

## Elektrische Hirnreizung - ein neuroethologisches Verfahren

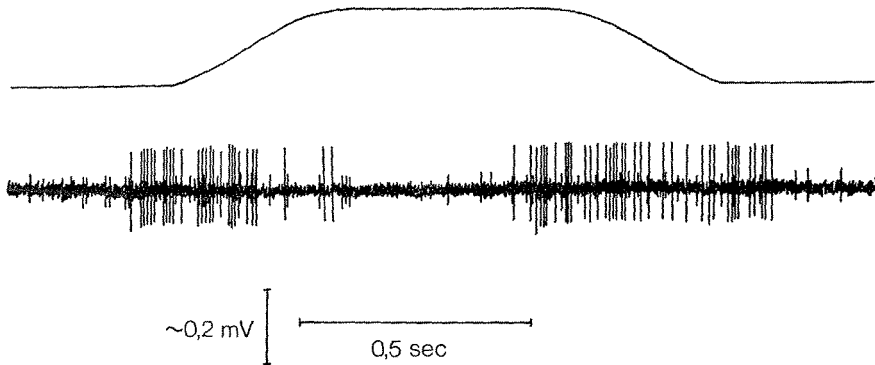
Die Arbeitsweise des Gehirns, vor allem seine Bedeutung für die Steuerung des Verhaltens, hat schon seit langer Zeit besonderes Interesse gefunden. Die ersten Ergebnisse erzielte man mit einer sehr groben Methode, der Ausschaltung ganzer Hirnteile durch *Amputation*. Entfernt man durch einen operativen Eingriff einen Gehirnteil und beobachtet daraufhin klar erkennbare Verhaltensschäden, so liegt der Schluß nahe, daß der herausoperierte Teil für die Steuerung dieses Verhaltens zumindest mitverantwortlich ist. So entfernte Gerald Schneider vom Massachusetts Institute of Technology (USA) einigen Hamstern die vordere Vierhügelregion (Corpora quadrigemina) aus dem Dach des Mittelhirns und stellte fest, daß die Tiere auch danach noch Figuren wahrnehmen konnten, aber nicht mehr fähig waren, diese Figuren in ihrem Sehfeld in bezug zu anderen Objekten zu lokalisieren. Demnach hat die Vierhügelregion des Mittelhirns die Aufgabe, gleichsam eine Karte des Gesichtsfeldes zu schaffen, die notwendig ist, um gesehene Objekte und Formen in räumliche Beziehung zueinander zu setzen. Das eigentliche Erkennen der gesehener Formen ist dagegen die Aufgabe der Sehrinde am hinteren Ende des Vorderhirns; nach ihrer Zerstörung kann das Tier sichtbare Formen nicht mehr unterscheiden.

Die Amputationsmethode liefert zwar nur wenige Auskünfte darüber, wie eine solche Gehirn- beziehungsweise Nervenstruktur tatsächlich arbeitet. Hierfür haben wir aber die Möglichkeit, auf die *Ableitung* der Tätigkeit einzelner Nerveneinheiten (Neurone) zurückzugreifen. Nervenzellen übermitteln und verarbeiten Information mittels elektrochemischer Vorgänge. Es ist daher technisch möglich, die elektrischen Potentiale (Abb. S. 41), die aktive Neuronen erzeugen, mit Hilfe sehr feiner, spitzer Drähte (Elektroden) abzuleiten und sie so zu verstärken, daß sie aufgenommen und gemessen werden können. Auf diese Art können Arbeitsweise und »Zuständigkeit« bestimmter Gehirnzellen untersucht werden. So ließ sich zum Beispiel zeigen, daß gewisse Neuronen im Zwischenhirn der Katze auf Reize, die gewöhnlich Angriffsverhalten hervorrufen – zum Beispiel bei der Begegnung mit einem rivalisierenden Kater oder einem verfolgenden Hund – mit einer Steigerung ihrer Impulsrate antworten und daß diese Aktivitätssteigerung regelmäßig vor dem Angriffsverhalten des Tieres auftritt. Offensichtlich antworten diese Nervenzellen also auf Reize, die drohende Gefahr anzeigen, und lösen wahrscheinlich zugleich auch die gesamte



In einem Versuch hatte dieser Rhesusaffe zwischen verschiedenen Formen zu unterscheiden, wobei er für das Ergreifen der rechteckigen Form belohnt wurde. Affen, denen die Sehrinde am hinteren Ende des Vorderhirns entfernt wurde, konnten derartige Tests nicht mehr durchführen.

Folge von Muskelbewegungen aus, die dann als Angriffsverhalten in Erscheinung tritt.



Die überwältigende Vielzahl der Nervenzellen im Wirbeltiergehirn macht es allerdings unmöglich, bereits die Tätigkeit einzelner Nervenzellen mit diesem Verfahren zu erkunden. Vielmehr muß man sich häufig darauf beschränken, die Aktivität vieler Hirnzellen gleichzeitig mit großen Elektroden – wie bei der Elektro-Enzephalographie – aufzuzeichnen. Elektrische Ströme, die von Tausenden von Neuronen in der Vorderhirnrinde erzeugt werden, lassen sich durch die Schädeldecke hindurch mit Hilfe von Elektroden, die an der Kopfoberfläche befestigt werden, ableiten. Dieses Verfahren ist in der klinischen Praxis weit verbreitet; das beweist, daß es trotz seiner Ungenauigkeit mit dazu beitragen kann, die physiologischen Grundlagen des Verhaltens zu erkennen. So verändert sich das Elektro-Enzephalogramm (EEG) beispielsweise in den Traumphasen während des Schlafes. Das EEG sieht dann ähnlich aus wie ein im Wachzustand aufgenommenes. Daraus kann man schließen, daß zumindest die Vorderhirnrinde im Wach- und im Traumzustand ähnlich arbeitet.

Neben der beschriebenen Messung der normalerweise vorhandenen Tätigkeit von Hirnzellen ist es heute außerdem möglich, diese Tätigkeit im Versuch mit elektrischen und chemischen Mitteln künstlich zu beeinflussen, das heißt, sie zu beschleunigen oder zu unterdrücken. Zwar liefert die *elektrische* oder *chemische* Reizung eines einzelnen Neurons bei einem Wirbeltier nur selten für den Verhaltensforscher bedeutsame Befunde; die Reizung vieler Neuronen kann aber zur Folge haben, daß das Tier mehr oder weniger vollständige Verhaltens- beziehungsweise Bewegungsabläufe zeigt.

