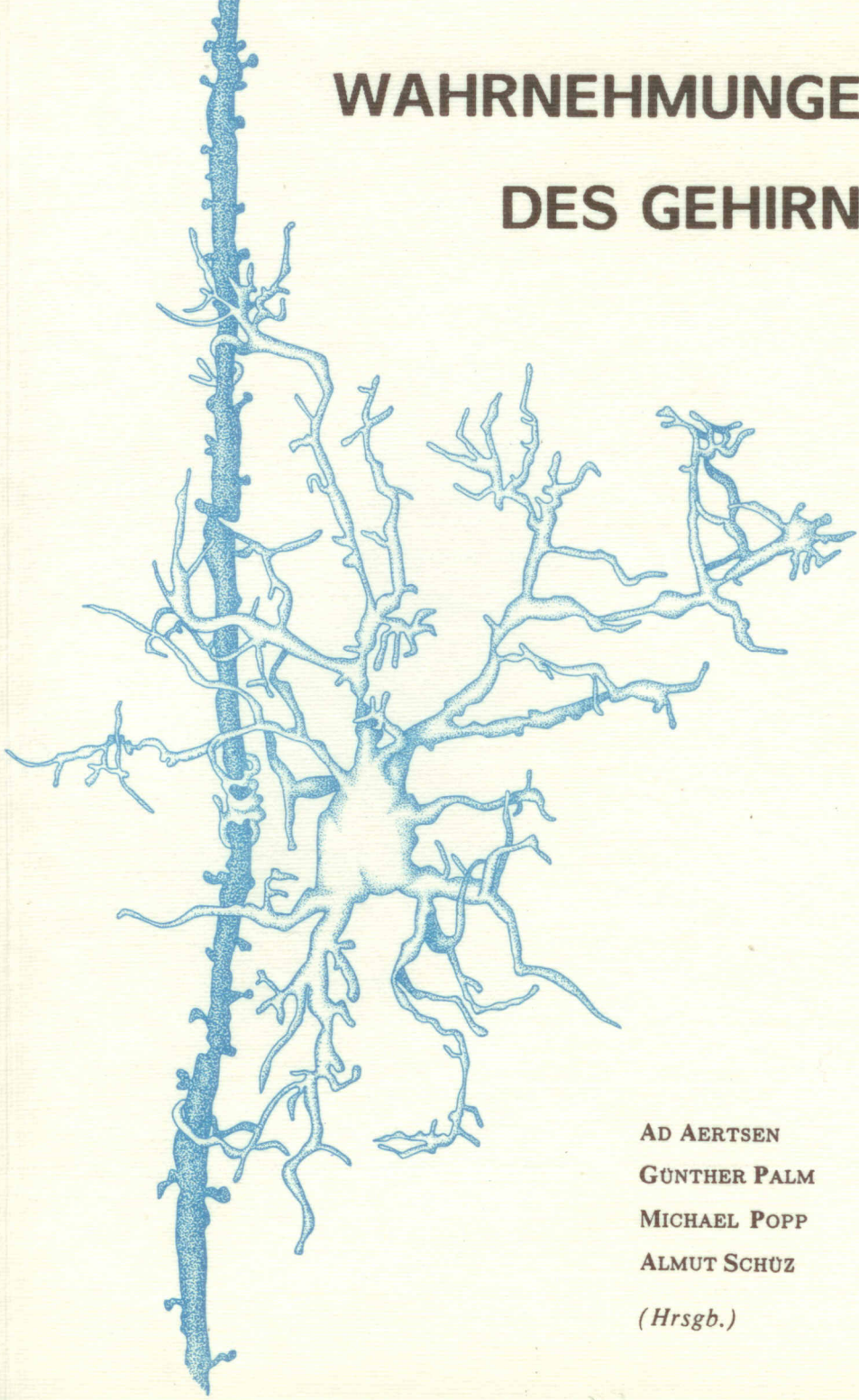


WAHRNEHMUNGEN DES GEHIRNS



AD AERTSEN
GÜNTHER PALM
MICHAEL POPP
ALMUT SCHÜZ

(Hrsgb.)

WAHRNEHMUNGEN DES GEHIRNS

BEITRÄGE ZU EINEM SYMPOSIUM

ZUM

60. GEBURTSTAG

VON

VALENTIN BRAITENBERG

GEHALTEN AM 27. JUNI 1986 IN TÜBINGEN

HERAUSGEBER:

AD AERTSEN, GÜNTHER PALM, MICHAEL POPP

UND

ALMUT SCHÜZ

SCHERZO CEREBRI, MA NON TROPPO: DAS NEUROPHON.

von

Ad Aertsen und Michael Erb



Einleitung

Die Neuroanatomie, die berufliche Leidenschaft unseres heutigen Jubilars Valentin Braitenberg, befaßt sich mit der Struktur des Gehirns: wo im Gehirn befinden sich welche Art von Neuronen, wie sehen sie aus und wie sind sie, über sogenannte 'Synapsen', miteinander verknüpft. Diese Art von Betrachtung liefert ein statisches Bild des Gehirns, vielleicht noch am ehesten vergleichbar mit einem Schaltplan und einer Beschreibung von benutzten Komponenten, wie man sie bei manchen Geräten aus den Elektronikläden mitgeliefert bekommt. Es gibt dabei natürlich nicht ganz unerhebliche Unterschiede zwischen einer biologischen Maschine wie, sagen wir, einem Mäusegehirn einerseits und einem Artefakt wie z.B. einem Rechner oder Fernseher, andererseits. Am meisten fällt dabei die Größe der Maschine (d.h. die Zahl der beteiligten Bauelemente) und der Komplexitätsgrad der Verknüpfungsstruktur ins Auge; beide sind beim Gehirn um ein Vielfaches größer. Die neuroanatomischen Schaltpläne sind dementsprechend auch eher als Organisationsprinzipien oder Verknüpfungsregeln zu verstehen, weniger als detailliertes Schaltbild, mit dem sich konkrete Schaltkreise zusammenlöten ließen.

Die Elektrophysiologie befaßt sich mit der experimentellen Untersuchung der elektrochemischen Prozesse, die im Gehirn ablaufen: eine sich ständig ändernde Konstellation von elektrischen Spannungen und Strömen. Die Dynamik dieser Prozesse wird dabei einerseits bestimmt von der oben erwähnten Struktur des neuronalen Netzwerkes, andererseits von den Vorgängen in der Außenwelt, wie sie dem Gehirn über die Sinnesorgane ständig signalisiert werden.

