

Analyse der Empfindlichkeit für
Ortsfrequenzen
im primären Sehkortex wacher Affen



DIPLOMARBEIT

dem Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt

von

Frank Michler

angefertigt in der Arbeitsgruppe
Angewandte Physik und Neurophysik
des FB Physik der Philipps-Universität Marburg

Marburg, Juli 2002

Inhaltsverzeichnis

1	Zusammenfassung	1
2	Einleitung	3
2.1	Allgemeines zum Sehsystem von Primaten	4
2.1.1	Das Auge	4
2.1.2	Retinotopie und rezeptive Felder	6
2.1.3	Das Corpus geniculatum laterale (CGL)	6
2.1.4	Der primäre Sehkortex (V1)	7
2.2	Sinusgitter und Ortsfrequenzen	9
2.2.1	Ergebnisse aus der Psychophysik	10
2.2.2	Ortsfrequenz-Selektivität im primären Sehkortex	10
2.2.3	Verteilung der Ortsfrequenz-Selektivität in V1	12
2.2.4	Eine <i>topologische Karte</i> für Ortsfrequenz-Selektivität?	13
2.3	Fragestellungen und Hypothesen	13
2.3.1	Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik	13
2.3.2	Ortsfrequenz-Charakteristik lokaler Neuronengruppen	13
2.3.3	Ortsfrequenz-Selektivität und cRF-Größe	14
2.3.4	Zeitliche Dynamik	14
2.3.5	Entwicklung eines Schnelltests	15
3	Methoden	17
3.1	Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik	17
3.1.1	Wahl der Reize	17
3.1.2	Verlauf eines Einzeldurchganges	20
3.1.3	Verlauf eines Versuchstages	22
3.1.4	Training des Versuchstiers	24
3.2	Datenaufnahme	24
3.2.1	Aufbau des Labors	24
3.2.2	Signalfilter	25
3.2.3	Kartieren der klassischen rezeptiven Felder	27
3.2.4	Einfahren der Elektroden	28
3.3	Datenauswertung	28
3.3.1	Peri-Stimulus-Time-Histogram (PSTH)	28
3.3.2	Korrelation zwischen Signalen und Stimulus-Sequenz	29
3.3.3	Reiz-Antwort-Latenzzeit	30
3.3.4	Karten der Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik	31

3.3.5	Signifikanz-Test für Mittelwerte	33
4	Ergebnisse	35
4.1	Klassische rezeptive Felder (cRF)	35
4.2	Langsame Reizung	36
4.2.1	Gesamt-PSTHs und Latenzzeit	36
4.2.2	Dynamik der Reizantworten	38
4.2.3	Bevorzugte Ortsfrequenzen und Orientierungen	43
4.2.4	cRF-Größe und Vorzugs-Ortsfrequenz	49
4.3	Schnelle Reizung	50
4.3.1	PSTHs bei schneller Stimulation	52
4.3.2	Zeitverlauf	53
4.3.3	Ortsfrequenz- und Orientierungspräferenz	54
4.4	Vergleich von langsamer und schneller Reizung	56
4.4.1	Vorzugs-Ortsfrequenzen	56
4.4.2	Vergleich der Latenzzeiten	56
4.4.3	Zeitverlauf	58
5	Diskussion	59
5.1	Diskussion der Ergebnisse	59
5.1.1	Eigenschaften lokaler Neuronengruppen	59
5.1.2	Zeitliche Dynamik der Ortsfrequenzselektivität	60
5.1.3	Vorwärts-Verschaltung	61
5.1.4	Einfluss der Phasenlage	61
5.1.5	Ungleichverteilung der Vorzugs-Orientierungen	62
5.2	Diskussion der Methoden	63
5.2.1	Wahl des Zeitfensters	63
5.2.2	Der Ortsfrequenzbereich wurde nicht vollständig erfasst	64
5.2.3	Schnelltest für die Ortsfrequenz-Charakteristik	64
5.3	Ausblick	65
	Literaturverzeichnis	66
A	Einzel-Ergebnisse	71

Abbildungsverzeichnis

2.1	Schnitt durch das menschliche Auge	5
2.2	Der zelluläre Aufbau der Säugetierretina	5
2.3	Visueller Thalamus und primärer Sehkortex	7
2.4	Funktionelle Säulen in V1	9
2.5	Sinusgitter	10
2.6	Verteilung der Vorzugs-Ortsfrequenzen in V1 nach De Valois	11
2.7	Verteilung der Vorzugs-Ortsfrequenzen in V1 nach Foster	11
3.1	Definition der Reize	18
3.2	Reizspektren	20
3.3	Anpassung der Farbpalette	21
3.4	Einzeldurchgang, langsames Verfahren	22
3.5	Einzeldurchgang, Schnelltest	23
3.6	Aufbau des Labors	26
3.7	Multi Unit Activity	27
3.8	Berechnung der Latenzzeit beim Schnelltest	31
3.9	Ideale Interpolation durch Faltung mit $\frac{\sin x}{x}$	32
4.1	Rezeptive Felder	35
4.2	MUA-Signal von Einzeldurchgängen	36
4.3	Gesamt-PSTHs	37
4.4	Latenzzeiten	37
4.5	MUA-PSTH	39
4.6	Zeit-Verlauf der Orientierungs- und Ortsfrequenz-Charakteristik	40
4.7	Zeitverlauf der Reizantworten	42
4.8	30 Hz Schwingung bei hohen Ortsfrequenzen	43
4.9	Zeitverlauf der Vorzugs-Ortsfrequenz und der Bandbreiten	44
4.10	Ortsfrequenz-spezifische Latenzzeiten	45
4.11	Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik	47
4.12	Verteilung der bevorzugten Ortsfrequenzen und Orientierungen	48
4.13	Ortsfrequenz-Bandbreiten	49
4.14	Latenz und Ortsfrequenz	50
4.15	Ortsfrequenz und cRF-Durchmesser	51
4.16	MUA-Signal bei schneller Reizung	51
4.17	PSTH für schnelle Reizung	52
4.18	Zeitverlauf bei schneller Reizung	53
4.19	Zeitverlauf bei schneller Reizung (Gesamt-PSTH abgezogen)	54

4.20	Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik	55
4.21	Vergleich von schneller und langsamer Stimulation	57
4.22	Vergleich der Latenzzeiten	57
4.23	Zeitverlauf bei schneller und langsamer Stimulation	58
5.1	Subfelder bestimmen Ortsfrequenzcharakteristik	62
A.1	Ortsfrequenz- und Orientierungscharakteristik (20.3., 22.3. und 25.3.02)	71
A.2	Ortsfrequenz- und Orientierungscharakteristik (26.3., 28.3. und 29.3.02)	72
A.3	Zeitverlauf der PSTHs beim langsamen Verfahren (20.3. und 22.3.02)	73
A.4	Zeitverlauf der PSTHs beim langsamen Verfahren (25.3. und 26.3.02)	74
A.5	Zeitverlauf der PSTHs beim langsamen Verfahren (28.3. und 29.3.02)	75
A.6	Schnelltest: Ortsfrequenz- und Orientierungscharakteristik	76
A.7	Zeitverlauf der PSTHs beim Schnelltest (25.3 und 26.3.02)	77
A.8	Zeitverlauf der PSTHs beim Schnelltest (28.3 und 29.3.02)	78

1 Zusammenfassung

Zu den selbstverständlichen Fähigkeiten unseres Sehsystems zählt, dass wir Objekte als die selben wiedererkennen können, auch dann, wenn wir sie in einer anderen Entfernung sehen und dadurch auf unserer Netzhaut ein anderes (kleineres bzw. größeres) Bild entsteht. Diese Fähigkeit wird als Größen- bzw. Entfernungs-Invarianz bezeichnet, und es ist noch unklar, wie das Gehirn dies leistet. Die Information des Netzhautbildes gelangt auf dem sogenannten primären Sehpfad zunächst in eine Verarbeitungsstelle im Zwischenhirn, dem visuellen Thalamus (Corpus geniculatum laterale), und von dort in den primären Sehkortex. Dessen Neuronen reagieren selektiv auf visuelle Reizung mit periodischen Gittermustern, wobei die Stärke der Reaktion empfindlich von der Orientierung und der Ortsfrequenz der Gitter abhängt. Daher werden die Neuronen des primären Sehkortex als Detektoren für die Orientierung von Konturen und auch als räumliche Filter beschrieben, die nur auf bestimmte Ortsfrequenzen reagieren, auf andere dagegen nicht. Damit ist die Vorstellung verknüpft, dass im primären Sehkortex auch eine räumliche Spektralanalyse des Netzhautbildes stattfindet. Das bedeutet, dass das Netzhaut-Bild bezüglich seiner Ortsfrequenz-Komponenten analysiert wird. Eine Modellvorstellung, wie das Sehsystem Größen-Invarianz leisten könnte, basiert auf dem Umschalten verschiedener Ortsfrequenz-Filter bei Änderung des Objektabstandes (und damit seiner retinalen Größe).

Bei elektrophysiologischen Experimenten, mit denen solche Modellvorstellungen überprüft werden sollen, ist es notwendig, die Signale der abgeleiteten Neuronen hinsichtlich ihrer Empfindlichkeit für verschiedene Ortsfrequenzen und Orientierungen zu charakterisieren.

Ziel dieser Arbeit war es, als eine solche Voruntersuchung die Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik von Neuronen des primären Sehkortex bei Makaken zu bestimmen. Dazu wurden die neuronalen Antworten auf lokal begrenzte Sinusgitter mit unterschiedlicher Ortsfrequenz, Orientierung und räumlicher Phasenlage analysiert. Zunächst wurde eine Methode verwendet, bei der pro Einzeldurchgang nur ein einzelner Reiz eingeblendet wird. Für eine Voruntersuchung ist dies jedoch sehr zeitaufwendig. Deshalb wurde zusätzlich eine Methode getestet, bei der viele

Reize in schneller Abfolge gezeigt werden. Der Vergleich der mit beiden Methoden bestimmten Vorzugs-Ortsfrequenzen und -Orientierungen zeigte, dass die schnelle Methode für eine grobe Klassifizierung ausreicht. In künftigen Experimenten kann diese zeitsparende Methode eingesetzt werden, um die Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik der abgeleiteten Neuronen zu bestimmen.

Meine Untersuchung des Zeitverlaufs der neuronalen Antworten ergab, dass Reize mit hohen Ortsfrequenzen auf einem langsameren Verarbeitungsweg übertragen werden. Meine Ergebnisse weisen auch darauf hin, dass die Filter-Charakteristik im primären Sehkortex wahrscheinlich durch unterschiedliche Vorwärts-Verschaltungen erzeugt wird und nicht erst durch intrakortikale Rückkopplungen.

2 Einleitung

Eine wichtige Aufgabe unseres Sehsystems ist es, Objekte in unserer Umwelt zu erkennen bzw. wiederzuerkennen. Dies funktioniert auch dann, wenn wir die Objekte in unterschiedlicher Entfernung sehen, und dadurch ein größeres oder kleineres Abbild auf unserer *Retina* (Netzhaut) entsteht. Die Objekterkennung ist also *invariant* gegenüber der Entfernung des Objekts bzw. der Größe des Retinabildes.

Eine Modellvorstellung, wie das Sehsystem Größen-Invarianz leisten könnte, basiert darauf, dass der primäre Sehkortex das Netzhautbild in seine Ortsfrequenz-Komponenten zerlegt, entsprechend einer zweidimensionalen, räumlichen Spektralanalyse¹. Einzelne Neuronen wirken dabei wie Filter für bestimmte Ortsfrequenzen. Sehen wir das gleiche Objekt einmal nah und dann weiter entfernt, so enthält sein Abbild auf der Retina einmal niedrigere (nah), und dann höhere Ortsfrequenz-Komponenten (fern). Um Objekte entfernungsvariant zu erkennen, könnte die Filter-Charakteristik der Neuronen jeweils an die Entfernung angepasst werden. Andererseits könnte der Informationsfluss in Abhängigkeit von der Objektentfernung auf andere Filterkanäle umgeschaltet werden.

Um solche Hypothesen mit elektrophysiologischen Experimenten zu überprüfen, müssen die Antworten von Neuronen des Sehsystems auf Objekte in unterschiedlicher Entfernung und der Zusammenhang mit der Filter-Charakteristik der jeweiligen Neuronen analysiert werden. In einer Voruntersuchung muss dazu jeweils die Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik der abgeleiteten Neuronen bestimmt werden, was das Ziel der vorliegenden Arbeit ist. Dazu wurden die Antwort-Eigenschaften von Nervenzellen im primären Sehkortex wacher Affen untersucht, speziell die Antworten auf Kontrastgitter mit sinusförmigem Helligkeitsprofil (im folgenden als *Sinusgitter* bezeichnet).

Zunächst folgt eine kurze Einführung in die ersten Verarbeitungsstufen des Sehsystems der Primaten. Abschnitt 2.2 erklärt, was Ortsfrequenzen und Sinusgitter sind, und was man bisher über die Reaktion von Neuronen des primären Sehkortex auf Sinusgitter weiß. Danach werden die einzelnen Fragestellungen dieser Arbeit erläutert. Kapitel 3 erklärt die dazu verwendeten Methoden. Schließlich werden die

¹Mathematisch wird dies durch die Fourier-Transformation beschrieben.

Ergebnisse der Messungen gezeigt (Kapitel 4) und ihre Bedeutung erörtert (Kapitel 5).

2.1 Allgemeines zum Sehsystem von Primaten

Das Sehsystem erhält seine Eingangs-Informationen vom Auge. Diese werden über den Sehnerv weitergeleitet. An der Sehbahn-Kreuzung unterhalb des Vorderhirns kreuzen die aus den jeweiligen nasalen Retinahälften stammenden Fasern zur gegenüberliegenden Hirnseite. Die danach als Sehbahn bezeichneten Faserstränge treten schließlich in den visuellen Thalamus (*Corpus geniculatum laterale*) ein, einem Kern im Zwischenhirn. Von dort werden die Seh-Informationen unter anderem in den primären Sehkortex² weitergeleitet.

2.1.1 Das Auge

Wenn wir ein Objekt ansehen, dann wird das von diesem Objekt ausgesandte Licht an der *Cornea* (Hornhaut) und der Linse gebrochen, so dass auf der Retina ein scharfes, umgekehrtes Bild entsteht. Bevor das Licht auf die Photorezeptoren trifft, muss es zunächst die äußeren, lichtdurchlässigen Schichten der Retina durchqueren. Im zentralen Teil der Retina (Gelber Fleck oder *Fovea centralis*) sind diese Schichten auseinandergerückt, so dass das Licht dort ungehindert zu den Photorezeptoren gelangen kann (Abbildung 2.1).

Die Photorezeptoren sind synaptisch mit Bipolarzellen verbunden (Abbildung 2.2), und geben kontinuierlich Neurotransmitter (Botenstoffe) in den synaptischen Spalt ab. Wenn Licht auf einen Photorezeptor trifft, löst das eine enzymatische Reaktionskette aus, durch die die Zelle hyperpolarisiert wird, und weniger Transmitter an die Bipolarzellen überträgt. Es gibt zwei Typen von Bipolarzellen, die auf entgegengesetzte Weise darauf reagieren: *ON-Zellen* und *OFF-Zellen*. *ON-Zellen* werden depolarisiert, und lösen in den nachgeschalteten Ganglienzellen Aktionspotentiale aus. *OFF-Zellen* werden hyperpolarisiert, und hemmen die Spontanaktivität der nachgeschalteten Ganglienzellen. Sie antworten auf „Licht-aus“. Die Axone der retinalen Ganglienzellen laufen an einer Stelle der Retina zusammen (blinder Fleck), und bilden den Sehnerv (Abbildung 2.1).

²Der primäre Sehkortex wird auch als *Area striata* (*Streifenkortex*) oder *V1* bezeichnet.

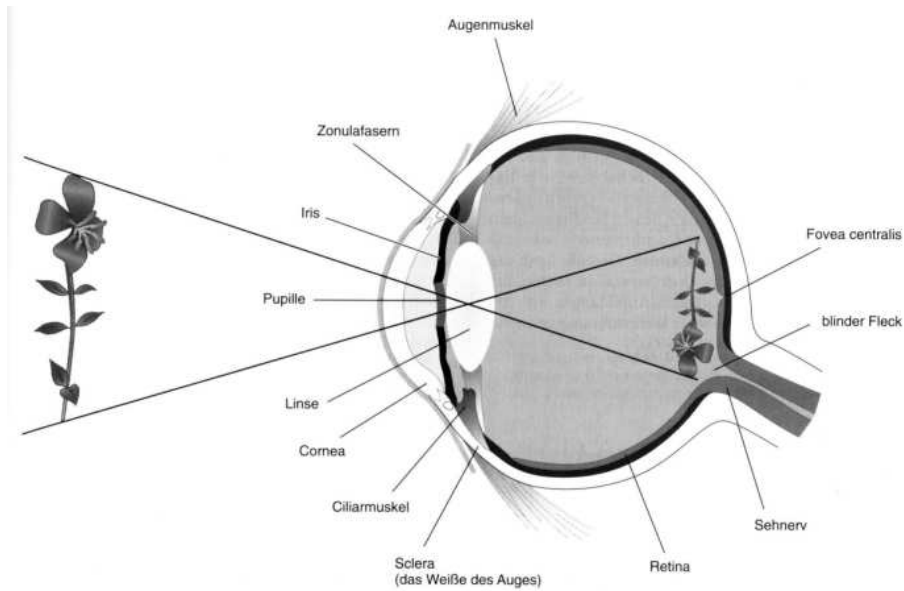


Abbildung 2.1: Schnitt durch das menschliche Auge mit vereinfachtem Strahlengang. (aus [Pin97])

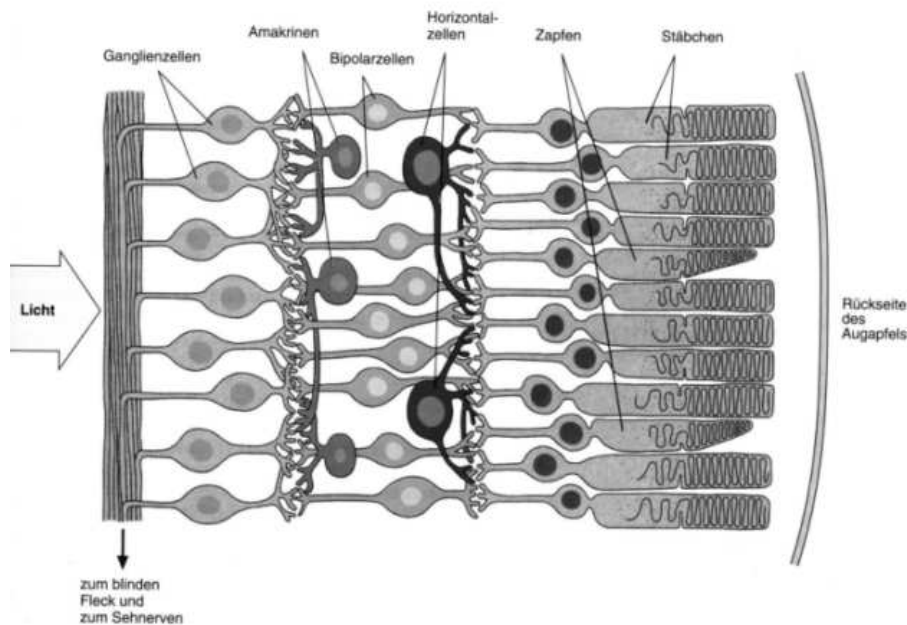


Abbildung 2.2: Der zelluläre Aufbau der Säugetierretina. (aus [Pin97])

An der Sehbahn-Kreuzung treffen sich die Sehnerven beider Augen und überkreuzen sich teilweise, so dass die Axone des nasalen Teils des linken Auges zusammen mit den Axonen des temporalen Teils des rechten Auges in der rechten Hirnhälfte weiterlaufen. Genau umgekehrt verhält es sich mit den Axonen der jeweils linken Hälfte beider Augen, die zusammen in die linke Hirnhälfte ziehen. Jede Hirnhälfte erhält also die Informationen der entsprechenden Augenhälften, und somit der gegenüberliegenden (kontralateralen) Seite des Sehraumes ([Pin97], [Kol97]).

2.1.2 Retinotopie und rezeptive Felder

Das *klassische rezeptive Feld (cRF)* eines visuellen Neurons ist der Bereich im Sehraum, von dem aus die Aktivierung eines Neurons durch visuelle Stimulation mit einem kleinen Reiz beeinflusst werden kann.

Auf vielen Ebenen des Sehsystems sind die Neuronen-Schichten so organisiert, dass benachbarte Neurone benachbarte rezeptive Felder haben. So entsteht in der jeweiligen Neuronen-Schicht eine (verzerrte) Landkarte der Retina. Eine solche Organisation wird als *Retinotopie* bezeichnet.

2.1.3 Das Corpus geniculatum laterale (CGL)

Die Axone der Ganglienzellen bilden eine Reihe getrennt verlaufender Faserzüge. Der größte führt zum Corpus geniculatum laterale (CGL), einem Kern des Thalamus. Lichtmikroskopisch kann man im CGL von Primaten sechs Schichten unterscheiden: Die Schichten 2, 3 und 5 erhalten Fasern aus dem ipsilateral gelegenen Auge, die Schichten 1, 4 und 6 aus dem kontralateralen Auge. Innerhalb dieser Schichten bekommen benachbarte Neuronen Signale von jeweils benachbarten Ganglienzellen der Retina (Retinotopie). Die Schichten des CGL werden aufgrund ihrer Zellgrößen in drei Gruppen eingeteilt, nämlich in *magnozelluläre*, *parvozelluläre* und *koniozelluläre* (Abbildung 2.3).

Die Schichten 5 und 6 gehören zu den magnozellulären Schichten. Sie bestehen aus großen Zellen und erhalten ihre Eingangs-Signale von den *Parasol-Zellen* der Retina. Diese haben größere Dendritenbäume, und somit eine geringere Ortsauflösung, aber eine größere zeitliche Auflösung.

Die die parvozellulären Schichten 1 bis 4, bestehen aus kleineren Neuronen und bekommen ihre Eingangs-Signale von *Midget-Zellen* der Retina. Diese haben kleinere Dendritenbäume, eine hohe Ortsauflösung, aber eine geringere zeitliche Auflösung.

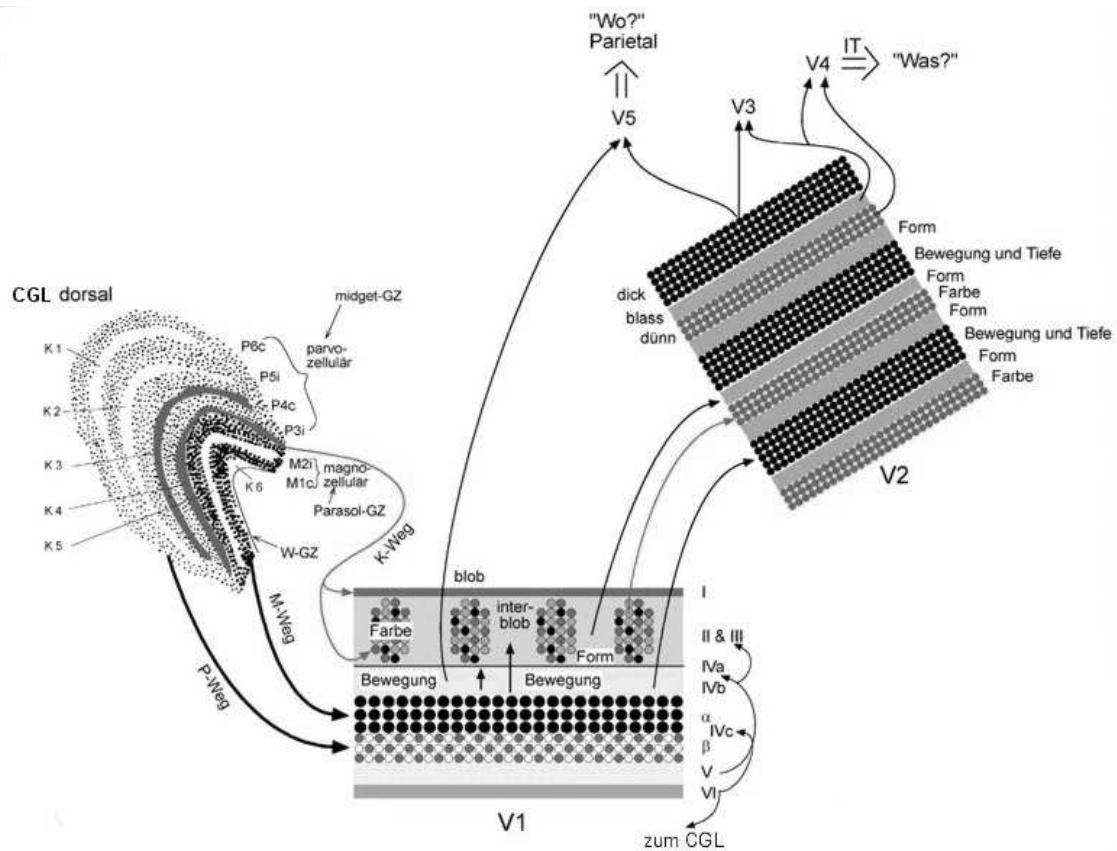


Abbildung 2.3: Der Informationsfluss vom Corpus Geniculatum Laterale zum primären Sehkorortex (V1) und höheren Arealen des Sehsystems. (nach [Dud96])

Über Schicht 6 und zwischen den einzelnen Schichten befinden sich die koniozellulären Schichten ([Kol97], [Dud96]).

2.1.4 Der primäre Sehkorortex (V1)

Im primären Sehkorortex (V1) lassen sich sechs Schichten unterscheiden. Schicht IV lässt sich in weitere Unterschichten einteilen. In Schicht IVc (und z. T. in Schicht VI) enden die Fasern des CGL. Die Axone der magnozellularen Schichten des CGL enden in IVc α , die der parvozellulären in IVc β . Schicht I enthält vor allem dünne Axone, Dendriten und synaptische Verbindungen. In den Schichten II und III liegen die Somata der Pyramidenzellen. Von den Schichten II und III gehen intra- und interkorticale Projektionen aus. Schicht V ist durch große Pyramidenzellen charakteri-

siert, von denen Projektionen zum kontralateralen Kortex und Mittelhirn ausgehen. Die Neurone der Schicht VI projizieren zurück zum CGL (Abbildung 2.3; [Dud96]).

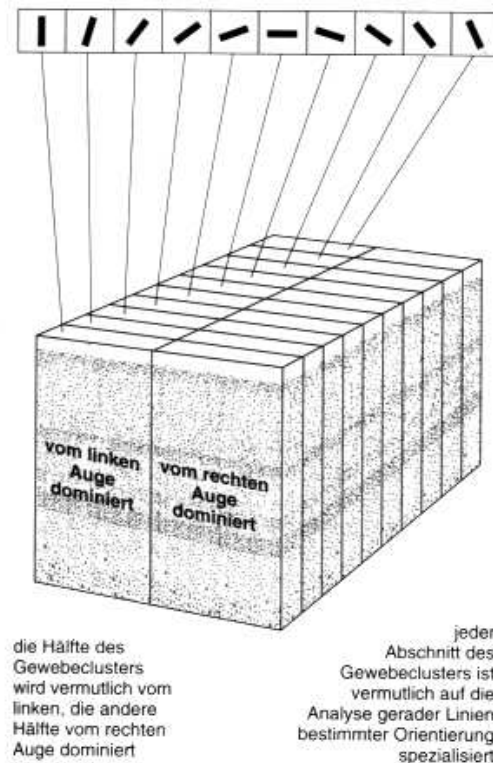
Der primäre Sehkortex ist aus funktionellen Säulen (*Hyperkolumnen*) aufgebaut, die senkrecht zu den einzelnen Kortexschichten verlaufen [Hub74]. Die rezeptiven Felder der Neuronen innerhalb einer Säule sind etwa an der gleichen Stelle im Sehraum. Die Neuronen benachbarter Säulen haben benachbarte rezeptive Felder (Retinotopie). Die Aktivität der Neuronen einer Säule wird jeweils vom linken oder vom rechten Auge dominiert, wobei sich diese Okularität örtlich abwechselt [LeV75]. Diese Säulen werden als *Augendominanzsäulen* bezeichnet.

Blobs und Interblobs Durch spezifische Anfärbung, bei der das Enzym *Cytochrom c-Oxidase* markiert wird, kann man Areale mit Zellen besonders hoher Stoffwechselaktivität sichtbar machen. Dabei zeigen sich in V1 charakteristische Zellsäulen, die von der Oberfläche der grauen Hirnrinde bis zur weißen Substanz (den darunterliegenden Nervenfasern) verlaufen. Auf einem Schnitt parallel zur Oberfläche erscheinen sie als stark angefärbte Flecken, die nach dem entsprechenden englischen Wort als *Blobs* bezeichnet werden. Dazwischen liegen weniger stark gefärbte *Interblob*-Regionen. Die Neurone in den Blobs sind an der Verarbeitung von Farb-Information beteiligt, während die Interblob-Regionen Informationen über die Form von Objekten im Sehraum verarbeiten.

Empfindlichkeit für Orientierungen im primären Sehkortex

Hubel und Wiesel fanden heraus, dass viele Neurone des primären Sehkortex bevorzugt auf Linien oder Objektkanten einer bestimmten Orientierung antworten [Hub77]. Diese sind innerhalb einer Augendominanzsäule systematisch angeordnet, so dass entlang der Kortex-Oberfläche alle Orientierungen fast kontinuierlich abgebildet sind (Abbildung 2.4, [Pin97]). Sie beobachteten, dass sich die Vorzugs-Orientierung der Neuronen senkrecht zur Kortex-Oberfläche nicht ändert, so dass auch die Orientierungs-Selektivität in funktionellen Säulen organisiert ist. Bauer und Mitarbeiter fanden jedoch in 45% aller V1-Kortexsäulen der Katze einen Sprung um 90° an der Grenze zwischen den Schichten IV und V [Bau89].

