

# Unbewußtes und bewußtes Sehen bei der Raumorientierung

Helmut Glünder

Sie möchten auf den Text oder Teile davon Bezug nehmen?  
Dann zitieren Sie bitte mit folgenden bibliographischen Angaben:

---

Glünder H. (2003) Unbewußtes und bewußtes Sehen bei der Raumorientierung. *Typoskript eines Beitrags zur Ringvorlesung »Bionik II« an der TU-Darmstadt*. Selbstverlag, München. –  
PDF-Datei:  
<[www.gluender.de/Writings/WritingsTexts/HardText.html#G1-2003-1](http://www.gluender.de/Writings/WritingsTexts/HardText.html#G1-2003-1)>

---

© 2003 H. Glünder, München

Text und Bilder urheberrechtlich  
geschützt. Alle Rechte vorbehalten.

Respektieren Sie bitte das geistige  
Eigentum und Copyright.

Es ist weder gestattet das Dokument  
oder Teile davon kommerziell  
zu nutzen noch das veränderte  
Dokument oder Auszüge daraus zu  
verbreiten.

## Über den Autor

### Professor Dr.-Ing. Helmut Glünder

Geboren 1951, lebt vorwiegend in München

#### Universitätsstudien

Technische Universität München

- Nachrichtentechnik, Signalverarbeitung und Kybernetik

Ludwig-Maximilians-Universität München

- Philosophie, Wissenschaftstheorie und Phonetik

#### Hochschulassistent und Wissenschaftlicher Mitarbeiter

Lehrstuhl für Nachrichtentechnik der Technischen Universität München

- Lehre alle nachgenannten Themen, Technik und Politik Neuer Medien
- Forschung Mathematische Systemtheorie, Biokybernetik, Psychophysik, Mustererkennung, Bildsignalanalyse, Tomographie, optische Parallelrechner

#### Promotion zum Doktor-Ingenieur

Fachbereich Elektrotechnik und Informationstechnik der Technischen Universität München

- Dissertation Invariante Bildbeschreibung

#### Lehrauftrag für Angewandte Optik

Fachhochschule München

#### Wissenschaftlicher Mitarbeiter

Institut für Medizinische Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität München

- Lehre Medizinische Psychologie, Sensomotorik, Hirnentwicklung, neuronale Korrelate des Lernens
- Forschung Bewegungssehen, Sensomotorik, olfaktorische Mustererkennung

#### Lehrauftrag für Informationsverarbeitung in Nervensystemen

Technische Hochschule Darmstadt

#### Professeur Invité für Signalverarbeitung und Mustererkennung

École Nationale Supérieure des Télécommunications de Bretagne

- Lehre Bildverarbeitung, Mustererkennung, optische Signalverarbeitung
- Forschung Theorie invarianter Bildmustererkennung

#### Gastdozent für Signalverarbeitende Optik

Université de Rennes I

- Lehre Fourier-Optik

#### Lehrauftrag für Medizinische Psychologie

Ludwig-Maximilians-Universität München

#### Vertretungsprofessur für Neuroinformatik

Universität Ulm

- Lehre Bildverarbeitung, Mustererkennung, neuronale Netze, theoretische Neurobiologie
- Forschung Hirntheorie, neuronale Lernprozesse, impulsgekoppelte formale Neurone

#### Gründung und Geschäftsführung

Bureau für wissenschaftlich-technische Beratung und Projektierung

- Themen Erfassung, Aufbereitung und Klassifikation von Signalen und Daten, Schwerpunkt: Bildhafte Signale und Bilder
- Kunden Industrie, Medienbranche, Hochschule und Kunst

#### Honoraryprofessur für Theoretische Neurobiologie

Technische Universität Darmstadt

#### Weitere Arbeitsgebiete

Naturphilosophie, Psychologie, Kunsttheorie

#### Über 50 wissenschaftliche Originalpublikationen

# Unbewußtes und bewußtes Sehen bei der Raumorientierung\*

Helmut Glünder

*Für sowohl biologische als auch technische sensomotorische Systeme ist es wesentlich, eigen- und fremdverursachte Änderungen sensorischer Signale zu unterscheiden. Das Reafferenzprinzip leistet dies, ist aber anscheinend mit unserer Wahrnehmung unvereinbar, was die allgemeine Frage aufwirft, inwieweit der Mensch als biologisches Vorbild für technische Systeme taugt.*

Guten Abend, werte Damen und Herren!

Es ist mir ein Vergnügen Ihnen auf Einladung von Herrn Rossmann und nach liebenswürdiger Einführung durch Herrn Tropea beispielhaft zeigen zu dürfen, daß grundlegende sensomotorische Prinzipien in der Tierwelt auch für den Menschen gelten, obwohl sie uns nicht unmittelbar ersichtlich sind. Durch die unvermeidlich anthropozentrische Sichtweise in Wissenschaft und Technik, die diese Prinzipien typisch nicht erfaßt, besteht unter anderem die Gefahr, Verfahrensweisen lebender auf technische Systeme (Bionik) – besonders in der Robotik – nur unzureichend und mit entsprechenden Konsequenzen zu übertragen.

## Einleitung

Wie der Titel nahelegt, werden meine Betrachtungen auf ein visuomotorisches Prinzip beschränkt bleiben, dessen Kontext ich mit drei Zitaten aus einem Essay des Philosophen Maurice Merleau-Ponty von 1961 vorstellen möchte.

*„Was wäre das Sehen ohne jede Bewegung der Augen?“*

*„Alles, was ich sehe, ist [...] vermerkt auf der Karte des »ich kann«.“*

*„Die sichtbare Welt und die meiner motorischen Absichten sind erschöpfende Teile desselben Seins.“*

Die letztgenannte Feststellung zielt auf die allen Lebewesen gemeine funktionale Einheit von Motorik und Sensorik, die sich über die Umwelt zum sensomotorischen Zyklus schließt. Zudem wird Sehen als

Bedingung der Möglichkeit – nicht als Ursache – von Handlung oder ihrer Erwägung erkannt. Das Primat letzterer wird in der mittleren Aussage über die handlungsrelevante Einordnung der Sehdinge thematisiert. Die erste Bemerkung weist schließlich auf die vom übrigen Körper unabhängige Beweglichkeit des Auges hin, das ein weitgehend eigenständiges sensomotorisches System zur visuellen Exploration und Objektverfolgung darstellt.

