedoch bekannt wurde, daß bei der Beuteerkennung

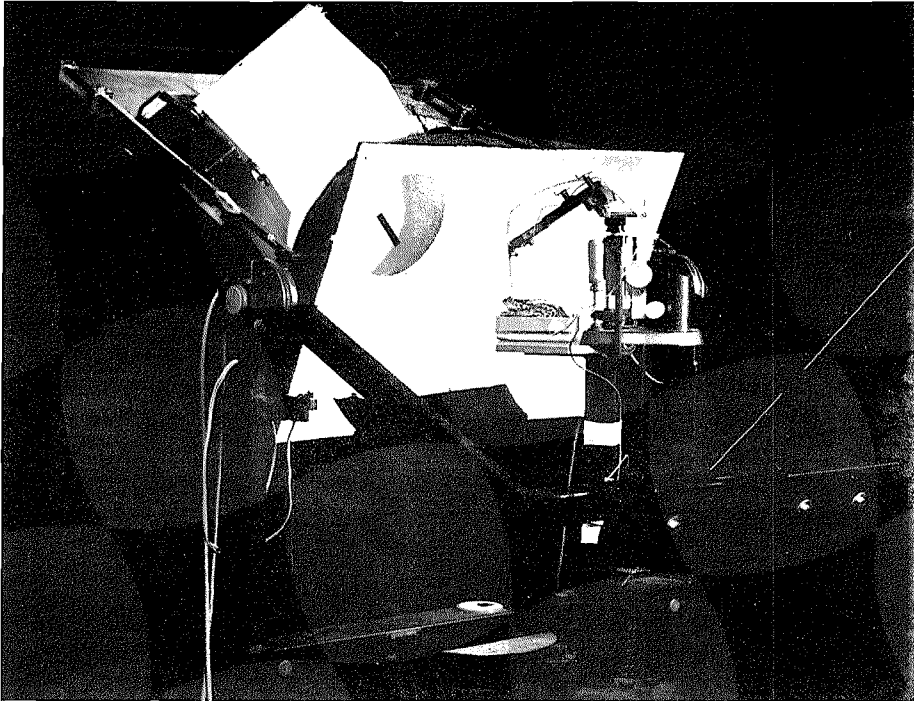


Abb. 3. Perimeterapparatur zur Reizgebung mit zweidimensionalen bewegten Reizmustern. Das Auge des Versuchstiers befindet sich im Zentrum der Perimeteranordnung. Hinter der Aussparung in der Perimeterwand (Fenster) kann das Reizmuster (Stück Karton) auf einem Laufband maschinell mit konstanter Geschwindigkeit bewegt werden. Das Laufband läßt sich in der z-Achse drehen. Die Perimeter-Hemisphere kann in der x-y-Ebene um das Zentrum, in dem sich das zu untersuchende Krötenauge befindet, geschwenkt und in der z-Achse auf das Auge zu oder von ihm weg bewegt werden. Die Kröte ist demobilisiert. Die Ableitelektrode wird mit Hilfe eines Mikromanipulators geführt. Nach EWERT, J.-P., und SCHÜRG-PFEIFFER, E. (1982)

nicht nur der Parameter Größe und Bewegung, sondern maßgeblich die Konfiguration (Ausrichtung in bezug zur Bewegungsrichtung) eine Rolle spielt (EWERT [1]), mußte diese Hypothese aufgegeben werden. Die Aktivität der retinalen Ganglienzellen wird zwar durch figurale Parameter eines bewegten Reizmusters – je nach Ganglienzelltyp unterschiedlich stark – beeinflusst, in der Antwort keiner Ganglienzelle (Abb. 4A–C) zeigt sich jedoch eine dem Beutefangverhalten (Abb. 4D) entsprechende Selektivität in der W/A-Unterscheidung.

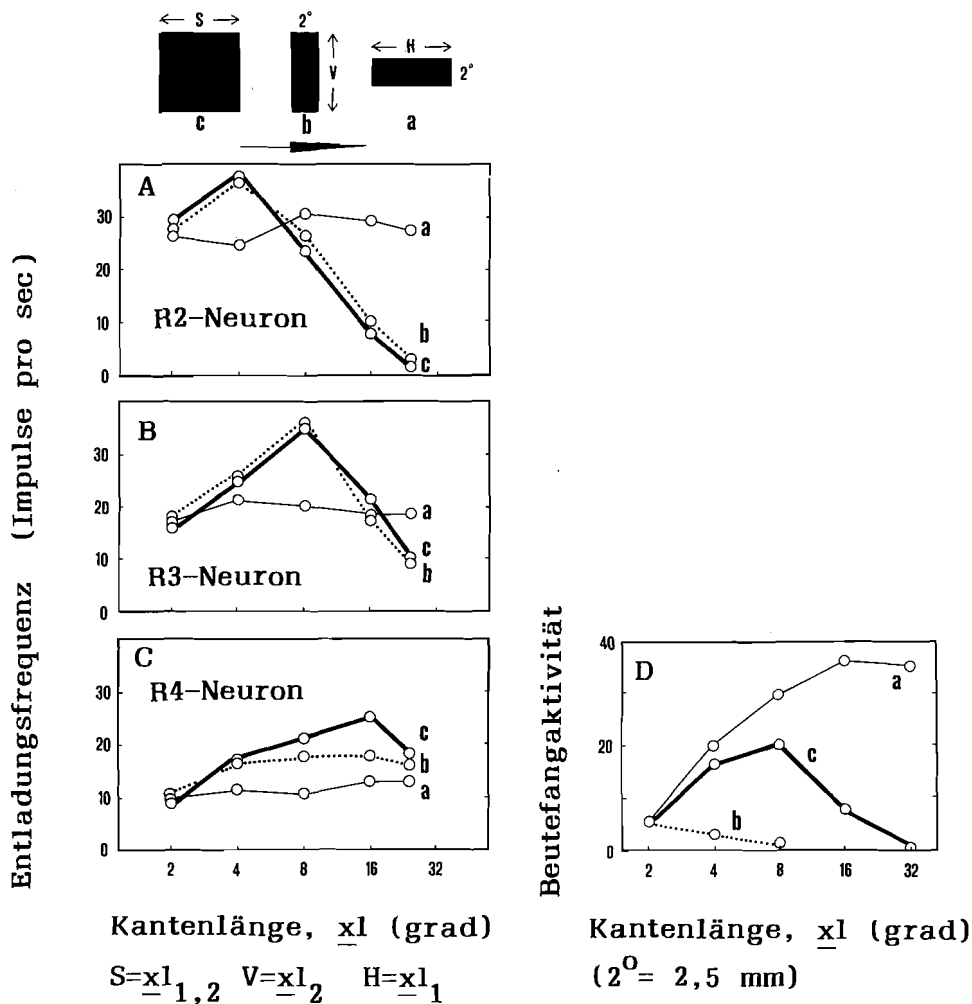


Abb. 4A-D. A-C: Einfluß figuraler bewegter Reizmuster auf die mittlere Entladungsfrequenz von Ganglienzellen der Klassen R2, R3 und R4 bei der Erdkröte. Jedes Reizmuster wurde in der Perimeterapparatur mit 7,6 grad/sec durch das Zentrum des rezeptiven Feldes der Ganglienzelle bewegt. Mittelwerte von 10 Neuronen. D: Einfluß der gleichen Reizmuster auf die Beutefangwendeaktivität der Erdkröte; sie wurden in einer speziellen Apparatur für Verhaltensversuche mit konstanter Winkelgeschwindigkeit um die Kröte herumbewegt. Mittelwerte von 20 Kröten. Beutefangaktivität: Wendereaktionen pro min. Alle Reizmuster waren schwarz, und der Hintergrund war homogen weiß. a: wurmförmige Streifen von 2 grad (A-C) bzw. 2,5 mm (D) Breite und unterschiedlicher Länge x_1 . b: antiwurmformige Streifen von 2 grad (A-C) bzw. 2,5 mm (D) Breite und unterschiedlicher Länge x_1 . c: Quadrate mit unterschiedlicher Kantenlänge. Der Pfeil gibt die Bewegungsrichtung der Reizmuster an. Nach EWERT, J.-P., HOCK, F. J. (1972) Exp. Brain Res. 16: 41-59; EWERT, J.-P. (1976) In: The amphibian visual system (FITE, K. V., ed.) Academic Press, London

