

Teil 1 Allgemeine Grundlagen

1 Kurze Geschichte der Neuropsychologie

Die Psychologie als Lehre vom Verhalten und Erleben des Menschen ist eine junge Wissenschaft. Die Frage jedoch, ob und welche Teile des Körpers Verhaltensäußerungen veranlassen und für menschliches Erleben und Empfinden unabdingbar sind, hat immer wieder zu neuen Antworten geführt.

Bei historischen Betrachtungen stellt sich oft die Frage, wie weit und wie allgemein man in die Vergangenheit zurückgehen kann und soll. Der Versuch der Rückdatierung des Erstauftretens von Ereignissen scheint sogar ein Grundprinzip menschlicher Informationsverarbeitung zu sein. Das **Phänomen** entsteht dadurch, dass zu jedem **Zeitpunkt zahlreiche Inputs in das verarbeitende Netzwerk** gelangen. Vor dem Hintergrund des **Gedächtnisses** und der ständig ankommenden **neuen Informationen** haben jedoch nur ausgewählte, **nämlich geringfügig abweichende Informationen** Bestand. Wir werden dieses Phänomen in späteren Kapiteln näher erklären.

In der gegenwärtigen Neuropsychologie interessiert uns vor allem der Zusammenhang zwischen dem **subjektiven Aspekt von Denken und Urteilen (der Innensicht)** und den **körperlich-naturwissenschaftlich beobachtbaren Prozessen (der Außensicht)**. Die Problematik der Verhaltenssteuerung durch das Gehirn tritt demgegenüber oft in den Hintergrund. Unter einer solchen Perspektive hat sich bereits Alkmaion von Kroton (um 500 v. Chr.) mit folgender Feststellung eingelassen: „Daher behauptete ich, daß das Gehirn es ist, das den **Verstand sprechen** läßt“ (Hippokrates 17, übers. Capelle, 1968).

Im Grunde vergingen ca. 2400 Jahre (nämlich bis zum Ersten Weltkrieg und der Untersuchung von Schusswunden im Gehirn), bis es zu einer systematischen Erforschung der Beziehungen zwischen Gehirn und Denken kam. Die Gründe für diese Verzögerung mögen vielfältig sein. Einer davon ist sicherlich die Komplexität des zu untersuchenden Bedingungsgefüges. Ein Zugang eröffnet sich hier erst, wenn man psychologisch bedeutsame Phänomene und elementare naturwissenschaftliche Prozesse in einen systematischen Zusammenhang bringen kann.

Jedoch bereits vor Beginn der systematischen, psychologischen Hirnforschung gab es eine ganze Reihe von Meilensteinen in der Geschichte der Neuropsychologie. Dazu gehört auch der von den Veranstaltern der Amphitheater-Vorführungen hoch bezahlte römische Gladiator-Arzt Galenus, der im 1. Jh. Verhaltensveränderungen im Zusammenhang mit Gehirnverletzungen beobachtete.

Während im frühen Mittelalter (11. bis 14. Jh.) eher Erkenntnisfragen diskutiert wurden (z.B. Wann existiert etwas Subjektives wirklich in der Welt?), sammelte man im späten Mittelalter und zu Beginn der Neuzeit zahlreiche anatomische Kenntnisse¹. Franz Joseph Gall (1758–1828) entwickelte später an der Universität Wien eine Methode, um von der Schädelform eines Menschen auf seine Fähigkeiten schließen zu können. Diese Methode nannte Gall „Cranioscopie“ und die daraus folgende Lehre wurde bald unter der Bezeichnung *Phrenologie* populär. Gall unterschied anfangs 27 Fähigkeiten, darunter auch die Sprache. Nicht zuletzt wegen eines ihm bekannt gewordenen Falles von Sprachstörung, lokisierte Gall die Sprache bereits im Frontal cortex. Der Schwachstellen seiner Annahmen war er sich durchaus bewusst. Als er 1807 unter der Regierung Napoleons das Interesse der Academie Francaise weckte, stellte er zunächst nur seine neurologischen Studien vor. Dennoch lebte die Idee der Phrenologie weiter.