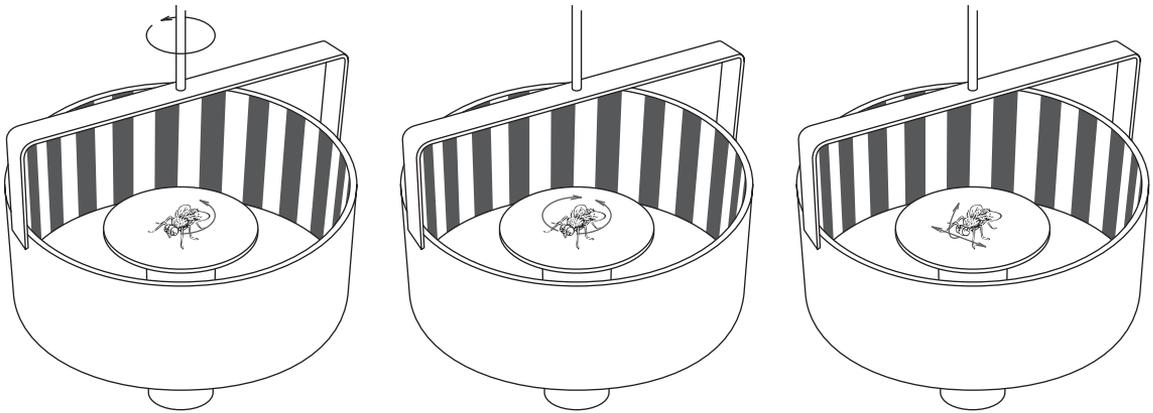
Anhand dieses Systems werde ich beispielhaft die Frage diskutieren, wie Nervensysteme zwischen eigen- und fremdverursachten Änderungen sensorischer Signale unterscheiden. Sie stellt sich gleichermaßen bei der Konzeption mobiler und mit Sensorik ausgestatteter Automaten. Die Behandlung folgt weitgehend der historischen Entwicklung; von klassischen Experimenten an Insekten, die zur Formulierung des sogenannten Reafferenzprinzips geführt haben, bis zur Klärung, ob ihm auch die menschliche Visuomotorik gehorcht.

## Entkräftung der Hypothese von der Reflexunterdrückung

Die Unterscheidung, ob von Sinnesorganen signalisierte Änderungen ihre Ursache in der Umwelt haben (*Exafferenz*) oder durch willentliche Bewegung des Sensors oder seines Trägers hervorgerufen werden (*Reafferenz*), ist notwendige Grundlage elementarer Verhaltensleistungen. Eigenbewirkte Änderungen enthalten wenig bis keine Information, weil sie – bei ansonsten konstanten Systemparametern – bekannt sind, und können im einfachsten Fall unbeachtet bleiben, was laut Reflexlehre auch zutrifft.

Die klassische Reflexansicht stützt sich auf Beobachtungen wie die folgende: Ein auf einem feststehenden Tischchen freibewegliches Insekt folgt der Dre-

\* Geringfügig ergänzter und aktualisierter Beitrag zur Ringvorlesung »Bionik II« an der TU-Darmstadt (30. April 2003)



Die Fliege auf dem Tischchen folgt dem langsam rotierenden Streifenzyylinder (links), bewegt sich beliebig im ruhenden Zylinder (Mitte) und verhält sich im ruhenden Zylinder atypisch, wenn man Ihren Kopf 180° um die Körperlängsachse gedreht fixiert (rechts)

hung eines um es herumbewegten Streifenzyinders. Diese optomotorische Reaktion ist so gut wie unvermeidlich, also ein Reflex, der bewirkt, daß Bildänderungen in den Insektenaugen idealerweise verschwinden. Ruht jedoch der Streifenzyylinder, so bewegt sich das Tier willkürlich, obwohl jede Körperwendung eine vom entsprechend bewegten Zylinder ununterscheidbare visuelle Änderung hervorruft. Warum das Tier der Reflexhypothese gemäß nicht unbeweglich verharret, wird damit begründet, daß Eigenbewegungen den Reflex unterdrücken (Tonner 1938).

Schon in den 1930er Jahren hatte der Verhaltensbiologe und Vorkybernetiker Erich von Holst begründete Zweifel am Reflexkonzept geäußert, doch erst 1949 publizierte sein Schüler Horst Mittelstaedt das Ergebnis eines genial einfachen Experiments, das die Hypothese der Reflexunterdrückung entkräftet. Er hat Fliegen den Kopf 180° um ihre Längsachse gedreht, ihn dort fixiert und sie auf das Tischchen in den ruhenden Streifenzyylinder gesetzt.<sup>1</sup> Derart modifizierte Tiere zeigen deutlich abnormes Verhalten, mit abrupt wechselnden Wendungen und schließlich atypisch erstarrter Haltung. Daraus läßt sich schließen, daß der optomotorische Reflex zur Bildstabilisierung bei Eigenbewegung nicht unterdrückt wird, ansonsten sich die Tiere, wie vor der Modifikation, nach Belieben bewegt hätten. Aufgrund dieses Befunds wurde die Hypothese der Reflexunterdrückung schon bald durch eine überlegene ersetzt.

<sup>1</sup> „Der Eingriff ist voll reversibel und schädigt das Tier nicht, das sich füttern läßt und in homogener Umgebung [...] normal umher läuft.“ (Mittelstaedt 1949, p.90) „Nach Rückdrehung des Kopfes ist das Verhalten wieder normal.“ (von Holst & Mittelstaedt 1950, p.465)

## Reafferenzprinzip

Im Jahr 1950 haben von Holst und Mittelstaedt eine Lösung des eingangs skizzierten Unterscheidungsproblems veröffentlicht: das Reafferenzprinzip. Aufgrund eines dem Fliegenversuch vergleichbaren Experiments am Fisch ist Roger Sperry unabhängig zur gleichen Lösung gelangt, erläutert sie aber in einer noch im selben Jahr erschienenen Arbeit nur knapp. Das nachfolgend explizierte Konzept besteht in der Nutzung eines vom willentlichen Motorbefehl (*Efferenz*) abgeleiteten Signals (*Efferenzkopie*) zur Kompensation der durch die bewirkte Sensorverstellung hervorgerufenen sensorischen (reafferenten) Änderungen.<sup>2</sup> Beim Reafferenzprinzip tritt also an die Stelle der Unterdrückung eigenbewirkter sensorischer Änderungen ihre Kompensation, die freilich fremdverursachte Änderungen (Exafferenzen) nicht betrifft.

