Tagung

über

System- und Informationstheorie mit Anwendung auf biologische Fragen

3. - 8. März 1959

Steuerung und Regelung funktioneller Abläufe waren schon immer Probleme von besonderer Bedeutung sowohl in der Technik als auch in der Physiologie. Aber erst mit der in jüngster Zeit erfolgten technischen Entwicklung der Nachrichtenübertragung wurde offenbar, dass in diesen beiden - so verschiedenen - Disziplinen sehr viele Problemstellungen von grundsätzlich gleicher Art vorliegen. Die gleichzeitig mit der technischen Entwicklung aufgebaute theoretische Grundlage der Nachrichtenübermittlung - die Informationstheorie - ist somit auch gültig für Nachrichtenübertragung im lebenden Wesen und bietet dem Biologen eine neue Art des Verständnisses für viele physiologische Vorgänge.

Das unter der wissenschaftlichen und organisatorischen Vorbereitung und Leitung von W. REICHARDT und B. HASSENSTEIN (Tübingen) stehende Symposium wurde mit der Absicht geplant, Mathematiker, Physiker, Techniker und Physiologen zusammenzuführen, die in dem angedeuteten Fragenkreis arbeiten. Unter den 28 Teilnehmern, die aus Instituten der Universitäten bzw. Technischen Hochschulen, der Max-Planck Gesellschaft und aus der Industrie kamen, befanden sich auch zwei zur Zeit in Deutschland arbeitende Ausländer.

Die 18 Vorträge lassen sich in drei grosse Gruppen zusammenfassen. Die eine stellte die grundlegenden Fragen der Informationstheorie und ihre mathematische Behandlung dar, die zweite befasste sich mit technischen Anwendungen (Rechenmaschinen, Analog-Computer), die dritte behandelte Methoden und Problemstellungen aus dem biologischen Bereich.

I. VARJU gab eine Einführung in die "Elemente der Informationstheorie". Nach einleitender Darstellung der Nachrichtenübertragung von einer Quelle über einen Kanal zu einem Empfänger definierte er die Einheit der Information (bit), die mittlere Information (H) eines Systems und die Kanalkapazität (C). Er führte so zu den Shannon'schen Fundamentalsätzen der Nachrichtenübertragung, die die Zusammenhänge zwischen C und H und die theoretischen Grenzen der verlustlosen Übertragung angeben. Abschliessend behandelte er die zur Zeit beste praktische Approximation der prinipiellen Möglichkeiten, die""pulse-code-modulation".

REICHARDT stellte, nach einer mathematischen Einführung in zwei Vorträgen, die "Elemente der linearen und nichtlinearen Filtertheorie" dar. Die Eigenschaften linearer Filter werden auf der Basis gewöhnlicher Differentialgleichungen mit konstanten Koeffizienten entwickelt. Die Übertragungseigenschaft eines solchen Filters ist aus seiner Antwort auf eine Dirac-Funktion zu ersehen. Durch die Autokorrelation einer linear gefilterten Zeitfunktion wird 50 % der in der Eingangsfunktion enthaltenen Information entfernt, da die Phasenbeziehungen verloren gehen. - Das Gesetz der Superposition ist auf nichtlineare Filter nicht mehr anwendbar. An einem biologischen Beispiel - der Licht-Wachstums-Reaktion des Pilzes Phycomyces - wurde das typische Verhalten eines nichtlinearen Filters auf einem periodischen Eingang gezeigt, das - im Gegensatz zum linearen Filter - Ober- bzw. Unterwellen zur Eingangsfrequenz bildet. Reichardt zeigte zum Schluss drei Approximationsverfahren zur Beschreibung nichtlinearer Filter: Die Störungsrechnung, ist anwendbar bei Filtern, deren Kinetik nur leicht von einer 1. Ordnung (in etwa Richtung auf eine Kinetik 2. Ordnung) abweicht. Die Beschreibungsfunktion wird z.B. benutzt, wenn auf ein Filter, das auf periodischen Eingang oberharmonische Schwingungen erzeugt, ein lineares Filter folgt, das die Oberharmonischen wegsiebt. Schliesslich wurde noch die Analyse in der Phasenebene beschrieben. In speziellen Fällen können mittels dieser Verfahren Aussagen über Regelkreise mit nichtlinearen Filtern gemacht werden.