Daß man Nervengewebe elektrisch reizen kann, war schon jahrzehntelang bekannt, bevor man zwischen 1870 und 1900 dieses Verfahren benutzte, um Verhaltensweisen künstlich auszulösen. Die ersten Versuche – zunächst an Tieren, die in ihrer Bewegungsfreiheit sehr beschränkt waren, später dann an solchen, die sich beinahe frei bewegen konnten – waren aber wahllos und unsystematisch. Erst um 1920 erfolgte der Durchbruch mit den Arbeiten des Schweizer Physiologen W. R. Hess. Er wandte die Hirnreizung bei wachen, in ihrer Bewegung fast völlig unbehinderten Katzen an. Seine Forschungen wurden im Jahre 1945 durch die Verleihung des Nobelpreises für Medizin ausgezeichnet. Seitdem hat dieses Verfahren in vielen Laboratorien Eingang gefunden.

Aufzeichnung von elektrischen Aktionspotentialen (untere Spur), die mit einer sehr feinen Elektrode von einer Nervenzelle im basalen Vorderhirn eines Rhesusaffen abgeleitet wurden. Der Affe war darauf dressiert, einen Hebel zu ziehen und zu schieben (die obere Spur zeigt die Bewegung des Hebels), um Futter zu bekommen. Man beachte, daß die Nervenzelle schon vor der eigentlichen Armbewegung feuert; sie könnte also eine Quelle für die neuralen Befehle sein, die die Bewegung kontrollieren.



Wachzustand



leichter Schlaf



Tiefschlaf mit Träumen

Elektro-Enzephalogramme (EEG) einer Katze. Das EEG des Tiefschlafs ähnelt dem des Wachseins (paradoxe Schlaf). Von ähnlichen Versuchen an Menschen weiß man, daß Träume während des paradoxen Schlafes stattfinden.

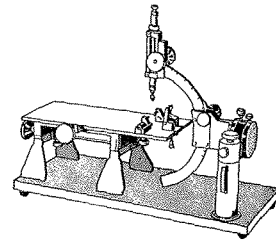


verbleibt dem Tier möglichst viel Spielraum. Neuerdings kann man diese Einrichtung auch durch ein am Kopf des Versuchstieres angebrachtes, über Funk gesteuertes Miniatur-Reizgerät ersetzen, was dem Tier infolge der drahtlosen Verbindung sogar die volle Bewegungsfreiheit beläßt. Im Versuch leitet man einen Wechselstrom von etwa fünf Sekunden bis zu zwei Minuten Dauer zwischen eine der Tiefenelektroden und der Oberflächenelektrode oder zwischen zwei Tiefenelektroden mit dicht nebeneinander liegenden Spitzen. Die Stromstärke wird nach und nach so lange gesteigert, bis man ein durch Reizung ausgelöstes Verhalten beobachten kann. Nur selten braucht man hierzu mehr als 0,2–0,3 Milliampère; gewöhnlich reichen geringere Werte aus. Es ist üblich, jede Elektrode in vielen Versuchen über eine längere Zeitspanne zu prüfen. Tiere mit eingepflanzten Elektroden überleben genau so lange wie nicht operierte Tiere und zeigen – außer wenn sie elektrisch gereizt werden – ein völlig normales Verhalten. Sie erleiden keine Schmerzen, da das Hirn selbst keine Schmerzempfänger hat und die Operationswunden in der Schädeldecke klein sind und gut verheilen.

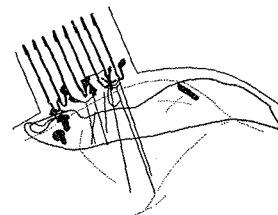
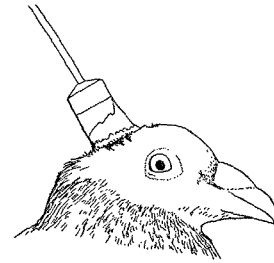
Die Reizung durch solche Elektroden ruft beinahe immer irgendein Verhalten hervor, das meistens insofern beständig ist, als eine bestimmte Elektrode bei wiederholten Reizversuchen weitgehend immer wieder dasselbe Verhalten auslöst. Reizte man zum Beispiel mit einer Elektrode, deren Spitze in einer bestimmten Stelle der motorischen Hirnrinde einer Katze lag, so löste dies bei über tausend Versuchen mit Sicherheit das Hochheben eines Beines aus. Reizt man dagegen ein anderes Gebiet, den mittleren Thalamus (einen Abschnitt des Zwischenhirns), so beruhigt sich dieselbe Katze, beginnt zu dösen, sieht sich nach einem Schlummerplatz um, legt sich hin, rollt sich ein und schläft. Elektrodenreizung an einer anderen Stelle des Mittelhirns ruft nur eine Verkleinerung der Pupillen hervor. Es gibt allerdings immer einige Stellen, an denen eine Reizung nicht zu einem beobachtbaren Verhalten führt. Bei genaueren Untersuchungen zeigte es sich jedoch, daß manche dieser »stummen« Elektroden dennoch eine Wirkung hervorrufen, sei es, daß sie etwa eine Erhöhung des Herzschlages oder eine vermehrte Speichelbildung zur Folge haben.

Von Hirnreizungsversuchen am Menschen, die bei neurochirurgischen Eingriffen durchgeführt werden müssen, wissen wir, daß auch subjektive Erlebnisse erzeugt werden können. Ein Patient, den man im Sehkern des Zwischenhirns gereizt hatte, gab bei Befragung an, er habe ein rotes Balkenmuster auf grünem Hintergrund vor sich gesehen; aber er selbst zeigte dabei keine zu beobachtenden Verhaltensänderungen. Allerdings kann eine solche »versteckte« Reaktion durchaus auch mit beobachtbarem Verhalten verbunden sein. Ein an einer bestimmten Stelle des Vorderhirns gereizter Patient führte wilde Bewegungen mit dem rechten Arm aus; wenn man ihn daraufhin ansprach, gab er an, er habe versucht, einen vor ihm herumflatternden Schmetterling zu fangen.

Inwieweit ist nun das durch künstliche Hirnreizung erzeugte Verhalten normal, also natürlich? Eine Antwort auf diese Frage ist schwierig, doch kann man einen Hinweis erhalten, indem man feststellt, ob Artgenossen, insbesondere Gruppenangehörige, auf ein durch solche Weise ausgelöstes



Stereotaktisches Instrument zur Einführung von Elektroden ins Hirn. Der Kopf des betäubten Tieres wird zwischen den Haltern auf dem Tisch befestigt.



Eine Taube mit auf der Schädeldecke befestigten Elektroden. Die Zuleitungsdrähte sind über einen Miniaturstecker mit einer Steckdose verbunden, die an der Schädeldecke festzementiert ist. Unten: Im Röntgenbild werden die sieben eingepflanzten Hirnelektroden sichtbar.

