

PHYSIK DEPARTMENT



Theorie der Beuteortung
beim Krallenfrosch

Diplomarbeit von
Martin Lingenheil

abgegeben am
13. Dezember 2004

betreut von
Prof. Dr. J. Leo van Hemmen



Technische Universität München

Erklärung

des Diplomanden

Name:

Vorname:

Mit der Abgabe der Diplomarbeit versichere ich, dass ich die Arbeit selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

.....

(Ort, Datum)

.....

(Unterschrift)

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich meinen Dank gegenüber denjenigen ausdrücken, die beim Entstehen dieser Arbeit auf vielfältige Weise mitgewirkt und mich im vergangenen Jahr unterstützt haben.

An erster Stelle steht der Dank an Prof. van Hemmen, der mich durch seine Vorlesungen und das Thema der vorliegenden Diplomarbeit an ein interessantes Forschungsgebiet herangeführt hat, in dem sich seit einiger Zeit immer deutlicher die Notwendigkeit zeigt, neben der traditionell experimentell biologischen Herangehensweise, eine weitere, dezidiert analytische, Forschungsschiene zu entwickeln, die sich genau jener Methoden bedient, die in der theoretischen Physik seit Jahren erfolgreich eingesetzt werden. Auch für seine Anregungen zur Lösung einiger kniffliger mathematischer Probleme sei ihm an dieser Stelle gedankt.

Neben mir selbst hat sicherlich Moritz Franosch am meisten Zeit und Mühe in das Entstehen dieser Arbeit investiert. Die Stunden, die er meiner Betreuung und der Hilfe beim Lösen diverser Probleme gerade in den ersten Monaten aufgewandt hat, rechne ich ihm um so höher an, als ich um deren Knappheit weiß. Ihm wünsche ich, daß an dieser Stelle in Kürze von Dr. Franosch die Rede sein müßte.

Ein weiteres Dankeschön geht nach Berlin, insbesondere an Prof. Andreas Elepfandt für die Einführung in den experimentellen Forschungsstand, Teilnahme am experimentellen Praktikum, vervollständigte Literatur und die Gelegenheit, meine Arbeit zu präsentieren. Prof. Oliver Berendt danke ich für das rege Interesse an meiner Arbeit. Nicht vergessen werden sollen Silvia und Mirjana, die mir die experimentelle Arbeit näherbrachten und einem verirrtten Allgäuer in Berlin den rechten Weg wiesen.

Paul Friedel ist zu danken für gute Zusammenarbeit, kuriose Neuigkeiten aus aller Welt, Toleranz gegenüber meiner manches Mal angekratzten Laune und angewandter Mechanik mit dem Queu. Nicht zu danken ist ihm für seinen

Weihnachtsstern . . .

Weiterer Dank gebührt den anderen Mitgliedern von T35: Andreas, Christoph, Christian, Julie, Kevin, Maria und Moritz für Cookies und Unterhaltung über Fachliches und Fachfremdes gleichermaßen.

Fürs Korrekturlesen und daraus resultierende Anregungen – beim Umfang der Arbeit wahrlich keine Kleinigkeit – ist zu danken: Andreas, Christoph, Florian, Julie, Moritz (der Ältere), Paul, Sylvia und Stefan.

Last but definitely not least bedanke ich mich bei meinen Eltern, deren Unterstützung durch das gesamte Studium hindurch und besonders während des vergangenen Jahres *die* Voraussetzung für meine Ausbildung gewesen ist.

Vorwort

Die vorliegende Diplomarbeit befaßt sich mit der Signalverarbeitung im Seitenliniensystem des afrikanischen Krallenfrosches *Xenopus laevis laevis*. Das Studium dieses Systems läßt Rückschlüsse auf die Grundprinzipien neuronaler Informationsverarbeitung zu; mithin ist die Motivation dieser Arbeit nicht das Interesse an einem spezifischen Sinnessystem, sondern wesentlich weiter gefaßt. Dieses allgemeinere Interesse wird im einleitenden Kapitel 1 präzisiert.

Die weitere Arbeit gliedert sich in zwei Teile. Teil I befaßt sich mit bereits bekannten Tatsachen zum Sinnessystem Seitenlinie und zu Oberflächenwellen als typischem Reiz desselben und legt damit die Grundlage für die im zweiten Teil folgende Modellbildung.

- Die Eigenschaften von Wasserwellen werden aus den Grundprinzipien der Hydrodynamik abgeleitet (Kapitel 2). Die umfassende Darstellung soll das Verständnis unabhängig vom speziellen (biologischen oder physikalischen) Hintergrund ermöglichen und die Grundlage für weitere Untersuchungen insbesondere über die Veränderung des Wellenmusters durch den Froschkörper bilden.
- Neben einer kurzen Diskussion der Hydrodynamik am Froschkörper gibt Kapitel 3 eine Einführung in den aktuellen Forschungsstand bezüglich der Elektrophysiologie und Anatomie des peripheren (Abschnitt 3.3.1) und zentralen (Abschnitt 3.3) Seitenliniensystems.

Die Behandlung insbesondere der Wasserwellen ist sehr umfassend gehalten und mag für den Leser mit einem gewissen Vorwissen stellenweise überausführlich sein. Eine detaillierte Gliederung und ein Verzeichnis der wichtigsten Symbole (Tabellen 2 und 3) auf den Seiten XI bzw. XII sollte hier helfen, ohne Schwierigkeiten bereits bekannte Dinge zu überspringen. Zusätzlich sind Formeln von

etwas weiterreichender Bedeutung mit Rahmen markiert, um das Wiederfinden zu erleichtern.

Der zweite Teil behandelt das eigentliche Modell der Signalverarbeitung.

- In Kap. 4 wird das Problem zunächst mathematisch analysiert und zwei eng verwandte Lösungsmodelle werden diskutiert.
- Im nächsten Schritt wird auf Basis einer Fehlerminimierung ein Lernprozeß entwickelt, der die Modelle aus Kapitel 4 hervorbringt (Abschnitt 5.1). Aus der Praxis eines solchen Lernprozesses ergibt sich eine natürliche Synthese beider Modelle (Abschnitt 5.2).
- Schließlich kann gezeigt werden, daß die Voraussetzungen gegeben sind, das entwickelte Modell einschließlich des Lernprozesses neuronal zu implementieren (Kapitel 6). Die Eigenschaften dieses Modells werden mit den experimentell bekannten Eigenschaften des Seitenliniensystems des Krallenfrosches verglichen.

Die vorliegende Arbeit wurde konzipiert, um einem fortgeschrittenen Studenten auf dem Niveau eines Diplomarbeiters ohne weitere Hilfsmittel das Verständnis zu ermöglichen. Sie soll als Basis für die weitere Arbeit an der Modellbildung im Seitenliniensystem dienen können. Aus diesem Anspruch heraus und der zwangläufigen Anforderungen einer Diplomarbeit an formale Vollständigkeit wegen wächst die Arbeit auf überdurchschnittlichen Umfang.

Die Rechtschreibung orientiert sich meistens an den Regeln von 1991, insbesondere bezüglich Verwendung der s-Laute, Groß- und Kleinschreibung sowie den Regeln bezüglich Getrennt- und Zusammenschreibung. Die Zeichensetzung folgt den freieren Regeln der neuen deutschen Rechtschreibung von 1998, um die Möglichkeiten einer besseren Satzstrukturierung konsequent zu nutzen.

Die vorliegende Arbeit ist mit $\LaTeX 2_{\epsilon}$ und \TeX Version 3.14159 bzw. \pdfTeX Version 3.14159-1.10b erstellt. Editor war XEmacs 21.4. Bilder wurden mit Grace-5.1.14 unter Verwendung der verfügbaren Datenanalyse-Tools sowie mit Xfig 3.2 erstellt. Daneben wurden Graphen in Maple V Release 4 erstellt. Für kleinere Berechnungen unabhängig von der Simulation wurden Maple und Matlab Release 12.1 verwendet. Einige Bilder sind mit GIMP 1.2.3 nachbearbeitet. Die Simulationsdaten wurden durch ein in C++ unter Linux programmiertes *Xenopus*-Modell erzeugt (aktuelle Version ist Xenopus 2.0.6). Als Compiler kam

GNU g++ in der Version 3.3.4 zum Einsatz. Sehr hilfreich war dabei auch die KDevelop-Entwicklungsumgebung (Versionen 2.1.3 und 3.1.0) und Valgrind-2.2.0.

Notationsfragen

- Bei Zeitintegralen ist oft der Integrationsbereich nicht explizit angegeben. Diese sind dann stets als Integrale von $-\infty$ bis $+\infty$ zu verstehen. Da natürliche Stimuli endlich sind, darf man davon ausgehen, daß diese sich quadratisch integrieren lassen und dabei nicht zu Divergenzen führen. Ähnliches gilt für die (dissipativen) Impulsantworten. Für ein Integral im Frequenz-Raum ohne explizite Grenzen gelte Entsprechendes.
- Da in der Arbeit häufig Summen über alle Elemente bestimmter Mengen vorkommen, benutze ich folgende Konvention: Wird über bestimmte Buchstaben als Index summiert, so bedeutet dies immer die Summation über alle Elemente jener Menge, der der Index in Tabelle 1 zugeordnet ist, so nicht explizit anders erwähnt.
- Jedes Alphabet besitzt nur eine endliche Anzahl Zeichen¹. Da ich bereits im Kapitel 2 über die Wasserwellen eine große Zahl Symbole verwende, die mir bei der Diskussion der Modelle dann fehlen würden, möchte ich festlegen, daß bis auf die in Kapitel 4 explizit aus dem ersten Teil übernommenen Symbole alle anderen im zweiten Teil ihre Gültigkeit verlieren.
- Bis auf die einzige Ausnahme² der Synapsenstärken J_{ik}^P , sind (verzögerungs-)zeitabhängige Größen im zweiten Teil durchgängig mit Kleinbuchstaben bezeichnet. Ihr Äquivalent im Fourier-Raum wird durch die zugehörigen Großbuchstaben bezeichnet.

¹Ein Faktum, das im Alltag des Theoretikers oft zu Gewissensnöten führt, da stets gute Gründe dafür sprechen, gerade diesen und keinen anderen Buchstaben für eine Größe zu verwenden, der aber dummerweise eigentlich schon anderweitig vergeben ist.

²Die Bezeichnung der Synapsenstärken mit J ist in der Literatur üblich. Das kleine j bildet keine Alternative, da es erstens bereits als Index verwendet wird und zweitens seinem Schriftbild nach selbst schlecht mit Indizes zu versehen ist.

- Schließlich habe ich in den Tabellen 2 und 3 die wichtigsten Symbole aus dem Modellteil zusammengestellt, um den Einstieg an einer beliebigen Stelle der Arbeit zu erleichtern.

i, j	indizieren die N_o Organe des Seitenliniensystems
\mathbf{p}, \mathbf{q}	indizieren die N_p Rekonstruktionspositionen eines Modells (versammelt in der Menge \mathcal{P})
k, l	indizieren die N_t Diskretisierungspunkte einer diskretisierten Funktion bzw. die Komponenten eines sich daraus ergebenden Vektors
m	indiziert die N_t Komponenten der diskret Fourier-Transformierten einer diskretisierten Funktion der Zeit
n	indiziert die N_t Komponenten eines modifizierten Fourier-Vektors (siehe dazu Anhang C.1)

Tabelle 1: Indexkonventionen

$a_\varepsilon(t)$ $A_\varepsilon(\omega)$	Autokorrelationsfunktion des postsyn. Potentials, dessen Fourier-Transformierte (FT)
$\varepsilon(t)$	postsyn. Potential, S. 96, Gl. (6.11)
$h_i^{\mathbf{p}}(t)$, $H_i^{\mathbf{p}}(\omega)$	Impulsantwort am Organ i für Pos. \mathbf{p} , deren FT (Übertragungsfunktion), siehe S. 64 Gl. (4.10)
$J_{ik}^{\mathbf{p}}$, $\Upsilon_{ik}^{\mathbf{p}}$	k -te Synapsenstärke an der Afferenz von Organ i auf Kar- tenneuron \mathbf{p} , m -te Komponente von deren DFT
$n_i(t)$, $N_i(\omega)$	Rauschen am Organ i , dessen FT
$s_i^{\mathbf{p}}(t)$, $S_i^{\mathbf{p}}(\omega)$	Rücktransferfunktion, deren FT
$\sigma_n(\omega)$	Standardabweichung des Rauschens
$\sigma_{n,i}(\omega)$, $\sigma_{n,e}(\omega)$	Standardabweichung des internen/externen Rauschens
$\sigma_x(\omega)$	Standardabweichung der Lernsignale
$\sigma_x^{\mathbf{p}}(\omega)$	$\sigma_x(\omega)/\sqrt{N_p}$
$\sigma(\omega)$, $\sigma^{\mathbf{p}}(\omega)$	$\sigma_n(\omega)/\sigma_x(\omega)$, bzw. $\sigma_n(\omega)/\sigma_x^{\mathbf{p}}(\omega)$
$V^{\mathbf{p}}(t)$	Membranpotential des Neurons \mathbf{p} , siehe S. 96 Gl.(6.9)
$V^{\mathbf{p}'}(t)$	Membranpotential mit Referenz, siehe S. 101 Gl.(6.20)
$W(t)$	Lernfenster, siehe Abschnitt 6.2.4
$x^{\mathbf{p}}(t)$, $X^{\mathbf{p}}(\omega)$	Signal an Position \mathbf{p} , dessen FT
$\hat{x}^{\mathbf{p}}(t)$, $\hat{X}^{\mathbf{p}}(\omega)$	Rekonstruktion für Position \mathbf{p} , deren FT
$y_i^{\mathbf{p}}(t)$, $Y_i(\omega)$	Signal am Organ i , dessen FT
$\tilde{x}^{\mathbf{p}}(t)$, $\tilde{y}_i(t)$	aus $x^{\mathbf{p}}(t - T)$ bzw. $y_i(t)$ erzeugte Spike-Trains

Tabelle 2: Funktionen der Zeit bzw. Frequenz

$D_{\Delta\varphi}$	Dämpfung durch den Froschkörper, siehe S. 64, Gl. (4.11)
$\Delta_{ik}^{\mathbf{p}}$	axonale Verzögerungszeit der Synapse mit Stärke $J_{ik}^{\mathbf{p}}$
Δ_t	Sampling-Intervall (Synapsenabstand)
ϵ, E	quadratische Abweichung der Rekonstruktion von der Wellenform (Index je nach Modell), deren Erwartungswert
$F(\mathbf{q}, \mathbf{p})$	Referenzfenster, siehe S. 89, Gl. (5.13)
$\varphi_i, \varphi_{\mathbf{p}}$	Winkel des Organs i bzw. der Pos. \mathbf{p} in der Modellgeometrie, siehe S. 70 Abb. 4.3
N_o, N_p, N_t	Zahl der Organe, Rekonstruktionsp., Sampling-Zeiten
R, R_0	Ratenkonstante und Spontanfeuertate im neur. Modell
η	Lernparameter

Tabelle 3: Andere Größen

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
I	Entstehung und Transmission des Signals	5
2	Wasserwellen	7
2.1	Hydrodynamische Grundgleichungen	7
2.1.1	Massenerhaltung und Quellenfreiheit	8
2.1.2	Impulserhaltung	9
2.1.2.1	Eulergleichung	10
2.1.2.2	Navier-Stokes-Gleichung	10
2.1.3	Energieerhaltung	12
2.1.4	Geschwindigkeitspotentiale und Bernoulli-Gleichung	12
2.2	Ebene Wellen	13
2.2.1	Randbedingungen in idealen Medien	14
2.2.2	Linearisierung	15
2.2.3	Lösungen der linearisierten Gleichungen	17
2.2.4	Modifikationen durch Viskosität	21
2.2.5	Einfluß der Oberfläche	27
2.3	Ringwellen	32
2.4	Sinnvolle Näherungen	36
3	Weitere Signaltransmission	41
3.1	Die hydrodynamische „letzte Meile“	41
3.1.1	Wellenschatten	42
3.1.2	Grenzschicht	42
3.2	Morphologie und Mechanik der Seitenlinienorgane	44

3.2.1	Die Seitenlinien und ihre Organe	45
3.2.2	Mechanik der Cupula	47
3.2.3	Eigenschaften der Sinneszellen	48
3.3	Sensorische Afferenzen und zentrale Bahnen	49
3.3.1	Periphere Signalübertragung	49
3.3.2	Zentrale Signalpfade	52
II	Signalverarbeitung	57
4	Mathematischer Grundriß des Modells	59
4.1	Problemstellung	59
4.2	Minimalmodell	61
4.2.1	Übertragungsfunktion	62
4.2.2	Signalerzeugung	65
4.2.3	Wellenform-Schätzer für Einzelpunkte	67
4.2.4	Leistungsfähigkeit des Einzelpunktmodells	69
4.3	Gesamtfeldrekonstruktion	71
4.3.1	Rücktransferfunktionen	71
4.3.2	Gesamtfeld-Modell in der Praxis	75
5	Lernprozesse	79
5.1	Algorithmus	79
5.1.1	Gradientenabstieg	79
5.1.2	Einzelpunktmodell	81
5.1.3	Gesamtfeldmodell	84
5.2	Referenzfenster	86
6	Neuronale Implementierung	93
6.1	Faltung mit Rücktransferfunktionen	93
6.2	Neuronaler Lernprozeß	97
6.2.1	Anforderungen	97
6.2.2	Ein- und Ausgabegrößen	98
6.2.3	Referenzeingabe	99
6.2.4	Lernfenster	101
6.2.5	Ergebnis des Lernprozesses	102

6.3	Leistungsfähigkeit eines neuronalen Modells	109
7	Diskussion und Schlußbemerkungen	119
A	Sensorcharakteristik der Organe	123
B	Bayesscher WellInformschätzer	125
B.1	Einzelpunkt-Rekonstruktion	125
B.2	Gesamtfeld-Rekonstruktion	127
C	Eigenschaften der numerischen Simulationen	131
C.1	Grundsätzliches	131
C.2	Implementierung des neuronalen Modells	133
C.3	Konvergenzproblematik	137
D	Fehlende Synapsen	141

Abbildungsverzeichnis

1.1	<i>Xenopus laevis laevis</i>	3
2.1	Benutzte Koordinaten	14
2.2	Wellengeschwindigkeiten ebener Wasserwellen	19
2.3	Ebene Welle in tiefem Wasser	20
2.4	Ebene Welle in Wasser endlicher Tiefe	21
2.5	Wellenparameter in Abhängigkeit von der Frequenz	30
2.6	Viskose Dämpfung nach verschiedenen Modellen	32
2.7	Flüssigkeit beim Vorbeizug einer Welle	33
2.8	Strömungskomponenten einer Ringwelle	38
3.1	Das Seitenliniensystem	46
3.2	Rezeptorpotential einer Haarzelle	48
3.3	Exzitatorische Feuerrate eines Seitenlinienorgans	51
3.4	Ansicht des Gehirns eines Krallenfrosches	53
3.5	Projektionsareal der sensorischen Afferenzen	53
3.6	Seitenlinienkarte im Tectum opticum	56
4.1	Übertragungsfunktion	64
4.2	Impulsantwort	65
4.3	Geometrie des <i>Xenopus</i> -Modells	70
4.4	Einfache Rücktransferfunktionen	71
4.5	Rekonstruktionen durch das Einzelpunktmodell	72
4.6	Rekonstruktionskarte für das Einzelpunktmodell	73
4.7	Rekonstruktionskarte für das Gesamtfeldmodell	76
4.8	Gesamtfeldrekonstruktionen bei niedrigem Rauschniveau	77
4.9	Gesamtfeldrekonstruktionen bei erhöhtem Rauschniveau	78

5.1	Konvergenz des Lernprozesses für das Einzelpunktmodell	83
5.2	Konvergenz des Lernprozesses für das Gesamtfeldmodell	87
5.3	Qualität der Karte im Gesamtfeldmodell	88
5.4	Konvergenz des Lernprozesses für das WOR-Modell	91
5.5	Karte für das WOR-Modell	91
5.6	Entwicklung des Fehlers während der Lernprozesse	92
6.1	Neuronales Schaltschema	95
6.2	Konvergenz eines neuronalen Lernprozesses (Frequenz-Raum)	110
6.3	Konvergenz eines neuronalen Lernprozesses (Zeit-Raum)	111
6.4	Vollständiges Modell und RDS-Modell (Zeit-Raum)	111
6.5	Vollständiges Modell und RDS-Modell (Frequenz-Raum)	112
6.6	Rekonstruktion monofrequenter Stimuli durch das RDS-Modell	113
6.7	Rekonstruktion natürlicher Stimuli durch das RDS-Modell	114
6.8	Karte für ein neuronales Modell mit äquidistanten Synapsen	115
6.9	Karte für das RDS-Modell bei monofrequenten Stimuli	115
6.10	Karte für das RDS-Modell bei natürlichen Stimuli	116
6.11	Winkelauflösung für das RDS-Modell	116
6.12	Lokalisierungsleistungen eines unlesionierten RDS-Modells	117
6.13	Lokalisierungsleistungen eines lesionierten RDS-Modells	118
6.14	Lokalisierungsleistungen bei verringerter Körperdämpfung	118
C.1	Schlecht konditioniertes Minimierungsproblem	139
D.1	Umverteilung synaptischer Stärke bei fehlenden Synapsen	146

Kapitel 1

Einleitung

Das Verständnis der Funktionsweise des Nervensystems steckt in den Kinderschuhen. Selbst das einfache Netzwerk von einigen hundert Nervenzellen der Meeresschnecke *Aplysia* ermöglicht dem Tier eine Anzahl verschiedener Verhaltensmuster, die bei weitem nicht alle aus der Struktur des Netzwerks erklärt sind (Alberts et al. 1989). Die einschüchternde Komplexität des Nervensystems von Wirbeltieren und speziell des Menschen vor Augen, kommt man schnell zu der Einsicht, daß, will man zu einem besseren Verständnis dieser Systeme kommen, man zum jetzigen Zeitpunkt sich auf das Studium einfacher, relativ abgeschlossener Teilsysteme beschränken sollte, deren Ein- und Ausgabegrößen experimentell zugänglich sind. Hier besteht die Möglichkeit mittels detaillierter theoretischer Analyse und Simulation im Vergleich mit experimentellen Daten einige Grundprinzipien neuronaler Informationsverarbeitung und die dazu nötigen physischen Voraussetzungen zu verstehen.

Ein sensorisches System wie das Seitenliniensystem des Krallenfrosches *Xenopus laevis laevis*, welches das Modellsystem für diese Arbeit bildet, bietet in diesem Zusammenhang den Vorteil relativ leicht zu vermessender Eingabegrößen über eine begrenzte Anzahl Kanäle. Das Seitenliniensystem besitzt nur etwa 180 unabhängige Rezeptoren, die zusätzlich sehr ähnliche Sensorcharakteristik besitzen (Kroese et al. 1978), im Gegensatz etwa zum menschlichen visuellen System mit Millionen von Rezeptorzellen (Buser und Imbert 1992b) oder dem auditorischen System mit immerhin noch ca. 3500 inneren Haarzellen (Buser und Imbert 1992a), und es scheint daher ein geeigneter Kandidat, um Lernmechanismen in sensorischen Systemen zu studieren. Ähnlichkeiten zum auditorischen System,



v.a. im Bezug auf die Art der Stimuli, lassen hoffen, daß sich Erkenntnisse aus dem Bereich der Seitenlinie als übertragbar erweisen.

Ein weiterer Grund, ein sensorisches System als Beispiel zu betrachten, liegt in der Tatsache, daß die Sinnesorgane und die ersten Stufen der Signalverarbeitung eine einzige klar definierte Aufgabe besitzen, die Analyse der Daten nämlich, die von den Sinnesorganen gesammelt werden. Hier kommen die beiden zentralen Fragen dieser Diplomarbeit ins Spiel.

Zum ersten ist zu klären, was wir mit Datenanalyse meinen und nach Beantwortung dieser Grundsatzfrage natürlich auch, wie diese geschieht. Nach welchen Eigenschaften in den Signalen wird gesucht? Wie ist es möglich, gleichartige Quellen als solche zu erkennen? In welche Sprache muß übersetzt werden, um die relevante Information dem restlichen Nervensystem zugänglich zu machen? Wie, im besonderen, gelingt die Integration von Information aus unterschiedlichen Sinnesmodalitäten zu einer neuronalen Repräsentation des die Signale erzeugenden Objektes? Die Beantwortung der letzten Frage in ihrer ganzen Breite ist sicher zu schwierig, jedoch ist es am vorliegenden Beispiel des Seitenliniensystems möglich zu zeigen, wie dieses die Fähigkeit erwirbt, die gesammelte Information in der Kodierung eines „Referenz-“ oder „Lehrersystems“ zur Verfügung zu stellen. Weiterhin stellt sich die Frage nach einem Lernmechanismus um eine solche Signalverarbeitung auszubilden.

Wir suchen in beiden Fragen anschauliches Verständnis auf der Grundlage bekannter biologischer Mechanismen ebenso wie eine möglichst vollständige theoretische Analyse der vorgeschlagenen mathematischen Modelle. Computersimulationen dienen der Veranschaulichung und Verifizierung der analytischen Vorhersagen und erlauben den Vergleich mit experimentellen Daten.

Xenopus laevis laevis, im folgenden einfach nur *Xenopus* genannt, ist ein rein aquatisch lebender Frosch, dessen natürliches Verbreitungsgebiet in Südafrika liegt, wo er größtenteils nachtaktiv in Süßwasserseen, -tümpeln und Flüssen lebt (Tinsley und Kobel 1996)¹. Abbildung 1.1 zeigt eine Aufnahme. Ausgewachsene Krallenfrösche sind etwa 8 cm lang und bis zu 100 g schwer (Elepfandt 1982). Unter den Anuren² stellt die Art zusammen mit wenigen anderen rein aquatisch

¹Selbige Quelle erwähnt auch, daß *Xenopus* gelegentlich die Speisekarte der örtlichen Bevölkerung bereichert. Zieht man die Größe des Tieres in Betracht dürfte es sich bei einem einzelnen Frosch allenfalls um einen Nachtisch handeln.

²Froschlurchen



lebenden Spezies eine Ausnahme insofern dar, als das Seitenliniensystem hier lebenslang vorhanden und funktionsfähig ist, während es bei Kaulquappen anderer Arten zwar ausgebildet ist, nach der Metamorphose aber verschwindet oder während langer Phasen terrestrischer Existenz inaktiviert und von der Epidermis überwachsen ist. Genaueres über die Lebensumstände des Tieres findet sich bei den schon erwähnten Tinsley und Kobel (1996).



Abbildung 1.1: *Xenopus laevis laevis*

Die mechanorezeptive Seitenlinie ist ein bei vielen aquatisch lebenden Wirbeltieren (Fischen und Amphibien) verbreitetes Sinnesorgan. Auf oder in der Haut liegende Sinnesorgane werden durch vorbeiströmendes Wasser stimuliert und vermitteln dem Tier Informationen über die Strömungsverhältnisse in seiner Umgebung. Eine genauere Beschreibung der einzelnen Organe wird im Abschnitt 3.2 gegeben, umfassende Informationen finden sich bei Russell (1976). Es kann sich bei einem Stimulus um mit Oberflächenwellen verbundene Strömungen handeln oder um Strömungsfelder im Wasservolumen, z.B. verursacht durch einen sich bewegenden Räuber. Daneben wird das Sinnessystem beim Beutefang, zur Kommunikation und zur Orientierung verwendet (Russell 1976; Hassan 1985;



Coombs und Fay 1993; Bleckmann 1994; Coombs et al. 2000).

Diese Arbeit beschränkt sich auf ein Beutefangverhalten bei *Xenopus*. Das Tier dreht sich auf die Quelle von Oberflächenwellen zu und schwimmt ein Stück in deren Richtung. In freier Wildbahn handelt es sich dabei z.B. um ein ins Wasser gefallenes Insekt, im Laborversuch werden Wellen mittels eines Luftstroms (Elepfandt, pers. Mitteilung), eines Stempels (Elepfandt und Wiedemer 1987; Claas und Münz 1996) oder durch fallende Wassertropfen (Görner et al. 1984) erzeugt. Aus dem Strömungsmuster, das die den Frosch überlaufende Welle an seinen Seitenlinienorganen erzeugt, kann das Tier die Position des Stimulus bestimmen, wie bereits Kramer (1933) feststellt. Dieser bestimmt auch die Seitenlinie als das an diesem Verhalten beteiligte Sinnesorgan. Zusätzlich konnte gezeigt werden, daß *Xenopus* unterschiedliche Frequenzen unterscheiden und diese verschiedenen Quellen (und deren Position) zuordnen kann (Elepfandt 1985, 1986b). Auch beim an der Oberfläche jagenden Fisch *Aplocheilichthys lineatus* sind ähnliche Fähigkeiten festgestellt worden (Bleckmann 1994).

Unser Ziel im folgenden wird sein, ein Modell zu erstellen, das diese Beobachtungen erklären kann. Dieses Modell wird als zentrales Element eine neuronale Karte der Umgebung enthalten. Eine solche Karte ist eine Gruppe von Neuronen, wobei deren rezeptive Felder jeweils nur enge Raumbereiche umfassen und die rezeptiven Felder benachbarter Zellen im Raum benachbart liegen. In diesem Sinne kann man von einer topologischen Anordnung sprechen. Neuronale Karten sind ein in der Signalverarbeitung sensorischer Systeme häufig wiederkehrendes Prinzip (Domany et al. 1994) und auch für das Seitenliniensystem von *Xenopus* nachgewiesen (siehe Abschnitt 3.3).

Der wichtigste Teil dieser Arbeit beschäftigt sich mit der Ausbildung der neuronalen Karte durch ein Lehrersystem. Obwohl Lernen eines Systems durch Vergleich der eigenen Ausgabe mit der durch ein Lehrersystem vorgegebenen Sollausgabe³ für Lernmechanismen künstlicher neuronaler Netze von zentraler Bedeutung (Domany et al. 1994) ist, stellt es ein in biologischem Zusammenhang bislang kaum diskutiertes Prinzip dar. Der in dieser Arbeit betrachtete Lernprozeß baut auf bekannten biologischen Mechanismen auf, leitet sich aber gleichzeitig aus elementaren mathematischen Prinzipien ab. Um letztere anwenden zu können benötigen wir jedoch zunächst eine mathematische Beschreibung der Natur des Stimulus und des Übertragungskanal Wasser Oberfläche.

³In diesem Zusammenhang ist oft von überwachtem Lernen die Rede.

Teil I

**Entstehung und Transmission des
Signals**

Kapitel 2

Wasserwellen

Die Wasseroberfläche, deren Anregungen mir im folgenden Kapitel Gelegenheit zu ausführlichen Erörterungen geben werden, stellt uns vor verschiedene Probleme. Was das menschliche Auge erfaßt, wenn wir eine Wasserwelle betrachten, ist das periodische Auf- und Abschwingen eines Punktes der Grenzschicht zwischen Wasser und Luft. Die Wasseroberfläche ist jedoch keine schwingende Membran. In Wahrheit beinhaltet diese scheinbar einfache Bewegung in einer Dimension vergleichsweise komplizierte Strömungen *innerhalb* des Fluids, die mitunter auch tief unter die Wasseroberfläche reichen können. Um diese Dynamik adäquat zu beschreiben, ist eine ausführliche Auseinandersetzung mit den Gleichungen der Hydrodynamik unerläßlich. Bei diesen, den Euler- bzw. Navier-Stokes-Gleichungen, handelt es sich um nichtlineare partielle Differentialgleichungen, deren Diskussion im Zusammenhang mit Oberflächenwellen ein aktives Forschungsgebiet der angewandten Mathematik darstellt.

Unter bestimmten Bedingungen kann man das Problem linearisieren, und diese Vorgehensweise gibt uns einen gut ausgearbeiteten und allgemeingültigen mathematischen Apparat an die Hand, mit dessen Hilfe sich eine für unsere Zwecke geeignete Lösung erarbeiten läßt.

2.1 Hydrodynamische Grundgleichungen

In der Geschichte der Hydrodynamik kann man zwei unterschiedliche Betrachtungsweisen einer sich bewegenden Flüssigkeit ausmachen. Die zeitlich spätere Variante hat ihre Wurzeln in der Mechanik der Massenpunkte, da sie ein Flüssig-



keitselement mit einem Kennzeichen (z.B. der Startposition) versieht, und dessen Entwicklung über die Zeit hinweg auf einer Trajektorie verfolgt, vergleichbar einem Farbtropfen, der sich innerhalb des Fluids auf einer Bahn fortbewegt und währenddessen Impuls und Energie mit anderen Flüssigkeitselementen austauscht. Sie wird gemeinhin als lagrangesche Formulierung der Hydrodynamik bezeichnet und ist für unsere Zwecke eher ungeeignet.

Da wir nicht an der Geschichte jedes einzelnen Flüssigkeitselementes interessiert sind und sich die Behandlung der Randbedingungen vereinfacht, verwenden wir die äquivalente sog. ulersche Formulierung, welche den Zustand der Flüssigkeit durch Felder beschreibt, die Geschwindigkeit, Druck und Dichte in Abhängigkeit des Orts angeben. Wie erwähnt lassen sich hierbei Randbedingungen vergleichsweise einfach einbauen, indem man für jeden Zeitpunkt an den Rändern einen Wert für diese Felder vorgibt.

Die grundlegenden Gleichungen dieser Formulierung der Hydrodynamik lassen sich, Chorin und Marsden (1993) folgend, mit wenig Aufwand aus elementaren Gesetzen der klassischen Mechanik herleiten, nämlich

- der Erhaltung der Masse,
- dem 2. Newtonsche Gesetz
- und der Erhaltung der Energie.

2.1.1 Massenerhaltung und Quellenfreiheit

Betrachten wir eine Flüssigkeit, deren Geschwindigkeit lokal gegeben ist durch $\mathbf{v}(\mathbf{x}, t)$ und deren Dichte beschrieben sei durch $\rho(\mathbf{x}, t)$. Da keine Materie entsteht oder zerstört wird, kann eine Änderung des Masseninhalts eines Volumens W nur geschehen, indem sich Masse über die Begrenzung ∂W des Volumens bewegt. Wenn \mathbf{n} für den Normalenvektor der Fläche dA steht und $d\mathbf{A} := \mathbf{n} dA$, wird dieser Sachverhalt ausgedrückt durch

$$\frac{d}{dt} \int_W \rho dV = - \int_{\partial W} \rho \mathbf{v} \cdot d\mathbf{A} . \quad (2.1)$$

Mit Hilfe des Gaußschen Satzes erhält man

$$\int_W \left[\frac{\partial \rho}{\partial t} + \nabla \cdot (\rho \mathbf{v}) \right] dV = 0 \quad (2.2)$$



und schließlich, da diese Gleichung für jedes beliebige kleine Volumenelement W gelten muß,

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \nabla \cdot (\rho \mathbf{v}) = 0 . \quad (2.3)$$

Hierbei wurde ausreichende Glätte der beteiligten Felder vorausgesetzt. Gleichung (2.3) läßt sich noch weiter vereinfachen, wenn wir eine Annahme einbringen, die für unser Problem keine Einschränkung darstellt. Wasser kann bei den herrschenden Druckverhältnissen als inkompressibel angesehen werden. Damit ist die Dichte ρ räumlich und zeitlich konstant, und es ergibt sich die bestechend einfache Forderung der Quellenfreiheit des Geschwindigkeitsfeldes:

$$\boxed{\nabla \cdot \mathbf{v} = 0 .} \quad (2.4)$$

2.1.2 Impulserhaltung

Das Vektorfeld $\mathbf{x}(t)$ beschreibe die Bahnen der Flüssigkeitselemente, welche sich zum Zeitpunkt $t = 0$ bei $\mathbf{x}(0)$ befinden. Die momentane Geschwindigkeit \mathbf{v} eines solchen Elementes, welches sich zum Zeitpunkt t am Punkt $\mathbf{x}(t)$ befindet, ergibt sich als partielle Ableitung nach der Zeit $\mathbf{v}[\mathbf{x}(t), t] = \frac{\partial \mathbf{x}}{\partial t}$. Wenn wir uns für die Veränderungen der Geschwindigkeit interessieren, die ein und dasselbe Flüssigkeitselement auf seinem Weg erfährt, müssen wir in Erinnerung behalten, daß diese zu jedem Zeitpunkt an einem anderen Punkt stattfindet. Um die Beschleunigung ein und derselben Masse zu berechnen, bilden wir die totale Zeitableitung, so daß sich endlich ergibt

$$\begin{aligned} \mathbf{a}[\mathbf{x}(0), t] &= \frac{d}{dt} \mathbf{v}[\mathbf{x}(t), t] = \frac{\partial \mathbf{v}}{\partial t} + \left(\frac{\partial \mathbf{x}}{\partial t} \cdot \nabla \right) \mathbf{v} \\ &= \partial_t \mathbf{v} + (\mathbf{v} \cdot \nabla) \mathbf{v} , \end{aligned} \quad (2.5)$$

wobei die Notation ∂_t die partielle Ableitung $\frac{\partial}{\partial t}$ bedeutet. Diese Konvention soll analog für sämtliche vorkommenden Variablen gelten. Außerdem gelte die folgende Definition der sog. Material-Ableitung¹

$$D_t := \partial_t + (\mathbf{v} \cdot \nabla) . \quad (2.6)$$

¹Diese physikalische Bezeichnung meint formal diesselbe Operation wie der mathematische Begriff der totalen Zeitableitung. Der Ausdruck wird in der Hydrodynamik verwendet um zu betonen, daß diese Ableitung die zeitliche Änderung einer Größe beschreibt an einem Punkt, der sich zusammen mit dem Material (der Flüssigkeit) durch den Raum bewegt.



2.1.2.1 Eulergleichung

Wenden wir uns nun der Kraft zu, die einmal diese Beschleunigung bewirken soll. Auf die Flüssigkeit im Raumbereich W wird durch den Druck an der Oberfläche ∂W folgende Kraft ausgeübt, die sich unter Zuhilfenahme des Gaußschen Satzes umschreiben läßt,

$$-\int_{\partial W} p \, d\mathbf{A} = -\int_W \nabla p \, dV . \quad (2.7)$$

Die Schwerkraft wirke der negativen z -Richtung entlang (Einheitsvektor \mathbf{e}_z), und damit ergibt sich nun die Gesamtkraft auf das Volumen

$$\mathbf{F} = -\int_W \nabla p + \rho g \mathbf{e}_z \, dV \quad (2.8)$$

oder für infinitesimale Volumina W

$$\frac{\mathbf{F}}{W} = -\nabla p - \rho g \mathbf{e}_z . \quad (2.9)$$

Mit dem zweiten Newtonschen Gesetz verlangen wir die Erhaltung des Impulses und setzen die Kraft auf ein Volumen W aus Gleichung (2.9) gleich seiner Beschleunigung (2.5) multipliziert mit seiner Masse ρW und erhalten die eigentliche Eulergleichung

$$\boxed{D_t \mathbf{v} = -\frac{1}{\rho} \nabla p - g \mathbf{e}_z .} \quad (2.10)$$

2.1.2.2 Navier-Stokes-Gleichung

Für viskose Medien läßt sich auf ähnliche Art und Weise eine Gleichung für die Dynamik des Impulses erhalten. Da jedoch in einem solchen Medium zusätzliche innere Kräfte neben dem Druck wirken, müssen wir den Ausdruck für die Kraft auf ein Flüssigkeitselement überarbeiten. Es ist nicht notwendigerweise so, daß eine Kraft, die auf eine Fläche A mit Normalenvektor \mathbf{n}_A ausgeübt wird, immer entlang desselben wirkt. Reibungskräfte zum Beispiel, wie jene auf einen rutschenden Holzblock, können parallel der Fläche wirken an der sie angreifen. Diesen Zusammenhang kann man durch Einführung des Spannungstensors² $\boldsymbol{\sigma}$

²Der Zusammenhang zwischen Kraft und Flächennormale ist notwendig linear, falls er stetig sein soll. Außerdem ist $\boldsymbol{\sigma}$ wegen der Gleichheit von Kraft und Gegenkraft symmetrisch. Zum Beweis siehe Chorin und Marsden (1993).



beschreiben, der die ausgeübte Kraft pro Einheitsfläche angibt

$$\mathbf{F}_A = \boldsymbol{\sigma} \mathbf{n}_A . \quad (2.11)$$

Um diesen aus bekannten Größen berechnen zu können, definieren wir den Geschwindigkeitsgradienten

$$(\nabla \mathbf{v})_{ij} := \partial_i v_j . \quad (2.12)$$

Unter den Voraussetzungen

- lineare Abhängigkeit der Spannung vom Geschwindigkeitsgradienten, der ja die Ursache der Spannungen darstellt,
- Invarianz unter Rotation des gesamten Flüssigkeitskörpers
- und Inkompressibilität der Flüssigkeit

kann gezeigt werden (Chorin und Marsden 1993), daß

$$\boldsymbol{\sigma} = \mu \left[\nabla \mathbf{v} + (\nabla \mathbf{v})^T \right] , \quad (2.13)$$

wobei der Proportionalitätsfaktor μ die dynamische Viskosität oder Zähigkeit des Mediums angibt. Gleichung (2.7) für die Kräfte auf die Oberfläche eines Flüssigkeitsvolumens lautet dann

$$\int_{\partial W} (-p \mathbb{1} + \boldsymbol{\sigma}) \mathbf{n} \, dA = \int_W -\nabla p + \mu \Delta \mathbf{v} \, dV . \quad (2.14)$$

Analog zu Abschnitt 2.1.2.1 erhält man die Navier-Stokes-Gleichung für den Impuls

$$\boxed{D_t \mathbf{v} = -\frac{1}{\rho} \nabla p - g \mathbf{e}_z + \nu \Delta \mathbf{v} ,} \quad (2.15)$$

unter Verwendung der Definition der kinematischen Viskosität $\nu := \mu/\rho$.



2.1.3 Energieerhaltung

Im allgemeinsten Fall haben wir es bei hydrodynamischen Problemen mit zwei Skalarfeldern zu tun, dem Druck p und der Dichte ρ sowie einem Vektorfeld, nämlich der Geschwindigkeit \mathbf{v} . Die Erhaltungssätze für die beiden Skalare, Masse und Energie, und für den Impuls erlauben es, Gleichungen für diese Felder zu finden, die ihre Dynamik vollständig beschreiben. Da wir nur an den Gleichungen für inkompressible Medien interessiert sind, und deshalb eine Beziehung ($\rho = \text{const.}$) schon bekannt ist, verzichte ich auf eine ausführlich Diskussion der Energieerhaltung und verweise auf die umfassende Darstellung von Chorin und Marsden (1993).

2.1.4 Geschwindigkeitspotentiale und Bernoulli-Gleichung

Ein beliebiges Vektorfeld \mathbf{v} in \mathbb{R}^3 kann als Summe eines Gradienten- und eines Wirbelfeldes dargestellt werden (siehe z.B. Bucherer (1905) sowie Lucassen-Reynders und Lucassen (1969)), vorausgesetzt seine Rotation und Divergenz verschwinden im Unendlichen. Dies führt zur Gleichung

$$\mathbf{v} = \nabla\Phi + \nabla \times \Psi, \quad (2.16)$$

mit dem Skalarpotential Φ und dem Vektorpotential Ψ . Dieses als Helmholtz-scher Zerlegungssatz bekannte Theorem erlaubt häufig eine vereinfachte Notation der in den vorangehenden Abschnitten aufgestellten Beziehungen.

Interessant ist zunächst vor allem der Fall verschwindender Rotation des Geschwindigkeitsfeldes. Die Bedingung der Wirbelfreiheit bleibt für alle Zeiten gewährleistet, falls sie in einer idealen Flüssigkeit irgendwann erfüllt wird (Chorin und Marsden 1993). In diesem Fall muß sich \mathbf{v} allein aus einem skalaren Potential erzeugen lassen

$$\mathbf{v} = \nabla\Phi. \quad (2.17)$$

Aus der Quellfreiheit (2.4) des Geschwindigkeitsfeldes inkompressibler Medien folgt sofort die Laplace-Gleichung für das erzeugende Potential

$$\Delta\Phi = 0. \quad (2.18)$$

Es gilt außerdem mit $v^2 := \mathbf{v} \cdot \mathbf{v}$

$$0 = \mathbf{v} \times (\nabla \times \mathbf{v}) = \frac{1}{2} \nabla v^2 - (\mathbf{v} \cdot \nabla) \mathbf{v} \quad (2.19)$$



und daher

$$(\mathbf{v} \cdot \nabla) \mathbf{v} = \frac{1}{2} \nabla v^2 . \quad (2.20)$$

Die Eulergleichung (2.10) läßt sich umformulieren und erscheint im Lichte der Identität (2.20) als

$$\partial_t (\nabla \Phi) + \frac{1}{2} \nabla v^2 = -\frac{1}{\rho} \nabla p - \nabla \gamma , \quad (2.21)$$

unter Einführung eines geeigneten Gravitationspotentials γ , so daß $\nabla \gamma = g \mathbf{e}_z$. Einmal mehr setzen wir ausreichende Glätte voraus um Zeit- und Ortsableitung vertauschen zu können und sammeln alle Terme auf einer Seite

$$\nabla \left(\partial_t \Phi + \frac{1}{2} v^2 + \frac{1}{\rho} p + \gamma \right) = 0 . \quad (2.22)$$

Der Ausdruck innerhalb der Klammern ist also gleich einer vom Ort unabhängigen Funktion $C(t)$. Der Definition der Potentiale gemäß ist \mathbf{v} nur von räumlichen Ableitungen derselben abhängig (2.16). Wir können also Φ o.B.d.A. durch eine beliebige, rein zeitabhängige Funktion $F(t)$ ergänzen. Am sinnvollsten wählt man nun $F(t)$ gerade so, daß $\frac{dF}{dt} + C = 0$, und das Ergebnis dieser Festlegung ist die Bernoulli-Gleichung

$$\partial_t \Phi + \frac{1}{2} v^2 + \rho^{-1} p + g\gamma = 0 . \quad (2.23)$$

2.2 Ebene Wellen

Die fundamentalen hydrodynamischen Zusammenhänge sind in mathematische Formen gegossen; wir können uns dem konkreten physikalischen Problem der Oberflächenwellen widmen, die im Froschteich für Aufregung sorgen. Als einfachster Form wollen wir uns zunächst der ebenen Wellen im idealen Medium annehmen, den Ansatz im zweiten Schritt auf realistischere Bedingungen verallgemeinern, um schließlich das zylindersymmetrische Problem punktförmiger Anregungen an der Wasseroberfläche lösen zu können.

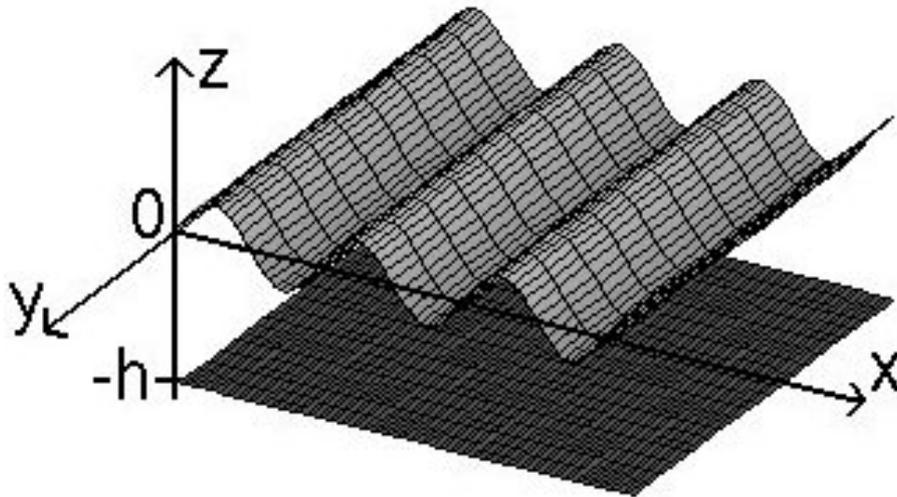


Abbildung 2.1: Die folgende Diskussion benutzt das gezeigte Koordinatensystem. Der Boden des Teichs befindet sich bei $z = -h$, ebene Wellen propagieren in x -Richtung und sind translationsinvariant bzgl. der y -Achse.

2.2.1 Randbedingungen in idealen Medien

Die im vorangegangenen Abschnitt diskutierten Beziehungen gelten unter den erwähnten Bedingungen umfassend für alle möglichen flüssigkeitsgefüllten Räume. Dennoch beobachtet man auch unter diesen stark unterschiedliche Dynamik. Bis jetzt kennen wir zwar Differentialgleichungen, die das Verhalten des Systems grundsätzlich beschreiben, es fehlen jedoch die zugehörigen Rand- bzw. Anfangsbedingungen, die das konkrete Problem erst vollständig definieren. Die Variabilität in den Randbedingungen ist, wie wir sehen werden, verantwortlich für nahezu die gesamte Bandbreite an Unterschieden im Verhalten von Wasserwellen, und sie bestimmen maßgeblich die Komplexität des Problems.

Die Situation sei wie in Abb. 2.1 gezeigt. Das Wasservolumen wird in konstanter Tiefe h von einem Boden abgeschlossen, welcher dicht sein soll, also keine vertikale Geschwindigkeitskomponente erlaubt,

$$\mathbf{v}_z = \partial_z \Phi = 0 \Big|_{z=-h}, \quad (2.24)$$

wobei die Auswertung bei $z = -h$ erfolgt, was durch obige Notation angedeutet wird.



Nach oben hin ist der Wasserkörper begrenzt durch die freie Oberfläche, die beschrieben werde durch $z = \zeta(x, y; t)$. Faßt man z als Position eines Wasserelements auf und nimmt an, daß es auch an der Oberfläche bleibt, wenn es sich einmal dort befindet, erhält man durch Differenzieren dieser Bedingung nach der Zeit

$$\frac{d}{dt}z(t) = \mathbf{v}_z = \partial_t \zeta + \partial_x \zeta \mathbf{v}_x + \partial_y \zeta \mathbf{v}_y \quad (2.25)$$

oder unter Benutzung der Potentialdefinition die kinematische Randbedingung

$$\partial_x \Phi \partial_x \zeta + \partial_y \Phi \partial_y \zeta - \partial_z \Phi + \partial_t \zeta = 0 \Big|_{z=\zeta(x,y;t)} . \quad (2.26)$$

Auch an der freien Oberfläche $z = \zeta(x, y; t)$ gilt natürlich für ein ideales rotationsfreies Fluid im homogenen Schwerfeld die Bernoulli-Gleichung

$$\partial_t \Phi + \frac{1}{2} (\nabla \Phi)^2 + \frac{p}{\rho} + g\zeta = 0 . \quad (2.27)$$

Analog zur Eichoperation, die uns auf die Bernoulli-Gleichung (2.23) führte, besteht auch hier die Möglichkeit den rein zeitabhängigen Anteil $F(t)$ von Φ geeignet zu wählen, so daß ein ortsunabhängiger Anteil des Druckes gerade ausgeglichen wird. Dies gibt uns die Freiheit letzteren o.B.d.A. gleich Null zu setzen und bedeutet physikalisch, daß der ortsunabhängige atmosphärische Druck auf die Wasseroberfläche keinen Einfluß auf das Verhalten des Systems hat.

Falls die Krümmung der Wasseroberfläche groß ist (kleine Wellenlängen), muß man allerdings berücksichtigen, daß die Oberflächenspannung eine ortsabhängige Kraft bewirkt, die man formal in den Ausdruck für den Druck einbaut. In guter Näherung gilt für diese Kraft, daß sie proportional ist der lokalen Krümmung der Oberfläche mit der Oberflächenspannung T als Proportionalitätskonstante (vgl. Lucassen-Reynders und Lucassen 1969; Hansen und Ahmad 1971). In unserem Fall verschwindet eine Hauptkrümmung aufgrund der Translationssymmetrie, und der zusätzliche Druck normal zur Oberfläche berechnet sich zu

$$p = -T \partial_x^2 \zeta . \quad (2.28)$$

2.2.2 Linearisierung

Die gefundenen Gleichungen beschreiben das System komplett, einer analytischen Behandlung entziehen sie sich jedoch im allgemeinen. Wir wollen uns



deshalb — mit Blick auf Wellen, wie sie für *Xenopus* relevant sind — auf kleine Auslenkungen und Geschwindigkeiten beschränken, was uns die Linearisierung der Gleichungen und eine nahezu vollständig analytische Lösung erlaubt.

Nehmen wir zunächst an, daß sowohl das Geschwindigkeitspotential Φ als auch die Oberflächenauslenkung ζ Entwicklungen nach einer kleinen Störung erlauben, die durch den Parameter λ gegeben sei. Es gilt dann

$$\Phi = \Phi^{(0)} + \lambda\Phi^{(1)} + \mathcal{O}(\lambda^2) \quad (2.29)$$

$$\zeta = \zeta^{(0)} + \lambda\zeta^{(1)} + \mathcal{O}(\lambda^2) . \quad (2.30)$$

Das Niveau der Wasseroberfläche ohne Störung ist sicher zeit- und ortsunabhängig. Weiterhin soll im ungestörten Zustand gelten $\mathbf{v} = 0$, und daher ist wegen Gleichung (2.16) $\Phi^{(0)}$ rein zeitabhängig.

$$\zeta^{(0)} = \text{const.} \quad (2.31)$$

$$\Phi^{(0)} = C(t) . \quad (2.32)$$

Den Referenzpunkt für ζ dürfen wir frei festlegen. Außerdem nutzen wir unsere Wahlfreiheit bzgl. der rein zeitabhängigen Komponente $\Lambda(t)$ von Φ und damit gilt o.B.d.A.

$$\zeta^{(0)} = 0 \quad (2.33)$$

$$\Phi^{(0)} = 0 . \quad (2.34)$$

Wir benutzen die Taylorentwicklung von Φ nach z

$$\begin{aligned} \Phi|_{z=\zeta(x,y;t)} &= \Phi|_{z=0} + \zeta \partial_z \Phi|_{z=0} + \dots \\ &\approx \Phi|_{z=0} , \end{aligned} \quad (2.35)$$

wobei bereits der zweite Term der Entwicklung quadratisch in λ ist, da Φ und ζ keine Terme nullter Ordnung besitzen. Er wird daher vernachlässigt.