Die Aufgabe der Gehirntheorie besteht darin, die Befunde über Struktur und Prozeß so zusammenzufassen, daß sich aus der Fülle der einzelnen Tatsachen ein Sinn ergibt; ein Gedankengebilde worin sich vernünftig diskutieren läßt über die Funktionsprinzipien des Gehirns, in einer Konfrontation zwischen Aufgaben und Leistungen dieser neuronalen Maschine einerseits und dessen Struktur und Prozeßdynamik andererseits.

Ein Begriff, der in dem Denken über das Gehirn in den letzten Jahren eine immer wichtigere Rolle spielt und auch im Braitenberg'schen Umfeld liebevoll gepflegt wird, ist der der *'neuronalen Assembly'*, und - damit eng verbunden - der *'synaptischen Plastizität'* (e.g. Braitenberg, 1978; Schüz, 1978; Palm, 1982; Rauschecker, 1982; Aertsen et al., 1986). Die Idee der neuronalen Assembly geht zurück auf den Psychologen Donald Hebb (1948) und läßt sich vereinfacht als eine kooperativ funktionierende Gruppe von Neuronen beschreiben, wobei Aktivierung eines Teils dieser Gruppe genügt, um die ganze Gruppe zu 'zünden'; dies beruht auf den starken, sich gegenseitig aktivierenden Verbindungen innerhalb der Gruppe. Die Stärke der synaptischen Verbindungen zwischen den Neuronen wird dabei als 'plastisch' betrachtet: sie ändert sich nach einer 'synaptischen Lernregel', die lautet, daß eine Verbindung zwischen zwei Neuronen stärker wird je öfter diese Neuronen zusammen aktiv sind. Auf diese Weise wird von den Verbindungen die 'Zusammengehörigkeit' der beteiligten Neuronen gelernt, und können sich im Laufe der Zeit neue kooperativen Verbände oder Assemblies bilden, wenn die Vorgänge in der Außenwelt dazu Anlaß geben (das sogenannte 'assoziative Lernen').

Im jetzigen Beitrag wollen wir uns mit einigen Überlegungen dazu befassen, wie man das Funktionieren solcher neuronalen Assemblies im Gehirn experimentell untersuchen kann. Anschließend werden wir eine neue Methode präsentieren, mit der man die Aktivität von neuronalen Gruppen darstellen kann, und zwar in einer Weise, die gezielt anschließt an die perzeptiven Fähigkeiten des Untersuchers: Höre und Staune!

Single- und Multi-Unit Experimente.

Einen Eindruck von den Prozessen, die im Gehirn ablaufen, kann man gewinnen, indem man mit einer winzigen Nadel, einer Mikroelektrode, ganz nah an ein einzelnes Neuron (*'single unit'*) heran geht und die elektrische Aktivität dieses Neurons mißt. Das Ergebnis solch einer Messung ist eine Reihe von pulsartigen Spannungsschwankungen, die sogenannten *'Aktionspotentiale'* oder *'Spikes'*, zwischen deren Auftreten recht unterschiedlich langen Pausen liegen. Dabei ist die Form dieser

Aktionspotentiale für unsere jetzigen Betrachtungen nicht übermäßig interessant: sie ist - angenommen die Meßelektrode verschiebt sich nicht - ständig dieselbe, und wird im Grunde von der räumlichen Lage von Neuron und Elektrode bestimmt.

Die Spikes lassen sich also vereinfacht als 'ideale' Pulse, oder '*events*' ('*Ereignisse*') beschreiben; das Interessante an diesen Ereignissen liegt in der Frage, wann sie denn auftreten, das heißt unter welchen Bedingungen in Bezug auf Vorgänge in der Außen- und Innenwelt des Gehirns. Das naheliegende Experiment ist damit gegeben: man manipuliert diese Vorgänge soweit möglich und sinnvoll, und beobachtet gleichzeitig das Auftreten oder Nichtauftreten der Spikes. Damit läßt sich eine mehr oder weniger quantitative Beschreibung der Wahrscheinlichkeit machen, daß Aktionspotentiale in Abhängigkeit von den Bedingungen in Außen- und/oder Innenwelt auftreten. Stellt man sich als Untersucher sozusagen in die nächstfolgende Station der Informationsverarbeitungskette, dann läßt sich dies auch in umgekehrte Richtung lesen: was ist die Wahrscheinlichkeit daß beim Auftreten eines Aktionspotentials bestimmte Bedingungen in der Außen- und/oder Innenwelt vorlagen.

Man verwendet hier notgedrungen den Begriff der '*Wahrscheinlichkeit*': es hat sich nämlich herausgestellt daß die Neuronen nicht 'sicher', und damit nur im statistischen Sinn 'zuverlässig' sind: nicht das Ereignis im Einzelnen ist vorhersagbar, nur über die Wahrscheinlichkeit seines Auftretens läßt sich zuverlässig aussagen. Die neurophysiologische Literatur enthält eine Fülle von Beschreibungen solcher Messungen an einzelnen Neuronen in meist unterschiedlichen Gehirnarealen von meist unterschiedlichen Tieren unter meist unterschiedlichen experimentellen Bedingungen. Viele unserer jetzigen Erkenntnisse über Prozesse im Gehirn beruhen auf solchen '*Einzelzelleitungen*' ('*single unit recordings*'); sie bilden das vorherrschende experimentelle Paradigma in der Neurophysiologie.

Wie schon erwähnt ist ein wichtiger Aspekt der Anatomie des Gehirns die Frage, wie die einzelnen Neuronen untereinander verschaltet sind:

wie ist die Struktur des neuronalen Netzwerkes, und welche organisatorischen Prinzipien sind in dieser Struktur enthalten. In der Elektrophysiologie findet man ein vergleichbares Interesse an der Verschaltung der Einzelelemente; dieses Interesse wird manchmal bezeichnet als das Studium der *'neuronalen Wechselwirkung'*: die experimentelle Untersuchung der gegenseitigen Beeinflussung unterschiedlicher Neuronen. Wesentlich bei Experimenten dieser Art ist natürlich die Möglichkeit, gleichzeitig die Aktivität von mehreren Neuronen zu beobachten, und zwar so daß man die Aktionspotentiale jeweils einem bestimmten Neuron zuordnen kann: *'wer hat wem wann was und wie gesagt?'* Diese Experimente, die erst in den letzten zehn Jahren technisch möglich geworden sind und noch immer einen erheblichen technischen Aufwand mit sich bringen (für einen Überblick über experimentelle Einzelheiten siehe Gerstein et al. (1983) und Krüger (1983)), werden *'Multi-Unit Ableitungen'* genannt. Betrachten wir ein solches Experiment jetzt etwas näher.