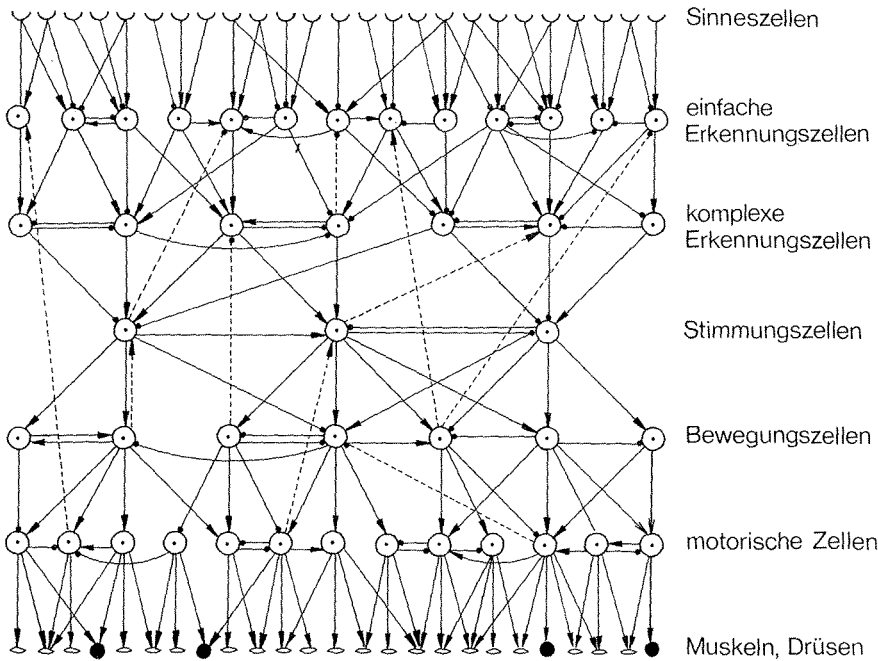
Verhalten entsprechend antworten. Detlev Ploog hat mit seinen Mitarbeitern im Max-Planck-Institut für Psychiatrie in München in dieser Richtung Versuche an Totenkopffäffchen durchgeführt. Mit Hilfe drahtloser Reizung im Hypothalamus des Zwischenhirns lösten sie zum Beispiel eine bestimmte Bewegungsfolge aus, von der man vermutete, daß sie als Drohgeste wirken würde. Das künstlich gereizte und sich frei bewegendes Tier wurde schließlich von den Gruppenangehörigen gemieden, oder sie drohten es an. Wiederholte man den Reiz oft genug bei einem rangniederen Totenkopffäffchen, so wurde es auch vom ranghöchsten Tier gemieden; sein sozialer Rang schien also durch den Reizversuch angehoben zu sein.

**Der Schwellenreizstrom** Für die Auslösung eines bestimmten Verhaltens über eine Elektrode ist immer ein Mindestreizstrom notwendig — der sogenannte *Schwellenreizstrom*, der je nach dem Typ der Elektrode und der verwendeten Reizstromart verschieden ist. Doch selbst wenn man die gleiche Reizungsart eine ganze Versuchsreihe hindurch verwendet, stellt es sich noch heraus, daß sich die Reizschwelle von Versuch zu Versuch ändert. Häufig steigt der Mindestreizstrom, der notwendig ist, um eine Verhaltensreaktion überhaupt noch auszulösen, bei wiederholter Reizung an, verringert sich aber wieder, wenn man eine Pause einlegt. Dies ähnelt den Gewöhnungseffekten (Habituation; s. S. 245 f.), die bei normalen äußeren Reizen auftreten; in vielen Fällen beruht beides wohl auf denselben Nervenvorgängen.

**Veränderungen der Reizschwelle** Andere Veränderungen der Reizschwelle sind von größerem Interesse. Oft zeigt es sich, daß natürliche Reize, die ein ganz anderes Verhalten auslösen als die elektrische Reizung, den Schwellenstrom erhöhen, wenn sie gleichzeitig mit der künstlichen Hirnreizung geboten werden. Ich fand zum Beispiel bei einer Silbermöwe, die durch Annäherung meiner Hand verängstigt war, daß der Schwellenstrom, der notwendig war, um über eine Elektrode eine charakteristische Drohstellung auszulösen, auf 80 Mikroampère anstieg, während er beim unbelästigten Tier nur 40 Mikroampère betrug. Das stützt die Annahme, daß die Nervenzellennetze, die für sich gegenseitig ausschließende Verhaltensweisen verantwortlich sind, sich auch gegenseitig hemmen und auf diese Weise dafür sorgen, daß nur das jeweils am stärksten aktivierte Verhalten zum Ausdruck kommt. Bemerkenswerterweise hat man ein ähnlich arbeitendes System auch im Rückenmark nachgewiesen; es verhindert die gleichzeitige Anspannung von entgegengesetzt (antagonistisch) wirkenden Gliedmaßen-Muskeln.

**Steigerung des Reizstromes** Wird der Reizstrom über die Schwelle hinaus verstärkt, so kann man gewöhnlich eine Steigerung der ausgelösten Verhaltensweise beobachten. Die bereits erwähnte Drohstellung der Silbermöwe, die bei der Schwellenreizung nur durch ein Aufplustern des Rückengefieders andeutungsweise zum Ausdruck kam, erfuhr bei einer Erhöhung der Stromstärke auf 100 Mikroampère eine auffällige Veränderung: Die Flügel wurden abgewinkelt, der Schnabel zeigte nach unten, und die Möwe begann auf einen nicht vorhandenen Gegner loszugehen und ihn sogar anzugreifen. Dieses letztere Beispiel stimmt mit einer Vielzahl ethologischer Beobachtungen überein; es stützt eine Theorie, derzufolge die Organisationsstruktur, das heißt das »innere« Programm, das die Durchführung komplizierter Verhaltensweisen regelt, aus einem Sy-

stem von Schwellen besteht, wobei jede Schwelle für ein bestimmtes Element in der Verhaltensabfolge verantwortlich ist. Diese Schwellen müssen einzeln für jedes Element von einem zentralen Antriebsmechanismus überschritten werden, damit es in das gesamte Verhaltensmuster eingebaut werden kann.

