

Zentralnervöse Repräsentationen bei der sensomotorischen Informationsverarbeitung: ein Plädoyer für verhaltens-relevante Konzepte*

H. Glünder

Institut für Medizinische Psychologie, Ludwig-Maximilians-Universität, Goethestraße 31, D-80336 München

Central nervous representations in sensorimotor information processing: a plea for behavior-relevant concepts**

Summary. The central point is to view neural information processing of whatever kind – including cognitive processes – in its natural context of behavior and thus of the sensorimotor cycle. Some consequences of this view for conceptions of central nervous representations and their interfaces are explicated, such as those concerning modularity, degree of distributedness, basic operations, and temporal behavior. Finally, a communication problem between sensorimotor representations is outlined that results from encephalization. Alongside the main argument an attempt is made to point out critically the uniqueness of cognitive structures and that there is no sense in exploring them in isolation.

Zusammenfassung. Zentrales Anliegen ist die Betrachtung jeglicher neuronaler Informationsverarbeitung, kognitive Prozesse eingeschlossen, in ihrem natürlichen Kontext des Verhaltens, also des gesamten sensomotorischen Zyklus. Einige Konsequenzen dieser Sichtweise für Vorstellungen über zentralnervöse Repräsentationen und ihre Schnittstellen, z.B. Modularität, Grad der Verteiltheit, Basisoperationen und Zeitverhalten betreffend, werden expliziert. Abschließend wird ein in der Enzephalisierung begründetes Kommunikationsproblem zwischen sensomotorischen Repräsentationen angesprochen. Im Sinn einer kritischen Darstellung wird im Verlauf der Argumentation auch die Sonderstellung kognitiver Instanzen und die Nutzlosigkeit, diese isoliert erforschen zu wollen, verdeutlicht.

1. Vorbemerkungen

Mit diesem Beitrag wird auf die sensomotorische Informationsverarbeitung als in doppelter Hinsicht notwendige Bedingung für Kognition hingewiesen: Sie ist einerseits entwicklungsgeschichtlich von Anfang an eine der Existenzgrundlagen der Fauna, andererseits funktionaler Kristallisationskern kognitiver Prozesse, weil sie nämlich nicht das periphere Instrumentarium kognitiver Instanzen darstellt, sondern kognitive Strukturen unter Umständen vorteilhafte Ergänzungen der Sensomotorik sind. Das Plädoyer möchte Anhaltspunkte geben zur Überwindung paradigmatischer Ansätze, deren Hauptursachen in der isolierten Betrachtungsweise nervöser Teilstrukturen und Teilfunktionen und im Mangel an Konzepten über universelle Grundmechanismen nervöser Verarbeitung vermutet werden (vgl. Douglas & Martin 1991, Scheerer 1990, insbesondere S. 380–382).

Die Argumentation beruht wesentlich auf einer neurobiologisch-systemorientierten Sichtweise zentralnervöser Repräsentationen im sensomotorischen Zyklus. Der Begriff der Repräsentation wird dabei sehr weit gefaßt, so daß man nicht einfach auf dessen Bedeutung oder Gebrauch in einer der betroffenen Disziplinen verweisen kann; insbesondere ist die Einschränkung auf sogenannte „mentale Repräsentationen“ dem Verständnis des Textes abträglich. Aufgrund des neurobiologischen Hintergrunds der Betrachtung und damit einer strukturellen Nähe zum Konnektionismus empfiehlt es sich vielmehr, Repräsentation als „aktiv“ anzusehen, also entsprechend der Charakterisierung durch Scheerer (1992) den „für Symbolsysteme typischen Dualismus zwischen Daten und Prozessen“ zumindest nicht als notwendige Eigenschaft von Repräsentationen mitzudenken. Ebenso ist hinsichtlich der Unterscheidung von Repräsentierendem und Repräsentiertem (Palmer 1978) bevorzugt erstere Bedeutung anzunehmen: Repräsentation also durchaus auch als materielles Substrat.

Um die Argumentationslinie nicht zu verdecken, wurde darauf verzichtet, die aus neurobiologischer und psychologischer Sicht wünschenswerten direkten Bezüge

* Dem Artikel liegt eine im Auftrag des VDI-Technologiezentrums Düsseldorf erstellte Studie zugrunde

** The article is based on a study commissioned by the “VDI-Technologiezentrum” in Düsseldorf/Germany

zum Substrat bzw. zur Wahrnehmungs- und Kognitionspsychologie auszuführen. Die ausgewählten Verweise auf empirische Arbeiten sollen deshalb auf einige mögliche Bezüge aufmerksam machen. Darüberhinaus scheinen Hinweise angebracht zu sein, die das für die Abhandlung zentrale Verhältnis von Basissysteme genannten nervösen Strukturen zu entwicklungsgeschichtlich jüngeren Instanzen betreffen: Die naheliegenden Assoziationen ersterer mit dem Mittelhirn (Mesencephalon) – insbesondere mit der sogenannten Vierhügelplatte (Colliculi oder Tectum) – und letzterer mit neokortikalen Strukturen¹ sind zutreffend. Obwohl diese Vorstellung eigentlich zu speziell ist, um das durch Erweiterungen nervöser Strukturen bedingte Integrationsproblem allgemein zu charakterisieren, kann sie als eine mögliche Exemplifikation der systemtheoretischen Betrachtungen dienen. Die Ausführungen zur Repräsentation sensorischer Information in den Abschnitten 9 bis 11 sind dagegen von einer denkbaren funktionalen Interpretation dieses anatomischen Modells² beeinflusst, deren Kenntnis jedoch für das Verständnis nicht erforderlich ist.

2. Beweggründe und Bestandsaufnahme

Die Dominanz entwicklungsgeschichtlich junger und jüngster Leistungen des zentralen Nervensystems, insbesondere die Möglichkeit zu verbaler Kommunikation, hat offenbar dazu geführt, daß diese Fähigkeiten in zunehmendem Maß losgelöst von grundlegenden Leistungen des zentralen Nervensystems betrachtet werden. Für eine Phänomenologie mag dies nicht weiter hinderlich sein, wohl aber für das Verständnis höherer Leistungen oder kognitiver Prinzipien und ihrer Begründung. Isoliert betrachtet, haben hierarchisch höchste oder kognitive Instanzen in zweifacher Hinsicht keine Existenzgrundlage, denn erstens hätten sie sich ohne andere nicht entwickelt und zweitens könnten sie, wie später erläutert wird, ohne diese nichts bewirken. Im Rahmen nicht nur phänomenologisch ausgerichteter Hirn- und Kognitionsforschungen läßt sich folglich die Menge der überhaupt möglichen Funktions- und Strukturprinzipien dadurch einschränken, daß man zumindest die wichtigsten Bedingungen ihrer biologischen Möglichkeit berücksichtigt. Dieser Vorschlag soll jedoch nicht als Aufforderung zum biologischen Atomismus – der in Form der Molekularbiologie

ohnehin noch im Vormarsch ist – verstanden werden, sondern zum integrativen Systemdenken.

Entwicklungsgeschichtlich betrachtet, dienen hierarchische, kognitive wie vorkognitive Systemerweiterungen der Verfeinerung und Ergänzung, jedoch nicht dem Ersatz von Basissystemen. Hierarchische Systemerweiterungen sind also nur dann effektiv, wenn sie mit den entsprechenden Basissystemen harmonisieren. Dies ist der Fall, wenn die Integrationsverluste, d.h. diejenigen Anteile einer Systemerweiterung, die dem Erhalt und der funktionalen Einbindung von Basissystemen dienen, in einem biologisch akzeptablen Verhältnis zum Gewinn an Leistung stehen. Vorliegende Basissysteme bestimmen also die Effektivität von Systemerweiterungen und sind daher für deren Beibehaltung entscheidend. Anders formuliert: Aufgabe, Funktion und Struktur bewährter Systemerweiterungen hängen von denen der Basissysteme ab. Aus diesem Grund sollte vor der Analyse jeglicher Art von Systemerweiterungen, also kognitiven wie vorkognitiven, zumindest die Aufgabe, besser noch Funktion und Struktur der Basissysteme bekannt sein.

Die derzeitige Forschungssituation stellt sich, überspitzt formuliert, etwa folgendermaßen dar: Es bestehen nur wenige Berührungspunkte zwischen Neurobiologie und Neuroethologie einerseits sowie der Kognitionspsychologie andererseits. Während man sich auf neurobiologischem Gebiet (in Deutschland noch) von der Systemforschung ab- und der Untersuchung molekularer Mechanismen zuwendet, hängt die Kognitionsforschung noch weitgehend den dominant formallogisch/linguistischen³ Methoden der traditionellen „Künstliche Intelligenz“ (KI)-Forschung an (siehe z.B. Scheerer 1992, S. 25). Seit einigen Jahren wird jedoch versucht, die Stagnation der traditionellen KI-Forschung zu überwinden, und zwar im wesentlichen mit Hilfe zweier untereinander durchaus kompatibler Konzepte: (1) das der „Mentalen Bilder“, also bildhafter Vorstellungen, und (2) das des „Konnektionismus“, also der wiederentdeckten parallelverarbeitenden (neuronalen) Netzwerke. Die Auseinandersetzung mit den traditionellen Ansätzen (3) dauert in beiden Fällen noch an und ist durch Aussagen der Hauptvertreter des Diskurses – einerseits (1) Kosslyn (1980) und (2) „PDP Research Group“ (1986) und andererseits (3) Pylyshyn (1984) sowie Fodor & Pylyshyn (1988) – gekennzeichnet (siehe auch Block 1981, Freksa & Habel 1990). Anfängliche und bisher nur in geringem Umfang erkannte oder behobene Defizite der neuen Strömungen rechtfertigen in der Tat konstruktive Kritik: So werden beispielsweise (1) bildhafte oder räumliche Repräsentationen vorwiegend ziemlich eingeschränkt im Sinn von Isomorphismen betrachtet (Scheerer 1992), Phasenraumdarstellungen (Merkmalsräume) dagegen kaum erwogen

¹ Neokortex nennt man die entwicklungsgeschichtlich jüngste Struktur der Großhirnrinde (Cortex cerebri). Reptilien haben noch keinen Neokortex und Vögel haben ihn im Gegensatz zu Säugetieren nie angelegt. Dagegen sind andere, schon bei den Vorfahren heutiger Reptilien vorhandene nervöse Strukturen – z.B. das Tectum (opticum) – bei Vögeln und heute lebenden Reptilien viel besser entwickelt und erheblich leistungsfähiger als bei Säugetieren.

² Säugetiere haben z.B. außer der Nervenbahn von der Retina zum Tectum u.a. eine über das Zwischenhirn zum primären visuellen Neokortex. Tatsächlich ist das Tectum multisensorisch und es steht in bidirektionaler Verbindung mit neokortikalen Gebieten, wobei die Kommunikation mit korrespondierenden sensorischen Arealen hier von besonderem Interesse ist. Das Tectum innerviert außer der Augen- und der Kopfmotorik vermutlich auch beim Menschen die Extremitätenmotorik.

