

# Der Zufall als kreatives Element in Gehirn und Verhalten

BJÖRN BREMBS UND MARTIN HEISENBERG

Allzu häufig wird der Zufall als chaotischer, destruktiver Faktor aufgefasst, der die Ordnung der Natur stört. Schon in der Diskussion der biologischen Evolution hat diese negative Einstellung gegenüber dem Zufall Skepsis genährt. Aber gegenüber Darwins Theorie ist die positive Rolle des Zufalls inzwischen weitgehend anerkannt. In seinem berühmten Buch "Zufall *und* Notwendigkeit" schreibt z.B. Jacques Monod (1974), wie essentiell das Zusammenspiel von Zufall und Gesetzmäßigkeiten für die Evolution ist. Ohne den Zufall gäbe es keine Lebewesen. Schon für ihre Entstehung war er unentbehrlich, für die Entstehung ihrer Teil-Autonomie, des 'Innen' und 'Außen', des *Selbst*. Nicht alle Ursache-Wirkungsketten in einem Lebewesen kommen notwendigerweise von außen. Manche beginnen und enden im Lebewesen. Ohne den Zufall könnte die Teil-Autonomie weder entstehen noch sich erhalten. Zufall generiert Vielfalt, Zufall erlaubt die Möglichkeiten des Zustandsraumes zu erforschen. Die Gesetzmäßigkeiten bewirken, dass die besten Versuche erhalten bleiben. Kreative Zufallsprozesse kommen überall in der belebten Natur vor. Auch an vielen Stellen der modernen Zivilisation bedient der Mensch sich ihrer mit Gewinn. z.B. im Produktdesign, in der Kryptografie, der Robotik oder in Computersimulationen.

Erstaunlicherweise hat sich die Neurobiologie lange Zeit schwer getan dem Zufall eine positive Rolle in ihrem Fachgebiet zuzugestehen. Verhalten betrachtete man als von Umweltreizen ausgelöst, neuronale Aktivität hatten Hodgkin und Huxley bereits in den 1950er-Jahren (Hodgkin and Huxley, 1952) hervorragend in zufallsfreien mathematischen Gleichungen beschreiben können und Quantenmechanik schien in den vergleichsweise großen Funktionselementen des Gehirns, den Neuronen, kaum eine Rolle zu spielen.

In den vergangenen 15 Jahren hat der Zufall jedoch auch in der Neurobiologie begonnen, sich seinen Platz zu erobern. Zum einen wurden im sich entwickelnden Gehirn Prozesse entdeckt, die man wegen ihrer konzeptionellen Ähnlichkeit zur Evolution als "neuronalen Darwinismus" bezeichnete (Edelman, 1987). Im fötalen Gehirn werden zunächst viele überschüssige Neuronen gebildet, die dann, je nach Erfahrung und Gebrauch entweder überleben oder resorbiert werden. Zum anderen zeigte die Verhaltensökologie, dass sich eine ganz auf passive Reizbeantwortung ausgelegte Verhaltensorganisation in der Evolution nicht durchsetzen kann (McNamara et al., 2004; Glimcher, 2005, 2003; Glimcher and Rustichini, 2004; Brembs, 1996; Grobstein, 1994; Driver and Humphries, 1988; Shultz and Dunbar, 2006;

Miller, 1997; Belanger and Willis, 1996; Hills et al., 2013; Humphries and Sims, 2014; Shlesinger, 2009; Reynolds et al., 2016; Humphries and Driver, 1970; Neuringer, 2004; Jabłoński and Strausfeld, 2000; Jablonski and Strausfeld, 2001; Catania, 2009, 2010, 2008; Mitra et al., 2009; Corcoran et al., 2009; Brembs, 2009, 2011; Heisenberg, 1994). Zum dritten boten bildgebende Verfahren direkten Einblick in Zentralnervensysteme. Dabei ergab sich z.B., dass nicht nur der immer gleiche Reiz, bei jeder erneuten Präsentation unterschiedliche neuronale Erregungsmuster erzeugt, sondern auch, dass jede gleich ausgeführte Bewegung bei jeder Durchführung durch unterschiedliche neuronale Erregungsmuster generiert wird (Wu et al., 1988; Zochowski et al., 2000; Bruno et al., 2015; Hill et al., 2012; Carmena et al., 2005). Inzwischen gibt es auch in den Neurowissenschaften Konsens, dass der Zufall im Gehirn allgegenwärtig ist.

## Verhalten als Evolutionsvorgang

---

Schon im einzelnen Tier findet Evolution statt und zwar nicht nur während der Entwicklung des Nervensystems, sondern vor allem auch im Verhalten. Das Tier generiert Verhalten wegen seiner Wirkung. Zum Zeitpunkt der Aktivierung liegt die Wirkung des Verhaltens in der Zukunft. Die

Wirkung kann für das Tier gut oder schlecht sein, ein Erfolg oder ein Flop. Verhalten verursacht Kosten, es sollte deswegen auch einen Nutzen haben. 'Gut' und 'schlecht' werden auf der Skala der biologischen Fitness des Tieres gemessen. Ob ein Verhalten einen positiven adaptiven Wert haben wird, steht zum Zeitpunkt der Aktivierung des Verhaltens oft noch nicht mit Sicherheit fest. Das verbindet die Verhaltensorganisation mit der Evolution.

Das Gehirn sollte gewährleisten, dass das Tier in jedem Moment das richtige, das für das Tier günstigste Verhalten aktiviert oder, alternativ, die Aktivierung von Verhalten zum eigenen Wohl unterdrücken. Das ist keine wissenschaftliche Erkenntnis, sondern eigentlich eine Trivialität. Die Abschätzung der Wirkung eines Verhaltens, die das Tier für den Entscheidungsvorgang braucht, wird *Wirkungserwartung* genannt. In die Wirkungserwartung gehen einerseits die Regelmäßigkeit des Weltgeschehens, andererseits die Erfahrungen des Tieres oder seiner Vorfahren ein.

