

Mausfeld, R. (2001). Allgemeine Sinnesphysiologie (General Sensory Physiology). In: J. Dudel, R. Menzel & R.F. Schmidt (Hrsg.), *Neurobiologie. Vom Molekül zur Kognition* (pp. 279-295). Heidelberg: Springer.

# 12 Allgemeine Sinnesphysiologie

R. Mausfeld

## 12.1 Die biologische Funktion sensorischer Systeme

**Durch sensorische Systeme erhält der Organismus Informationen über funktional relevante Aspekte seiner biologisch-physikalischen Umwelt**

Sensorische Systeme dienen der Kopplung des Organismus an funktional relevante Aspekte der physikalischen Umwelt. Ortsbewegliche Organismen benötigen zur Bewegung, zur Steuerung und Kontrolle des Körpers im Raum und zur Verhaltenssteuerung vielfältige Informationen aus der biologisch-physikalischen Umwelt und über Eigenzustände des Organismus. In der Evolutionsgeschichte wuchs mit steigender Komplexität der Leistungen, die einer Orientierung und Verhaltenssteuerung dienen, auch die Notwendigkeit, ganz unterschiedliche sensorische Input-Kanäle miteinander und zusätzlich mit Informationen über interne Zustände des Organismus zu integrieren. Für eine solche sensorische Integrationsleistung mußte sich außerdem eine Aufmerksamkeitssteuerung ausbilden, durch die der externe Input in Abhängigkeit von internen motivationalen und emotionalen Zuständen gleichsam gefiltert wird. Wegen ihrer Bedeutung für die Verhaltenssteuerung sind sensorische Systeme in der neuronalen Architektur eng mit motorischen Systemen verknüpft. Darüber hinaus spricht viel dafür, daß Wahrnehmungsprozesse gleichsam die Keimstrukturen für die „höheren“ kognitiven Prozesse bereitgestellt haben und sich ihre abstrakten Prinzipien auch in der Organisation kognitiver Prozesse widerspiegeln.

Beim Menschen gehört zu einer sensorischen Integrationsleistung nicht nur die haptische, visuelle, auditive, olfaktorische und gustatorische Wahrnehmung, sondern beispielsweise auch die Wahrnehmung des Leibes und seiner Teile sowie ihrer relativen Lage zueinander (**Propriozeption**) und zur Umgebung, die Wahrnehmung der Eingeweide

(**Entero- oder Viszerozeption**), die Wahrnehmung von Schmerzen, die Wahrnehmung von Gesichtern und Körperbewegungen und der durch sie vermittelten affektiven Ausdrücke und Signale sowie die Wahrnehmung der Sprache und der Zeit.

Unterschiedliche biologische Arten können die auf den Organismus treffenden physikalischen Energien in ganz unterschiedlicher Weise für Wahrnehmungszwecke nutzen und in **Sinnesmodalitäten** zergliedern. Der überwiegende Teil des auf den Organismus treffenden raum-zeitlichen Energiemusters wird nicht für biologische Zwecke verwendet; es werden nur einige Aspekte herausgefiltert, um den Organismus an seine Umwelt anzubinden (z.B. können wir weder die Polarisierungsebene von Licht wahrnehmen noch die Richtung magnetischer Felder). Dabei ist die Umsetzung von physikalischer Energie in einen neuronalen Code, d.h. die neurale Transduktion, dergestalt, daß ein solcher Code seine physikalische Ursache nicht mehr erkennen läßt (z.B. können Lichtempfindungen sowohl durch optische wie mechanische oder elektrische Reizung des Auges entstehen). Dies macht bereits deutlich, daß die Wahrnehmung nicht dem Erkennen der „physikalischen Realität“ dient. Sensorische Systeme (und allgemeiner: kognitive Systeme) haben vielmehr im Verlaufe der Evolution eine ganz spezifische und eigengesetzliche interne Struktur ausgebildet, durch die sie als Ganzes dem Organismus Informationen über funktional relevante Aspekte seiner biologisch-physikalischen Umwelt zur Verfügung stellen. Sensorische Systeme dienen nicht dazu, den Organismus gleichsam über den lokalen physikalischen Input zu „unterrichten“.

Die Beschäftigung mit der Wahrnehmung und den sensorischen Systemen wurde zunächst durch erkenntnistheoretische Fragen der Beziehung von „Außenwelt“ und dem durch unsere biologische Konstitution kodeterminierten Wissen über diese „Außenwelt“ motiviert. Seit der Abkehr der Vorsokratiker von einem naiven Realismus, dem zufolge die physikalische Welt so sei, wie sie sich in den Sinnen darstellt, über Rationalismus-Empirismus-Kontroversen bis zur philosophischen Bemühungen, die Natur des

Bewußtscins zu verstehen (vgl. Kap.25.7), durchzieht die Frage nach der Natur der Wahrnehmung die Geschichte der Philosophie. Die Erforschung der Wahrnehmung, bei der Erkenntnistheorie, Psychologie, Ethologie, Neurophysiologie und der Bereich der sog. „Künstlichen Intelligenz“ eng miteinander verflochten sind, bildet den Kern der gegenwärtigen Kognitionsforschung: ihr Gegenstandsreich reicht von der neuralen Transduktion über die perzeptuelle Repräsentation bis hin zu symbolischen kognitiven Prozessen und zu Fragen der phänomenalen Empfindungsqualitäten.

Bereits in der Antike wurden, mit der Lehre von den fünf Sinnen (Sehen, Hören, Fühlen, Riechen und Schmecken), den Sinnesorganen bestimmte Klassen von Empfindungen (**Sinnesmodalitäten**) zugeordnet. Seitdem werden in der Regel die Sinnesmodalitäten selbst als natürliche und weitgehend isoliert betrachtete Analyseeinheiten angesehen. An die Stelle der Sinnesorgane traten mit der Ausdifferenzierung der Sinnesphysiologie die nach der Art der physikalischen Transduktion klassifizierten Rezeptoren, die man in Thermorezeptoren, Mechanorezeptoren, Photorezeptoren, Chemorezeptoren usw. einteilt. Für eine tiefere theoretische Einsicht in die Natur der Wahrnehmungsprozesse kann sich jedoch eine solchermaßen elementaristische Auffassung als hinderlich erweisen, da sie die Bedeutung des Zusammenspiels der verschiedenen Modalitäten bei komplexen Leistungen des Organismus in Interaktion mit seiner Umwelt zu unterschätzen geneigt ist. Beispielsweise konstituiert sich beim Menschen eine visuelle Objektwelt erst als Außenwelt durch das Zusammenspiel von visuellen, haptischen und motorischen Erfahrungen; rein visuelle Erfahrungen ohne korrespondierende visuo-motorische Erfahrungen führen, wie insbesondere Deprivationsexperimente zeigen, zu erheblichen Beeinträchtigungen visueller Wahrnehmungsleistungen. Zu den zentralen Eigenschaften des Wahrnehmungssystems gehört es daher, daß die sensorischen Inputkanäle im Dienste **transmodaler Repräsentationen** der jeweiligen biologisch-physikalischen Umwelt stehen.

## 12.2 Grundbegriffe und Fragestellungen der allgemeinen Sinnesphysiologie

Als Reiz oder sensorischen **Input** bezeichnet man das physikalische (oder chemische) Energiemuster, das auf die Primärrezeptoren trifft, von diesen in ein neurales Signal übersetzt wird und so die Grundlage der Wahrnehmung liefert. In der Wahrnehmungspsychologie wird zudem unterschieden zwischen einer Reizbeschreibung, die sich in diesem Sinne auf den sensorischen Input bezieht (proximaler Reiz), und einer Reizbeschreibung, die sich auf jene Objekte der biologisch-physikalischen Umwelt bezieht, die kausal zu dem auf die Rezeptoren treffenden Energiemuster Anlaß geben (distaler Reiz). Beispielsweise stellt eine von einer Lichtquelle beleuchtete Objektfläche einen distalen Reiz für die Farbwahrnehmung dar, der zu dem proximalen Reiz eines physikalisch-geometrischen Lichtmusters führt.

Wie sich für einen sensorischen Mechanismus des Wahrnehmungssystems präzise der für eine spezifi-

sche Leistung verantwortliche Reiz (d.h. die Aspekte des sensorischen Inputs, auf deren Grundlage das Wahrnehmungssystem eine bestimmte Wahrnehmungsleistung erbringt) charakterisieren läßt, kann im Prinzip erst angegeben werden, wenn die Funktionsweise des betreffenden Mechanismus verstanden ist.

Als adäquaten Reiz bezeichnet man den an die spezifischen Reaktionseigenschaften eines Sinnesrezeptors angepaßten Reiz. Zum Beispiel stellen für die Photorezeptoren elektromagnetische Wellen im Bereich von etwa 380 bis 700 Nanometer bzw. etwa  $0.43$  bis  $0.79 \times 10^{15}$  Hz den adäquaten Reiz dar: alle anderen elektromagnetischen Wellen, wie beispielsweise Wellen im Bereich von etwa  $10^{13}$  Hz (Infrarotlicht) oder von z. B. 50 Hz (Wechselstrom) stellen keinen adäquaten Reiz dar, ebensowenig wie mechanische Reize.

Innerhalb der einzelnen Sinnesmodalitäten, zu denen Gesichtssinn, Gehörssinn, Wärmesinn usw. gehören, lassen sich wiederum Empfindungsqualitäten unterscheiden; bei Gesichtssinn beispielsweise Farbe, Helligkeit, Tiefe, Bewegung und Form. Neben der Qualität unterscheiden sich Sinnesempfindungen zudem hinsichtlich ihrer Intensität, Dauer und Lokalisation.

### Die Qualität einer Empfindung wird nicht durch die physikalische Natur des Reizes bestimmt, sondern durch die Art des neuralen Übertragungskanal

Nach dem von Johannes Müller (1801–1858) formulierten Gesetz der spezifischen Sinnesenergien bestimmt das zentralnervöse „Endorgan“ und nicht die Art der Reize die Empfindung. Unterschiedliche Reizarten können demzufolge zu derselben Empfindungsqualität führen, und dieselbe physikalische Reizart kann zu unterschiedlichen Empfindungsqualitäten führen. Beispielsweise kann eine Lichtempfindung sowohl durch eine optische, eine mechanische oder aber eine elektrische Reizung des Auges entstehen; andererseits kann Sonnenlicht durch Erregung der retinalen Rezeptoren zu einer Lichtempfindung und durch Erregung der Thermorezeptoren der Haut zu einer Wärmeempfindung führen. Es ist ein wesentliches Charakteristikum sensorischer und motorischer Systeme, daß die durch ein neurales Signal übermittelte Information vorrangig durch die Art der Nervenfasern bestimmt wird, durch die das Signal übertragen wird (*labeled line*). Zwischen der sensorischen Peripherie und dem zentralen Nervensystem gibt es also modalitätsspezifische Kanäle der Informationsübertragung, so daß die zentralen Verbindungen eines Rezeptors die interne Repräsentation und die Art der damit verbundenen Sinnesqualität bestimmen.

