

- Erkenntnisweisen als Herausforderung an die Sozialgeschichte. In: *Geschichte und Gesellschaft* 10 (1984), 295–319.
- Mergel, Thomas/Welskopp, Thomas: Geschichtswissenschaft und Gesellschaftstheorie. In: Thomas Mergel/Thomas Welskopp/Gunilla-Friederike Budde (Hg.): *Geschichte zwischen Kultur und Gesellschaft. Beiträge zur Theorie-debatte*. München 1997, 9–35.
- Missfelder, Jan-Friedrich: Der Krach von nebenan. Klangräume und akustische Praktiken in Zürich um 1800. In: Brendecke (2015), 447–457.
- Nolte, Paul: Historische Sozialwissenschaft. In: Joachim Eibach (Hg.): *Kompass der Geschichtswissenschaft. Ein Handbuch*. Göttingen ²2006, 53–68.
- Schindler, Norbert: *Widerspenstige Leute. Studien zur Volkskultur in der frühen Neuzeit*. Frankfurt a. M. 1992.
- Schlögl, Rudolf: *Handeln. Eine webbasierte Einführung in das Studium der Neueren und Neuesten Geschichte* (2004a). In: <http://www.uni-konstanz.de/FuF/Philo/Geschichte/Tutorium/Themenkomplexe/Grundlagen/Gegenstands-konstitution/Handeln/handeln.html> (25.1.2016).
- Schlögl, Rudolf (Hg.): *Interaktion und Herrschaft. Die Politik der frühneuzeitlichen Stadt*. Konstanz 2004b.
- Schlögl, Rudolf: *Anwesende und Abwesende. Grundriss für eine Gesellschaftsgeschichte der Frühen Neuzeit*. Konstanz 2014.
- Siebenhüner, Kim: Things That Matter. Zur Geschichte der materiellen Kultur in der Frühneuezeitforschung. In: *Zeitschrift für historische Forschung* 42 (3), 373–409.
- Steller, Verena: *Diplomatie von Angesicht zu Angesicht. Diplomatische Handlungsformen in den deutsch-französischen Beziehungen 1870–1919*. Paderborn 2011.
- Stollberg-Rilinger, Barbara: Einleitung. Was heißt Kulturgeschichte des Politischen? In: Dies. (Hg.): *Was heißt Kulturgeschichte des Politischen?* Berlin 2005, 9–24.
- Stollberg-Rilinger, Barbara: Einleitung. In: Barbara Stollberg-Rilinger/André Krischer (Hg.): *Herstellung und Darstellung von Entscheidungen. Verfahren, Verwalten und Verhandeln in der Vormoderne* Berlin 2010, 9–31.
- Thiessen, Hillard von/Windler, Christian: Einleitung. Außenbeziehungen in akteurszentrierter Perspektive. In: Dies. (Hg.): *Akteure der Außenbeziehungen. Netzwerke und Interkulturalität im historischen Wandel*. Köln 2010, 1–12.
- Weber, Max: *Wirtschaft und Gesellschaft. Grundriss der verstehenden Soziologie*. Tübingen ⁵1980.
- Welskopp, Thomas: Der Mensch und die Verhältnisse. »Handeln« und »Struktur« bei Max Weber und Anthony Giddens. In: Thomas Mergel/Thomas Welskopp/Gunilla-Friederike Budde (Hg.): *Geschichte zwischen Kultur und Gesellschaft. Beiträge zur Theorie-debatte*. München 1997, 39–70.
- Zierenberg, Malte: *Stadt der Schieber. Der Berliner Schwarzmarkt 1939–1950*. Göttingen 2008.

André Krischer

46 Neurowissenschaft

Ähnlich wie in der Psychologie (s. Kap. VI.43) werden in den Neurowissenschaften Handlungen typischerweise mit beobachtbarem Verhalten und Körperbewegungen gleichgesetzt. Dies stammt einerseits daher, dass neurowissenschaftliche stark mit psychologischen Fragestellungen überlappen. Andererseits ist es für die Neurowissenschaften – wie für jede empirische Wissenschaft – von Vorteil, möglichst objektiv beobacht- und beschreibbare Phänomene als Forschungsgegenstand zu wählen. Jedoch umfasst der Handlungsbegriff in seiner vollen Komplexität zu einem wesentlichen Anteil auch (nicht direkt beobachtbare) mentale Aspekte. Der Aufbau dieses Kapitels über neurowissenschaftliche Ansätze zur Erforschung von Handlungen soll grob dieser Zweiteilung folgen: In der ersten Hälfte werden Ergebnisse und Erkenntnisse zur Neurowissenschaft extern beobachtbarer Bewegungen dargestellt, während sich in der zweiten Hälfte einer Neurowissenschaft der Beweggründe angenähert werden soll.

Ansätze, die sich im ersten Teil finden, widmen sich vornehmlich einzelnen Körperbewegungen und ihren Implementationen in Muskeln, peripherem und zentralem Nervensystem (z. B. die so genannte *motor neuroscience*). Die Spanne reicht dabei von der biophysikalischen/biomechanischen und der zellbiologischen Erforschung einzelner Reflexbogen bis zur Untersuchung der hirnbasierten Steuerung komplexer und flexibler Bewegungsmuster. Diese Forschungsrichtung ermöglicht dabei auch die Integration von Ergebnissen aus Tierstudien. Ein Abriss dieser (zell- und systemfokussierten) neurowissenschaftlichen Herangehensweise an Handlungen in Form extern beobachtbarer Körperbewegungen soll im ersten Teil dieses Kapitels dargestellt werden.

