



Bild 1: Senkrecht (oben) und tangential (unten) zur Hirnoberfläche geführte Schnitte durch das primäre Sehfeld eines Makaken. Dem narkotisierten Tier wurde eine große Menge einer radioaktiv markierten Aminosäure in das rechte Auge injiziert. Die Ganglienzellen der Netzhaut nahmen die Substanz auf und transportierten sie nach dem Einbau in von ihnen synthetisierte Proteine durch ihre Nervenfasern zum Kniekörper, von wo die Radioaktivität in ähnlicher

Weise bis in das primäre Sehfeld gelangte. Das Tier wurde getötet. Sein Gehirn wurde im Bereich des primären Sehfeldes in hauchdünne Scheiben geschnitten, die man mit einer strahlenempfindlichen photographischen Schicht überzog. Nach einigen Monaten wurde die Schicht entwickelt. Dabei entstanden an den Stellen, die sich mit radioaktivem Material in Kontakt befunden hatten, Silberkörner, die in diesen Bildern als helle Stellen erscheinen. Sie

bilden im oberen Bild säulenförmige, im unteren Bild streifenartige Muster. In diesen Mustern sind die hellen Bereiche diejenigen Stellen, an denen in der Schicht IV des primären Sehfeldes Nervenzellen liegen, die ihre Signale überwiegend vom rechten Auge erhalten. Das untere Bild zeigt einen etwas unterhalb des höchsten Punktes der Schicht IV geführten Schnitt, auf dem die Schicht IV als Ring heller Streifen erscheint.

Die Verarbeitung visueller Informationen

Von David H. Hubel
und Torsten N. Wiesel

Die „Erfindung“ der Großhirnrinde war einer der größten Erfolge in der Geschichte der Lebewesen. Bei niederen Wirbeltieren ist die Großhirnrinde winzig, sofern man überhaupt von ihrem Vorhandensein sprechen kann. Bei den niedrigsten Säugetieren ist sie deutlich zu erkennen, bei den Raubtieren wird sie zur beherrschenden Hirnstruktur, bei den Primaten gewinnt sie enorm an Größe, und beim Menschen bedeckt sie die übrigen Teile des Gehirns fast vollständig.

Die Größe allein gibt jedoch noch keine Auskunft über die Bedeutung eines Organs. Wichtiger ist, wie sehr ein Tier von diesem Organ abhängt. In dieser Hinsicht hat die Bedeutung der Großhirnrinde mit der Entwicklung der Säugetiere schnell zugenommen: Eine Maus ohne Großhirnrinde wirkt – oberflächlich betrachtet – einigermaßen normal. Ein Mensch ohne Großhirnrinde wäre wie dürres Laub: ohne Sprach-, Seh- und Wahrnehmungsvermögen.

Wir verstehen dieses Organ nur in sehr beschränktem Maße, denn seine Struktur und Funktion sind außerordentlich komplex. Wir beschreiben hier den Stand unseres Wissens über das primäre Sehfeld der Großhirnrinde (Bild 2). Das wird uns auch zu Fragen der visuellen Wahrnehmung führen, denn die Struktur eines Organs läßt sich von seiner Funktion nicht trennen.

Die Regionen der Großhirnrinde

Die Großhirnrinde besteht aus einer stark gefalteten, etwa zwei Millimeter dicken Schicht von Nervengewebe (Bild 3) und bildet die äußerste Hülle der beiden Großhirnhälften. Würde man sie auseinanderfalten, so würde sie eine Fläche von etwa 1350 Quadratzentimetern bedecken. Die Faltung ermöglicht es, diese große Fläche in dem vergleichsweise kleinen Schädelvolumen unterzubringen.

Betrachtet man die Großhirnrinde mit dem Mikroskop, so sieht man ungefähr hunderttausend Nervenzellen pro Quadratmillimeter Oberfläche. Die Großhirnrinde enthält also insgesamt einige Dutzend Milliarden Zellen. Die Zellkörper sind in sechs Schichten angeordnet, die abwechselnd zellarm und zellreich sind (Bild 3). Dagegen ist die Zelldichte innerhalb einer Schicht bemerkenswert einheitlich, das heißt, die Großhirnrinde ist in zwei Richtungen morphologisch ziemlich uniform.

Gegen Ende des neunzehnten Jahrhunderts erkannte man, daß die gleichförmigen Gewebeschichten in Regionen mit unterschiedlichen Funktionen unterteilt sind: Man hatte beobachtet, daß Schädigungen an verschiedenen Stellen des Gehirns je nach Lage der Verletzung Lähmung, Blindheit, Gefühllosigkeit oder Sprachverlust verursachen. Die Blindheit konnte total sein, lediglich die Hälfte des Gesichtsfeldes oder einen noch kleineren Teil betreffen, und die Gefühllosigkeit konnte in einem Fingerglied oder in mehreren Fingern auftreten. Nach und nach gelang es, die Regionen zu kartieren, die dem Sehen, Hören, Sprechen, der Sinneswahrnehmung und den Bewegungen dienen. Es zeigte sich, daß die Teile des Körpers auf die sensorischen und motorischen Felder der Großhirnrinde abgebildet sind, das heißt, daß zwischen den einzelnen Stellen dieser Felder und den Körperteilen eindeutige Beziehungen bestehen. So konnte man bei Tieren die Stellen der Hirnrinde registrieren, an denen Hirnströme auftraten, wenn man die Tiere berührte, oder ihnen klickende Geräusche zu hören oder Lichtblitze zu sehen gab, und man konnte einzelne Stellen des motorischen Rindenfeldes elektrisch reizen und beobachten, welche Körperbewegung der Reiz hervorruft.

Das Gesichtsfeld ist auf das primäre Sehfeld abgebildet, das heißt, auf eine Region des Hinterhauptlappens, deren

Lichtreize erregen im primären Sehfeld der Großhirnrinde unterschiedliche Zellgruppen, je nachdem, welche Stellung sie im Gesichtsfeld haben und von welchem Auge sie aufgenommen werden. Die Untersuchung dieser Zusammenhänge gibt Auskunft über die Architektur des primären Sehfeldes.

Fläche beim Menschen ungefähr fünfzehn Quadratzentimeter beträgt. Bild 2 zeigt die Lage des primären Sehfeldes im von uns untersuchten Makakengehirn.

Charakteristisch für die Abbildung der einzelnen Körperregionen auf die Großhirnrinde ist die Verzerrung des Maßstabs. In der Regel werden Körperteile, die besonders empfindlich auf Reize reagieren, auf verhältnismäßig große Regionen der Hirnrinde projiziert. Beispielsweise entspricht einem Quadratmillimeter der Oberfläche eines Fingers, einer Lippe oder der Zunge ein größerer Rindenbereich als einem Quadratmillimeter des Rumpfes, des Gesäßes oder des Rückens.

Die Signale, die ein Gebiet der Großhirnrinde erreichen, teilen sich in vertikaler Richtung allen Zellschichten mit, breiten sich aber in seitlicher Richtung nur wenige Millimeter weit aus. Was immer also in einem Gebiet der Großhirnrinde geschieht, bleibt örtlich begrenzt. So können beispielsweise im somatosensorischen Rindenfeld Signale, die von einer Stelle eines Fingers kommen, mit Signalen kombiniert werden, die andere Stellen desselben Fingers oder benachbarte Finger betreffen, aber sie werden nicht mit Signalen in Zusammenhang gebracht, die vom Rumpf oder von einem Fuß herrühren. Gleiches gilt für das primäre Sehfeld. Es ist unwahrscheinlich, daß dieses Gebiet Informationen zusammenführt, die von weit oberhalb und von weit unterhalb des Horizontes oder vom linken und rechten Rand des Gesichtsfeldes kommen. Die primären Rindengebiete unternehmen also nicht mehr als eine lokale Analyse der sensorischen Informationen. In ihnen entstehen sicher keine umfassenden Wahrnehmungen, sondern man muß annehmen, daß sich diese erst in dem Maße bilden, in dem die Signale von einem Gebiet der Großhirnrinde zum nächsten weitergegeben werden.