Gleiches gilt für die Produktterme $\partial_x \Phi \partial_x \zeta$ und $\partial_y \Phi \partial_y \zeta$ in der kinematischen Randbedingung (2.26). Sie lautet in linearisierter Form

$$\boxed{\partial_z \Phi|_{z=0} = \partial_t \zeta .} \quad (2.36)$$



Dazu gesellt sich die dynamische Randbedingung unter Vernachlässigung des konvektiven Terms, der quadratisch in den Geschwindigkeiten wäre,

$$\partial_t \Phi|_{z=0} = -g\zeta + \frac{T}{\rho} \partial_x^2 \zeta . \quad (2.37)$$

Außerdem verschwindet die Normalkomponente der Geschwindigkeit am Boden (2.24), da keine Flüssigkeit heraussickert,

$$\partial_z \Phi|_{z=-h} = 0 . \quad (2.38)$$

und es gilt die Laplace-Gleichung (2.18) wegen der Inkompressibilität des Mediums

$$\Delta \Phi = 0 . \quad (2.39)$$

2.2.3 Lösungen der linearisierten Gleichungen

Im Fall einer idealen Flüssigkeit ist und bleibt das mit Wasserwellen verbundene Strömungsfeld rotationsfrei. Eine in x -Richtung propagierende ebene Welle kann daher durch ein translationssymmetrisches Potential $\Phi(x, z; t)$ beschrieben werden. Dieses wollen wir ansetzen als Produkt einer Funktion, die ausschließlich von einer Phase $x - ct$ (mit beliebiger Konstante c) abhängt und für den fortlaufenden Charakter der Welle verantwortlich zeichnet, und einer zweiten, die das Verhalten der Störung in verschiedenen Tiefen beschreibt und also nur von z abhängen soll

$$\Phi(\mathbf{r}; t) = X(x - ct)Z(z) . \quad (2.40)$$

Einsetzen in die Laplace-Gleichung (2.39) ergibt

$$0 = X''Z + XZ'' , \quad (2.41)$$

wobei die gestrichenen Größen Ableitungen nach dem Argument bedeuten. Man kann dann die Funktionen von Phase und Tiefe auf jeweils einer Seite sammeln, und da die Argumente der linken und rechten Seiten unabhängig voneinander sind,



müssen beide, linke wie rechte Seite, auf der gesamten Wasseroberfläche gleich einer Konstanten³ $-k^2$ sein:

$$\begin{aligned} \frac{X''}{X} &= -\frac{Z''}{Z}, & \forall x, z \\ \implies \frac{X''}{X} &= -k^2 = -\frac{Z''}{Z}. \end{aligned} \quad (2.42)$$

Die erhaltenen Differentialgleichungen werden durch Linearkombinationen komplexer⁴ Exponentialfunktionen gelöst

$$X(x - ct) = X_+ e^{ik(x-ct)} + X_- e^{-ik(x-ct)} \quad (2.43)$$

$$Z(z) = Z_+ e^{ikz} - Z_- e^{-ikz}. \quad (2.44)$$

Was noch zu tun bleibt ist, die enthaltenen Konstanten X_{\pm} und Z_{\pm} an die Randbedingungen anzupassen. Das Verschwinden der normalen Geschwindigkeitskomponente am Grund (2.38) führt zu der z -Abhängigkeit $Z = \cosh(k(z+h))$ und für Φ gilt dann mit der Kreisfrequenz $\omega := c/k$

$$\Phi = \Phi_0 \cosh(k(z+h)) e^{i(kx-\omega t)}. \quad (2.45)$$

Die Herleitung dieses Resultats sowie der nächstfolgenden Ergebnisse findet sich in Einzelheiten bei Sobotka (2002).

Die kinematische Randbedingung (2.36) bestimmt den Zusammenhang zwischen Oberflächenauslenkung ζ und Φ , und man erhält durch Einsetzen und Integrieren

$$\zeta = \frac{\Phi_0 k}{i\omega} \sinh(kh) e^{i(kx-\omega t)}. \quad (2.46)$$

Die Integrationskonstante bestimmt das Nullniveau der Oberflächenauslenkung und verschwindet, indem wir dieses mit der x - y -Ebene zusammenfallend wählen.

Die dynamische Randbedingung (2.37) schließlich ermöglicht, den Zusammenhang zwischen Frequenz und Wellenvektor, die Dispersionsrelation, zu ermitteln. Dazu setzt man die Ausdrücke für ζ und Φ ein und erhält nach einigen Umformungen

$$\omega^2 = \left(gk + \frac{Tk^3}{\rho} \right) \tanh(kh). \quad (2.47)$$

³Die Definition dieser Konstante als $-k^2$ erfolgt um am Ende der Ableitung eine Gleichung in der üblichen physikalischen Notation zu erhalten.

⁴Wenn im Folgenden komplexe Ausdrücke auftauchen, so handelt es sich bei den zugehörigen physikalischen Größen jeweils um deren Realteile.

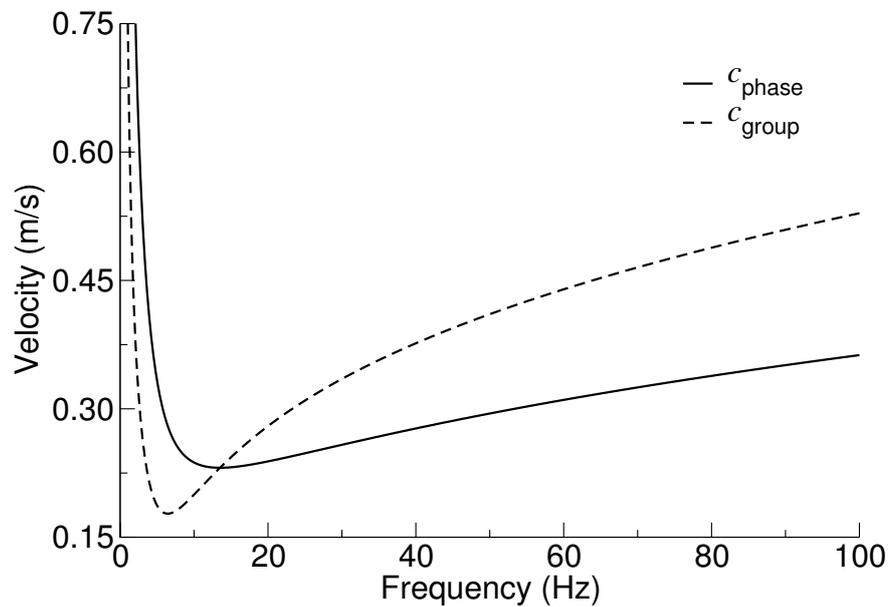


Abbildung 2.2: Phasen- und Gruppengeschwindigkeit für ebene Wellen in tiefem Wasser errechnet aus der Dispersionsrelation (2.48).

Da $\tanh(x) \rightarrow 1$ für $x \rightarrow \infty$, gilt im Grenzfall tiefen Wassers ($kh \gg 1$) die Dispersionsgleichung

$$\omega^2 = kg + \frac{Tk^3}{\rho} . \quad (2.48)$$

Die sich daraus ergebenden Wellengeschwindigkeiten, nämlich Phasen- und Gruppengeschwindigkeiten

$$c_{\text{phase}} = \frac{\omega}{k} \quad (2.49)$$

$$c_{\text{group}} = \frac{\partial \omega}{\partial k} , \quad (2.50)$$

zeigt Abb. 2.2.

Einige der entscheidenden Charakteristika von Wasserwellen im für *Xenopus* relevanten Wellenlängenbereich bis ca. 50 Hz können bereits an diesem einfachen Modell reiner Potentialströmung beobachtet werden.

- Die Dispersionsrelationen (2.47) bzw. (2.48) gelten in sehr guter Näherung auch für die später diskutierten Fälle viskoser Medien ohne und mit

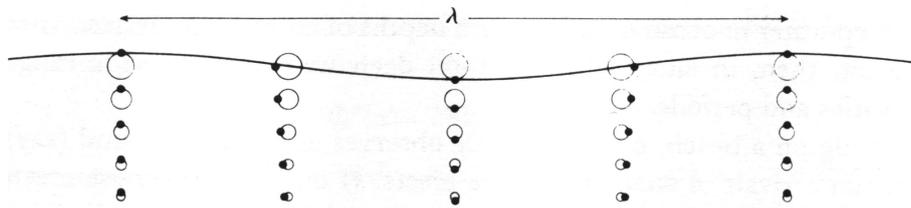


Abbildung 2.3: Ebene Welle in tiefem Wasser nach Lighthill (1996). Gezeigt sind die Kreisbahnen der Flüssigkeitselemente, wobei die Punkte die Position auf der Bahn abhängig von der Phase am betreffenden Ort kennzeichnen.

zusätzlicher Oberflächenschicht (siehe Abb. 2.5 auf Seite 30). Das wird bestätigt durch die noch zu entwickelnde Theorie als auch durch die Messungen von Lucassen-Reynders und Lucassen (1969) sowie Hansen und Ahmad (1971).

- Die Phasengeschwindigkeit c_{phase} (Abb. 2.2) weist ein Minimum von ca. 0.23 m/s bei einer Frequenz von etwa 13 Hz auf. Dies markiert den Übergang von sog. Schwerewellen, deren Dispersion durch den Gravitationsterm $\omega^2 \approx gk$ dominiert wird, zu Kapillarwellen mit einer hauptsächlich von der Oberflächenspannung bestimmten Dispersionsrelation $\omega^2 \approx Tk^3/\rho$.
- Ein Flüssigkeitselement beschreibt bei Wellen in tiefem Wasser während einer Periode eine Kreisbahn (siehe Abb. 2.3) oder bei endlicher Tiefe eine Ellipse (Abb. 2.4).
- Wie zu erwarten fällt die Amplitude der Störung mit zunehmender Tiefe im wesentlichen exponentiell ab, wobei diese Tiefendämpfung linear von k abhängt.
- Diese k -Abhängigkeit erklärt, warum sich die Dispersionsrelationen für endlich und unendlich tiefes Wasser für kleinere Wellenlängen kaum unterscheiden (Sobotka 2002). Ist k nämlich groß, dann reicht die Störung gar nicht bis zum Grund, und dieser kann folglich auch keinen Einfluß auf die Wellen nehmen.

Lokalisationsexperimente mit *Xenopus* werden für gewöhnlich bei Wassertiefen von 5-10 cm und Frequenzen von über 5 Hz durchgeführt (z.B. Claas und Münz

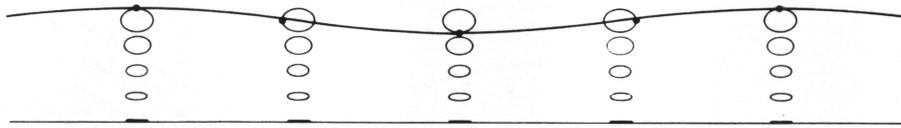


Abbildung 2.4: Ebene Welle in Wasser endlicher Tiefe nach Lighthill (1996). Die Darstellungsweise entspricht jener in Abb. 2.3.

1996), und in diesem Bereich ist die Forderung $kh \gg 1$ für tiefes Wasser noch problemlos erfüllt (Sobotka 2002). Ich werde deshalb dem Fall untiefen Wassers keine weitere Aufmerksamkeit widmen.

2.2.4 Modifikationen durch Viskosität

Die oben ermittelte Lösung für unsere Gleichungen (2.36 - 2.39) ist auf den ersten Blick eigentlich ziemlich akademisch, da sie zum einen scheinbar willkürlich eine Geometrie — Ausbreitung in x -Richtung, Translationssymmetrie in y -Richtung — herausgreift und zum anderen die Bewegung der Flüssigkeit für rotationsfrei annimmt und jegliche Viskosität vernachlässigt. Der erste Vorwurf läßt sich entkräften, wenn man sich in Erinnerung ruft, daß man auf die gezeigte Art ebene Wellen in beliebigen Richtungen konstruieren kann, die man dann zu neuen Lösungen überlagern kann (siehe Abschnitt 2.3).

Den rotationsfreien Fluß einer idealen Flüssigkeit anzunehmen ist in der Tat eine Einschränkung, die so erhaltene Lösung allerdings stellt eine sehr gute Näherung für eine tatsächliche Wasserwelle in ihren wesentlichen Eigenschaften (Dispersion, Tiefendämpfung) dar, mit der einzigen Ausnahme, daß der Energieverlust durch die innere Reibung und die damit verbundene Dämpfung der Welle nicht zum Tragen kommen. Um eine Lösung für das gedämpfte Problem zu finden, muß man daher die nur im rotationsfreien Fall gültige Bernoulli-Gleichung (2.23) aufgeben und zur Navier-Stokes-Gleichung (2.15) zurückkehren, wenn man nicht *ad hoc* annehmen will, daß sich eine geringe Zähigkeit kaum auf die Dispersionsrelation auswirkt. Dann könnte man, in einer auf Stokes zurückgehenden, bestechend einfachen Argumentation, sich die Dissipation der Energie ansehen, um zu schließen, daß der Energieinhalt der Welle an einem bestimmten Ort gegenüber jenem an der Quelle vermindert ist genau um den Betrag, der dissipiert wurde, während die Energie förmlich unterwegs war (Lamb 1907).



Da das Problem aber auch ohne weitere Annahmen zu lösen ist, wenden wir uns noch einmal den Systemgleichungen zu. Da wir die Forderung der Wirbelfreiheit nunmehr aufgeben wollen, ergibt sich die Geschwindigkeit nicht länger ausschließlich als Gradient von Φ . Wir müssen stattdessen auf den Helmholtz'schen Zerlegungssatz (2.16) zurückgehen und setzen zunächst

$$\mathbf{v}_1 := \nabla\Phi = \begin{pmatrix} \partial_x\Phi \\ \partial_y\Phi \\ \partial_z\Phi \end{pmatrix} \quad (2.51)$$

$$\mathbf{v}_2 := \nabla \times \Psi = \begin{pmatrix} \partial_y\Psi_z - \partial_z\Psi_y \\ \partial_z\Psi_x - \partial_x\Psi_z \\ \partial_x\Psi_y - \partial_y\Psi_x \end{pmatrix} \quad (2.52)$$

und weiter

$$\mathbf{v} = \mathbf{v}_1 + \mathbf{v}_2 . \quad (2.53)$$

Da das behandelte Problem noch immer translationssymmetrisch ist, läßt sich das Vektorpotential Ψ auf seine y -Komponente $\Psi := \Psi_y$ reduzieren und damit gilt (siehe auch Lucassen-Reynders und Lucassen 1969)

$$v_x = \partial_x\Phi - \partial_z\Psi \quad (2.54)$$

$$v_y = 0 \quad (2.55)$$

$$v_z = \partial_z\Phi + \partial_x\Psi . \quad (2.56)$$

Hier tritt Φ also nun doch wieder auf; es beschreibt einfach den Anteil einer Potentialströmung am Geschwindigkeitsfeld, zu dem sich eine Wirbelströmung gesellt, die für die Dissipation der Energie verantwortlich zeichnet (vgl. Joos 1956; Lucassen-Reynders und Lucassen 1969).

Beim Einsetzen von (2.53) in die Inkompressibilitätsbedingung (2.4) stellt man erfreut fest, daß dies noch immer die Laplace-Gleichung für das Potential ergibt, da \mathbf{v}_2 eine reine Wirbelkomponente und deshalb divergenzfrei ist

$$\begin{aligned} 0 &= \nabla \cdot \mathbf{v} = \nabla \cdot (\nabla\Phi) + \nabla \cdot (\nabla \times \Psi) \\ &= \Delta\Phi . \end{aligned} \quad (2.57)$$

Durch die Einführung von Ψ haben wir nun allerdings eine Unbekannte mehr, doch aus diesem Dilemma befreit uns die Mathematik. Da ja ohne die Wirbelfreiheit des Mediums die Bernoulli-Gleichung nicht mehr gilt, müssen wir jetzt an



der Wasseroberfläche die vollständige Navier-Stokes-Gleichung (2.15) erfüllen. Diese bezieht sich auf das Vektorfeld \mathbf{v} und liefert i.A. drei Gleichungen anstatt einer. In Komponenten ausgeschrieben und linearisiert haben wir daher an der Wasseroberfläche

$$\partial_t v_x = -\frac{1}{\rho} \partial_x p + \nu (\partial_x^2 v_x + \partial_z^2 v_x) \quad (2.58)$$

$$\partial_t v_z = -\frac{1}{\rho} \partial_z p + \nu (\partial_x^2 v_z + \partial_z^2 v_z) - g, \quad (2.59)$$

was nicht anders zu verstehen ist, als daß die tangentialen (1. Gleichung) und normalen (2. Gleichung) Spannungen zu Beschleunigungen in der jeweiligen Richtung führen. Auch hier setzen wir nun unsere Geschwindigkeit (2.53) ausgedrückt in Potentialen ein, und es ergibt sich

$$\partial_x \left(\partial_t \Phi + \frac{1}{\rho} p \right) + \partial_z (-\partial_t \Psi + \nu \Delta \Psi) = 0 \quad (2.60)$$

$$\partial_z \left(\partial_t \Phi + \frac{1}{\rho} p + gz \right) - \partial_x (-\partial_t \Psi + \nu \Delta \Psi) = 0. \quad (2.61)$$

Diese Beziehungen werden erfüllt, falls die Ausdrücke in Klammern unabhängig voneinander Null ergeben. Das bedeutet, daß weder Φ noch Ψ von x bzw. z , sondern ausschließlich von der Zeit abhängig sind. O.b.d.A setzen wir die ortsabhängigen Integrationskonstanten gleich Null, da zu den Potentialen beliebige rein zeitabhängige Funktionen addiert werden können, ohne daß sich das resultierende Geschwindigkeitsfeld (2.53) ändert

$$\partial_t \Phi + \rho^{-1} p + gz = 0 \quad (2.62)$$

$$\partial_t \Psi - \nu \Delta \Psi = 0. \quad (2.63)$$

Wir bekommen also wieder genau die selben Gleichungen für die Potentialströmung und lösen sie daher auch wieder mit dem entsprechenden Ansatz. Auch für Ψ wollen wir eine ebene Welle ansetzen

$$\Phi = Z_1(z) e^{i(kx - \omega t)} \quad (2.64)$$

$$\Psi = Z_2(z) e^{i(kx - \omega t)}. \quad (2.65)$$



Eingesetzt in (2.57) bzw. (2.63) ergibt das zwei Differentialgleichungen für die z -Abhängigkeiten

$$\partial_z^2 Z_1 = k^2 Z_1 \quad (2.66)$$

$$\partial_z^2 Z_2 = \left(k^2 + \frac{i\omega}{\nu} \right) Z_2 . \quad (2.67)$$

Mit der Definition

$$m := \sqrt{k^2 + \frac{i\omega}{\nu}} \quad (2.68)$$

lauten die Lösungen (unter Voraussetzung des Verschwindens jeder Strömung für $z \rightarrow -\infty$)

$$Z_1 = \Phi_0 e^{kz} \quad (2.69)$$

$$Z_2 = \Psi_0 e^{mz} . \quad (2.70)$$

Daraus läßt sich mit Hilfe von (2.53) das Geschwindigkeitsfeld ermitteln sowie unter Benutzung der kinematischen Randbedingung $\partial_z \zeta = v_z$ auch die Oberflächenauslenkung

$$v_x = (ik \Phi_0 e^{kz} - m \Psi_0 e^{mz}) e^{i(kx - \omega t)} \quad (2.71)$$

$$v_z = (k \Phi_0 e^{kz} + ik \Psi_0 e^{mz}) e^{i(kx - \omega t)} \quad (2.72)$$

$$\zeta = \left(\frac{ik}{\omega} \Phi_0 e^{kz} - \frac{k}{\omega} \Psi_0 e^{mz} \right) e^{i(kx - \omega t)} . \quad (2.73)$$

Was schließlich noch zu tun bleibt ist, die Beziehung zwischen k und ω zu ermitteln. Es wäre vermessen zu glauben, daß diese ähnlich einfach aussieht wie für ideale Medien. Die Größen können komplex sein, ihre Beziehung allerdings ist immer noch eindeutig. Besonders einfach sind die Fälle kontinuierlicher Anregung mit einer Frequenz, entsprechend einem rein reellen ω , bzw. die Dämpfung eines langen monochromatischen Wellenzuges mit der Zeit, beschrieben durch eine rein reelle Wellenzahl.

Betrachten wir zunächst die Kräfteverhältnisse an der Oberfläche. Innerhalb der Flüssigkeit wirken auf eine Fläche nach (2.11) neben dem hydrostatischen Druck die jeweils relevanten Komponenten des Spannungstensors σ . Bei einer Fläche mit Normale in z -Richtung (z.B. die Wasseroberfläche in linearer Näherung) sind dies die Komponenten σ_{xz} , σ_{yz} und σ_{zz} . Nach (2.13) resultiert eine



aus der Flüssigkeit wirkende Kraft auf ein Flächenelement

$$f_x = \sigma_{xz} = \mu (\partial_x v_z + \partial_z v_x) \quad (2.74)$$

$$f_y = 0 \quad (2.75)$$

$$f_z = -p + \sigma_{zz} = -p + 2\mu \partial_z v_z, \quad (2.76)$$

wobei f_y wegen der Translationssymmetrie verschwindet.

An der Oberfläche gibt es keine Kraft, die eine Tangentialkomponente kompensieren könnte, weshalb f_x verschwinden muß, um die Stetigkeit beim Übergang in die spannungsfreie Luft zu gewährleisten. In z -Richtung jedoch ist da noch die Oberflächenspannung umgezuhalten, also

$$f_x = 0 \quad (2.77)$$

$$f_z - T \partial_x^2 \zeta = 0. \quad (2.78)$$

Substitution des Druckes aus der verbliebenen Bedingung für Φ (2.62) und Einsetzen der Ausdrücke (2.71 - 2.73) für \mathbf{v} und ζ erlauben es, folgende etwas unübersichtliche Bedingungen zu formulieren

$$\begin{aligned} 0 &= \rho^{-1} f_x \\ &= 2k^2 \Phi_0 + i(m^2 + k^2) \Psi_0 \end{aligned} \quad (2.79)$$

$$\begin{aligned} 0 &= \rho^{-1} (f_z - T \partial_x^2 \zeta) \\ &= \partial_t \Phi + g\zeta + 2\nu \partial_z v_z - T \rho^{-1} \partial_x^2 \zeta \\ &= [\omega^2 + 2i\omega\nu k^2 - gk - T \rho^{-1} k^3] \Phi_0 \\ &\quad + [-i(gk + T \rho^{-1} k^3) - 2\omega\nu km] \Psi_0. \end{aligned} \quad (2.80)$$

Eine nichttriviale Lösung des Gleichungssystems findet sich nur, wenn die Determinante der Koeffizientenmatrix verschwindet und damit muß gelten (Lamb 1907)

$$\boxed{(\omega + 2i\nu k^2)^2 + gk + \frac{T}{\rho} k^3 - 4\nu^2 k^3 m = 0.} \quad (2.81)$$

Voll ausgeschrieben handelt es sich um eine Gleichung achter Ordnung in k , da m seiner Definition (2.68) nach noch von k abhängt. Real- und Imaginärteil von



k sind in Abb. 2.5 auf Seite 30 als Lösungen der Dispersionsgleichung mit reiner Oberfläche gezeigt.

Da unser Problem räumlich sich ausbreitende Wellen beinhaltet, sollten wir uns für den Fall eines rein reellen ω interessieren und definieren daher

$$k_1 := \Re(k) \quad (2.82)$$

$$k_2 := \Im(k) \quad (2.83)$$

als Real- bzw. Imaginarteil von k .

Von den Wurzeln von Gleichung (2.81) sind für unser Problem nur zwei wirklich interessant, nämlich diejenigen, welche ebene Wellen propagierend in $\pm x$ -Richtung beschreiben, die mit zunehmender Laufstrecke exponentiell gedämpft werden. Das entspricht der Forderung, daß k_1 und k_2 das gleiche Vorzeichen haben sollten. Die anderen Wurzeln sind entweder unphysikalisch (exponentiell anwachsend) oder sie beschreiben Bewegungsarten, die nach kürzester Zeit ausgedämpft sind, da sie zu einem wesentlichen Teil auf einer Wirbelströmung basieren (Hansen und Ahmad 1971; Lamb 1907) und daher zur Signalübertragung im Froschteich nicht taugen.

Neben der numerischen Lösung der Dispersionsgleichung (2.81) für k_1 und k_2 (siehe Abb. 2.5) kann man auch durch Analyse der Verhältnisse für Grenzfälle zeigen, daß die Lösung für die Wellenzahl k_1 durch eine geringe Viskosität im Vergleich zu (2.48) kaum verändert wird (Lucassen-Reynders und Lucassen 1969), und sich eine sehr gute Näherung für die Dämpfungslänge k_2 ergibt (Hansen und Ahmad 1971), die dem Stokes-Wert

$$k_2 = 2\nu k_1^2 \frac{\partial \omega}{\partial k}, \quad (2.84)$$

entspricht, wobei man an dieser Stelle ohne Bedenken die Gruppengeschwindigkeit $c_{\text{group}} := \partial \omega / \partial k_1$ für den nichtviskosen Fall verwenden kann, da die Korrektur verschwindend klein ausfällt. Die Voraussetzung für die Gültigkeit der Näherung lautet

$$\frac{\nu k^2}{\omega} \ll 1, \quad (2.85)$$

was für Wasser problemlos erfüllt ist. Mit einer kinematischen Viskosität $\nu \approx 10^{-6} \frac{\text{m}^2}{\text{s}}$ und typischen Frequenzen von $\omega \approx 10^2 \frac{1}{\text{s}}$ ergibt sich ein Verhältnis von 10^{-4} . Messungen zeigen, daß die Beziehung (2.84) für reines Wasser ohne Oberflächenschicht bis zu hohen Frequenzen gültig ist (Lee et al. 1993).



2.2.5 Einfluß der Oberfläche

Außer der Viskosität gibt es einen weiteren Faktor, der insbesondere das Dämpfungsverhalten von Wasserwellen beeinflusst, nämlich das mögliche Vorhandensein einer sehr dünnen Oberflächenschicht, z.B. ein Monolayer von Tensiden oder anderen organischen Molekülen. Lange bekannt ist die dämpfende Wirkung einer Ölschicht auf unruhiges Wasser; so berichtet etwa Plinius d. Ä. von Tauchern, die Öl auf der Wasseroberfläche verteilen, um (homogenen) Lichteinfall bis in größere Tiefen zu erreichen (Plinius Secundus 1968, Zweites Buch, Kap. 103), indem die kurzwelligen Kapillarwellen, die den Lichteinfall durch räumlich inhomogene Brechung besonders stören, stark ausgedämpft werden. Der Effekt ist im Englischen sprichwörtlich⁵; die Fähigkeit des *pouring oil on troubled waters* ist immer dann gefragt, wenn eine Sache im nicht physischen Sinne des Wortes zu hohe Wellen schlägt.

Erste wissenschaftliche Untersuchungen in diesem Zusammenhang (neben der Diskussion von Rezepten für Parmesan und Plumpudding) berichtet Benjamin Franklin in einem Brief (Franklin 1773) an William Brownrigg, der, auszugsweise und zusammen mit anderer Korrespondenz bezüglich Ölschichten auf Wasser, in Franklin et al. (1774) wieder auftaucht. Dieser Artikel, obzwar in seinen Vermutungen hinsichtlich der Gründe des Effektes aus heutiger Perspektive naiv, besticht durch Genauigkeit und schiere Masse der Beobachtungen, und ist vermutlich die erste wissenschaftliche Arbeit zu diesem Thema.

Je nach den dynamischen Eigenschaften des Monolayers verändert sich insbesondere der Anteil der Wirbelströmung an einer propagierenden Welle, was eine erhöhte Energiedissipation nach sich zieht. Der Punkt, an dem sich der Einfluß einer solchen Schicht mathematisch bemerkbar macht, ist die tangentialen Spannungsbedingung (2.79). Bei deren Aufstellung half uns das Argument, daß die Oberfläche keine Kraft aufbringen könne, um eine aus der Flüssigkeit wirkende Spannung zu kompensieren. Das ändert sich natürlich, wenn wir eine elastische Schicht annehmen, die den Flüssigkeitskörper abschließt. Die Oberflächenspannung ist nicht mehr notwendig auf der gesamten Fläche konstant, sondern durch

⁵Geht vermutlich zurück auf einen Bericht des angelsächsischen Theologen und Chronisten Beda *venerabilis*, wonach der Priester Utta von Bischof Aidan von Lindisfarne heiliges Öl erhielt, mit dessen Hilfe ersterer auf einer zu unternehmenden Reise das Wüten eines Sturmes besänftigte, um schließlich glücklich von seiner Mission zurückzukehren (Beda *venerabilis* 1991, Drittes Buch, Kap. 15).



Kompression und Expansion unterschiedlicher Bereiche der Oberflächenschicht entstehen Inhomogenitäten, die berücksichtigt werden müssen. Diese Effekte sind ausführlich diskutiert von Lucassen-Reynders und Lucassen (1969) sowie Hansen und Ahmad (1971). Beide behandeln auch die Linearisierung im Detail, und der Zusammenhang mit der Konzentration der oberflächenaktiven Moleküle wird hergestellt.

Zunächst betrachten wir die Ursache der tangentialen Spannungen, die Verdichtung bzw. Expansion des Monolayers. Die tangentielle Verschiebung eines Punktes der Oberfläche gegen seine Ruhelage sei, analog zur normalen Auslenkung $\zeta(x, y; t)$, gegeben durch die Funktion $\xi(x, y; t)$. Für den Fall von Translationssymmetrie in y -Richtung ergibt sich die relative Flächenänderung eines Oberflächenelementes in erster Näherung aus der zweiten Ableitung der Verschiebungen $\frac{\Delta A}{A} = \partial_x^2 \xi$. Wie ein dreidimensionales Medium, so kann auch eine zweidimensionale Schicht ihrer Kompression Widerstand, d.h. eine Kraft, entgegensetzen. Falls wir diese Kraft linear in der Kompression annehmen, gilt

$$(f_x)_s = \epsilon \partial_x^2 \xi, \quad (2.86)$$

mit dem Proportionalitätsfaktor $\epsilon := \epsilon_1 + i \epsilon_2$, dem zweidimensionalen, eventuell komplexen Elastizitätsmodul. Der Imaginärteil ϵ_2 beschreibt eine zeitliche Latenz zwischen Kraft und Kompression. In diesem Fall wird also nicht die gesamte kinetische Energie in potentielle Energie umgesetzt, und dieser Zusammenhang enthüllt den dissipativen Charakter des Imaginärteils von ϵ . Diese Oberflächenviskosität geht auf irreversible Vorgänge bei der internen Umordnung des Monolayers bzw., im Fall löslicher oberflächenaktiver Substanzen, auf den Austausch von Molekülen zwischen Volumen und Oberfläche zurück (Lucassen-Reynders und Lucassen 1969; Hansen und Ahmad 1971).

Hier nehmen wir die Diskussion der Bedingungen an der Oberfläche aus dem vorangegangenen Abschnitt wieder auf. Die normale Spannungsbedingung (2.80) ändert sich in erster Näherung nicht. Tangential muß nun allerdings die innerhalb der Oberfläche wirkende Kraft $(f_x)_s$ kompensiert werden. Das geschieht durch die viskosen Kräfte, die aus dem Flüssigkeitsvolumen heraus wirken und sich nach (2.74) ergeben zu $f_x = \mu (\partial_x v_z + \partial_z v_x)$. Die tangentielle Spannungsbedingung lautet folglich

$$\frac{1}{\rho} \epsilon \partial_x^2 \xi - \nu (\partial_x v_z + \partial_z v_x) = 0. \quad (2.87)$$



Man integriert den Ausdruck (2.71) für v_x , um ξ zu ermitteln. Die Integrationskonstante legt den Referenzpunkt fest, den wir ins ungestörte Niveau legen wollen, wie bereits bei ζ geschehen. Zusammen mit den bereits berechneten Größen (2.71 - 2.73) haben wir dann

$$\begin{aligned} v_x &= (ik\Phi_0 e^{kz} - m\Psi_0 e^{mz}) e^{i(kx-\omega t)} \\ v_z &= (k\Phi_0 e^{kz} + ik\Psi_0 e^{mz}) e^{i(kx-\omega t)} \\ \zeta &= \left(\frac{ik}{\omega}\Phi_0 e^{kz} - \frac{k}{\omega}\Psi_0 e^{mz}\right) e^{i(kx-\omega t)} \\ \xi &= \left(\frac{k}{\omega}\Phi_0 e^{kz} + \frac{im}{\omega}\Psi_0 e^{mz}\right) e^{i(kx-\omega t)} \end{aligned} \quad (2.88)$$

Das weitere Vorgehen gestaltet sich wie im vorangegangenen Abschnitt; man setzt diese Ausdrücke in die normalen (2.80) und tangentialen (2.87) Spannungsbedingungen ein und löst das resultierende Gleichungssystem. Die Determinantengleichung lautet nach Hansen und Ahmad (1971)

$$\begin{aligned} &(\omega^2 - \sigma^2) \left(\omega^2 - \frac{\epsilon}{\rho} k^2 m \right) - \frac{\epsilon}{\rho} k^3 \sigma^2 \\ &+ 4i\nu\omega^3 k^2 + 4\nu^2 \omega^2 k^3 (m - k) = 0, \end{aligned} \quad (2.89)$$

wobei $\sigma^2 := gk + \frac{Tk^3}{\rho}$ der Kürze halber definiert wurde, allerdings auch eine uns bekannte Größe ist, nämlich das Quadrat der Frequenz für eine Welle im idealen Medium nach Gleichung (2.48). Das eliminierte Verhältnis Φ_0/Ψ_0 ermittelt man, falls benötigt, durch Einsetzen der Lösung in eine der Randbedingungen.

Dies ist nunmehr eine Gleichung zehnter Ordnung in k . Die zwei zusätzlichen Moden gegenüber dem rein viskosen Fall stellen Longitudinalschwingungen der Oberflächenschicht dar, deren Eigenschaften von Hansen und Ahmad (1971) sowie Ting et al. (1984) diskutiert werden. Falls die Wellenvektoren (Impulse) der verschiedenen Anregungsmoden des Gesamtsystems für gewisse Anregungsfrequenzen (Energien) einander entsprechen, können diese zu einer neuen Art der Anregung koppeln, ein in der Physik wohlbekanntes Phänomen. Als Beispiel sei die Kopplung von optischem Phonon und Photon zum Phonon-Polariton im Festkörper genannt (Kopitzki 1993). Eine solche Wechselwirkung führt im Bereich um die Resonanzfrequenz zu substantziellen Änderungen in den Dispersions- und Dämpfungseigenschaften beider Moden.

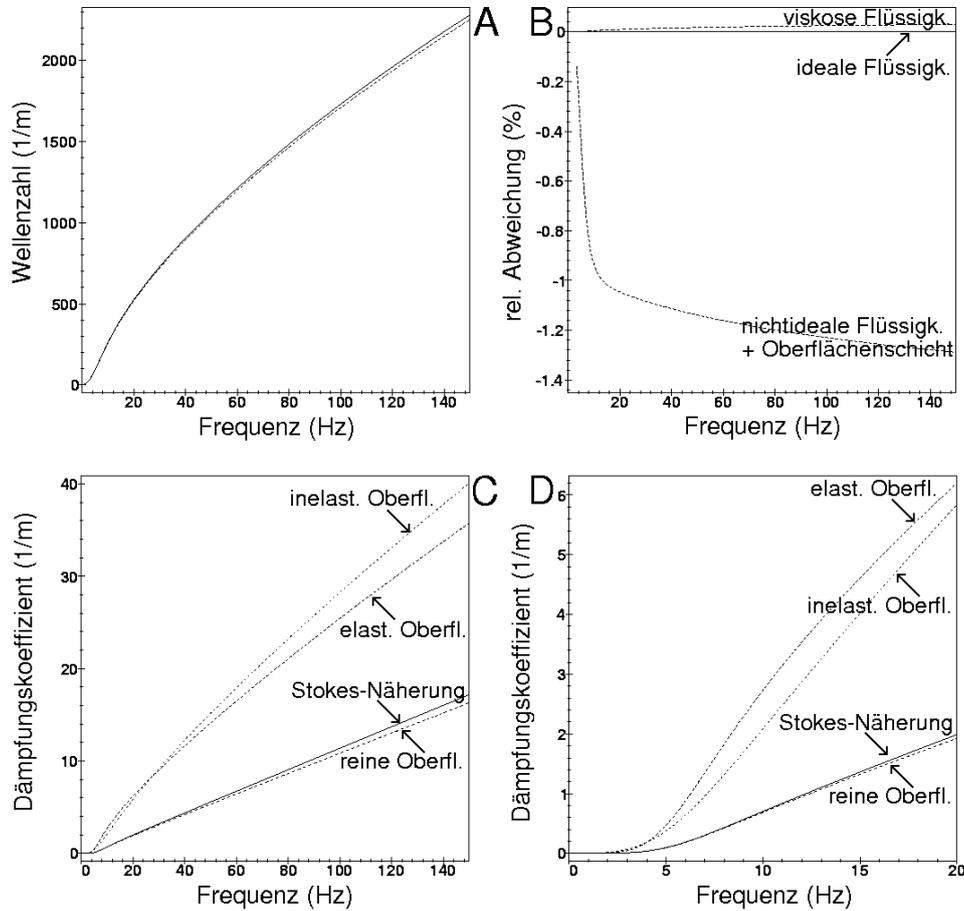


Abbildung 2.5: **A:** Wellenzahl k_1 für Wasser im nichtviskosen und schwach viskosen Fall mit rein elastischer Oberflächenschicht ($\nu = 10^{-6} \frac{\text{m}^2}{\text{s}}$, $\epsilon_1 = 10^{-2} \frac{\text{N}}{\text{m}}$). Die Abweichung ist bis zu hohen Frequenzen sehr gering. Der (nicht gezeigte) rein viskose Fall liegt noch näher am Idealfall. Um Vergleichbarkeit zu gewährleisten wurde die Oberflächenspannung $T = 72.7 \times 10^{-3} \frac{\text{N}}{\text{m}^2}$ konstant angenommen. **B:** Prozentuale Abweichung der Lösungen für k_1 für die nichtidealen Fälle (2.81) und (2.89) von der Wellenzahl im idealen Fall (2.48). **C:** Dämpfungskoeffizient k_2 über Frequenz für viskose Flüssigkeiten mit und ohne Oberflächenschicht. Das Stokes-Resultat entspricht der Näherung (2.84). Zusätzlich zur elastischen Oberfläche ist der Verlauf der Reynolds-Lösung ($\epsilon \rightarrow \infty$) aus (2.90) gezeigt. **D:** Darstellung entsprechend C im Frequenzbereich der Schwere- und Schwere-Kapillar-Wellen.



In unserem Fall ist die Kopplung allerdings nur schwach, da es sich um eine transversale und eine longitudinale Mode handelt. Die Folge ist, daß selbst im Resonanzbereich sich die Oberflächenschicht bei gegebener Frequenz kaum auf die Wellenlänge auswirkt (siehe Abbn. 2.5 A, B). Wir werden daher zur Berechnung der zu einer bestimmten Frequenz gehörigen Wellenlänge stets auf die Dispersionsgleichung für das ideale Medium (2.48) zurückgreifen.

Der Fall ist definitiv anders gelagert im Bezug auf den Dämpfungskoeffizienten (siehe Abbn. 2.5 C, D). Für eine reine Oberfläche weicht die erwähnte, auf der Energiedissipation basierende, (Stokes-)Näherung nur geringfügig von der exakten Lösung von Gleichung (2.81) ab. Für elastische Oberflächen (2.89) ändert sich das Dämpfungsverhalten erheblich. Bereits geringe Konzentrationen an oberflächenaktiven Substanzen führen nicht nur zu einer Änderung der Oberflächenspannung, sondern auch zu beachtlichen Elastizitätsmoduln (Stenvot und Langevin 1988), mithin zu verstärkter Dämpfung. Dies erklärt auch, warum eine Anpassung der Stokes-Lösung für reine Schwerewellen $k_{2,g} = 4\nu k^3/\omega$ an Meßdaten bis in zweifellos von der Oberflächenspannung dominierte Bereiche von 140 Hz bei Bleckmann (1985) gelingt (Abb. 2.6).

Die Lage der Resonanz ist abhängig von den Eigenschaften insbesondere der Oberflächenschicht, und experimentell zeigen sich tatsächlich, für konstante Anregungsfrequenzen bei kontinuierlicher Steigerung des Elastizitätsmoduls durch Erhöhung der Oberflächenkonzentration, die theoretisch vorhergesagten Resonanzphänomene (vgl. Stenvot und Langevin 1988; Lucassen-Reynders und Lucassen 1969), insbesondere ein vorübergehender Anstieg des Dämpfungskoeffizienten, der schließlich bei noch kleinerer Kompressibilität der Oberfläche ($\epsilon \rightarrow \infty$) auf einen Wert zurückfällt, den man theoretisch für eine Schicht erwarten würde, die jede tangentiale Bewegung der Flüssigkeit unterbindet (Lucassen-Reynders und Lucassen 1969)

$$k_{2,\infty} = \frac{k_1^2}{6} \sqrt{\frac{2\nu}{\omega}}. \quad (2.90)$$

Die verstärkte Dämpfung beruht nicht etwa auf zusätzlicher Dissipation in der Oberfläche, sie tritt ja auch bei Oberflächenviskosität $\epsilon_2 = 0$ auf; stattdessen bewirkt eine elastische Schicht eine Änderung der Randbedingungen, die wiederum das Verhältnis von Potential- zu Wirbelströmung verschiebt, und letzteres ist für die verstärkte Energiedissipation verantwortlich.

Drei verschiedene Fälle sind in Abb. 2.7 gezeigt. Das Wasser unmittelbar an

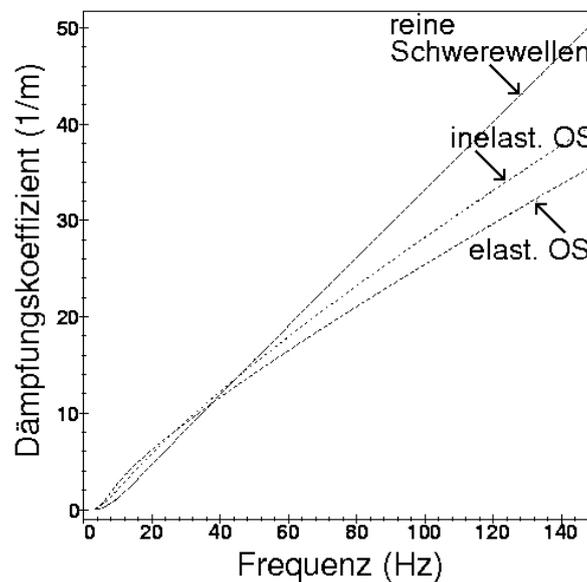


Abbildung 2.6: Vergleich der Abhängigkeit der Dämpfung nach Bleckmann (1985) (reine Schwerewellen) und für Wellen unter Berücksichtigung von Viskosität und Oberflächeneigenschaften (Eigenschaften des Wassers wie in Abb. 2.5).

einer reinen Oberfläche bewegt sich nahezu auf den Kreisbahnen einer Potentialströmung, tangential und normale Auslenkungen sind um $\pi/2$ in der Phase verschoben. Ist eine Oberflächenschicht vorhanden und die Resonanzbedingung erfüllt, so sind die Komponenten der Auslenkung noch immer in etwa gleich groß, nunmehr aber gegenphasig, was zu einer Bewegung führt, die offensichtlich wesentlich näher an der Wirbelströmung v_2 liegt und die verstärkte Dämpfung erklärt. Im Fall einer absolut inelastischen Oberfläche schließlich sind nurmehr Bewegungen normal zur Oberfläche zulässig.

2.3 Ringwellen

In der bisherigen Erörterung sind wir immer davon ausgegangen, daß es sich bei unserer Störung um eine ebene Welle handelt, mithin sämtliche beteiligten Größen translationssymmetrisch in einer Richtung sind. Das ist zugegebenermaßen eine unnatürliche Einschränkung der Verhältnisse im natürlichen Lebensraum von *Xenopus* ebenso wie unter Versuchsbedingungen. Da wir es nur mit

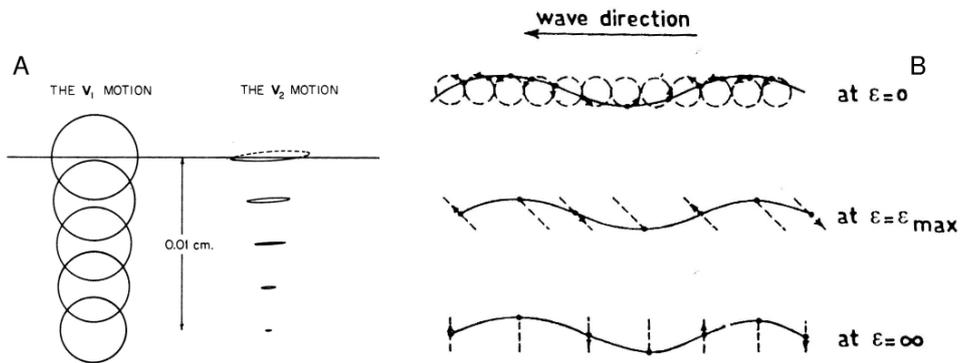


Abbildung 2.7: **A**: Die beiden Komponenten der viskosen Strömung aus Hansen und Ahmad (1971). Die Wirbelströmung v_2 hat die Form einer Ellipse mit einem Verhältnis der Halbachsen von k/m . Die Potentialströmung v_1 dagegen hat die uns bereits bekannte Kreisform. **B**: Bewegung der Flüssigkeitselemente an der Oberfläche beim Vorbeiziehen einer Welle (Oben: Ohne Oberflächenschicht, Mitte: Resonanzfall, Unten: Inelastische Oberflächenschicht) nach Lucassen-Reynders und Lucassen (1969).

geringen Auslenkungen zu tun haben, können wir das Problem allerdings stets linearisieren, und ein lineares Problem erlaubt die Überlagerung bereits bekannter Lösungen zur Beschreibung des Systems unter geänderten Randbedingungen. Der vorangegangene Abschnitt über ebene Wellen, wird uns dabei von Nutzen sein, insbesondere lassen sich Dispersions- und Dämpfungseigenschaften praktisch unverändert auf Zylinderwellen übertragen. Radialsymmetrische Wellen sind für unser Problem deshalb von besonderem Interesse, weil ein Insekt auf der Wasseroberfläche bzw. auch die Versuchsanordnung in Verhaltensexperimenten diese Art von Störung verursacht.

Eine ebene Welle mit Wellenzahl k , die in Richtung des Einheitsvektors $\mathbf{e}_r \in \mathbb{R}^2$ propagiert, kann in Verallgemeinerung von (2.54, 2.56, 2.64, 2.65) durch

$$v_r = (\mathbf{e}_r \cdot \nabla) \Phi - \partial_z \Psi \quad (2.91)$$

$$v_z = \partial_z \Phi + (\mathbf{e}_r \cdot \nabla) \Psi \quad (2.92)$$

$$\Phi = \Phi_0 e^{kz} e^{i(\mathbf{k}_r \cdot \mathbf{x} - \omega t)} \quad (2.93)$$

$$\Psi = \Psi_0 e^{mz} e^{i(\mathbf{k}_r \cdot \mathbf{x} - \omega t)} \quad (2.94)$$

beschrieben werden, mit der Definition des 2-D-Wellenvektors $\mathbf{k}_r := k \mathbf{e}_r$. Die



Inkompressibilität liefert einmal mehr $\Delta\Phi = 0$. Daraus folgt mit $\Delta_{2D} := \partial_x^2 + \partial_y^2$ unmittelbar die Gleichung⁶

$$\Delta_{2D}\Phi + k^2\Phi = 0 . \quad (2.95)$$

Dies gilt für beliebige ebene Wellen auf der Wasseroberfläche. Wir suchen nach einer Linearkombination ebener Wellen, die die hydrodynamischen Grundgleichungen und (2.95) wegen deren Linearität ebenso löst wie ihre Konstituenten. Wir transformieren in Polarkoordinaten

$$r := \sqrt{x^2 + y^2} \quad (2.96)$$

$$\varphi := \arctan\left(\frac{y}{x}\right) \quad (2.97)$$

$$\Delta_{2D} = \partial_r^2 + \frac{1}{r^2}\partial_\varphi^2 + \frac{1}{r}\partial_r \quad (2.98)$$

und erhalten aus (2.95) die Gleichung

$$\left(\partial_r^2 + \frac{1}{r^2}\partial_\varphi^2 + \frac{1}{r}\partial_r + k^2\right)\Phi = 0 . \quad (2.99)$$

Da wir eine radialsymmetrische Lösung suchen, muß die Winkelabhängigkeit des Potentials verschwinden. Es gilt daher $\partial_\varphi\Phi = 0$, und dies führt auf die Besselsche Differentialgleichung

$$\frac{d^2}{dr^2}\Phi + \frac{1}{r}\frac{d}{dr}\Phi + k^2\Phi = 0 . \quad (2.100)$$

Diese besitzt zwei linear unabhängige Lösungen (Bronstein und Semendjajew 1984), nämlich die Besselsche sowie die Webersche⁷ Funktion der Ordnung Null $J_0(kr)$ bzw. $Y_0(kr)$. Wir verwenden, da sie für unsere Zwecke geeigneter sind, alternativ zwei Linearkombinationen derselben, die Hankelschen Funktionen erster und zweiter Art

$$H_0^{(1)}(kr) := J_0(kr) + iY_0(kr) \quad (2.101)$$

$$H_0^{(2)}(kr) := J_0(kr) - iY_0(kr) . \quad (2.102)$$

⁶Entsprechendes läßt sich auch für Ψ finden, indem man obige Lösung in (2.63) einsetzt. Die folgende Ableitung kann für Φ oder Ψ durchgeführt werden. Das jeweils andere Potential ergibt sich dann aus der tangentialen Spannungsbedingung.

⁷ Y_0 wird auch als Besselsche Funktion zweiter Art oder Neumannsche Funktion bezeichnet.



Eine umfassende Aufstellung der Eigenschaften der verschiedenen Zylinderfunktionen findet sich bei Magnus und Oberhettinger (1948). Insbesondere interessiert uns die Asymptotik der Hankelfunktionen für große Werte des Argumentes

$$H_0^{(1)}(kr) \approx \sqrt{\frac{2}{\pi kr}} \left[e^{i(kr - \pi/4)} + \mathcal{O}\left(\frac{1}{kr}\right) \right] \quad (2.103)$$

$$H_0^{(2)}(kr) \approx \sqrt{\frac{2}{\pi kr}} \left[e^{-i(kr - \pi/4)} + \mathcal{O}\left(\frac{1}{kr}\right) \right] . \quad (2.104)$$

Sie beschreiben also die Ortsabhängigkeit für eine ein- bzw. auslaufende Zylinderwelle. Die Dämpfung der Wellenamplitude mit der Wurzel des Abstandes von der Quelle ist zu erwarten, wenn man in Betracht zieht, daß die lokale Energiedichte in etwa dem Amplitudenquadrat proportional ist und sich eine konstante Energie auf Kreisringen mit linear wachsendem Umfang verteilt.

Es gilt also

$$\Phi = \Phi_0 e^{kz} \left[C_1 H_0^{(1)}(kr) + C_2 H_0^{(2)}(kr) \right] e^{-i\omega t} \quad (2.105)$$

mit den Konstanten C_1 und C_2 , die den Anteil ein- und auslaufender Wellen bestimmen. Wir gehen davon aus, daß am Rand des Beckens keine Reflexion vorkommt, entweder weil dieser sehr weit von der Quelle entfernt ist und die Wellen auf dem langen Hin- und Rückweg von der Viskosität ausgedämpft werden, wie es im natürlichen Lebensraum von *Xenopus* der Normalfall sein dürfte, oder weil der Beckenrand eigens absorbierend gebaut ist, wie dies unter Versuchsbedingungen üblich ist (Claas und Münz 1996; Elepfandt und Wiedemer 1987; Görner et al. 1984). Damit ist eine einlaufende Komponente ausgeschlossen und es gilt $C_2 = 0$. Wir definieren $\Phi'_0 = C_1 \Phi_0$ und erhalten

$$\Phi = \Phi'_0 e^{kz} H_0^{(1)}(kr) e^{-i\omega t} , \quad (2.106)$$

was dem von Kuznetsov et al. (2002) angegebenen Zusammenhang entspricht. Dazu gesellt sich im gedämpften Fall das Potential der Wirbelströmung

$$\Psi = \Psi'_0 e^{mz} H_0^{(1)}(kr) e^{-i\omega t} . \quad (2.107)$$



Alle anderen Größen, Strömungsgeschwindigkeiten und Auslenkungen, ergeben sich, der Definition der Potentiale gemäß, als räumliche Ableitungen von Φ und Ψ nach (2.71 - 2.73) und (2.88). Bei den Auslenkungen der Oberfläche ergibt sich ein zusätzlicher Faktor $-1/i\omega$ aus der Zeitintegration.

2.4 Sinnvolle Näherungen

Das bisher erarbeitete Modell beschreibt die Eigenschaften von Wasserwellen in verschiedensten Situationen. Seine Voraussagen lassen sich experimentell bestätigen (Lucassen-Reynders und Lucassen 1969; Hansen und Ahmad 1971; Ting et al. 1984; Lee et al. 1993), die Eigenschaften der beschriebenen Wellen sind allerdings von einer ganzen Anzahl von Parametern (z.B. Frequenz, Oberflächenspannung, 2-D-Elastizitätsmodul) abhängig, und diese Tatsache stellt uns vor ein Problem.