Aktivität in Gruppen von Neuronen: neuronale Assemblies.

Der berühmte englische Neurophysiologe Sir Charles Sherrington hat einmal die elektrische Aktivität im Gehirn mit einer sich ständig ändernde Konfiguration von leuchtenden Lämpchen verglichen (Sherrington, 1941). Über sein Gehirn, gerade nach dem Aufwachen, schreibt er:

"Swiftly the head-mass becomes an enchanted loom where millions of flashing shuttles weave a dissolving pattern, always a meaningful pattern though never an abiding one; a shifting harmony of subpatterns."

Dieses Bild können wir nun benutzen um die Aktivität einer Gruppe von Neuronen visuell darzustellen: siehe Abb.1. Es handelt sich um Ableitungen, die von Jürgen Krüger an der Universität Freiburg gemacht wurden (Krüger und Bach, 1981). Das Experiment wurde an Area 17 (einem Cortexareal, das mit Sehen beschäftigt ist) des Affen durchgeführt. In dem Experiment wurden 30 Mikroelektroden ins Gehirn

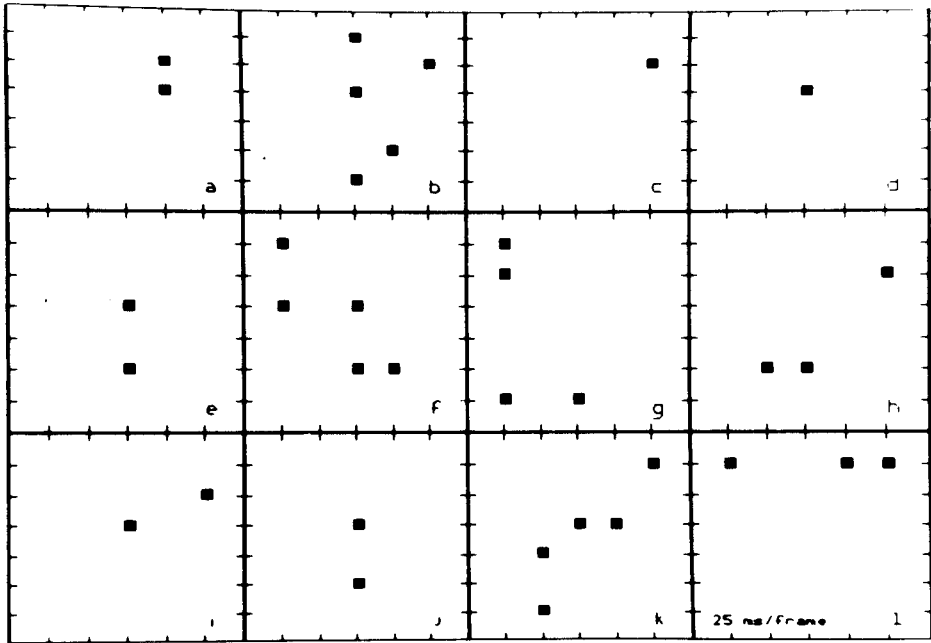


Abb.1. Neuronale Aktivität im visuellen Cortex des Affen, gemessen mit 30 Mikroelektroden, angeordnet in einer 5x6 Matrix (Krüger und Bach, 1981). Jedes Kästchen in dieser fortlaufenden Reihe stellt die Spike Aktivität über 25 Millisekunden dar.

eingeführt; die Elektroden waren in einer regelmäßigen 5x6 Matrixform angeordnet, mit einem Abstand zwischen den einzelnen Elektroden von 160 Mikrometer. Auf diese Art mißt man also die gleichzeitig ablaufende Aktivität von bis zu 30 einzelnen Elementen aus einem Teilgebiet des visuellen Cortex mit einer Größe von etwas weniger als 1 Quadratmillimeter. Abbildung 1 zeigt auf Sherrington'sche Art wie diese Aktivität sich über die Zeit entwickelt: in jedem einzelnen Kästchen ist durch einen dunklen Punkt in einem 5x6 Raster dargestellt, an welcher der 30 Elektroden während des unmittelbar vergangenen Zeitintervalls (in diesem Beispiel: 25 Millisekunden) ein (oder mehrere) Aktionspotential(e) gemessen wurde(n); das Fließen der Zeit wird durch benachbarte Kästchen dargestellt (diese Abbildung entstand aus Ausschnitten einer dynamischen Darstellung, die man am besten mit einem Zeichentrickfilm vergleichen kann).

Dieser Abbildung, die nur dem Bruchteil einer Sekunde in einem Multi-Unit Experiment entspricht, kann man entnehmen wie sich die Aktivität in einem Teilvolumen des Gehirns im Laufe der Zeit abspielt. Die Aufgabe der Multi-Unit Analyse besteht nun darin, aus dieser Art von Meßdaten Einsicht zu gewinnen in die Art der Wechselwirkung der beteiligten Neuronen, und in die funktionelle Bedeutung dieser Wechselwirkung für die Informationsverarbeitung im Zentralnervensystem. Die übliche Vorgehensweise bei dieser Analyse besteht darin, daß man versucht, die eventuellen zeitlichen Korrelationen zwischen dem Auftreten von Spikes in verschiedenen Neuronen zu ermitteln: wie groß ist die Wahrscheinlichkeit, daß ein bestimmtes Neuron 'feuert' (oder gerade nicht), wenn eben ein anderes Neuron (oder mehrere Neuronen) aktiv war(en); sehr ähnlich also wie bei dem oben skizzierten Analyseverfahren für Einzelzelleableitungen. Das Interesse an den zeitlichen Korrelationen zwischen Spikes verschiedener Neuronen ergibt sich aus dem Gedanken, daß bei Neuronen, die - wie in einer solchen neuronalen Assembly angenommen wird - stark untereinander verbunden sind, die Ereignisse (Spikes) mehr oder weniger synchronisiert auftreten. Viele Beispiele von Ergebnissen dieser Korrelationsanalyse von Multi-Unit Experimenten, sowie Überlegungen zur Deutung solcher Befunde sind in den schon erwähnten Reviews von Gerstein et al. (1983) und Krüger (1983) enthalten.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung von Abb.1 wird klar, daß die Analyse von Multi-Unit Daten schnell zu einem relativ komplexen Problem werden kann. Bereits die Vielfalt der theoretisch möglichen Verbindungen zwischen den einzelnen Elementen führt zu einer kombinatorischen Katastrophe: das hier verwendete Beispiel von 30 Neuronen ergibt 435 mögliche Paarkombinationen, 4060 möglichen Kombinationen von Triplets usw. Nebenbei sei noch bemerkt, daß eine Multi-Elektroden Ableitung - wenn auch im Stande den Experimentator reichlich mit Daten zu versehen - die tatsächlichen Vorgänge im Gehirn trotzdem nur über ein sehr grobes Abtastraster zeigt: zwischen jeweils zwei benachbarten Neuronen in Abb.1 sind im Gehirn immer noch ungefähr zehn andere Neuronen vorhanden, über deren Zustand man völlig im Dunkeln tappt.