## Sensorische Systeme können aus unterschiedlichen Forschungsperspektiven und auf unterschiedlichen Analyseebenen untersucht werden

Auf der Erforschung sensorischer Systeme sind Neurophysiologie, Neuroethologie, Psychophysik und Wahrnehmungspsychologie sowie der Bereich der sog. Künstlichen Intelligenz (maschinelle Sensorik/Wahrnehmung) beteiligt.

Die Neurophysiologie untersucht die biologischen Prozesse und Mechanismen der **neuralen Codierung** und Übertragung sensorischer Informationen im Nervensystem; sie beschäftigt sich mit den Beziehungen zwischen sensorischen Inputs und internen neuronalen Prozessen. Die Neuroethologie untersucht die biologischen Prozesse und Mechanismen, durch die ein sensorischer Input ein natürliches **Verhalten** des Gesamtorganismus steuert; die Theorie- und Modellbildung kann dabei sowohl auf abstrakter Systemebene erfolgen wie auch auf der Ebene des konkreten neuronalen Substrats der betrachteten Systeme. Psychophysik und Wahrnehmungspsychologie untersuchen komplexere Eigenschaften von Verhaltens- und Erlebnisaspekten der Wahrnehmung; die Theorie- und Modellbildung erfolgt dabei auf einer Ebene, die davon abstrahiert, durch welche spezifischen (und bislang weitgehend unbekannt) biophysikalischen und neuronalen Prozesse diese Mechanismen implementiert sind. Jeder dieser Bereiche stellt in vergleichbarer Weise eine eigenständige Ebene der Analyse und Theoriebildung dar wie beispielsweise die Chemie und Biologie bezogen auf die Physik.

Der Bereich der maschinellen Sensorik hingegen sucht aus den Leistungen und Eigenschaften natürlicher sensorischer Systeme computationale Prinzipien zu abstrahieren und unter technischen Optimalitätskriterien zu simulieren.

## 12.3 Neurobiophysik und Neurobiologie sensorischer Systeme

### Sensorische Systeme weisen Gemeinsamkeiten in der Art der neuralen Informationscodierung und in neuronalen Organisationsprinzipien auf

Die Ähnlichkeit der Aufgaben sensorischer Systeme im neuronalen Gesamtsystem von Organismen spiegelt sich in einer neuronalen Architektur wider, die bei allen sensorischen Systemen eine Reihe von Gemeinsamkeiten aufweist. Diese beziehen sich

sowohl auf die Art der neuronalen Informationscodierung wie auch auf die Art sensorischer Organisationsprinzipien.

Sensorische Systeme sind so aufgebaut, daß von speziellen Zellen, den Sensoren oder Sinnesrezeptoren, eine jeweils spezifische Form physikalischer Energie in eine elektrochemische Form umgewandelt wird. Diese erste Stufe wird als **Transduktion** bezeichnet. Ganz unterschiedliche Arten physikalischer Energie werden also in dieselbe Form, nämlich in elektrochemische Energie, übersetzt. Erst durch eine solche Übertragung unterschiedlicher Energiearten, wie sie mit unterschiedlichen Aspekten der physikalisch-biologischen Umwelt einhergehen, in ein gemeinsames Medium kann der Organismus diese Energien für adaptive Zwecke einer internen Informationsverarbeitung nutzbar machen. Mit der Transduktion des physikalischen Reizes in ein **Rezeptor- oder Sensorpotential** ist die Voraussetzung geschaffen, die physikalische Energie als ein neurales Signal in Form von **Aktionspotentialen** (s. Kap. 4.2.) zu codieren. Dies kann in ein und derselben Zelle geschehen (wie beim olfaktorischen System des Menschen) oder in einer nachgeschalteten Zelle (wie beim visuellen und auditiven System des Menschen). Diese Aktionspotentiale werden durch eine Sequenz weniger nachgeschalteter sensorischer Neurone zu höheren neuronalen Verarbeitungsebenen weitergeleitet, wobei bei Wirbeltieren in der Regel nach einem primären und einem sekundären afferenten Neuron in den spezifischen kontralateralen sensorischen Kernen des Thalamus eine Umschaltung zu einem nachgeschalteten Neuron erfolgt. Die sensorischen Bahnen von Rezeptoren derselben Art sind dabei in voneinander unabhängigen Bahnen organisiert, die jeweils mit bestimmten primären sensorischen Arealen des cerebralen Kortex verbunden sind. Dabei sind diese Bahnen (mit Ausnahme der Bahnen für den Geschmacks- und Geruchssinn) weitgehend **somatotop** organisiert, d. h. sie erhalten bis in höhere Ebenen die räumlichen Relationen auf der Rezeptorebene (und damit auch räumliche Nachbarschaftsbeziehungen des sensorischen Inputs). Dadurch ergibt sich eine Repräsentation in Form sog. **sensorischer Karten**. Eine wesentliche Eigenschaft der sensorischen Architektur ist es, daß ein und derselbe Rezeptorbereich durch **multiple Karten** vielfach repräsentiert sein kann. Im visuellen System beispielsweise wird ein sensorisches Areal u. a. durch Farbe, Helligkeit, Bewegung und Textur mehrfach repräsentiert; zudem finden sich Hinweise auf multiple Repräsentationen *innerhalb* dieser Teilsysteme, z. B. beim Farbsystem in Form einer doppelten Repräsentation der zu einer Sensorposition gehörenden Farbinformationen [29].

Es findet eine **Divergenz** afferenter Neurone zu verschiedenen zentralen Neuronen in unterschiedlichen zentralen Bereichen statt, wie auch umgekehrt zentrale Neurone Inputs aus verschiedenen afferen-

ten Neuronen erhalten (**Konvergenz**). Trotz dieser Divergenz und Konvergenz haben kortikale Neurone, verglichen mit dem potentiell möglichen Adreßbereich, eine sehr eng begrenzte Interkonnektivität, worin sich sowohl die somatotopie Organisation widerspiegelt wie auch die **Modularität** der kortikalen Architektur. Eine wesentliche Eigenschaft des sensorischen Systems ist es, daß afferente Sinnesinformation wesentlich über **kortico-fugale Verbindungen** moduliert wird. Beispielsweise ist im visuellen System des Menschen der überwiegende Teil der Verbindungen zwischen Corpus geniculatum laterale und dem primären visuellen Kortex VI (s. Kap. 18.3) kortico-fugal; zudem werden sensorischen Informationen in retinotop organisierten Arealen durch kortico-fugale Verbindungen aus nicht-retinotop organisierten Arealen moduliert.

### Unterschiedliche Arten von Rezeptorzellen übersetzen relevante physikalische Reizmerkmale in ein neurales Signal

Sensorische Rezeptoren sind in hochgradig spezifischer Weise an bestimmte Funktionen und die für sie relevanten Bedingungen der physikalischen Umwelt angepaßt, so daß sich eine große Vielfalt des strukturellen Aufbaus findet. Ihre hohe selektive Sensitivität für eine bestimmte Art des Reizes (**Reizspezifität**) bezieht sich sowohl auf die Art der physikalischen Energie (mechanisch, elektromagnetisch) wie auch auf die Ausprägung innerhalb einer Energieart (z. B. gibt es Mechanorezeptoren mit selektiver Sensitivität für Druck-, Berührungs- oder Vibrationsreize oder Photorezeptoren mit maximaler Sensitivität in unterschiedlichen spektralen Bereichen). Bei der funktionalen Spezialisierung der sensorischen Peripherie finden wir als verbreitetes Designprinzip eine Untergliederung in ein sensorisches Zentrum und eine sensorische Peripherie (Ausnahmen hier von sind der Hautsinn oder die Elektrorezeption); das sensorische Zentrum weist dabei eine erhöhte Sensitivität und Auflösung auf (typisches Beispiel: die Fovea), ist mit entsprechend spezialisierten höheren Verarbeitungszentren verbunden und kann durch eine aktive motorische Kontrolle auf relevante Aspekte ausgerichtet werden.

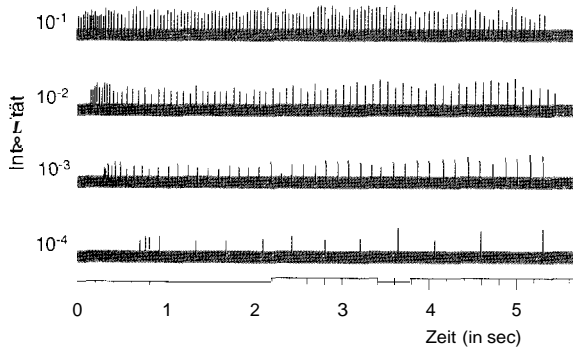
Bei der Transduktion lösen die auf die Sinnesrezeptoren treffenden Reize Prozesse aus, welche die Ionenkanäle in der Zellmembran kontrollieren. Durch Zunahme oder Abnahme von Ionenstromkomponenten ändert sich das Membran-Ruhepotential; die entstehende Potentialänderung wird als **Sensorpotential** bezeichnet: eine lokale Depolarisation der Rezeptorzellmembran (oder, wie bei den Photorezeptoren, eine Hyperpolarisation). Der Reiz bringt also das Sensorpotential nicht einfach passiv hervor, sondern moduliert molekularbiologi-

sche Vorgänge, die in Membran und intrazellulären Strukturen der Rezeptorzellen ablaufen. Da ein einzelnes aktiviertes Molekül der Rezeptorzelle eine biochemische Reaktionskaskade bewirken kann, bei der über *Second messengers* (intrazellulär wirkende, niedermolekulare Botenstoffe) das Signal um ein Vielfaches verstärkt wird, enthält die Potentialänderung eine vielfach höhere Energie als der auslösende Reiz. Physikalische Gesetze begrenzen natürlich die maximal erreichbare Empfindlichkeit und Reliabilität bei der Umsetzung des sensorischen Inputs in ein neurales Signal. Überraschenderweise schöpfen die Rezeptorzellen und die neurale Transduktion diese Grenzen zu weiten Teilen aus (z. B. wird die Transduktion in den Photorezeptoren nur durch die Quantenfluktuation des Inputs und die thermale Stabilität der Photopigmente begrenzt).

### Bei der neuralen Codierung wird die relevante sensorische Information durch eine Folge von Aktionspotentialen verschlüsselt

Das Sensorpotential löst im selben oder im nachgeschalteten Neuron ein **Aktionspotential** aus; dabei wird die Amplitude des Sensorpotentials in die Intervalllänge zwischen aufeinanderfolgenden Aktionspotentialen übersetzt (s. Abb. 4-13). Es entsteht eine frequenzmodulierte Impulsfolge von Aktionspotentialen (Spikes), die eine Amplitude von etwa 100 mV und eine Dauer von 1 Millisekunde haben. Wegen des Alles-oder-nichts-Charakters der Aktionspotentiale kann eine solche Folge durch eine Folge von Nullen und Einsen symbolisiert werden. Diese Impulsfolge wird über das Axon als Übertragungskanal zu einem nachgeschalteten Neuron übertragen. Das Medium der neuralen Codierung wechselt dabei zwischen vorrangig chemisch (an der Synapse) und elektrisch (etwa im Axon).