Um ein zu erstellendes *Xenopus*-Modell in seinen Vorhersagen an der Wirklichkeit messen zu können, sollten wir all diese Parameter kennen. Dies mag unter Versuchsbedingungen mit großem Aufwand noch zu bewerkstelligen sein, in freier Wildbahn ist dies nahezu aussichtslos. Umgekehrt steht *Xenopus* vor einem ähnlichen Problem. In der einen oder anderen Weise muß er Kenntnis haben von den Eigenschaften des Informationskanals, der das Signal bis an seine Sensoren trägt. Wie erwähnt sind diese Eigenschaften jedoch variabel. Wenn wie beim Oberflächenelastizitätsmodul nicht davon auszugehen ist, daß *Xenopus* den entsprechenden Parameter mißt oder rekonstruiert, muß sein Informationsverarbeitungssystem robust gegenüber solchen Veränderungen sein, solange sie im natürlichen Rahmen bleiben; entsprechend sollte ein Modell desselben diese Eigenschaft besitzen. Wir wollen also an dieser Stelle einen Moment aufwenden, um die Spreu vom Weizen zu trennen, und eine möglichst einfache Beschreibung des Stimulus zu finden, ohne substantielle Einflüsse außer Acht zu lassen.

Eine der am schwierigsten zu berücksichtigenden Komponenten ist sicherlich die Oberflächenschicht. Die Elastizität ϵ ist abhängig von der Frequenz der Welle, ebenso wie von Art und Konzentration einer oberflächenaktiven Substanz, letztere sind im allgemeinen unbekannt. Wasser in einem Becken, in dem sich Versuchstiere aufhalten, das mit Tensiden gereinigt wird und mit der bloßen Hand des Experimentators in Berührung kommt, trägt mit einiger Sicherheit eine solche Schicht. Auch die Messungen von Bleckmann (1985) legen diesen Schluß



nahe (siehe auch Abb. 2.6).

Da über sonstige Eigenschaften des Monolayers nichts bekannt ist, bietet es sich an, für die viskose Dämpfung die Reynolds-Näherung (2.90) für inelastische Oberflächenschichten zu verwenden (zu allen Näherungen vgl. Abb. 2.5):

$$\kappa = \frac{k^2}{6} \sqrt{\frac{2\nu}{\omega}} .$$

Die sog. Dämpfungslänge $l = 1/\kappa$ gibt an, nach welcher die Amplitude der Welle um den Faktor $1/e$ abgefallen ist, κ entspricht k_2 aus den vorangegangenen Abschnitten und k steht nurmehr für die Wellenzahl ($k = k_1$). Soll wirklich reines Wasser angenommen werden, eignet sich die Stokes-Näherung hervorragend.

Die Wellenzahl ist in allen Fällen gut durch die Lösung der Dispersionsgleichung für den nichtviskosen Fall widergegeben:

$$\omega^2 = kg + \frac{Tk^3}{\rho} . \quad (2.48)$$

Das Verhältnis Φ_0/Ψ_0 von Potential- zu Wirbelströmung ist von der Ordnung der bereits benutzten verallgemeinerten Viskosität (2.85) (Hansen und Ahmad 1971), für Wasser bei Versuchsbedingungen ca. 10^4 . Es ist zwar durchaus sinnvoll, die Wirbelströmung zu berücksichtigen um den Ausdruck für die viskose Dämpfung zu erhalten, an der eigentlichen Wasserbewegung hat sie jedoch nur einen verschwindenden Anteil, weshalb wir davon ausgehen wollen, daß es sich um eine reine Potentialströmung handelt ($\mathbf{v} = \nabla\Phi$), allerdings mit einem exponentiell gedämpften Potential.

Schließlich wollen wir noch einmal die Eigenschaften der Zylinderwellen betrachten. Wir bewegen uns mit *Xenopus* in etwa im Bereich des Minimums der Phasengeschwindigkeit, mithin bei Wellenlängen von 2 cm und weniger. Wenn wir also einen Abstand zwischen Reizquelle und Frosch von 10 cm annehmen, so beträgt das Argument der Hankelfunktion $H_0^{(1)}$ im Ausdruck (2.106) für das Potential einer Zylinderwelle bereits 10π . Daher ist die Verwendung der Näherung für große Argumente (2.103) zulässig:

$$\Phi(\mathbf{r}, t) = \sqrt{\frac{2}{\pi kr}} \Phi'_0 e^{kz} e^{-\frac{r}{\kappa}} e^{i(kr - \omega t)} . \quad (2.108)$$

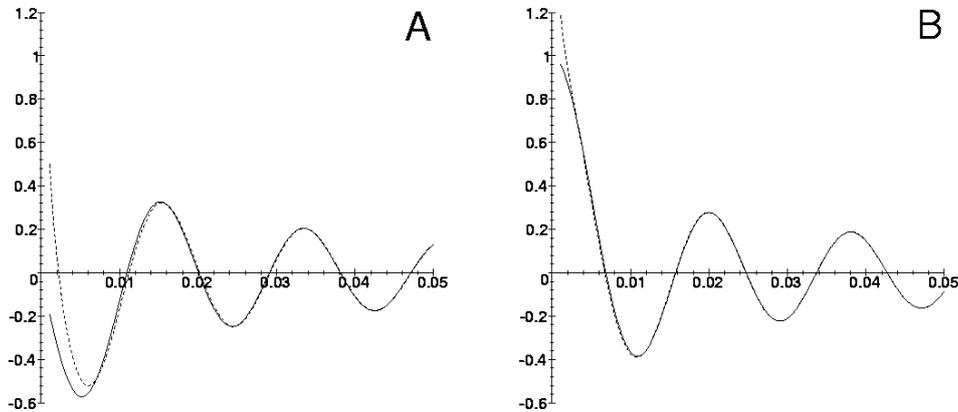


Abbildung 2.8: **A**: Radiale Strömungsgeschwindigkeit v_r an der Oberfläche in Abhängigkeit vom Abstand von der Quelle zu einem festen Zeitpunkt. Die durchgezogene Linie zeigt die exakte Lösung mit der Hankel-Funktion, die gestrichelte Linie entspricht der Näherung (2.108). **B**: Normalkomponente v_z des Geschwindigkeitsfeldes (exakt und Näherung (2.111)), Darstellung entsprechend A.

Die globale Phase $e^{-\pi/4}$, die eigentlich in der Asymptotik der Hankel-Funktion auftaucht, wurde in die komplexe Konstante Φ'_0 eingebaut. Wenn man die Phasenbeziehung zwischen Erregung und Antwort explizit ermitteln möchte, muß man dies berücksichtigen.

Die radiale Geschwindigkeitsverteilung ergibt sich zu

$$v_r = k \left[i - \frac{\kappa}{k} + \mathcal{O}\left(\frac{1}{kr}\right) \right] \sqrt{\frac{2}{\pi kr}} \Phi'_0 e^{kz} e^{-\frac{r}{\kappa}} e^{i(kr-\omega t)}. \quad (2.109)$$

Das Verhältnis κ/k ist von der Ordnung des Verhältnisses Potential- zu Wirbelströmung und wird in obiger Gleichung folglich vernachlässigt, ebenso wie der $\mathcal{O}\left(\frac{1}{kr}\right)$ -Term, wie bereits bei der Asymptotik von $H_0^{(1)}$ geschehen:

$$v_r = ik \Phi = ik \Phi'_0 \sqrt{\frac{2}{\pi kr}} e^{kz} e^{-\frac{r}{\kappa}} e^{i(kr-\omega t)}. \quad (2.110)$$

Der Ausdruck für die normale Geschwindigkeitskomponente ist pflegeleicht,



da Φ nur mit einem Term von z abhängt:

$$v_z = k \Phi = k \Phi'_0 \sqrt{\frac{2}{\pi k r}} e^{kz} e^{-\frac{r}{\kappa}} e^{i(kr - \omega t)} . \quad (2.111)$$

Fehlt nur noch die Oberflächenauslenkung, die man durch Zeitintegration von v_z erhält:

$$\zeta = \frac{ik}{\omega} \Phi = \frac{ik}{\omega} \Phi'_0 \sqrt{\frac{2}{\pi k r}} e^{kz} e^{-\frac{r}{\kappa}} e^{i(kr - \omega t)} . \quad (2.112)$$

Kapitel 3

Weitere Signaltransmission

Auf seinem langen Weg ins Zentralnervensystem wird unser Signal in jedem Transmissionsschritt nicht nur einfach weitergeleitet, sondern auch umkodiert. So haben wir bereits gesehen, daß die Strömung, die eine sich ausbreitende Ringwelle an einem Punkt im Raum verursacht, z.B. am Ort eines Seitenlinienorgans, sich deutlich unterscheidet von jener an der Quelle, sobald mindestens eine der Wellenlänge vergleichbare Distanz zwischen ihnen liegt. Obwohl an dieser Stelle der Diskussion rein räumlich gesehen der längste Teil der Reise hinter uns liegt, ist das Signal in dieser Form für den Frosch noch nicht zu verarbeiten. Es muß zunächst von den Rezeptoren aufgenommen und dann transkribiert werden in die der biologischen Signalverarbeitung eigene Sprache, d.h. in Aktionspotentiale¹ der Nervenfasern der Seitenliniennerven.

3.1 Die hydrodynamische „letzte Meile“

Wie aus der Welt der Telekommunikation bekannt ist, können sich auf dem letzten kleinen Bruchteil der Strecke, die ein Signal zum Empfänger zurücklegt, noch einige unter Umständen sehr ärgerliche² Änderungen ergeben. Da in unserem Fall allerdings nur ein unwesentlicher Einfluß auf die notwendige Art der zentralnervösen Signalverarbeitung zu erwarten ist (vgl. Kapitel 4), sollen die hydrodynamischen Effekte im Bereich des Tieres hier nur kurz angerissen werden.

¹Dazu synonym wird auch der Ausdruck *spike* gebraucht.

²Es kann sich beispielsweise der Preis überproportional erhöhen.



3.1.1 Wellenschatten

Zu einer ersten Modifikation der einlaufenden Welle führt bereits der Übergang der Strömung vom freien Wasservolumen in die Umgebung des Frosches durch die Wirkung des Froschkörpers. So erreicht die Welle die ihr abgewandte Seite des Körpers sicher nicht ungedämpft, was sich auch experimentell nachweisen läßt. Elepfandt und Wiedemer (1987) geben die Schwächung des Stimulus auf der gegenüberliegenden gegen die Einfallsseite mit bis zu 40 dB an, was wir im folgenden berücksichtigen werden.

Die genaue Modifikation des Wellenfeldes hängt natürlich von der Stellung des Frosches ab. So wird das Wellenfeld sicher anders aussehen, wenn das Tier flach auf dem Grund des Versuchsbeckens in mehreren Zentimetern Tiefe liegt (Görner et al. 1984) oder mit dem Kopf an der Wasseroberfläche treibt (Elepfandt 1982). Die Zuvorgenannten sind sich mit Claas (1993) einig, daß *Xenopus* in beiden Fällen die Quelle der Wellen mit ähnlicher Genauigkeit zu lokalisieren vermag.

Eine Berechnung des Wellenfeldes nach den Prinzipien der geometrischen Optik³ auf Grundlage der bekannten Phasengeschwindigkeit für unterschiedliche Tiefen, die z.B. für Wasserwellen über einem flachen Uhrglas in gewissen Grenzen anwendbar ist (Stoker 1992), verbietet sich in unserem Fall, da die charakteristische Länge für Tiefenänderungen durch die Größe des Frosches bestimmt wird, und damit der Wellenlänge durchaus vergleichbar ist. Deshalb läßt sich keine lokale Phasengeschwindigkeit definieren, die die Voraussetzung für eine solche Behandlung wäre.

3.1.2 Grenzschicht

Noch ein anderer hydrodynamischer Effekt läßt das Signal nicht unverändert. Es handelt sich um die Grenzschicht, die sich an der Oberfläche eines in eine viskose Flüssigkeit getauchten festen Körpers ausbildet.

Eine Eulerflüssigkeit⁴ hat einige ausgesprochen irritierende Eigenschaften, die der täglichen Erfahrung widersprechen. Sie dreht sich, einmal in Rotation versetzt, nicht nur ohne Energieverlust weiter, sondern strömt auch durch feinste

³Die Rede ist vom Fermatschen Prinzip.

⁴d.i. eine viskositätsfreie Flüssigkeit, wie z.B. superflüssiges Helium



Kapillaren ohne jeden Widerstand⁵ (Simon et al. 1952). Dies ist nur möglich, weil eine nichtviskose Flüssigkeit mit beliebiger Geschwindigkeit an einer Wand vorbeiströmen kann, ohne daß eine Kraft auf sie ausgeübt würde.

Wir haben es allerdings mit Wasser zu tun, einer viskosen Flüssigkeit. Hier bewirkt die, wenn auch geringe, Zähigkeit bei Bestehen eines Geschwindigkeitsgradienten sofort eine Scherspannung nach Gleichung (2.13), und um diese endlich zu halten, dürfen im Geschwindigkeitsfeld keine Unstetigkeiten auftreten. Die Flüssigkeit unmittelbar an der Wand klebt also förmlich an der Begrenzung fest und macht jede Bewegung derselben mit (no-slip-Bedingung). Die unterschiedlichen Geschwindigkeiten des Flüssigkeitsvolumens und eines eingetauchten starren Körpers, sei es die Wand eines Beckens oder der Körper eines Krallenfrosches⁶, müssen also innerhalb einer dazwischenliegenden Schicht einander angeglichen werden (Schlichting 1979).

Diese Betrachtungsweise nach Prandtl bietet sich für schwach viskose Flüssigkeiten an. Das Innere des Wasservolumens verhält sich dann wie eine Eulerflüssigkeit mit einer Grenzschicht an den Rändern, in welcher der Geschwindigkeitsübergang stattfindet, und die somit die Stetigkeit des Strömungsfeldes gewährleistet.

Für den einfachen Fall einer mit der Kreisfrequenz ω oszillierenden Strömung in x -Richtung entlang einer ebenen Fläche läßt sich die longitudinale Geschwindigkeitskomponente $u(x, y, t)$ in einer Entfernung y von der Oberfläche ohne größeren Aufwand berechnen. Für ein Strömungsfeld außerhalb der Grenzschicht, das beschrieben wird durch

$$U(x, t) = U(x)e^{i\omega t}, \quad (3.1)$$

findet Schlichting (1979) folgende Beschreibung⁷ der Strömung innerhalb

$$u(x, y, t) = U(x)e^{i\omega t} \left[1 - e^{-\frac{y}{\delta_0}(1+i)} \right] \quad (3.2)$$

$$\delta_0 := \sqrt{\frac{2\nu}{\omega}}. \quad (3.3)$$

⁵Dies gilt bis zu einer kritischen Geschwindigkeit, die aber keine hydrodynamische Ursache hat.

⁶In den Grenzen der hier auftretenden Scherkräfte dürfen Krallenfrösche problemlos als starre Körper angenommen werden, wenn dieser Eindruck sich auch zugegebenermaßen nicht aufdrängt, wenn man einen davon in der Hand hält.

⁷Das Problem ist analog dem der Temperaturverteilung innerhalb Erdkruste aufgrund der Temperaturschwankung innerhalb eines Tages.



Dabei gibt δ_0 die frequenzabhängige Dicke⁸ der Grenschicht an. Der Effekt der Schicht beschränkt sich also auf eine zusätzliche frequenzabhängige Dämpfung und Phasenverschiebung der durch eine Welle verursachten Strömung.

Auf Grundlage der oben angegebenen Formel (3.2) berechnet Kalmijn (1988) die Kopplung des externen Strömungsfeldes an die Rezeptoren der Seitenlinienorgane. Er ist sich dabei jedoch durchaus bewußt, daß der angenommene Fall der Strömung *parallel* zu einer ebenen Fläche nicht unbedingt den Normalfall darstellt. Trifft die externe Strömung unter einem nicht vernachlässigbar kleinen Winkel auf die Haut, so ergibt sich eine wesentlich kompliziertere Konfiguration von Druck- und Strömungsfeld über die Hautoberfläche.

Eine für unser Problem angemessene Berechnung der Effekte der Grenschicht müßte daher einhergehen mit einer genauen Analyse der Strömungsverhältnisse beim Auftreffen einer Welle auf den Körper des Frosches. Weiterhin ist nicht bekannt, wie sich der auf der gesamten Haut vorhandene Schleim auf die Grenschicht auswirkt (Kalmijn 1988; Bleckmann 1994). Für die zentrale Frage dieser Arbeit nach der Art der Verarbeitung der von den Seitenlinienorganen aufgenommenen Signale spielt dies allerdings kaum eine Rolle, solange durch die Grenschicht die Linearität des Systems nicht gestört wird (vgl. Kapitel 4).

3.2 Morphologie und Mechanik der Seitenlinienorgane

Der genaue Aufbau des Seitenliniesystems soll uns nur jenem Rahmen beschäftigen, in welchem er unmittelbar relevant ist für die entscheidenden Fragestellungen dieser Arbeit. Für eine ausführliche Zusammenfassung auch jener biologischen Fakten, die nicht direkt mit der Eigenschaft als Sinnesorgan zusammenhängen, möchte ich auf Elepfandt (1996) oder Russell (1976) verweisen. Auch die im folgenden genannten Details sind dort nachzulesen, so nicht eine andere Quelle angegeben wird.

⁸Zu beachten ist, daß die Definition der Dicke δ der Grenschicht im Fall zeitunabhängiger Strömungen davon abweichend als jene definiert ist, ab der sich die lokale Strömungsgeschwindigkeit um weniger als ein Prozent von der externen unterscheidet.



3.2.1 Die Seitenlinien und ihre Organe

Das Seitenliniensystem bei *Xenopus* besteht im Adultstadium aus ca. 180 Organen⁹ oder Leisten¹⁰, wie Kramer (1933) sie nennt, die sich, in mehreren Linien angeordnet, über Rumpf und Kopf erstrecken (Abb. 3.1(a)) und an der vergleichsweise dunklen Oberseite des Tieres sich als helle, längliche Gebilde abzeichnen.

Eine Leiste besteht aus einer kleinen Anzahl (4-12) identischer Knospen oder Neuromasten, die linienförmig hintereinander angeordnet sind (vgl. Abb. 3.1(b)). Im Gegensatz zu einem bei Fischen häufig vorkommenden Rezeptortypus, bei dem sich ein Neuromast innerhalb eines Kanals unter der Haut befindet, handelt es sich hier um die für Amphibien typische Bauart eines an der Oberfläche der Haut befindlichen Neuromasten. Dessen ins Wasser ragender Anteil wird von den Haarfortsätzen einer Gruppe von etwa 40 bis 80 Sinneszellen gebildet, die zusammen in eine einzige gallertartige Scheide, die sog. Cupula, eingebettet sind.

Die Cupula ist ein Fähnchen von etwa 0.1 mm Länge, bei *Xenopus* mit stark elliptischem Querschnitt. Die einzelnen Cupulae eines Organes stehen parallel zueinander und mit ihrer großen Halbachse senkrecht zur ihrer Anordnung innerhalb der Leiste. Der Großteil der Organe wird von jeweils zwei afferenten Fasern innerviert. Zusätzlich gibt es efferente Fasern, die bei Eigenbewegung des Frosches inhibierend auf die Rezeptorzellen einwirken (Russell 1976).

Ein Neuromast direkt auf der Haut stellt einen Geschwindigkeitsrezeptor dar. Dies läßt sich nicht allein durch die Eigenschaften der eigentlichen Rezeptorzellen erklären, sondern liegt begründet in deren Zusammenspiel mit den akzessorischen Strukturen des Neuromasten, d.h. vor allem der Cupula und deren spezifischen mechanischen Eigenschaften. Darauf soll im folgenden Abschnitt noch etwas genauer eingegangen werden.

⁹Die von verschiedenen Autoren angegebenen Zahlen schwanken, sind aber immer in etwa in der Größenordnung 10^2 . Auch interindividuell können sie sich unterscheiden.

¹⁰Vermutlich ihrer Ähnlichkeit zu einem einzelnen Stich in einer Naht oder Stickerei wegen, werden sie in der einschlägigen englischsprachigen Literatur meist als *stitches* bezeichnet. Gelegentlich findet sich auch die Bezeichnung *plaques*.

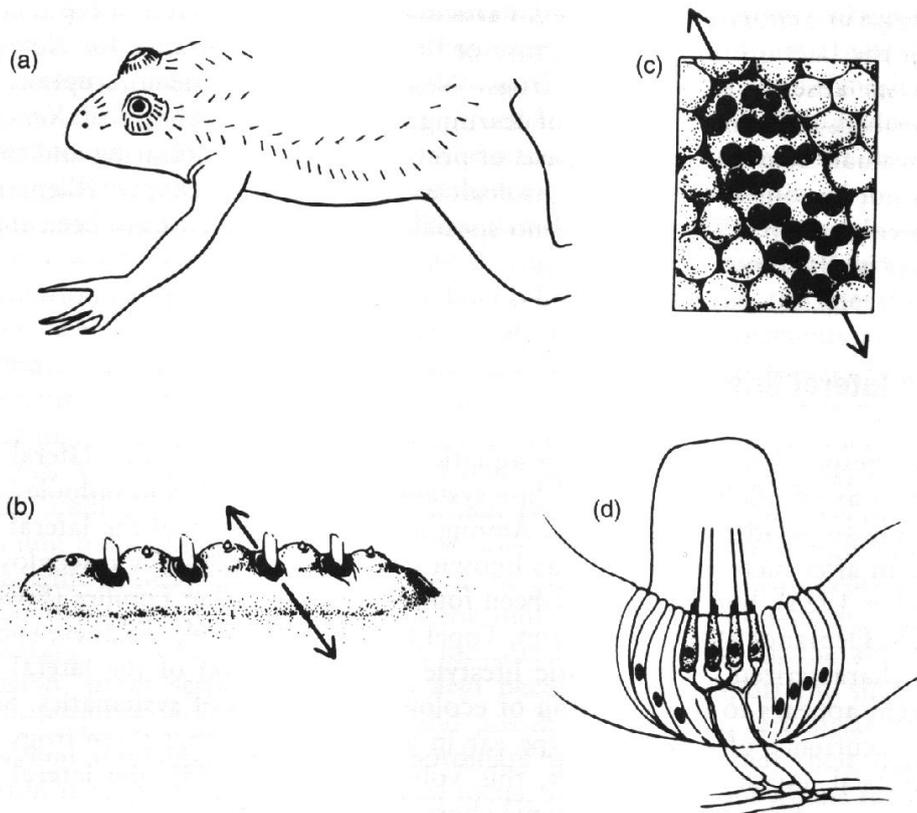


Abbildung 3.1: Das Seitenliniensystem von *Xenopus laevis* entnommen aus Elepfandt (1996), nach Strelhoff und Honrubia (1978). In (a) ist die Verteilung der Organe in den Linien der oberen Körperhälfte schematisch gezeigt. (b) stellt ein Organ in Nahaufnahme dar. Es besteht aus mehreren Neuromasten, die innerhalb einer Linie angeordnet und durch Tastsinnesorgane getrennt sind. Die Cupulae haben dieselbe Vorzugsrichtung, welche durch den Pfeil gekennzeichnet ist und senkrecht zur Achse der Leiste steht. In (c) ist ein Horizontalschnitt durch die ellipsenförmige Cupula gezeigt. Wieder zeigt der Pfeil die Richtung einer Strömung, die zu maximaler Sinnesantwort führt. Die dunklen Kreise innerhalb der Cupula stellen die Haarbündel der einzelnen Sinneszellen dar. (d) schließlich zeigt schematisch den Aufbau eines Neuromasten. Die in die Cupula ragenden Haarbündel mit den überlangen Kinozillien von vier Sinneszellen sind dargestellt. Daneben ist auch das Innervierungsmuster der richtungsensitiven Rezeptorzellen durch die Afferenzen im unteren Teil des Bildes zu erkennen.

3.2.2 Mechanik der Cupula

Strömt das umgebende Wasser gegen die Breitseite der Cupula, also parallel zur kleinen Halbachse, so mag dies zwar zu einem Umbiegen derselben führen, zumal sie in dieser Richtung recht flexibel ist, eine Reaktion der Haarzellen stellt man allerdings nur fest, wenn eine Kraft entlang der großen Halbachse ausgeübt wird. In dieser Richtung verhält sich die Struktur fast wie ein starrer Körper, so daß die Auslenkung der Spitze mit einer Scherung der Basis einher geht. Unter natürlichen Verhältnissen geschieht dies durch eine Strömung in Längsrichtung; dabei wird durch die Reibung der viskosen Flüssigkeit die Cupula geschert.

Eine einfache Näherung zur Beschreibung der mechanischen Verhältnisse gibt Kalmijn (1988), indem er die Cupula als gedämpften harmonischen Oszillator mit einer Resonanzfrequenz ω_0 und einem Dämpfungskoeffizienten γ modelliert. Wird dieser durch eine mit der Frequenz ω oszillierende Wasserströmung (z.B. eine Oberflächenwelle) getrieben, so lautet die Differentialgleichung für die Auslenkung $z(t)$ der Cupula

$$\ddot{z} + \gamma\dot{z} + \omega_0^2 z = \gamma v \cos \omega t, \quad (3.4)$$

unter der Annahme, daß die Kopplung der Strömung an die Cupula durch denselben Reibungskoeffizienten γ bestimmt ist, wie deren interne Dämpfung.

Durch Fourier-Transformation dieser Gleichung und mit $Z(\omega)$ sowie $V(\omega)$ als Fourier-Transformierte von $z(t)$ bzw. $v(t)$ erhält man

$$Z(\omega) = \frac{\gamma}{\omega_0^2} \frac{1}{1 - (\omega/\omega_0)^2 + i\gamma\omega/\omega_0^2} V(\omega). \quad (3.5)$$

Kalmijn (1988) gibt die Resonanzfrequenz mit ca. 80 Hz an, so daß man für Frequenzen unter 30 Hz straflos davon ausgehen kann, daß der Oszillator einfach der Anregung folgt:

$$Z(\omega) = \frac{\gamma}{\omega_0^2} V(\omega). \quad (3.6)$$

In unserem Modell wollen wir, die gerade zusammengefaßten Eigenschaften im Hinterkopf, einen Neuromasten als einen Detektor für die Strömungsgeschwindigkeit des ihn umgebenden Wassers ansehen. Er setzt diese linear in eine Auslenkung der Cupula um, wobei zu beachten ist, daß durch die gleichartige Ausrichtung der Cupulae eines Organs die Sensitivität auf eine bestimmte Geschwindigkeitskomponente beschränkt ist (Görner 1963). Dies scheint aber bei

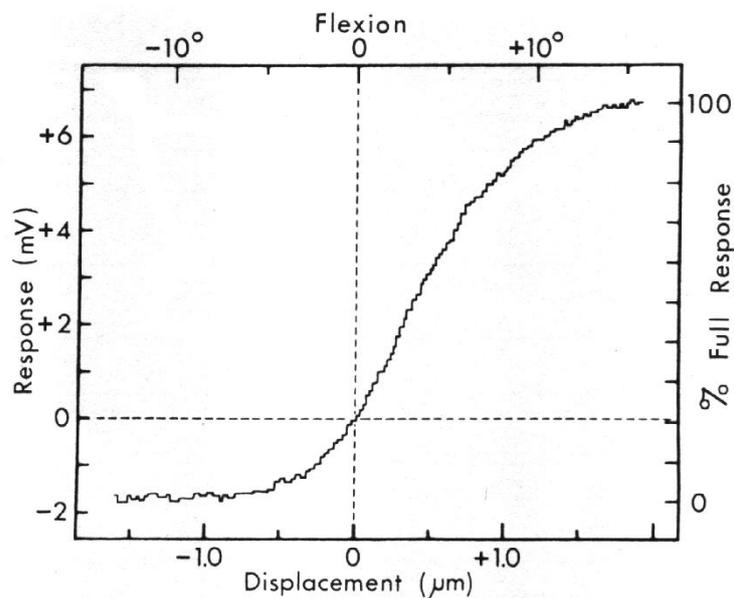


Abbildung 3.2: Abhängigkeit des Membranpotentials einer Rezeptorzelle (Innenohr von *Rana catesbeiana*) von der Auslenkung der Spitze ihres Haarbündels nach Hudspeth und Corey (1977). Die Charakteristik ist asymmetrisch bzgl. der Position des ungestörten Bündels, aber über einen weiten Bereich bis ca. 5° linear in positiver (depolarisierender) Richtung.

der Bestimmung der Quelle einer Oberflächenwelle keine Rolle zu spielen (Görner und Mohr 1989) und kann auch in Ableitungen der primären sensorischen Afferenzen kaum nachgewiesen werden (Elepfandt und Wiedemer 1987; Zittlau et al. 1986).

3.2.3 Eigenschaften der Sinneszellen

Einen gründlichen Überblick über die Eigenschaften der Haarsinneszellen bieten Russel (1981) und Hudspeth (1983). Die Zellen sind typisch für die vestibulären, auditorischen und Seitenliniensysteme der Wirbeltiere. Sie besitzen bei *Xenopus* ein Bündel von „Härchen“ oder *Stereozilien*, die nach oben in die Cupula ragen und von einer Seite des Bündels zur anderen hin länger werden. An der längeren Seite wird das Bündel durch eine besondere Organelle, das *Kinozilium*, abgeschlossen, das sich durch seinen Bau deutlich von ersteren unterscheidet.



Da die Zilien relativ unflexibel sind, bewirkt eine Auslenkung der Spitze des Bündels eine Scherung an der Basis, auf die die Zelle sehr empfindlich (Schwelle bei ca. 10^{-3} Winkelgraden nach Hudspeth (1983)) mit einer Änderung ihres Membranpotentials reagiert, und zwar in der Art und Weise, daß eine Scherung gegen das Kinozilium Depolarisation hervorruft, während eine Auslenkung in Gegenrichtung zur Hyperpolarisation führt. Die Messungen von Hudspeth und Corey (1977) an Haarzellen aus dem Innenohr des Ochsenfrosches zeigen im üblichen Arbeitsbereich in depolarisierender Richtung einen weitgehend linearen Zusammenhang zwischen Auslenkung und Rezeptorpotential (vgl. Abb. 3.2), während bei Hyperpolarisation sehr schnell Sättigung eintritt. Die Sinneszellen einer Cupula gehören zu etwa gleichen Teilen zu zwei Populationen, die maximale Sensibilität aufweisen für Scherung entlang der kurzen Halbachse der Cupula, wobei die eine Gruppe bei Auslenkung in positiver¹¹ Richtung de-, die andere hyperpolarisiert, und umgekehrt.

3.3 Sensorische Afferenzen und zentrale Bahnen

Die Haarzellen des Seitenliniensystems sind sekundäre¹² Sinneszellen. Die Weiterleitung des aufgenommenen Signals wird von eigenständigen Neuronen übernommen, wobei ein Organ stets von mindestens zweien aus dieser Gruppe versorgt wird. Jeweils eine der beiden afferenten Nervenfasern eines Seitenlinienorgans innerviert spezifisch die Rezeptorzellen mit positiver bzw. negativer Richtungspolarisation, so daß diese in der afferenten Antwort des Organs erhalten bleibt.

3.3.1 Periphere Signalübertragung

Die Übertragung des Rezeptorpotentials auf die afferente Nervenfasern erfolgt in chemischen Synapsen an der Basis der Sinneszelle (Zusammenfassung bei Russel (1981)). Es gibt dabei eine spontane Ausschüttung von Transmitter, von der vermutet wird, daß sie für die Spontanaktivität der Afferenzen mit einer Rate R_0 von

¹¹Dies ist selbstverständlich Definitionssache.

¹²Im Gegensatz zu primären Sinneszellen, die, wiewohl sensibel auf gewisse Reize, selbst Aktionspotentiale erzeugen und diese in eigenen Axonen weiterleiten, mithin also eigenständige Nervenzellen darstellen, handelt es sich bei sekundären Rezeptorzellen um spezialisierte Epithelzellen, die in synaptischem Kontakt mit einer Klasse afferenter Nervenzellen stehen, welche die Erregung ins zentrale Nervensystem weiterleiten.



ca. 5-25 Hz (Elepfandt und Wiedemer 1987) verantwortlich zeichnet. Eine Depolarisation der Rezeptormembran bewirkt verstärkte Transmitterausschüttung, Hyperpolarisation verringert sie. Der Neurotransmitter erzeugt postsynaptisch ein erregendes Potential (EPSP¹³), das vermutlich an verschiedenen Stellen der ein Organ innervierenden Nervenfasern ein Aktionspotential auslösen kann, welches dann ins Zentralnervensystem weitergeleitet wird.

Ableitungen der Afferenzen ermöglichen es, die Transfereigenschaften des Rezeptors als Gesamtsystem zu bestimmen. Hierzu wurden eine Reihe von Messungen angestellt. Görner (1963), Harris und Milne (1966) sowie Streljoff und Honrubia (1978) bestimmten die Rate der auftretenden Aktionspotentiale bei Stimulation eines Organs mit Strömungen konstanter Geschwindigkeit v_i , was einer konstanten Auslenkung der Cupula entspricht. Die Ersteren fanden, daß die Feuerrate¹⁴ dabei dem Logarithmus¹⁵ der Strömungsgeschwindigkeit proportional sei, während Streljoff und Honrubia (1978) einen linearen Zusammenhang zwischen Geschwindigkeit und Feuerrate ermittelten.

Eine Reizung mit oszillierenden Strömungen bewirkt bei niedrigen Reizamplituden zunächst eine Modulation der Spontanfeuerrate (Elepfandt und Wiedemer 1987; Kroese et al. 1978; Streljoff und Honrubia 1978). Die Synchronisation¹⁶ wächst wiederum mit dem Logarithmus der Reizamplitude an, ohne die mittlere Anzahl der während einer Periode auftretenden Spikes zu verändern. Bei höheren Amplituden tritt während der inhibierenden Phase zeitweise völlige Unterdrückung der Spontanaktivität ein, während nunmehr die mittlere Feuerrate mit dem Logarithmus der Reizamplitude wächst.

Diese beiden Effekte zusammengenommen haben zur Folge, daß die Spike-Rate R_e während der exzitatorischen Phase einer Periode über den gesamten dynamischen Bereich¹⁷ (ca. 80 dB) eine logarithmische Abhängigkeit zeigt (Ele-

¹³engl. *excitatory postsynaptic potential*

¹⁴Feuern nennt man das Auftreten eines Aktionspotentials in einem Neuron.

¹⁵Die Abhängigkeit der Rezeptoranwort vom Logarithmus der Stärke des adäquaten Reizes ist eine in der Sinnesphysiologie häufig auftretende Erscheinung, die psychophysikalisch gerne mit den Gesetzen von Weber und Fechner über die Abhängigkeit der Empfindung vom Reiz in Zusammenhang gebracht wird.

¹⁶Ein Maß für die mittlere Abweichung der Feuerzeiten vom Mittelwert derselben (d.h. vom Zeitpunkt maximaler Stimulation) und damit für den Grad der Phasenkopplung.

¹⁷Dynamischen Bereich nennt man den Bereich der Reizamplitude zwischen Schwelle und Eintritt der Sättigung eines Rezeptors.

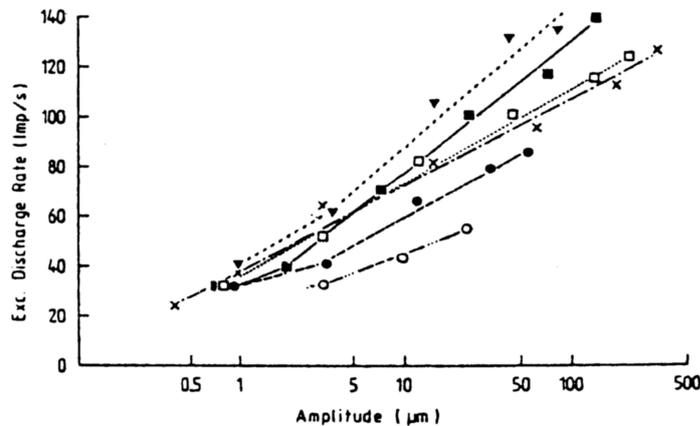


Abbildung 3.3: Abhängigkeit der Feuerrate der sensorischen Afferenzen während der 30% maximaler Auslenkung einer Periode vom Logarithmus der Amplitude einer einfallenden Welle nach Elefant und Wiedemer (1987). Es wird ein linearer Zusammenhang behauptet, der sich aber wegen der geringen Zahl an Meßpunkten kaum beweisen läßt.

pfant und Wiedemer 1987). Wenn v_0 die Geschwindigkeitsschwelle bezeichnet, ab der der Rezeptor überhaupt reagiert, und c_R die Proportionalitätskonstante, läßt sich das folgendermaßen darstellen (siehe auch Abb. 3.3)

$$R_e = R_0 + c_R \log_{10} \frac{v_i}{v_0} . \quad (3.7)$$

Die Wahl der exzitatorischen Feuerrate als Parameter scheint mir diskussionswürdig, jedoch kann daraus unter gewissen Voraussetzungen gefolgert werden, daß in dieser Reizsituation die Amplitude über einen weiten Bereich logarithmisch in einem einzigen, dem System zugänglichen Parameter kodiert ist, nämlich in der kombinierten momentanen Feuerwahrscheinlichkeit $R(t)$ der beiden Afferenzen unter Berücksichtigung ihrer unterschiedlichen Vorzugsrichtungen anhand unterschiedlicher Vorzeichen. Dies wird in Anhang A genauer ausgeführt.

Den Daten von Elefant und Wiedemer (1987) zufolge liegt die Schwelle v_0 im Bereich¹⁸ von einigen $10^{-7} \frac{\text{m}}{\text{s}}$ bei Frequenzen unterhalb von 30 Hz. Nur wenige

¹⁸Die Schwellen sind gegeben als Auslenkung an der Wasseroberfläche. Eine grobe Bereichsangabe erfolgt deshalb, weil wir die genaue Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der Oberflächenamplitude wegen der Einflüsse von Froschkörper und Grenzschicht nicht kennen, und die Werte zudem frequenzabhängig schwanken.



Einheiten scheinen auf höhere Frequenzen zu reagieren. c_R wird mit 30-40 Hz angegeben.

Es wurde also gezeigt, daß die Transfercharakteristik eines Neuromasten nichtlinear ist. Weiter kann nach dem, was in den vorangegangenen Abschnitten dieses Kapitels gesagt wurde, vermutet werden, daß die Quelle dieses Verhaltens an der afferenten Synapse zu suchen ist. Außerdem wurde gezeigt, daß wesentliche Parameter in spezifischen Reizsituationen logarithmisch von der Amplitude des Reizes abhängen, während die Frequenz aufgrund der Phasenkopplung der Antwort im Zeitverlauf kodiert ist. Nun zeigen aber Messungen von Streljoff und Sokolich (1988) sowie Oed (1995), daß in modifizierter Reizsituation, nämlich bei Stimulation mit einer Überlagerung zweier monofrequenter Wellen, der logarithmische Zusammenhang zwischen Reizamplitude und Antwort nicht länger aufrechtzuerhalten ist. Das Problem einer adäquaten Transferfunktion für alle Reizsituationen ist bisher ungelöst.

3.3.2 Zentrale Signalpfade

Die Afferenzen der einzelnen Organe werden auf jeder Körperseite in zwei Nerven zusammengefaßt, dem anterioren bzw. posterioren Seitenliniennerven, deren Projektionsgebiet im Hirnstamm, genauer ausschließlich ipsilateral in der Flügelplatte der Medulla entlang des vierten Ventrikels liegt. Dies kann man durch elektrophysiologische Methoden (Plassmann 1980) und verschiedene Färbetechniken (Lowe und Russell 1982; Altman und Dawes 1983; Will et al. 1985a) zeigen. Zur Anatomie des Hirnstammes, Nomenklatur und Zytoarchitektur der einzelnen Kerne verweise ich auf Nikundiwe und Nieuwenhuys (1983).

Charakteristisch für die Projektionen der primären sensorischen Afferenzen ist die deren großräumige Verzweigung, innerhalb des Seitenlinienlappens¹⁹. Die Projektionsareale aller afferenten Seitenlinienfasern, jener im anterioren wie im posterioren Seitenliniennerven, sind identisch und überlappen beinahe vollständig (vgl. Abb. 3.5).

Altman und Dawes (1983) sowie Will et al. (1985a) glauben in unterschiedlichen anatomischen Details Hinweise für eine funktionelle Unterteilung dieser

¹⁹Dieser setzt sich zusammen aus einem feinen Netzwerk von Axonen der primären und Dendriten der sekundären Neurone, dem sog. Neuropil, sowie dem eigentlichen Seitenlinienkern, der die Somata der sekundären Neurone enthält.



3.3. Sensorische Afferenzen und zentrale Bahnen

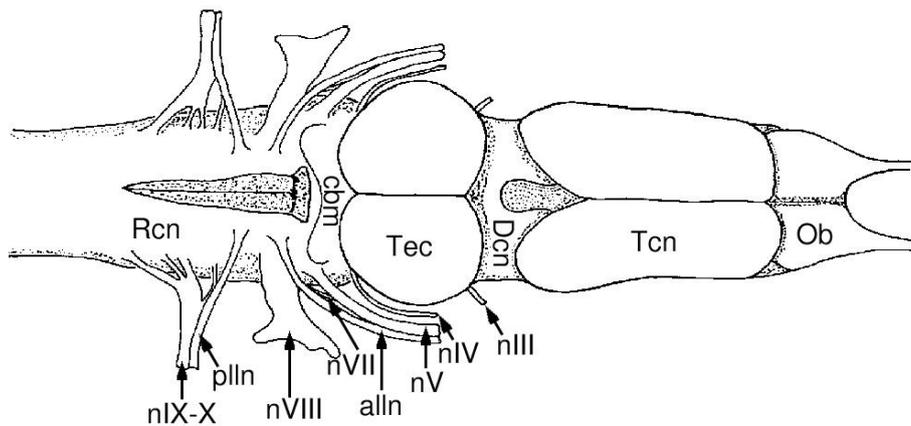


Abbildung 3.4: Dorsale Ansicht des Gehirns eines erwachsenen Krallenfrosches nach Lowe (1986). Römische Ziffern bezeichnen die jeweiligen Cranialnerven; außerdem sind folgende Abkürzungen verwendet: Rcn - Rauten- oder Hinterhirn (Rhombencephalon, umfaßt die Medulla), cbm - Kleinhirn (Cerebellum), Tec - Tectum (bildet mit dem Torus semicirculatis und dem Tegmentum das Mittelhirn (Mesencephalon)), Dcn - Zwischenhirn (Diencephalon), Tcn - Endhirn (Telencephalon), Ob - Riechlappen (Bulbus olfactorius), pll - posteriorer Seitenliniennerv, all - anteriorer Seitenliniennerv

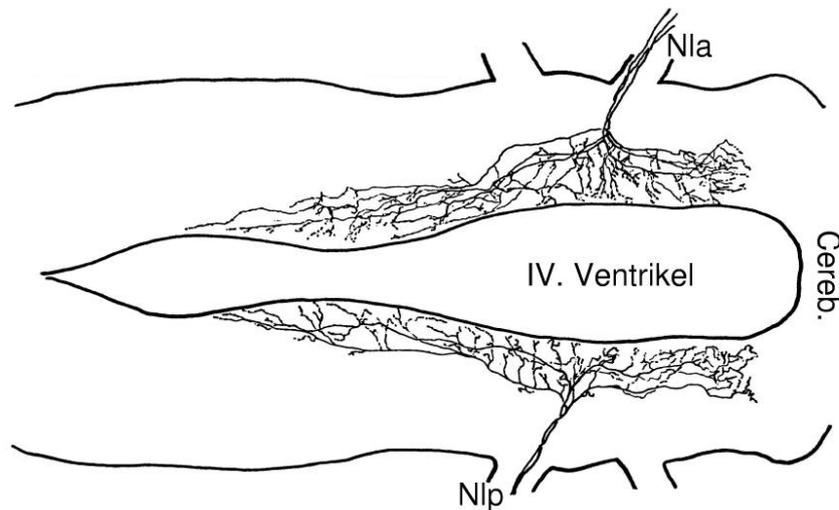


Abbildung 3.5: Die Verzweigungsmuster des anterioren (oben, Nla) und posterioren (unten, Nlp) Seitenliniennerven im Seitenlinienlappen der Medulla nach Will et al. (1985a). Sie sind nahezu identisch.



Region zu finden. Bei Will et al. (1985a) wird diese Vermutung vor allem durch die Projektionen der jeweiligen sekundären Neurone gestützt, so daß sie eine Unterteilung des Seitenlinienlappens in drei bis vier Unterkerne vorschlagen, wobei der große zentrale Teil (*lateral line nucleus*) bezüglich Verzweigungsmuster, Zytoarchitektur und sekundärer Projektionen größtenteils homogen erscheint. Den postulierten funktionellen Einheiten werden jedoch keine spezifischen Aufgaben zugewiesen.

Bereits die vorgenannten Studien und vor allem die Arbeit von Will et al. (1985b) beschreiben außerdem die sekundären Projektionen der Neurone des Seitenlinienkerns. Die prominentesten Verbindungen bestehen in den kontralateralen Seitenlinienkern und in den Nucleus magnocellularis bzw. den Nucleus principalis (Lowe 1986) des kontralateralen Torus semicircularis. Letztere wurden auch von Zittlau et al. (1986) in Ableitungen aus einzelnen Einheiten gefunden. Daneben existiert auch eine schwächer ausgeprägte, direkte Verbindung in den ipsilateralen Torus.

Was die Projektion in die gegenüberliegende Medulla angeht, so erstreckt sich die Terminalregion der Fasern aus bestimmten Bereichen ipsilateral auf die ihnen räumlich korrespondierenden Areale kontralateral. Auch im Bezug auf die Projektion in den Torus (ipsi- und kontralateral) wird eine Zuordnung von Ursprungsgebiet in der Medulla und Projektionsareal im Mittelhirn berichtet (Will et al. 1985b; Lowe 1986; Altman und Dawes 1983). Räumlich begrenzte Lesionen des Hauptprojektionsgebietes, des contralateralen Torus also, führen zu Lokalisierungsfehlern in bestimmten Winkelbereichen ipsilateral (Elepfandt 1989), was ebenfalls darauf hindeutet, daß bereits auf dieser Ebene der Signalverarbeitung eine Art neuronale Karte der Wasseroberfläche besteht. Zittlau et al. (1986) fanden bei Ableitungen in dieser Region keine Richtungssensitivität der einzelnen Einheiten, jedoch wurden nur neun verschiedene Einheiten aus dem Torus gemessen, so daß eine solche nicht kategorisch auszuschließen ist. Zusammen mit der vorgenannten Beobachtung einer gewissen Zuordnung bestimmter Areale des Seitenlinienkerns zu diesen Bereichen läßt sich nicht ausschließen, daß bereits auf der Ebene der Medulla bestimmte Regionen des Seitenlinienkerns spezifische Richtungen auf der Wasseroberfläche kodieren. Leider gibt es weder Ableitungen unter realistischen Reizbedingungen noch Lesionsexperimente für die Medulla, so daß man hier nur auf die neuroanatomischen Daten bauen kann. Daher kann man über die Art der Informationsverarbeitung größtenteils nur spekulieren.



Zweifelsfrei nachgewiesen ist eine neuronale Karte der Wasseroberfläche, das heißt eine Ansammlung von Neuronen, die spezifisch auf Reize aus einer bestimmten Richtung reagieren, wobei benachbarte Zellen sensibel sind für Reize aus benachbarten Richtungen, in einer weiteren Station der aufsteigenden Seitenlinienbahn, dem Tectum opticum (Zittlau et al. 1986) (siehe Abb. 3.6). Diese ist eindimensional; die Einheiten sind sensitiv auf Seitenlinienreize aus bestimmten Richtungen aber nahezu beliebigen Abständen. Die Zellen zeigen keine Phasenkopplung an den Stimulus.

Das Tectum erhält Informationen aus dem Seitenliniensystem über eine topologisch organisierte, stark ausgeprägte Projektion aus dem ipsilateralen Torus, in geringem Maße auch aus dem kontralateralen Torus sowie direkt aus den ipsi- und kontralateralen Seitenlinienkernen der Medulla (Zittlau et al. 1988). Ob es eine zentrale Schaltstelle für die Verarbeitung von Seitenlinieninformation oder einen Seitenzweig von untergeordneter Bedeutung bildet ist unklar.

Im Gegensatz zum Torus, in welchem eine Lesion der kontralateralen Seite die Lokalisation ipsilateral vollständig ausschaltet (Elepfandt 1989) und man somit von einer lateralisierten Representation der Umgebung ausgehen muß, ist in beiden tectalen Hälften die gesamte Wasseroberfläche kodiert. Neben den reinen Seitenlinieneinheiten existieren hier auch bimodale²⁰ Einheiten, die sowohl optisch wie über das Seitenliniensystem gereizt werden können sowie rein visuell zu reizende Zellen. Die visuellen rezeptiven Felder der ersteren liegen an der Wasseroberfläche, während jene der letzteren über der Wasseroberfläche liegen. Diese visuell zu reizenden Zellen bilden eine Karte, wobei ihre rezeptiven Felder jenen der darunterliegenden Seitenlinieneinheiten entsprechen (Claas 1993).

Außerdem gibt es Verbindungen zu einer großen Anzahl weiterer Hirnareale, z.B. aus der Terminalregion der vestibulären Afferenzen (Zittlau et al. 1988). Im Tectum konvergieren also die Informationen unterschiedlicher Modalitäten, vermutlich um sie in eine motorische Reaktion umsetzen zu können, was diesem Bereich eine Rolle als sensomotorisches Interface (Elepfandt 1989) zuschreiben würde. Man kann also davon ausgehen, daß spätestens auf dieser Ebene die Information extrahiert ist, die in den Spiketrains der sensorischen Afferenzen vorhanden ist.

²⁰Zellen, die auf Reizung unterschiedlicher Sinne reagieren.

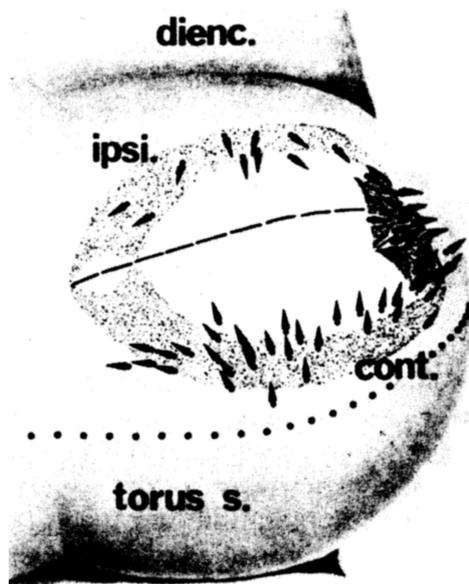
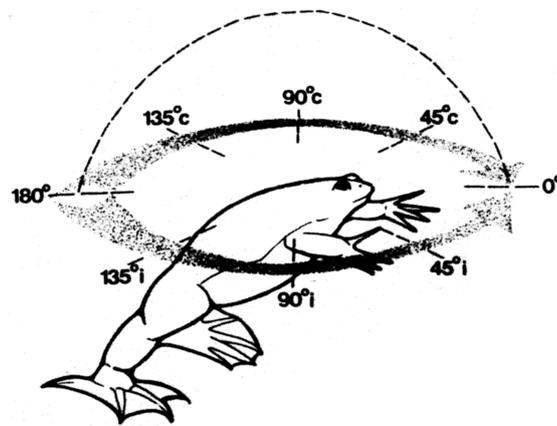


Abbildung 3.6: Seitenlinienkarte im Tectum opticum. Die untere Abbildung zeigt das Tectum in der Draufsicht nach Zittlau et al. (1986). Auf der Oberfläche sind Pfeilchen eingetragen, deren Basis die Position einer richtungsselektiven Einheit markiert, während die Spitze die Ausrichtung des rezeptiven Feldes verdeutlicht. Zu diesem Zweck sind die beiden Pfeile sowie die gestrichelte Mittellinie aus der Abbildung der Umgebung (oben) übernommen. Die medial gelegenen, ipsilaterale Richtungen anzeigenden Einheiten sind wesentlich seltener.

Teil II

Signalverarbeitung

Kapitel 4

Mathematischer Grundriß des Modells

Im Sinne der Kommunikations- und Informationstheorie behandelte der erste Teil dieser Arbeit die Eigenschaften des Übertragungskanals, der ein potentiell biologisch interessantes Signal von der Quelle auf den Eingang der Signalverarbeitung des Frosches überträgt, d.h. seine primären sensorischen Afferenzen. Es stellt sich allerdings die interessante Frage, was es denn genau ist, dieses biologisch interessante Signal, das übertragen wird.

4.1 Problemstellung

Um das herauszufinden lohnt ein Blick auf die Leistungen des Seitenliniensystems von *Xenopus*. Verhaltensexperimente zeigen, daß die Lokalisierung der Quelle einer Ringwelle mit einer Genauigkeit von maximal ca. 5° möglich ist (Elepfandt 1982); außerdem gibt es Hinweise, daß die Entfernung in gewissem Grad abgeschätzt werden kann (Buschmann 1984; Claas und Münz 1996). Im Zusammenhang mit der Frage nach der Art der aus dem Wellenmuster extrahierten Information scheint am aufschlußreichsten die Fähigkeit zur Unterscheidung und Erkennung von Wellenmustern.

Xenopus kann auf Oberflächenwellen bestimmter Frequenzen konditioniert werden (Elepfandt 1985, 1989). Frequenzunterschiede bis zu 4% der Konditionierungsfrequenz können vom Tier wahrgenommen werden. Diese Fähigkeit verschlechtert sich nicht mit zunehmendem zeitlichen Abstand von der Lern-



phase¹ (Elepfandt 1986b). Die einzelnen Seitenlinienorgane reagieren auf ein breites Frequenzspektrum und weisen zudem alle die gleiche Antwortcharakteristik auf. Anders als im auditorischen System der Säugetiere, das mit der Cochlea über einen peripheren Frequenzanalysator verfügt, ist die gesamte Information in unserem Fall in den phasengekoppelten Antworten aller primärer Afferenzen gemeinsam kodiert und muß komplett zentralnervös extrahiert werden.