Abbildung 2.4: Vereinfachtes Modell der Organisation funktioneller Säulen im primären Sehkortex nach Hubel und Wiesel [Hub77]. (aus [Pin97])



2.2 Sinusgitter und Ortsfrequenzen

Ähnlich wie auf Linien oder Objektkanten einer bestimmten Orientierung reagieren die Neuronen des primären Sehkortex auf Streifenmuster mit sinusförmigen Helligkeitsschwankungen der gleichen Orientierung [Pin97]. Ein solches Streifenmuster bezeichne ich hier als Sinusgitter. Es besteht aus parallelen, abwechselnd dunklen und hellen Streifen gleichen Abstands, wobei die Lichtintensität von Streifen zu Streifen einer sinusförmigen Funktion folgt (Abbildung 2.5). Sinusgitter unterscheiden sich in ihrer Ortsfrequenz (der Anzahl der Streifen pro Längeneinheit), ihrer Phasenlage (Verschiebung quer zu den Streifen), ihrer Amplitude (z. B. den maximalen Intensitätsunterschieden zwischen hellen und dunklen Streifen) und im Orientierungswinkel. Aus solchen Sinusgittern lässt sich jedes beliebige Bildmuster zusammensetzen³. Daher hat sich die Vorstellung entwickelt, dass der primäre Sehkortex eine lokale Spektralanalyse des Netzhautbildes durchführt, und somit das Bild in seine Ortsfrequenz-Komponenten zerlegt.

³Analog zum eindimensionalen Fall: Jeder beliebige Kurvenverlauf lässt sich nach Fourier durch eine (unendliche) Summe von Sinus- und Cosinus-Funktionen exakt darstellen [Lük79].



Abbildung 2.5: Links: Sinusgitter mit niedriger Ortsfrequenz (großer Periodenlänge). Rechts: Sinusgitter mit hoher Ortsfrequenz (kurzer Periodenlänge).

2.2.1 Ergebnisse aus der Psychophysik

Durch psychophysische Experimente haben Campbell und Robson Hinweise darauf gefunden, dass verschiedene Ortsfrequenzen in voneinander unabhängigen Kanälen verarbeitet werden [Cam68]. Sie bestimmten die Kontrast-Schwelle, ab dem Gitter einer bestimmten Ortsfrequenz wahrnehmbar wurden. Sie verwendeten dazu auch Gitter mit anderen Profilen (z.B. Rechteck-Profil, Sägezahn-Profil), die zusätzlich zur Ortsfrequenz-Grundwelle noch Oberwellen von Vielfachen der Grundwelle enthalten. Diese konnten nicht von Sinusgittern unterschieden werden bis ein Kontrast-Niveau erreicht war, bei dem die jeweiligen Oberwellen ihre individuelle Kontrast-Schwelle erreicht hatten. Als Erklärung schlugen sie vor, dass es im Sehsystem voneinander unabhängige Mechanismen gibt, die jeweils für begrenzte Bandbreiten von Ortsfrequenzen selektiv empfindlich sind [Cam68].

2.2.2 Ortsfrequenz-Selektivität im primären Sehkortex

Maffei und Fiorentini haben Anfang der 70er Jahre an anästhetisierten Katzen herausgefunden, dass die Neuronen des primären Sehkortex auf eine deutlich engere Bandbreite an Ortsfrequenzen reagieren als die Ganglienzellen der Retina [Maf73]. Die Neuronen filtern also jeweils bestimmte Ortsfrequenzen heraus. De Valois und Mitarbeiter haben die Empfindlichkeit für Ortsfrequenzen in Einzelzelleitungen an anästhetisierten Resusaffen untersucht [DV82]. Sie bestimmten die Ortsfrequenz-Charakteristik bei der optimalen Gitter-Orientierung, und fanden heraus, dass die einzelnen Neuronen auf eine schmale Bandbreite von Ortsfrequenzen reagieren (0,5

bis 2,5 Oktaven⁴). Dabei erstrecken sich die Vorzugs-Ortsfrequenzen über einen großen Bereich (0,5 bis 15 Perioden/°Sehwinkel; Abbildung 2.6). Foster und Mitarbeiter [Fos85] kamen zu einem ähnlichen Ergebnis (Abbildung 2.7). Die Neuronen des primären Sehkortex können somit als zweidimensionale räumliche Filter betrachtet werden.

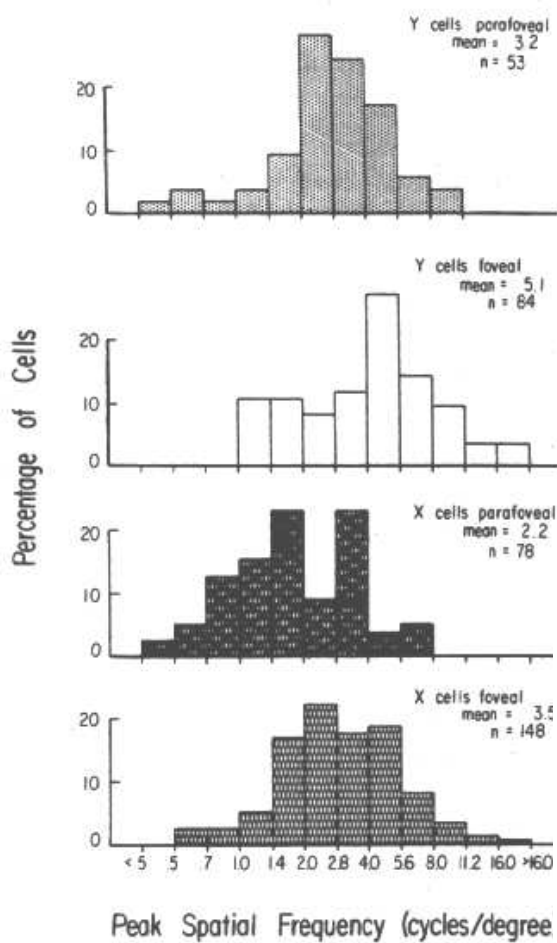


Abbildung 2.6: Verteilung der bevorzugten Ortsfrequenzen im primären Sehkortex nach De Valois [DV82]. Mit X- und Y-Zellen sind Simple- (X) und Complex-Zellen (Y) gemeint.

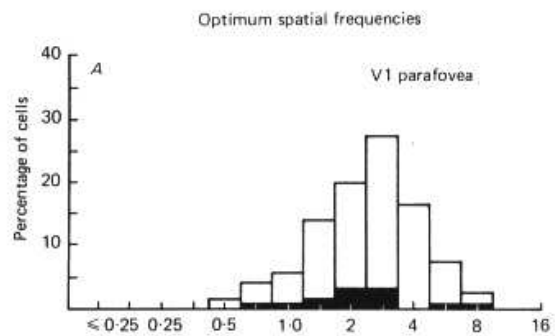


Abbildung 2.7: Verteilung der bevorzugten Ortsfrequenzen im primären Sehkortex nach Foster [Fos85].

⁴Eine Oktave entspricht einer Frequenzverdopplung.

Neuronen innerhalb eines gegebenen Kortex-Bereiches ($\approx 1 \text{ mm}^2$) verarbeiten die Information aus einer speziellen Region der Retina, und haben daher überlappende receptive Felder. Eine Säule kann daher als *kortikale Integrationsregion* bezeichnet werden, die sowohl eine vollständige Orientierungs-Hyperkolumne als auch eine vollständige Augendominanz-Hyperkolumne enthält. In jeder kortikalen Integrationsregion sollte auch eine vollständige Ortsfrequenzrepräsentation vertreten sein [DV82]. Das heißt, in diesem Bereich sind beide Augen, alle Orientierungen und alle Ortsfrequenzen für den jeweiligen Ausschnitt des Sehraumes abgebildet.

2.2.3 Verteilung der Ortsfrequenz-Selektivität in V1

Tootell und Mitarbeiter konnten zeigen, dass ebenso wie die Orientierungs-Selektivität auch die Ortsfrequenz-Selektivität im primären Sehkortex von Katzen in funktionellen Säulen organisiert ist [Too81]. Sie injizierten dazu ^{14}C -2-Desoxy-d-Glucose (DG) in den Kortex, und reizten in mehreren Experimenten nacheinander visuell mit Sinusgittern verschiedener Orientierung und Ortsfrequenz. DG wird von Neuronen wie Glucose aufgenommen, kann aber nicht im Stoffwechsel umgesetzt werden, so dass sie sich anhäuft. Je aktiver eine Zelle ist, desto mehr DG nimmt sie auf. Bei der anschließenden histologischen Analyse der Gewebeschnitte kann die DG-Konzentration durch die Intensität der radioaktiven Strahlung auf einem Röntgenfilm bestimmt werden.

Bei Rhesusaffen beobachteten sie, dass bei Reizung mit Sinusgittern hoher Ortsfrequenz (5-7 Perioden/°Schwinkel) die Aktivität in den Interblob-Regionen der Schichten I, II und III zunimmt, während bei Reizung mit niedrigen Ortsfrequenzen (1-1,5 Perioden/°Schwinkel) die Aktivitäts-Zunahme in den Blobs am stärksten ist, sowie in den an die Blobs angrenzenden Bereichen der Schichten I bis IVb [Too88]. In Schicht IV fanden sie Unterschiede zwischen Schicht $IVc\alpha$ und $IVc\beta$: Bei Reizung mit hohen Ortsfrequenzen nimmt die Aktivität in Schicht $IVc\beta$ (die Eingänge aus den parvozellulären Schichten des CGL bekommt) stärker zu als in Schicht $IVc\alpha$ (in der die Axone der magnozellanulären CGL-Schichten enden). Umgekehrt verhält es sich bei niedrigen Ortsfrequenzen. Die Muster der Aktivitäts-Zunahmen variierten auch in Abhängigkeit von der Exzentrizität. Bei Reizung mit mittleren Ortsfrequenzen (4-5 Perioden/°) wurde in den fovealen Bereichen eine Aktivitäts-Zunahme in den Blobs gefunden, in den peripheren Bereichen nahm die Aktivität in den Interblob-Regionen zu. Dies deckt sich mit elektrophysiologischen Ergebnissen: Die Neuronen

der Blobs reagieren bevorzugt auf niedrige Ortsfrequenzen während sich die Vorzugs-Ortsfrequenzen der Neuronen der Interblob-Bereiche über eine große Bandbreite von Ortsfrequenzen erstrecken ([Bor91], [Edw95]).

2.2.4 Eine *topologische Karte* für Ortsfrequenz-Selektivität?

Viele Reizeigenschaften sind im Kortex so repräsentiert, dass sich entlang der Kortex-Oberfläche die Selektivität für den jeweiligen Reiz-Parameter kontinuierlich verschiebt: Benachbarte Kortexbereiche haben benachbarte rezeptive Felder und eine ähnliche Vorzugsorientierung. In diesen Fällen spricht man von neuronalen *topologischen Karten*. Aufgrund von Experimenten mit ^{14}C -2-Desoxy-d-Glucose ([Too81], [Too88]) wurde auch für die Repräsentation der Ortsfrequenzen eine solche Organisation vermutet. Elektrophysiologische Arbeiten von Silverman und Mitarbeitern [Sil89], Edwards und Mitarbeitern [Edw95], sowie Untersuchungen mit *Optical Imaging* von Everson und Mitarbeitern [Eve98], Issa und Mitarbeitern [Iss00] unterstützen diese Hypothese.

2.3 Fragestellungen und Hypothesen

2.3.1 Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik

Eine zur Zeit in der Arbeitsgruppe Neurophysik der Philipps-Universität Marburg untersuchte Frage ist, wie das Sehsystem gleiche Objekte wiedererkennen kann, obwohl sie in unterschiedlicher Entfernung zum Auge verschieden groß auf der Retina abgebildet werden (Größen- bzw. Entfernungs-Invarianz; vgl. Seite 3).

Um die dazu entwickelten Modellvorstellungen im Experiment zu überprüfen, müssen sowohl die Antworten der Neuronen auf Objektkanten in unterschiedlicher Entfernung gemessen, als auch in einer Voruntersuchung die Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik der abgeleiteten Neuronen bestimmt werden. Letzteres war das Ziel der in dieser Arbeit vorgestellten Experimente.

2.3.2 Ortsfrequenz-Charakteristik lokaler Neuronengruppen

Um die Funktion des Sehkortex besser zu verstehen, ist es wichtig zu wissen, wie Neuronen mit verschiedener Ortsfrequenz-Charakteristik im Kortex verteilt sind. Falls Neuronen mit Selektivität für spezielle Ortsfrequenzen in lokalen Gruppen (Cluster)

angeordnet sind, ist zu erwarten, dass auch die in der Arbeitsgruppe Neurophysik registrierten Populationssignale benachbarter Neuronen (Multiple Unit Activity, siehe Abschnitt 3.2.2) selektiv auf verschiedene Ortsfrequenzen reagieren. Wenn im Gegensatz dazu die Ortsfrequenz-Selektivität stochastisch im Kortex verteilt ist, würde sich in den Gruppensignalen keine Ortsfrequenz-Selektivität finden lassen. Ich möchte deshalb untersuchen, ob die anhand der Populationssignale bestimmte Bandbreite der Ortsfrequenz-Charakteristiken auf lokale Cluster von Vorzugs-Ortsfrequenzen hinweist.

2.3.3 Ortsfrequenz-Selektivität und Größe der klassischen rezeptiven Felder

Um hohe Ortsfrequenzen (also kleine Strukturen) erkennen zu können, ist eine hohe Ortsauflösung erforderlich. Daher wäre es möglich, dass Neuronen mit Empfindlichkeit für hohe Ortsfrequenzen kleinere rezeptive Felder haben und Neurone, die niedrige Ortsfrequenzen bevorzugen, entsprechend große. Ein solcher Zusammenhang ist jedoch nicht zwingend notwendig, da die Präferenz für bestimmte Ortsfrequenzen durch eine unterschiedliche Anzahl *excitatorischer* (erregender) und *inhibitorischer* (hemmender) Subfelder innerhalb gleich großer rezeptiver Felder erreicht werden kann. Daher soll untersucht werden, ob die Größe der klassischen rezeptiven Felder mit der Vorzugs-Periodenlänge⁵ korreliert.

2.3.4 Zeitliche Dynamik

Die zeitliche Dynamik der Reizantworten auf unterschiedliche Ortsfrequenzen kann Aufschluss darüber geben, durch welche Verschaltungs-Mechanismen die Selektivität für Ortsfrequenzen erzeugt wird. Eine Möglichkeit ist, dass sich die Ortsfrequenz-Charakteristik erst im primären Sehkortex durch lokale Rückkopplungen herausbildet. In diesem Fall wäre zu Beginn der Reizantwort eine unspezifische Aktivierung bei allen Ortsfrequenzen zu erwarten, und im weiteren Verlauf eine Einengung auf ein bestimmtes Frequenzband.

Eine andere Möglichkeit besteht darin, dass die Ortsfrequenz-Selektivität im primären Sehkortex durch unterschiedliche Konvergenz von Neuronen des CGL erzeugt wird. Da die parvozellulären Neuronen eine höhere Ortsauflösung haben, und lang-

⁵Periodenlänge = Ortsfrequenz⁻¹

samer reagieren als die magnozellulären Neuronen mit geringerer Ortsauflösung, ist zu erwarten, dass Neuronen mit Empfindlichkeit für hohe Ortsfrequenzen später als die für niedrige Ortsfrequenzen Empfindlichen antworten. Auch dieser Punkt soll in dieser Arbeit untersucht werden.

2.3.5 Entwicklung eines Schnelltests

Das Bestimmen der Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik mit jeweils einem Reiz pro Einzeldurchgang, bei dem die neuronalen Antworten aufeinanderfolgender Reize nicht wechselwirken, ist sehr zeitaufwendig. Da lediglich zwei bis drei Stunden für eine Registrierphase zu Verfügung stehen, ist dieses Verfahren als Vormessung für andere Fragestellungen schlecht geeignet. Daher soll untersucht werden, ob sich die Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristiken auch mit einem Schnelltest bestimmen lassen. Dazu sollen pro Einzeldurchgang viele Reize in schneller Abfolge gezeigt werden. Da der nächste Reiz schon eingeblendet wird, während die Antwort auf den vorhergehenden noch nicht abgeklungen ist, werden sich die Antworten überlagern. Falls keine zu starken nichtlinearen Wechselwirkungen zwischen den Reizantworten stattfinden, kann durch Korrelation der Signale mit der Einblend-Sequenz der reizspezifische Anteil ermittelt werden (siehe Abschnitt 3.3.1).

3 Methoden

3.1 Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik

3.1.1 Wahl der Reize

Ziel der vorgestellten Experimente war es, die Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik von Neuronen des primären Sehkortex zu bestimmen. Als Reize wurden Sinusgitter verwendet (Abschnitt 2.2), deren Ortsfrequenz, Orientierung und Phasenlage systematisch variiert wurden. Da vor allem die lokalen cRF-Eigenschaften, und nicht die des gesamten Netzwerkes des visuellen Kortex bestimmt werden sollten, wurden die Gitter räumlich begrenzt, und im Bereich der klassischen rezeptiven Felder der jeweiligen Ableitstelle platziert. Die Position der klassischen rezeptiven Felder wurde vorher mit der RF-Cinematogramm-Methode bestimmt ([Eck93a], Abschnitt 3.2.3).

Definition der Reize

Abbildung 3.1a zeigt ein Beispiel für die verwendeten Reize. Die Intensitätsverteilung $I_{\omega,\alpha,\varphi}(x,y)$ lässt sich als Produkt eines Sinusgitters $S_{\omega,\alpha,\varphi}(x,y)$ und einer radialsymmetrischen Hüllfunktion $H_{R,F}(x,y)$ beschreiben [Gai97]. Die Hüllfunktion dient dazu, den Reiz lokal zu begrenzen und *weich* zum Hintergrund auszublenden. Eine harte Kontrastkante sollte vermieden werden, da diese ein breites Spektrum von Ortsfrequenzen enthält.

$$I_{\omega,\alpha,\varphi}(x,y) = S_{\omega,\alpha,\varphi}(x,y)H_R(x,y) \quad (3.1)$$

$$S_{\omega,\alpha,\varphi}(x,y) = \cos(2\pi\omega(x \sin(\alpha) - y \cos(\alpha)) + 2\pi\varphi) \quad (3.2)$$

$$H_{R,F}(x,y) = \begin{cases} 1 & , \quad 0 \leq \sqrt{x^2 + y^2} < R - F \\ \frac{1}{2} \left(1 + \cos \left(\frac{\pi(\sqrt{x^2 + y^2} + F - R)}{F} \right) \right) & , \quad R - F \leq \sqrt{x^2 + y^2} < R \\ 0 & , \quad \textit{sonst} \end{cases} \quad (3.3)$$

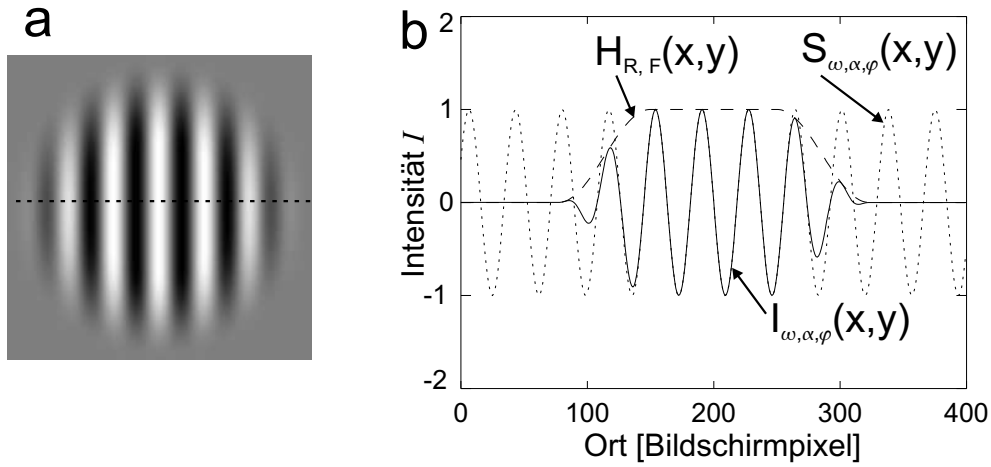


Abbildung 3.1: (a) Zeigt ein Beispiel für die verwendeten Reize. (b) Querschnitt durch die Helligkeitsverteilung des Reizes. Der Reiz $I_{\omega, \alpha, \varphi}(x, y)$ wird berechnet als Produkt eines Sinusgitters $S_{\omega, \alpha, \varphi}(x, y)$ mit einer Hüllfunktion $H_{R, F}(x, y)$.

dabei ist

ω : Ortsfrequenz des Gitters in Längeneinheit⁻¹

α : Orientierung des Gitters

φ : Phasenlage des Gitters

R : Radius der Hüllfunktion

F : Breite der Cosinus-Flanke

Die zur Darstellung auf dem Bildschirm verwendeten Index-Einträge k in der Farbpalette (zur Intensitätsmodulation im Programm verwendet) ergeben sich dann mit:

$$k(x, y) = (k_{max} - k_{min}) \cdot \frac{1}{2} (1 + I_{\omega, \alpha, \varphi}(x, y)) \quad (3.4)$$

mit $k(x, y)$: Farbindex für die Bildschirmkoordinaten (x,y)

k_{min}, k_{max} : minimaler und maximaler Wert in der Farbpalette

Reizparameter

Da die neuronalen Antworten in V1 stark von der Orientierung abhängen, mussten mindestens vier Orientierungen verwendet werden ($\alpha \in \{0^\circ, 45^\circ, 90^\circ, 135^\circ\}$). Die

	langeames Reizverfahren	Schnelltest
ω_1	0.49 P/°	0.70 P/°
ω_2	0.77 P/°	1.04 P/°
ω_3	1.21 P/°	1.56 P/°
ω_4	1.89 P/°	2.32 P/°
ω_5	2.97 P/°	3.46 P/°
ω_6	4.67 P/°	5.17 P/°
ω_7	7.33 P/°	7.72 P/°
ω_8	11.52 P/°	11.52 P/°

Tabelle 3.1: Ortsfrequenzen der Sinusgitter

Phasenlage wurde in drei Stufen variiert ($\varphi \in \{0, \frac{1}{3}2\pi, \frac{2}{3}2\pi\}$). Für die Ortsfrequenzen war ein Bereich zwischen 0,5 und 15 Perioden/°Sehwinkel (im Folgenden P/°) zu erwarten ([DV82],[Fos85]). Dieser Bereich konnte für die hohen Ortsfrequenzen nicht ganz abgedeckt werden, da eine Periode des Sinusgitters von wenigstens sechs Pixeln auf dem Monitor dargestellt werden sollte. Bei einem maximalen Monitor-Abstand von 1,8 m waren 11,5 P/° die obere Grenze. Die untere Grenze wurde so gewählt, dass innerhalb des Radius R der Hüllfunktion mindestens eine ganze Sinus-Periode repräsentiert ist. Dies war bei 0,5 P/° noch gewährleistet. Der Ortsfrequenz-Bereich von 0,5 bis 11,5 P/° wurde in acht Schritten logarithmisch abgetastet, so dass benachbarte Ortsfrequenzen immer im gleichen Verhältnis zueinander standen (0,65 Oktaven, siehe Tabelle 3.1). Dies berücksichtigt die Weber-Funktion für die Wahrnehmung. Für den Schnelltest wurde die untere Grenze versehentlich auf 0,7 P/° eingestellt. Da zum Bestimmen der Vorzugs-Ortsfrequenzen zwischen den gemessenen Ortsfrequenzen ideal interpoliert wird (siehe Abschnitt 3.3.4), beeinträchtigt dies jedoch nicht den Vergleich beider Verfahren. Aus den acht Ortsfrequenzen, vier Orientierungen und drei Phasenlagen ergibt sich ein Parameterraum mit 96 Reizkombinationen.

Mazer und Mitarbeiter [Maz02] haben bei ihren Messungen keinen signifikanten Einfluss der Reizgröße auf die Ortsfrequenz-Charakteristik gefunden. Um die Zahl der Reizkombinationen nicht noch weiter zu erhöhen, wurde auf eine Variation des Radius der Hüllfunktion verzichtet. Abbildung 3.2 zeigt die spektralen Eigenschaften der Hüllfunktion (a) und der Reize (b).

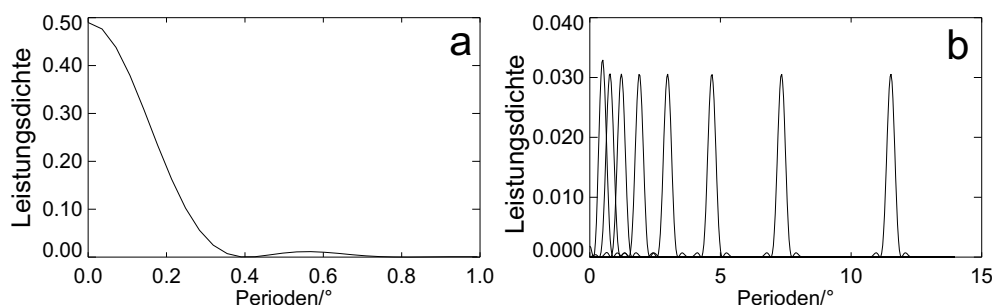


Abbildung 3.2: Spektrale Eigenschaften der verwendeten Reize. (a) (Betragsquadrat-)Spektrum der Hüllfunktion H. (b) (Betragsquadrat-)Spektren der Reizgitter (siehe Abbildung 3.1).

Korrektur der Intensitätskennlinie des Stimulus-Monitors

Zur Darstellung der Reize diente ein 18“-TFT-Flachbildschirm (SHARP LL-T1811W 18“ Black TFT). Die Bildwiederholrate betrug 85 Hz bei einer Auflösung von 800×600 Pixeln. Im gewählten Grafikmodus konnten 64 verschiedene Grauwerte dargestellt werden. Diese werden über eine sogenannte *Farbpalette* mit 64 Index-Einträgen angesprochen.

Damit das Helligkeitsprofil der Gitter wirklich sinusförmig erscheint, muss die wahrgenommene Lichtintensität im Verlauf der Farbpalette gleichmäßig zunehmen. Entsprechend dem Weber-Fechnerschen Gesetz [Dud96] müssen dazu bei einem gegebenen Abstand zweier Indices der Farbpalette die vom Monitor dargestellten Luminanz-Werte im gleichen Verhältnis stehen (exponentielle Kennlinie).

Die Luminanz-Kennlinie des Monitors wurde mit einem Spektrometer (SpektraspotTM Photo Research Div. Kollmorgen Corp.) ausgemessen. Da sie nicht exponentiell war (Abbildung 3.3a), musste die Farbpalette entsprechend angepasst werden. Der Monitor wurde so eingestellt, dass die 64 Grauwerte den ganzen Kontrastbereich ausnutzen (Abbildung 3.3b). Die Farbpalette wurde so angepasst, dass das Verhältnis der Luminanz-Werte im Verlauf der Farbpalette gleich blieb (Abbildung 3.3c).

3.1.2 Verlauf eines Einzeldurchganges

Für die Messungen musste das Tier *Fixationsaufgaben* lösen. Dabei wird ein kleiner, grüner Fixationspunkt eingeblendet, den das Tier *fixieren* muss, während verschiedene Reizmuster eingeblendet werden. Falls es wegschaut ($\pm 0,5^\circ$ Schwinkel), wird der

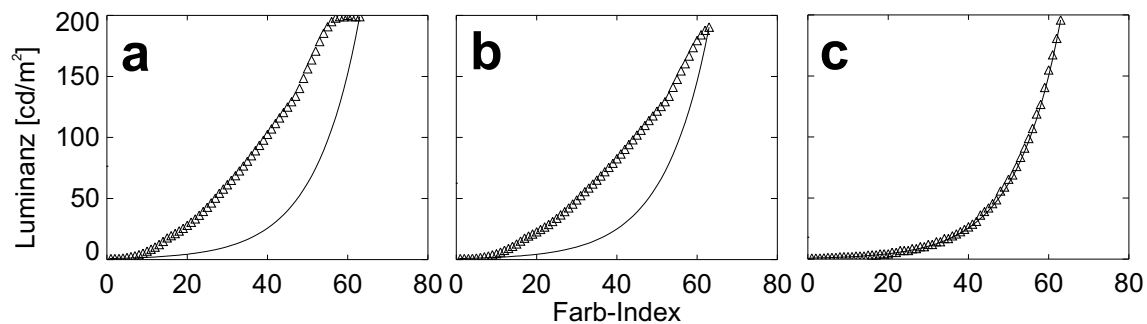


Abbildung 3.3: (a) Luminanz-Kennlinie des Monitors (\triangle) und angestrebter exponentieller Verlauf zwischen Minimum und Maximum (durchgezogene Linie). (b) Der Monitor wurde so eingestellt, dass mit den verfügbaren 64 Grauwerten der gesamte Kontrastbereich ausgenutzt wurde. (c) Anpassung der *Farbpalette*, so dass bei gleicher Differenz der Farb-Indices auch das Verhältnis der Luminanz-Werte gleich bleibt.

Einzeldurchgang ohne Belohnung abgebrochen (zur Überwachung der Blickrichtung siehe Abschnitt 3.2.1).

Nach einer zufällig variierten Zeit wird die Helligkeit des Fixationspunktes reduziert, und das Tier muss in einer begrenzten Zeit durch Loslassen des Schalthebels signalisieren, dass es dies gesehen hat. Tut es dies rechtzeitig (erfolgreicher Einzeldurchgang), so wird es mit Wasser belohnt.

Um die Daten statistisch sinnvoll auswerten zu können, sind pro Reizkombination mindestens zehn Reizeinblendungen erforderlich. Wenn in jedem Einzeldurchgang nur ein Reiz präsentiert wird, ist dies bei 96 Reizkombinationen sehr zeitaufwendig (fast 1000 Einzeldurchgänge sind nötig). Daher wurde zusätzlich untersucht, ob die Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik auch mit einem Schnelltest bestimmt werden kann.

Langsames Verfahren

Durch Berühren seines Schalthebels kann der Affe einen Einzeldurchgang auslösen. Daraufhin wird der Fixationspunkt eingeblendet. Sobald der Affe darauf schaut, beginnt die Aufnahme. Nach einem 500 ms langen Vorlaufintervall wird der jeweilige Reiz eingeschaltet und bleibt stehen. Nach 700 ms plus einem zufälligen Zeitintervall zwischen 0 und 200 ms wird die Helligkeit des Fixpunktes reduziert, der Affe muss den Schalthebel loslassen und wird (bei Erfolg) belohnt.