Es ergibt sich aus solch primitiv kombinatorischen Überlegungen, daß eine statistische Analyse der Aktivität in neuronalen Verbänden, mit dem ansonsten naheliegenden Vorgang von stufenweiser Erweiterung des Blickfeldes von Einzelneuron zu Doppelneuron, gefolgt von Tripleneuron usw., nicht unbedingt der optimale Weg ist. Ähnliche Entwicklungen in der statistischen Physik z.B. suggerieren wenigstens die Alternative, daß ein Zählen in der Art 'eins, zwei, viel' womöglich adäquater sein könnte als das übliche 'eins, zwei, drei, vier, usw.'. Ansätze zu einer solchen, eher globalen Betrachtungsweise wurden in jüngster Zeit dann auch entwickelt und erste Ergebnisse publiziert (Gerstein et al., 1985; Gerstein & Aertsen, 1985; Aertsen et al. 1986, 1987; Gerstein, 1987).

Die bisherigen Untersuchungen an Multi-Neuron Spike Reihen haben gezeigt, daß es tatsächlich Grund gibt anzunehmen, daß kooperierende neuronale Assemblies im Gehirn tätig sind. Die Art der gemessenen zeitlichen Korrelationen deutet außerdem daraufhin, daß diese Assemblies dynamische Gebilde sind, die sich in Zusammenhang mit Vorgängen (Reizen) in der Außenwelt ständig reorganisieren (ein Review mit Daten aus mehreren Labors ist in Vorbereitung: Gerstein et al., 1987). Inwiefern es dabei ein Zusammenhang gibt zwischen diesen funktionellen Verbänden und den anatomischen Verknüpfungsregeln ist bis jetzt nicht ausreichend geklärt.

Zeitmuster in Multi-Unit Aktivität

Die oben erwähnten Methoden zur Analyse von Spikereihen mehrerer Neuronen haben alle gemeinsam, daß sie auf irgendeiner Art von Mittelungsverfahren beruhen: für eine (wegen der Qualität der Statistik meist möglichst lange) Reihe von neuronalen Ereignissen wird eine Buchhaltung gemacht über die relative Häufigkeit des Auftretens von allen möglichen Ereigniskombinationen. Die Kombinationen, die dabei überraschend oft (oder selten) auftreten, werden dann als Indiz dafür gedeutet, daß zwischen den beteiligten Neuronen eine besondere Beziehung besteht. Es sei hier übrigens darauf hingewiesen, daß die Frage, wann ein Ereignis denn als 'überraschend' eingestuft werden soll, voraussetzt, man hätte eine a priori Erwartung von dem was sich alles

ereignen könnte. Erst wenn die tatsächlichen Ereignisse den Rahmen der Erwartungen sprengen, gibt es Anlaß zur Überraschung (Legédy, 1975; Palm, 1981). Wenn es zum Beispiel öfters, als man eigentlich erwarten sollte, geschieht, daß ein Neuron, sagen wir C, einen Spike 'feuert', nachdem zuerst Neuron A, gefolgt von Neuron B das tat, dann könnte man vermuten, daß dieses Trio zusammen operiert, womöglich als Teil einer größeren Gruppe, deren sonstigen Mitglieder man leider nicht beobachten kann. Das Zeitmuster dieser überraschend häufigen Ereigniskombination 'ABC' wird dann als eine Art 'Spur' gedeutet, an der sich die spezifische Zusammensetzung des gerade aktivierten Trios ablesen läßt. So versucht man die am Anfang des Experiments noch homogen erscheinende Truppe von Individuen in kooperierende Ensembles zu unterteilen und zudem die Rollenverteilung innerhalb dieser Ensembles zu ermitteln; diese Rollenverteilung könnte man jetzt als Organisation der neuronalen Assembly bezeichnen.

Als nächstes könnte man sich jetzt fragen, wann so eine Assembly aktiviert wurde. Oder, wenn man das 'Auftreten' des Spike Trios 'ABC' als neues, übergeordnetes Ereignis bezeichnet, was der Anlaß (Reiz) dieses Spezialereignisses wohl war. Im Grunde hat man damit eine neue Ebene der Beschreibung geschaffen und man könnte zum Beispiel alles, was bisher für Einzelneuronen gemacht wurde, in neuer Auflage, jetzt für Ensembles von Neuronen, nochmal anwenden. Tatsächlich gibt es neuerdings Ansätze zu einer Analyse von Multi-Unit Daten, in denen versucht wird, nicht nur die Zusammenstellung und Organisation der Assemblies zu ermitteln, sondern darüberhinaus die Beziehung zwischen deren einzelnen 'Auftritten' und den Vorgängen in der Außenwelt aufzuklären (Perkel, 1985; Abeles & Gerstein, 1987; Johannesma, 1987). So eine Beziehung könnte Hinweise geben auf die Rolle der Assemblies als übergeordnete Elemente in der neuronalen Informationsverarbeitungs-maschine.

Die Suche nach herausragenden Zeitmustern von Ereignissen (ein sprachliches Analogon wäre das Auftauchen von überraschenden 'Wörtern' in einer sonst 'sinnlosen' Sequenz von Buchstaben (siehe Braitenberg et al., 1965; Dayhoff et al., 1983)) könnte man voranzutreiben versuchen,

indem man die Darstellung der Spikedaten gezielt darauf ausrichtet: eine Darstellung, bei der der 'Blick' des Betrachters 'unwiderstehlich' zu diesen Spezialereignissen hingezogen wird. Ein solcher Vorgang impliziert, daß man versuchen sollte, die perzeptiven Fähigkeiten des Betrachters auszunützen. Ein Vorschlag dieser Art wurde vor einiger Zeit gemacht: das Auftreten von einzelnen Spikes kann man in einem sogenannten Punktebild ('dot display') aufzeichnen; die Identität des zugehörigen Neurons kennzeichnet man, indem solch ein Punkt in einer bestimmten Farbe gemalt wird (z.B. rot für Neuron A, grün für B, blau für C usw.). Das resultierende farbige Bild der Neuronenaktivität wird als '*Neurochrom*' bezeichnet (Epping et al., 1983); das überdurchschnittlich häufige Auftreten der ABC-Assembly zeichnet sich dabei durch eine auffällige Präsenz von rotgrünblauen 'Gestalten' aus. Tatsächlich konnte so in einigen Fällen die direkte Wahrnehmung von kooperativen Assemblies in einer Vielfalt von sonstigen Ereignissen in Multi-Neuron Daten gezeigt werden.

