



Die Wahrnehmung von Scheinkonturen – Wie sich das Gehirn Illusionen macht

Andreas Nieder

Zusammenfassung

Obwohl Scheinkonturen kein physikalisches Korrelat besitzen, werden sie als reale Grenzen wahrgenommen. Derartige Sinnestäuschungen verdeutlichen, dass das Gehirn 'Wahrscheinlichkeitserwägungen' über die Beschaffenheit der Außenwelt anstellt, die über die bloße Reproduktion von Sinnesdaten hinausgehen. Die Wahrnehmung von Scheinkanten lässt sich nicht einfach als neurale Fehlfunktion begreifen; sie resultiert vielmehr aus der Fähigkeit des visuellen Systems, unvollständige Objektgrenzen, die häufig in visuellen Szenen auftreten, zu ergänzen. Dadurch lässt sich verstehen, weshalb sich die Repräsentation von Scheinkonturen unabhängig in unterschiedlich evolvierten Gehirnen (Säugetiere, Vögel und Insekten) entwickelt hat, denn Mensch und Tier sehen sich gleichen visuellen Randbedingungen gegenüber. Rein sensorische Verarbeitungsprozesse auf frühen Stufen der Sehbahn scheinen für die Wahrnehmung von Scheinkanten verantwortlich zu sein. Modulatorische Eingänge aus übergeordneten Verarbeitungsstufen können die Aktivität von Neuronen, die Scheinkanten signalisieren, allerdings verändern. Die Forschung zu visuellen Illusionen leistet einen wichtigen Beitrag bezüglich der Aufklärung von Wahrnehmungsvorgängen. Zugleich verdeutlicht sie, dass Wahrnehmung einen aktiven Prozeß darstellt, der durch die Verschaltungsprinzipien des Gehirns wesentlich mitbestimmt wird.

Abstract

Perception of illusory contours - how the brain causes illusions. Illusory contours are perceived as real borders although they have no physical counterpart. Such perceptual illusions illustrate that the brain performs 'probability estimates' about the outer world that go beyond a mere reproduction of sensory data. The perception of illusory contours is not just a neural dysfunction, but is a result of the visual system's ability to fill-in incomplete object boundaries that appear quite often in visual scenes. This explains why the representation of illusory contours has emerged independently in differently-evolved brains (of mammals, birds and insects) that share the same visual constraints. Bottom-up processing at early levels of the visual pathway seem to explain the perception of illusory contours. Modulating input from higher processing stages, however, can change the activity of illusory-contour coding neurons. Exploring visual illusions helps to explain the principles of perception. In addition, visual illusions demonstrate that perception is an active process that is profoundly influenced by the wiring schemes of the brain.

Keywords: perceptual completion; illusory contours; visual system; single-unit recordings

Einleitung

„Warum sehen die Dinge so aus, wie sie aussehen?“ fragte der deutsche Gestaltpsychologe Kurt Koffka (1935). Sehen, mag man antworten, bedeutet letztendlich, dass Licht, das mit Oberflächen interagiert und reflektiert wird, auf die Netzhaut des Auges trifft und damit eine Folge von Nervenimpulsen auslöst, die ein Abbild der Aussenwelt nachzeichnen. Bei genauerem Hinsehen wird man allerdings feststellen, dass es eine Fül-

le von Erscheinungen gibt, die nicht allein durch optische Information der Aussenwelt zu erklären sind. Besonders augenfällig sind sogenannte Wahrnehmungstillusionen; hier wird – wie der Name schon andeutet – dem Sehsystem offensichtlich etwas vorgetäuscht. Äusserst beeindruckende Wahrnehmungstillusionen sind die sogenannten Scheinkanten oder –konturen, die bereits von Schumann (1900) beschrieben worden sind. Scheinkonturen werden als deutliche visuelle Grenzen dort wahrgenommen, wo kei-

ne Helligkeitskontrastgradienten oder spektrale Gradienten anzutreffen sind (Fig. 1). In diesem Sinne handelt es sich um Konturen ohne physikalisches Pendant. Allerdings entstehen Scheinkanten nur dann, wenn geeignete Hintergrundinformationen in einer visuellen Szene vorhanden sind, sogenannte *induzierende Elemente*.

Koffkas scheinbar einfache Frage lässt sich also nicht allein durch Verweis auf genebene Sinnesdaten einer objektiven Aussenwelt beantworten. Denn letztlich ist alles was wir sehen eine vom Gehirn aktiv mitgestaltete Rekonstruktion basierend auf Informationen aus dem Zusammenspiel von Licht und Materie. In den allermeisten Alltagssituationen werden die Sinnesdaten und die darauf basierenden Wahrnehmungen übereinstimmen. Doch wenn immer sich das Sehsystem mehr oder weniger zweideutigen Szenen gegenüberstellt, wird es gemäss seiner Verschaltungsprinzipien eine Szene zu vervollständigen versuchen, um eine wahrscheinliche oder vertraute Wahrnehmung zu erzeugen. Sind die zugrundeliegenden 'Wahrscheinlichkeitserwägungen' (d.h. neuronalen Verschaltungen und Algorithmen) falsch, kommt es zu missglückten Wahrnehmungskonstrukten, zu visuellen Illusionen. Gerade weil visuelle Illusionen – wie eben Scheinkonturen – das aktive Mitwirken des Gehirns am Wahrnehmungsprozess so deutlich vor Augen führen, bieten sie eine willkommene Möglichkeit, Wahrnehmung und neuronale Aktivität zu verbinden.

Lange Zeit wurde die Wahrnehmung von Scheinkanten ausschliesslich beim Menschen untersucht. Dies änderte sich schlagartig, als Rüdiger von der Heydt, Ester Peterhans und Günter Baumgartner in einer richtungsweisenden Arbeit aus dem Jahre 1984 in der visuellen Grosshirnrinde (Kortex) von Affen Neuronen beschrieben, die zusätzlich zu Kontrastkonturen auch Scheinkonturen signalisierten. Inspiriert durch diese Befunde folgten in den kommenden Jahren Verhaltensuntersuchungen und neurophysiologische Ableitungen an ganz verschiedenen Tierarten. Dabei zeigte sich, dass Tiere mit unabhängig entwickelten Sehsystemen dieser Art von optischer Täuschung unterliegen.

Tiere sehen Scheinkanten...