Andererseits gilt: Um sich in der neurowissenschaftlichen Erforschung von Handlungen dem Begriff anzunähern, wie er in der Philosophie oder in rechts- und sozialwissenschaftlichen Kontexten diskutiert wird und der neben extern beobachtbaren auch mentale Aspekte menschlicher Handlungen wesentlich in Betracht zieht, benötigt die Neurowissenschaft stärkere Einflüsse psychologischer, kognitions-wissenschaftlicher und (anderer) sozio-kultureller Disziplinen. Solche Ansätze, die zuerst unter dem Begriff der *kognitiven Neurowissenschaften* gefasst wurden, finden sich im zweiten Teil dieses Beitrages. Sie haben besonders von der Erfindung und Weiterentwicklung bildgebender Verfahren gegen Ende des

20. Jahrhunderts profitiert. Klassische neurowissenschaftliche Methoden um die funktionelle Organisation des Gehirns zu erforschen waren vor allem invasive Studien an Tieren (z. B. durch Zellaufleitung) sowie die Läsionsmethode, bei der Verhalten oder psychologische Phänomene in Patienten (oder ebenfalls in Tieren) mit lokalisierten Verletzungen im Gehirn gemessen wurden. Nicht-invasive Messmethoden menschlicher Hirnaktivierung gab es seit Anfang des 20. Jahrhunderts v. a. in Form der Elektroenzephalographie (EEG), die zwar eine hohe zeitliche Charakterisierung von durch Hirnaktivierung ausgelösten Spannungsveränderungen ermöglichte, aber wenig präzise Aussagen zu deren räumlicher Verteilung machen konnte. Auch einige erste Versuche der fokalen Stimulation des Gehirns – bei geöffneter oder geschlossener Schädeldecke – hatte es bereits gegeben, doch ob die so hervorgerufenen Aktivitätsmuster natürlicher Aktivierung entsprachen, war unklar. So konnte man z. B. mittels transkranieller Magnetstimulation (TMS) über der Schädeldecke Hirnareale in ihrer elektrischen Aktivität beeinflussen. Je nach Dauer und Intensität der TMS konnten diese aktiviert werden oder aber über ihre Deaktivierung eine kurzzeitige, künstliche Läsion hervorgerufen werden. Die neueste Erweiterung des neurowissenschaftlichen »Werkzeugkastens« sind aber die bildgebenden Verfahren, wie die Einzelphotonen-Emissionscomputertomographie, die Positronen-Emissionstomographie und vor allem die Magnetresonanztomographie (MRT), die die wenig- oder nicht-invasive Messung von Hirnstruktur und Hirnfunktion im lebenden Organismus ermöglichen. Die MRT basiert auf dem Prinzip, dass unterschiedliche Gewebearten unterschiedliche magnetische Eigenschaften haben. In einem starken magnetischen Feld werden durch Radiowellen Wasserstoffkerne im Körper und besonders im Gehirn angeregt und die Zeit ihrer Rückkehr zum Normalzustand gemessen. Dadurch ist es auch möglich, lokale Durchblutungs- oder Stoffwechseländerungen abzubilden, die mit neuronaler Aktivität in Zusammenhang stehen. Die Methode der funktionellen MRT (fMRT) erlaubt also die indirekte und nicht-invasive Messung von Hirnaktivität im lebenden Organismus (z. B. Huettel/Song/McCarthy 2009). Mittels dieser bildgebenden Methoden und besonders mittels fMRT konnte in den letzten Jahrzehnten mit neuer Präzision versucht werden, Hirnaktivität mit beobachtbarem Verhalten und psychologischen Prozessen in Verbindung zu bringen.

Trotz vieler Fortschritte haben die kognitiven Neu-

rowissenschaften jedoch in den letzten Jahren zunehmend die Erkenntnis gewonnen, dass es unzureichend ist, die Komplexität menschlichen Handelns aus pur kognitiver Sichtweise, in einzelnen Versuchspersonen und in kurzfristigen, laborbasierten Experimenten zu erforschen. So wurde der Kognitionsbegriff erweitert und verstärkt affektive, soziale sowie kulturelle Dimensionen als Messparameter aufgenommen. Um diese Erweiterung kenntlich zu machen, entstanden die Disziplinen der »sozial-kognitiv-affektiven Neurowissenschaften« (deren Akronym in der englischen Entsprechung »social-cognitive-affective neurosciences«, SCAN, recht passend auf ihr hauptsächliches Messgerät, den fMRT-»Scanner«, hinweist) sowie die »kulturellen Neurowissenschaften«. Erstere bezeichnen umfassend alle neurowissenschaftlichen Experimente an (vornehmlich gesunden) Menschen, bei denen versucht wird, biologische und psychologische Prozesse unter Berücksichtigung sozialer Einflüsse in Verbindung zu bringen (Lieberman 2007). Dabei werden auch vermehrt Versuchsaufbauten genutzt, bei denen zwei oder mehr Versuchspersonen gleichzeitig teilnehmen, um so soziale Faktoren direkt im Labor testen zu können. Die »kulturelle Neurowissenschaft« führt dann Experimente aus den SCAN an Stichproben mit verschiedenen kulturellen Hintergründen durch, um kulturelle Einflüsse auf menschliches Handeln und deren Entsprechungen in den menschlichen Nervensystemen messen zu können (Han et al. 2013).