Das Neurophon: zerebrale Musik von neuronalen Assemblies

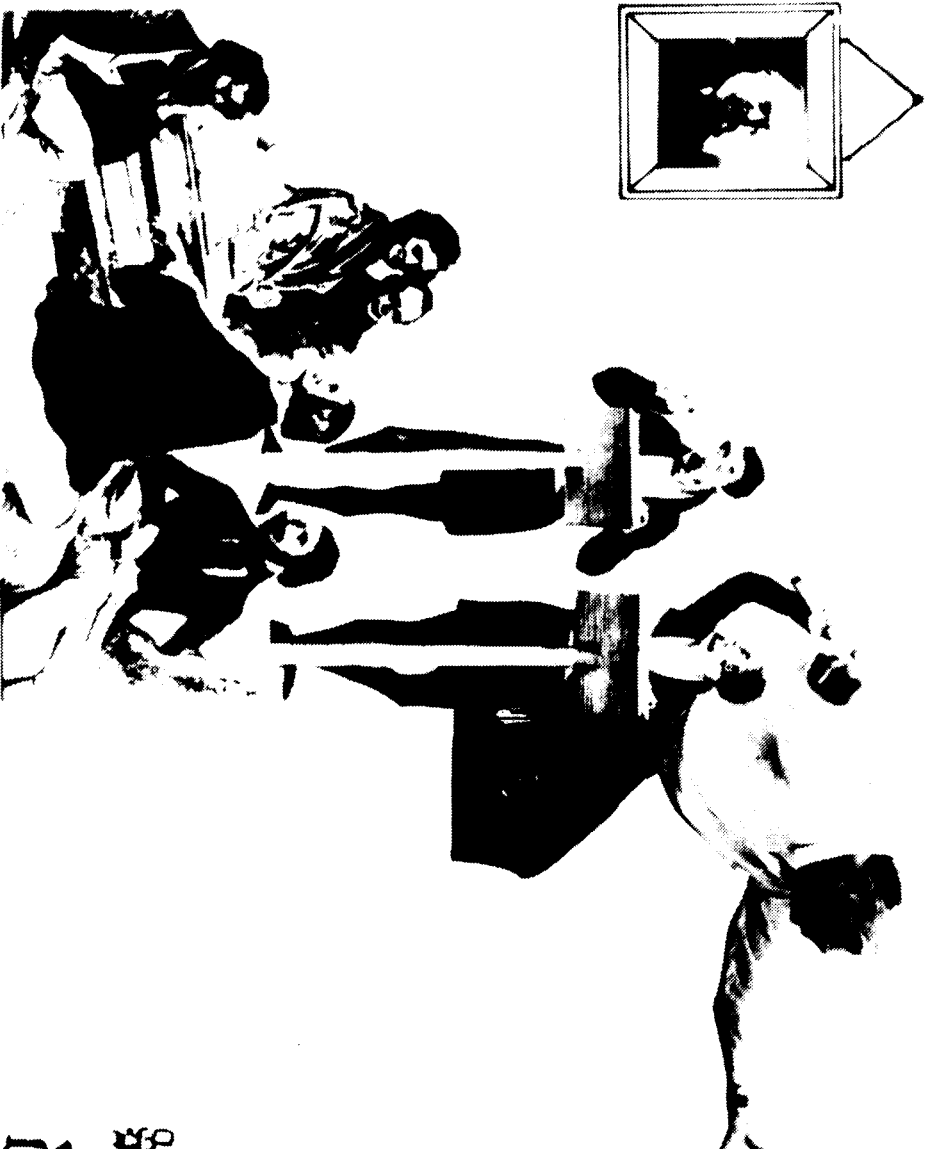
Im Hinblick auf die Vielfalt der menschlichen perzeptiven Möglichkeiten ist es eigentlich ein wenig überraschend, daß wir bis jetzt bei der Darstellung von Meßdaten implizit davon ausgehen, daß es sich um eine *sichtbare* Darstellung handeln muß. Mag sein, daß manch einer nur glaubt, was mit eigenen Augen angeschaut wurde, für die meisten von uns gibt es jedoch auch andere Möglichkeiten, sich überraschen zu lassen. Besonders bei der Wahrnehmung von Zeitmustern könnte man vermuten, daß der Mensch ein anderes Instrument einsetzen würde, und zwar eins das sich ständig mit der Analyse solcher Aufgaben beschäftigt: das eigene *Ohr*. Wie sonst soll man denn das Zuhören der menschlichen Sprache bezeichnen, geschweige denn das Vergnügen, das der 'psychophysische Bogen' von Paolo Bozzi den meisten unter uns hier besorgt hat; obwohl auch der Anblick seiner Partitur ein gewisses ästhetisches Vergnügen vermittelt (siehe dazu Bozzi's Beitrag in diesem Buch), wird man wohl kaum auf die akustische Vorführung zur endgültigen Prüfung des vermuteten Genusses verzichten wollen.

Geleitet von diesen Gedanken haben wir ein Instrument gebaut welches ermöglichen soll, die Aktivität mehrerer Neuronen zu hören: das 'Neurophon'. Das Neurophon wandelt das Auftreten eines neuronalen Ereignisses (Spike) in einem Klang um, und zwar so, daß man am einzelnen Klang hören kann, welches der Neuronen als Urheber dieses Ereignisses im Frage kommt. Das Prinzip des Neurophons ist in Abb.2 schematisch dargestellt: rechts ein Punktbild der Multi-Neuron Aktivität (jeder Punkt stellt ein Aktionspotential da, wobei horizontal die Zeit und vertikal die Neuronen angeordnet sind), und links die Umwandlung der einzelnen Spikes unterschiedlicher Neuronen in entsprechende Klänge. Eine klassischer Prototyp eines solchen Neurophons ist in Abb.3 zu sehen; eine mehr zeitgemäße Ausführung wurde von uns aus Rechner und Synthesizer konstruiert.

