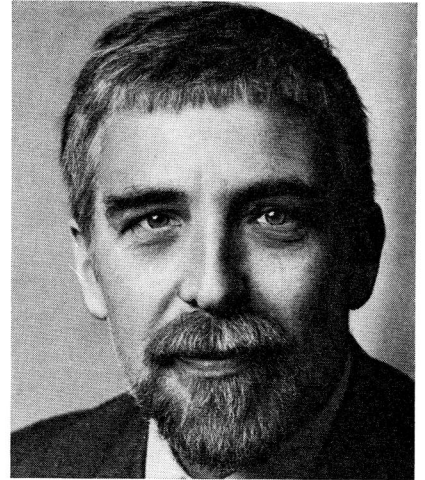


Valentin Braitenberg

## Hirnforschung zwischen Lokalisationslehre und Systemanalyse\*



Dr. med. Valentin Braitenberg, Direktor am Max-Planck-Institut für Biologische Kybernetik

Seit Alkmaion von Kroton, der Schüler des Pythagoras, zum erstenmal den Gedanken äußerte, daß psychisches Geschehen mit dem Gehirn zusammenhänge, ist sehr viel Zeit vergangen, aber unglaublich wenig geschehen. Was man über die Beziehungen zwischen den Gehirnen und den Verhaltensweisen der Tiere aussagen kann, ist zum allergrößten Teil in einer Zeitspanne entdeckt worden, die Oskar Vogt<sup>1</sup> durch die persönliche Bekanntschaft mit seinen Lehrern und seinen Schülern bequem überschaubar war. Man kann also jetzt noch, indem man sich einfach in die Ideenwelt, in der Vogts Leben sich abspielte, hineinversetzt, die bisherige Entwicklung der Hirnforschung in ihren Hauptrichtungen skizzieren.

Verschiedene Modellvorstellungen kommen dabei zum Vorschein. Sie wirken bis heute weiter und haben sich zum Teil zu polemisch entgegengesetzten Richtungen verdichtet. Ihre Darstellung als alternative, sich gegenseitig nicht ausschließende Vorstellungen wird der Atmosphäre der derzeitigen Hirnforschung eher gerecht als die philosophische Verstiegtheit vergangener Zeiten.

### Das Modell der Projektion

Die aus der geometrischen Optik stammende Vorstellung von Abbildungen, die mit Hilfe geeigneter Vorrichtungen von einer Fläche auf eine andere projiziert werden, hat den Entdeckern breiter paralleler Nervenfasermassen im Gehirn nahegelegt, die Gehirnfunktion in erster Linie als Abbildung zu verstehen. Solche Fasermassen haben den davon abgeleiteten Namen Projektionssysteme bis heute behalten, und immer wieder bestätigt sich, daß die räumlichen Koordinaten eines flächenhaft angelegten Stückes Gehirn, eines sogenannten

»Cortex«, den räumlichen Koordinaten des Sehraumes oder allgemein den Koordinaten eines Sinnesraumes entsprechen, so daß über die Faserprojektion homotope<sup>2</sup> Abbildungen entstehen. Das Prinzip ist so allgemein, daß über dem Verfolgen von solchen Homotopien in einer reichen Kasuistik die Anhänger dieser Vorstellung die Frage aus dem Auge verloren, wozu denn eigentlich die ordentlich abbildenden Projektionen nötig seien, oder anders ausgedrückt: welche geometrischen Eigenschaften des Eingangs dabei erhalten bleiben, die den informationsverarbeitenden Apparaten im Innern des Gehirns zugute kommen.

### Lokalisationslehre

Wohl der fruchtbarste Entwurf im vergangenen Jahrhundert Hirnforschung basierte auf der Vorstellung, man könne das Gehirn in eine Anzahl Apparate und die Psyche in eine Anzahl von Funktionen zerlegen, wobei das Feststellen der Entsprechungen zwischen den Gehirnstücken und den Seelenstücken zur eigentlichen Aufgabe der Hirnforschung wurde. Diese Vorstellung wurzelt, wie der größte Teil der neueren Hirnforschung überhaupt, in den Erfahrungen der klinischen Neuropathologie. Es ist sicher als erster Schritt bei der Analyse eines Gehirns unerlässlich, für das unübersichtliche Kontinuum, in dem alles mit allem verknüpft zu sein scheint, eine Karte anzulegen, in der die aufgrund der besonderen und ganz unterschiedlichen Effekte lokaler Gehirnreizungen oder -zerstörungen abgrenzbaren Gebiete gezeigt werden.