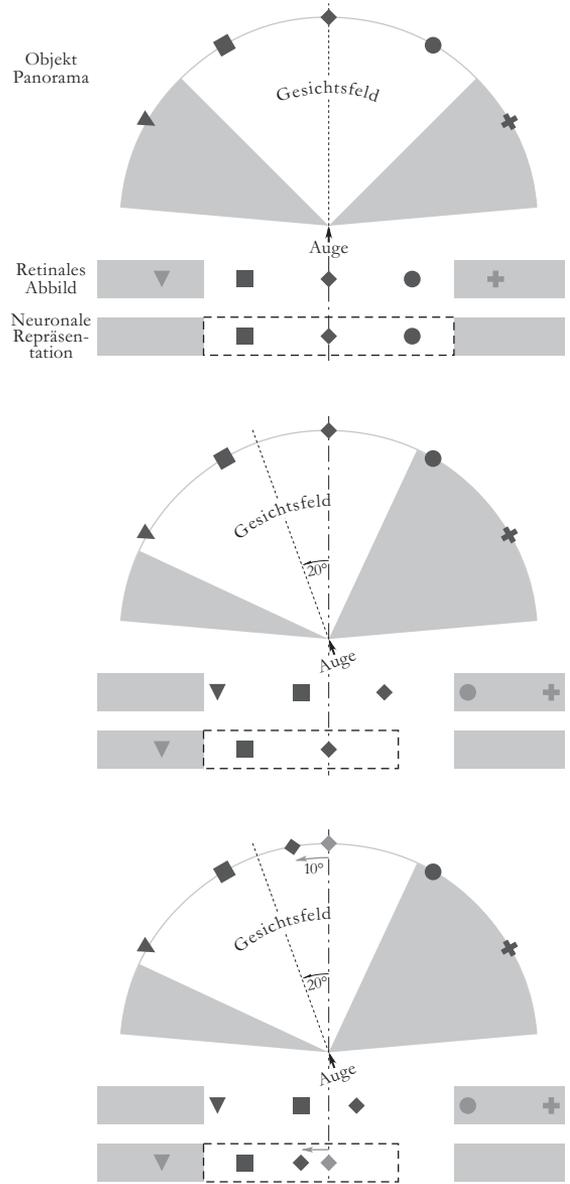
Von Holst und Mittelstaedt betrachten in ihrer Publikation zudem (und später fast ausschließlich) das visuomotorische System der Wirbeltiere, wobei sie sich ohne Verlust der Allgemeinheit auf horizontale rasche Blickbewegungen eines Auges (monokulare azimutale Sakkaden) beschränken. Der Wechsel vom Insekt auf bevorzugt den Menschen hat den Vorteil

<sup>2</sup> Ihrer systemischen Betrachtungsweise wegen sprechen von Holst und Mittelstaedt von „Efferenzkopie“, wogegen Sperry, aus neurophysiologischer Sicht, das Signal „Corollary Discharge“ nennt. Neben anderen, zum Teil erheblich früheren Vertretern des Prinzips (Grüsser 1995), hatte auch Hermann von Helmholtz (1866/67) auf die Rolle der „Willensanstrengung“ bei von der Augenstellung unabhängiger Lagebeurteilung von Sehdingen hingewiesen, doch ist seine Argumentation in den relevanten ersten Seiten des §29 „Die Richtung des Sehens“ mitunter fragwürdig und insgesamt wenig stringent

der Überprüfbarkeit durch eigene Wahrnehmungen und den Nachteil der Untersuchung eines vom System und Verhalten der Insekten völlig verschiedenen. Die Autoren waren allerdings überzeugt, daß das Reafferenzprinzip jedenfalls zutrifft – doch dazu später.

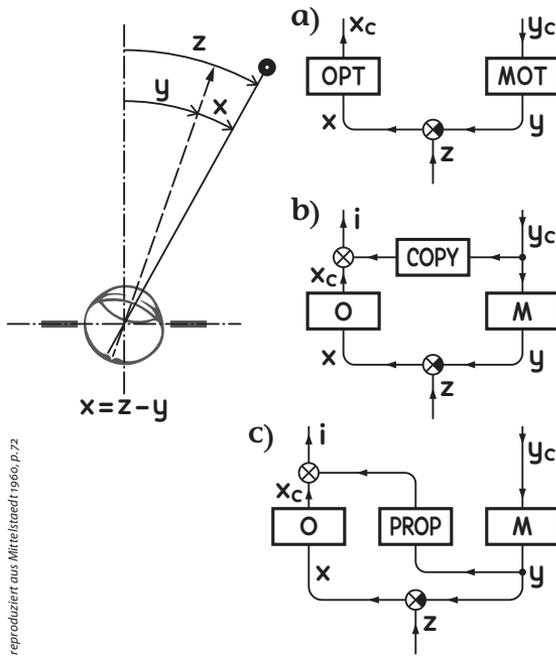
Womit ist nun bei einem Blickwechsel – beispielsweise um  $20^\circ$  nach links – dem Reafferenzprinzip nach zu rechnen? – Der bisher gesehene Umweltausschnitt verschiebt sich dann entsprechend nach rechts, und links geraten neue Gegenstände ins Blickfeld. Das neuronale Abbild des Umweltausschnitts wird jedoch kompensatorisch nach links zurückverschoben, und zwar nach Maßgabe der Efferenz für die  $20^\circ$  Augendrehung. Diesen Sachverhalt veranschaulichen nebenstehende Skizzen anhand eines aus fünf „Objekten“ bestehenden Umweltpanoramas.<sup>3</sup> Der Einfachheit halber bleibt die Bildumkehr durch die Augenoptik unberücksichtigt und ist das Gesichtsfeld übertrieben eng sowie hart begrenzt angenommen. Was bedeutet die – trotz Blickänderung – im vergleichbaren Rahmen unveränderte (stabile) neuronale Repräsentation der Umwelt? – Sie besagt, daß sich die Umwelt bezüglich einer körperbezogenen Referenzrichtung nicht verändert hat. Alle Gegenstände sind nach wie vor am gleichen Ort oder, anders ausgedrückt, Änderungs- oder Bewegungsdetektoren in diesem Rahmen sprechen nicht an. Die unterste Graphik zeigt was geschieht, wenn sich mit der Blickänderung auch ein Objekt – beispielsweise gleichsinnig um den Sehwinkel von  $10^\circ$  – verlagert. Die fremdverursachte Lageänderung des Objekts wird, unabhängig von der willkürlichen Augendrehung, richtig dargestellt (Exafferenz), so daß Änderungsdetektoren im vergleichbaren Rahmen der neuronalen Repräsentation ansprechen.

Auf einer Tagung im Jahr 1958 hat Mittelstaedt (1960) eine formalisierte und erweiterte Darstellung des Reafferenzprinzips vorgestellt, die er im Kern und bis auf geringfügige Korrekturen, wortwörtlich in eine neuere Publikation (Mittelstaedt 1990) übernimmt. Die aus dem Tagungsband hier wiedergegebene Abbildung zeigt den Horizontalschnitt des menschlichen Auges, das am einzigen im Gesichtsfeld befindlichen Objekt um den Winkel  $x$  vorbeischaute, und rechts grundlegende „Wirkungsgefüge“ (Blockdiagramme), die einerseits die mathematische Darstellung veranschaulichen, andererseits die bislang hier gegebenen Erläuterungen vertiefen und ergänzen. Wie aus den Diagrammen ersichtlich, wird



Panoramadarstellung von fünf Objekten und ihre schematisierten Abbilder auf der Retina und in einer neuronalen Repräsentation, die willkürliche Augenbewegungen dem Reafferenzprinzip gemäß kompensiert. In der Referenzsituation (hier: Blick nach vorn) stimmen retinale und neuronales Abbild überein (oben); nach einer  $20^\circ$ -Blickänderung erscheint das neuronale Abbild gegenüber dem retinalen zurückverschoben, entspricht im vergleichbaren Rahmen (strichliert) dem der Referenzsituation und ist somit gegenüber Blickänderungen stabilisiert (Mitte); dagegen äußert sich die gleichzeitige  $10^\circ$ -Verlagerung eines Objekts im ansonsten kompensierten neuronalen Abbild (Pfeil), d.h. im vergleichbaren Rahmen tritt eine Änderung gegenüber der Referenzsituation auf (unten)

