B. Hassenstein:

# Die Rekonstruktion der Wirklichkeit durch zentralnervöse Datenverarbeitung von Sinnesmeldungen — ein von der Natur mitunter souverän gelöstes Problem.

Festvortrag am 28. April 2004 aus Anlass der Verleihung des KÜPFMÜLLER-Ringes der Technischen Universität Darmstadt an Herrn Prof. Dr. Erwin NEHER, Göttingen.

Aus dieser für einen Festvortrag langen Überschrift aus 17 Worten springt sogleich ein Ausdruck in die Augen: „Ein von der Natur souverän gelöstes Problem". Darf man von der Natur behaupten, dass sie „Probleme lösen" kann? Zumindest für diese festliche Gelegenheit bejahe ich dies, und zwar insbesondere beim Vergleich mit Problemlösungen durch Erfinder in der Technik:

Ich erinnere mich noch an den Augenblick in meiner Schulzeit, als ich erstmalig das Prinzip des Elektromotors durchschaute. Die Lösung des Problems, wie sich durch technische Kunstgriffe elektrische Energie in etwas so ganz anderes, nämlich in mechanische Energie umwandeln lässt, erlebte ich damals als geistreich und überraschend und bewunderte die konstruktive Phantasie der Erfinder.

Dieses gleiche Gefühl der Bewunderung empfinde ich auch bei der Betrachtung von solchen Naturvorgängen in Pflanzen, Tieren und Menschen, die eine biologische Leistung zustandebringen. Das liegt besonders deutlich vor Augen, wo die heutige so weit fortgeschrittene Technik immer noch durch biologische Leistungen in den Schatten gestellt wird: So etwa bei einer anderen Umwandlung, nämlich der von chemischer Energie in elektrische Energie: Dies leistet jede Nervenzelle von Tier und Mensch, wie uns unter vielen anderen Erwin NEHER nahe gebracht hat, mit bewundernswerter Effizienz und Eleganz. Und wie weit sind unsere *Brennstoffzellen* noch davon entfernt!

An dieser Stelle sollen vier Beispiele zu Wort kommen, die Karl KÜPFMÜLLERs systemtheoretischem Denk- und Forschungsansatz entsprechen. Sie sind dem Arbeitsfeld von Erwin NEHER verwandt. Unter ihnen wird auch diejenige biokybernetische Untersuchung vertreten sein, für die mir dereinst vor 22 Jahren der KÜPFMÜLLER-Ring zuerkannt wurde.

**Räumliche Tiefenwahrnehmung**

Zum ersten meiner vier Themen, der visuellen räumlichen Tiefenwahrnehmung, möchte ich Sie einleitend bitten, bei irgend einem festlichen Empfang zu beobachten, wie zielsicher — auf den cm genau — die Hand nach einem Sektglas greift, auch von der Seite her: Ob ein Glas 34 oder 36 cm vom Auge entfernt ist, kann unser Gesichtssinn sicher feststellen; das sieht man an der präzisen Steuerung der Armbewegung. Eigentlich ist das höchst erstaunlich; denn der Abstand des gesehenen Gegenstands vom Auge wird ja nicht im Auge abgebildet. Die Netzhaut

im Augenhintergrund ist ja eine Fläche; aus dem flachen Bild ist die *Tiefendimension* nicht abzuleiten, sie ist dort gar nicht repräsentiert, ebenso wenig wie auf einer Photographie.

Dass wir trotzdem die Gegenstände direkt anschaulich in ihrem Abstand von uns wahrnehmen — und beispielsweise beim Äpfelpflücken jeweils in der richtigen Entfernung zugreifen — beruht auf einer vielfältigen Datenverarbeitung im Gehirn. Diese läuft ohne unser Zutun ab und ist uns nicht bewusst; erst das Ergebnis offenbart sich uns, und zwar direkt als wahrgenommener Abstand. Was unser Gehirn dabei alles verwertet, hat uns erst die psychophysische Forschung erklärt: Vier der Kriterien sind folgende:

- der nötige Winkel zwischen den beiden Augenachsen, damit die beiden Sehbilder zusammenfallen, d.h. „stereoskopisches Sehen"
- die zur Scharfeinstellung des Sehbildes erfolgende Akkommodation der Augenlinse
- etwaige perspektivische Fluchtlinien im Gesichtsfeld, und
- die Netzhautbild-Größen bekannter Gegenstände bei verschiedenem Abstand