In der TP-Region der Erdkröte gibt es ebenfalls zahlreiche Neuronentypen TH1-TH10, die in unterschiedlichen, z.T. komplexen visuellen Reizsituationen aktiviert sind (Einzelheiten s. EWERT 1983). Unter ihnen gibt es einen relativ „simplen“ Neuronentyp TH3, dessen rezeptives Feld ellipsoid oder annähernd radiärsymmetrisch ist und einen Durchmesser von 30-45° Schwinkel besitzt. Neuronen dieses Typs sind durch großflächige bewegte Objekte sehr gut aktiviert; im Hinblick auf die Konfiguration besonders durch solche Flächenkomponenten, die quer zur Be-

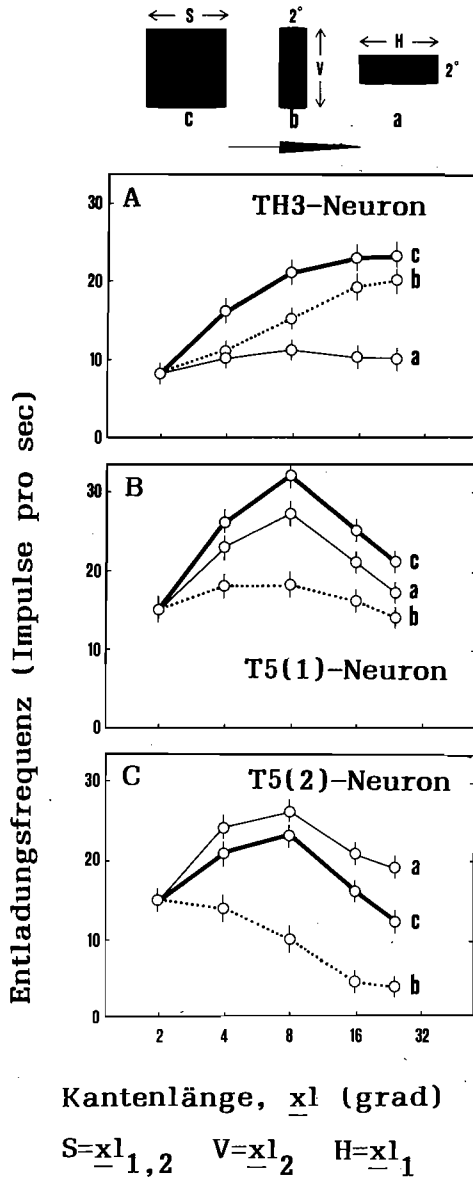


Abb. 5A-C: Einfluß figuraler bewegter Reizmuster auf die mittlere Entladungsfrequenz von TH3-Neuronen (A), T5(1)-Neuronen (B) und T5(2)-Neuronen (C) der Erdkröte. Reizgebung s. Abb. 4A-C. Nach EWERT, J.-P., WIETERSHEIM, A. v. (1974) J. Comp. Physiol. 92: 131-148

wegungsrichtung ausgerichtet sind (ähnliche Antwortcharakteristik besitzen TH4-Neuronen, deren receptive Felder einen wesentlich größeren Durchmesser aufweisen). Mit dieser Reiztransformation allein (Abb. 5A) können jedoch die verhaltensbiologischen Reiz-Reaktionsbeziehungen bei der Auslösung des Beutefangs (Abb. 4D) nicht erklärt werden.

Im Tectum opticum der Erdkröte gibt es verschiedene Neuronentypen T1-T8, die in unterschiedlichen visuellen Reizsituationen maximal aktiviert sind (Einzelheiten s. EWERT [3]). Unter ihnen gibt es einen relativ „simplen“ Neuronentyp T5(1), dessen receptives Feld ellipsoid oder annähernd radiärsymmetrisch ist. Neuronen dieses Typs sind ebenfalls besonders durch große bewegte Objekte aktiviert; im Hinblick auf die Konfiguration hauptsächlich durch solche Flächenkomponenten, die in der Bewegungsrichtung ausgerichtet sind. Mit dieser Reiztransformation allein (Abb. 5B) können die verhaltensbiologischen Reiz-Reaktionsbeziehungen bei der Auslösung des Beutefangs (Abb. 4D) ebenfalls nicht erklärt werden.

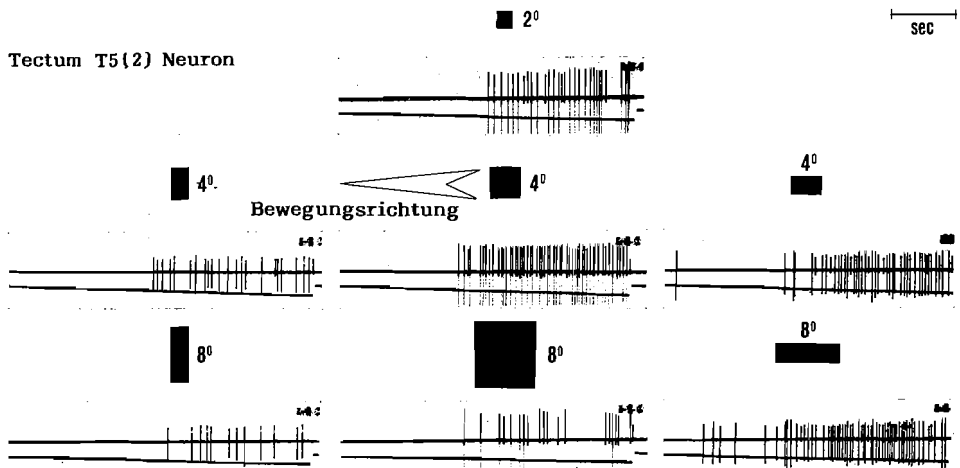


Abb. 6. Originalregistrierungen von einem T5(2)-Neuron aus dem Tectum opticum der Erdkröte bei Reizung mit figuralen bewegten Mustern; links: Antiwurm-Konfiguration, Mitte: Quadrat-Konfiguration, rechts: Wurm-Konfiguration. Die schwarzen Reizmuster wurden vor weißem Hintergrund mit 7,6 grad/sec durch das Zentrum des receptiven Feldes in Horizontalrichtung bewegt. Nach EWERT, J.-P., WIETERSHEIM, A. v. (1974) J. Comp. Physiol. 92: 131-148

Es gibt im Tectum opticum der Kröte auch einen „komplexen“ Neuronentyp T5(2), der sich bezüglich der W/A-Unterscheidung gegenüber T5(1)-Neuronen durch Selektivität auszeichnet. Die Antwort dieser Neuronen (Abb. 5C und 6) spiegelt die Wahrscheinlichkeit wider, daß die Konfiguration eines bewegten visuellen Reizmusters von der Kröte der Kategorie „Beute“ zugeordnet wird (Abb. 4D). Demnach gibt es im zentralen Sehsystem der Erdkröte Neuronen, die für verhaltensrelevante Gestaltparameter (Ausdehnung in und/oder quer zur Bewegungsrichtung) sensitiv bzw. selektiv sind. Die figurale W/A-Selektivität von T5(2)-Neuronen nimmt mit steigender Kantenlänge der bewegten Streifen zu. Bei relativ langen Streifen bleibt

die Antiwurm-Konfiguration von manchen Neuronen unbeantwortet. Ihre Wurm-Präferenz ist richtungs- und geschwindigkeitsinvariant.

Arbeitshypothese

Wir wollen jetzt nach der einfachsten Erklärungsmöglichkeit für die figurale Beute/Nichtbeute/Feind-Unterscheidung fragen.