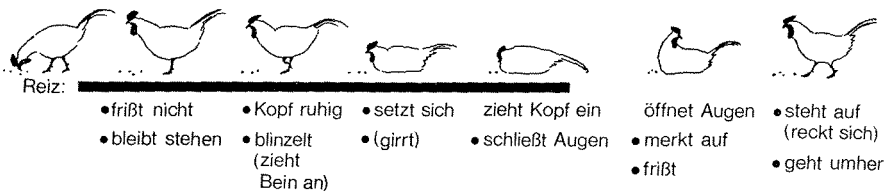


Schema eines hypothetischen Modells des hierarchisch aufgebauten Nervensystems. Die Pfeile zeigen Antriebs-, die Punkte Hemmungswirkungen. Die gestrichelten Verbindungen unterbrechen den hierarchischen Aufbau. Man darf sich jedoch nicht einzelne Zellen, sondern muß sich hier eine große Anzahl ähnlich wirkender Zellen vorstellen (s. S. 271 ff.).

Versuche dieser Art, bei denen die Reizstromstärke immer mehr gesteigert wird, finden allerdings ihre Grenzen darin, daß in solchen Fällen wahrscheinlich auch die Schwellen von denjenigen Nervenzellen und -bahnen, die weiter von der Einstichstelle der Elektrodenspitze entfernt sind, überschritten werden. Das kann die verschiedensten, oft entgegengesetzten Verhaltensweisen hervorrufen. Man kann dies verdeutlichen, indem man Elektroden benutzt, deren Lage sich tief im Gehirn während eines Versuches verändern läßt, ohne das Tier dabei betäuben zu müssen. Reizpunkte, die verschiedenste Bewegungsweisen auslösen, liegen nämlich oft nur um ein Zehntel eines Millimeters voneinander entfernt. Als ich bei einer Silbermöwe mit einer Elektrode reizte, deren Spitze im vorderen Vorderhirn lag, wurde dadurch das für diese Art kennzeichnende Futtersuchverhalten ausgelöst: Trampeln mit den Füßen, durch das gewöhnlich kleine Muscheln, Krebse und Würmer in flachen Gezeitentümpeln an die Oberfläche gebracht werden. Wurde die Möwe jedoch vor dem Versuch gefüttert, so ließ sich selbst bei sehr hoher Reizstärke das Futtersuchverhalten nicht auslösen; die Reizung erzeugte im Gegenteil ein schnelles Drehen auf der Stelle. Die wahrscheinliche Schwellenerhöhung, die durch die vorherige Fütterung erreicht wurde, ließ sich demnach nicht durch eine weitere Reizerhöhung wettmachen, ohne dabei andersartige Reaktionen aus benachbarten Hirngewebe zu erzeugen. Sehr hohe Reizströme rufen übrigens Anfälle hervor, die bei normalen Tieren nicht auftreten, aber denen bei krankhaften Zuständen wie der Epilepsie sehr ähneln.

Die Hirnreizung ein und derselben Stelle kann noch in einer anderen Beziehung zu verschiedenen Ergebnissen führen: Erich von Holst und Ursula von Saint Paul vom Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen beobachteten, daß ein Reizstrom von gleichbleibender Stärke für einen Zeitraum bis zu einer Minute notwendig ist, um ein futtersuchendes Huhn mit Hilfe einer schlafauslösenden Elektrode zum Hinsetzen zu bewegen. War dasselbe Huhn schon vorher schläfrig, so genügte jedoch bereits ein Reizstrom von gleicher Stärke für eine wesentlich kürzere Zeit, um dieselbe Wirkung hervorzurufen. Den gleichen Erfolg erzielte man, wenn die Schläfrigkeit künstlich durch vorangegangene Reizung mit derselben Elektrode ausgelöst wurde. In der Verhaltensforschung bezeichnet man eine solche Zeitspanne zwischen Reiz und Antwort als *Latenz*.

Durch Reizung einer Elektrode, deren Spitze ins Stammhirn eines Hahnes eingeführt worden war, konnten Erich von Holst und Ursula von Saint Paul Schlafverhalten auslösen. Bemerkenswert ist, daß die Schlafreaktion erst einige Zeit nach der Reizung einsetzt (Latenz). Die mit Punkten gekennzeichneten Verhaltensweisen konnten von anderen Reizstellen aus einzeln ausgelöst werden.



Wenn für ein bestimmtes Verhalten die Reizstelle im Gehirn bekannt ist, kann man durch Ausprobieren verschiedener Reizstromstärken die geringstmögliche Latenzzeit ausfindig machen. Dieses Maß ist von besonderem Interesse, wenn einander ähnliche Verhaltensweisen in den verschiedenen Gehirnteilen ausgelöst werden können. Für die Reizung im vorderen Zwischenhirn der Taube, die im Zusammenhang mit Balzhandlungen Gurr-laute erzeugte, betrug die geringste Latenzzeit fünf bis zehn Sekunden. Dieselben Laute, aber ohne das begleitende Balzverhalten, können im seitlichen Mittelhirn dagegen schon mit Latenzen von weniger als einer Viertelsekunde ausgelöst werden. Daraus kann man folgern, daß eine Nervenbahn vom Zwischenhirn zum Mittelhirn verläuft – und zwar von den Stellen, die für den Einbau der Gurrlaute in das Balzverhalten verantwortlich sind, zu den Zentren, die das Ausstoßen der Laute veranlassen, und bis hin zu den Muskeln, die die eigentlichen Laute hervorbringen. Eine Bestätigung hierfür liefern Versuche, in denen man den betreffenden Mittelhirnteil durch eine Operation zerstört hat; die Tauben blieben daraufhin stumm.

Häufig kommt es bei Hirnreizversuchen vor, daß ein einmal ausgelöstes Verhalten auch dann weiter abläuft, wenn man den Reizstrom abbricht. So überdauerte die erwähnte Gurr-Zeremonie der Tauben oft minutenlang das Ende der Reizung. Diese *Nachwirkungen* deuten an, daß künstliche Hirnreizung ähnlich wirkt wie die natürlichen auslösenden Umweltreize und daß das erzeugte Verhalten in der Art einer festen Handlungskette abläuft.