Umgekehrt war es natürlich besonders reizvoll, auf dem Gebiet der Psychologie, in dem die Klassifizierung von Funktionen noch recht willkürlich und Modellschemata meist durch

\* Kurzfassung eines beim Symposium anlässlich des 100. Geburtstages von Oskar Vogt in Neustadt am 5. April 1970 gehaltenen Vortrags.

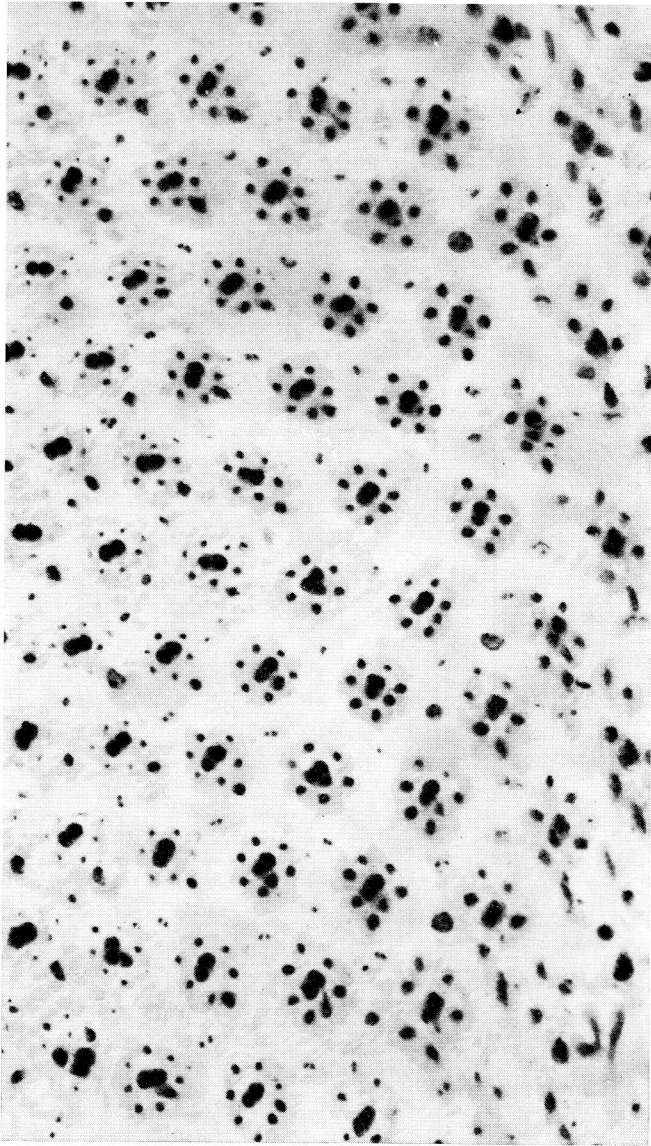


Abbildung 1: Schräger Flachschnitt durch das erste Sehganglion, die Lamina, der Fliege. Silberfärbung. Vergrößerung 1000:1. Die Rosetten sind Querschnitte durch die Faserbündel, in denen jeweils 6 Fasern aus der Retina Information auf 3 Fasern zweiter Ordnung übertragen.

bloße Introspektion generiert waren, die durch lokale Eingriffe im Gehirn einzeln störbaren Funktionen als Elementarbausteine der Psyche ansehen zu dürfen. Wir befinden uns in einem Haus, in dem dieser Standpunkt stärker als anderswo vertreten worden ist. Die Frage, die bei der Lokalisationslehre offen bleibt, nämlich, welche besondere Einrichtung ein Stück Gehirn enthält, um der ihr zugewiesenen Funktion gerecht zu werden, wurde hier sogar programmatisch abgewiesen zugunsten einer agnostischen Einstellung, derzufolge, laut C. und

O. Vogt, der empirische Wissenschaftler zwar nach dem »Wie« und »Wann« eines den Bewußtseinsvorgang begleitenden physiologischen Phänomens, nicht aber nach dem Wesen des Zusammenhangs fragen kann.