Damit aber verwendet das ZNS zur Ermittlung des Abstands nichts als die Sinnesdaten der Netzhautzellen beider Augen. Es ermittelt die Entfernung *durch Datenverarbeitung*. Welchen Prinzipien folgt sie? Für das *stereoskopische* Entfernungssehen ist die Antwort einfach: Der Abstand leitet sich her aus dem eingestellten Winkel $\alpha$ zwischen den Augenachsen nach der trigonometrischen Formel der Dreieckspeilung:

Entfernung = halber Augenabstand mal cot $\alpha/2$

(Niveau: gymnasiale Mittelstufe).

Die Verarbeitung aller unserer Netzhaut-Signale spielt sich ab in einer Abfolge von Nervenzellen-Schichten in unserem Gehirn. Darüber schreibt Erwin NEHER (2002): „Die Repräsentation der Umwelt wird immer abstrakter, wenn wir uns Schritt für Schritt durch die Stationen der Signalverarbeitung im visuellen System bewegen. In jedem Stadium wird eine Eigenschaft oder Spezifität verloren, während eine andere — meist kompliziertere — dazu gewonnen wird." In einer dieser Schichten im Gehirn ist die Abstraktion gerade dahin gelangt, dass durch Anwendung der

trigonometrischen Formel der metrische Abstand des gerade ins Auge gefassten Gegenstandes, z.B. des Sektglases, präzise ermittelt wird und in der Wahrnehmung erscheint.

Unser räumliches Sehen ist also keine einfache Spiegelung der Sehzellen-meldungen unserer Netzhaut. Sondern die zentralnervöse Datenverarbeitung der Sineszellensignale zaubert vor unser inneres Auge aus den flächigen Bildern auf der Netzhaut die räumliche Repräsentation der Umwelt, als wenn dies selbstverständlich wäre; und was dabei entsteht, ist eine so perfekte Rekonstruktion der tatsächlichen räumlichen Verhältnisse, dass wir danach unser Verhalten räumlich präzise steuern können; und wir empfinden im Gesamtpanorama keinen Bruch, obwohl die Breite, Höhe und Farbe der Gegenstände direkt abgebildet und die Tiefe dazukonstruiert ist.

**Unterscheidung zwischen fremdverursachten und eigenverursachten Wahrnehmungen**

Nun eine zweite souveräne Leistung der zentralnervösen Datenverarbeitung: Die Unterscheidung zwischen fremdverursachten und eigenverursachten Wahrnehmungen.

Stellen Sie sich eine an schwerem grauem Star erkrankte Patientin vor. Ihr Auge erkennt keine Konturen mehr, nur ein wolkiges Grau. In einer Operation wird nun der trübe Kern der Linse gegen eine glasklare künstliche Linse ausgetauscht. Das Auge kann nun klar sehen. Nach Hause zurückgekehrt geht die Patientin über einen gemusterten Teppich und macht eine überaus störende Beobachtung: Unten in ihrem Blickfeld bewegt sich das Teppichmuster, ja es rast beim Vorwärtsgehen nach hinten. Das führt zur größten Unsicherheit und Schwindelgefühl; sie muss sich festhalten, um nicht zu stürzen. Ähnliche störende Empfindungen entstehen bei jeder Kopf- und Blickbewegung. Es dauert Wochen, bis aktive Eigenbewegungen keine Desorientierung mehr hervorrufen, bis also das Nervensystem einprogrammiert hat, welche wahrgenommenen Bewegungen nur die eigenen aktiven Bewegungen widerspiegeln und *darum zu ignorieren sind.*

Dies ist ein Einzelbeispiel aus Tausenden über die Wichtigkeit, selbsterzeugte Wahrnehmungen von fremderzeugten zu unterscheiden. Im Normalfall ignorieren ja wir und auch die Tiere fast alle von uns selbst erzeugte Sinneswahrnehmungen, d.h.

wir sehen sie gar nicht, reagieren nicht auf sie und lassen uns nicht irritieren. Teils ist das eine Sache der Gewöhnung und des Lernens, zumeist aber angeboren.