Auch der Intelligenzforscher Francis Galton (1822–1911) wurde von Galls Gedankengut beeinflusst. Er verfolgte unter anderem die Hypothese, dass die Intelligenz eines Menschen mit dessen Kopfumfang korreliert ist. Dazu sammelte er Daten, wohl wissend, dass er selbst und sein Förderer Napoleon einen sehr geringen Kopfumfang besaßen.

Der Franzose Marc Dax (1770–1837) vertrat 1836 auf der Grundlage von 40 Fällen von Sprachstörungen die Ansicht, dass die Sprache eine linkshemisphärische Lokalisation besitzt. Die entsprechenden Befunde wurden allerdings erst später (1865) von seinem Sohn publiziert.

Als Geburtsstunde der systematischen *Neuropsychologie* werden die Befunde von Paul Broca (1824–1880) angesehen. Anlässlich eines Treffens der Anthropo-



Abb. 1.1:

Phineas Gage (1823–1860) regte den Arzt John Martyn Harlow zur ersten Dokumentation einer Persönlichkeitsveränderung infolge einer akuten Kopfverletzung an. Die Verletzungsspuren kann man unter dem linken Auge und an der Stirn erkennen (Quelle: www.deakin.edu.au/hbs/gagepage). Die cerebralen Läsionen betrafen vor allem den linken, basalen Frontallappen. Gage wird danach als respektlos, streitsüchtig, launisch und unstet beschrieben.

¹ he anatome, griech. für Aufschneiden

logischen Gesellschaft zu Paris 1861 wurde von Ernest Aubertin der Verdacht geäußert, dass Sprechfähigkeit an einen intakten Frontalcortex gebunden ist. Broca, der auch an dem Treffen teilnahm, lernte fünf Tage später den sprechgestörten Patienten Leborgne kennen. Leborgne wies, wohl infolge von Syphilis, eine Lähmung der rechten Körperhälfte auf und wiederholte nach Aufforderung zum Sprechen stets nur die Silbe „tan-tan“. Der Patient starb am 17. Mai 1861 und wurde sofort von Broca und Aubertin autopsiert. Leborgnes Gehirn ist heute noch im Dupuytren Museum in Paris zu sehen; es weist eine Deformation im linken unteren Frontallappen auf. Bereits am nächsten Tag wurde dies der Anthropologischen Gesellschaft berichtet. Bis 1863 beschrieb Broca acht weitere Fälle, bei denen Sprechstörungen mit linksfrontalen Läsionen einhergingen.

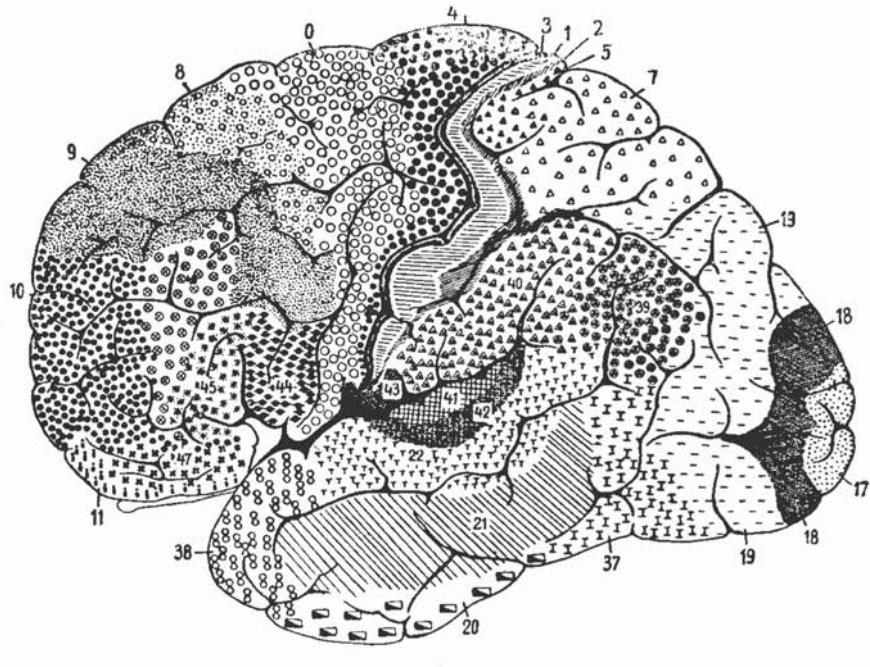
Bereits zuvor, 1848, hatte der Eisenbahnarbeiter Phineas Gage schwere Gehirnverletzungen erlitten, als bei einer Sprengung eine Eisenstange seinen Kopf durchdrang. Die darauf folgenden Veränderungen in seiner Persönlichkeit wurden vom britischen Landarzt John Harlow in einem Tagebuch notiert. Die genaue Art der Verletzung wurde später von Hanna Damasio (1994) rekonstruiert.