Bei gleichzeitiger Stimulation mit der gelernten und einer anderen Testfrequenz reagiert *Xenopus* mit der üblichen Drehung auf eine Quelle zu, wobei er jedoch spezifisch die im Konditionierungsprozess belohnte Frequenz wählt (Elepfandt 1986a). Diese Fähigkeit verlangt eine Analyse des einfallenden Wellenfeldes, welches ja aus lokalen Überlagerungen der unterschiedlichen Wellenmuster besteht, die von den verschiedenen Quellen erzeugt werden, aufgelöst nach den Charakteristika der einzelnen Ringwellen und deren Ursprungsort. Eine Möglichkeit hierzu wäre die zentralnervöse Rekonstruktion des Anregungsmusters an unterschiedlichen Punkten der Wasseroberfläche. Anders ausgedrückt, nach abgeschlossener Verarbeitung in den sensorischen Kernen des Zentralnervensystems weiß *Xenopus* was unter welchem Winkel auf der Wasseroberfläche passiert.

Kehren wir zur Frage nach der transmittierten Information zurück. Wenn das Anregungsmuster *an der Quelle* zentralnervös rekonstruiert werden kann und gleichzeitig Information über den Ort der Quelle vorhanden ist, muß beides, wenn auch in kodierter Form, übertragen worden sein.

Physikalisch gesehen besteht, wie im ersten Teil gezeigt, eine quantifizierbare Kopplung zwischen einer Störung an einem Punkt \mathbf{p} der Wasseroberfläche, beschrieben durch eine Funktion $x(\mathbf{p}, t)$, und z.B. der Strömungsgeschwindigkeit $\mathbf{v}_i(t)$ des Wassers in der Nähe² eines Seitenlinienorgans am Punkt \mathbf{r}_i . Mathematisch ist dieser Zusammenhang zu erfassen durch ein Funktional F , welches die Funktion x auf \mathbf{v}_i abbildet. Die weiteren Teilschritte der Übertragung, vom Wasservolumen über die Grenzschicht auf die Cupula, von der Cupula auf die Haarsinneszellen und von dort auf die primären Afferenzen, unterscheiden sich darin nicht vom gerade genannten Beispiel, die Mechanismen sind nur mitunter noch nicht annähernd so gut verstanden.

¹Diese Fähigkeit ist vergleichbar mit dem seltenen absoluten Gehör beim Menschen, d.i. das Wiedererkennen der absoluten Tonhöhe eines bestimmten Tons.

²Die Strömungsgeschwindigkeit unmittelbar an der Cupula wird durch die ausgebildete Grenzschicht sowie durch Form und Lage des Fröschkörpers modifiziert.



Für uns stellt diese Kopplung nun nichts anderes dar als eine dem Kanal inhärente Form der Kodierung von Information, wie sie an der Quelle entsteht. Aufgabe der Signalverarbeitung muß es sein, aus den erhaltenen Signalen die an der Quelle erzeugte Information zu extrahieren. Um den Empfang entsprechend deuten zu können, benötigt das zentrale Nervensystem von *Xenopus* den Dekodierungsschlüssel, d.h. das kodierende Funktional muß umgekehrt werden, um das ursprüngliche Signal zu rekonstruieren. Ein zusätzliches Problem ergibt sich dadurch, daß der Kanal keineswegs ideal ist, sondern mit verschiedenen Rauschmechanismen behaftet ist. Es wären dann also die folgenden Fragen zu stellen:

1. Wie sieht das dekodierende Funktional aus?
2. Wie wird das allgegenwärtige Rauschen behandelt?
3. Wie wird die Signalverarbeitung biologisch implementiert?
4. Auf welche Art und Weise erlangt *Xenopus* die zur Dekodierung benötigte Information (den Schlüssel)?

Da bisher keine Krallenfrösche mit Papier und Bleistift beobachtet wurden, die verzweifelt versucht hätten, den Transfermechanismus zu enträtseln, müssen wir davon ausgehen, daß der Schlüssel entweder im Zuge eines Lernprozesses entsteht oder genetisch angelegt ist.

4.2 Minimalmodell

Um diese Fragen zu beantworten möchte ich zunächst das Problem rein mathematisch analysieren und Franosch et al. (2003) folgend ein Minimalmodell erstellen, das in der Lage ist, die Beobachtungen aus Verhaltensexperimenten zu erklären. Dieses Vorgehen erscheint sinnvoll im Licht der schütterten neuronatomischen und elektrophysiologischen Daten zu den entscheidenden Kernen, insbesondere in der Medulla. Die Realisierung unter Berücksichtigung der bekannten biologischen Tatsachen stößt gewisse Erweiterungen dieses Modells an, die in den folgenden Kapiteln diskutiert werden.



4.2.1 Übertragungsfunktion

Wie bereits erwähnt modellieren wir die Wasseroberfläche im für uns interessanten Amplitudenbereich (≤ 0.3 mm) als lineares, zeitinvariantes System (Lamb 1907). Daher kann die Antwort $y_i(t)$ des Systems am Ort des Organs i auf eine Anregung $x^{\mathbf{p}}(t)$ an einem beliebigen Punkt der Wasseroberfläche \mathbf{p} beschrieben werden durch die Faltung des Eingangssignals mit der sogenannten Impulsantwort³ $h_i^{\mathbf{p}}(t)$

$$y_i(t) = (h_i^{\mathbf{p}} \star x^{\mathbf{p}})(t) = \int_{-\infty}^{\infty} h_i^{\mathbf{p}}(\tau) x^{\mathbf{p}}(t - \tau) d\tau . \quad (4.1)$$

Man kann die Anregung $x^{\mathbf{p}}$ mit der Geschwindigkeit eines Erregerstempels mit Radius r_0 am Punkt \mathbf{p} und damit der Normalgeschwindigkeit $v_z(\mathbf{p}_0, t)$ des Wassers an dessen Rand identifizieren. Die uns interessierende Antwort y_i des Systems ist die Strömungsgeschwindigkeit des Wassers am jeweiligen Seitenlinienorgan. Die Erregung ist in jedem Fall eine skalare Größe⁴. Dagegen hat die Strömungsgeschwindigkeit eigentlich vektorielle Charakter, wobei jede Komponente ihre eigene Impulsantwort besitzt. Bei der Übertragung auf das Organ am Ort \mathbf{p}_i wird jedoch auf dessen Vorzugsrichtung \mathbf{c}_i projiziert,

$$y_i(t) = \mathbf{v}(\mathbf{p}_i, t) \cdot \mathbf{c}_i \quad (4.2)$$

$$\|\mathbf{c}_i\| = 1 , \quad (4.3)$$

so daß auch die Antwort skalar und die Impulsantwort eine Linearkombination der Komponenten-Impulsantworten ist. Da nicht klar ist, welche Rolle die Richtungsselektivität der Organe spielt (vgl. Abschnitt 3.2.2), und sich zudem der zu entwickelnde Formalismus als von der Wahl der Geschwindigkeitskomponente unabhängig erweist, wollen wir annehmen, daß sämtliche Organe die Normalkomponente der Strömung messen ($\mathbf{c}_i = \mathbf{e}_z$)

$$y_i(t) = v_z(\mathbf{p}_i, t) . \quad (4.4)$$

³Die Antwort des Systems auf eine Anregung mit einem Dirac-Impuls $\delta(t)$.

⁴Der Stempel bewegt sich ausschließlich senkrecht zur Wasseroberfläche.



Die explizite Form der Impulsantwort $h_i^{\mathbf{P}}$ ist uns noch unbekannt. Es soll im folgenden

$$H_i^{\mathbf{P}}(\omega) := \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{+\infty} h_i^{\mathbf{P}}(t) e^{-i\omega t} dt \quad (4.5)$$

die sog. Übertragungsfunktion und Fourier-Transformierte von $h_i^{\mathbf{P}}$ bezeichnen. Für andere Funktionen der Zeit, insbesondere für $x^{\mathbf{P}}$ und $X^{\mathbf{P}}$ bzw. y_i und Y_i , gelte eine entsprechende Konvention. Der Faltungssatz (Bronstein und Semendjajew 1984) liefert uns die Aussage, daß die Faltung $(h_i^{\mathbf{P}} \star x^{\mathbf{P}})(t)$ im Fourier-Raum in ein einfaches Produkt der Fourier-Transformierten $H_i^{\mathbf{P}}(\omega) X^{\mathbf{P}}(\omega)$ überführt wird. Damit lautet Gleichung (4.1) in der Frequenz-Domäne

$$Y_i(\omega) = H_i^{\mathbf{P}}(\omega) X^{\mathbf{P}}(\omega) . \quad (4.6)$$

Die Übertragungsfunktion gibt also die Antwort des Systems auf zeitharmonische Erregungen bei der jeweiligen Frequenz an. Aus Kapitel 2 kennen wir für den Fall einer zylindersymmetrischen, zeitharmonischen Anregung Gleichung (2.111), die es uns erlaubt die Normalkomponente der Strömungsgeschwindigkeit an beliebigen Punkten des Wasservolumens zu berechnen, so auch bei \mathbf{p}_i in einer Tiefe z_i und Entfernung $r_i := \|\mathbf{p}_i - \mathbf{p}\|$ vom Zentrum des Erregerstempels oder bei \mathbf{p}_0 irgendwo an dessen Rand (Entfernung r_0 vom Zentrum, Tiefe 0)

$$v_z(\mathbf{p}_i, t) = k \Phi'_0 \sqrt{\frac{2}{\pi k r_i}} \exp \left[k z_i - \frac{r_i}{\kappa} + i(k r_i - \omega t) \right] \quad (4.7)$$

$$v_z(\mathbf{p}_0, t) = k \Phi'_0 \sqrt{\frac{2}{\pi k r_0}} \exp \left[-\frac{r_0}{\kappa} + i(k r_0 - \omega t) \right] . \quad (4.8)$$

Für deren Maximalamplituden, d.h. die Fourier-Komponenten $V_z(\mathbf{p}_i, \omega)$ und $V_z(\mathbf{p}_0, \omega)$, ergibt sich dann

$$V_z(\mathbf{p}_i, \omega) = \sqrt{\frac{r_0}{r}} \exp \left[k z_i - \frac{r_i - r_0}{\kappa} + i k (r_i - r_0) \right] V_z(\mathbf{p}_0, \omega) . \quad (4.9)$$

Identifiziert man die linke Seite dieser Gleichung mit $Y_i(\omega)$ und $V_z(\mathbf{p}_0, \omega)$ mit der Erregung $X^{\mathbf{P}}(\omega)$, so ist die Frage nach der Übertragungsfunktion gelöst. Sie

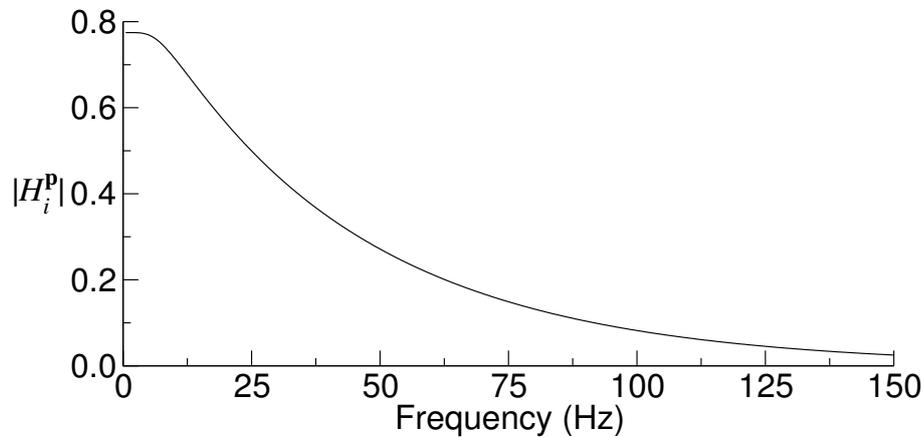


Abbildung 4.1: Betrag der Übertragungsfunktion $|H_i^P|$ in Abhängigkeit von $f = \omega/2\pi$ bei einer Entfernung von Quelle zu Organ von 8 cm ohne Berücksichtigung der Körperdämpfung.

lautet unter den im Abschnitt 2.4 gemachten Einschränkungen

$$H_i^P(\omega) = \sqrt{\frac{r_0}{r}} D_{\Delta\varphi} \exp \left[k(\omega) z_i - \frac{r_i - r_0}{\kappa(\omega)} + ik(\omega)(r_i - r_0) \right]. \quad (4.10)$$

Der gegenüber Gleichung (4.9) zusätzliche Faktor $D_{\Delta\varphi}$ trägt der Dämpfung durch den Froschkörper Rechnung (vgl. Abschnitt 3.1.1). Ist $\Delta\varphi$ der Winkel, der von der Richtung des Seitenlinienorgans und jener der Wellenquelle, mit dem Zentrum des Frosches als Bezugspunkt für beide, gebildet wird, so lautet eine mögliche Form (Franosch et al. 2003)

$$D_{\Delta\varphi} = 10^{-2|\Delta\varphi|/\pi}, \quad (4.11)$$

welche die von Elepandt und Wiedemer (1987) gemessene Schwächung um bis zu 40 dB beschreibt.

Aufgrund der Linearität des Systems ergibt die Systemantwort für mehrere Quellen X^P an unterschiedlichen Orten $\mathbf{p} = \mathbf{p}_1, \dots, \mathbf{p}_n$ als Summe der Ein-

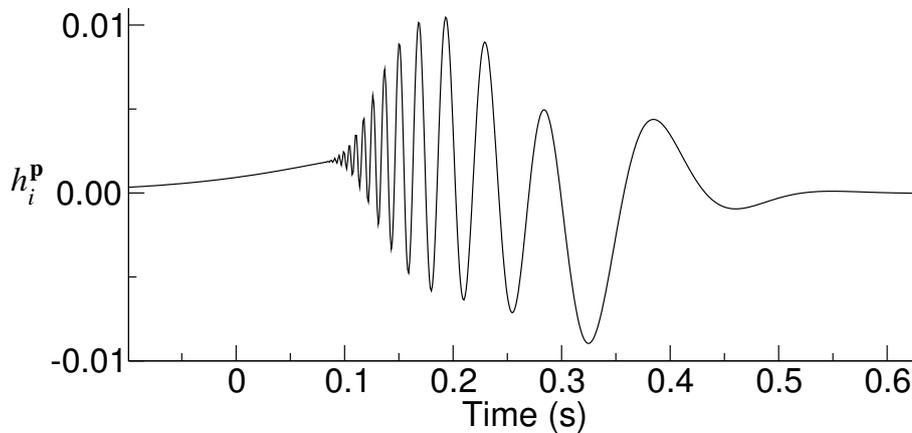


Abbildung 4.2: Impulsantwort h_i^P für die Situation aus Abb. 4.1. Man beachte die geringe Nichtkausalität, $h_i^P(t) \neq 0$ für $t < 0$. Der Grund hierfür ist, daß h_i^P als Fourier-Rücktransformation einer *genäherten* Übertragungsfunktion berechnet wird. Man kann also kaum erwarten, daß das Ergebnis exakt der sehr wohl kausalen wirklichen Impulsantwort entspricht. Wie erwartet erreichen hohe Frequenzen das Organ zu einem sehr frühen Zeitpunkt und stark gedämpft. Auch sehr niedere Frequenzen (< 5 Hz) breiten sich schnell aus (vgl. Abb. 2.2), während Frequenzen im Bereich der minimalen Gruppengeschwindigkeit (um 6,4 Hz) zuletzt ankommen.

zelantworten

$$Y_i(\omega) = \sum_{\mathbf{p}} H_i^P(\omega) X^P(\omega) . \quad (4.12)$$

Die Impulsantwort, die sich als Rücktransformation der genäherten Transferfunktion (4.10) ergibt ist notwendig reell, da $H_i^P(\omega) = H_i^{P*}(\omega)$, wobei die komplex Konjugierte zu $H_i^P(\omega)$ bezeichnet. Alle weiteren linearen Effekte, die von uns hier nicht berücksichtigt wurden, können einfach in das Modell integriert werden, indem man die Transferfunktion entsprechend anpaßt.

4.2.2 Signalerzeugung

Wir nehmen an, daß sowohl die Erzeugung des Eingangssignals wie auch des Rauschens, mit dem die Meßwerte behaftet sind, voneinander statistisch unabhängige, stationäre und reelle Normalprozesse mit Mittelwert Null sind. Zu



deren Eigenschaften siehe Papoulis (1991). Betrachten wir als Beispiel das Signal $x^{\mathbf{P}}(t)$. Ein solcher Prozeß erfüllt folgende Kriterien:

1. Die kombinierte Wahrscheinlichkeitsverteilung $p[x^{\mathbf{P}}(t_1), \dots, x^{\mathbf{P}}(t_N)]$ für alle t_1, \dots, t_N und N ist eine N -dimensionale Normalverteilung. Der Prozeß wird daher vollständig beschrieben durch den Mittelwert $\langle x^{\mathbf{P}}(t) \rangle = 0$ und die Kovarianzen $\langle x^{\mathbf{P}}(t) x^{\mathbf{P}}(t + \tau) \rangle$.
2. Für einen beliebigen stationären Prozeß sind Mittelwerte $\langle x^{\mathbf{P}}(t) \rangle$ und Kovarianzen $\langle x^{\mathbf{P}}(t) x^{\mathbf{P}}(t + \tau) \rangle$ nicht betroffen von einer globalen Zeitverschiebung $t \rightarrow t + \Delta t$, $\tau \rightarrow \tau + \Delta t$. Für einen Normal-Prozeß gilt dies für sämtliche Momente; er ist im engen Sinne stationär. Für die Frequenzkomponenten der Fourier-Transformierten gilt dann wechselseitige Unabhängigkeit der Momente, insbesondere der Kovarianzen

$$\langle X^{\mathbf{P}}(\omega_1) X^{\mathbf{P}*}(\omega_2) \rangle = \delta(\omega_1 - \omega_2) |X^{\mathbf{P}}(\omega_1)|^2 . \quad (4.13)$$

Für reele Prozesse wie die unseren gilt die Unabhängigkeit auch für die Real- und Imaginärteile von $X^{\mathbf{P}}$. Die Phasen sind homogen verteilt, die Beträge normalverteilt. Die Varianz dieser Normalverteilung bei Frequenz ω ergibt sich als die Fourier-Transformierte der mittleren Autokorrelation

$$\sigma_x(\omega)^2 = \frac{1}{2\pi} \int \left\langle \int x^{\mathbf{P}}(t) x^{\mathbf{P}}(t + \tau) d\tau \right\rangle e^{-i\omega t} dt . \quad (4.14)$$

3. Die Zufallsvariablen $x^{\mathbf{P}}(t)$ für die Signalgenerierung und $n_i(\tau)$ für das Rauschen sind paarweise statistisch unabhängig für alle t , τ und i , wobei letzterer Index das Organ identifiziert, an dem das Rauschen auftritt. Das mittlere Leistungsspektrum des Rauschens sei mit $\sigma_n(\omega)^2$ bezeichnet. Wir werden weder dem Rauschen noch dem Stimulus eine Dimension zuweisen. Da unser System durchgängig linear ist, gilt das für dimensionslose Größen Gesagte auch für ein reales Problem mit dimensionsbehafteten Größen. Wenn von einer Anregung $x^{\mathbf{P}}(t) = 1$ die Rede ist, so sehe man dies als Angabe in Einheiten, die der typischen Stärke solcher Anregungen angemessen ist.

4.2.3 Wellenform-Schätzer für Einzelpunkte

Wie Eingang dieses Kapitels ausgeführt ist die Rekonstruktion der Wellenform *an der Quelle* aus den Meßwerten an den Seitenlinienorganen eine Möglichkeit, das Verhalten von *Xenopus* zu erklären. Um diese Aufgabe unter verrauschten Umweltbedingungen möglichst gut zu bewältigen eignet sich die Methode der maximierten sog. Wahrscheinlichkeit *a posteriori* (Van der Waerden 1969). Diese erlaubt es, einen Schätzwert $\hat{x}^P(t)$ für die ursprüngliche Wellenform $x^P(t)$ zu konstruieren, der unter der Maßgabe der Meßwerte $y_1(t), \dots, y_{N_o}(t)$ die höchste Wahrscheinlichkeit aufweist (vgl. Anhang B.1), wobei N_o die Zahl der Organe kennzeichne.

Unter den Annahme von stochastischen Prozessen wie im Abschnitt 4.2.2 eingeführt entspricht die Maximierung dieser *a posteriori*-Wahrscheinlichkeit einer Minimierung des Erwartungswertes E_s der quadratischen Abweichung ϵ_s unserer Rekonstruktion von der Wellenform für einen einzelnen Rekonstruktionspunkt⁵

$$E_s := \langle \epsilon_s \rangle = \left\langle \int [\hat{x}^P(t) - x^P(t)]^2 dt \right\rangle \quad (4.15)$$

Eine solche Rekonstruktion läßt sich gewinnen als Summe von Faltungen der Signale y_i mit Rücktransferfunktionen s_i^P

$$\hat{x}^P(t) = \sum_i (s_i^P \star y_i)(t) , \quad (4.16)$$

wie in Anhang B.1 gezeigt. Diese bilden unsere Modellparameter bezüglich derer E_s minimiert werden soll. Die korrekten Rücktransferfunktionen erhalten wir also durch Lösen der Gleichung

$$\frac{\delta E_s}{\delta s_i^P} = 0 . \quad (4.17)$$

Einsetzen von Gleichung (4.16) und Ausführen der Funktionalableitung ergibt

$$\left\langle \int 2 \left[\sum_i (s_i^P \star y_i)(t) - x^P(t) \right] y_j(t - \tau) dt \right\rangle = 0 \quad (4.18)$$

⁵Dieses Modell werde ich als Einzelpunktmodell bezeichnen und den Fehler mit einem Index s (engl. *single point model*) kennzeichnen



unter Berücksichtigung der Tatsache, daß die Ableitung als lineare Operation mit der Mittelwertbildung vertauscht, ebenso wie die im nächsten Schritt anstehende Fourier-Transformation bzgl. τ , die ein Stück Übersichtlichkeit wiederherstellt. Im weiteren Verlauf dieses Abschnitts treten die Funktionen stets im Fourier-Raum auf und besitzen alle das gleiche Argument ω , welches ich der Übersichtlichkeit halber nicht explizit angebe

$$\left\langle \sum_i S_i^{\text{P}} Y_i Y_j^* - X^{\text{P}} Y_j^* \right\rangle = 0 \quad (4.19)$$

Die Größe Y_j^* steht dabei für die komplex Konjugierte von Y_j , was entsprechend für alle anderen komplexen Größen gelten soll. Das Signal am Organ ergibt sich als

$$Y_i = H_i^{\text{P}} X^{\text{P}} + N_i, \quad (4.20)$$

dem Idealsignal und Rauschen, das durch N_i beschrieben wird. Dieses Rauschen kann sowohl extern durch andere Wellenquellen wie auch intern durch den Zufallsmechanismus der Spike-Erzeugung in den Afferenzen erzeugt werden. Wir wollen voraussetzen, daß die N_i auch untereinander statistisch unabhängig sind. Ansonsten besitzen sie die im Abschnitt 4.2.2 vorgestellten Eigenschaften. Es gilt insbesondere für die Kovarianzen

$$\langle |X^{\text{P}}|^2 \rangle = \sigma_x^2 \quad (4.21)$$

$$\langle N_j^* X^{\text{P}} \rangle = 0 \quad (4.22)$$

$$\langle N_j^* N_i \rangle = \delta_{ij} \sigma_n^2. \quad (4.23)$$

Wir setzen Gleichung (4.20) in Gleichung (4.19) ein und benutzen die Unabhängigkeitsannahmen, um die Erwartungswerte zu berechnen. Mit der Definition $\sigma := \sigma_n / \sigma_x$ erhält man

$$H_j^{\text{P}*} \langle |X^{\text{P}}|^2 \rangle = \sum_i \left[H_j^{\text{P}*} H_i^{\text{P}} \langle |X^{\text{P}}|^2 \rangle + H_i^{\text{P}} \langle X^{\text{P}} N_j^* \rangle + H_j^{\text{P}*} \langle X^{\text{P}*} N_i \rangle + \langle N_i N_j^* \rangle \right] \quad (4.24)$$

$$H_j^{\text{P}*} = \sum_i [H_j^{\text{P}*} H_i^{\text{P}} + \delta_{ij} \sigma^2] S_i^{\text{P}} \quad (4.25)$$



Wie sich durch Einsetzen leicht zeigen läßt, wird dieses Gleichungssystem gelöst durch

$$S_i^{\mathbf{p}} = \frac{H_i^{\mathbf{p}*}}{\sum_i |H_i^{\mathbf{p}}|^2 + \sigma^2}, \quad (4.26)$$

ein Resultat das man auch erhält, wenn man mit unseren Annahmen über die Signalerzeugung den optimalen Bayesschen Schätzer ermittelt, wie in Anhang B.1 erläutert wird. Beispiele für die Fourier-Rücktransformierten⁶ dieser Rückübertragungsfunktionen sind in Abb. 4.4 auf Seite 71 gezeigt.

4.2.4 Leistungsfähigkeit des Einzelpunktmodells

Das obige Modell wurde entwickelt um, unter Voraussetzung eines gewissen Modells für Signal- und Rauscherzeugung, nämlich für die Normalprozesse aus Abschnitt 4.2.2, eine optimale Rekonstruktion zu gewährleisten. Das Ergebnis ist ein optimaler Wiener-Filter (Press et al. 1992), definiert durch die Gleichungen (4.16) und (4.26). Beispiele der Leistung unseres Filters zeigt Abb. 4.5.

Ich beschränke mich hier auf die Diskussion der Richtungslokalisierung, da diese experimentell vergleichsweise gut untersucht ist. Die Rekonstruktionspositionen \mathbf{p} werden sich also grundsätzlich auf einem Kreis um *Xenopus* befinden (Abb. 4.3). Arbeitet man mit normierten Transferfunktionen, so ist auch Entfernungsbestimmung über die Rekonstruktionsnorm möglich (Franosch et al. 2004).

Obwohl unser Modell auf die Rekonstruktionsaufgabe optimiert ist, ist es bereits mit diesen Gleichungen möglich, auch eine nach dem Ort aufgelöste Wellenformrekonstruktion zu erlangen. In der Tat fällt die Norm der Rekonstruktion $\|\hat{x}^{\mathbf{p}}\| = \int \hat{x}_i^{\mathbf{p}}(t)^2 dt$ bei verschiedenen angenommenen Winkeln der Quelle $\varphi_{\mathbf{p}}$ immer dann maximal aus, wenn dieser dem tatsächlichen Winkel entspricht, unter dem die Quelle sich befindet. Dies beruht auf der Neigung des Bayesschen Schätzers inkohärente Information als Rauschen zu klassifizieren. Da ein falscher angenommener Winkel die erwarteten Phasenlagen der Signale an den einzelnen Organen gegeneinander verschiebt, widerspricht sich für diesen Fall ein Teil der verfügbaren Information und damit auch ein Teil der Signalleistung. Dieser Anteil wird

⁶Im folgenden werde ich Funktionen dieser Art, ob im Zeit- oder Frequenzraum, als Rücktransferfunktionen bezeichnen.



bei der Rekonstruktion ignoriert und sein Fehlen ist der Grund für die verringerte Rekonstruktionsnorm.

Eine Karte von Neuronen, deren Membranpotentiale nach den Gleichungen (4.16, 4.26) von y_i abhängen, ist in der Lage, zwei gleichzeitig gebotene Reize mit ausreichendem Winkelabstand anhand der Rekonstruktionsnorm zu trennen, und beim jeweils korrekt angenommenen Winkel eine zufriedenstellende Rekonstruktion der dort vorhandenen Wellenform zu liefern. Der notwendige Winkelabstand ist dabei von der Frequenz abhängig. Er beträgt ca. 60° bei unter 10 Hz und ca. 35° bei 15 Hz (Franosch et al. 2004) und ist um ca. 15° geringer, falls die Frequenzen um mehr als 1 Hz auseinanderliegen. Ein Beispiel zeigt Abb. 4.6. Für eine tiefergehende Analyse der Eigenschaften dieses Ansatzes verweise ich auf Sobotka (2002). Die mittlere Signalstärke wird im folgenden, falls nicht explizit anders angegeben, stets der des normalen Teststimulus, einer Sinuswelle mit normierter Amplitude $A_0 = 1$ entsprechen, d.h. es gilt $\sigma_x = \sqrt{1/2}$. Beim gewöhnlichen Rauschniveau $\sigma_n = 0.1$ ergibt sich $\sigma \approx 0.141$.

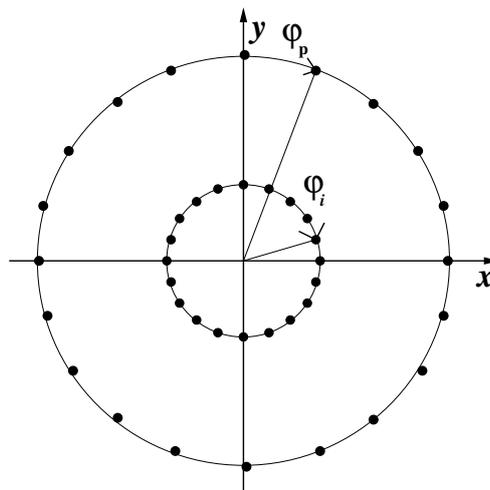


Abbildung 4.3: Geometrie des *Xenopus*-Modells. 180 Organe (nicht alle gezeigt) sind auf einem inneren Kreis von 2 cm Radius äquidistant verteilt und werden durch den Winkel φ_i identifiziert. Die Zahl der Rekonstruktionspositionen N_p entspricht nicht notwendig der Zahl N_o der Organe. Die ersteren befinden sich auf einem weiteren Kreis mit Radius 10 cm und werden über φ_p identifiziert. Die genaue Anordnung der Organe beeinflusst die Fähigkeiten des Modells kaum (Franosch et al. 2003).

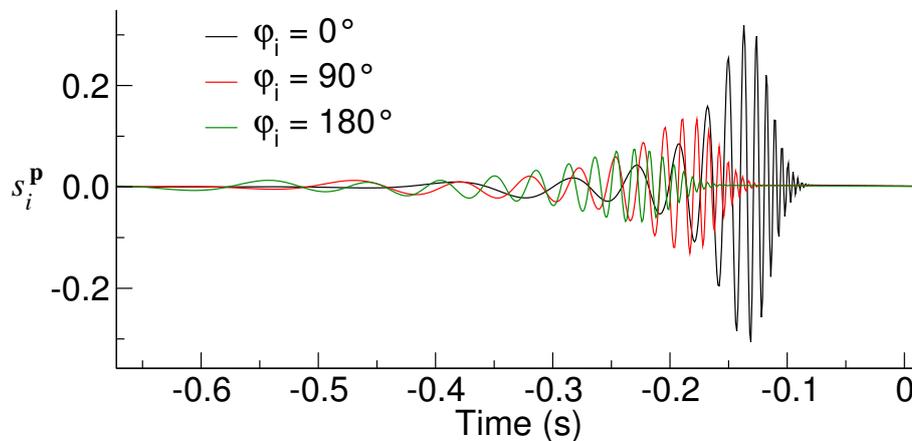


Abbildung 4.4: Rücktransferfunktionen $s_i^{\mathbf{P}}(t)$ nach Gleichung (4.26) ohne Berücksichtigung der Dämpfung durch den Froschkörper. Grundlage ist die in Abb. 4.3 gezeigte Geometrie ($\varphi_{\mathbf{P}} = 0$, $\varphi_i = 0^\circ, 90^\circ, 180^\circ$). Anschaulich gesprochen geben diese Funktionen an, welcher Signalanteil rekonstruiert wird, falls das zugehörige Organ einen δ -Puls rekonstruiert mißt.

4.3 Gesamtfeldrekonstruktion

Das eben dargestellte Modell, basierend auf der punktwweisen Minimierung des quadratischen Fehlers, erfüllt grundsätzlich die Anforderungen, die wir aufgrund der Daten über das Verhalten von *Xenopus* stellen müssen. Es ließe sich auch neuronal implementieren (Sobotka 2002; Franosch et al. 2003). Der dafür notwendige Lernprozeß verlangt allerdings einen Mechanismus, der die Lernfähigkeit gewisser Synapsen abhängig von der Reizsituation ein- und auszuschalten vermag (Abschnitte 5.1.2 und 6.2.3). Durch einen etwas anderen Ansatz kommt man auch ohne diese Annahme aus.

4.3.1 Rücktransferfunktionen

Der minimierte Fehler nach Gleichung (4.15) stellt sicher, daß für den Fall *einer einzigen Anregung* diese optimal wiedergegeben wird. Betrachten wir nun den Fall, daß gleichzeitig Quellen an verschiedenen Punkten vorhanden sind und von allen diesen Quellen gleichzeitig eine optimale Rekonstruktion erreicht werden soll. Es sei \mathcal{P} die (endliche) Menge der Punkte \mathbf{p} an der Wasseroberfläche für die eine Wellenformrekonstruktion erstellt wird.

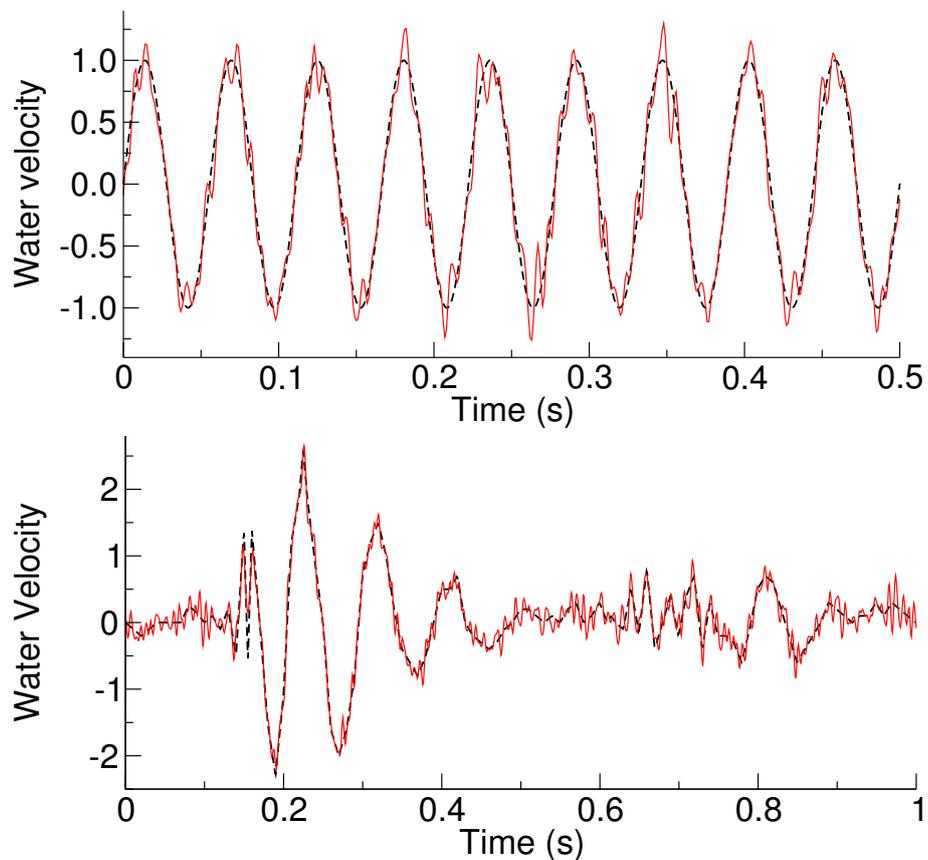


Abbildung 4.5: Nach Gleichung (4.16) berechnete Rekonstruktionen $\hat{x}^{\mathbf{P}}$ (rote Linien) zweier Stimuli $x^{\mathbf{P}}$ (schwarze, gestrichelte Linien), nämlich einer Sinusschwingung von 18 Hz (oben) und eines natürlichen Beutereizes nach Bleckmann (1994) (unten). Abgesehen von leichtem Rauschen gelingt die Rekonstruktion in beiden Fällen ausgezeichnet. Die Geometrie folgt dem in Abb. 4.3 vorgestellten Standard ($\varphi_{\mathbf{P}} = 0^\circ$, $\sigma_n = 0.1$).

Wir definieren außerdem den Gesamtfeldfehler⁷ ϵ_{ff} und seinen Erwartungswert

$$E_{\text{ff}} := \langle \epsilon_{\text{ff}} \rangle = \left\langle \sum_{\mathbf{P}} \int [\hat{x}^{\mathbf{P}}(t) - x^{\mathbf{P}}(t)]^2 dt \right\rangle. \quad (4.27)$$

Das Verfahren zur Minimierung dieses Ausdrucks ist dasselbe wie in Abschnitt 4.2.3. Erneut nehmen wir an, daß $\hat{x}^{\mathbf{P}}$ sich als lineares Funktional der Signale y_i

⁷Der Index ff leitet sich von engl. *full-field model* her.

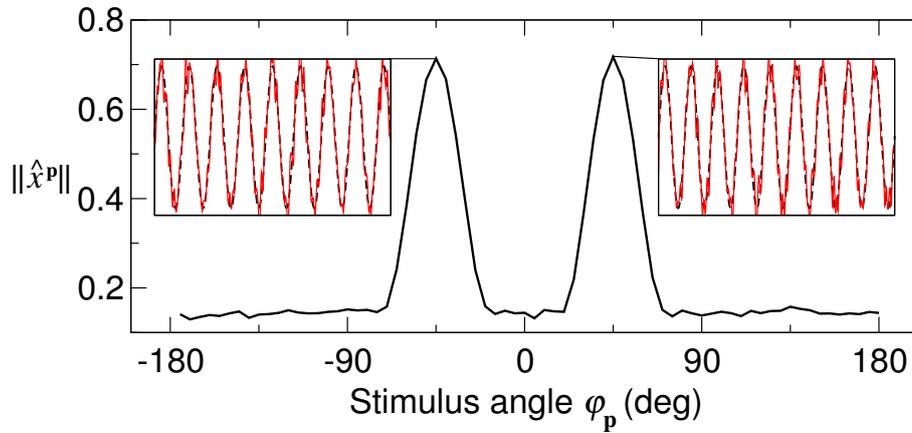


Abbildung 4.6: Karte von Normen $\|\hat{x}^P\|$ für ein Modell nach Gleichung (4.26) ($\sigma = 0.141$, $\sigma_n = 0.1$) und 72 unterschiedliche angenommene Winkel φ_p . Es befinden sich zwei Quellen mit 17 Hz und 18 Hz bei $\varphi_p = -45^\circ$ bzw. $\varphi_p = 45^\circ$. Die Maxima an diesen Stellen sind ausgeprägt, und die Rekonstruktionen (rote Linien in den Einsätzen) entsprechen der jeweiligen Anregung (schwarze gestrichelte Linien).

ergibt

$$\hat{x}^P = \sum_i s_i^P \star y_i, \quad (4.28)$$

wie in Anhang B.2 bewiesen wird, und wir suchen nach einem Satz Modellparameter s_j^P , für den

$$\frac{\delta E_{\text{ff}}}{\delta s_j^P} = 0. \quad (4.29)$$

Die ausgeführte Funktionalableitung⁸ entspricht Gleichung (4.19), im Fourier-Raum also

$$\left\langle \sum_i S_i^P Y_i Y_j^* - X^P Y_j^* \right\rangle = 0. \quad (4.30)$$

Der entscheidende Unterschied ergibt sich erst dadurch, daß nun die Signale an den Organen nicht mehr durch eine sich ausbreitende Einzelwelle ausgelöst werden, sondern vielmehr Überlagerungen aller durch die Quellen x^q mit $q \in \mathcal{P}$ ausgelösten Einzelwellen darstellen. Im Gegensatz zu Gleichung (4.20) gilt also

⁸Äquivalent dazu werde ich gelegentlich den Begriff *verallgemeinerter Gradient* benutzen.



hier für das Signal am Organ i

$$Y_i = \sum_{\mathbf{q}} H_i^{\mathbf{q}} X^{\mathbf{q}} + N_i . \quad (4.31)$$

Um Y_i auch bei sehr vielen Quellen im realistischen Rahmen zu halten, wollen wir die gesamte Anregungsstärke gegenüber dem Einzelpunktmodell konstant halten. Außerdem erweitern wir die Annahmen über die statistische Unabhängigkeit um jene der Quellen $x^{\mathbf{q}}$ und erhalten so zusätzlich zu (4.21) und (4.22)

$$\langle X^{\mathbf{p}} X^{\mathbf{q}*} \rangle = \delta_{\mathbf{p}\mathbf{q}} \sigma_x^{\mathbf{p}2} , \quad \sum_{\mathbf{p}} \sigma_x^{\mathbf{p}2} = \sigma_x^2 . \quad (4.32)$$

Dies erscheint plausibel, solange $\|\mathbf{p} - \mathbf{q}\|$ groß genug ist, damit die Anregungen nicht etwa vom selben Objekt auf der Wasseroberfläche stammen und somit gekoppelt sind.

Schließlich definieren wir

$$\sigma^{\mathbf{p}} := \frac{\sigma_n}{\sigma_x^{\mathbf{p}}} . \quad (4.33)$$

Durch Einsetzen von Gleichung (4.31) in Gleichung (4.30) erhält man

$$\begin{aligned} \sum_{\mathbf{p}'} H_j^{\mathbf{p}'*} \langle X^{\mathbf{p}} X^{\mathbf{p}'*} \rangle &= \sum_i \left[\sum_{\mathbf{p}'\mathbf{q}} H_j^{\mathbf{p}'*} H_i^{\mathbf{q}} \langle X^{\mathbf{p}'*} X^{\mathbf{q}} \rangle + \sum_{\mathbf{q}} H_i^{\mathbf{p}} \langle X^{\mathbf{q}} N_j^* \rangle \right. \\ &\quad \left. + \sum_{\mathbf{p}'} H_j^{\mathbf{p}'*} \langle X^{\mathbf{p}'*} N_i \rangle + \langle N_i N_j^* \rangle \right] S_i^{\mathbf{p}} \quad (4.34) \end{aligned}$$

und unter Benutzung der Unabhängigkeitsbeziehungen zur Auswertung der Kovarianzen das Gleichungssystem

$$\boxed{\sum_i \left[\sum_{\mathbf{q}} H_j^{\mathbf{q}*} H_i^{\mathbf{q}} + \sigma^{\mathbf{p}2} \delta_{ij} \right] S_i^{\mathbf{p}} = H_j^{\mathbf{p}*} ,} \quad (4.35)$$

das die gesuchten Lösungen $S_i^{\mathbf{p}}$ festlegt.

Es fällt auf, daß die Koeffizienten auf der linken Seite von Gleichung (4.35) gegenüber Gleichung (4.25) Korrekturen um die Terme $H_j^{\mathbf{q}*} H_i^{\mathbf{q}}$ mit $\mathbf{q} \neq \mathbf{p}$ enthält. Vergrößert man die Anzahl N_p der Rekonstruktionspunkte in \mathcal{P} , verliert

innerhalb der Summe der Beitrag für $\mathbf{q} = \mathbf{p}$ relativ an Bedeutung. Die Determinante der Koeffizientenmatrix wächst an und entsprechend verringert sich die Stärke der Filter⁹, besonders dann, wenn an vielen Punkten \mathbf{p} innerhalb eines engen Bereichs gleichzeitig rekonstruiert werden soll, da die Beiträge für all diese Positionen sehr ähnliche Phasen haben.

Das relative Rauschniveau σ^{p^2} skaliert mit N_p unter der Voraussetzung, daß jede Position bei gleicher Gesamtanregung die gleiche mittlere Signalstärke $\sigma_x^{p^2}$ aufweist. Hieran wird deutlich, daß man die verbesserte Ortsauflösung gegen ein höheres relatives Rauschniveau in der Rekonstruktion eintauscht. Das Anwachsen von σ^{p^2} wird zwar etwas abgemildert, da bei simultaner Anregung im Einzelpunktmodell ein Teil der Signalstärke am Organ als Rauschen klassifiziert wurde, der im Gesamtfeldmodell nicht länger zu σ_n^2 beiträgt. Trotzdem erwartet man eine Rekonstruktionen mit gegenüber dem Einzelpunktmodell verringerter Amplitude.

4.3.2 Gesamtfeld-Modell in der Praxis

Die Leistungsfähigkeit dieses Modells ist insbesondere in zwei Punkten von Interesse. Die goldene Seite der Medaille ist, daß die Auflösung der Karte verbessert ist. In Abb. 4.7 ist eine nach dem Gesamtfeldmodell berechnete Karte gezeigt. Die Peaks in der Rekonstruktionsnorm sind im Vergleich zu jenen für das Einzelpunktmodell (Abb. 4.6) sehr scharf, da die Minimierung des *globalen* Fehlers nach Gleichung (4.27) außer einer möglichst guten Rekonstruktion der Anregung, die von der Quelle ausgeht, zusätzlich eine möglichst gute Rekonstruktion der „Nullanregung“ an allen anderen Rekonstruktionspositionen verlangt.

Die verringerte Bedeutung einer möglichst exakten Rekonstruktion an jenen Punkten, an welchen sich tatsächlich eine Quelle befindet, ist allerdings auch direkt verantwortlich für die Schattenseite dieses Ansatzes. Die Gesamtfeldrekonstruktion fällt in ihrer Intensität allgemein stark verringert aus gegenüber jener der wahren Anregung. Entsprechend fällt das Rauschen in der Rekonstruktion stärker ins Gewicht als im Einzelpunktmodell. Einen Vergleich der Rekonstruktionen durch beide Modelle für zwei verschiedene Rauschstufen zeigen Abb. 4.8 und Abb. 4.9. Zusammengefaßt muß man feststellen, daß, da sowohl Orts- als

⁹Die Filter ergeben aus dem Produkt der invertierten Koeffizientenmatrix mit dem Vektor, der durch die rechten Seite von Gleichung (4.35) gebildet wird.

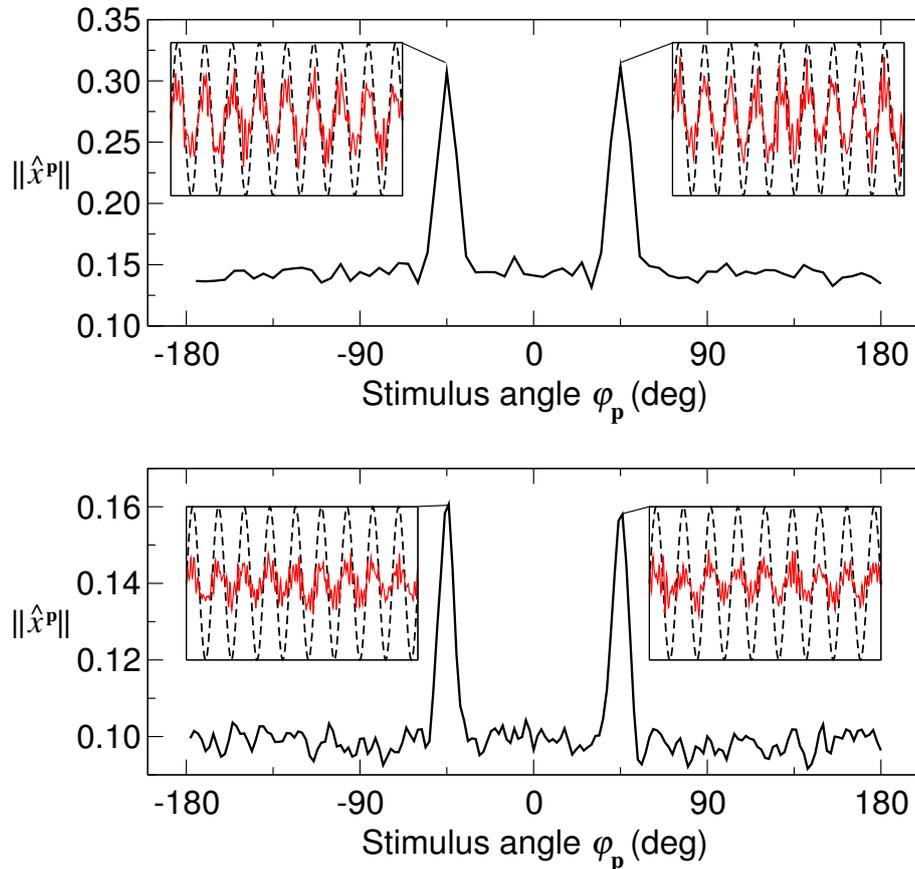


Abbildung 4.7: Karten von Rekonstruktionsnormen wie in Abb. 4.6 für 72 (oben) und 180 (unten) Rekonstruktionspositionen erstellt mit Rücktransferfunktionen, wie sie durch Gleichung (4.35) für das Gesamtfeldmodell ($\sigma^P = 0.141$) vorgegeben sind. Die Normen $\|\hat{x}^P\|$ bei $\varphi_p = -45^\circ$ und $\varphi_p = 45^\circ$ fallen wesentlich geringer aus als im Einzelpunktmodell und die Rekonstruktionen (siehe Einsätze) sind relativ stark verrauscht. Wie erwartet, sind die Rekonstruktionen im Modell mit 180 Positionen geschwächt gegenüber dem Fall mit nur 72 Positionen. Die Frequenzen von 17 bzw. 18 Hz werden in beiden Fällen korrekt rekonstruiert und die Ortsauflösung ist extrem scharf, verbessert sich aber durch Vergrößern von N_p kaum mehr. Das Verhältnis von Peak zur Basis beträgt nur ca. 2:1 im Gegensatz zum Einzelpunktmodell, bei dem ein Verhältnis von etwa 4:1 erreicht wird.

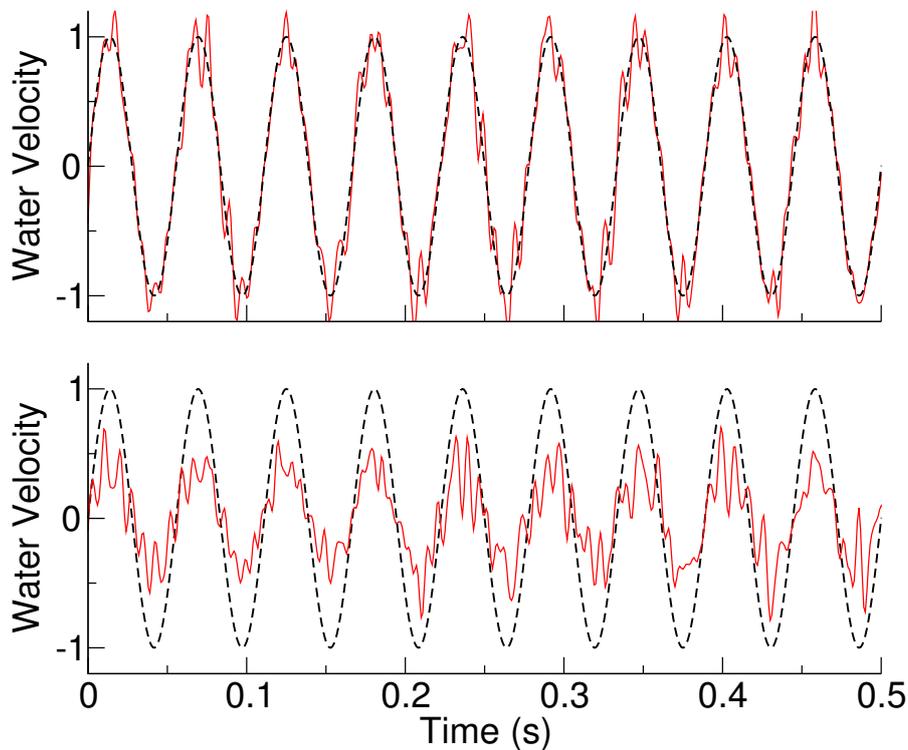


Abbildung 4.8: Vergleich der Rekonstruktionen (rote Linien) eines 18 Hz Stimulus (schwarze, gestrichelte Linien) durch ein Einzelpunktmodell (oben) und ein Gesamtfeldmodell (unten) bei einer Standardabweichung des Rauschens von $\sigma_n = 0.1$. Der Rauschparameter σ bzw. σ^P beträgt für beide Modelle 0.141. Beide Rekonstruktionen geben die Frequenz korrekt wieder. Das Gesamtfeldmodell unterschätzt die Intensität des Stimulus. V.a. im Verhältnis von Signal zu Rauschen schneidet das Gesamtfeldmodell daher bedeutend schlechter ab.

auch Wellenformanalyse in einem Kanal geschehen, man die verbesserte Analyse der einen Größe eintauscht gegen eine Verschlechterung der anderen. Da es uns aber unbenommen ist, die vorhandene Information zu kopieren¹⁰ und in verschiedenen Kanälen nach unterschiedlichen Gesichtspunkten zu untersuchen, böte es sich an, im ersten Verarbeitungsschritt, den wir hier untersuchen, eine Kompromißlösung zu suchen, wie sie in Abschnitt 5.2 vorgeschlagen wird, um dann auf getrennten Pfaden die Information über das „Was“ und „Wo“ weiterzuanalysieren und in eine Reaktion umzusetzen.

¹⁰Die klassische Physik kennt glücklicherweise kein *no-cloning-theorem*.

