

Wolfgang Walkowiak  
Julia Maria Erber-Schropp *Hrsg.*

# Planen und Handeln

Neurowissenschaftliche,  
psychologische, medizinische  
und gesellschaftsrelevante Aspekte



Stiftung Wissen  
der Sparkasse KölnBonn



Springer Spektrum

---

# Planen und Handeln

---

Wolfgang Walkowiak  
Julia Maria Erber-Schropp  
(Hrsg.)

# Planen und Handeln

Neurowissenschaftliche,  
psychologische, medizinische  
und gesellschaftsrelevante Aspekte

 Springer Spektrum

*Herausgeber*  
Wolfgang Walkowiak  
Universität zu Köln  
Deutschland

Julia Maria Erber-Schropp  
Stiftung Wissen der Sparkasse Köln Bonn  
Köln, Deutschland

Gedruckt mit freundlicher Unterstützung der Fritz Thyssen Stiftung, Köln, Deutschland



ISBN 978-3-658-16890-2      ISBN 978-3-658-16891-9 (eBook)  
DOI 10.1007/978-3-658-16891-9

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Springer Spektrum

© Springer Fachmedien Wiesbaden GmbH 2017

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung, die nicht ausdrücklich vom Urheberrechtsgesetz zugelassen ist, bedarf der vorherigen Zustimmung des Verlags. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Bearbeitungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Der Verlag, die Autoren und die Herausgeber gehen davon aus, dass die Angaben und Informationen in diesem Werk zum Zeitpunkt der Veröffentlichung vollständig und korrekt sind. Weder der Verlag noch die Autoren oder die Herausgeber übernehmen, ausdrücklich oder implizit, Gewähr für den Inhalt des Werkes, etwaige Fehler oder Äußerungen. Der Verlag bleibt im Hinblick auf geografische Zuordnungen und Gebietsbezeichnungen in veröffentlichten Karten und Institutionsadressen neutral.

Gedruckt auf säurefreiem und chlorfrei gebleichtem Papier

Springer Spektrum ist Teil von Springer Nature

Die eingetragene Gesellschaft ist Springer Fachmedien Wiesbaden GmbH

Die Anschrift der Gesellschaft ist: Abraham-Lincoln-Str. 46, 65189 Wiesbaden, Germany

## Vorwort

Empfindungen, Ichbewusstsein, Entscheidungen, Handlungsplanung – Neurowissenschaftler beschreiben Phänomene wie diese auf der Grundlage ihrer Forschungsergebnisse als Konstruktionen unseres Gehirns. Dadurch haben sie heftige Debatten mit anderen wissenschaftlichen Disziplinen entzündet. Die Diskussion um die Freiheit des menschlichen Willens ist wohl das prominenteste Beispiel, das zeigt, wie die neurowissenschaftliche Beschreibung von Vorgängen in unserem Gehirn unser traditionelles Verständnis vom „Ich“ massiv herausfordert. Aber unabhängig von der aufgeheizten Debatte um eine „Deutungsmacht“ der Neurowissenschaften ist die rasante Entwicklung der neurowissenschaftlichen Forschung bemerkenswert.

Diese Publikation umfasst die Beiträge der Teilnehmerinnen und Teilnehmer des Expertensymposiums „Handlungsplanung: Neurowissenschaftliche, psychologische und gesellschaftsrelevante Aspekte“, das die *Stiftung Wissen der Sparkasse KölnBonn* in Kooperation mit dem *Biozentrum der Universität zu Köln* und der *Fritz Thyssen Stiftung* im Dezember 2015 realisiert hat. Der Fokus der Veranstaltung war, aktuelle neurowissenschaftliche Forschungsergebnisse zum Thema „Handlungsplanung“ zusammenzutragen und darüber hinaus deren Relevanz für andere wissenschaftliche Disziplinen auszuloten. Dieser Band gibt einen Einblick in die interdisziplinäre Diskussion und den aktuellen Forschungsstand.

Die *Stiftung Wissen der Sparkasse KölnBonn* fördert Bildung und Wissenschaftskommunikation im natur-, lebens- und technikwissenschaftlichen Bereich. Die Konzeption und Durchführung von Symposien zu aktuellen Forschungsthemen stellen einen zentralen Bestandteil ihrer Initiative dar.

Expertensymposium und Publikation wurden mit der Unterstützung der *Fritz Thyssen Stiftung* realisiert. Diese ist der größte private Förderer der Wissenschaften in Köln. Das inhaltliche Konzept und die fachliche Begleitung leistete Prof. Dr. Wolfgang Walkowiak vom *Biozentrum der Universität zu Köln*.

Im Namen der *Stiftung Wissen der Sparkasse KölnBonn* danke ich Prof. Dr. Wolfgang Walkowiak für die hervorragende Zusammenarbeit, den Autorinnen und Autoren dieser Publikation für ihre fundierten Beiträge und der *Fritz Thyssen Stiftung* für die großzügige Unterstützung.