Der hohe Entwicklungsstand der Neurologie an der Wende zum 20. Jahrhundert stellte eine wichtige Voraussetzung für die damalige Entwicklung der Neuropsychologie dar. Hugo Liepmann beschrieb 1904 einen Fall von Amnesie nach einer Hippocampus-Läsion. 1905 betonte Liepmann mit Untersuchungen zu Apraxien die Bedeutung der Unversehrtheit neuraler Leitungswege. 1908 erschien die Lokalisationslehre von Korbinian Brodmann (1868–1918) mit einer **sorgfältigen histologischen Beschreibung der Areale der Großhirnrinde. Die Einteilung der Großhirnrinde nach Brodmann-Arealen wird auch in diesem Buch verwendet.**

Ein wichtiger Schritt in der Neuropsychologie erfolgte 1920, als Hans Berger (1873–1941) mit seinen elektrophysiologischen Untersuchungen am menschlichen Gehirn begann. Zuvor hatte er unter anderem den cerebralen Blutfluss untersucht. 1924 gelang ihm die Ableitung eines menschlichen **Elektroenzephalogramms (EEG)**. Diese erste **Gehirnstrommessung** konnte er am Sohn seines Gärtners vornehmen, dem nach einem Unfall ein Teil der Schädeldecke fehlte. Seine Befunde wurden 1929 publiziert. Die Entwicklung dieser Methode eröffnete neue Dimensionen in der Erforschung des Zusammenhangs zwischen Erleben und Hirnaktivität.

Eine weitere Wende, v.a. im Bereich der kognitiven Neuropsychologie, brachte die Untersuchung zahlreicher Hirnverletzungen im Ersten Weltkrieg. 1927 konnte Egon Weigl (gest. 1979) vom Institut für Erforschung der Folgeerscheinungen von Hirnverletzungen in Frankfurt am Main zeigen, dass Abstrahierungsleistungen die Unverletztheit des Stirnhirns voraussetzen. Seine Studien lieferten die Grundlage für den später von Brenda Milner entwickelten *Card Sorting Test* (1963).

1937 wurde Karl Lashley (1890–1958) erstmalig Professor an einem Lehrstuhl für „Neuropsychology“ in Chicago. 1960 schrieb Lashley ein einflussreiches Buch mit gleichlautendem Titel. Er betont darin die **Bedeutung des Zusammenspiels von Gehirnteilen für das Zustandekommen höherer kognitiver Fähigkeiten und die Multipotentialität der nervösen Struktur als Grundlage für Kompensa-**