#### Reflexlehre

Das der Vorstellung eines Reflexes zugrundeliegende Gedankengut ist sicher, obwohl der Name aus der Optik stammt, aus den damals im Vordergrund stehenden Energiebetrachtungen innerhalb der Physik entnommen worden. Dementsprechend wird ein Reflexbogen als eine Verkettung von einzelnen Pfeilen gezeichnet, wobei unter Umständen die Stärke des Reflexes angegeben wird, nicht aber die bei dem auslösenden Reiz wesentliche Reizkonstellation im Sinnesraum und die oft sehr komplexe Form der motorischen Äußerung. Der segmentale Rückenmarkreflex mit seinen relativ einfachen quantitativen Beziehungen zwischen Eingang und Ausgang leistet gute Dienste als Modell für diese Vorstellung, deren Ausweitung auf andere, ins sogenannte psychologische Gebiet hineinreichende Gehirnfunktionen jedoch seit altersher auf vehemente Kritik gestoßen ist.

Immerhin haben wir von dieser Begriffswelt eine ganze Menge von experimentellen Befunden der letzten hundert Jahre geerbt, die im wesentlichen als Ausweitung des Reflexbegriffs zu verstehen sind, nämlich in der Form von verzweigten, vielfach sehr komplizierten Schemata von Beziehungen zwischen einzelnen Gehirnteilen, wobei über diese Beziehungen wenig mehr ausgesagt wird, als daß sie hemmend oder fördernd, positiv oder negativ seien. Ein großer Teil der Ergebnisse von Zerstörung und Reizung einzelner Gehirnteile wird in dieser Sprache dargestellt. Man gelangt zu vernünftigen mnemotechnischen Darstellungen, wobei immer wieder erstaunlich ist, wie eine solche aufgrund gröblicher Vereinfachungen gewonnene Algebra der gegenseitigen Beziehung von Gehirnteilen doch ganz gut aufgehen kann (zum Beispiel: Gehirnteil A hemmt Gehirnteil B, Gehirnteil B hemmt Gehirnteil C — in den meisten Fällen sind dann alle Beziehungen von A zu C fördernder Natur). Der tiefere Sinn scheint der zu sein, daß viele höchst wichtige Funktionen, wie die Regulation des Gleichgewichts, der Muskelspannung in den einzelnen Extremitäten, des Schlaf- und Wachzustandes sich aufgrund ziemlich primitiver binärer Entscheidungen vollziehen.

#### Elektronische Datenverarbeitung als Modell

Während in den vorhergehenden Begriffsgebäuden das Spiel einzelner Neurone (Nervenzellen) in der grauen Substanz außer acht gelassen wird, früher sogar gern in die unüberschaubare molekulare Komplexität einer amorphen Grundsubstanz, des sogenannten Nissl-Grau, verwiesen wurde, ist in

den letzten Jahrzehnten die Frage nach der Verschaltung der Neurone in den Nervennetzen der verschiedenen Gehirnteile als Voraussetzung der besonderen dort geleisteten Funktionen in den Vordergrund gerückt worden.

Wenn ein Problem, das bis vor kurzem als viel zu kompliziert für unsere analytischen Mittel angesehen wurde, jetzt mit erneutem Optimismus aufgegriffen wird, so liegt das sicher daran, daß es in den letzten Jahrzehnten zum erstenmal von Menschen verfertigte Apparate gibt, deren Komplexität der der Nervennetze in den Gehirnen vergleichbar ist. Zumindest haben solche Apparate, große elektronische Rechanlagen zum Beispiel, aber auch schon größere Telephonnetze und ähnliches, mit den Gehirnen gemeinsam, daß für ihr Verständnis – und für ihre Planung – der gesunde Menschenverstand, das einfache Betrachten der Beziehungen der Teile zueinander, nicht genügt. Probleme neuer Art entstehen aus der Komplexität des Zusammenschlusses einer großen Zahl an sich banaler Einzelteile, wofür verschiedene neue Begriffssprachen notwendig wurden, die als Informationstheorie, Automatentheorie, auf Schaltnetze angewandte symbolische Logik, Systemtheorie unter dem Namen »Kybernetik« zusammengefaßt werden können.