<sup>3</sup> Das menschliche Auge dreht sich derart, daß praktisch keine Parallaxe auftritt, mithin die Panoramadarstellung der Umwelt ein brauchbares Modell darstellt



Blickgeometrie und Wirkungsgefüge zur kopfzentrierten visuellen Lokalisation trotz Augenbewegungen durch Kompensation mit Efferenzkopie (b) und mit Propriozeption (c)  
 ⊗ bedeutet Summation und der schwarze Sektor Vorzeichenumkehr

die Reafferenz  $x$  vom „optischen Subsystem“ (OPT) der Eigenschaft  $O$  gemessen und als zentralnervöses Signal  $x_c$  ausgegeben.<sup>4</sup> Das efferente zentralnervöse Signal  $y_c$  bewirkt über das „motorische Subsystem“ (MOT, hier: Okulomotorik) der Eigenschaft  $M$  den Blickwinkel  $y$ . Winkel  $z$  bezeichnet die Objektlage (Exafferenz). Mit diesen Definitionen und  $x = z - y$  erhält man gemäß Diagramm b) für die Lagemeldung  $i = zO + y_c(C - OM)$ , wobei  $C$  für die Eigenschaft des Pfades der Efferenzkopie (COPY) steht. Um die Objektlage  $z$  unabhängig von der Augenstellung zu melden ( $i = zO$ ), muß also  $C = OM$  gelten, was mit Einschränkungen realisierbar ist.

Bei der Variante in Diagramm c) ist die Efferenzkopie durch Propriozeption (PROP) ersetzt, die die Augenstellung signalisiert, was eine verzögerte Kompensation mit sich bringt. Wie sich im Selbstversuch zeigen läßt (siehe weiter unten) und durch von Helmholtz (1866/67) aus Untersuchungen an Patienten mit gelähmten Augenmuskeln gefolgert, nutzt das

menschliche visuomotorische System seine Propriozeptoren nicht wesentlich für diesen Zweck.

Mittelstaedt nimmt stets nur ein einziges (punktförmiges) Objekt im Gesichtsfeld an und kommt daher mit einem örtlich nulldimensionalen Signal aus. Weil dieses Vorgehen zu mancherlei Mißverständnissen geführt hat, sei betont, daß es sich bei  $z$  um die Umwelt bezogen auf die Referenzrichtung und bei  $x$  um den tatsächlich gesehenen Umweltausschnitt handelt. Die Signale  $x_c$  und  $i$  sind neuronale Entsprechungen seines zweidimensionalen Abbilds. Sie erscheinen, vereinfacht als „Retinales Abbild“ beziehungsweise „Neuronale Repräsentation“ bezeichnet, in den vorangegangenen Schemata.

Anzumerken bliebe, daß die kompensatorische Verschiebung des neuronalen Signals ebensogut durch die entgegengesetzte des Koordinatensystems – also der Referenzrichtung – seiner Repräsentation geschehen kann, was wohl das praktikablere Verfahren ist; gerade auch, weil die Retina nicht homogen aufgebaut ist und unter anderem ihre Ortsauflösung vom Zentrum (*Fovea centralis*) radial nach außen rapide abnimmt. Die folglich ortsvariant aufgelösten retinalen Bildsignale in einer neuronalen Repräsentation zu verschieben, würde erheblichen Interpolationsaufwand erfordern.

### Einwände

Aufgrund dieser durchaus üblichen Darstellung des Reafferenzprinzips zweifelt erfahrungsgemäß manch einer an seiner Richtigkeit, zumindest soweit es die eigene Wahrnehmung betrifft. Ob man sein Unbehagen äußert oder aufgrund wissenschaftlicher Autorität an sich und seinem Verständnis zweifelt, ist freilich eine Frage der Selbsteinschätzung.<sup>5</sup> Wie auch immer, sogar nach einem halben Jahrhundert lassen nicht nur populärwissenschaftliche Darstellungen und Lehrbücher<sup>6</sup> wesentliche Fragen unbeantwortet, auch die Forscher sind sich keineswegs einig, ob und unter welchen Bedingungen Theorie und empirische Befunde in Einklang stehen. Diesen Eindruck vermitteln jedenfalls die Diskussion von Bruce Bridgeman und Kollegen (1994) sowie 26 begleitende

<sup>5</sup> In diesem Zusammenhang scheint es als wäre es mit der Selbsteinschätzung von Autoren einschlägiger Lehrbücher nicht weit her oder als fehle es zumindest an Zeit, Einwände stringent zu formulieren

<sup>6</sup> Das Reafferenzprinzip gehört in Deutschland zum Kanon des Psychologie- und Biologiestudiums

<sup>4</sup> Es bleibt offen, wie das „optische Subsystem“ dies bewerkstelligt

Kommentare.<sup>7</sup> Drei recht unterschiedliche Gründe, warum das Reafferenzprinzip in der vorgestellten Form anscheinend nicht auf die menschliche Visuomotorik zutrifft, seien genannt.

Augenbewegungen erlauben Objekte, die bei fixem Blick nicht oder nur unzureichend sichtbar sind, ohne Kopf- oder Körperbewegungen rasch visuell zu erfassen. Nach Maßgabe der Efferenzkopie wird das Abbild der Umwelt aber wieder zurückverschoben. Man wird also, egal wohin man blickt, immer das gleiche sehen, was freilich unsinnig ist und nicht der Wahrnehmung entspricht.<sup>8</sup> Ganz so ist es allerdings nicht, denn erstens ist, wie gesagt, die Retina nicht homogen aufgebaut, so daß Augenbewegungen, wenn schon nicht zu neuen, so doch zu detaillierteren Ansichten führen. Zweitens ist die neuronale Repräsentation, anders als in den Schemata zuvor durch graue Banden angedeutet, als weitgehend unbegrenzt anzunehmen, wodurch neue Ansichten aufscheinen. Doch spricht die Wahrnehmung auch gegen ein derart verfeinertes System, denn wir sehen – unabhängig von der Augenstellung –, nicht mehr und nicht weniger als das, was unser Gesichtsfeld zuläßt, und zwar bei stets zentraler Repräsentation der Fovea.<sup>9</sup>

Ein wiederholt vorgebrachter Einwand (MacKay 1973) beruht auf der unterschiedlichen Präzision von Motorik und Sensorik, weil der Zusammenhang zwischen neuronaler Efferenz und resultierender Augenstellung relativ ungenau ist. Die Kompensation muß aber zumindest so gut den Augendrehungen entsprechen, daß Änderungs- oder Bewegungsdetektoren im vergleichbaren Rahmen der neuronalen Repräsentation nicht ansprechen, andernfalls die wahrgenommene Umwelt ein wenig springen würde, was freilich nicht der Fall ist. Abschätzungen aufgrund empirischer Daten über Sakkaden und Bewegungsdetektion<sup>10</sup> sowie psychophysische Untersuchungen (Bridgeman 1983) ergeben, daß die Einstellungsgenauigkeit der Okulomotorik eher zu gering ist.