Wie die Großhirnrinde sensorische In-

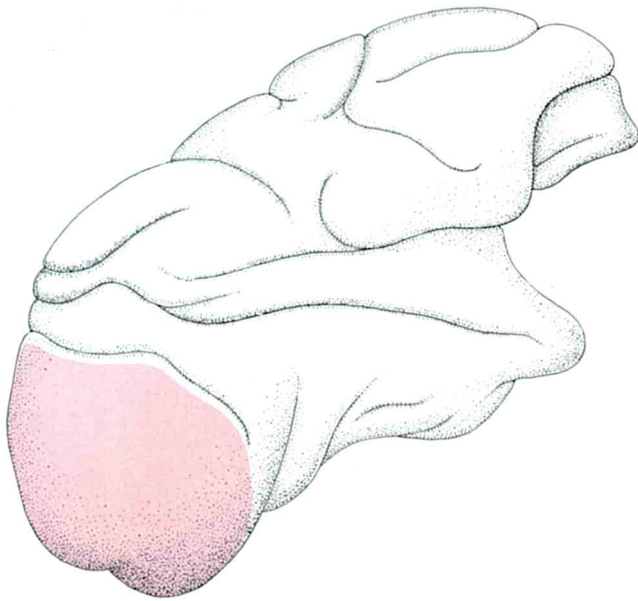
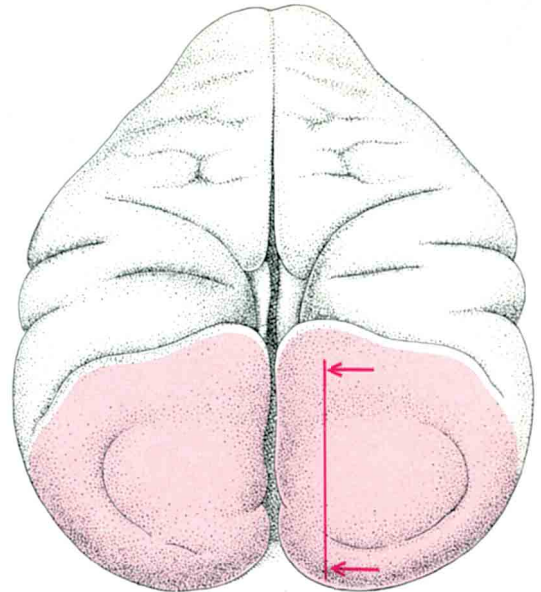


Bild 2: Diese beiden Zeichnungen zeigen ein Makakengehirn von der Seite (links) und von hinten oben gesehen (rechts). In beiden Fällen ist das Gebiet des primären Sehfeldes (das Rin-

dengebiet 17) als farbige Fläche hervorgehoben. Es setzt sich auf den Flächen fort, die in der Furche zwischen den beiden Großhirnhälften liegen. Die farbige Linie kennzeichnet die



Lage des oben in Bild 3 gezeigten Schnittes durch das Gehirn. Man blickt längs der beiden farbigen Pfeile auf den Schnitt im oberen Teil von Bild 3.

formationen verarbeitet, wurde im Detail zum ersten Mal bei der Untersuchung des primären Sehfeldes deutlich, das heute das am gründlichsten studierte Rindengebiet ist.

Die Sehbahn

In der Netzhaut eines Auges setzen lichtempfindliche Zellen, die Zäpfchen und die Stäbchen, optische Eindrücke in Nervensignale um, die über vier Zellarten in der Netzhaut schließlich die Ganglienzellen der Netzhaut erreichen. Bis zu diesem Punkt sind die Signale also bereits bis zu einem gewissen Grad analysiert und bearbeitet worden.

Die Nervenfasern der Ganglienzellen (etwa eine Million pro Netzhaut) bilden zusammen den Sehnerv. Ein großer Teil dieser Fasern zieht ohne Unterbrechung zu zwei Zellanhäufungen tief im Gehirn, den äußeren Kniekörpern, und bilden dort Synapsen (Bild 4). Die Zellen der Kniekörper sind durch ihre Nervenfasern unmittelbar mit dem primären Sehfeld verbunden. Vom primären Sehfeld aus werden die Informationen über mehrere Synapsen zu benachbarten Rindengebieten und an tief im Gehirn gelegene Stellen weitergeleitet. Einige Nervenfasern ziehen sogar vom primären Sehfeld zurück zu den Kniekörpern. Welche Funktion diese Rückkoppelung hat, ist unbekannt. Das primäre Sehfeld ist also keineswegs das Ende, sondern eine Station in der Verarbeitung der visuellen Information. Hinsichtlich des Abstraktionsgrades ist sie wahrscheinlich eine frühe Station.

Besonders auffällig ist die teilweise Überkreuzung der Sehnerven (Bild 4). Dadurch wird der rechte Teil des Gesichtsfeldes auf das linksseitige Sehfeld abgebildet: Kniekörper und Sehfeld der linken Hirnhälfte empfangen Informationen von den beiden linken Netzhauthälften, die ihrerseits die rechte Hälfte des Gesichtsfeldes erfassen. Entsprechend „sehen“ der rechte Kniekörper und das rechte Sehfeld die linke Hälfte des Gesichtsfeldes. In ähnlicher Weise überkreuzen sich die Leitungsbahnen zwischen anderen Teilen des Körpers und dem Gehirn: die rechte Körperhälfte wird auf die linke Hemisphäre des Gehirns abgebildet und umgekehrt. Der Sinn dieser Überkreuzungen ist unbekannt.

Die Verarbeitung der visuellen Information untersucht man mit einer (im Prinzip) einfachen Methode, die seit den späten fünfziger Jahren zur Verfügung steht: Man setzt die Netzhaut unterschiedlichen Lichtreizen aus und untersucht mit Hilfe von Mikroelektroden, welche Nervenzellen und Nervenfasern durch diese Reize erregt werden. Man kann zur Reizung Lichtquellen verschiedener Größe, Form und Farbe verwenden. Es kann ein helles Bild auf dunklem Grund oder ein dunkles Bild auf hellem Grund als Reiz dienen, und die Lichtquelle kann beweglich sein oder feststehen. Hat man einige hundert Zellen der Netzhaut untersucht und zeigt sich eine befriedigende Übereinstimmung der Resultate, so wiederholt man die Versuche mit Zellen des Kniekörpers und lernt aus dem Vergleich der Meßergebnisse beider

Versuchsreihen etwas über die Funktion des Kniekörpers. Entsprechend verfährt man mit den Nervenzellen des primären Sehfeldes.

Rezeptive Felder

Man findet auf diese Weise, daß eine Ganglienzelle der Netzhaut und eine Zelle des Kniekörpers am besten auf einen ungefähr runden Lichtfleck einer bestimmten Größe an einer bestimmten Stelle des Gesichtsfeldes reagieren. Die Größe des Lichtflecks spielt eine Rolle, weil das rezeptive Feld (das heißt der Teil der Netzhaut, der eine Ganglienzelle der Netzhaut mit Signalen versorgt) geteilt ist: Es besteht aus einer Innenzone (dem Zentrum) und einer Randzone, die die Innenzone umgibt (Bild 5a). Wirkt Licht im Zentrum des rezeptiven Feldes erregend auf die zugehörige Ganglienzelle der Netzhaut, so hat Licht, das auf die Randzone des rezeptiven Feldes fällt, die entgegengesetzte Wirkung. Man spricht von einer „An-Zentrum-Zelle“. Daneben gibt es „Aus-Zentrum-Zellen“, deren rezeptive Felder umgekehrt organisiert sind. Ein Lichtfleck, der gerade so groß ist, daß er das Zentrum des rezeptiven Feldes einer An-Zentrum-Zelle füllt, ist ein wirksamerer Reiz, als ein Lichtfleck, der auch noch die hemmend wirkende Randzone des rezeptiven Feldes beleuchtet, oder als diffuses Licht. Ein Lichtstreifen ist besonders wirksam, wenn er das Zentrum des rezeptiven Feldes einer An-Zentrum-Zelle trifft (Bild 5a). Da die rezeptiven Felder der Ganglienzellen der Netzhaut und der

Zellen im Kniekörper kreisförmig sind, spielt die Orientierung des Lichtstreifens keine Rolle. Die Ganglienzellen der Netzhaut und die Zellen des Kniekörpers vergleichen also die Lichtstärke in einem kleinen Gebiet mit der durchschnittlichen Lichtstärke in seiner Umgebung.

Die meisten Zellen des primären Sehfeldes reagieren nicht auf Lichtflecken, sondern auf unterschiedlich orientierte Lichtstreifen, und sie unterscheiden sich in ihren Reaktionen: es gibt einfache und kompliziertere Zellen, und man gewinnt bald den Eindruck einer Hierarchie, in der die einfachen Zellen Informationen an die komplizierteren weitergeben. Im primären Sehfeld des Affen gibt es Zellen, die wie die Zellen des Kniekörpers runde rezeptive Felder haben. Alle diese Zellen befinden sich im unteren Teil der Schicht IV (Bild 3). Diese Schicht erhält den größten Teil der Signale, die aus dem Kniekörper kommen.

Zellen außerhalb der Schicht IV reagieren am stärksten auf Lichtstreifen, die mit bestimmten Neigungen an bestimmten Stellen des Gesichtsfeldes aufleuchten oder das Gesichtsfeld durchqueren (Bild 5b, c). Beleuchtet man die gleiche Stelle des Gesichtsfeldes mit diffusem Licht oder mit einem kleinen Lichtfleck, so hat das für die Zellen außerhalb der Schicht IV nur eine geringe oder gar keine Wirkung. Die wirksamste Neigung eines Lichtstreifens wechselt von Zelle zu Zelle, und sie ist gewöhnlich so ausgeprägt, daß eine Drehung des Lichtstreifens um zehn oder zwanzig Grad im Uhrzeigersinn oder gegen den Uhrzeigersinn die Wirkung deutlich herabsetzt oder sogar aufhebt. Wem zehn oder zwanzig Grad viel zu sein scheinen, der möge bedenken, daß der Winkel zwischen zwei Zahlen auf der Uhr bereits dreißig Grad beträgt. Ein Lichtstreifen, der zu der für eine Zelle wirksamsten Orientierung senkrecht steht, ruft so gut wie nie eine Reaktion hervor.