Ähnlich wie in der Psychologie existiert (noch) keine spezifische Unterdisziplin der Neurowissenschaften, die sich explizit mit menschlichen Handlungen befasst. Eine Annäherung an eine Neurowissenschaft der Handlungen, die mentale Aspekte menschlichen Verhaltens gebührend in Betracht zieht, bietet der Blick in die Neurowissenschaft der Entscheidungsfindung (engl. *decision neuroscience*), die das ähnlich komplexe und stark überlappende Phänomen menschlicher Entscheidungen neurowissenschaftlich untersucht. Ein Überblick über eher mentale Aspekte menschlicher Handlungen, unter anderem über Einsichten aus der Neurowissenschaft der Entscheidungsfindung, wird im zweiten Teil dieses Kapitels gegeben.

Reflexe und Bewegungen

Das zentrale Nervensystem des Menschen, bestehend aus Gehirn und Rückenmark, integriert Sinnesreize, koordiniert die körperliche Bewegung und reguliert

das Innenleben des Organismus. Es besteht aus Nervengewebe, insbesondere aus Nervenzellen oder Neuronen und Stütz- oder Gliazellen. Über das periphere Nervensystem erfolgt der Austausch von Informationen zwischen dem zentralen Nervensystem und dem Rest des Körpers, z. B. den Armen und Beinen. Nervenzellen dienen der Weiterleitung von Information in Form elektrischer Impulse, so genannter Aktionspotentiale. Eine typische Nervenzelle besteht aus einem Zellkörper, mehreren Dendriten zur Aufnahme der Impulse von anderen Neuronen und einem Axon zur Weiterleitung von Impulsen. Ein *Rezeptor* ist eine Sinneszelle, in der bestimmte chemische oder physikalische Reize aus der Umgebung oder dem Inneren des Körpers in eine Form überführt werden, die von Nervenzellen verarbeitet werden kann. Beispielsweise wird in einer Muskelspindel der Dehnungszustand eines Muskels erfasst und mit Hilfe von Nervenfasern in Aktionspotentiale übersetzt. *Effektoren*, im Gegenzug, sind Zellen oder Zellverbände, in denen auf einen neuronalen Impuls hin ein Effekt hervorgebracht wird: z. B. eine Muskelfaserzelle, in der bei einem elektrischen Impuls eine aktive Verkürzung eines Muskels bewirkt wird.

Reflexe sind schnelle, unwillkürliche und gleichartige Reaktionen des Körpers auf bestimmte Reize. Reflexe werden durch Nervenzellen vermittelt und können angeboren oder erlernt sein. Ein *Reflexbogen* ist die kürzeste Verbindung zwischen Rezeptoren und Effektoren über Nervenzellen. Dabei wird in einem Rezeptor ein auslösender Reiz registriert, in Form elektrischer Impulse von einem aufsteigenden Neuron zu einem spezifischen Verarbeitungszentrum (z. B. im Rückenmark) weitergeleitet, dort gegebenenfalls verschaltet und an ein absteigendes Neuron »übergeben«, welches diesen Impuls an einen Effektor weiterleitet, der dann, z. B. durch einen Muskel, eine körperliche Bewegung ausführt. Ein Beispiel für einen Reflex ist der Kniesehenreflex. Dabei werden durch einen kurzen Schlag auf die entspannte Muskelsehne knapp unterhalb des Knies Muskelspindeln angeregt. Über einen im Rückenmark verschalteten Reflexbogen kommt es zu einer kurzzeitigen Streckbewegung im Kniegelenk. Der Sinn derartiger Muskelreflexe besteht darin, bei plötzlichen Einflüssen (z. B. bei Stößen oder Stolpern) durch schnelle Gegenregulation (innerhalb von 20–40 ms) z. B. ein Stürzen zu vermeiden. Bei solch einem monosynaptischen, angeborenen Reflex kommt es nicht zu Habituation, d. h. die Reflexantwort bleibt auch bei wiederholter Reizung gleich stark bestehen. Solche stereotypen Reaktionsweisen er-

möglichen schnelles Reagieren in relativ konstanten Lebensbedingungen. Unsere Umwelt ist aber inhärent dynamisch, erfordert also flexibleres Verhalten. Dabei hilft uns das Gehirn.

Die Rolle des Gehirns beim Handeln

Vom Gehirn gesteuerte Reaktionen sind grundsätzlich langsamer, ermöglichen dafür aber angepassteres Verhalten. Zunächst müssen Sinneseindrücke durch aufsteigende Nervenbahnen an das Gehirn weitergeleitet werden (dies ist übrigens auch beim Kniesehenreflex der Fall, auch wenn das Gehirn nicht unmittelbar an der Reflexantwort beteiligt ist). Diese Reize werden in der Großhirnrinde des Gehirns (Cortex) sowie in subcortikalen Arealen verarbeitet und in eine angemessene Reaktion übersetzt. Obwohl die jeweils beteiligten Hirnregionen in Abhängigkeit der Sinneseindrücke und der Verhaltensantwort variieren, gibt es einige Areale, die generell an der Planung und Ausführung von Bewegungen beteiligt sind. Diese befinden sich vornehmlich im frontalen, prämotorischen und motorischen Cortex, in den Basalganglien und im Kleinhirn (für eine Übersicht vgl. Hommel/Nattkemper 2011, Kap. 2). Jede Komponente dieser Funktionsschleife trägt zu komplexen Bewegungsmustern bei, doch der prämotorische Cortex spielt eine maßgebliche Rolle bei der Ausführung fein abgestimmter Bewegungen, die bestimmte Effekte erzielen oder Ereignisse herbeiführen sollen.