Dieser Umschwung hat in der experimentellen Hirnforschung die Folge gehabt, daß sowohl die Strukturanalyse als auch die Elektrophysiologie sich mehr mit dem Niveau des einzelnen Neurons beschäftigten. Die Golgi-Methode (Darstellung einzelner Nervenzellen mit allen ihren Verzweigungen durch Imprägnierung mit Silbersalzen) hat einen neuen Aufschwung erlebt, und eine große Zahl einzelner Neurone konnte mit Hilfe von Mikroelektroden bei mehr oder weniger normal funktionierendem Gehirn belauscht werden.

Die allgemeinste Einsicht, die dabei bisher gewonnen wurde, ist meiner Ansicht nach die, daß die immens große Komplexität des Nervennetzes, wie man sie von der Histologie her annehmen möchte, tatsächlich auch funktionell ausgenutzt wird, d. h. einer ebenso großen physiologischen Komplexität entspricht, da bei Ableitungen von einzelnen Neuronen im Nervengewebe immer wieder die große Unabhängigkeit des Funktionszustandes benachbarter Neurone auffällt. In der Sprache der Informationstheorie würde man sagen, daß die Kanalkapazität des Nervengewebes überall voll ausgenutzt werden kann, und dies wiederum bekräftigt uns in unserer Annahme, daß die Nervenfunktionen im wesentlichen aus dem komplexen Spiel von Impulsen in Neuronen erklärt werden können.

#### Die Suche nach dem geeigneten Objekt

Man möchte diese Vorstellung mit einem Beispiel untermauern und sucht deshalb nach einem Objekt, das folgenden drei Bedingungen genügt: (1) Die Struktur muß überschaubar und vollständig analysierbar sein, d. h. aus nicht allzu vielen Neuronen bestehen und womöglich einen periodischen Bau ha-