Wie aus Abb. 2 und 3 hervorgeht, wird das sichtbare Punktbild der Neuronenaktivität durch das Neurophon zu einer *neuronalen Partitur*, dessen akustische Vorführung den Zuhörer möglicherweise Anlaß gibt, Hypothesen über gewisse 'Melodien' zu äußern, die man in dem neuronalen Aktivitätsfluß zu hören meint. So eine Hypothese bezüglich des Auftretens bestimmter 'Melodien' (akustische 'ABC'-Ereignisse) läßt sich statistisch überprüfen, außerdem kann man untersuchen, wo in der Partitur diese Melodien auftauchen, und ob es Zusammenhänge gibt mit anderen Ereignissen, z.B. bestimmten Vorgängen in der Außenwelt.

Ein Schlüssel für eine Partitur

Bevor wir das Neurophon tatsächlich einsetzen, müssen wir noch eine Sache klären: welcher Klang soll welchem Neuron zugeordnet werden. Wir brauchen einen 'Schlüssel'. Einen natürlichen Schlüssel für das Neurophon gibt es eigentlich nur für den Fall, daß man die Aktivität von *auditorischen* Neuronen betrachtet: jedem Neuron wird der Klang zugeordnet für welchen dieses Neuron am meisten empfindlich ist: der 'favorisierte' Reiz. Unterstellen wir einfachheitshalber, für jedes einzelne Neuron in einer Multi-Unit Ableitung von einem auditorischen Gehirnareal ließe sich der zugehörige favorisierte akustische Reiz bestimmen, dann ist damit für diesen Fall der natürliche Schlüssel gegeben.



Scherzo Verbrü, mit dem Tropp:
Das Neurophon



Abb.3. Das 'Neurophon': ein Prototyp. Deutlich sind in der 'Partitur' die einzelnen Spikes unterschiedlicher Neuronen erkennbar.

Grundsätzlich anders ist die Lage bei nicht-auditorischen Neuronen: hier kann der Klangschlüssel nur künstlich sein, und zwar in dem Sinne, daß irgendein Merkmal der Neuronen über die Klänge kodiert wird. In dem Beispiel von Abb.2 war der Schlüssel anatomischer Art: die Spikereihen wurden von 10 unterschiedlichen Neuronen im visuellen Cortex (Area 17) der Katze abgeleitet, und zwar an Stellen, die senkrecht übereinander lagen (Krüger, 1982). Die Neuronen stammen also aus verschiedenen Tiefen im Cortex. In dem Punktbild ist das Neuron, das ganz unten im Cortex gemessen wurde, ganz unten an der vertikalen Skala angeordnet, weitere Neuronen wurden weiter oben plaziert, je höher im Cortex, desto höher auf der Skala: man schaut sich einen Querschnitt des Cortex sozusagen von der Seite an. Eine vergleichbare Korrespondenz ('Schlüssel')

Abb 2. Das 'Neurophon': Prinzip der Klangdarstellung von Multi-Unit Spikereihen.

wurde in Abb.2 bei der Klangzuordnung benutzt: Tonhöhe entspricht Höhe im Cortex, den tieferen Neuronen werden die tieferen Töne zugeordnet. Die resultierende Partitur ist damit anatomisch geprägt; die (implizite) Annahme ist, daß die Berücksichtigung der anatomischen Konfiguration bei der Suche nach zeitlicher Struktur in Multi-Unit Spikereihen ein sinnvolles Leitmotiv generieren könnte.

Es gibt durchaus noch andere Möglichkeiten, sich einen Schlüssel auszu-denken. So könnte man zum Beispiel bei visuellen Neuronen versuchen, irgendwelche Eigenschaft(en) des rezeptiven Feldes (so etwas wie favorisierter Lichtreiz) über Klang zu kodieren: Lage und Größe des rezeptiven Feldes, bevorzugte Reizorientierung, Bewegungsrichtung und Bewegungsgeschwindigkeit, räumliche Frequenz usw. Jedesmal probiert man aus, inwieweit die Annahme, daß dies ein möglicher Schlüssel bei der Deutung der Multi-Neuron Aktivität sei, beim Hören der resultierenden Klangfolge zu akustischen Überraschungen führt und somit mögliche Hinweise auf eine funktionelle Interpretation der Spikemuster gibt.

Die Rolle der Musik in der Gehirntheorie

Man kann sich aber noch eine andere Anwendung des Neurophons vorstellen, und zwar eine, die über die reine Anwendung als Instrument zur Analyse von zeitlichen Muster in Spikereihen hinausgeht.

Kehren wir dazu noch mal zurück zu dem Fall, daß man von mehreren auditorischen Neuronen abgeleitet hat. Für jedes einzelne Neuron hat man den 'favorisierten' Reiz (einen bestimmten Klang) bestimmt, und der wird nun als Schlüssel für die Umwandlung vom Spike zum Klang eingesetzt. Jedesmal, wenn eins der Neuronen 'feuert', erklingt vom Neurophon der zugehörige favorisierte Reiz. Man könnte dies als die 'sensorische Interpretation neuronaler Aktivität' bezeichnen (Johannesma, 1981): der Untersucher stellt sich sozusagen in die nächstfolgende Station der Informationsverarbeitungskette und 'hört' den eintreffenden Nachrichten zu.

Dieses 'Mithören' der gehirninternen Kommunikation setzt natürlich voraus, daß man die im Gehirn herumlaufenden Signale 'entschlüsseln' kann. Für diese 'neurophonische' Interpretation der neuronalen Aktivität ist der Schlüssel der Klangzuordnung gleichzeitig der Ansatz zum Entschlüsseln der neuronalen Nachricht; ein Spike 'bedeutet': eben war der favorisierte Reiz da. Der Erfolg beim 'Mithören' ist bedingt von der Qualität der Erkenntnisse über die Verschlüsselung der neuronalen Nachrichten: eine Analogie wäre die "Enigma"-Chiffriermaschine aus dem letzten Weltkrieg, die einen Alan Turing brauchte damit ihre als intern gemeinten Nachrichten von Außenstehenden entschlüsselt werden konnten (siehe Hodges, 1985)).