Aufgrund von neuroanatomischen Untersuchungen wissen wir, daß Neuronen der TP-Region und des Tectum opticum in wechselseitiger Verbindung stehen. Es wäre denkbar, daß die figurale W/A-Selektivität der T5(2)-Neuronen durch erregende Eingänge von T5(1)- und hemmende Eingänge von TH3-Neuronen bestimmt wird (Abb. 7A). Ferner ist nicht auszuschließen, daß die Empfindlichkeit von TH4-Neuronen, die relativ große rezeptive Felder besitzen und vor allem durch große dunkle bewegte (Feind-) Objekte aktiviert werden, erregende Eingänge von T5(1)- und TH3-Neuronen erhalten (Abb. 7A). Möglicherweise bilden T5(2)-Neuronen Elemente eines Auslösesystems für die Beutefangwendereaktion, während TH4-Neuronen einem entsprechenden Auslösesystem für das Fluchtverhalten angehören. Nach einer solchen Arbeitshypothese würde die figurale Empfindlichkeit von Neuronen des zentralen visuellen Systems auf bestimmten Systemeigenschaften beruhen (gewichtete Reiztransformationen im Orts-Zeitbereich). Die Beuteerkennung – d.h. der Entscheidungsprozeß Beute/Nichtbeute/Feind läßt sich durch subtraktive und additive Interaktionen zwischen Neuronenpopulationen der zentralen retinalen Projektionsfelder deuten. Nach dieser Hypothese geht die sensorische Entscheidung (= Erkennung) der motorischen Verhaltensreaktion voraus. Demnach wäre zu postulieren, daß das Tectum opticum sowohl sensorische analytische als auch motorische Kommando-Funktionen für die Auslösung des Beutefangs erfüllt. Diese Modellvorstellung kann auf verschiedene Weise überprüft werden:

Prüfung der Arbeitshypothese

(a) Kombinierte elektrische Hirnreizung und Ableitung am demobilisierten Tier. Nachweis hemmender Verbindungen von der TP-Region zum Tectum opticum: Wenn man eine Ableitelektrode im Tectum opticum in die Nähe eines T5(2)-Neurons schiebt, dann läßt es sich durch eine Beuteattrappe (Abb. 7Ca) erregen. Die Reaktion auf den visuellen Reiz ist jedoch gehemmt (Abb. 7Cb), wenn man kurz zuvor die TP-Region mit einer Reizelektrode punktförmig elektrisch reizt. Nach etwa 60 sec ist die nachhemmende Wirkung auf T5(2)-Neuronen wieder abgeklungen. Dann läßt sich das Neuron wieder durch eine Beuteattrappe normal aktivieren (Abb. 7Cc).

Nachweis erregender Verbindungen zwischen Tectum opticum und TP-Region: Wenn man eine Ableitmikroelektrode in die TP-Region an ein TH4-Neuron schiebt, dann lassen sich Antworten auf ein großes bewegtes visuelles Reizmuster ableiten (Abb. 7Ba). Dieses Neuron läßt sich aber auch aktivieren, wenn man das Tectum opticum mit Hilfe einer Reizelektrode punktförmig elektrisch reizt (Abb. 7Bb); hierbei dauern die neuronalen Antworten einige Sekunden nach Reizende an.

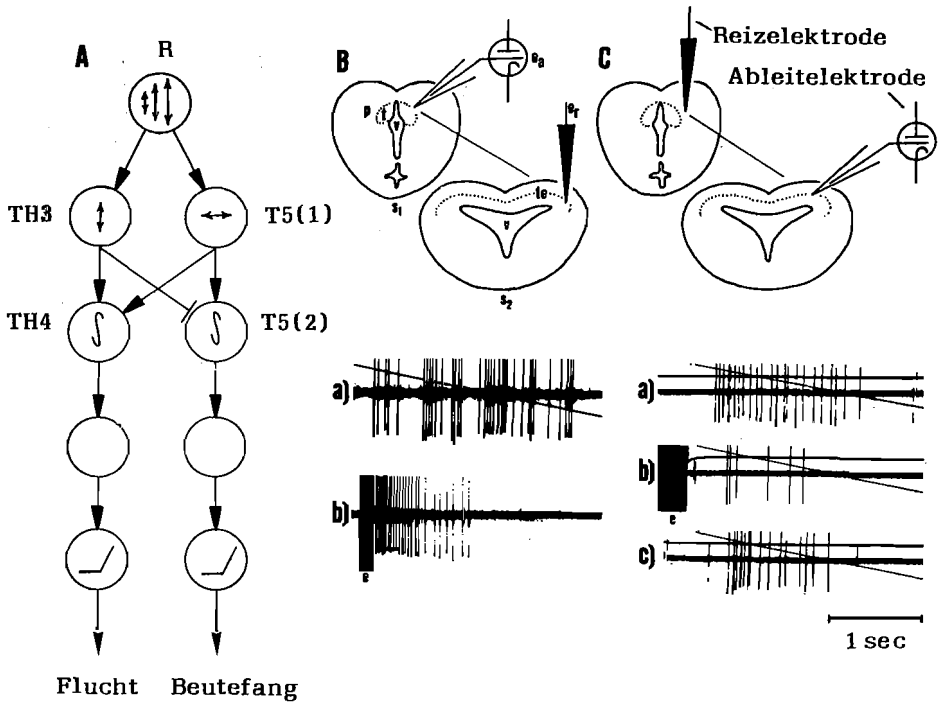


Abb. 7A–C. A: Arbeitshypothese über das figurale Erkennen von Beute/Nichtbeute/Feind bei der Erdkröte. R = Retina, T5(1) und T5(2): Neuronen des Tectum opticum, TH3 und TH4: Neuronen der Thalamus-Praetectum-Region. Pfeile: erregende Einflüsse, Linie mit Querstrich: hemmende Einflüsse. Doppelpfeile: ausgewertete Gestaltparameter. Erläuterungen im Text. – B: Punktförmige kathodische Reizung des Tectum opticum und Ableitung von TH4-Neuronen der Thalamus-Praetectum-Region. s_1 , s_2 : Hirnquerschnitte; Ba: Antwort des TH4-Neurons auf ein schwarzes, 8 grad großes, mit 7,6 grad/sec vor weißem Hintergrund durch das receptive Feld bewegtes Reizmuster; Bb: Aktivierung desselben Neurons nach punktförmiger elektrischer Reizung (e) des Tectum opticum mit einer Impulsserie von 50 Hz, 5 msec Dauer der Einzel-Rechteckimpulse und 30 μ A. C: Punktförmige kathodische Reizung der Thalamus-Praetectum-Region und Ableitung eines T5(2) Neurons aus dem Tectum opticum. Ca: Antwort des T5(2)-Neurons auf ein schwarzes 4 grad großes mit 7,6 grad/sec vor weißem Hintergrund durch das receptive Feld bewegtes Reizmuster; Cb: Antwort desselben Neurons auf denselben visuellen Reiz nach vorhergehender punktförmiger, elektrischer Reizung (e) der Thalamus-Praetectum-Region mit einer Serie von negativen Rechteckimpulsen (Reizcharakteristik wie Bb); Cc: Erholung der neuronalen Antwort auf den visuellen Reiz. Nach EWERT, J.-P., HOCK, F. J., WIETERSHEIM, A. v. (1974) J. Comp. Physiol. 92: 343–356

(b) Elektrische Hirnreizung am freibeweglichen Tier. Durch punktförmige elektrische Reizungen in der TP-Region lassen sich – je nach Reizort – in Abwesenheit visueller Bewegungsreize unterschiedliche Fluchtreaktionen auslösen (Abb. 8B) (Methodik s. EWERT [2]). Bei punktförmiger Reizung des Tectum opticum reagiert die Kröte mit Beutefang (Abb. 8A). Auch hier können in Abhängigkeit vom Reizort verschiedene Teiglieder des Beutefangs, wie Wenden, Schnappen oder/und Schluk-

ken, aber auch komplette Verhaltensfolgen aktiviert werden. Bei elektrisch ausgelösten Orientierungsbewegungen wendet sich die Kröte stets einem bestimmten, der Retinotopie entsprechenden Ort des Gesichtsfeldes zu. Sie verhält sich, wie wenn