Aber wie arbeitet im Gehirn eine zur Ignorierung selbsterzeugter Sinnesreize fähige Schaltung? Nachdem man dieses Problem vor knapp 100 Jahren erkannt hatte, meinte man zunächst, bei eigener aktiver Bewegung würden alle sonst bereiten Reaktionen auf gesehenen Bewegungen einfach abgeschaltet; aber das würde die eigene Bewegungskontrolle vorübergehend außer Kraft setzen, und zwar gerade bei aktiven Bewegungen.

Die tatsächlich von der Natur gefundene Lösung erscheint jedem, der zum ersten Mal von ihr hört, als genial einfacher Kunstgriff: Aktive Bewegungen von Organismen werden ja durch innere Kommandos in die Wege geleitet, die als Signale vom Gehirn zu den Muskeln eilen. Von solchen Kommando-Nerven zweigen nun Bahnen ab, die die selben Signale bekommen und darum gleichsam Kopien der Kommandosignale führen, *Efferenzkopie* genannt. Diese abgezweigten Kommandosignale werden zu den Nerven *der Sinnesorgane* geleitet und dort als Information verwertet: In diesem Augenblick ergeht ein motorisches Kommando, also sind die jetzt gleich zu erwartenden Sinnesmeldungen die Konsequenz der vom Kommando ausgelösten aktiven Eigenbewegungen und daher (als „Re-afferenz") *nicht* mit Reaktionen zu beantworten, sondern zu *ignorieren.* Die hierzu erforderliche Datenverarbeitung besteht einfach darin, dass die Kommandokopie die Reafferenzmeldungen auslöscht, d.h. von den eintreffenden Sinnesmeldungen subtrahiert wird.

Hiermit habe ich ganz kurz das *Reafferenzprinzip* charakterisiert, von Hermann von HELMHOLTZ, Jakob von UEXKÜLL und anderen vorausgeahnt, von Erich von HOLST und Horst MITTELSTAEDT 1951 formuliert: Die souveräne Lösung des Problems der Unterscheidung zwischen eigen- und fremdverursachten Sinnesmeldungen durch eine Datenverarbeitung ist einfach die Subtraktion der Efferenzkopie von den eintreffenden Sinnesmeldungen. Dann bleiben nur die fremdbestimmten Sinnesmeldungen übrig und werden zur Reaktionsauslösung sowie zum Bewusstwerden weitergeleitet. Auch diese mathematische Operation erfolgt auf

einer der im Zitat von Erwin NEHER anvisierten höheren Abstraktions-Ebenen des Nervensystems.

**Erkennen von Bewegungen durch das am Körper unbewegte Auge**

Wenn die Subtraktion das mathematische Kernstück einer so differenzierten Anforderung an das Nervensystem ist wie die Unterscheidung zwischen eigen- und fremdverursachten Sinnesmeldungen — ist dann eine lineare Verrechnung wie diese vielleicht auch für noch höhere Leistungen der einzig erforderliche Typus der zentralnervösen Datenverarbeitung, und es kommt nur auf die *Verschaltung* an? Die Antwort heißt *nein*, und dies gilt sogar für eine anscheinend verhältnismäßig einfache Anforderung an das Sinnes- und Nervensystem: Das Erkennen von Bewegung durch ein am Körper unbeweglich festsitzendes Auge, das nicht mit der Bewegung mitgeführt werden kann.

Wenn *unser* Gesichtssinn die Bewegung eines Sehdinges zu beurteilen hat, so spricht unser *Formen*sehen an; und unser Blick *folgt* der Bewegung. Eine Relativbewegung zwischen Auge und bewegtem Gegenstand wird dadurch vermieden, und die durch Regelung aufrechterhaltene Winkelgeschwindigkeit der Augenbewegung liefert zugleich das Maß für die wahrgenommene Geschwindigkeit des Sehdinges.

Anders ist es bei Insekten, und zwar aus zwei Gründen

- Die Augen sitzen fest im Kopf, und auch der Kopf ist vielfach am Körper kaum beweglich
- Die Winkelgeschwindigkeiten zwischen Auge und Umwelt, z.B. wenn ein Insekt auf einer Wiese durch einen Dschungel von Gräsern hin- und herfliegt, sind viel zu groß, als dass Augen- oder Kopfbewegungen mit solchen Relativgeschwindigkeiten mitgehen könnten.