Ein sorgfältiger Vergleich zwischen dem ursprünglich angebotenen akustischen Reiz und der neurophonischen Rekonstruktion wäre wohl angebracht, um die Zuverlässigkeit der 'mitgehörten' Nachrichten zu prüfen. Wer aber macht diesen Vergleich? Am besten das untersuchte Gehirn selbst; immerhin wurden dessen Nachrichten bespitzelt. Man kann sich also folgendes Spiel vorstellen: die neurophonische Rekonstruktion wird im nächsten Schritt selber die Rolle des Reizes übernehmen; von denselben Neuronen wie vorher wird aufs neue die zugehörige neuronale Aktivität abgeleitet; wiederum wird diese Aktivität vom Neurophon als Klangfolge 'interpretiert'; diese wird abermals zum Reiz, usw. Aufgrund einer Konvergenzanalyse dieser Iterationsschleife könnten womöglich Rückschlüsse bezüglich der neuronalen Kodierung akustischer Information gezogen werden.

Eine Erweiterung dieser Idee auf andere Modalitäten läßt sich leicht vorstellen: für visuelle Neuronen z.B. könnte ein '*Neuroskop*' beim Auftreten der Spikes jeweils die zugehörigen 'favorisierten' Lichtreize erzeugen als visuelle Rekonstruktion der 'über die Schulter abguckten' neuronalen Nachricht. Damit wäre dann das Neurophon (bzw. Neuroskop) zu einer in Musik (bzw. Film) verkörperten neuronalen Kodierungstheorie geworden.

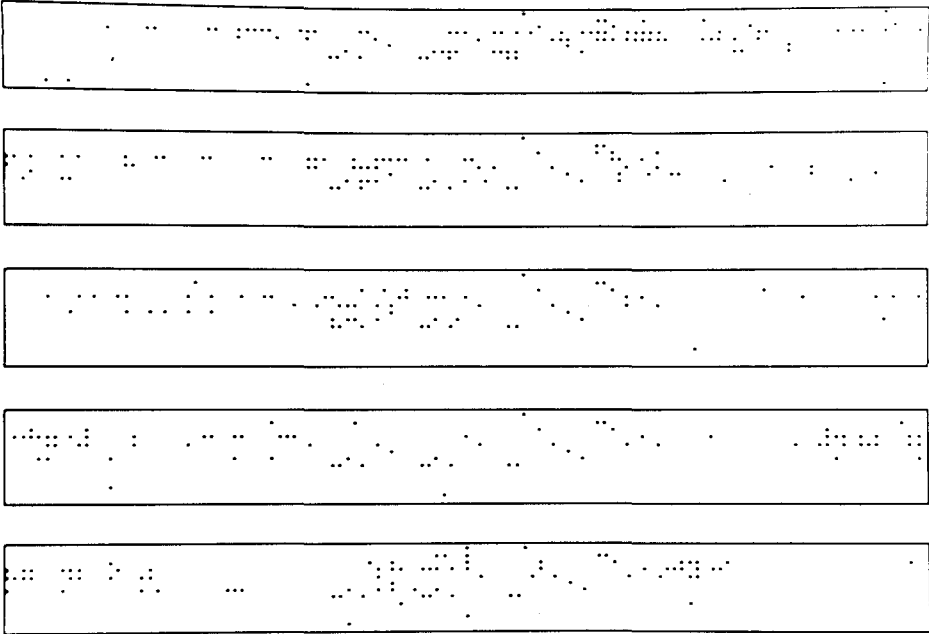


Abb.4. Neuronale Aktivität im visuellen Cortex der Katze, gemessen mit 12 Mikroelektroden, in linearer Anordnung (Krüger, 1982). In dieser Aktivität wurde zusätzlich fünfmal ein künstliches Spikemuster 'injiziert'. Finden Sie das Muster bzw. die Injektionsstellen.

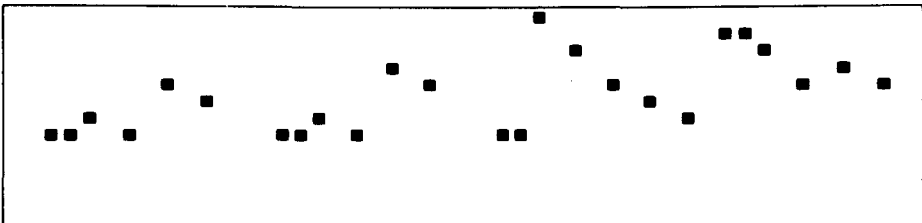


Abb.5. Ein Multi-Unit Glückwunsch zum 60. Geburtstag von Valentin Braitenberg.

Experimentelle Ergebnisse

Bleibt schließlich die Frage: hört man tatsächlich Strukturen, oder führt das ganze nur zu einem wirren durcheinander, einem Klangrausch? Ist dabei die musikalische Erfahrung des Zuhörers womöglich ein wichtiger Parameter? Und die umgekehrte Frage: wenn man etwas zu hören meint, ist dann etwas dran, oder bildet man sich das nur ein? (Strukturloses 'Rauschen' gefällt den meisten Leuten nicht, man bastelt sich gerne eine Struktur hinein.) Hierzu kann (und sollte) man sich sicher ein vernünftiges psychophysisches Experiment ausdenken. Darauf einzugehen würde in diesem Rahmen aber zu weit führen; hier haben wir nur einen kleinen Versuch gemacht. Das Ziel war zu ermitteln, inwieweit man in der Lage ist ein tatsächlich bei Multi-Unit Aktivität vorhandenes Zeitmuster, allerdings von anderen neuronalen Ereignissen überlagert ('maskiert'), zu detektieren. Damit wir sicher sein konnten, daß ein solches Muster tatsächlich in den Daten vorhanden war, haben wir es selbst hineingebastelt. In Abb.4 sieht man eine längere Multi-Unit Spikereihe; diese wurde von denselben Neuronen wie die Daten in Abb.2 abgeleitet; diesmal wurde als Reiz ein bewegter Balken angeboten. Die Spikereihe in Abb.4 enthält zusätzlich aber einige Male ein von uns 'injiziertes' künstliches Multi-Unit Spike Muster; dieses Muster und die Injektionsorte sind vom Leser anhand von Abb.4 selbst zu ermitteln.

Wenn man nun diese Sequenz über das Neurophon zu Musik aufbereitet, ist die Frage: erkennt man das Muster, und wie zuverlässig ist dieses Erkennen?

Die manipulierte Multi-Unit Spikereihe aus Abb.4 haben wir bei diesem wunderschönen Geburtstagsfest 'neurophonisch' vorgeführt, allerdings ohne die von uns durchgeführten Verschönerungen vorher zu erwähnen (eine Tonbandaufnahme ist bei den Autoren erhältlich). Die Reaktionen der Zuhörer auf diese manipulierte zerebrale Musik suggerieren, daß die Detektion und Wiedererkennung relativ erfolgreich waren: alle haben es geschafft. Vermutlich war sie auch erfolgreicher als visuelle Darstellung es erlaubt hätte; zum Vergleich zeigen wir in Abb.5 nochmal das injizierte künstliche Spikemuster, dessen Gestalt vom heutigen Anlaß inspiriert wurde.