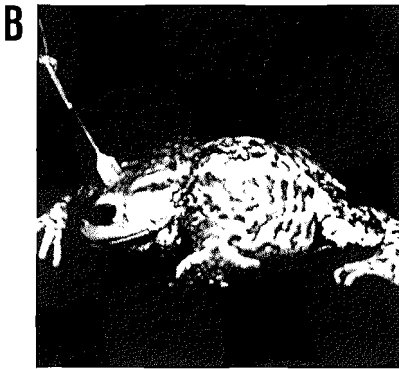


Abb. 8A und B. Elektrische Hirnreizung bei der freibeweglichen Erdkröte. A: Auslösung der Beutefangwendereaktion (Sich-Zuwenden) durch punktförmige, elektrische Reizung des Tectum opticum mit einer Serie von negativen Rechteckimpulsen: 100 Hz, 5 msec Dauer der Einzelimpulse. B: Auslösung von Fluchtverhalten (Sich-Abwenden) durch punktförmige elektrische Reizung der Thalamus-Prætectum-Region (Reizcharakteristik wie A)

der Ort im Tectum opticum durch ein natürliches Beuteobjekt erregt worden wäre. (c) Neuroanatomische Untersuchungen. Wenn man am narkotisierten Tier winzige Mengen des körperfremden Enzyms Meerrettichperoxidase mit Hilfe einer Mikropipette in das Tectum opticum injiziert, dann wird die Substanz u. a. von Neuronen aufgenommen, deren Zellkörper in der TP-Region lokalisiert sind. Dies ist nach histologischer und histochemischer Bearbeitung des Gehirns an einer Braunfärbung der Zellen in der TP-Region zu erkennen. Entsprechend lassen sich Verbindungen zwischen Neuronen nachweisen, die ihre Axone aus dem Tectum opticum in die TP-Region entsenden (Methodik s. EWERT [2]), EWERT und EWERT [4]). Wenn man an der narkotisierten Kröte Meerrettichperoxidase in die Muskulatur der Zunge (die ein spezifischer Effektor für das Schnappen ist) injiziert, dann lassen sich nach einigen Tagen im Nachhirn jene motorischen Neuronen (Zellkörper) histologisch darstellen, die die Zunge beim Schnappen aktivieren. Nach Injektion von Meerrettichperoxidase in diesen Hirnbereich (s. Doppelpfeil in Abb. 9A) werden u. a. solche Neuronen angefärbt, deren Zellkörper in jenen Schichten 6–7 des Tectum opticum liegen (Abb. 9C–E), aus denen Antworten der beuteselektiven T5(2)-

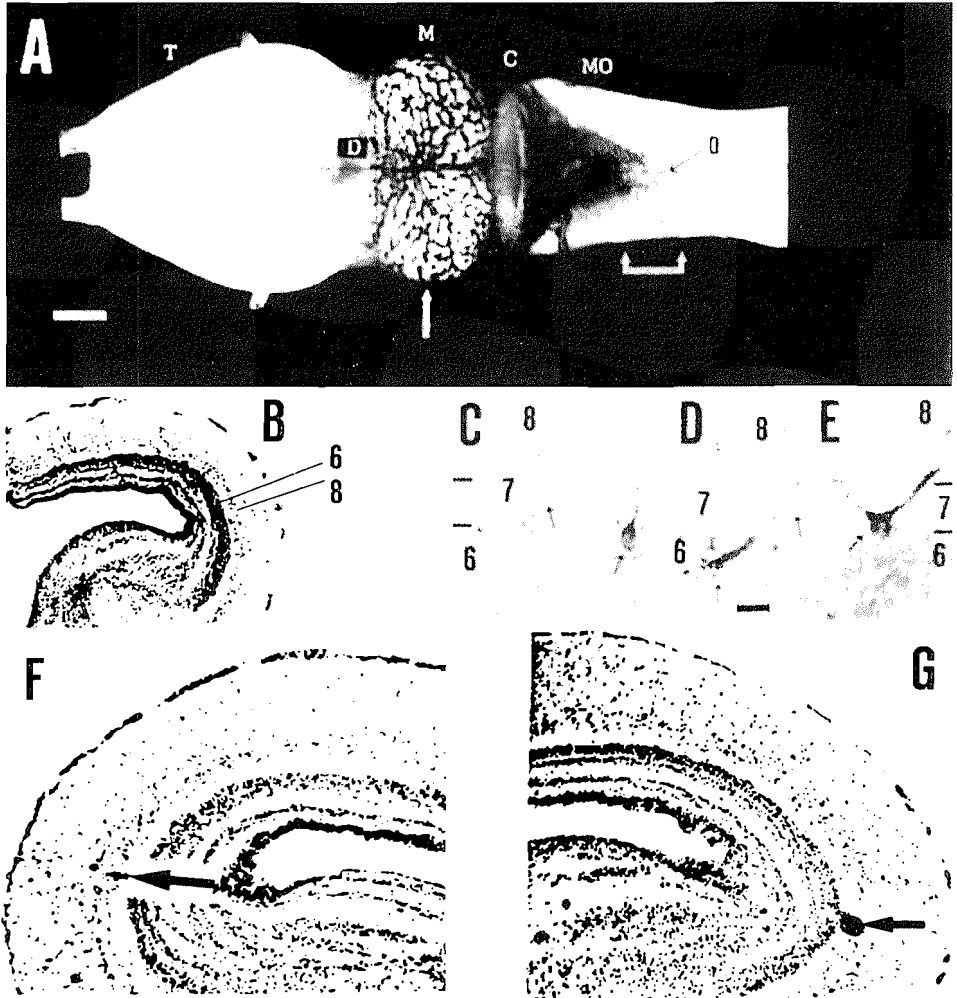


Abb. 9A-G. Neuroanatomische Untersuchungen im Gehirn der Erdkröte. A: Aufsicht auf Gehirn der Erdkröte *Bufo bufo*. T = Telencephalon (Vorderhirn) D: Diencephalon (Zwischenhirn), M: Mesencephalon (Mittelhirn), C = Cerebellum (Kleinhirn), MO = Medulla oblongata (Nachhirn). Doppelpfeil: Bereich der Motorneuronen, die den Zungenschlag beim Beutefang steuern. Skalierung: 1 mm. B: Querschnitt durch das linke Mittelhirndach entsprechend dem in A eingetragenen Pfeil. C, D, E: Verschiedene Zellen der Schichten 6-7 im Tectum opticum (s. Pfeil), die nach Injektion von Meerrettichperoxidase in den durch Doppelpfeil (s. A) gekennzeichneten Bereich des Nachhirns selektiv anfärbbar sind. Skalierung: 50 μ m. F, G: Die Pfeile kennzeichnen die durch Berliner-Blau-Färbung dargestellten Ableitorte im Tectum opticum von einem T5(1)-Neuron (F) und einem T5(2)-Neuron (G). Nach WEE-RASURIYA, A., EWERT, J.-P. (1981) J. Comp. Physiol. 144: 429-434

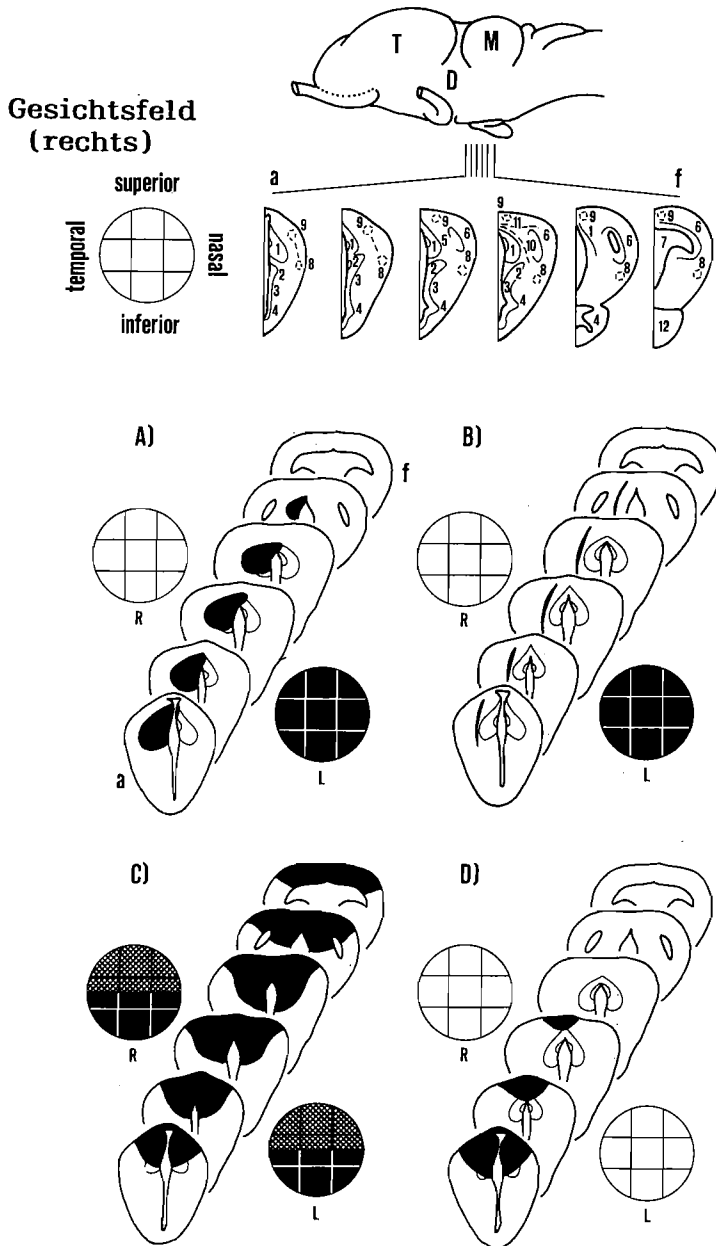
Neuronen abgeleitet wurden (Abb. 5C und 9F, G). Diese Befunde legen den Schluß nahe, daß das Tectum opticum – dem antiken Bild des Janus-Kopfes gleich – in zwei Richtungen blickt: 1. es empfängt und verarbeitet durch Interaktion mit anderen Hirnstrukturen (z. B. TP-Region) visuelle Signale; 2. es sendet – entsprechend dem Resultat solcher Verarbeitungen – Kommandos an die motorischen Zentren des Nachhirns und des Rückenmarks. Offensichtlich stehen solche tectalen Neuronen über Zwischenneuronen mit den Motorneuronen der jeweiligen Effektoren in Kontakt. Die Motorneuronen sind vermutlich nach Art von Programmschaltungen – ähnlich wie wir sie von Wirbellosen Tieren kennen (EWERT [2]) – miteinander verbunden.