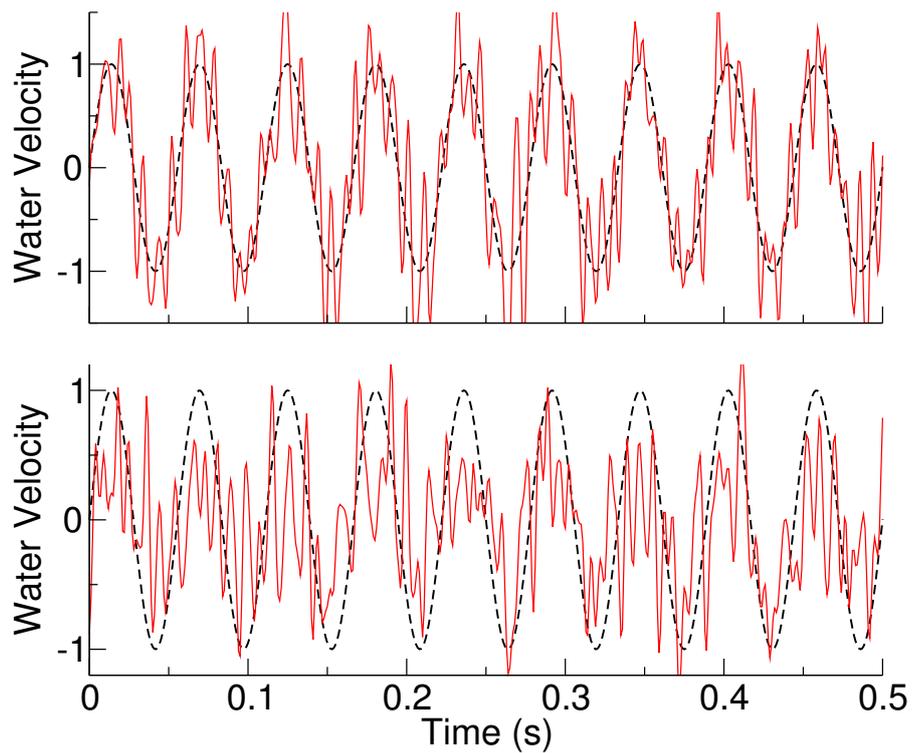


Abbildung 4.9: Darstellung wie in Abb. 4.8 bei erhöhtem Rauschniveau $\sigma_n = 0.3$. Während in der Rekonstruktion des Einzelpunktmodells auch mit bloßem Auge noch immer die sinusförmige Anregung von 18 Hz zu identifizieren ist, fällt dies beim Gesamtfeldmodell zunehmend schwer.

Kapitel 5

Lernprozesse

Nachdem wir nun eine Vorstellung davon entwickelt haben, welche Berechnungen angestellt werden könnten, um die beobachteten Ergebnisse zu erzielen, stellt sich die Frage, wie *Xenopus* die dazu notwendige Information, die explizite Form der Rücktransferfunktionen s_i^P , erlangt.

5.1 Algorithmus

Das neurologische Korrelat der Rücktransferfunktionen sind, wie im Kapitel 6 gezeigt wird, Synapsen mit genau abgestimmten Verzögerungszeiten und Stärken. Nun wäre es naiv gedacht möglich, daß diese Verzögerungen und Synapsenstärken bereits in den Erbanlagen der Frösche kodiert vorliegen, und die sensorische Verarbeitung nach diesem Bauplan angelegt wird. Allein die schiere Menge an Information, die v.a. das genaue Timing der Verzögerungen verlangt, macht aus dieser prinzipiellen Möglichkeit sehr schnell eine faktische Unmöglichkeit (vgl. dazu auch Sobotka (2002), Abschnitt 4.2.4).

5.1.1 Gradientenabstieg

Aus dem vorangegangenen Kapitel sind uns bereits die Fehlerfunktionen aus Gleichung (4.15) für das Einzelpunktmodell sowie Gleichung (4.27) für das Gesamtfeldmodell bekannt. Es sei hier nochmals betont, daß es sich dabei um Erwartungswerte handelt. Ein Lernprozess sollte die Modellparameter s_i^P sukzessive so einstellen, daß die jeweilige Fehlerfunktion minimiert wird. Beide sind quadra-



tisch in den Modellparametern s_i^{P} und divergieren gegen $+\infty$ für $|s_i^{\text{P}}(t)| \rightarrow \infty$, so daß nur ein globales Minimum vorhanden ist. Der Gradientenabstieg ist ein einfaches Verfahren, das es erlaubt, dieses Minimum in einem Online-Lernverfahren zu bestimmen, in dem nur die nicht gemittelten und über einen gewissen Zeitraum integrierten Abweichungen ϵ_s bzw. ϵ_{ff} zur Verfügung stehen. ϵ stehe im folgenden für eine beliebige dieser beiden Abweichungen.

Es werden nun in jedem Lernschritt die s_i^{P} mit einer bestimmten (kleinen) Schrittweite η in die Richtung des steilsten Abfalls der Fehlerfunktion, d.h. in Richtung des negativen Gradienten, angepaßt

$$\Delta s_i^{\text{P}} = -\eta \frac{\delta \epsilon}{\delta s_i^{\text{P}}} . \quad (5.1)$$

Wird η klein genug gewählt, um s_i^{P} als adiabatische Variable ansehen zu können, konvergiert dieses Verfahren gegen einen Zustand, in welchem der Erwartungswert von Δs_i^{P} verschwindet, was aufgrund der Linearität der Ableitung einer Minimierung des über das Ensemble möglicher Lernsituationen gemittelten Fehlers gleichkommt,

$$0 = -\eta \frac{\delta \langle \epsilon \rangle}{\delta s_i^{\text{P}}} = -\eta \frac{\delta E}{\delta s_i^{\text{P}}} . \quad (5.2)$$

Nach Ausführen der Ableitung ergibt sich für beide Fehler der selbe Ausdruck, was entsprechend auch für Δs_i^{P} und für die Fouriertransformierte

$$\Delta S_i^{\text{P}} = -2\eta \left(\sum_j S_j^{\text{P}} Y_j Y_i^* - X^{\text{P}} Y_i^* \right) \quad (5.3)$$

gilt. Entscheidend für das erlernte Modell ist daher nur, wie das Ensemble möglicher Lernsituationen aussieht.

In Gleichung (5.3) wird ein wichtiger Punkt des angedachten Lernprozesses deutlich. Ohne Kenntnis der wahren Wellenform x^{P} bzw. X^{P} oder einer weiteren (wenigstens näherungsweise) als Faltung derselben darstellbaren Funktion nämlich kann der verallgemeinerte Gradient und somit auch die notwendige Anpassung (5.3) nicht berechnet werden. Ich möchte diese Problematik für den Moment jedoch zurückstellen, um sie im Rahmen der neuronalen Implementierung im Abschnitt 6.2.3 zu diskutieren.



Ein weiterer Punkt betrifft die Wahl des Lernverfahrens. Das Problem ist für eine Minimierung durch Gradientenabstieg schlecht konditioniert (siehe Anhang C.3). Daher ist die erreichte Konvergenzgeschwindigkeit vergleichsweise klein. Trotzdem stellt dieses Verfahren die einzige¹ Möglichkeit dar, aus den stochastisch variierenden Fehlern ϵ_s oder ϵ_{ff} zu lernen. Außerdem läßt es sich unter Verwendung bekannter neuronaler Lernmechanismen implementieren (Abschnitt 6.2).

5.1.2 Einzelpunktmodell

Wie führen die Lernprozesse zu unterschiedlichen Ergebnissen, obwohl für beide Modelle Gleichung (5.2) gleichermaßen gültig ist? Da sie Gleichung (4.17) entspricht, sollte das Ergebnis des Lernprozesses tatsächlich der analytischen Lösung des Einzelpunktmodells entsprechen. Bei dessen Ableitung hatten wir allerdings Annahmen über die Art des Rauschens sowie der Signale gemacht. Dazu betrachten wir noch einmal die Erzeugung der Signale an den Seitenlinienorganen im Einzelpunktmodell

$$Y_i = H_i^{\mathbf{p}} X^{\mathbf{p}} + N_i . \quad (4.20)$$

Wir sind davon ausgegangen, daß Y_i stets von einer Quelle am Rekonstruktionspunkt $X^{\mathbf{p}}$ erzeugt und anschließend mit Rauschen N_i versehen wird, das statistisch unabhängig ist, sowohl von der Quelle als auch von N_j an anderen Organen $j \neq i$. Um eine Einheit zu trainieren, die eine Wellenforrekonstruktion mit Rücktransferfunktionen nach Gleichung (4.26) bewerkstelligt, muß Y_i diese Bedingungen während des gesamten Lernprozesses erfüllen.

Das heißt insbesondere, daß nicht gelernt werden darf, falls sich eine weitere Quelle $X^{\mathbf{q}}$ an einer anderen Position $\mathbf{q} \neq \mathbf{p}$ der Wasseroberfläche befindet. Man könnte zwar deren Anteil an Y_i formal dem Rauschen zuschlagen,

$$Y_i = H_i^{\mathbf{p}} X^{\mathbf{p}} + N_i' \quad \text{mit} \quad N_i' = H_i^{\mathbf{q}} X^{\mathbf{q}} + N_i , \quad (5.4)$$

¹Wenn hier kategorisch vom einzigen Verfahren gesprochen wird, so schließt dies auch Varianten des Gradientenabstiegs ein, etwa das Einführen eines Impulsterms in $\Delta S_i^{\mathbf{p}}$, der den Gradienten im vorangegangenen Lernschritt berücksichtigt, um ein Zickzack-Laufen (vgl. Abb. C.1) des Prozesses zu verhindern.



verliert damit aber die statistische Unabhängigkeit des Rauschens an unterschiedlichen Organen, da

$$\langle N_i' N_j'^* \rangle = H_i^q H_j^{q*} \langle X^q X^{q*} \rangle + \sigma_n^2. \quad (5.5)$$

Nehmen wir an, daß *Xenopus* Einheiten (Nervenzellen mit je einer Gruppe von Synapsen) besitzt, die anhand von zufällig über die Wasseroberfläche verteilten Stimuli lernen, für je eine spezifische Position \mathbf{p} die Wellenform zu rekonstruieren. Dann darf, um das Einzelpunktmodell zu realisieren, die Lernfähigkeit einer Einheit für Position \mathbf{p} nur aktiv sein, wenn sich die einzige Quelle auf der gesamten Wasseroberfläche bei \mathbf{p} befindet.

Eine Karte von richtungsselektiven Einheiten, wie im Abschnitt 4.2.3 für das Einzelpunktmodell vorgestellt, läßt sich in folgendem simulierten Lernprozess entwickeln: In jedem Lernschritt wird an einem zufällig ausgewählten Punkt $\mathbf{p} \in \mathcal{P}$ eine Anregung $x^{\mathbf{p}}$ von ca. 2 s Dauer erzeugt. Es kann sich dabei um farbiges, gaußisches Rauschen handeln, wie wir es bei der Ableitung der Modelle angenommen hatten; die erlernten $s_i^{\mathbf{p}}$ sind vom genauen stochastischen Prozeß allerdings unabhängig², solange die Annahmen (4.21-4.23) bezüglich der Kovarianzen gelten. Was allerdings sehr wohl Einfluß auf die Form der Rücktransferfunktionen hat ist die mittlere spektrale Leistungsdichte des Signals $\sigma_x(\omega)^2 = \langle |X^{\mathbf{p}}(\omega)|^2 \rangle$, die wir von \mathbf{p} unabhängig annehmen wollen.

Die erzeugte Welle wird zu den Seitenlinienorganen propagiert, und es wird Rauschen³ mit mittlerer Leistungsdichte $\sigma_n(\omega)^2$ addiert, um Y_i in der Form von Gleichung (4.20) zu erhalten. Schließlich wird $s_i^{\mathbf{p}}$, nicht aber $s_i^{\mathbf{q}}$ mit $\mathbf{q} \neq \mathbf{p}$, angepaßt, wie nach Gleichung (5.3) berechnet. Abb. 5.1 zeigt die Konvergenz einer Rücktransferfunktion während eines solchen Lernprozesses. Die angegebene Zahl an Lernschritten bezieht sich auf jene Schritte, während derer sich am Rekonstruktionspunkt der betrachteten Einheit tatsächlich ein Stimulus befand, und also tatsächlich gelernt wurde. Um ein Feld von N_p dieser Einheiten zu lernen, ist also das N_p -fache dieser Zahl an Lernschritten vonnöten.

²Der Grund hierfür ist die quadratische Fehlerfunktion und ihre Äquivalenz zu einem Bayeschen Schätzer mit der Annahme, daß Signal- und Rauschgenerierung stationäre Normalprozesse sind.

³Auch hier gilt, daß der generierende stochastische Prozeß sich auf das erlernte Modell nur über σ_n^2 auswirken kann.

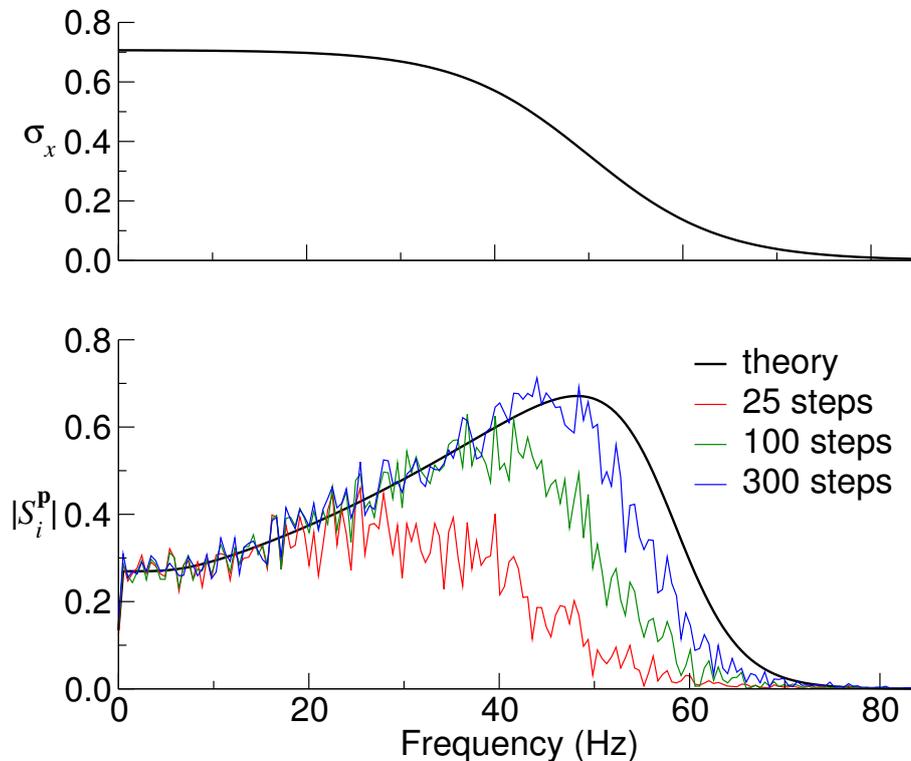


Abbildung 5.1: Ein Lernprozeß ($\eta = 3 \cdot 10^{-5}$, $\sigma_n = 0.1$) wie für das Einzelpunktmodell beschrieben führt innerhalb einiger hundert Schritte zur Rücktransferfunktion S_i^P , wie sie sich auch aus der direkten Berechnung nach Gleichung (4.26) ergibt. Das Input-Signal wird in einem simulierten Normalprozeß erzeugt und besitzt eine frequenzabhängige mittlere Signalstärke σ_x wie im oberen Graphen gezeigt. Das Spektrum orientiert sich an den Spektren natürlicher Stimuli, die geringe Frequenzanteile über 50 Hz besitzen (Bleckmann 1994). Der untere der beiden Graphen zeigt die Konvergenz einer erlernten Rücktransferfunktion gegen die theoretisch berechnete für eine unterschiedliche Anzahl an Lernschritten (siehe Legende). Bereits nach 25 Schritten entsprechen sich gelernte und errechnete Funktion im Frequenzbereich bis ca. 30 Hz. Aufgrund der Filtereigenschaften der Wasseroberfläche dauert die Konvergenz in den hohen Frequenzbereichen deutlich länger. Eine nähere Erläuterung der Konvergenzproblematik findet sich in Anhang C.3. Falls gewünscht, läßt sich das Rauschen auf den erlernten Funktionen durch Verringern der Lernschrittweite η unterdrücken. Es gilt $\varphi_i = \varphi_P = 0$ (vgl. Abb. 4.3).



5.1.3 Gesamtfeldmodell

Im Gegensatz zum Einzelpunktmodell ist sich eine Einheit für \mathbf{p} im Gesamtfeldmodell dessen „bewußt“, daß eine Quelle sich auch an Positionen $\mathbf{q} \neq \mathbf{p}$ befinden kann. Die Einheit lernt die Auswirkungen der Quellen $x^{\mathbf{q}}$ mit $\mathbf{q} \neq \mathbf{p}$ in seiner Rekonstruktion $\hat{x}^{\mathbf{p}}$ möglichst gering zu halten, indem es während der Lernphase mit Signalen an den Organen in der Form von

$$Y_i = \sum_{\mathbf{q}} H_i^{\mathbf{q}} X^{\mathbf{q}} + N_i \quad (4.31)$$

konfrontiert wird.

Um dieses Modell zu erlernen, könnten wir natürlich einfach an jeder Rekonstruktionsposition Signale erzeugen, um dann nach Gleichung (5.3) die neuen Rücktransferfunktionen zu berechnen. Nur entspricht dies kaum der natürlichen Situation, in der wohl nur sehr wenige, meist einzelne Wellenquellen vorhanden sind, außer vielleicht während eines Regengusses.

Alternativ kann man analog zum Einzelpunktmodell mit einzelnen Quellen arbeiten, die mit der gleichen Wahrscheinlichkeit zufällig an allen Positionen $\mathbf{q} \in \mathcal{P}$ auftauchen können. Eine Einheit paßt jedoch im Unterschied zum im vorangegangenen Abschnitt beschriebenen Verfahren ihre Rücktransferfunktionen auch dann an, wenn die Quelle eigentlich nicht in ihren „Zuständigkeitsbereich“ um \mathbf{p} fällt – sie lernt, den Einfluß einer Quelle an dieser Position zu ignorieren, da ja die Anpassung stets so erfolgt, daß $\hat{X}^{\mathbf{p}}$ näher an der Vorgabe $X^{\mathbf{p}}$ liegt, und da sich bei \mathbf{p} nun einmal keine Quelle befindet, lautet diese $X^{\mathbf{p}} = 0$.

Es ergibt sich also $Y_i = H_i^{\mathbf{q}} X^{\mathbf{q}} + N_i$ ähnlich wie für das Einzelpunktmodell nach Gleichung (4.20). Dieser Ausdruck gilt jedoch nunmehr für den Lernprozeß aller Einheiten, also auch für $\mathcal{P} \ni \mathbf{p} \neq \mathbf{q}$. Die Mittelwertbildung über den Lernprozeß, d.h. über die Verteilungen möglicher Wellenformen und Platzierungen der Quelle, soll durch die Notation $\langle \dots \rangle_{\text{lp}}$ ausgedrückt werden. Von der für beide Modelle gleichermaßen gültigen Gleichung (5.2) ausgehend, in expliziter Form

$$\sum_i S_i^{\mathbf{p}} \langle Y_i Y_j^* \rangle_{\text{lp}} - \langle X^{\mathbf{p}} Y_j^* \rangle_{\text{lp}} = 0, \quad (5.6)$$



ergibt sich

$$\begin{aligned} \langle H_j^{\mathbf{q}^*} X^{\mathbf{p}} X^{\mathbf{q}^*} \rangle_{\mathbf{lp}} &= \sum_i \left[\langle H_j^{\mathbf{q}^*} H_i^{\mathbf{q}} X^{\mathbf{q}^*} X^{\mathbf{q}} \rangle_{\mathbf{lp}} + H_i^{\mathbf{p}} \langle X^{\mathbf{q}} N_j^* \rangle_{\mathbf{lp}} \right. \\ &\quad \left. + H_j^{\mathbf{q}^*} \langle X^{\mathbf{q}^*} N_i \rangle_{\mathbf{lp}} + \langle N_i N_j^* \rangle_{\mathbf{lp}} \right] S_i^{\mathbf{p}} . \end{aligned} \quad (5.7)$$

Die Mischglieder $\langle X^{\mathbf{q}^*} N_i \rangle_{\mathbf{lp}}$ und $\langle X^{\mathbf{q}} N_j^* \rangle_{\mathbf{lp}}$ verschwinden wegen der Unabhängigkeit von Signal und Rauschen. $\langle N_i N_j^* \rangle_{\mathbf{lp}}$ verschwindet für das Rauschen an unterschiedlichen Organen, für $i = j$ ist es die mittlere spektrale Leistungsdichte σ_n^2 des Rauschens, und für die beiden verbleibenden Terme gilt, da die Wahrscheinlichkeit für das Auftauchen des Signals an jedem Punkt $\mathbf{q} \in \mathcal{P}$ gleich groß, nämlich $1/N_p$, ist

$$\langle H_j^{\mathbf{q}^*} X^{\mathbf{p}} X^{\mathbf{q}^*} \rangle_{\mathbf{lp}} = \frac{1}{N_p} H_j^{\mathbf{p}^*} \sigma_x^2 \quad (5.8)$$

$$\langle H_j^{\mathbf{q}^*} H_i^{\mathbf{q}} X^{\mathbf{q}^*} X^{\mathbf{q}} \rangle_{\mathbf{lp}} = \frac{1}{N_p} \sum_{\mathbf{q}} H_j^{\mathbf{q}^*} H_i^{\mathbf{q}} \sigma_x^2 . \quad (5.9)$$

Gleichung (5.7) ist wegen $\sigma_x^{\mathbf{p}^2} = \sigma_x^2/N_p$ Gleichung (4.34) äquivalent und führt direkt auf das definierende Gleichungssystem des Gesamtdfeldmodells

$$\sum_i \left[\sum_{\mathbf{q}} H_j^{\mathbf{q}^*} H_i^{\mathbf{q}} + \sigma_x^{\mathbf{p}^2} \delta_{ij} \right] S_i^{\mathbf{p}} = H_j^{\mathbf{p}^*} . \quad (4.35)$$

Es ist scheinbar irrelevant⁴, ob tatsächlich die Erregung an jedem Punkt über die gesamte Lernphase als Rauschen mit konstanter mittlerer spektraler Leistungsdichte $\sigma_x^{\mathbf{p}^2}$ erzeugt wird, oder ob nur den $1/N_p$ -ten Teil der Zeit Erregung mit einer mittleren Leistungsdichte σ_x^2 stattfindet.

Es sei allerdings daran erinnert, daß mit dem vorgeschlagenen Lernprozeß zwar $\langle \epsilon \rangle_{\mathbf{lp}} = E_{\text{ff}}$ gewährleistet ist, die Mittelwertbildung jedoch über zwei sehr unterschiedliche Arten von Lernschritten verläuft. Im Großteil aller Fälle erhält eine Einheit \mathbf{p} die Referenzeingabe Null, nämlich dann wenn die Quelle sich bei $\mathbf{q} \neq \mathbf{p}$ befindet. Diese Lernschritte sind für die Summanden $H_i^{\mathbf{q}} H_j^{\mathbf{q}^*}$ mit $\mathbf{q} \neq \mathbf{p}$

⁴Auch die Unfähigkeit zwischen diesen beiden Situationen zu unterscheiden folgt aus der impliziten Annahme über die Art der Erregung, die im Zugrundelegen des Fehlers (4.27) steckt.



auf der linken Seite von Gleichung (4.35) verantwortlich und schwächen dem Betrage nach die Filter dieser Einheit, da die Referenzeingabe in diesen Fällen verschwindet und das Minimum von ϵ folglich bei $S_i^P = 0$ liegt. Im $1/N_p$ -ten Teil der Fälle gilt jedoch $\mathbf{q} = \mathbf{p}$ und die Filter bewegen sich in Richtung des Minimums des Einzelpunktmodells. Da sie aufgrund der vorhergehenden Lernphasen ohne Referenz sich weit vom Minimum dieses Fehlers entfernt haben, fällt der Lernschritt vergleichsweise groß aus.

Grob gesprochen muß η so klein gewählt werden, daß die Zahl der Lernschritte, die eine merkliche Änderung in S_i^P bewirken, groß genug ist um zu gewährleisten, daß während einer solchen „Lernphase“ die beiden fundamental unterschiedlichen Lernsituationen ausreichend oft auftreten, um dem Mittelwert Aussagekraft zu verleihen⁵.

Abb. 5.2 zeigt die Entwicklung einer Rücktransferfunktion während des beschriebenen Lernprozesses. Der Lernschritt wurde mit $\eta = 5 \cdot 10^{-6}$ festgelegt. Abb. 5.3 zeigt, daß dieser Lernschritt zwar einer einzelnen Einheit zu korrekten Rücktransferfunktionen verhelfen kann, jedoch definitiv zu groß gewählt ist, um eine verlässliche Karte zu erzeugen. Die Stärken der Rekonstruktionen variieren zu stark, abhängig davon, wann die Einheit zum letzten Mal einen Lernschritt mit Referenzeingabe erlebt hat.

5.2 Referenzfenster

Beide präsentierten Modelle haben ihre Mängel. Das Gesamtfeldmodell geht seinem Systemmodell nach davon aus, daß sich jederzeit beliebig viele (bis zu N_p) Erregungsquellen an der Wasseroberfläche befinden können, was aber wohl nicht der natürlichen Situation entsprechen dürfte. Die Folge ist, wie im Abschnitt 4.3 erörtert, daß die Qualität der Rekonstruktionen leidet, insbesondere die Intensität wird stets unterschätzt.

Die Ortsauflösung des Einzelpunktmodells ist zwar derjenigen des Gesamtfeldmodells unterlegen, jedoch durchaus in dem Rahmen, der durch die Verhaltenstests vorgegeben ist (Claas und Münz 1996; Elepfandt 1982). Eine Alternative zu diesem Ansatz scheint aber wünschenswert aufgrund des biologisch schwer zu verwirklichenden Lernprozesses. Wir wollen also versuchen einen Lern-

⁵Das Gesetz der großen Zahl muß anwendbar, S_i^P eine adiabatische Variable sein.

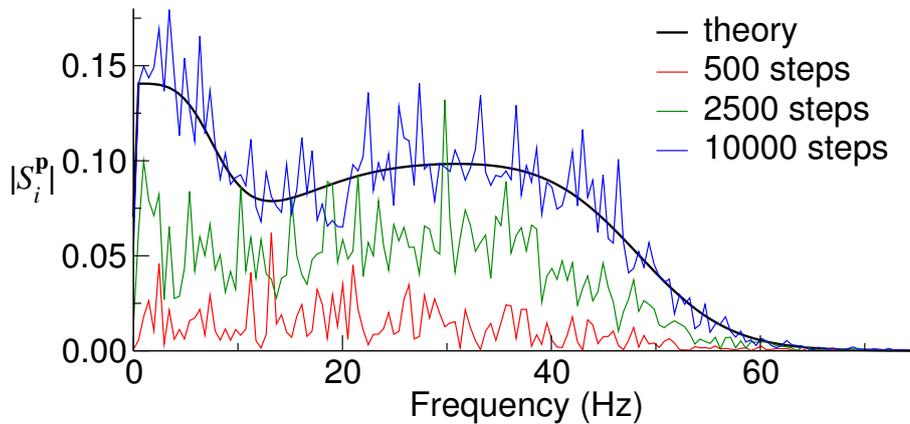


Abbildung 5.2: Ein Lernprozeß für ein Gesamtfeldmodell. Darstellung, mittlere Signalstärke des Lerninputs $\sigma_x(\omega)$ und Rauschstärke σ_n entsprechen Abb. 5.1. Die Feldgröße beträgt $N_p = 72$ Einheiten. Die theoretische Vorhersage mit $\sigma^P = \sqrt{72} \sigma$ ergibt sich aus der Lösung von Gleichung (4.35). Die Amplitude ist gegenüber dem Einzelpunktmodell um bis zu 80% geringer, wie nach dem in Abschnitt 4.3.1 Gesagten erwartet. Es gilt $\eta = 5 \cdot 10^{-6}$. Da ein Feld von 72 Einheiten gelernt wurde, entsprechen 10000 Schritte nur etwa 140 Schritten je Einheit im Einzelpunktmodell. Die größere Konvergenzgeschwindigkeit wird eingetauscht gegen eine unzuverlässige Ortsauflösung (vgl. Abb. 5.3).

prozeß zu entwickeln, der einerseits einen Satz Filter erlernt, die besser angepaßt sind an die natürliche Reizsituation⁶, andererseits ohne Ein- und Ausschalten der Lernfähigkeit auskommt.

Betrachten wir hierzu noch einmal den Gesamtfeldfehler aus Gleichung (4.27), reduziert auf die Lernsituation, daß stets nur eine Quelle vorhanden ist

$$E_{\text{ff}} := \left\langle \sum_{\mathbf{q}} \int [\hat{x}^{\mathbf{q}}(t) - \delta_{\mathbf{qp}} x^{\mathbf{p}}(t)]^2 dt \right\rangle_{\text{lp}} . \quad (5.10)$$

Durch Zugrundelegen dieses Fehlers verlangen wir, daß, soweit dies mit linearen Filtern möglich ist, die Rekonstruktion $\hat{x}^{\mathbf{p}}$ möglichst exakt an der wahren Wellenform $x^{\mathbf{p}}$ liegen soll, mit gleichem Gewicht aber sollen alle anderen Rekonstruktionen $x^{\mathbf{q}}$ mit $\mathbf{q} \neq \mathbf{p}$ möglichst geringfügig von der „Nullanregung“ abweichen. Zur Lösung der einfachen Lokalisierungsaufgabe ist es jedoch gar

⁶d.h. wenige Quellen an der Wasseroberfläche

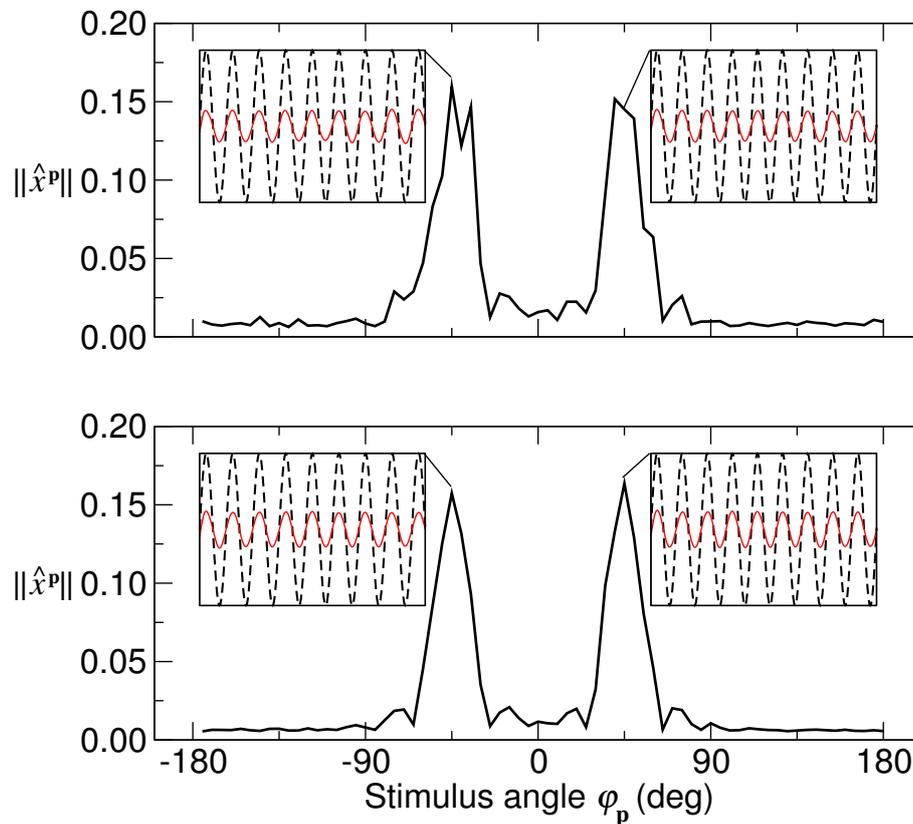


Abbildung 5.3: Karten von Rekonstruktionsnormen für das Gesamtfeldmodell aus Abb. 5.2 (oben) nach 10000 Lernschritten und ein ebenfalls gelerntes Modell mit verringerter Lernschrittweite $\eta = 4 \cdot 10^{-7}$ (unten) nach 100000 Schritten. Das schneller erlernte Modell ist nicht zuverlässig; die erzeugte Karte stark abhängig von der Realisierung des Lernprozesses. Die Rekonstruktionen dagegen zeigen kaum Rauschen, da $\sigma^P = \sqrt{72}\sigma$. Bei kleinerem Lernschritt verbessert sich die Lokalisierung, allerdings entsprechen den 100000 Lernschritten im Mittel etwa 1400 Schritte je Einheit. Damit benötigt das Erlernen eines funktionstüchtigen Gesamtfeldmodells deutlich mehr Zeit als für ein Einzelpunktmodell nötig ist.



nicht nötig, einen plötzlichen Sprung der Rekonstruktionsnorm zu verlangen. Es genügt eigentlich, wenn die Karte von Normen $\|\hat{x}^{\mathbf{q}}\|$ ein deutliches Maximum bei $\mathbf{p} = \mathbf{q}$ aufweist, wie dies auch im Einzelpunktmodell der Fall ist.

Die Breite dieses Maximums ist nur dann von Bedeutung, wenn das Problem in der Trennung zweier simultaner Wellenquellen besteht. Diese ist aber *in realita* maximal bis zu Winkelabständen von ca. 30° möglich (Elephant 1989). Wir wollen daher in einem modifizierten Ansatz verlangen, daß die Rekonstruktion $\hat{x}^{\mathbf{q}}$ einer fremden Quelle $x^{\mathbf{p}}$ bei einem Winkelabstand $\varphi(\mathbf{p}) - \varphi(\mathbf{q})$ des Rekonstruktionspunktes \mathbf{q} vom tatsächlichen Erregungsort \mathbf{p} zwar noch ähneln darf, jedoch geschwächt durch einen abstandsabhängigen Faktor F . Dieses „Referenzfenster“ (WOR⁷) $F(\mathbf{p}, \mathbf{q})$ ersetzt das für die überbetonte Ortsauflösung verantwortliche $\delta_{\mathbf{qp}}$ in Gleichung (5.10). Man erhält so den modifizierten Fehler

$$E_{\text{WOR}} = \left\langle \sum_{\mathbf{q}} \int [\hat{x}^{\mathbf{q}}(t) - F(\mathbf{p}, \mathbf{q}) x^{\mathbf{p}}(t)]^2 dt \right\rangle_{\text{lp}} . \quad (5.11)$$

Wir haben, der Klarheit der Diskussion wegen, oben den Ausdruck für den Gesamtfeldfehler auf Einzelquellen reduziert. Im allgemeinen Fall mehrerer Quellen $x^{\mathbf{p}}$ wäre dieser Fehler zu ersetzen durch

$$E_{\text{WOR}} = \left\langle \sum_{\mathbf{q}} \int \left[\hat{x}^{\mathbf{q}}(t) - \sum_{\mathbf{p}} F(\mathbf{p}, \mathbf{q}) x^{\mathbf{p}}(t) \right]^2 dt \right\rangle . \quad (5.12)$$

Eine Möglichkeit für ein Referenzfenster in unserem reinen Richtungsortungsproblem wäre eine Gauß-Funktion der Form

$$F(\mathbf{p}, \mathbf{q}) = \exp \left\{ -\frac{[\varphi(\mathbf{p}) - \varphi(\mathbf{q})]^2}{2\sigma_{\varphi_{\mathbf{p}}}^2} \right\} , \quad (5.13)$$

mit auf eins normiertem Maximum und (halber) Breite⁸ $\sigma_{\varphi_{\mathbf{p}}} = 15^\circ$.

⁷engl. *window of reference*

⁸Die Wahl des Zahlenwertes orientiert sich am oben genannten minimalen Unterscheidungs-
winkel von 30° .



Der Lernprozeß läuft nun genauso ab wie für das Gesamtfeldmodell. Aufgrund der Verwendung des modifizierten Fehlers (5.11) erhalten wir jedoch einen modifizierten verallgemeinerten Gradienten und statt Gleichung (5.6) für den Gesamtfeldfehler nunmehr

$$\sum_i S_i^{\mathbf{p}} \langle Y_i Y_j^* \rangle_{\text{lp}} - \langle F(\mathbf{p}, \mathbf{q}) X^{\mathbf{p}} Y_j^* \rangle_{\text{lp}} = 0 . \quad (5.14)$$

und weiter

$$\langle F(\mathbf{p}, \mathbf{q}) H_j^{\mathbf{q}*} X^{\mathbf{p}} X^{\mathbf{q}*} \rangle_{\text{lp}} = \sum_i \left[\langle H_j^{\mathbf{q}*} H_i^{\mathbf{q}} X^{\mathbf{q}*} X^{\mathbf{q}} \rangle_{\text{lp}} + \dots + \langle N_i N_j^* \rangle_{\text{lp}} \right] S_i^{\mathbf{p}} . \quad (5.15)$$

Auch hier verschwinden wieder die Mischglieder von Signal und Rauschen, die aus diesem Grunde ausgelassen wurden. Die rechte Seite entspricht ganz dem Fall in Gleichung (5.7) und daher gilt auch weiterhin

$$\langle H_j^{\mathbf{q}*} H_i^{\mathbf{q}} X^{\mathbf{q}*} X^{\mathbf{q}} \rangle_{\text{lp}} = \frac{1}{N_p} \sum_{\mathbf{q}} H_j^{\mathbf{q}*} H_i^{\mathbf{q}} \sigma_x^2 , \quad (5.9)$$

die linke Seite jedoch führt abweichend von Gleichung (5.8) zu

$$\langle F(\mathbf{p}, \mathbf{q}) H_j^{\mathbf{q}*} X^{\mathbf{p}} X^{\mathbf{q}*} \rangle_{\text{lp}} = \frac{1}{N_p} \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{p}, \mathbf{q}) H_j^{\mathbf{q}*} \sigma_x^2 . \quad (5.16)$$

Damit ergibt sich ein neues Gleichungssystem, das die Rücktransferfunktionen unter Zugrundelegen des Fehlers (5.11) definiert

$$\sum_i \left(\sum_{\mathbf{q}} H_j^{\mathbf{q}*} H_i^{\mathbf{q}} + \sigma^{\mathbf{p}2} \delta_{ij} \right) S_i^{\mathbf{p}} = \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{p}, \mathbf{q}) H_j^{\mathbf{q}*} . \quad (5.17)$$

Dieses kann nun direkt gelöst und mit dem Ergebnis eines Lernprozesses verglichen werden (siehe Abb. 5.4). Der Vergleich mit Abb. 5.2 zeigt, daß so erlernte Rücktransferfunktionen gegenüber dem reinen Gesamtfeldmodell bei gleicher Lernschrittweite $\eta = 5 \cdot 10^{-6}$ weniger stark verrauscht sind. Abb. 5.5 zeigt, daß die durch ein solches Modell erstellte Karte keine Abhängigkeit von der Geschichte des Lernprozesses besitzt. Das Referenzfenstermodell beseitigt die starke Varianz der erlernten Modellparameter um das Minimum des mittleren Fehlers, da es die Lernrichtung nicht wie für das Gesamtfeldmodell stufenlos zwischen Null und dem Minimum des Einzelpunktmodells schwanken läßt.

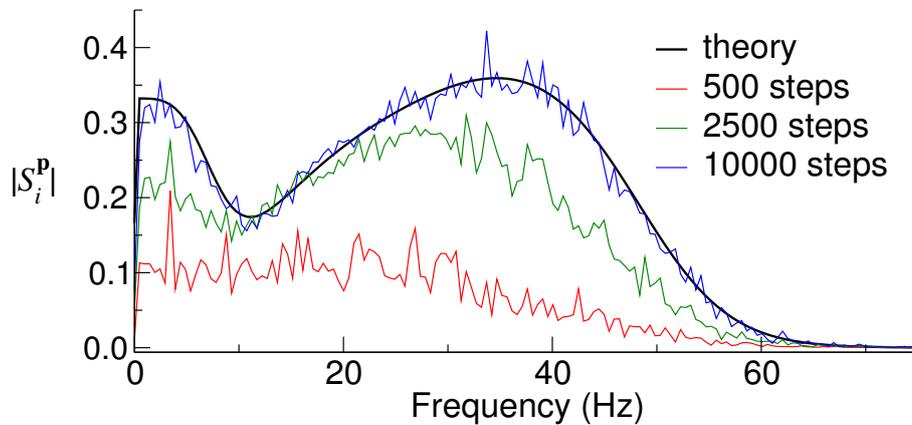


Abbildung 5.4: Konvergenz des Lernprozesses für ein Referenzfenstermodell. Darstellung und Parameter entsprechen Abb. 5.2. Das Rauschen auf der erlernten Funktion ist gering. Mit im Mittel ca. 140 Lernschritten pro Einheit ist die Konvergenzzeit sogar kürzer als für das Einzelpunktmodell.

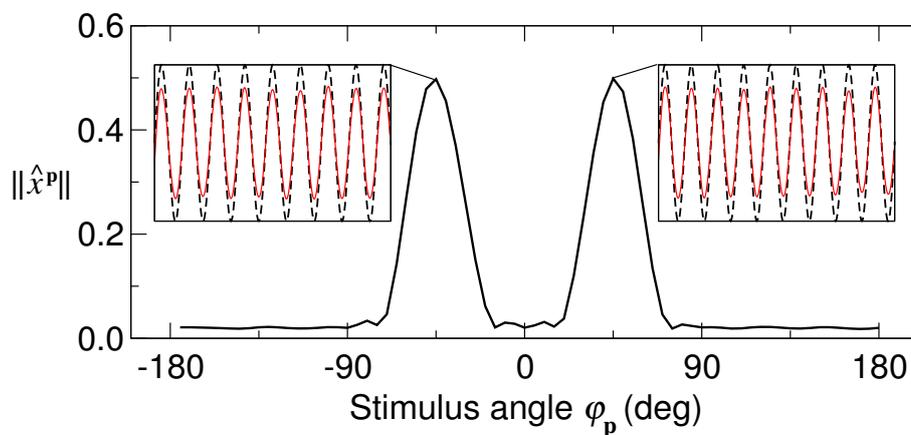


Abbildung 5.5: Karte von Rekonstruktionsnormen erstellt durch das Referenzfenstermodell aus Abb. 5.4. Darstellung und Situation wie in Abb. 5.3. Die Breite der Peaks entspricht der Breite des Referenzfensters von ca. 15° . Die Peaks sind glatt; das Maximum klar positioniert. Die Rekonstruktionen in den Einsätzen sind geringfügig intensitätsverringert, aber rauschfrei und korrekt bzgl. Phase und Frequenz.

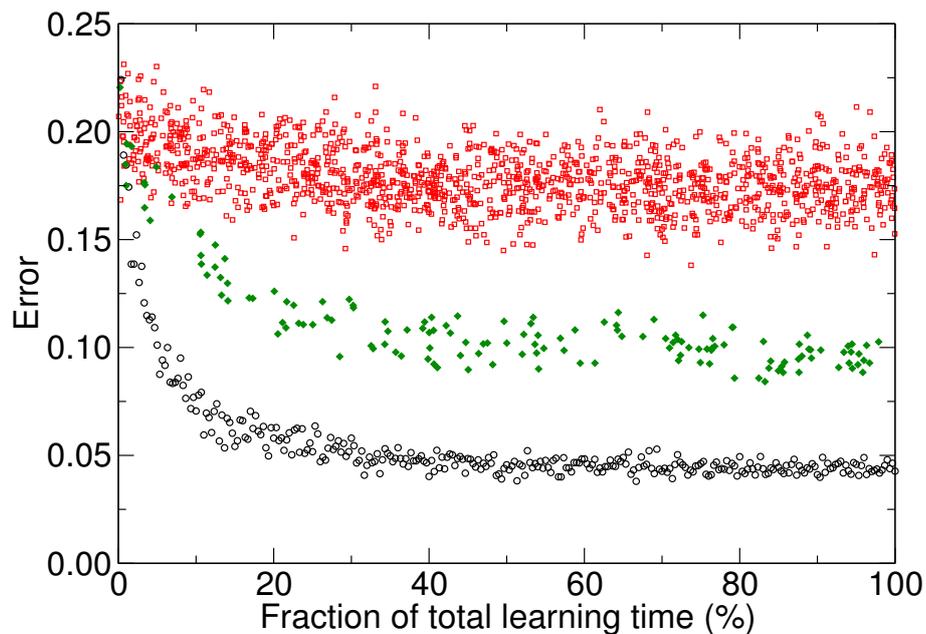


Abbildung 5.6: Verlauf des Fehlers der Einheit mit $\varphi_p = 0^\circ$ während der Lernprozesse für das Einzelpunktmodell wie in Abb. 5.1 (offene, schwarze Kreise), das Gesamtfeldmodell wie in Abb. 5.3 unten (offene, rote Quadrate) und das Referenzfenstermodell wie in Abb. 5.4 (gefüllte, grüne Rauten). Es sind nur die Fehler für jene Schritte gezeigt, für die sich eine Quelle bei $\varphi_p = 0^\circ$ befand. Da die Zahl der Lernschritte für die drei Modelle unterschiedlich ist, ist die Abszisse entsprechend auf die jeweilige Gesamtlernzeit normiert. Interessant ist, daß nach einer initialen Lernphase (im Einzelpunktmodell etwa ein Drittel der Lernzeit) mit exponentiellem Abfall des Fehlers die Rekonstruktion kaum mehr ändert, obwohl die Rücktransferfunktionen bei hohen Frequenzen noch nicht ausgelernt sind.

Kapitel 6

Neuronale Implementierung

Es war in den vorangegangenen Kapiteln stets von „Einheiten“ die Rede, welche die Berechnungen anstellen, die durch das eine oder andere Modell gefordert werden. Ich möchte diesen abstrakten Konstruktionen in diesem Kapitel Leben einhauchen und zeigen, daß die mathematischen Voraussetzung mit neuronaler Hardware zu erfüllen sind.

6.1 Faltung mit Rücktransferfunktionen

Eine Möglichkeit zur Realisierung unserer abstrakten Einheiten sind Neurone, deren Membranpotentiale V^p in ihrem Zeitverlauf die Wellenformen x^p an je einer bestimmten Position $p \in \mathcal{P}$ nachbilden. Da diese Neuronen baugleich sind bis auf die Stärke der Synapsen, die die sensorischen Afferenzen mit ihnen bilden, beschränken wir uns in diesem Abschnitt auf die Rekonstruktion einer Position und können daher auf die Kennzeichnung der Größen durch p verzichten.

Es sei $s_{jk} := s_j(t_{jk})$ mit $t_{jk} \in \mathcal{T}_j$ eine Diskretisierung von s_j über dem Gitter \mathcal{T}_j . Dann kann man eine je nach Gitterabständen gute oder weniger gute Näherung für Gleichung (4.16) angeben durch

$$\hat{x}(t) \approx \sum_{jk} s_{jk} y_j(t - t_{jk}) . \quad (6.1)$$

Die Rücktransferfunktionen $s_j(t)$ sind ungleich null innerhalb eines Zeitfensters von ca. -500 bis -100 ms (siehe auch Abb. 4.4), und entsprechend wird ein brauchbares Gitter Sampling-Zeiten innerhalb dieses Fensters enthalten. Die negativen



t_{jk} erklären sich aus dem Umstand, daß y_j eine Folge der Anregung x^p ist, und eine Rekonstruktion der Ursache aus ihrer Wirkung erst möglich sein kann, nachdem letztere eingetreten ist.

Durch einfache Umschreibung von Gleichung (6.1) erhält man

$$\hat{x}(t - T) \approx \sum_{jk} s_{jk} y_j(t - \Delta_{jk}), \quad \Delta_{jk} := T + t_{jk}. \quad (6.2)$$

Falls $T > |t_{jk}|$ für alle j und k gilt, ist somit sichergestellt, daß $\Delta_{jk} > 0$. Bei 10 cm Entfernung der Quelle kann *Xenopus* nach ca. 500 ms eine verlässliche Rekonstruktion erhalten. Dieser Zeitraum ist zusammengesetzt zum einen aus der Zeit, die vergeht ehe überhaupt ein überschwelliger Reiz am Organ ankommt, zum anderen enthält er die Integrationszeit, während der aktiv die Spike-Trains der verschiedenen Organe verglichen werden. Für Wellen aus 10 cm Entfernung geben Claas und Münz (1996) eine Reaktionszeit von etwa 1000 ms an, die ihrerseits noch die Umsetzung der sensorischen Daten in eine Reaktion beinhaltet. Wartezeiten T in der benötigten Größenordnung sind also durchaus zu verwirklichen.

Abb. 6.1 zeigt die Verschaltung eines Neurons, dessen Membranpotential Gleichung (6.2) annähert. Die Afferenz j_+ mit positiver Richtcharakteristik (vgl. Abschnitt 3.3.1) des Seitenlinienorgans j kontaktiert die beiden mit e (exzitatorisch) bzw. i (inhibitorisch) gekennzeichneten Interneurone. Diese tragen der Tatsache Rechnung, daß bis dato in keinem biologischen System am selben Axon sowohl erregende wie hemmende Synapsen gefunden wurden. Um das Modell übersichtlich zu halten, wollen wir annehmen, daß es sich um bloße Relais-Stationen handelt, die ein ankommendes Aktionspotential verlässlich weiterleiten, und werden sie daher nicht explizit modellieren.

Die Interneurone bilden die Synapsen $k = 1 \dots K_+$ mit axonalen Verzögerungszeiten Δ_{jk}^+ und Synapsenstärke J_{jk}^+ , wobei inhibitorische Synapsen mit negativer Stärke gezählt werden. Die komplementäre Afferenz j_- bilde entsprechende Verbindungen (Δ_{jk}^- , J_{jk}^- mit $k = 1 \dots K_-$). Weiter seien t_j^{f+} bzw. t_j^{f-} die Feuerzeitpunkte der jeweiligen Afferenz. Als Spike-Response-Neuron (Gerstner und Van Hemmen 1994) modelliert ergibt sich für eine solche Zelle ein Membranpotential

$$V(t) = \sum_{k=1}^{K_+} J_{jk}^+ \sum_{f_+} \varepsilon(t - t_j^{f+} - \Delta_{jk}^+) + \sum_{k=1}^{K_-} J_{jk}^- \sum_{f_-} \varepsilon(t - t_j^{f-} - \Delta_{jk}^-). \quad (6.3)$$

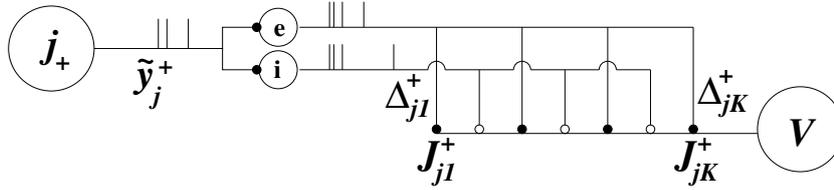


Abbildung 6.1: „Schaltschema“ für die Verbindungen zwischen einer Affferenz j_+ eines Seitenlinienorgans und einer Nervenzelle, welche mit ihrem Membranpotential V die Wellenformrekonstruktion nach Gleichung (4.16) annähert. Ausgefüllte Kreise symbolisieren exzitatorische Synapsen, nicht ausgefüllte entsprechend inhibitorische Synapsen. Zur weiteren Erläuterung siehe den Lauftext.

Hierbei beschreibt $\varepsilon(t)$ den Zeitverlauf der ausgelösten postsynaptischen Potentiale (PSP), wobei implizit angenommen wurde, daß diese für alle Synapsen gleich sind. Sind alle Organe auf diese Weise mit dem betreffenden Neuron verbunden, erhält mit der Definition der Spike-Trains

$$\tilde{y}_j^+(t) := \sum_{f^+} \delta(t - t_j^{f^+}), \quad \tilde{y}_j^-(t) := - \sum_{f^-} \delta(t - t_j^{f^-}) \quad (6.4)$$

aus Gleichung (6.3) folgendes Membranpotential

$$V(t) = \sum_j \left[\sum_{k=1}^{K_+} J_{jk}^+ (\tilde{y}_j^+ \star \varepsilon)(t - \Delta_{jk}^+) - \sum_{k=1}^{K_-} J_{jk}^- (\tilde{y}_j^- \star \varepsilon)(t - \Delta_{jk}^-) \right]. \quad (6.5)$$

Wählt man nun $J_{jk}^+ = s_{jk}$, $J_{jk}^- = -s_{jk}$ und verlangt $\Delta_{jk}^+ = \Delta_{jk}^- = \Delta_{jk}$ für alle k erhält man mit der Definition

$$\tilde{y}_j(t) := \tilde{y}_j^+(t) + \tilde{y}_j^-(t) \quad (6.6)$$

$$V(t) = \sum_{jk} s_{jk} (\tilde{y}_j \star \varepsilon)(t - \Delta_{jk}). \quad (6.7)$$

Wie in Abschnitt 3.3.1 diskutiert spiegelt der Spike-Train $\tilde{y}_j(t)$ den Verlauf der Auslenkung der Cupula wieder. Der genaue Zusammenhang zwischen Auslenkung und Spike-Erzeugung ist nicht vollständig geklärt. Die zusätzliche Faltung mit ε stört nicht weiter, solange die Dauer τ_ε der postsynaptischen Potentiale deutlich kleiner ist als die typischen Periodendauern des zu rekonstruierenden Stimulus, so daß die höchsten relevanten Frequenzen noch aufgelöst werden können. Im



Vergleich von Gleichung (6.7) und Gleichung (6.2) gilt

$$V(t) \approx (\hat{x} \star \varepsilon)(t - T) \quad (6.8)$$

Es existiert für jede Rekonstruktionsposition \mathbf{p} ein eigenes Neuron, das wie eben beschrieben mit den Rezeptoren verschaltet ist. Das führt zu Synapsen mit der Stärke $J_{ik}^{\mathbf{p}+}$ bzw. $J_{ik}^{\mathbf{p}-}$, die durch die Rücktransferfunktionen $s_i^{\mathbf{p}}(t_k)$ für das zu implementierende Modell bestimmt sind. Zur Vereinfachung nehmen wir an, daß für jede Verzögerungszeit $\Delta_{ik}^{\mathbf{p}}$ jeweils eine Synapse des +- bzw. --Zweiges vorhanden ist und daß gilt $J_{ik}^{\mathbf{p}+} = -J_{ik}^{\mathbf{p}-}$. Wir können damit diese Synapsen im Folgenden zusammenfassen zu $J_{ik}^{\mathbf{p}}$. Es gilt dann für das Membranpotential

$$V^{\mathbf{p}}(t) = \sum_{ik} J_{ik}^{\mathbf{p}} (\tilde{y}_i \star \varepsilon)(t - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}). \quad (6.9)$$

Für das neuronale Modell wird in den Simulationen zunächst aus der Wellenform an der Quelle $x^{\mathbf{p}}$ der Stimulus am Organ y_i berechnet, und dann in einem Zufallsprozeß ein Spike-Train \tilde{y}_i daraus erzeugt. Als einfache Näherung der in Abschnitt 3.3.1 beschriebenen Transduktionseigenschaften der Seitenliniengorgane simulieren wir die Erzeugung der Aktionspotentiale in den sensorischen Afferenzen durch einen inhomogenen Poisson-Prozeß (Kempner et al. 1998) mit affin-linearer Feuerrate. Die Wahrscheinlichkeit für ein Aktionspotential (AP) in einem Intervall der infinitesimalen Länge dt beträgt

$$\text{Prob}\{\text{AP in Faser } i_{\pm} \text{ in } [t, t + dt]\} = [\pm R y_i(t) + R_0] dt \quad (6.10)$$

mit Ratenkonstante R und Spontanfeuerrate R_0 . Eventuell auftretende negative Wahrscheinlichkeiten sind als null zu interpretieren. Die Implementierung in ein Computer-Modell wird in den wichtigsten Zügen im Anhang C.2 erklärt. Als PSP wurde in den erstellten Simulationen die Alpha-Funktion

$$\varepsilon(t) = \begin{cases} t/\tau_{\varepsilon}^2 \exp(1 - t/\tau_{\varepsilon}) & \text{falls } t \geq 0 \\ 0 & \text{falls } t < 0 \end{cases} \quad (6.11)$$

gewählt. Die Normierung ist so gewählt, daß $\int \varepsilon(t) dt = 1$.