Der **dynamische Bereich**, den ein Neuron über Aktionspotentiale zu verschlüsseln vermag, ist eng begrenzt. Welche Bedeutung dies für den dynamischen Bereich neuraler Codes hat, ist schwierig abzuschätzen, da die genauen temporalen Eigenschaften noch nicht bekannt sind. Doch scheint die entscheidende Variable die Anzahl von Impulsen in einem kurzen Zeitintervall zu sein. Hätte das codierungsrelevante Zeitintervall beispielsweise die Größe von 100 ms, so läge (bei einer Refraktärzeit von 1 ms) die maximale Anzahl von Impulsen bei etwa 50 und der dynamische Bereich wäre äquivalent zu einem Informationsgehalt von etwa 6 bit. Bei einem Zeitintervall von 10 ms wäre er äquivalent zu etwa 2 bit. Vergleicht man dies mit dem kontinuierlich variablen Sensorpotential (das z. B. für die Quantenabsorptionsraten der Photorezeptoren im



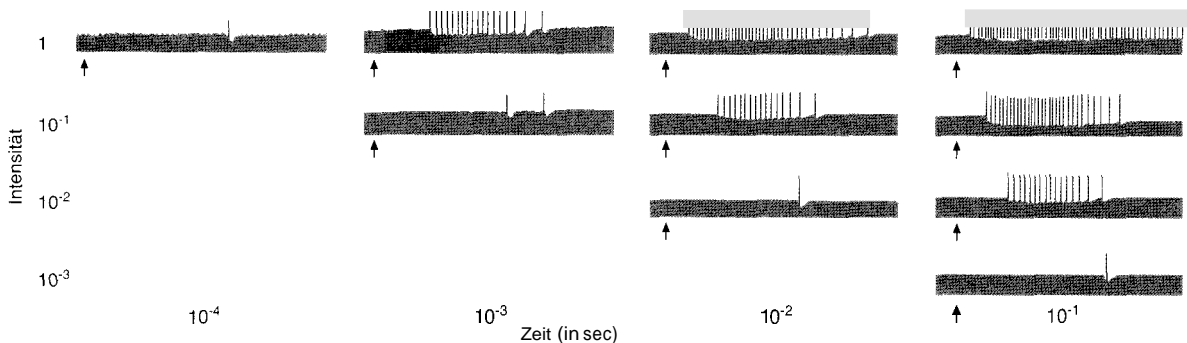
**Abb. 12-1.** Die durch einen Lichtreiz in einem Receptor des Komplexauges des Limulus (Pfeilschwanzkreb) hervorgerufenen Aktionspotentiale hängen direkt von der Lichtintensität ab. Bei hohen Lichtintensitäten (obere Reihe) finden sich etwa 30 Impulse pro Sekunde. Reduziert man die Lichtintensität bis auf ein Zehntausendstel des Ausgangslichtes, so sinkt die Impulsfrequenz auf zwei oder drei Impulse pro Sekunde (nach Miller, Ratliff & Hartline, 1961).

Bereich von  $10^{12}$  oder 40 bit liegt), so wird die Diskrepanz zwischen dem großen Inputbereich und dem kleinen dynamischen Bereich nachgeschalteter Nervenfasern deutlich.

In der Sequenz von Aktionspotentialen wird die relevante sensorische Information, und damit insbesondere Intensität, Dauer und Lokalisation des Reizes, verschlüsselt und zu zentralen Einheiten weitergeleitet (Abb. 12-1).

Zeit und Dauer können dabei in gewissen Grenzen einen äquivalenten Effekt auf die Codierung in Aktionspotentialen haben (Abb. 12-2).

Eine entsprechende Gesetzmäßigkeit findet sich auch in der visuellen Psychophysik und ist dort als **Blochsches Gesetz** bekannt. Dieser Gesetzmäßigkeit zufolge gilt innerhalb gewisser temporaler und räumlicher Grenzen (z. B. muß die Dauer von Lichtreizen kleiner als etwa 100



**Abb. 12-2.** Die Reaktion eines Rezeptors aus dem Komplexauge des Limulus auf einen Lichtreiz wird durch die Gesamtsumme der Energie bestimmt, die er in einem Zeitintervall erhält, unabhängig davon, wie diese Energie nach Zeit und Intensität zerlegt

ms sein) für die Reizschwelle eine vollständige temporale Summation. Für ein Überschreiten der Schwelle ist also das Produkt von Reizintensität und Zeit relevant: die Schwelle wird überschritten, wenn ein konstanter Betrag an physikalischer Energie auf die Rezeptoren fällt, unabhängig davon, wie diese Energie in dem Zeitintervall verteilt ist. Ein analoges Gesetz für die räumliche Summation heißt **Riccosches Gesetz**.

### Neurone lassen sich als komplexe informationsverarbeitende Einheiten auffassen

Verarbeitungsprozesse im Neuron gehen weit über die klassische Vorstellung hinaus, der zufolge Neurone exzitatorische und inhibitorische synaptische Inputs erhalten, die postsynaptischen Potentiale addieren und ein Signal generieren, wenn das resultierende Potential eine Schwelle überschreitet. Vielmehr ist eine Vielzahl weiterer Mechanismen beteiligt, wie z. B. dendrodendritische und elektrische Synapsen (s. Kap. 5), Mechanismen zur Modifikation subzellulärer Komponenten eines Neurons oder neuroaktive Peptide, die sowohl über größere Distanzen als hormonelle Botenstoffe wirken können als auch als Transmitter an Synapsen (**Neuromodulatoren**, vgl. Kap. 10).

Relevante sensorische Information kann auf ganz unterschiedlichen neuronalen Ebenen codiert sein, die von subzellulären Strukturen, über das einzelne Neuron bis zu komplexen Zellverbänden reichen. Folglich können sich neurale Codes beispielsweise auf **intrazelluläre** Prozesse beziehen, auf zeitliche Muster von Impulsfolgen zwischen Neuronen, auf Verschaltungsmuster kleiner Neuronenverbände oder auf die Aktivierung großer Neuronenverbände, wie sie sich in evozierten Potentialen oder Elektroenzephalogrammen widerspiegelt.

ist. Ein kurzer Lichtreiz (oben links) ruft eine etwa gleiche Reaktion hervor wie ein Lichtreiz, dessen Intensität nur ein Tausendstel beträgt, dessen Dauer jedoch tausendfach länger als die des Ausgangslichtes ist

Auf der Ebene subzellulärer Prozesse stellen bereits **Proteine** entscheidende Bausteine der internen Informationsverarbeitung dar; ähnlich wie sich mit einer kleinen Zahl idealisierter Nervenzellen, die in geeigneter Weise miteinander verbunden sind, eine Vielzahl logischer Operationen repräsentieren läßt, so können auch Proteinmoleküle Operationen wie Adaptation, Verstärkung sowie eine Integration und Verrechnung mehrerer Inputkanäle in einen Outputkanal durchführen. Viele Proteine in Nervenzellen scheinen vorrangig im Dienste von Prozessen der internen Informationsverarbeitung zu stehen [16, 33].

### **Sensorische Information kann in Frequenzcodes oder in temporalen Codes codiert werden**

Wenn wir die Ebene einzelner Neurone betrachten, so stellt sich die Frage, welche Charakteristik einer Impulsfolge die relevante sensorische Information codiert. Dies kann beispielsweise der Mittelwert von Impulsen innerhalb eines Zeitintervalls sein oder das Intervall zwischen aufeinanderfolgenden Impulsfolgen oder auch die Zeitdifferenz zwischen der Ankunft von Impulsen in zwei oder mehr Fasern (wie z. B. bei der binauralen Lokalisation einer Schallquelle). In jedem Fall ist es ganz wesentlich, welches Zeitintervall als codierungsrelevant zugrunde gelegt, d. h. welche Dauer einer Sequenz von Aktionspotentialen einem bestimmten abstrakten Symbol des neuronalen Codes entspricht. Läge dieses relevante Codierungsintervall bei etwa 100 ms, so ergäbe sich bei maximal 50 Impulsen ein binäres neurales „Alphabet“ von 2<sup>50</sup> Symbolen, d. h. in einem einzigen Symbol ließe sich idealiter ein Informationsgehalt von 50 bit codieren. Dies würde voraussetzen, daß die genaue temporale Position eines Aktionspotentials innerhalb einer solchen Sequenz, die ein Symbol darstellt, hochreliabel ist. Wegen der Begrenzungen, wie sie durch Rauschen im neuronalen System, durch Beschränkungen bei der postsynaptischen Decodierung usw. gegeben sind, kann ein neuraler Code jedoch nur auf einer sehr viel geringeren Symbolmenge beruhen.

Eine extreme Reduktion ließe sich dadurch erreichen, daß lediglich die **Anzahl der Aktionspotentiale** innerhalb eines bestimmten Zeitintervalls als relevante Codierungsgröße herangezogen wird und temporale Muster innerhalb dieses Intervalls keine relevante Information tragen. Ein solches Codierungsschema heißt **Frequenzcode** (*frequency code, rate code*) [8, 36]. In einem solchen Codierungsschema sind alle relevanten Reizparameter in der (mittleren) Anzahl von Aktionspotentialen innerhalb eines Codierungsintervalls codiert, und es findet sich keine Korrelation zwischen Reizparametern

und Statistiken höherer Ordnung für die Aktionspotentiale in diesem Intervall. Ein Spezialfall eines Frequenzcodes ist ein Code, bei dem Aktionspotentiale innerhalb verschiedener Teilintervalle des Codierungsintervalls mit unterschiedlichem Gewicht in die Mittelwertbildung oder Frequenzschätzung eingehen.