³ Diese Feststellung bedeutet keine Kritik an der Entwicklung maschineller Systeme und damit an der wörtlich genommenen KI, wohl aber an dem Anspruch, grundlegende biologische Verhaltensleistungen derart zu erklären: Der Nachweis der Notwendigkeit von im weiteren Sinn sprachlichen Strukturen für erfolgreich handelnde Organismen scheint im Gegensatz zur Beantwortung der Frage, welches Verhalten solche Strukturen als notwendig voraussetzt, wenig sinnvoll zu sein.

und (2) die von Minsky und Papert⁴ schon 1969 anlässlich ihrer Kritik an primär Perceptron-ähnlichen Netzarchitekturen vorgeschlagenen Alternativen weitgehend ignoriert oder pauschal als obsolet abgetan.

Obwohl das Eindringen vor allem des Konnektionismus in die Kognitionswissenschaft neben Erweiterungen und Verbesserungen traditioneller Konzepte auch den Rückbezug dieser Forschungsrichtung auf das biologische Substrat erwarten ließ und mit einigem Optimismus auch noch läßt, wird die für das Verständnis höherer oder kognitiver Leistungen entscheidende funktionale Abhängigkeit von ihren unmittelbar handlungsrelevanten Basissystemen heute außerhalb der Biologie ebensowenig thematisiert wie bisher.

3. Sensomotorische Systeme und Verhalten

Welche Basissysteme können nun höhere oder gar kognitive Instanzen überhaupt erst ermöglichen? Es sind diejenigen Systeme, die schon vor ihrer Erweiterung um raffinierte Bereiche für lebensnotwendige Verhaltensleistungen verantwortlich waren. Das biologisch wahrscheinliche und entwicklungsgeschichtlich bestätigte Prinzip der strukturell und funktional konservativen Leistungssteigerung hat nämlich im zentralen Nervensystem zur Bildung von Parallelsystemen geführt, die der Bearbeitung unterschiedlicher Aspekte derselben Aufgaben auf unterschiedlichen Komplexitätsniveaus dienen. Im Rahmen dieses „Enzephalisierung“ genannten Prozesses sind die Basissysteme nicht durch neue Systeme ersetzt worden, sondern strukturell wie funktional als eigenständige Einheiten erhalten geblieben – teilweise jedoch modifiziert oder, über phylogenetisch lange Zeiträume hinweg, funktional umgewidmet (vgl. Nauta & Feirtag 1990).

Die grundlegenden Verhaltensleistungen sind zweifellos sensomotorischer Art: Organismen, auch sehr niedere, zeigen Reaktionen auf Umweltreize, also beispielsweise Chemo- oder Phototaxis. Da Aktionen in der Regel, wenn auch mit veränderten Intensitäten und eventuell großen Zeitkonstanten, über die Umwelt auf den Organismus zurückwirken, ist die Sensomotorik eine Voraussetzung für aktive Erfahrbarkeit von Umwelt (Neisser 1976). Erweiterungen des Nervensystems dienen in erster Linie ebenfalls der Sensomotorik, wenn auch in universellem Sinn. Ein wesentlicher Leistungszuwachs besteht zum Beispiel in der Fähigkeit, den individuellen Erfahrungshorizont systematisch aktiv zu erweitern. Wie in den meisten Arbeitshierarchien sind die raffinierten und kognitiven Systemerweiterungen den sensomotorischen Basissystemen übergeordnet, von diesen aber letztlich abhängig (vgl. Abschnitt 11).

Leider vernachlässigt die aktuelle hochspezialisierte, empirische wie theoretische Forschung mit wenigen Ausnahmen (s.u.) sowohl den sensomotorischen Ursprung kognitiver Instanzen – indem sie diese aufgrund ihrer

scheinbaren Dominanz als weitgehend autonom betrachtet – als auch ihre sensomotorische Rolle – indem sie sich entweder primär mit dem sensorisch-kognitiven oder seltener mit dem kognitiv-motorischen Bereich befaßt. Die resultierenden methodischen Brüche, einerseits zwischen den verschiedenen sensomotorischen Hierarchieebenen und andererseits zwischen Sensorik und Motorik, führen unweigerlich zu Fehleinschätzungen von Funktion und Struktur sowohl aller unmittelbar mit Sensomotorik befaßten als auch der hochentwickelten kognitiven Bereiche des zentralen Nervensystems. Im ersten Fall werden die neurobiologische Bewältigung der durch Enzephalisierung erzeugten Probleme, im zweiten Fall die verhaltensrelevanten, d.h. sensomotorischen Anforderungen an das gesamte kognitive System ausgeklammert. Die Betrachtung eines Organismus als reine „Informationsenke“ ist also für realitätsbezogene Systemanalysen ebenso hinderlich wie die Ansicht, daß ein Organismus Handlungen ungeachtet seiner Umwelt ausführt. Mit Ausnahme vor allem der Erforschung der Okulomotorik, der Handlungs- und Standregelung sowie einiger Untersuchungen an Invertebraten und weniger neuer biokybernetischer oder theoretischer Arbeiten (Arbib 1987, Arbib 1989, Ewert & Arbib 1989, Freksa & Habel 1990, Grossberg 1982, Grossberg & Kuperstein 1989, Neumann & Prinz 1990) sind diese Sichtweisen heute leider üblich. Sie sind vermutlich vorwiegend durch die Spezialisierung der Forschung bedingt und offenbaren sich nicht zuletzt auch kommerziell im nahezu unersättlichen Markt für Fachzeitschriften engsten thematischen Zuschnitts.

Aufgrund der geschilderten Situation kann man verallgemeinernd feststellen, daß Schnittstellen im zentralen Nervensystem neuralgische Punkte für die Systemanalyse sind, die offensichtlich meist unbeachtet bleiben. Begründet wird dieses selektive Vorgehen, wenn überhaupt, mit der Wichtigkeit von Funktion und Struktur der von Schnittstellen begrenzten Bereiche. Im Gegensatz dazu wird hier argumentiert, daß gerade über die Schnittstellen Funktion und Struktur eben dieser Bereiche erst zu verstehen sind.

Bislang war lediglich von den hierarchisch höchsten Schnittstellen die Rede, im folgenden wird gezeigt, daß sich schon Teilaspekte der sensomotorischen Verarbeitung auf viele Module verteilen und somit dem Verständnis der Kommunikation zwischen zentralnervösen Verarbeitungseinheiten eine entscheidende Rolle in der Hirn- und Kognitionsforschung zukommt.

4. Schnittstellen zwischen Verarbeitungsmodulen

Die generelle morphologische und funktionale Modularität des zentralen Nervensystems gilt heute neuroanatomisch und neurophysiologisch oder neuropsychologisch als zweifelsfrei nachgewiesen. Darüber hinaus sind jedoch Ausmaß und Ursache von Modularität für das Verständnis des zentralen Nervensystems wichtig. Anhand einer mit strukturellen Bedingungen begründeten Antwort auf eine vielleicht banale Frage soll nun der ver-

⁴Allgemeinere und auf die aktuelle Diskussion bezogene Darstellungen dieser Autoren finden sich im erweiterten Epilog der Neuauflage (Minsky & Papert 1988) und in Paperts Rechtfertigung (Papert 1988).

mutete Kern der Modularitätsproblematik⁵ verdeutlicht werden: Warum speisen die Rezeptorzellen eines Organismus nicht einfach ein einziges, weitgehend homogenes Netzwerk, das diesen Afferenzen gelernte und im Mittel adäquate Efferenzen zuordnet?

Die (hypothetisch-synthetische) Beantwortung der Frage hängt von der Gesamtzahl der Rezeptorzellen und von der geforderten Qualität der Umsetzung von Afferenzen in Efferenzen ab. Um dies zu verstehen ist ein kleiner Exkurs erforderlich. Die mathematisch einfachste Art, Afferenzen mit Efferenzen zu verknüpfen, besteht in der linearen Abbildung ersterer auf letztere, z.B. nach Art des von Pellionisz & Llinás (1980, 1985) propagierten sogenannten „tensor network“-Konzepts⁶. Im Rahmen derartiger Abbildungen können prinzipiell alle Sensorsignale in unterschiedlicher Stärke jedes einzelne Motorsignal beeinflussen. Dieser Einfluß ist linear, d.h. die Signale wirken additiv und können sich gegenseitig nicht modifizieren. Diese Art der Verknüpfung bedeutet eine drastische Einschränkung auf triviales Verhalten (vgl. Braitenberg 1986), denn ein lineares Netzwerk kann beispielsweise nicht einmal folgende elementare Bedingung erfüllen: Ein Muskelfaser-Ensemble soll nur dann aktiviert werden, wenn sowohl Sensor A als auch Sensor B gereizt werden, nicht aber, wenn nur einer oder keiner aktiv ist (Konjunktion). Biologisch nützliche sensomotorische Informationsverarbeitung kommt nicht ohne Entscheidungen und nichtlineare Beeinflussung zwischen Afferenzen aus (vgl. Abschnitt 7). Da aber die Gesamtzahl der sensorischen Signale in der Regel sehr groß ist, erfordern verhaltensrelevante Entscheidungen auf zellulärer Ebene derartig viele Elementar-Entscheidungen, daß es selbst die Möglichkeiten neuronaler Architekturen übersteigt (Glünder 1988). Nun ist die Frage berechtigt, ob es wirklich erforderlich ist, alle Verknüpfungen zwischen Afferenzen im Detail, also auf der Ebene von Sensorsignalen, auszuführen. In höheren Lebewesen können oder müssen beispielsweise die meisten intermodalen Interaktionen auf höherem Verarbeitungsniveau stattfinden, d.h. nach Konzentration oder Abstraktion der jeweiligen sensorischen Information (vgl. Abschnitt 7), wodurch die Zahl der Elementar-Operationen abnimmt.