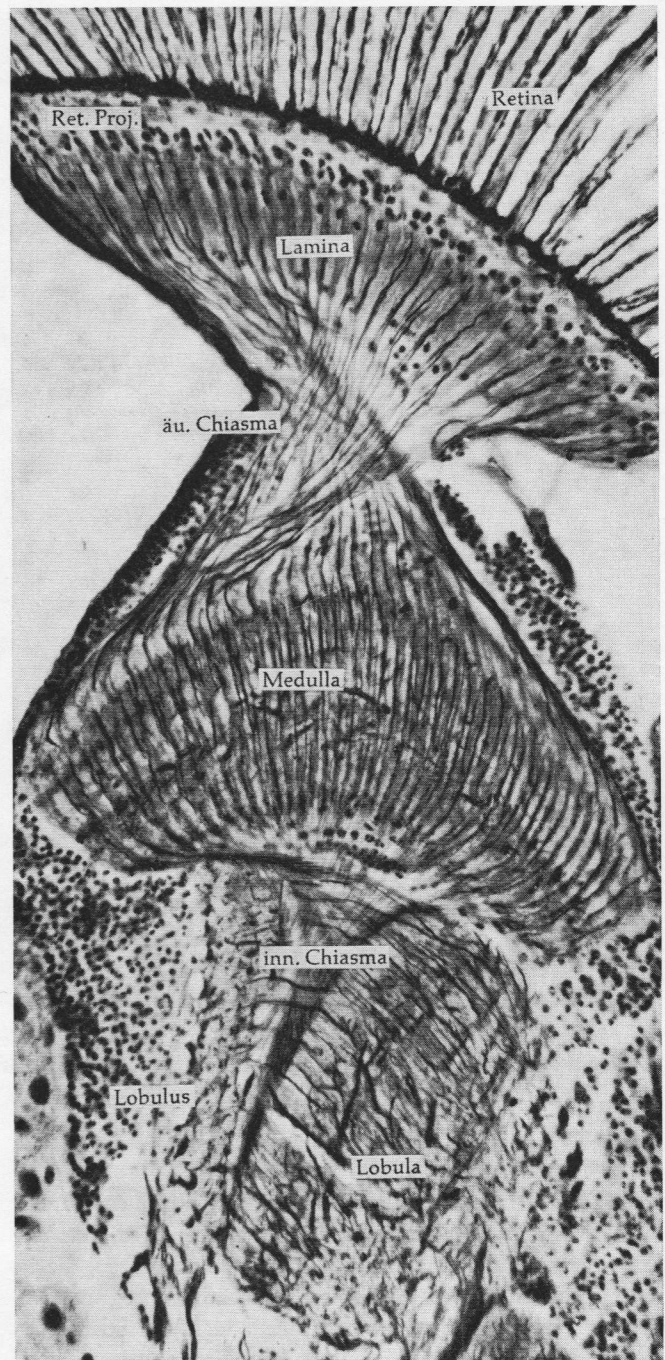


Abbildung 2: Übersichtsbild über die Sehganglien der Fliege. Ganz oben die gefächerte Retina, nach unten durch eine pigmentreiche Schicht begrenzt. Es folgt eine Zellschicht (kleine schwarze Körner), durch die die – bei dieser kleinen Vergrößerung nicht sichtbare – retinale Projektion verläuft (Abbildung 3 stellt einen Flachschnitt durch diese Schicht dar). Es folgt das flache erste Ganglion (die Lamina), aus dem eine breite Faserkreuzung (das sogenannte äußere Chiasma) in das gekrümmte zweite Ganglion (die Medulla) führt. Das innere Chiasma, unterhalb der Medulla, schiebt sich keilförmig zwischen zwei weitere Ganglien (Lobulus und Lobula) ein. Silberfärbung. Vergrößerung 300:1.