Die Vorstellung eines Frequenzcodes geht bereits auf die frühesten Arbeiten zur neuronalen Codierung zurück. Sie konnte durch zahlreiche Belege gestützt werden, so daß die Annahme von Frequenzcodes eine erste grobe Vorstellung von der Natur der neuronalen Codierung erlaubt. Es zeigte sich jedoch, daß die temporale Struktur innerhalb einer Sequenz von Aktionspotentialen ebenfalls von nachgeschalteten Neuronen als Informationsträger herangezogen wird. Codierungsschemata, die darauf beruhen, daß nicht nur die Anzahl von Aktionspotentialen innerhalb eines bestimmten Codierungsintervalls ausgewertet wird, sondern auch die Art der zeitlichen Verteilung innerhalb dieses Intervalls, heißen **temporale Codes** (*temporal codes, timing codes*). Obwohl temporale Codes und Frequenzcodes Codierungsschemata mit ganz unterschiedlichen Eigenschaften sind, verliert die Unterscheidung dennoch für sehr kleine Codierungsintervalle an Bedeutung. Damit stellt sich die Frage, welche Rolle kleine Codierungsintervalle und damit Codes, die auf einer sehr geringen Anzahl von Aktionspotentialen basieren, in sensorischen Systemen spielen. Für unterschiedliche Sinnesleistungen verschiedener Spezies fanden sich in der Tat Hinweise darauf, daß Wahrnehmungsleistungen auf der Basis einer sehr geringen Anzahl von Aktionspotentialen (oftmals nur 1–2) erbracht werden können und daß unter informationstheoretischen Aspekten einzelne Aktionspotentiale einen hohen Informationsgehalt tragen [8]. Auch bei der neuronalen Codierung zeigt sich, daß die Leistung von Neuronen oftmals nahe an das heranreicht, was physikalisch überhaupt möglich ist, und daß die Reliabilität von Signalen oft nahe an den Grenzen liegt, die durch Rauschen im sensorischen *Input* gegeben sind.

Betrachtet man statt einzelner Neurone höherstufige Systeme, die über kleine Neuronenverbände bis zu komplexen neuronalen Systemen reichen, so ergeben sich für die Repräsentation von Information in Form neuraler Codes sehr viel komplexere Codierungsschemata. In jüngerer Zeit konnten zunehmend Belege dafür gewonnen werden, daß sensorische Information ganz unterschiedlicher Art auf der Ebene kleinerer Zellverbände codiert ist [34, 20]. Für sehr große Zellverbände, die aus Tausenden von Zellen bestehen, finden sich zudem Hinweise auf Codierungsschemata, die über die in einem einzelnen Neuron codierbare Information hinausgehen. So deuten Aufzeichnungen der Aktivierungsmuster von Zellverbänden im Riechsystem (*Bulbus olfactorius*, olfaktorischer Kortex) von Kaninchen durch Elektroenzephalogramm darauf

hin, daß Wahrnehmungsqualitäten von Duftstoffen in Form komplexer dynamischer Muster codiert sind [25].

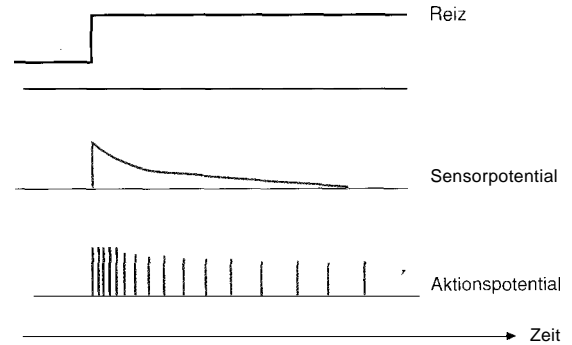
Eine grundsätzliche Schwierigkeit, die mit einer informationstheoretischen Betrachtung [8, 10, 15] der neuronalen Codierung verbunden ist, liegt darin, daß sich die mit dem Wahrnehmungssystem verbundenen funktionalen Aufgaben nicht einfach mit einer Rekonstruktion des sensorischen Inputs gleichsetzen lassen. Die Sinnesorgane stellen nicht eine Art physikalisches Meßinstrument dar, das den Organismus über physikalische Eigenschaften des Inputs unterrichtet, sondern stehen im Dienste spezifischer biologischer Aufgaben. Erst ein Verständnis dieser Aufgaben erlaubt, überhaupt ein Kriterium dafür zu formulieren, welche sensorische Information relevant ist und ob ein neurales Signal diese enthält. Nur auf der Basis eines solchen Kriteriums kann unterschieden werden, ob Variationen in einem neuronalen Signal für nachgeschaltete Zellen Informationen codieren oder nur kontingente Eigenschaften sind, die zwar mit physikalischen Inputeigenschaften korrelieren können, aber durch nachgeschaltete neurale Einheiten nicht decodiert werden und somit keine Information bezogen auf die jeweilige Wahrnehmungsleistung tragen.

### Eine Vielzahl unterschiedlicher sensorischer Mechanismen, wie Adaptation, Redundanzreduktion und Kontrastverstärkung, sind an der sensorischen Informationsverarbeitung beteiligt

Die Wahrnehmung und die sensorischen Systeme gehören – sowohl in ihren neurophysiologischen, neuroethologischen wie psychologischen Aspekten – zu den am besten untersuchten Bereichen „kognitiver Systeme.“ Dennoch sind die Prinzipien, die der Struktur der Wahrnehmung zugrunde liegen, und die spezifischen für einzelne Wahrnehmungsleistungen verantwortlichen Mechanismen bislang weitgehend unbekannt. Es wurden jedoch Hinweise auf eine Reihe neuraler Mechanismen des sensorischen Systems gefunden, die sich (abstrahiert und idealisiert) gleichsam als computationale Bausteine von Wahrnehmungsleistungen ansehen lassen. Hierzu gehören Mechanismen der Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses, der Kontrastcodierung und Kontrastverstärkung, der räumlichen und zeitlichen Adaptation, der Dekorrelation redundanter Inputkanäle, der räumlichen und zeitlichen Filterung sowie spezifische Triggermechanismen für die Mustererkennung.

**Sensorische Adaptation.** Als **sensorische Adaptation** wird die Anpassung des sensorischen Systems an den jeweiligen physikalischen Bereich seiner Input-Größen bezeichnet. Ein einfacher Fall ist die Adaptation des Sensorpotentials an zeitlich konstante Reize (Abb. 12-3).

Das visuelle System beispielsweise operiert über einen Intensitätsbereich (Quanten/Zeit) von nur



**Abb. 12-3.** Bei dem einfachsten Fall der sensorischen Adaptation wird bei einem Reiz von zeitlich konstanter Intensität das Sensorpotential mit einer für den Sensortyp charakteristischen Geschwindigkeit schwacher Sensortypen mit einer raschen Adaptation codieren vorrangig dynamische Reizeigenschaften. Ein Beispiel sind die mechanorezeptiven Pacini-Korpuskeln (s. Kap 15 5)

wenigen Lichtquanten bis hin zu  $10^{14}$  Quanten, d. h. über 14 logarithmische Einheiten; das auditive System kann über einen Intensitätsbereich von mehr als 12 log-Einheiten differenzieren. Damit stellt sich die Frage, wie sich der wahrnehmbare physikalische Bereich in einen zumeist um viele Zehnerpotenzen kleineren dynamischen Bereich des neuronalen Codes abbildet. Die hohe Sensitivität der Sinnesorgane über einen so großen Inputbereich kann angesichts des geringen dynamischen Bereichs der Nervenfasern nur durch eine Vielzahl von biochemischen und neuronalen Adaptationsmechanismen bewältigt werden.

Beispielsweise unterscheidet man im peripheren Bereich des visuellen Systems:

- Mechanismen der **Input-Kontrolle** (z. B. eine Änderung des Pupillendurchmessers, die eine Anpassung von etwa 1:10 erlaubt, eine Input-Kontrolle der Photorezeptoren, die zu einer geringeren Anzahl absorbierter Quanten führt und etwa durch Ausbleichung von photosensitiven Molekülen, durch Änderung der Integrationszeit, durch Änderungen in der Membranleitfähigkeit oder durch eine Hemmung einzelner an einer Reaktionskaskade beteiligter Enzyme hervorgerufen werden kann).
- Mechanismen, die auf einer **Response-Kompression** neuraler Transduktions-Funktionen beruhen, wie sie typischerweise durch Sättigungsfunktionen der Beziehung zwischen Input und Response beschrieben werden,
- Mechanismen der **Output-Kontrolle**, die den primären sensorischen Code in Abhängigkeit von temporalen oder räumlichen Bedingungen re-skalieren (z. B. Weber-Mechanismen, durch die eine

konstante Kontrast-Sensitivität gewährleistet wird, oder multiplikative gain control-Mechanismen) und

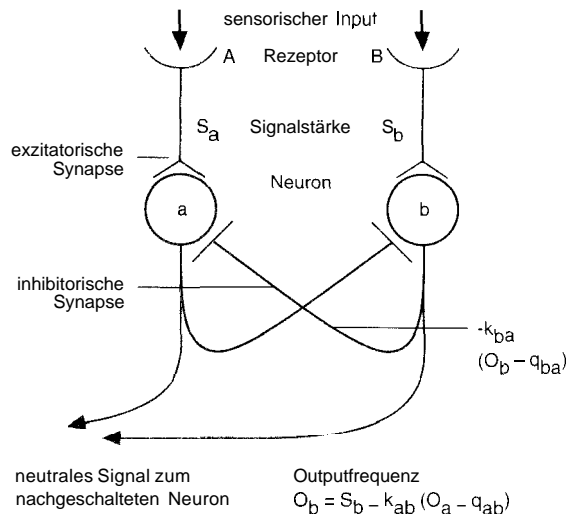
- **Mechanismen selektiver Filterung**, die das Differenzsignal eines fokalen Teils einer visuellen Szene gegenüber dem Hintergrund erhöhen.

Neben Mechanismen, die auf der Ebene einer primären, peripheren sensorischen Codierung anzusiedeln sind, sind an Adaptationsleistungen sensorischer Systeme auch zahlreiche Prozesse auf höheren Ebenen beteiligt, wie Prozesse der komplexen Wahrnehmungsorganisation, Lernprozesse oder Mechanismen der Aufmerksamkeitssteuerung. Eine sensorische Adaptation kann auf Verhaltensebene mit einer **Habituation**, d. h. einer reizspezifischen Reaktionsabschwächung einhergehen.

Das wesentliche Prinzip der sensorischen Adaptation besteht darin, (räumlich oder zeitlich) konstante Komponenten aus dem Signal zu entfernen und es damit zu renormieren. Dadurch wird der volle Outputbereich für die Codierung des Signals erhalten. Auf diese Weise vermag das sensorische System seine Empfindlichkeit über einen großen Bereich physikalischer Intensitäten so anzupassen, daß es seine hohe Diskriminationsfähigkeit für Unterschiede in sensorischen Inputs, d. h. für **Kontraste**, bewahrt. Der Preis, den es für den Erhalt der Unterschiedsempfindlichkeit bezahlt, ist ein gewisser Verlust an Information über die absolute Intensität, die jedoch in der Regel biologisch nicht relevant ist. Eine Adaptation kann sich statt auf das mittlere Inputsignal auch auf sehr viel komplexere Inputcharakteristiken beziehen.