Die Menge der möglichen Verhaltensoptionen ist sehr groß. Das liegt einerseits am Reichtum der Welt und der Fülle der Umstände, andererseits, was das Tier betrifft, an der vielseitigen Verwendung der Gliedmaßen und besonders an

seiner Automobilität im Raum. Für jede Verhaltensoption wird eine Wirkungserwartung gebraucht und dazu auch noch ein Wert für die Zuverlässigkeit dieser Erwartung. Die Vor- und Nachteile wie auch die spezifischen Konsequenzen, die sich aus der Ausführung eines Verhaltens ergeben werden, sind in vielen Fällen schwer abzuschätzen. Die Wirkungserwartungen sind das zentrale Problem, um das es im Gehirn geht, denn auf ihrer Basis muss das Gehirn das richtige Verhalten auswählen.

Damit stellt sich für das Gehirn zu allererst die Aufgabe die Zahl der Optionen den jeweiligen Umständen entsprechend einzuengen. Für die verbleibenden Optionen muss es aktuell die Wirkungserwartungen bestimmen und mit einander vergleichen um z.B. all jene Optionen auszuschließen, die eine deutlich schlechtere Wirkungserwartung haben. Möglicherweise ist die Evaluation der zum Schluss verbleibenden Optionen sehr zeitaufwendig. Währenddessen kann sich die Situation verändern, neue Optionen können auftauchen und der Vergleich der Wirkungserwartungen muss ggf. von vorne beginnen. Schon aus Zeitgründen kann es günstiger sein eine Zufallswahl zu treffen, wenn die verbleibenden Optionen alle eine hinreichend positive Wirkungserwartung haben.

## Varianz in der Aktivierung des Verhaltens

---

Die einfachste mögliche Verhaltensalternative ist die zwischen 'Verhalten A aktivieren' und 'Verhalten A *nicht* aktivieren'. Um die Wirkungserwartungen der Optionen A und Nicht-A zu vergleichen, muss das Tier Kosten und Nutzen abschätzen, die die Aktivierung von A verursachen würde. Die werden aber oft in ganz verschiedenen Währungen ausgezahlt. Wie genussreich müssen z. B. Beeren sein um die Mühe des Beerenpickens zu übertreffen. Mit anderen Worten, allzu oft steht das Tier wie Buridans Esel in der Mitte zwischen zwei Heuhaufen.

Aber es verhungert dort nicht. Eine Alternative zwischen A und nicht-A hat schon Seymour Benzer, der Begründer der *Drosophila* Neurogenetik 1967 beschrieben. Er sperrte Fliegen in Glasröhren, die er flach auf den Tisch legte. Die Fliegen wurden an ein Ende der Röhre geschüttelt und konnten auf eine Lichtquelle am fernen Ende der Röhre zu laufen (Benzer, 1967). Da wo ein Licht ist, könnte man noch am ehesten dieser verdammten Röhre entkommen. Unter Benzers Versuchsbedingungen zeigten allerdings nicht alle Fliegen dieses Verhalten. Etwa jede fünfte blieb auf der Seite, wo sie am Anfang war. Wiederholte man

den Verhaltenstest mit den Sitzenbleibern, erhielt man das gleiche Ergebnis (0,8/0,2). Ebenso mit den Läufern. Neuere Versuche zeigten, dass Fliegenpopulationen aus Einzeltieren zusammengesetzt sind, deren durchschnittliche Wahrscheinlichkeit zum Licht zu laufen bei ca.  $p=0,8$  liegt, bzw. die mit einer Wahrscheinlichkeit von  $p=0,2$  am Ausgangsort bleiben (Kain et al., 2012). Es ist also nicht nur so, dass die einzelnen Entscheidungen im Tier probabilistisch beschrieben werden müssen, die gesamte Fliegenpopulation ist heterogen und muss mit Mittelwerten und Varianzen beschrieben werden: kein Individuum gleicht dem anderen genau: das eine Tier zeigt eine Präferenz von 0,7, das andere eine von 0,9. Variabilität ist auch hier der Schlüssel zum Überleben.

Wie lässt sich dieses durchschnittliche 0,8/0,2-Verhältnis bei der einzelnen Entscheidung der Fliege verstehen? Es kann nicht die Wirkungserwartung der Fliegen für die beiden Verhaltensoptionen direkt widerspiegeln, denn bei einem solchen Verhältnis würden alle Fliegen zum Licht laufen. Man kann davon ausgehen, dass Fliegen das Verhalten mit der höheren Wirkungserwartung aktivieren. Nur wenn beide Optionen die gleiche Wirkungserwartung haben, muss die Fliege im letzten Schritt den Zufall bemühen und es würde sich ein Verhältnis von 1/1 zeigen, wenn



die Fliege kein Buridan'scher Esel ist. In Benzers Experiment müssen die einzelnen Fliegen jedes Mal zu einem unterschiedlichen Ergebnis bei der Abschätzung des jeweiligen adaptiven Wertes gekommen sein. Bei 80% von ihnen wäre dann die Wirkungserwartung für das Zum-Licht-Laufen größer gewesen, als für das Bleib-wo-du-bist-Verhalten, bei 20% umgekehrt. Wie groß der Unterschied zwischen den beiden Wirkungserwartungen jeweils war, wissen wir nicht. Aber ihre Mittelwerte lagen dicht beieinander und die Bestimmung der Wirkungserwartung in den einzelnen Tests und Fliegen hatte eine genügend große Varianz, dass sich ihr aktuelles Verhältnis in 20% der Fälle umgedreht hat. Hier beeinflusst der Zufall also die Bestimmung der Wirkungserwartungen der Verhaltensoptionen die zur Wahl stehen.