(d) Lokalisierte Hirnausschaltungen. Wenn man bei einer Kröte die TP-Region durch Elektrokoagulation ausschaltet oder – mit Hilfe eines Miniaturskalpell – die Verbindungen zwischen TP-Region und Tectum opticum durchtrennt, dann fällt das Fluchtverhalten aus, und das Beutefangverhalten ist gegenüber bewegten visuellen Objekten „enthemmt“ (Abb. 10). TP-defekte Kröten können bewegte figurale Reizmuster nicht mehr ihrer Bedeutungsklasse zuordnen (Einzelheiten s. EWERT [2]); sie reagieren auf alles was sich bewegt mit Beutefang (Abb. 11) Bei rechtsseitiger Läsion ist das Beutefangverhalten für Objekte „enthemmt“, die im Gesichtsfeld des linken Auges bewegt werden. Entsprechendes gilt für das rechte Auge nach linksseitiger TP-Läsion. Nach beidseitigen Defekten ist die Beute/Feind-Unterscheidung für das gesamte Gesichtsfeld ausgefallen. Bei kleinen Defekten kann die Unterscheidungsfähigkeit – je nach Ort der Läsion – selektiv für bestimmte Bereiche des Gesichtsfeldes ausfallen. Je größer der Defekt, desto länger hält das „enthemmte“ Beutefangverhalten an. Nach sehr kleinen Defekten „normalisiert“ sich das Verhalten nach 1–2 Stunden, bei relativ großen dagegen erst nach 4–6 Wochen.

Zusammenfassung

Die experimentellen Befunde legen den Schluß nahe, daß das figurale Beuteerkennen der Erdkröte auf bestimmten Interaktionen zwischen Neuronenpopulationen verschiedener Hirnbereiche beruht, die ihrerseits durch Motivationssysteme (Vorderhirn, Hypothalamus) – die in diesem Schema nicht berücksichtigt worden sind – beeinflusst werden.

In diesem Zusammenhang muß betont werden, daß das W/A-Phänomen für den Experimentator ein hilfreiches Werkzeug darstellt, das figurale Zeichenerkennen der Kröte mit einfachen, verhaltensrelevanten Reizen (Schlüsselreizen) zu testen. Dies darf jedoch nicht dazu verleiten, anzunehmen, daß das Zeichenerkennungssystem der Erdkröte so simpel ist, wie das in Abb. 7A dargestellte Modell. Dennoch scheint dieses eine wichtige Komponente des figuralen Erkennungssystems zu bilden. Es wäre daher auch trivial überbetonen zu wollen, daß das Beuteerkennungssystem der Kröte „komplexer“ ist als hier dargestellt, zumal es die Ergebnisse der lern- und reizspezifischen Gewöhnungsversuche nicht berücksichtigt.



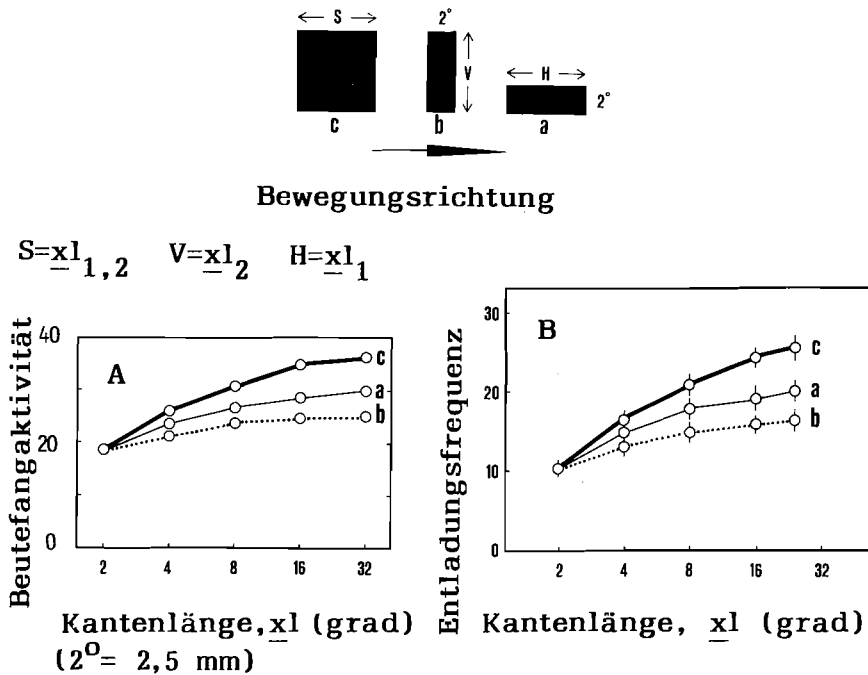


Abb. 11. Beutefangaktivität (A) und neuronale Aktivität (B) von T5-Neuronen bei TP-defekten Erdkröten auf unterschiedliche figurale, bewegte Reizmuster. Beutefangaktivität: Wendereaktionen pro min; Mittelwerte von 20 verschiedenen Kröten und Mittelwerte von 20 verschiedenen T5-Neuronen. Nach EWERT, J.-P., WIETERSHEIM, A. v. (1974) J. Comp. Physiol. 92: 149-160; EWERT, J.-P. (1976) In: The amphibian visual system (FITE, K. V., ed.) Academic Press, London

Abb. 10A-D. Rekonstruktion von Läsionen in der Thalamus-Praetectum (TP)-Region der Erdkröte anhand von Hirnquerschnittserien (a-f). Oben: Krötengehirn in Seitenansicht; T: Telencephalon, D: Diencephalon, M: Mesencephalon. 1: dorsaler, 2: medialer, 3: ventraler Thalamus; 4: Hypothalamus; 5: Praetectum; 6: Tectum opticum; 7: 3. Ventrikel; 8: ventromedialer, 9: dorsomedialer Tractus opticus; 10: Commissura posterior; 11: Commissura tecti mesencephali; 12: Hypophyse; R: Gesichtsfeld des rechten, L: des linken Auges. Schwarz ausgefüllte Teile des Gesichtsfeldes kennzeichnen Bereiche, in denen das Beutefangverhalten der Kröte als Folge der Läsion auf bewegte Reizmuster „enthemmt“ war. Gerasterte Teile des Gesichtsfeldes kennzeichnen Bereiche, in denen die Kröte als Folge der Läsion (im Tectum opticum) für Beute- und Feindobjekte blind war. Weiße Teile des Gesichtsfeldes kennzeichnen Bereiche, in denen das Beutefang- und Fluchtverhalten der Kröte auf bewegte Reizmuster normal war. Die Hirnläsionen sind in den Hirnquerschnittserien schwarz gekennzeichnet. A: rechtsseitige Läsion (Elektrokoagulation) der TP-Region. B: rechtsseitige Durchtrennung der Bahn zwischen TP-Region und Tectum opticum mit Hilfe eines Micro-Messerschnitts. C: Beidseitige Läsion der TP-Region und des dorsalen Tectum opticum. D: Beidseitige rostrale Läsion des dorsalen Thalamus. Nach EWERT, J.-P. (1968) Z. Vergl. Physiol. 61: 41-70

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

1. Beutefang- und Fluchtverhalten der Erdkröte werden durch Bewegungsreize ausgelöst.

Die Reizselektivität ihres angeborenen Auslösemechanismus für den Beutefang läßt sich verhaltensbiologisch mit dieser Versuchsanordnung analysieren. Streifenförmige Muster werden in unterschiedlicher Orientierung auf weißem Band bewegt. Durch Änderung der Laufbandrichtung kann die Musterausrichtung variiert werden.