Dr. Julia Maria Erber-Schropp  
*Stiftung Wissen  
der Sparkasse KölnBonn*

# Inhaltsverzeichnis

Vorwort .....	V
Einleitung .....	1
<i>Wolfgang Walkowiak</i>	
Bau und Funktion der Basalganglien bei „niederen“ Vertebraten.....	11
<i>Arndt von Twickel und Wolfgang Walkowiak</i>	
Die Rolle der Basalganglien beim Unterdrücken von Handlungsimpulsen .....	29
<i>Robert Schmidt</i>	
Heuristiken als Grundlage menschlicher Entscheidungsprozesse .....	45
<i>Malte Petersen</i>	
Handlung zwischen Automatismus, Bauchgefühl und Erinnerung .....	59
<i>Hans J. Markowitsch und Angelica Staniloiu</i>	
Handlungen im sozialen Kontext .....	83
<i>Kai Vogeley</i>	
Neurobiologische Aspekte des Psychotherapieverlaufs .....	99
<i>Gerhard Roth</i>	
Störungen der Handlungsplanung bei Schlaganfallpatienten mit Apraxie .....	121
<i>Peter H. Weiss-Blankenhorn</i>	
Künstliche Mini-Gehirne für Roboter .....	135
<i>Tim Landgraf und Martin Nawrot</i>	
Die Bedeutung der Neurowissenschaften für das Konzept verantwortlicher Urheberschaft .....	151
<i>Grischa Merkel</i>	

Methodologie und Leitidee der „modernen Hirnforschung“ und deren wissenschaftstheoretische, anwendungsbezogene sowie philosophische Konsequenzen.....	171
<i>Christian Hoppe</i>	
Autorinnen und Autoren.....	199



# Einleitung

*Wolfgang Walkowiak*

Die Neurowissenschaften haben in den vergangenen Jahren eine so große mediale Aufmerksamkeit erfahren wie kaum eine andere naturwissenschaftliche oder medizinische Disziplin. Dies hängt einerseits mit den enormen Fortschritten dieser Fachrichtung zusammen und andererseits mit den großen Erwartungen und Hoffnungen, welche Neurowissenschaftler selber in die Öffentlichkeit getragen haben. Im Jahr 2004 veröffentlichten elf deutsche Neurowissenschaftler und -wissenschaftlerinnen ein Manifest über die Gegenwart und die Zukunft der Hirnforschung (Gehirn und Geist 2004). Einige dieser Zukunftsperspektiven waren sehr optimistisch und weckten die Hoffnung, dass es in überschaubarer Zukunft möglich sein könnte, die Ursachen neurogenerativer Erkrankungen wie Alzheimer oder Parkinson zu erkennen und neue Behandlungswege zu entwickeln. Ebenso sollten neurowissenschaftliche Erkenntnisse zu einem Überdenken psychotherapeutischer Ansätze führen. Auch in der Grundlagenforschung wären Fortschritte zu erwarten, welche eine widerspruchsfreie Beschreibung von physikochemischen Ereignissen im Gehirn einerseits und Geist, Bewusstsein, Gefühlen, Willensakten und Handlungsplanung andererseits eröffnen würden. Letztendlich würden die Erkenntnisse der Hirnforschung die menschliche Gesellschaft verändern.

Aber auch auf methodische und konzeptionelle Probleme der Hirnforschung weist das Manifest hin, beispielsweise auf das mangelnde Verständnis der Integration verschiedener experimenteller Ansätze. Zwar zeigen moderne bildgebende Verfahren die Hirnareale, die beispielsweise mit der Generierung und Wahrnehmung von Sprache und Musik, Emotionen, Gedächtnisprozessen und Handlungsplanung assoziiert werden können, und auch die genetischen und biophysikalischen Grundlagen auf der Ebene einzelner Neuronen sind recht gut analysiert. Wie aber die physiologischen Abläufe in komplexen neuronalen Netzen organisiert sind, wie einzelne Hirnareale zusammenwirken und

wie sensorische Eingänge, innere Bedürfnisse und Emotionen zusammenwirken, um biologisch sinnvolles Verhalten zu generieren, entzieht sich noch weitgehend unserem Verständnis.

Ziel des vorliegenden Bandes ist es, an einem konkreten Verhalten, nämlich der Planung, Entscheidung und Ausführung von Handlungen, zu demonstrieren, welche aktuellen Kenntnisse bereits auf den verschiedenen Untersuchungsebenen vorliegen und welche Auswirkungen diese Kenntnisse auf verschiedene Bereiche der menschlichen Gesellschaft haben. Das Konzept der Handlungsselektion (Action Selection) ist traditionell Thema einer Reihe verschiedener Forschungsansätze in der Psychologie und der Verhaltensforschung. In jüngerer Zeit haben sich auch die Neurobiologie, die Computer-Neurowissenschaften, die KI-Forschung und Robotik zunehmend dieser Problematik angenommen. Handlungsplanung, -ausführung und Monitoring eignen sich als Thema für eine Standortbestimmung in besonderer Weise, da experimentelle Daten aus der Psychologie, der Neurobiologie und der Modellierung zu Verfügung stehen. Zu Beginn soll ein kurzer historischer Überblick wichtige Stationen der Erforschung tierischen und menschlichen Verhaltens umreißen.