WINKLER stellte unter den von W i e n e r 1942 angegebenen Voraussetzungen die "Theorie der optimalen linearen Systeme zur Filterung und Vorhersage ergodischer Signalfunktionen" dar und demonstrierte an einem Beispiel die "prediction theory".

GÖTZ berichtete über die "Dynamik und Stabilität zyklischer Netzwerke linearer Übertrager". Im feed-back-Verstärker wird die Ausgangsspannung eines linearen Verstärkers über ein lineares Filter mit der Signalspannung verglichen. Durch geeignete Wahl von Verstärkungsgrad des Verstärkers und Übertragungsfaktor des Filters kann ein solcher Verstärker ausserordentlich stabil gemacht werden. Die Glieder eines Regelkreises werden nach der Struktur der Zähler- und Nennerpolynome ihrer Übertragungsfunktion charakterisiert. Es wurden die Einstellungs-Bedingungen abgeleitet, mit denen der lineare Regelkreis mit Laufzeit in der Regelstrecke das optimale Regelergebnis liefert. Nach Nyquist und Hurwitz bestehen die allgemeinen Stabilitätsbedingungen für zyklische Netzwerke darin, dass das Nennerpolynom der Übertragungsfunktion keine Nullstellen in der rechten p-Ebene hat. In diesem Falle haben alle Resonanzstellen einen negativen Dämpfungsfaktor.

HÄNDLER berichtete über "Möglichkeiten und Anwendungen der Schaltalgebra". Während die klassische B o o l e 'sche Algebra noch keine Möglichkeit bietet zeitliche Abläufe (Programme) zu beschreiben, sondern nur Minimisierungsverfahren aufzeigt, mit deren Hilfe die Zahl der Schaltelemente eines Schaltkreises zu einem Minimum gemacht werden kann, haben, H u f f m a n n , M o o r e u.a. Ansätze zu einer Theorie der Schaltwerke (sequentiel circuits) gemacht. In diesem hängt der Ausgang nicht nur vom Eingang, sondern auch vom gerade erreichten inneren Zustand des Schaltwerkes ab, wobei mit jedem Schritt zugleich ein neuer innerer Zustand erreicht wird. Durch Vorgabe einer Reihe kann man über das "Experiment" auf die Struktur des zu untersuchenden Systems schliessen (Modell für Verhaltensforschung, physikalische Versuche usw.). Das für die Praxis zur Zeit noch brauchbare "Mikroprogrammsteuerwerk" wurde beschrieben.

II. DE MAEYER zeigte in einem Vortrag über "Rechenoperationen und deren Verwirklichung in Analogie-Rechenmaschinen" die allgemeine Lösung für den Ausgang einer "black box" mit summativen und modifizierenden Eingängen. Daraus leitete er die mathematische Behandlung für Elemente ab, die die Grundrechenoperationen leisten, und entwickelte ihre Ersatzschaltbilder.

PRAUSE berichtete über die "Verwirklichung von Rechenoperationen in Digitalrechnern". Während im analogen Rechengerät nach dem messenden Prinzip mit der Grundoperation der Integration gearbeitet wird, verwenden die digitalen Geräte das zählende Prinzip mit der Grundoperation der Summation. Das bestimmt die besondere Eigenart der Codierung von Information, die bestimmten Bedingungen in Ziffernrechnern hinsichtlich Fehlerkontrolle, Redundanz usw. genügen müssen. Zur Realisierung der logischen Operationen bestehen vielfältige Möglichkeiten. Durch Einführung von informationsspeichernden Elementen lassen sich beliebige Schaltwerke aufbauen.

REIN verglich das Programmieren für Analog- und Digitalrechner an Hand der Eigenart beider Geräte. Für den Analogrechner, da er mathematische Grössen durch proportionale (analoge) physikalische Grössen abbildet, wird ein Prinzipschaltbild der zu berechnenden Funktion aus mathematischen Grundoperationen aufgestellt und die entsprechenden Verknüpfungen im Rechner hergestellt. Da im Ziffernrechner die mathematischen Grössen durch diskrete Symbole dargestellt werden, der Übergang von einem Symbol zum anderen also schrittweise geschieht, müssen in ihn Befehle eingelesen werden, die die Art der einzelnen Schritte und ihre zeitliche Abfolge festlegen.