Je nach Zellart kann der visuelle Reiz eine helle Linie auf dunklem Grund, eine dunkle Linie auf hellem Grund oder eine Grenze zwischen einer hellen und einer dunklen Fläche sein. Bei einer Linie spielt gewöhnlich die Dicke eine Rolle: steigert man sie über ein optimales Maß, so nimmt die Stärke der Reaktion ab, ähnlich wie die Ganglienzellen der Netzhaut und die Zellen des Kniekörpers auf einen zu großen Lichtfleck nur schwach reagieren. Für einen Teil des Gesichtsfeldes sind sogar der Durchmesser des Zentrums im rezeptiven Feld einer Kniekörperzelle und die für eine Zelle des primären Sehfeldes optimale Linienbreite vergleichbar.

Die auf die Orientierung eines Licht-

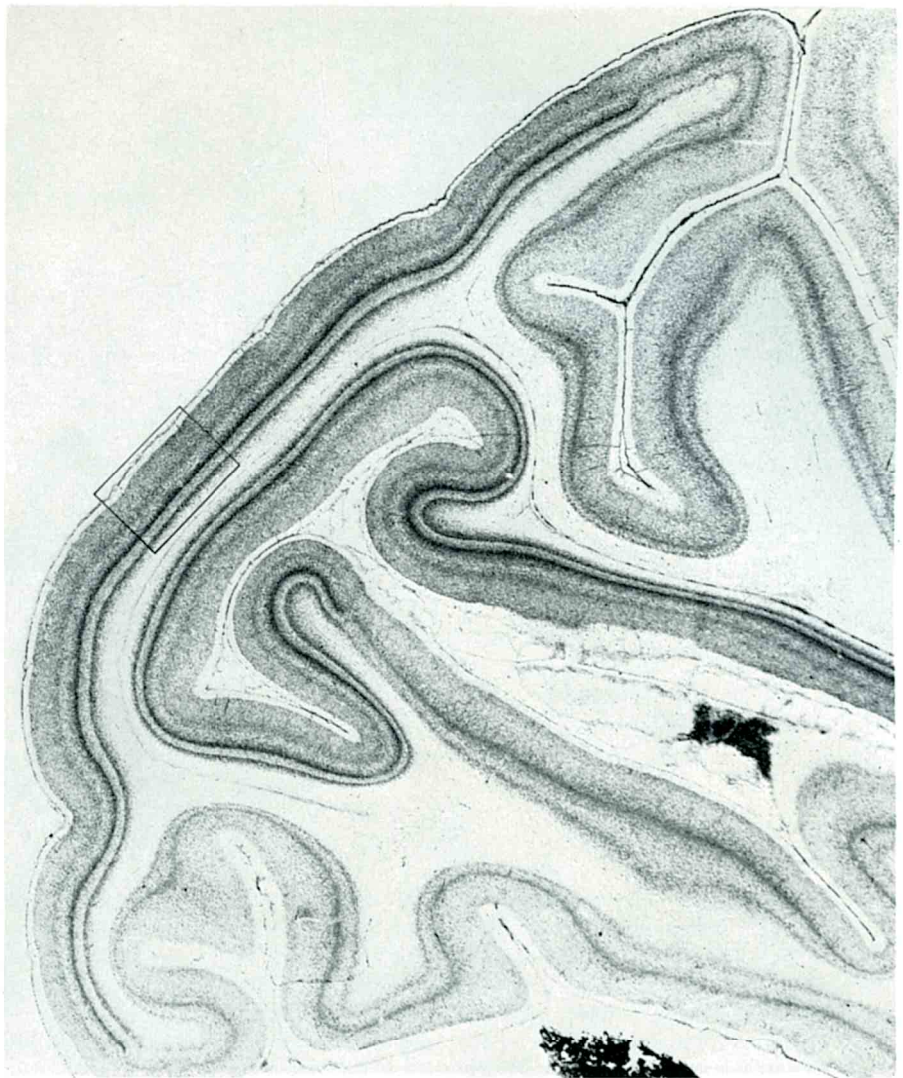


Bild 3: Querschnitt (oben) durch das Gehirn eines Makaken längs der rechts in Bild 2 farbig gezeichneten Linie. Der Schnitt wurde nach der Nissl-Technik gefärbt, die nur die Zellkörper der Nervenzellen sichtbar macht. Man erkennt die geschichtete Struktur der Großhirnrinde, die in Wirklichkeit nur etwa zwei Millimeter

dick ist. Das im schwarzen Rahmen liegende Gebiet ist im unteren Teilbild in 35-facher Vergrößerung dargestellt. Am linken Rand dieses Bildes stehen die römischen Zahlen, mit denen man die Schichten bezeichnet. Die weißen Flecken im unteren Bild sind durchschnittene Blutgefäße.

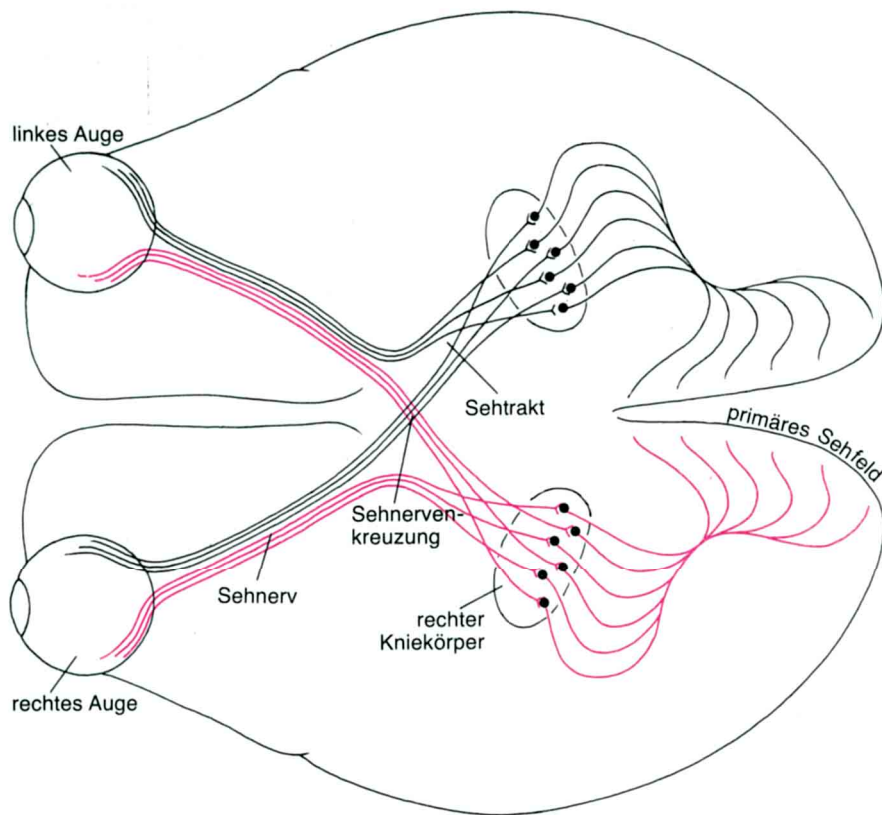


Bild 4: Diese Zeichnung zeigt den Weg, auf dem visuelle Informationen von den Augen zum primären Sehfeld gelangen: Von den Ganglienzellen der Netzhäute ausgehende Nervenfasern ziehen – zum Sehnerv gebündelt – zu den äußeren Kniekörpern, deren Zellen ihrerseits durch Nervenfasern unmittelbar mit den Zellen des primären Sehfeldes verbunden sind. Die Zeichnung entspricht einem Blick von unten in das Gehirn eines Menschen. Sie skizziert die sechs Schichten der Kniekörper durch je eine Nervenzone und läßt erkennen, daß diese Schichten jeweils nur mit Signalen vom linken oder vom rechten Auge versorgt werden. Ein Teil der von den Netzhäuten kommenden Nervenfasern überkreuzt sich vor Erreichen der Kniekörper, so daß die linken Hälften beider Netzhäute (und damit die rechte Hälfte des Gesichtsfeldes) auf das in der linken Hirnhälfte liegende primäre Sehfeld abgebildet (projiziert) wird.

streifens reagierenden Nervenzellen (wir bezeichnen sie als orientierungsspezifische Zellen) sind von unterschiedlicher Komplexität. Die einfachen unter ihnen erhalten ihre Signale offenbar direkt von Zellen mit kreisförmigen rezeptiven Feldern, das heißt, von den Zellen in der Schicht IV. Man kann die Reaktion jeder dieser einfachen Zellen auf eine optimal orientierte Linie in einem eng begrenzten Bereich des Gesichtsfeldes erklären, wenn man annimmt, daß die rezeptiven Felder der Zellen, die sie mit Signalen versorgen, einheitlich An- oder Aus-Zentrum-Felder sind und in gerader Linie nebeneinanderliegen. Wir haben für die Richtigkeit dieser Annahme zwar noch keinen direkten Beweis, aber Golgi-Färbungen zeigen, daß die Nervenfasern der Zellen in der Schicht IV in die darüberliegenden Schichten ziehen, in denen man auch die einfachen orientierungsspezifischen Zellen findet.