Säuger: In der Klasse der Säugetiere wurde vor allem die Wahrnehmung von Katzen untersucht. Katzen können Kanizsa-Quadrate erkennen, die – ähnlich wie das Kanizsa-Dreieck – durch das Fehlen geeigneter Teile in Hintergrundkreisen ('pac men') zustan-

Solutions for Life Sciences

Bilaney supplies research equipment and software to European life scientists. We distribute products that are of the highest quality and provide full after-sales support.

KOPF

Stereotaxic Instruments and Pipette Pullers



COULBOURN INSTRUMENTS

Modular Systems for Animal Behaviour, Activity Monitoring and Psychophysiology



BIO SERV

Reward Pellets, Research Liquid- and Custom Diets



ISI RESEARCHSOFT
THOMSON SCIENTIFIC

Bibliographic Management Software



Plastics ONE
Molding the Future INC.

Standard and Custom Electrode- and Cannula Systems

www.bilaney.com

Bilaney Consultants GmbH
Schirmerstrasse 23
D-40211 Düsseldorf

Tel: +49 (0)211 - 364 043
Fax: +49 (0)211 - 164 91 77
E-Mail: bilaney@bilaney.de

Bilaney Consultants Ltd
St. Julians, Sevenoaks
Kent TN15 0RX

Tel: +44 (0)17 32 - 450 002
Fax: +44 (0)17 32 - 450 003
E-Mail: bilaney@bilaney.com

BILANEY

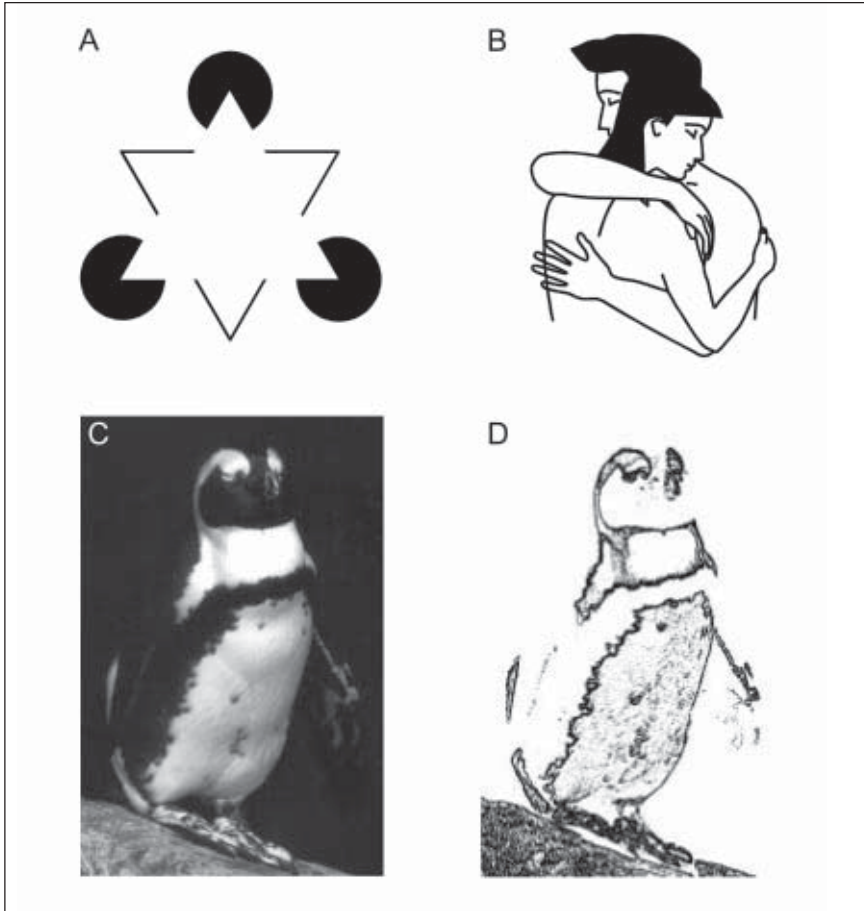


Abb. 1: Beispiele für Scheinkonturen. A) Kanizsa-Dreieck. B) Vervollständigung der Kopfformen in einer komplexen Figur. C,D) Wahrnehmungsvervollständigung in einer natürlichen Szene. Mühelos erkennt das Sehsystem die vollständige Form des Brillenpinguins in der Photographie (C). Werden lediglich die Luminanzkontrast-Gradienten der gleichen Photographie dargestellt (D), wird deutlich, dass viele Konturen des Pinguins (z.B. an Kopf und Rücken) unvollständig sind und ergänzt werden.

dekommen (Bravo et al. 1988). Daneben konnte gezeigt werden, dass Katzen die Orientierung von Scheinkonturen wahrnehmen, die durch Lücken in Hintergrundkreisen oder durch phasenverschobene aneinandergrenzende Halbkreise erzeugt werden (Abb. 2A) (De Weerd et al. 1990). Im Vergleich zu 'realen' Konturen konnten die Katzen die Orientierung von Scheinkanten allerdings weniger präzise detektieren.

Vögel. Bei Vögeln konnte die Wahrnehmung von Scheinkanten bei Schleiereulen nachgewiesen werden (Nieder und Wagner 1999). Hierbei wurden Eulen mittels operanter Konditionierung zunächst darauf dressiert, 'reale' (d.h. durch Kontrastgrenzen erzeugte) Dreiecke und Quadrate zu unterscheiden. Während die Eulen diese Aufgabe lösten, wurden – ohne die Eulen darauf vorzubereiten - in gewissen Abständen Dreiecke und Quadrate gezeigt, welche mittels Scheinkonturen definiert waren. Die Schein-

grenzen wurden zum einen durch Lücken im Hintergrundgitter, zum anderen mittels Phasenverschiebung der Hintergrundlinien erzeugt (Abb. 2B). Obwohl die Tiere nicht auf die Unterscheidung dieser Scheinfiguren dressiert waren, ordneten sie Scheindreiecke und -quadrate spontan den 'realen' Dreiecken und Quadraten zu (Transfer). Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass Schleiereulen Scheinkonturen als reale Grenzen sehen.