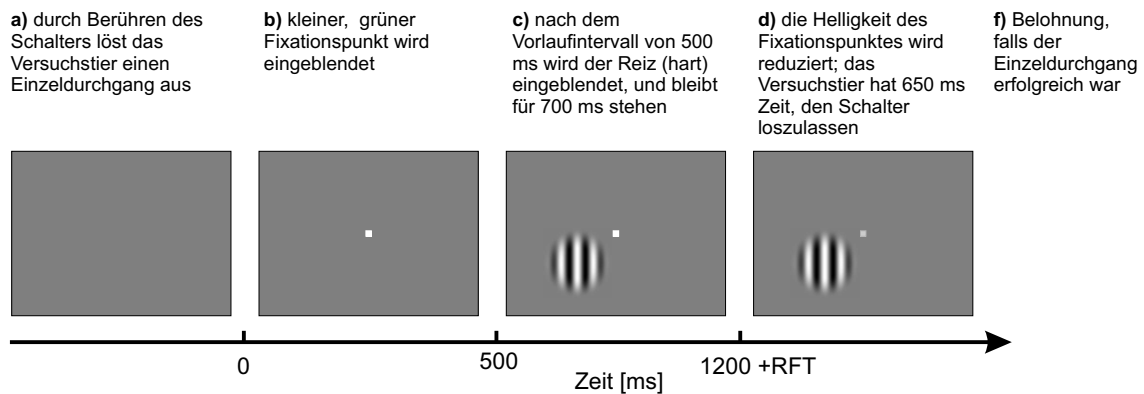


Abbildung 3.4: Ablauf eines Einzeldurchganges beim langsamen Verfahren. Nach einem 500 ms langen Vorlaufintervall wird der Reiz eingeschaltet. Nach 700 ms plus einer zufälligen Zeitspanne (RFT: *random fixation time*) wird die Helligkeit des Fixationspunktes reduziert.

Schnelltest

Bei dieser Methode wurden in einem Einzeldurchgang verschiedene Gitter-Reize nacheinander einzeln (in konstantem Takt) eingeblendet. Nach der Vorlaufphase (wie oben) werden die Reize in zufälliger Reihenfolge eingeschaltet, und bleiben jeweils für vier Bildschirmtakte (47,2 ms) stehen. Nach dieser 3500 ms dauernden Reizphase wird die Helligkeit des Fixationspunktes reduziert (während die Reizsequenz unverändert weiterläuft). Der Affe muss dann schnell genug den Schalter loslassen, und wird bei Erfolg belohnt (Abbildung 3.5).

Als Kontrollreiz wurde zwischendurch (mit der gleichen Wahrscheinlichkeit und Einblenddauer wie einer der Gitterreize) ein *Hintergrundreiz* eingeblendet, bei dem nur der Hintergrund und der Fixpunkt zu sehen waren [Bre02].

Die 97 Reizbilder wurden vor der Messung berechnet und im Arbeitsspeicher des Reizcomputers abgelegt. Die Reizsequenz wurde mit dem Zufallsgenerator in Pascal erzeugt.

3.1.3 Verlauf eines Versuchstages

Nach dem Einfahren der Elektroden und dem Kallibrieren des Kamerasystems, mit dem die Blickrichtung überwacht wurde, wurden fünf verschiedene Messungen durchgeführt:

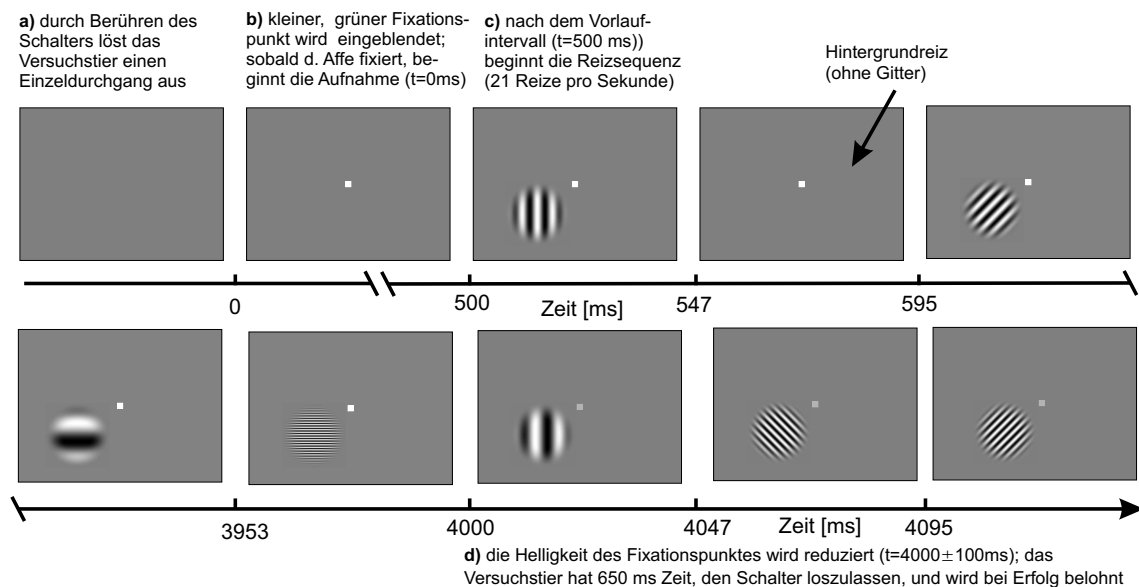


Abbildung 3.5: Einzeldurchgang beim Schnelltest. Zusätzlich zu den den 96 verschiedenen Gitterreizen wurde ein Hintergrundreiz eingeblendet (mit der gleichen Wahrscheinlichkeit wie ein einzelner Gitterreiz).

1. Mit der RF-Cinematogramm-Methode (Abschnitt 3.2.3) wurden die Position und die Größe der klassischen rezeptiven Felder (cRF) bestimmt, und gleich während des Experiments ausgewertet. Damit konnten die Reize für die folgenden Messungen genau im Bereich der cRF platziert werden.
2. Als zweites wurden die klassischen rezeptiven Felder mit zufälliger, Computergesteuerter Variation des Monitor-Abstandes in drei verschiedenen Entfernungen gemessen.
3. Danach wurde mit dem Schnelltest die Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik bestimmt.
4. Anschließend folgte die langsame Methode zum Bestimmen der Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik.
5. Als letzte Messung folgte ein Paradigma, mit dem Mechanismen der Entfernungs- und Größeninvarianz untersucht wurden. Dazu wurden radialsymmetrische Reize mit einer Kontrastkante im Bereich der rezeptiven Felder in drei Entfernungen präsentiert, während das Versuchstier auf den Fixationspunkt schaute.

3.1.4 Training des Versuchstiers

Die Messungen wurden an einem wachen männlichen Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) namens „Hannibal“ durchgeführt. In den Wochen vor dem Experiment wurde das Versuchstier darauf trainiert, verschiedene Fixationsaufgaben zu lösen (siehe 3.1.2). Der Zeitablauf während des Trainings war ähnlich wie im Experiment. Die Behandlung des Tieres erfolgte entsprechend der Bestimmungen des Deutschen Tierschutzgesetzes.

3.2 Datenaufnahme

3.2.1 Aufbau des Labors

Um die Aktivität der Neurone im primären Sehkortex abzuleiten, wurden 16 Quarzglas-isolierte Platin-Wolfram-Mikroelektroden verwendet [Eck93b]. Die Elektroden waren in einem quadratischen 4×4 -Gitter angeordnet (Abstand: $750 \mu\text{m}$ an den Versuchstagen vom 20.3. bis 26.3.2002 bzw. $500 \mu\text{m}$ vom 27.3. bis 29.3.2002). Die Elektroden können durch Motorsysteme einzeln eingefahren werden. Im Schädelknochen des Affen war ein verschließbarer und leicht wieder zu öffnender Zylinder aus Kunststoff (eine sogenannte *Kammer*) mit 9 mm Durchmesser implantiert. Durch diesen künstlichen Zugang zum Kortex können die Elektroden schmerzfrei durch die intakte *Dura mater* (Hirnhaut) eingeführt werden. Während einer Messung ist der Kopf des Versuchstieres fixiert.

Abbildung 3.6 zeigt den Aufbau des Primatenlabors der AG Neurophysik. Die mit den Elektroden registrierten Potentiale werden über einen Vorverstärker und verschiedene analoge Signalfilter (SUA, LFP, MUA, siehe Abschnitt 3.2.2) an einen Analog-Digital-Wandler (CED 1401 plus) übertragen. Sie werden mit einer Abtastrate von 500 Hz digitalisiert, und vom Aufnahme-Computer (REC) gespeichert. Es können jeweils nur 15 der 16 Kanäle aufgenommen werden, da auf einem Kanal das Augenpositions-Signal registriert wird. Am Primatenstuhl ist ein Schalthebel befestigt. Berühren und Loslassen des Hebels, sowie Bewegungen des Schalters nach oben oder unten werden vom Reiz-Computer (STM) registriert. Das Reizprogramm kontrolliert die Darstellung der Reize auf dem Monitor, und sendet jeweils ein *Trigger-Signal* an den Aufnahme-Computer, wenn ein Reiz eingeschaltet wird. Für jeden erfolgreichen Einzeldurchgang wird der Affe belohnt. Dazu wird durch ein

Signal des Reiz-Computers das Magnet-Ventil des Wasserbehälters kurz geöffnet. Die Laborumgebung ist in [Fri96] genau beschrieben.

Blickrichtungskontrolle

Die Blickrichtung eines Auges wird mit einem Infrarot-Kamera-System überwacht (Entwicklung der AG Neurophysik der Universität Marburg). Ein Auge wird mit Infrarot-Leuchtdioden beleuchtet. Die auf das Auge gerichtete Digital-Kamera sendet die Bilder des Auges an den Augenpositions-Rechner. Dieser filtert aus dem Kamera-Bild die Pupille heraus, und berechnet aus dem Schwerpunkt der Pupille die Blickrichtung. Vor der Messung muss das Augenpositionssystem kalibriert werden. Dazu werden an verschiedenen Stellen auf dem Reizmonitor Fixationspunkte eingeblendet. Die für diese Stellen berechneten Schwerpunkte dienen dann als Stützstellen, um den Kamera-Koordinaten Bildschirm-Koordinaten zuzuordnen. Während der Messung kann mit diesem System überprüft werden, ob das Versuchstier tatsächlich auf den Fixationspunkt schaut. Damit wird gewährleistet, dass mehrmals auf dem Monitor präsentierte Reize an der gleichen Stelle auf der Retina abgebildet werden. Schaut das Versuchstier weg, wird der Einzeldurchgang ohne Belohnung abgebrochen. Die Genauigkeit des Systems beträgt $0,05^\circ$ Sehwinkel Ortsauflösung bei einer Zeitauflösung von 225 Hz.

3.2.2 Signalfilter

Lokale Feldpotentiale

Die lokalen Feldpotentiale (LFP) sind extrazellulär registrierte Signale. Sie wurden mit einem Bandpass zwischen 1 Hz und 141 Hz aus dem Rohsignal (0,1 Hz - 10 kHz) herausgefiltert [Fri96]. Die durch Aktionspotentiale von Neuronen hervorgerufenen schnellen Potentialänderungen sind dadurch im LFP-Signal praktisch nicht mehr enthalten. Die Mikroelektroden nehmen Signale aus den Zellzwischenräumen auf, die ohm'sche Eigenschaften haben, d. h. dort überlagern sich die extrazellulären Signale vieler Neuronen linear. Statistisch unabhängige Signale mitteln sich heraus, wenn viele Neuronen lokal einen Beitrag machen. Das LFP-Signal besteht daher vor allem aus synchronisierten Komponenten aus dem Eingangsbereich der lokalen Neuronenpopulation in der Nähe der Elektrodenspitze (effektiver Radius $\approx 400 \mu m$), die durch *postsynaptische Potentiale* (PSPs) und entsprechende extrazelluläre Ausgleichsströme hervorgerufen werden.

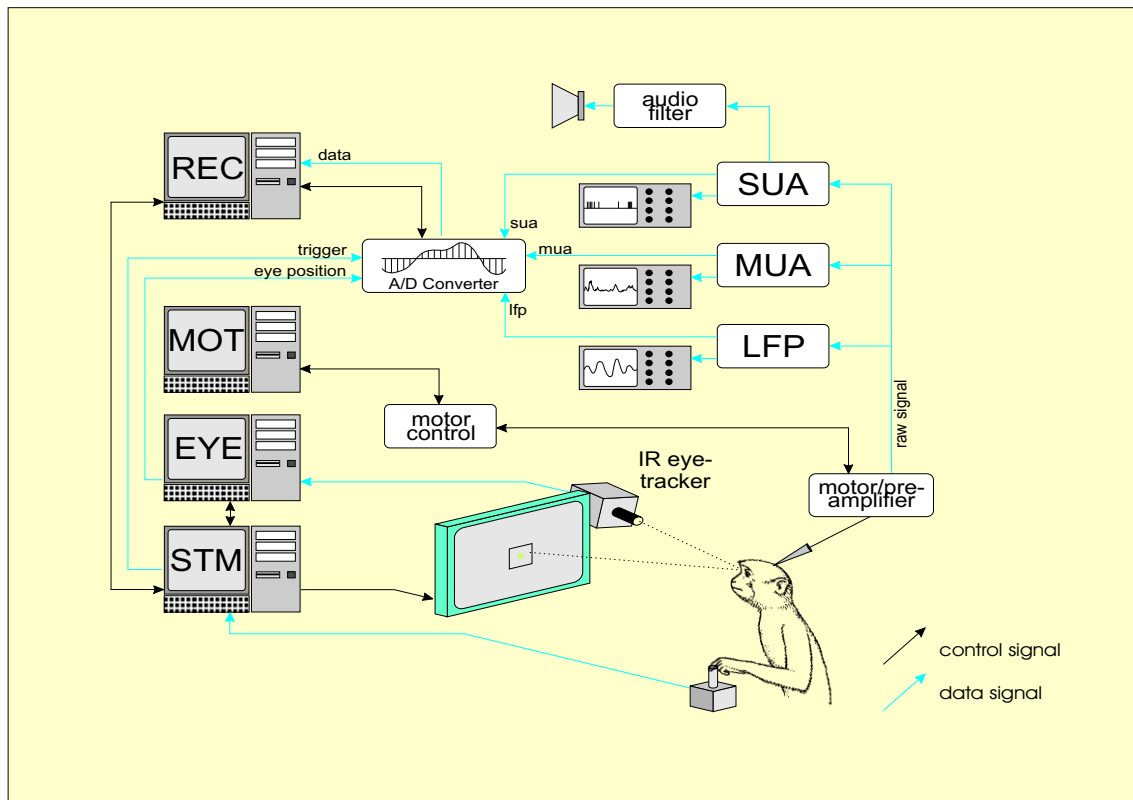


Abbildung 3.6: Aufbau des Primatenlabors (Abbildung von Hans Jörg Brinks-meyer, AG Neurophysik). Der Stimulations-Computer (STM) steuert den Mo-nitor an und registriert das Berühren des Schalthebels. Der Augenpositions-Computer (EYE) wertet das Infrarot-Kamera-Bild aus, und schickt die Blickrichtungs-Koordinaten an STM. Die Elektroden werden einzeln über Mo-torsysteme per Computer (MOT) gesteuert . Der Aufnahme-Computer (REC) speichert die digitalisierten Signale und die von STM übermittelten Daten des Reizprogramms. Die von den Elektroden registrierten Potentiale werden ver-stärkt, analog gefiltert (MUA, LFP, SUA) und digitalisiert.

Aktionspotentiale von Zellgruppen

Mit „Multi Unit Activity“ (MUA) werden die extrazellulär überlagerten Aktionspotentiale einer Neuronengruppe in der Nähe der Elektrodenspitze bezeichnet (effektiver Radius $\approx 50 \mu\text{m}$). Das MUA-Signal wurde durch Breitbandfilterung von 1 kHz bis 10 kHz (Extraktion der Aktionspotentiale) und anschließende Vollwellengleichrichtung erzeugt; danach genau so wie das LFP-Signal tiefpassgefiltert und mit 500 Hz abgetastet [Fri96]. Das MUA-Signal ist ein Maß für die lokale momentane Impulsdichte. Auch bei MUA können sich statistisch unabhängige Signalkomponenten herausmitteln, wenn genügend viele Neuronen zu ihm beitragen (dies ist bei MUA aufgrund des kleineren Einzugsbereiches viel weniger erfüllt als bei LFP). Daher wird es evtl. von den synchronisierten Anteilen des Signals stärker bestimmt als von den unabhängigen.

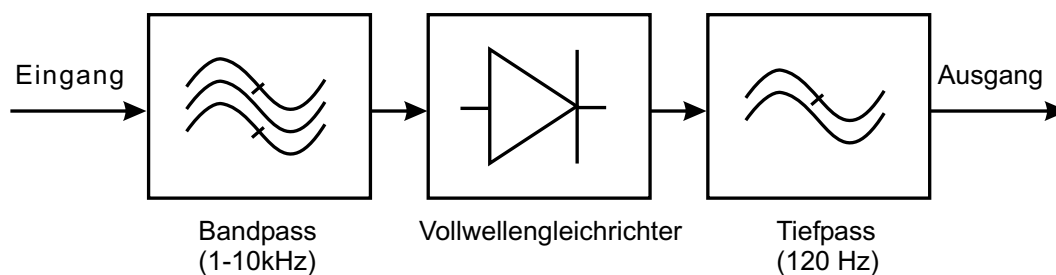


Abbildung 3.7: Das MUA-Signal wird durch Bandpassfilterung, Vollwellengleichrichtung und anschließende Tiefpassfilterung erzeugt. [Sch95]

3.2.3 Kartieren der klassischen rezeptiven Felder

Als erste Messung an einem Versuchstag werden Position und Größe der klassischen rezeptiven Felder (cRF) ermittelt. Das cRF eines visuellen Neurons oder einer lokalen Neuronengruppe ist ein Bereich im Sehraum, von dem aus durch Einschalten eines kleinen Lichtreizes seine Aktivierung beeinflusst werden kann. Bei der RF-Cinematogramm-Methode [Eck93a] werden in schneller Abfolge an zufälligen Positionen auf dem Reizmonitor Lichtreize (mit Gauss-förmiger Helligkeitsverteilung) dargestellt, während das Versuchstier auf den Fixationspunkt sieht. Dann wird für jede Bildschirm-Position berechnet, ob und wie stark die Antwort der jeweiligen Elektrode von dort aus beeinflusst werden kann. Dies geschieht durch Korrelation der Zeitpunkte, zu denen dort ein Reiz eingeblendet wurde mit den Signalen der

verschiedenen Elektroden. (Für genauere Ausführungen zum RF-Cinematogramm siehe [Sch96].) Die RF-Cinematogramm-Messung wurde während des Experiments sofort ausgewertet. Damit konnten für die danach folgenden Paradigmen die Reize genau in die klassischen rezeptiven Felder der aufgezeichneten Signale von jeder Elektrode gelegt werden.

3.2.4 Einfahren der Elektroden

Die Elektrodenmatrix [Eck93b] wurde so positioniert, dass die Führungsröhrchen der Elektroden auf der Dura mater aufliegen. Die Elektroden wurden dann einzeln mit Hilfe des Steuercomputers für die Schrittmotoren durch die Dura in den Kortex eingefahren (Geschwindigkeit etwa $25 \mu\text{m}/\text{s}$). Die Rohsignale wurden dabei über einen Lautsprecher sowie am Oszilloskop überwacht. Sobald in dem Signal eine deutliche Spike-Aktivität zu erkennen war, konnten wir sicher sein, dass sich die Elektrodenspitze in den oberen Schichten des Kortex befindet. Die Elektroden wurden dann noch um weitere $100 \mu\text{m}$ vorgefahren [Bri99]. Anschließend wurde mit einem per Computer-*Maus* bewegbaren Balkenreiz getestet, ob die registrierten Signale wirklich auf visuelle Reize reagieren. War dies nicht der Fall, so wurde durch leichtes Vor- oder Zurückfahren der Elektrode versucht, an einer geeigneteren Stelle abzuleiten.

3.3 Datenauswertung

3.3.1 Peri-Stimulus-Time-Histogram (PSTH)

Das neuronale Antwort-Signal auf eine einzelne Reizeinblendung setzt sich zusammen aus einem Anteil, der durch den Reiz kausal bedingt ist und weiteren davon statistisch unabhängigen Komponenten (wie z. B. Spontan-Aktivität) die nichts mit dem eingeblendeten Reiz zu tun haben. Wenn die anderen Signalanteile ähnliche Amplituden und spektrale Eigenschaften haben wie der reizbedingte Anteil, so ist dieser im Signal des Einzeldurchganges nicht direkt zu erkennen. Daher wird durch Mittelung über mehrere Einzeldurchgänge mit identischem Reiz ein sogenanntes *Peri-Stimulus-Time-Histogram (PSTH)* berechnet (Gleichung 3.5). Das PSTH ($P(\tau)$) gibt (theoretisch nach ∞ vielen Reizwiederholungen) für den Zeitpunkt τ den Signalanteil wieder, der fest an den Zeitpunkt der Reizeinblendung gekoppelt

ist. Hier kann nur eine grobe Schätzung dieses deterministischen Anteils gemacht werden, weil die Zahl der Reizwiederholungen auf 10 bis 30 beschränkt war.

$$P(\tau) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N s(\tau - t_{E_i}) \quad (3.5)$$

dabei ist

- $s(t)$: Signal zum Zeitpunkt t
- i : Nummer der Reizeinblendung
- t_{E_i} : Trigger-Zeitpunkt der Reizeinblendung

Von den PSTHs wurde jeweils der Mittelwert während des Vorlaufintervalls abgezogen:

$$P^*(\tau) = P(\tau) - \overline{P_{VL}} \quad (3.6)$$

$$\overline{P_{VL}} = \frac{1}{t_{VL}} \int_{-t_{VL}}^0 P(\tau) d\tau$$

mit t_{VL} : Länge des Vorlaufintervalls

Werden zur Berechnung des PSTHs alle Reizeinblendungen verwendet, so nenne ich dies hier *Gesamt-PSTH*. Beim Mitteln über die Einzeldurchgänge mit identischen Reizparametern erhält man für jeden der 96 Kombinationen aus Ortsfrequenz (ω), Orientierung (α) und Phasenlage (φ) ein reizspezifisches PSTH ($P_{\omega,\alpha,\varphi}^*$), bzw. nach Mittelung über die PSTHs der drei Phasenlagen $P_{\omega,\alpha}^*$. Damit kann man die Abhängigkeit der neuronalen Antwort von den Reizparametern untersuchen.

3.3.2 Korrelation zwischen Signalen und Stimulus-Sequenz

Zur Auswertung der Signale beim Schnelltest wurde für jede Reizbedingung die Korrelation zwischen den neuronalen Signalen und der *Reizfunktion* bestimmt. Die

Reizfunktion $R(t)$ gibt an, zu welchen Zeitpunkten ein bestimmter Reiz eingeschaltet wurde:

$$R_{\omega,\alpha,\varphi}(t) = \sum_{i=1}^N \delta(t - t_{E_i}) \quad (3.7)$$

mit $\delta(t)$: Dirac-Funktion

t_{E_i} : Zeitpunkte, zu denen der Reiz

mit den Parametern $(\omega, \alpha, \varphi)$ eingeschaltet wurde.

Die Korrelation der Reizfunktion $R(t)$ mit den Signalen $s(t)$ führt auf das im vorherigen Abschnitt beschriebene PSTH (Gleichung 3.5, [Lük79]).

3.3.3 Reiz-Antwort-Latenzzeit

Am PSTH kann man bei guter Reiz-Antwort-Kopplung die *Latenzzeit* ablesen, das ist die Zeit, die vom Beginn des Reizes bis zur ersten Reaktion der Zelle vergeht. Sie wurde hier definiert als der Zeitpunkt, zu dem das PSTH erstmals die Hälfte seines Maximalwertes überschreitet.

$$t_L = \min \left\{ t \mid P^*(t) > \frac{1}{2} \max(P^*) \right\} \quad (3.8)$$

Um für den Schnelltest die mittleren Latenzzeiten zu berechnen, wurde die Periodizität der Stimulus-Sequenz ausgenutzt, die sich auch in den PSTHs widerspiegelt: Das Gesamt-PSTH variiert mit der Frequenz der Stimulation (21,2 Hz). Für den im Verlauf der Stimulus-Sequenz eingestreuten Hintergrundreiz (siehe Abschnitt 3.1.2) wurde ebenso ein PSTH berechnet. Das Zeitfenster, in dem im Gesamt-PSTH die Aktivität zunimmt, im Hintergrundreiz-PSTH jedoch abfällt, ist die erste reizspezifische Antwort. Der Beginn dieses Anstiegs im Gesamt-PSTH wurde als mittlere Latenzzeit gewertet.

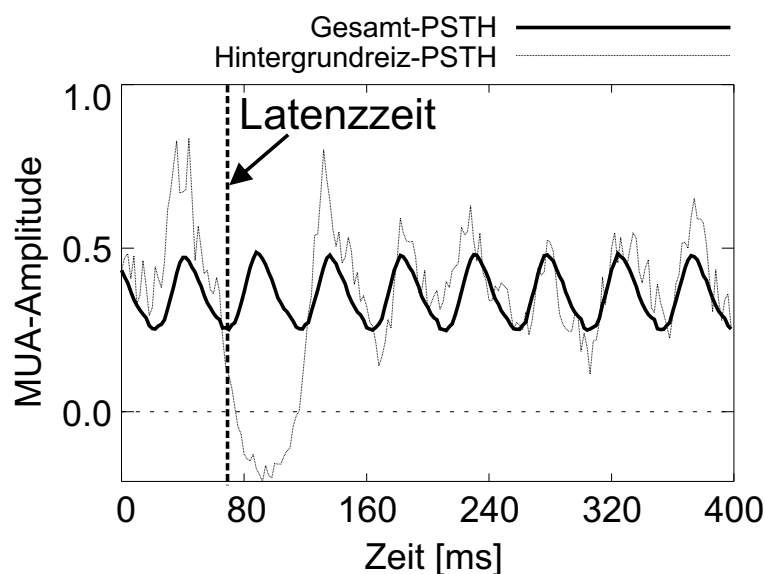


Abbildung 3.8: Berechnung der Latenzzeit beim Schnelltest aus MUA-PSTHs. Während des zweiten Anstiegs im Gesamt-PSTH ist im Hintergrundreiz-PSTH ein starker Abfall zu sehen. Der Beginn dieses Anstiegs im Gesamt-PSTH wurde als Latenzzeit gewertet.

3.3.4 Karten der Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik

Für jede Reizbedingung wurde ein Maß für die Aktivierung bestimmt. Dazu wurde das PSTH über ein Zeitintervall von t_1 bis $t_1 + \Delta t$ gemittelt. Zunächst wurde das Zeitintervall ab $t_1 = t_L$ (Latenzzeit) gewählt, mit $\Delta t = 20 \text{ ms}$.

$$A(\omega, \alpha) = \frac{1}{\Delta t} \int_{t_1}^{t_1 + \Delta t} P_{\omega, \alpha}^*(t) dt \quad (3.9)$$

Die so entstehende Funktion $A(\omega, \alpha)$ wurde ideal interpoliert (siehe unten), und als Farbkarte dargestellt (Abbildung 3.9).

Ideale Interpolation durch Faltung mit $\frac{\sin x}{x}$

Die berechneten Karten zur Charakterisierung der Orientierungs- und Ortsfrequenzempfindlichkeit wurden durch Faltung mit $\frac{\sin x}{x}$ ideal interpoliert. Falls das Abtast-Theorem eingehalten wurde, kann man mittels idealer Interpolation das kontinuierliche Ausgangs-Signal exakt zurückgewinnen [Lük79]. Eine weitere Eigenschaft

dieser Methode ist, dass an den Abtaststellen der Wert der interpolierten Funktion mit den Abtastwerten übereinstimmt.

Für eine eindimensionale Funktion $s(nT)$, $n \in \mathbb{N}$, deren Werte an den Stellen nT bekannt sind, wird die kontinuierliche, interpolierte Funktion $s(t)$ berechnet mit:

$$s(t) = \sum_{n=-\infty}^{\infty} s(nT) \cdot \text{si} \left(\pi \frac{t - nT}{T} \right) \quad (3.10)$$

mit $\text{si}(x) = \frac{\sin x}{x}$

Die interpolierte Funktion $s(t)$ kann dann mit der gewünschten höheren Auflösung abgetastet werden. Bei einer zweidimensionalen Funktion $s(n_1T_1, n_2T_2)$, $n_1, n_2 \in \mathbb{N}$ wird zunächst jede Zeile n_2 über die Spalten n_1 interpoliert. Man erhält für jede Zeile n_2 eine Funktion $s(t_1, n_2T_2)$. Diese wird in der gewünschten Auflösung abgetastet und dann spaltenweise interpoliert.

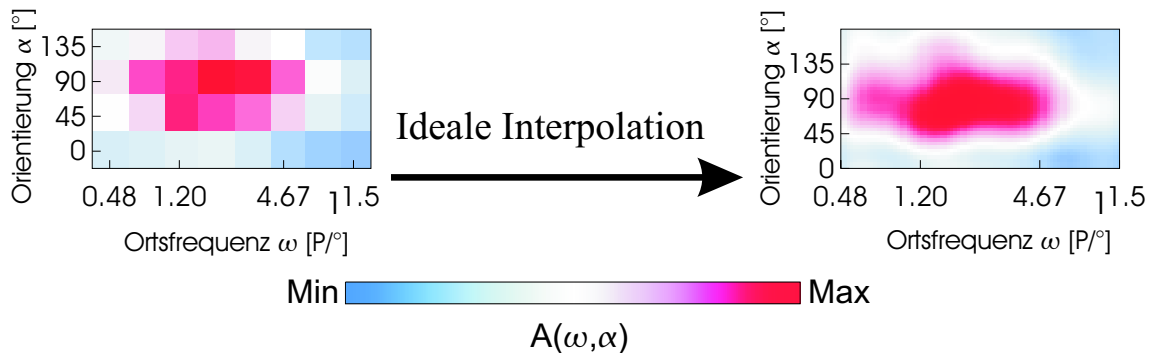


Abbildung 3.9: Ideale Interpolation durch Faltung mit $\frac{\sin x}{x}$. Links: Jeder Reizkombination aus Ortsfrequenz und Orientierung ist ein Aktivitätswert $A(\omega, \alpha)$ zugeordnet (diskretes 8×4 -Gitter). Rechts: Durch ideale Interpolation kann auch der Verlauf zwischen den Gitterpunkten bestimmt werden (vorausgesetzt, das Abtasttheorem wurde eingehalten [Lük79]).