Die Bildung von Verarbeitungsmodulen ist also letztlich strukturell-ökonomisch begründet. Dieser vereinfachenden Betrachtungsweise entsprechend, hängt die Größe der Grundmodule von der Art der Informationsverarbeitung ab. Werden bei der homogenen Parallelverarbeitung von insgesamt n Signalwerten jeweils diejenigen aller möglichen Gruppen mit k Werten ($k \ll n$) verknüpft, so erfordert das etwa $n^k/k!$ Elementar-Operationen, d.h. ein Modul für alle paarweisen Verknüpfungen kann z.B. rund \sqrt{n} -mal größer sein als eines für

alle Dreiergruppen – immer vorausgesetzt, die Zahl der Elementar-Operationen oder der dazu erforderlichen Verbindungen ist begrenzt. Wo liegen nun die (neurobiologischen) Ursachen dieser Begrenzung, die auch unter dem Begriff „scaling problem“ bekannt ist (siehe z.B. Papert 1988)? – Bei den Nervenzellen, und zwar ist es in erster Linie nicht etwa der Platzmangel für Synapsen an Dendriten, sondern die endliche Dynamik und Genauigkeit sowohl der Signaldarstellung als auch der synaptischen Beiwerte, die deren Verarbeitungskapazität und damit auch die Zahl funktionaler Synapsen begrenzen (Douglas & Martin 1991, Glünder 1988, Minsky & Papert 1988, Epilog und Abschnitt 7.2). Wie effektiv dieser prinzipielle und zumindest grob abschätzbare Rahmen tatsächlich genutzt wird und wie sich daher die Art der Elementar-Operationen auf die absolute Größe der Grundmodule auswirkt, hängt von der konkreten Funktionsweise der jeweiligen Nervenzellen ab – doch man ist von einer Taxonomie biologisch plausibler Neuronenfunktionen weit entfernt (Cohen & Wu 1990). Exemplarische Betrachtungen zur effektiven Nutzung netzartiger Architekturen unter Berücksichtigung obengenannter, die Verknüpfungselemente betreffenden Einschränkungen sind in (Minsky & Papert 1988) und (Glünder 1990a, 1991) zu finden. Neuronale Verarbeitung, die auf nichtlinearen synapto-dendritischen Interaktionen beruht (Glünder 1988, 1990b, Poggio & Torre 1978, Rall 1964, Sejnowski *et al.* 1989, S. 120), schneidet diesbezüglich günstiger ab als die übliche, auf dem klassischen oder verallgemeinerten „Summations/Schwelle“-Prinzip (McCulloch & Pitts 1943) basierende, was ausführlich am Beispiel der verschiebungsinvarianten Musterbeschreibung in (Glünder 1991) nachgewiesen wird. Aus im wesentlichen gleichen Gründen funktional vorteilhaft, aber in anderer Weise ökonomisch (vgl. Abschnitt 5) ist die Vorstellung von nichtlinearen Interaktionen, die sich aufgrund zeitlicher Signaleigenschaften ergeben (Srinivasan & Bernard 1976), nämlich aus dem Synchronisationsgrad der Einzelaktivitäten in Gruppen „klassischer Neurone“ (Abeles 1982). – Insgesamt betrachtet, sind die offenbar gravierenden Auswirkungen einiger zellulärer oder sogar subzellulärer Eigenschaften auf die globale Systemarchitektur eine bemerkenswerte Tatsache, die es verdienen würde, eingehender untersucht zu werden.

Das Prinzip, Verknüpfungen von Signalen aus ökonomischen Gründen auf höchstmöglicher Ebene abzuwickeln, auf komplexe Systeme wie das zentrale Nervensystem angewandt, verlangt die Erweiterung des Modulbegriffs. Ein Grundmodul definiert sich, wie gesagt, über die mengenmäßige Beschränkung spezifischer Signalverknüpfungen und damit, bei bekannter Verknüpfungsart, letztlich über die Zahl der direkt verknüpfbaren Eingangssignale; diese sind wiederum, außer bei unmittelbaren Sensormodulen, Ausgangssignale anderer Module. Letztere setzen sich im allgemeinen aus mehreren Grundmodulen zusammen, womit der erweiterte Modulbegriff erklärt ist. Im Gegensatz zu Grundmodulen, die ihre Existenz gerade der Größenbegrenzung verdanken, können Module nahezu beliebigen Umfang haben.

⁵Zweifellos bestimmten die Lebensbedingungen – abzulesen an der Entwicklungsgeschichte des Zentralnervensystems, z.B. der Sinne – entscheidend die Art der Modularität, dies jedoch letztlich nur im Rahmen der qualitativ unverändert gebliebenen neuronalen Möglichkeiten.

⁶Eine brillante formale Kritik des damit verbundenen Anspruchs geben Arbib & Amari (1985).

5. Repräsentationen in sensomotorischen Systemen

Üblicherweise nimmt man an, daß die Kommunikation zwischen Verarbeitungseinheiten und damit auch das sogenannte „linking“ oder die Integration von Information unmittelbar von der Form abhängen, in der Ereignisse, also z.B. Verarbeitungsergebnisse oder Speicherinhalte, repräsentiert sind. Zumindest für die Kommunikation zwischen entwicklungs geschichtlich zur selben Zeit entstandenen Modulen ist es aber wahrscheinlich umgekehrt: Für die Kommunikation günstige Repräsentationsformen wurden bevorzugt. – Es werden nun einige Überlegungen vorgestellt, die diese wechselseitige Abhängigkeit betreffen und vielleicht helfen, häufig angeführte Argumente zu relativieren.

Angenommen, es kann zu jedem Zeitpunkt nur ein Ereignis an einer Schnittstelle im Verarbeitungssystem auftreten und zwar örtlich entweder punktuell⁷ oder verteilt repräsentiert, was bei zeitlich kontinuierlicher Verarbeitung⁸ die Speicherung des Ereignisses nicht impliziert. In ersterer Form, gelegentlich auch „labeled line“-Schema genannt, werden unterschiedliche Ereignisse unterschiedlichen Elementarzellen⁹ zugewiesen, in der zweiten Form dagegen unterschiedlichen örtlichen (Erregungs-)Mustern in Elementarzellenpopulationen. Es ist dann auf den ersten Blick bestechend, daß beispielsweise statt 1000 Zellen, die in der punktuellen Repräsentation zur Unterscheidung von ebensovielen unabhängigen Ereignissen erforderlich sind, in einer verteilten Binärrepräsentation nur mindestens $\lg(10^3) \approx 10$ Zellen benötigt werden. Bei genauerer Betrachtung wird klar, daß der zahlenmäßige Vorteil u.a. mit der Unfähigkeit, Fehler zu bemerken, erkauft wird. Da im punktuell genannten Fall jedem Ereignis eben jeweils nur eine einzige Zelle zugeordnet ist, sind mehrere aktive Zellen als Fehler zu werten; nicht dagegen bei vollständig genutzten verteilten Repräsentationen, in denen verfälschte von unverfälschten Ereignissen nicht zu unterscheiden sind. Somit ist auch die Auffassung von der inhärenten Fehlertoleranz verteilter Repräsentationen widerlegt. Diese beruht nämlich ausschließlich auf Redundanz¹⁰ im informationstheoretischen Sinn, für die auch in einer verteilten Repräsentation – nämlich bei ihrer vollständigen Nutzung – kein Platz sein kann.

Eine ganz andere Situation ergibt sich, wenn die Ereignisse gespeichert werden sollen. Dann geht der zahlenmäßige Vorteil verloren, denn beispielsweise lassen sich in 10 Binärspeicherzellen nur 10 beliebige Ereignisse derart speichern, daß sie im ungestörten Fall auch eindeutig wiedergewonnen werden können (Orthogonalitätsbedingung). Mit dem Speichervorgang wird nämlich

die eingangs formulierte Zeitbedingung verletzt, d.h. aus dem Nacheinander von Ereignissen wird ihre gleichzeitige Verfügbarkeit. Für die genannten Beispiele ergibt sich somit im Fall der Speicherung, daß die Kapazität der punktuellen Repräsentation für die redundanzfreie Information gerade ausreicht, die der verteilten Repräsentation jedoch etwa hundertfach zu gering ist. Es soll nicht verschwiegen werden, daß insbesondere durch Verzicht auf die im ungestörten Fall mögliche exakte Wiedergewinnung von Ereignissen, und diese Option bieten überhaupt nur verteilte Repräsentationen, erhebliche Kapazitätsgewinne zu erzielen sind (Palm 1982).

Der häufige Einwand, in derselben Zellpopulation seien mehrere Ereignisse verteilt und unabhängig voneinander nicht darstellbar, ist im allgemeinen unzutreffend. Er trifft nur zu, wenn keine Möglichkeit für ein örtliches oder zeitliches „labeling“ der zum selben Ereignis gehörenden Zellen besteht. Neben der Möglichkeit sollte aber die Notwendigkeit überdacht werden, denn mit zunehmendem Verarbeitungsniveau wird es in der Tat schwieriger, Gründe für die unabhängige Darstellung mehrerer Ereignisse in derselben Zellpopulation zu nennen. Beispielsweise ist zu vermuten, daß die zentralnervöse Repräsentation, die gezielte Handlungen bestimmt, u.a. wegen der Handlungskonsequenzen zu jedem Zeitpunkt immer nur ein einziges Ereignis umfaßt (vgl. Neumann 1990 sowie Shallice 1978) und dies wahrscheinlich auch auf Repräsentationen in Teilsystemen zutrifft. Dieser Vermutung liegt die Annahme zugrunde, daß Handlungen aufgrund zentralnervös repräsentierter Ereignisse erfolgen und gleichzeitig repräsentierte Ereignisse folglich auch etwa gleichzeitige Handlungen bewirken. Diese würden jedoch, abgesehen von möglichen (motorischen) Interferenzen, die Beurteilung der einzelnen Auswirkungen und damit die Planung weiterer Handlungen erschweren. Damit wird allerdings nicht ausgeschlossen, daß es für unterschiedliche Verhaltensaspekte getrennte Repräsentationen gibt, also z.B. Handlung und Kommunikation gleichzeitig erfolgen können. Im Gegensatz dazu könnte, u.a. bei der sensorischen Vorverarbeitung aufgrund der Signaleigenschaften, die Mehrfachnutzung von Verarbeitungseinheiten möglich und zur Vermeidung kombinatorischer Explosionen auch notwendig sein (Abeles 1982). Einem aktuellen und neurobiologisch inspirierten Vorschlag zufolge könnte in solchen Fällen für das „labeling“ der gemeinsam ein Ereignis repräsentierenden Zellen die Zeitdimension genutzt werden, z.B. durch ereignisspezifische Synchronisation neuronaler Aktivität¹¹ (Eckhorn *et al.* 1988, Gray *et al.* 1989, Hartmann & Drüe 1990, Nischwitz *et al.* 1991, 1992). Dementsprechend lassen sich „hinreichend gleichzeitige“ und vorab (*sic*) charakterisierte Ereignisse, z.B. das Auftreten gleicher Merkmale, als zusammengehörig kennzeichnen. Dieses „labeling“ ist jedoch ohne teleonomisch begründeten Verarbeitungskontext bedeutungslos¹². Jedenfalls be-

⁷Die üblichen Attribute „lokal“ oder „lokalisiert“ werden hier nicht gebraucht, weil sie für die pointierte Darstellung einen zu großen Interpretationsspielraum lassen.

⁸Man denke z.B. an die momentane örtliche Signalverteilung an einer beliebigen (Schnitt-)Stelle im parallelen Verarbeitungsfluß eines zeitkontinuierlich arbeitenden „data flow“-Rechners.