Der primär-motorische Cortex (M1) grenzt in beiden Hirnhälften direkt an den ähnlich aufgebauten primär-somatosensorischen Cortex (S1). Seine Funktion besteht aus der Ausführung von Bewegungen, wobei vornehmlich die Effektoren der kontralateralen Körperseite kontrolliert werden. Im M1 (wie im S1) existiert eine systematische aber verzerrte Repräsentation des Körpers, in der benachbarte Körperteile nebeneinander angeordnet sind (eine sog. *somatotope Karte*). Durch neuronale Aktivität im »Handareal« des rechten M1 kann also die linke Hand gesteuert werden.

In anteriorer Richtung angrenzend befindet sich der prämotorische Cortex, dessen medialer Anteil als supplementär-motorisches Areal (SMA) bezeichnet wird. Im Austausch mit Kleinhirn und Basalganglien spielen der prämotorische Cortex und besonders das SMA eine wichtige Rolle bei der Vorbereitung komplexer Bewegungsmuster, d. h. bei der Selektion, Planung und Sequenzierung von Körperbewegungen.

Studien mit dauerhaften oder kurzzeitigen SMA-Läsionen in Patienten bzw. mittels TMS fanden entsprechende Defizite z. B. in Form erhöhter Fehlerraten bei der Reproduktion von Rhythmen aus dem Gedächtnis. Auch eine Vielzahl von Tierversuchen und Bildgebungs-Studien implizieren das SMA in der Integration von Bewegungsmustern und ihren Konsequenzen – einer maßgeblichen Funktion zur Ausführung zielgerichteter Handlungen. In einem typischen Versuchsaufbau lernen Probanden z. B. durch Tastendruck bestimmte Töne zu produzieren. Wenn diese Töne den Probanden später vorgespielt werden, kann Aktivität im auditorischen Cortex, dem Hippocampus (einer für das Gedächtnis wichtigen Hirnstruktur) und dem SMA gemessen werden. Neben dieser Funktion der Handlungseffektintegration scheint das SMA auch für bestimmte Aspekte des Erlebens von Intentionalität eine Rolle zu spielen. So wurde relativ erhöhte Aktivierung im SMA gefunden (a) bei selbst initiierten im Vergleich zu reizinduzierten Bewegungen, aber auch (b) wenn die Aufmerksamkeit auf die eigenen Intentionen gelenkt wird im Vergleich zu wenn die Aufmerksamkeit auf externe Reizbedingungen gelenkt wird (vgl. Hommel/Nattkemper 2011).

Um Bewegungsabläufe hinsichtlich ihrer Konsequenzen auszuwählen, bevor sie ausgeführt werden, erhält das SMA Informationen von Kleinhirn und Basalganglien. Das Kleinhirn befindet sich unterhalb des Großhirn-Hinterhauptlappens. Obwohl es nur etwa ein Zehntel der Masse des Großhirns besitzt, weist es eine höhere Zelldichte und eine stärkere Rindenfaltung als dieses auf. Das Kleinhirn erhält über aufsteigende Nervenbahnen im Rückenmark konstant propriozeptive Informationen über Lage oder Stellung einzelner Körperteile zueinander und im Raum. Zudem bestehen Verbindungen des Kleinhirns zu nahezu allen Regionen der Großhirnrinde. Menschen oder Tiere mit Schädigungen des Kleinhirns zeigen Probleme bei der Feinabstimmung von Bewegungsabläufen, so genannte ataktische Bewegungsstörungen. Beispielsweise sind dann Zeigebewegungen bei geschlossenen Augen durch zeitliche und räumliche Ungenauigkeiten häufig unter- oder überschießend. Die Funktion des Kleinhirns besteht aus der Koordination von Bewegungsabläufen durch die Vorhersage sensorischer Konsequenzen von Bewegungen, womit es auch an der Kontrolle motorischen Lernens beteiligt ist (vgl. Hommel/Nattkemper 2011).

Als Basalganglien wird ein Verbund subkortikaler Kerne bezeichnet, der Nucleus caudatus und Putamen (zusammen auch als ›Striatum‹ bezeichnet), Globus

pallidus, Substantia nigra und Nucleus subthalamicus umfasst. Ebenso wie das Kleinhirn sind die Basalganglien an der Koordination der Ausführung und des Erwerbs von Bewegungsabläufen beteiligt. Ein zentraler Aspekt dieser Rolle findet darüber statt, dass die Basalganglien Dopamin produzieren. Dieser wichtige Botenstoff der Erregungsübertragung zwischen Nervenzellen moduliert zahlreiche kognitive und motorische Prozesse. Schädigungen der Basalganglien, wie sie z. B. bei der Parkinson- oder Huntington-Krankheit auftreten, führen z. B. zu verlangsamt aber auch zu unwillkürlichen, rhythmisch-abgehackten Bewegungen (Tremor). Diese Störungen der Willkürmotorik werden dadurch erklärt, dass Schädigungen in den Basalganglien zu einer dopaminergen Fehlregulation führen (vgl. Hommel/Nattkemper 2011). Dopaminerge Funktionsschleifen in den Basalganglien haben nicht nur einen Einfluss auf die direkte Bewegungssteuerung, sondern sind auch an generellem Belohnungslernen maßgeblich beteiligt. In einer einflussreichen Serie von Affen-Experimenten konnte gezeigt werden, dass dopaminerge Neurone in den Basalganglien die Vorhersage des Erfolgs einer Handlung kodieren (Schultz/Dayan/Montague 1997). In fMRT-Studien konnte gezeigt werden, dass ähnliche Vorhersagemechanismen auch in den Basalganglien beim Menschen aktiv sind (z. B. Hare et al. 2008).