A

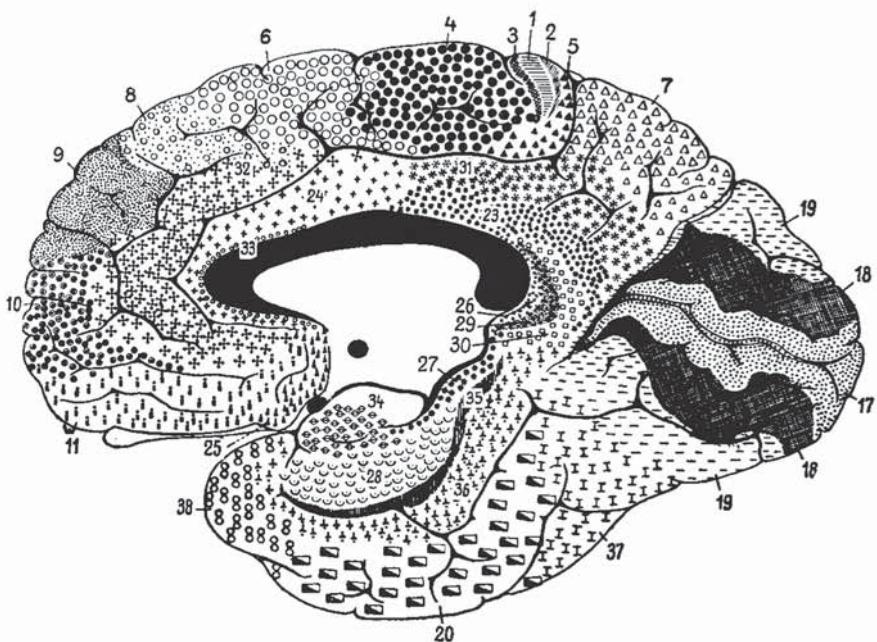


Abb. 1.2: **Brodmann-Areale** – Originalabbildungen zur cytoarchitektonischen Rindenfelderung des menschlichen Großhirns nach Brodmann (1909; eine systematische La-
beschreibung der Brodmann-Areale findet sich im Anhang)

tionsleistungen. 1949 erschien das wohl meistzitierte kognitiv-neuropsychologische Grundlagenwerk unter dem Titel „Organization of Behavior“ von Donald O. Hebb (1904–1985), einem Schüler Lashleys. Die darin formulierten Thesen, u.a. über die **Grundlagen des Lernens und des Gedächtnisses**, bezeichnete Hebb als „neuropsychologische Theorie“.

Brenda Milner (geb. 1918), eine Schülerin Hebbs, begleitete und untersuchte später den berühmten Patienten H. M. Dieser hatte 1953 aufgrund einer bilateralen Temporallappen-Operation starke Beeinträchtigungen seines Gedächtnisses erlitten. Die Studien an H. M. bilden die Grundlage der modernen Gedächtnisforschung. Etwa zeitgleich entdeckte der Neurologe Wilder Penfield (1891–1976), dass bei seinen Patienten nach Stimulation des inferioren Temporallappens reproduzierbar detaillierte Erinnerungsbilder wachgerufen wurden.

Der Berliner Hans-Lukas Teuber (1916–1977, Sohn eines der Gründungsväter der ehemaligen Anthropoidenstation auf Teneriffa) wurde ab 1947 als Neurologe in New York tätig und untersuchte die funktionelle Asymmetrie der Hemisphären. In seiner Tradition steht Roger Sperry (1913–1994), der 1981 den Nobelpreis für seine Untersuchungen an *Split-brain-Patienten* erhielt. Zahlreiche Untersuchungen an derart operierten und anderen neurologischen Patienten führte in der Folge auch Michael S. Gazzaniga durch. Ihm gelang es gegen Ende des 20. Jh. zahlreiche bedeutende kognitive Neuropsychologen für Beiträge zu einem Sammelwerk zu gewinnen, das mittlerweile mehrfach in Aktualisierungen unter dem Titel „**The Cognitive Neurosciences**“ (1995, 2000, 2004) erschienen ist.

Parallel zur traditionellen Neuropsychologie, deren wichtigste Erkenntnisquelle meist Störungsbilder sind, die aus Verletzungen resultieren, entwickelte sich in den 1980er- und 1990er-Jahren eine Kultur der Nutzung biomedizinischer Methoden zur Erforschung kognitiver Prozesse. Emanuel Donchin (geb. 1935) erklärte die Bedeutung der **P300-Auslenkung im ereigniskorrelierten EEG-Potential für die menschliche Informationsverarbeitung** (1979). Benjamin Libet (geb. 1916) berichtete viel diskutierte Ergebnisse aus einem Experiment, in dem zugleich **motorische EEG-Potentiale** und der **Zeitpunkt eines willentlichen Handlungsbegins** registriert wurden (1983). In unserer Arbeitsgruppe wurde der **Theta-Rhythmus in der EEG-Grundaktivität als Index für kontrollierte und durch den Kontext unterstützte Gedächtnissuche beschrieben** (1993). Messwerte dieser Art dienen als **Indikatoren für mentale Vorgänge, wie sie im Verlauf von Informationsverarbeitungsprozessen auftreten**.