## **1 Konzepte der klassischen Verhaltensforschung**

Ein früher Versuch, menschliches und tierisches Verhalten auf wissenschaftlich beobachtbare und vor allem empirisch überprüfbare Daten zurückzuführen, war innerhalb der Psychologie der Behaviorismus. Subjektives Erleben, Kognition und vor allem Introspektion, die beispielsweise in der Psychoanalyse Sigmund Freuds eine große Rolle spielten, wurden, da unwissenschaftlich, abgelehnt. Der Behaviorismus basierte auf Vorarbeiten von E. L. Thorndike und J. B. Watson zu Beginn des 20. Jahrhunderts. Populär wurde er dann in den 1950er Jahren vor allem durch die Arbeiten von B. F. Skinner.

Bahnbrechende Experimente, um tierisches und menschliches Verhalten auf einer naturwissenschaftlichen Basis zu erklären, führte bereits I. P. Pawlow durch. Basierend auf seinen Befunden zur Reiz-Reaktions-Koppelung – berühmt geworden ist der Pawlow'sche Hund – entwickelte er eine behavioristische Lerntheorie, nach der eine natürliche, meist angeborene, unbedingte Reaktion durch Lernen um eine neue, bedingte Reaktion erweitert wird. Voraussetzung

ist, dass eine unkonditionierte Verhaltensantwort zwangsläufig auf einen unbedingten Reiz erfolgt. Durch Koppelung dieses unbedingten Reizes mit einem zunächst neutralen Reiz wird die Verhaltensantwort konditioniert. Diese Art des Lernens wird als klassische Konditionierung bezeichnet. Entscheidende Randbedingung ist, dass diese Form des Lernens erfolgt, wenn der Lernende selber passiv ist. Im Gegensatz hierzu basiert die instrumentelle bzw. operante Konditionierung nach Skinner darauf, dass der Organismus die Umwelt aktiv exploriert, um ein Ziel zu erreichen. Während dieses Operierens begegnet er einem verstärkenden Stimulus bzw. Verstärker, was dazu führt, dass das gerade ausgeführte Verhalten in der Zukunft vermehrt ausgeführt wird (Skinner 1974). Kennzeichen des Behaviorismus ist, dass Mechanismen oder neuronale Strukturen nicht untersucht werden, das Gehirn ist eine Black Box.

In den USA feierte der Behaviorismus große Erfolge, während in Europa, insbesondere im deutschsprachigen Raum, die von Konrad Lorenz und Nikolaas Tinbergen begründete Instinktlehre – genauer die physiologische Theorie der Instinktbewegung – lange Zeit eine dominierende Rolle spielte und auch in der Psychologie, der Soziologie und der Pädagogik große Resonanz erlangte. Dies fand 1973 in der Verleihung des Nobelpreises für Physiologie oder Medizin an Konrad Lorenz, Nikolaas Tinbergen und Karl von Frisch seinen Niederschlag. Lorenz ging davon aus, dass tierisches und menschliches Verhalten nicht aus einer Folge von mehr oder weniger komplexen Reflexen besteht, was Vertreter der Reflexkettentheorie annahmen (Bechterev 1928), sondern dass Verhalten auch spontan ausgeführt werden kann. Nach Lorenz verfügten Tiere über angeborene Bewegungsmuster unterschiedlicher Komplexität, die Erbkoordination oder Instinktbewegung (Lorenz 1978). Darunter ist eine Sequenz von Bewegungen zu verstehen, die weitgehend genetisch vorgegeben bzw. angeboren ist. Gemäß Lorenz würden Instinktbewegungen durch einen Schlüsselreiz mittels eines gekoppelten angeborenen Erkennungsmechanismus ausgelöst, dem angeborenen Auslösemechanismus. Weiterhin hat Lorenz einen spezifischen endogenen Faktor angenommen, die aktivitätsspezifische Erregung oder Energie, die den Organismus dazu antreibt, nach der auslösenden Situation zu suchen (Zippelius 1992). Synonyme der aktionsspezifischen Erregung sind Begriffe wie Handlungsbereitschaft oder Motivation. Mit diesen Annahmen ist das Prinzip der doppelten Quantifizierung verbunden, d.h., die Intensität, in der eine Erbkoordination ausgeführt wird, hängt einerseits von der Höhe der akti-

onsspezifischen Erregung und andererseits von der Stärke der Reize in der Umgebung des Organismus ab.

Allerdings muss erwähnt werden, dass es durchaus zu vehement geführten Auseinandersetzungen zwischen den Anhängern der Lorenz'schen Schule und ihren Widersachern kam. Auch aus den Reihen der Ethologen selber wurde heftige Kritik geäußert. So formuliert Wickler (2002): „Die aktionsspezifische Energie erwies sich als modernes Phlogiston und das psychohydraulische Modell trotz raffinierter Veränderungen als untauglich, die Bereitschafts- und Zustandsänderungen im Tier adäquat abzubilden.“ Eine ausführliche wissenschaftliche Kritik der Instinktlehre im Allgemeinen und der empirischen Daten im Speziellen findet sich bei Zippelius (1992).