Schauen wir vorher noch einmal auf die Rolle des Zufalls in diesem Fliegen-Experiment. Er zeigt sich uns als Wahrscheinlichkeit des Lauf-zum-Licht-Verhaltens (Verhalten A). Wir vermuten, dass sie der ungenauen Abschätzung der beiden Wirkungserwartungen für Verhalten A und Nicht-A geschuldet ist. Wäre die Varianz klein im Verhältnis zur Differenz zwischen den beiden Wirkungserwartungen, würden alle Tiere immer zum Licht laufen. Wie diese Varianz neurophysiologisch erklärt werden kann, bleibt offen. Worauf es

ankommt ist, dass sie eine adaptive Wirkung hat. Beide Wirkungserwartungen sind hinreichend positiv. Eine mögliche, unerwartet günstige, neue Folge der Bleib-wo-du-bist-Strategie würde unentdeckt bleiben, wenn alle Fliegen in dieser Situation immer zum Licht laufen würden. Die meisten Verhaltensakte sind Alles-oder-nichts-Vorgänge. Deswegen kann die graduell unterschiedliche Wirkungserwartung nur durch die Wahrscheinlichkeit der Aktivierung des Verhaltens zum Ausdruck gebracht werden. Intuitiv sträubt man sich dagegen, dass die Fliege die Option mit der niedrigeren Wirkungserwartung wählt. Aber man erkennt den adaptiven Wert dieser Entscheidung, wenn man sie als 'Ausprobieren' versteht.

## Variation neuronaler Aktivität

---

Diese Art von 'Ausprobieren' wurde auch in einer Tierart untersucht, die sich besonders gut für neurophysiologische Untersuchungen eignet, der Meeresnacktschnecke *Aplysia*. Diese Tiere benutzen ihre Radula, ein zungenähnliches Organ, um Seetang zu fressen. Der Seetang kann sehr unterschiedliche mechanische Eigenschaften haben, von dünn und weich bis dick und hart. *Aplysia* hat Augen, die nur zur hell-dunkel Unterscheidung taugen und aus der Haptik des Kriechens

auf dem Tang lassen sich nur sehr begrenzt Erkenntnisse über dessen Beschaffenheit und die Eignung als Nahrung gewinnen. Daher muss das Tier ausprobieren, wie dem Tang am besten beizukommen ist. Anfangs sind die Beißbewegungen der Radula hoch variabel, sowohl was die relative Dauer der Einzelbewegungen, aber auch was die Kräfte angeht, die dabei entfaltet werden (Lum et al., 2005; Horn et al., 2004; Proekt et al., 2008). Erst nach einer Weile des Fressens hat das Tier gelernt, wie es seine Radula bewegen muss, um optimal Nahrung in den Schlund zu befördern. In diesem Stadium ist das Verhalten stereotyp, effektiv und hat geringe Varianz (Nargeot et al., 2009, 1997; Nargeot and Simmers, 2012; Nargeot et al., 2007). Mittlerweile beginnen wir die Prozesse, die dabei ablaufen recht detailliert auf neurophysiologischem und molekularem Niveau zu verstehen.

Dabei spielen zwei Gruppen von Neuronen die entscheidenden Rollen. Die erste Gruppe entscheidet über den zeitlichen Ablauf des Verhaltens: *wann* soll ein Beiß-Versuch der Radula erfolgen? Die zweite Gruppe entscheidet darüber, wie das Verhalten ablaufen soll: *welches* Verhalten soll erfolgen. Am besten untersucht ist der Mechanismus Varianz zu erzeugen in den 'Wann' Neuronen (Nargeot and Simmers, 2012). Hier ist es so, dass

die Neuronen untereinander nur recht lose in Verbindung stehen, so dass die Reihenfolge, in der diese Neuronen feuern, bei jedem Verhalten eine andere ist. Jedes einzelne der Neurone startet jedoch das gesamte Verhalten, so dass hier bereits der Auftakt eines jeden Beiß-Versuchs leicht vom vorherigen abgewandelt wird. Obwohl also diese Verhaltensweisen für den menschlichen Beobachter mit dem bloßen Auge nahezu identisch aussehen, liegt jedem einzelnen Verhalten eine andere Abfolge der beteiligten Neuronen zugrunde. Wenn sich nun ein bestimmtes neuronales Muster als besonders geeignet erweist, Futter in den Schlund zu bringen, werden die Eigenschaften der beteiligten Neuronen so verändert, dass am Ende des Selektionsprozesses nur noch dieses Muster aktiv ist, wenn *Aplysia* beißt. Diese Modifikationen der Neurone werden durch Neuromodulatoren ausgelöst, die nur ausgeschüttet werden, wenn Futter im Schlund landet (und vermutlich auch umso mehr, je mehr Futter im Schlund ist). Wir haben also einen Prozess, der gezielt Verhaltens-Varianz generiert. Eine der so generierten Varianten wird dann durch Selektionsprozesse zur dominanten Variante, so lange das Tier sich von dieser bestimmten Sorte Tang ernährt und beginnt von neuem, wenn das Tier eine neue Sorte entdeckt.

Die zweite Gruppe von Neuronen ist weniger detailliert untersucht, jedoch scheint es hier so zu sein, dass diese Neuronen so instabil sind, dass die Aktivierung durch die Neuronen der ersten Gruppe manchmal ausreichend ist, um diese Neuronen zum Feuern anzuregen und manchmal nicht. Da jedes dieser zweiten Neuronen für eine andere Kategorie verantwortlich ist und sie sich gegenseitig inhibieren, führt das zu einem zufälligen Schalten zwischen den Kategorien. War, sagen wir, Kategorie A besonders erfolgreich Tang in den Schlund zu befördern, führt die Ausschüttung der bereits angesprochenen Neuromodulatoren dazu, dass die 'Welches' Neuronen der Kategorie A so einfach zu feuern angeregt werden können, dass nur noch diese feuern werden, sobald die 'Wann' Neuronen es aktivieren, so dass andere Verhaltenskategorien kaum noch aktiviert werden können (Nargeot, 2002; Brembs, 2003; Jing and Weiss, 2001; Nargeot et al., 1997, 1999b, 1999a, 1999c; Brembs et al., 2002).