Aus diesen Karten kann man ablesen, auf welche Kombination von Ortsfrequenz und Orientierung die Neuronengruppe in der Nähe der Elektrodenspitze in dem gewählten Zeitintervall am stärksten reagiert. Die optimale Ortsfrequenz ω_{opt} und die optimale Orientierung α_{opt} wurden definiert als die Werte ω und α , bei denen $A(\omega, \alpha)$ maximal wird:

$$A(\omega_{opt}, \alpha_{opt}) = \max [A(\omega, \alpha)]. \quad (3.11)$$

Um die Bandbreite der Ortsfrequenz-Charakteristik zu bestimmen, wurde die Antwortstärke $A(\omega_{opt}, \alpha_{opt})$ über die Orientierungen gemittelt, und dann jeweils die untere (ω_{ug}) und obere Grenze (ω_{og}) berechnet, wo die Antwortstärke nur noch den halben Wert zwischen Minimum und Maximum von $A(\omega_{opt}, \alpha_{opt})$ hat. Die Bandbreite wurde definiert als $B = \log_2 \frac{\omega_{og}}{\omega_{ug}}$ in Oktaven angegeben [Fos85].

3.3.5 Signifikanz-Test für Mittelwerte

Um zu testen, ob die Mittelwerte zweier voneinander abhängiger Verteilungen signifikant verschieden sind, wird der Student-t-Test für abhängige Stichproben verwendet. $X = (X_1, \dots, X_n)$ und $Y = (Y_1, \dots, Y_n)$ seien Zufallsvariablen mit den Mittelwerten μ_x und μ_y , und D die Differenz $D = X - Y$. D_1, \dots, D_n seien unabhängig, identisch $N(\mu_d, \sigma^2)$ -verteilt. Die zu testende Hypothese H_1 sei $\mu_x > \mu_y$, also $\mu_d > 0$. Die Nullhypothese ist $H_0 : \mu_d \leq 0$. $d = (d_1, \dots, d_n)$ sei eine Realisierung der Zufallsvariable D (Stichprobe). Die α -Fehlerwahrscheinlichkeit (Wahrscheinlichkeit, die Nullhypothese fälschlicherweise zu verwerfen) berechnet sich dann mit:

$$\alpha = P(H_0) = t_{n-1}(T[d]) \quad (3.12)$$

$$\text{mit } T[d] = \sqrt{n} \frac{\bar{d}}{\hat{\sigma}}$$

$$\bar{d} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n d_i \quad (\text{arithmetisches Mittel})$$

$$\hat{\sigma} = \sqrt{\frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (d_i - \bar{d})^2} \quad (\text{empirische Standardabweichung})$$

$$t_{n-1}(T) : \text{Verteilungsfunktion der t-Verteilung für (n-1) Freiheitsgrade}$$

Bei großen n geht die Verteilung der Differenzen gegen die Normalverteilung (zentraler Grenzwertsatz). Bei kleinen Stichprobenumfängen ($n < 30$) muss die Voraussetzung erfüllt sein, dass sich die Differenzen in der Grundgesamtheit normalverteilen [Bor99].

4 Ergebnisse

An sieben Aufnahmetagen wurde nach Kartierung der klassischen rezeptiven Felder (cRF) die Empfindlichkeit für Ortsfrequenzen und Orientierungen gemessen. Dabei wurden nach einem Vorlaufintervall von 500 ms die Gitter-Reize eingeschaltet und blieben für 700 ms sichtbar (wie in Abschnitt 3.1.2 beschrieben). Von 86 Ableitstellen konnten auswertbare Daten gewonnen werden. An fünf Tagen wurde die Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik zusätzlich mit einem schnellen Verfahren untersucht. Dabei wurden nach dem Vorlaufintervall die Gitterreize in schneller Abfolge (21,2 Hz) präsentiert (siehe Abschnitt 3.1.2). Bei diesen Messungen lieferten 57 Ableitstellen auswertbare Daten.

4.1 Klassische rezeptive Felder (cRF)

Mit der RF-Cinematogramm-Methode wurden Position und Größe der klassischen rezeptiven Felder bestimmt. Sie lagen bei einer mittleren Exzentrizität von $2,3^\circ$ Sehwinkel ($\sigma = 0,5^\circ$) (Abbildung 4.1).

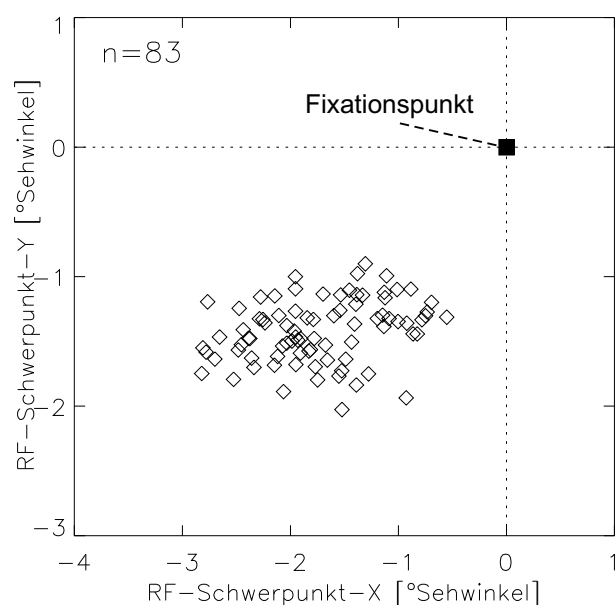


Abbildung 4.1: Schwerpunkte der rezeptiven Felder.

4.2 Langsame Reizung

4.2.1 Gesamt-PSTHs und Latenzzeit

Für die folgenden Auswertungen wurden jeweils die MUA-Signale verwendet. Abbildung 4.2 zeigt beispielhaft die MUA-Signale einer Elektrode von zwei Einzeldurchgängen bei verschiedenen Stimuli (unterschiedliche Orientierung, aber gleiche Ortsfrequenz). Während des Vorlaufintervalls ist die Spike-Aktivität in beiden Fällen gering. Etwa 60 ms nach der Einblendung des jeweiligen Sinusgitters ist in (a) ein starker und in (b) ein leichter Anstieg des MUA-Signals im Vergleich zur Aktivität im Vorlauf zu sehen. Im Beispiel (a) bleibt die Spike-Aktivität während der ganzen Reizphase deutlich erhöht.

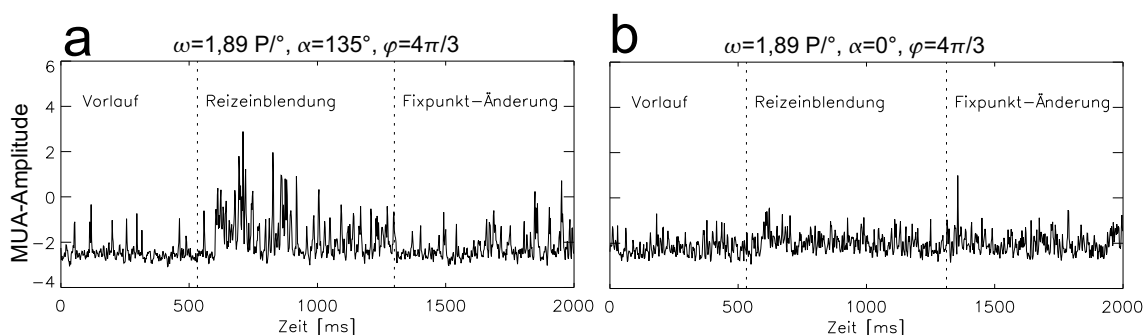


Abbildung 4.2: MUA-Signal von zwei Einzeldurchgängen. (Negative Werte sind willkürlich versetzt, „Null“ liegt bei -5 V des MUA-Demodulators.) Während des Vorlaufintervalls (0 ms bis 532 ms) ist nur der Fixations-Punkt zu sehen, danach wird der jeweilige Reiz eingeschaltet. (a) Etwa 60 ms nach Reizeinblendung steigt die MUA-Amplitude stark an und bleibt dann im Vergleich zum Vorlauf deutlich erhöht. (b) Der Amplituden-Anstieg des MUA-Signals ist schwächer als in (a).

Durch Mittelung über alle Einzeldurchgänge wurde für jede Elektrode das Gesamt-PSTH berechnet (siehe Abschnitt 3.3.1). Die mittlere Spontanaktivität im Vorlaufintervall wurde abgezogen. Im PSTH kann man für jede Elektrode den zeitlichen Verlauf der Reizantworten erkennen. Abbildung (4.3) zeigt vier Beispiele. Etwa 60-70 ms nach Reizeinblendung ist eine transiente Antwort zu beobachten: Die Impulsdichte nimmt stark zu, und fällt 30-40 ms später wieder steil ab, jedoch nicht bis auf das Vorlauf-Niveau. Im weiteren Verlauf der Reizphase bleibt die Impulsdichte im Vergleich zum Vorlauf auf einem deutlich erhöhten Niveau (tonische Antwort). In

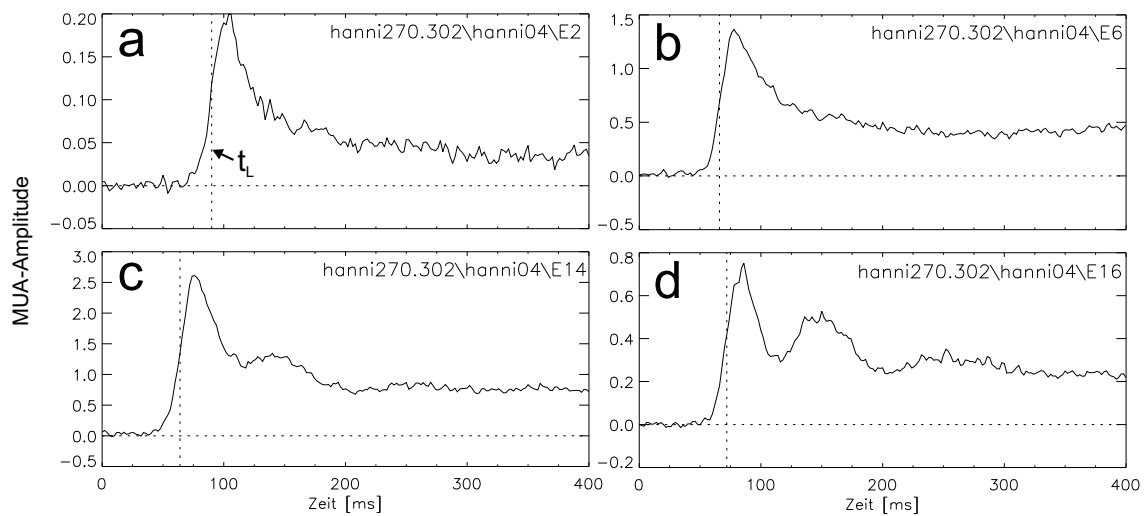


Abbildung 4.3: Beispiele für Gesamt-PSTHs der MUA-Signale. Die mittlere Spontanaktivität im Vorlaufintervall wurde abgezogen. Bei $t = 0$ ms wurden die Sinusgitter eingeschaltet. Die mittlere Latenzzeit t_L ist jeweils gekennzeichnet (halbe Höhe des Maximums, siehe Abschnitt 3.3.3).

manchen Fällen ist nach dem Abfall der transienten Antwort ein erneuter Aktivitätsanstieg zu sehen (Abbildung 4.3d).

Aus den Gesamt-PSTHs wurde für jede Elektrode die mittlere Latenzzeit berechnet (halbe-Höhe-Kriterium, siehe Abschnitt 3.3.3). Die Latenzzeiten liegen im Bereich zwischen 62 und 74 ms, nur in drei Fällen lagen sie höher. Der Mittelwert lag bei 68 ms (Abbildung 4.4).

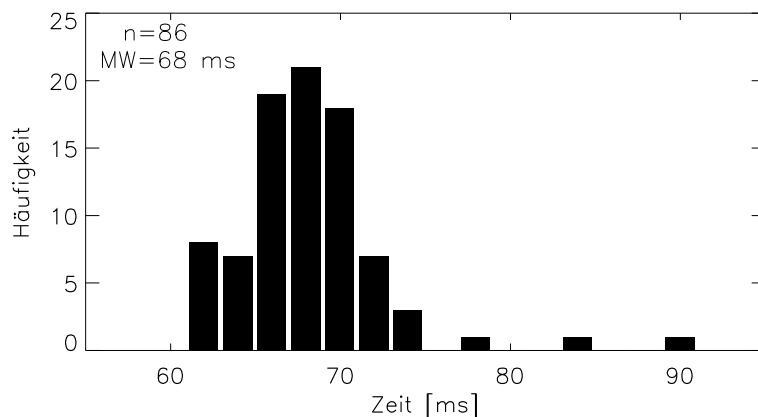


Abbildung 4.4: Verteilung der Latenzzeiten. Der Mittelwert liegt bei 68 ms.

4.2.2 Dynamik der Reizantworten

Reizspezifische PSTHs

Wenn man nicht über alle Einzeldurchgänge, sondern nur über die Einzeldurchgänge mit identischen Reizparametern mittelt, erhält man für jede der 96 Reizbedingungen (8 Ortsfrequenzen, 4 Orientierungen, 3 Phasen) je ein PSTH. Abbildung 4.5 zeigt die 96 PSTHs für einen Kanal (Messung vom 27.03.2002, Kanal 7). Von links nach rechts sind die Diagramme für die vier Orientierungen abgebildet und von oben nach unten die acht Ortsfrequenzen. In jedem Diagramm ist für jede der drei Phasenlagen je ein PSTH aufgetragen. Die Skala bezieht sich auf die mittlere Phase. Bei allen Reizbedingungen ist eine transiente Antwort mit unterschiedlicher Amplitude zu sehen. Sie ist am stärksten bei einer Orientierung von 135° , und bei Ortsfrequenzen zwischen 1,9 und 4,7 Perioden/ $^\circ$ Sehwinkel. Bei mittleren und hohen Ortsfrequenzen waren die Antworten der jeweils drei verschiedenen Phasen sehr ähnlich. Bei niedrigen Ortsfrequenzen gab es in einigen Fällen leichte Unterschiede. Da der Einfluss der Phasenlage gering war und für die Fragestellung keine wichtige Rolle spielt, wurden für die folgenden Auswertungen die PSTHs der drei Phasen gemittelt.

Bei vielen Reizbedingungen ist nach der transienten Antwort eine im Vergleich zum Vorlauf erhöhte Aktivität zu sehen (tonische Antwort). Bei optimaler Orientierung (135°) und Ortsfrequenz (1,9 bis 4,7 P/ $^\circ$) ist sie besonders stark. Bei der höchsten Ortsfrequenz (11,5 P/ $^\circ$) ist außerdem eine rhythmische Zu- und Abnahme der Aktivität zu sehen (etwa 30 Hz, siehe auch Abbildung 4.8).

Zeitverlauf der PSTHs

Um die Aktivität bei verschiedenen Reizbedingungen direkt miteinander vergleichen zu können, wurden die PSTHs jeweils über ein bestimmtes Zeitfenster gemittelt. Jeder Kombination von Orientierung (α) und Ortsfrequenz (ω) (über die Phasenlagen wurde ja gemittelt, siehe oben) wurde damit ein Wert für die Aktivität $A(\omega, \alpha)$ zugeordnet. Diese zweidimensionalen Funktionen $A(\omega, \alpha)$ wurden ideal interpoliert (Abschnitt 3.3.4) und als Farbkarten dargestellt.

Abbildung 4.6 zeigt einen typischen Zeitverlauf der Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik. Jedes Einzelbild zeigt die Antwortstärken zum angegebenen Zeitpunkt. Die Antwortstärken wurden in einem 8 ms langen Zeitfenster berechnet. Zwischen den verschiedenen Ortsfrequenzen sind deutliche Unterschiede zu beobachten. Bei den mittleren Ortsfrequenzen setzt die transiente Antwort früher ein

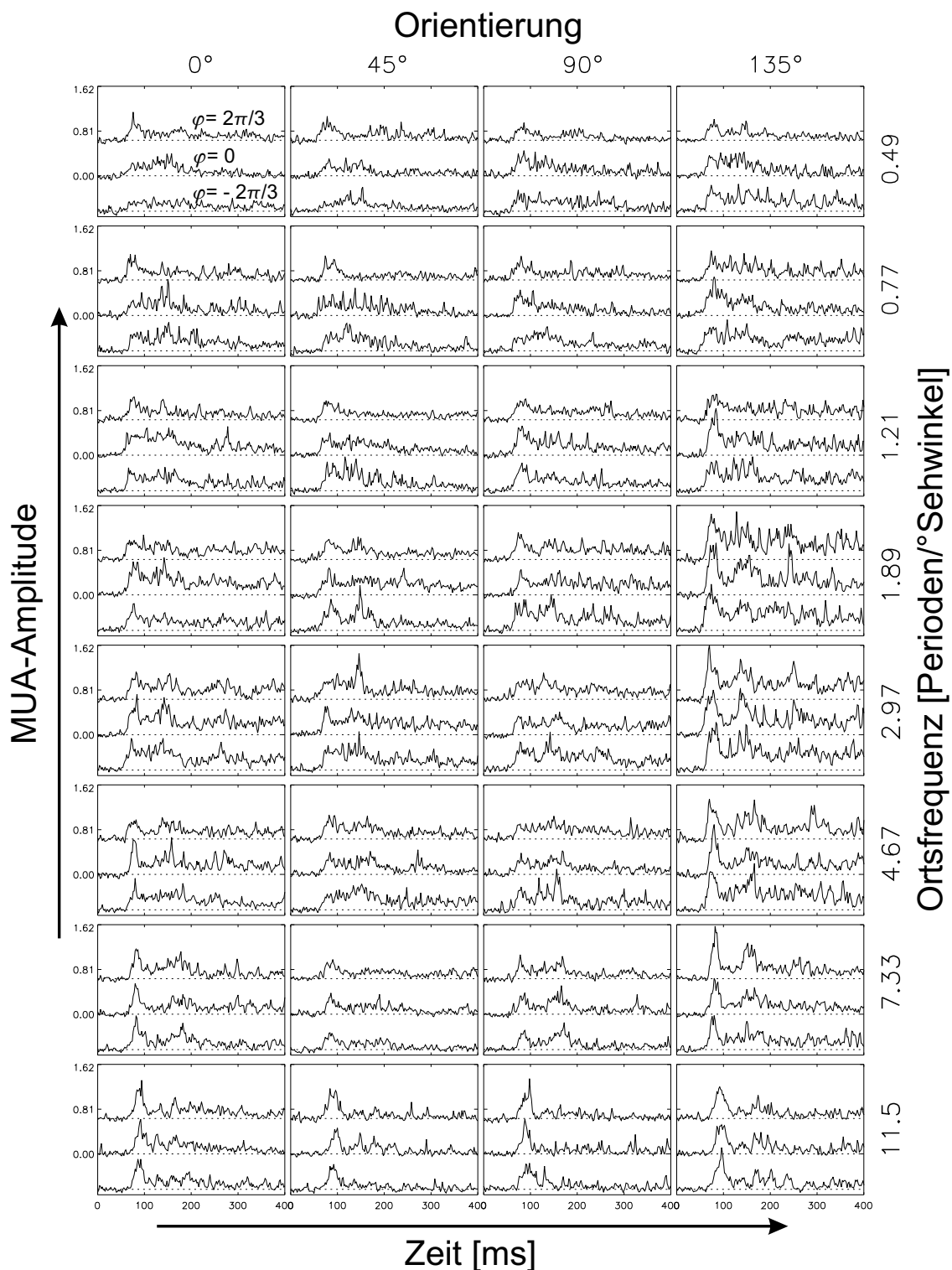


Abbildung 4.5: MUA-PSTH ($P_{\omega, \alpha}^*(t)$) vom 27.03.2002, Kanal E7. Die Neuronengruppe zeigt eine deutliche Orientierungspräferenz für 135° und bevorzugt Ortsfrequenzen zwischen 1,9 und 4,7 Perioden/°.

(bei 64 ms) als bei den hohen Ortsfrequenzen (80 ms). Auch die darauf folgende Hemmung kommt früher (mittlere Ortsfrequenzen: 92 ms; hohe Ortsfrequenzen: 104 ms). Nach 128 ms nimmt die Aktivität bei den mittleren Ortsfrequenzen erneut zu, nicht jedoch bei den hohen und niedrigen.

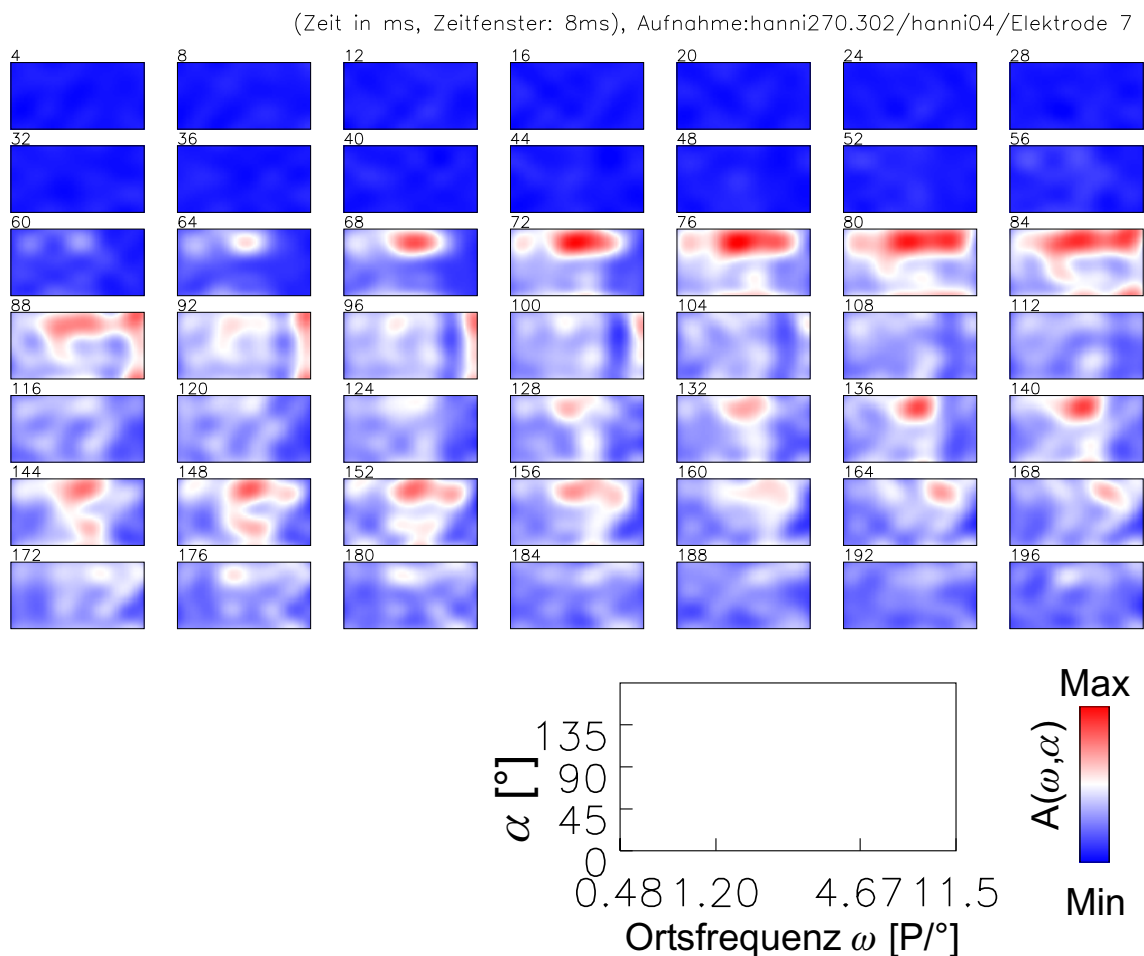


Abbildung 4.6: Zeit-Verlauf der Orientierungs- und Ortsfrequenz-Charakteristik (Beispiel vom 27.03.2002, Elektrode 7). Die Zeit (in ms) ist an der linken oberen Ecke angegeben. Die Antwortstärke $A(\omega, \alpha)$ wurde jeweils in einem $\Delta t = 8 \text{ ms}$ langen Zeitfenster berechnet und ist als Farbwert gegen die Ortsfrequenz (ω) und die Orientierung (α) aufgetragen.

Abbildung 4.7 zeigt anhand der PSTHs eines Aufnahmetages, wie die Zeitstruktur der Reizantwort von der Ortsfrequenz abhängt. Die PSTHs der Zellen wurden über die vier Orientierungen gemittelt, und für jede Ortsfrequenz gegen die Zeit aufgetragen. Auch hier ist zu sehen, dass die transiente Antwort bei den niedrigen

Ortsfrequenzen (unter $3 P/^\circ$) früher als bei den Hohen einsetzt. In einigen Fällen ist die tonische Antwort stark ausgeprägt (E5, E6). Bei manchen Kanälen erfolgt nach der transienten Antwort ein erneuter Aktivitäts-Anstieg (Kanäle E7, E10, E11, E16) bei den mittleren Ortsfrequenzen. Bei hohen Ortsfrequenzen ist in vielen Fällen nach der transienten Antwort eine starke Hemmung zu beobachten, auf die eine rhythmische Aktivitätszunahme und -abnahme folgt (Kanäle E11, E13 und E16). Dieser Effekt ist in Abbildung 4.8 am Beispiel von Einzel-PSTHs eines Kanals gezeigt. Während bei $7,3 P/^\circ$ nach der transienten Antwort ein zweiter Aktivitäts-Anstieg zu sehen ist, kann man bei $11,5 P/^\circ$ eine rhythmische Aktivität mit einer Frequenz von etwa 30 Hz beobachten.

Abbildung 4.9 zeigt anhand von vier Beispielen die zeitliche Entwicklung der Vorzugs-Ortsfrequenzen und Bandbreiten. Dazu wurden im Bereich von 0 bis 320 ms für jeweils 8 ms lange Zeitfenster die Antwortkarten berechnet (wie in Abbildung 4.6) und die optimale Ortsfrequenz (maximale Antwortstärke) und die Bandbreite (halbe Höhe) bestimmt. Im Bereich der transienten Antwort ist meist eine Verschiebung der Vorzugs-Ortsfrequenz zu höheren Ortsfrequenzen zu beobachten (Abbildung 4.9a-d). Danach variiert die Vorzugs-Ortsfrequenz in einem Bereich von 1,5 bis 2 Oktaven (Abbildung 4.9a-c). Wenn die transiente Antwort für sehr hohe Ortsfrequenzen selektiv ist, so liegt die Vorzugs-Orientierung im weiteren Verlauf der tonischen Antwort meist im mittleren Frequenzbereich (Abbildung 4.9d). Im Verlauf der Reizantwort ist kein Trend zu niedrigeren Bandbreiten zu erkennen (Abbildung 4.9e-h).

Ortsfrequenz-spezifische Latenzzeit

Für jeden Kanal und jede Ortsfrequenz wurde die individuelle Latenzzeit bestimmt. Dazu wurden die PSTHs über die Phasen und die Orientierungen gemittelt. Für jede Ortsfrequenz wurde der Zeitpunkt bestimmt, an dem das PSTH seine halbe Höhe zuerst überschreitet. Abbildung 4.10 zeigt die Ortsfrequenz-spezifischen Latenzzeiten, gemittelt über alle Kanäle. Für die niedrigen Ortsfrequenzen (unter $3 P/^\circ$) liegen sie bei 68 ms. Ab einer Ortsfrequenz von $3 P/^\circ$ nehmen die Latenzzeiten mit steigender Ortsfrequenz zu.

Um zu prüfen, ob der Anstieg der Latenzzeit bei hohen Ortsfrequenzen statistisch signifikant ist, wurde für jeden Kanal die Differenz zwischen den Ortsfrequenz-spezifischen Latenzzeiten betrachtet (einseitiger Student-t-Test für abhängige Stichproben; siehe Abschnitt 3.3.5). Mit $n=83$ Kanälen war die Voraussetzung für diesen

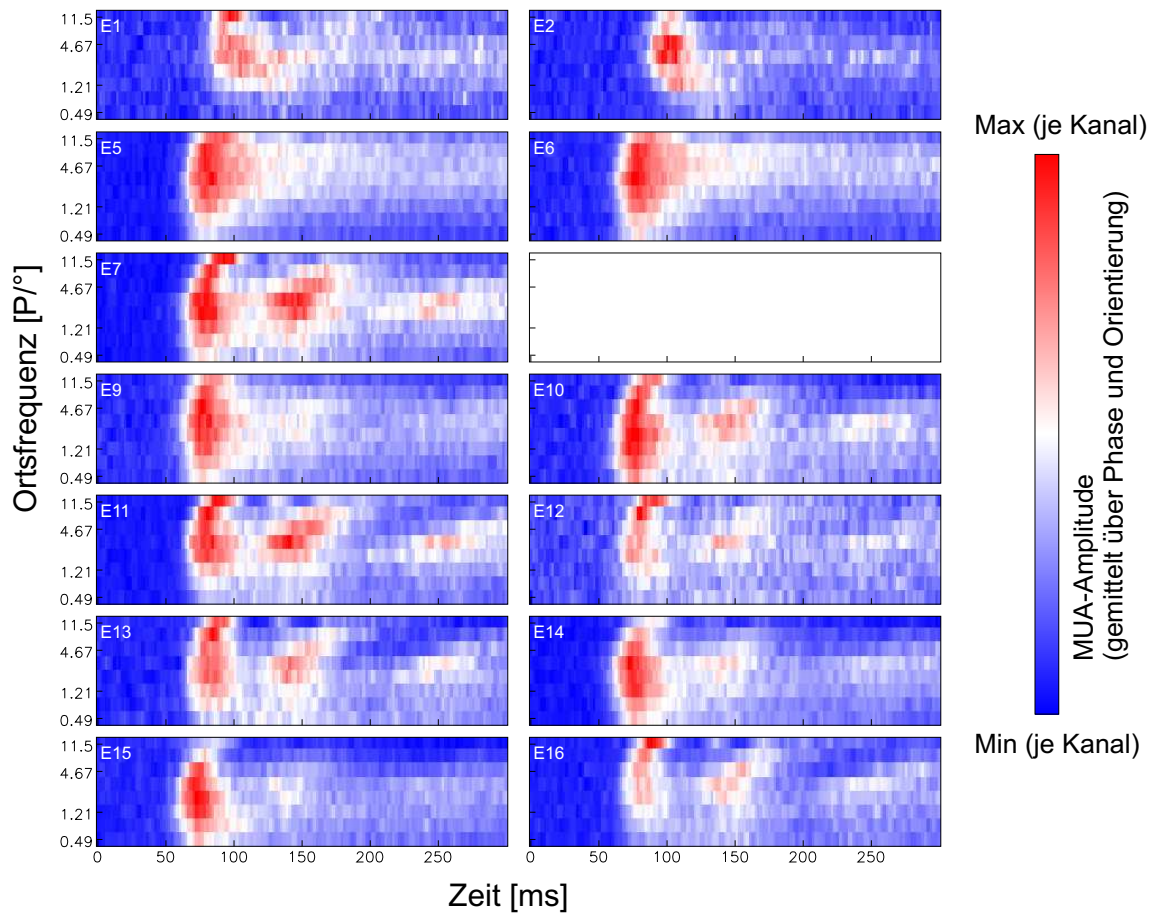


Abbildung 4.7: Mittlerer Zeitverlauf der (MUA) PSTHs bei unterschiedlichen Ortsfrequenzen für die einzelnen Elektroden (E1, ..., E16; Aufnahme vom 27.03.2002). Bei hohen Ortsfrequenzen setzt die transiente Antwort meistens später ein als bei niedrigen. Auf den Kanälen E11, E13 und E16 ist bei einer Ortsfrequenz von 11,5 P/° eine schwache rhythmische Zu- und Abnahme der Aktivität zu sehen (etwa 30 Hz). Bei mittleren Ortsfrequenzen ist bei 150 ms ein zweiter Aktivitäts-Anstieg zu beobachten.