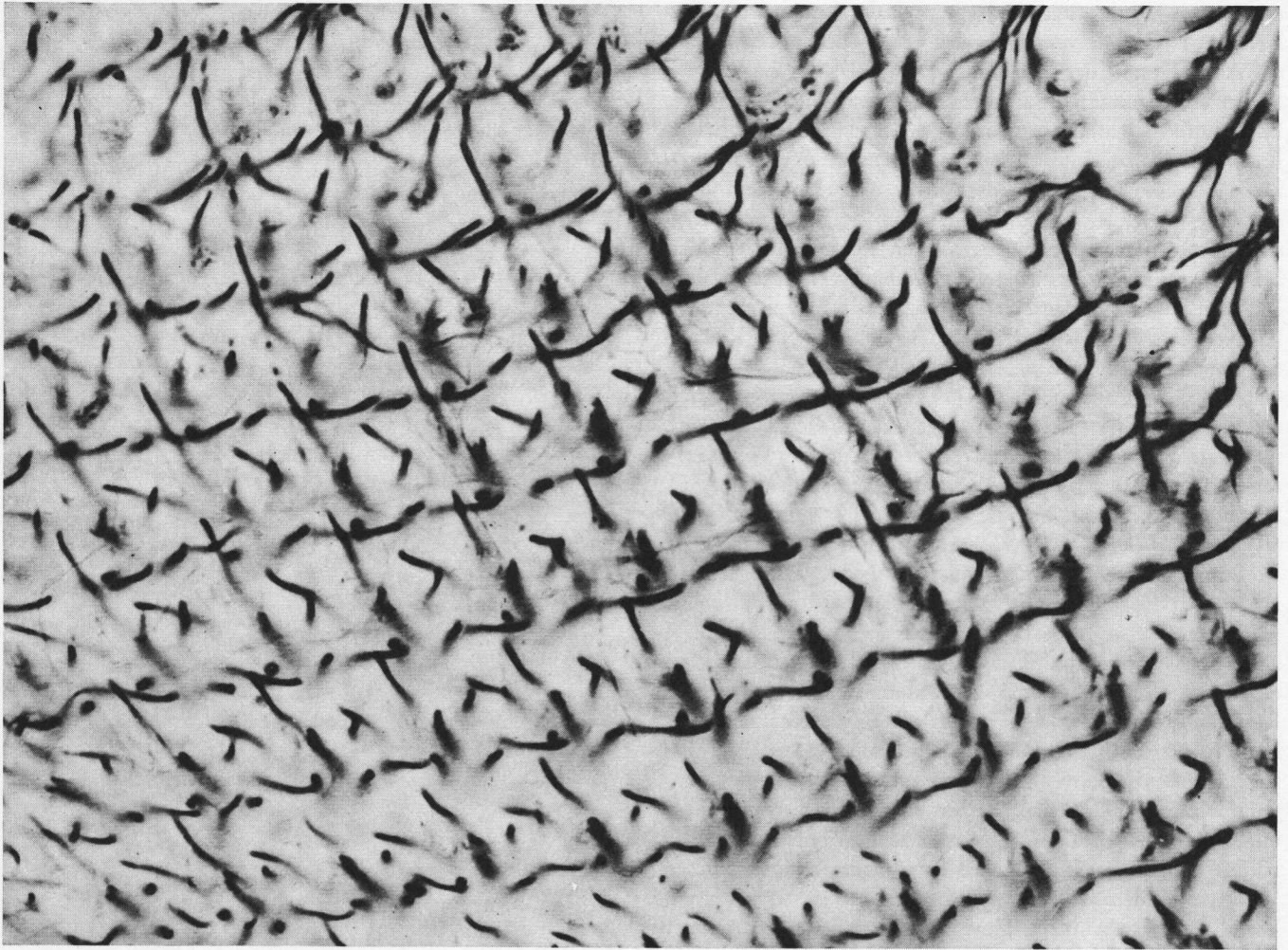


Abbildung 3: Flachschnitt durch das Fasergeflecht, in dem die aus dem Komplexauge stammenden Fasern in außerordentlich regelmäßiger Weise auf die Schaltelemente der Lamina verteilt werden. Silbergefärbtes Präparat. Vergrößerung 1500:1.

ben; (2) die elektro-physiologische Ableitung einzelner Neurone muß ohne Schwierigkeiten durchführbar sein; (3) die verhaltensphysiologische Analyse muß zu Modellen führen, die in ihrer Struktur mit der Struktur der tatsächlich zugrundeliegenden Nervennetze vergleichbar sind, d. h. zu Schaltschemata, deren Elemente als Synapsen<sup>3</sup> und Fasern in der Histologie interpretiert werden können. Aufgrund einiger historischer Zufälligkeiten, aber auch von tatsächlichen Vorteilen, wie z. B. der weltweiten Verbreitung und der leichten Züchtbarkeit der Fliege, haben wir in Tübingen die Sehganglien der Fliege im Zusammenhang mit gewissen visuomotorischen Verhaltensweisen als Studienobjekt gewählt.

Es ist hier nicht der Platz, im Detail das Zusammenspiel von Verhaltensforschung, Elektrophysiologie und Anatomie darzustellen. Ich will aber versuchen, anhand einiger Abbildun-

gen unsere These glaubhaft zu machen, daß hier möglicherweise in einer nicht zu ferneren Zukunft zum erstenmal Verhalten im Detail aus neuronalen Verknüpfungsschemata erklärt werden kann.

Abbildung 1 zeigt einen Flachschnitt durch das erste Sehganglion, die sogenannte Lamina Ganglionaris, der Fliege. Die für Wirbeltier-Histologen ganz ungewöhnlich saubere Periodizität der Schaltelemente, der sogenannten Cartridges, in dieser Struktur ist deutlich zu sehen. Diese Periodizität gestattet uns, die Strukturanalyse des Ganglions fast ganz zu absolvieren, indem wir uns auf ein einziges Schaltelement und seine Beziehungen zu den lichtempfindlichen Zellen in der Peripherie des Auges, zu den anderen Sehganglien und zu den benachbarten Schaltelementen beschränken und dadurch Aufschluß über die gesamte Struktur des Ganglions gewinnen. Im einzelnen

Schaltelement, das selbst einen nicht radiärsymmetrischen Bau hat, werden 6 aus primären Sinneszellen stammende Fasern auf mindestens 3 Fasern zweiter Ordnung umgeschaltet, denen sie in einem regelmäßigen Muster angelagert sind.

Abbildung 2 soll einen weiteren Vorzug der Sehganglien von Insekten für die Strukturanalyse zeigen, nämlich ihre serielle Anordnung. Ein Fasergeflecht (auf dem Bild nicht sichtbar) verschaltet die Ausgänge der Sehzellen der Retina auf das 1. Ganglion (die Lamina). Es folgt das synaptische Geflecht dieses Ganglions (die Lamina), aus dem die Fasern wieder in ein Projektionssystem, das äußere Chiasma, übergehen, durch das sie auf das 2. Ganglion, die Medulla, gelangen. Nach den dort stattfindenden komplexen Interaktionen werden die Signale über das etwas komplizierter als das äußere Chiasma gestaltete innere Chiasma auf zwei weitere Sehganglien, die sogenannten Lobuli, verschaltet. Die aufeinanderfolgenden Schichten, die säuberlich getrennt, abwechselnd der Projektion und der Interaktion dienen, erleichtern natürlich sowohl die Strukturanalyse als auch die elektrophysiologische Kartierung. Man vergleiche dazu zum Beispiel die viel kompakter gebaute Gehirnrinde der Säuger, in der selbst die Einteilung in Schichten notwendigerweise reichlich willkürlich bleibt.