## Adaptiver Nutzen der Verhaltensvariabilität

---

Begeben wir uns kurz noch einmal zu den Fliegen. Diesmal sind sie mit dem Rücken an einem Messgerät festgeklebt, dem Drehmomentkompensator, der die versuchten Wendemanöver

des stationär fliegenden Tieres um seine Hochachse messen kann, ohne dass das Tier sich tatsächlich bewegt. Die Fliegen befinden sich im Zentrum eines Tischtennisballs, nur direkt über ihnen ist ein kleines Loch im Ball, durch das sie in den Ball gebracht werden und mit dem Messgerät verbunden bleiben. In dieser zeitlich wie räumlich vollständig gleichförmigen Umgebung zeigen die Tiere dennoch eine hohe Varianz in ihrem Verhalten (Maye et al., 2007). Offensichtlich suchen sie nach einer Landmarke, man mag spekulieren: nach einem Ausweg aus dieser sicherlich stressvollen Situation. Die zeitliche Struktur die man in diesem Verhalten findet, ähnelt zumindest einer Klasse von Suchstrategien, wie man sie von anderen Tieren auf Nahrungssuche kennt (Maye et al., 2007). Diese Strategien werden aufgrund einer gemeinsamen zeitlichen Struktur als sogenannte Lévy-Flights bezeichnet. Charakteristisch für Lévy-Flights ist die stochastische Komponente in der Verteilung ihrer Kursänderungen. Wie diese stochastischen Verteilungen entstehen, ist noch weitgehend ungeklärt. Die Analyse des Flugverhaltens in *Drosophila* legt nahe, dass es sich hier um mathematisch instabile, nichtlineare Prozesse handelt, die kleinste, in den Neuronen der Tiere ständig beobachtbare Fluktuationen bis auf die Verhaltensebene hoch amplifizieren können. Wie das in *Drosophila* abläuft, wissen wir noch nicht, aber Arbeiten an den oben besprochenen 'Wann'

Neuronen von *Aplysia* könnten einen Hinweis geben.

Isoliert man nämlich eines dieser Neuronen aus dem Nervensystem der Schnecke, dann verhält es sich völlig untypisch, verglichen mit den meisten anderen Neuronen (Nargeot and Simmers, 2012). Normalerweise feuert ein Neuron, sobald eine Reizintensität eine gewisse Schwelle überschritten hat, mit einer dieser Intensität proportionalen, aber stets gleich bleibenden Frequenz. Mit anderen Worten, bei gleich bleibender Reizintensität, feuert das Neuron mit einer konstanten Frequenz. Nicht so ein isoliertes 'Wann' Neuron: überschwellig gereizt, feuert es unregelmässig, mal besonders hochfrequent, dann wieder gar nicht und das mit jeweils zufälligen Dauern. Man könnte also sagen, dass diese Neuronen auf Einzelzell-Niveau den Mechanismus der Generierung von Verhaltensvarianz verkörpern. Vor kurzem wurde entdeckt (Bedecarrats et al., 2015), dass es sich bei dem zugrundeliegenden molekularen Mechanismus um einen eben solchen instabilen, nichtlinearen Prozess handelt, wie wir ihn schon im Verhalten von *Drosophila* im Tischtennisball entdeckt hatten (Lévy-Flights).

Ruhende Neuronen sind normalerweise innen negativ geladen und fast vollständig frei von

einem bestimmten positiven Ion, dem Kalzium-Ion. Aktive Neuronen sind durch eine positive Ladung im Inneren gekennzeichnet, wobei auch Kalzium-Ionen einströmen. In ruhenden 'Wann' Neuronen von *Aplysia* oszilliert jedoch auch ohne Aktivität die Kalzium-Konzentration stetig, so dass das Neuron mal näher und mal wieder weiter entfernt von der Schwelle zum Feuern ist (Bedecarrats et al., 2015). Wenn das Neuron nun im Tier aktiv wird, z.B. weil gerade als das Tier hungrig und Tang-Geruch im Wasser wahrzunehmen ist (was für sich alleine noch kein Beißverhalten auslösen würde), zusätzlich noch die Kalzium-Konzentration im Inneren von einem der 'Wann' Neurone ansteigt, führt das zum Feuern des Neurons und damit zu einem Biss. Dieses Verhalten ist offensichtlich spontan, denn nur wenn die Kalzium-Fluktuationen zu einer Erhöhung der Konzentration an positiven Ionen im Neuron führen, findet der Biss statt. Der Hunger und der Tang-Geruch alleine lösen kein Beißverhalten aus: Hunger und Tang-Geruch sind lediglich zwei Faktoren, die die Wahrscheinlichkeit erhöhen, dass die Kalzium-Fluktuationen zum Feuern eines der 'Wann' Neurone führen - indem sie die Neurone permanent unterschwellig so reizen, dass die Kalzium-Oszillationen, die ohne Hunger/Tang-Geruch nur äußerst selten in die Nähe der Feuer-Schwelle reichen, das Neuron nun über die Schwelle bringen können.