Franosch et al. (2003) zeigen, daß ein neuronales Einzelpunktmodell basierend auf Gleichung (6.7) mit realistischen Ratenkonstanten $R = 300$ Hz, Spontanfeuerraten $R_0 = 10$ Hz und Zeitkonstanten $\tau_\varepsilon = 10$ ms ähnlich gute Ergebnisse wie ein optimales erzielt.

6.2 Neuronaler Lernprozeß

6.2.1 Anforderungen

Wie kann nun ein Lernprozeß aussehen, der die Synapsenstärken richtig, also auf $J_{ik}^{\mathbf{P}} = s_{ik}^{\mathbf{P}}$ einstellt. Die Anpassung der Rücktransferfunktionen während der im Kapitel 5 vorgestellten Lernprozesse errechnete sich zu

$$\Delta s_i^{\mathbf{P}}(\tau) = -2\eta \int \Delta x^{\mathbf{P}}(t) y_i(t - \tau) dt . \quad (6.12)$$

wobei $\Delta x^{\mathbf{P}}(t)$ die je nach Modell relevante Abweichung der Rekonstruktion von der verlangten Wellenform ist. Für das Einzelpunkt- oder das Gesamtfeldmodell also

$$\Delta x^{\mathbf{P}}(t) = \hat{x}^{\mathbf{P}}(t) - x^{\mathbf{P}}(t) \quad (6.13)$$

oder für ein Referenzfenstermodell

$$\Delta x^{\mathbf{P}}(t) = \hat{x}^{\mathbf{P}}(t) - \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) x^{\mathbf{q}}(t) . \quad (6.14)$$

Ein Lernprozeß für die diskreten Rücktransferfunktionen nach Gleichung (6.2) verlangt dann entsprechend

$$\Delta s_{ik}^{\mathbf{P}} = -2\eta \int \Delta x^{\mathbf{P}}(t - T^{\mathbf{P}}) y_i(t - \Delta_{jk}^{\mathbf{P}}) dt , \quad (6.15)$$

wobei das Endergebnis wiederum definiert ist durch

$$0 = \left\langle -2\eta \int \Delta x^{\mathbf{P}}(t - T^{\mathbf{P}}) y_i(t - \Delta_{jk}^{\mathbf{P}}) dt \right\rangle . \quad (6.16)$$

Da die Einzelsamples der Rücktransferfunktionen $s_{ik}^{\mathbf{P}}$ durch die Synapsenstärken $J_{ik}^{\mathbf{P}}$ realisiert werden, wollen wir nun versuchen, einen synaptischen Lernmechanismus zu entwerfen, der eine Gleichung (6.15) äquivalente Anpassung der Synapsenstärken bedeutet.



Wir gehen aus von der sehr allgemeinen Lerngleichung (Van Hemmen 2001)

$$\Delta J = \int_{-\infty}^{\infty} W(\tau) \int_0^{T_i} y_{\text{out}}(t) y_{\text{in}}(t + \tau) dt d\tau . \quad (6.17)$$

Diese Gleichung beschreibt, wie sich eine Synapsenstärke J in Abhängigkeit der zeitlichen Korrelation von präsynaptischem Spike-Train y_{in} und seinem postsynaptischem Pendant y_{out} ändert. Das „Lernfenster“ $W(\tau)$ gibt an, wie sich die Stärke der Synapse ändern soll, falls ein Aktionspotential prä-, ein anderes postsynaptisch auftritt und ihr Zeitabstand τ beträgt. Wir gehen dabei davon aus, daß ein Lernstimulus endliche Länge T_i (in unseren Simulationen ca. 2s) hat, und daß die Breite des Lernfensters gegenüber dieser „Lernzeit“ vernachlässigbar kurz ist. Dann kann man die Korrelation von Input- und Output-Spikes straflos ins Unendliche ausdehnen und erhält dabei

$$\Delta J = \int_{-\infty}^{\infty} W(\tau) \int_{-\infty}^{\infty} y_{\text{out}}(t) y_{\text{in}}(t + \tau) dt d\tau . \quad (6.18)$$

6.2.2 Ein- und Ausgabegrößen

Betrachten wir nun die Veränderung der Synapsenstärke $J_{ik}^{\mathbf{p}}$, jener Synapse also, die von einer Afferenz von Organ i auf dem Kartenneuron \mathbf{p} gebildet wird und eine Verzögerungszeit $\Delta_{ik}^{\mathbf{p}}$ besitzt, so ist $y_{\text{in}}(t + \tau)$ gegeben durch den Spike-Train \tilde{y}_i , wie er am Organ entsteht, verzögert um die zur Synapse gehörige Verzögerungszeit,

$$y_{\text{in}}(t + \tau) = \tilde{y}_i(t + \tau - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) . \quad (6.19)$$

Wir wollen den Lernmechanismus dahingehend modifizieren, daß der präsynaptische Spike-Train y_{in} nicht wie in Gleichung (6.18) gefordert mit dem postsynaptischen *Spike-Train* y_{out} , sondern mit dem erzeugenden *Membranpotential* selbst verglichen wird. Ein gut untersuchtes Beispiel für einen solchen vom postsynaptischen Membranpotential abhängigen Lernmechanismus bildet die weitverbreitete Langzeit-Plastizität glutamaterger Synapsen unter Mitwirkung des



sog. NMDA-Rezeptors (Andersen 1985). Bei Membranpotentialen im Bereich des Ruhepotentials ist dieser Rezeptor durch Mg^{2+} -Ionen blockiert, so daß trotz Anwesenheit von Glutamat der Rezeptor inaktiv bleibt und keine Leitfähigkeitsänderung stattfindet. Bei erhöhtem postsynaptischem Membranpotential ist dieser Block nicht mehr wirksam, der Rezeptor durch Glutamat aktivierbar. Ein präsynaptisch eintreffendes AP aktiviert den Rezeptor, in der Folge strömen Ca^{2+} -Ionen in die Zelle. Letzteres führt zur Aktivierung von unterschiedlichen Signalketten, die sowohl zur Schwächung als auch Stärkung der Synapse führen können (Shouval et al. 2002; Yang et al. 1999). Molekulare Mechanismen für den benötigten Lernprozeß sind also durchaus denkbar.

6.2.3 Referenzeingabe

Wir nehmen an, daß das Neuron p während der Lernphase zusätzlich zum Input der Seitenlinienafferenzen die zum Lernen notwendige Referenzeingabe bekommt. Die Notwendigkeit dieses „Lehrers“ wurde schon bei der mathematischen Analyse des Lernprozesses angerissen.

Als Referenz kommt zunächst das visuelle System in Frage. Eine ähnliche „Eichung“ eines sensorischen Systems, des auditorischen nämlich, am visuellen System ist für die Schleiereule nachgewiesen (Miller und Knudsen 1999). Es ist bekannt, daß die Augen bei *Xenopus*, für ein rein aquatisch lebendes Tier ungewöhnlicherweise, für das Sehen in *Luft* geeignet sind (Elepfandt 1996), und daß ein Frosch also in Jagdposition mit über die Wasseroberfläche hinausragenden Augen ein wellenerzeugendes Objekt durchaus beobachten kann. Auch die Neuroanatomie (vgl. Abschnitt 3.3.2) zeigt, daß Seitenliniensystem und visuelles System im Bereich des Mittelhirns eng verbunden sind. Es sei hier nochmals auf die besonders auf die topologische Anordnung der Seitenlinienkarte und der visuellen Einheiten im Tectum opticum verwiesen. Eine Untersuchung von Claas (1994) zeigt einen Zusammenhang zwischen der Entwicklung von visuellem System und der Leistungsfähigkeit des Seitenliniensystems. Frösche mit im Larvenstadium durchtrennten Seenerven zeigen Lokalisierungsdefizite. Eine in Dunkelheit aufgezogene Vergleichsgruppe lokalisiert allerdings normal. Eine Eichung am visuellen System ist somit weder kategorisch ausgeschlossen noch kann sie anhand dieser Erkenntnisse nachgewiesen werden.

Um die Referenzeingabe in der benötigten Form über das visuelle System



verfügbar zu machen, muß das Tier die Bewegungen eines wellenerzeugenden Objektes beobachten können. Es genügt bereits ein Signal, das über ein lineares, umkehrbares und zeitinvariantes Funktional mit \hat{x}^p verbunden ist, da dessen Einfluß (genauer die Umkehrung dieses Funktionals) in die Transferfunktion integriert werden kann, und dann im Lernprozeß einfach mitgelernt wird. Natürlich sind als Quelle für die Referenzeingabe auch andere sensorische Systeme oder bereits integrierte Information mehrerer Sinnesmodalitäten denkbar.

An dieser Stelle wollen wir annehmen, daß die Referenz in Form eines weiteren Spike-Trains $\tilde{x}^p(t)$ geliefert wird. Dieser wird ebenfalls über einen Poisson-Prozeß mit den oben beschriebenen Ratenkonstanten aus der Wellenform $x^p(t - T^p)$ erzeugt und ist also um T^p verzögert. Die realisierte globale Verzögerung bestimmt die Integrationszeit für das „Schülerneuron“. Ähnlich wie \tilde{y}_i wird der Spike-Train über zwei separate Kanäle für positive Auslenkungen inhibitorisch, für negative exzitatorisch mit konstanter Synapsenstärke auf das Neuron p gegeben. Die Annahme, daß ein Kartenneuron p von seinem „Lehrer“ Informationen über die Wellenform x^p an einer ganz bestimmten, immer gleichen Position der Wasseroberfläche bekommt, zeichnet für die spätere Ausbildung genau dieser Präferenzrichtung verantwortlich.

Hier zeigt das Referenzfenstermodell sich von seiner gefälligen Seite. Angenommen, die Quelle der Spike-Trains \tilde{x}^p ist eine Karte visueller Neurone, die über der zukünftigen Seitenlinienkarte im Tectum opticum liegt. Diese müßten nun lediglich in einen einigermaßen eng begrenzten Bereich der darunterliegenden Seitenlinienkarte projizieren, wobei die Stärke der Projektion gegen den Rand des Projektionsbereiches abnimmt. Der Effekt wäre genau jener, den wir vom rein mathematisch definierten Referenzfenster erwarten, nämlich daß ein Neuron p nach Abstand gewichtet Informationen über den Bereich um p herum erhält. Die Synapsenstärke für den positiven Kanal zwischen Lehrer q und Schüler p beträgt also $-F(q, p)$, für den negativen Kanal entsprechend $F(q, p)$.

Das Gesamtfeldmodell dagegen verlangt, daß sich der Kontakt ausschließlich auf *genau ein* Lehrerneuron und *einen* Schüler beschränkt ($F(q, p) = \delta_{qp}$). Das Einzelpunktmodell schließlich verlangt vom Lehrer die Fähigkeit, die Lernfähigkeit des Schülers einzuschalten, wann immer ersterer gerade aktiv ist¹. Alles in allem scheint in dieser Hinsicht ein Referenzfenstermodell am plausibelsten.

Die Formen der postsynaptischen Potentiale seien für alle Synapsen gleich,

¹Böse Zungen behaupten, daß dies der Wunschtraum eines jeden Lehrers sei.



nämlich $\varepsilon(t)$. Daraus ergibt sich das Membranpotential

$$V^{p'}(t) = V^p(t) - \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) \int \tilde{x}_i^{\mathbf{q}}(\tau') \varepsilon(t - \tau') d\tau' . \quad (6.20)$$

Dabei steht V^p für das Membranpotential ohne Referenzeingabe, das nach Gleichung (6.8) eine Annäherung an die Rekonstruktion $\hat{x}^p \star \varepsilon$ bildet. Gleichmaßen bildet der zweite Term eine Annäherung an $x^p \star \varepsilon$ bzw. $\sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) x^{\mathbf{q}} \star \varepsilon$. Daher gilt

$$V^{p'}(t) \approx (\Delta x^p \star \varepsilon)(t - T^p) . \quad (6.21)$$

6.2.4 Lernfenster

Wir nehmen für das Lernfenster

$$W(\tau) = -2\varepsilon(-\tau) \quad (6.22)$$

an. Diese Wahl führt für äquidistant liegende Synapsen dazu, daß deren Stärken J_{ik}^p nach dem Lernprozeß exakt s_{ik}^p entsprechen, was noch zu zeigen ist.

Der Grund für diese Wahl ist folgender: Man kann eine neuronale Fehlerfunktion E_n aufstellen, die die erwartete Abweichung dessen, was wir als unsere Wellenformrekonstruktion ansehen, $V^{p'}(t)$ also, von der Referenz, zum Beispiel von $\sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) \tilde{x}^{\mathbf{q}} \star \varepsilon$, in Abhängigkeit von der Synapsenstärke mißt. In Analogie zu den idealisierten Modellen schreiben wir

$$E_n = \left\langle \int V^{p'}(t)^2 dt \right\rangle \quad (6.23)$$

oder in voller Schönheit ausgebreitet

$$E_n = \left\langle \int \left[\sum_{ik} J_{ik}^p (\tilde{y}_i \star \varepsilon)(t - \Delta_{ik}^p) - \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) (\tilde{x}^{\mathbf{q}} \star \varepsilon)(t) \right]^2 dt \right\rangle . \quad (6.24)$$

Der angestrebte Lernprozeß soll eine minimale Abweichung erreichen. Auch hier setzen wir wieder den Gradientenabstieg ein und passen daher die Synapsenstärken nach der Regel

$$\Delta J_{jl}^p = -2\eta \frac{\partial E_n}{\partial J_{jl}^p} = -2\eta \int V^{p'}(t) (\tilde{y}_j \star \varepsilon)(t - \Delta_{jl}^p) dt . \quad (6.25)$$



an. Sieht man sich Gleichung (6.18) an, stellt man fest, daß die Korrelation der Spike-Trains mit dem Lernfenster gefaltet wird, um die Veränderung der Synapsenstärke zu erhalten. Wählt man nun gerade $W(\tau)$ wie oben vorgeschlagen, entspricht dessen Faltung mit der Korrelation genau der nach Gleichung (6.25) benötigten Faltung des einlaufenden Spike-Trains \tilde{y}_j mit ε .

Die Arbeitsweise dieses Lernfensters ist folgendermaßen zu interpretieren. Angenommen, ein Aktionspotential kommt zum Zeitpunkt t_0 an einer exzitatorischen Synapse an. Wenn diese die richtige Stärke besitzt, so trägt das erzeugte EPSP gerade genug zum postsynaptischen Membranpotential $V^{P'}$ bei, um den Einfluß des Lehrers zu nivelieren und $V^{P'}$ auf dem Ruhepotential zu halten. Ist die Synapse zu schwach, so reicht ihr Einfluß nicht aus, um jenen des Lehrers zu kompensieren. Die Folge wäre eine postsynaptische Hyperpolarisation der Membran, gerade so lange, wie das durch den Spike verursachte EPSP hätte dauern sollen. Ist $V^{P'}$ in diesem Zeitraum negativ, so führt dies wegen des negativen Lernfensters zu einer positiven Anpassung der Synapsenstärke. Entsprechend führt eine auf einen exzitatorischen Input folgende Depolarisation zur Schwächung der verantwortlichen Synapse. Für inhibitorische Synapsen erhält man Schwächung bei folgender Hyperpolarisation und Stärkung bei Depolarisation. Wichtig ist die Erkenntnis, daß, trotzdem das Lernfenster nur negative Anteile hat, Synapsen keineswegs stets geschwächt werden. Der Grund hierfür ist, daß der Einfluß des Lehrers durchaus dazu führen kann, daß trotz Aktivität einer Synapse sich im Membranpotential der gegenteilige Effekt der Referenz durchsetzt.

6.2.5 Ergebnis des Lernprozesses

Unter den oben genannten Voraussetzungen erhalten wir nach Gleichung (6.18) für die Synapse J_{jl}^P die Anpassung

$$\Delta J_{jl}^P = -2\eta \int \varepsilon(-\tau) \int V^{P'}(t) \tilde{y}_j(t + \tau - \Delta_{jl}^P) dt d\tau . \quad (6.26)$$

Dies entspricht Gleichung (6.25) und bei Identifikation von J_{jl}^P mit s_{jl}^P zeigt sich unter Benutzung von Gleichung (6.21), daß die Anpassungen (6.26) für die Synapse und (6.15) für die diskrete Rücktransferfunktion bis auf eine zusätzliche



Faltung mit der Autokorrelation des PSP und den Näherungscharakter der Spike-Trains äquivalent sind.

Wir wollen nun das Ergebnis eines solchen Lernprozesses mit Referenzfenster für Spontanfeuertate $R_0 = 0$ und Ratenkonstante R bestimmen. Wir bilden den Erwartungswert der Änderung der Synapsenstärken über das Ensemble möglicher Lernsituationen und über die Spike-Generierung der verschiedenen Eingabekanäle. Es soll gelten $\langle \Delta J_{ik}^{\mathbf{p}} \rangle = 0$. Dann bestimmen wir jene Parameter $J_{ik}^{\mathbf{p}}$, die die entstehende Gleichung

$$0 = -2\eta \left\langle \int \varepsilon(-\tau) \int V^{\mathbf{p}'}(t) \tilde{y}_j(t + \tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) dt d\tau \right\rangle \quad (6.27)$$

lösen. Wir benutzen

$$\Delta \tilde{x}^{\mathbf{p}}(\tau') := \sum_{ik} J_{ik}^{\mathbf{p}} \tilde{y}_i(\tau' - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) - \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) \tilde{x}^{\mathbf{q}}(t) \quad (6.28)$$

$$V^{\mathbf{p}'}(t) = \int \Delta \tilde{x}^{\mathbf{p}}(\tau') \varepsilon(t - \tau') d\tau' \quad (6.29)$$

und dividieren durch -2η . Damit erhält man Gleichung (6.27) in folgender Form

$$0 = \left\langle \int \int \varepsilon(-\tau) \varepsilon(t - \tau') \int \Delta \tilde{x}^{\mathbf{p}}(\tau') \tilde{y}_j(t + \tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) dt d\tau' d\tau \right\rangle \quad (6.30)$$

und mit sukzessiven Übergängen

$$\tau \rightarrow \tau - t \quad (6.31)$$

$$t \rightarrow t - \tau' \quad (6.32)$$

ergibt sich

$$0 = \left\langle \int \int \varepsilon(t + \tau' - \tau) \varepsilon(t) dt \int \Delta \tilde{x}^{\mathbf{p}}(\tau') \tilde{y}_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) d\tau d\tau' \right\rangle. \quad (6.33)$$

Wir definieren die Autokorrelation des PSP

$$a_{\varepsilon}(\tau' - \tau) := \int \varepsilon(t + \tau' - \tau) \varepsilon(t) dt \quad (6.34)$$

und erhalten

$$0 = \left\langle \int \int \Delta \tilde{x}^{\mathbf{p}}(\tau') \tilde{y}_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) a_{\varepsilon}(\tau' - \tau) d\tau d\tau' \right\rangle. \quad (6.35)$$



Für die Mittelwertbildung ist a_ε nicht relevant, da es nicht zufallsabhängig ist. Wir können also schreiben

$$0 = \int \int \langle \Delta \tilde{x}^{\mathbf{p}}(\tau') \tilde{y}_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) \rangle a_\varepsilon(\tau' - \tau) d\tau d\tau' . \quad (6.36)$$

Sehen wir uns den Mittelwert in Gleichung (6.36) genauer an, indem wir $\Delta \tilde{x}$ durch seine Definition (6.28) ersetzen,

$$\left\langle \left[\sum_{ik} J_{ik}^{\mathbf{p}} \tilde{y}_i(\tau' - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) - \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) \tilde{x}^{\mathbf{q}}(\tau') \right] \tilde{y}_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) \right\rangle = \quad (6.37)$$

$$\sum_{ik} J_{ik}^{\mathbf{p}} \langle \tilde{y}_i(\tau' - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) \tilde{y}_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) \rangle - \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) \langle \tilde{x}^{\mathbf{q}}(\tau') \tilde{y}_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) \rangle .$$

Der Erwartungswert über den Spike-Generierungsprozeß $\langle \dots \rangle_{\text{sg}}$ für den zweiten Term in Gleichung (6.38) ist einfach zu berechnen, da die APs in den Seitenlinienafferenzen und in den „Lehrerkanälen“ statistisch unabhängig voneinander generiert werden. Daher faktorisiert die Mittelwertbildung und man erhält einfach die zugrundeliegenden Feuerraten

$$\langle \tilde{x}^{\mathbf{q}}(\tau') \tilde{y}_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) \rangle_{\text{sg}, \text{lp}} = R^2 \langle x^{\mathbf{q}}(\tau' - T^{\mathbf{q}}) y_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) \rangle_{\text{lp}} . \quad (6.38)$$

Gleiches gilt für die Korrelation der Spike-Trains in den Afferenzen $i \neq j$

$$\langle \tilde{y}_i(\tau' - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) \tilde{y}_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) \rangle_{\text{sg}, \text{lp}} = R^2 \langle y_i(\tau' - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) y_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) \rangle_{\text{lp}} . \quad (6.39)$$

Den Fall $i = j$ muß man einer Sonderbehandlung unterziehen. Man diskretisiert die Zeitachse, berechnet die Korrelationen für den diskreten Fall und betrachtet schließlich den Limes für infinitesimale Zeitabstände der Diskretisierungspunkte, wie in Anhang C.2 durchgeführt. Das Ergebnis entspricht dem von Van Hemmen (2001) gefundenen und lautet

$$\langle \tilde{y}_i(\tau' - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) \tilde{y}_i(\tau - \Delta_{il}^{\mathbf{p}}) \rangle_{\text{sg}, \text{lp}} = \quad (6.40)$$

$$\langle R^2 y_i(\tau' - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) y_i(\tau - \Delta_{il}^{\mathbf{p}}) + R \delta(\tau' + \Delta_{jl}^{\mathbf{p}} - \tau - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) |y_i(\tau' - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}})| \rangle_{\text{lp}} .$$

Vergleiche dazu Gleichung (C.21). Auf die explizite Kennzeichnung der Mittelwerte bzgl. der Lernsituationen $\langle \dots \rangle_{\text{lp}}$ können wir nunmehr verzichten, da keine



Verwechslungsgefahr mehr droht. Diese Ausdrücke gesammelt ergeben den Mittelwert aus Gleichung (6.38), den man dann in Gleichung (6.36) einsetzen kann

$$0 = \iint \left\{ \sum_{ik} J_{ik}^{\mathbf{p}} \left[R^2 \langle y_i(\tau' - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) y_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) \rangle \right. \right. \\ \left. \left. + R \delta_{ij} \delta(\tau' + \Delta_{jl}^{\mathbf{p}} - \tau - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) \langle |y_i(\tau' - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}})| \rangle \right] \right. \\ \left. - R^2 \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) \langle x^{\mathbf{p}}(\tau' - T^{\mathbf{p}}) y_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) \rangle \right\} a_{\varepsilon}(\tau' - \tau) d\tau' d\tau . \quad (6.41)$$

Diese Gleichung gibt schon ein wenig Aufschluß über das Geschehen. Der zusätzliche Term (mittlere Zeile von Gleichung (6.41)), den wir durch die Bildung des Erwartungswertes über die Spike-Generierung erzeugt haben, gibt Auskunft über das Rauschniveau, dem das System während der Lernphase ausgesetzt ist, welches durch die Stochastizität der Spike-Generierung hervorgerufen wird und welches ich als *internes* Rauschen bezeichnen möchte, um es abzugrenzen vom *externen* Rauschen, mit dem das Signal y_i bereits vor der Spike-Erzeugung behaftet ist und das z.B. von Störquellen her stammt. Im Gegensatz zu den anderen beiden Termen der Ordnung R^2 ist das interne Rauschen von der Ordnung R und verschwindet daher für sehr hohe Feuerraten.

Bevor wir jedoch einen Schritt weitergehen, dividieren wir durch R^2 , definieren $s := \tau' - \tau$ und spalten Gleichung (6.41) in ihre drei Bestandteile auf, nämlich

$$\psi_1 := \int a_{\varepsilon}(s) \sum_{ik} J_{ik}^{\mathbf{p}} \left\langle \int y_i(s + \tau - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) y_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) d\tau \right\rangle ds \quad (6.42)$$

$$\psi_2 := \int a_{\varepsilon}(s) \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) \left\langle \int x^{\mathbf{q}}(s + \tau - T^{\mathbf{q}}) y_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) d\tau \right\rangle ds \quad (6.43)$$

und schließlich

$$\psi_3 := \frac{1}{R} \int a_{\varepsilon}(s) \sum_k J_{jk} \left\langle \int |y_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}})| d\tau \right\rangle \delta(s + \Delta_{jl}^{\mathbf{p}} - \Delta_{jk}^{\mathbf{p}}) ds \\ = \frac{1}{R} \sum_k J_{jk}^{\mathbf{p}} a_{\varepsilon}(\Delta_{jk}^{\mathbf{p}} - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}}) \left\langle \int |y_j(\tau - \Delta_{jl}^{\mathbf{p}})| d\tau \right\rangle . \quad (6.44)$$



Konzentrieren wir uns zunächst auf ψ_3 , das interne Rauschen. Wir nehmen zur Kenntnis, daß der Ausdruck den Betrag der mittleren zeitintegrierten Auslenkung der Cupula enthält. Es gilt

$$\left\langle \int |y_j(\tau - \Delta_{jl}^p)| d\tau \right\rangle = \int \langle |y_j(\tau - \Delta_{jl}^p)| \rangle d\tau . \quad (6.45)$$

Da $x^q(t)$ und ein möglicherweise vorhandenes Rauschen $n_i(t)$ in stationären Normalprozessen erzeugt werden, kann $y_i(t)$ als Linearkombination beider selbst als von einem solchen Prozeß erzeugt angenommen werden. Wichtig ist, daß der erzeugende Prozeß stationär, der Mittelwert $\langle |y_j(\tau - \Delta_{jl}^p)| \rangle$ also von seinem Zeitargument unabhängig ist. Wenn T_l die Länge die Stimulus angibt, gilt weiter für einen solchen Prozeß, da $y_i(t)$ gaußverteilt,

$$\begin{aligned} \langle |y_j(t)| \rangle &= \frac{2}{\pi} \langle y_j(t)^2 \rangle = \frac{2}{\pi T_l} \int \langle |H_j^q(\omega)|^2 |X^q(\omega)|^2 \rangle + \langle |N_j(\omega)|^2 \rangle d\omega \\ &= \frac{2}{\pi T_l} \int \sigma_{n,e}(\omega)^2 + \sigma_x^p(\omega)^2 \sum_q |H_j^q(\omega)|^2 d\omega \end{aligned} \quad (6.46)$$

mit der mittleren Leistungsdichte $\sigma_{n,e}^2$ des externen Rauschens (vormals σ_n^2). Wir definieren $\sigma_{n,i}^2 := \langle |y_j(t)| \rangle / R$ und erhalten

$$\psi_3 = \sigma_{n,i}^2 \sum_k J_{jk}^p a_\varepsilon (\Delta_{jk}^p - \Delta_{jl}^p) . \quad (6.47)$$

Ohne weitere Annahmen bliebe uns nur die numerische Berechnung der Lösung des Gleichungssystems (6.41). Um Einsicht zu gewinnen, inwiefern das Ergebnis den idealisierten Modellen der vorangegangenen Kapitel ähnelt, wollen wir verlangen, daß für jede sensorische Afferenz die gleiche Anzahl N_t Synapsen auf das Neuron p mit ebenso einheitlichen Zeitabständen Δ_t vorhanden sind.

Die Annahme gewährleistet, daß die diskrete Fourier-Transformation (DFT) der Terme $\psi_{1,2,3}$ bezüglich des Index l , wie sie im Anhang C.1 definiert wird, eine sehr gute Annäherung bildet an die kontinuierliche Fourier-Transformation der kontinuierlichen Pendanten der entsprechenden Ausdrücke mit Sampling-Frequenzen $\omega_m = 0 \dots N_t$, im Abstand $\Delta_\omega = \pi / (N_t \Delta_t)$ von $\omega_0 = 0$ bis zur Nyquist-Frequenz $\omega_{N_t} = \pi / \Delta_t$. Es sei $\Xi(\omega)$ die Fourier-Transformierte einer Funktion $\xi(t)$. Weiter sei ξ_k sei eine Diskretisierung der Funktion und Ξ_m die zugehörige diskret Fourier-Transformierte. Dann gilt

$$\Xi_m \approx \Xi(\omega_m) \Delta_t . \quad (6.48)$$

Siehe dazu Press et al. (1992).

Bleiben wir zunächst bei ψ_3 . Ein scharfer Blick auf Gleichung (6.47) enthüllt, daß es sich um die diskrete Form einer Faltung zwischen den J_{jk}^P und der gesampelten Autokorrelationsfunktion des PSP handelt. Auch für die DFT gilt der Faltungssatz. Es sei Υ_{jm}^P die m -te Komponente der Fourier-Transformierten von J_{jk}^P und wir erhalten die Fourier-Transformierte Ψ_3 von ψ_3 in der Form

$$\Psi_3 = \sigma_{n,i}^2 \Upsilon_{jm}^P A_\varepsilon(\omega_m) \Delta_t . \quad (6.49)$$

Als nächstes nehmen wir uns ψ_2 vor. Eine kontinuierliche Version von ψ_2 in den Frequenzraum transformiert ergibt sich als Multiplikation der gefalteten Funktionen. Die DFT von ψ_2 ergibt sich also als Diskretisierung der gefalteten Funktionen im Fourier-Raum

$$\Psi_2 = \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) \langle X^{\mathbf{q}}(\omega_m) Y_j^*(\omega_m) \rangle A_\varepsilon(\omega_m) \Delta_t . \quad (6.50)$$

Aus ψ_1 ziehen wir die Summation über k nach draußen

$$\psi_1 = \sum_{ik} J_{ik}^P \int a_\varepsilon(s) \left\langle \int y_i(s + \tau - \Delta_{ik}^P) y_j(\tau - \Delta_{jl}^P) d\tau \right\rangle ds \quad (6.51)$$

und stellen befriedigt fest, daß es sich auch hier nur um eine Summe diskreter Korrelationen zwischen den N_o Vektoren, gebildet durch die J_{ik}^P und einer Diskretisierung der Faltungen innerhalb des Integrals handelt. Erneut benutzen wir den diskreten Faltungssatz und erhalten mit gleicher Argumentation wie für ψ_2

$$\Psi_1 = \sum_i \Upsilon_{im} \langle Y_i(\omega_m) Y_j^*(\omega_m) \rangle A_\varepsilon(\omega_m) \Delta_t \quad (6.52)$$

Die Null auf der linken Seite von Gleichung (6.41) kümmert sich nicht um eine lineare Fourier-Transformation. Die Linearität erlaubt uns auch, die Einzelterme $\Psi_{1,2,3}$ einfach zu summieren und das Ergebnis dieser Operation

$$0 = \sum_i \left[\Upsilon_{im} \langle Y_i(\omega_m) Y_j^*(\omega_m) \rangle - \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) \langle X^{\mathbf{q}}(\omega_m) Y_j^*(\omega_m) \rangle + \Upsilon_{jm}^P \sigma_{n,i}^2 \right] A_\varepsilon(\omega_m) \Delta_t \quad (6.53)$$



kann sich sehen lassen. Bei A_ε handelt es sich um die spektrale Leistungsdichte des PSP. Der mittlere Lernschritt bei jeder Frequenz wird also grundsätzlich mit einer konstanten Größe skaliert, die bei den schlecht auflösbaren hohen Frequenzen sehr klein ausfällt. Dies führt dazu, daß diese von der Wasseroberfläche bereits vernachlässigten Frequenzen noch länger brauchen um gelernt zu werden. Zweitens hat diese Konstante, da $A_\varepsilon(\omega_m) \neq 0$ für alle m , keinen Einfluß auf das letzten Endes erlernte Modell; sie läßt sich ebenso wie Δ_t klaglos herausdividieren

$$\sum_i \Upsilon_{im} [\langle Y_i(\omega_m) Y_j^*(\omega_m) \rangle + \delta_{ij} \sigma_{n,i}^2] = \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) \langle X^{\mathbf{q}}(\omega_m) Y_j^*(\omega_m) \rangle . \quad (6.54)$$

Die verbleibenden Erwartungswerte sind exakt jene, die wir bereits für die rein mathematischen Modelle berechnet hatten. Man erhält schlußendlich für $\Upsilon_{im}^{\mathbf{p}}$ ein Gleichungssystem, daß wir für die diskrete Fourier-Transformation von $s_{ik}^{\mathbf{p}}$ erhalten hätten, wenn wir Gleichung (6.16) im Fourier-Raum gelöst hätten. Für den speziellen Fall äquidistanter Synapsen erzeugt der Lernprozeß also in der Tat Synapsenstärken, die durch die Rücktransferfunktionen gegeben sind, wie im Abschnitt 6.1 gefordert.

Die implementierte Rücktransferfunktion hängt vom Lernprozeß ab. Für das Gesamtfeldmodell als Spezialfall eines Referenzfenstermodells mit $F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) = \delta_{\mathbf{qp}}$ gilt obige Ableitung natürlich genauso. Auch für das Einzelpunktmodell ist die Diskussion gültig. Zwischen den beiden letzteren entscheidet, wie man die verbleibenden Mittelwertbildungen auflöst, d.h. ob mit oder ohne Ein- und Ausschalten der synaptischen Lernfähigkeit. Wir wollen hier die Diskussion für das Referenzfenstermodell fortsetzen.

Zunächst wollen wir aber die Gleichung noch einmal explizit niederlegen, ohne die Frequenz ω_m explizit zu erwähnen

$$\sum_i \Upsilon_{im}^{\mathbf{p}} \left[\sum_{\mathbf{p}} H_i^{\mathbf{p}} H_j^{\mathbf{p}*} - \delta_{ij} \frac{\sigma_{n,i}^2 + \sigma_{n,e}^2}{\sigma_x^{\mathbf{p}2}} \right] = \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) H_j^{\mathbf{p}*} . \quad (6.55)$$

Gegenüber den Idealmodellen hat sich lediglich die Stärke des Rauschens geändert. Zum externen gesellt sich das interne Rauschen; beide Varianzen werden einfach addiert. Auch dieses Gleichungssystem kann man natürlich direkt lösen und mit einem erlernten vergleichen. Abb. 6.3 zeigt die sich ergebenden (neuro-



nalen) Rücktransferfunktionen

$$s_i^{\mathbf{P}}(t) := \sum_k J_{ik}^{\mathbf{P}} \varepsilon(t - T + \Delta_{ik}^{\mathbf{P}}), \quad (6.56)$$

d.h. die mit dem postsynaptischen Potential gefalteten Synapsenstärken und damit die Antwort des Systems auf einen Spike bei $t = -T$. Abb. 6.2 zeigt die Konvergenz der entsprechenden Funktion im Fourier-Raum.

Läßt man die Annahme äquidistanter Synapsen fallen, so ist obige Ableitung nicht mehr gültig. Trotz einer Verringerung der Anzahl von Synapsen auf ein Fünftel gegenüber dem Modell in Abb. 6.3 weicht die erlernte Rücktransferfunktion in Abb. 6.4 nicht fundamental von ersterer ab. Der Lernprozeß versucht die entstandenen Löcher auszugleichen, indem er auf andere Synapsen ausweicht, wie im Anhang D gezeigt wird. Den Vergleich beider Modelle im Fourier-Raum zeigt Abb. 6.5. Wir wollen das Modell mit fehlenden Synapsen im Folgenden mit RDS²-Modell bezeichnen. Dabei bilden die zunächst verteilten 100 Synapsen keineswegs die Untergrenze für die Zahl der Synapsen des ausgelernten Modells. Es steht uns frei, eine Synapse, die während des Lernprozesses kein merkliches Wachstum zeigt, degenerieren zu lassen und gleich Null zu setzen, wie dies wohl auch in Wirklichkeit der Fall ist.

6.3 Leistungsfähigkeit eines neuronalen Modells

Wir wollen uns zum Abschluß dieses Kapitels neuronale Modelle im Praxistest ansehen. Dieser wird etwas ausführlicher ausfallen, als das für die anderen Entwicklungsschritte der Fall war. Insbesondere das in den Abbildungen 6.4 und 6.5 betrachtete RDS-Modell darf getrost als die Quintessenz dieser Arbeit betrachtet werden.

Betrachten wir zunächst die Qualität der Rekonstruktionen. Interessant ist in diesem Zusammenhang, wie nahe das Membranpotential $V^{\mathbf{P}}$ einer Karteneinheit der Referenzeingabe $\tilde{x}^{\mathbf{P}} \star \varepsilon$ kommt. Für den Vergleich benutzen wir allerdings

²engl. *randomly distributed synapses*

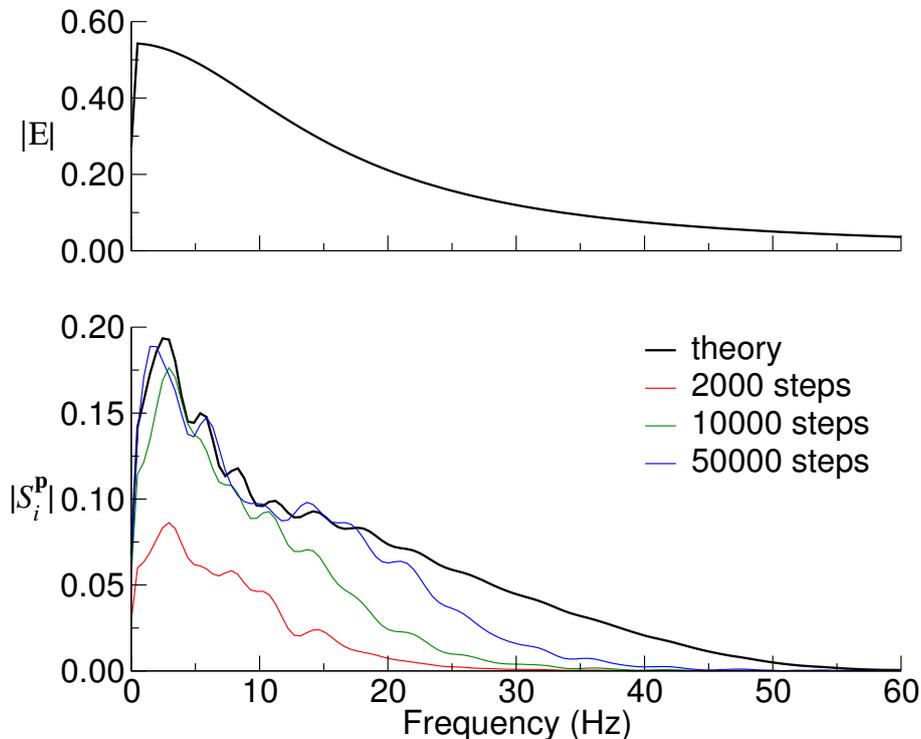


Abbildung 6.2: Konvergenz eines neuronalen WOR-Modells mit 72 Einheiten und $\sigma_{\varphi_P} = 15^\circ$ sowie dem Input-Spektrum $\sigma_x(\omega)$ aus Abb. 5.1. Der untere Graph zeigt den Betrag der Fourier-Transformierten der Rücktransferfunktion nach Gleichung (6.56) für unterschiedliche Anzahlen von Lernschritten und für die direkte Berechnung nach Gleichung (6.55) (siehe Legende). Für die Theorie ergibt sich ein internes Rauschniveau nach Gleichung (6.46) von $\sigma_{n,i} = 0.035$, das externe Rauschen beträgt $\sigma_{n,e} = 0$. Der obere Graph zeigt den Betrag $|E|$ der Fourier-Transformierten von ε . Die Faltung mit dem PSP führt zu einer zusätzlichen Schwächung hoher Frequenzen in den Filtern. Außerdem verzögert die Multiplikation des Lernschrittes mit $A_\varepsilon(\omega_m) = |E(\omega_m)|^2$ die Konvergenz, so daß Frequenzen über 25 Hz nach 50000 Schritten nicht ausgelernt sind, während bei Frequenzen unter 10 Hz bereits nach 10000 Schritten das endgültige Modell erreicht ist. Es wurden 500 Synapsen mit gleichbleibendem Abstand $\Delta_t = 1$ ms zwischen $\Delta_{ik}^P = 0$ und $\Delta_{ik}^P = T$ verteilt (vgl. auch Abb. 6.3). Die Ratenkonstante wurde zu $R = 300$ Hz, die Spontanfeuertate zu $R_0 = 0$ Hz gewählt.

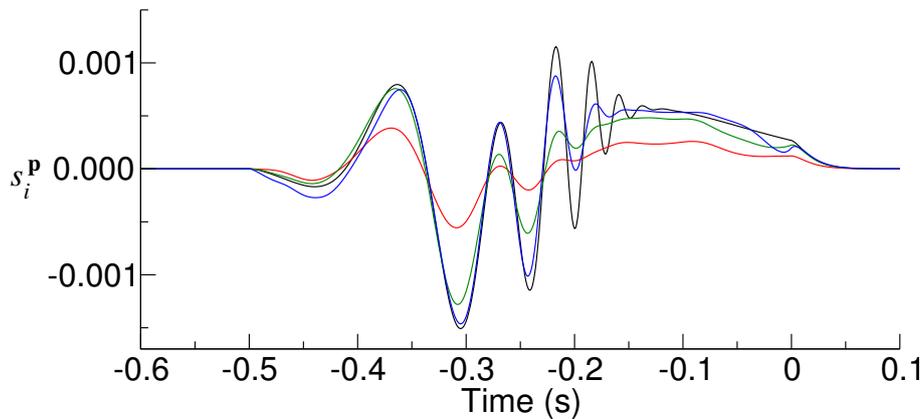


Abbildung 6.3: Konvergenz des Modells aus Abb. 6.2 im Zeitraum. Die Farbkodierung entspricht der oben verwendeten. Obwohl hier 500 Synapsen verteilt wurden, ist bereits zu sehen, daß die ca. je fünf charakteristischen Maxima und Minima dieser Rücktransferfunktion mit einer wesentlich geringeren Anzahl Synapsen gut anzunähern wären.

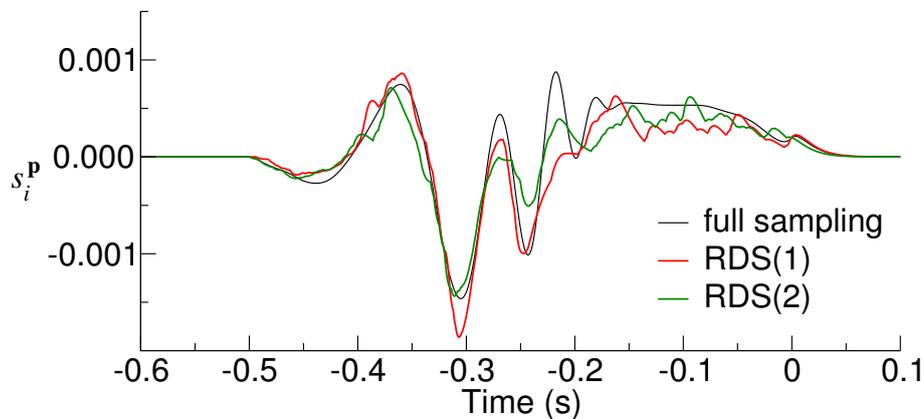


Abbildung 6.4: Vergleich der Rücktransferfunktion aus Abb. 6.3 mit 500 äquidistanten Synapsen und zwei Beispielen mit 100 zufällig verteilten Synapsen. Bis auf die Zahl der Synapsen entsprechen die Parameter Abb. 6.2. Die Beispiele mit 100 Synapsen unterscheiden sich ausschließlich in deren Platzierung. Ist ein Bereich vollkommen ohne Synapsen, so bedeutet dies nicht, daß die dort vorkommenden Frequenzen nicht rekonstruiert werden können, da dieses Defizit durch ein anderes Organ kompensiert werden kann.

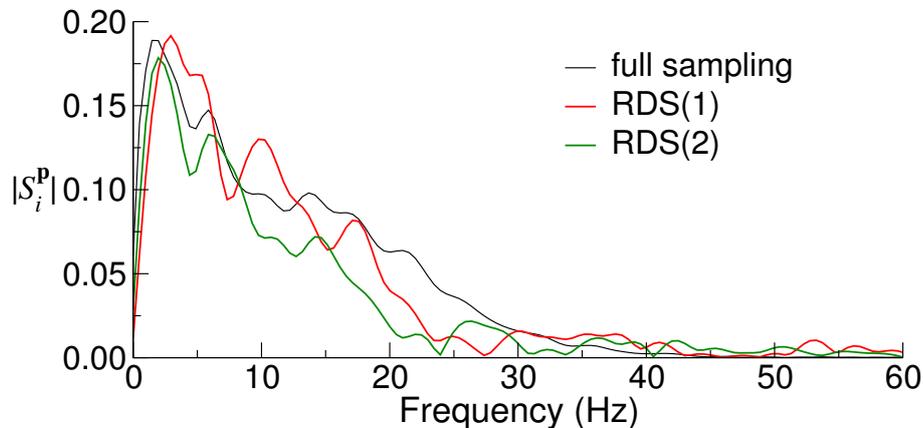


Abbildung 6.5: Die drei Beispiele aus Abb. 6.4 im Fourier-Raum. Da die Wahrscheinlichkeit, die scharfen Peaks hoher Frequenzen mit einer zufällig verteilten Synapse zu treffen, geringer ist, treten Defizite bevorzugt bei hohen Frequenzen auf.

die über die Spike-Erzeugung gemittelte Referenzeingabe

$$\langle (\tilde{x}^{\mathbf{P}} \star \varepsilon)(t) \rangle_{\text{sg}} = \frac{1}{R} (x^{\mathbf{P}} \star \varepsilon)(t - T), \quad (6.57)$$

da uns deren stochastische Variation nicht interessiert. Wenn das Membranpotential dieser Referenz gleicht, so hat *Xenopus* eine der wichtigsten Aufgaben der Signalverarbeitung gelöst, nämlich die Informationen aus verschiedenen Modalitäten über ein und dasselbe Objekt, die ja zunächst ganz unterschiedlich aussehen können, zwischen denen aber nichtsdestotrotz eine gleichbleibende Beziehung besteht, in eine einheitliche Sprache zu übersetzen, die eine einheitliche interne Repräsentation von Objekten der Außenwelt zulässt.

Bei einem Modell mit dichter äquidanter Verteilung der Synapsen sind alle Frequenzen relativ gleichmäßig repräsentiert, während bei zufälliger Verteilung der Synapsen Defizite oder Überbetonungen von bestimmten Frequenzen in den Rücktransferfunktionen auftreten (siehe auch Abb. 6.5). Das schlägt sich in den Rekonstruktionen monofrequenter Stimuli durch das RDS-Modell nieder, die in ihren Intensitäten teils recht stark von der Referenz nach Gleichung (6.57) aber auch von den Rekonstruktionen durch ein Modell mit vollständigem Sampling abweichen, wie in Abb. 6.6 dargestellt ist. Bei der Rekonstruktion eines



natürlichen Stimulus mit breiterem Frequenzspektrum sind dagegen beide Modelle gleich erfolgreich, wie Abb. 6.7 illustriert.

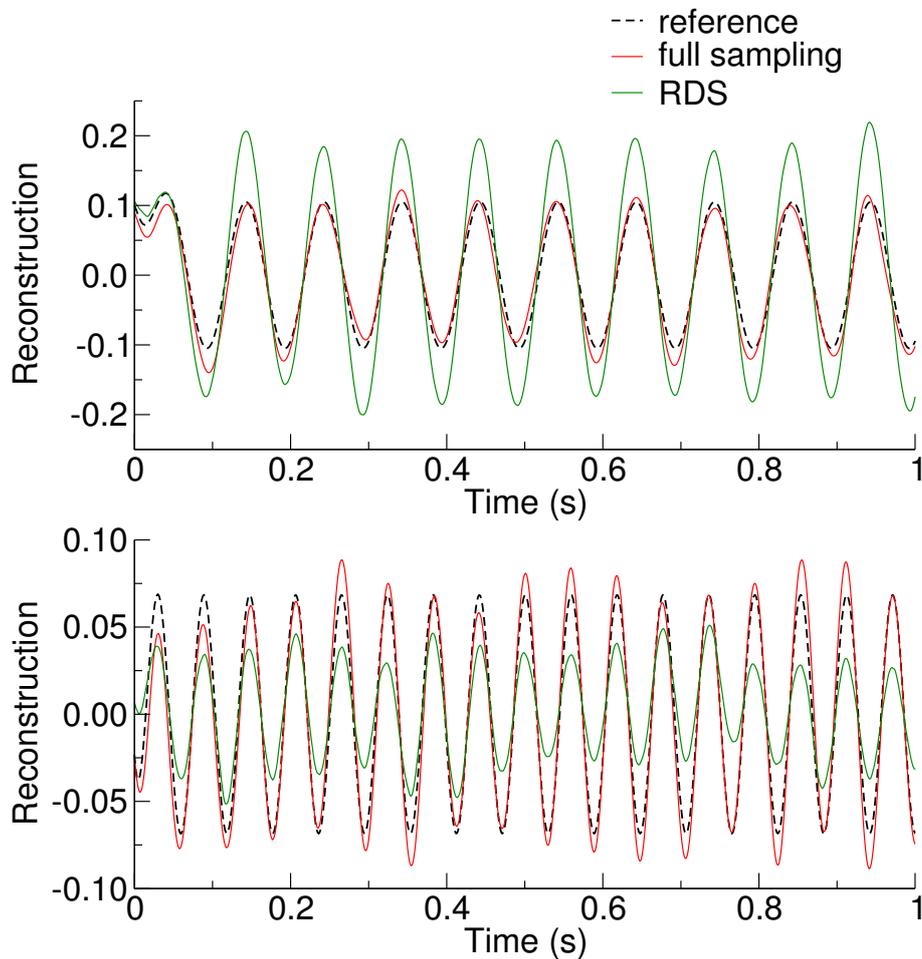


Abbildung 6.6: Vergleich des neuronalen WOR-Modells mit 500 äquidistanten Synapsen und des RDS-Modells (beide in den Abbildungen 6.4 und 6.5 vorgestellt) bei der Rekonstruktion eines 10 Hz-Stimulus (oben) und eines 17 Hz-Stimulus (unten). Zusätzlich ist jeweils die Referenz nach Gleichung (6.57) gezeigt (siehe Legende). Das RDS-Modell überschätzt die Intensität des ersten und unterschätzt jene des zweiten Stimulus deutlich aufgrund seiner zufälligen frequenzspezifischen Defizite. Das Rauschen wurde mit $\sigma_{n,e} = 0.1$ angesetzt.