Parallel zu den erwähnten Entwicklungen waren und sind psychologisch interessierte Hirnforscher aus vielen Disziplinen tätig. Otto Creutzfeld (1927–1992), der an den Max-Planck-Instituten für Psychiatrie in München und für Biophysikalische Chemie in Göttingen tätig war, hat 1983 sein Werk über den **Cortex Cerebri vorgelegt**. Zur Entwicklung der Neuropsychologie hat schließlich das aus Portugal stammende Neurologen-Ehepaar Hanna und Antonio Damasio erheblich beigetragen. Sie haben in Iowa die damals neue **Magnetresonanz-Tomographie als Methode der kognitiven Neuropsychologie** einer breiten Anwendung zugeführt. Jede Methode eröffnet auch neue Facetten des Verständnisses von den Entstehungsbedingungen mentaler Prozesse und von Phänomenen gedanklich-körperlicher Interaktionen. Damasios Überlegungen zur kognitiv-emotionalen

Wechselwirkung (1994) sind noch immer Gegenstand gegenwärtiger Diskussion. Wolf Singer (geb. 1943) vom Max-Planck-Institut für Hirnforschung hat die Grundlagen für das Verständnis der Bindung von im Gedächtnis verteilten Merkmalen zu Wahrnehmungsobjekten untersucht.

Das grundlegende Problem in der Geschichte der Neuropsychologie war es stets, **geeignete Metaphern zur Beschreibung des Verhältnisses von Verhalten und Geist bzw. Gehirntätigkeit und Erleben zu finden**. Eine klassische Metapher stammt von William Shakespeare: „His brain ... the soul's frail dwelling house“ (King John, 1596; V,7). Gegenüber der Beschreibung, dass das Gehirn das zerbrechliche Haus der Seele wäre, ging David Hartley (1749) einen Schritt weiter. Hartley, der mit dem Statistiker Thomas Bayes befreundet war, unterscheidet **willkürliche und automatisierte Prozesse** und beschreibt zunehmende Komplexität im Verhalten mit Hilfe von Assoziationen, denen er Schwingungen zugrunde legt: „**Ideas, and miniature vibrations, must first be generated ... before they can be associated**. But then ... this power of forming ideas, and their corresponding miniature vibrations, does equally presuppose the power of association“ (Bd. 1, proposition 11). **Denken und Hirntätigkeit wurden damit ins Verhältnis gesetzt, ohne dass jedoch deutlich wird, welche Vorteile man sich davon verspricht**.

Möglicherweise ist **Bewusstsein ein Phänomen**, das bei der Reduktion auf naturwissenschaftlich beschreibbare Sachverhalte letztlich doch auf der Strecke bleibt. Man spricht von **Emergenz**, wenn eine Qualität auftaucht, die sich auf bisher bekannte nicht direkt zurückführen lässt. Solche Phänomene kennt man auch in der Biologie. Die schillernden Farben eines Schmetterlingsflügels entstehen erst aus einem komplizierten Zusammenwirken von mechanischen und chemischen Eigenschaften der Flügelschuppen. Allerdings sind auch hier die Wechselwirkungen durchschaubar, die zum Entstehen der Farben beitragen, und sie beruhen auf den Gesetzen der Physik. Im Bereich der Psychologie tragen einfache Mechanismen des Verhaltens regelhaft zu gravierenden interpersonellen Effekten bei. Insofern ist hier das Emergenzproblem ein triviales. Wir sehen heute das Bewusstsein durchaus als eine, **wenn auch komplexe Funktion des cerebralen Geschehens** an. Allerdings ist die Zuschreibung von **Ursache-Wirkungs-Beziehungen** für viele Psychologen im Einzelfall problematisch.