Instabil nichtlinear (oder 'chaotisch', wie man in den 1980er Jahren sagte) wird das System allerdings erst, weil durch das Feuern der Neurone zusätzliches Kalzium von außen in die Zelle strömt und die intrazellulären Kalzium-Fluktuationen auf die prinzipiell gleiche Weise stört, wie das ein Magnet unter einem magnetischen Pendel oder eine Kopplung zweier Pendel tun. Solche Pendelsysteme sind seit über 30 Jahren beliebte Untersuchungsobjekte von Chaosforschern. Von diesen Systemen wissen wir, dass bereits kleinste, auch Quanten-kleine Unterschiede im Ausgangszustand zu exponentiell wachsenden Unterschieden im Laufe der Zeit führen. Entscheidend für die instabile Nichtlinearität der 'Wann' Neurone sind die Interaktionen zwischen den internen Kalzium-Oszillationen in den 'Wann'-Neuronen und dem einströmenden Kalzium beim Feuern der 'Wann' Neurone. Erst dadurch wird das System völlig unvorhersehbar und kann den Zustandsraum des Nervensystems 'erforschen', bis die Stelle gefunden ist, mit der die Nahrung am besten aufgenommen werden kann. Zwar kann prinzipiell auch dieses nichtlineare System in den 'Wann' Neuronen von *Aplysia* kleinste Quantenschwankungen, wie sie z.B. in den Kalzium-Kanälen in den Membranen der Zellen immer wieder vorkommen, bis auf makroskopische Größen verstärken. Ob und

wenn ja wie oft dies jedoch vorkommt, wird noch erforscht.

Die Beispiele zeigen, dass wir erste Ansätze haben zu verstehen, wie Gehirne den Zufall nutzen, um Verhaltensvariabilität zu erzeugen, mit der wiederum das Tier die passende Verhaltenslösung finden kann. Das Beispiel von *Aplysia* wirft die Frage auf, ob das Ausprobieren auf bestimmte Lebensumstände eines Tieres beschränkt ist, oder ob schon niedrigere Tiere so flexibel sind, dass sie durch Ausprobieren auch Probleme lösen können, die noch nie vorher aufgetreten sind.

Dazu kehren wir wieder zur Fliege zurück und stellen sie auf eine Plattform, die sie mit ihren Beinen nach rechts oder links drücken kann (Wolf et al., 1992). Sie ist am Rücken festgeklebt, kann aber den Kopf bewegen. Sie ist so zu sagen zwischen Haken und Plattform eingeklemmt und versucht u.a. sich aus der Lage zu befreien. Plötzlich wird es heiß, während die Plattform gerade nach links verschoben ist (Mariath, 1985). Die Fliege kann die Hitze abstellen, indem sie die Plattform nach rechts schiebt. Fünf Minuten später noch einmal dasselbe Spiel und weitere 5 Minuten ein drittes Mal. Im Mittel über viele Fliegen wird die Zeit bis die Hitze abgestellt ist, von Mal zu Mal kür-

zer. Es gibt kein angeborenes Verhalten: "Verschieb die Plattform, wenn es heiß wird". Wir können es auch so einrichten, dass die Fliege ihr Abdomen zu einer Seite biegen muss um die Hitze abzustellen. Oder wir stellen ihr die Aufgabe eine Landmarke in der Arena mit der Plattform oder dem Abdomen zu stabilisieren, d.h. am Rotieren zu hindern. Auch das kann sie schnell durch Ausprobieren lernen, egal wie 'unnatürlich' die Koppelung zwischen Verhalten und Umwelt auch sein mag.

Ähnliche Versuche wurden in der Flugsteuerung durchgeführt. Auch da ist das Gehirn erstaunlich flexibel. Die Fliege hängt an einem Messgerät für Schub oder Drehmoment. Sie kann entweder mit ihrem Drehmoment oder mit ihrem Schub die Drehung des Panoramas kontrollieren, je nach dem, welchen Flugsteuermechanismus wir gerade messen (Wolf and Heisenberg, 1991). Wie die Versuche auf der Plattform zeigen auch die Flugsteuerungsversuche, dass das Gehirn, wenn ein Problem auftaucht, aktiv nach einer Lösung sucht. Z. B. gibt man der Fliege vor, dass sie die Hitze mit Rechtsdrehungen ein- und mit Linksdrehungen ausschalten kann. Das lernt sie rasch, indem sie die Temperatur-Wechsel mit ihren Aktionen zeitlich korreliert. Dabei bewährt sich, dass

die Fliege initial aktiv ist, d.h. ihre Aktionen zeitlich unregelmäßig auftreten.

Die initiale Aktivität ist eine Eigenschaft der Verhaltensorganisation, die heute wenig diskutiert wird. Sie ist in Verhaltensakten dadurch erkennbar, dass letztere nicht mit einer starren Latenz durch Sinnesreize ausgelöst werden. Der Zufall wirkt sich auf den Zeitpunkt der Aktivierung des Verhaltens aus. Für das Beißverhalten der *Ap-lysia* ist der adaptive Wert dieses Ausprobierens gezeigt worden. Bei Fliegen ist sowohl im Laufen wie im Flug die zufällige Variation der zeitlichen Abfolge der Verhaltensakte vermutlich ebenfalls adaptiv: zum Einen konnte man zeigen, dass genau diese zeitlichen Strukturen bei der Suche nach Ressourcen besonders effizient sind, zum Anderen schützt die Variabilität das Tier vor Fressfeinden, indem das Tier weniger vorhersehbar agiert. In der Beobachtung anderer Lebewesen sind wir sehr empfindlich für diese unterschiedlichen Pausenlängen und werten sie als Ausdruck davon, dass das Verhalten aktiv ist, von dem Lebewesen selbst initiiert wurde.