Insekten. Auch unter den Insekten, einem von den Wirbeltieren weit entfernten Zweig des Stammbaums, gibt es Vertreter, die Scheinkanten sehen. Honigbienen wurden erfolgreich darauf dressiert, die Neigung von Kanizsa-Rechtecken zu unterscheiden (Abb. 2C) (van Hateren et al. 1990). Die Bienen versagten bei dieser Aufgabe, wenn die Kontur-induzierenden Hintergrundkreise wahllos rotiert wurden, so dass keine Scheinkanten erzeugt wurden (Kontrolle). In einer anderen Studie lernten Bienen, die Orientie-

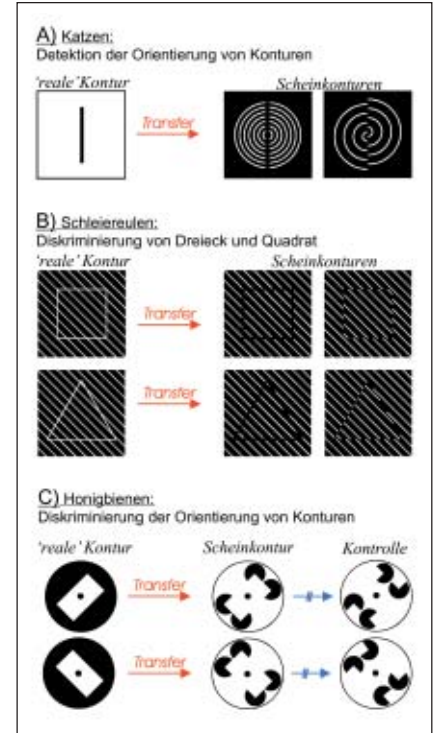


Abb. 2: Tiere sehen Scheinkonturen. A) Katzen, die auf die Detektion der Orientierung von Balkenreizen trainiert waren, konnten (mit verminderter Präzision) auch die Orientierung von Scheinkanten erkennen. B) Schleiereulen lernten weiss umrandete Quadrate und Dreiecke zu unterscheiden. In Transferversuchen lösten sie die Diskriminierungsaufgabe auch wenn die Figuren durch Scheinkonturen erzeugt waren. C) Honigbienen beurteilten die Orientierung von Kanizsa-Rechtecken in gleicher Weise wie die Orientierung weisser Balken. Wenn die Kantenillusion durch Rotierung der Hintergrundkreise zerstört wurden (Kontrolle), versagten die Bienen erwartungsgemäss.

rung von Scheinkanten zu unterscheiden, die durch phasenverschobene aneinandergrenzende Gitterlinien erzeugt waren (Horridge et al. 1992). Diese Befunde sind umso erstaunlicher, als das visuelle System von Insekten grundsätzlich anders aufgebaut ist als dasjenige von Vögeln oder Säugetieren. Und dennoch unterliegen all diese Tiere der gleichen Sinnestäuschung.

...und ihre Neurone signalisieren Scheinkanten

Säuger: Das visuelle Areal 'V1' (auch 'Area striata', 'Brodmanns Area 17' oder 'primärer visueller Kortex' genannt) bildet bei Säugern die unterste kortikale Stufe der hierarchisch organisierten 'geniculo-striatalen'

Sehbahn und sendet seinerseits Information zum visuellen Areal 'V2' weiter (Abb. 3A). Neuronen in diesen Gebieten besitzen relativ kleine 'rezeptive Felder', d.h. sie kodieren einen sehr beschränkten Bereich des Gesichtsfeldes von wenigen Grad Seh winkeln. Nervenzellen in V1 haben im wesentlichen die Funktion, Kontrastgrenzen, Bewegung, binokuläre Disparation und spektrale Information zu extrahieren, sehr basale Aufgaben also. Und dennoch sind bereits in V2 wacher Affen Neuronen vertreten, die durch eine Erhöhung ihrer Entladungsfrequenz sowohl Kontrast- als auch Scheinkonturen signalisieren. (von der Heydt et al. 1984). Getestet wurden Scheinkanten, die durch Phasenverschiebung aneinandergrenzender paralleler Hintergrundlinien erzeugt wurden (von der Heydt und Peterhans 1989), sowie illusorische Konturen, wie sie in Kanizsa-Figuren anzutreffen sind (Peterhans und von der Heydt 1989). Dabei zeigte sich, dass Zellen, welche die Orientierung illusorischer (und realer) Konturen durch Erhöhung der Entladungsrate relativ zur Grundaktivität beantworteten, fast ausschliesslich im visuellen Areal V2 zu finden waren (Abb. 4). Zellen im primären visuellen Kortex (Area V1) schienen diese Fähigkeit noch nicht zu besitzen und benötigten zusammenhängende Kontrastgrenzen um aktiviert zu werden (von der Heydt und Peterhans 1989; Peterhans und von der Heydt 1991).

Der Befund, Scheinkanten-empfindliche Zellen seien erst ab V2 zu finden, rief mehrere Arbeiten hervor, in denen derartige Zellen

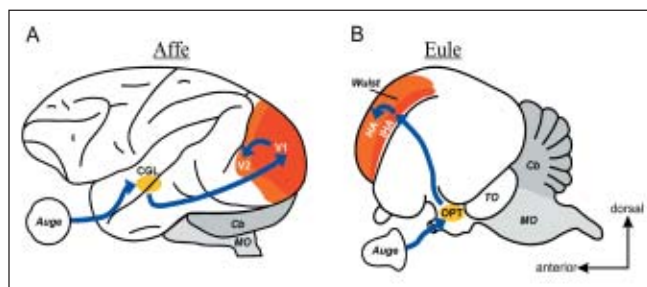


Abb. 3: Vereinfachte Darstellung der frühen Verarbeitungsstufen der geniculo-striatalen Sehbahn der Säuger (Affe) und der thalamo-fugalen Sehbahn der Vögel (Eule). A) Vom Auge wird über den Nervus opticus visuelle Information zum Corpus geniculatum laterale (CGL, in der Tiefe des Gehirns) des Zwischenhirns projiziert. Das CGL sendet seinerseits Fasern in die primäre visuelle Grosshirnrinde (Area V1), welche wiederum nach Area V2 projiziert, der mehrere visuelle Areale nachgeschaltet sind. B) Die der geniculo-striatalen Bahn äquivalente Struktur der Vögel, die thalamo-fugale Bahn, ist bei Eulen besonders stark ausgeprägt. Information aus der Netzhaut des Auges wird über den Nucleus opticus principalis thalami (OPT) des Zwischenhirns an den visuellen Wulst im Vorderhirn weitergeleitet. Die thalamischen Fasern enden im Nucleus intercalatus des Hyperstriatum accessorium (IHA), der seinerseits v.a. auf das Hyperstriatum accessorium (HA) projiziert. Cb, Cerebellum; MO, Medulla oblongata; TO, Tectum opticum.