**Redundanzreduktion und Kontrastverstärkung.** Da die neurale Informationsübertragungskapazität begrenzt ist, läßt sich die Effizienz der Übertragung dadurch erhöhen, daß solche Signalkomponenten entfernt werden, die keine oder nur wenig Information enthalten, d. h. redundant sind (sofern das Signal nicht bereits durch starkes Rauschen beeinträchtigt ist). Information ist dann redundant, wenn sie aus räumlichen oder temporalen Nachbarpositionen des sensorischen Inputs vorhersagbar ist. Wird nun aus dem Signal die Information entfernt, die sich aus den Nachbarpositionen vorhersagen läßt, so läßt sich dadurch die Amplitude des Signals reduzieren, ohne daß Information verloren geht. Da jedoch das Vorliegen von Redundanz das System gegen ein später hinzutretendes Rauschen schützt, verbessert eine Redundanzreduktion die Informationsübertragung nur dann, wenn unter den spezifischen Rauschbedingungen die übertragene Information gleich bleibt [10, 11].

Entsprechende Mechanismen mit ganz unterschiedlichen Eigenschaften können durch eine Reihe von Schemata neuraler Verschaltungen dargestellt werden. Ein einfacher Mechanismus für eine Redundanzreduktion ist die **laterale Inhibition**



**Abb. 12-4.** Bei diesem einfachen Beispiel für eine rückgekoppelte laterale Inhibition ist die Outputfrequenz  $O_b$  des Neurons b eine Funktion der durch den Rezeptor übermittelte Signalstärke  $S_b$  und des durch die Outputfrequenz des Neurons a bestimmten inhibitorischen Inputs  $O_a$ , wobei sich  $O_b$  bei vorgegebener Inhibitionsschwelle  $q_{ab}$  und vorgegebenem Kopplungsstärke  $k_{ab}$  wie folgt berechnet:

$$O_b = S_b - k_{ab}(O_a - q_{ab})$$

(Abb. 12-4), wie sie im Komplexauge (s. Kap. 17.2.) des Limulus nachgewiesen wurde.

Neurale Verschaltungen einer lateralen Inhibition lassen sich als eine Methode ansehen, den lokalen Mittelwert des sensorischen Inputs zu ermitteln und ihn vom zu übermittelnden Signal zu subtrahieren. Statt in redundanter Weise den Mittelwert des sensorischen Inputs über mehrere Nervenfasern zu übertragen, wird nur die Abweichung vom Mittelwert übertragen.

Eine neurale Codierung, welche die Menge der sensorischen Inputs durch eine kleine Zahl von Zelltypen dergestalt codiert, daß die Redundanz und die Dimensionalität der sensorischen Repräsentation reduziert wird, wird als **kompakte Codierung** (*compact coding*) bezeichnet. Durch eine solche Codierung kann die relevante sensorische Information durch eine vergleichsweise kleine Population von Zellen übermittelt werden [12].

Auf einem anderen Prinzip als dem einer Redundanzreduktion beruht die sog. **sparsame Codierung** (*sparse coding*). Bei ihr wird die Menge der sensorischen Inputs durch eine vergleichsweise große Zahl von Zellen repräsentiert, wobei jedoch die Anzahl der Zellen, die auf einen spezifischen Input reagieren, minimiert wird. Jede Zelle hat dabei, bezogen auf die Gesamtpopulation relevanter sensorischer Inputs, dieselbe Wahrscheinlichkeit einer Aktivierung, doch ist diese Wahrscheinlichkeit für jede Zelle sehr klein. Nur wenige Zellen werden also durch einen gegebenen sensorischen Input aktiviert. Während bei einer kompakten Codierung unterschiedliche Reize oder Wahrnehmungsobjekte durch unterschiedliche Aktivierungsverhältnisse derselben Teilmenge von Zellen

repräsentiert werden. werden sie bei einer sparsamen Codierung durch eine jeweils spezifische, ausgezeichnete Teilmenge von Zellen repräsentiert. Unterschiedliche Objekte werden also bei einer sparsamen Codierung dadurch repräsentiert, welche Zellen aktiviert sind, und nicht dadurch, wie stark sie aktiviert sind. Eine solche Codierung ist besonders für Wahrnehmungsleistungen wie die Erkennung spezifischer Muster von Vorteil [23].

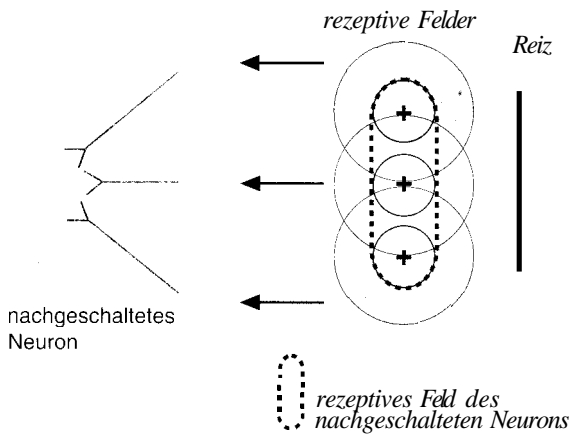
**Durch geeignete neurale Verschaltungen lassen sich Gestaltfilter für komplexe Umwelteigenschaften realisieren**

**Triggermechanismen für die Mustererkennung.** Die Organisation der neuralen Architektur ist dergestalt, daß jeweils bestimmte Areale sensorischer Rezeptoren einen Input für ein bestimmtes nachgeschaltetes Neuron liefern. Ein solcher Bereich heißt das **rezeptive Feld** eines Neurons. In der Organisationsstruktur rezeptiver Felder spiegelt sich die Art der Verschaltung wider, durch die das Neuron mit der sensorischen Peripherie in Beziehung steht. Rezeptive Felder können sehr unterschiedliche Größen und Organisationsstrukturen haben. Im einfachsten Fall kann das rezeptive Feld ein Summationsbereich sein, aus dem ein Neuron einen exzitatorischen Input erhält. Viele Neurone haben rezeptive Felder mit einer antagonistischen konzentrischen Infeld-Umfeld-Struktur, durch die im Neuron exzitatorische Afferenzen aus dem einen Bereich (z.B. dem Infeld) mit inhibitorischen des anderen Bereiches verrechnet werden (vgl. Abb. 17-17). Durch geeignete neurale Verschaltungen können rezeptive Felder nachgeschalteter Neurone sehr spezifische Organisationsformen aufweisen (Abb. 12-5; vgl. Kap. 25.3).

Neurone mit einer geeigneten Struktur rezeptiver Felder können wiederum als Elemente von neuronalen Verschaltungen aufgefaßt werden, bei denen höherstufige Neurone die Eigenschaft spezifischer **Gestaltfilter** haben, d.h. auf spezifische Invarianten in der Inputstruktur reagieren. Beispielsweise kann das Antwortverhalten eines Neurons, wie beim Frosch, dadurch gekennzeichnet sein, daß es nur auf einen kleinen Lichtreiz, der einen negativen Kontrast zur Umgebung aufweist und sich in einer bestimmten Richtung bewegt, reagiert (womit es als Gestaltfilter für ein typisches Beutetier fungiert). Durch eine größer werdende Spezifität können Neurone sensitiv für komplexe Merkmale der Umwelt werden, wodurch sich sensorische Mechanismen in den Dienst spezifischer Verhaltensmuster stellen lassen [7.21, 38].

**12.4 Verhaltensbiologie sensorischer Systeme: Neuroethologie und vergleichende Sinnesphysiologie**

Sensorische Systeme können, wie zuvor beschrieben, auf ganz unterschiedlichen Ebenen untersucht werden. Betrachtet man statt der Beziehung von sensorischem Input und der durch ihn ausgelösten neuronalen Reaktion von Nervenfasern die Beziehung zwischen sensorischem Input und der durch ihn vermittelten Reaktion komplexerer Verhaltenssysteme, so nimmt man die Perspektive der **Neuroethologie** ein. Untersucht eine rein neurophysiologisch orientierte Perspektive das Verhalten komplexerer Zellverbände unter dem Aspekt der internen Parameter neuraler Codes, durch die diese Zellen miteinander in Beziehung stehen, so untersucht eine neuroethologische Perspektive die Struktur von Zellverbänden unter dem Aspekt der Auslösung, Koordination und Kontrolle spezifischer Verhaltensweisen (wie z.B. des Schnappverhaltens beim Frosch). Die Neuroethologie bezieht sich also auf eine gleichsam makroskopische Ebene bei der Untersuchung sensorischer Systeme. Sie untersucht, wie bestimmte Strukturen des sensorischen Inputs im Organismus eine Zuordnung zu verhaltensrelevanten Bedeutungsklassen, wie „Beute“, „Nahrung“, „Feind“ erfahren, d.h. wie verhaltensrelevante Gestaltmerkmale durch **neurale Gestaltfiltersysteme** aus dem sensorischen Input extrahiert werden. Eine besondere Rolle kommt dabei sog. **Auslöse- oder Triggerneuronen** zu. Diese bilden einen Endpunkt spezifischer neuraler Verschaltungen, durch die verhaltensrelevante Gestaltmerkmale aus dem sensorischen Input gefiltert werden, und können dadurch Abläufe aus einem vorgegebenen Verhaltensrepertoire modulieren. Triggermechanismen dienen also der Filterung des sensorischen Inputs unter semantischen, verhaltensrelevanten Aspekten.



**Abb. 12-5.** Verschaltung kreisförmiger rezeptiver Felder mehrerer Neurone zu einem spaltenförmigen rezeptiven Feld eines nachgeschalteten Neurons (bei geeigneter Gewichtung exzitatorischer und inhibitorischer Bereiche)

Die Befunde der Neuroethologie [21, 38] und der vergleichenden Sinnesphysiologie zeigen, daß sensorische Systeme nicht nur hochgradig an spezifische biologisch-physikalische Bedingungen der Umwelt angepaßt sind, sondern auch eine enge Ankopplung an das jeweils verfügbare relevante Verhaltensrepertoire aufweisen.

Die Spannweite eines vergleichenden Ansatzes bei der Untersuchung sensorischer Systeme läßt sich an Beispielen illustrieren, wie den Untersuchungen zu den komplexen Mustererkennungsfähigkeiten bei Tauben [19], zu Mechanismen der Form- und Distanzerkennung bei der Elektrorezeption bei Fischen [37], zum Farbsehen der Bienen und seiner Beziehung zu spektralen Remissionseigenschaften von Blumen [17], zur Navigation bei Insekten [26], zur Verhaltenssteuerung durch Pheromone [4, 13] (vgl. Kap. 22.4), zur Struktur der ungewöhnlichen visuellen Systeme von Fangschreckenkrebsen [18] oder Springspinnen [24] sowie Untersuchungen zur Echoortung bei Fledermäusen [35] (s. Kap. 18).

Die Befunde der Neuroethologie und der vergleichenden Sinnesphysiologie zu der großen Spezifität des Wahrnehmungssystems machen noch einmal deutlich, daß sensorische Systeme nicht einer im physikalischen Sinne korrekten Erkennung der Umwelt dienen, sondern spezifischen biologischen Anpassungsleistungen. Dabei kann sich ein Organismus auch Beziehungen zwischen einem sensorischen Input und einer Umwelteigenschaft zunutze machen, die aus physikalischer Sicht rein zufällig in einem bestimmten ökologischen Bereich vorhanden sind. Für das sensorische System stellt der sensorische Input somit einen sog. **unmittelbaren Faktor** (*proximate factor*) der sensorischen Informationsverarbeitung dar, der im Dienste eines eigentlich adaptiv relevanten **mittelbaren Faktors** (*ultimate factor*) steht. Beispielsweise nutzen magnetotaktische Bakterien eine nur auf der Nordhalbkugel geltende Beziehung aus, um sich durch Ausrichtung am geomagnetischen Feld in Richtung sauerstoffarmen Wassers zu orientieren [14].