Allerdings löst ein natürlicher Reiz nicht nur unmittelbar ein Verhalten aus; er kann auch allgemein dazu beitragen, die *Stimmungslage* eines Tieres zu beeinflussen (s. S. 249 f.). David Harwood und David Vowles von der Universität Oxford untersuchten diese Art von »Nachwirkungen« bei Lachtauben. Die Reizung verschiedener Zentren des Vorderhirns löste bei diesen Vögeln entweder Droh- oder Angstverhalten aus. Nachdem die beiden Forscher ein solches Verhalten einmal in Gang gesetzt hatten, bestimmten sie durch wie-

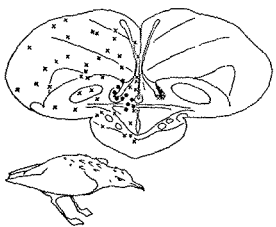
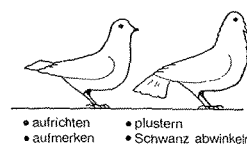
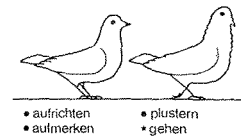
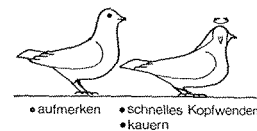


Abbildung des Gehirnschnitts einer Silbermöwe. Die Punkte geben die Lage von Elektroden an, die bei Reizung Drohverhalten hervorriefen. Von den Kreuzen aus konnte kein Drohverhalten ausgelöst werden.

derholte Reizung im Abstand von zwei Minuten, mit welcher Mindestreizstärke (Schwellenreiz) das Verhalten erneut ausgelöst werden konnte. Dabei stellte es sich heraus, daß der erforderliche Schwellenreiz an einigen Reizpunkten ständig abnahm, bis er nach etwa zehn Minuten seinen niedrigsten Wert erreichte. Danach stieg er wieder an und erreichte etwa zwanzig Minuten nach der ursprünglichen Reizung seinen alten Wert. Bei anderen Reizfeldern erhöhten sich dagegen zunächst die benötigten Schwellenwerte und nahmen dann wieder ab, wobei der Vorgang zeitlich jedoch in gleicher Weise ablief. Harwood und Vowles konnten auch zeigen, daß ähnliche Schwellenveränderungen auch dann auftraten, wenn das anfängliche Verhalten nicht durch elektrische, sondern durch natürliche Reizung — in diesem Fall durch das Erscheinen einer Spinne — hervorgerufen worden war. Anscheinend hatte die Reizung bei den Lachtauben entweder Angst- oder Angriffsstimmung hervorgerufen, die für längere Zeit anhält.

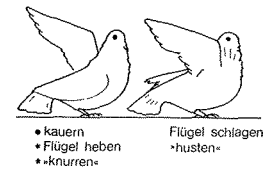
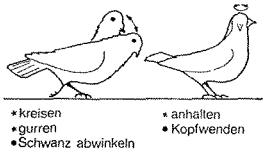
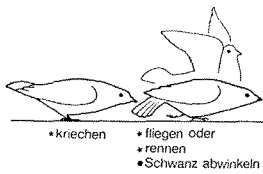


Drei Verhaltensabläufe (oben: Flucht; Mitte: Balz; unten: Drohen), die B. Åkerman durch Reizung verschiedener Stellen im Hirn der Taube auslösen konnte. Einige Verhaltens-elemente (Punkte) treten

Eigene Versuche mit Herings- und Silbermöwen weisen auf Zusammenhänge hin, die möglicherweise für diese Nachwirkungen verantwortlich sein können. Ich fand eine Anzahl von Reizpunkten, an denen man bei Möwen Drohverhalten hervorrufen kann, und zwar vorgebeugte Haltung mit aufgeplustertem Gefieder und abgewinkelten Flügeln. Hier dauerten die Nachwirkungen bis zu zwanzig Minuten; sie drückten sich aber nicht so sehr in Schwellenveränderungen aus, sondern hemmten Fluchtversuche, die die Möwen sonst regelmäßig im Versuchskäfig zeigten. Eine Untersuchung der anatomischen Lage dieser Reizpunkte an mikroskopischen Gehirnschnitten ergab, daß sie sich in einem ganz begrenzten Abschnitt des Vorderhirns befinden, und zwar dicht neben der Hirnkammer (dem Ventrikel), die mit einer langsam kreisenden Flüssigkeit, dem Liquor, gefüllt ist. Interessanterweise ist die Ventrikelwand an dieser Stelle dicker als in anderen Hirnteilen, weil hier drüsenartige Zellen liegen, die wahrscheinlich ihre Sekrete in den Liquor ausscheiden. Es könnte also sein, daß die stimmungshaften Nachwirkungen die Folge einer Absonderung von Stoffen in die innere Gehirnhöhle sind — Hormone, die man als *Liquormone* bezeichnet. Sie werden an anderen Stellen von Empfänger-Nervenzellen in der Ventrikelwand aufgenommen, verändern deren Tätigkeit und fördern dementsprechend das von diesen Zellen gesteuerte Verhalten.

Andere Versuche untermauern diese Annahme. So hat man den Liquor von schlafenden Ziegen in die Hirnkammer von wachen Empfängertieren übertragen, die daraufhin schläfrig wurden — zweifellos aufgrund der Einwirkung eines Schlaf-Liquormons.

Gewöhnliche *Hormone*, die im Blut kreisen, können ebenfalls die Hirntätigkeit beeinflussen und damit bestimmte Verhaltensweisen steuern (s. S. 290 ff.). Auch diese Erscheinung kann man experimentell untersuchen, indem man bestimmte Hormone durch feine Kanülen an bestimmten Hirnteilen einspritzt. Sterilisierte Katzen fordern zur Zeit der Hitze nicht mehr auf kennzeichnende Weise zur Paarung auf, wenn ihnen ein Kater beigezelt wird. R. P. Michael vom Psychiatrischen Institut Maudsley in London konnte dieses Aufforderungsverhalten dagegen wieder hervorrufen, indem er sterilisierten Katzen kleinste Mengen von Östrogen — dem weiblichen Hormon, das



in zwei oder mehreren Abläufen auf. Andere Elemente (Sternchen) erhält man durch Reizung verschiedener anderer Hirnstellen; sie treten dann einzeln oder in Verbindung mit anderen Verhaltensweisen auf.

normalerweise von den Eierstöcken ausgeschieden wird – in den vorderen Hypothalamus, einem Teil des Zwischenhirns, einspritzt. In anderen Hirngegenden war die gleiche Menge Östrogen unwirksam. Michael konnte sogar zeigen, daß radioaktives Östrogen, das man nicht direkt in das Gehirn, sondern in die Blutbahn gespritzt hatte, lediglich von der reagierenden Zwischenhirngegend aufgenommen wird. Manche Hormone können also bestimmte Nervenzellen so aktivieren, daß die von ihnen gesteuerten Verhaltensweisen in Gang gesetzt werden.