bereits in V1 von Säugern beschrieben wurden. Einige dieser Arbeiten werden weiterhin kontrovers diskutiert. Bei elektrophysiologischen Ableitungen aus dem visuellen Kortex narkotisierter Katzen fanden sich in V1 (und V2) Neurone, die Scheinkanten beantworteten (Redies et al. 1986; Sheth et al. 1996). Auch in V1 narkotisierter Affen wurde von Scheinkanten-detektierenden Zellen berichtet (Grosopf et al. 1993), allerdings wurden in dieser Studie Reize verwendet, die deutliche lokale Kontrastgrenzen enthielten, und somit nicht als Scheinkonturen im eigentlichen Sinne anzusehen

sind. In einer neuen Arbeit über den visuellen Kortex narkotisierter Affen berichten Ramsden et al. (2001), dass Zellen in V1 und V2 Scheinkanten signalisieren, allerdings mit entgegengesetzter Orientierungspräferenz. Konturorientierungen, die als Kontrastkonturen eine maximale Entladung hervorriefen, bewirkten als Scheinkanten eine neuronale Hemmung in V1. Die Autoren spekulieren, dass durch diesen Mechanismus illusorische Konturen von realen Konturen unterschieden werden könnten. Schliesslich fanden auch Lee und Nguyen (2001) in V1 des verhaltenstrainierten Affen Zellen, welche Scheinkanten in Kanizsa-Quadraten detektierten. Von dieser Arbeit wird im folgenden noch die Rede sein.

Die Repräsentation von Scheinkanten beim Säugetier 'Menschen' wurde mit Hilfe bildgebender Verfahren untersucht. Mittels funktioneller Kernspintomographie (fMRI, *functional magnetic resonance imaging*; auch *Magnet-Resonanz-Tomographie* genannt) und Positronenemissionstomographie (PET) werden Veränderungen der Sauerstoffsättigung des Blutes gemessen, welche durch aktivierte Neuronen hervorgerufen werden. Frühe Studien berichten eine schwerpunktmässige Aktivierung in extra-striatalen Regionen (wie V2) durch stationäre illusorische Konturen (Hirsch et al. 1995; Ffytche und Zeki 1996). Jüngere Arbeiten betonen einerseits die Verarbeitung von Scheinkanten sowohl in V1 als auch V2 (Larsson et al. 1999), andererseits wird von einer Repräsentation illusorischer Konturen entlang der gesamten Sehbahn ausgegangen (Mendola et al. 1999). Bewegte Scheinkanten aktivieren neben V1 auch

F · S · T
FINE SCIENCE TOOLS

Fine surgical instruments
and accessories
for research



Fine Science Tools GmbH
Fahrtgasse 7 - 13
D-69117 Heidelberg
Germany

Tel.: +49 (0) 62 21 / 90 50 50

Fax: +49 (0) 62 21 / 60 00 01

E-Mail: europe@finescience.com

Web: www.finescience.com

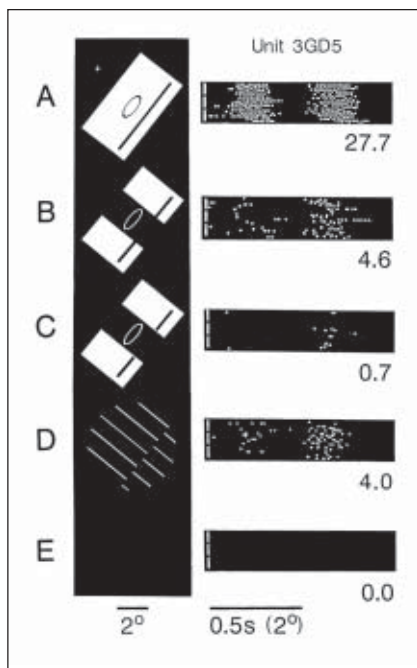


Abb. 4: Antworten einer Zelle in V2 eines wachen Affen auf verschiedene Konturen. Während der Affe auf ein Kreuz fixierte, wurden Konturen über das receptive Feld (Ellipse) vor und zurück bewegt. Korrespondierend zu den Reizen (links) ist die neuronale Antwort als Punkt-Raster-Histogramme dargestellt (rechte Seite); jeder weiße Punkt im Histogramm repräsentiert ein Aktionspotential. Diese Zelle reagierte sowohl auf einen bewegten weissen Balken (A), als auch auf eine Scheinkante, die durch phasenverschobene aneinandergrenzende Gitterlinien erzeugt wurde (D). Die gleiche Zelle signalisierte auch eine Scheinkontur, die eine optische Lücke zu überbrücken scheint (B), aber die Entladung verschwindet, wenn die schwarzen Liniensegmente abgeschlossen sind und die Illusion erlischt (C). E) Entladung der Zelle ohne Reiz. Die Zahlen unterhalb jedes Histogramms zeigen die Entladungsrate pro Bewegungszyklus. *Abbildung aus Peterhans und von der Heydt 1991. Abgedruckt mit Genehmigung von Elsevier Science.*

Area V5 (MT), die eine zentrale Rolle bei der Verarbeitung von Bewegung einnimmt (Goebel et al. 1998; Seghier et al. 2000). Zwei der genannten Studien berichten von stärkerer Aktivierung durch Scheinkanten in der rechten Hemisphäre (Hirsch et al. 1995; Larsson et al. 1999).