⁹Elementarzelle ist hier im Sinn eines Auflösungs elements einer Repräsentation gemeint, kann also auch Nervenzelle bedeuten.

¹⁰Die Redundanz der punktuellen Ereignisrepräsentation, also des „1 aus n “-Codes, besteht in der Kenntnis falscher Signale. Im genannten Beispiel beträgt sie $1000 - 10 = 990$ [bit].

¹¹Ohne genaue Vorstellungen über neuronale Synchronizitätsdetektoren sind Aussagen über die Art der synchronisierten Aktivität (z.B. axonale Impulse oder Somapotentiale) wenig sinnvoll.

¹²Beispielsweise warf ein von Baldi & Meir (1990) demonstriertes Verfahren zum „labeling“ von Texturen unmittelbar die selbstkritische Frage nach dem „Wozu“ auf.

deutet „labeling“ nicht „linking“, „binding“ oder „grouping“, wobei auch die letztgenannten Operationen, über ihre weitgehend anerkannte Allgemeinbedeutung, z.B. in Form des Gestalt-Ansatzes (vgl. Rock & Palmer 1990), hinaus, einer detaillierten verarbeitungsbezogenen Rechtfertigung bedürfen.

Da also informationstheoretisch kein Unterschied zwischen punktuellen und verteilten Repräsentationen von Ereignissen besteht¹³, sind wohl praktische Gründe für die Bevorzugung der einen oder anderen Repräsentationsform verantwortlich. Faßt man den Ereignisbegriff sehr weit und versteht darunter die Zustände der für alle möglichen Motoraktionen ausschlaggebenden zentralen Bereiche der sensomotorischen Verarbeitung, so ist es in Hinblick auf die Efferenzen im allgemeinen nicht ökonomisch, diese globalen Ereignisse in punktueller Form zu repräsentieren. Dies wäre nur dann vorteilhaft oder sogar unumgänglich, wenn jedem dieser Ereignisse ein eigener Muskelapparat zugeordnet wäre, der von keinem anderen Ereignis, auch nicht teilweise, angesprochen würde. Weil diese Situation besonders auf höhere Lebewesen nicht zutrifft, müßten die für eine punktuelle Repräsentation notwendigen konvergenten Verschaltungen – von der gesamten Sensorik und den bewertenden Instanzen her zu den „Ereigniszellen“ – um nicht-disjunkte, divergente Verschaltungen – von den Ereigniszellen hin zu den Muskeln oder zu den Initiierungszellen autonomer Muskelprogramme – ergänzt werden. Folglich ist für die Motorik die punktuelle Repräsentation globaler Zustände unnötig aufwendig, und es ist höchst zweifelhaft, ob es verhaltensrelevante Gründe gibt, diese anzunehmen.

In Zusammenhang mit diesen Überlegungen lassen sich Aussagen über den optimalen Grad an Verteiltheit dieser zentralen motorischen Repräsentation machen. Es stellt sich die Frage, wie detailliert die für alle Motoraktionen notwendige und durch die globalen Ereignisse gegebene Information mindestens repräsentiert sein muß – wobei die feinstmöglich unterteilte Repräsentation u.a. jedes einzelne Rezeptorzellsignal umfaßt. Wie im vorangegangenen Abschnitt erwähnt, läßt sich die in Repräsentationen enthaltene Information beliebig gruppiert in Grundmodulen nach festzulegenden Regeln auf wenige Zellen konzentrieren (siehe auch Abschnitt 7). Folglich umfaßt die optimale Repräsentation, vereinfacht gesagt, nur die für alle erforderlichen Motoraktionen notwendigen und hinreichenden Zellen¹⁴, die sich vermutlich auf unterschiedlichen Verarbeitungs-, d.h. Konzentrationsstufen befinden. Im allgemeinen bedeutet demnach eine Zelle, die nur einer einzigen Aktion dient, zuviel Konzentration und Gruppen, auf deren Zellen nie einzeln zugegriffen wird, ungenügende Konzentration.

¹³ Man kann einwenden, daß dies nur für den störungsfreien Fall gilt, doch sei hier eine redundante Repräsentation, die lediglich durch Vervielfachung einer punktuellen Repräsentation entsteht, weiterhin als wesensmäßig punktuell bezeichnet.

¹⁴ In diesem Zusammenhang sei auf die Modelluntersuchungen von Martinetz *et al.* (1990a, 1990b) und Ritter *et al.* (1988) zur Visuo-motor-Koordination hingewiesen, wobei sich optimale Repräsentationen (Kohonen-Karten) unter gegebenen Randbedingungen selbstorganisieren.

Offensichtlich wird Zellen in bezug auf Handlungen Bedeutung zugeordnet, d.h. die Ereignisse werden zum Zweck der verteilten Repräsentation nicht willkürlich zergliedert. Weil Assoziation und Reflexion den sensomotorischen Verhaltensspielraum erweitern, ohne dazu unbedingt neue Efferenzen zu benötigen, erscheint es konsequent, die von der Wirkungsseite her definierte zentrale Repräsentation auch als Grundlage für höchste Bewertungsprozesse (vgl. ähnliche Betrachtungen bei Neumann 1990) oder gar für Kognition anzunehmen. Umgekehrt bietet diese Sichtweise auch eine mögliche Definition oder Abgrenzung hierarchisch höchster oder kognitiver Prozesse.

Inwieweit die entsprechende Repräsentation in Nervensystemen vom derart definierten Optimum abweicht, kann gegenwärtig nicht beurteilt werden. Es dürfte jedoch aufgrund der Betrachtungen einmal mehr klar geworden sein, daß sich die Problematik zentraler Repräsentationen nicht ohne ihr grundlegendes Ziel, die Handlungen, analysieren und lösen läßt. Forschung, die sich allein höherer oder sogar ausschließlich kognitiver Leistungen annimmt, ohne ihre Verhaltensaspekte zu berücksichtigen, läuft Gefahr, willkürliche Konzepte zu produzieren.

6. Parallele Verarbeitung von Ereignis-Sequenzen

Verhalten ist wesentlich sequentiell¹⁵ (vgl. Shallice 1978); daher muß dies im großen und ganzen auch für die sensomotorische Verarbeitung gelten, denn einerseits dient sie der fortwährenden Initiierung und Modifikation von Handlungen und andererseits wirken sich letztere, weil sie in aktivem oder passivem Bezug zur Umwelt stehen, auf die Sensorik aus. Im Wachzustand findet also in der Regel ein permanenter sensomotorischer Datenfluß statt. Da nicht nur der Momentanzustand, beispielsweise von sensorischen Repräsentationen, für Aktionen ausschlaggebend ist, sondern auch die zeitliche Struktur jedes einzelnen Sensorsignals, muß diese ebenfalls repräsentiert und ausgewertet werden. Die zentrale motorische Repräsentation benötigt allerdings die gesamte für eine Aktion im Wortsinn „entscheidende“ Information zu einem für eine Handlung sinnvollen Zeitpunkt. Folglich müssen die sequentiell anfallenden Daten zur Verarbeitung und Darstellung der Ergebnisse gespeichert werden. Weil aber laufend Daten nachströmen und die Verknüpfung von Ereignissen über große Zeiträume hinweg zu Verhaltensproblemen führt, ist die Kapazität dieses sogenannten prozeduralen Speichers hinsichtlich Aufwand und Nutzen optimiert. Experimental- und neuropsychologische Untersuchungen ergeben als Obergrenze beim Menschen eine Zeitspanne von etwa 3 Sekunden (Frasse 1964, Pöppel 1978); ein Wert, der nicht zuletzt mit den Anforderungen artikulierter Sprache verknüpft sein dürfte (Kowal *et al.* 1975). Weil zeitliche Signale, mindestens bis zu dieser Länge und nach Ablauf dieses Zeitintervalls, neuronal,

¹⁵ Freilich gibt es Verhaltensaspekte, die als einander begleitend zu beobachten sind.

d.h. örtlich in Hirnstrukturen zumindest vorübergehend repräsentiert sind, erübrigt sich eine eigene, von der gleichzeitigen wesentlich verschiedene Form der Informationsverarbeitung. Die unterbrechungsfreie statische Speicherung aufeinanderfolgender, zeitlich begrenzter Ereignis-Sequenzen ist zwar prinzipiell möglich, doch eine den makroskopischen Umweltereignissen angepaßte, also zeitlich kontinuierliche¹⁶ Verarbeitung ist wahrscheinlich. Eine solche ist beispielsweise mit Hilfe von Laufzeitketten möglich, wobei die zwischen Verzögerungsgliedern auftretenden Signale fortwährend den Verarbeitungsmodulen zugeführt werden. In diesen kann beispielsweise durch autokorrelative Verknüpfungen¹⁷ – die ihrerseits auf Koinzidenzdetektion beruhen – die Gestalt von Sequenzen, unabhängig von den sich zeitlich ändernden Signalen, analysiert werden. Es lassen sich also permanent zeitlich getrennte Ereignisse miteinander verrechnen, indem durch adäquat implementierte Laufzeit zwischen diesen Gleichzeitigkeit erzwungen wird (Glünder 1990b, Poggio & Reichardt 1980). Aufgrund verarbeitungsspezifischer Latenzen erzeugt eine modulare Architektur im allgemeinen zusätzliche und eventuell störende Zeitintervalle, die durch Laufzeitabgleich oder, unter Verlust an zeitlicher Auflösung, durch zeitliche Integration prinzipiell zu kompensieren sind.

Prozedural betrachtet sind sowohl zeitlich fokussierte Ereignisse als auch Ereignis-Sequenzen gleichermaßen räumlich, letztere eventuell dynamisch, im zentralen Nervensystem repräsentiert. Folglich kommt konnektionistischen Verfahren zur räumlich-zeitlichen Signalanalyse, d.h. allgemein von „bewegten Formen“, große Bedeutung zu. Dieser Problembereich findet in der gegenwärtigen Forschung nur unzureichende Beachtung. Dies läßt sich damit erklären, daß die Mehrzahl der populären konnektionistischen Architekturen nicht gut oder gar nicht zur Verarbeitung und Analyse zeitlicher Ereignisse der erwähnten Art geeignet ist – auch oder gerade dann, wenn ihre Funktion auf dynamischen Prozessen, meistens Relaxationsprozessen beruht. Dagegen behandelt die traditionelle Kognitionsforschung bevorzugt zeitliche, nämlich linguistische Probleme, und zwar üblicherweise im Rahmen des klassischen Paradigmas der Symbolverarbeitung und noch kaum mit biologienäheren Methoden wie der kontinuierlichen Datenflußverarbeitung.