Weil sich hier somit Auge und bewegte Muster beim Bewegungssehen gegeneinander bewegen, entsteht eine neue Anforderung: Wie der ganze lebende Körper aus Zellen zusammengesetzt ist, so besteht auch die lichtempfindliche Region des Auges aus getrennten lichtempfindlichen Elementen. Kontinuierliche Musterbewegungen werden also in Einzelereignisse von Helligkeitswechseln

aufgelöst. Das Nervensystem — im Kopf *hinter* den Sehelementen — muss also herauszubekommen suchen, ob die aus *benachbarten* Sehelementen gemeldeten Lichtwechselsequenzen auf eine gerichtete Musterbewegung *vor* dem Auge schließen lassen.

Untersucht man diese Aufgabe theoretisch, so läuft sie hinaus auf eine Ähnlichkeits-Analyse der Signalsequenzen in benachbarten Sehelementen. Mathematisch heißt das: Gewinnen von Korrelationskoeffizienten. An dem von mir für diese Untersuchung herangezogenen Insekt, dem etwa 8 mm großen Rüsselkäfer Chlorophanus viridis hat es sich tatsächlich erwiesen, dass seine Bewegungswahrnehmung auf einer solchen Korrelationsauswertung beruht. Sie folgt den Prinzipien:

— Registrierte Korrelation heißt wahrgenommene Bewegung
— Niedere oder höhere Korrelation heißt langsamere oder schnellere Bewegung
— Beides ist messbar durch die Reaktionen auf gesehene Bewegungen, sogenannte optomotorische Reaktionen

Besonders augenfällig offenbart der Käfer das Korrelationsprinzip seines Bewegungssehens, wenn man seinen Augen eine künstliche Folgesequenz von Lichtreizen derart bietet, dass der Korrelationskoeffizient zwischen benachbarten Folgereizen nicht wie normal positiv, sondern negativ, also gleich –1 ist, wenn man also auf jede Helligkeitszunahme in einem Sehelement eine Helligkeitsabnahme im Nachbarelement (und umgekehrt) folgen lässt. Daraufhin ändert der Käfer tatsächlich die *Richtung* seiner ausgelösten Wendetendenz und strebt in die Gegenrichtung zur räumlichen Fortsetzungsrichtung der Reizfolge, ein erstaunlicher Anblick! Dies war übrigens meine erste Entdeckung, an der ich die prinzipielle Unterschiedlichkeit des Bewegungssehprinzips zwischen Mensch und Insekt erkannte. Die spätere mathematische Analyse war das gemeinsame Werk mit dem Physiker Werner REICHARDT.

Zwar kann also das Sehzellen-Mosaik der Insekten keine fließende Relativ-bewegung von Mustern in sich abbilden, sein ZNS rekonstruiert aber die wirklich stattfindende Bewegung durch Korrelation benachbarter Sinnesmeldungen mit Hilfe der Multiplikation nach Betrag und Vorzeichen: Wieder die Erfüllung einer

biologischen Anforderung durch eine mathematische Operation — in diesem Fall eine nichtlineare Verrechnung; Summation oder Subtraktion leisten dies nicht.

**Erkennen von Oberflächenfarben**

Mein viertes und letztes Beispiel für die Rekonstruktion der Wirklichkeit durch zentralnervöse Datenverarbeitung ist das menschliche Farbensehen. Und wieder ist die Anforderung an die Datenverarbeitung eine völlig andere:

Unser Farbensehen ist nämlich funktionell darauf zugeschnitten, nicht *selbst* leuchtende , sondern *beleuchtete* Gegenstände an ihrer Färbung zu erkennen und voneinander zu unterscheiden. Farbige Oberflächen aber können *durch farbige Beleuchtung verfälscht* werden. Solche Verfälschungen, z.B. von weiß nach grün unter einem Blätterdach, zu erkennen, sie rückgängig zu machen und dadurch für die Wahrnehmung die wirkliche Färbung zu rekonstruieren, das ist eine in ihrer Art ganz besondere Anforderung an die Farbwahrnehmung. Sie muss in der Natur so bedeutsam sein, dass die Datenverarbeitung in unserem Farbsehsystem tiefgehend gerade durch die Erfüllung dieser Aufgabe geprägt ist.