Dass auch die Wahrnehmung aktiv ist, ist für die Tiere wie den Menschen weidlich bekannt. Widersprüchliche Reize verschiedener Sinnesmodalitäten werden alternativ ausgeblendet. Die

Fliege wählt den Zeitpunkt des Umschaltens, -vermutlich willkürlich. Das gleiche findet man, wenn man der Fliege visuelle Reize anbietet, für die sie unterschiedliche Wahrnehmungshypothesen bilden kann oder wenn man beobachtet, wie die Fliege Ihre Aufmerksamkeit im visuellen Feld hin und her schiebt (Tang and Guo, 2001; Tang and Juusola, 2010; Sareen et al., 2011; Koenig et al., 2016b, 2016a). In all diesen Fällen macht das Gehirn das *aktiv*, der Zeitpunkt muss nicht genau festgelegt sein.

## Freiheit im menschlichen Verhalten

---

Seit die Quantenphysik Anfang des letzten Jahrhunderts den radioaktiven Zerfall als objektiven Zufall erklärt hat, wird immer wieder über die Rolle des Zufalls im Zusammenhang mit der menschlichen Freiheit diskutiert. Rein zufällig aktiviertes Verhalten ist meist schädlich oder zumindest unnützlich. In der Beobachtung empfinden wir es als krankhaft. Bis vor kurzem wurde deswegen argumentiert: "Zufällig ausgelöstes Verhalten macht uns nicht frei." Dabei wurden Zufall und Determiniertheit als Entweder/Oder betrachtet. Wir vertreten hier dagegen die Auffassung, dass in komplexen biologischen Systemen die Frage lauten muss: "Welche Rolle spielen der Zufall und welche Rolle die Gesetzmäßigkeiten?". Ohne ein

mechanistisches Verständnis des Systems können solche Fragen nicht beantwortet werden. Die Neurobiologie beginnt gerade, wie wir gesehen haben, ein solches Verständnis für die Prozesse bei der Verhaltenskontrolle von wirbellosen Tieren zu gewinnen. Es gibt gute Gründe für die Annahme, dass im menschlichen Gehirn ähnliche Prozesse ablaufen wie in Fliegen und Schnecken. Damit lässt sich ein Freiheitsbegriff entwickeln, der die alte Dichotomie von Zufall und Determiniertheit überwindet. Menschliche Freiheit erschließt sich demnach aus unserer Fähigkeit neue Verhaltensoptionen zu kreieren und nachträglich zu bewerten. Entscheidend für diesen Freiheitsbegriff ist die Kanalisation des Zufalls durch zufalls-zähmende neuronale und mentale Vorgänge.

Der Zufall ist unverzichtbar und er muss gezähmt sein. Ohne dass Ursache-Wirkungsketten in einem Organismus neu entstehen könnten, d.h. ohne Zufall gäbe es keine Aktivität. Für die Freiheit ist entscheidend, dass das Lebewesen sein Verhalten *selbst* bestimmt. Gerade das würde der nackte Zufall verhindern. Der gewichtete, eingeschränkte, abgeschwächte Zufall in einem teilautonomen Wesen aber ermöglicht die Freiheit. Was spricht dagegen, dass der Zufall ein Verhal-

ten voraktiviert und das Gehirn dann die Wirkungserwartung für dieses Verhalten überprüft? Dadurch ist das Verhalten trotz des Zufalls doch wieder das eigene. Der Zufall muss sich in geeigneter Weise in die Verhaltensorganisation einfügen, er muss eingeschränkt, gewichtet, überprüft und der Organismus zusätzlich durch *Fehlerfreundlichkeit* geschützt sein. Der Zufall wird ins Vorfeld der Verhaltenskontrolle, in den mentalen Bereich verlagert, beim Menschen weit mehr noch als bei wirbellosen Tieren. Wir schätzen den Zufall als Einfall, aber wir sind uns des Zufalls meist nicht bewusst. Wir stellen uns hinter unsere Entscheidungen und beanspruchen sie wie unsere überraschendsten Einfälle als *unsere*.

Fassen wir die Freiheitsdiskussion in der Neurobiologie noch einmal zusammen: Die Begründung, warum die Freiheit eine Illusion sei, lautete: Es gibt nur entweder Gesetzmäßigkeiten oder Zufall; weder das eine noch das andere lässt Freiheit zu. Diese Begründung ist nicht stichhaltig.

1.) Nichtlineare neuronale Prozesse generieren Zufall im Gehirn und Verhalten. Deswegen kann Verhalten aktiv sein, in einem Organismus initial aktiviert werden. Man kann von sich aus etwas tun.

2.) Nicht jede Mitwirkung des Zufalls bei der Auslösung eines Verhaltens macht notwendig unfrei. Der Zufall ist ein produktives Element in der Verhaltensorganisation, sowohl bei der Gewinnung und Verbesserung von Verhaltensoptionen, wie beim Auswahlprozess. Vermutlich ist es eine wesentliche Leistung der *mentalen* Vorgänge, den Zufall adaptiv in die Verhaltenskontrolle einzubinden.

## Systemischer oder objektiver Zufall

---

Wir wissen noch nicht, ob es der objektive Zufall ist, der im Gehirn eine Rolle spielt. Die Neurobiologie kennt inzwischen Vorgänge, die es prinzipiell dem Nervensystem erlauben würden, objektiven Quantenzufall zu nutzen. Doch selbst wenn Quanteneffekte keine Rolle bei der Verhaltenskontrolle spielen sollten, sind die bereits erwähnten instabilen nichtlinearen Prozesse in Nervenzellen in der Lage, eine Art von Unvorhersagbarkeit zu schaffen, die es selbst einem Laplace'schen Dämon unmöglich machen würde, die Zukunft mehr als nur für einen kurzen Zeitraum zu erkennen. Diese Art des Zufalls wird 'systemisch' genannt.