Vögel. Bei Vögeln hat sich die sogenannte 'thalamo-fugale' Vorderhirn-Sehbahn entwickelt, die als Äquivalent der oben beschriebenen Säugersehbahn anzusehen ist, aber unabhängig davon entstanden sein dürfte (Abb. 3B). Überdies sind funktionelle Ein-

heiten im Vogelhirn eher in Kernen angelegt, wohingegen der Kortex der Säuger aus Zellschichten besteht. Doch trotz der unterschiedlichen evolutionären Entwicklung der Hirnstrukturen findet auch bei Vögeln die Detektion von Scheinkanten auf frühen Ebenen des visuellen Systems statt. Der sogenannte 'visuelle Wulst', das Analogon zu frühen kortikalen Strukturen wie V1 und V2 bei Säugern, enthält eine Vielzahl von Neuronen, die Scheinkonturen wie reale Kanten signalisieren. Bei Ableitungen von Einzelzellen aus dem visuellen Wulst wacher, verhaltenstrainierter Schleiereulen beantworteten nahezu alle untersuchten Neurone die im Verhalten getesteten Scheinkanten (Abb. 5), wengleich auch mit einer niedrigeren Entladungsrate im Vergleich zu Kontrastkonturen (Nieder und Wagner 1999). Diese Kodierung von Scheinkanten war unabhängig von der Beschaffenheit des Hintergrundgitters.

Insekten. Selbst im grundsätzlich anders aufgebauten Sehsystem von Insekten wurden neuronale Antworten auf Scheinkanten gefunden. Leider wurde bisher nur von einer einzigen Zelle in der optischen Lobula einer Libelle berichtet, die sowohl auf Kontrast- als auch Scheinkonturen reagierte (Horridge et al. 1992).

Erklärungsansätze zur Entstehung von Scheinkanten

Traditionellerweise wurde die Wahrnehmung von Scheinkanten durch kognitive Wahrnehmungstheorien erklärt (Gregory 1972). Die Vervollständigung illusorischer Konturen wird hierbei als Versuch des visuellen Systems gedeutet, die wahrscheinlichste Lösung für ein Wahrnehmungsproblem zu finden (Rock und Anson 1979). Das visuelle System findet die Antwort für einen mehrdeutigen Reiz. Sobald eine Wahrnehmung auf der kognitiven Ebene erkannt und akzeptiert worden ist, wird sie zur 'Figur' die vom 'Hintergrund' abgehoben ist. Gemäß kognitiver Theorien beruht die Wahrnehmung von Scheinkanten darauf, dass Objektprototypen, die durch Lernen und Erfahrung erworben worden sind, auf eine mehrdeutige visuelle Szene angewandt werden. Insofern eine Vorinformation notwendig ist, die mit einem sensorischen Eindruck zur Deckung gebracht werden kann, handelt es sich hierbei um einen 'top-down' Vorgang, also um eine Information, die von den höheren, kognitiven Verarbeitungsstufen des visuellen Systems (bzw. der Wahrnehmung) auf die niederen, rein sensorischen Ebenen der Sehbahn einwirkt.

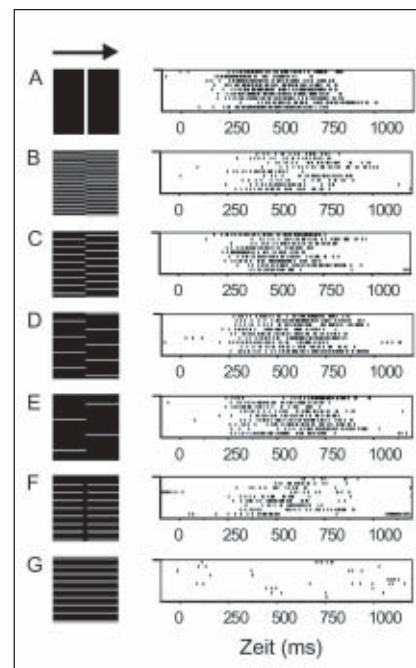


Abb. 5: Antworten eines Neurons aus dem visuellen Wulst einer wachen Schleiereule. 'Reale' Konturen (A) und Scheinkonturen (B-F) wurden über das receptive Feld der Zelle (in Pfeilrichtung) bewegt. Die Punkt-Raster-Histogramme (rechts) zeigen wieder die neuronale Entladung bei mehrmaliger Reizpräsentation (jeder schwarze Punkt stellt ein Aktionspotential dar). Die entsprechenden Reize sind jeweils auf der linken Seite zu sehen. Diese Zelle beantwortete sowohl den Balkenstimulus (A), als auch Scheinkanten, die durch phasenverschobene Liniengitter mit einem Linienabstand von 0.25 (B), 0.5 (C), 1 (D) und 2 Grad Sehwinkel (E) erzeugt wurden. Die Zelle signalisierte auch eine Scheinkontur, die durch Lücken im Hintergrundgitter erzeugt wurde (F). G) Wenn die Hintergrundlinien ohne Phasenverschiebung aneinandergrenzten und damit keine Scheinkante hervorriefen (Kontrolle), zeigte die Zelle keine erhöhte Entladung (nach Nieder und Wagner 1999).

Diese traditionelle, kognitive Sichtweise zur Entstehung von Scheinkanten sieht sich seit einigen Jahren zunehmend in den Hintergrund gedrängt. Detaillierte psychophysische Studien an Menschen und vor allem neurophysiologische Messungen am Gehirn von Tieren legen den Schluss nahe, dass bereits sehr frühe Verarbeitungsebenen des visuellen Systems die Wahrnehmung von Scheinkanten erklären können.

Psychophysische Studien beim Menschen. Eine Reihe psychophysischer Untersuchungen weisen darauf hin, dass reale und illusorische Konturen eine ähnliche Bewertung auf frühen Stufen der visuellen Wahrneh-

mung erfahren. Ein besonders interessantes Phänomen in diesem Zusammenhang stellt der Neigungs-Nacheffekt (*tilt aftereffect*) dar. Schaut man einige Sekunden auf Linien, die relativ zur Vertikalen gegen den Uhrzeigersinn gedreht sind, so erscheinen unmittelbar anschließend vertikal ausgerichtete Linien *im* Uhrzeigersinn gedreht. Die Wahrnehmung der Orientierung wird also entgegen der adaptierten Orientierung verschoben. Interessanterweise lösen Scheinkonturen ebenso wie Kontrast-Konturen diesen Neigungs-Nacheffekt aus (Smith und Over 1975). Wird auf reale Linien adaptiert, so ist der Neigungs-Nacheffekt für anschließende reale und illusorische Konturen gleich stark. Ist der adaptierende Stimulus allerdings eine Scheinkante, so resultiert ein signifikant schwächerer Neigungs-Nacheffekt. Letzteres wird damit erklärt, dass Scheinkanten lediglich von einem Teil der orientierungsempfindlichen Neuronen in der visuellen Großhirnrinde signalisiert werden (Paradiso et al. 1989). Insgesamt scheint es also deutliche Überkreuzungen bei Wahrnehmungseffekten von realen und illusorischen Konturen zu geben; Scheinkonturen und reale Konturen werden demzufolge vermutlich von ähnlichen Mechanismen auf frühen Verarbeitungsebenen repräsentiert.