Hubert Rohracher (1903–1972) entwarf 1967 explizit die These, **dass das bewusste Erleben nicht neue Erregungen erzeugen könne**, weil es selbst von Erregung abhängt. Dem widersprachen Popper & Eccles (1977), indem sie eine „**downward causation**“ postulierten, etwa im Sinne einer Einflussmöglichkeit von Erlebensprozessen auf die Nervenzellaktivität. Das ist aus heutiger Sicht verständlich, aber überspitzt. Im Grunde spricht vieles für die Argumentation Rohrachers. Psychologen müssen jedoch immer davon ausgehen, dass es eine **Rückwirkung von Geisteshaltung und Umweltinteraktion auf das Verhalten gibt**. Diese Rückwirkung kann, wie es Krankengeschichten von Psychopathologien zeigen, durchaus **bis in den Stoffwechsel von Nervenzellen hineinreichen**. Im Einzelfall ist die Determiniertheit menschlicher Urteile allerdings nicht bekannt und auch wegen der zu erwartenden Komplexität im Detail prinzipiell nicht darstellbar. Als Psychologen werden wir uns daher stets an den augenscheinlichen Freiheitsgraden im Verhalten konkreter Personen orientieren. **Die Freiheitsgrade im Urteil**

und Verhalten von Menschen sind Voraussetzungen für menschliches Interagieren. Sie bilden auch die Voraussetzungen für die wissenschaftliche Erforschung von Gesetzmäßigkeiten, die Urteile und Verhaltensweisen zumindest teilweise determinieren. Dies kann für das augenblickliche Verständnis sogar hinreichend sein.

Wenn man die Frage nach der Kausalität in der Beziehung von Neurologie und Bewusstsein als zweitrangig hintanstellt, so bleibt doch die Tatsache, dass es zu Nervenzellaktivität und Erleben unterschiedliche methodische Zugänge gibt. Die jeweiligen Ergebnisse sind daher im Grunde nicht vergleichbar. Genau hier fängt jedoch die psychologische Grundlagenforschung an, die über ein Inventar verfügt, das es ihr erlaubt, neurologische Daten, Leistungsdaten und Selbstberichte in der gleichen Anordnung zu erheben und damit in einen durchschaubaren Zusammenhang zu stellen.

Wichtige psychologische und neuropsychologische Fachbegriffe

Card Sorting Test	Verfahren, um die flexible Zuordnung von Beispielen zu Kategorien zu prüfen.
Elektroenzephalogramm	Hirnstrommessung; Ableitung von Potentialschwankungen am Schädel bzw. am lebenden Gehirn.
Neuropsychologie	Die Lehre von psychischen Funktionen, soweit sie mit psychologischen Methoden aus neurologischen, physiologischen und neuropathologischen Daten zu erschließen sind.
Phrenologie	Der Versuch, aus der Schädelform auf die Ausprägung des Gehirns und damit auf Charaktereigenschaften zu schließen.
Split-brain-Patienten	Patienten, bei denen nach schwersten epileptischen Störungen neurochirurgisch die Verbindungsfasern zwischen den Hemisphären durchtrennt wurden.

2 Biologische Voraussetzungen der Netzwerkverarbeitung

Die für die Informationsverarbeitung wichtigsten Bestandteile des Nervensystems sind die Nervenzellen. Rezeptoren bzw. Sensoren reagieren mit reizkorrelierten Erregungsprozessen auf physikalisch/chemische Umweltveränderungen und treten in den Kontakt mit Nervenzellen. Deren Fortsätze transportieren die Erregung in Form von impulsartigen Ladungsverschiebungen über große Entfernung im Organismus. Benachbarte Nervenzellen tauschen Informationen an sogenannten Synapsen durch chemische Botenstoffe (Neurotransmitter) aus. Die Nervenerregung wird an die Muskelzellen weitergegeben und veranlasst deren Kontraktion. Es gibt nach wiederholter Reizung verschiedene Formen funktioneller und struktureller Anpassung im Nervensystem.