Wenking beschreibt einen Regelkreis der die Unterschiedsempfindlichkeit eines Photoelektronenvervielfachers gegenüber zeitlichen Belichtungsänderungen unab-

hängig von der Absolutintensität konstant erhält. Die technische Verwirklichung dieses Reglers stellt die Simulierung des von R e i c h a r d t und D e l - b r ü c k beschriebenen Adaptationsmechanismus des Pilzes Phycomyces dar. Der Adaptationsbereich des Gerätes überstreicht 120 dB. Es eignet sich zur Simulierung verschiedener adaptierender biologischer Systeme. Das Gerät wurde demonstriert.

III. BURKHARDT behandelte die "Übertragungsvorgänge an Synapsen". Er ging aus von der Ganglienzelle, die ausser der Leitungsfunktion noch drei integrative Funktionen zeigt: Die Sammlung von Reizdaten, die Umsetzung des raumzeitlichen Erregungsmusters in ein rein zeitliches und die Verteilung von Nachricht an verschiedene Empfänger. Ausgelöst werden diese Funktionen durch Vorgänge an den Synapsen. Die Signalübertragung an Synapsen ist gerichtet (Gleichrichterwirkung). Depolarisation kann auch durch (sowohl räumliche, als auch zeitliche) Summation unterschwelliger Reize erreicht werden. Während bei gleichmässigem Reizabstand die mittlere postsynaptische Spikefrequenz gleich der mittleren praesynaptischen ist, steigt sie, wenn - bei gleichbleibender mittlerer Frequenz - mehrere praesynaptische Reize sehr schnell hintereinander folgen. An Hemmsynapsen wurde gezeigt, dass die Überlagerung von Reizen nicht additiv geht. - Burkhardt behandelte weiterhin grundsätzliche Fragen der Adaptation, wobei er eine Unterteilung in funktionell verschiedene Systeme vornahm. Schliesslich berichtete er über seine Arbeiten zur Übertragungseigenschaft von Elektroden bei neurophysiologischen Ableitungen.

HUBER zeigt am speziellen Beispiel der Elektrophysiologie am Grillengehirn die Schwierigkeiten, die durch Abschwächung und Verformung des Reizsignales im Gewebe entstehen. Es wurde die Ausbreitung der Stromstösse im Gewebe diskutiert und die Wirkung virtueller Elektroden an histologischen Schnitten demonstriert.

MITTELSTAEDT berichtete über Lokalisationsexperimente am Menschen und der Gottesanbeterin (Mantis) und entwickelte Wirkungsgefüge-Alternativen, die den untersuchten Leistungen zugrundeliegen. Die beiden allgemeinen Lösungen (vermaschte Regelkreise) wurden diskutiert. Dies führte zur Behandlung von Konstanzmechanismen überhaupt, die grundsätzlich zwei Eingangsmessungen besitzen müssen.

HASSENSTEIN berichtete über die Informationsübertragung im akustischen System der Wirbeltiere. Er stellte die Transformation der Schallwellen durch Gehörgang, Trommelfell, Gehörknöchelchen und Perilymphe in Wanderwellen auf der Basilarmembran dar, erläuterte an Hand des von B é k é s y entwickelten Modells, wie sie dabei ein frequenzabhängiges Amplitudenmaximum durchlaufen. Er beschrieb

neuere Ergebnisse über die Fortleitung im Zentralnervensystem (nervenphysiologische Resonanz, S c h w a r t z k o p f) und die tonotopische Lokalisation nach Frequenz und Intensität in der Hörrinde. Das Vorhandensein noch unbekannter Mechanismen, die die mechanische Frequenzanalyse modifizieren, wurde diskutiert.

Sowohl die Vorträge, als auch die umfangreiche Diskussionen zeigten, die vielfältigen Verflechtungen zwischen Mathematik, Technik und Biologie für kybernetische Fragestellungen. Es ergaben sich daraus zahlreiche Anregungen für neue Arbeiten und Methoden.