Die zweite Gruppe der orientierungsspezifischen Zellen sind die bei weitem zahlreicheren komplexen Zellen. Unter ihnen gibt es Abstufungen der Komplexität, aber sie alle zeichnen sich dadurch aus, daß ihre Reaktionen weniger genau von der Position der als Reiz dienenden Lichtlinie abhängen. Die komplexen Zellen verhalten sich, als bekämen sie ihre Signale von einigen einfachen Zellen, deren rezeptive Felder alle die gleiche Orientierung aber eine etwas andere Position haben. Diese Annahme erklärt, warum eine komplexe Zelle ununterbro-

chen Signale aussendet, wenn eine optimal orientierte Lichtlinie das Gesichtsfeld durchquert (Bild 5). Dabei unterscheiden sich die Zellen in der Bewegungsrichtung der Linie, auf die sie reagieren. Es ist unklar, welche Schaltkreise diese Unterschiede hervorbringen.

Obwohl man keinen direkten Beweis dafür hat, daß die orientierungsspezifischen Zellen etwas mit der visuellen Wahrnehmung zu tun haben, liegt die Annahme nahe, daß sie eine frühe Stufe in der Analyse visueller Formen bilden. Welche Zellen müßten beispielsweise auf einen dunklen Fleck auf hellem Hintergrund reagieren? Zellen, deren rezeptive Felder vollkommen innerhalb oder außerhalb der Grenzen dieses Gebildes liegen, bleiben unberührt, denn die Zellen des primären Sehfeldes ignorieren gleichmäßige Änderungen der Lichtstärke in allen Teilen ihrer rezeptiven Felder. Reagieren werden nur solche Zellen, deren rezeptive Felder von Lichtstärke-Grenzen durchzogen sind. Zellen mit kreisförmigen rezeptiven Feldern werden am stärksten reagieren, wenn eine Lichtstärke-Grenze mit der Grenze ihres Zentrums zusammenfällt, weil dann die Beleuchtungsunterschiede zwischen Zentrum und Randzone besonders ausgeprägt sind. Unter den orientierungsspezifischen Zellen werden diejenigen reagieren, bei denen die optimale Orientierung mit der Richtung einer Lichtstärke-Grenze zusammenfällt. Dabei wird eine einfache Zelle die streng-

ren Ansprüche stellen und nur dann optimal reagieren, wenn die Lichtstärke-Grenze mit einer Grenze zwischen den erregend und hemmend wirkenden Abschnitten ihres rezeptiven Feldes übereinstimmt. Bei all diesen Überlegungen darf man nicht vergessen, daß die Informationsverarbeitung im primären Sehfeld lokal begrenzt ist, sich also immer nur auf Teile einer Form beziehen kann. Wie eine Form als Ganzes analysiert und wahrgenommen wird, ist unbekannt.

Monokulare und binokulare Zellen

Die zweite Aufgabe des primären Sehfeldes besteht bei den von uns untersuchten Affen darin, die von den beiden Augen kommenden Signale zu kombinieren. In den Kniekörpern können die Nervenzellen auf Signale vom linken oder vom rechten Auge reagieren (Bild 4), aber keine Kniekörperzelle reagiert auf Signale von beiden Augen. Das mag überraschen, da ja jeder Kniekörper Signale von beiden Augen empfängt, aber die Kniekörper sind so gebaut, daß diese Signale getrennt bleiben. Jeder Kniekörper besteht aus sechs Schichten, die entweder nur dem linken oder nur dem rechten Auge zugeordnet sind (Bild 6). In jede Schicht wird dieselbe Hälfte des Gesichtsfeldes projiziert, und die Schichten liegen genau so übereinander, daß die rezeptiven Felder aller Zellen, die sich auf einer radial durch alle sechs Schichten nach außen laufenden Linie befinden, praktisch dieselbe Position im Gesichtsfeld repräsentieren. Da jede Schicht im Kniekörper Signale nur von einem Auge erhält, nennen wir ihre Zellen monokular.

Auch die Zellen in der Schicht IV des primären Sehfeldes, die mit den Zellen der Kniekörper verbunden sind, haben diesen monokularen Charakter, und gleiches gilt für die einfachen Zellen des primären Sehfeldes. Erst auf der Ebene

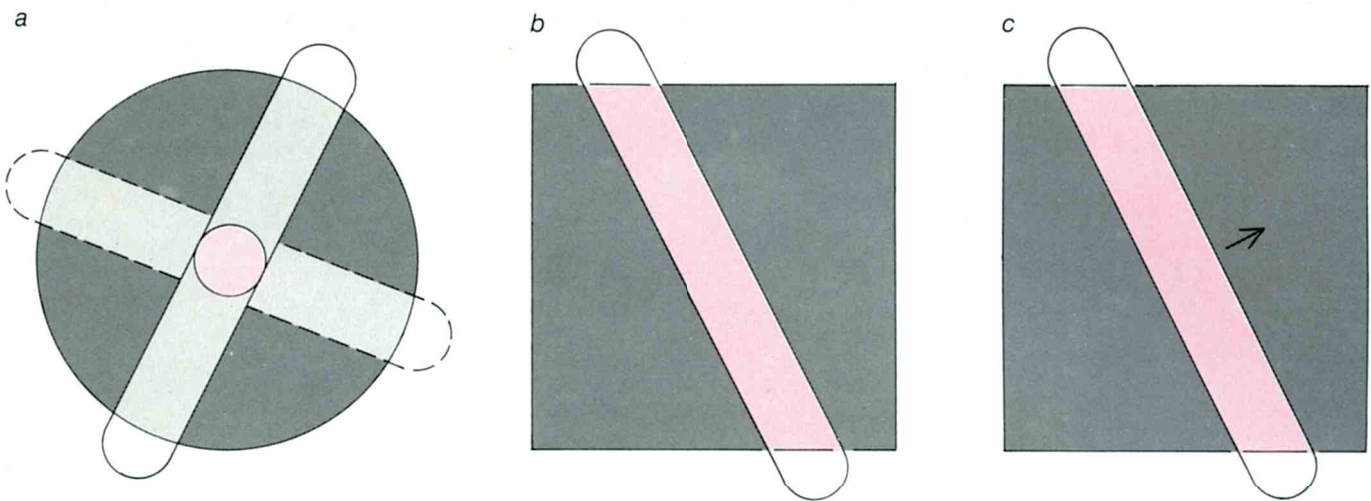


Bild 5: Die an der Sehbahn beteiligten Zellen haben unterschiedliche receptive Felder, das heißt, sie empfangen ihre Signale von unterschiedlichen Gruppen der Lichtrezeptoren in der Netzhaut. Die Ganglienzellen der Netzhaut, die Zellen der Kniekörper und die Zellen des primären Sehfeldes, auf denen die von den Kniekörpern kommenden Nervenfasern enden, haben kreisförmige receptive Felder (a), die aus einem Zentrum und einer Randzone bestehen.

Zentrum und Randzone lösen entgegengesetzte Wirkungen aus, wenn sie vom Licht getroffen werden: Wirkt das Zentrum erregend, so wirkt die Randzone hemmend und umgekehrt. Die Zellen des primären Sehfeldes, die kreisförmige receptive Felder haben, geben die bei ihnen einlaufenden Signale weiter an die einfachen und komplexen Zellen des Sehfeldes. Beide reagieren orientierungsspezifisch, das heißt sie sprechen optimal nur auf einen Lichtstreifen an,

der eine bestimmte Neigung hat. Eine einfache Zelle (b) reagiert auf einen „richtig“ orientierten Lichtstreifen an einer bestimmten Stelle des Gesichtsfeldes. Für die Reaktion einer komplexen Zelle (c) ist nur die Orientierung des Lichtstreifens maßgebend. Seine Position im Gesichtsfeld spielt keine Rolle. Komplexe Zellen reagieren daher auch auf Lichtstreifen, die sich in einer bestimmten Richtung bewegen (Pfeil in c).

der komplexen Zellen laufen die von den beiden Augen kommenden Bahnen zusammen, aber selbst dort mischen sie sich nur unvollständig: Etwa die Hälfte der komplexen Zellen ist monokular, reagiert also nur auf die Reizung des einen oder des anderen Auges, und nur der Rest kann durch Reizung jedes der beiden Augen erregt werden, ist also binokular.

Untersucht man die im rechten und im linken Auge gelegenen receptive Felder der binokularen Zellen, indem man zuerst das eine und dann das andere Auge

reizt, so stellt man fest, daß die Positionen, Orientierungen, Komplexitäten und Richtungsspezifitäten der Felder übereinstimmen (Bild 7). Was immer man über eine binokulare Zelle durch die Reizung eines Auges erfährt, findet man bei der Reizung des anderen Auges bestätigt. Zu dieser Regel gibt es nur eine Ausnahme: Reizt man beide Augen nacheinander gleich stark, so stimmen die Reaktionen der Zelle gewöhnlich in ihren Intensitäten nicht überein. In vielen Fällen erweist sich ein Auge als dominant, das heißt, seine Reizung ruft in

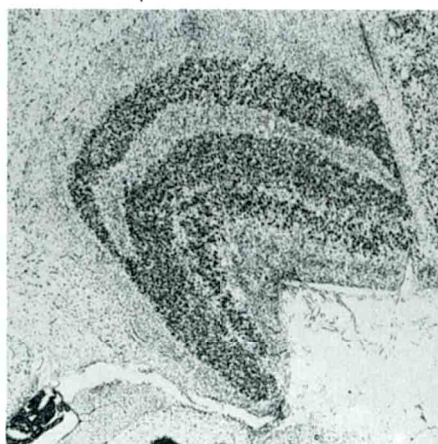
der binokularen Zelle eine größere Signalfrequenz hervor als die Reizung des anderen Auges.