Der aufregendste Einwand besteht allerdings im Ergebnis einer Reihe heroischer Selbstversuche, die der Neurowissenschaftler John Stevens durchgeführt hat (Stevens *et al.* 1976). Wegen der Efferenzkopie hatte er erwartet, daß bei Lähmung der Au-

genmuskulatur die wahrgenommene Umwelt sich in Richtung einer willkürlich eingeleiteten – aber eben nicht ausgeführten – Augenbewegung bewegen würde. Stevens hat unter anderem drei lebensgefährliche Experimente unter völliger Paralyse gewagt, bei denen tatsächlich keine Augenbewegungen meßbar gewesen sind (Meßgenauigkeit besser 15').<sup>11</sup> Unter ärztlicher Obhut und künstlich beatmet, hat er, über einen Spiegel von einer Operationsliege aus, die Leinwand mit den projizierten Szenen oder Texten betrachtet,<sup>12</sup> während der angestrengt versuchten Sakkaden aber nie eine Bewegung oder ein Springen gesehen. Nach dem ersten dieser Experimente berichtet er: „Ich versuchte so gut es mir nur irgend möglich war meine Augen zu bewegen und nichts passierte, die Welt war einfach da [wo sie war] ... nur konnte ich meine Augen nicht bewegen“<sup>13</sup>.

Diesen und anderen Einwänden zufolge scheint die menschliche Visuomotorik dem Reafferenzprinzip nicht zu unterliegen. Folglich bleibt zu klären, wie wir Ex- und Reafferenz unterscheiden, denn offenbar bereitet uns das gemeinhin keine Schwierigkeit.

### Zwischenergebnis

Ein harmloser kleiner Selbstversuch läßt erkennen, daß unsere visuelle Wahrnehmung eher der verworfenen Unterdrückungshypothese als dem Reafferenzprinzip entspricht: Schließt man ein Auge und dreht das andere passiv, zum Beispiel durch leichtes schläfenseitiges Tippen auf das obere Lid, so bewegt sich der gesehene Umweltausschnitt erwartungsgemäß in Gegenrichtung (Exafferenz). Bekanntlich ist die Bewegung aber nicht wahrzunehmen, wenn man das Auge willentlich dreht (Reafferenz), also die entsprechende (kleine) Sakkade ausführt. Die sakkadische *Bewegungsunterdrückung*<sup>14</sup> sind wir gewohnt, erst ihr

7 In mancher Hinsicht interessant, aber wenig luzid, ist die Diskussion von MacKay und Mittelstaedt (1974)

8 Dies naheliegende logische Argument, gegen das grundsätzlich wenig einzuwenden ist, scheint in der einschlägigen Literatur zu fehlen

9 Es verwundert, daß eine so offensichtliche Tatsache zur wissenschaftlichen Fragestellung (z.B. Irwin, Yantis & Jonides 1983) werden kann

10 Entscheidend ist die Wahrnehmungsschwelle für Änderungen/Bewegungen, nicht die Ortsauflösung

11 Stevens hat auch Versuche unter unvollständiger Paralyse und mit teilweise und gänzlich gelähmten Augenmuskeln unternommen. Nur letztere führten zu vergleichbaren Ergebnissen. Versuche in jedem der vier Zustände sind früher schon von anderen Wissenschaftlern durchgeführt worden, leider ohne einheitliches Ergebnis, was auf methodische oder Beobachtungsmängel zurückzuführen ist

12 Weder Stevens' Mustererkennungs- noch Lesevermögen ist während der Versuche beeinträchtigt gewesen, lediglich sein Kopf mußte regelmäßig etwas bewegt werden, um dem Verblässen seiner visuellen Wahrnehmung entgegenzuwirken. Sein rechter Arm ist abgebunden gewesen, so daß er mit den Fingern signalisieren konnte

13 "I tried to move my eyes as hard as I possibly could and nothing happened, the world was just there ... I simply could not move my eyes" (Stevens *et al.* 1976, p. 95)

14 Erstmals von Ditchburn (1955) vermerkt, wurde dieser Effekt mehrfach wiederentdeckt (Bridgeman, Hendry & Stark 1975)

Fehlen bei passiver Drehung fällt auf. Wohlgermerkt, während der Sakkade verschiebt sich das Umweltabbild natürlich ebenso wie beim passiven Augendrehen, doch wird keine Bewegung wahrgenommen; das Abbild befindet sich nach der Sakkade einfach in der neuen Position. Daraus ist zu schließen, daß Befehle an die Okulomotorik selektiv die Bewegungswahrnehmung unterdrücken,<sup>15</sup> letztere also eine eigene Wahrnehmungsqualität darstellt und Propriozeption bei der Unterdrückung keine merkliche Rolle spielt.

Die Bewegungssuppression beruhigt den Menschen: Die Welt ruht. Sobald wir aber mit ihr interagieren wollen oder müssen, fragt sich: Wo sind unsere Handlungsziele denn *tatsächlich*? Wo sich ihre Abbilder auf unserer Retina befinden, hängt davon ab, wohin wir blicken. – Benötigen wir demnach das Reafferenzprinzip zur Lokalisation?

### Wahrnehmen und Handeln

So unglaublich es klingt, gewisse Blinde (Rindenblindheit) sind in der Lage korrekt und reproduzierbar auf optisch definierte Positionen zu zeigen oder gar nach Gegenständen zu greifen und Hindernissen auszuweichen, wenn man sie überhaupt dazu bringt es zu versuchen, denn natürlich erscheinen ihnen derlei Aufgaben absurd. Haben sie sich überwunden, so bezeichnen sie ihre Leistungen als geraten oder beliebig. Dieses sogenannte Blindsight-Phänomen („Blindsehen“) ist erstmals von Ernst Pöppel und Kollegen (1973) beschrieben und seither intensiv untersucht worden (Weiskrantz 1996). Es läßt sich vereinfacht durch Annahme von zumindest zwei visuellen Repräsentationen verstehen, wobei nur die bewußte „blind“ ist.

Was hat man sich unter Rindenblindheit und einer zweiten visuellen Repräsentationen vorzustellen? – Der einleitend erwähnte visuomotorische Zyklus wird von den Nervensystemen der Säuger über sowohl das Mittelhirn als auch die übergeordnete Großhirnrinde (*Neocortex*) geschlossen. Letztere zeichnet sich unter anderem aus durch den im weitesten Sinn kognitiven Charakter seiner zwischen Sensorik und Motorik vermittelnden Instanzen. So sind uns von den Vorgängen im Gehirn auch nur die in einigen neocorticalen Bereichen bewußt und wir sprechen diesbezüglich beispielsweise von Wahrneh-

mung und Willkür. Dagegen ist die allen Wirbeltieren eigne Mittelhirnstruktur der *Colliculi superiores* (*Tectum opticum*) gewissermaßen die oberste unmittelbar handlungsrelevante sensomotorische Instanz. Sie steht in wechselweiser Verbindung mit visuellen Gebieten des Neocortex, die sie wiederum als okulomotorischen Ausgang benötigen. Weil bei Säugern gewisse Aufgaben des Tectums von anderen Hirnstrukturen übernommen werden, ist es bei ihnen vergleichsweise bescheiden ausgebildet und dient vorwiegend der Steuerung ballistischer Bewegungen von Auge (Sakkaden), Kopf und Extremitäten. (Geordnete Bewegungen, zum Beispiel Augenfolgebewegungen, bei denen die Zielposition ständig mit der Istlage verglichen wird, sind dagegen auf übergeordnete Instanzen angewiesen.) Die Retina wandelt das durch die Augenoptik erzeugte Abbild der Umwelt in Nervensignale und dient ihrer Vorverarbeitung. Von dort überträgt sie der Sehnerv zum Tectum opticum und – parallel dazu – zur primären Sehrinde (primärer visueller Cortex). Ist dieser corticale Zweig geschädigt, liegt Rindenblindheit vor.