Im Dienste der Anforderung, farbig verfälschende Beleuchtung zu eliminieren, werden alle Meldungen der drei farbtüchtigen Sehzellen, der Zäpfchen (Farbrezeptoren),über einen größeren Flächenbereich summiert und die Summe daraufhin überprüft, ob sie stark von der Farbneutralität abweicht. Falls bestimmte Farbtöne vorwiegen, wird dies sinnvollerweise vom System gleichsam als verfälschende Beleuchtungsfarbe interpretiert. Als Reaktion darauf wird innerlich eine Gegenfarbe aktiviert und diese von allen Farbeindrücken im Gesichtsfeld subtrahiert. Durch diesen *Regelprozess* wird der echte Farbeindruck rekonstruiert, also derjenige, der sich bei neutraler Beleuchtung als das wirkliche farbliche Merkmal der Gegenstände zu erkennen gegeben hätte.

Damit ist unser Farbensehen mitgeprägt durch Verschaltungen, durch die jeweils ein Farbsignal eine Gegenfarbe erzeugen und dadurch das andere schwächen oder unterdrücken kann, und das gegenseitig. So etwas nennt man in der Physiologie *Antagonismus*. Man kann das in Experimenten, die zu jedem naturwissenschaftlichen Schulunterricht gehören, auch wunderbar demonstrieren: Zu

jeder Spektralfarbe kann man eine Gegenfarbe finden, durch die sie durch Überlagerung ausgelöscht wird.

Was bei dieser Überlagerung ausgelöscht wird, ist zum Glück allein die Farbigkeit, nicht die Helligkeit. Das Überlagerungsergebnis ist nicht Dunkelheit, die Sichtbarkeit bleibt erhalten. Die Meldungen der Zapfen werden also parallel von zwei inneren Auswertungsinstanzen verarbeitet, einer (antagonistisch geschalteten:) für Farbigkeit und einer (summativ geschalteten:) für farbneutrale Helligkeit; und beide Arten von Signalen bilden sich ab im Bewusstsein und überlagern sich dort.

Die Tages-Sehzellen sprechen also gewissermaßen zwei Sprachen, eine Farbsprache und eine WEISS- oder HELLIGKEITS-Sprache. Aber das System ist noch vielfältiger: Diese Kompensationsinstanz für farbige Beleuchtung umfasst zwei Gegenfarbensysteme, BLAU gegen GELB und GRÜN gegen ROT. Da es aber nicht 4, sondern nur 3 Zäpfchentypen mit unterschiedlichen Wellenlängenempfindlichkeiten gibt, speist sich eine dieser Farben, nämlich das ROT, aus Signalen derjenigen Zapfen, die *auch* die BLAU- und die GELB-Signale liefern. Das können wir sogar unmittelbar sehen, nämlich wenn wir ein physikalisches Farbenspektrum anschauen: An seinen beiden Enden sehen wir keine reinen Farben, sondern Mischfarben, am kurzwelligen Ende VIOLETT aus BLAU und ROT, am langwelligen Ende ZIEGELROT aus GELB und ROT.

Der kurzwellige und der langwellige empfindliche Farbrezeptor sprechen also je zwei Farbsprachen. als gegeneinander geschaltete Antagonisten die unterschiedlichen Sprachen BLAU und GELB, als gemeinsame Antagonisten gegen GRÜN die gemeinsame Sprache ROT.

Die beiden Enden des Spektrums werden durch den beiderseitigen ROT-Anteil farblich ähnlicher zueinander als reines BLAU gegen reines GELB. Sie bahnen dadurch die Zusammenführung der beiden Spektralenden zum Farbenkreis an. Geschlossen wird dieser über reines ROT und die PURPURtöne, die im physikalischen Farbspektrum nicht vorkommen. Der Farbenkreis „BLAU-GRÜN-GELB-ROT-VIOLETT-BLAU“ erweist sich als ein biologisches und psychophysisches Ordnungsprinzip, wie es in keinem anderen Sinnesgebiet seinesgleichen findet. Der Farbenkreis ist besonders durch GOETHE, Philip Otto RUNGE und Wilhelm OSTWALD ins Bewusstsein der Wissenschaften eingeführt worden. Seine physiologische und psychophysische Realität verdanken wir letztlich der Anforderung

an unser Farbensehen, durch farbige Beleuchtung verursachte Farbverschiebungen zu kompensieren, um dadurch die wirklichen Oberflächenfarben für die Wahrnehmung zu rekonstruieren.