Während die Lorenz'sche Schule ihre Hypothesen im Wesentlichen aufgrund von Beobachtungen tierischen Verhaltens begründete, führten Erich von Holst und seine Mitarbeiter sehr kluge Experimente durch, die belegten, dass Verhalten nicht nur durch exogene Faktoren bestimmt wird, sondern dass der Organismus selbst endogen Kommandos generiert. Von Holst und Mittelstaedt (1950) entwickelten das Modell des Reafferenzprinzips: Ein Organismus bildet im Zentralnervensystem (ZNS) Kommandos (Efferenzen), die über mehrere Instanzen an die Motorik gesendet werden. Auf dem Weg dorthin wird eine Kopie des Kommandos in einem der untergeordneten Zentren (im ZNS) angelegt, die Efferenzkopie. Nach der Ausführung des Kommandos werden Rückmeldungen von den Effektoren (Reafferenzen) und der Umwelt (Exafferenzen) mit der Efferenzkopie verglichen. Bei Gleichheit ist die Aktion beendet, ansonsten wird sie solange ausgeführt bzw. korrigiert, bis die Efferenzkopie gelöscht werden kann.

## 2 Großmutter-Zelle und Kommandoneuronen

In den sechziger und siebziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts begannen Versuche, die ethologischen Hypothesen auf eine neurowissenschaftliche Basis zu stellen. Hierbei standen zunächst hierarchische Vorstellungen der Hirnfunktionen im Vordergrund. So wurde das Konzept der „Großmutter-Zelle“ formuliert. Es umschreibt die Vorstellung, dass sensorische Information in einem linearen hierarchischen Prozess gefiltert wird und auf eine Nervenzelle oder

eine kleine Gruppe von Neuronen konvergiert, welche schlussendlich nur auf einen spezifischen, komplexen und für den Organismus bedeutungsvollen Stimulus reagiert (Gross 2002). Dem wurde das „Ensemble Coding“ gegenübergestellt, in dem eine Gruppe von Neuronen mit jeweils spezifischen Eigenschaften ein komplexes Merkmal repräsentiert. Im Gehirn sind beide Prinzipien mehr oder weniger stark verwirklicht.

Ähnlich lineare Vorstellungen finden sich im Kommandoneuronen-Konzept. Kommandoneuronen sind einzelne Nervenzellen an der Spitze einer Aktionskette, deren Erregung notwendig und hinreichend ist, um über zentrale Mustergeneratoren und Motoneuronen eine bestimmte Verhaltenskomponente auszulösen (Kupfermann und Weiss 1978). Sie fungieren quasi als neuronale Entscheidungsneuronen. Solche Neuronen wurden in der Tat vereinzelt gefunden wie z.B. das riesige Mauthner-Neuron<sup>1</sup>, welches am Fluchtverhalten bei Fischen und Amphibien beteiligt ist, oder Neuronen im Zentralnervensystem von Heuschrecken und Grillen, die Gesang induzieren (Hedwig 2000). Wenn überhaupt, so sind Kommandoneuronen lediglich geeignet, weniger komplexe oder sehr starre, angeborene Verhaltensweisen zu steuern, wie sie etwa bei kurzlebigen Spezies verwirklicht sind, bei denen Lernen unnötig ist oder sogar schädlich sein kann.

### 3 Handlungsselektion in neuronalen Netzen

Der Planung und Ausführung komplexen Verhaltens liegen bei den Wirbeltieren und insbesondere den Säugetieren zumeist sehr viel umfangreichere Mechanismen zugrunde, als es die bisher beschriebenen Modelle voraussetzen. Dies gilt insbesondere dann, wenn verschiedene Verhaltensalternativen möglich sind, zwischen denen gewählt werden kann. Starre hierarchische, festverdrahtete Systeme sind zudem oft nicht in der Lage, flexibel und schnell genug auf sich ändernde Bedingungen zu reagieren. Allerdings finden sich man-

---

1 Die Rolle des Mauthner-Neurons beim Fluchtverhalten könnte nach neueren Erkenntnissen aber auch darin bestehen, andere Motoraktionen rasch zu inhibieren, die dem schnellen Fluchtverhalten entgegenstehen würden (Eaton et al. 1995).

che frühen Konzepte auch in den aktuellen Ansichten wieder. Erwähnt seien hier zentrale Mustergeneratoren (Central Pattern Generators) oder Verstärker.

Entscheidungsprozesse führen normalerweise dazu, dass ein bestimmtes Verhalten ausgeführt wird und andere Optionen unterdrückt werden. In der Psychologie spricht man von einer Go-/No-go-Entscheidung. An dieser Art der Handlungsplanung bzw. -selektion ist ein weit verzweigtes Netzwerk von verschiedenen Hirnstrukturen beteiligt, deren Aktivitäten in komplexer Weise koordiniert werden müssen. Als eine bedeutende Struktur im Zusammenhang mit Planung und Verhaltensselektion ist bei hochentwickelten Säugetieren und dem Menschen an erster Stelle der frontale Kortex zu nennen, der eine besonders hohe bidirektionale Verschaltungsdichte mit zahlreichen anderen kortikalen und subkortikalen Hirnstrukturen besitzt. Er ist somit in der Lage, Handlungsplanung unter Berücksichtigung sensorischer Informationen, Motivationslage und Emotionen, Vorerfahrungen sowie des sozialen Kontexts zu koordinieren. Das Frontalhirn erfüllt diese Aufgaben aber nicht autark, sondern im Verbund mit anderen Hirnstrukturen.