Elektrophysiologische Ableitungen von Neuronen. Überraschenderweise wurden Neuronen, die Scheinkanten signalisieren, bereits auf sehr frühen Verarbeitungsstufen der Sehbahn gefunden, nämlich in den visuellen Arealen V1 und V2 der Säuger bzw. im visuellen Wulst von Vögeln (Abb. 3). Solch frühe Repräsentation von Scheinkanten wenige Synapsen nach dem visuellen Eingang über die Netzhaut des Auges spricht für rein sensorische Mechanismen, die allein aufsteigende (*bottom-up*) Informationen auswerten, und gegen den Einfluss absteigender (*top-down*) Projektionen aus kognitiven Gehirnarealen.

Jüngste elektrophysiologische Studien weisen allerdings auf eine komplexere Verarbeitung jenseits rein aufsteigender Informationsverarbeitung hin. Lee und Nguyen (2001) trainierten Affen, einen Punkt zu fixieren, gleichzeitig aber ihre Aufmerksamkeit auf ein Kanizsa-Quadrat zu richten. Bei Ableitungen aus dem visuellen Kortex zeigten sich sowohl in V1 als auch in V2 Antworten auf illusorische Kanten. Entgegen der wohlbekannten Richtung des Informationsflusses von V1 nach V2 zeigte sich aber, dass Neuronen in V2 die Scheinkanten früher signalisierten als Zellen in V1. Offensichtlich wurden Scheinkanten in V2 erstmals detektiert und anschließend dieses Signal über Rückprojektionen nach V1 zurückgeleitet. Dieser Befund deutet darauf hin, dass Rück- und Querprojektionen innerhalb des visuellen Kortex durchaus eine Rolle bei der Kodierung von Scheinkanten spielen. Doch welche Funktion könnte diese Rückprojektion nach V1 haben, wenn doch die Information bereits auf einer fortgeschrittenen hierarchischen Stufe der Sehbahn vorhanden ist? Lee und Nguyen (2001) stellen die Hypothese auf, dass die innerkortikale Rückprojektion globaler Scheinkanteninformation aus V2 durch die zusätzliche Verarbeitung in V1 noch präzisiert werden könnte, denn V1-Neuronen besitzen kleinere rezeptive Felder und damit eine bessere räumliche Auflösung. Ein weiteres wichtiges Ergebnis dieser Studie betrifft die eindeutige Kodierung von illusorischen Konturen in V1 von wachen Affen. Im Unterschied zu früheren Arbeiten (von der Heydt, Peterhans 1989, Peterhans und von der Heydt 1989) mussten die Tiere ihre Aufmerksamkeit auf den Ort richten, an dem das Kanizsa-Quadrat erschien. Es könnte sein, dass die Antworten in V1 durch Aufmerksamkeitseffekte vermittelt worden ist. Tatsächlich häufen sich in den letzten Jahren die Hinweise, dass sich die Bedeutung eines Reizes für ein Tier entscheidend auf die neurale Verarbeitung auswirkt (Moran und Desimone 1985; Treue und Maunsell 1996). Für das

Analyze this!

Innovative tools for behavioral research

Noldus Information Technology bv

Wageningen, The Netherlands

Phone: +31-317-497677

E-mail: info@noldus.nl

Noldus Information Technology GmbH

Freiburg, Germany

Phone: +49-761-4701600

E-mail: info@noldus.de

Noldus Information Technology Inc.

Leesburg, VA, U.S.A.

Phone: +1-703-771-0440

Toll-free: 1-800-355-9541

E-mail: info@noldus.com

www.noldus.com

Scientists studying animal behavior have an increasing need for accurate quantitative data. As a behavioral neuroscientist, you need sensitive observational research tools with a maximum degree of automation. Our integrated solutions for data collection, analysis, management and visualization are today's premier tools for the study of behavior, locomotion and acoustics.

EthoVision - Video tracking system for automation of behavioral experiments

The Observer - System for collection and analysis of observational data, live or from video

UltraVox - System for automatic monitoring of ultrasonic vocalizations

Noldus
Information Technology



Exkurs

Modale und amodale Vervollständigung

Phänomene visueller Wahrnehmungs-Vervollständigung werden traditionellerweise in *modale* und *amodale* Vervollständigung unterteilt (Michotte et al. 1964). Modale Vervollständigung bezieht sich auf die Wahrnehmungs-Vervollständigung eines Objektes im Vordergrund einer Szene, so dass alle Teile einer vervollständigten Figur die gleichen Attribute ('Moden') zeigen. Das berühmte Kanizsa-Dreieck, das durch die Wahrnehmung von Scheinkanten zustandekommt (Abb. 6C), ist ein Beispiel hierfür. Amodale Vervollständigung, andererseits, meint das perzeptuelle 'Auf-füllen' von Objektanteilen, die dem Blick verdeckt sind (Abb. 6A). Teilweise verdeckte Objekte werden vollständig hinter anderen, verdeckenden Objekten wahrgenommen (illustriert in Abb. 6B).

Neuere psychophysische Untersuchungen stützen die Vermutung, dass die Wahrnehmung von Scheinkanten (*modal*) und verdeckten Objektanteilen (*amodal*) auf einem gemeinsamen Mechanismus basieren könnten. Zum einen hängt die Klarheit von Linien-induzierten Scheinkanten von der genauen Beschaffenheit der Linienenden ab (Kennedy 1988). Die deutlichsten Scheinkonturen werden mit abrupten Linienenden erreicht, Linienenden, wie sie entstehen würden, wenn die Linien von einem anderen Objekt überdeckt würden (Abb. 6E). Verdeckte Hintergrundlinien würden nicht zugespitzt (Abb. 6F) oder abgerundet erscheinen (Abb. 6G), und genau unter diesen Bedingungen sind keine klaren Scheinkanten mehr wahrzunehmen. Darüberhinaus können viele Figuren, die durch Scheinkanten erzeugt werden, durch leichte Modifikation als verdeckte Objekte wahrgenommen werden (Kellman und