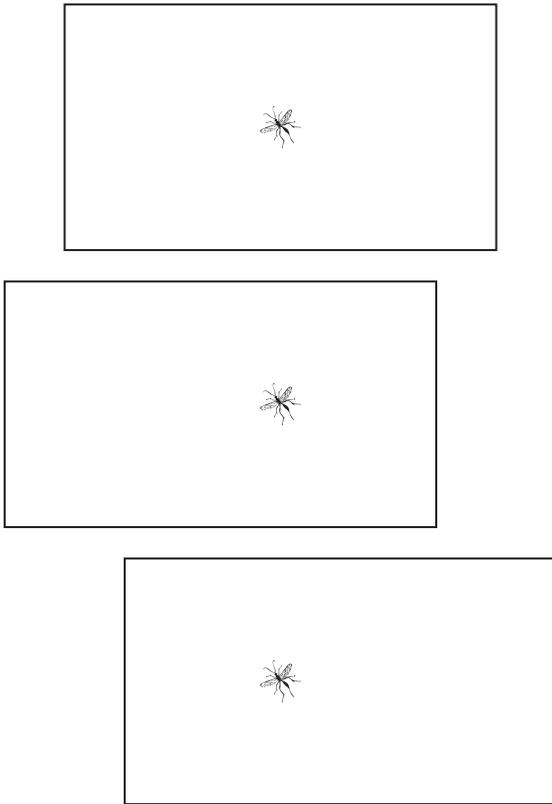
Es ist anzunehmen, daß Blindsight primär auf unbewußten Leistungen des Tectum opticum beruht, so daß auch Auge, Retina und die retinotectalen Verbindungen intakt sein müssen.<sup>16</sup> Es geht dabei nicht um das uns vertraute Wahrnehmen detailreicher Bilder in retinalen Koordinaten, sondern um das Handeln gemäß einer „Karte“, in der die absoluten Lagen grob charakterisierter Gegenstände und multimodal definierter Ereignisse, mithin möglicher Ziele, verzeichnet ist.<sup>17</sup> Es interessiert hierbei also mehr das Wo als das Was. Letzteres liefert normalerweise die hochaufgelöste bildhafte Wahrnehmung, die aber für zielgerichtete Handlungen ungeeignet ist, weil sie unter anderem Lagetäuschungen unterliegt.

Die unbewußte visuelle Repräsentation offenbart sich nicht nur bei Rindenblindheit. Bridgeman und Mitarbeiter (1997, 2000) haben untersucht, wie die Rahmenlage die Wahrnehmung der absoluten Position eines davon umgebenen Objekts beeinflusst. Während das Objekt in einem relativ zu diesem positionierbaren Rahmen als in Gegenrichtung verschoben wahrgenommen wird (induzierter Roelofs Effekt), bleiben auf es gerichtete Handlungen, wie Zeigen

<sup>15</sup> Es läßt sich zeigen, daß die Bewegungssuppression vor den Muskelkontraktionen einsetzt

<sup>16</sup> Bei Blindsight handelt es sich nicht etwa um außersinnliche Wahrnehmung, die auch bei geschlossenen Augen oder in Dunkelheit möglich sein sollte. Zudem ist nicht auszuschließen, daß, außer tectalen, intakte cortikale Bereiche dazu beitragen

<sup>17</sup> Beide Repräsentationen finden sich an anderer Stelle (Glünder 1993) genauer beschrieben und abgegrenzt



Die drei Bilder werden nacheinander derart gezeigt, daß das Objekt an derselben Stelle erscheint, doch nimmt man es in der zweiten Darstellung nach rechts und in der dritten nach links verschoben wahr

oder Schlagen, von der Rahmenlage unbeeinflusst, zumindest wenn sie augenblicklich erfolgen. Die unterschiedliche Beurteilung der Objektposition rührt höchwahrscheinlich auch von unterschiedlichen Systemen her, bei denen es sich allem Anschein nach um die beiden zuvor diskutierten handelt.<sup>18</sup>

Das bewußte (corticale) „Bildsehen“ unterliegt also Täuschungen und erlaubt weder Aussagen über absolute Objektlagen noch über relative in aufeinanderfolgenden Ansichten. Das unbewußte tectale „Kartensehen“ weist dagegen eine Metrik auf und ist unabhängig von der Sensorlage handlungsbezogen präzise. Bei verzögerter Handlungsausführung scheint sich jedoch die Wahrnehmung verfälschend auszuwirken.<sup>19</sup>

<sup>18</sup> Neuerdings werden auch andere Erklärungen diskutiert (Dassonville *et al.* 2004)

<sup>19</sup> Dieser Einfluß bestätigt die corticale Lagetäuschung

## Fazit

Einige der vom Tectum opticum erbrachten sensorischen Leistungen haben sich im Verlauf der Entwicklungsgeschichte in den Neocortex verlagert und dort fortentwickelt, ohne daß sich die verbliebenen Funktionen des Tectums wesentlich geändert haben. Die visuomotorisch relevanten Gebiete des Cortex übernehmen sensorische und kognitive Aufgaben, wie hochaufgelöste Bildanalyse, Mustererkennung und Bewertung, die die sensorischen Schichten des Tectums in vergleichbarer Weise nicht leisten. Das corticale System muß dazu allerdings nicht gegenüber Blickänderungen stabilisiert sein. Vielmehr genügt, wenn Korrespondenz zwischen den cortical analysierten Objekten und ihren stabilisierten Positionen im Tectum besteht.

Die für das Verhalten (Orientierung) notwendige Stabilität des Umweltabbilds gegenüber Lageänderungen der Sensorik dürfte – dem Reafferenzprinzip oder seinen Varianten gemäß – in der tectalen Repräsentation gewährleistet, mithin die Schlußfrage des Zwischenergebnisses beantwortet sein. Die corticale Wahrnehmung – in prinzipiell retinalen Koordinaten – erscheint unproblematisch, wenn willkürlich hervorgerufene Panoramabewegungen nicht als Umweltänderungen aufgefaßt werden, was die Bewegungsunterdrückung leistet. Demnach gilt es die Instanzen in den Schemata wie folgt zu interpretieren: „Retina“ bezeichnet sinngemäß auch die bewußte corticale Repräsentation, „Neuronale Repräsentation“ die stabilisierte unbewußte tectale. Verhalten erfordert keine im engeren Sinn *stabile* sensorische „Karte“, vielmehr muß sie nur der Augenstellung entsprechend mit der Motorik koordiniert sein.