Insbesondere die Basalganglien besitzen eine Schlüsselfunktion bei der Steuerung der Entscheidungsprozesse (Mink 1996; Redgrave et al. 1999). Die Basalganglien bestehen aus einer Gruppe von untereinander und reziprok verbundenen Kerngebieten im ventralen Vorderhirn (Striatum, Globus pallidus und Nucleus subthalamicus) und dem ventralen Mittelhirn (Substantia nigra). Sie können nochmals in einen mehr dorsal gelegenen Anteil und einen ventralen Anteil unterteilt werden. Das dorsale System codiert syntaktische Muster von Bewegungsabfolgen, ist beteiligt an der Haltungskontrolle (Muskeltonus), der Integration unbewusster und willentlicher Anteile von Bewegung, dem prozeduralen Lernen, der Stimulus-Response-Assoziation und der strategischen Handlungsplanung. Bei Defekten treten neurodegenerative Erkrankungen wie Parkinson, Chorea Huntington und das Tourette-Syndrom auf. Das ventrale System codiert die Abfolge von Gefühlen und Gedanken und ist beteiligt an belohnungsbezogener Verhaltensverstärkung und der Ausbildung von Gewohnheiten oder Sucht. Es wurde daher ursprünglich auch als Belohnungssystem bezeichnet. Defekte haben Schizophrenie oder Zwangsstörungen zur Folge. Aktuelle Analysen der Funktion dieses Subsystems finden sich z.B. bei Dierden et al. (2016) und Genest et al. (2016).

Signale, die an das Motorsystem geleitet werden sollen, müssen zunächst das Striatum passieren. In das Striatum gelangen auch Informationen aus der Sensorik und dem limbischen System und werden in den Entscheidungsprozess integriert. Seit langem ist bekannt, dass zwei Ausgangsbahnen ihren Ursprung in den Basalganglien haben: Bei der Aktivierung des direkten Pfades wird ein Go-Kommando generiert, überwiegt die Aktivität im indirekten (No-go) Pfad, wird dieses unterdrückt. Im Normalfall überwiegt die inhibitorische Komponente, was im Hinblick auf die aktionsspezifische Energie im Lorenz'schen Sinne eine überraschende Erkenntnis ist. Bei Säugetieren sind die Basalganglien wiederum mit Kortexarealen rückgekoppelt. Dieses reafferente Schleifensystem bildet das neuronale Substrat für die Entscheidungsfindung zwischen verschiedenen Handlungsalternativen. Die Entscheidungsprozesse, die in diesem subkortikalen Schleifensystem ablaufen, entziehen sich weitgehend dem Bewusstsein.

Detaillierte Beschreibungen der Basalganglien finden sich in den beiden ersten Kapiteln dieses Buches. Auf welcher Basis die Entscheidung in widerstreitenden Neuronenpopulationen im Striatum getroffen wird, war bisher weitgehend ungeklärt. Hier bieten neue Modelle einen Lösungsvorschlag an, der den Basalganglien eine noch bedeutendere Rolle zuschreibt, als bisher angenommen (R. Schmidt).

## **4 Die Bedeutung der Neurowissenschaften und ihre Anwendungsrelevanz**

Die Neurowissenschaften haben durch die Integration verschiedener Disziplinen, u.a. aus den Bereichen Medizin, Biochemie, Biologie, Psychologie und Mathematik, das Verständnis der Prinzipien, die dem menschlichen Handeln zugrunde liegen, sowie der neuronalen Mechanismen in den letzten Jahren enorm erweitert. Als Folge hiervon wird den Neurowissenschaften von manchen Autoren der Rang einer wissenschaftlichen Leitdisziplin zugeschrieben, da sie nicht nur Bedeutung für die Grundlagenforschung und Therapie von Hirnerkrankungen haben, sondern auch in Bereiche ausstrahlen, die traditionell nicht zu ihren Kernbereichen gehören. Inwieweit dies zutrifft, soll an dieser Stelle nicht weiter erörtert werden. Ziel des vorliegenden Bandes ist es vielmehr, an-

hand einiger Beispiele einerseits Erkenntnisfortschritte und andererseits Anwendungsmöglichkeiten zu demonstrieren, die aus den Befunden der Neurowissenschaften resultieren.