Einige musikalisch trainierten Zuhörer deuteten durch frühzeitiges Grinsen offensichtlich eine Frühentdeckung an, was auf eine, nicht unerwartete, Bedeutung von Erfahrung hindeutet. Die Mehrheit allerdings brauchte zwei oder mehr Darbietungen des Musters; das muß uns aber an sich nicht beunruhigen: für mancheinen wird ein Witz auch erst bei wiederholter Vorführung zum Witz.

Dank

Diskussionen mit Peter Johannesma über Neuro-, Chromo-, Phono-, und Dito Representationen, sowie über deren Kombina- und Permutationen, haben wesentlich zu diesem Geburtstagsgeschenk beigetragen. Kritisches Lesen dieses Manuskriptes durch Mieke Nijboer und Almut Schüz hat, unter vielem anderen, dazu beigetragen, daß manche -r, -s, -m und -n noch rechtzeitig an den richtigen Stellen gerückt sind. Der 'Prototyp' vom Neurophon in Abb.3 war eine freundliche Leihgabe von Woosje Aertsen. Volker Staiger danken wir für seine photographischen Bemühungen bei der Herstellung der Bilder.

'Last but not least' danken wir Valentin Braitenberg recht herzlich für das Besorgen des Anlasses: der 60. Geburtstag eines musikalischen, 'gehirngespinstigen' und auch sonstigen Freundes: 'Happy Birthday to You!'

Literatur

- Abeles, M., Gerstein, G.: Detecting spatio-temporal firing patterns among simultaneously recorded single neurons. (submitted) (1987)
- Aertsen, A., Gerstein, G., Johannesma, P.: From neuron to assembly: neuronal organization and stimulus representation. In: Brain Theory, pp. 7-24. Palm, G., Aertsen, A. (eds.). Berlin: Springer, 1986
- Aertsen, A., Bonhoeffer, T., Krüger, J.: Coherent activity in neuronal populations: analysis and interpretation. In: Physics of Cognitive Processes. Caianiello, E.R. (ed.). Singapore: World Scientific Publishing (in press), 1987
- Braitenberg, V., Gambardella, G., Ghigo, G. Vota, U.: Observations on spike sequences from spontaneously active Purkinje cells in the frog. *Kybernetik* 2, 197-205 (1965) Braitenberg, V.: Cell assemblies in the cerebral cortex. In: Theoretical approaches to

- complex systems. Lecture Notes in Biomathematics, Vol. 21, pp. 171-188. Heim, R., Palm, G. (eds.). Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1978
- Dayhoff, J., Gerstein, G.L.: Favored patterns in spike trains, I. Detection, II. Application. *J. Neurophysiol.* 49, 1334-1363 (1983)
- Epping, W., Boogaard, H. van den, Aertsen, A., Eggermont, J., Johannesma, P.: The Neurochrome: an identity preserving representation of activity patterns from neural populations. *Biol. Cybern.* 50, 235-240 (1984)
- Gerstein, G., Bloom, M., Espinosa, I., Evanczuk, S., Turner, M.: Design of a laboratory for multi-neuron studies. *IEEE Trans. Systems, Man and Cybernetics SMC-13*, 668-676 (1983)
- Gerstein, G., Perkel, D., Dayhoff, J.: Cooperative firing activity in simultaneously recorded populations of neurons: detection and measurement. *J. Neurosci.* 5, 881-889 (1985)
- Gerstein, G., Aertsen, A., Bloom, M., Espinosa, I., Evanczuk, S., Turner, M.: Multi-neuron experiments: observation of state in neural nets. In: *Complex Systems - Operational Approaches*. Haken, H. (ed.). Berlin: Springer, 1985
- Gerstein, G., Aertsen, A.: Representation of cooperative firing activity among simultaneously recorded neurons. *J. Neurophysiol.* 54, 1513-1527 (1985)
- Gerstein, G.: Information flow and state in cortical neural networks: interpreting multi-neuron experiments. In: *Organization of Structure and Function of the Brain*. Seelen, W. von, Leinhos, U., Shaw, G. (eds.). Weinheim: VCH Verlagsgesellschaft (in press), 1987
- Gerstein, G., Aertsen, A., und viele andere: Neuronal assemblies as observed in multi-neuron experiments: dynamic organization depending on stimulus (in preparation)
- Hebb, D.: *The organization of behavior. A neuropsychological theory*. New York: Wiley, London: Chapman and Hall, 1948
- Hodges, A.: *Alan Turing; The Enigma of Intelligence*. London: Unwin Paperbacks, 1985
- Johannesma, P.: Neural representation of sensory stimuli and sensory interpretation of neural activity. In: *Adv. Physiol. Sci. Vol. 30, Neural Communication and Control*. Székely, Gy., Lábos, E., Damjanovich, S. (eds.). Budapest: Akadémiai Kiadó, 1981
- Johannesma, P.: Detection of 'surprising' spatio-temporal firing patterns. Private communication (1987)
- Krüger, J. and Bach, M.: Simultaneous recording with 30 microelectrodes in monkey visual cortex. *Exp. Brain Res.* 41, 191-194 (1981)
- Krüger, J.: A 12-fold microelectrode for recording from vertically aligned cortical neurones. *J. Neurosc. Meth.* 6, 347-350 (1982)

- Krüger, J.: Simultaneous individual recordings from many cerebral neurons: techniques and results. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.* 98, 177-233 (1983)
- Legédy, C.R.: Three principles of brain function and structure. *Int. J. Neurosci.* 6, 237-254 (1975)
- Palm, G.: Evidence, Information, and Surprise. *Biol. Cybern.* 42, 57-68 (1981)
- Palm, G.: Neural assemblies. An alternative approach to artificial intelligence. *Studies of Brain Function Vol. 7.* Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1982
- Perkel, D.: Detection of spatio-temporal firing patterns. Private communication (1985)
- Rauschecker, J.P.: Instructive changes in the kitten's visual cortex and their limitation. *Exp. Brain Res.* 48, 301-305 (1982)
- Schüz, A.: Some facts and hypotheses concerning dendritic spines and learning. In: *Architectonics of the cerebral cortex.* Brazier, M., Petsche, H. (eds.). New York: Raven Press, 1978
- Sherrington, C.: *Man on his nature.* The Gifford Lectures Edinburgh 1937-38. Cambridge: University Press, 1941