Selbst unter Annahme eines durchgängigen Determinismus' können instabile nichtlineare Prozesse in Nervenzellen systemischen Zufall erzeugen, der dann, wie beschrieben zur Generierung adaptiven Verhaltens genutzt werden kann. Auch der systemische Zufall wirkt hier kreativ, ist gezähmt, eingebunden, begrenzt, kanalisiert. Welcher Art der Zufall im Gehirn in den hier beschriebenen Beispielen ist, objektiv oder systemisch, muss z.Z. noch offen bleiben, ist aber wohl nicht entscheidend.

## Bibliographie

---

- Bedecarrats, A., Castro, J., Lade, Q., Cattaert, D., Simmers, J., and Nargeot, R. (2015). Role of intracellular calcium dynamics in the spontaneous drive for feeding behavior in *Aplysia*. in *Soc. Neurosci. Abstr* (Chicago, Il.), 420.27.
- Belanger, J. H., and Willis, M. A. (1996). Adaptive control of odor-guided locomotion: Behavioral flexibility as an antidote to environmental unpredictability. *Adapt. Behav.* 4, 217–253.
- Benzer, S. (1967). Behavioral mutants of *Drosophila* isolated by countercurrent distribution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 58, 1112–1119.
- Brembs, B. (1996). Chaos, cheating and cooperation: Potential solutions to the Prisoner's Dilemma. *Oikos* 76, 14–24.
- Brembs, B. (2003). Operant conditioning in invertebrates. *Curr Opin Neurobiol* 13, 710–717.
- Brembs, B. (2009). The importance of being active. *J. Neurogenet.* 23, 120–6.
- Brembs, B. (2011). Towards a scientific concept of free will as a biological trait: spontaneous actions and decision-making in invertebrates. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 930–939.
- Brembs, B., Lorenzetti, F. D., Reyes, F. D., Baxter, D. A., and Byrne, J. H. (2002). Operant reward learning in *Aplysia*: neuronal correlates and mechanisms. *Science* (80- ). 296, 1706–1709.
- Bruno, A. M., Frost, W. N., and Humphries, M. D. (2015). Modular deconstruction reveals the dynamical and physical building blocks of a locomotion motor program. *Neuron* 86, 304–18.

- Carmena, J. M., Lebedev, M. A., Henriquez, C. S., and Nicolelis, M. A. L. (2005). Stable ensemble performance with single-neuron variability during reaching movements in primates. *J. Neurosci.* 25, 10712–6.
- Catania, K. C. (2010). Born Knowing: Tentacled Snakes Innately Predict Future Prey Behavior. *PLoS One* 5, e10953.
- Catania, K. C. (2009). Tentacled snakes turn C-starts to their advantage and predict future prey behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106, 11183–7.
- Catania, K. C. (2008). Worm Grunting, Fiddling, and Charming—Humans Unknowingly Mimic a Predator to Harvest Bait. *PLoS One* 3, e3472.
- Corcoran, A. J., Barber, J. R., and Conner, W. E. (2009). Tiger Moth Jams Bat Sonar. *Science (80-. )*. 325, 325–327.
- Driver, P. M., and Humphries, N. (1988). *Protean behavior: The biology of unpredictability*. Oxford, England: Oxford University Press.
- Edelman, G. M. (1987). *Neural Darwinism: The Theory Of Neuronal Group Selection*. Basic Books.
- Glimcher, P. (2003). *Decisions, uncertainty, and the brain: the science of neuroeconomics*. Cambridge, MA: MIT.
- Glimcher, P. W. (2005). Indeterminacy in brain and behavior. *Annu. Rev. Psychol.* 56, 25–56.
- Glimcher, P. W., and Rustichini, A. (2004). Neuroeconomics: the consilience of brain and decision. *Science (80-. )*. 306, 447–452.
- Grobstein, P. (1994). “Variability in behavior and the nervous system.,” in *The Encyclopedia of Human Behavior*, ed. V. S. Ramachandran (New York: Academic Press), 447–458.
- Heisenberg, M. (1994). Voluntariness (Willkürfähigkeit) and the general organization of behavior. *Life Sci. Res. Rep.* 55, 147–156.
- Hill, E. S., Vasireddi, S. K., Bruno, A. M., Wang, J., and Frost, W. N. (2012). Variable neuronal participation in stereotypic motor programs. *PLoS One* 7, e40579.
- Hills, T. T., Kalff, C., and Wiener, J. M. (2013). Adaptive Lévy Processes and Area-Restricted Search in Human Foraging. *PLoS One* 8, e60488.
- Hodgkin, A. L., and Huxley, A. F. (1952). A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 117, 500–544.
- Horn, C. C., Zhurov, Y., Orekhova, I. V, Proekt, A., Kupfermann, I., Weiss, K. R., and Brezina, V. (2004). Cycle-to-cycle variability of neuromuscular activity in *Aplysia* feeding behavior. *J. Neurophysiol.* 92, 157–80.
- Humphries, D. A., and Driver, P. M. (1970). Protean defence by prey animals. *Oecologia* 5, 285–302.
- Humphries, N. E., and Sims, D. W. (2014). Optimal foraging strategies: Lévy walks balance searching and patch exploitation under a very broad range of conditions. *J. Theor. Biol.* 358,

179–193.