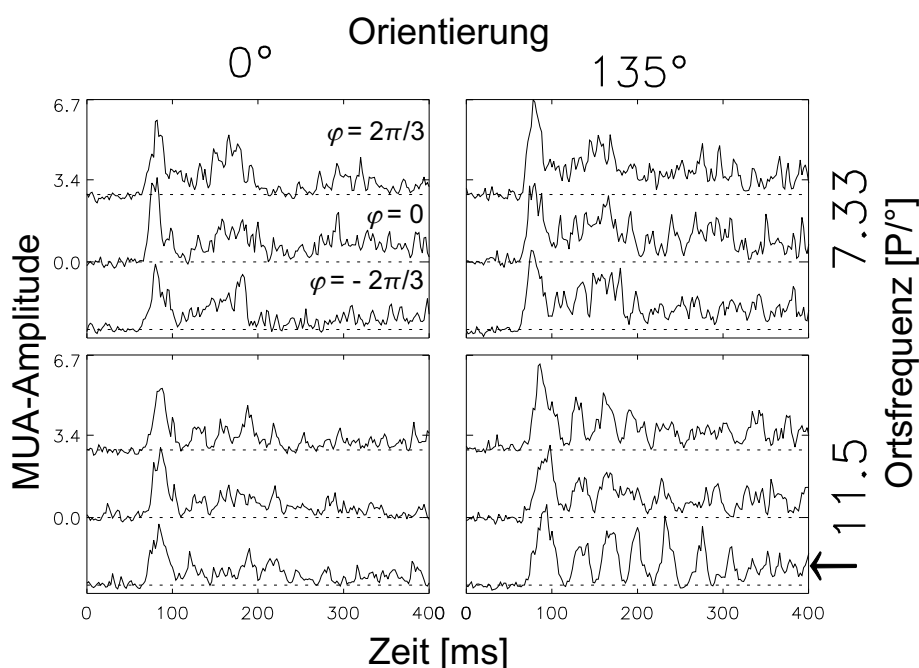


Abbildung 4.8: Bei hohen Ortsfrequenzen ist im MUA-PSTH oft eine reizgekoppelte Schwingung mit etwa 30 Hz zu beobachten (siehe Pfeil). (Aufnahme vom 27.03.2002, Kanal E11)

Test erfüllt. Der Anstieg der Latenzzeiten bei Ortsfrequenzen > 3 P/° ist hoch signifikant (Tabelle 4.1).

4.2.3 Bevorzugte Ortsfrequenzen und Orientierungen

Karten der Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik

Um für jede Ableitstelle die bevorzugte Ortsfrequenz und Orientierung zu bestimmen, wurden die reizspezifischen PSTHs ($P_{\omega,\alpha}^*(t)$) im Zeitintervall von der mittleren Latenzzeit bis 20 ms danach $[t_L, t_L + 20ms]$ gemittelt (siehe 3.3.4). Abbildung 4.11a zeigt diese Karten der Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik für die Messung vom 27.03.2002. Auf den Kanälen E3 und E4 war nur Rauschen, Elektrode 8 wurde nicht aufgenommen. Die meisten Kanäle zeigen eine deutliche Orientierungspräferenz (z. B. E7), manche Kanäle werden aber auch von zueinander senkrechten Sinusgittern aktiviert (E5, E9). Die Antwortstärke hängt stark von der Ortsfrequenz der Sinusgitter ab: E16 reagiert stärker auf hohe Ortsfrequenzen, während E2 mitt-

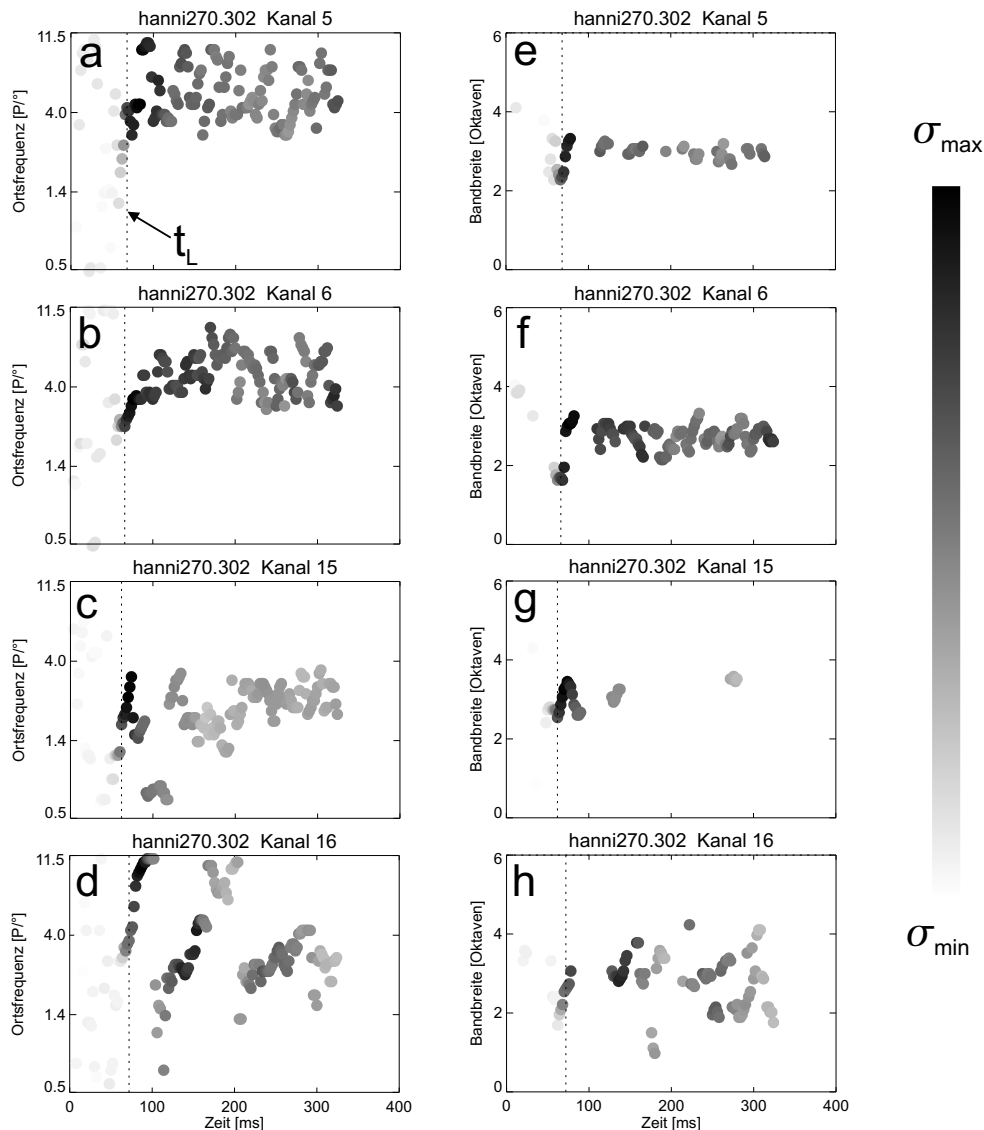


Abbildung 4.9: Zeitverlauf der Vorzugs-Ortsfrequenz (a-d) und der Bandbreiten (e-h) im Zeitbereich zwischen 0 und 320 ms, ermittelt jeweils in 8 ms langen Zeitfenstern, im Abstand von 2 ms (Beispiele vom 27.03.2002). t_L : mittlere Latenzzeit. Die Grauwerte entsprechen der Standardabweichung der jeweiligen Antwortkarte (Maß für Aktivierung). (a-c) Im Bereich der transienten Antwort ist eine Verschiebung zu höheren Ortsfrequenzen zu sehen. Danach variiert die Vorzugs-Ortsfrequenz in einem Bereich von 1,5-2 Oktaven. (d) Die transiente Antwort ist am stärksten bei hohen Ortsfrequenzen. Danach verschiebt sich die Vorzugs-Ortsfrequenz zu mittleren Frequenzen und driftet zwischen 100 und 200 ms wieder zu hohen. Nach 200 ms bleibt die Vorzugs-Ortsfrequenz im mittleren Bereich. (e-h) Es ist kein Trend zu niedrigeren Bandbreiten zu beobachten. Bei einigen Zeitpunkten konnte keine Bandbreite angegeben werden, weil z. B. die obere Grenzfrequenz außerhalb des gemessenen Ortsfrequenz-Bereiches lag (z. B. in e zwischen 80 und 100 ms).

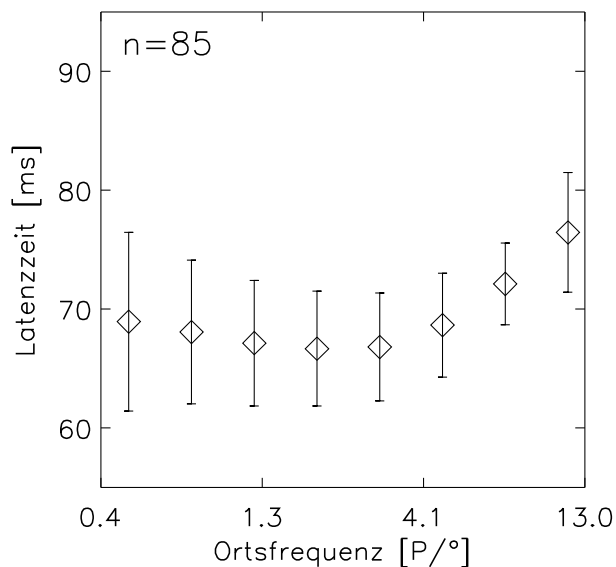


Abbildung 4.10: Mittelwerte und Standardabweichung der Ortsfrequenzspezifischen Latenzzeiten. Für jede Ableitstelle und jede Ortsfrequenz wurden die individuellen Latenzzeiten berechnet (halbe-Höhe-Kriterium) und über alle Kanäle gemittelt. Bei Ortsfrequenzen unter 3 P/° sind die Latenzzeiten konstant. Bei Ortsfrequenzen über 3 P/° nehmen sie zu. Dieser Anstieg ist hoch signifikant (Tabelle 4.1).

H_1	$\overline{t_{\omega_i} - t_{\omega_{i-1}}}/ms$	$\hat{\sigma}/ms$	$\alpha = P(H_0)$
$t_{\omega_8} > t_{\omega_7}$	4.3	3.2	$\ll 0.001$
$t_{\omega_7} > t_{\omega_6}$	3.5	2.1	$\ll 0.001$
$t_{\omega_6} > t_{\omega_5}$	1.88	2.2	$\ll 0.001$
$t_{\omega_5} > t_{\omega_4}$	0.07	1.9	0.37
$t_{\omega_4} > t_{\omega_3}$	-0.4	2.1	> 0.5
$t_{\omega_3} > t_{\omega_2}$	-0.9	2.7	> 0.5
$t_{\omega_2} > t_{\omega_1}$	-0.9	3.6	> 0.5

Tabelle 4.1: Signifikanz-Test für die Differenzen der Latenzzeiten (einseitiger Student-t-Test für abhängige Stichproben; $n=83$). H_1 : zu testende Hypothese. t_{ω_i} : Latenzzeit bei Ortsfrequenz ω_i (siehe Tabelle 3.1). Zweite und dritte Spalte: Mittelwert und Standardabweichung der Differenzen zwischen den Latenzzeiten. Der Anstieg der Latenzzeit bei Ortsfrequenzen $> \omega_5 = 3 \text{ P/}^\circ$ ist hoch signifikant ($\alpha \ll 0,001$).

lere und E15 mittlere bis niedrige Ortsfrequenzen bevorzugen. Für jede Elektrode ist die mittlere Latenzzeit angegeben.

Da die Latenzzeit bei unterschiedlichen Ortsfrequenzen variiert (Abschnitt 4.2.2), wurden die Antwortkarten zusätzlich unter Berücksichtigung der Ortsfrequenz-spezifischen Latenzzeit bestimmt: Für jede Ortsfrequenz wurden die PSTHs der vier Orientierungen gemittelt und daraus die Latenzzeit bestimmt (halbe-Höhe-Kriterium, für jeden Kanal einzeln). Die Zeitfenster wurden für jede Ortsfrequenz an diese Latenzzeiten angepasst (Abbildung 4.11b). Bei hohen Ortsfrequenzen ist in einigen Fällen eine im Vergleich zu Abbildung 4.11a höhere Antwortstärke zu sehen (Kanäle E7, E12, E16).

Verteilung der Ortsfrequenz- und Orientierungs-Präferenz

Aus diesen Antwortkarten wurden für jeden Kanal die bevorzugte Ortsfrequenz und Orientierung bestimmt. Dazu wurden die Parameter ermittelt, bei denen die Antwort ihr Maximum erreicht. Abbildung 4.12 zeigt die Verteilung für die Antwortkarten, die anhand der mittleren (a) bzw. der Ortsfrequenz-spezifischen Latenzzeit (b) berechnet wurden. Bei Berücksichtigung der Ortsfrequenz-spezifischen Latenzzeit verschiebt sich die Vorzugsorientierung bei einigen Kanälen hin zu höheren Ortsfrequenzen. Der Median der Vorzugsortsfrequenzen lag bei $3,4 \text{ P}/^\circ$ (a) bzw. $3,7 \text{ P}/^\circ$ (b).

Die Vorzugs-Orientierungen waren in unseren Messungen ungleichmäßig verteilt. Die meisten Kanäle hatten ihre Vorzugs-Orientierung zwischen 135° und 180° , sowie zwischen 45° und 90° . In den Bereichen $[0^\circ, 45^\circ]$ und $[90^\circ, 135^\circ]$ hatten wenige Kanäle ihre Vorzugsorientierung.

Zur Berechnung der Bandbreite der Ortsfrequenz-Selektivität wurde aus den Antwortkarten die untere und die obere Grenzfrequenz ermittelt (halbe Höhe zwischen minimaler und maximaler Antwortstärke). Die Bandbreite wurde als Verhältnis von oberer und unterer Grenzfrequenz in Oktaven angegeben. Abbildung 4.13 zeigt die Verteilung der Bandbreiten. Die Bandbreite lag im Mittel bei 3,0 Oktaven. (Die verwendeten Sinusgitter deckten von der niedrigsten bis zur höchsten Ortsfrequenz einen Bereich von 4,56 Oktaven ab.) Werden zur Berechnung der Antwortkarten die Ortsfrequenz-spezifischen Latenzzeiten verwendet (Abbildung 4.13b), dann wird bei der Hälfte der Kanäle auch für die höchste gemessene Ortsfrequenz eine hohe Antwortstärke ermittelt. In diesen Fällen gibt es keine obere Grenzfrequenz, bzw. sie liegt oberhalb des gemessenen Ortsfrequenzbereichs (mit *Hochpass* gekennzeichnet).

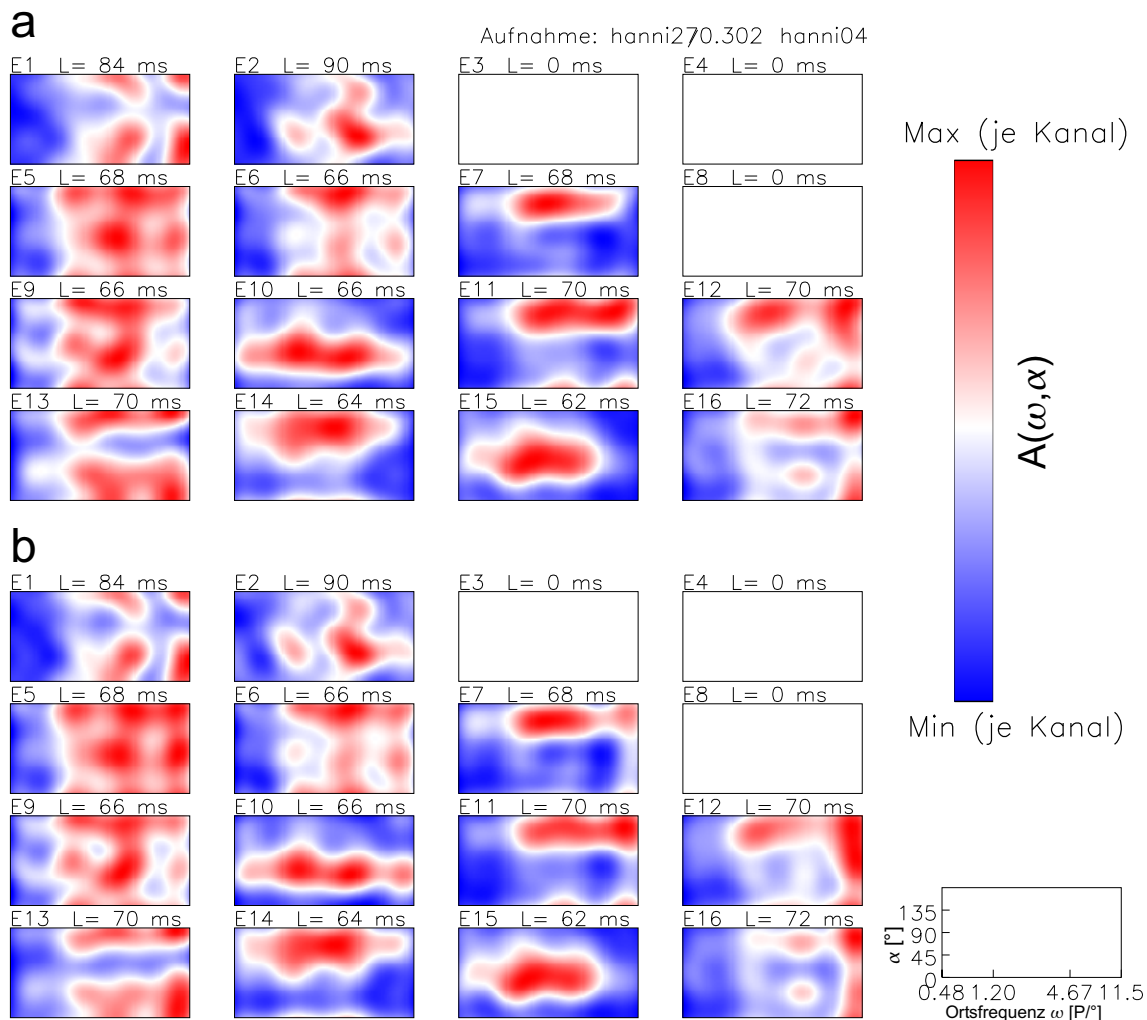


Abbildung 4.11: Ortsfrequenz-Orientierungs-Charakteristiken für die Messung vom 27.03.2002 bei langsamer Reizung. L: mittlere Latenzzeit (t_L); E#: Elektrodennummer. (a) Die Antwortstärken $A(\omega, \alpha)$ wurden in $\Delta t = 20 \text{ ms}$ langen Zeitfenstern bestimmt, beginnend mit der Latenzzeit t_L . $A(\omega, \alpha)$ wurde gegen die Ortsfrequenz (ω) und die Orientierung (α) aufgetragen (normiert für jeden Kanal auf Max-Min, s. rechts oben). (b) Die Zeitfenster wurden an die Ortsfrequenz-spezifische Latenzzeit angepasst. Bei hohen Ortsfrequenzen ist in einigen Fällen eine im Vergleich zu (a) höhere Antwortstärke zu sehen (Kanäle E7, E12, E16).

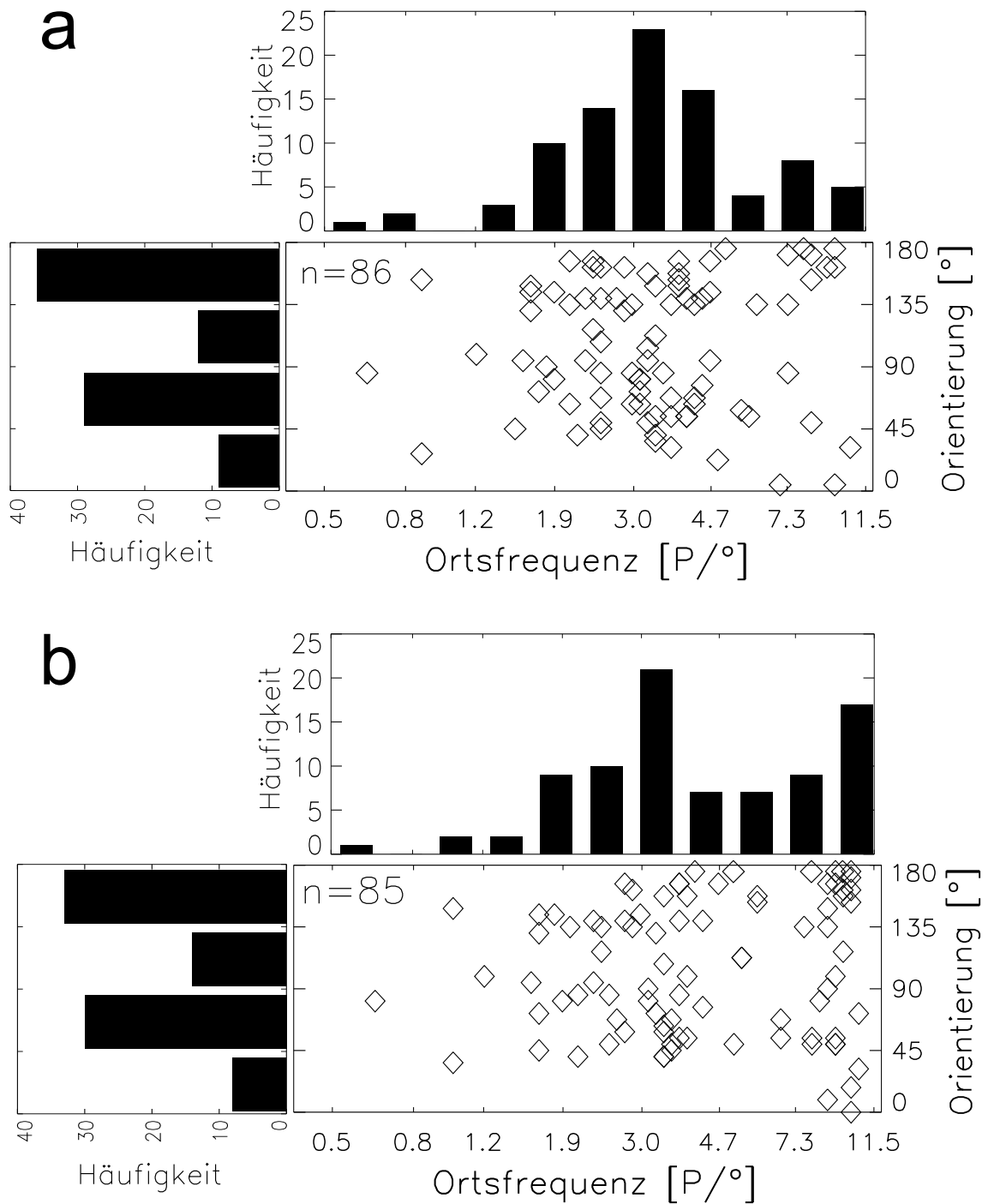


Abbildung 4.12: Verteilung der bevorzugten Ortsfrequenzen und Orientierungen. (a) Das Auswert-Zeitfenster wurde entsprechend der mittleren Latenzzeit (je Kanal) gewählt. (b) Das Auswert-Zeitfenster wurde an die Ortsfrequenz-spezifische Latenzzeit angepasst. Die Verteilung verschiebt sich bei dieser Auswertung zu den hohen Ortsfrequenzen.

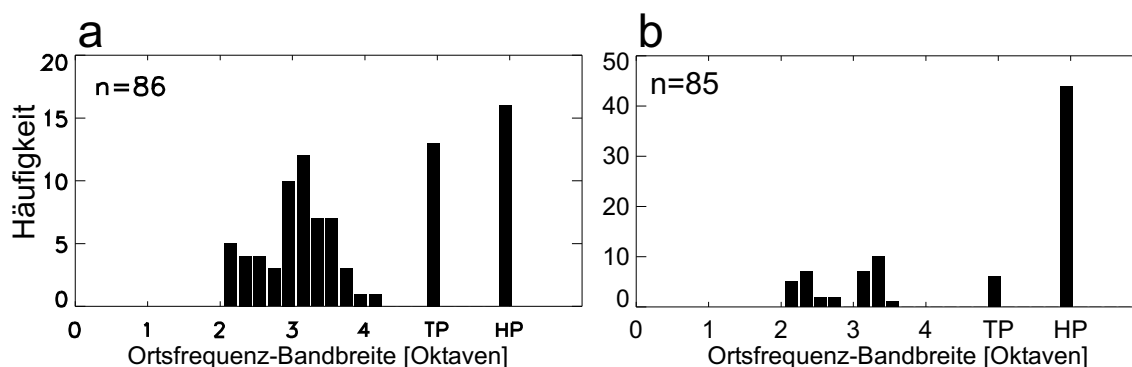


Abbildung 4.13: Verteilung der Ortsfrequenz-Bandbreiten bei langsamer Reizung. Als *Hochpass (HP)* bzw. *Tiefpass (TP)* sind die Fälle bezeichnet, in denen keine obere bzw. untere Grenzfrequenz ermittelt werden konnte. (a) Für das Auswertzeitfenster wurde die mittlere Latenzzeit verwendet. Der Mittelwert lag bei 3,0 Oktaven. (b) Die Auswertzeitfenster wurden an die Ortsfrequenz-spezifische Latenzzeit angepasst. Die Hälfte der Kanäle fällt in die Kategorie *Hochpass*.

Die Kanäle, für die keine untere Grenzfrequenz bestimmt werden konnte, wurden analog als *Tiefpass* bezeichnet.

Vorzugs-Ortsfrequenz und Latenzzeit

Abbildung 4.14 zeigt den Zusammenhang zwischen der bevorzugten Ortsfrequenz eines Kanals (entsprechend Abbildung 4.12b) und der mittleren Latenzzeit. Die Kanäle mit mittleren bis niedrigen Vorzugs-Ortsfrequenzen haben die kürzesten Latenzzeiten (zwischen 60 und 70 ms). Bei Kanälen mit Präferenz für hohe Ortsfrequenzen ist eine leichte Tendenz zu längeren Latenzzeiten zu erkennen.

4.2.4 cRF-Größe und Vorzugs-Ortsfrequenz

Um zu überprüfen, ob die unterschiedliche Ortsfrequenz-Charakteristik lediglich auf verschieden große rezeptive Felder zurückzuführen ist, wurden aus den RF-Cinematogramm-Daten die Durchmesser der klassischen rezeptiven Felder ermittelt (70%-Niveau zwischen maximaler und minimaler Antwortstärke). Um diese mit den Ortsfrequenzen adäquat vergleichen zu können, wurden sie gegen die räumliche Periodenlänge, also gegen Ortsfrequenz⁻¹ aufgetragen (Abbildung 4.15). Die Periodenlängen variieren in einem größeren Bereich als die cRF-Durchmesser. Bei

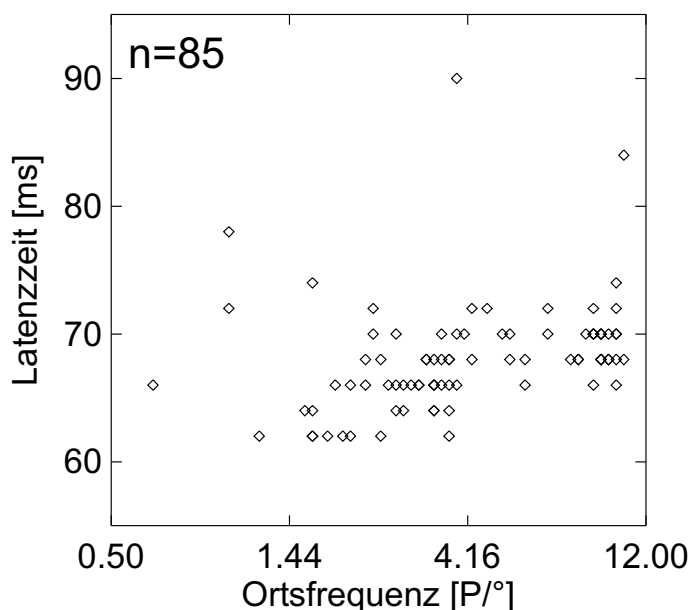


Abbildung 4.14: Vorzugs-Ortsfrequenz und Latenzzeit. Jeder Datenpunkt stellt die Vorzugs-Ortsfrequenz (maximale Antwort) und die Latenzzeit dar. Neuronengruppen mit hoher Vorzugs-Ortsfrequenz haben im Mittel etwas höhere Latenzzeiten.

größeren Periodenlängen (kleineren Vorzugs-Ortsfrequenzen) ist kein Anstieg der cRF-Durchmesser zu beobachten.