In der Neuroethologie rückt der **Systemcharakter** der sensu-motorischen Architektur in der Vordergrund, da sich komplexere Verhaltensweisen zumist nur aus der internen **Integration** mehrerer sensorischer Inputkanäle verstehen lassen.

Beispielsweise beruht beim Menschen die Bewegungskontrolle auf mindestens vier sensorischen Systemen: dem visuellen System, dem somatosensorischen System, dem vestibulären System und dem auditiven System. Visuelles und auditives System dienen gleichsam planerischen und antizipatorischen Funktionen, während die mechanischen Systeme Informationen über bereits eingetretene Zustandsänderungen liefern.

## 12.5 Psychophysik und Wahrnehmungspsychologie

Während die Neuroethologie sensorische Systeme vorrangig unter dem Aspekt ihrer Anbindung an bestimmte Verhaltensprogramme untersucht, so befassen sich Psychophysik und Wahrnehmungspsychologie mit der Frage, in welcher Weise die durch den sensorischen Input vermittelten relevanten Wahrnehmungsaspekte intern repräsentiert werden. Interne (abstrakte oder neurale) Codes, die durch die Verarbeitungssequenz „sensorischer Input → interne Operationen → Output“ bestimmt sind, werden oft als interne **Repräsentationen** bezeichnet. Eine solche Repräsentation kann sich sowohl auf die interne **empfindungsmäßige Organisation** von Wahrnehmungsdimensionen beziehen wie auch auf die computationalen Prozesse der internen Informationsverarbeitung, die bestimmten **Wahrnehmungsleistungen** zugrunde liegen.

Die klassische Psychophysik beschäftigt sich beispielsweise mit dem Problem der Konstruktion sog. **subjektiver Skalen**, durch die erfaßt werden soll, in welcher Weise subjektive Relationen wie Gleichheit, Ähnlichkeiten, Abstände oder die Entdeckbarkeit von Unterschieden zwischen elementaren physikalischen Reizen intern repräsentiert werden. Feriier beschäftigt sie sich mit der Untersuchung von **modalitätenunabhängigen** sensorischen Mechanismen, zu denen etwa Mechanismen der „Signal-Noise“-Diskrimination, der Adaptation, der Maskierung, der Filterung und Kontrastverstärkung, der Ähnlichkeitsgeneralisierung, des Wahrscheinlichkeitslernens und des perzeptuellen Lernens allgemein gehören.

Eine computational orientierte Psychophysik auf der anderen Seite beschäftigt sich mit der Frage, wie auf der Basis eines sensorischen Inputs eine interne Informationsverarbeitung in Form perzeptueller Codes beschaffen sein muß, damit eine bestimmte **Wahrnehmungsleistung** erbracht werden kann. Sie sucht explizit die abstrakten Verarbeitungsschritte zu bestimmen, die vom sensorischen Input zu der jeweiligen Wahrnehmungsleistung führen können. Betrachtet man beispielsweise die Wahrnehmungsleistung, daß sich im Wahrnehmungseindruck die Farbe von Objekten auch bei einem Wechsel der Beleuchtung kaum ändert (sog. Farbkonstanz), stellt sich die Frage, durch welche internen Berechnungsprozesse die im retinalen Input konfundierten spektralen Licht- und Objekteigenschaften bei der internen Codierung wieder getrennt werden können.

Die Psychophysik beschäftigt sich also mit den abstrakten perzeptuellen Codes, durch die sich Eigenschaften und Leistungen der Wahrnehmung erklären lassen, während sich die Neurophysiologie sensorischer Systeme mit dem neuralen Substrat und mit der Natur neuraler Codes befaßt, durch welche perzeptuelle Codes implementiert sind.

## „Absolute Reizschwelle“ und „Unterschiedsschwelle“ bilden die Grundkonzepte der klassischen Psychophysik

Als **absolute Reizschwelle** wird in der Psychophysik der kleinste physikalische Wert eines Reizes bezeichnet, ab dem der Reiz mit einer bewußten Wahrnehmung verbunden ist. Entsprechend ist die **Unterschiedsschwelle** die kleinste physikalische Reizdifferenz, die eben noch wahrgenommen werden kann. Reize unterhalb der Schwelle werden als unterschwellig bezeichnet.

Im Zusammenhang mit dem Konzept einer Bewußtseinschwelle stellt sich die Frage, inwieweit Reize, die nicht zum Bewußtsein gelangt sind, das Verhalten eines Menschen beeinflussen können (**subliminale Wahrnehmung**). Da sensorische Prozesse selbst (wie alle neuronalen Prozesse) dem Bewußtsein nicht zugänglich sind, sondern nur das „Endprodukt“ dieser Prozesse, können sensorische Inputs so gewählt werden (z.B. durch tachistoskopische Darbietung), daß sie zwar nicht zu solchen internen Prozessen Anlaß geben, deren Endprodukt eine bewußte Wahrnehmung ist, aber dennoch Prozesse auslösen, die in anderer Weise intern wirksam werden und somit Wahrnehmungs- und Bewußtseinsprozesse beeinflussen können. Neurophysiologisch läßt sich dies an dem Befund verdeutlichen, daß interne kortikale Reaktionen auf sensorische Reize erfolgen können, die von den Personen nicht bewußt wahrgenommen werden. Beispielsweise können subliminale Reize (etwa im olfaktorischen Bereich Pheromone) interne „Aufmerksamkeitsfilter“ steuern und dabei die Sensitivität in derselben oder in einer anderen Modalität modulieren. Im Zusammenhang mit kortikalen Läsionen auftretende Phänomene wie *blindsight* (dabei sind bestimmte visuelle Wahrnehmungsleistungen, wie Diskriminationsleistungen, nicht beeinträchtigt, obwohl die Personen angeben, die entsprechenden Dinge nicht sehen zu können) zeigen, in welchem großem Ausmaß perzeptuell-kognitive Leistungen von Bewußtseinsprozessen getrennt sein können.

Reiz- und Unterschiedsschwelle bestimmen die Detektions- und Diskriminationsleistung in dem jeweiligen sensorischen Bereich. Jedoch lassen sie sich nicht absolut festlegen, sondern variieren in gewissen Grenzen mit internen Zuständen (z.B. Zufallsfluktuationen neuraler Zustände, Adaptation, motivationale Komponenten), äußeren Faktoren (z.B. Kontextbedingungen) und dem zugrunde gelegten Kriterium für eine bewußte Empfindung.

### Die wichtigste Gesetzmäßigkeit zur Diskriminationsleistung sensorischer Systeme wird durch das Webersche Gesetz formuliert

Das Webersche Gesetz besagt, daß (in einem mittleren Intensitätsbereich des physikalischen Inputs) das Diskriminationsverhalten durch eine **lineare**

**Beziehung** zwischen dem jeweiligen Ausgangsreiz  $R$  und der Unterschiedsschwelle bzw. dem gerade bemerkbaren Unterschied  $\Delta R$  charakterisiert wird:

$$R = c \Delta R,$$

wobei  $c$  eine positive Konstante ist. Mit wachsendem Ausgangsreiz steigt somit linear der Reizzuwachs an, der zu  $R$  hinzuzufügen ist, damit ein Unterschied gerade bemerkbar wird.

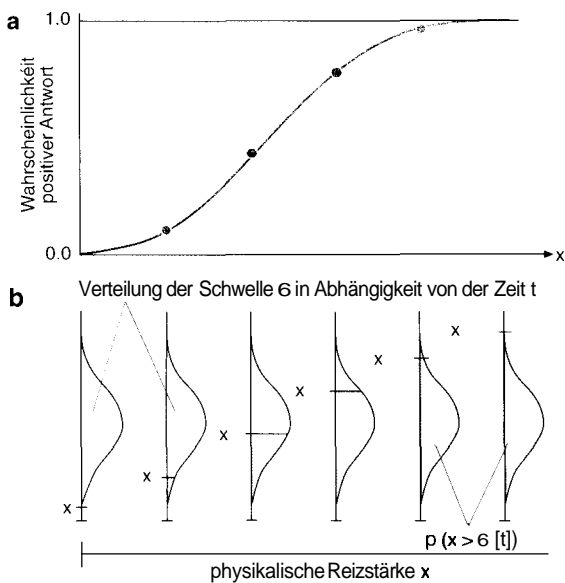
Beispielsweise ergibt sich (unter jeweils spezifisch festgelegten Randbedingungen) für die Helligkeitsdiskrimination eine Weber-Konstante von etwa 0,02, für die Diskrimination von Gewicht in der Größenordnung von 0,3 kg eine Weber-Konstante von etwa 0,04, für die Lautstärkendiskrimination eines Tones von 1000 Hz eine Weber-Konstante von etwa 0,10 und für die Vibrationsdiskrimination auf der Haut eine Weber-Konstante von etwa 0,20.

Der entscheidende empirische Gehalt des Weberschen Gesetzes liegt in dem Postulat einer linearen Beziehung zwischen  $R$  und  $\Delta R$  und somit einer internen **Kontrastcodierung**, bei der nicht die absolute physikalische Reizgröße, sondern ihr Verhältnis zur Ausgangsgröße die relevante sensorische Information darstellt. Der numerische (dimensionslose) Wert der Weber-Konstanten  $c$  selbst ist hingegen situationsspezifisch und für Sensitivitätsvergleiche nur sehr eingeschränkt verwendbar. Er hängt wesentlich von der physikalischen Charakterisierung des Reizes ab (z.B. davon, ob Schall durch Schallintensität oder durch Schalldruck charakterisiert wird) [31]. Zudem variiert die Weber-Konstante mit der verwendeten Urteilsmethode und weiteren Parametern der experimentellen Situation.

Da die Diskriminationsleistung und die Sensitivität eines biologischen sensorischen Systems zeitlichen Fluktuationen (Rauschen) unterliegt, kann auch für fest vorgegebene Randbedingungen die Schwelle  $\Delta R$  nicht deterministisch erfaßt werden, sondern muß durch geeignete statistische Verfahren gewonnen werden. Die Psychophysik hat hierzu eine Reihe von Verfahren entwickelt, zu denen insbesondere die Signalentdeckungstheorie [1, 32] und die auf sog. psychometrischen Funktionen (Abb. 12-6) basierenden Verfahren gehören [22]. Die psychometrische Funktion gibt für jeden physikalischen Reiz aus der Umgebung eines fest vorgegebenen Standardreizes (oder als Spezialfall: der Schwelle) die Wahrscheinlichkeit an, mit der dieser Reiz als „größer“ beurteilt wird als der Standardreiz.