Abbildung 3 soll die an manchen Stellen unglaublich präzise Verdrahtung im visuellen System der Fliege zeigen, wie sie bei Wirbeltieren zwar manchmal vermutet, aber bisher an keiner Stelle gezeigt werden konnte. Die Verschaltung der Sehzellen jeder Retinula (der einer einzelnen Linse zugeordneten 8 Sinneszellen) auf die Lamina geschieht nach einem Muster, das in der Regel ganz ohne Webfehler verwirklicht ist. Die Linse, die sogenannte Facette des Komplexauges, bewirkt eine Umkehrung des Bildes, die durch diese Faserprojektion wieder rückgängig gemacht wird<sup>4</sup>. Man hat hier ein System, das sich auch als Objekt für embryologische Untersuchungen anbietet, wenn es um die Frage geht, wieviel Information die einzelne Faser mitbekommt, um im Verlauf der Embryonalentwicklung des Sehapparates zu dem ihr zugewiesenen Ort zu gelangen, und wie diese Information kodiert ist; es läßt sich nämlich leicht zeigen, daß jede Faser im Verlauf der normalen Entwicklung auf einen ganz bestimmten unter mindestens 200 möglichen Orten zuwächst, um dort mit anderen Fasern synaptische Verbindungen einzugehen.

Abbildung 4, auch ein Flachschnitt durch die Lamina Ganglionaris, aber diesmal durch ihre tiefste Schicht, zeigt wiederum eine hohe Regelmäßigkeit der Verschaltung. Jeder der hier gezeigten Querschnitte durch ein Faserbündel enthält eine Faser, die zwei Faserzweige genau an das hinten-oben und hinten-unten unmittelbar benachbarte Schaltelement sendet. Das Bild ist nicht nur wegen des hohen Ordnungsgrades der Verschaltung wichtig, sondern auch, weil das darin sichtbare Verknüpfungsschema einen Berührungspunkt zwischen quantitativer Verhaltensforschung und Histologie darstellt. Eine Funktionsanalyse des Bewegungssehens bei der *Drosophila*<sup>5</sup> schlägt — unter anderem — zur Erklärung ihrer experimentel-



Abbildung 4: Flachschnitt knapp unterhalb der Lamina. Von den einzelnen, in einem hexagonalen Muster angeordneten Bündeln (schwarze Querschnitte) sendet jedes jeweils einen Faserzweig zu dem hinten-oben und hinten-unten liegenden Nachbarbündel (links oben und links unten auf dem Bild). So entsteht auf der Photographie das rautenförmige Muster. Silberfärbung. Vergrößerung 1600:1.

len Ergebnisse ein Modell vor, das nach Verbindungen zwischen benachbarten oder zumindest nicht weit voneinander entfernten Elementen in einem der Sehganglien verlangt, die in zwei schrägen Richtungen ausgerichtet sein müßten. Die hier abgebildeten Fasern kommen als Grundlage der postulierten Interaktionen sehr wohl in Frage.

Große Übersichtlichkeit wegen der Periodizität des Baus der einzelnen Ganglien und wegen der serialen Anordnung derselben, ungewöhnlich fehlerlos gewobene Nervenetze, vor

allem aber die zum Teil schon abgeschlossenen quantitativen Verhaltensanalysen, die mit diesen Nervenetzen in Beziehung gebracht werden können: das sind also die Vorzüge der Sehganglien der Fliege als eines minimalen neurologischen Objekts, das doch komplex genug ist, um als Modell für die Probleme der Hirnforschung überhaupt dienen zu können. Hier kann man vielleicht in nicht zu ferner Zukunft makroskopisches Verhalten exakt aus der Textur des neurologischen Apparates ableiten. Ein Vorzug ist auch der, daß die Fliege weit genug von unserem Selbstempfinden entfernt ist, so daß die, die daran arbeiten, nicht unter dem unheimlichen Gefühl zu leiden haben, das sie befällt, wenn sie sich ihre eigenen Bewußtseinsvorgänge als »nichts weiter als« Muster von Impulsen in den Neuronen ihres eigenen Gehirns vorstellen sollen.