7. Elementare Operationen

Von der Forderung nach Informationskonzentration in Modulen war mehrfach die Rede, ohne daß Bedingungen für ihre Möglichkeit erörtert wurden. Diese Verarbei-

tungsleistung eines Moduls, nämlich von vielen Zellen¹⁸ repräsentierte Ereignisse an ihrer Eingangsschnittstelle durch wenige Zellen an ihrem Ausgang darzustellen, läßt sich durch schlichtes Nichtberücksichtigen eines Teils der Eingangsrepräsentation erreichen sowie durch disjunktives, z.B. additives, oder konjunktives, z.B. multiplikatives, Verknüpfen von Eingangssignalen. Erstere Lösung scheidet aus, weil es unsinnig ist, Signale zu erzeugen, die nie Verwendung finden; bei disjunktiver Verknüpfung werden Eingangssignale nicht gänzlich eliminiert; die konjunktive genügt der Forderung nach Konzentration.

Um diese Aussagen zu veranschaulichen, ist ein kleiner Exkurs in die elementare Shannonsche Informationstheorie erforderlich (Marko 1965, Shannon 1948). Betrachtet wird das kleinstmögliche Modul, das nur ein einziges Verknüpfungselement enthält, mit zwei Eingängen und einem Ausgang. Die beiden als binär und impulsförmig angenommenen Eingangssignale, beispielsweise Folgen von Aktionspotentialen, seien statistisch unabhängig. Die *a priori* Wahrscheinlichkeit für das Auftreten eines Eingangsimpulses sei $p_1 \ll 1$ bzw. $p_2 \ll 1$. Für dieserart seltene Ereignisse ist der Informationsgehalt der Eingangsrepräsentation etwa gleich der Summe der Informationsgehalte der beiden Signale, also:

$$I_{\text{ges}} \approx I_1 + I_2 = \text{ld}(1/p_1) + \text{ld}(1/p_2) = \text{ld}\{1/(p_1 p_2)\}$$

Die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten eines Impulses im Ausgangssignal nach Addition oder logischer ODER-Verknüpfung der beiden Eingangssignale ist dann $p_{\text{dis}} = p_1 + p_2 > p_1 p_2$ und sein Informationsgehalt $I_{\text{dis}} = \text{ld}\{1/(p_1 + p_2)\} < I_{\text{ges}}$. Folglich geht bei dieser Operation ein Teil der durch die verknüpften Ereignisse bereitgestellten Information verloren. Wegen dieses Verlustes kann nicht von Informationskonzentration gesprochen werden. Gut sieht es dagegen bei der konjunktiven Verknüpfung aus, die durch die logische UND-Operation im Minimodul realisiert sein soll und sich als Koinzidenzdetektion zwischen Ereignissen auffassen läßt (Barlow 1985, Glünder 1988, MacKay 1985, Phillips *et al.* 1984). Für das Ausgangssignal gilt dann $p_{\text{kon}} = p_1 p_2$, womit es den für die Eingangsrepräsentation angenommenen Informationsgehalt aufweist. So problemlos, wie sie auf den ersten Blick wirken, sind konjunktive Operationen allerdings nicht, weil die erzeugten Ereignisse mit zunehmender Zahl sowohl der jeweils verknüpften Eingangssignale als auch der Kaskadierungsstufen immer seltener werden.

Neben der Informationskonzentration ist gezielte Informationsintegration an anderer Stelle sicher ebenso sinnvoll, denn dadurch lassen sich u.a. Ereignisse abstrahieren. In diesem Sinn soll beispielsweise die im vorangegangenen Abschnitt erwähnte Gestaltanalyse dynamischer Sequenzen gegenüber zeitlichem Fluß invariante Ergebnisse liefern. Information über den Fluß selbst ist für diese Analyse irrelevant und störend. Deshalb und aufgrund der Probleme mit ausschließlich konjunktiven Operationen sind für die zentralnervöse Informations-

¹⁶Zwar folgt aus der Kontinuität der physikalischen Zeit keineswegs die zeitlich kontinuierliche Verarbeitung in Nervensystemen, doch es gibt bislang keine zwingenden Gründe, eine neuronale Zeitdiskretisierung, d.h. ein zeitliches Abtastraster anzunehmen. Es sei ergänzend bemerkt, daß die Erzeugung zeitlicher Intervalle keineswegs zeitlich diskret verarbeitende Systeme voraussetzt.

¹⁷Reichardt (1957) hat schon sehr früh die universale Bedeutung der autokorrelativen Signalverarbeitung für das zentrale Nervensystem erkannt.

¹⁸Im Gegensatz zur Elementarzelle erlaubt der Begriff Zelle – wie bei vielen theoretischen Überlegungen zur Neurobiologie üblich – im Prinzip auch die Interpretation als neuronale Zellgruppen.

verarbeitung konjunktive und disjunktive Verknüpfungen gleichermaßen wichtig. Die Erzeugung einer funktionalen oder sogar optimalen zentralen motorischen Repräsentation aus letztendlich sensorischen Daten in einer dominant konnektionistischen Architektur beruht auf der geeigneten Auswahl sowohl des Typs von Elementar-Operation als auch der jeweils zu verknüpfenden Zellen in den Modulen. Die Entscheidung, Zellen einer Population in spezifischer Weise miteinander zu verknüpfen, ordnet Ergebniszellen allein aufgrund der Verknüpfungskonfigurationen Bedeutung zu.

Wie schon in Abschnitt 4 festgestellt, fehlt es an Konzepten zur Funktion und Architektur von Grundmodulen. Es gibt auch keine an neurobiologischen Fakten orientierte Systematik von Elementar-Operationen sowie ihrer Realisierung und Bedeutung für die Verarbeitung in Grundmodulen (Douglas & Martin 1991). Die derzeit favorisierten theoretischen Ansätze, insbesondere die meisten sogenannten neuronalen Netzstrukturen, basieren fast ausschließlich auf einem Neuronenmodell (McCulloch & Pitts 1943), das nicht erst aufgrund heutiger neurobiologischer Erkenntnisse als höchst fragwürdig erscheinen muß¹⁹. Dadurch sind Fortschritte im theoretischen Systemverständnis schon seit langem in grundlegender Weise blockiert²⁰, und es ist zu hoffen, daß die gegenwärtige fruchtbare Phase in der neurobiologischen Erforschung signalverarbeitender Eigenschaften einzelner Nervenzellen und kleiner Zellverbände (Cohen & Wu 1990, McKenna *et al.* 1992) stimulierend auf die Konzeptbildung wirkt (vgl. Douglas & Martin 1991).

8. Symbole und „symbolische Symbole“

Die elementaren biologischen Forderungen an die globale Informationsverarbeitung im zentralen Nervensystem lassen es sinnvoll erscheinen, zumindest vom hier gewählten Systemstandpunkt aus, die Art sensomotorischer Repräsentationen und Verarbeitungsweisen über ihre Wirkungen zu charakterisieren. Dementsprechend dient dieser Abschnitt im wesentlichen nur der Begriffsklärung und der Hinterfragung einiger weitverbreiteter Ansichten über kognitive Prozesse.

Die zentrale motorische Repräsentation bedeutet zu jedem Zeitpunkt die handlungsrelevante Konsequenz des Zustands des zentralen Nervensystems. Jeder Zelle dieser Repräsentation kommt nicht nur die im Abschnitt 5 erwähnte Bedeutung hinsichtlich Handlungen zu, sondern sie verkörpert genauso Aspekte dieser Systemzustände oder, vereinfacht, sensorischer Ereignisse. Man kann auch sagen, jede dieser Zellen symbolisiere (1) einen bestimmten, im allgemeinen kategorialen Aspekt der mög-

lichen Zustände des zentralen Nervensystems. Um Verwechslungen vorzubeugen, sei darauf hingewiesen, daß die entsprechenden Symbole (1) letztlich von unmittelbar empfangenen oder gespeicherten sensorischen Daten abgeleitet sind. Der Prozeß und die Architektur, durch die der Zusammenhang zwischen konkreten Daten und Symbolen (1) hergestellt wird, haben eine Syntax, die zwar auch ohne zu verarbeitende Ereignisse besteht, dann jedoch definitionsgemäß wertlos ist – es sei denn, sie würde selbst zum Ereignis. Syntax impliziert Platzhalter oder Variablen, zwischen denen sie vermittelt. Leider werden diese prozeduralen Platzhalter manchmal ebenfalls als Symbole (2) bezeichnet (vgl. Dreyfus & Dreyfus 1988, Anmerkung 31). In konnektionistischen Architekturen sind Syntax und prozedurale Platzhalter wesentlich durch die Verschaltung gegeben. Ein Symbol (1) kann aufgrund fortgeschrittener Abstraktion auch stellvertretend für die Syntax konkreter Ereignisse stehen (Datensyntax). Wie z.B. Johnson-Laird *et al.* (1984) feststellen, sind derartige intensionale Relationen ohne die vermutlich primären extensionalen Relationen biologisch unerklärlich und eventuell nutzlos. Konsequenterweise muß man fragen, ob nicht sogar exemplarische Information, also mehr als reine Datensyntax, für abstrakte Reflexionen ausreicht. Unabhängig von diesen grundsätzlichen Überlegungen sollte vorerst zwischen den durch die Datensyntax implizierten Platzhaltern oder Symbolen (3) und den prozeduralen Symbolen (2) unterschieden werden, denn isolierte Symbole (3) sind für die zentrale Repräsentation uninteressant, weil sie entgegen ihrer Bezeichnung allein nichts symbolisieren. Sollte ihre Bedeutung jedoch über eine Platzhalterfunktion hinausgehen, dann handelt es sich nicht mehr um Symbole (3), sondern um Symbole (1).

Abschließend stellt sich die Frage, ob es sinnvoll sein kann, Datensyntax prozedural zu nutzen, also z.B. im weitesten Sinn Umweltstruktur in nervöse Verarbeitungskonzepte zu transformieren und somit Symbole (3) als Symbole (2) einzusetzen, wie dies in Universal-Rechenmaschinen durch die Aufhebung der funktionalen Trennung von Daten und Verarbeitungsvorschriften möglich ist. – Für die sprachliche Kommunikation und das logische Schließen mag dieses Vorgehen nützlich, für das Verstehen und Extrapolieren komplexer Sachverhalte sogar notwendig sein. Somit wird einerseits verständlich, warum die KI-orientierte Kognitionsforschung, zumindest anfänglich, überwiegend an Sprach- und „reasoning“-Aspekten zentralnervöser Leistungen interessiert war. Andererseits ist fraglich, ob das Zustandekommen höherer Leistungen des zentralen Nervensystems durch Untersuchungen einer der phylogenetisch jüngsten Fähigkeiten zu klären ist. Vorsicht ist auch deshalb geboten, weil sich gemäß Paivios (1976, 1989) experimentell gut untermauerten „dual coding“-Hypothese verbale Verarbeitung wesentlich von nonverbaler unterscheidet und die entsprechende Schnittstellen-Problematik nicht nur konzeptionell, sondern nachweislich auch biologisch existiert.