4.3 Schnelle Reizung

Bei dem Schnelltest wurden pro Einzeldurchgang viele verschiedene Sinusgitter in schneller, zufälliger Abfolge rhythmisch eingeblendet (21 Reize pro Sekunde, siehe Abschnitt 3.1.2). Abbildung 4.16 zeigt die MUA-Signale für zwei Einzeldurchgänge an der selben Ableitstelle. In den Signalen lässt sich die Periodizität der Reizsequenz wiedererkennen. Die Antworten auf die verschiedenen Sinusgitter sind aber unterschiedlich stark. In (4.16 a) ist bei 1250 ms eine sehr starke Antwort zu sehen, bei 600 ms und 1000 ms etwas schwächere Antworten. Dazwischen ist jeweils in einem Rhythmus von 21,2 Hz eine leichte Zu- und Abnahme des MUA-Signals zu beobachten. Manchmal fällt das MUA-Signal bis unterhalb des Vorlauf-Mittelwertes (z.B. in 4.16 b bei 1100 ms). Dies tritt u. a. auf, wenn ein Hintergrundreiz (ohne Sinusgitter) eingeblendet wurde. Diese wurden mit gleicher Häufigkeit präsentiert, wie die übrigen Reizkombinationen.

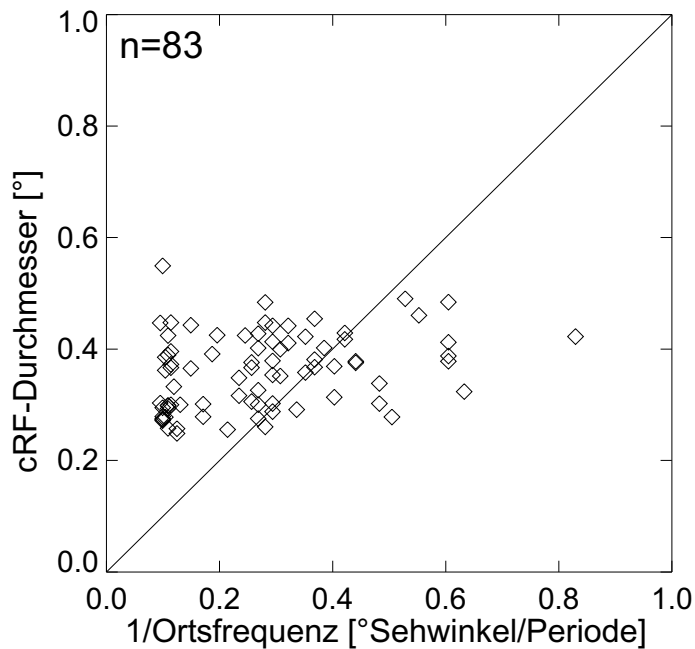


Abbildung 4.15: Ortsfrequenz und Durchmesser der klassischen rezeptiven Felder. Die räumliche Periodenlänge (Ortsfrequenz⁻¹) variiert in einem größeren Bereich als der cRF-Durchmesser.

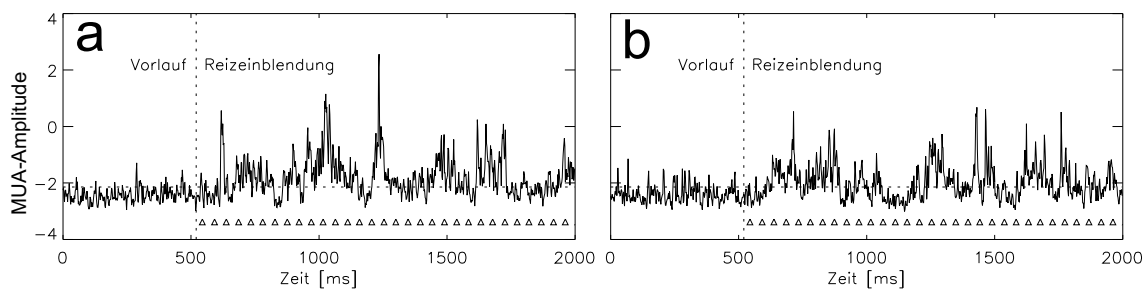


Abbildung 4.16: MUA-Signal im Einzeldurchgang bei Reizung mit schneller Abfolge von Sinusgittern (21 pro Sekunde). Die Dreiecke markieren die Zeitpunkte, zu denen ein neues Sinusgitter eingeblendet wurde

4.3.1 PSTHs bei schneller Stimulation

Abbildung 4.17 zeigt ein Beispiel für die PSTHs bei schneller Reizung (Abschnitt 3.3.2). Bei optimaler Ortsfrequenz und Orientierung ist nach 80 ms eine starke, für etwa 40 ms anhaltende Aktivitätszunahme zu sehen (Abbildung 4.17 a). Danach ist mit schwächeren Amplituden der Rhythmus der Reizsequenz zu sehen. Das PSTH des Hintergrundreizes sinkt 80 ms nach Reizeinblendung bis unter den Vorlauf-Mittelwert ab (Abbildung 4.17 b). Die Amplitude des Gesamt-PSTHs (Mittelwert der PSTHs über alle Reizbedingungen) variiert mit der Frequenz der Reizsequenz (Abbildung 4.17 c).

Die mittlere Latenzzeit wurde anhand des Beginns der Aktivitätszunahme im Gesamt-PSTH bestimmt, die mit dem Zeitbereich zusammenfällt, in dem das PSTH des Hintergrund-Reizes abfällt (Abschnitt 3.3.3). Die reizspezifische Aktivität wurde aus den jeweiligen PSTHs bestimmt, indem diese über ein 20 ms langes, mit der mittleren Latenzzeit beginnendes Zeitfenster gemittelt wurden (Abbildung 4.17 d).

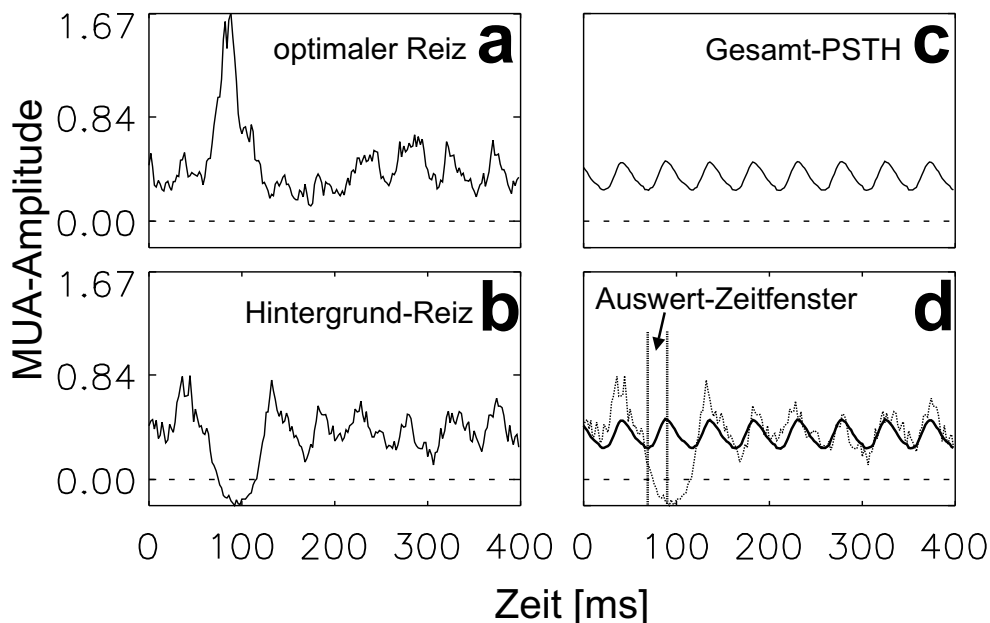


Abbildung 4.17: PSTHs bei schneller Stimulus-Sequenz. (a) Antwort auf optimalen Reiz. (b) Antwort auf Hintergrund-Reiz (nur Hintergrund, ohne Sinusgitter). (c) Gesamt-PSTH. (d) Als Auswert-Zeitfenster wurde ein 20 ms langer Zeitbereich gewählt, in dem das Gesamt-PSTH ansteigt, und das PSTH des Hintergrund-Reizes abfällt.

4.3.2 Zeitverlauf

Um den Einfluss der Ortsfrequenz auf den Zeitverlauf der Reizantworten zu untersuchen, wurden für jede Ortsfrequenz die PSTHs über die Orientierungen und Phasen gemittelt und gegen die Zeit aufgetragen. Abbildung 4.18 zeigt den Verlauf der PSTHs für die verschiedenen Ortsfrequenzen am Beispiel der Messung vom 27.03.2002. Im Rhythmus der Reizsequenz nimmt die Aktivität jeweils zu und ab.

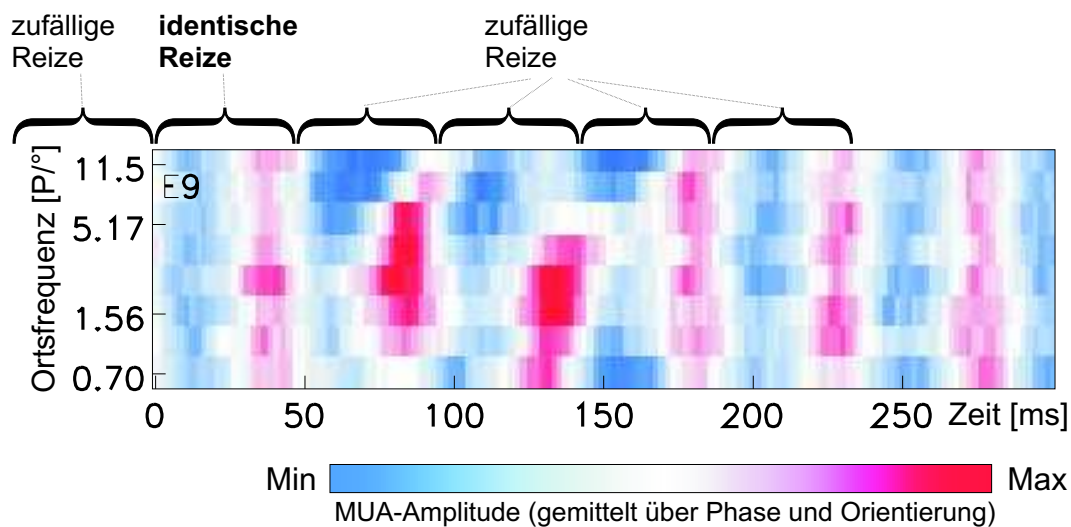


Abbildung 4.18: Zeitverlauf bei schneller Reizung (Beispiel vom 27.03.02, Kanal E9). Im Zeitverlauf ist der Rhythmus der Reizsequenz ($f=21,2$ Hz, $T=47,2$ ms) erkennbar. Das zweite und dritte Aktivitätsmaximum sind Reiz-spezifisch, während die anderen Maxima für alle Ortsfrequenzen eine ähnliche Amplitude haben.

Im Zeitintervall von 0 bis 47 ms wurde ein Reiz mit der (auf der Y-Achse) angegebenen Ortsfrequenz präsentiert und zu den anderen Zeitpunkten (davor und danach) wurden zufällige Reize eingeblendet. Die meisten Aktivitäts-Maxima sind für alle Ortsfrequenzen ähnlich und als Mittelwert über Antworten auf verschiedene Reize zu werten. Das zweite Aktivitäts-Maximum (zwischen 60 und 110 ms) wird durch das Einschalten des Reizes bei $t=0$ ms verursacht, und ist bei unterschiedlichen Ortsfrequenzen verschieden stark. Auch das dritte Maximum (110 bis 160 ms) ist noch deutlich durch diesen Reiz bestimmt, und ist wahrscheinlich die Antwort auf das Umschalten dieses Reizes in einen anderen (zufälligen) Reiz bei $t=47$ ms. Um die reizspezifische Antwort gegenüber dem Rhythmus der Stimulussequenz deutlicher sichtbar zu machen, wurde für jeden Zeitpunkt der Wert des

Gesamt-PSTH abgezogen. Abbildung 4.19 zeigt dies anhand weiterer Beispiele des gleichen Aufnahmetages. Das Aktivitäts-Maximum liegt je nach Kanal bei unterschiedlichen Ortsfrequenzen: Die Neuronen auf den Kanälen E5 und E6 reagieren auf mittlere Ortsfrequenzen am stärksten, die auf E12 und E16 bevorzugen hohe Ortsfrequenzen. Auch bei dieser Art der Reizung kommt bei hohen Ortsfrequenzen die Reaktion später als bei mittleren und niedrigen. Dies ist sehr deutlich zu sehen bei den Kanälen E9 und E14. Bei hohen Ortsfrequenzen ist oft nach dem ersten Aktivitäts-Maximum eine Hemmung zu beobachten, während bei mittleren Ortsfrequenzen die Aktivität erneut zunimmt.

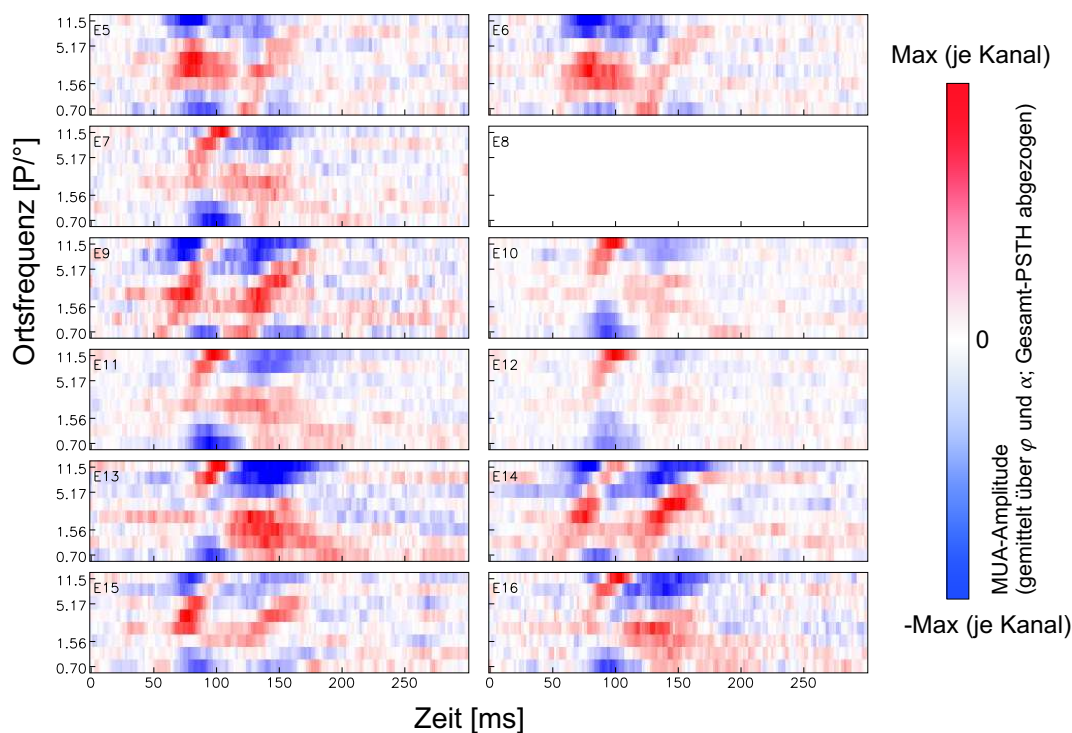


Abbildung 4.19: Zeitverlauf bei schneller Reizung. Von den PSTHs wurde das Gesamt-PSTH abgezogen.

4.3.3 Ortsfrequenz- und Orientierungspräferenz

Abbildung 4.20a zeigt für einen Aufnahmetag die Antwortstärken in Abhängigkeit von Orientierung und Ortsfrequenz. Die Antwortstärken wurden durch Mittelung über das in Abbildung 4.17d beschriebene Zeitfenster berechnet (20 ms langes Zeitfenster nach der mittleren Latenzzeit). Die Kanäle E1 bis E4 lieferten keine aus-

wertbaren Daten, Kanal E8 wurde nicht aufgenommen. Bei fast allen Kanälen ist eine mehr oder weniger deutliche Orientierungspräferenz zu erkennen. Bei Kanal E16 hat die Antwortstärke ein Nebenmaximum bei der senkrecht zur Vorzugsorientierung stehenden Orientierung. Die einzelnen Kanäle zeigen eine unterschiedliche Ortsfrequenzpräferenz. Kanal E12 reagiert z. B. auf hohe, Kanal E9 auf niedrige Ortsfrequenzen. Auf einigen Kanälen sind voneinander getrennte Ortsfrequenz-Maxima zu beobachten (E7, E11 und E16).

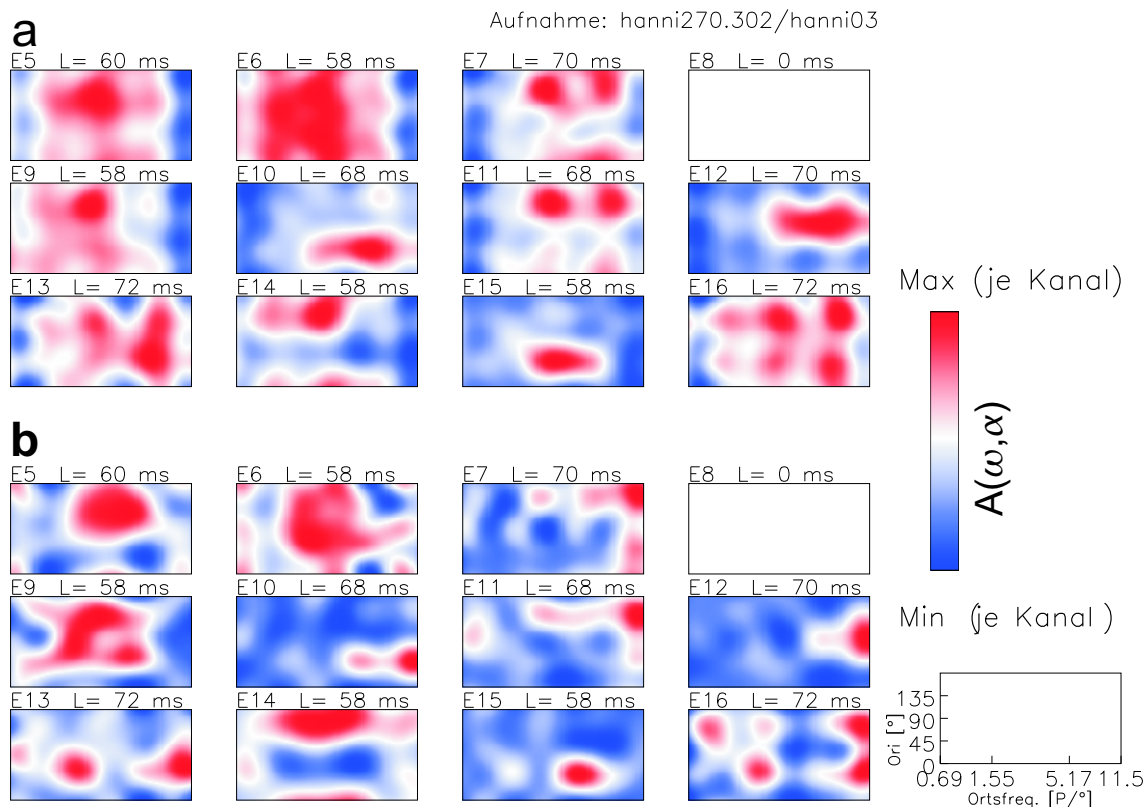


Abbildung 4.20: Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik (Beispiel vom 27.03.2002). (a) Die Antwortstärken wurden in einem 20 ms langen Zeitfenster ab der mittleren Latenzzeit berechnet. (b) Von den PSTHs wurde das Gesamt-PSTH abgezogen. Die Antwortstärken wurden daraus in einem an die Ortsfrequenz-spezifischen Latenzzeit angepassten Zeitfenster berechnet.

Da bei einem Kanal für alle Ortsfrequenzen das gleiche Zeitfenster verwendet wird, bei den hohen Ortsfrequenzen die Antwort jedoch einige Millisekunden später kommt, wird für diese eine zu niedrige Antwortstärke ermittelt. In Abbildung 4.19 ist z. B. für Kanal E10 eine deutliche Präferenz für die höchste gemessene Ortsfrequenz zu sehen. Die errechnete Antwortkarte hat ihr Maximum jedoch bei einer etwas nied-

rigeren Ortsfrequenz (Abbildung 4.20a). Daher wurden die Antwortkarten mit einem zweiten Verfahren berechnet: Von den PSTHs wurde das Gesamt-PSTH abgezogen. Für jede Ortsfrequenz wurde aus dem über die Orientierungen gemittelten PSTH die Ortsfrequenz-spezifische Latenzzeit bestimmt (halbe-Höhe-Kriterium). Die Antwortstärken wurden nun mit einem an diese Ortsfrequenz-spezifischen Latenzzeiten angepassten 20 ms langen Zeitfenster berechnet (Abbildung 4.20b). Dadurch werden die hohen Ortsfrequenzen angemessener berücksichtigt. Für die Kanäle, bei denen man auch in Abbildung 4.19 eine starke Aktivierung bei hohen Ortsfrequenzen sieht, wird nun auch eine entsprechende Antwortstärke berechnet (z. B. Kanäle E7 und E10).

4.4 Vergleich von langsamer und schneller Reizung

4.4.1 Vorzugs-Ortsfrequenzen

Abbildung 4.21a vergleicht die mit beiden Verfahren ermittelten Vorzugs-Ortsfrequenzen. Für jede Ableitstelle wurde der mit dem langsamen Verfahren ermittelte Wert auf der X-Achse, und der mit dem schnellen Verfahren ermittelte auf der Y-Achse aufgetragen. Die Mehrzahl der Punkte liegt in der Nähe der Diagonalen (ähnliche Ergebnisse). In einigen Fällen wird jedoch im schnellen Verfahren eine Präferenz für sehr hohe Ortsfrequenzen detektiert, während mit dem langamen Verfahren eine mittlere Vorzugs-Ortsfrequenz ermittelt wird. Die Abweichung zwischen beiden Verfahren betrug im Mittel 0,7 Oktaven, in einigen Fällen jedoch bis über 2 Oktaven (Abbildung 4.21b)

4.4.2 Vergleich der Latenzzeiten

Abbildung 4.22 stellt die mit beiden Verfahren gemessenen mittleren Latenzzeiten gegenüber. Da die Latenzzeiten nur auf 2 ms genau bestimmt wurden¹, liegen teilweise mehrere Datenpunkte auf dem gleichen Zeitwert. Die Anzahl wurde daher mit einem Graucode angegeben. Alle Datenpunkte liegen nahe der Diagonalen. Das heißt, es gibt keine systematische Abweichung zwischen den mittleren Latenzzeiten, die mit den beiden Verfahren ermittelt wurden.

¹Abtastrate 500 Hz; durch Interpolation mit $\sin(t)/t$ könnte man die Latenzzeiten noch genauer bestimmen.

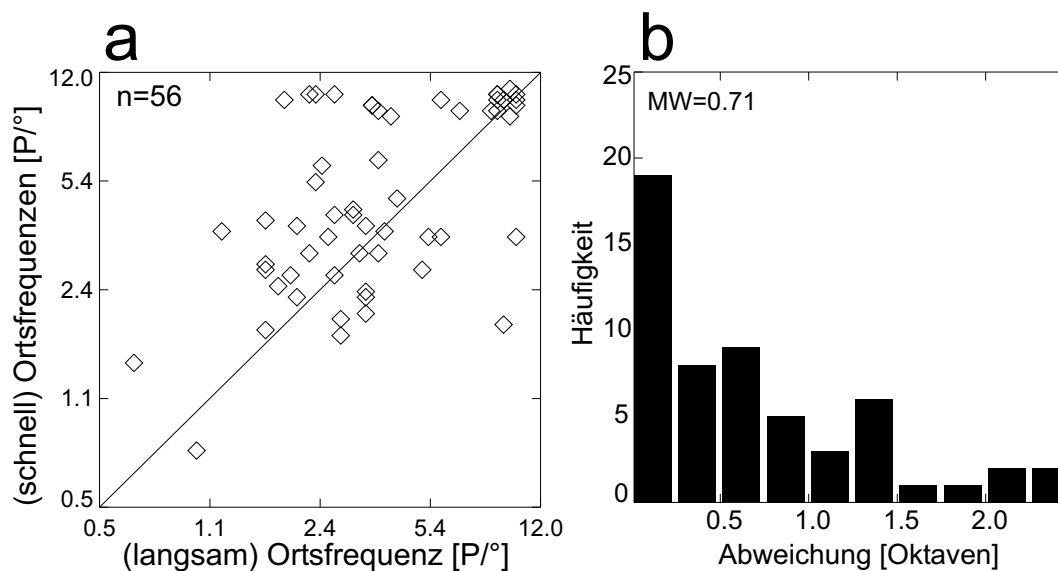
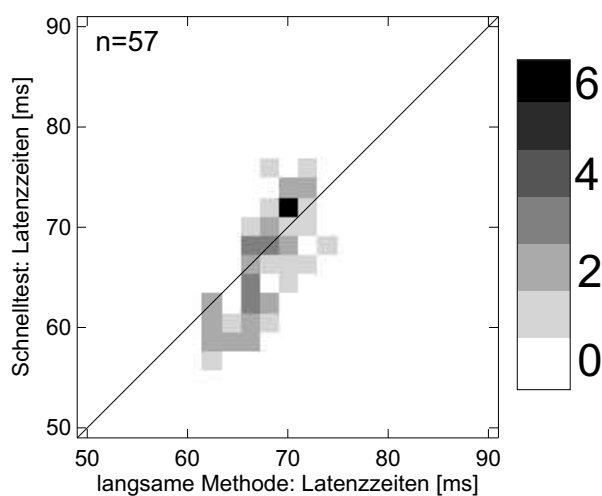


Abbildung 4.21: Vergleich der Vorzugs-Ortsfrequenzen bei schneller und langsamer Stimulation. (a) In den meisten Fällen liefern beide Verfahren ähnliche Vorzugs-Ortsfrequenzen (Punkte in der Nähe der Diagonalen). In einigen Fällen wurden mit dem schnellen Verfahren hohe Vorzugs-Ortsfrequenzen (11 P/°) ermittelt, während mit dem langsamen Verfahren eine mittlere oder niedrige Vorzugs-Ortsfrequenz bestimmt wurde (2-6 P/°). (b) Die Abweichung zwischen beiden Verfahren betrug im Mittel 0,71 Oktaven.

Abbildung 4.22: Vergleich der mittleren Latenzzeiten zwischen dem schnellen und dem langsamen Verfahren. Jeder Datenpunkt gibt für eine Ableitstelle die in beiden Verfahren gemessene Latenzzeit an. Da mehrere Datenpunkte übereinander liegen können, wurde die Anzahl mit einem Graucode dargestellt.



4.4.3 Zeitverlauf

Abbildung 4.23 stellt den Zeitverlauf bei schneller und bei langsamer Reizung gegenüber. Bei beiden Verfahren sind die Latenzzeiten abhängig von der Ortsfrequenz: Mittlere Ortsfrequenzen haben die kürzesten Latenzzeiten. Die Ortsfrequenz-Charakteristiken der transienten Antworten sind bei beiden Verfahren ähnlich. In einigen Fällen sind jedoch auch deutliche Unterschiede zu sehen (Kanal E5). Bei dem schnellen Verfahren scheint in einigen Fällen die Bandbreite der aktivierenden Ortsfrequenzen geringer zu sein (z. B. bei den Kanälen E7 und E11).

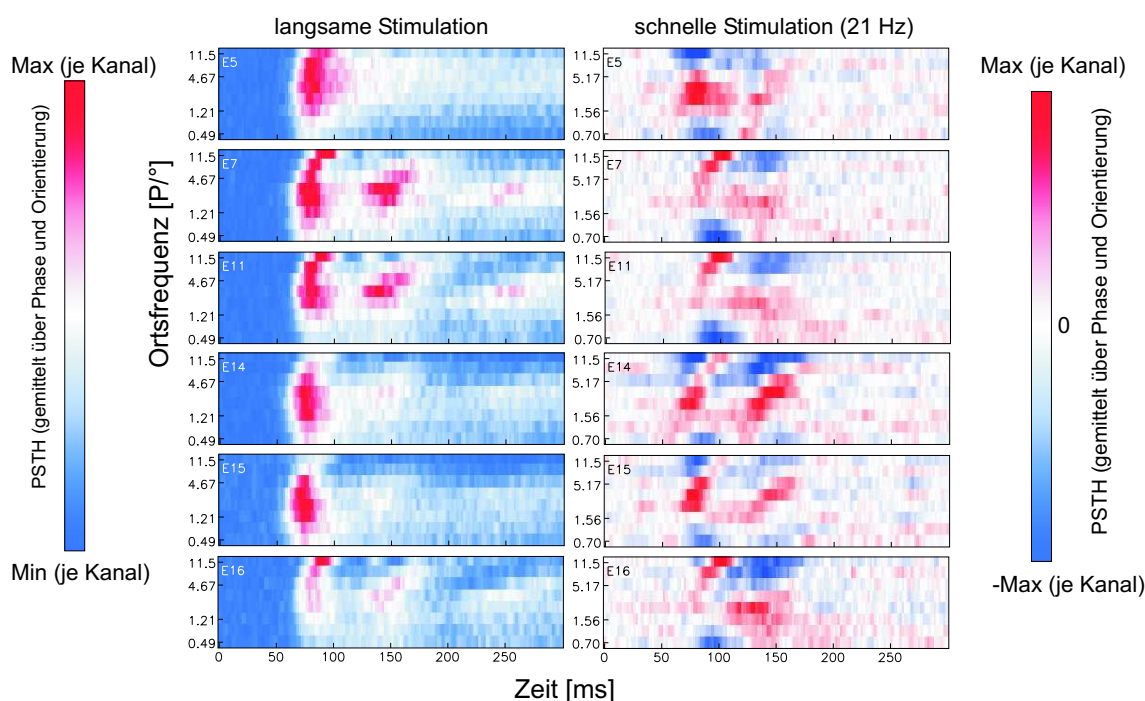


Abbildung 4.23: Vergleich des Zeitverlaufs bei schneller und langsamer Stimulation. Das Minimum der Farbskala ist beim langsamen Verfahren (links) das Vorlauf-Niveau, während beim schnellen Verfahren (rechts) die Farbskala um die mittlere Aktivität zentriert ist. Die Ortsfrequenz-Charakteristik der transienten Antworten ist in vielen Fällen ähnlich (Kanäle E16, E15, E14). In einigen Fällen gibt es jedoch auch deutliche Abweichungen: Bei E7 und E11 ist die untere Grenzfrequenz beim schnellen Verfahren höher als beim langsamen. E5 wurde beim langsamen Verfahren auch bei Ortsfrequenzen bis zu 11,5 P/° aktiviert, beim schnellen hingegen nicht. Die zeitliche Dynamik ist beim schnellen Verfahren durch die Periodizität der Reizsequenz verändert.