Betrachtet man die Fähigkeit zur Auflösung zweier Quellen, so sind sich hier beide Modelle ebenfalls ebenbürtig. Abb. 6.8 und Abb. 6.9 ermöglichen

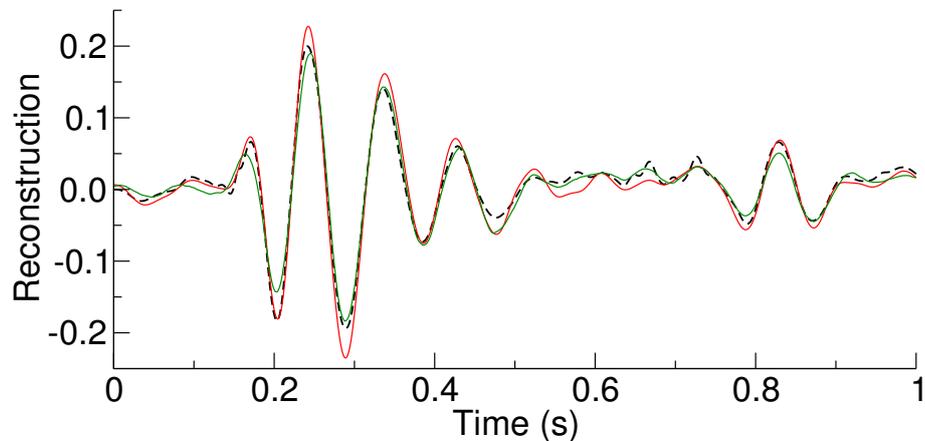


Abbildung 6.7: Rekonstruktionen des natürlichen Stimulus aus Abb. 4.5 auf Seite 72. Verglichen werden die beiden Modelle aus Abb. 6.6; Farbkodierung und Rauschniveau entsprechen Abb. 6.6. Die Rekonstruktion gelingt hervorragend; das RDS-Modell ist jenem mit äquidistantem Sampling ebenbürtig.

den Vergleich der erstellten Karten. In Abb. 6.10 ist zusätzlich die Trennung zweier realistischer Stimuli nach Bleckmann (1994) gezeigt. Es handelt sich bei $\varphi_p = -45^\circ$ um ein Wellenmuster, wie es von einer auf der Wasseroberfläche jagenden Spinne (*Dolomedes triton*) erzeugt wird, und das Strampeln einer auf der Wasseroberfläche gefangenen Fliege (*Calliphora vicina*) bei $\varphi_p = 45^\circ$.

Abb. 6.11 zeigt die Karte mit $\|V^p\|$ für das RDS-Modell mit den beiden realistischen Stimuli und verschiedenen Zwischenwinkeln. Eine Signaltrennung bei Zwischenwinkeln bis in den Bereich von 30° bis 60° scheint für natürliche Stimuli möglich. Für monofrequente Erregungen hängt die Auflösung sowohl von der absoluten Frequenz beider Stimuli wie von der Frequenzdifferenz zwischen beiden ab und wird für hohe Frequenzen besser.

Die Abbildungen 6.12, 6.13 und 6.14 schließlich vergleichen die Lokalisierungsleistungen neuronaler Modells mit in Verhaltensexperimenten beobachteten (Claas und Münz 1996).

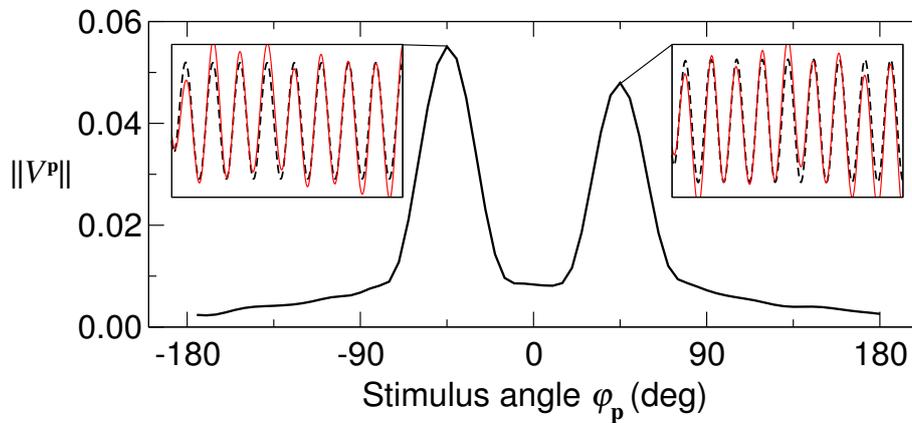


Abbildung 6.8: Karte der Normen $\|V^p\|$ der Membranpotentiale für die 72 Einheiten des 500-Synapsen-Modells aus Abb. 6.4. Verteilung und Art der Stimuli entspricht dem üblichen Standard (Signaltrennungsexperiment aus Abb. 4.6 auf Seite 73). Das externe Rauschen beträgt wiederum $\sigma_{n,e} = 0.1$. Die Karte ist sehr glatt und die Abweichung der Rekonstruktion von der neuronalen Referenz (6.57) ist vernachlässigbar.

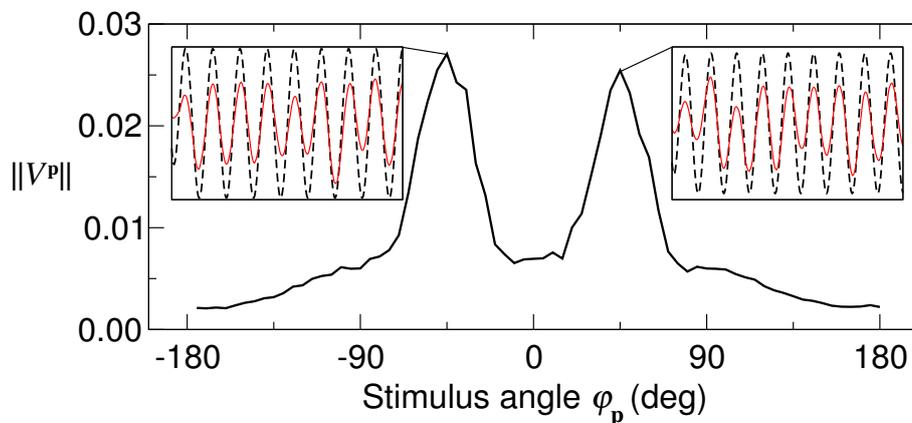


Abbildung 6.9: Darstellung und Situation wie in Abb. 6.8 für das RDS-Modell. Da die Frequenz-Defizite aufgrund fehlender Synapsen für unterschiedliche Einheiten p unterschiedlich ausfallen, ergibt sich bei Reizung mit monoferquenten Stimuli eine weniger glatte Karte als in Abb. 6.8. Die Trennung und Rekonstruktion zweier realistischer Stimuli gelingt dagegen ebensogut wie für das Modell mit vollständigem Sampling (siehe Abb. 6.10)

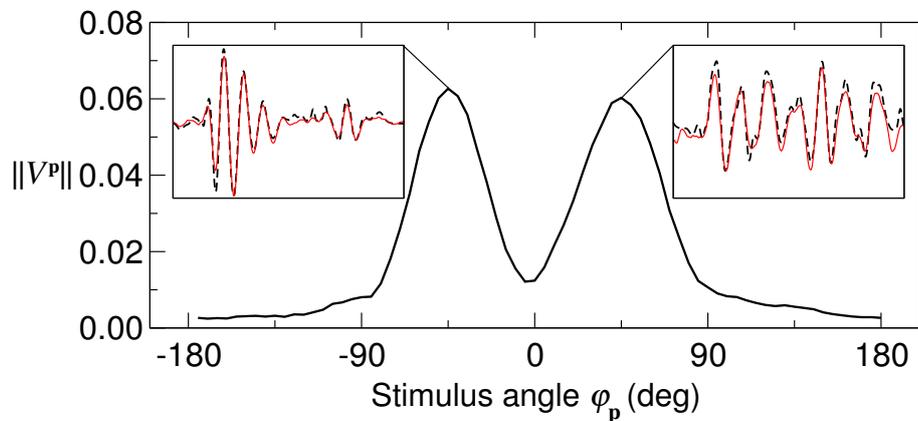


Abbildung 6.10: Signaltrennung und Rekonstruktion zweier realistischer Stimuli durch das RDS-Modell aus Abb. 6.9. Durch das breitere Frequenzspektrum dieser Stimuli mitteln sich die Defizite des RDS-Modells bei einzelnen Frequenzen heraus. Das Ergebnis sind Rekonstruktionen in guter Qualität und eine glatte, von Zufälligkeiten in der Synapsenverteilung der Einheiten größtenteils unabhängige Karte.

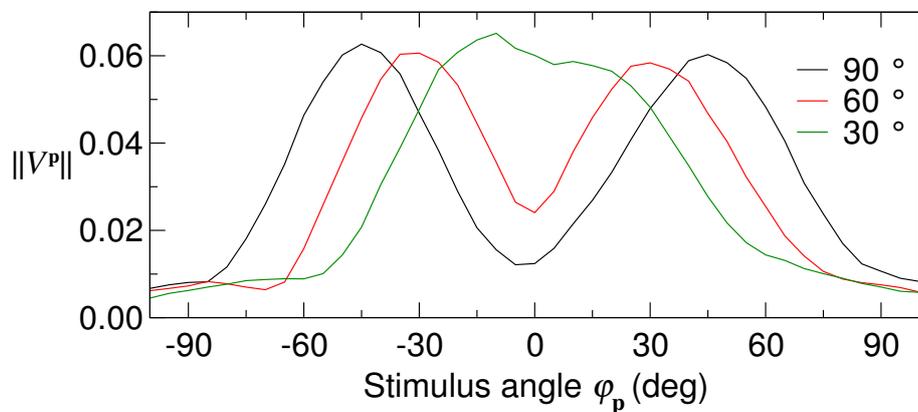


Abbildung 6.11: Trennung zweier realistischer Stimuli durch das RDS-Modell bei unterschiedlichen Zwischenwinkeln (siehe Legende). Parameter und Stimuli entsprechen jenen aus Abb. 6.10. Bei 30° Winkelabstand und darunter ist die Signaltrennung sicher nicht mehr möglich. Dies steht zu erwarten, da die Breite des Referenzfensters 15° beträgt.

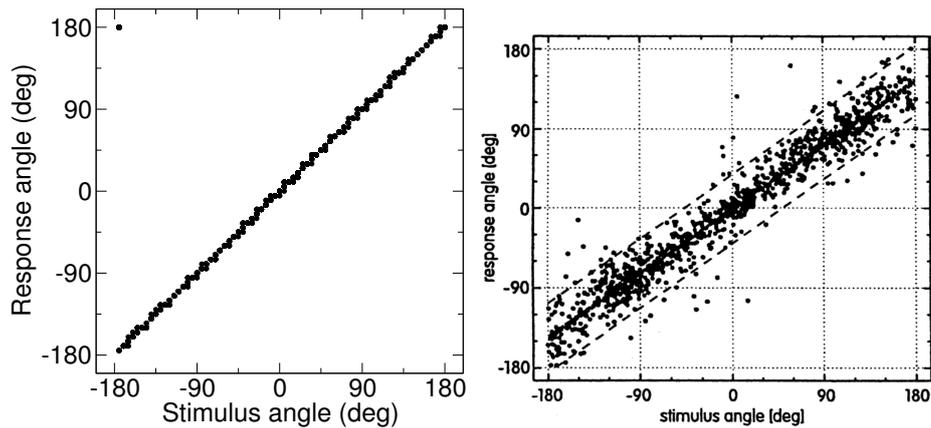


Abbildung 6.12: Lokalisierungsleistungen des RDS-Modells (Parameter wie in Abb. 6.4) im linken Graphen im Vergleich mit den Leistungen des Tieres im Verhaltensexperiment nach Claas und Münz (1996) (rechter Graph). Für den Test des Modells wurden an jedem Punkt $\mathbf{p} \in \mathcal{P}$ 25 mal der natürliche Stimulus aus Abb. 4.5 auf Seite 72 platziert und die Rekonstruktionen erstellt. Das externe Rauschen betrug $\sigma_{n,e} = 0.1$. Die Position des Maximums auf der Karte von Normen der Membranpotentiale ist auf der Hochachse markiert, die tatsächliche Position des Stimulus auf der Rechtsachse. Im linken Graphen ist auf der Rechtsachse die Position eines Stimulus aufgetragen, auf der Hochachse jener Winkel, dem sich *Xenopus* als Reaktion zuwendet. Die Positionsinformation die unser Modell liefert ist genauer als die Reaktionsdaten. Der Drehwinkel enthält Beobachtungsfehler sowie Ungenauigkeiten aus der Ansteuerung der Motorik des Tieres, so daß die Modelldaten mit den Beobachtungen als konsistent betrachtet werden dürfen.

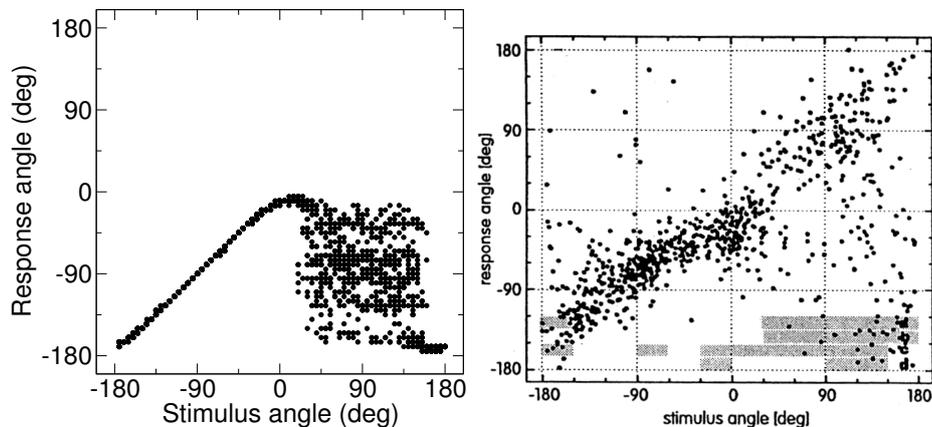


Abbildung 6.13: Lokalisierungsleistung eines lesionierten neuronalen Modells (full-sampling aus Abb. 6.4) auf der linken Seite im Vergleich mit Verhaltensdaten nach Claas und Münz (1996) (rechts). Die Darstellung entspricht Abb. 6.12. In unserem Modell sind sämtliche Organe auf der rechten Seite (d.h. $\varphi_i > 0$) nach abgeschlossenem Lernprozess abgeschaltet wurden. Claas und Münz (1996) schalteten ebenfalls möglichst alle Organe auf dieser Seite aus. Während das Tier in Wirklichkeit noch immer häufig richtig lokalisiert, produziert das Modell ausschließlich Maxima auf der nichtlesionierten Seite mit zufälliger Verteilung.

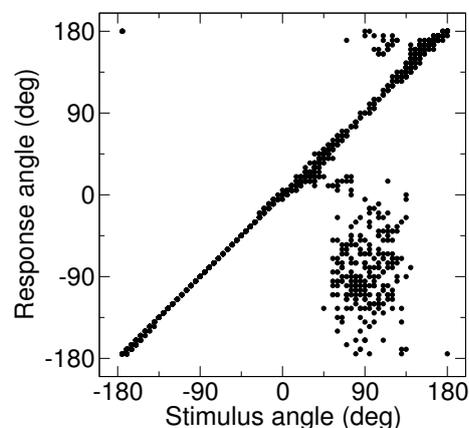


Abbildung 6.14: Ein neuronales Modell wie in Abb. 6.13, jedoch wurde für die Transferfunktion (4.10) auf Seite 64 während der Lernphase wie auch bei der Rekonstruktion ein geringerer dämpfender Einfluß des Froschkörpers $D_{\Delta\varphi}$ von maximal 25 dB bei $\Delta\varphi = \pi$ angenommen. Da nunmehr auch bei Positionierung des Stimulus auf der lesionierten Seite ausreichend Information an nichtlesionierten Organen ankommt, bleibt die Lokalisierungsfähigkeit teilweise erhalten.

Kapitel 7

Diskussion und Schlußbemerkungen

In Kapitel 2 wurde die Theorie sich ungestört auf der Wasseroberfläche ausbreitender Ringwellen entwickelt. Die im Abschnitt 2.4 eingeführten Näherungen beschreiben den Stimulus hervorragend. Für zukünftige Experimente wäre allenfalls eine genaue Vermessung der Dämpfungseigenschaften des Wassers beim Experiment wünschenswert. Da das entwickelte Modell aber prinzipiell mit einer beliebigen Transferfunktion arbeitet, ist dies vom theoretischen Standpunkt aus eher unwichtig.

Die weiteren Schritte der Signalübertragung (Kapitel 3) sind theoretisch bisher kaum erfaßt. Die Grenzschicht bringt nur eine Korrektur der Übertragungsfunktion mit sich und kann daher einfach in das Modell integriert werden. Dagegen erscheint eine ausgearbeitete Theorie der Dämpfung durch den Froschkörper notwendig, nachdem festzustellen ist, daß die Leistungen eines lesionierten Modellfrosches stark von diesem Parameter abhängig sind. Da die experimentelle Datenlage bezüglich der Leistungen lesionierter Frösche recht gut ist, würde dies detaillierte Vergleiche des Modells mit Experimenten zulassen.

Eine weitere Modellannahme bestand im linearen Zusammenhang zwischen Spike-Wahrscheinlichkeit und Auslenkung der Cupula, sowie der Linearität aller weiteren Synapsen. Dies beschreibt nur in einem beschränkten Auslenkungsbereich die Wirklichkeit und sollte modifiziert werden, sobald eine verlässlichere Beschreibung des Spike-Erzeugungsmechanismus zur Verfügung steht. Die lineare Beschreibung des Gesamtsystems hat jedoch den Vorteil, daß sie eine analy-



tische Betrachtung zuläßt, und sie ist daher unter theoretischen Aspekten die interessantere. Ein nichtlineares Modell wäre ausschließlich im direkten Vergleich mit Ableitungen von Neuronen unterschiedlicher Signalverarbeitungsstufen des Seitenliniensystems von Interesse.

In Kapitel 4 wurde auf Grundlage eines einfachen mathematischen Prinzips, der Minimierung des quadratischen Fehlers, ein in diesem Sinne optimales Modell erstellt, das es erlaubt, die beiden wesentlichen Aufgaben eines in die Ferne reichenden Sinnessystems für das Seitenliniensystem zu erledigen, nämlich erstens die Lokalisierung und zweitens die Identifikation einer Reizquelle, indem es orts aufgelöst Information über die Eigenschaften der Quelle zur Verfügung stellt. Dessen neuronale Implementierung verlangt nichts weiter als die Berechnung von Faltungen, welche mit neuronaler Hardware relativ einfach bewerkstelligt werden kann (Abschnitt 6.1). In jedem Fall stellt das vorgestellte Modell eine starke Vereinfachung der tatsächlichen Situation dar, allerdings steht einer detaillierteren Modellierung das Faktum im Weg, daß weder für den Bereich der Medulla noch für den Torus semicircularis ausreichend experimentelle Daten zur Verfügung stehen.

Es konnte gezeigt werden, daß die erlernten Modelle die Fähigkeiten besitzen, die das Tier in Verhaltensexperimenten an den Tag legt. Ähnlich wie ein wirklicher Krallenfrosch ist ein neuronales Modell auch nach Ausschaltung aller Organe einer Seite weiterhin in der Lage auf dieser Seite zu lokalisieren, wenn auch mit verminderter Erfolgsquote.

Die weite Verzweigung der sensorischen Afferenzen im Bereich der Medulla und die intensiven Verbindungen zwischen beiden Körperseiten würden bereits auf dieser Ebene ein Substrat für die benötigten Berechnungen liefern. Wir können über die Funktion an dieser Stelle nur spekulieren; interessant wäre jedoch ob hier eine Karte vorhanden ist. Eine Weiterentwicklung des vorliegenden Modells wird in jedem Fall entscheidend auf Daten aus diesem Bereich bauen müssen.

Das Modell kann möglicherweise auf andere Fälle angewendet werden. Insbesondere die Signalverarbeitung in den Seitenliniensystemen von Fischen könnte ähnlich funktionieren. Krokodilien¹ besitzen ca. 2000 Druckrezeptoren im Ge-

¹Nicht zu verwechseln mit der Familie echter Krokodile (*Crocodylidae*) besteht die Ordnung der Krokodilien oder Panzerechsen (*Crocodylia*) aus eben jener Familie echter Krokodile, jener der Gaviale (*Gavialidae*) und jener der Alligatoren (*Alligatoridae*).



sichtsbereich, die benutzt werden um Beute zu lokalisieren (Soares 2002). Auch hier ist aufgrund des ähnlich gelagerten Problems die Anwendung des präsentierten Modells denkbar.

Der Lernprozeß basiert auf Gradientenabstieg und Fehlerminimierung. Interessant ist, daß aus diesen Prinzipien die exakte Form des in der Lerngleichung zu verwendenden Lernfensters folgt. Das vorgestellte Prinzip ist allgemein anwendbar, wann immer ein linearer Zusammenhang zwischen zwei Größen zu erlernen ist. Das Ergebnis ist, daß die Daten eines Systems nach der Signalverarbeitung in die aus dem anderen System bekannte Kodierung übersetzt ist. Das externe Objekt ist in einer einheitlichen internen Kodierung repräsentiert. Das Tier hat damit einen einfachen aber wichtigen Schritt zur Integration sensorischer Information unterschiedlichen Ursprungs zu einem Gesamtbild seiner Umgebung getan.

Die Annahme eines Lehrersystems an dem die Karte des Seitenliniensystems geeicht wird, beruht auf dem Beispiel der Eichung des auditorischen am visuellen System bei der Schleiereule. Außerdem legen die Daten über das Tectum opticum den Schluß nahe, daß es sich dabei um das visuelle System handeln könnte. Die genaue Art der Referenzeingabe ist nicht von Bedeutung, solange ein linearer Zusammenhang besteht. Ist der Zusammenhang nichtlinear, wird der optimale lineare Schätzer erlernt.

Diese Überlegungen lassen es wiederum wahrscheinlicher erscheinen, daß die durch das Modell beschriebene Signalanalyse erst auf der Ebene des Torus semi-circularis oder gar des Tectums stattfindet. Wie erwähnt ist eine tectale Karte nachgewiesen. Für den Torus bestehen Hinweise auf eine topologische Ordnung (vgl. Abschnitt 3.3). Aufschluß könnten Ableitungen in diesen Bereichen unter realistischen Reizbedingungen geben, wenn gezielt nach Richtungspezifität gesucht würde. Gleichzeitig wäre der Zusammenhang von Wellenform an der Quelle und Feuermuster von Einheiten im Mittelhirn zu untersuchen.

Bei Verhaltensexperimenten wäre zu prüfen, ob *Xenopus* auch andere Parameter als nur die Frequenz einer Wellenquelle ihrer Position zuordnen kann. Folgende Vorgehensweise wird vorgeschlagen: Zwei verschiedene Stimuli finden Verwendung. Beide sind Überlagerungen zweier monofrequenter Anregungen, z.B. von 15 Hz und 18 Hz. Wichtig ist, daß beide Überlagerungen *derselben* beiden Frequenzen sind. Die Stimuli sollen sich nur in der relativen Phase zwischen den Komponenten der Überlagerung unterscheiden. Während einer Lernphase



werden die Versuchstiere in zufälliger Reihenfolge mit jeweils einem der beiden Stimuli konfrontiert, und darauf konditioniert, einen Stimulus selektiv anzusteuern, den anderen zu meiden. Gelingt die Konditionierung, kann mit der Testphase begonnen werden. Beide Stimuli werden gleichzeitig präsentiert. Steuert das Tier immer noch selektiv den positiv konditionierten Stimulus an, so kann es offensichtlich nicht nur orts aufgelöst Frequenz- sondern auch Phaseninformation rekonstruieren.

Eine letzte Klasse von Experimenten bezieht sich auf den Zeitpunkt des Lernprozesses. Es erscheint zwar plausibel anzunehmen, daß ein solcher stattfinden muß, um Synapsen mit abgestimmter Stärke und den richtigen Verzögerungszeiten auszubilden, jedoch existieren keine Daten zu Zustand und Leistungsfähigkeit des Systems bei sehr jungen Tieren. Ein Problem hierbei ist natürlich die Tatsache, daß *Xenopus* bereits als Kaulquappe ein funktionierendes Seitenliniensystem besitzt, was Experimente schwierig macht, allerdings sind nach der Metamorphose vermutlich Anpassungen notwendig, so daß es wahrscheinlich ist, daß man in dieser Phase Veränderungen im Seitenliniensystem feststellen kann. Hier böte sich ein Ansatzpunkt, den Lernmechanismus selbst und nicht nur seine Auswirkungen zu beobachten.

Anhang A

Bemerkungen zur Sensorcharakteristik der Seitenlinienorgane

Die von Elefandt und Wiedemer (1987) vermessene Ausgabegröße eines Seitenlinienorgans, nämlich die Rate¹ *während der exzitatorischen Phase*, ist etwas willkürlich gewählt und würde besser ersetzt durch die kombinierte Feuerwahrscheinlichkeit in beiden Afferenzen mit unterschiedlichen Vorzeichen. Nimmt man die logarithmische Abhängigkeit für diese Größe an, so erklärt dies qualitativ das leichte Abknicken der Kurven in Abb. 3.3 auf Seite 51.

Die Idee hinter dieser Größe ist die folgende Annahme: Die momentanen Feuerwahrscheinlichkeiten $R_{1,2}(t)$ der beiden Afferenzen setzen sich zusammen aus einem zeitunabhängigen Anteil $K_{1,2}$ und einem phasengekoppelten Teil $p_{1,2}(t)$, der ausschließlich während der Depolarisationsphase der entsprechenden Rezeptorzellen aus Gruppe 1 bzw. 2 auftritt

$$R_{1,2}(t) = K_{1,2} + p_{1,2}(t) \quad (\text{A.1})$$

$$p_{1,2}(t) = \pm \frac{P_{1,2}}{2} \Theta(\pm \sin \omega t) \sin \omega t . \quad (\text{A.2})$$

¹Ich gehe in diesem Abschnitt davon aus, daß wenn von Rate gesprochen wird, diese über eine genügende Anzahl von Instanzen gemittelt ist, so daß die der Wahrscheinlichkeit entspricht.



Dabei steht Θ für die Heaviside-Funktion mit der bekannten Definition

$$\Theta(x) = \begin{cases} 0 & : x < 0 \\ \frac{1}{2} & : x = 0 \\ 1 & : x > 0 \end{cases} . \quad (\text{A.3})$$

Die Synchronisation $s_{1,2}$ sei nun ein Maß, welcher Anteil der mittleren Feuerrate während einer Periode T phasenkoppelt ist

$$M_{1,2} := \langle R_{1,2}(t) \rangle_T \quad (\text{A.4})$$

$$s_{1,2} := \frac{P_{1,2}}{M_{1,2}} . \quad (\text{A.5})$$

Angenommen die beiden Rezeptorgruppen eines Seitenlinieorgans haben gleiche Charakteristika ($s := s_1 = s_2$, $K_1 = K_2$, $M := M_1 = M_2$), dann gilt

$$\begin{aligned} R(t) &:= R_1(t) - R_2(t) \\ &= \frac{sM}{2} \sin \omega t . \end{aligned} \quad (\text{A.6})$$

Es wäre also zu prüfen, ob das Produkt von mittlerer Rate und Synchronisation über den kombinierten dynamischen Bereich beider Größen von 80 dB logarithmisch von der Amplitude des Reizes abhängt. Wenn, wie von Elepfandt und Wiedemer (1987) berichtet, das Anwachsen von s und M in disjunkten Intervallen des dynamischen Bereiches stattfindet, ist dies wahrscheinlich. Die von diesen genannte Schwelle für ein Anwachsen der Synchronisation entspricht dabei der Schwelle für den Parameter $R(t)$.

Anhang B

Bayesscher Wellenformschätzer und minimaler Fehler

In Kapitel 4 wurde wiederholt darauf hingewiesen, daß die Minimierung der mittleren quadratischen Abweichung einem bayesschen Schätzer maximaler Wahrscheinlichkeit *a posteriori* entspricht, wenn für Signal und Rauschen jeweils stationäre Normalprozesse zugrundegelegt werden. Wir können diese Eigenschaft benutzen um zu zeigen, daß sich die Rekonstruktion \hat{x}^P tatsächlich wie in

$$\hat{x}^P(t) = \sum_i (s_i^P \star y_i)(t) . \quad (4.16)$$

behauptet als lineares Funktional der gemessenen Auslenkungen y_i der Cupulae ergibt, was in den Abschnitten 4.2.3 und 4.3.1 für die Einzelpunkt- bzw. Gesamtfeldrekonstruktion angenommen *ad hoc* wurde.

B.1 Einzelpunkt-Rekonstruktion

Da eine eindeutige Zuordnung der Darstellungen sämtlicher Funktionen im Frequenz- und Zeitraum besteht, ist es unerheblich, in welchem Raum wir unsere Suche nach der wahrscheinlichsten Wellenform durchführen; voraussahnend wählen wir die pflegeleichte Frequenzdarstellung.

Die Wahrscheinlichkeit¹ *a posteriori* für eine Wellenform X^P , bei gegebenen

¹In der englischsprachigen Literatur wird diese Wahrscheinlichkeit oft als „*posterior*“ tituliert, ergänzt durch „*prior*“ für die Wahrscheinlichkeit *a priori* und der sog. „*likelihood*“.



Meßdaten Y_1, \dots, Y_n also, ergibt sich nach der Bayesschen Regel

$$p(X^{\mathbf{P}} | Y_1, \dots, Y_n) = \frac{p(Y_1, \dots, Y_n | X^{\mathbf{P}}) p(X^{\mathbf{P}})}{p(Y_1, \dots, Y_n)}. \quad (\text{B.1})$$

Das Rauschen für das Einzelpunktmodell

$$N_i = Y_i - H_i^{\mathbf{P}} X^{\mathbf{P}} \quad (\text{B.2})$$

besteht in der Abweichung des tatsächlichen vom theoretisch erwarteten Signal am jeweiligen Organ. Unter der Annahme stationärer, statistisch unabhängiger Normalprozesse für die Erzeugung sowohl von $x^{\mathbf{P}}(t)$ als auch $n_i(t)$ faktorisiert für die Fourier-Transformierte einer Wellenform *likelihood*

$$p(Y_1, \dots, Y_n | X) \sim \exp \left[\sum_i \int \frac{|N(\omega)|^2}{\sigma_n(\omega)^2} d\omega \right] \quad (\text{B.3})$$

und die Wahrscheinlichkeit *a priori*

$$p(X^{\mathbf{P}}) \sim \exp \left[\int \frac{|X^{\mathbf{P}}(\omega)|^2}{\sigma_x(\omega)^2} d\omega \right]. \quad (\text{B.4})$$

Weiter definieren wir

$$L := -\ln [p(X^{\mathbf{P}} | Y_1, \dots, Y_n)], \quad (\text{B.5})$$

das dann die Form

$$L = -\sum_i \int \frac{|Y_i(\omega) - H_i^{\mathbf{P}}(\omega) X^{\mathbf{P}}(\omega)|^2}{\sigma_n(\omega)^2} d\omega - \int \frac{|X^{\mathbf{P}}(\omega)|^2}{\sigma_x(\omega)^2} d\omega + C \quad (\text{B.6})$$

annimmt, wobei C eine von $X^{\mathbf{P}}$ unabhängige Konstante bezeichnet, die sich aus der Normierung des *posterior*s ableitet.

Die übliche Methode den *posterior* zu maximieren besteht in der Suche nach einem Minimum von L im Raum, in welchem sich $X^{\mathbf{P}}$ bewegt. Diesen speziellen Schätzer wollen wir als $\hat{X}^{\mathbf{P}}$ bezeichnen. Er läßt sich finden durch Lösen der Gleichung

$$\left. \frac{\delta L}{\delta X^{\mathbf{P}}} \right|_{X^{\mathbf{P}} = \hat{X}^{\mathbf{P}}} = 0. \quad (\text{B.7})$$

Unter Verwendung der Definition von σ erhält man

$$2 \sum_i \frac{[Y_i(\omega) - H_i^{\mathbf{P}}(\omega) \hat{X}^{\mathbf{P}}(\omega)] H_i^{\mathbf{P}*}(\omega)}{\sigma_n(\omega)^2} - 2 \frac{\hat{X}^{\mathbf{P}}(\omega)}{\sigma_x(\omega)^2} = 0 \quad (\text{B.8})$$

$$\sum_i [H_i^{\mathbf{P}*}(\omega) Y_i(\omega) - |H_i^{\mathbf{P}}(\omega)|^2 \hat{X}^{\mathbf{P}}(\omega)] - \sigma(\omega)^2 \hat{X}^{\mathbf{P}}(\omega) = 0 \quad (\text{B.9})$$

und endlich nach $\hat{X}^{\mathbf{P}}(\omega)$ aufgelöst

$$\hat{X}^{\mathbf{P}}(\omega) = \frac{\sum_j H_j^{\mathbf{P}*}(\omega) Y_j(\omega)}{\sum_i |H_i^{\mathbf{P}}(\omega)|^2 + \sigma(\omega)^2}. \quad (\text{B.10})$$

Ein scharfer Blick auf diese Gleichung zeigt, daß sie mit Gleichung (4.16) äquivalent ist, falls

$$S_j^{\mathbf{P}}(\omega) = \frac{H_j^{\mathbf{P}}(\omega)}{\sum_i |H_i^{\mathbf{P}}(\omega)|^2 + \sigma(\omega)^2},$$

was wiederum dem Resultat (4.26) entspricht.

B.2 Gesamtfeld-Rekonstruktion

Vorausgesetzt es gelten die selben Regeln bzgl. statistischer Unabhängigkeit erweitert um jene der verschiedenen Quellen, faktorisiert analog zum vorangegangenen Abschnitt die Wahrscheinlichkeit für eine Menge von Wellenformen $\{\hat{X}^{\mathbf{P}1}, \dots, \hat{X}^{\mathbf{P}N_p}\}$, und der logarithmierte *posterior*, wie in Gleichung (B.5) definiert, ergibt sich zu

$$L = - \sum_i \int \frac{|N_i(\omega)|^2}{\sigma_n(\omega)^2} d\omega - \sum_{\mathbf{p}} \int \frac{|X^{\mathbf{P}}(\omega)|^2}{\sigma_x^{\mathbf{P}}(\omega)^2} d\omega. \quad (\text{B.11})$$

Wie bereits in 4.3.1 festgestellt, ist das an den Organen gemessene Signal nach Gleichung (4.31) eine Überlagerung der durch die Quellen $X^{\mathbf{P}}$ erzeugten Einzelwellen und entsprechend gilt dieses Mal für das Rauschen²

$$N_i = Y_i - \sum_{\mathbf{p}} H_i^{\mathbf{P}} X^{\mathbf{P}}. \quad (\text{B.12})$$

²Für den Rest der folgenden Ableitung werde ich das Argument der Funktionen einer vereinfachten Notation halber geflissentlich verschweigen. Da jedoch alle vorkommenden Funktionen in den folgenden Gleichungen dasselbe Argument ω besitzen, sollte dies zu keinen Doppeldeutigkeiten führen.



Wir suchen erneut das Minimum von L , also muß gelten

$$\left. \frac{\delta L}{\delta X^{\mathbf{q}}} \right|_{X^{\mathbf{q}} = \hat{X}^{\mathbf{q}}} = 0 \quad (\text{B.13})$$

und weiter

$$2 \sum_i \left[\frac{Y_i - \sum_{\mathbf{p}} H_i^{\mathbf{p}} \hat{X}^{\mathbf{p}}}{\sigma_n^2} \right] H_i^{\mathbf{q}*} - 2 \frac{\hat{X}^{\mathbf{q}}}{\sigma_x^2} = 0 \quad (\text{B.14})$$

$$\sum_i \left[H_i^{\mathbf{q}*} Y_i - H_i^{\mathbf{q}*} \sum_{\mathbf{p}} H_i^{\mathbf{p}} \hat{X}^{\mathbf{p}} \right] - \sigma^{\mathbf{p}2} \hat{X}^{\mathbf{q}} = 0. \quad (\text{B.15})$$

Dieses Gleichungssystem läßt sich seine Lösung nicht an der Nase ablesen, aber da es linear in Y_i ist, läßt sie sich in jedem Fall als

$$\hat{X}^{\mathbf{p}} = \sum_j S_j^{\mathbf{p}} Y_j \quad (\text{B.16})$$

schreiben. Diesen Ansatz in Gleichung (B.15) eingesetzt, ergibt sich

$$\sum_i \left(H_i^{\mathbf{q}*} Y_i - H_i^{\mathbf{q}*} \sum_{\mathbf{p}} H_i^{\mathbf{p}} \sum_j S_j^{\mathbf{p}} Y_j \right) - \sigma^{\mathbf{p}2} \sum_j S_j^{\mathbf{p}} Y_j = 0 \quad (\text{B.17})$$

$$\sum_j \left(H_j^{\mathbf{q}*} - \sum_{\mathbf{p}} \sum_i H_i^{\mathbf{q}*} H_i^{\mathbf{p}} S_j^{\mathbf{p}} - \sigma^{\mathbf{p}2} S_j^{\mathbf{q}} \right) Y_j = 0. \quad (\text{B.18})$$

Ein idealer Schätzer $\hat{X}^{\mathbf{p}}$ muß unabhängig sein von der individuellen Realisierung der verrauschten Messungen Y_j . Daher gilt ohne Beschränkung der Allgemeinheit, daß jedes Einzelglied der Summe verschwindet und folglich

$$\sum_{\mathbf{p}} \left[\sum_i H_i^{\mathbf{q}*}(\omega) H_i^{\mathbf{p}}(\omega) - \sigma^{\mathbf{p}}(\omega)^2 \delta_{\mathbf{qp}} \right] S_j^{\mathbf{p}}(\omega) = H_j^{\mathbf{q}*}(\omega). \quad (\text{B.19})$$

Bleibt noch zu zeigen, daß dieses Gleichungssystem der Lösung entspricht, wie wir sie in Abschnitt 4.3.1

$$\sum_i \left[\sum_{\mathbf{p}} H_j^{\mathbf{p}*}(\omega) H_i^{\mathbf{p}}(\omega) + \sigma^{\mathbf{p}}(\omega)^2 \delta_{ij} \right] S_i^{\mathbf{q}}(\omega) = H_j^{\mathbf{q}*}(\omega) \quad (4.35)$$



gefunden hatten. Zu diesem Zweck formulieren wir beide in Matrixschreibweise um, wobei folgende Definitionen zur Anwendung kommen:

$$H_{pi} := H_i^{\mathbf{P}} \quad (\text{B.20})$$

$$S_{pi} := S_i^{\mathbf{P}*} . \quad (\text{B.21})$$

Dabei wird der Index p benutzt um die verschiedenen Rekonstruktionspositionen durchzuzählen. Wir bezeichnen nun mit \mathbf{H}^\dagger die zu \mathbf{H} adjungierte Matrix und entsprechend für andere Matrizen. Schließlich symbolisiere $\mathbb{1}$ die Einheitsmatrix. Gleichung (B.19) lautet dann in Matrixschreibweise

$$(\mathbf{H}\mathbf{H}^\dagger + \sigma^{\mathbf{P}2}\mathbb{1}) \mathbf{S} = \mathbf{H} , \quad (\text{B.22})$$

und entsprechend Gleichung (4.35)

$$(\mathbf{H}^\dagger\mathbf{H} + \sigma^{\mathbf{P}2}\mathbb{1}) \mathbf{S}^\dagger = \mathbf{H}^\dagger . \quad (\text{B.23})$$

Da $\sigma^{\mathbf{P}2} > 0$ stets gewährleistet ist, haben beide Gleichungssysteme eine eindeutige Lösung, da eine Matrix der Form $\mathbf{A}\mathbf{A}^\dagger + \mathbb{1}$ stets invertierbar ist. Wir setzen die Lösungen beider Systeme gleich und zeigen, daß diese Behauptung immer wahr ist

$$\left[(\mathbf{H}^\dagger\mathbf{H} + \sigma^{\mathbf{P}2}\mathbb{1})^{-1} \mathbf{H}^\dagger \right]^\dagger = (\mathbf{H}\mathbf{H}^\dagger + \sigma^{\mathbf{P}2}\mathbb{1})^{-1} \mathbf{H} \quad (\text{B.24})$$

$$\mathbf{H} \left[(\mathbf{H}^\dagger\mathbf{H} + \sigma^{\mathbf{P}2}\mathbb{1})^\dagger \right]^{-1} = (\mathbf{H}\mathbf{H}^\dagger + \sigma^{\mathbf{P}2}\mathbb{1})^{-1} \mathbf{H} \quad (\text{B.25})$$

$$(\mathbf{H}\mathbf{H}^\dagger + \sigma^{\mathbf{P}2}\mathbb{1}) \mathbf{H} = \mathbf{H} (\mathbf{H}^\dagger\mathbf{H} + \sigma^{\mathbf{P}2}\mathbb{1}) . \quad (\text{B.26})$$

Da die Einheitsmatrix mit jeder anderen Matrix vertauscht, ist die Bedingung für die Gleichheit beider Lösungen ist stets erfüllt, die Gleichungssysteme also äquivalent (Franosch et al. 2004).

Anhang C

Eigenschaften der numerischen Simulationen

In diesem Anhang möchte ich zunächst vor allem darauf eingehen, wie die Implementierung der Modelle in ein Computermodell bewerkstelligt wurde, um die vorgestellten Simulationen durchzuführen. Der zweite Abschnitt befaßt sich mit der Implementierung des Spike-Erzeugungsprozesses und untersucht das interne Rauschniveau, das durch diesen Prozeß erzeugt wird. Das Ergebnis kann für den Poisson-Prozess verallgemeinert werden. Abschnitt C.3 schließlich veranschaulicht die Konvergenzproblematik, die nicht nur für das Computer-Modell auftritt.

C.1 Grundsätzliches

Die Dauer T_l eines Lernstimulus ist endlich (in unserem Fall $T_l = 2.048$ s). Für die Impulsantworten und Rücktransferfunktionen gilt Ähnliches, da sie nur für begrenzte Zeit (ca. 500 ms) bemerkenswert verschieden sind von null. Daher lassen diese Funktionen sich in einem Vektor begrenzter Länge erfassen. Wir sampeln die Funktionen x^P , y_i , h_i^P und s_i^P an einer geraden Anzahl N_t (z.B. 2048) Punkten, die äquidistant mit Zeitabstand Δ_t (0.001) liegen. Das Ergebnis ist der N_t -dimensionale Vektor \mathbf{x}^P mit den Komponenten $x_k^P := x^P(t_k)$ und entsprechend für die anderen Funktionen.

Die diskrete Fourier-Transformation (DFT) der N_t Zahlen x_k^P ist definiert



durch

$$X_m^{\mathbf{P}} := \sum_{k=1}^{N_t} x_k^{\mathbf{P}} \exp \left[\frac{2\pi i(k-1)(m-1)}{N_t} \right] \quad (\text{C.1})$$

und führt auf ebensoviele unabhängige komplexe Zahlen $X_m^{\mathbf{P}}$, deren diskrete Rücktransformation dann gegeben ist durch

$$x_k^{\mathbf{P}} = \frac{1}{N_t} \sum_{m=1}^{N_t} X_m^{\mathbf{P}} \exp \left[\frac{-2\pi i(k-1)(m-1)}{N_t} \right]. \quad (\text{C.2})$$

Die Eigenschaften einer so definierten Fourier-Transformation und eine Beschreibung des zu ihrer Berechnung verwendeten FFT-Algorithmus sind bei Press et al. (1992) nachzulesen. Für uns ist wichtig, daß für die diskrete Fourier-Transformation nach Gleichung (C.1) gilt, daß sie eine Näherung der an gewissen Punkten ω_m gesampelten kontinuierlichen Fourier-Transformation von $x^{\mathbf{P}}$ darstellt

$$X^{\mathbf{P}}(\omega_m) \approx \Delta_t X_m^{\mathbf{P}}, \quad \omega_m := 2\pi \frac{m}{N_t \Delta_t} \quad (\text{C.3})$$

und daß ein diskretes Äquivalent des Faltungssatzes gültig ist.

Faßt man $\mathbf{x}^{\mathbf{P}}$ als Vektor in \mathbb{C}^{N_t} auf, handelt es sich (bei von oben gewählter leicht abweichender Normierung) um eine unitäre Transformation, darstellbar durch die Matrix \mathbf{U} mit Komponenten

$$U_{mk} := \frac{1}{\sqrt{N_t}} \exp \left[\frac{2\pi i(k-1)(m-1)}{N_t} \right] \quad (\text{C.4})$$

und

$$\mathbf{X}^{\mathbf{P}} = \mathbf{U} \cdot \mathbf{x}^{\mathbf{P}}. \quad (\text{C.5})$$

Da die Einträge in $\mathbf{x}^{\mathbf{P}}$ rein reell sind, ist ein Teil der Information im transformierten Vektor $\mathbf{X}^{\mathbf{P}}$ redundant.

Wir erhalten nur N_t unabhängige *reelle* Zahlen, z.B. die Real- und Imaginärteile von $X_m^{\mathbf{P}}$ für $m = 0 \dots N_t/2$.¹ Betrachtet man so die Real- und Imaginärteile von $X_m^{\mathbf{P}}$ als unabhängige Variablen, und ordnet sie in einem N_t -dimensionalen reellen Vektor $\bar{\mathbf{X}}^{\mathbf{P}}$ an, so bildet Gleichung (C.1) eine lineare Transformation im

¹Der für m angegebene Zahlenbereich umfaßt $1 + N_t/2$. Von den $1 + N_t/2$ komplexen Zahlen haben jedoch zwei konstruktionsgemäß verschwindende Imaginärteile, nämlich $X_1^{\mathbf{P}}$ und $X_{1+N_t/2}^{\mathbf{P}}$.



\mathbb{R}^{N_t} , darstellbar durch eine Matrix $\bar{\mathbf{U}}$. Die genaue Form hängt davon ab, wie die Real- und Imaginärteile in $\bar{\mathbf{X}}^{\mathbf{P}}$ verteilt sind. In den *Xenopus*-Simulationen gilt

$$\bar{X}_n^{\mathbf{P}} = \Re(X_{n-1}^{\mathbf{P}}) \quad , \quad n = 1 \dots \frac{N_t}{2} + 1 \quad (\text{C.6})$$

$$\bar{X}_n^{\mathbf{P}} = \Im(X_{n-1-N_t/2}^{\mathbf{P}}) \quad , \quad n = \frac{N_t}{2} + 2 \dots N_t \quad (\text{C.7})$$

und wenn man $\mathbf{x}^{\mathbf{P}}$ als reellen Vektor betrachtet folglich

$$\bar{\mathbf{X}}^{\mathbf{P}} = \bar{\mathbf{U}} \cdot \mathbf{x}^{\mathbf{P}} \quad (\text{C.8})$$

mit

$$\bar{U}_{nk} = \frac{1}{\sqrt{N_t}} \cos \left[2\pi \frac{(k-1)(n-1)}{N_t} \right] \quad , \quad n = 1 \dots \frac{N_t}{2} + 1 \quad (\text{C.9})$$

$$\bar{U}_{nk} = \frac{1}{\sqrt{N_t}} \sin \left[2\pi \frac{(k-1)(n-1-N_t/2)}{N_t} \right] \quad , \quad n = \frac{N_t}{2} + 2 \dots N_t \quad (\text{C.10})$$

Wir werden diese Formulierung im Abschnitt C.3 wiederaufnehmen, um uns die Konvergenzproblematik vor Augen zu führen. Die Fourier-Transformation wird in den *Xenopus*-Simulationen nicht durch die aufwendige Matrix-Vektor-Multiplikation berechnet, sondern wir verwenden einen *fast-fourier-transform*-Algorithmus, welcher jedoch genau die beschriebene Ordnung der Vektorkomponenten benutzt. Bei (komplexen) Multiplikationen der Vektorkomponenten, wie sie für die Berechnung der Rücktransferfunktionen bzw. deren Anpassungen vonnöten sind, gilt es dies zu berücksichtigen.

Während die einzelnen Komponenten der Rauschvektoren \mathbf{n}_i auch im Zeit-Raum statistisch unabhängig sind, da $\sigma_n(\omega)$ konstant für alle ω , und daher die einzelnen Bins einfach mit gaussischen Zufallsvariablen mit entsprechender Standardabweichung zu füllen sind, ist $\mathbf{x}^{\mathbf{P}}$ ohne großen Aufwand nur im Frequenz-Raum zu erzeugen, da hier auch für $\mathbf{x}^{\mathbf{P}}$ die Bins statistisch unabhängig sind.

C.2 Implementierung des neuronalen Modells

Das neuronale Modell besitzt, außer einigen zusätzlichen Faltungen mit dem PSP ε , deren Implementierung einfach nach dem oben angedeuteten Muster als Multiplikation im Fourier-Raum erfolgt, gegenüber den idealisierten Ansätzen



zwei entscheidende Unterschiede. Zum einen besitzt es nur bei gewissen, unveränderlichen Verzögerungszeiten Synapsen, zum anderen wollen wir die Spike-Generierung simulieren.

Ersteres wird in einem Lernprozeß bewerkstelligt, indem man die Faltungen eigentlich kontinuierlicher Funktionen mit voller Samplingrate $\Delta_t = 0.001$ s durchführt, die jeweilige Anpassung der Synapsenstärken bzw. Rücktransferfunktionen jedoch nur dort durchführt, wo denn auch etwas vorhanden ist, um sich zu ändern. Ein direkt berechnetes Modell wäre an diesen Stellen künstlich auf null zu setzen, wobei noch einmal betont werden soll, daß ein mit voller Sampling-Rate berechnetes Modell, dem im nachhinein gewissermaßen Synapsen abhandeln kommen, nicht ideal ist im Sinne der Minimierung des zugrundeliegten Fehlers. Der Grund hierfür ist, daß die DFT einer nicht äquidistant gesampelten Funktion keine gute Näherung bildet für ihre kontinuierliche Fourier-Transformierte.

Kommen wir aber nun zur Frage der Spike-Generierung. Hier gibt es für die diskrete Version eines Poisson-Prozesses grundsätzlich zwei Möglichkeiten. Betrachten wir dazu die definierende Feuerwahrscheinlichkeit

$$\text{Prob}\{\text{AP in Faser } i_{\pm} \text{ in } [t, t + dt]\} = [\pm R y_i(t) + R_0] dt . \quad (6.10)$$

Ist dt nun nicht mehr infinitesimal, sondern wird durch einen unserer Zeitbins von $\Delta_t = 0.001$ s ersetzt, so ist es eine formale Möglichkeit bei entsprechend hoher Ratenkonstante R oder Auslenkung y_i , daß die Feuerwahrscheinlichkeit über eins steigt. Man kann dies als Ausdruck der Tatsache sehen, daß nunmehr auch mehr als ein AP in einem Bin auftauchen kann, und die entstehende Größe einfach als mittlere Feuerrate ansehen.

Eine andere Möglichkeit wäre, in dieser Situation auf alle Fälle ein AP zu erzeugen, jedoch in einem Intervall niemals mehr als eines. Dadurch erhält man automatisch eine keineswegs unbiologische Begrenzung der maximalen Feuerrate $R_m = 1/\Delta_t$. Wir nähern also den Poisson-Prozeß durch einzelne binomialverteilte Zufallsvariablen in jedem Bin an, wobei die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten eines Spikes in der Afferenz i_+ bei t_k

$$p_{i_+k} = \begin{cases} 0 & \text{für } y_{ik} \leq -\frac{R_0}{R} \\ [R y_{ik} + R_0] \Delta_t & \text{für } -\frac{R_0}{R} < y_{ik} < \frac{R_m - R_0}{R} \\ 1 & \text{für } \frac{R_m - R_0}{R} \leq y_{ik} \end{cases} \quad (C.11)$$



beträgt und entsprechend für i_-

$$p_{i-k} = \begin{cases} 0 & \text{für } -y_{ik} \leq -\frac{R_0}{R} \\ [-R y_{ik} + R_0] \Delta_t & \text{für } -\frac{R_0}{R} < -y_{ik} < \frac{R_m - R_0}{R} \\ 1 & \text{für } \frac{R_m - R_0}{R} \leq -y_{ik} \end{cases} . \quad (\text{C.12})$$

Beide so erzeugten Spike-Train-Vektoren $\tilde{\mathbf{y}}_{i_+}$ und $\tilde{\mathbf{y}}_{i_-}$ können in einem einzigen Vektor $\tilde{\mathbf{y}}_i := \tilde{\mathbf{y}}_{i_+} - \tilde{\mathbf{y}}_{i_-}$ zusammengefaßt werden. Solange gilt $|y_{ik}| \leq R_0/R$ besitzen dessen Komponenten den Erwartungswert

$$\langle \tilde{y}_{ik} \rangle = 2R\Delta_t y_{ik} . \quad (\text{C.13})$$

Bei Überschreiten dieser Schwelle bis zur Sättigung $R_0/R < y_{ik} < (R_m - R_0)/R$ ergibt sich der Erwartungswert

$$\langle \tilde{y}_{ik} \rangle = (R y_{ik} \pm R_0)\Delta_t , \quad (\text{C.14})$$

je nachdem welche Afferenz gerade vollständig inhibiert ist. R_0/R definiert also eine erste Schwelle bei deren Überschreiten die Steigung der Transfercharakteristik sich ändert. Bei Überschreiten der zweiten Schwelle ist der Erwartungswert stets ± 1 . Bei Sampling-Raten von 1000 bins/s bedeutet dies eine Feuerrate von 1000 Hz, die wir in unseren Simulationen nicht erreichen. In Wirklichkeit ist allerdings durchaus eine vorübergehende Sättigung bei Raten noch unterhalb dieser Grenze denkbar. Im Grenzwert $\Delta_t \rightarrow 0$ erhält man wiederum den Poisson-Prozeß, da dann die Schwelle für die Sättigung beliebig groß wird.

In der Diskussion des Ergebnisses eines neuronalen Lernprozesses in Abschnitt 6.2.5 hatten wir die Spontanfeuerrate auf null gesetzt. Dieser Schritt vereinfacht das Problem merklich, da so die erste Schwelle und die damit verbundene Nichtlinearität verschwindet. Ist dies nicht der Fall, so ist die Folge, daß die Erwartungswerte $\langle \tilde{y}_{ik} \rangle_{\text{sg}}$ nichtlinear von der Auslenkung der Cupulae y_{ik} und damit ebenso nichtlinear von *allen* x_k^{P} abhängen. Unser Modell bricht vollständig zusammen. Natürlich erzeugt eine Minimierung des quadratischen Fehlers immer noch einen optimalen *linearen* Schätzer, es ist jedoch kaum möglich die entsprechenden Filter vorauszusagen, wenn nicht R_0/R entweder sehr viel kleiner oder sehr viel größer als die typischen Auslenkungen der Cupulae ist, so daß y_{ik} sich praktisch ständig unter- oder oberhalb der Schwelle befindet und die Beziehung zu x_k^{P} doch wieder annähernd linear ist.