9. Basis-Repräsentation räumlicher Ordnung

Die Ansicht vom *a priori* Status, der Kant zufolge neben der Zeit auch dem Raum in Hinblick auf Wahrnehmen

¹⁹ Die Argumentation, bei der Konzeptbildung und bei Simulationen müsse vereinfacht werden, ist verständlich, doch setzt Vereinfachung umfängliches Wissen voraus, das hier fehlt.

²⁰ Es ist beispielsweise erstaunlich, in welchem geringem Maß die Anregungen für leistungsfähigere konnektionistische (*sic*) Ansätze, die Minsky und Papert vor mehr als zwei Jahrzehnten in ihrer heute teilweise heftig kritisierten Abhandlung gaben, aufgegriffen und verfolgt wurden (vgl. Dreyfus & Dreyfus 1988 sowie Papert 1988).

und Handeln erwachsener Menschen zukommt, rührt vermutlich von denjenigen unbewußten Repräsentationen einschlägiger sensorischer Information her, ohne die Verhalten unmöglich ist. In der Tat interessiert vor allen anderen Eigenschaften der Umweltereignisse ihre Lage im Raum. Als neuronale Bedingung der Möglichkeit von Raumerfahrung kann man eine Basis-Repräsentation²¹ vermuten, in die sich lokalisierbare Ereignisse einordnen lassen, woraufhin sich konkrete Raumvorstellung im Sinn von Handlungsmöglichkeit konstituiert.

Voraussetzung für die Orientierung im Raum, und damit für Handlungen, ist eine stabile und ausreichend genaue neuronale Repräsentation externer Ereignispositionen. Relationale Beschreibungen, beispielsweise durch sogenannte „labeled graphs“ (Benn & Radig 1984, von der Malsburg 1988), die räumliche Ordnung nur qualitativ als Nachbarschaftsbeziehungen von Ereignissen darstellen, sind als Grundlage für zielgerichtete und erfolgreiche Handlungen unzureichend (Held 1968). Folglich muß eine Basis-Repräsentation der räumlichen Anordnung von Ereignissen hinreichend exakt organisiert sein, z.B. gemäß Ortskoordinaten oder Raumwinkeln. Dennoch ist sie vermutlich keine bildhafte Darstellung im Sinn einer Photographie, eines retinalen oder mentalen Bildes und auch keine Abstraktion derartiger Darstellungen.

Welcherart die Ereignisse sind, welche ihrer Eigenschaften in diese Repräsentation Eingang finden und zu welchem Grad sie darin über das Ereignis hinaus spezifiziert sind, ist weitgehend unbekannt (Broadbent 1982). Mehr als einige ungeordnete Attribute pro Ereignis und somit pro Position in der Basis-Repräsentation sind es allem Anschein nach nicht. Metaphorisch betrachtet, wird jede Position mit einer prinzipiell begrenzten Anzahl ungeordneter Etiketten versehen, auf denen jeweils nur eine einzige Eigenschaft wie Tonhöhe, Dauer, Kontrast, Farbe, Textur, Symmetrie usw. vermerkt ist. Ob und inwieweit Angaben über die Ausdehnung von Ereignissen gemacht werden können und räumliche Tiefe berücksichtigt wird, ist ungeklärt. Da es aus Aufwands- und Zeitgründen unwahrscheinlich ist, daß das Problem der Segmentierung von Ereignissen schon auf dieser niederen Verarbeitungsebene im engeren Sinn auf semantische Weise gelöst ist, liegt es nahe, einen Automatismus der Merkmalsdetektion für die Ereignisauswahl anzunehmen, womit auch die möglichen Attribute festgelegt sind (Glünder 1986, Ullman 1985). Aufgrund von Erwartungshaltungen, oder wenn ausreichend Zeit zur Verfügung steht, kann die automatisch getroffene Auswahl über „top down“-Prozesse modifiziert werden, wobei im Detail noch unklar ist, durch welche Instanzen und Mechanismen. – Offensichtlich führen die strukturellen und leistungsbezogenen Beschränkungen bei der geschilderten Basis-Repräsentation dazu, daß sich auch multimodal vorliegende Ereignisse, gegebenenfalls nach Anpassung an ein einheitliches Bezugssystem (Jay & Sparks 1984), in diese einfügen (Sparks & Nelson 1987).

²¹ Diese basale räumliche Ordnung ist vergleichbar mit derjenigen, die ein hypothetischer Blinder gewinnen kann, der niemals visuelle oder taktile Erfahrungen sammeln konnte und ausschließlich auf nonverbale akustische Umweltreize angewiesen ist.

Das Problem der Stabilität der Raumvorstellung in der Basis-Repräsentation gegenüber zumindest einigen Formen der für Explorationen notwendigen Eigenbewegungen ist prinzipiell nach Art des Reafferenzprinzips zu lösen (von Holst & Mittelstaedt 1950, Mittelstaedt 1990). Demnach werden eigeninduzierte Abweichungen zwischen sensorischen und in der Basis-Repräsentation enthaltenen Daten kompensiert. Schwierigkeiten ergeben sich dagegen, wie auch für die Repräsentation selbst, aufgrund räumlicher Tiefe (Perspektive), obwohl jüngst auch hierfür Lösungen vorgeschlagen wurden (Burnod *et al.* 1990, Hartmann 1992).

10. Perzeptuelle Repräsentation

Anders als die Basis-Repräsentation sind beispielsweise Perzepte für im engen Sinn sensomotorisches Verhalten unwesentlich, wohl aber für Verhalten, das sich u.a. durch Abwägen und Planung auszeichnet. Die dafür sinnvolle und in bildhaften Repräsentationen vorliegende Abstraktion von den exakten räumlichen Gegebenheiten führt nämlich dazu, daß diese für erfolgreiche Handlungen notwendige Information nicht mehr verfügbar ist. – Offenbar wird der Handlungsraum primär durch die Anordnung von Ereignissen und erst in zweiter Hinsicht durch deren beispielsweise bildhafte Eigenschaften bestimmt (Held 1968). Überspitzt formuliert: Handlungen zielen auf Orte und nicht auf Eigenschaften! Demgegenüber bedarf die Planung nicht-repetitiver Handlungsketten universeller und meist hochgradig semantischer Repräsentationen, die neben fokaler auch szenische Information enthalten, die offenbar für den Gesichtssinn, erstere im temporalen und letztere im parietalen Neokortex lokalisiert sind (Haxby *et al.* 1991, Ungerleider & Mishkin 1982). Letztere Hirnregion, die das neokortikale „Wo“-System enthält, hat allerdings andere Eigenschaften und Aufgaben als die Basis-Repräsentation (Pöppel *et al.* 1987). Es dient der Herstellung von Kohärenz bei perzeptuellen oder vorgestellten Ereignissen, d.h. dort werden örtliche Beziehungen zwischen Ereignissen analysiert, nicht ihre absoluten Lagen.

Perzeptuell sind Ereignisse anders definiert als in der Basis-Repräsentation, in der einzelne Positionen aufgrund weniger Attribute wie isolierte Teile eines Puzzles gegeben sind, wogegen für die Perzeption die sich in der Regel über mehrere Puzzleteile erstreckenden Bildobjekte oder Szenen, d.h. bildhafte und semantische Relationen, ausschlaggebend sind. Metaphorisch gesprochen, umfassen semantische Entitäten in der Regel viele Ereignisse niedriger Repräsentationsebenen. Während sich die Basis-Repräsentation aufgrund ihres weitgehend automatischen Bildungsmechanismus rasch auf- und abbaut, erfordert der Aufbau semantischer Einheiten viele, meist multimodale Konfrontationen und Interaktionen (Erfahrungen) mit zu integrierenden perzeptuellen Ereignissen (Farah *et al.* 1989, Pöppel 1988). Im ersten Fall handelt es sich demnach um das räumliche Anordnen von Ereignissen eines begrenzten Basisrepertoires ohne Beachtung semantischer Relationen, im zweiten Fall um das Herausarbeiten vielfältiger Beziehungen und Bedingungen

zwischen detaillierten Eigenschaften perzeptueller Ereignisse. Im Gegensatz zum einfachen „labeling“ von Ereignissen in der Basis-Repräsentation kommt es hier zu strukturierten und gegebenenfalls funktionalen Beschreibungen von letztlich für die zentrale motorische Repräsentation relevanten Prototypen. In „top down“-Manier dienen diese jedoch auch der Segmentierung sensorischer Daten, der Bildung mentaler Bilder und damit Denk- und Planungsprozessen sowie, besonders in Verbindung mit Aktionen, der Konzept- und Schemabildung (Arbib 1981). Sowohl die Bildung von Prototypen, d.h. die mehr oder minder ausgeprägte Abstraktion von konkreten Ereignissen, als auch Mechanismen der Interpretation sensorischer Daten aufgrund von Erwartungen, z.B. in Form von Schemata, sind im Detail bisher wenig untersucht (Oden 1987). Eine Behandlung dieser wichtigen, weil u.a. der Verarbeitungsökonomie dienenden Prinzipien aktiver Perzeption ist hier jedoch nicht möglich.

Anders als die bei bestimmten Eigenbewegungen kompensatorisch bewirkte Stabilisierung der Raumvorstellung in der Basis-Repräsentation (vgl. den letzten Absatz des vorangegangenen Abschnitts) spiegeln perzeptuelle Repräsentationen sinnvollerweise die tatsächliche „Sicht“ von Lebewesen wider (MacKay 1973, MacKay & Mittelstaedt 1974). Andernfalls wären z.B. Kopf- oder Augenbewegungen für Erkundungen weitgehend sinnlos. Weil es im allgemeinen trotzdem nicht zu Verwechslungen zwischen Eigenbewegungen und solchen (in) der Umwelt kommt, wird wahrscheinlich unter diesen Bedingungen die Qualität „Änderung“, d.h. Bewegung, in perzeptuellen Repräsentationen selektiv unterdrückt (Wallach 1987), nicht aber der erzielte neue Sinneseindruck (weg-)kompensiert. Dieserart Unterdrückung der dynamischen Komponenten sensorischer Ereignisse bedeutet perzeptuelle Umweltstabilität, aber nicht Wahrnehmungskonstanz im Wortsinn, die es vermutlich gar nicht gibt.