Die Reizung einiger Hirnabschnitte ruft komplizierte Verhaltensabläufe hervor, die aus einer geordneten Folge von einfachen Bewegungseinheiten zusammengesetzt sind. Andere Hirngegenden liefern nur Teile solcher Abläufe, und wieder andere lösen lediglich Einzelbestandteile der Folge aus. Bengt Åkerman von der Universität Stockholm untersuchte den Einfluß elektrischer Hirnreizung auf das Aggressionsverhalten der Taube. Bei Reizung bestimmter Stellen im Hirn verharrte die Taube wachsam in einer bewegungslosen Körperhaltung; dann plusterte sie Hals- und Rumpffedern auf, bog den Schwanz nach unten ab, nahm eine kauernde Stellung ein, schlug mit dem ausgestreckten Flügel nach einem echten oder »eingebildeten« Gegner und gab einen kurzen, tiefen Ton von sich, der wie ein unterdrücktes Husten klang. Reizte er dagegen andere Hirnstellen, so konnte er nur den Anfangsteil dieses Verhaltensablaufs auslösen – bis zum Hinkauern mit niedergedrücktem Schwanz. In wiederum anderen Hirnabschnitten vermag man lediglich Einzelteile dieser Verhaltensfolge hervorzurufen, so zum Beispiel das Abbiegen des Schwanzes oder das Flügelschlagen. Bemerkenswerterweise werden einige dieser Bewegungsweisen auch in andere, nicht aggressive Verhaltensfolgen eingeschoben, so zum Beispiel das Plustern des Gefieders und das Abbiegen des Schwanzes, die beide auch zum Balzverhalten der Taube gehören.

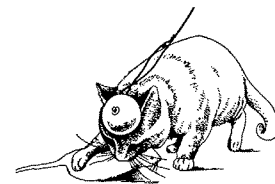
In der Geschichte der Verhaltensforschung wurde schon sehr frühzeitig erkannt, daß die neurophysiologischen Mechanismen, die das Verhalten steuern, in einem stufenweise aufgebauten *hierarchischen System* angeordnet sind. Auf der höchsten Stufe dieses Systems befinden sich die *Triebzentren* (Motivationszentren), die ganze Funktionskreise wie das Sexualverhalten, den Hunger und ähnliches mehr bestimmen. Sie sind rangniederen Systemen übergeordnet, die für kleinere Verhaltenselemente, wie Fortbewegung, Körperhaltung, Gesichtsausdruck, Herzschlag usw., verantwortlich sind. Unter ihnen befinden sich wiederum Zentren, die für noch kleinere Verhaltensbestandteile, wie Beinbewegungen, Halsstrecken, Haarsträuben und ähnliches, zuständig sind und die schließlich ihrerseits wieder diejenigen Mechanismen überlagern, die nur noch die einzelnen Muskeln kontrollieren. Da verschiedene Beinbewegungen zum Teil dieselben Einzelmuskeln beanspruchen, da umgekehrt dieselben Beinbewegungen verschiedenen Fortbewegungsarten zugeordnet sein können und da schließlich dieselbe Fortbewegungsart auch noch zu verschiedenen Motivationen gehören kann (z. B. gewisse Übereinstimmungen zwischen Balz- und Kampfbewegungen), wird es verständlich, daß es in der Kontrolle der niederen durch die höheren Zentren zu verschiedenen Überschneidungen kommen kann.

Ein solcher hierarchischer Aufbau scheint sich auch durch physiologische Untersuchungen, wie sie von Fernandez de Molina und Robert Hunsperger in Zürich durchgeführt wurden, zu bestätigen. Die beiden Forscher haben die Einstichstellen von Elektroden, die bei Katzen Droh- und Fluchtverhalten auslösen, kartiert. Sie befinden sich in einer Anzahl von Gehirnstrukturen, von denen die Anatomen wissen, daß sie untereinander in einer absteigenden hierarchischen Weise verbunden sind. Diese Gehirnstrukturen sind die sogenannten Mandelkerne des Vorderhirns, der mittlere Hypothalamus des Zwischenhirns und das Zentrale Höhlengrau im Mittelhirn. Die Mandelkerne beeinflussen das Zwischenhirn über eine Nervenbahn, die als Stria terminalis bezeichnet wird. Das Zentrale Höhlengrau seinerseits wird von einem Komplex von Nervenbahnen beeinflusst, der im Zwischenhirn seinen Ursprung hat. Wenn dieses absteigende System an verschiedenen Punkten durch Eingriffe unterbrochen wird, dann wird die elektrische Reizung von Hirnstrukturen, die vom Eingriffspunkt aus aufwärts liegen, unwirksam, das heißt, es wird kein Droh- und Fluchtverhalten ausgelöst; während die Wirkung der Reizung von Strukturen, die vom Eingriffspunkt aus abwärts liegen, unberührt bleibt.

Daß elektrische Hirnreizungen mehr als nur Bewegungsabläufe hervorrufen können, zeigen die Untersuchungen von Warren Roberts und Robert Carey von der Universität Minnesota. Sie stellten fest, daß die Reizung derjenigen Stelle im Zwischenhirn der Katze, die das Beutefangverhalten steuert, nicht nur den Bewegungsablauf, der zum Töten einer Ratte führt, hervorruft, sondern auch einige zusätzliche Verhaltensweisen beeinflusst. So lernten die Katzen bei Reizung, durch einen »Irrgarten« (ein Labyrinth) zu gehen, nur um am Ziel eine Ratte angreifen zu können. Wurden sie dagegen nicht gereizt, so zeigten sie keinerlei Interesse an den Ratten und lernten auch nicht, durch das Labyrinth zu laufen. Dieses Ergebnis beruht aber keineswegs darauf, daß durch die Reizung Hungergefühle geweckt wurden. Die Tiere waren nämlich mit Katzenfutter reichlich versorgt, hörten aber auf, es zu verzehren, sobald sie gereizt wurden, um sich auf die Ratten zu stürzen und sie zu töten. Sie verzehrten sie aber meistens nicht. Demnach erzeugt die Reizung einen »Beutefangtrieb«, der sich auf die Art und Weise, in der die Katzen Ratten wahrnehmen, auswirkt: Sie verwandeln sich durch die Reizung für die Katze von einem neutralen, das heißt nicht beachteten Objekt zu einem Objekt mit ausgesprochenen »Belohnungs«-Eigenschaften.

Die Ergebnisse der Hirnreizungsversuche stimmen nicht in allen Fällen mit der Annahme des oben geschilderten hierarchischen Aufbaues überein. So reizten John Flynn und seine Mitarbeiter an der Yale University eine bestimmte Stelle im Zwischenhirn der Katze; sie lösten dadurch ein Beutefangverhalten aus, bei dem die Katze einer Ratte auflauert, sie ergreift und dann tötet. Ein Bestandteil eines solchen Verhaltensablaufes ist das Zubeißen. Wie es sich nun herausstellte, wird gerade dieses Element jedoch nicht durch Aktivierung eines untergeordneten Bewegungssystems ausgelöst. Flynn konnte vielmehr zeigen, daß die Hirnreizung lediglich die Empfindlichkeit der Haut rund um die Katzenschnauze steigert und daß erst deren unmittelbare Berührung mit der Beute den Beißreflex auslöst. Hier beein-

#### Reizversuche bei Katzen



Durch Reizung einer bestimmten Stelle im Zwischenhirn der Katze löste J. Flynn Beutefangverhalten aus.

flußt also die Reizung die Tastempfindlichkeit und ruft erst auf diesem Umweg das Verhaltenselement hervor.