Das ebenfalls in Abschnitt 6.2.5 aufgeworfene Problem der mittleren Autokorrelation von $\tilde{y}_i(t)$ läßt sich in diskretisierter Form vergleichsweise unkompliziert lösen. Gesucht sind Erwartungswerte der Form $\langle \tilde{y}_i(t) \tilde{y}_i(\tau) \rangle$. Die erste Überlegung gilt der Frage, inwieweit unsere Vektoren \tilde{y}_{ik} die Spike-Trains $\tilde{y}_i(t)$ annähern. Es gilt

$$\lim_{\Delta_t \rightarrow dt} \sum_k \langle \tilde{y}_{ik} \rangle_{\text{sg}} = \int \langle \tilde{y}_i(t) \rangle_{\text{sg}} dt \quad (\text{C.15})$$

und daher sollten wir eigentlich \tilde{y}_{ik}/Δ_t als Repräsentation von $\tilde{y}_i(t)$ betrachten. Bis auf den Fall $l = k$, ist die Bestimmung der Erwartungswerte für die Diskretisierung trivial, da für disjunkte Intervalle – Poissons Erbe – die Spike-Wahrscheinlichkeiten statistisch unabhängig sind. Daher ergibt sich mit $R_0 = 0$

$$\langle \tilde{y}_{ik} \tilde{y}_{il} \rangle_{\text{sg,lp}} = R^2 \Delta_t^2 \langle y_{ik} y_{il} \rangle_{\text{lp}} \quad \forall l \neq k . \quad (\text{C.16})$$

Für $l = k$ ergibt sich scheinbar das Produkt der Zufallsvariable mit sich selbst. Dabei wird aber unterschlagen, daß es in Wirklichkeit zwei Afferenzen, d.h. zwei Zufallsvariablen sind, mit denen man es zu tun hat. Wir berechnen

$$\langle (\tilde{y}_{i+k} - \tilde{y}_{i-k})^2 \rangle = \langle \tilde{y}_{i+k}^2 \rangle + \langle \tilde{y}_{i-k}^2 \rangle - 2 \langle \tilde{y}_{i+k} \tilde{y}_{i-k} \rangle . \quad (\text{C.17})$$

Das Mischglied verabschiedet sich großzügig, da bei $R_0 = 0$ die eine Afferenz sicher schweigt, wenn die andere eine nichtverschwindende Feuerwahrscheinlichkeit besitzt. Es seien p_+ und p_- die Wahrscheinlichkeiten, daß $y_{ik} > 0$ bzw. $y_{ik} < 0$. Dann gilt

$$\langle (\tilde{y}_{i+k} - \tilde{y}_{i-k})^2 \rangle_{\text{sg,lp}} = p_+ R \Delta_t \langle |y_{ik}| \rangle_{\text{lp}} (+1)^2 + p_- R \Delta_t \langle |y_{ik}| \rangle_{\text{lp}} (-1)^2 \quad (\text{C.18})$$

und da $p_+ + p_- = 1$ weiter

$$\langle (\tilde{y}_{i+k} - \tilde{y}_{i-k})^2 \rangle_{\text{sg,lp}} = R \Delta_t \langle |y_{ik}| \rangle_{\text{lp}} . \quad (\text{C.19})$$

Insgesamt ergibt sich

$$\langle \tilde{y}_{ik} \tilde{y}_{il} \rangle_{\text{sg,lp}} = R^2 \Delta_t^2 \langle y_{ik} y_{il} \rangle_{\text{lp}} + \frac{\delta_{kl}}{\Delta_t} \left(R \Delta_t^2 \langle |y_{ik}| \rangle_{\text{lp}} - R^2 \Delta_t^3 \langle y_{ik}^2 \rangle_{\text{lp}} \right) . \quad (\text{C.20})$$

Führt man die korrekte Normierung mit $1/\Delta_t^2$ ein und betrachtet den Grenzwert für $\Delta_t \rightarrow 0$

$$\begin{aligned} \langle \tilde{y}_i(t_k) \tilde{y}_i(t_l) \rangle_{\text{sg,lp}} &= \lim_{\Delta_t \rightarrow 0} \frac{\langle \tilde{y}_{ik} \tilde{y}_{i,k+l} \rangle_{\text{sg,lp}}}{\Delta_t^2} \\ &= R^2 \langle y_i(t_k) y_i(\tau_l) \rangle_{\text{LP}} + \delta(t_k - \tau_l) R \langle |y_i(t_k)| \rangle_{\text{LP}} . \end{aligned} \quad (\text{C.21})$$

Man kann an dieser Stelle fragen, ob im Sinne einer möglichst realistischen Beschreibung neuronaler Systeme der Grenzübergang tatsächlich notwendig ist. Echte Neurone besitzen eine absolute Refraktärzeit, die bestimmt, wann frühestens auf ein Aktionspotential das nächste folgen kann. Der Poisson-Prozeß besitzt zwar die Eigenschaft, daß die Wahrscheinlichkeit zweier Spikes innerhalb eines sehr kurzen Intervalls gegen null geht, es sind jedoch trotzdem prinzipiell Aktionspotentiale mit Zeitabständen weit unterhalb der Refraktärzeit möglich.

Unser diskretes Äquivalent dagegen hat explizit die Eigenschaft, daß zwei aufeinanderfolgende APs niemals geringeren Zeitabstand als die Länge des Sampling-Intervalls Δ_t haben können. Die Folge ist der Korrekturterm der Ordnung Δ_t^3 in Gleichung (C.20), den wir im Grenzübergang verlieren. Er korrigiert den Erwartungswert $\langle \tilde{y}_{ik}^2 \rangle_{sg}$ um den Beitrag, der entsteht, falls die statistisch unabhängige Erzeugung eines zweiten Spikes im selben Intervall zugelassen würde. Einrealistisches Modell wäre dann erreicht, wenn Δ_t klein sowohl gegen die aufzulösende Korrelationszeit der y_i als auch die Zeitkonstante τ_ε der PSP und damit auch gegen die Breite des Lernfensters W ist, denn dann wird das Timing der Spikes genau genug wiedergegeben, was für den Lernprozeß entscheidend ist, während andererseits eine realistische Refraktärzeit durch das Sampling-Intervall vorgegeben ist. Ist die Trennung der Zeitskalen nicht möglich, kommt man um die explizite Betrachtung der Refraktärzeit nicht herum. In unserem Fall gilt $\tau_\varepsilon = 10 \text{ ms}$ und $\Delta_t = 1 \text{ ms}$. Letzteres kann als genügend klein angesehen werden. Die absolute Refraktärzeit der sensorischen Afferenzen läßt sich aus der Rate eines Rezeptors in Sättigung ermitteln. Görner (1963) mißt eine Sättigungsrate von ca. 350 Hz, was einer Refraktärzeit von ca. 3 ms entspricht.

C.3 Konvergenzproblematik

Im diskretisierten Fall sind die Fehlerfunktionen E quadratisch in S_{im}^p mit $m = 1 \dots 1 + N_t/2$. Der Fehler enthält keine gemischten Produkte unterschiedlicher Frequenzen. Bezüglich \bar{S}_i^p kann die Hesse-Matrix \mathbf{C} des Gesamtproblems entlang der Diagonale zusammengesetzt aus $1 + N_t/2$ Blockmatrizen \mathbf{C}^m mit der Dimension² $2N_o$ gedacht werden, wenn N_o die Zahl der Organe repräsentiert³.

²Bis auf \mathbf{C}^1 und $\mathbf{C}^{1+N_t/2}$, da hier die Imaginärteile verschwinden.

³Der Faktor 2 rührt daher, daß wir mit $\Re(S_{im}^p)$ und $\Im(S_{im}^p)$ zwei unabhängige reelle Koordinaten bei jeder Frequenz haben.



Dazu müssen die Komponenten in $\bar{\mathbf{S}}_i^{\mathbf{P}}$ abweichend vom in Wirklichkeit benutzten Verfahren so angeordnet werden, daß Real- und Imaginärteil von $S_{im}^{\mathbf{P}}$ stets unmittelbar aufeinander folgen. Dann sind \mathbf{C}^m ihrerseits zusammengesetzt aus 2×2 -Matrizen der Form

$$\mathbf{C}_{ij}^m = \begin{pmatrix} \langle \Re(Y_{im}) \Re(Y_{jm}) \rangle & -\langle \Re(Y_{im}) \Im(Y_{jm}) \rangle \\ \langle \Re(Y_{jm}) \Im(Y_{im}) \rangle & \langle \Im(Y_{im}) \Im(Y_{jm}) \rangle \end{pmatrix} \quad (\text{C.22})$$

und daraus ergibt sich die Spur

$$\text{tr}(\mathbf{C}^m) = \sum_i |Y_{il}|^2 . \quad (\text{C.23})$$

Die Summe der Eigenwerte von \mathbf{C}^m (der Krümmungen in den jeweiligen Hauptkrümmungsrichtungen) skaliert also mit der mittleren Leistungsdichte an den Organen, die wiederum, wegen der Filtereigenschaften der Wasseroberfläche, für niedrige Frequenzen wesentlich höher ausfällt als für hohe. Ein weiterer, die hohen Frequenzen dämpfender Faktor kommt für neuronale Modelle durch die Multiplikation des Lernschrittes mit dem Spektrum A_ε des PSP hinzu.

Die Hesse-Matrix ist positiv definit aufgrund der Konstruktion⁴ des Fehlers; die Hauptkrümmungen sind positiv. Daher können sich innerhalb der Spur positive und negative Eigenwerte nicht ausgleichen. Ohne die einzelnen Beiträge der Eigenwerte in Gleichung (C.23) zu kennen, können wir deshalb sagen, daß die Eigenwerte von \mathbf{C}^{m_1} wesentlich kleiner ausfallen als für \mathbf{C}^{m_2} , falls $m_1 \gg m_2$.

Wir befinden uns mit unserem Minimierungsproblem in einer Situation, die das klassische Demonstrationsbeispiel für die Ineffizienz des Gradientenabstiegs bildet. Unsere Fehlerfunktion bildet über den Koordinatenrichtungen ein schmales, langesgezogenes Paraboloid. Abb. C.1 verdeutlicht die Problematik. Der Pfad, den der Gradientenabstieg nimmt, meandert zwischen den steilen Wänden des Tales hin und her, während er mit quälender Langsamkeit entlang der schwach gekrümmten Richtung zum Minimum läuft. Würde man den Lernschritt größer wählen um die Konvergenz in dieser Richtung zu beschleunigen, bleibt man in den stark gekrümmten Richtungen zu weit vom Minimum entfernt. Je größer die Krümmungsunterschiede, desto stärker tritt dies zu Tage.

Für den Fall, daß die Konvergenz beschleunigt werden soll, ohne davon Abstand zu nehmen, das Lernverfahren mit zufällig generiertem Input und nicht

⁴Es gilt $1/2 \mathbf{x}^t \mathbf{C} \mathbf{x} = E > 0$.

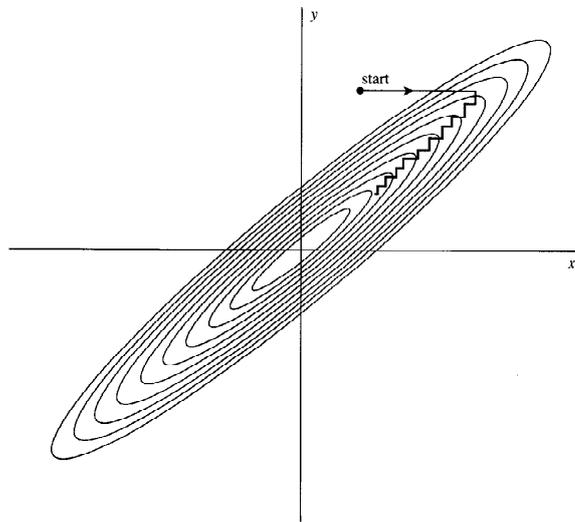


Abbildung C.1: Minimierung einer durch die Höhenlinien verdeutlichten Funktion, per Gradientenabstieg nach Press et al. (1992). Der Prozeß springt bereits im ersten Schritt in das langgestreckte Tal, um schließlich in Kleinstschritten meandernd das Minimum zu erreichen.

etwa mit einer bereits gemittelten Abweichung durchzuführen, könnte man mit einem ausreichend großen Lernschritt η starten, um sich in den schwach gekrümmten Richtungen dem Minimum schnell anzunähern, und η im Folgenden sukzessive verringern, um eine zufriedenstellende Minimierung auch in den stark gekrümmten Richtungen zu erreichen. Alternativ dazu könnte man $\Delta s_i^{\mathbf{p}}$ im n -ten Lernschritt um einen sog. Impulsterm erweitern, der den Gradienten im vorhergehenden Lernschritt $n - 1$ berücksichtigt

$$\Delta s_i^{\mathbf{p}} = -\eta \left[\left(\frac{\delta \epsilon}{\delta s_i^{\mathbf{p}}} \right)_n + (1 - \gamma) \left(\frac{\delta \epsilon}{\delta s_i^{\mathbf{p}}} \right)_{n-1} \right]. \quad (\text{C.24})$$

Die Situation entspricht der diskretisierten Dynamik einer Kugel, die im Fehlerparaboloid ins Minimum rollen soll. Dabei bestimmt γ die Reibung, die so eingestellt werden sollte, daß wir den aperiodischen Grenzfall treffen, in welchem sich „die Kugel“ dem Minimum exponentiell annähert. Dies ist konform mit der Vorstellung, daß das Oszillieren des gewöhnlichen Gradientenabstiegs zu verhindern ist, um verbesserte Konvergenz zu erreichen.

Für beide Methoden gilt, daß sich die optimalen Parameter nicht ohne grös-



ren Aufwand berechnen lassen, und daher meist empirisch bestimmt werden. Ob und wie sich diese Varianten neuronal implementieren lassen, wäre zu prüfen.

Anhang D

Fehlende Synapsen

Um eine Vorstellung von den Synapsenstärken zu bekommen, die sich ergeben falls die Synapsen nicht äquidistant liegen, eignet sich die Methode der Lagrange-Multiplikatoren.

Wir ermitteln das Minimum des erwarteten Fehlers

$$E_n = \left\langle \int \left[\sum_{ik} J_{ik}^{\mathbf{p}} (\tilde{y}_i \star \varepsilon)(t - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) - \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) (\tilde{x}^{\mathbf{q}} \star \varepsilon)(t) \right]^2 dt \right\rangle, \quad (6.24)$$

der seiner Konstruktion nach direkt auf die neuronale Lerngleichung (6.25) führt. Wir legen ein für alle Afferenzen einheitliches äquidistantes Gitter \mathcal{T} mit axonalen Verzögerungszeiten $\Delta_{ik}^{\mathbf{p}} = k\Delta_t$ zugrunde. Der Zeitabstand Δ_t muß so klein gewählt werden, daß alle real vorhandenen Synapsen mit ihren Verzögerungszeiten vom Gitter erfaßt werden. Die Verzögerungszeiten, die in Wirklichkeit nicht von einer Synapse abgedeckt werden, seien versammelt in den Mengen $\mathcal{T}_i^{\mathbf{p}}$.

Man minimiert man den Fehler (6.24) unter Einhaltung zusätzlicher Zwangsbedingungen, nämlich daß für Synapsenstärken mit zugehöriger Verzögerungszeit $\Delta_{ik}^{\mathbf{p}} \in \mathcal{T}_i^{\mathbf{p}}$ gilt $J_{ik}^{\mathbf{p}} = 0$. Die zu minimierende erweiterte Fehlerfunktion

$$E_{\text{ext}} = E_n + \sum_{\mathbf{p}} \sum_{ik} \lambda_{ik}^{\mathbf{p}} J_{ik}^{\mathbf{p}} \quad (\text{D.1})$$

enthält die Langrange-Multiplikatoren $\lambda_{ik}^{\mathbf{p}}$, für die gilt $\lambda_{ik}^{\mathbf{p}} = 0$, falls $\Delta_{ik}^{\mathbf{p}} \notin \mathcal{T}_i^{\mathbf{p}}$ und damit $J_{ik}^{\mathbf{p}}$ keiner Zwangsbedingung unterliegend.

Die Ableitung nach den Modellparametern $J_{jl}^{\mathbf{p}}$ entspricht der in Abschnitt 6.2.4 gefundenen Gleichung (6.25), mit den Lagrange-Multiplikatoren als Korrektur-



term. Um ein Minimum zu finden, muß also gelten

$$\frac{\partial E_{\text{ext}}}{\partial J_{jl}^{\mathbf{p}}} = \frac{\partial E_n}{\partial J_{jl}^{\mathbf{p}}} + \lambda_{jl}^{\mathbf{p}} = 0 . \quad (\text{D.2})$$

Dem aus Abschnitt 6.2.5 bekannten Verfahren folgend kann man zunächst den Mittelwert über die Spike-Erzeugung bilden und das interne Rauschniveau berechnen, fährt dann mit der diskreten Fourier-Transformation fort und erhält

$$0 = \sum_i \left\{ \Upsilon_{im} [\langle Y_i(\omega_m) Y_j^*(\omega_m) \rangle + \delta_{ij} \sigma_{n,i}^2] - \sum_{\mathbf{q}} F(\mathbf{q}, \mathbf{p}) \langle X^{\mathbf{q}}(\omega_m) Y_j^*(\omega_m) \rangle \Upsilon_{jm}^{\mathbf{p}} \right\} A_{\varepsilon}(\omega_m) \Delta_t + \Lambda_{jm}^{\mathbf{p}} . \quad (\text{D.3})$$

Nach Ausführen der Erwartungswerte über die Verteilung der Input-Signale erhält man das Gleichungssystem

$$\sum_i \left[\sum_{\mathbf{p}} H_j^{\mathbf{p}*}(\omega_m) H_i^{\mathbf{p}}(\omega_m) + \sigma^{\mathbf{p}}(\omega_m)^2 \delta_{ij} \right] \Upsilon_{im}^{\mathbf{q}} = \sum_{\mathbf{p}} F(\mathbf{p}, \mathbf{q}) H_j^{\mathbf{p}*}(\omega_m) - \frac{\Lambda_{jm}^{\mathbf{q}}}{\sigma_x^{\mathbf{p}}(\omega_m)^2 A_{\varepsilon}(\omega_m) \Delta_t} , \quad (\text{D.4})$$

welches bis auf den Korrekturterm mit der Fouriertransformierten $\Lambda_{jm}^{\mathbf{q}}$ der Lagrange-Multiplikatoren dem Ergebnis (6.55) ohne Zwangsbedingungen entspricht.

Wir fassen dies als Operatorgleichung auf und verwenden die Diracsche Bracket-Notation. Die Grundlage bilden auf \mathbb{C}^{N_t} definierte Vektoren der Form

$$|H_i^{\mathbf{p}}\rangle := \begin{pmatrix} H_i^{\mathbf{p}}(\omega_1) \\ \vdots \\ H_i^{\mathbf{p}}(\omega_{N_t}) \end{pmatrix}, \quad |\Upsilon_i^{\mathbf{p}}\rangle := \begin{pmatrix} \Upsilon_{i1}^{\mathbf{p}} \\ \vdots \\ \Upsilon_{iN_t}^{\mathbf{p}} \end{pmatrix} \quad (\text{D.5})$$

bzw. die kartesischen Produkte im Produktraum $\mathbb{C}^{N_o N_t}$, z.B.

$$|H^{\mathbf{p}}\rangle := |H_1^{\mathbf{p}}\rangle \times |H_2^{\mathbf{p}}\rangle \times \cdots \times |H_{N_o}^{\mathbf{p}}\rangle . \quad (\text{D.6})$$

Entsprechende Definitionen sollen für alle Größen in Gleichung (D.5) gelten. Ist



$|e_{jm}\rangle$ der zur Komponente jm gehörige Einheitsvektor, kann man die Operatoren

$$\hat{\mathbf{V}}^{\mathbf{P}} := \sum_{jm} [\sigma_x^{\mathbf{P}}(\omega_m)^2 A_\varepsilon(\omega_m) \Delta_t]^{-1} |e_{jm}\rangle \langle e_{jm}| \quad (\text{D.7})$$

$$\hat{\mathbf{M}} := \sum_{\mathbf{P}} |H^{\mathbf{P}}\rangle \langle H^{\mathbf{P}}| + \sum_{jm} \sigma^{\mathbf{P}2} |e_{jm}\rangle \langle e_{jm}| \quad (\text{D.8})$$

definieren. Alle beide sind bezüglich des Index m diagonal, weshalb wir in den bisherigen Betrachtungen bezüglich der Frequenz von ihrer Operatoreigenschaft absehen konnten. (D.4) lautet als Operatorgleichung

$$\hat{\mathbf{M}} |\Upsilon^{\mathbf{q}}\rangle = \sum_{\mathbf{P}} F(\mathbf{p}, \mathbf{q}) |H^{\mathbf{P}}\rangle - \hat{\mathbf{V}}^{\mathbf{P}} |\Lambda^{\mathbf{q}}\rangle . \quad (\text{D.9})$$

Die Problematik ist nun, daß wir durch die Zwangsbedingungen die Hilbert-Räume, in denen sich unsere Koordinaten bewegen, in je zwei Unterräume aufgeteilt haben. In einem von beiden sind die Synapsenstärken während der Minimierung frei beweglich und die Lagrange-Multiplikatoren sind auf null festgelegt, während die Situation im komplementären Unterraum gerade umgekehrt ist. Dummerweise sind die Projektionsoperatoren auf diese Unterräume in der Zeitdomäne diagonal, weshalb ihr Produkt mit $\hat{\mathbf{M}}$ weder im Zeit- noch im Fourier-Raum zu diagonalisieren ist.

Eine direkte Lösung für $|\Upsilon^{\mathbf{q}}\rangle$ ohne die explizite Ermittlung der Lagrange-Multiplikatoren wäre möglich indem man auf Gleichung (D.9) den Projektionsoperator $\mathbb{1} - \hat{\mathbf{P}}^{\mathbf{P}}$ anwendet, wobei

$$\hat{\mathbf{P}}^{\mathbf{P}} := \sum_j \hat{\mathbf{P}}_{\mathcal{T}_j^{\mathbf{P}}} \quad (\text{D.10})$$

und $\hat{\mathbf{P}}_{\mathcal{T}_j^{\mathbf{P}}}$ die Projektion auf den durch $\mathcal{T}_j^{\mathbf{P}}$ definierten Unterraum bewirkt, innerhalb dessen $J_{jl}^{\mathbf{P}}$ auf null geklemmt ist und die Lagrange-Multiplikatoren $\lambda_{jl}^{\mathbf{P}}$ nicht verschwinden. Bei der oben vorgeschlagenen Projektion verschwänden alle Lagrange-Multiplikatoren, und die Invertierung von $(\mathbb{1} - \hat{\mathbf{P}}^{\mathbf{P}})\hat{\mathbf{M}}$ auf dem entsprechenden Unterraum würde uns direkt auf die Lösung führen.

Der andere Weg führt über die Bestimmung der Lagrange-Multiplikatoren selbst. Dazu invertieren wir zunächst $\hat{\mathbf{M}}$. Die Anwendung von $\hat{\mathbf{M}}^{-1}$ auf den ersten Summanden der rechten Seite von Gleichung (D.9) führt auf die bereits



bekannten Lösungen ohne zusätzliche Zwangsbedingungen symbolisiert durch $|\tilde{\Upsilon}^{\mathbf{p}}\rangle^1$ und damit

$$|\Upsilon^{\mathbf{p}}\rangle = |\tilde{\Upsilon}^{\mathbf{p}}\rangle - \hat{\mathbf{M}}^{-1} \hat{\mathbf{V}}^{\mathbf{p}} |\Lambda^{\mathbf{p}}\rangle \quad (\text{D.11})$$

$$\hat{\mathbf{P}}^{\mathbf{p}} |\tilde{\Upsilon}^{\mathbf{p}}\rangle = \hat{\mathbf{P}}^{\mathbf{p}} \hat{\mathbf{M}}^{-1} \hat{\mathbf{V}}^{\mathbf{p}} |\Lambda^{\mathbf{p}}\rangle . \quad (\text{D.12})$$

Die Lösung ergibt sich durch Invertieren des Operators auf der rechten Seite im Projektionsraum. Welche der beiden Möglichkeiten man wählt, um die Lösung explizit zu berechnen hängt von den Dimensionen der jeweiligen Unterräume ab.

Um zu verstehen, was hier dem Grundsatz nach passiert, genügt uns die Betrachtung eines einfachen Sonderfalls, nämlich daß eine einzige Synapsenstärke $J_{j_0 l_0}^{\mathbf{p}}$ auf Null festgeklemmt ist, mithin $\lambda_{jl}^{\mathbf{p}} = 0$ für alle $j \neq j_0$ und $l \neq l_0$.

Der Operator $\hat{\mathbf{M}}$ besteht im Fourier-Raum betrachtet aus N_t Blockmatrizen (für jede Frequenzkomponente eine) der Größe $N_o \times N_o$ mit Komponenten

$$M_{ij}(\omega_m) = \sum_{\mathbf{p}} H_j^{\mathbf{p}*}(\omega_m) H_i^{\mathbf{p}}(\omega_m) + \sigma^{\mathbf{p}}(\omega_m)^2 \delta_{ij} \quad (\text{D.13})$$

Es ist nicht schwer, auch diese Blockmatrizen noch zu diagonalisieren, da sie aufgrund der Geometrie (zwei konzentrische Kreise für Rekonstruktions- und Organpositionen) im allgemeinen zyklisch sind. Eine unitäre Transformation mit den in Abschnitt C.1 definierten Fourier-Matrizen² \mathbf{U} und \mathbf{U}^{-1} führt bei zyklischen Matrizen automatisch zur Diagonalform (Bellman 1970). Wir wissen also, wie wir die einzelnen Blockmatrizen invertieren können, und erhalten die Inverse \mathbf{M}^{-1} , indem wir die invertierten Blockmatrizen in die Diagonale schreiben.

In der Zeit-Domäne formuliert und komponentenweise ausgeschrieben sowie unter Verwendung der Definition

$$\zeta_{ij}(t) := \mathcal{F}^{-1} \left(\frac{M_{ij}^{-1}}{\sigma_x^{\mathbf{p}2} A_\varepsilon} \right) \quad (\text{D.14})$$

lautet Gleichung (D.11)

$$J_{jl}^{\mathbf{p}} = \tilde{J}_{jl}^{\mathbf{p}} - \sum_{ik} \zeta_{ij}(\Delta_{jl}^{\mathbf{p}} - \Delta_{ik}^{\mathbf{p}}) \lambda_{ik}^{\mathbf{p}} . \quad (\text{D.15})$$

¹Da keine Verwechslungsgefahr mit einem Spike-Train besteht, und die Verwendung hier sehr lokal erfolgt, möchte ich hier erneut die Tilde zur Anwendung bringen.

²Obwohl der Index, bezüglich dessen transformiert wird, an dieser Stelle ein anderer ist, kann man trotzdem die eigentlich für „Zeitvektoren“ eingeführten Fourier-Matrizen verwenden, wenn man die Normierung auf die Dimension des zu transformierenden Vektors anpaßt.



Bei der Ersetzung der diskreten Rücktransformation von $M_{ij}(\omega_m)$ bezüglich m durch das gesampelte kontinuierliche Äquivalent verschwindet die Normierung mit Δ_t .

Wenn wir mit Gleichung (D.12) das Gleiche anstellen, erhalten wir

$$0 = \tilde{J}_{j_0 l_0}^{\mathbf{p}} - \zeta_{j_0 j_0}(0) \lambda_{j_0 l_0}^{\mathbf{p}} \quad (\text{D.16})$$

$$\lambda_{j_0 l_0}^{\mathbf{p}} = \frac{\tilde{J}_{j_0 l_0}^{\mathbf{p}}}{\zeta_{j_0 j_0}(0)} \quad (\text{D.17})$$

und daher

$$J_{jl}^{\mathbf{p}} = \tilde{J}_{jl}^{\mathbf{p}} - \frac{\zeta_{j_0 j}(\Delta_{jl}^{\mathbf{p}} - \Delta_{j_0 l_0}^{\mathbf{p}})}{\zeta_{j_0 j_0}(0)} \tilde{J}_{j_0 l_0}^{\mathbf{p}}. \quad (\text{D.18})$$

Die Ersetzbarkeit einer Synapse $J_{j_0 l_0}^{\mathbf{p}}$ durch eine andere, nämlich $J_{jl}^{\mathbf{p}}$, mit Zeitabstand $\Delta t := \Delta_{jl}^{\mathbf{p}} - \Delta_{j_0 l_0}^{\mathbf{p}}$ wird beschrieben durch den Ausdruck $\zeta_{j_0 j}(\Delta t) / \zeta_{j_0 j_0}(0)$, während der Lagrange-Multiplikator $\lambda_{j_0 l_0}^{\mathbf{p}}$ beschreibt, welche Stärke eine Synapse mit Verzögerungszeit $\Delta_{j_0 l_0}^{\mathbf{p}}$ haben sollte, oder anders ausgedrückt, welche Synapsenstärke es auf die anderen umzuverteilen gilt.

Betrachtet man ein Modell mit N_o Organen und nur einer einzigen Rekonstruktionposition \mathbf{p} , dann gilt mit $C := \sum_i H_i^{\mathbf{p}} + \sigma^2$

$$\mathbf{M}^{-1} = \frac{1}{\sigma^{\mathbf{p}^2}} \mathbb{1} - \frac{1}{\sigma^{\mathbf{p}^2} C} \begin{pmatrix} |H_1^{\mathbf{p}}|^2 & H_1^{\mathbf{p}*} H_2^{\mathbf{p}} & \dots & H_1^{\mathbf{p}*} H_m^{\mathbf{p}} \\ H_2^{\mathbf{p}*} H_1^{\mathbf{p}} & |H_2^{\mathbf{p}}|^2 & \dots & H_2^{\mathbf{p}*} H_m^{\mathbf{p}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ H_m^{\mathbf{p}*} H_1^{\mathbf{p}} & H_m^{\mathbf{p}*} H_2^{\mathbf{p}} & \dots & |H_m^{\mathbf{p}}|^2 \end{pmatrix} \quad (\text{D.19})$$

Es überrascht nicht, daß \mathbf{M}^{-1} , die ja die Fourier-Transformierten unserer „Umverteilungsfunktionen“ ζ_{ij} enthält, wesentlich bestimmt wird durch die Korrelationen zwischen den Antworten der einzelnen Afferenzen. Ist die Korrelation groß, so ist die gegenseitige Kompensation der Synapsen effektiv und wird realisiert. Ein Beispiel für so gewonnene „Ersetzbarkeitsfunktionen“ zeigt Abb. D.1.

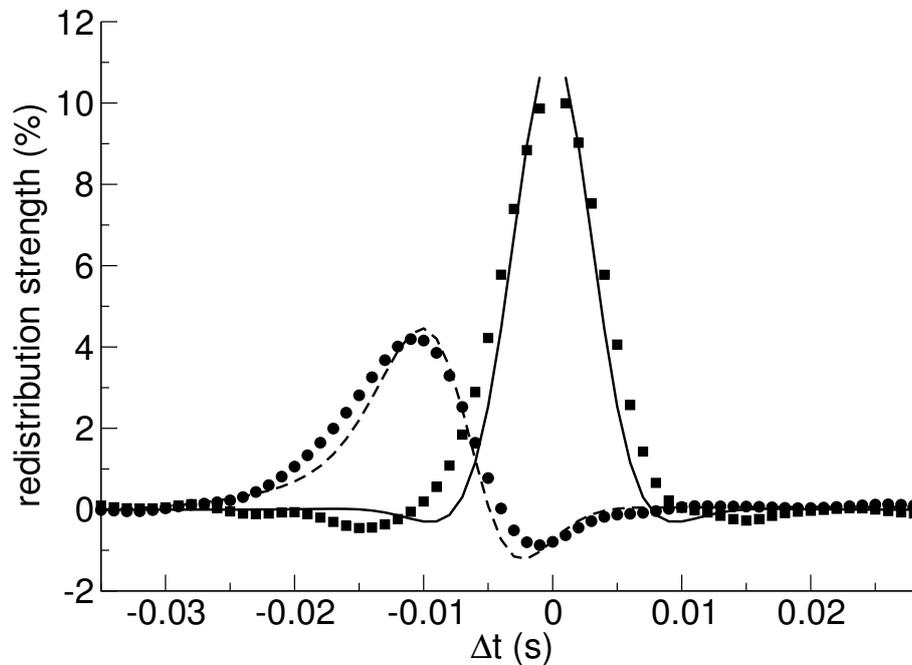


Abbildung D.1: Umverteilungsstärken wie in Gleichung (D.18) für ein Modell mit zwei Organen und einer Rekonstruktionsposition ($\sigma^P = 0.1$). Zwischen Synapsen derselben Affferenz (durchgezogene Linie) ist der Austausch innerhalb einer Korrelationszeit von ca. 8 ms besonders effektiv. Diese Größe ist daher auch die Grenze, innerhalb derer die synaptische Plastizität bereits vorhandene oder entstehende Löcher im Synapsenfeld ohne Qualitätsverlust zu kompensieren in der Lage ist. Der Bereich innerhalb 1 ms um $\Delta t = 0$ ist nicht gezeigt, da dies den kleinsten benutzten Synapsenabstand darstellt. Eine Umverteilung synaptischer Stärke auf andere Afferenzen (gestrichelte Linie) muß natürlich die Laufzeitdifferenz (hier ca. 10 ms) berücksichtigen. Der Winkelabstand beider Organe beträgt 30° . Die Quadrate bzw. Kreise zeigen die Mittelwerte der tatsächlich realisierten Umverteilungsstärke aus zehn Lernsimulationen in den betreffenden Afferenzen. Der Synapsenabstand beträgt 1 ms.

Literaturverzeichnis

- Alberts et al. 1989** ALBERTS, B. ; BRAY, D. ; LEWIS, J. ; RAFF, M. ; ROBERTS, K. ; WATSON, J. D.: *Molecular Biology of the Cell*. 2. Auflage. New York : Garland Publishing, 1989
- Altman und Dawes 1983** ALTMAN, J. S. ; DAWES, E. A.: A Cobalt Study of Medullary Sensory Projections From Lateral Line Nerves, Associated Cutaneous Nerves, and the VIIIth Nerve in Adult *Xenopus*. In: *The Journal of Comparative Neurology* 213 (1983), S. 310–326
- Andersen 1985** ANDERSEN, P.: Long-Term Potentiation - Outstanding Problems. In: CHANGEUX, J.-P. (Hrsg.) ; KONISHI, M. (Hrsg.): *The Neural and Molecular Bases of Learning*. New York : John Wiley & Sons, 1985, S. 239–262
- Beda venerabilis 1991** BEDA *venerabilis* ; COLGRAVE, B. (Hrsg.) ; MYNORS, R. A. B. (Hrsg.): *Bede's Ecclesiastical History of the English People*. 1. Auflage. Oxford : Oxford University Press, 1991 (Oxford Medieval Texts)
- Bellman 1970** BELLMAN, R. E.: *Introduction to Matrix Analysis*. 2. Auflage. New York : McGraw-Hill, 1970
- Bleckmann 1985** BLECKMANN, H.: Perception of Water Surface Waves: How Surface Waves are Used for Prey Identification, Prey Localization, and Intraspecific Communication. In: OTTOSON, O. (Hrsg.): *Progress in Sensory Physiology*. New York : Springer, 1985, S. 147–166
- Bleckmann 1994** BLECKMANN, H.: *Progress in Zoology*. Bd. 41: *Reception of Hydrodynamic Stimuli in Aquatic and Semiaquatic Animals*. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag, 1994



- Bronstein und Semendjajew 1984** BRONSTEIN, I. N. ; SEMENDJAJEW, K. A.: *Taschenbuch der Mathematik*. 21. Auflage. Thun : Verlag Harri Deutsch, 1984
- Bucherer 1905** BUCHERER, A. H.: *Elemente der Vektoranalysis*. 2. Auflage. Leipzig : Teubner, 1905
- Buschmann 1984** BUSCHMANN, H. P.: *Untersuchungen zur Entfernungskalisation beim Krallenfrosch Xenopus laevis D.* Bielefeld, Universität Bielefeld, Examensarbeit, Juli 1984
- Buser und Imbert 1992a** BUSER, P. ; IMBERT, M.: *Audition*. Cambridge : MIT Press, 1992
- Buser und Imbert 1992b** BUSER, P. ; IMBERT, M.: *Vision*. MIT Press, 1992
- Chorin und Marsden 1993** CHORIN, A. J. ; MARSDEN, J. E.: *A Mathematical Introduction to Fluid Mechanics*. 3. Auflage. New York : Springer, 1993
- Claas 1993** CLAAS, B.: *Wie analysiert das Seitenliniensystem die Laufrichtung von Oberflächenwellen?* Bielefeld, Universität Bielefeld, Habilitationsschrift, Mai 1993
- Claas 1994** CLAAS, B.: Removal of Eyes in Early Larval Stages Alters the Response of Clawed Toad, *Xenopus laevis*, to Surface Waves. In: *Physiology & Behavior* 56 (1994), Nr. 3, S. 423–428
- Claas und Münz 1996** CLAAS, B. ; MÜNZ, H.: Analysis of surface wave direction by the lateral line system of *Xenopus*: Source localization before and after inactivation of different parts of the lateral line. In: *J. Comp. Physiol.* 178 (1996), Nr. 2, S. 253–268
- Coombs und Fay 1993** COOMBS, S. ; FAY, R. R.: Source level discrimination by the lateral line system of the mottled sculpin, *Cottus bairdi*. In: *J. Acoust. Soc. Am.* 93 (1993), Nr. 4, S. 2116–2123



- Coombs et al. 2000** COOMBS, S. ; FINNERAN, J. J. ; CONLEY, R. A.: Hydrodynamic image formation by the peripheral lateral line system of the Lake Michigan mottled sculpin, *Cottus bairdi*. In: *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 355 (2000), Nr. 1401, S. 1111–1114
- Domany et al. 1994** DOMANY, E. (Hrsg.) ; VAN HEMMEN, J. L. (Hrsg.) ; SCHULTEN, K. (Hrsg.): *Models of Neural Networks II, Temporal Aspects of Coding and Information Processing in Biological Systems*. New York : Springer, 1994
- Elepfandt 1982** ELEPFANDT, A.: Accuracy of taxis response to water waves in the clawed toad (*Xenopus laevis* Daudin) with intact or with lesioned lateral line system. In: *J. Comp. Physiol.* 148 (1982), S. 535–545
- Elepfandt 1985** ELEPFANDT, A.: Naturalistic Conditioning Reveals Good Learning in a Frog (*Xenopus laevis*). In: *Naturwissenschaften* 72 (1985), S. 492
- Elepfandt 1986a** ELEPFANDT, A.: Detection of individual waves in an interference pattern by the clawed frog, *Xenopus laevis* Daudin. In: *Neurosci. Lett. (Suppl.)* 26 (1986), S. 380
- Elepfandt 1986b** ELEPFANDT, A.: Wave frequency recognition and absolute pitch for water waves in the clawed frog, *Xenopus laevis*. In: *J. Comp. Physiol. A* 158 (1986), S. 235–238
- Elepfandt 1989** ELEPFANDT, A.: Wave Analysis by Amphibians. In: COOMBS, S. (Hrsg.) ; GÖRNER, P. (Hrsg.) ; MÜNZ, H. (Hrsg.): *The Mechanosensory Lateral Line: Neurobiology and Evolution*. Springer-Verlag, 1989, Kap. 26, S. 527–541
- Elepfandt 1996** ELEPFANDT, A.: *Sensory Perception and the Lateral Line System in the Clawed Frog, Xenopus*. Kap. 7, S. 97–120. In: TINSLEY, R. C. (Hrsg.) ; KOBEL, H. R. (Hrsg.): *The Biology of Xenopus*. Oxford : Clarendon Press, 1996
- Elepfandt und Wiedemer 1987** ELEPFANDT, A. ; WIEDEMER, L.: Lateral-line responses to water surface waves in the clawed frog, *Xenopus laevis*. In: *J. Comp. Physiol. A* 160 (1987), S. 667–682



- Franklin 1773** FRANKLIN, B.: *The Writings of Benjamin Franklin, Volume III*. Online Resource by published "The History Carper". 1773. – URL www.historycarper.com/resources/twobf3/letter12.htm. – Zugriffsdatum: 07.04.2004
- Franklin et al. 1774** FRANKLIN, B. ; BROWNRIGG, W. ; FARISH: Of the stilling of Waves by means of Oil. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society* 64 (1774), Dezember, S. 445–460
- Franosch et al. 2004** FRANOSCH, J.-M. P. ; SICHERT, A. ; SOBOTKA, M. C. ; ELEPFANDT, A. ; VAN HEMMEN, J. L.: Model of Amphibian Prey Localization through the Lateral-Line System / TU München. 2004. – Internes Arbeitspapier
- Franosch et al. 2003** FRANOSCH, J.-M. P. ; SOBOTKA, M. C. ; ELEPFANDT, A. ; VAN HEMMEN, J. L.: Minimal Model of Prey Localization through the Lateral-Line System. In: *Physical Review Letters* 91 (2003), October, Nr. 15
- Gerstner und Van Hemmen 1994** GERSTNER, W. ; VAN HEMMEN, J. L.: Coding and Information Processing in Neural Networks. In: DOMANY, E. (Hrsg.) ; VAN HEMMEN, J. L. (Hrsg.) ; SCHULTEN, K (Hrsg.): *Models of Neural Networks II: Temporal Aspects of Coding and Information Processing in Biological Systems*. New York : Springer, 1994, Kap. 1, S. 39–47
- Görner 1963** GÖRNER, P.: Untersuchungen zur Morphologie und Elektrophysiologie des Seitenlinienorgans vom Krallenfrosch (*Xenopus laevis* Daudin). In: *Z. vergl. Physiol.* 47 (1963), S. 316–338
- Görner und Mohr 1989** GÖRNER, P. ; MOHR, C.: Stimulus Localization in *Xenopus*: Role of Directional Sensitivity of Lateral Line Stitches. In: COOMBS, S. (Hrsg.) ; GÖRNER, P. (Hrsg.) ; MÜNZ, H. (Hrsg.): *The Mechanosensory Lateral Line: Neurobiology and Evolution*. New York : Springer, 1989, S. 543–560
- Görner et al. 1984** GÖRNER, P. ; MOLLER, P. ; WEBER, W.: Lateral-line input and stimulus localization in the African clawed toad, *Xenopus sp.* In: *J. Exp. Biol.* 108 (1984), S. 315–328



- Hansen und Ahmad 1971** HANSEN, R. S. ; AHMAD, J.: Waves at Interfaces. In: DANIELLI, J. F. (Hrsg.) ; ROSENBERG, M. D. (Hrsg.) ; CADENHEAD, D. A. (Hrsg.): *Progress in Surface and Membrane Science* Bd. 4. New York : Academic Press, 1971, S. 1–56
- Harris und Milne 1966** HARRIS, G. G. ; MILNE, D. C.: Input-output characteristics of the lateral-line sense organs of *Xenopus laevis*. In: *J. Acoust. Soc. Am.* 40 (1966), Nr. 1, S. 32–42
- Hassan 1985** HASSAN, E. S.: Mathematical analysis of the stimulus for the lateral line organ. In: *Biol. Cybern.* 52 (1985), Nr. 1, S. 23–36
- Hudspeth 1983** HUDSPETH, A. J.: Mechanoelectrical Transduction by Hair Cells in the Acusticolateralis Sensory System. In: *Annual Review of Neuroscience* 6 (1983), S. 187–215
- Hudspeth und Corey 1977** HUDSPETH, A. J. ; COREY, D. P.: Sensitivity, Polarity, and Conductance Change in the Response of Vertebrate Hair Cells to Controlled Mechanical Stimuli. In: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74 (1977), Nr. 6, S. 2407–2411
- Joos 1956** JOOS, G.: *Lehrbuch der theoretischen Physik*. 9. Auflage. Leipzig : Akad. Verlagsgesellschaft Geest & Portig, 1956
- Kalmijn 1988** KALMIJN, A. J.: Hydrodynamic and Acoustic Field Detection. In: ATEMA, J. (Hrsg.) ; FAY, R. R. (Hrsg.) ; POPPER, A. N. (Hrsg.) ; TAVOLGA, W. N. (Hrsg.): *Sensory Biology of Aquatic Animals*. New York : Springer, 1988, S. 83–130
- Kempter et al. 1998** KEMPTER, R. ; GERSTNER, W. ; VAN HEMMEN, J. L. ; WAGNER, H.: Extracting oscillations. Neuronal coincidence detection with noisy periodic spike input. In: *Neural Comput.* 10 (1998), Nr. 8, S. 1987–2017
- Kopitzki 1993** KOPITZKI, K.: *Einführung in die Festkörperphysik*. 3. Stuttgart : Teubner, 1993



- Kramer 1933** KRAMER, G.: Untersuchungen über die Sinnesleistungen und das Orientierungsverhalten von *Xenopus laevis* Daud. In: *Zool. Jb. Physiol.* 52 (1933), S. 629–676
- Kroese et al. 1978** KROESE, A. B. ; VAN DER ZALM, J. M. ; VAN DEN BERCKEN, J.: Frequency response of the lateral-line organ of *Xenopus laevis*. In: *Pflügers Arch.* 375 (1978), Nr. 2, S. 167–175
- Kuznetsov et al. 2002** KUZNETSOV, N. ; MAZ'YA, V. ; VAINBERG, B.: *Linear Water Waves*. 1. Auflage. Cambridge : Cambridge University Press, 2002
- Lamb 1907** LAMB, H.: *Lehrbuch der Hydrodynamik*. 1. Auflage. Leipzig, Berlin : Teubner, 1907
- Lee et al. 1993** LEE, K. Y. ; CHOU, T. ; CHUNG, D. S. ; MAZUR, E.: Direct Measurement of the Spatial Damping of Capillary Waves at Liquid-Vapour Interfaces. In: *Journal of Physical Chemistry* (1993), Nr. 97, S. 12876–12878
- Lighthill 1996** LIGHTHILL, J.: *Waves in Fluids*. 1. Auflage. Cambridge : Cambridge University Press, 1996
- Lowe 1986** LOWE, D. A.: Organisation of lateral line and auditory areas in the midbrain of *Xenopus laevis*. In: *J. Comp. Neurol.* 245 (1986), Nr. 4, S. 498–513
- Lowe und Russell 1982** LOWE, R. ; RUSSELL, I. J.: The central projections of lateral line and cutaneous sensory fibres (VII and X) in *Xenopus laevis*. In: *Proc. R. Soc. Lond.* 216 (1982), S. 279–297
- Lucassen-Reynders und Lucassen 1969** LUCASSEN-REYNDERS, E. H. ; LUCASSEN, J.: Properties of Capillary Waves. In: *Advances in Colloid and Interface Science* 2 (1969), S. 347–395
- Magnus und Oberhettinger 1948** MAGNUS, W. ; OBERHETTINGER, F.: *Die Grundlehren der mathematischen Wissenschaften*. Bd. 52: *Formeln und Sätze für die speziellen Funktionen der mathematischen Physik*. 2. Auflage. Berlin : Springer, 1948



- Miller und Knudsen 1999** MILLER, G. L. ; KNUDSEN, E. I.: Early visual experience shapes the representation of auditory space in the forebrain gaze fields of the barn owl. In: *J. Neurosci.* 19 (1999), Nr. 6, S. 2326–2336
- Nikundiwe und Nieuwenhuys 1983** NIKUNDIWE, A. M. ; NIEUWENHUYS, R.: The Cell Masses in the Brainstem of the South African Clawed Frog *Xenopus laevis*: A Topographical and Topological Analysis. In: *The Journal of Comparative Neurology* 213 (1983), S. 199–219
- Oed 1995** OED, K.: *Afferente Kodierung von Wellenparametern im Seitenliniensystem des Krallenfrosches Xenopus laevis*, Universität Konstanz, Dissertation, 1995
- Papoulis 1991** PAPOULIS, A.: *Probability, Random Variables, and Stochastic Processes*. 3. Auflage. New York : McGraw-Hill, 1991
- Plassmann 1980** PLASSMANN, W.: Central neuronal pathways in the lateral line system of *Xenopus laevis*. In: *J. Comp. Physiol.* 136 (1980), S. 203–213
- Plinius Secundus 1968** PLINIUS SECUNDUS, G.: *Naturgeschichte*. Bd. 1. 2. Auflage. Darmstadt : Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 1968
- Press et al. 1992** PRESS, W. H. ; TEUKOLSKY, S. A. ; VETTERLING, W. T. ; FLANNERY, B. P.: *Numerical Recipes in C*. 2. Auflage. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1992
- Russel 1981** RUSSEL, I. J.: The responses of vertebrate hair cells to mechanical stimulation. In: ROBERTS, Alan (Hrsg.) ; BUSH, Brian M. H. (Hrsg.): *Neurons without Impulses: their significance for vertebrate and invertebrate nervous system* Bd. 6. 1. Auflage. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1981, Kap. 4, S. 117–145
- Russell 1976** RUSSELL, I. J.: Amphibian Lateral Line Receptors. In: LLINAS, R. (Hrsg.) ; PRECHT, W. (Hrsg.): *Frog Neurobiology: A Handbook*. Berlin : Springer, 1976, S. 513–550
- Schlichting 1979** SCHLICHTING, H.: *Boundary Layer Theory*. 7. Auflage. New York : McGraw-Hill, 1979 (McGraw-Hill Series in Mechanical Engineering)



- Shouval et al. 2002** SHOUVAL, H. Z. ; BEAR, M. F. ; COOPER, L. N.: A unified model of NMDA receptor-dependent bidirectional synaptic plasticity. In: *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99 (2002), Nr. 16, S. 10831–10836
- Simon et al. 1952** SIMON, F. E. ; KURTI, N. ; ALLEN, J. F. ; MENDELSSOHN, K.: *Low Temperature Physics: Four Lectures*. 1. Auflage. London : Pergamon Press, 1952
- Soares 2002** SOARES, D.: An ancient sensory organ in crocodylians. In: *Nature* 417 (2002), S. 241–242
- Sobotka 2002** SOBOTKA, M. C.: *Ein mathematisches Modell zur Beutelokalisation des Krallenfrosches *Xenopus laevis**, TU München, Zentrum Mathematik, Diplomarbeit, Januar 2002
- Sommerfeld 1970** SOMMERFELD, A.: *Vorlesungen über theoretische Physik*. Bd. 2: *Mechanik der deformierbaren Medien*. 6. Auflage. Leipzig : Akad. Verlagsges. Geest & Portig, 1970
- Stenvot und Langevin 1988** STENVOT, C. ; LANGEVIN, D.: Study of Viscoelasticity of Soluble Monolayers Using Analysis of Propagation of Excited Capillary Waves. In: *Langmuir* (1988), Nr. 4, S. 1179–1183
- Stoker 1992** STOKER, J. J.: *Water Waves*. New York : Wiley, 1992. – Wiley Classics Library Edition
- Strelhoff und Honrubia 1978** STRELHOFF, D. ; HONRUBIA, V.: Neural transduction in *Xenopus laevis* lateral line system. In: *J. Neurophysiol.* 41 (1978), Nr. 2, S. 432–444
- Strelhoff und Sokolich 1988** STRELHOFF, D. ; SOKOLICH, W. G.: Stimulation of Lateral Line Sensory Organs. In: ATEMA, J. (Hrsg.) ; FAY, R. R. (Hrsg.) ; POPPER, A. N. (Hrsg.) ; TAVOLGA, W. N. (Hrsg.): *Sensory Biology of Aquatic Animals*. New York : Springer, 1988, S. 481–503
- Ting et al. 1984** TING, L. ; WASAN, D. T. ; MIYANO, K. ; XU, S.-Q.: Longitudinal Surface Waves for the Study of Dynamic Properties of Surfactant Systems. In: *Journal of Colloid and Interface Science* 102 (1984), Nr. 1, S. 248–259



- Tinsley und Kobel 1996** TINSLEY, R. C. (Hrsg.) ; KOBEL, H. R. (Hrsg.):
Symposia of the Zoological Society of London. Bd. 68: *The Biology of Xenopus*. 1. Auflage. Oxford : Clarendon Press, 1996
- Van Hemmen 2001** VAN HEMMEN, J. L.: Theory of Synaptic Plasticity.
In: *Handbook of Biophysics* Bd. 4. Amsterdam : Elsevier, 2001, S. 771–823
- Van der Waerden 1969** WAERDEN, B. L. Van der: *Mathematical Statistics*.
Berlin : Springer, 1969
- Will et al. 1985a** WILL, U. ; LUHEDE, G. ; GÖRNER, P.: The area octavo-lateralis in *Xenopus laevis*, I. The primary afferent projections. In: *Cell Tissue Res.* 239 (1985), S. 147–161
- Will et al. 1985b** WILL, U. ; LUHEDE, G. ; GÖRNER, P.: The area octavo-lateralis in *Xenopus laevis*, II. Second order projections and cytoarchitecture. In: *Cell Tissue Res.* 239 (1985), S. 163–175
- Yang et al. 1999** YANG, S.-N. ; TANG, Y.-G. ; ZUCKER, R. S.: Selective Induction of LTP and LTD by Postsynaptic $[Ca^{2+}]_i$ Elevation. In: *J. Neurophysiol.* (1999), Nr. 81, S. 781–787
- Zittlau et al. 1986** ZITTLAU, K. E. ; CLAAS, B. ; MÜNZ, H.: Directional sensitivity of lateral line units in the clawed toad *Xenops laevis* Daudin. In: *J. Comp. Physiol. A* 158 (1986), S. 469–477
- Zittlau et al. 1988** ZITTLAU, K. E. ; CLAAS, B. ; MÜNZ, H.: Horseradish Peroxidase Study of Tectal Afferents in *Xenopus laevis* with Special Emphasis on Their Relationship to the Lateral-Line System. In: *Brain Behav. Evol.* 32 (1988), S. 208–219