2. Ein horizontaler Streifen in horizontaler Richtung bewegt, löst bei der Kröte Beutefang aus. Mit dieser Beuteattrappe wird die Wurm-Konfiguration natürlicher Beutetiere, wie Raupen, Würmer, Nacktschnecken simuliert.

3. Zur Analyse des Beuteschlüsselreizes ist es sinnvoll, solche Reizparameter zu variieren, die in Beziehung zur Bewegungsrichtung des Reizmusters stehen. Ein vertikaler Streifen in horizontaler Richtung bewegt, wird von der Kröte nicht beantwortet. Auf dem Kopf gehende Würmer oder Käfer gibt es im Biotop der Kröte nicht. Dieses Muster nennen wir Antiwurm-Konfiguration.

Das Vermögen Wurm- und Antiwurm-Konfiguration zu unterscheiden, ist Kröten angeboren.

4. Ist nun die Wurm/Antiwurm-Unterscheidung invariant gegenüber der Bewegungsrichtung? Tatsächlich löst ein vertikaler Streifen in vertikaler Richtung bewegt, wieder Beutefang aus. Dies würde in der Natur etwa einer Raupe entsprechen, die sich auf einem senkrechten Halm bewegt.

5. Ein horizontaler Streifen vertikal bewegt, wirkt dagegen als Antiwurm. Aus diesen Versuchen wird klar, daß die Kröte ihre Beute an deren Geometrie zur Bewegungsrichtung erkennt.

6. Die Gestalterkennung ist von der Bewegungsrichtung unabhängig, d. h. richtungsvariant; deshalb löst auch eine diagonal bewegte Wurmattrappe Beutefang aus. Wir sprechen von Wurmkonfiguration, wenn sich ein schmales Objekt in Richtung seiner Längsachse bewegt und von Antiwurmkonfiguration, wenn seine Längsachse quer zur Bewegungsrichtung orientiert ist. Die Gestalterkennung der Erdkröte ist auch invariant gegenüber Bewegungsform, -Geschwindigkeit, -Farbe und -Reizhintergrundkontrast. Dies wird in Film I „Angeborenes Beuteerkennen“ dargestellt.

7. Mit neurophysiologischen Methoden kann gezeigt werden, daß es im zentralen Sehsystem der Kröte Neuronen gibt, die für Wurm- oder Antiwurmkonfiguration eines Streifenmusters empfindlich sind. Die operierte Erdkröte ist durch pharmakologische Mittel ruhiggestellt. Mit einem Mikromanipulator wird eine Mikroableit-elektrode an einzelne Neuronen des Sehsystems in Mikrometer-Schritten herangeführt. Hier eine Aufsicht auf das Mittelhirndach, das Tectum opticum. Die Elektrode ist bis auf eine dünne freie Spitze von 2–5 Mikrometer isoliert.

8. Die abgeleiteten Aktionspotentiale werden verstärkt und auf einem Oszillografenschirm sichtbar gemacht.

9. Wie in den Verhaltensversuchen können Reizmuster in dieser Perimeterapparatur im Gesichtsfeld der Kröte bewegt werden. Die Reizmuster sind auch hier wieder auf einem Laufband befestigt, das gleichzeitig als Hintergrund dient.

10. Das Band kann um eine zentrale Achse geschwenkt werden. Auf ihm sind Streifen, entweder in Wurm- oder in Antiwurm-Konfiguration angeordnet. Die Antworten eines abgeleiteten Neurons lassen sich auf dem Oszillografen sichtbar, und über einen Lautsprecher hörbar machen.

11. Sobald die Antwort eines Neurons isoliert ist, wird mit einer kleinen Kelle der Bereich im Gesichtsfeld gesucht, in dem dieses Neuron auf Bewegungsreize antwortet. Die Reizkelle markiert das rezeptive Feld, also jenen Ausschnitt, in dem das Neuron auf Musterbewegungen mit Aktionspotentialen antwortet, hörbar an dem wiedergegebenen Knacken.

12. Der Reiz kann also, in beliebiger Richtung durch das Feld bewegt, das Neuron aktivieren.

TRICK I (Kombiniert mit Realaufnahmen a-l)

Wir veranschaulichen diese Verhältnisse grob schematisch in einem Trickfilm. Das Krötengehirn besteht aus Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Kleinhirn und Nachhirn. Sehnerv und Netzhaut des Auges sind entwicklungsgeschichtlich gesehen vorgeschobene Bereiche des Zwischenhirns. In der Retina stehen jeweils mehrere Sehzellen über Zwischenneuronen mit einer Ganglienzelle in Kontakt. Der ihr zugeordnete Ausschnitt im Gesichtsfeld ist das rezeptive Feld. Es ist bekannt, daß das Axon einer Ganglienzelle als Bestandteil des Sehnervs mit Neuronen im gegenüberliegenden Mittelhirndach verbunden ist, aber auch mit Neuronen im Bereich des Zwischenhirns. Bewegt man nun ein Reizobjekt durch das rezeptive Feld eines Neurons, kann dessen Antwort aus dem Gehirn mit Hilfe einer Mikroelektrode abgeleitet und auf dem Speicheroszillografen sichtbar gemacht werden.

a. Zuerst Ableitungen eines Neurons aus dem Mittelhirndach, das auf wurmförmig bewegte Streifen sehr gut reagiert.

b. Es schweigt jedoch, wenn derselbe Streifen antiwurm förmig bewegt wird.

c. Die Wurmpräferenz dieses Neurons ist von der Bewegungsrichtung des Reizmusters unabhängig. Vertikal bewegte Wurmattrappe: Reaktion.

d. Vertikal bewegter Antiwurm: keine Reaktion.

e. Das gleiche bei diagonaler Bewegungsrichtung. Reaktion auf Wurm.

f. Keine Reaktion auf Antiwurm.

g. Es folgen Ableitungen aus dem Zwischenhirn von einem Neuron, das auf die gleichen Muster umgekehrt reagiert. Es ist schwach aktiviert durch den Wurm, ...

h. ... antwortet jedoch sehr stark auf den Antiwurm.

i. Auch diese Unterscheidung ist unabhängig von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters.

Schwache Reaktion beim vertikalen Wurm.

j. Starke Reaktion beim Antiwurm.

k. Entsprechende Ergebnisse bei diagonaler Bewegungsrichtung.

l. Im Sehsystem der Kröte sind weitere Neuronentypen identifiziert worden, die auf figurale Reizmuster ansprechen.

TRICK II (Kombiniert mit Realaufnahmen A–G)

Die optische Information wird im Neuronensystem der Retina vorgefiltert und über den Sehnerv Neuronen im Mittelhirn und im Zwischenhirn zugeführt. Bestimmte Neuronensysteme im Tectum opticum berücksichtigen von der Fläche eines bewegten Objekts hauptsächlich seine Länge in der Bewegungsrichtung. Andere dagegen, 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. Es ist nun denkbar, daß andere Neuronensysteme T5(2) im Tectum opticum erregende Eingänge von T5(1), gleichzeitig aber auch hemmende Eingänge von TH3 aus dem Thalamus erhalten. Diese Verknüpfung wirkt subtraktiv; über weitere Systeme wird Beutefang ausgelöst. Weiterhin ist es möglich, daß Neuronensysteme im Thalamus TH4 erregende Eingänge von TH3 und gleichzeitig auch erregende Eingänge von T5(1) erhalten. Hier wirkt die Verknüpfung additiv und führt über weitere Systeme zu Fluchtverhalten. Diese Neuronenschaltungen werden durch Motivationssysteme beeinflusst, die hier nicht berücksichtigt sind. Ein wurmförmig bewegtes Objekt erregt hauptsächlich T5(1)-Neuronen und löst über T5(2)-Neuronen Beutefang aus. Das Modell soll jetzt überprüft werden. Wenn dieses Modell richtig ist, müßte man auch durch künstliche elektrische Reizung des Tectum opticum Beutefang auslösen können.