Alle Grade der Dominanz treten auf, vom linksäugigen Monopol über die Gleichwertigkeit beider Augen bis zur rechtsäugigen Vorherrschaft. Beim Affen sind die Zellen mit ausgeprägter Bevorzugung eines Auges etwas häufiger als die Zellen, die von beiden Augen ungefähr gleichwertig versorgt werden. Wir vermuten, daß die Verbindungen zwischen den binokularen Zellen des primären Sehfeldes und beiden Augen qualita-

rechter Kniekörper



linker Kniekörper



rechter Kniekörper

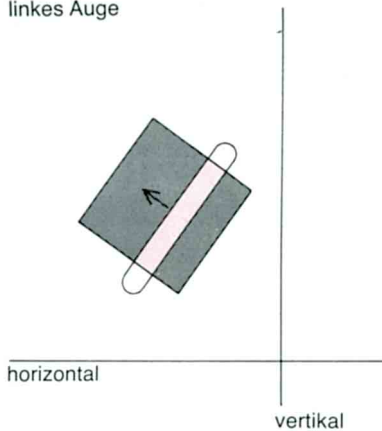


Bild 6: Die äußeren Kniekörper im Gehirn eines normalen Affen haben eine geschichtete Struktur. Die Schichten 1, 4 und 6 (von unten nach oben gezählt) erhalten ihre Signale von dem Auge, das auf derselben Körperseite liegt wie der Kniekörper, während die Schichten 2, 3 und 5 mit dem Auge auf der entgegengesetzten Körperseite in Verbindung stehen. Die Schichten

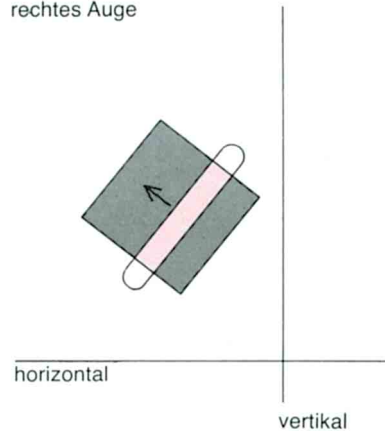
liegen so übereinander, daß alle Zellen, die sich auf einer radial nach außen laufenden Linie befinden (linkes Bild), Signale von derselben Stelle des Gesichtsfeldes erhalten und dasselbe receptive Feld haben. Die Bilder in der Mitte und rechts zeigen die Kniekörper eines Affen, dessen rechtes Auge verschlossen wurde. Man sieht, daß die Schichten der Kniekörper, in de-

nen die vom rechten Auge kommenden Nervenfasern enden (Schichten 1, 4, 6 im mittleren Bild und Schichten 2, 3, 5 im rechten Bild) hell erscheinen, das heißt, die in ihnen liegenden Nervenzellen sind verkümmert, da sie nicht gebraucht werden. Alle drei Bilder zeigen Schnitte durch die Kniekörper in zehnfacher Vergrößerung.

linkes Auge



rechtes Auge



tiv gleich aber quantitativ verschieden sind.

Da sich alle beschriebenen Schaltkreise schon beim neugeborenen Tier finden, vermuten wir, daß sie genetisch bestimmt sind.

Zellen gleicher Komplexität liegen in den Schichten des primären Sehfeldes beisammen. Die Zellen mit kreisförmigen rezeptiven Feldern befinden sich unten in der Schicht IV, die einfachen orientierungsspezifischen Zellen gerade darüber, und die komplexen Zellen bilden die Schichten II, III, V und VI. Diese Unterschiede zwischen den Schichten gewinnen an Interesse durch die Beobachtung, daß sich die von den Schichten ausgehenden Nervenfasern in der Lage ihrer Endpunkte unterscheiden. Beispielsweise laufen die Fasern der Zellen in der untersten Schicht (VI) überwiegend oder sogar ausschließlich zurück zu den Kniekörpern. Schicht V ist mit dem

vorderen Vierhügelpaar im Mittelhirn verbunden, und die von den Schichten II und III ausgehenden Bahnen enden in anderen Gebieten der Großhirnrinde.

Aggregatfelder

Bei der Beschreibung der Kniekörper haben wir erwähnt, daß dort auf jede Schicht dieselbe Hälfte des Gesichtsfeldes abgebildet ist. Diese räumliche Ordnung bleibt beim Übergang vom Kniekörper zum primären Sehfeld erhalten. Unter diesen Umständen überrascht es nicht, daß die rezeptiven Felder von Zellen, die im primären Sehfeld benachbart sind, nahe beisammenliegen und sich gewöhnlich sogar überlappen. Sticht man eine Mikroelektrode senkrecht zur Oberfläche durch die Schichten des primären Sehfeldes und registriert die rezeptiven Felder der von oben nach unten aufeinanderfolgenden Zellen, so erhält

Bild 7: Eine binokulare Zelle im primären Sehfeld reagiert sowohl auf Signale, die vom linken Auge kommen, als auch auf Signale vom rechten Auge. In beiden Fällen stimmen die rezeptiven Felder nach Art und Lage im Gesichtsfeld überein. Der Schnittpunkt zwischen horizontaler und vertikaler Linie ist der Punkt des Gesichtsfeldes, den die Augen fixieren. Eine binokulare Zelle kann auf Signale von einem Auge stärker reagieren als auf Signale vom anderen Auge. Man spricht dann von Augendominanz.

man das links in Bild 8 skizzierte Resultat: die rezeptiven Felder überlagern sich ganz oder teilweise, und die von ihnen gemeinsam bedeckte Fläche ist größer als die Fläche jedes einzelnen Feldes. Die Größe der einzelnen Felder variiert, was zum Teil mit der zunehmend tieferen Lage der untersuchten Zellen zusammenhängt. Die größten rezeptiven Felder haben gewöhnlich die Zellen in den Schichten III, V und VI.

Vor allem aber hängt die Größe der rezeptiven Felder davon ab, wie weit die Felder vom gelben Fleck, dem Bereich des schärfsten Sehens, entfernt sind. Die rezeptiven Felder, die im gelben Fleck liegen, sind winzig im Vergleich zu den Feldern der Randbezirke des Gesichtsfeldes. Auch weichen die rezeptiven Felder benachbarter Zellen der Sehrinde kaum voneinander ab, sofern sie im gelben Fleck liegen, während die Abweichung in den Randbezirken erheblich sein kann. Wir bezeichnen die von den rezeptiven Feldern, die bei einem senkrechten Einstich an irgendeinem Punkt der Hirnrinde erfaßt werden, insgesamt bedeckte Fläche als „Aggregatfeld“ dieses Punktes. Die Größe eines Aggregatfeldes hängt davon ab, wie weit es vom gelben Fleck entfernt ist.

Dringt die Mikroelektrode schräg in die Sehrinde ein, so findet man gegeneinander verschobene Aggregatfelder. Dabei tritt eine interessante Regelmäßigkeit zutage: Schiebt man die Elektrode um einen bis zwei Millimeter weiter vor, so gelangt man in ein neues Aggre-