Das Gehirn als Vorhersagemaschine

Um zielgerichtet handeln zu können, müssen alternative Bewegungsabläufe zur Verfügung stehen, deren wahrscheinliche Konsequenzen (vor der tatsächlichen Ausführung) vorhergesagt werden müssen. Das SMA, das Kleinhirn und die Basalganglien sind daran beteiligt, die Vorhersage zu ermöglichen und zu verfeinern, um das bestmögliche Bewegungsmuster auszuwählen, zu planen und zu initiieren. Erfolgreiches Verhalten hängt also maßgeblich von der Fähigkeit ab, Handlungseffekte gut vorherzusagen, um die bestmögliche Handlungsalternative auswählen zu können. Dies gilt bei der motorischen Kontrolle kurzzeitiger Bewegungsabläufe, bei der zusätzlich zu einem Motorkommando eine so genannte Efferenzkopie erstellt wird, die die wahrscheinlichen sensorischen Konsequenzen einer Bewegung vorhersagt (s. Kap. VI.47). Diese Vorhersage wird dann jeweils mit dem tatsächlichen momentanen Zustand verglichen und dadurch ein Schätzfehler (*prediction error*) berechnet, den es zu minimieren gilt (Wolpert/Ghahramani/Jordan 1995).

Solch eine Vorwärtsmodellierung erleichtert die motorische Kontrolle und ermöglicht effektive und geschmeidige Bewegungsabläufe (vgl. Hommel/Nattkemper 2011).

Das Prinzip der Vorhersage und der Minimierung des Schätzfehlers, um einen gewünschten (Soll-)Zustand in einen tatsächlichen (Ist-)Zustand zu überführen, lässt sich auf andere Zeitskalen und neurowissenschaftliche Forschungsthemen erweitern. Es gibt prominente Versuche in den Kognitions- und Neurowissenschaften, das Gehirn prinzipiell als (hierarchische) Vorhersagemaschine zu verstehen, welche konstant versucht, Überraschung (alternativ: den Schätzfehler, Entropie oder freie Energie) zu minimieren (Friston 2010; Clark 2013). Dieses *free energy principle* (alternativ: *predictive coding* oder *Bayesian brain* Hypothese) geht u. a. auf Ideen von Hermann von Helmholtz zurück. Es wird angenommen, dass in einer vielschichtigen Organisation auf jeder »Ebene« versucht wird, eingehende sensorische Informationen mit »top-down« Vorhersagen oder Erwartungen abzugleichen. Der entstehende Schätzfehler informiert dann die Vorhersage auf der nächst tieferen Ebene, wobei grundsätzlich versucht wird, den Schätzfehler zu minimieren (Friston 2010). In seiner Abstraktheit und dank seiner mathematischen Formulierbarkeit lässt sich dieses Prinzip sowohl auf die Verschaltungen in Zellverbänden (z. B. Bastos et al. 2012) wie auf psychologische Erwartungen im Rahmen der Entscheidungsfindung (z. B. Hare et al. 2008), auf sensomotorische Integration bei der Handlungskontrolle (s. o.), aber auch auf größer skalierte Phänomene wie die Entwicklung eines einzelnen Menschen über die Lebensspanne oder gar die gesamte Evolution des Lebens anwenden (Friston 2013). Es besteht die Hoffnung, dass das *free-energy principle* eine Grundstruktur bietet, anhand derer sich die unterschiedlichen neurowissenschaftlichen Forschungsergebnisse von der Zell- bis zur »kulturellen Neurowissenschaft« integrieren lassen (Friston 2010). Es ist jedoch noch nicht klar, ob sein Geltungsbereich nicht allzu weit gefasst ist, um (neuro-)wissenschaftlich hilfreich zu sein.

Duale Modelle psychischer Phänomene

Bewegungen und Bewegungsmuster entstehen also aus Funktionsschleifen, die, je weniger Nervenzellen involviert sind, zwar schneller, aber auch unflexibler sind. So wird bei einfacheren Reflexbogen das Gehirn

zwar informiert, aber die Verschaltungen im Rückenmark vollzogen. Komplexere und flexiblere Bewegungsmuster, wie sie auch nötig sind, um kurz- oder längerfristige Ziele zu verfolgen, werden im Gehirn geplant und initiiert.

Auch dort variiert die Verarbeitung je nach Situation: In einer Gefahrensituation, die zügiges Handeln erfordert, werden eingehende Informationen sehr schnell von basalen Hirnregionen (wie z. B. der Amygdala, s. u.) ausgewertet und Impulse für eine Motorantwort direkt an die Muskeln geleitet. Wenn sich z. B. beim Fahrradfahren plötzlich eine Autotür vor einem öffnet, ermöglicht es uns der »schnelle Verarbeitungsweg« unter Beteiligung vieler Muskeln und Bewegungsmuster, der Tür auszuweichen. Andere Situationen dagegen erfordern kein schnelles, dafür aber komplexes und flexibles Verhalten. In diesem Fall werden die Einflüsse der Großhirnrinde, besonders des präfrontalen Cortex stärker. Dieser »lange Verarbeitungsweg« ermöglicht besonders kontrollierte Reaktionen. Dieses ist z. B. bei der Entscheidungsfindung der Fall (s. u.).