Die psychometrische Funktion stellt also eine lokale Operationscharakteristik dar, die das Diskriminationsverhalten eines sensorischen Systems in der Umgebung eines vorgegebenen Standardreizes beschreibt. Je steiler sie ist, desto besser ist die Diskriminationsfähigkeit im betrachteten Bereich. Das Webersche Gesetz besagt nun, daß die Diskriminationsfähigkeit mit wachsendem Wert des physikalischen Reizes sinkt. Dies bedeutet, daß die psychometrische Funktion immer flacher wird, je weiter man bei der Wahl des Standardreizes auf dem physikalischen Reizkontinuum „hochwandert“.

Das Webersche Gesetz bezieht sich ausschließlich auf das Diskriminationsverhalten, d. h. die Sensitivi-



**Abb. 12-6.** Teil a der Abbildung zeigt eine psychometrische Funktion in der Umgebung der Reizschwelle. Zu jedem physikalischen Reizwert (Abszisse) gibt sie die Wahrscheinlichkeit an, mit der dieser Reizwert detektiert werden kann. Die psychometrische Funktion läßt sich auffassen als das Ergebnis eines Mechanismus, der für eine Schwelle, deren Wert  $\vartheta(t)$  für jeden Zeitpunkt  $t$  als eine normalverteilte Zufallsvariable aufgefaßt werden kann (Teil b der Abbildung), die Wahrscheinlichkeit einer Detektion angibt. Je größer der physikalische Reizwert ist, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit  $p(x > \vartheta(t))$ , daß er oberhalb der Schwelle liegt. Die psychometrische Funktion hat dann die Form einer kumulativen Normalverteilung.

tat eines sensorischen Systems, und sagt (über den Sachverhalt einer Kontrastcodierung hinaus) nichts darüber aus, in welcher Art und Weise physikalische Inputgrößen intern repräsentiert werden. Mit dieser Frage der Metrik interner Skalen beschäftigt sich die auf Fechner zurückgehende psychophysikalische Skalierung [1].

**Das sog. Fechnersche Gesetz basiert auf dem Weberschen Gesetz und stellt eine Definition eines Empfindungsbegriffes dar**

Das sog. Fechnersche Gesetz postuliert, daß die durch einen physikalischen Reiz  $R$  ausgelöste **Empfindung**  $E$  sich als Logarithmus des Reizes bezogen auf die Reizschwelle  $R_0$  bestimmen läßt:

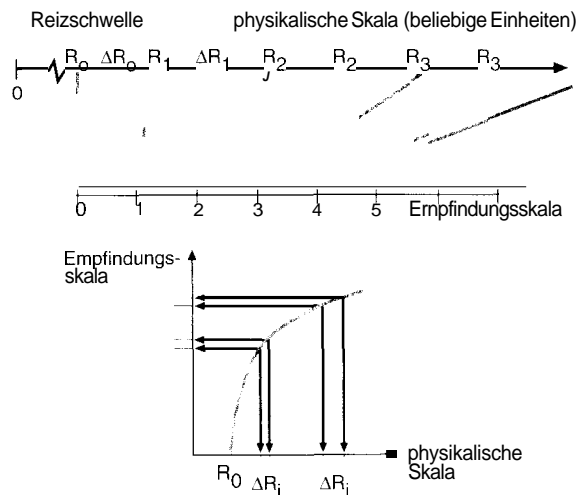
$$E = k \log (R/R_0).$$

Es wurde von Gustav Theodor Fechner (1801–1887) in dem (philosophisch motivierten) Bemühen formuliert, den Nachweis einer prinzipiellen Meßbarkeit des Psychischen

zu führen und die quantitative Beziehung zwischen physikalischem Reiz und der dadurch ausgelösten Empfindung zu bestimmen. Fechner wollte zeigen, daß sich Empfindungen in gleichem Sinne messen lassen wie die Größen der Physik. Angeregt wurde Fechners Annahme einer logarithmischen Beziehung zwischen Reiz und Empfindung durch D. Bernoullis Untersuchungen zum Nutzen, die Bernoulli zu dem Resultat führten, daß die Steigung der Nutzenfunktion invers proportional zum Ausgansnutzen ist.

Die von Fechner formulierte Beziehung leitet sich aus dem Weberschen Gesetz und der zusätzlichen Annahme ab, daß der gerade bemerkbare Unterschied  $\Delta R$  eine geeignete **Einheit** für die zu konstruierende Empfindungsskala darstellt. Es sollen also gerade bemerkbaren (oder allgemeiner: gleich häufig bemerkten) Unterschieden gleiche Abstände auf der zu konstruierenden subjektiven Skala entsprechen (Abb. 12-7). Mit diesem Postulat nimmt Fechner bei der Konstruktion einer subjektiven Skala an, daß physikalisch gleiche **Reizverhältnisse** in gleiche **Empfindungsdifferenzen** abgebildet werden sollen. Die logarithmische Abbildung leistet genau dies.

In dem qualitativen Verlauf der nach Fechner zwischen Reiz und Empfindung bestehenden Funktion spiegelt sich eine Art **Sättigungsverhalten** eines sensorischen Systems wider, wie es bereits bei der Behandlung der sensorischen Adaptation behandelt wurde, durch das der wahrnehmbare physikalische Bereich in einen zumeist um viele Zehnerpotenzen kleineren dynamischen Bereich interner Codes abgebildet werden kann.



**Abb. 12-7.** Auf der physikalischen Skala ist von der Schwelle  $R$  als Ausgangspunkt eine Folge von Unterschiedsschwellen  $\Delta R$  abgetragen. Nach dem Weberschen Gesetz wächst diese proportional zu dem jeweiligen Ausgangsreiz. Mit Fechners Postulat, die Unterschiedsschwelle  $\Delta R$  als **Einheit** einer Empfindungsskala zu wählen, führt jedes  $\Delta R$  zu einem Anwachsen der Empfindung um eine Einheit, womit sich eine logarithmische Beziehung zwischen physikalischer Reizintensität und der so definierten Empfindung ergibt.

Am Beispiel der in der Akustik verwendeten Dezibel-Skala (dB) der „Lautstärke“ (s. Kap. 16.1) läßt sich illustrieren, daß die Fechnersche Annahme, daß physikalisch gleichen Reizverhältnissen gleiche „Empfindungsdifferenzen“ entsprechen, zu unangemessenen Vorhersagen führen kann. Die Dezibel-Skala erfüllt das Fechnersche Postulat, da sie als Logarithmus des physikalischen Schalldrucks (bezogen auf den Schwellenwert) definiert ist. Gleiche Abstände auf der Dezibel-Skala sollen also wahrnehmungsmäßig auch gleich erscheinen. Jedoch wird ein 1000 Hz-Sinuston von 50 dB nicht als halb so laut empfunden wie ein solcher von 100 dB, sondern deutlich leiser.

In Gegenposition zu Fechner forderten andere zeitgenössische Autoren (u. a. Brentano, Merkel, Plateau), gleichen Reizverhältnissen nicht gleiche Empfindungsdifferenzen, sondern gleiche Empfindungsverhältnisse zuzuordnen. Ein solches Postulat führt zu einer Potenzfunktion zwischen Reiz und Empfindung. S.S. Stevens hat auf der Annahme dieses Postulates eine Vielzahl von Untersuchungen durchgeführt, so daß häufig von der **Stevensschen Potenzfunktion** zwischen Reiz und Empfindung gesprochen wird. Da der Graph einer Potenzfunktion für Exponenten, die kleiner als 1 sind, im qualitativen Verlauf sehr ähnlich dem einer logarithmischen Funktion ist, können sie auf der Basis empirischer Daten kaum unterschieden werden.

In der Psychophysik wurde eine Vielfalt von Methoden und Urteilsverfahren [1, 22] entwickelt, durch die sich entsprechende (ein- oder mehrdimensionale) Skalen der internen Repräsentation physikalischer Größen konstruieren lassen.

Die Interpretation des Wertes eines Exponenten als Charakteristikum einer Sinnesmodalität unterliegt ähnlichen Einschränkungen wie der Wert der Weber-Konstanten, da der Wert des Exponenten von der verwendeten physikalischen Operation abhängt (im Fall der Lautstärke verdoppelt sich der Exponent, wenn man den physikalischen Reiz in Einheiten des Schalldrucks statt der Schallenergie inißt).

### **Die Wahrnehmungspsychologie untersucht die Beziehungen von sensorischem Reiz und den komplexen internen Repräsentationen der biologisch-physikalischen Außenwelt, wie sie sich in funktionalen Leistungsaspekten und in subjektiven Erlebnisaspekten zeigen; sie stellt ein zentrales Teilgebiet der Kognitionsforschung dar**

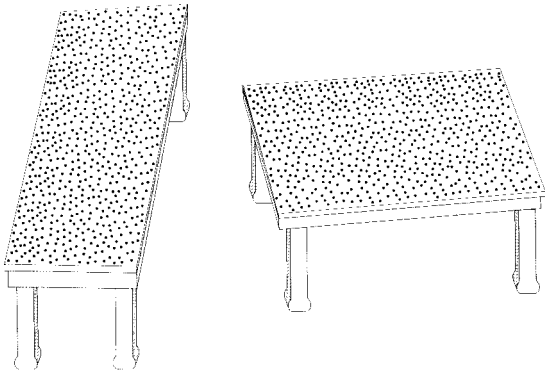
**Wahrnehmungspsychologie.** Unter Wahrnehmungspsychologie versteht man allgemein den Bereich der Kognitionsforschung, der sich mit komplexeren Wahrnehmungsphänomenen und Wahrnehmungsleistungen sowie den ihnen zugrunde liegenden internen Mechanismen beschäftigt. Die Grenzen der Wahrnehmungspsychologie zur Psychophysik, Neuroethologie und Neurophysiologie sind fließend.

In der Wahrnehmungspsychologie steht die Natur der komplexen internen Repräsentationen im Vordergrund, die für die Eigenschaften des Wahrnehmungssystems verantwortlich sind, wie sie sich sowohl in **funktionalen Leistungsaspekten** wie auch in **subjektiven Erlebnisaspekten** zeigen. Eine wesentliche Leistung des Wahrnehmungssystems ist dabei gleichsam ein „Freimachen“ von den sensorischen Input-Kanälen und die Gewinnung einer **transmodalen Repräsentation** der biologisch-physikalischen Umwelt.