2.1 Nervenzellen und Synapsen

Nervenzellen sind Körperzellen, die erregbar sind. Sie besitzen wie alle Körperzellen im Zellinneren Teilchen, deren elektrische Ladung in ihrer Summe zur Zellumgebung (Extrazellularraum) im Ungleichgewicht steht. Dieses Ungleichgewicht äußert sich in einer Spannungsdifferenz von ca. -60 bis -100 mV und wird als Ruhepotential bezeichnet. Bei Nerven-, Muskel- und Drüsenzellen kann sich dieses Ruhepotential, zumindest für einzelne Abschnitte der lokalen Zellmembran-Umgebung, kurzzeitig (2 bis 5 ms) ausgleichen (0 mV) oder sogar umkehren (Aktionspotential, bis + 40 mV). Aktionspotentiale (AP, engl. Plural APs) werden von den Nervenzellen spontan (ca. 5/s) oder aufgrund von Stimulation (bis max. ca. 500/s) produziert. Wenn APs beobachtet werden, spricht man von Erregung. Der zeitliche Abstand der APs bzw. ihre Rate (d.h. die auf die Zeiteinheit umgerechnete Anzahl im Beobachtungszeitraum), werden in der Regel als Erregungsstärke bezeichnet. Da dem Auftreten der APs stets eine Refraktärzeit folgt, gibt es für die AP-Rate eine Obergrenze, außerdem kann sich die Erregung nicht auf Membranstellen ausbreiten, die kurz zuvor erregt wurden. Die Erregungsausbreitung auf der Nervenzellmembran verläuft daher stets gerichtet (orthodrom). Die Nervenleitgeschwindigkeit wird mit 20 bis 100 m/s geschätzt (vgl. auch Buchthal

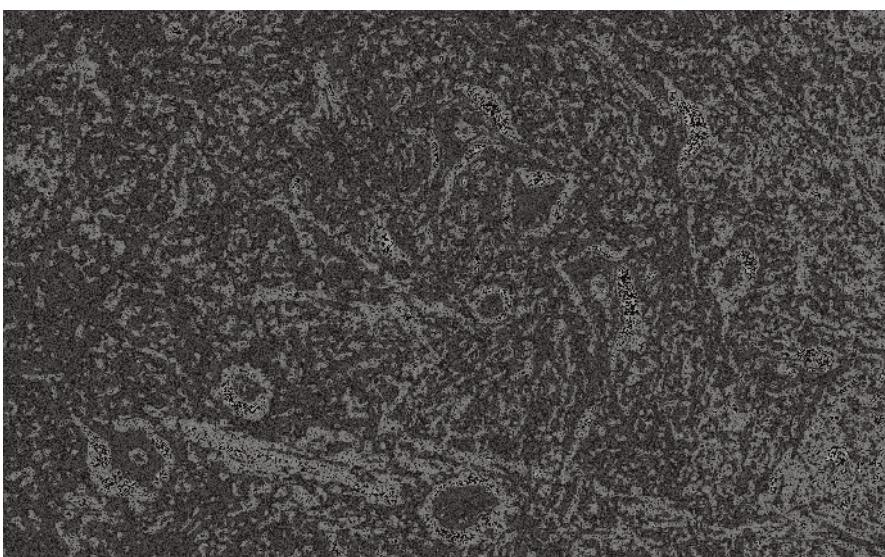


Abb. 2.1: Nervenzellen. Man kann mehrere Nervenzellkörper mit ihren Zellkernen erkennen. Ein in der Regel **dünner Fortsatz ist das Axon**, die anderen Fortsätze sind **Dendriten**. Zwischen den Zellkörpern befindet sich ein dichtes Fasergeflecht.

& Rosenfalck, 1966). Eine Modulation der AP-Rate kann innerhalb von $\frac{1}{2}$ ms erfolgen (Sabatini & Regehr, 1999). Die zeitliche Summation von mehreren Synapsen kann 15 bis 45 ms dauern.