5 Diskussion

5.1 Diskussion der Ergebnisse

In diesem Kapitel möchte ich die in Kapitel 4 vorgestellten Ergebnisse im Zusammenhang mit Ergebnissen anderer Untersuchungen diskutieren und mögliche Erklärungen für die beobachteten Effekte vorschlagen.

5.1.1 Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik lokaler Neuronengruppen

Die in Abschnitt 4.2.3 vorgestellten Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristiken basieren auf der Auswertung von MUA-Signalen. Diese lassen sich interpretieren als ein durch den Abstand gewichtetes Mittel der Impulsaktivität von Neuronen in der Nähe der Elektrodenspitze (effektiver Radius $\approx 50 \mu m$). Die daraus ermittelte Verteilung der Vorzugs-Ortsfrequenzen (Abbildung 4.12) decken einen ähnlichen Bereich ab wie die Verteilungen, die De Valois [DV82] und Foster [Fos85] aus Einzelzellspike-Ableitungen ermittelt haben (Abbildungen 2.6 und 2.7). Allerdings waren bei unseren Messungen deutlich mehr Neuronen mit Präferenz für hohe Ortsfrequenzen ($11 P/^\circ$) vertreten. Edwards und Mitarbeiter haben beim Vergleich zwischen Einzelzelleableitungen und MUA-Signalen festgestellt, dass die oberen Grenzfrequenzen bei MUA-Signalen deutlich höher lagen als bei Einzelzelleableitungen [Edw95]. In mehr als der Hälfte der Fälle reagierten die MUA-Signale auf Ortsfrequenzen über $8 P/^\circ$. Bei Einzelzelleableitungen fanden sie hingegen nur wenige Neuronen, die auf so hohe Ortsfrequenzen antworten. Sie weisen darauf hin, dass bei Einzelzelleableitungen Zellen mit Präferenz für hohe Ortsfrequenzen möglicherweise systematisch benachteiligt werden, da diese evtl. deutlich kleinere Zellkörper und damit kleinere Spike-Amplituden haben. Bei Einzelzelleableitungen „erwischt“ man daher eher große Neuronen mit großen Spike-Amplituden, während das MUA-Signal auch Neuronen mit kleinen Spikes berücksichtigt.

Da in den meisten Fällen das Gruppensignal (MUA) nur auf ein begrenztes Band von Ortsfrequenzen reagiert, lässt sich schließen, dass die Neuronen im MUA-

Einzugsbereich einer Elektrode eine ähnliche Ortsfrequenz-Charakteristik haben (lokale Cluster).

Bandbreite der Ortsfrequenzen

Die für die MUA-Signale bestimmte mittlere Ortsfrequenz-Bandbreite lag bei 3 Oktaven (siehe Abbildung 4.13), und damit fast doppelt so hoch, wie der von De Valois und Mitarbeitern ermittelte Wert (1,6 Oktaven, siehe [DV82]). Auch dieser Unterschied könnte dadurch verursacht sein, dass bei MUA-Signalen und Einzelzell-Signalen verschiedene Neuronentypen unterschiedlich gewichtet werden, und dass bei MUA-Signalen die durchschnittliche Charakteristik einer ganzen Neuronenpopulation ermittelt wird. Falls die Vorzugsortsfrequenzen der Neuronen im MUA-Einzugsbereich kontinuierlich im Ort variieren, wie das optische Registrierungen gezeigt haben [Eve98], [Iss00], so wird dies eine höhere Ortsfrequenz-Bandbreite für das Gruppensignal bewirken. In einer Population von Neuronen mit unterschiedlichen oberen und unteren Grenzfrequenzen werden die Grenzfrequenzen für das MUA-Signal von den Neuronen mit der höchsten (obere Grenze) bzw. mit der niedrigsten räumlichen Auflösung bestimmt.

5.1.2 Zeitliche Dynamik der Ortsfrequenzselektivität

In Abschnitt 4.2.3 wurde der Zusammenhang zwischen Vorzugs-Ortsfrequenz und mittleren Latenzzeit untersucht. Kanäle mit Präferenz für hohe Ortsfrequenzen (über 3 P/°) hatten längere Latenzzeiten als Kanäle, die niedrige Ortsfrequenzen bevorzugen (Abbildung 4.14). In Abschnitt 4.2.2 wurde gezeigt, dass der Zeitverlauf der Reizantworten von der Ortsfrequenz des Stimulus abhängt: Bei Reizen mit hoher Ortsfrequenz setzt die transiente Antwort später ein als bei Reizen mit niedriger Ortsfrequenz.

Bredfeldt und Ringach [Bre02] sowie Mazer und Mitarbeiter [Maz02] haben die Dynamik der Orientierungs- und Ortsfrequenz-Selektivität am wachen Affen untersucht. Sie verwendeten einen Schnelltest, jedoch mit einer noch schnelleren Reizsequenz (50-72 Hz). Auch sie fanden signifikant längere Reiz-Antwort-Latenzzeiten bei Reizen mit hoher Ortsfrequenz, bzw. eine Verschiebung hin zu höheren Ortsfrequenzen im Verlauf der (transienten) Reizantwort.

Um diesen Effekt zu verstehen, muss man berücksichtigen, dass die magnozellulären Neuronen des CGL eine geringere Ortsauflösung und kürzere Latenzzeiten ha-

ben, als die parvozellulären Neuronen (höhere Ortsauflösung, höhere Latenz). Dass die Neuronengruppen in den oberen Schichten von V1 auf hohe und niedrige Ortsfrequenzen mit unterschiedlichen Latenzzeiten reagieren, deutet darauf hin, dass sie (indirekt) sowohl von den Magno- als auch von den Parvozellen Eingangssignale erhalten. Da die vorliegenden Ergebnisse auf Gruppensignalen (MUA) beruhen, bleibt offen, ob auch einzelne Neuronen von beiden Pfaden einen konvergenten Input bekommen, oder ob innerhalb der Neuronengruppen Neuronen mit Input von nur dem einen oder dem anderen Pfad gemischt sind.

5.1.3 Ortsfrequenz-Charakteristik wird wesentlich durch Vorwärts-Verschaltung bestimmt

Die Selektivität für eine bestimmte Ortsfrequenz und Orientierung war schon in den ersten (transienten) Antworten zu erkennen, die in Abhängigkeit von der Ortsfrequenz etwas früher oder später einsetzte. Im Verlauf der späteren (tonischen) Antwort war kein Trend zu einer Einengung der Bandbreite zu erkennen. Das lässt darauf schließen, dass die Filter-Charakteristik wesentlich durch unterschiedliche Vorwärts-Verschaltungen bewirkt wird. Da die Latenzzeiten zwischen V1 und V2 nur wenige Millisekunden betragen ist eine Beteiligung schneller intrakortikaler Rückkopplungsmechanismen jedoch nicht auszuschließen.

Im Verlauf der tonischen Antwort zeigte sich je nach Ortsfrequenz eine unterschiedliche Dynamik. Bei hohen Ortsfrequenzen trat eine 30 Hz Schwingung auf, die zeitlich an das Einschalten des Reizes gekoppelt war. Solche Schwingungen können durch negative Rückkopplungen entstehen. Bei mittleren Ortsfrequenzen war häufig eine höhere tonische Antwort zu beobachten als bei hohen. Würde man die Antwortkarten für ein Zeitfenster 200 ms nach Reizeinblendung berechnen, so würde sich dadurch eine Verschiebung der Ortsfrequenz-Charakteristik hin zu den mittleren Ortsfrequenzen ergeben, auch dann, wenn die transiente Antwort bei hohen Ortsfrequenzen deutlich stärker war (wurde aus Zeitgründen nicht gezeigt). Auch dies zeigt, dass im Verlauf der späten Antwort keine Verschärfung der ursprünglichen Ortsfrequenz-Charakteristik stattfindet.

5.1.4 Einfluss der Phasenlage

Die Zellen des primären Sehkortex werden anhand ihrer Empfindlichkeit für die räumliche Phase eines Reizes eingeteilt in *Simple*- und *Complex*-Zellen. Die klassi-

schen rezeptiven Felder von Simple-Zellen setzen sich aus excitatorischen (erregenden) und inhibitorischen (hemmenden) Bereichen in regelmäßigem Abstand zusammen (*Subfelder*, [Rin02], Abbildung 5.1). Dadurch hängt die Antwort von Simple-Zellen auf Objektkanten oder Gitterreize empfindlich von der räumlichen Phase ab. Die Anzahl und die Größe dieser Subfelder bestimmen die Ortsfrequenz- und Orientierungscharakteristik der Simple-Zellen. Complex-Zellen bekommen ihre Eingangssignale wesentlich von mehreren Simple-Zellen, die jeweils unterschiedliche Phasenlagen bevorzugen können. Dadurch sind die Antworten von Complex-Zellen nicht mehr Phasen-sensitiv.

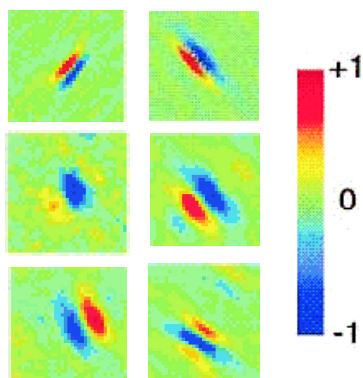


Abbildung 5.1: Rezeptive Felder von Simple-Zellen in V1 mit excitatorischen und inhibitorischen Subfeldern (aus [Rin02]).

Bei unseren Messungen hatte die Phasenlage der Reizgitter keinen wesentlichen Einfluss auf die neuronalen Antworten. Dies steht im Einklang mit der Tatsache, dass in den oberen Schichten (II, III) von V1, aus denen wir registriert haben, hauptsächlich Complex-Zellen zu finden sind.

5.1.5 Ungleichverteilung der Vorzugs-Orientierungen

Bei unseren Messungen waren die Vorzugs-Orientierungen der Neuronengruppen ungleichmäßig verteilt (Abschnitt 4.2.3). Es gab Maxima in den Bereichen $[135^\circ, 180^\circ]$ und $[45^\circ, 90^\circ]$, während nur wenige Neuronengruppen ihre Vorzugs-Orientierung in den Bereichen $[0^\circ, 45^\circ]$ und $[90^\circ, 135^\circ]$ hatten. Auch bei Untersuchungen des Sehkortex von Frettchen wurde eine Ungleichverteilung in der Repräsentation der Orientierungen festgestellt: Chapman und Mitarbeiter [Cha98] sowie Coppola und Mitarbeiter [Cop98b] fanden, dass die horizontale und vertikale Orientierung stärker repräsentiert sind als schräge Orientierungen. Dies könnte eine Anpassung an die Ungleichverteilung der Orientierungen in der Umwelt darstellen, da auch hier ver-

tikale (z. B. Bäume, Häuser) und horizontale Orientierung (Horizont) überwiegen [Cop98a].

Auch bei unseren Messungen waren die Maxima der Orientierungspräferenz um 90° verschoben. Sie waren allerdings nicht genau bei 90° und 180° , sondern leicht zu den schrägen Orientierungen verschoben. Dies könnte durch eine leicht schräge Kopfhaltung des Affen verursacht worden sein. Der Kopf des Versuchstieres ist bei den Messungen immer in der gleichen Weise fixiert. Dabei kann eine Abweichung von ca. 10° zur Horizontalen auftreten, die jedoch an allen Versuchstagen konstant ist. Da für die Orientierungen mit nur vier Werten im Abstand von je 45° das Abtasttheorem wahrscheinlich nicht eingehalten wurde (unterabgetastet), können bei der Ermittlung der Vorzugs-Orientierung aus den interpolierten Antwortkarten zusätzliche Verzerrungen auftreten.

5.2 Diskussion der Methoden

5.2.1 Wahl des Zeitfensters

Die in den Abbildungen 4.11 und 4.20 gezeigten Karten der Ortsfrequenz- und Orientierungs-Charakteristik, aus denen die Vorzugsortsfrequenz und die Ortsfrequenz-Bandbreite bestimmt wurden, sind jeweils Momentaufnahmen der Reizantworten im einem bestimmten Zeitintervall. Da die Reizantworten auf verschiedene Ortsfrequenzen mit unterschiedlicher Latenzzeit einsetzen, hängt die berechnete Vorzugsortsfrequenz vom gewählten Zeitfenster ab. Für die Länge des Zeitfensters ist zu berücksichtigen, dass bei hohen Ortsfrequenzen oft kurz nach der transienten Antwort eine Hemmung einsetzt, während bei mittleren Ortsfrequenzen die Aktivität länger anhält. Bei längeren Zeitfenstern verschiebt sich dadurch die Vorzugs-Ortsfrequenz hin zu den mittleren Ortsfrequenzen. Bei meinen Auswertungen hatte ich zunächst die Zeitfenster an die mittleren Latenzzeiten angepasst, da diese ja auch durch die Latenzzeit der jeweils optimalen Ortsfrequenz stark bestimmt wird. Es hat sich jedoch gezeigt, dass insbesondere die hohen Ortsfrequenzen (aufgrund ihrer längeren Latenzzeiten) dadurch nicht angemessen berücksichtigt werden (Abbildung 4.12). Es ist daher besser, statt der mittleren Latenzzeit die für die jeweilige Ortsfrequenz spezifische Latenzzeit bei der Wahl des Antwort-Zeitfensters zu berücksichtigen.

5.2.2 Der Ortsfrequenzbereich wurde nicht vollständig erfasst

Bei unseren Messungen rief in vielen Fällen auch die höchste der gemessenen Ortsfrequenzen (11,5 Perioden/°) eine starke Aktivierung hervor. Die Neuronengruppen dieser Ableitstellen reagieren wahrscheinlich auch auf noch höhere (nicht gemessene) Ortsfrequenzen. Edwards und Mitarbeiter fanden Neuronen, die noch auf Ortsfrequenzen bis zu 16,8 P/° antworteten [Edw95].

Die Ortsfrequenz-Charakteristik konnte im Bereich der hohen Ortsfrequenzen also nicht vollständig erfasst werden. Um diesen Bereich abzudecken, müssten die Versuche mit noch größerem Monitor-Abstand oder besserer Grafik-Auflösung durchgeführt werden.

5.2.3 Schnelltest für die Ortsfrequenz-Charakteristik

In den Abschnitten 3.1.2 und 4.3 wurde der Schnelltest zur Charakterisierung der Ortsfrequenz- und Orientierungs-Empfindlichkeit vorgestellt. Trotz Überlagerung der Antworten auf die schnell nacheinander eingeschalteten Reize, konnten reizspezifische Unterschiede ermittelt werden. Ein Vergleich mit der langsamen Methode zeigte, dass zum Bestimmen der Vorzugs-Orientierung und für eine grobe Abschätzung der Vorzugs-Ortsfrequenz (niedrig, mittel, hoch) der Schnelltest hinreichend ähnliche Ergebnisse liefert.

Es gab jedoch in einigen Fällen deutliche Abweichungen zwischen den Ergebnissen beider Verfahren. Eine mögliche Ursache sind instationäre Bedingungen während eines Experiments. Es kann vorkommen, dass sich die Elektrodenspitze durch leichte Erschütterungen minimal bewegt, und dadurch das MUA-Signal von anderen Neuronen bestimmt wird. In Abbildung 4.21 wurde gezeigt, dass in einigen Fällen beim schnellen Verfahren höhere Vorzugs-Ortsfrequenzen ermittelt wurden. Möglicherweise wird der Sehkortex durch die schnelle Reizfolge in einen Zustand versetzt, der die Ortsfrequenz-Charakteristiken verändert (z. B. dadurch, dass durch die dauernde Aktivierung hemmende Neuronen aktiviert werden).

Referenz für die PSTHs

Als Referenz für die Auswertung der reizspezifischen PSTHs wurde der Mittelwert über die PSTHs aller Reizbedingungen gewählt. Eine bessere Möglichkeit wäre, das

PSTH des Hintergrundreizes als Referenz zu verwenden [Bre02]. Dadurch würde das Reiz-spezifische Zeitfenster gegenüber den anderen stärker gewichtet. In dieser Arbeit war das jedoch nicht möglich, da die Hintergrundreiz-PSTHs (wie auch die PSTHs der anderen Einzelreize) noch zu stark von den jeweils davor und danach eingeblendeten zufälligen Reizen beeinflusst war. Um dies zu verbessern, müsste über eine größere Anzahl von Einzeleinblendungen gemittelt werden. Dazu müssten insgesamt mehr Einzeldurchgänge durchgeführt werden, oder der Hintergrundreiz wird mit höherer Häufigkeit eingeblendet.

Einschalt- und Ausschaltantwort

In den PSTHs waren im Rhythmus der Reizeinblendung Aktivitätsmaxima und -minima zu beobachten. Das zweite und dritte Maximum war spezifisch für den eingeblendeten Reiz, und hatte größere Amplituden. Das zweite Maximum könnte als eine Antwort auf das Einschalten, das Dritte als Antwort auf das Ausschalten des Reizes gedeutet werden. Bei hohen Ortsfrequenzen war das dritte Maximum meist unterdrückt, während es bei mittleren Ortsfrequenzen oft auch dann stark war, wenn die vorherige Einschaltantwort schwächer war. Der Zeitverlauf der Reizantworten beim Schnelltest ist also stark vom Rhythmus der Stimulation geprägt, und damit nur eingeschränkt vergleichbar mit dem Zeitverlauf beim langsamen Verfahren.

5.3 Ausblick

Der Schnelltest ist für eine grobe Vorcharakterisierung der abgeleiteten Neuronen einsetzbar. Die Auswertmethode und das Reizprogramm können jedoch noch optimiert werden. In weiteren Experimenten ist noch zu klären, wie stark sich die Ortsfrequenz-Charakteristik einzelner Neurone von der Charakteristik einer Neuronengruppe unterscheidet. Dies kann untersucht werden, indem das Breitbandsignal ohne weitere Filterung aufgenommen wird. Die Aktionspotentiale einzelner Zellen können aus diesem Signal herausortiert werden (*spike sorting*). Eine weitere noch offene Frage ist, ob die Ortsfrequenz-Charakteristik einzelner Neurone in Abhängigkeit von der Entfernung verstellt wird. Dies lässt sich mit dem Schnelltest untersuchen, wenn die Reize mit unterschiedlichem Monitorabstand präsentiert werden.

Literaturverzeichnis

- [Bau89] R. BAUER, R. ECKHORN und W. JORDAN. Iso- and cross-oriented columns in cat striate cortex: a study with simultaneous single- and multi-unit recordings. *Neuroscience*, **30**(3): 733–40, 1989.
- [Bor91] R. T. BORN und R. B. H. TOOTELL. Spatial frequency tuning of single units in macaque supragranular striate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **88**: 7066–7070, August 1991.
- [Bor99] J. BORTZ. *Statistik für Sozialwissenschaftler*. Springer-Verlag Berlin/Heidelberg, 1999.
- [Bre02] C. E. BREDFELDT und D. L. RINGACH. Dynamics of Spatial Frequency Tuning in Macaque V1. *The Journal of Neuroscience*, **22**(5): 1976–1984, März 2002.
- [Bri99] H. J. BRINKSMEYER. *Szenensegmentierung im Sehsystem mit Zeitcodes*. Diplomarbeit, FB Physik der Philipps-Universität Marburg, Februar 1999.
- [Cam68] F. W. CAMPBELL und J. G. ROBSON. Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *The Journal of Physiology*, **197**: 551–566, 1968.
- [Cha98] B. CHAPMAN und T. BONHOEFFER. Overrepresentation of horizontal and vertical orientation preferences in developing ferret area 17. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **95**: 2609–2614, März 1998.
- [Cop98a] D. M. COPPOLA, H. PURVES, A. N. MCCOY und D. PURVES. The distribution of oriented contours in the real world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **95**: 4002–4006, März 1998.
- [Cop98b] D. M. COPPOLA, L. E. WHITE, D. FITZPATRICK und D. PURVES. Unequal representation of cardinal and oblique contours in ferret visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **95**: 2621–2623, März 1998.
- [Dud96] J. DUDEL, R. MENZEL und R. F. SCHMIDT (Herausgeber). *Neurowissenschaft*. Springer-Verlag Berlin/Heidelberg, 1996.
- [DV82] R. L. DE VALOIS, D. G. ALBRECHT und L. G. THORELL. Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex. *Vision Research*, **22**: 545 bis 559, 1982.

- [Eck93a] R. ECKHORN, F. KRAUSE und J. NELSON. The RF-cinematogram. A cross-correlation technique for mapping several visual receptive fields at once. *Biological Cybernetics*, **69**(1): 37–55, 1993.
- [Eck93b] R. ECKHORN und U. THOMAS. A New Method for the Insertion of Multiple Microprobes into Neural and Muscular Tissue, Including Fiber Electrodes, Fine Wires, Needles and Microsensors. *Journal of Neuroscience Methods*, **49**: 175–179, 1993.
- [Edw95] D. P. EDWARDS, K. P. PURPURA und E. KAPLAN. Contrast sensitivity and spatial frequency response of primate cortical neurons in and around the cytochrome oxidase blobs. *Vision Research*, **35**(11): 1501–1523, 1995.
- [Eve98] R. M. EVERSON, A. K. PRASHANTH, M. GABBAY, B. W. KNIGHT, L. SIROVICH und E. KAPLAN. Representation of spatial frequency and orientation in the visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **95**: 8334–8338, Juli 1998.
- [Fos85] K. H. FOSTER, J. P. GASKA, M. NAGLER und D. A. POLLEN. Spatial and temporal frequency selectivity of neurones in visual cortical areas V1 and V2 of the Macaque monkey. *The Journal of Physiology*, **365**(1): 331–363, 1985.
- [Fri96] A. FRIEN. *Oszillationen und Synchronisation neuronaler Gruppensignale im visuellen Kortex des wachen Affen*. Dissertation, Philipps-Universität Marburg, 1996.
- [Gai97] A. GAIL. *Signalkorrelationen im visuellen Kortex von wachen Affen im Zusammenhang mit Lernvorgängen*. Diplomarbeit, FB Physik der Philipps-Universität Marburg, Mai 1997.
- [Hub74] D. H. HUBEL und T. WIESEL. Sequence regularity and geometry of orientation columns in the monkey striate cortex. *Journal of Comparative Neurology*, **158**(3): 267–93, Dezember 1974.
- [Hub77] D. H. HUBEL, T. N. WIESEL und M. P. STRYKER. Orientation columns in macaque monkey visual cortex demonstrated by the 2-deoxyglucose autoradiographic technique. *Nature*, **269**(5626): 328–30, September 1977.
- [Iss00] N. P. ISSA, C. TREPPEL und M. P. STRYKER. Spatial Frequency Maps in Cat Visual Cortex. *The Journal of Neuroscience*, 2000.
- [Kol97] B. KOLB und Q. WHISHAW. *Neuropsychologie*. Spektrum Akademischer Verlag GmbH Heidelberg/Berlin, 1997.

- [LeV75] S. LEVAY, D. H. HUBEL und T. N. WIESEL. The pattern of ocular dominance columns in Macaque visual cortex revealed by a reduced silver stain. *Journal of Comparative Neurology*, **159**: 559–576, 1975.
- [Lük79] H. D. LÜKE. *Signalübertragung - Einführung in die Theorie der Nachrichtenübertragungstechnik*. Springer-Verlag Berlin/Heidelberg, 1979.
- [Maf73] L. MAFFEI und A. FIORENTINI. The Visual Cortex as a spatial frequency analyser. *Vision Research*, **13**: 1255–1267, 1973.
- [Maz02] J. A. MAZER, W. E. VINJE, J. MCDERMOTT, P. H. SCHILLER und J. L. GALLANT. Spatial frequency and orientation tuning dynamics in area V1. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **99**(3): 1645–1650, Februar 2002.
- [Pin97] J. P. J. PINEL. *Biopsychologie*. Spektrum Akademischer Verlag GmbH Heidelberg/Berlin, 1997.
- [Rin02] D. L. RINGACH. Spatial Structure and Symmetry of Simple-Cell Receptive Fields in Macaque Primary Visual Cortex. *The Journal of Neuroscience*, **88**: 455–463, Juli 2002.
- [Sch95] T. SCHANZE. *Struktur und Kopplung reizabhängiger rhythmischer Aktivität der Sehrinde*. Dissertation, FB Physik der Philipps-Universität Marburg, 1995.
- [Sch96] J.-H. SCHRÖDER. *Analysemethoden für die raumzeitliche Dynamik rezeptiver Felder des visuellen Kortex von wachen Affen*. Diplomarbeit, FB Physik der Philipps-Universität Marburg, Mai 1996.
- [Sil89] M. S. SILVERMAN, D. H. GROSOF, R. L. DE VALOIS und S. D. ELFAR. Spatial-frequency organization in primate striate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **68**(2): 711–5, Januar 1989.
- [Too81] R. B. H. TOOTELL, M. S. SILVERMAN und R. L. DE VALOIS. Spatial frequency columns in primary visual cortex. *Science*, **13**(214(4522)): 813–5, November 1981.
- [Too88] R. B. H. TOOTELL, M. S. SILVERMAN, S. L. HAMILTON, E. SWITKES und R. L. DE VALOIS. Functional Anatomy of Macaque Striate Cortex. V. Spatial Frequency. *The Journal of Neuroscience*, **8**(5): Mai, 1988.

A Einzel-Ergebnisse

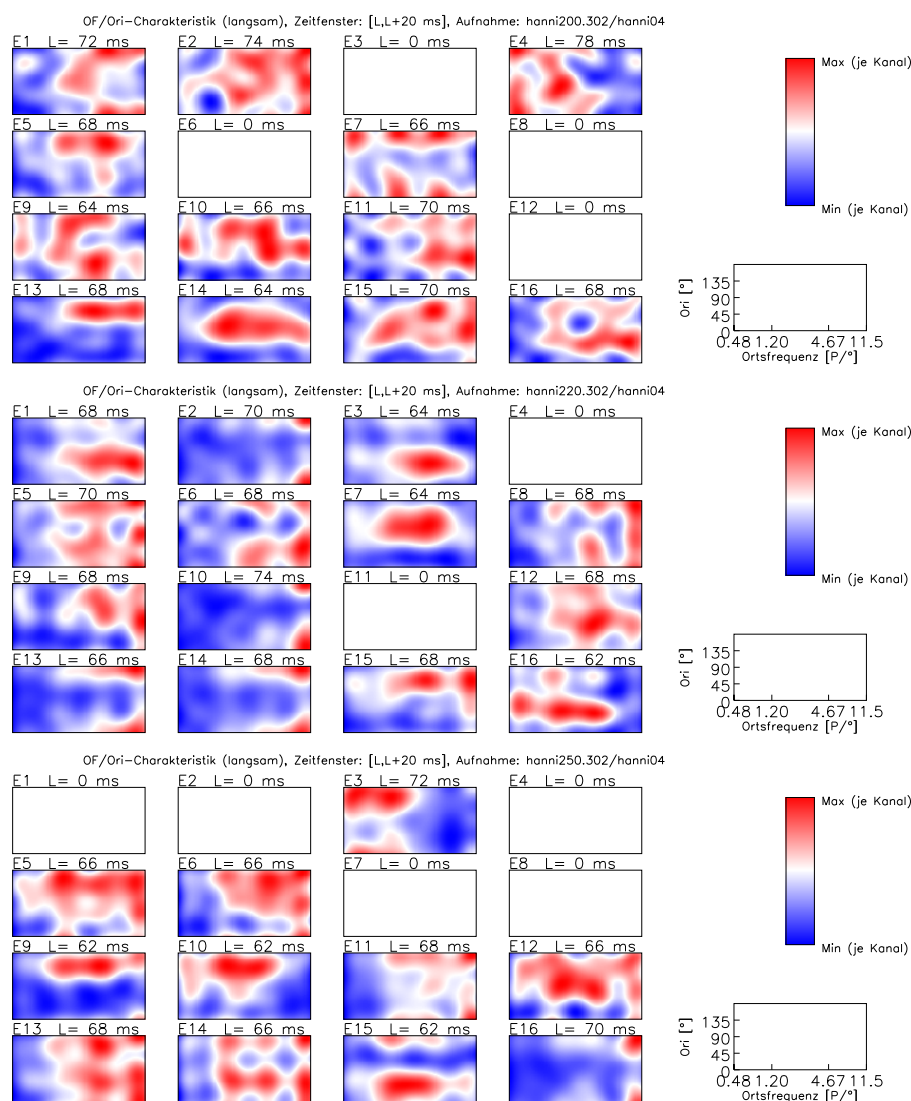


Abbildung A.1: Karten der Ortsfrequenz- und Orientierungscharakteristik (20.3., 22.3. und 25.3.02). $\Delta t = 20 \text{ ms}$. Zur Berechnung wurden die Ortsfrequenz-spezifischen Latenzzeiten verwendet (entsprechend Abb. 4.11b).