<sup>1</sup> Das Forscherehepaar Oskar und Cécile Vogt haben als praktische Neurologen zunächst in ihrem privaten Forschungslaboratorium in Berlin, später in dem von Oskar Vogt geleiteten Kaiser-Wilhelm-Institut in Berlin-Buch und dann in dem Hirnforschungsinstitut in Neustadt im Schwarzwald durch ihre Forschungen auf dem Gebiet der Lokalisationslehre mehrere Generationen von Hirnforschern entscheidend beeinflußt. Manche ihrer Thesen auf dem Gebiet der Pathologie des Gehirns standen und stehen noch heute im Mittelpunkt der theoretischen Diskussion über den Zusammenhang von psychischen und Gehirnfunktionen.

<sup>2</sup> Der Begriff der Homotopie wird im neurologischen Sprachgebrauch benützt, um bei Faserprojektionen trotz mancher auftretender Verzerrungen die Erhaltung der Nachbarschaftsbeziehungen zwischen den Abbildungselementen zu bezeichnen.

<sup>3</sup> Synapsen sind Kontaktstellen, an denen Erregung von einem Neuron auf das andere übertragen wird, wo sie im Falle der Überschreitung einer bestimmten Intensitätsschwelle einen neuen Impuls erzeugt.

<sup>4</sup> Valentin Braitenberg und Kuno Kirschfeld, »Optische und neurale Projektion der Umwelt auf die Ganglien im Komplexauge der Fliege«, in: Mitteilungen aus der Max-Planck-Gesellschaft, Heft 3, 1968, S. 185–206.

<sup>5</sup> Karl Georg Götz, »Flight control in *Drosophila* by visual perception of motion«, in: Kybernetik 4, 1968, S. 199–208.

Wilhelm Driesen und Paul Oldenkott

## Vom Ursprung, vom Wesen und von einigen Aufgaben der Neurochirurgie in der Universität Tübingen

Neurochirurgie — Pseudonyme: Hirnchirurgie, *neurosurgery*, *neurological surgery* — ist hauptsächlich zu definieren als die operative Behandlung von Erkrankungen und Verletzungen des zentralen und peripheren Nervensystems. Mehr wissenschaftlich, weniger in der Praxis, überschneidet sich dieses Fach mit der chirurgischen Traumatologie, der Orthopädie, soweit es den Bewegungsapparat betrifft, und mit den neurologisch-psychiatrischen Wissenschaften.

Mehr als die meisten medizinischen Fachgebiete pflegen die Neurochirurgen ein besonderes Geschichtsbewußtsein und eine weltweite kollegiale Kommunikation. Aus diesem Grund mögen in der Einleitung die Namen einiger Persönlichkeiten stehen, ohne die die heutige Neurochirurgie nicht denkbar ist.

Harvey Cushing (3, 4) beherrschte in den ersten vierzig Jahren dieses Jahrhunderts die Neurochirurgie der ganzen Welt von Boston aus mit seiner gewaltigen Persönlichkeit. Mit seinem Mitarbeiter Walter E. Dandy (5) erfand er die grundlegenden operativen Techniken der Hirnchirurgie, insbesondere die Elektrokoagulation (elektrische Verkochung) von Blutgefäßen und den Verschuß von größeren Arterien mit kleinen Silberklammern. Sein bedeutendster Schüler ist Graf Herbert von Olivecrona (19), der heute in hohem Alter in Stockholm lebende angesehenste Hirnchirurg Europas in der Mitte unseres Jahrhunderts. In Deutschland sollen Ernst von Bergmann und Fedor Krause nicht vergessen sein. Die Palme aber gebührt meinem dankbar verehrten Lehrer Wilhelm Tönnis (19) in Köln. Er war nicht nur in der wissenschaftlichen Vertiefung und in der praktisch-technischen Ausübung der operativen Neurochirurgie ein Meister. Darüber hinaus haben seine ungeheure Arbeitskraft und sein »Organisationstalent« für das Deutsche Reich im vergangenen Krieg und für die Bundesrepublik Deutschland die Voraussetzung für eine leistungsfähige Versorgung der zahllosen Verletzten und Kranken erst geschaffen. Es ist nicht möglich, der Größe und den Verdiensten dieses Mannes mit nur wenigen Worten gerecht zu werden.