Gleichzeitige  
Reizung zweier  
Gehirngebiete

Andere Versuche ergaben, daß die hierarchische Organisation des Nervensystems auch noch von anderen funktionellen Beziehungen durchbrochen werden kann. Werden beispielsweise zwei voneinander unabhängige Gehirngebiete, die für unterschiedliche Verhaltensweisen verantwortlich sind, *gleichzeitig* gereizt, so kann man eine ganze Reihe von verschiedenen Folgeerscheinungen beobachten. Der einfachste Fall liegt dann vor, wenn das ausgelöste Verhalten augenscheinlich einen Kompromiß der beiden Verhaltensweisen darstellt. Entweder sind die beiden Verhaltensweisen dann einfach überlagert, wie zum Beispiel bei der gleichzeitigen Auslösung des Futterpickens und des Kopfdrehens bei Hühnern, das Erich von Holst und Ursula von Saint Paul beobachteten, oder sie gehen ineinander über, wie in solchen Fällen, in denen zufälliges Umhersehen und angespanntes Beobachten gleichzeitig durch Hirnreizung aktiviert werden.

Häufiger jedoch sind diejenigen Beispiele, in denen die eine Antwort die andere unterdrückt. Erich von Holst und Ursula von Saint Paul schilderten dies für die Verhaltenspaare Brüten-Flucht und Flucht-Futteraufnahme, wo bei gleichzeitiger Reizung entweder die eine oder die andere Verhaltensweise auftritt, aber nie beide gleichzeitig. Wie schon erwähnt, lassen solche Beobachtungen darauf schließen, daß die Nervenbahnen, die für das Hervorbringen dieser Verhaltensweisen verantwortlich sind, durch hemmende Querbahnen miteinander verbunden sind, so daß sich nur das am stärksten in Gang gesetzte System im Verhalten ausdrücken kann.

Konfliktverhalten

Gelegentlich können bei diesen Versuchen, bei denen man an zwei Stellen, die für unterschiedliches Verhalten zuständig sind, gleichzeitig reizt, auch völlig neuartige Verhaltensweisen auftreten. So berichteten Jerram Brown und seine Mitarbeiter in Zürich von Stellen im Katzenshirn, die bei Einzelreizung jeweils Drohverhalten mit Knurren und Flucht hervorriefen, bei gleichzeitiger Reizung aber nur Angriffe mit Fauchen und Tatzenschlagen, jedoch keinerlei Knurren und Fluchtverhalten. Daraus kann man schließen, daß sich Droh- und Fluchtverhalten gegenseitig hemmen, daß aber beide zusammen diejenigen Nervenmechanismen fördern, die für ein Angriffsverhalten mit Fauchen verantwortlich sind. Auf diese Weise kann man also auch im Hirnreizungsversuch ein Verhalten hervorrufen, das dem in anderen Zusammenhängen beschriebenen *Konfliktverhalten* (s. S. 374 ff.) sehr ähnelt. Insgesamt zeigen die geschilderten Versuche, daß derartige Querverbindungen ebenfalls einen wichtigen Bestandteil der hierarchischen Gliederung des Verhaltens darstellen.

Bei der Untersuchung solcher Erscheinungen können allerdings auch methodische Schwierigkeiten auftreten. So löst bei Ratten Reizung über Elektroden, deren Spitzen in bestimmten Gebieten im Zwischenhirn liegen, sowohl Nahrungsaufnahme als auch Trinken aus, meistens allerdings nicht gleichzeitig. Es ist zwar denkbar, daß diese zwei verschiedenen Verhaltensweisen zu verschiedenen Zeiten vom selben Nervenzellen-Schaltnetz gesteuert werden; doch man kann andererseits auch annehmen, daß die genannten Ergebnisse nur deshalb zustande kommen, weil die betreffenden

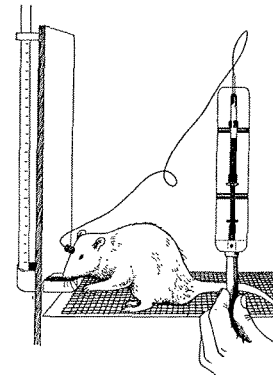
Teile zweier aufgabenmäßig an sich völlig getrennter Nerven-Schaltnetze zufällig Seite an Seite liegen, so daß der Reizstrom beide unterschiedslos in Gang setzt. In der Tat fand Sebastian Grossman von der Universität Chicago ein Verfahren, das es ihm ermöglichte, diese Systeme doch getrennt zu reizen. Wenn er den Überträgerstoff Noradrenalin mit Hilfe einer Kanüle in den entsprechenden Teil des Hypothalamus einspritzte, nahm das Tier nur Futter auf, während Acetylcholin – ein anderer Überträgerstoff – bei Einführung durch dieselbe Kanüle lediglich Trinken auslöste.

Wegen seiner *Lernfähigkeit* muß das Nervensystem plastisch (d. h. anpassungsfähig) sein. Wir müssen dementsprechend erwarten, daß sich diese Plastizität auch in den Ergebnissen von Hirnreizungsversuchen widerspiegelt. Tatsächlich konnten Elliot Valenstein und seine Mitarbeiter im Fels Research Institute von Yellow Springs (Ohio) Ergebnisse vorlegen, die eine solche Plastizität vermuten lassen. Sie erzeugten mit Elektroden, die im Zwischenhirn bei Ratten eingesetzt wurden, eine Anzahl verschiedenartiger Verhaltensweisen, wobei jede Elektrode nur eine einzige Verhaltensweise auslöste. Einige der Reaktionen waren allerdings von der Anwesenheit bestimmter Objekte im Versuchskäfig abhängig (Wasser bei Trinkverhalten, hölzerne Klötzchen bei Nageverhalten usw.). Wenn man bei einer Ratte das Nageverhalten wiederholt auslöste, ohne daß sie im Käfig etwas zum Nagen fand, schaltete sie nach Hunderten von Versuchen auf ein anderes Verhalten um – und zwar auf eines, das sie im Käfig ausführen konnte, zum Beispiel Trinkverhalten, wenn sie Wasser vorfand.

Überraschenderweise behielt die Ratte, wenn sie erst einmal umgeschaltet hatte, diese neue Reizantwort bei, selbst wenn die geeigneten Gegenstände für das von der Elektrode ursprünglich ausgelöste Nageverhalten – die Klötzchen – inzwischen wieder in den Käfig gelegt worden waren. Dies deutet darauf hin, daß in dieser bestimmten Versuchssituation die elektrisch gereizten Nervenstrukturen »gelernt« hatten, eine andere als die ursprüngliche Aufgabe zu erfüllen. Das bedeutet allerdings, daß sie in irgendeiner Weise ihre Verbindung zu den unterrangigen Nervenzentren gewechselt haben müssen.