Die genannten Einwände gegen das Reafferenzprinzip lassen sich nun leicht entkräften. Die entsprechend der Efferenzkopie neuronale Lagekompensation des *wahrgenommenen* Umweltabbilds findet offensichtlich nicht statt. Wäre John Stevens vor seinen riskanten Experimenten zu dieser Einsicht gelangt, hätte er sie vermutlich nicht durchgeführt. Allerdings gäbe es dann auch weniger Anhaltspunkte für die hier vertretene Ansicht. Nach seinem zweiten Versuch unter völliger Paralyse berichtet Stevens nämlich folgendes: „Wenn ich nach rechts schaute, fühlte ich, hätte ich irgendetwas berühren sollen ..., so hätte ich nach rechts zu greifen gehabt.“<sup>20</sup> Zu-

<sup>20</sup> „When I looked to the right I felt that if I had to touch anything ... I would have had to reach over to the right.“ (Stevens *et al.* 1976, p.95)

dem betont er, daß diese Wahrnehmung nicht visueller Natur war und sehr schwer zu beschreiben. Ein besserer Hinweis auf die Kompensation in der unbewußten *handlungsrelevanten* Repräsentation (die in diesem Fall nichts kompensiert) ist kaum denkbar. Visuell wahrnehmen konnte Stevens nichts, weil die bewußte Repräsentation nicht stabilisiert wird. Daß ihm Begriffe zur Beschreibung dieses Eindrucks fehlten, ist verständlich; für unbewußte Vorgänge haben wir naturgemäß keine. Bleibt die Frage nach den Kompensationsfehlern: In der tectalen Repräsentation sind mögliche Ziele für Arm-, Kopf- und Augenbewegungen gegenüber letzteren stabil repräsentiert. Somit ist anzunehmen, daß sie auf die motorischen Aufgaben abgestimmt ist. Folglich werden sich die ihrerseits motorisch bedingten Kompensationsfehler allgemein auch nicht störend auswirken.

Unterliegt das bewußte „Bildsehen“ also nicht dem Reafferenzprinzip, sondern wird die Bewegungswahrnehmung unterdrückt, dann sollten auch fremdverursachte Lageänderungen von Objekten (Exafferenz) während Sakkaden unbemerkt bleiben, was generell auch der Fall ist (Bridgeman, Hendry & Stark 1975). Unter gewissen Umständen werden jedoch Änderungen bemerkt (Deubel, Schneider & Bridgeman 1996), was Anlaß für andauernde Untersuchungen und Diskussionen über mögliche Erklärungen ist.<sup>21</sup>

Baut man Automaten, die erfolgreich und weitgehend autonom in einer veränderlichen Umwelt navigieren oder mit ihr interagieren sollen, und montiert dazu Sensorsysteme auf einen beweglichen Untersatz, so sind vor allem Ex- und Reafferenz zu unterscheiden. Sucht man, dem bionischen Ansatz folgend, (dazu) Lösungsvorbilder in der Natur, so ist es, wie zu zeigen versucht wurde, in der Regel ratsam, Insekten oder Reptilien statt Säuger oder gar den Menschen<sup>22</sup> als „Living Prototype“ zu wählen. Allerdings stellt man dann oft fest, daß zum Säuger-Vorbild weit mehr Daten verfügbar sind oder, um beim Thema zu bleiben, es über den visuellen Cortex etwa zehnmal mehr Publikationen gibt als über das Tectum opticum oder alternative Hirnbereiche.

<sup>21</sup> Weitgehend einig ist man sich, daß vor Sakkaden-Ausführung die Aufmerksamkeit stets auf die potentiellen Ziele gerichtet ist und diese oder einige ihrer Eigenschaften gespeichert werden. Gehört die Zielposition dazu, so sind Lageänderungen des tatsächlichen Ziels durch Vergleich mit dem gespeicherten prinzipiell feststellbar. Es ist aber auch denkbar, daß Objektänderungen in kritischen Situationen aus einer stabilisierten Repräsentation ins Bewußtsein treten

<sup>22</sup> Unbewußte, mithin extrem erfahrungsferne physiologische Prozesse, führen leicht zu irreführenden Vorstellungen (Glünder 2001). Offenbar bevorzugt unser Intellekt seinen perzeptiven und kognitiven Bereich und erzeugt darin nur allzugern verdrehte Konzepte

## Epilog

Die Frage, ob das Reafferenzprinzip auf das menschliche visuomotorische Verhalten im großen und ganzen zutrifft, ist derzeit zu bejahen, aber nicht abschließend zu beantworten. Angesichts der zeitweilig erdrückenden Einwände mag man freilich allgemein fragen, wann Hypothesen oder Theoriensysteme als widerlegt gelten.

Nicht als erster, doch überaus erfolgreich, hat Karl Popper (1934) vorgeschlagen, die impraktikable, erschöpfende Verifikation einer wissenschaftlichen Allgemeinaussage, zum Beispiel eines Naturgesetzes, durch Versuche der Falsifikation einer ihrer logischen Folgerungen zu ersetzen und so entweder zu einer immer bewährteren oder erledigten Aussage zu gelangen.<sup>23</sup> Ein vergleichbarer Erfolg blieb den vom originellsten Mitglied des Wiener Kreises, Otto Neurath (1935), unverzüglich vorgebrachten und später verschiedentlich geäußerten Einwänden versagt.<sup>24</sup> Fraglos bedeutet die Falsifikationsstrategie eine unschätzbare Aufwandsreduktion bei der prinzipiellen Lösung des Induktionsproblems, doch sieht man sich dann – nach Wegfall der extensiven Suche nach Bestätigung einer Allgemeinaussage –, mit der intensiven nach Bestätigung ihrer eventuellen Widerlegung konfrontiert, die gemeinhin ebenso impraktikabel ist. Letztlich besteht das Induktionsproblem aber in der (von wissenschaftstheoretischen Erwägungen unabhängigen) unterschiedlichen Qualität formal-logischer Theoriegebäude einerseits und unserer Naturerfahrung andererseits.<sup>25</sup>

Die zuvor gestellte Frage ist hinsichtlich des Falsifikationsansatzes instruktiv, weil ihre derzeitige Beantwortung auf der Entkräftung gleich mehrerer einleuchtender Widersprüche beruht, wozu der direkten Erfahrung unzugängliche Prozesse gedient haben. Was aber in Fällen, wenn letztere noch schwerer oder gar nicht mehr erfahrbar sind?