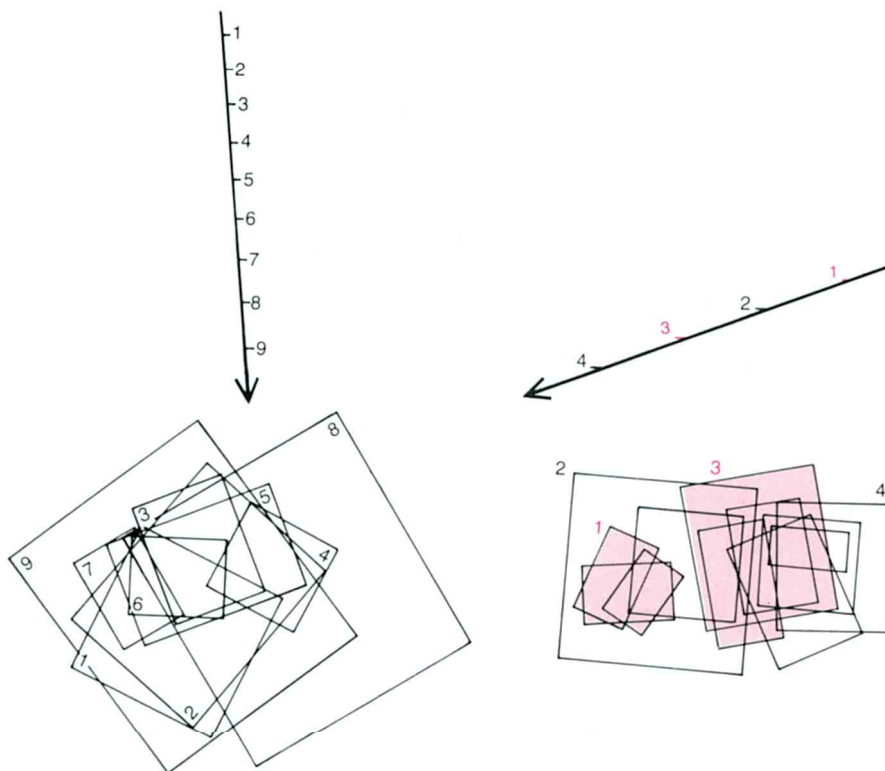


Bild 8: Sticht man eine Mikroelektrode (Pfeil) senkrecht zur Hirnoberfläche in das primäre Sehfeld und registriert Lage und Größe der rezeptiven Felder aufeinanderfolgender Zellen (hier durch die Ziffern 1 bis 9 dargestellt), so findet man die links gezeigte Anordnung. Die von allen rezeptiven Feldern gemeinsam bedeckte Fläche bezeichnet man als Aggregatfeld. In der rechts skizzierten Anordnung wurde das primäre Sehfeld schräg durchstoßen. An vier Stellen (1 bis 4), die jeweils einen Millimeter voneinander entfernt waren, wurden die rezeptiven Felder von zwei bis vier Zellen registriert, zwischen denen der Abstand 0,1 Millimeter betrug. An jeder der Stellen 1 bis 4 findet man etwas gegeneinander versetzte rezeptive Felder unterschiedlicher Größen, aber man erkennt vor allem, daß sich die Positionen der Aggregatfelder in der Einstichrichtung (Pfeil) verschieben.

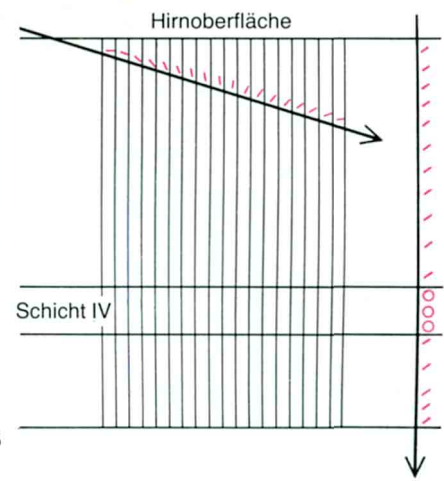
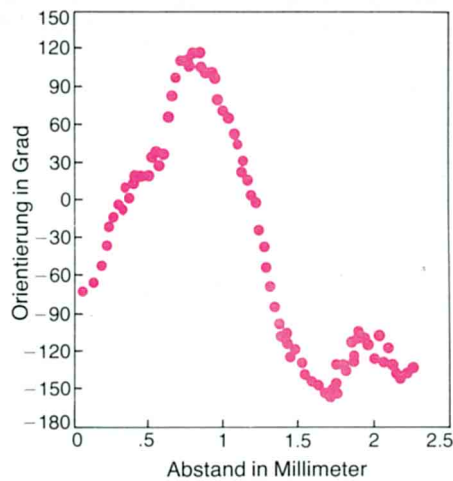
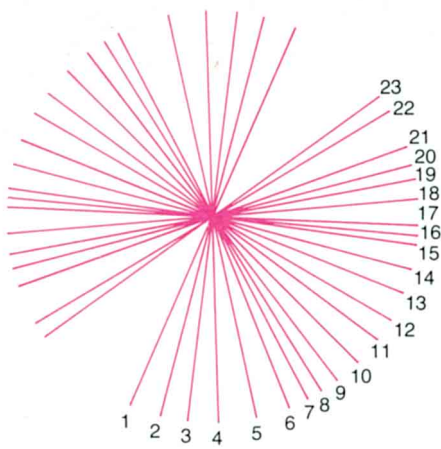


Bild 9: Sticht man eine Mikroelektrode senkrecht zur Hirnoberfläche in das primäre Sehfeld (Pfeil ganz rechts) und untersucht, wie ein Lichtstreifen im Gesichtsfeld orientiert sein muß, damit die nacheinander angetroffenen Zellen optimal reagieren, so findet man, daß alle Zellen die gleiche Orientierungsspezifität haben (kleine farbige Striche am senkrechten

Pfeil). Eine Ausnahme machen die Zellen der Schicht IV, deren receptive Felder kreisförmig sind. Durchsticht man das primäre Sehfeld in schräger Richtung, so findet man, daß die optimale Orientierung des Rezeptiven Feldes von Zellsäule zu Zellsäule um einen kleinen Winkel verdreht ist. Das ist im rechten Bildteil durch die kleinen farbigen Striche am schräg laufen-

den Pfeil, im linken Bildteil für 23 Zellen durch die überlagerten Striche und in der Bildmitte durch eine Kurve dargestellt, die zeigt, daß sich der Drehsinn der beobachteten Orientierungsänderung auch umkehren kann. Offenbar besteht das primäre Sehfeld aus Säulen, in denen alle Zellen die gleiche Orientierungsspezifität haben.

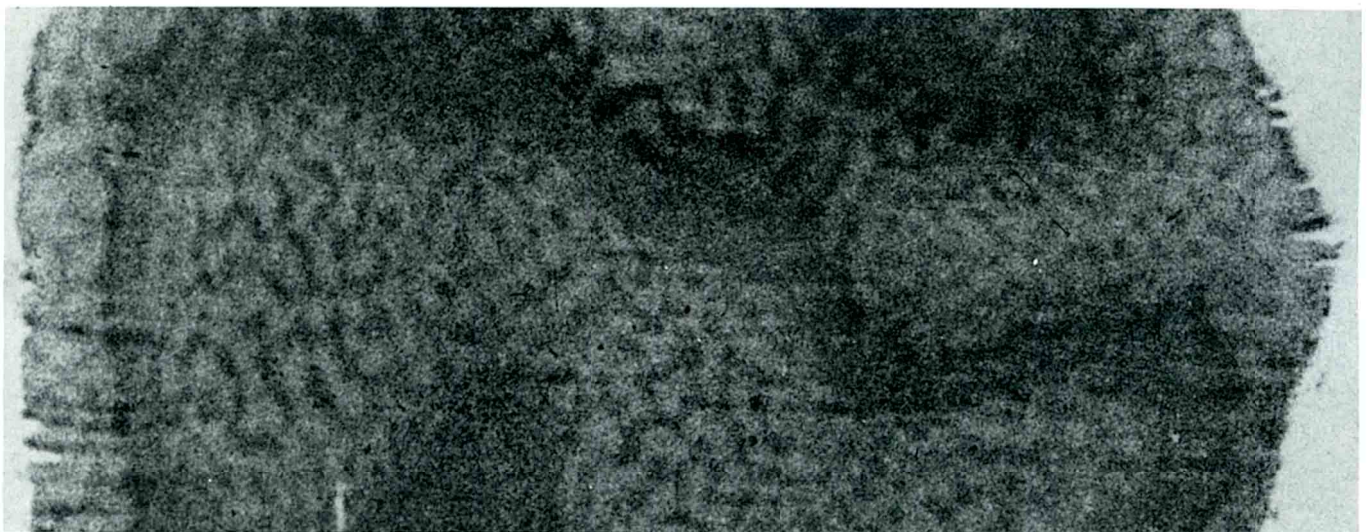
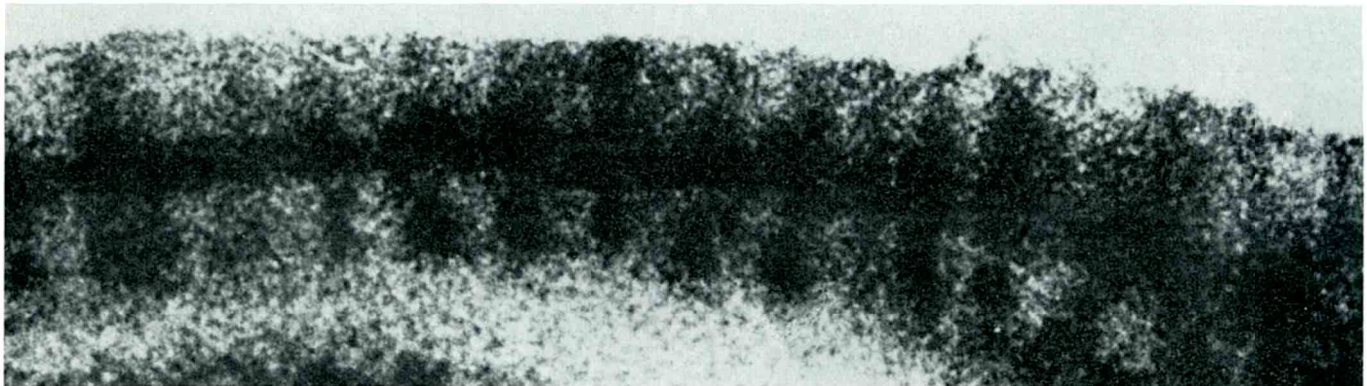