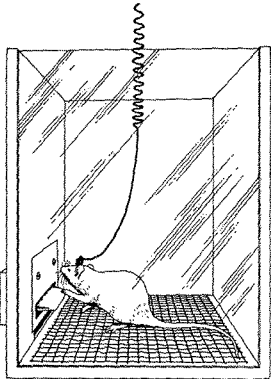
Es erhebt sich nun die Frage, ob dieser Vorgang nicht auch bei natürlich ausgelösten Verhaltensweisen stattfinden kann. Sollte dies der Fall sein, so sind die Bemühungen, eine bestimmte Tätigkeit mit einer bestimmten Nervenstruktur zu verknüpfen, natürlich hoffnungslos. Es gibt tatsächlich eine Anzahl von Fällen, in denen Elektroden mit ihren Spitzen bei verschiedenen Individuen nahezu an gleicher Stelle lagen und dennoch völlig unterschiedliche Verhaltensweisen auslösten.

Elektrische Hirnreizungsversuche können auch in direkterer Weise zum Verständnis von Lernvermögen führen. Schon in den dreißiger Jahren konnte man zeigen, daß die Reizung bestimmter Hirnteile ein bedingter Reiz im Sinne von Pawlow (s. S. 5 u. S. 304) sein kann; er vermag zum Beispiel den Ton einer Glocke zu ersetzen, auf deren Klang hin der Hund Speichel bildet, weil für ihn der Glockenton vorher immer mit der Verabreichung von Futter verbunden war. Das ist zum Beispiel bei der Reizung der Hörrinde im Vorderhirn nicht erstaunlich, da dadurch vermutlich Sinnestäuschungen hervorgerufen werden, die auf das Tier wie normale Hörreize wirken.



Hirnreizung mit Hilfe von Chemikalien. Durch eine Kanüle, deren Spitze in einer Stelle des Hypothalamus saß, spritzte man einer Ratte eine winzige Menge Acetylcholin – einer der neuronalen Überträgerstoffe – ins Hirn. Das löste bei dem Tier Trinkverhalten aus.

Rückschlüsse auf  
das Lernvermögen



Eine Ratte im Selbstreizungsversuch. Jedesmal, wenn das Tier den Hebel drückte, erhielt es über eine Hirnelektrode einen kurzen Stromstoß. Diese Art der Belohnung kann so wirkungsvoll sein, daß einige Ratten (und andere Tiere) den Hebel mit höchster Geschwindigkeit bis zur völligen Erschöpfung betätigten.

#### Anwendung auf den Menschen

Im Jahre 1950 entdeckten James Olds und Peter Milner, daß man Hirnreizung auch als »Belohnung« oder »Bekräftigung« benutzen kann, wenn man Tieren beizubringen versucht, ein bestimmtes Verhalten auszuführen – zum Beispiel einen Hebel zu drücken, um Futter zu erhalten. Olds und Milner fanden, daß Tiere eine Vielzahl von Aufgaben wie zum Beispiel das Hebel drücken oder das Laufen durch ein Labyrinth selbst dann lernten, wenn die Belohnung nur aus einem kurz andauernden Reizstrom durch eine bestimmte Elektrode bestand. Bei späteren Untersuchungen stellte es sich heraus, daß lediglich Reizpunkte in ganz bestimmten Hirngegenden in diesem Sinne wirksam waren, in einigen von ihnen, wie der Großhirn-Trennwand, dem Zwischenhirn und dem Dach des Mittelhirns, aber in ganz erstaunlicher Weise. Um eine elektrische »Belohnung« durch Elektroden in diesem Hirnteil zu erlangen, betätigten Ratten einen Schalthebel ununterbrochen über viele Stunden hinweg bis zu fünftausendmal in der Stunde, manchmal sogar bis zur völligen Erschöpfung.

Zunächst überraschte die Tatsache, daß die elektrische Hirnreizung allein ohne einen Triebhintergrund, das heißt eine echte Motivation, belohnend wirken kann. Gewöhnlich lernt nämlich zum Beispiel ein Affe einen Hebel zu drücken, um als Belohnung Erdnüsse zu erhalten – aber nur dann, wenn er einigermaßen hungrig ist. Besteht die Belohnung aber in der Reizung der erwähnten Hirngegenden, so erfüllt der Affe dieselbe Aufgabe auch dann, wenn er völlig triebbefriedigt ist. Man entwickelte allerlei Theorien, um diesen Sachverhalt zu erklären; aber erst vor kurzem wurde dieser scheinbare Widerspruch einer Lösung nähergebracht – und zwar durch die Entdeckung, daß (entgegen früherer Meinungen) auch eine Reihe von normalen äußeren Reizen schon belohnend wirken kann, ohne daß dafür eine entsprechende Triebgrundlage erkennbar ist. Ein Affe zum Beispiel lernt es selbst dann, einen Schalter zu drücken, wenn er als Belohnung lediglich die Möglichkeit erhält, eine fahrende elektrische Modelleisenbahn für einen kurzen Augenblick zu beobachten.

Auch beim Menschen kennt man Gehirnteile, deren Reizung als Belohnung empfunden wird. Im Verlaufe klinischer Untersuchungen, wie sie neurochirurgischen Operationen vorausgehen, stellte Carl Sem-Jacobsen vom Gauster-Hospital in Oslo fest, daß Patienten den Stromfluß durch eine Elektrode manchmal als angenehm empfanden und – falls ihnen das erlaubt wurde – fortlaufend den Schalter der Reizapparatur bedienten. Wie ein Teil der Patienten berichtete, lösten die Elektrodenreizungen sexuelle Erregung oder andere angenehme Gefühle aus, oft auch nur ein unbestimmtes Wohlbefinden. Leider haben sich Hoffnungen, mit Hilfe dieser Hirnreizung Depressionen behandeln zu können, nicht erfüllt, da unerwünschte Nebenerscheinungen (Gewöhnungs- und Suchtgefahr) nicht vermeidbar sind.

Zusammenfassend kann man sagen, daß Zukunftsvorstellungen, durch elektrische Hirnreizung das Verhalten des Menschen zum Guten oder zum Bösen hin steuern zu können, utopisch sind. Die elektrische Hirnreizung ist eine viel zu grobe Methode, als daß man hoffen könnte, den unendlich komplizierten und vollendeten Computer, der das menschliche Gehirn nun einmal ist, gezielt zu manipulieren.