Als Beispiel für solche zweifachen Verarbeitungswege soll hier die Amygdala genannt werden. Diese subcortikale Struktur im medialen Teil des Schläfenlappens wurde klassischerweise mit der Bewertung des Gefahrenpotenzials externer Reize und der Angstverarbeitung in Verbindung gebracht. Es wird jedoch zunehmend klar, dass ihr eine generellere Rolle bei der Beurteilung von Sinnesindrücken auf ihre Verhaltensrelevanz zukommt (LeDoux 2007). Dazu ist sie an (mindestens) zwei Verarbeitungswegen beteiligt: einem schnelleren, der Signale nicht erst über die Großhirnrinde, sondern direkt vom Thalamus zur Amygdala schickt, sowie an einem langsameren, der den vollen Weg über die visuellen kortikalen Areale nimmt (z. B. Garrido et al. 2012).

Solche parallel stattfindenden, aber unterscheidbaren Prozesse, Systeme oder Verarbeitungswege werden mehreren menschlichen Funktionen zugrunde gelegt. Es wird jeweils ein impliziter, automatischer und schnellerer sowie ein expliziter, kontrollierter und langsamerer Verarbeitungsweg angenommen. Eine Vielzahl von Phänomenen (z. B. Lernen, Lesen oder Entscheiden) wird in der Psychologie anhand solcher (*dual-process*, *dual-system* oder *dual-route*) Modelle aufgefasst, die auch Eingang in die SCAN gefunden haben. In einer einflussreichen Übersichtsarbeit versuchte Lieberman (2007), anhand von fMRT-Resultaten das »reflexartige« (*reflexive*) und das »reflektierte« (*reflective*) System zu unterscheiden.

Während eine Reihe von Hirnregionen den jeweiligen Systemen zugeordnet wurde – und dabei den oben genannten motorischen Arealen nur wenig Beachtung geschenkt wurde – so sollen exemplarisch die Amygdala und der ventromediale präfrontale Cortex (vmPFC) für das reflexartige und weite Teile des restlichen Präfrontalcortex für das reflektierte System genannt werden (vgl. Abb. 1 in Lieberman 2007 für Details).

In der gleichen Arbeit schlägt Lieberman eine weitere Zweiteilung zentraler Hirnfunktionen vor, die relevant für eine neurowissenschaftliche Betrachtung menschlicher Handlungen sein könnte: Er unterscheidet zwischen intern-fokussierenden und extern-fokussierenden Prozessen sozialer Kognition. Mit »intern-fokussierend« sind dabei mentale Prozesse gemeint, die sich auf das eigene oder das Innenleben einer anderen Person konzentrieren – beispielsweise auf Gedanken und Gefühle, also auch auf Intentionen. »Extern-fokussierend« bezieht sich auf äußerlich sichtbare Merkmale oder Aktionen, die durch die Sinnesorgane wahrgenommen und als Teil der materiellen Welt erlebt werden. Lieberman schlägt vor, dass extern-fokussierende psychische Funktionen eher mit einem lateralen fronto-temporo-parietalen Netzwerk verknüpft sind, intern-fokussierende Prozesse hingegen ein mediales fronto-parietales Netzwerk umfassen (vgl. Abb. 3 in Lieberman 2007). Auch wenn diese Zweiteilung reichlich grob scheint, so ist es ein relevanter Gedanke für eine neurowissenschaftliche Betrachtung menschlicher Handlungen, dass sich extern beobachtbare und interne/erschlossene Aspekte menschlichen Funktionierens oder Handelns im Gehirn unterscheiden lassen könnten.

Eine Annäherung daran, wie mentale Aspekte menschlichen Handelns neurowissenschaftlich erforscht werden können, bietet ein Blick auf die Neurowissenschaft der Entscheidungsfindung, die im Folgenden kurz eingeführt werden soll.

Entscheidungen aus neurowissenschaftlicher Sicht

Die Neurowissenschaft der Entscheidungsfindung ist ein stark wachsendes und interdisziplinär geprägtes Forschungsgebiet. Ursprünglich wurden Entscheidungen aus verschiedenen Disziplinen isoliert betrachtet. Wirtschaftswissenschaftler entwickelten formale Entscheidungsmodelle, in denen uneingeschränkte Rationalität angenommen wurde (vgl. von Neumann/

Morgenstern 1947), Neurowissenschaftler untersuchten stark reduzierte Entscheidungsprozesse anhand von Tierexperimenten (vgl. Newsome/Britten/Movshon 1989) und Psychologen erforschten z. B., wie die Entscheidungen von Menschen unbewusst beeinflusst werden können (vgl. Kahneman/Slovic/Tversky 1982). Insbesondere diese drei Gebiete laufen in der heutigen Forschung zusammen, um die Entscheidungsfindung ganzheitlich zu verstehen. Dabei ist das Ziel, eine Theorie zu entwickeln, die sich mathematisch formalisieren lässt, mit empirischen Verhaltenseffekten vereinbar ist und für die neuronale Prozesse nachgewiesen werden können.