Die Komplexität derartiger Repräsentationen läßt sich am Beispiel der **Raumwahrnehmung** illustrieren. Zur Raumwahrnehmung lassen sich alle Leistungen des sensumotorischen und perzeptuell-kognitiven Systems zählen, bei denen der äußere dreidimensionale und euklidische Umgebungsraum des Organismus oder seine interne Repräsentation als explizites Bezugssystem dienen. Hierzu gehören beispielsweise die sensumotorische Raumorientierung des Körpers oder seiner Glieder, die relative und die egozentrische Lokalisation, die phänomenale Raumwahrnehmung oder das Stereosehen. Die Raumwahrnehmung kann durch visuelle, auditive, taktile und kinästhetische Informationen vermittelt werden. Dabei müssen durch das Wahrnehmungssystem nicht nur die Informationen über die Position des Körpers, des Kopfes und der Augen, sondern ebenso diejenigen unterschiedlicher sensorischer Systeme, etwa des visuellen, auditiven und vestibulären Systems integriert und mit motorischen Prozessen koordiniert werden. Eine der durch das Wahrnehmungssystem zu leistenden Aufgaben ist es, eine stabile Repräsentation der Welt dadurch zu erreichen, daß Objekt- und Eigenbewegungen und somit Transformationen egozentrischer Koordinaten von denen der Umgebung getrennt werden.

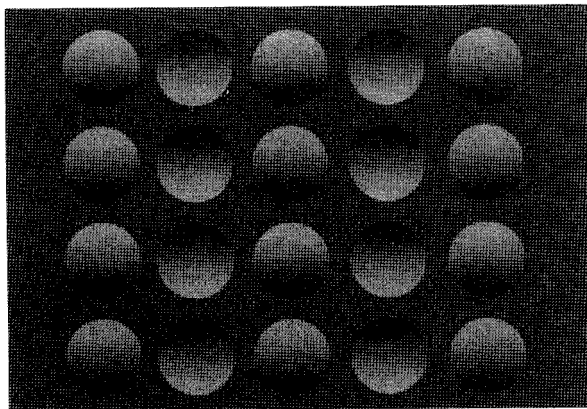
Seine komplexen Leistungen kann das Wahrnehmungssystem nicht allein auf der Basis des jeweils verfügbaren sensorischen Inputs erbringen. Denn jeder sensorische Input ist mit einer großen Klasse möglicher „Interpretationen“ konsistent. Um ihn angemessen zu interpretieren, muß das Wahrnehmungssystem gleichsam über ein „Vorwissen“ über relevante Aspekte seiner physikalisch-biologischen Umwelt verfügen. Es ist zu vermuten, daß es im Verlaufe der Evolution insbesondere geometrisch-physikalische Regularitäten der Beziehung von physikalischer Umwelt und Organismus, die über große Zeiträume stabil sind, internalisiert hat (z. B. daß Oberflächen stetig und Objekte zumeist starr sind, daß die spektrale Energieverteilung des Sonnenlichtes „glatt“ ist und Licht in der Regel von oben kommt, ferner Gesetze der projektiven Geometrie). Durch diese **phylogenetisch internalisierten Regularitäten** verfügt das Wahrnehmungssystem gleichsam über ein *a-priori*-Wissen (das nicht unserer willentlichen Kontrolle unterliegt) über die Umwelt, die es zu einer biologisch angemessenen „Interpretation“ des jeweiligen sensorischen Inputs ausnutzen kann.

Ein wesentliches Designprinzip, das allen sensorischen Systemen zugrunde liegt, ist eine weitgehende Abschottung der Wahrnehmung gegen moti-



**Abb. 12-8.** Vergleicht man bei dieser Shepard-Demonstration die Form und Größe der gepunkteten Parallelogramme, indem man sie als rein zweidimensionale Linienzeichnungen betrachtet, so erscheinen sie als deutlich unterschiedlich. Durch ein Abmessen der Seiten kann man jedoch leicht feststellen, daß beide Parallelogramme tatsächlich *identisch* sind. Das visuelle System scheint also Regeln der projektiven Geometrie internalisiert zu haben; der sensorischen Input wird dann im Kontext dieser internalisierten Regeln „interpretiert“, wobei Interpretationen bevorzugt werden, in der alle Winkel rechte Winkel in einem dreidimensionalen Raum sind.

vationale und emotionale Zustände des Organismus sowie beim Menschen gegen bewußte willentliche Eingriffe (**modulare Organisation**). Im Vergleich zu Denkprozessen sind Wahrnehmungprozesse schnell, relativ starr und stereotyp und einer bewußten Kon-



**Abb. 12-9.** Bei dieser Demonstration besteht der visuelle Input aus einem zweidimensionalen Muster von Kreisen, die jeder einen Helligkeitsgradienten aufweisen. Dennoch werden die Kreise automatisch als dreidimensionale Vertiefungen und Erhöhungen, d.h. konvexe und konkave Gebilde interpretiert. Richtet man nun den Blick auf einen bestimmten Kreis und dreht das Blatt um 180°, so wird aus einer Vertiefung eine Erhöhung und aus einer Erhöhung eine Vertiefung. Der Wahrnehmungseindruck, d.h. die vom visuellen System gelieferte Interpretation des Inputs ändert sich also so, als ob das visuelle System nur eine solche Interpretation zuließe, die mit der Annahme, daß das Licht von oben kommt, verträglich ist.

trolle kaum zugänglich. Nur so können sie eine schnelle und stabile adaptive Anbindung an biologisch relevante Aspekte der physikalischen Umwelt gewährleisten.

## 12.6 Literatur

### Weiterführende Lehr- und Handbücher

1. Baird JC, Noma E (1978) Fundamentals of scaling and psychophysics. Wiley, New York
2. Barlow, HB, Mollon JD (eds) (1982) The senses. Cambridge Univ Press, Cambridge
3. von Campenhausen C (1993) Die Sinne des Menschen. Thieme, Stuttgart
4. Dusenbery DB (1998) Verborgene Welten. Verhalten und Erleben von Mikroorganismen. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
5. Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM (Hrsg) (1996) Neurowissenschaften: eine Einführung. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
6. Koch C (1998) Biophysics of Computation: Information processing in single neurons. Oxford Univ Press, Oxford
7. Reichert H (1990) Neurobiologie. Thieme, Stuttgart
8. Rieke F, Warland D, deRuyter van Steveninck R, Bialek W (1997) Spikes: exploring the neural code. MIT Press, Cambridge, MA
9. Schmidt RF (Hrsg) (1993) Neuro- und Sinnesphysiologie. Springer, Heidelberg

### Einzel- und Übersichtsarbeiten

10. Atick JJ (1992) Could information theory provide an ecological theory of sensory processing? In: Bialek W (ed) Princeton Lectures on Biophysics. World Scientific, Singapore, pp 223–289
11. Barlow HB (1985) Perception: what quantitative laws govern the acquisition of knowledge from the senses? In: Coen CW (ed) Functions of the brain. Clarendon, Oxford, pp 11–43
12. Barlow HB, Foldiak P (1989). Adaptation and decorrelation in the cortex. In: Durbin R, Miall, C, Mitchison G (eds) The computing neuron. Addison-Wesley, Reading, MA, pp 54–72
13. Birch MC (ed) (1974) Pheromones. North-Holland Publ Comp, Amsterdam
14. Blakemore RP, Frankel RB (1981) Magnetic navigation in bacteria. Scientific American 245:42–49.
15. Borst A, Theunissen FE (1999) Information theory and neural coding. Nature Neuroscience 2:947–957.
16. Bray, D (1995) Protein molecules as computational elements in living cells. Nature 376:307–312.
17. Chitta L, Menzel R (1992) The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. J of Comp Phys A 171:171–181
18. Cronin TW, Marshall NJ, Land MF (1994) The unique visual system of the mantis shrimp. American Scientist 82:356–365
19. Delius JD (1990) Komplexe Wahrnehmungsleistungen bei Tauben. In: Gehirn und Kognition. Spektrum der Wissenschaft, Heidelberg, S. 106–118
20. Engel AK, König P, Kreiter AK, Schillen TB, Singer W (1992) Temporal coding in the visual cortex: new vistas on integration in the nervous system. TINS 15:218–226

21. Ewert JP (1978) Sensorische Erkennungssysteme. In: Stamm RA, Zeier H (Hrsg) Die Psychologie des 20. Jahrhunderts. Band VI: Lorenz und die Folgen. Kindler, Zürich. S. 715–749
22. Falmagne, JC (1986) Psychophysical measurement and theory. In: Boff KR, Kaufman L, Thonias JP (eds) Handbook of perception and human performance. Vol. I. Sensory processes and perception. Wiley, New York
23. Field DJ (1994) What is the goal of sensory coding? *Neural Computation* 6:559–601
24. Forster L (1982) Vision and prey-catching strategies in jumping spiders. *American Scientist* 70:165–175
25. Freeman WJ (1994). Physiologie und Simulation der Geruchswahrnehmung. In: Gehirn und Bewußtsein, Spektrum der Wissenschaft. Heidelberg, S. 22–31
26. Gallistel CR (1998) Symbolic processes in the brain: the case of insect navigation. In: Scarborough D, Sternberg S (eds) An invitation to cognitive science, Vol. 4, Methods, models and conceptual issues, MIT Press, Cambridge, MA pp. 1–51
27. Handwerker H (1995) Allgemeine Sinnesphysiologie. In: Schmidt RF, Thews G (Hrsg) Physiologie des Menschen, 26. Aufl. Springer, Berlin, S. 195–215
28. Mausfeld R (1996) Wahrnehmung. In: Strube G, Bekkei B, Freksa C, Hahn U, Opwis K, Palm, G (Hrsg) Wörterbuch der Kognitionswissenschaft, Klett-Cotta, Stuttgart. S. 777–792
29. Mausfeld R (1998) Color perception: From Grassmann codes to a dual code for object and illumination colors. In: Backhaus W, Kliegl R, Werner J. (eds), Color Vision, De Gruyter, Berlin New York. pp 219–250
30. Miller WH, Ratliff F, Hartline HK (1961) How cells receive stimuli. *Scientific American* 205:223–238
31. Nareis L, Mausfeld R (1992) On the relationship of the psychological and the physical in psychophysics. *Psychological Rev* 99:467–479
32. Parker AJ, Newsome WT (1998) Sense and the single neuron: Probing the physiology of perception. *Ann Rev of Neurosc* 21. 227–277.
33. Parkinson JS, Kofoed EC (1992) Communication modules in bacterial signaling proteins. *Ann Rev of Genetics* 26:71–112
34. Scuiig HS, Sompolinsky H (1993) Simple models for reading neuronal population codes. *Proceedings of the Nat Acad of Sc USA* 90:10749–10753
35. Suga N (1985) The extent to which biosonar information is represented in the bat auditory cortex. In: Edelman GM, Gall WE, Cowan WM (eds) Dynamic aspects of neocortical function. Wiley, New York. pp 653–695.
36. Thieunissen F, Miller JP (1995) Temporal encoding in nervous systems: a rigorous definition. *J of Computational Neurosc* 2:149–162
37. von der Emde G (1998) Electoreception. In: Evans DH (ed) The physiology of fishes. CRC Press LLC, Boca Raton, pp 313–343
38. Wehner R (1987) Matched filters — neural models of the external world. *J of Comp Phys A* 161:511–531