Shipley 1991; Kellman et al. 1998). Wird das Kanizsa-Dreieck (Abb. 6C) geringfügig verändert, lässt sich ein weisses Dreieck auf schwarzem Hintergrund erkennen, das durch drei kreisrunde Öffnungen einer verdeckenden weissen Oberfläche gesehen wird (Abb. 6D). In diesem Falle werden keine Scheinkonturen wahrgenommen, sondern das Dreieck wird amodal hinter der verdeckenden weissen Oberfläche vervollständigt. Ob also ein Beobachter (modale) illusorische Konturen wahrnimmt, oder (amodal) verdeckte Konturen vervollständigt, scheint im wesentlichen von der Tiefenordnung der fraglichen Figuren relativ zueinander abzuhängen. Wenn die fehlenden Konturen Teil einer nahen verdeckenden Figur sind (siehe Kanizsa-Dreieck), dann werden Scheinkanten gesehen. Wenn die fehlenden Konturen aber Teil einer fernen, verdeckten Figur sind, dann werden sie amodal hinter einer näherliegenden Figur ergänzt (Palmer 1999). Die neuronalen Mechanismen der Detektion von Scheinkanten könnten folglich auch zur Entschlüsselung visueller Verdeckungspänomene beitragen.

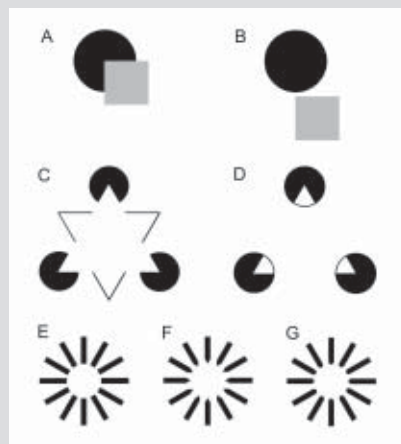


Abb. 6: Zusammenhang von modaler und amodaler Wahrnehmungs-Vervollständigung.

Verständnis der Abläufe im Gehirn eines sich verhaltenden Organismus sind solche Studien deshalb besonders wichtig.

Zusammenhang zwischen der Wahrnehmung und der neuronalen Kodierung von Scheinkanten

Neurone, die auf Scheinkanten reagieren, wurden in verschiedenen Tierarten gefunden. Aber repräsentieren die neurophysiologischen Zellantworten im visuellen Kortex von

Säugetern oder im visuellen Wulst von Vögeln tatsächlich die Wahrnehmung von Scheinkanten? Ein wichtiges Kriterium zur positiven Beantwortung dieser Frage ist die Güte der Übereinstimmung von zellulären Antworten mit psychophysischen Befunden. Da nur sehr wenige Verhaltensdaten von Tieren vorliegen, müssen hierbei auch psychophysische Daten von Menschen mit neurophysiologischen Ableitungen verglichen werden.

Robustheit der Einzelzellantworten. Illusorische Konturen, die durch aneinander-

grenzende phasenverschobene Gitter hervorgerufen werden, sind selbst dann noch deutlich sichtbar, wenn die Scheinkanten-induzierenden Gitterlinien verändert werden (z.B. durch Vergrößerung des Linienabstandes). Der globale Sinneseindruck geht also nicht verloren, wenn lokale Merkmale des Liniengitters variiert werden. Ein Neuron, das für diese globale Wahrnehmung einer Scheinkante verantwortlich sein soll, müsste folglich die gleiche Unabhängigkeit von lokalen Reizeigenschaften zeigen. Bis zu einem Gitterlinienabstand von zwei Grad Sehwinkel (entspricht 2 cm aus einer Beobachtungs-distanz von 57 cm) sehen Menschen Scheinkanten deutlich (Soriano et al. 1996). Werden die Linienabstände noch grösser, erlischt die Kantenillusion zunehmend. Interessanterweise antworten auch Zellen in V2 des Affen sowie Wulst-Neurone der Eule bevorzugt auf illusorische Konturen, die durch Gitterlinienabstände im Bereich von bis zu 2 Grad Sehwinkel erzeugt werden (Abb. 5B-E) (von der Heydt und Peterhans 1989; Nieder und Wagner 1999). Die optimalen Einzelzellantworten werden ferner erzielt, wenn die Anzahl an Kontur-induzierenden Gitterlinien im Bereich von 7 bis 13 Linien liegt (von der Heydt und Peterhans 1989). Diese Anzahl von Gitterlinien ist auch für Menschen hinreichend, um eine Scheinkante deutlich zu sehen (Soriano et al. 1996). Schliesslich wird eine Scheinkante am deutlichsten dann wahrgenommen, wenn die aneinandergrenzenden Gitterlinien genau um 180 Grad phasenverschoben (d.h. exakt 'auf Lücke' sind); wenn der Phasenwinkel verkleinert wird, nimmt die Deutlichkeit einer Kontur nahezu linear ab (Soriano et al. 1996). Diesen psychophysischen Befund widerspiegelnd antworten auch Neurone im visuellen Wulst der Schleiereule signifikant weniger, wenn eine Scheinkante durch 90 Grad anstatt 180 Grad Phasenverschiebung der Gitterlinie erzeugt wurde (Nieder und Wagner 1999).

Häufigkeit von Einzelzellantworten auf Scheinkanten. Um für eine robuste Wahrnehmung verantwortlich zeichnen zu können, sollten Neurone, die Scheinkanten signalisieren, genügend häufig im visuellen Vorderhirn anzutreffen sein. Im visuellen Wulst von wachen Eulen kodierten mehr als 90 % der untersuchten Zellen Scheinkanten (Nieder und Wagner 1999). Im Areal V2 des wachen Affen belief sich der Anteil auf 44 % (von der Heydt und Peterhans 1989). Bei narkotisierten Katzen antworteten 42 % der V1 Neuronen und 60 % der V2 Zellen auf illusorische Konturen (Sheth et al. 1996). Insgesamt scheinen die zellulären Antwort-

ten bei Eulen, Katzen und Affen also robust und häufig genug zu sein, um ein neurales Korrelat für diese Wahrnehmungsillusion zu repräsentieren.