A. Der Reizstrom besteht aus einer Serie von negativen Rechteckimpulsen, deren Frequenz ca. 50 Hz und deren Stromstärke bis zu 100 μ A beträgt. Jede Reizung wird im Bild durch das Symbol gekennzeichnet. Die Impulse werden aus einem Generator über ein dünnes Kabel der Reizelektrode zugeführt. Diese ist bis auf eine freie Spitze isoliert und führt zu dem Teil des Gehirns, der gereizt werden soll, hier zum Tectum opticum. Die Elektrode ist mit Dentalzement am Schädel befestigt. Als zweite Elektrode dient ein geerdetes Drahtnetz, auf dem die Kröte während des Versuchs sitzt.

B. Wenn man einen entsprechenden Ort im Mittelhirn schwach elektrisch reizt, dann hebt die Kröte zunächst aufmerksam den Kopf.

C. Dieses Tier wendet sich bei etwas höherem Reizstrom einem vermeintlichen Beuteobjekt zu.

D. Eine andere Einstichposition hat zur Folge, daß die Kröte zunächst aufmerkt – dann ein fiktives Beuteobjekt fixiert – und verfolgt.

E. Hier ein ähnliches Experiment mit einer anderen Kröte: Aufmerken, – Fixieren und Verfolgen.

F. Andere Stellen im Mittelhirn aktivieren bei elektrischer Reizung das Schnappen. Anschließend schluckt das Tier. – Auch das Pressen durch Augenschließen ist Bestandteil des Schluckvorgangs.

G. Ein weiterer Versuch bei einer anderen Kröte: Aufmerken, – Schnappen, – Schlucken und Schnauzeputzen.

TRICK III (Kombiniert mit Realaufnahmen H–L)

Wir kehren wieder zu unserem Modell zurück. Wird ein Streifenmuster in Antiwurm-Konfiguration bewegt, dann werden hauptsächlich TH3-Neuronen aktiviert und T5(2)-Neuronen gehemmt. Die Erregung in TH4 reicht zur Auslösung des

Fluchtverhaltens meistens nicht aus, die Kröte zeigt keine Reaktion. Ein großes bewegtes Quadrat erregt T5(1) und TH3 relativ stark. Ihre Wirkungen heben sich in T5(2) auf, während sie sich in TH4 summieren und von dort aus Flucht aktivieren. Was geschieht nun, wenn diese Region im Thalamus elektrisch gereizt wird?

H. Reizorte im Thalamus lösen stets Fluchtverhalten aus.

I. Bei Reizung einer anderen Stelle der Thalamus-Prætectumregion bäumt und bläht sich die Kröte langsam auf.

K. Sie erhebt sich wie auf Stelzen und nimmt eine Haltung ein, die sie normalerweise Bodenfeinden gegenüber zeigt; z. B. wenn sich eine Schlange nähert.

L. Elektrische Reizung von Bereichen, die zwischen Tectum opticum und Thalamus liegen, können bei steigender Reizspannung zunächst Aufmerken – Beutefixieren – dann jedoch Flucht auslösen.

TRICK IV (Kombiniert mit Realaufnahmen M)

Zurück zum Modell. Gemäß der Hypothese erfolgt die Entscheidung Beute oder Feind aufgrund demokratischen Zusammenwirkens von Neuronenpopulationen. Was geschieht nun, wenn die Verbindungen zwischen Tectum opticum und Thalamus durchtrennt werden? Ein großes bewegtes Quadrat erregt T5(1) und TH(3) sehr stark. Infolge der Durchtrennung der Hirnteile entfällt jetzt die verstärkende Wirkung auf TH4 und die hemmende Wirkung auf T5(2). Nun müßte der Beutefang enthemmt und das Fluchtverhalten ausgefallen sein.

M. Das ist auch tatsächlich der Fall. Dieses Tier ist nicht dressiert! Vielmehr wurden bei ihm Verbindungen vom Zwischenhirn zum Mittelhirn durchtrennt. Solche Kröten antworten auf alles was sich bewegt mit Beutefang: auf ein Quadrat – auf dessen Schatten – auf eine Kreisscheibe – auf eine Riesenwurmattrappe – auf eine Riesenantiwurmattrappe – und sogar auf ein großes Quadrat. Die angeborene Fähigkeit der Erdkröte, figurale Muster zu unterscheiden und richtig zuzuordnen, ist als Folge des Hirndefektes ausgefallen.

TRICK V (Kombiniert mit Realaufnahmen N–O)

Noch einmal zum Modell.

Es muß jetzt deutlich gemacht werden, daß in jeder Hirnhälfte ein derartiges Beute-Feind-Erkennungssystem ausgebildet ist. Wie reagiert nun die Kröte, wenn nur in einer Hirnhälfte die Verbindungen zwischen Tectum und Thalamus durchtrennt werden?

N. Diese so operierte Kröte reagiert auf den Antiwurm im Gesichtsfeld des linken Auges normal ausweichend; im rechten Gesichtsfeld dagegen enthemmt mit Beutefangverhalten. Bei ihr wurde der Defekt nur einseitig links im Thalamus gesetzt. Dementsprechend ist das figurale Erkennungsvermögen auch nur für das Gesichtsfeld des gegenüberliegenden Auges ausgefallen.

O. Hier zeigt sich, daß die Filtereigenschaften des angeborenen Auslösemechanismus als Folge eines beidseitigen Hirndefektes zerstört sind. Die Demokratie des Zentralnervensystems für eine sinnvolle Steuerung des Beutefang- und Fluchtverhaltens der Kröte ist vollkommen zusammengebrochen. Die hirndefekte Kröte folgt allem, was sich bewegt; sie kann die Reizsituation nicht mehr einschätzen. Diese

Form der Hirn- und damit Verhaltensmanipulation erfolgte durch gezielte Ausschaltung eines Hirnteils. Einen vergleichbaren Effekt kann man bei Kröten aber auch ohne Operation durch Dressur erzielen, wie Film II „Modifikation des Beuterkennens durch Lernen“ beweist.

English Version of the Spoken Commentary

1. In the common toad, prey-catching and escape behaviors are released by moving visual stimuli.

The selectivity of the innate releasing mechanism for prey capture can be analysed by means of this experimental set-up. Stripe patterns are moved in various orientations on a white belt. By changing the direction of movement of the belt, the patterning can be modified.

2. A horizontal stripe moving horizontally releases prey-catching behavior in the toad. This prey dummy simulates the worm configuration of the toad's natural prey, such as caterpillars, worms, slugs, and bugs.

3. In order to analyse the key stimulus "prey", it is advisable to vary those stimulus parameters relating to the direction of movement of the stimulus. A vertical stripe moved horizontally is ignored by the toad. Worms or beetles walking on their heads never occur in the toad's biotope! This pattern is known as the "antiworm configuration". The ability to distinguish between worm and antiworm configurations is innate to the toad.

4. Is the worm/antiworm discrimination invariant to the direction of movement? A vertical stripe moving vertically does in fact release prey-catching; it fits the worm-configuration. In the field such a stimulus may correspond to, say, a caterpillar crawling up a stalk of grass.

5. A horizontal stripe moved vertically is, on the other hand, ignored; it simulates the antiworm configuration. These experiments prove that toads recognize their prey through its geometrical relationship to its movement vector.

6. This kind of Gestalt perception is independent of the direction of movement, that is, it is directionally invariant; thus even a diagonally moving worm dummy releases prey-catching. More generally, we call a narrow object moving in the direction of its longitudinal axis the "worm configuration", and moving perpendicular to its longitudinal axis the "antiworm configuration". This Gestalt perception in the toad is also invariant to the prey's movement pattern, velocity, colour, and its contrast with the background. This is shown in film I "Innate prey recognition".

7. Neurophysiological recording studies serve to demonstrate that there are neurons in the central visual system of the toad which exhibit sensitivity to the worm or the antiworm configuration of a stripe pattern. For recording, the surface of the midbrain has been exposed in the anesthetized, immobilized animal. A micromanipulator drives the recording microelectrode close to a single neuron of the visual system in micrometer steps. This is a plan view of the optic tectum. The recording electrode is isolated down to a free tip of 2 by 5 micrometers.

8. The action potentials thus recorded are amplified and displayed on an oscilloscope.

9. As in the behavioural experiments, stimulus patterns can be moved through parts of the toad's visual field by means of this perimetric apparatus. The pattern is fixed to a moving belt which also serves as background.

10. The belt can be pivoted about a central axis. It moves stripes in either worm or antiworm configuration. The responses of a discharging neuron are visualized on the oscilloscope and made audible via a loudspeaker.