<sup>23</sup> Ein wichtiger Wegbereiter des „Kritischen Rationalismus“ ist Pierre Duhem (1906), der, anders als Popper, das empirische Falsifikationsproblem nicht übergangen hat („Duhem/Quine-These“, Quine [1951]). Auch Gaston Bachelard verfolgt u.a. mit der Forderung nach *raison auto-polémique* (1949) einen praktikablen kritischen Ansatz in der Tradition der Methode des Zweifels Descartes', dessen konkrete Naturerkenntnisse er jedoch heftig angreift

<sup>24</sup> Unter anderem haben Paul Feyerabend, Thomas Kuhn und Imre Lakatos durch ihre profunde Kritik sowohl Poppers Theorienprüfung als auch sein Abgrenzungskriterium untergraben

<sup>25</sup> Mathematiker sind mitunter der Ansicht dies träfe nicht auf das Wahrscheinlichkeitskalkül zu

## Literatur

- Bachelard G. (<sup>1</sup>1949, <sup>6</sup>1998) *Le rationalisme appliqué*. Presses Universitaires de France, Paris.
- Bridgeman B. (1983) Mechanisms of space constancy. In: Hein A. und Jeannerod M. (Hrsg.) *Spatially oriented behavior*. Springer, New York, pp. 263-279.
- Bridgeman B., Hendry D. und Stark L. (1975) Failure to detect displacement of the visual world during saccadic eye movements. *Vision Research* **15**: 719-722.
- Bridgeman B., van der Heijden A.H.C. und Velichkovsky B.M. (1994) A theory of visual stability across saccadic eye movements. *Behavioral and Brain Sciences* **17**: 247-292.
- Bridgeman B., Peery S. und Anand S. (1997) Interaction of cognitive and sensorimotor maps of visual space. *Perception & Psychophysics* **59**: 456-469.
- Bridgeman B., Gremmer A., Forsman T. und Huemer V. (2000) Processing spatial information in the sensorimotor branch of the visual system. *Vision Research* **40**: 3539-3552.
- Dassonville P., Bridgeman B., Bala J.K., Thiem P. und Sampanes A. (2004) The induced Roelofs effect: two visual systems or the shift of a single reference frame? *Vision Research* **44**: 603-611.
- Deubel H., Schneider W.X. und Bridgeman B. (1996) Postsaccadic target blanking prevents saccadic suppression of image displacement. *Vision Research* **36**: 985-996.
- Ditchburn R.W. (1955) Eye movements in relation to retinal action. *Optica Acta* **1**: 171-176.
- Duhem P. (1906) *La théorie physique. Son objet, sa structure*. – dt. (1998) *Ziel und Struktur der physikalischen Theorien*. Meiner, Hamburg.
- Glünder H. (1993) Zentralnervöse Repräsentationen bei der sensorimotorischen Informationsverarbeitung: ein Plädoyer für verhaltens-relevante Konzepte. *Kognitionswissenschaft* **3**: 127-138.
- Glünder H. (2001) On concepts of imperceptible properties of nature (Zur Begrifflichkeit nicht wahrnehmbarer Natureigenschaften). *Typenscript eines Vortrags an der Ecole Nationale Supérieure des Télécommunications de Bretagne in Brest/Frankreich*. Selbstverlag, München. – Englisch- oder deutschsprachige PDF-Datei: [www.gluender.de/Writings/WritingsTexts/HardText.html#G1-2001-1](http://www.gluender.de/Writings/WritingsTexts/HardText.html#G1-2001-1)
- Grüsser O.-J. (1995) On the history of the ideas of efference copy and reafference. In: Debru C. (Hrsg.) *Essays in the history of the physiological sciences*. Rodopi, Amsterdam, pp. 35-55.
- von Helmholtz H. (1867) *Handbuch der physiologischen Optik*. Voss, Leipzig. – Band 3 der 1866 daselbst separat erschienenen Buchteile.
- von Holst E. und Mittelstaedt H. (1950) Das Reafferenzprinzip. Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie. *Naturwissenschaften* **37**: 464-476.
- Irwin D.E., Yantis S. und Jonides J. (1983) Evidence against visual integration across saccadic eye movements. *Perception & Psychophysics* **34**: 49-57.
- MacKay D.M. (1973) Visual stability and voluntary eye movements. In: Jung R. (Hrsg.) *Handbook of Sensory Physiology (vol. VII/3: Central processing of visual information. Part A: Integrative functions and comparative data)*. Springer, Berlin, pp. 307-331.
- MacKay D.M. und Mittelstaedt H. (1974) Visual stability and motor control (reafference revisited). In: Keidel W.D., Händler W. und Spreng M. (Hrsg.) *Kybernetik und Bionik*. Oldenbourg, München, pp. 71-80.
- Merleau-Ponty M. (1961) L'Œil et l'esprit. *Art de France* **1**: 187-208. – dt. (1984) *Das Auge und der Geist*. In: Arndt H.W. (Hrsg.) *Das Auge und der Geist. Philosophische Essays*. Meiner, Hamburg, pp. 13-43.
- Mittelstaedt H. (1949) Telotaxis und Optomotorik von Eristalis bei Augeninversion. *Naturwissenschaften* **36**: 90-91.
- Mittelstaedt H. (1960) The analysis of behavior in terms of control systems. In: Schaffner B. (Hrsg.) *Group processes* (vol. 5). Josiah Macy Jr. Foundation, New York, pp. 45-84.
- Mittelstaedt H. (1990) Basic solutions to the problem of head-centric visual localization. In: Warren R. und Wertheim A.H. (Hrsg.) *Perception and control of self-motion*. Erlbaum, Hillsdale/NJ, pp. 267-288.
- Neurath O. (1935) Pseudorationalismus der Falsifikation. *Erkenntnis* **5**: 353-365. – Nachdruck in: Haller R. und Rutte H. (Hrsg.) (1981) *Gesammelte philosophische und methodologische Schriften* (Band 2). ÖBV & HPT, Wien, pp. 635-644.
- Pöppel E., Held R. und Frost D. (1975) Residual visual functions after brain wounds involving the central visual pathways in man. *Nature* **243**: 295-296.
- Popper K.R. (<sup>1</sup>1934, <sup>10</sup>2002) *Logik der Forschung. Zur Erkenntnistheorie der modernen Naturwissenschaft*. Mohr Siebeck, Tübingen.
- Quine W.v.O. (1951) Two dogmas of empiricism. *The Philosophical Review* **60**: 20-43. – Leicht veränderter Nachdruck in: (<sup>1</sup>1953, <sup>2</sup>1961) *From a logical point of view. 9 logico-philosophical essays*. Harvard University Press, Cambridge/MA, pp. 20-46. – dt. (1979) *Zwei Dogmen des Empirismus*. In: *Von einem logischen Standpunkt. Neun logisch-philosophische Essays*. Ullstein, Frankfurt, pp. 27-50.
- Sperry R.W. (1950) Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **43**: 482-489.
- Stevens J.K., Emerson R.C., Gerstein G.L., Kallos T., Neufeld G.R., Nichols C.W. und Rosenquist A.C. (1976) Paralysis of the awake human. Visual perceptions. *Vision Research* **16**: 93-98. – (Zitat-Übersetzung: HG)
- Tonner F. (1938) Halsreflexe und Bewegungssehen bei Arthropoden. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **25**: 427-454.
- Weiskrantz L. (1996) Blindsight revisited. *Current Opinion in Neurobiology* **6**: 215-220.