- Jablonski, P. G., and Strausfeld, N. J. (2001). Exploitation of an ancient escape circuit by an avian predator: relationships between taxon-specific prey escape circuits and the sensitivity to visual cues from the predator. *Brain Behav. Evol.* 58, 218–240.
- Jabłoński, P. G., and Strausfeld, N. J. (2000). Exploitation of an ancient escape circuit by an avian predator: prey sensitivity to model predator display in the field. *Brain. Behav. Evol.* 56, 94–106.
- Jing, J., and Weiss, K. R. (2001). Neural mechanisms of motor program switching in *Aplysia*. *J. Neurosci.* 21, 7349–7362.
- Kain, J. S., Stokes, C., and de Bivort, B. L. (2012). Phototactic personality in fruit flies and its suppression by serotonin and white. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 19834–19839.
- Koenig, S., Wolf, R., and Heisenberg, M. (2016a). Vision in Flies: Measuring the Attention Span. *PLoS One* 11, e0148208.
- Koenig, S., Wolf, R., and Heisenberg, M. (2016b). Visual Attention in Flies-Dopamine in the Mushroom Bodies Mediates the After-Effect of Cueing. *PLoS One* 11, e0161412.
- Lum, C. S., Zhurov, Y., Cropper, E. C., Weiss, K. R., and Brezina, V. (2005). Variability of swallowing performance in intact, freely feeding *Aplysia*. *J. Neurophysiol.* 94, 2427–2446.
- Mariath, H. A. (1985). Operant conditioning in *Drosophila melanogaster* wild-type and learning mutants with defects in the cyclic AMP metabolism. *J. Insect Physiol.* 31, 779–787.
- Maye, A., Hsieh, C., Sugihara, G., and Brembs, B. (2007). Order in spontaneous behavior. *PLoS One* 2, e443.
- McNamara, J. M., Barta, Z., and Houston, A. I. (2004). Variation in behaviour promotes cooperation in the Prisoner's Dilemma game. *Nature* 428, 745–748.
- Miller, G. F. (1997). "Protean Primates: The Evolution of Adaptive Unpredictability in Competition and Courtship," in *Machiavellian Intelligence II: Extensions and evaluations*, eds. A. Whiten and R. W. Byrne (Cambridge, Ma.: Cambridge University Press), 312–340.
- Mitra, O., Callaham, M. ., Smith, M. ., and Yack, J. . (2009). Grunting for worms: seismic vibrations cause *Diplocardia* earthworms to emerge from the soil. *Biol. Lett.* 5, 16–19.
- Monod, J. (1974). *Chance and Necessity*. Fontana.
- Nargeot, R. (2002). Correlation between activity in neuron B52 and two features of fictive feeding in *Aplysia*. *Neurosci. Lett.* 328, 85–88.
- Nargeot, R., Baxter, D. A., and Byrne, J. H. (1997). Contingent-dependent enhancement of rhythmic motor patterns: an in vitro analog of operant conditioning. *J. Neurosci.* 17, 8093–8105.
- Nargeot, R., Baxter, D. A., and Byrne, J. H. (1999a). In vitro analog of operant conditioning in *Aplysia*. I. Contingent reinforcement modifies the functional dynamics of an identified

- neuron. *J. Neurosci.* 19, 2247–60.
- Nargeot, R., Baxter, D. A., and Byrne, J. H. (1999b). In vitro analog of operant conditioning in aplysia. II. Modifications of the functional dynamics of an identified neuron contribute to motor pattern selection. *J. Neurosci.* 19, 2261–72.
- Nargeot, R., Baxter, D. A., Patterson, G. W., and Byrne, J. H. (1999c). Dopaminergic synapses mediate neuronal changes in an analogue of operant conditioning. *J. Neurophysiol.* 81, 1983–7.
- Nargeot, R., Le Bon-Jego, M., and Simmers, J. (2009). Cellular and network mechanisms of operant learning-induced compulsive behavior in Aplysia. *Curr. Biol.* 19, 975–84.
- Nargeot, R., Petrisans, C., and Simmers, J. (2007). Behavioral and in vitro correlates of compulsive-like food seeking induced by operant conditioning in Aplysia. *J. Neurosci.* 27, 8059–70.
- Nargeot, R., and Simmers, J. (2012). Functional organization and adaptability of a decision-making network in aplysia. *Front. Neurosci.* 6, 113.
- Neuringer, A. (2004). Reinforced variability in animals and people: implications for adaptive action. *Am. Psychol.* 59, 891–906.
- Proekt, A., Wong, J., Zhurov, Y., Kozlova, N., Weiss, K. R., and Brezina, V. (2008). Predicting adaptive behavior in the environment from central nervous system dynamics. *PLoS One* 3, e3678.
- Reynolds, A. M., Bartumeus, F., Kölzsch, A., and van de Koppel, J. (2016). Signatures of chaos in animal search patterns. *Sci. Rep.* 6, 23492.
- Sareen, P., Wolf, R., and Heisenberg, M. (2011). Attracting the attention of a fly. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108, 7230–5.
- Shlesinger, M. F. (2009). Random searching. *J. Phys. A Math. Theor.* 42, 434001.
- Shultz, S., and Dunbar, R. I. . (2006). Chimpanzee and felid diet composition is influenced by prey brain size. *Biol. Lett.* 2, 505–508.
- Tang, S., and Guo, A. (2001). Choice Behavior of Drosophila Facing Contradictory Visual Cues. *Science (80-. )*. 294, 1543–1547.
- Tang, S., and Juusola, M. (2010). Intrinsic Activity in the Fly Brain Gates Visual Information during Behavioral Choices. *PLoS One* 5, e14455.
- Wolf, R., and Heisenberg, M. (1991). Basic organization of operant behavior as revealed in Drosophila flight orientation. *J. Comp. Physiol. A.* 169, 699–705.
- Wolf, R., Voss, A., Hein, S., Heisenberg, M., and Sullivan, G. D. (1992). Can a Fly Ride a Bicycle? [and Discussion]. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 337, 261–269.
- Wu, J. Y., London, J. A., Zecevic, D., Hopp, H. P., Cohen, L. B., and Xiao, C. (1988). Optical monitoring of activity of many neurons in invertebrate ganglia during behaviors.

*Experientia* 44, 369–376.

Zochowski, M., Cohen, L. B., Fuhrmann, G., and Kleinfeld, D. (2000). Distributed and Partially Separate Pools of Neurons Are Correlated with Two Different Components of the Gill-Withdrawal Reflex in *Aplysia*. *J. Neurosci.* 20, 8485–8492.