11. As soon as the response of a single neuron has been isolated, a small disc is moved in the visual field to find out where the neuron responds to visual stimulation. The disc marks the excitatory receptive field, in other words, that part of the visual field in which the neuron responds to moving stimuli by discharging action potentials made audible by crackles.

12. The stimulus can activate this neuron when moved in any direction through the receptive field.

TRICK I (combined with real scenes a-l)

We explain these relationships in a simple schema. The toad brain consists of the telencephalon, diencephalon, midbrain, cerebellum and hindbrain. The neuronal system of the retina represents, embryonically, a protuberance of the diencephalon. In the retina many receptor cells are connected to a ganglion cell via interneurons. The section of the visual field it corresponds to is the receptive field. It is known that the axons of ganglion cells forming part of the optic nerve are connected to neurons of the contralateral optic tectum but also to neurons in the diencephalon.

When a stimulus object is moved through the receptive field of a neuron, its response from the brain can be recorded by means of a microelectrode and visualized on a storage oscilloscope.

- a. First, recordings from a neuron of the optic tectum showing strong activity in response to a wormlike moving stripe.
- b. It is, however, unresponsive to the same stripe moving in antiworm configuration.
- c. The worm preference of this neuron is independent of the movement direction of the stimulus pattern. Vertically moving worm dummy: response.
- d. Vertically moving antiworm: no response.
- e. The same applies to diagonal direction of movement; worm: response.
- f. No response to the antiworm.
- g. For comparison recordings from a neuron of the caudal dorsal thalamus. This neuron shows opposite properties in response to the same stripe patterns. It is weakly activated by the worm configuration.
- h. But it discharges strongly in response to the antiworm.
- i. This differentiation, too, is independent of the direction of movement of the stripe patterns. Weak response to vertically moving worm.
- j. Strong response to vertically moving antiworm.
- k. Corresponding results for diagonal movement direction.
- l. Of course, further types of feature detecting neurons have been identified in the toad's visual system.

TRICK II (combined with real scenes A-G)

The visual information is prefiltered by retinal neurons and transmitted to neurons in the midbrain and diencephalon via the optic nerve. Certain neuronal systems T5(1) in the optic tectum are most activated if the object moving through the receptive field is extended in the direction of movement. Conversely, neurons of other systems TH3 in the caudal dorsal thalamus respond most to an object extended perpendicularly to the direction of movement. If the object is moved in different directions, the correlations remain unaltered. It is conceivable that other neuronal systems T5(2) in the optic tectum receive excitatory inputs from T5(1) but at the same time inhibitory inputs from TH3 originating in the thalamus. This correlation works by subtractive interaction, triggering prey-catching via further systems. It is moreover possible for neuronal systems TH4 of the thalamic area to receive excitatory inputs from TH3 and simultaneously also excitatory inputs from T5(1). In this case the correlation works additively triggering escape behaviour via other systems. These neuronal circuits are influenced by motivational systems not considered here. A worm-like moving object mainly activates T5(1) neurons and triggers prey-catching via T5(2) neurons. The model will now be verified. If it is a correct one, prey-catching behaviour should also be released by electrical point stimulation of the optic tectum.

A. The electrical stimulus consists of a train of negative square wave pulses at about 50 cycles per second and up to 100 μ A. Onset of stimulation is indicated in each frame by the symbol.

The impulses are supplied by a generator and passed along a thin wire to the stimulation electrode. This is insulated down to its free tip, implanted in an area of the brain to be stimulated, in this case, the optic tectum. The electrode is fastened to the skull by dental cement. The reference electrode is connected to an earthed wire net on which the toad is placed during the experiment.

B. When a certain part of the optic tectum is weakly stimulated, the toad first raises its head watchfully.

C. This animal turns to an assumed prey object when the stimulus current is raised.

D. A different electrode position results in the toad first looking watchfully - then fixating an imaginary prey object - and pursuit.

E. Now a similar experiment with another toad: Attention - fixation - pursuit.

F. Other areas in the midbrain tectum activate snapping when stimulated electrically. Afterwards the toad swallows. Closing its eyes and pressing are also components of the swallowing action.

G. A further experiment with a different animal: Attention - snapping - swallowing and snout cleaning.

TRICK III (combined with real scenens H-L)

To return to the model: when a stripe pattern in antiworm configuration is moved, TH3 neurons are mainly activated and T5(2) neurons inhibited. Excitation in TH4 rarely leads to escape behavior; the toad remains unresponsive. A large moving square activates both T5(1) and TH3 neurons comparatively strongly. Their effects are cancelled in T5(2) but they are summated in TH4 where they activate escape

behaviour. What happens when a small area in this region is electrically stimulated?
H. Electrical point stimulation of the caudal dorsal thalamus always activates escape behaviour.

I. Stimulation of another part of this thalamic region makes the toad draw itself up and swell slowly.

K. It raises itself up assuming a stiff-legged avoidance posture which it normally adopts in response to ground predators, for example when a snake approaches it.

L. Increasingly intense electrical point stimulation of an area lying between the optic tectum and the caudal thalamus releases at first attention, then prey fixation – but finally escape.

TRICK IV (combined with real scenes M)

Back to the model: According to our hypothesis, the decision prey or predator is performed by “democratic interaction” of neuronal populations. What happens when the connections between the optic tectum and the caudal dorsal thalamus are interrupted by surgical knife cut? A large moving square strongly activates both T5(1) and TH3 neurons. Due to the severance of the brain regions the reinforcing effect on TH4 and the inhibitory effect on T5(2) no longer apply. Now prey-catching should be disinhibited and escape behaviour should be abolished.

M. That happens exactly as predicted. This animal has not been conditioned. However, the connections between caudal thalamus and optic tectum have been severed by a micro knife cut. Toads that have undergone this kind of surgery respond to any sort of moving stimulus in their visual field with prey-catching behaviour: whether it is a square – or its shadow – a disc – a giant worm dummy – a giant antiworm dummy – or even a large square. The toad’s innate ability of behaviourally relevant classification of visual stimuli has been destroyed by this brain lesion.

TRICK V (combined with real scenes N–O)

Back to the model once more.

The aim is now to demonstrate that each brain hemisphere has this sort of prey/predator recognition system. How does the toad react when the connections between optic tectum and thalamus are severed only in one brain hemisphere?

N. The toad which has undergone this surgery reacts to the antiworm in the left visual field with normal avoidance; but in the right visual field with disinhibited prey-catching behaviour. In this case the lesion was established only in the left thalamic-pretectal region. Accordingly, prey recognition only fails for objects moving in the visual field of the contralateral eye.

O. It is evident, here, that the filter properties of the innate releasing mechanism have been destroyed as the result of bilateral thalamic-pretectal lesions. Here, the democratic control of prey-catching and escape behaviour by the toad’s CNS has broken down completely. The brain lesioned toad follows everything that moves. It is totally incapable of assessing the situation presented. This type of cerebral and behavioural manipulation can be achieved by severing certain brain regions. In toads

similar results can be achieved – without surgical intervention – by the process of conditioning, as shown in film II „Modification of prey recognition by learning“.

Literatur

- [1] EWERT, J.-P.: The neural basis of visually guided behavior. In: “Recent progress in perception”, (R. HELD, ed.) pp. 96–104, Readings in Scientific American, San Francisco 1974.
- [2] EWERT, J.-P.: Neuro-Ethologie. Einführung in die neurophysiologischen Grundlagen des Verhaltens. Heidelberger Taschenbücher 181, Springer: Berlin, Heidelberg, New York 1976. – English Edition, Springer: Berlin, Heidelberg, New York 1980. – Japanese Edition, Baifukan: Tokyo 1982.
- [3] EWERT, J.-P.: Neural mechanisms underlying prey-catching and avoidance behavior in toads. In: “Neurology of the optic tectum” (H. VANEGAS, ed.), Plenum Press: New York, London 1983.
- [4] EWERT, J.-P., und S. B. EWERT: Wahrnehmung. Biologische Arbeitsbücher 35, Quelle & Meyer: Heidelberg 1981.
- [5] EWERT, J.-P., R. R. CAPRANICA, and D. J. INGLE (eds.): Advances in vertebrate neuroethology. Plenum Press: London 1982.
- [6] EWERT, J.-P., H. BURGHAGEN, and E. SCHÜRG-PFEIFFER: Neuroethological analysis of the innate releasing mechanism for prey-catching behavior in toads. In: “Advances in vertebrate neuroethology” (J.-P. EWERT, R. R. CAPRANICA, and D. J. INGLE, eds.), Plenum