Bild 10: Diese Querschnitte (oben senkrecht, unten tangential) durch das primäre Sehfeld zeigen die Verteilung von Zellen gleicher Orientierungsspezifität. Einem Affen wurde radioaktiv markierte 2-Desoxyglucose injiziert und dann ein Muster aus vertikalen Streifen gezeigt. Dieses Muster regte alle Zellen seines primären Sehfeldes an, die auf senkrechte Streifen reagieren. Diese Zellen nahmen die meiste 2-Desoxyglucose und damit die meiste Radioakti-

vität auf. Das Tier wurde getötet, das primäre Sehfeld wurde teils vertikal, teils tangential in dünne Scheiben geschnitten, und diese wurden mit einem strahlenempfindlichen Film in Kontakt gebracht. Stellen, an denen sich die Radioaktivität angesammelt hat, geben sich durch die Schwärzung des Films zu erkennen. Die Streifen im oberen Bild sind je etwa 0,5 Millimeter voneinander entfernt. In der Schicht IV haben alle Zellen gleich viel 2-Desoxyglucose aufge-

nommen, da diese Zellen keine Orientierungsspezifität besitzen. Die Schicht IV ist daher im oberen Bild als schmales, zur Hirnoberfläche paralleles Band zu erkennen. Auch im unteren Bild zeigt sich die Schicht IV in den breiten dunklen Bändern. Die schmalen gebogenen Streifen kennzeichnen dagegen (wie die zur Hirnoberfläche senkrechten Säulen im oberen Bild) Gebiete mit Zellen gleicher Orientierungsspezifität.

ster aus periodisch wiederkehrenden Streifen, die oft gekrümmt sind, sich verzweigen und wieder zusammentreffen und nur an wenigen Stellen parallel laufen. Besonders auffällig war die Gleichförmigkeit der Abstände zwischen den Streifen im gesamten primären Sehfeld, was wieder für die gleichförmige Struktur dieses Rindengebietes spricht.

Augendominanz

Sticht man eine Mikroelektrode senkrecht zur Hirnoberfläche in das primäre Sehfeld, so findet man, daß alle untereinanderliegenden Zellen bis hinab zur Schicht VI die gleiche Augendominanz aufweisen (Bild 11). Die Wahrscheinlichkeit, daß man bei einem Einstich auf eine Zellsäule mit rechtsäugiger Dominanz trifft, ist ebenso groß wie die, in eine Säule mit linksäugiger Dominanz zu geraten. Durchsticht man das primäre Sehfeld in schräger Richtung oder tangential zur Hirnoberfläche, so wechselt die Augendominanz etwa alle 0,5 Millimeter. Offenbar unterscheiden sich die Zellsäulen der Augendominanz von den Säulen der Orientierungsspezifität, denn schräge und zur Hirnoberfläche tangentielle Einstiche ergaben keine Beziehung zwischen beiden.

Die Entstehung der Augendominanz-Säulen läßt sich einfach erklären: Die vom Kniekörper zum primären Sehfeld ziehenden Nervenfasern kommen letzten Endes entweder vom linken oder vom rechten Auge, und sie mischen sich nicht, wenn sie Schicht IV des primären Sehfeldes erreichen. So ergeben sich in Abständen von jeweils etwa einem halben Millimeter links- und rechtsäugige Gebiete. Eine über oder unter der Schicht IV gelegene Nervenzelle steht mit einem Bereich dieser Schicht in Verbindung, der sich in jeder Richtung höchstens ei-

nen Millimeter weit erstreckt. Am stärksten ist die Verbindung vermutlich mit der direkt über oder unter der Zelle gelegenen Stelle der Schicht IV, und so dürfte sich die Augendominanz daraus ergeben, ob die betreffende Stelle der Schicht IV ihre Signale vom linken oder vom rechten Auge erhält.

Um die dreidimensionale Verteilung der Gebiete unterschiedlicher Augendominanz kennenzulernen, benutzten wir ein Untersuchungsverfahren, das auf der Tatsache beruht, daß eine Nervenzelle Substanzen vom Zellkörper aus durch die gesamte Länge ihrer Nervenfasern transportiert: Wir injizierten in ein Auge eines Affen eine radioaktiv markierte Aminosäure, die von den Ganglienzellen der Netzhaut aufgenommen und vermutlich in die Proteine eingebaut wird, die diese Zellen synthetisieren und anschließend durch ihre Nervenfasern bis zum Kniekörper schicken. Die Stellen, an denen die Nervenfasern den Kniekörper erreichen, lassen sich dann wieder sichtbar machen, indem man den Kniekörper in dünne Scheiben schneidet und diese mit strahlenempfindlichem Film in Kontakt bringt.

Normalerweise überschreitet die radioaktiv markierte Substanz eine Synapse nicht, aber 1971 fand Bernice Grafstein, daß nach der Injektion einer genügend großen Menge der radioaktiv markierten Aminosäure in das Auge einer Maus die Radioaktivität über die Kniekörperzellen bis in das primäre Sehfeld gelangen kann. Wir überlegten, daß gleiches beim Affen möglich sein sollte und daß wir auf diese Weise in der Lage sein müßten zu zeigen, welche Zellen der Schicht IV über den Kniekörper mit einem der beiden Augen verbunden sind.

Unsere ersten Versuche verliefen enttäuschend. Die photographische Schicht ließ nach der Entwicklung im Bereich

der Schicht IV allenfalls ein paar Silberkörner ahnen. Aber dann schien uns, daß es mit Hilfe der Dunkelfeld-Mikroskopie möglich sein müßte, diese Silberkörner deutlicher zu sehen. Das war tatsächlich der Fall: wir erhielten das oben in Bild 1 gezeigte Resultat.

Als nächstes zerlegten wir das primäre Sehfeld eines Affen, dem viel radioaktive Aminosäure in ein Auge injiziert worden war, tangential zur Hirnoberfläche in Scheiben. Da die Hirnrinde gewölbt ist, sieht man die Schicht IV auf solchen Scheiben als Kreis oder als Ring, je nachdem in welcher Höhe der Schnitt geführt wird (Bild 1, unten). Aus einer großen Zahl aufeinanderfolgender Scheiben kann man das Muster der Augendominanz in einem verhältnismäßig großen Bereich des Sehfeldes rekonstruieren (Bild 12, oben).

Man sieht dann, daß auch die Gebiete unterschiedlicher Augendominanz von oben gesehen als ungefähr parallele Streifen durch das primäre Sehfeld ziehen (Bild 12, unten). Das sich ergebende Muster ist nicht vollkommen regelmäßig. Gelegentlich verzweigt sich ein Streifen oder endet blind in der Verzweigung eines Streifens entgegengesetzter Dominanz. Solche Unregelmäßigkeiten erscheinen am häufigsten in dem Bereich, auf den der gelbe Fleck der Netzhaut abgebildet wird, und längs einer Linie, die dem Horizont entspricht. Die Streifen scheinen auf der Grenze zwischen dem primären Sehfeld und dem benachbarten Rindengebiet (dem Gebiet 18) immer senkrecht zu stehen, und sie sind hier am regelmäßigsten geordnet. Diese Regeln gelten offenbar für die Gehirne aller Makaken, aber die Gehirne verschiedener Makaken-Individuen und die beiden Hälften eines Gehirns unterscheiden sich in Einzelheiten des Musters.

Die Breite eines Satzes von zwei Streifen ist im gesamten primären Sehfeld konstant (sie beträgt etwa 0,8 Millimeter), was abermals die einheitliche Struktur des Sehfeldes belegt und dafür spricht, daß sich die für ein Aggregatfeld

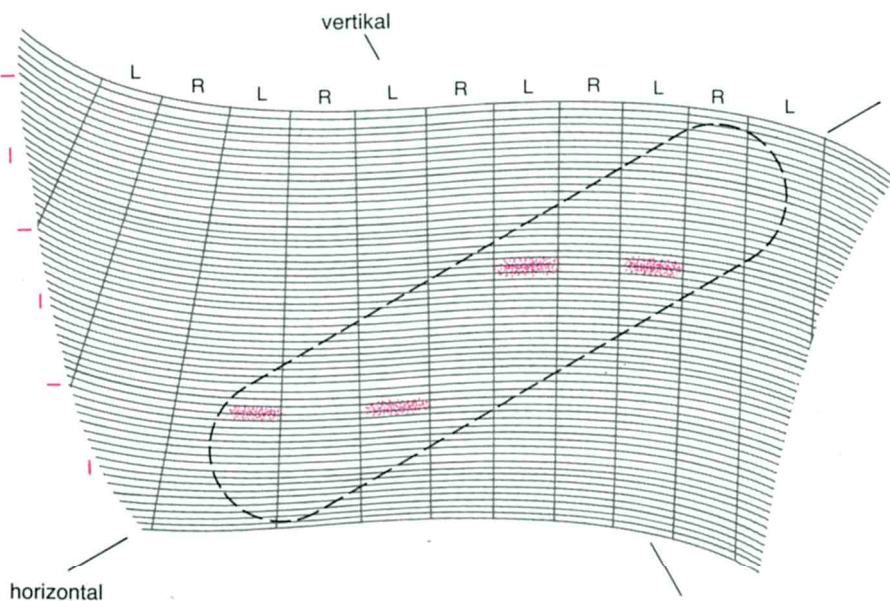


Bild 14: Sieht das linke Auge im oberen linken Viertel des Gesichtsfeldes einen kurzen horizontalen Strich, so sollte sich im primären Sehfeld der rechten Hirnhälfte das hier durch kleine farbige Punkte angedeutete Erregungsmuster bilden. Die Buchstaben R und L kennzeichnen Gebiete unterschiedlicher Augendominanz. Die waagrecht verlaufenden Linien unterteilen das Sehfeld in Bereiche gleicher Orientierungsspezifität. Die Spezifitäten für waagerechte und senkrechte Orientierung sind am linken Bildrand durch farbige Striche angedeutet. Die mit „vertikal“ und „horizontal“ bezeichneten schwarzen Linien charakterisieren die Lage des Gesichtsfeldes. Die gestrichelte Linie umreißt den Bereich des primären Sehfeldes, dessen rezeptive Felder von dem im Gesichtsfeld befindlichen Objekt berührt werden.