Zu Beginn lenken A. von Twickel und W. Walkowiak das Augenmerk darauf, dass das modulare System im Gehirn, welches mit Planung und Entscheidungen zu tun hat, in der Evolution der Wirbeltiere bereits sehr früh entstanden ist und dass Tiere ohne Kortex bereits zu komplexen Leistungen befähigt sind. Die Basalganglien spielen dabei eine bedeutende Rolle, wie der Beitrag von R. Schmidt zeigt, der neue Erkenntnisse zu deren Funktion vorstellt. Manche der Erkenntnisse der Neurowissenschaften sind kontraintuitiv und widersprechen traditionellen Ansichten über das menschliche Handeln. Inwieweit der Mensch tatsächlich ein Entscheider ist, der rational Handlungsalternativen nach Kosten-Nutzen-Folgen abwägt und entsprechend dem Resultat der Überlegungen handelt, beleuchten die Beiträge von H. J. Markowitsch und A. Stanioloiu sowie von M. Petersen. Dass menschliches Handeln nicht isoliert zu betrachten ist, sondern im sozialen Kontext stattfindet, untersucht K. Vogeley. Klinische Implikationen der Diagnose und Therapie von Schlaganfällen erläutert P. H. Weiß-Blankenhorn. Welche Implikationen die Neurowissenschaften als Regulativ für die Beurteilung psychotherapeutische Methoden besitzen, diskutiert G. Roth. Wie fruchtbar die Zusammenarbeit von Neurobiologen einerseits und Robotikern andererseits sein kann, belegt der Beitrag von T. Landgraf und M. Nawrot. Im Zusammenhang mit der Frage der Willensfreiheit wird oft diskutiert, welche Konsequenzen daraus für das Rechtssystem abgeleitet werden können oder müssten. Hierzu nimmt G. Merkel Stellung. Das Thema der Willensfreiheit wird in diesem Band aber nicht ausführlich behandelt. In diesem Zusammenhang soll auf weiterführende Literatur hingewiesen werden: Geyer (2004), Lüke und Souvignier (2015), Schultze-Kraft et al. (2016). Im letzten Beitrag beleuchtet C. Hoppe die Methodologie und Leitidee der „modernen Hirnforschung“ und deren wissenschaftstheoretische, anwendungsbezogene sowie philosophische Konsequenzen.



## Literatur

- Bechterew W (1928) *Die kollektive Reflexologie*. Carl Marhold Verlagsbuchhandlung, Halle
- Diederer KM, Spencer T, Vestergaard MD, Fletcher PC, Schultz W (2016) Adaptive prediction error coding in the human midbrain and striatum facilitates behavioral adaptation and learning efficiency. *Neuron* 90:1127–1138
- Eaton RC, Hofve JC, Fetcho JR (1995) Beating the competition – the reliability hypothesis for Mauthner axon size. *Brain Behav Evol* 45:183–194
- Gehirn & Geist (2004) *Das Manifest – Elf führende Neurowissenschaftler über Gegenwart und Zukunft der Hirnforschung*. 6:30–37
- Genest W, Stauffer WR, Schultz W (2016) Utility functions predict variance and skewness risk preferences in monkeys. *Proc Natl Acad Sci USA* 113:8402–8407
- Geyer C (Hrsg) (2004) *Hirnforschung und Willensfreiheit – Zur Deutung der neuesten Experimente*. Suhrkamp, Frankfurt/M
- Gross CG (2002) Genealogy of the „Grandmother Cell“. *Neuroscientist* 8:512–518. doi:10.1177/107385802237175
- Hedwig B (2000) Control of cricket stridulation by a command neuron: efficacy depends on the behavioral state. *J Neurophysiol* 83:712–722
- Kupfermann I, Weiss KR (1978) The command neuron concept. *Behav Brain Sci* 1:3–39
- Lorenz K (1978) *Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie*. Springer, Wien, New York
- Lüke U, Souvignier G (Hrsg) (2015) *Schuld – überholte Kategorie oder menschliches Existential? Interdisziplinäre Annäherungen*. Herder, Freiburg
- Mink L (1996) The basal ganglia: focused selection and inhibition of competing motor programs. *Progress Neurobiol* 50:381–425
- Redgrave P, Prescott T, Gurney KN (1999) The basal ganglia: A vertebrate solution to the selection problem? *Neuroscience* 89:1009–1023
- Schultze-Kraft M, Birman D, Rusconi M, Allefeld C, Görgen K, Dähne S, Blankertz B, Haynes J-D (2016) The point of no return in vetoing self-initiated movements. *Proc Natl Acad Sci USA* 113:1080–1085
- Skinner BF (1974) *Die Funktion der Verstärkung in der Verhaltenswissenschaft. Contingencies of reinforcement*. Kindler, München
- von Holst E, Mittelstaedt H (1950) Das Reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften* 37:464–476
- Wickler W (1990) Von der Ethologie zur Soziobiologie. In: Herbig J, Hohlfeld R (Hrsg) *Die zweite Schöpfung*. Hanser, München
- Zippelius HM (1992) *Die vermessene Theorie. Eine kritische Auseinandersetzung mit der Instinkttheorie von Konrad Lorenz und verhaltenskundlicher Forschungspraxis*. Vieweg, Braunschweig, Wiesbaden