Die Bedeutung der Wahrnehmung von Scheinkonturen

Konturen liefern wertvolle Informationen über die Form visueller Objekte und nehmen damit bei der Segregation von Figur und Hintergrund eine Schlüsselrolle ein. Robuste Objekterkennung bedeutet für ein Tier nicht einfach eine akademische Spielerei, sondern kann entscheidend für sein Überleben sein. Dies gilt zum einen für mögliche Beutetiere, die einen Beutegreifer rechtzeitig erkennen müssen um fliehen zu können. Ein Beutetier kann auch versuchen, sich durch Tarnung zu verbergen, und Tarnung bedeutet nichts anderes als Minimierung der visuellen Parameter, die ein Objekt (in diesem Fall das Beutetier) von seiner Umgebung abheben.

Andererseits versucht der Beutegreifer, diesen Tarnungsversuchen entgegenzuwirken, indem er so viele visuelle Parameter wie möglich ausnutzt und eine Szene interpretiert. Luminanzkontrast ist wohl der Parameter der Wahl wenn es um die Entdeckung von Objektgrenzen geht. Doch weiss man, dass das Sehsystem an Präzision gewinnt, wenn es mehrere Parameter zur Detektion von Objektgrenzen heranzieht, wie etwa Bewegung, Muster, Farbe, Querdisparation, usw. (Rivest und Cavanagh 1996). So wurde die Hypothese aufgestellt, dass die Wahrnehmung von Scheinkanten einen 'Ent-tarnungsmechanismus' darstellen könnte, der sich im Laufe der Evolution eigentlich zur Detektion teilweise verdeckter oder anderweitig maskierter Objekte entwickelt hat (Ramachandran 1987). Auf diesem Hintergrund lässt sich die Wahrnehmung von illusorischen Konturen als Konsequenz von Hirnmechanismen verstehen, die entstanden sind, um Lücken in physikalisch unvollständigen Reizmustern 'aufzufüllen' (Dresp und Spillmann 2001). Und da sich alle Organismen einer dreidimensionalen Aussenwelt gegenübersehen, in der sich Objekte i.d.R. gegenseitig verdecken, sollte es nicht überraschen, dass Tiere mit unabhängig evolvierten Sehsystemen (mindestens Säuger, Vögel und Insekten) den gleichen 'Trick' entdeckt haben. Ferner lässt sich auf dieser Argumentationsebene auch verstehen, weshalb bei all diesen Tieren und bei uns Menschen die Wahrnehmung von Scheinkonturen auf sehr frühen Stufen der Sehbahn stattzufinden scheint, denn Mechanismen, die für das

Überleben eines Organismus mitverantwortlich sind, müssen schnell, effizient und narrensicher sein (Dresp 1997; Dresp und Spillmann 2001).

Literatur

- De Weerd, P., Vandenbussche, E., De Bruyn, B., Orban, G.A. (1990): Illusory contour orientation discrimination in the cat. *Behav Brain Res* 39:1-17
- Horridge, G.A., Zhang, S.-W., O'Carroll, D. (1992): Insect perception of illusory contours. *Phil Trans R Soc Lond B* 337:59-64
- Lee, T.S., Nguyen, M. (2001): Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 1907-1911
- Nieder, A., Wagner, H. (1999): Perception and neuronal coding of subjective contours in the owl. *Nature Neurosci* 2:660-663
- Pessoa, L., Thompson, E., Noë, A. (1998): Finding out about filling-in: A guide to perceptual completion for visual science and the philosophy of perception. *Behav Brain Sci* 21: 723-802
- von der Heydt, R., Peterhans, E., Baumgartner, G. (1984): Illusory contours and cortical neuron responses. *Science* 224:1260-1262

Eine ausführliche Literaturliste kann beim Autor angefordert werden.

Kurzbiographie

Andreas Nieder, geboren 1968 in Wasserburg/Inn. Studium der Biologie an der Technischen Universität München 1989-1995. Promotion im Jahre 1999 an der Rheinisch-Westfälischen Technischen Hochschule Aachen. Seit Juni 2000 Post-Doktorand am Dept. of Brain and Cognitive Sciences, Massachusetts Institute of Technology (MIT), Cambridge, MA, USA. Arbeitsgebiet: Repräsentation von Anzahlen im Neokortex von Primaten.

Korrespondenzadresse

Andreas Nieder
Center for Learning and Memory,
Department of Brain and Cognitive
Sciences
Massachusetts Institute of Technology
Bldg E25, Room 236
Cambridge, MA 02139, USA
e-mail: nieder@mit.edu

Neueintritte

Folgende Kolleginnen und Kollegen dürfen wir als Mitglieder der Neurowissenschaftlichen Gesellschaft begrüßen:

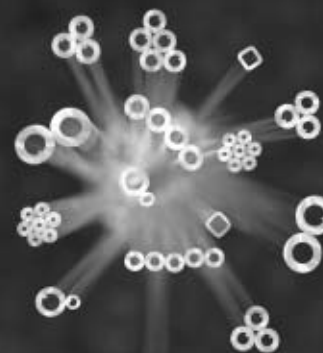
Arnold, Dr. Susanne (Berlin)
Becker, Dr. med. Kristina (Erlangen)
Bickmeyer, Dr. Ulf (Helgoland)
Clement, PD Dr. Hans-Willi (Freiburg)
Dressel, Diana (Kaiserslautern)
Hempelmann, Anne (Magdeburg)
Kaschube, Matthias (Göttingen)
Klinger, Michael (Konstanz)
Lehmann, Dr. Konrad (Bielefeld)
Saftig, Prof. Dr. Paul (Kiel)
Siebzehnrübl, Florian Adam (Erlangen)
Stumm, Dr. Ralf (Magdeburg)
Wegner, Prof. Dr. Michael (Erlangen)

Der Mitgliedsstand zum 31. Juli 2002 beträgt 1565 Mitglieder.

glass for
research
laboratory
industry
technique

hilgenberg

Specialized in
**glass processing and
product development**



Capillaries • Micro electrode capillaries • Pasteur pipettes
Micro glasses • Mark tubes • Raschig rings • Micro analysis tubes
Boiling rods • Tubes • Vials • Nozzles • Snap cap vials
InVitro capillaries • Glass needles • Glass rods • Tips
Cloning cylinders • Precision glass balls
Melting point tubes • Special products
and much more...

Strauchgraben 2 • 34323 Malsfeld
Tel.: ++49 (0)5661/7303-0
Fax: ++49 (0)5661/7303-11
www.hilgenberg-gmbh.de
info@hilgenberg-gmbh.de