Der Prozess der Entscheidungsfindung wird dazu typischerweise in vier verschiedene Phasen unterteilt (Rangel/Camerer/Montague 2008):

1. Repräsentation: Welche Entscheidungsalternativen stehen für das aktuelle Problem zur Auswahl?
2. Bewertung: Wie wertvoll sind die Entscheidungsalternativen unter Berücksichtigung der möglichen positiven und negativen Konsequenzen?
3. Vergleich: Welche Entscheidungsalternative hat den höchsten Wert?
4. Evaluation: Sind die erwarteten Konsequenzen eingetreten oder müssen die Bewertungen für zukünftige Entscheidungen korrigiert werden?

Neurowissenschaftliche Forschung wurde hauptsächlich für die Phase der Bewertung betrieben. Ein besonders robuster und vielfach replizierter Befund ist dabei, dass die Hirnaktivität im vmPFC mit dem subjektiven Wert einer Entscheidungsmöglichkeit korreliert (vgl. Rangel/Clithero 2013). Dementsprechend kennzeichnet eine starke Aktivierung in dieser Region, dass eine Option von der Person besonders gut bewertet wird. Beim Menschen konnte dieser Effekt in fMRT-Studien für verschiedenste Entscheidungen nachgewiesen werden, etwa für Entscheidungen zu Nahrungsmitteln, Gegenständen, Musik oder in Glücksspielen. Außerdem konnte gezeigt werden, dass neuronale Schäden in dieser Region zu Beeinträchtigungen bei Entscheidungen führen und dass der Effekt auch bei Zellableitungen in Affenexperimenten gefunden werden kann. Diese Befunde legen die Theorie nahe, dass die Informationsverarbeitung im Gehirn im vmPFC zusammenläuft, um Bewertungen von Entscheidungsmöglichkeiten zu verarbeiten.

Es gibt viele verschiedene Faktoren, die in ein solches Bewertungssignal mit einfließen können. Ein Beispiel dafür ist das Phänomen der Selbstkontrolle. Wenn man etwa überlegt, ob man sich im Café eine

Schokoladentorte bestellt, dann kann zunächst der gute Geschmack der Torte zu einer hohen Bewertung führen. Bei genauerer Betrachtung spielen jedoch auch die langfristigen Konsequenzen für die Gesundheit eine Rolle. So sollte man vielleicht besser auf sein Gewicht achten und einen Salat bestellen. Durch Selbstkontrolle sind Menschen dazu in der Lage, die zunächst gute Bewertung der Torte willentlich zu regulieren, um Entscheidungen zu treffen, die auch langfristig gesehen optimal sind.

Eine Studie von Hare/Camerer/Rangel (2009) unterstützt die Theorie, dass Selbstkontrolle im Gehirn durch eine Regulation des vmPFCs durch den dorso-lateralen präfrontalen Cortex (dlPFC) implementiert ist. Während die Probanden im MRT-Scanner lagen, mussten sie für eine Reihe von Nahrungsmitteln (z. B. Schokolade, Äpfel oder Kartoffelchips) angeben, wie gerne sie diese Produkte jetzt konsumieren würden. Jedes dieser Produkte mussten die Probanden zuvor in den Bereichen Geschmack und Gesundheit bewerten. So ergab sich, dass manche Entscheidungen der Probanden Selbstkontrolle verlangten – z. B. bei Nahrungsmitteln mit einer hohen Geschmacks- und einer niedrigen Gesundheits-Bewertung. Andere Entscheidungen benötigten jedoch keine Selbstkontrolle – wenn z. B. sowohl der Geschmack als auch die Gesundheit hoch bewertet wurden.

Im Einklang mit vorherigen Experimenten fanden die Forscher, dass das Signal im vmPFC mit der Gesamtbewertung des Produkts korrelierte. Dieses Ergebnis fand man sowohl bei Probanden, deren Entscheidungen maßgeblich vom Geschmack abhingen, als auch bei Probanden, die hauptsächlich nach Gesundheit entschieden hatten. Erstaunlicherweise hatten die Gesundheitsbewertungen allerdings einen größeren Einfluss auf die Aktivität im vmPFC, wenn der dlPFC stärker aktiv war. Die Forscher folgerten daraus, dass der dlPFC die Aktivität im vmPFC regulieren kann, um auch langfristige Konsequenzen in Bewertungssignale mit einfließen zu lassen.

Ein weiterer wichtiger Aspekt der Entscheidungsfindung ist der Vergleich von Bewertungen. Für diesen Prozess wurde ein formales Modell entwickelt, das so genannte »Drift-Diffusion-Modell« (Smith/Ratcliff 2004). In diesem Modell gibt es eine Entscheidungsvariable, die im Laufe des Entscheidungsprozesses dynamisch steigen oder fallen kann. Die Variable steigt, wenn Informationen aufgenommen werden, die für eine Option A sprechen, und fällt, wenn Informationen für die alternative Option B sprechen. Der Prozess verläuft solange, bis eine obere oder untere Schwelle

überschritten ist. Ist die obere Schwelle erreicht, sagt das Modell die Entscheidung für Option A voraus, im Fall der unteren Schwelle entsprechend Option B.

Das Modell basiert auf einem einfachen Prinzip, doch es hat sich gezeigt, dass es mit erstaunlich hoher Treffsicherheit sowohl Entscheidungen als auch die dazu benötigte Zeit vorhersagen kann. Das Modell wird auch durch Ergebnisse aus der Hirnforschung unterstützt. So hat sich gezeigt, dass eine Region im intraparietalen Cortex sich analog zu der vom Modell postulierten Entscheidungsvariable verhält (vgl. Rangel/Clithero 2013).