11. Kommunikation zwischen unterschiedlichen Repräsentationsformen

Es könnte der Eindruck entstanden sein, als würde mit der Argumentation in den beiden vorangegangenen Abschnitten ein weiteres Mal der in Abschnitt 3 kritisierte konzeptionelle Bruch zwischen Sensorik und Motorik akzeptiert. Dieser besteht jedoch nur, wenn man das sensorische mit dem perzeptiven System gleichsetzt. Während die perzeptiv-kognitiven Instanzen ohne ihre sensorischen Basissysteme ziemlich hilflos hinsichtlich motorischer Äußerung sind²², gibt es nicht nur für Insekten, sondern z.B. auch für die Okulomotorik hochentwickelter Lebewesen neurobiologisch fundierte Konzepte, die – aufgrund nicht-bildhafter Repräsentationen – Blickbewegungen auf neue Ereignisse in einfachen Fällen

²² Beispielsweise sind bislang keine neokortikalen Projektionen – ohne Umwege über Basissysteme wie die Colliculi superiores – auf die Blickmotorik bekannt, und außer in Primaten gibt es allgemein keine direkten sogenannten cortico-motoneuronalen Nervenbahnen (Lemon 1988).

erklären (Deubel & Hauske 1988, Schiller 1985, Wurtz 1981, Yarbus 1967).

Die perzeptiv-kognitiven Instanzen müssen also auf die Basis-Repräsentation zugreifen und die Analyseergebnisse mit der nicht-bildhaften Puzzlestruktur in Einklang bringen. Kommt das perzeptiv-kognitive Analysesystem beispielsweise zu dem Schluß, daß es eine griffgünstige Stelle an einem Hindernis gibt, so muß vor der Ausführung der Beseitigungsaktion dieser auf mentale Weise funktional definierte Ort einem bislang weitgehend bedeutungslosen, mit Positionsinformation verknüpften Satz von Attributen in der Basis-Repräsentation und damit einem definierten Ort der Umwelt zugeordnet werden. Mit dieser Überlegung ist ein Beispiel für Leistungserweiterungen in enzephalisierten Verarbeitungsstrukturen gegeben und der Kreis zu den ersten Abschnitten geschlossen.

12. Schlußbemerkung

Wie vor allem in Abschnitt 5 ausgeführt wurde, empfiehlt es sich, die Verhaltenssteuerung von der Wirkungsseite her zu erforschen, denn auf diese Weise ist das Ziel sensorischer Informationsverarbeitung und eventueller kognitiver Prozesse direkt gegeben. Hierbei eröffnen sich noch kaum erschlossene Gebiete, da bislang erstens nur wenige biologisch relevante Vorschläge dazu gemacht wurden, wie andere als Augenbewegungen, nämlich besonders Bewegungen, die viele Muskeln involvieren, aufgrund von Zielangaben realisiert werden (Smith 1991); zweitens so gut wie nichts darüber bekannt ist, wie perzeptiv-kognitive Instanzen mit der Basis-Repräsentation kommunizieren (Sprague 1966, 1991), und drittens nur sehr allgemeine Konzepte dafür existieren, wie Handlungsabläufe geplant, ausgeführt und korrigiert werden (Goldberg 1991).

Die Vorarbeiten zu diesem Essay wurden von wöchentlichen Diskussionen begleitet, die im Herbst 1990 am Institut für Medizinische Psychologie in München stattfanden und deren regelmäßigen Teilnehmern für ihre Beiträge gedankt sei: Lin Chen (Kognitionswissenschaft), Henric Jokeit (Experimentelle Psychologie), Jenny Kien (Neurobiologie), Ulrike Müller (Sprachheilpädagogik), Ernst Pöppel (Psychologie/Sinnesphysiologie), Eva Ruhnau (Mathematik/Theoretische Physik), Kerstin Schill (Informatik/Künstliche Intelligenz). Ganz besonders danke ich Ernst Pöppel für Motivation und Unterstützung, Hans Distel für das Zurechtrücken von Hirngespinnsten und Florian Kagerer für seine Formulierungskunst sowie den kritischen Lesern früherer Versionen und einem engagierten Gutachter für konstruktive Hinweise.

Literatur

- Abeles, M. (1982). *Local Cortical Circuits. An Electrophysiological Study*. Berlin: Springer
- Arbib, M.A. (1981). Perceptual structures and distributed motor control. In: V.B. Brooks (ed.), *The Nervous System, Vol. II: Motor Control, Part 1* (pp. 1449–1480). Bethesda, MD: Am. Physiol. Soc.
- Arbib, M.A. (1987). Levels of modeling of mechanisms of visually guided behavior. *Behav. Brain Sci.* 10, 407–436
- Arbib, M.A. (1989). *The Metaphorical Brain 2*. New York, NY: Wiley

- Arbib, M.A. & Amari, S.-I. (1985). Sensori-motor transformations in the brain (with a critique of the tensor theory of cerebellum). *J. Theor. Biol.* 112, 123–155
- Baldi, P. & Meir, R. (1990). Computing with arrays of coupled oscillators: An application to preattentive texture discrimination. *Neural Comput.* 2, 458–471
- Barlow, H.B. (1985). Cerebral cortex as model builder. In: D. Rose & V.G. Dobson (eds.), *Models of the Visual Cortex* (pp. 37–46). Chichester: Wiley
- Benn, W. & Radig, B. (1984). Symbolische Bildbeschreibungen mit nichtnormalisierten Relationen. In: W. Kropatsch (Hrsg.), *Mustererkennung 1984* (pp. 92–98). Berlin: Springer
- Block, H. (ed.) (1981). *Imagery*. Cambridge, MA: MIT Press
- Braitenberg, V. (1986). *Künstliche Wesen: Verhalten kybernetischer Vehikel*. Braunschweig: Vieweg
- Broadbent, D.E. (1982). Task combination and selective intake of information. *Acta Psychol.* 50, 253–290
- Burnod, Y., Caminiti, R., Johnson, P., Granguillaume, P. & Otto, I. (1990). Model of visuo-motor transformations performed by the cerebral cortex to command arm movements at visual targets in the 3-D space. In: R. Eckmiller (ed.), *Advanced Neural Computers* (pp. 33–41). Amsterdam: North-Holland
- Cohen, L. & Wu, J.-Y. (1990). One neuron, many units? *Nature* 346, 108–109
- Deubel, H. & Hauske, G. (1988). The programming of visually guided saccades. In: H. Marko, G. Hauske & A. Struppler (eds.), *Processing Structures for Perception and Action. Final Report of the Sonderforschungsbereich "Kybernetik"* (pp. 119–132). Weinheim: VCH
- Douglas, R.J. & Martin, K.A.C. (1991). Opening the grey box. *Trends Neurosci.* 14, 186–293
- Dreyfus, H.L. & Dreyfus, S.E. (1988). Making a mind versus modeling the brain: Artificial intelligence back at a branchpoint. In: S.R. Graubard (ed.), *The Artificial Intelligence Debate: False Starts, Real Foundations* (pp. 15–43). Cambridge, MA: MIT Press
- Eckhorn, R., Bauer, R., Jordan, W., Brosch, M., Kruse, W., Munk, M. & Reitboeck, H.J. (1988). Coherent oscillations: A mechanism of feature linking in the visual cortex? *Biol. Cybern.* 60, 121–130
- Ewert, J.-P. & Arbib, M.A. (eds.) (1989). *Visuomotor Coordination: Amphibians, Comparisons, Models, and Robots*. New York, NY: Plenum
- Farah, M.J., Wong, A.B., Monheit, M.A. & Morrow, L.A. (1989). Parietal lobe mechanisms of spatial attention: Modality-specific or supramodal? *Neuropsychologia* 27, 461–470
- Fodor, J.A. & Pylyshyn, Z.W. (1988). Connectionism and cognitive architecture. A critical analysis. In: S. Pinker & J. Mehler (eds.), *Connections and Symbols* (pp. 3–71). Cambridge, MA: MIT Press
- Fraisse, P. (1964). *The Psychology of Time*. London: Eyre & Spottiswoode
- Freksa, C. & Habel, C. (Hrsg.) (1990). *Repräsentation und Verarbeitung räumlichen Wissens*. Berlin: Springer
- Glünder, H. (1986). On functional concepts for the explanation of visual pattern recognition. *Hum. Neurobiol.* 5, 37–47
- Glünder, H. (1988). *Invariante Bildbeschreibung mit Hilfe von Autovergleichs-Funktionen* (unveröffentlichte Dissertation). Technische Universität München
- Glünder, H. (1990a). Equivalent TLU- and $\Sigma\Pi$ -networks for invariant pattern recognition. In: T. Kohonen (ed.), *Proceedings International Neural Network Conference 90, Vol. 2* (pp. 916–919). Dordrecht: Kluwer
- Glünder, H. (1990b). $\Sigma\Pi$ -networks for motion and invariant form analyses. In: R. Eckmiller, G. Hartmann & G. Hauske (eds.), *Parallel Processing in Neural Systems and Computers* (pp. 357–360). Amsterdam: North-Holland
- Glünder, H. (1991). Pattern properties, invariance and classification. In: R.J. Watt (ed.), *Pattern Recognition by Man and Machine* (pp. 69–82). London: Macmillan
- Goldberg, M.E. (Rapporteur) (1991). What are the functions of sensory signals in the organization of movement and how do motor signals select and shape sensory input? In: D.R. Humphrey & H.-J. Freund (eds.), *Motor Control. Concepts and Issues* (pp. 245–262). Chichester: Wiley
- Gray, C.M., König, P., Engel, A.K. & Singer, W. (1989). Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature* 338, 334–337
- Grossberg, S. (1982). *Studies of Mind and Brain: Neural Principles of Learning, Perception, Development, Cognition, and Motor Control*. Boston, MA: Reidel
- Grossberg, S. & Kuperstein, M. (1989). *Neural Dynamics of Adaptive Sensory-Motor Control. Expanded Edition*. New York, NY: Pergamon
- Hartmann, G. (1992). Motion induced transformations of spatial representations. Mapping 3D information onto 2D. *Neural Networks* 5, 823–834
- Hartmann, G. & Drüe, S. (1990). Self organization of a network linking features by synchronization. In: R. Eckmiller, G. Hartmann & G. Hauske (eds.), *Parallel Processing in Neural Systems and Computers* (pp. 361–364). Amsterdam: North-Holland
- Haxby, J.V., Grady, C.L., Horwitz, B., Ungerleider, L.G., Mishkin, M., Carson, R.E., Herscovitch, P., Schapiro, M.B. & Rapoport, S.I. (1991). Dissociation of object and spatial visual processing pathways in human extrastriate cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88, 1621–1625
- Held, R. (1968). Dissociation of visual functions by deprivation and rearrangement. *Psychol. Forsch.* 31, 338–348
- Holst, E., von & Mittelstaedt, H. (1950). Das Reafferenzprinzip. Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie. *Naturwissenschaften* 37, 464–476
- Jay, M.F. & Sparks, D.L. (1984). Auditory receptive fields in primate superior colliculus shift with changes in eye position. *Nature* 309, 345–347
- Johnson-Laird, P.N., Herrmann, D.J. & Chaffin, R. (1984). Only connections: A critique of semantic networks. *Psychol. Bull.* 96, 292–315
- Kosslyn, S.M. (1980). *Image and Mind*. Cambridge, MA: Harvard University Press
- Kowal, S., O'Connell, D. & Sabin, E.J. (1975). Development of temporal patterning and vocal hesitations in spontaneous narratives. *J. Psycholinguist. Res.* 4, 195–207
- Lemon, R. (1988). The output map of the primate motor cortex. *Trends Neurosci.* 11, 501–506
- MacKay, D.M. (1973). Visual stability and voluntary eye movements. In: R. Jung (ed.), *Handbook of Sensory Physiology, Vol. VIII/3: Central Processing of Visual Information, Part A: Integrative Functions and Comparative Data* (pp. 307–331). Berlin: Springer
- MacKay, D.M. (1985). The significance of 'feature sensitivity'. In: D. Rose & V.G. Dobson (eds.), *Models of the Visual Cortex* (pp. 47–53). Chichester: Wiley
- MacKay, D.M. & Mittelstaedt, H. (1974). Visual stability and motor control (reafference revisited). In: W.D. Keidel, W. Händler & M. Spreng (eds.), *Kybernetik und Bionik. Cybernetics and Bionics* (pp. 71–80). München: Oldenbourg
- Malsburg, C., von der (1988). Pattern recognition by labeled graph matching. *Neural Networks* 1, 141–148
- Marko, H. (1965). Physikalische und biologische Grenzen der Informationsübermittlung. *Kybernetik* 2, 274–284
- Martinetz, T., Ritter, H. & Schulten, K. (1990a). Learning of visuomotor-coordination of a robot arm with redundant degrees of freedom. In: R. Eckmiller, G. Hartmann & G. Hauske (eds.), *Parallel Processing in Neural Systems and Computers* (pp. 431–434). Amsterdam: North-Holland
- Martinetz, T., Ritter, H. & Schulten, K. (1990b). Three-dimensional neural net for learning visuomotor coordination of a robot arm. *IEEE Trans. Neural Networks* 1, 131–136
- McClelland, J.L., Rumelhart, D.E. & PDP Research Group (eds.) (1986). *Parallel Distributed Processing. Explorations in the Microstructure of Cognition, Vol. 2: Psychological and Biological Models*. Cambridge, MA: MIT Press
- McCulloch, W.S. & Pitts, W. (1943). A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. *Bull. Math. Biophys.* 5, 115–133
- McKenna, T., Davis, J. & Zornetzer, S.F. (eds.) (1992). *Single Neuron Computation*. Boston, MA: Academic
- Minsky, M.L. & Papert, S.A. (1969, 1988). *Perceptrons: An Introduction to Computational Geometry*. Cambridge, MA: MIT Press