Bild 15: Dieser etwa achtfach vergrößerte tangentielle Schnitt durch das primäre Sehfeld zeigt, an welchen Stellen die Zellen besonders viel radioaktiv markierte 2-Desoxyglucose aufnehmen, wenn das linke Auge senkrechte Streifen sieht. Diese Stellen geben sich hier als kleine dunkle Flächen zu erkennen. Sie sind die Schnittstellen zwischen den Bereichen gleicher Augendominanz und den Gebieten gleicher Orientierungsspezifität.

zuständige neurale „Maschinerie“ in einer Säule der primären Sehfeldes befindet, deren Grundfläche ungefähr einen Quadratmillimeter groß ist.

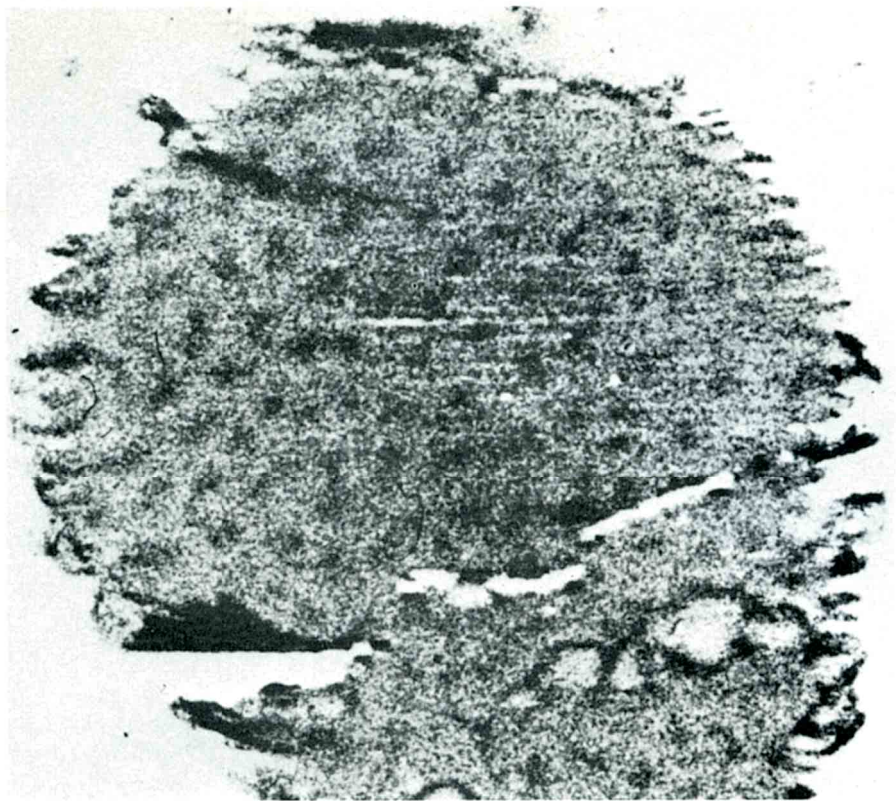
Die beiden Untersuchungsmethoden der Markierung tätiger Nervenzellen mit radioaktiver 2-Desoxyglucose und der Markierung von Verknüpfungsstellen mit Hilfe des Transports radioaktiver Aminosäuren durch die Nervenfasern haben den Vorteil, daß sie sich gegenseitig nicht ausschließen. Wir können daher durch die gleichzeitige Anwendung beider sowohl das Muster der Orientierungsspezifität als auch das Muster der Augendominanz sichtbar machen. Die Zahl der Gehirne, die wie auf diese Weise untersucht haben, ist noch zu klein, als daß man endgültige Schlüsse ziehen könnte, aber es scheint, daß beide Muster voneinander unabhängig sind. Sie laufen weder parallel noch stehen sie senkrecht aufeinander, sondern sie durchschneiden sich in unregelmäßiger Weise.

Welche Aufgabe die Augendominanz-Säulen haben, ist immer noch unbekannt. Wir wissen, daß es unter den binokularen Zellen des primären Sehfeldes alle Grade der Augendominanz gibt, und es könnte sein, daß eine gleichmäßige Dominanzverteilung dafür sorgt, daß nirgendwo im primären Sehfeld eines der beiden Augen weniger Berücksichtigung findet als das andere. Möglicherweise hat die gleichmäßige Verteilung aller Grade der Augendominanz etwas mit dem räumlichen Sehen zu tun.

Schluß

Aus allem, was wir hier berichtet haben, ergibt sich, daß man einen Gewebestück mit einer Grundfläche von etwa einem Quadratmillimeter und einer Höhe von ungefähr zwei Millimetern als die kleinste Einheit des primären Sehfeldes betrachten kann (Bild 13). Kennt man die Architektur dieses Blocks, so kennt man im wesentlichen auch die des gesamten primären Sehfeldes (des Rindengebietes 17).

Wie sieht unter diesen Umständen die Projektion einer Szene auf das primäre Sehfeld aus? Wir wollen uns ein Tier vorstellen, das seine Augen auf einen Punkt im Raum fixiert und in dessen Gesichtsfeld sich nichts befindet als eine ge-



rade Linie oberhalb und etwas links des Punktes, auf den die Augen gerichtet sind. Könnte man von oben auf das primäre Sehfeld des Tieres blicken und würde in diesem jede aktive Zelle aufleuchten – was für ein Muster bekäme man zu sehen? Um das Problem etwas interessanter zu machen, wollen wir annehmen, daß das Tier sein rechtes Auge schließt. Das Muster, das sich ergeben müßte, zeigt Bild 14. Es besteht nicht aus einer Linie, sondern aus einigen regelmäßig angeordneten länglichen Flecken.

Verschließt man einem Affen das rechte Auge und bringt vor das linke ein Muster aus senkrechten Streifen, so findet man mit Hilfe der 2-Desoxyglucose-Technik im primären Sehfeld das in Bild 15 gezeigte Muster. Es setzt sich aus den Stellen zusammen, an denen sich die Muster der Orientierungsspezifität und der Augendominanz schneiden.

Die Aufteilung der Großhirnrinde in kleinste säulenartige Einheiten ist sicher nicht auf das primäre Sehfeld beschränkt. Erstmals beobachtete man eine solche Aufteilung im somato-sensorischen Rindenfeld. Wir haben erwähnt, daß auf jedes somato-sensorische Rindenfeld die entgegengesetzt gelegene Körperhälfte abgebildet ist. Dieser Abbildung überlagern sich zwei Systeme: die Zellen des einen sprechen an, wenn ein Gelenk bewegt oder auf eine Stelle der Haut ein Druck ausgeübt wird, während die Zellen des anderen reagieren, wenn man ein Haar krümmt oder die Haut berührt. Wie im primären Sehfeld hat auch hier die kleinste Einheit eine

Grundfläche von ungefähr einem Quadratmillimeter und erhält Signale von Rezeptoren, die nahe der Körperoberfläche oder weiter im Inneren des Körpers liegen. Die höheren Sehfelder und das Hörfeld scheinen ähnlich unterteilt zu sein, und Verbindungen zwischen verschiedenen Rindengebieten scheinen im Empfangsgebiet jeweils in Mustern zu enden, die eine Periodizität von ungefähr einem Millimeter haben.

Natürlich ist unsere Beschreibung des primären Sehfeldes bei weitem nicht vollständig. Sicher werden in der Großhirnrinde auch Informationen über Farbe, Bewegung und räumliche Tiefe verarbeitet, aber wir wissen weder wo noch wie. Vermutlich sind dafür höhere Sehfelder zuständig, mit denen das primäre Sehfeld direkt oder indirekt in Verbindung steht.

Vor noch gar nicht allzu langer Zeit wußte man nicht, ob es je gelingen würde, die Funktionen der Milliarden von Nervenzellen zu verstehen, die die Schichten der Großhirnrinde bilden. Von den Zellen des primären Sehfeldes wissen wir jetzt, daß sie auf unterschiedliche Reize reagieren und daß sie gruppenweise bestimmte Aufgaben haben. Es bleibt zu hoffen, daß die Untersuchung anderer Rindenfelder ähnliche Fortschritte macht, so daß es gelingt, tiefer in das Geheimnis des Gehirns einzudringen.

Aus: *Scientific American*,
September 1979.