Zusammenfassung

In diesem Kapitel sollte ein Überblick über klassische neurowissenschaftliche Ansätze gegeben werden, die sich den extern beobachtbaren Aspekten menschlicher Handlungen widmen und die Rolle des zentralen Nervensystems bei der Planung, Ausführung und Kontrolle von Körperbewegungen untersuchen. In der zweiten Hälfte des Kapitels sollte verstärkt auf die neurowissenschaftliche Erforschung mentaler Prozesse eingegangen werden, wie sie für einen vollständigeren Handlungsbegriff wesentlich sind.

Anhand von Reflexbogen sind Bewegungen ohne Gehirn möglich. Sobald Bewegungsabläufe jedoch komplexer und flexibler werden, wird das Gehirn (Großhirn und Kleinhirn) essenziell. Es bestehen häufig doppelte Verarbeitungswege, so dass komplexeres Verhalten automatische und schnelle sowie kontrollierte und flexible Anteile besitzt. Zielgerichtetes Verhalten benötigt Bewegungsalternativen mit entsprechenden Konsequenzvorhersagen. Das Verständnis vom Gehirn als Vorhersagemaschine, das konstant mit der Minimierung des Schätzfehlers befasst ist, bietet die Möglichkeit, beobachtbare und mentale Aspekte menschlichen Handelns zu integrieren.

Der abschließende Überblick über die Neurowissenschaft der Entscheidungsfindung soll ein Beispiel bieten für eine integrative neurowissenschaftliche Herangehensweise an ein komplexes menschliches Phänomen, das einen wichtigen Beitrag zu menschlichen Handlungen liefert.

Literatur

- Bastos, Andre M./Usrey, W. Martin/Adams, Rick A./Mangun, George R./Fries, Pascal/Friston, Karl J.: Canonical Microcircuits for Predictive Coding. In: *Neuron* 76/4 (2012), 695–711.
- Clark, Andy: Whatever Next? Predictive Brains, Situated Agents, and the Future of Cognitive Science. In: *Behavioral and Brain Sciences* 36/3 (2013), 181–204.
- Friston, Karl J.: The Free-Energy Principle: A Unified Brain Theory? In: *Nature Reviews Neuroscience* 11/2 (2010), 127–138.
- Friston, Karl J.: Life as We Know It. In: *Journal of The Royal Society Interface* 10/86 (2013), 20130475.
- Garrido, Marta I./Barnes, Gareth R./Sahani, Maneesh/Dolan, Raymond J.: Functional Evidence for a Dual Route to Amygdala. In: *Current Biology* 22/2 (2012), 129–134.
- Han, Shihui/Northoff, Georg/Vogeley, Kai/Wexler, Bruce E./Kitayama, Shinobu/Varnum, Michael E.: A Cultural Neuroscience Approach to the Biosocial Nature of the Human Brain. In: *Annual Review of Psychology* 64 (2013), 335–359.
- Hare, Todd A./Camerer, Colin F./Rangel, Antonio: Self-Control in Decision-Making Involves Modulation of the vmPFC Valuation System. In: *Science* 324/5927 (2009), 646–648.
- Hare, Todd A./O'Doherty, John/Camerer, Colin F./Schultz, Wolfram/Rangel, Antonio: Dissociating the Role of the Orbitofrontal Cortex and the Striatum in the Computation of Goal Values and Prediction Errors. In: *The Journal of Neuroscience* 28/22 (2008), 5623–5630.
- Hommel, Bernhard/Nattkemper, Dieter: *Handlungspsychologie. Planung und Kontrolle intentionalen Handelns*. Berlin 2011.
- Huettel, Scott A./Song, Allen W./McCarthy, Gregory: *Functional Magnetic Resonance Imaging*. Sunderland, Mass. 2009.
- Kahneman, Daniel/Slovic, Paul/Tversky, Amos (Hg.): *Judgment under uncertainty: Heuristics and Biases*. Cambridge 1982.
- LeDoux, Joseph: The Amygdala. In: *Current Biology* 17/20 (2007), R868–R874.
- Lieberman, Matthew D.: Social Cognitive Neuroscience: A Review of Core Processes. In: *Annual Review of Psychology* 58 (2007), 259–289.
- Newsome, William T./Britten, Kenneth H./Movshon, J. Anthony: Neuronal Correlates of a Perceptual Decision. In: *Nature* 341/6237 (1989), 52–54.
- Rangel, Antonio/Clithero, John A.: The Computation of Stimulus Values in Simple Choice. In: Paul Glimcher/Ernst Fehr (Hg.): *Neuroeconomics. Decision-Making and the Brain*. Amsterdam 2013, 125–148.
- Rangel, Antonio/Camerer, Colin/Montague, P. Read: A Framework for Studying the Neurobiology of Value-Based Decision Making. In: *Nature Reviews Neuroscience* 9 (2008), 545–556.
- Schultz, Wolfram/Dayan, Peter/Montague, P. Read: A Neural Substrate of Prediction and Reward. In: *Science* 275/5306 (1997), 1593–1599.
- Smith, Philip L./Ratcliff, Roger: Psychology and Neurobiology of Simple Decisions. In: *Trends in Neurosciences* 27 (2004), 161–168.
- von Neumann, John/Morgenstern, Oskar: *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton 1947.
- Wolpert, Daniel M./Ghahramani, Zoubin/Jordan, Michael I.: An Internal Model for Sensorimotor Integration. In: *Science* 269/5232 (1995), 1880–1882.
- Michael Gaebler / Lena M. Paschke / Amadeus Magrabi