# Bau und Funktion der Basalganglien bei „niedereren“ Vertebraten

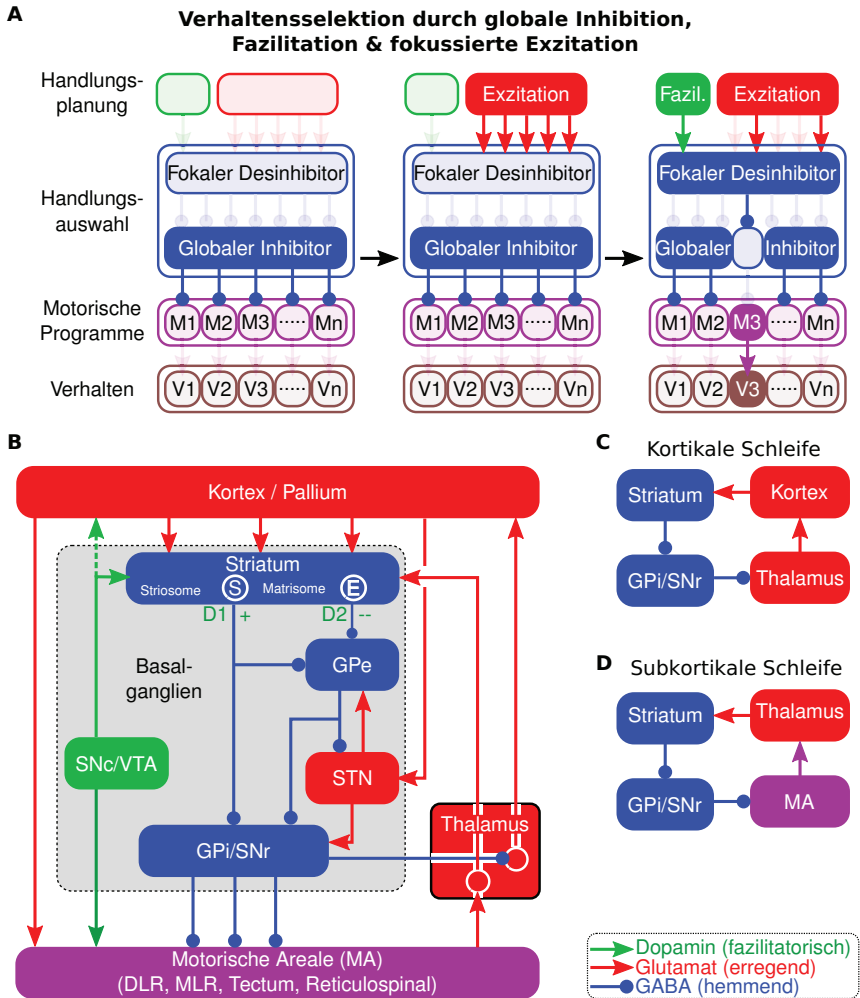
*Arndt von Twickel und Wolfgang Walkowiak*

Höher entwickelte Organismen verfügen über die Fähigkeit, Reize aus der Umgebung aufzunehmen, zu verarbeiten, abzuspeichern und gegebenenfalls biologisch sinnvolle Reaktionen – seien es biochemische, vegetative oder motorische – zu generieren. Ein Satz an motorischen Programmen erlaubt z.B. uns Menschen, stillzustehen, zu atmen, zu schlucken, die Augen zu bewegen, vor Gefahren zu fliehen und uns fortzupflanzen (Grillner 2003). Permanent muss vom Gehirn die Entscheidung getroffen werden, welches von vielen konkurrierenden motorischen Programmen zu einer gegebenen Zeit aktiv ist und welche Programme unterdrückt werden (Prescott 2008). Die Evolution hat die Entwicklung von Tieren begünstigt, die Handlungen so auswählen, dass sie ihre Überlebens- und Fortpflanzungschancen maximieren. Welche Mechanismen der Handlungsauswahl sind hierbei entstanden? Obwohl schon Einzeller ohne Nervensystem situationsbezogen agieren (Kondev 2014), benötigen höhere Tiere, wie wir Menschen, komplexe Gehirne, um komplexes Verhalten zu steuern. Der Mensch ist zudem in der Lage, sein Handeln zu planen, entsprechend den Überlegungen zu agieren oder Aktionen zu unterdrücken. Hierbei sind insbesondere die sogenannten Handlungsplanungs-, Entscheidungs- und Belohnungssysteme hervorzuheben, da sie im Zusammenspiel erlauben, Handlungen nicht nur kontextbezogen, sondern auch erfahrungsbezogen auszuwählen. An dieser Informationsverarbeitung sind bei allen Wirbeltieren eine Reihe von verschiedenen Strukturen des Nervensystems, vom Hirnstamm bis zum dorsalen Vorderhirn (zerebraler Kortex bei Säugetieren bzw. Pallium bei niederen Wirbeltieren), beteiligt. Die Basalganglien, eine Gruppe von subkortikalen Kerngebieten, nehmen hierbei eine zentrale Rolle ein (Mink 1996; Redgrave et al. 1999). Ihre Struktur und ihre Funktion sind während der Wirbeltierevolution erstaunlich gut konserviert worden. Im Folgenden werden diese vor allem am

Beispiel von „niederen“ Wirbeltieren (Neunaugen, Fischen und Fröschen) beschrieben, während auf wesentliche Unterschiede zu höheren Wirbeltieren hingewiesen wird. Neben der Rolle der Basalganglien als „Handlungsselektor“ wird ihre Rolle im „Handlungsevaluationssystem“ näher beschrieben und es wird aufgezeigt, welche motorischen und kognitiven Defizite bei einer Beschädigung der Basalganglien auftreten können.