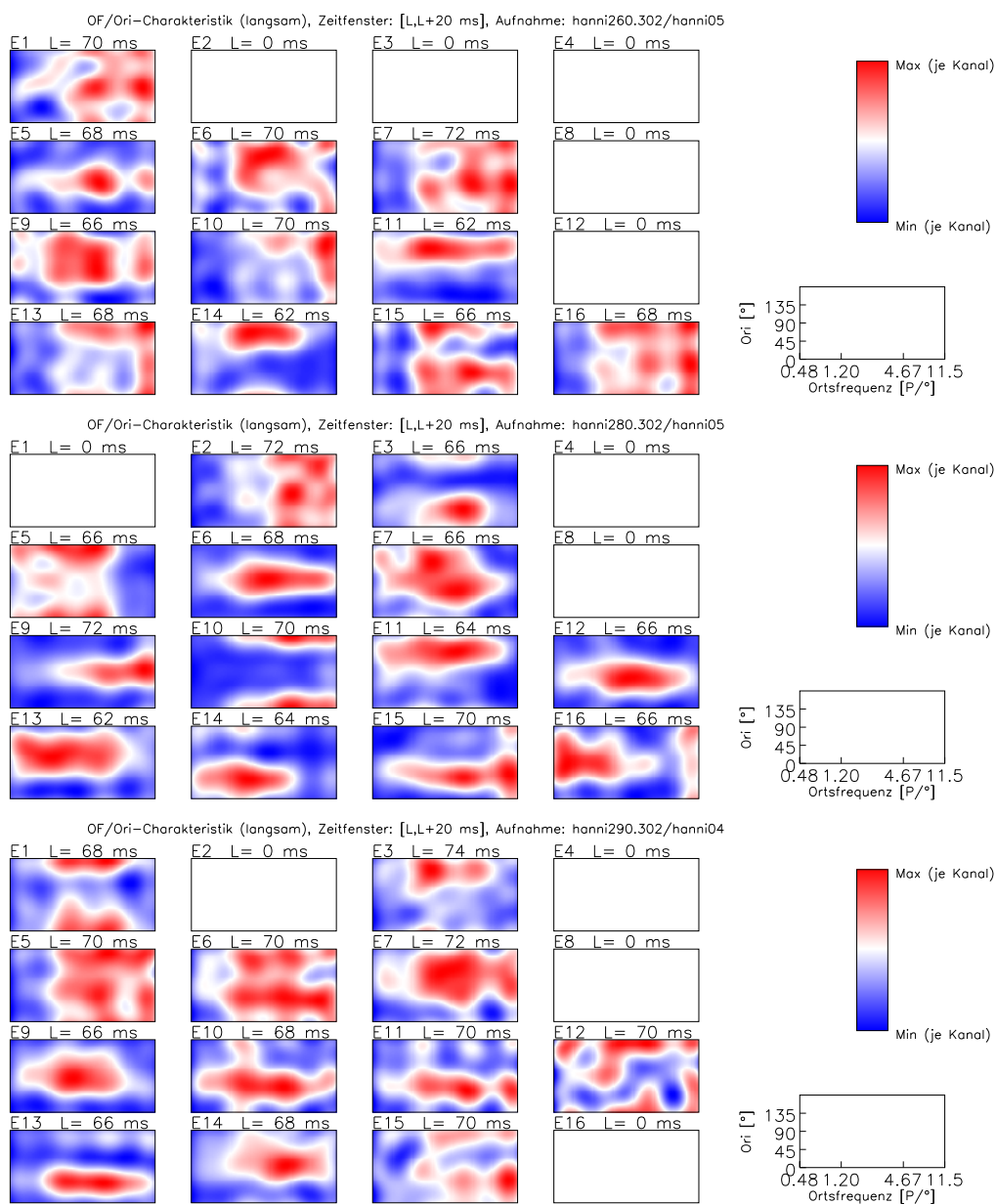


Abbildung A.2: Karten der Ortsfrequenz- und Orientierungscharakteristik (26.3., 28.3. und 29.3.02).

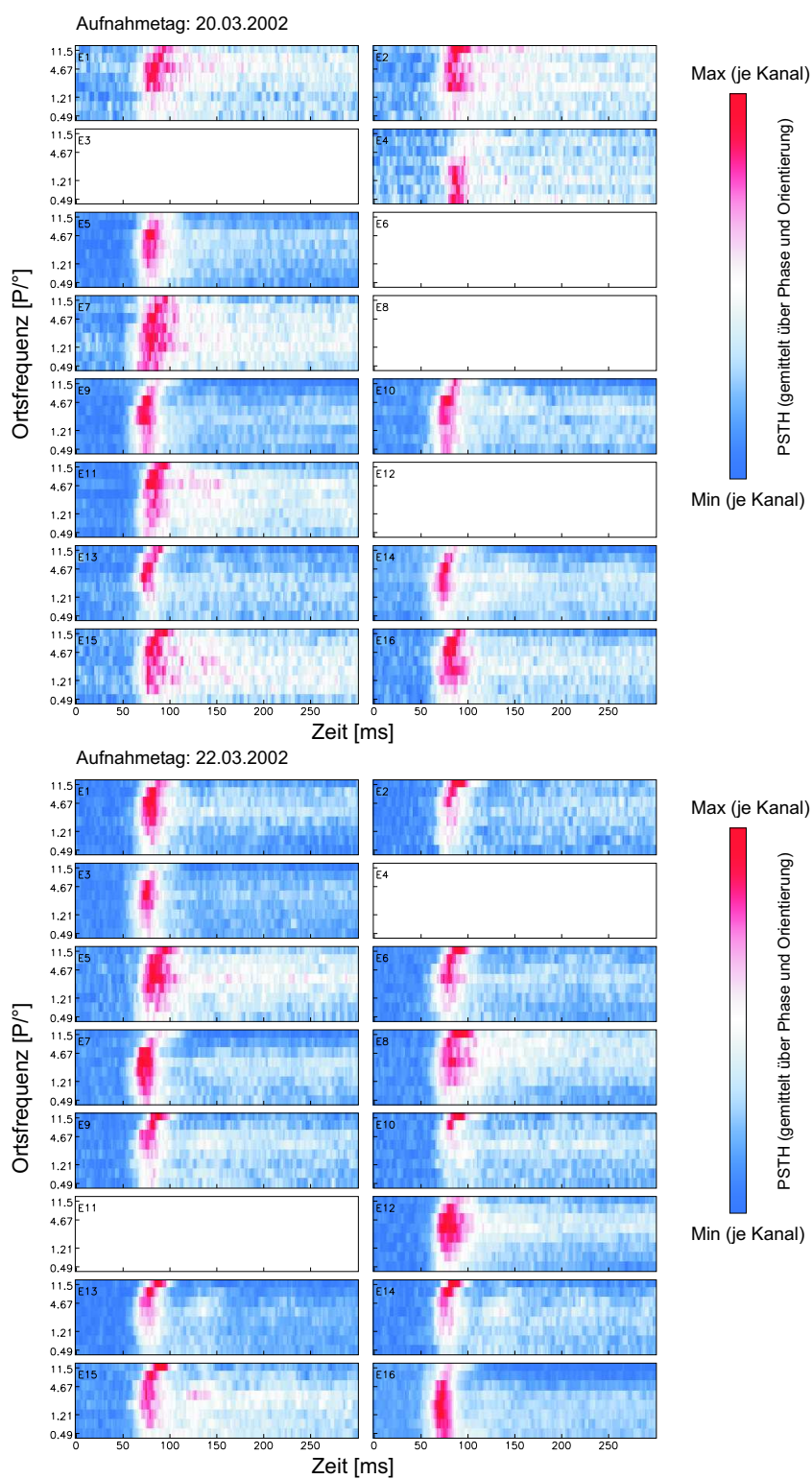


Abbildung A.3: Zeitverlauf der PSTHs beim langsamen Verfahren (20.3. und 22.3.02)

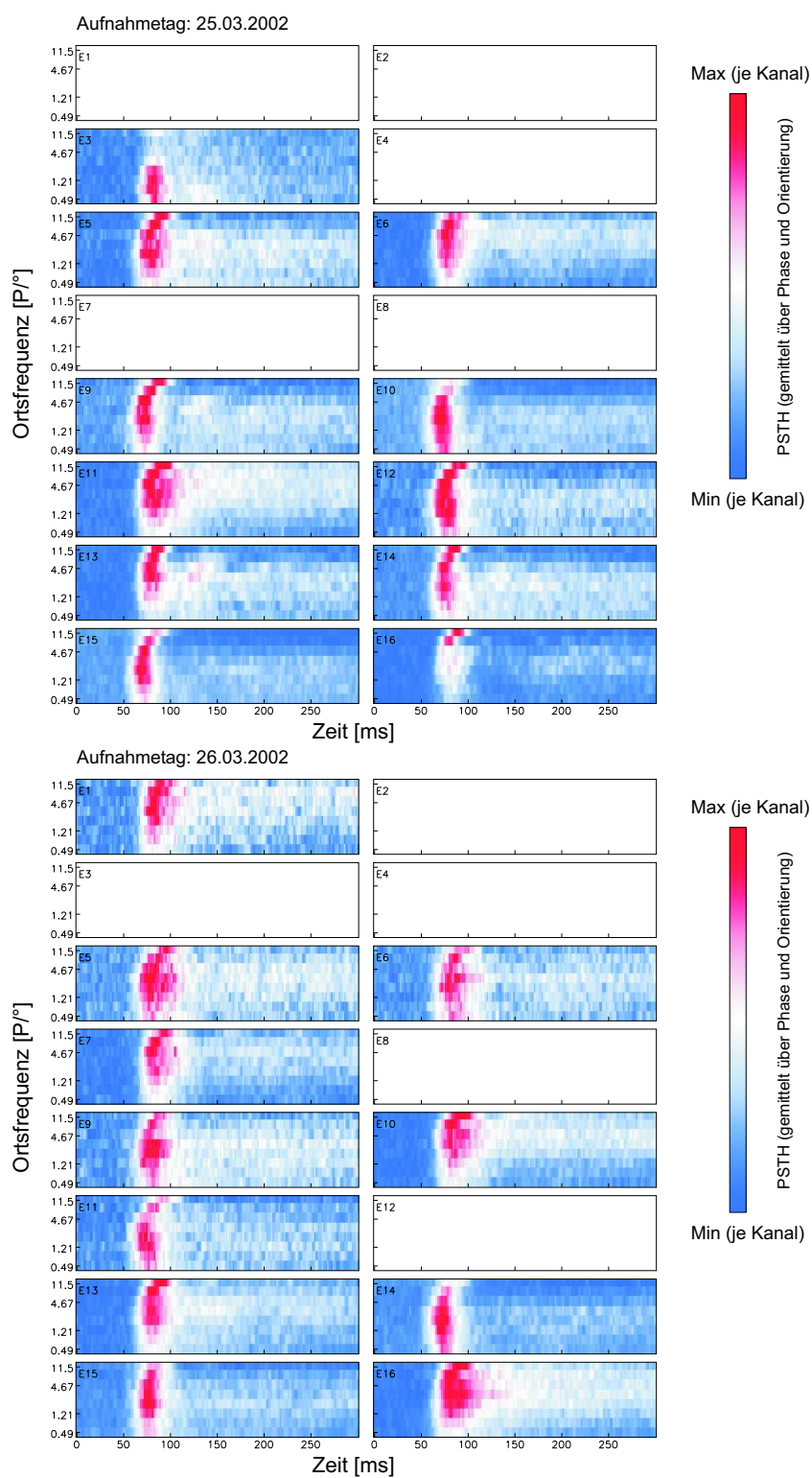


Abbildung A.4: Zeitverlauf der PSTHs beim langsamen Verfahren (25.3. und 26.3.02)

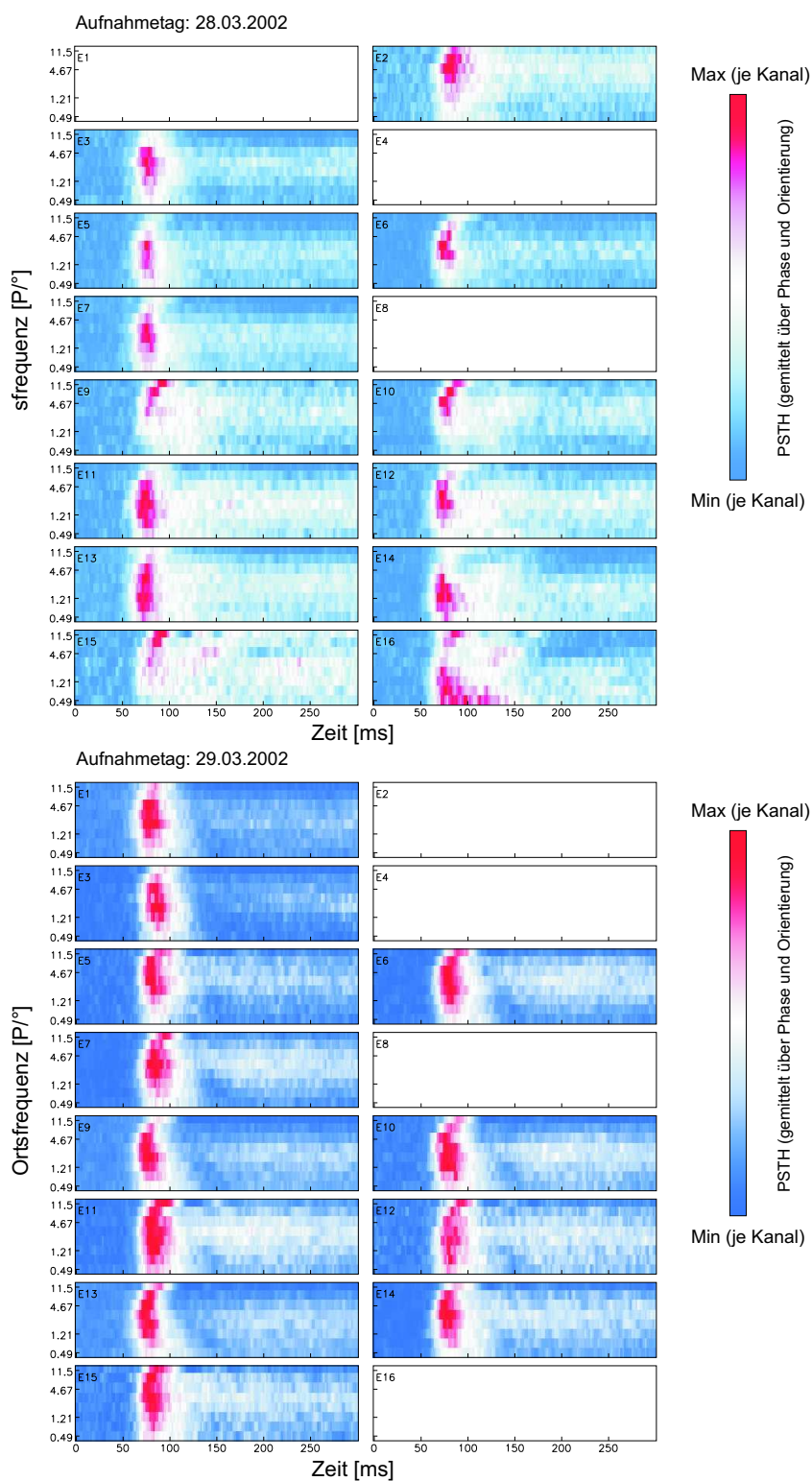


Abbildung A.5: Zeitverlauf der PSTHs beim langsamen Verfahren (28.3. und 29.3.02)

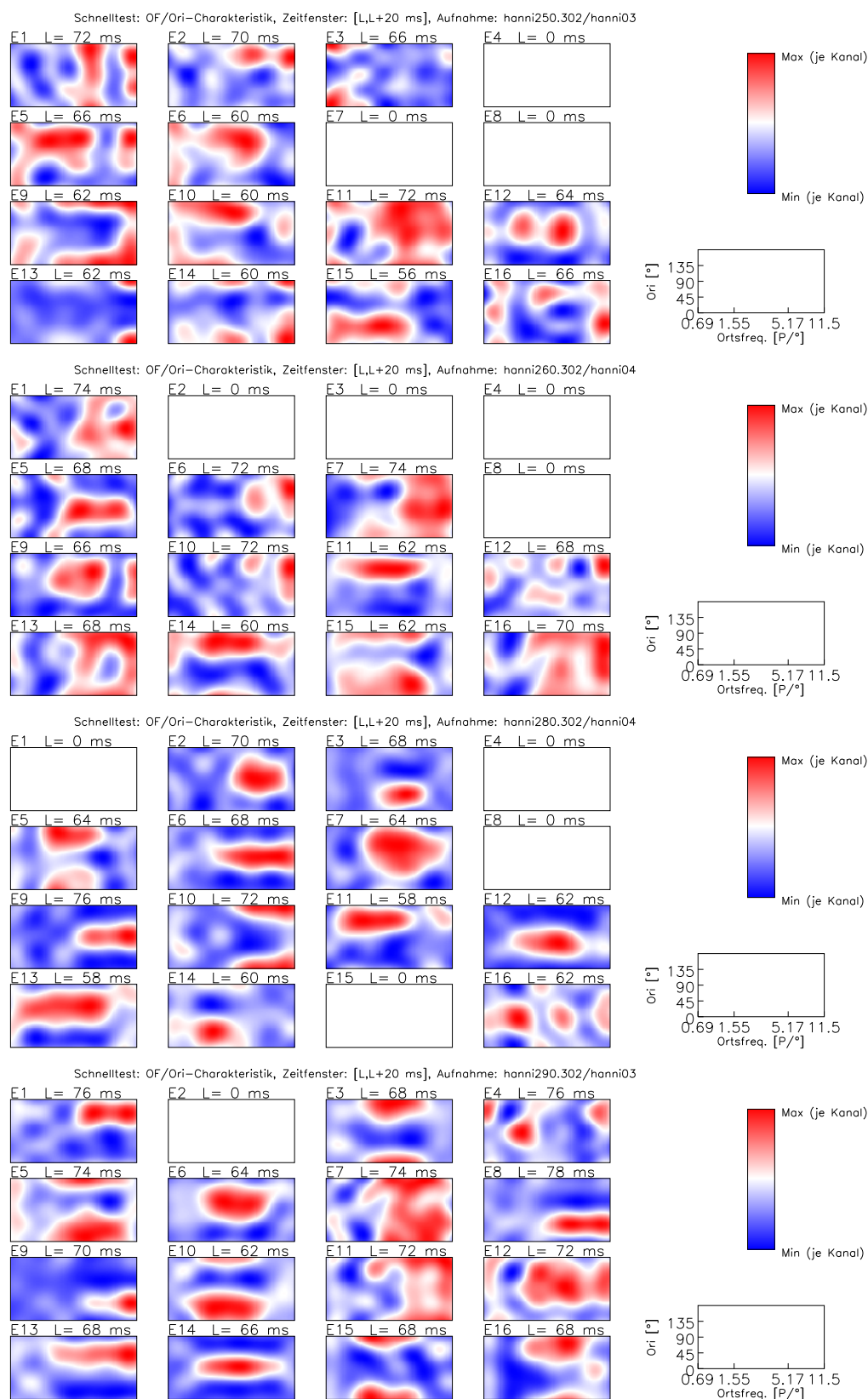


Abbildung A.6: Schnelltest: Ortsfrequenz- und Orientierungscharakteristik. $\Delta t = 20 \text{ ms}$. Zur Berechnung der Antwortkarten wurden die Ortsfrequenz-spezifischen Latenzzeiten verwendet (entsprechend Abb. 4.20b).

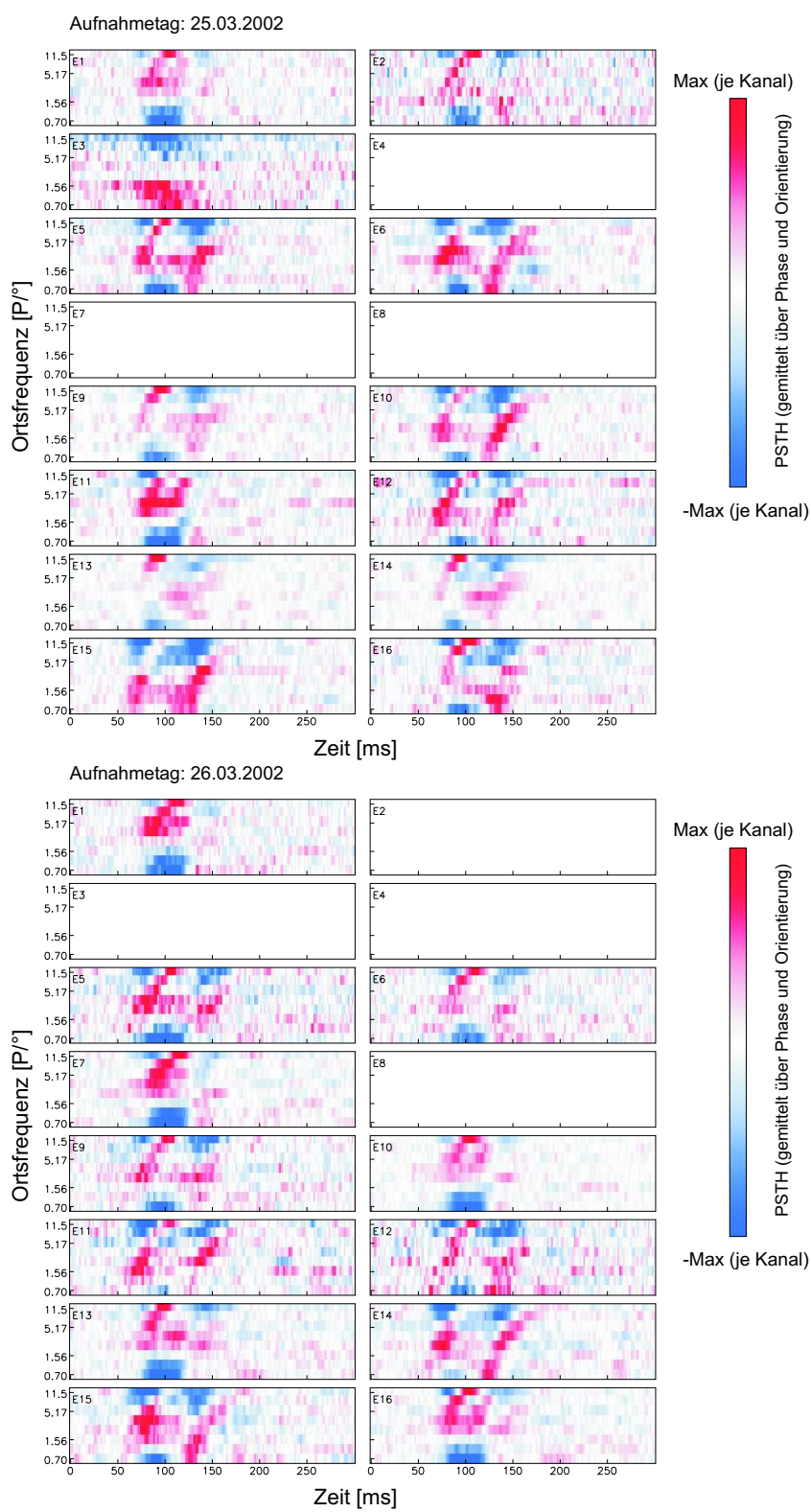


Abbildung A.7: Zeitverlauf der PSTHs beim Schnelltest (25.3 und 26.3.02)

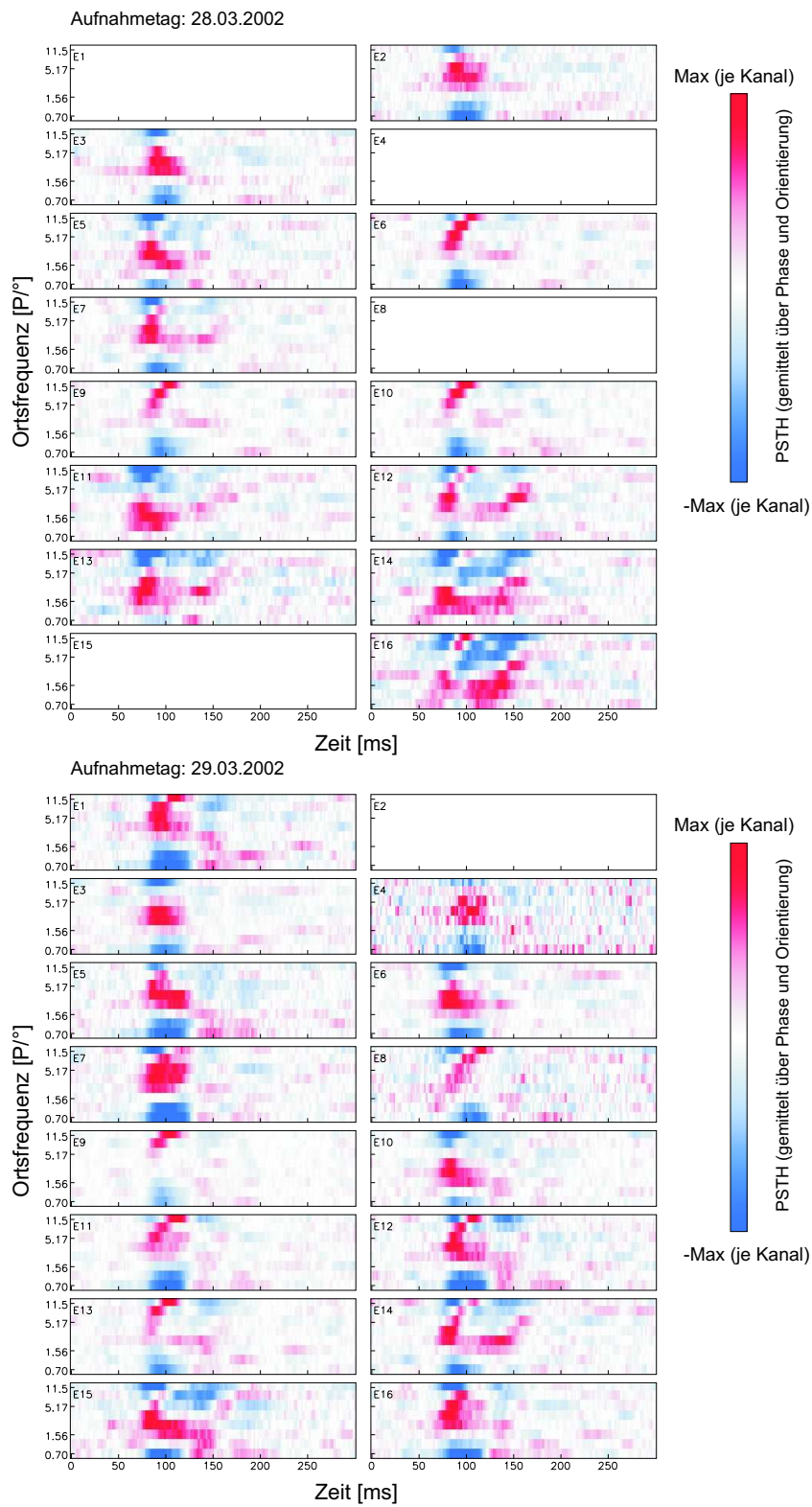


Abbildung A.8: Zeitverlauf der PSTHs beim Schnelltest (28.3 und 29.3.02)

Danke

Ich möchte mich an dieser Stelle bei allen bedanken, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben:

Zuerst möchte ich mich bei Prof. Reinhard Eckhorn bedanken, der mir dieses Thema vorgeschlagen und die Arbeit konzeptionell betreut hat. Prof. Uwe Homberg und HD Monika Stengl danke ich, dass sie sich bereit erklärt haben, diese externe Diplomarbeit zu betreuen und für den Fachbereich Biologie zu begutachten.

Mein besonderer Dank gilt Hans Jörg Brinksmeyer und Alexander Gail. Ihre Unterstützung beim Umgang mit dem Affen und bei der Durchführung der Experimente haben diese Arbeit erst möglich gemacht. Bei Fragen der Datenauswertung oder bei Problemen mit IDL und Turbo-Pascal hatten sie immer ein offenes Ohr und nahmen sich Zeit für meine Fragen. Bei der Programmierung konnte ich auf viele von Alex und Hans Jörg entwickelte Computerprogramme aufbauen.

Bedanken möchte ich mich auch bei allen anderen Mitgliedern der Arbeitsgruppe Neurophysik, insbesonde bei meinem Zimmerkollegen Alexander Kremper für so manchen Tipp bei Fragen der Datenauswertung und die vielen interessanten Gespräche über das Gehirn und die Welt.

Das Ende dieser Diplomarbeit bildet auch den Abschluss einer für mich sehr schönen und ereignisreichen Studienzeit. Daher möchte ich mich auch bei den Menschen bedanken, die mich im Laufe dieses Studiums begleitet haben, und denen ich schöne Erinnerungen und wertvolle Anstöße verdanke. Dazu gehören Nadja Uglik, Sebastian Kraft, Andreas Staets, Christian Stump, Anita Hopes und Barbara Illmer.

Christoph Schlichenmaier danke ich für die angenehme Zusammenarbeit im FSK-Vorstand, und für die Freundschaft, die sich daraus entwickelt hat. Seine Hinweise im Umgang mit \LaTeX haben mir beim \TeX en dieser Arbeit sehr geholfen.

Gerne denke ich zurück an einige Lehrerinnen und Lehrer des Kepler-Gymnasiums in Chemnitz. Frau Martina Fichtner hat durch ihren engagierten Biologieunterricht mein Interesse an der Wissenschaft des Lebens geweckt. Der Mathematikunterricht bei Herrn Steffen Polster hat mich hervorragend auf dieses Studium vorbereitet.

An dieser Stelle möchte ich auch meinen Eltern danken, die mich immer unterstützt und in meinen Entscheidungen bestärkt haben.

Beschließen möchte ich diese Arbeit mit einem Dankeschön an Sabine Klomfass. Ihre Liebe hat mir gerade in dieser Schlussphase der Diplomarbeit viel Rückhalt und Kraft gegeben.

Einverständniserklärung

Ich erkläre mich damit einverstanden, dass die vorliegende Arbeit

**„Analyse der Empfindlichkeit für Ortsfrequenzen
im primären Sehkortex wacher Affen“**

in Bibliotheken allgemein zugänglich gemacht wird.

Dazu gehört, dass sie

- von der Bibliothek der Einrichtung, in der ich meine Arbeit angefertigt habe, zur Benutzung in ihren Räumen bereitgehalten wird;
- in konventionellen und maschinenlesbaren Katalogen, Verzeichnissen und Datenbanken verzeichnet wird;
- der UB für die lokale Benutzung und für Fernleihzwecke zur Verfügung steht;
- im Rahmen der urheberrechtlichen Bestimmungen für Kopierzwecke genutzt werden kann.

Marburg, den 28.07.2002

(Unterschrift des Autors)

(Unterschrift des betreuenden Hochschullehrers)

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich meine Diplomarbeit mit dem Thema

**„Analyse der Empfindlichkeit für Ortsfrequenzen
im primären Sehkortex wacher Affen“**

selbstständig verfasst habe.

Marburg, den 28.07.2002