**Schlussgedanken**

Dieser Festvortrag hat Ihnen vier besondere Leistungen des Sinnes- und Nervensystems vorgestellt: Unser räumliches Sehen; die Unterscheidung zwischen selbst- und fremdverursachten Sinnesmeldungen; die Bewegungswahrnehmung des im Körper festsitzenden Insektenauges und das auch bei farbiger Beleuchtung unverfälschte Wiedererkennen von farbigen Oberflächen.

In allen vier Fällen liefern die Sinneszellen aus ganz verschiedenen Gründen ein unvollkommenes Bild der Wirklichkeit; aber eine Datenverarbeitung rekonstruiert aus den Sinnesdaten die Wirklichkeit so vollkommen, dass eine — in dieser äußeren Wirklichkeit erfolgreiche! — Verhaltenssteuerung möglich wird, und dass wir gar nicht merken, welche Verrechnungen in unserem Nervensystem hierzu stattfinden.

In jedem unserer Fälle erwies sich die Datenverarbeitung als andersartig, aber mit einer Gemeinsamkeit: So hochdifferenziert die biologischen Anforderungen auf den ersten Blick anmuten: Als funktionelle Grundlage entpuppten sich jedes Mal ganz einfache mathematische Operationen: Trigonometrische Formeln, Subtraktion, Multiplikation nach Betrag und Vorzeichen, sowie Regelprozesse. Überblicken wir diese besondere Leistung aus der Welt der Biologie, die Rekonstruktion der Wirklichkeit durch zentralnervöse Datenverarbeitung von Sinnesmeldungen,— so dürfen wir sie wahrlich empfinden und bewundern als eine von der Natur souverän gemeisterte Anforderung.

Solche biologische Leistungen zu erforschen, ist auf zwei Wegen möglich:

— *analysierend* durch die systemtheoretische, schon von Karl KÜPFMÜLLER auf die Biologie übertragene biokybernetisch Methode, von höheren Ebenen zu niederen gerichtet, und

— *synthetisierend* aufwärts von der moleklaren biophysikalischen Ebene aus, vertreten von Erwin NEHER.

So kann ich denn auch schließen mit Worten von Erwin NEHER: „Die Hoffnung ist, dass sich die beiden Wege irgendwann auf breiter Front treffen und man so zu einem durchgängigen Verständnis von Eigenschaften und Wirkungsweise unseres zentralen Nervensystems gelangt."

Literatur (Auswahl)

HASSENSTEIN, B.: Wie sehen Insekten Bewegungen? Die Naturwissenschaften 48, 207-214, 1961

— : Biologische Kybernetik. Heidelberg (Quelle & Meyer) 1965, 5. Aufl. 1977.

— : Modellrechnung zur Datenverarbeitung beim Farbensehen des Menschen. Kybernetik 4, 209-223, 1968

— : Wissenschaftliche Zusammenarbeit mit Werner Reichardt von 1943 bis 1960. Unveröffentlicht.

— und REICHARDT, W.: Der Schluss von Reiz-Reaktions-Funktionen auf Systemstrukturen. Z. f. Naturforschung 8b, 518-524, 1953

HOLST, E. v.: Aktive Leistungen der menschlichen Gesichtswahrnehmung. Studium generale 10, 231-243, 1957

— und MITTELSTAEDT, H.: Das Reafferenzprinzip. Die Naturwissenschaften 37, 464-476, 1950

NEHER, E.: Signalmechanismen des Nervensystems. Bursfelder Universitätsreden. Göttingen (Göttinger Tageblatt GmbH) 2002

REICHARDT,W.: Autokorrelations-Auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems (bei der optischen Bewegungswahrnehmung eines Insektes). Z. f. Naturforschung 12b, 448-457, 1957