## 1 Handlungsselektion und die Rolle der Basalganglien

Die motorische Kontrolle bei Wirbeltieren ist modular und hierarchisch organisiert (Abb. 1A): Eine Vielzahl von neuronalen Modulen ( $M_1 \dots M_n$ ) im Rückenmark und im Hirnstamm sind für die Kontrolle von unterschiedlichen basalen Verhaltensweisen ( $V_1 \dots V_n$ ), wie z.B. Lokomotion oder Rufverhalten, zuständig. Diese werden wiederum von „höheren“ neuronalen Modulen koordiniert. Eine grundlegende Funktion dieser übergeordneten neuronalen Module ist es, die für die Kontrolle der momentan erwünschten Verhaltensweise nötigen Module zu aktivieren und andere Module, deren Aktivierung zu unerwünschten oder überflüssigen Handlungen führen würden, zuverlässig zu unterdrücken. Theoretisch gibt es eine Vielzahl von Netzwerkstrukturen, die diese Handlungsselektionsfunktion erfüllen könnten (Prescott 2008): So könnte z.B. ein „allwissender“ zentraler Selektor mit allen  $n$  Motormodulen reziprok, d.h. gegenseitig, verbunden sein und dafür sorgen, dass ausschließlich das momentan angemessene Verhalten ausgeführt wird. Alternativ könnten alle Motormodule gleichzeitig auch als Selektormodule agieren, indem sie reziprok inhibitorisch, d.h. hemmend, miteinander gekoppelt sind. Dies würde dazu führen, dass ein etwas stärker aktiviertes Motormodul alle anderen stärker inhibiert und sich so selber desinhibiert. Mit einer steigenden Anzahl an Motormodulen sind beide Varianten mit erheblichen Kosten verbunden: Während die zentralisierte Variante ein spezialisiertes Selektionsmodul mit einer sehr hohen Rechenleistung (und somit einem hohen intrinsischen Verschaltungsaufwand) benötigt, erfordert die zweitgenannte Variante einen hohen Verschaltungsaufwand zwischen den Motor- bzw. Selektormodulen ( $2 \cdot n \cdot [n-1]$  Verbindungen).



**Abbildung 1:** Durch globale Inhibition, Fazilitation und fokussierte Exzitation sind Basalganglien wesentlich an der Auswahl von Verhalten beteiligt. (A) Modulare motorische Programme kontrollieren und koordinieren die Verhaltensweisen eines Säugetiers. Ein globaler Inhibitor verhindert die Aktivierung aller motorischen Programme. Zur Initiierung eines motorischen Programms – und somit einer Verhaltensweise – muss ein fokaler Desinhibitor Teile des globalen Inhibitors inhibieren und

somit gezielt einzelne motorische Programme von deren Inhibition befreien. Zur Aktivierung des fokalen Desinhibitors muss dieser gleichzeitig fazilitatorische und exzitatorische Eingänge erhalten. (B) Die Grundstruktur und -konnektivität der neuronalen Netzwerke, die das anatomische Korrelat dieses Verhaltensauswahlmechanismus darstellen, ist bei allen Wirbeltieren konserviert: Die Ausgangsstruktur der Basalganglien (GPi/SNr) funktioniert als globaler Inhibitor von motorischen Programmen in Zwischen-, Mittel- und Hinterhirn. Die Eingangsstruktur der Basalganglien (Striatum) fungiert einerseits als fokaler Desinhibitor (s.o.), indem es die tonisch inhibitorisch aktive Ausgangsstruktur inhibieren kann. Hierzu müssen gleichzeitig fazilitatorische Eingänge des dopaminergen Mittelhirn-Systems (SNc/VTA) und exzitatorische Eingänge aus dem Kortex (Säugetiere) bzw. Pallium (niedere Wirbeltiere) und/ oder dem Thalamus aktiv sein. Zusätzlich zu der unter A beschriebenen Funktionsweise, dem direkten Weg der Basalganglien, kann auch ein sogenannter indirekter Weg über GPe und STN die globale Inhibition verstärken. Zur endgültigen Verhaltensauswahl müssen diese Wege oft mehrfach in (C) kortikalen und (D) subkortikalen Schleifen durchlaufen werden.

Bei Wirbeltieren ist eine effizientere Netzwerkstruktur implementiert (Abb. 1A), die wie die reziprok inhibitorisch gekoppelte Variante (s.o.) auf parallele Verarbeitung ausgelegt ist, was heißt, dass viele Selektormodule parallel arbeiten. Eine besondere Bedeutung kommt hierbei dem globalen Inhibitor zu, dessen Module alle motorischen Module unter tonischer, d.h. ständig aktiver, Inhibition halten (Abb. 1A links und Mitte). Somit ist mit geringem Verschaltungsaufwand ( $1n$ ) sichergestellt, dass zunächst alle Motormodule inaktiviert sind. Ein fokaler Desinhibitor sorgt nun mittels gezielter Inaktivierung von Teilen des globalen Inhibitors dafür, dass einzelne Motormodule desinhibiert werden (Abb. 1A rechts). Damit nicht durch zufällige Aktivierungen von Teilen des fokalen Desinhibitors ungewünschte Motormodule aktiviert werden, die dann womöglich zur Ausführung unerwünschter Verhaltensweisen und zum Abbruch gewünschter Verhaltensweisen führen würden, sind die Module des fokalen Desinhibitors im Grundzustand kaum oder nicht aktivierbar. Auf der neuronalen Ebene ist dies dadurch realisiert, dass das Membranpotential dermaßen negative Werte annimmt („Down State“), dass die Neurone schwer erregbar sind (z.B. Cowan und Wilson 1994). Für eine Aktivierung muss der fokale Desinhibitor somit zunächst ausreichend fazilitatorische, d.h. eine Aktivierung