- Mittelstaedt, H. (1990). Basic solutions to the problem of head-centric visual localization. In: R. Warren & A.H. Wertheim (eds.), *Perception and Control of Self-Motion* (pp. 267–287). Hillsdale, NJ: Erlbaum
- Nauta, W.J.H. & Feirtag, M. (1990). *Neuroanatomie: Eine Einführung*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag
- Neisser, U. (1976). *Cognition and Reality. Principles and Implications of Cognitive Psychology*. San Francisco, CA: Freeman
- Neumann, O. (1990). Visual attention and action. In: O. Neumann & W. Prinz (eds.), *Relationships Between Perception and Action* (pp. 227–267). Berlin: Springer
- Neumann, O. & Prinz, W. (eds.) (1990). *Relationships Between Perception and Action. Current Approaches*. Berlin: Springer
- Nischwitz, A., Glünder, H. & Klausner, P. (1991). Synchronization of spikes in populations of laterally coupled model neurons. In: T. Kohonen, K. Mäkisara, O. Simula & J. Kangas (eds.), *Artificial Neural Networks* (pp. 1771–1774). Amsterdam: North-Holland
- Nischwitz, A., Glünder, H., Oertzen, A., von & Klausner, P. (1992). Synchronization and label-switching in networks of laterally coupled model neurons. In: I. Aleksander & J. Taylor (eds.), *Artificial Neural Networks 2* (pp. 851–854). Amsterdam: North-Holland
- Oden, G.C. (1987). Concept, knowledge, and thought. *Annu. Rev. Psychol.* 38, 203–227
- Paivio, A. (1976). Imagery in recall and recognition. In: J. Brown (ed.), *Recall and Recognition* (pp. 103–129). London: Wiley
- Paivio, A. (1989). A dual coding perspective on imagery and the brain. In: J.W. Brown (ed.), *Neuropsychology of Visual Perception* (pp. 203–216). Hillsdale, NJ: Erlbaum
- Palm, G. (1982). *Neural Assemblies: An Alternative Approach to Artificial Intelligence*. Berlin: Springer
- Palmer, S.E. (1978). Fundamental aspects of cognitive representation. In: E. Rosch & B.B. Lloyd (eds.), *Cognition and Categorization* (pp. 259–303). Hillsdale, NJ: Erlbaum
- Papert, S. (1988). One AI or many. In: S.R. Graubard (ed.), *The Artificial Intelligence Debate: False Starts, Real Foundations* (pp. 1–14). Cambridge, MA: MIT Press
- Pellionisz, A.J. & Llinás, R. (1980). Tensorial approach to the geometry of brain function. Cerebellar coordination via a metric tensor. *Neuroscience* 5, 1125–1136
- Pellionisz, A.J. & Llinás, R. (1985). Tensor network theory of the metaorganization of functional geometries in the central nervous system. *Neuroscience* 16, 245–273
- Phillips, C.G., Zeki, S. & Barlow, H.B. (1984). Localisation of function in the cerebral cortex. Past, Present, and Future. *Brain* 107, 328–361
- Poggio, T. & Reichardt, W. (1980). On the representation of multi-input systems. Computational properties of polynomial algorithms. *Biol. Cybern.* 37, 167–186
- Poggio, T. & Torre, V. (1978). A new approach to synaptic interactions. In: R. Heim & G. Palm (eds.), *Theoretical Approaches to Complex Systems* (pp. 89–115). Berlin: Springer
- Pöppel, E. (1978). Time perception. In: R. Held, H.W. Leibowitz & H.-L. Teuber (eds.), *Handbook of Sensory Physiology, Vol. VIII: Perception* (pp. 713–729). Berlin: Springer
- Pöppel, E. (1988). Taxonomie des Subjektiven auf der Grundlage eines pragmatischen Monismus. In: F. Böcker & W. Weig (Hrsg.), *Aktuelle Kernfragen in der Psychiatrie* (pp. 24–36). Berlin: Springer
- Pöppel, E., Stoerig, P., Logothetis, N., Fries, W., Boergen, K.-P., Oertel, W. & Zihl, J. (1987). Plasticity and rigidity in the representation of the human visual field. *Exp. Brain Res.* 68, 445–448
- Pylshyn, Z.W. (1984). *Computation and Cognition. Toward a Foundation for Cognitive Science*. Cambridge, MA: MIT Press
- Rall, W. (1964). Theoretical significance of dendritic trees for neuronal input-output relations. In: R.F. Reiss (ed.), *Neural Theory and Modeling* (pp. 73–97). Stanford, CA: Stanford University Press
- Reichardt, W. (1957). Autokorrelations-Auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems. *Z. Naturforsch.* 12b, 448–457
- Ritter, H.J., Martinetz, T.M. & Schulten, K.J. (1989). Topology-conserving maps for learning visuomotor-coordination. *Neural Networks* 2, 159–168
- Rock, I. & Palmer, S. (1990). The legacy of Gestalt psychology. *Sci. Am.* 263, 48–61
- Rumelhart, D.E., McClelland, J.L. & PDP Research Group (eds.) (1986). *Parallel Distributed Processing: Explorations in the Microstructure of Cognition, Vol. 1: Foundations*. Cambridge, MA: MIT Press
- Scheerer, E. (1990). Relations between perception and action: Unity in diversity. In: O. Neumann & W. Prinz (eds.), *Relationships Between Perception and Action* (pp. 367–387). Berlin: Springer
- Scheerer, E. (1992). *Mentale Repräsentationen in interdisziplinärer Perspektive* (Projekt: *Mind and Brain*, Bericht No. 72). Zentrum für interdisziplinäre Forschung, Bielefeld
- Schiller, P.H. (1985). A model for the generation of visually guided saccadic eye movements. In: D. Rose & V.G. Dobson (ed.), *Models of the Visual Cortex* (pp. 62–70). Chichester: Wiley
- Sejnowski, T., Chattarji, S. & Stanton, P. (1989). Induction of synaptic plasticity by Hebbian covariance in the hippocampus. In: R. Durbin, C. Miall & G. Mitchison (eds.), *The Computing Neuron* (pp. 105–124). Wokingham: Addison-Wesley
- Shallice, T. (1978). The dominant action system: An information processing approach to consciousness. In: K.S. Pope & J.L. Singer (eds.), *The Stream of Consciousness. Scientific Investigation Into the Flow of Human Experience* (pp. 117–157). New York, NY: Plenum
- Shannon, C.E. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Techn. J.* 27, 379–423, 623–656
- Smith, A.M. & Humphrey D.R. (Rapporteurs) (1991). What do studies of specific motor acts such as reaching and grasping tell us about the general principles of goal-directed motor behavior? In: D.R. Humphrey & H.-J. Freund (eds.), *Motor Control. Concepts and Issues* (pp. 357–381). Chichester: Wiley
- Sparks, D.L. & Nelson, J.S. (1987). Sensory and motor maps in the mammalian superior colliculus. *Trends Neurosci.* 10, 312–317
- Sprague, J.M. (1966). Interaction of cortex and superior colliculus in mediation of visually guided behavior in the cat. *Science* 153, 1544–1547
- Sprague, J.M. (1991). The role of the superior colliculus in facilitating visual attention and form perception. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88, 1286–1290
- Srinivasan, M.V. & Bernard, G.D. (1976). A proposed mechanism for multiplication of neural signals. *Biol. Cybern.* 21, 227–236
- Ullman, S. (1985). Visual routines. In: S. Pinker (ed.), *Visual Cognition* (pp. 97–159). Cambridge, MA: MIT Press
- Ungerleider, L.G. & Mishkin, M. (1982). Two cortical systems. In: D.J. Ingle, M.A. Goodale & R.J.W. Mansfield (eds.), *Analysis of Visual Behavior* (pp. 549–586). Cambridge, MA: MIT Press
- Wallach, H. (1987). Perceiving a stable environment when one moves. *Annu. Rev. Psychol.* 38, 1–27
- Wurtz, R.H. (1981). Saccade generation: Issues in the spatial domain. In: A.F. Fuchs & W. Becker (eds.), *Progress in Oculomotor Research* (pp. 123–127). New York, NY: Elsevier
- Yarbus, A.L. (1967). *Eye Movements and Vision*. New York, NY: Plenum