Die Stärke der Nervenzell-Erregung wird bei der Wahrnehmung eines Reizes von der Intensität des Reizes bzw. bestimmter Reizeigenschaften determiniert. Letztendlich ist von ihr die Intensität subjektiver Empfindungen abhängig, zumindest im Bereich der Wahrnehmung. In vielen Untersuchungsanordnungen ist – innerhalb bestimmter physiologischer Grenzen – die Erregungsstärke (AP/s) doppelt logarithmisch proportional zur physikalischen Intensität einer die Erregung verursachenden Reizung (Reizstärke S). Die Intensität einer Reizempfindung kann also im Wesentlichen durch eine S-förmige Beziehung mit der Reizstärke vorhergesagt werden. Dieses Verhältnis ergibt sich unter anderem aus der Existenz einer unteren Schwelle und einer Obergrenze für die Erregbarkeit. Einzelne Wahrnehmungsexperimente, bei denen zugleich Erregungsstärke (AP/s) und Empfindungsstärke E gemessen wurde, lassen annehmen, dass Erleben und Neurophysiologie bei gleichzeitiger Messung linear korreliert sind. Daraus folgt, dass die Empfindungsstärke E mit der Reizstärke S doppelt logarithmisch korreliert ist. Dieser Zusammenhang wird als **Stevens-Gesetz** bezeichnet: $\log E = n \cdot \log S$ (Stevens, 1971).

Nervenzellen haben mindestens einen Fortsatz, den man Axon nennt. An der Wurzel dieses Fortsatzes (Axonhügel) entstehen unter Erregung APs, die auf der Axonmembran zum Axonende laufen. Wenn Axone wachsen, so suchen sie in der

2 Biologische Voraussetzungen der Netzwerkverarbeitung

Regel die Nähe einer anderen Nervenzellmembran auf, meist bis auf eine Abstandsdistanz von nur **ca. 40 nm**. Die in das Axonende einlaufenden APs veranlassen an diesen Kontaktstellen (Synapsen) die Freisetzung eines Neurotransmitters, der ständig in der **Nervenzelle in Vesikeln** bereitgestellt wird. Mit Hilfe von Neurotransmittern wird die Erregung einer Nervenzelle einer anderen mitgeteilt.

Tab. 2.1: Wichtigste Substanzfamilien der Neurotransmitter

1. Acetylcholin (ACh)	ARAS
2. Monoamine (MA)	
2.1 Indolamine: Serotonin (5-HT)	Raphekerne
2.2 Katecholamine Dopamin (DA)	Area tegmentalis anterior (sive ventralis ATV) Locus coeruleus Medulla oblongata
Noradrenalin (NA, NE) Adrenalin (AD, Eph)	
2.3 Histamin	
3. Aminosäure-Neurotransmitter	
Gamma-Amino-Buttersäure (GABA) Glutamat Aspartat, Glycin	Cortex, Striatum
4. Peptid-Neurotransmitter (koexistierende Neuromodulatoren)	
Tachykinine (Substanz P) vasoaktives intestinales Peptid (VIP) Neurotensin Somatostatin (SOM) Cholezystokinin (CCK) ACTH & Opioide (Enkephaline, b-Endorphin) Releasing Faktoren (Liberine bzw. Statine, CRH, Angiotensin II, LHRH, TRH)	Vorderhorn mit GABA im Cortex mit NA im Locus coeruleus, Amygdala mit GABA im Cortex, Amygdala mit Dopamin in der ATV z.B. Thalamus, Hypothalamus, Striatum z.B. Mes-, Rhombencephalon

2.2 Biologische Grundlagen der Verarbeitung

Bereits bei sehr einfachen, vielzelligen Organismen wie den Coelenteraten (z.B. Süßwasserpolypen und Korallentiere) gibt es Nervennetzwerke, die zwischen **Reizaufnahme und motorischer Koordination eine Informationsverarbeitung leisten**. Solche Organismen verfügen über spezialisierte Nervenzellen mit Fortsätzen (Axonen), die in der **Außenschicht des Organismus ein Netzwerk bilden**. Die **Nervenzellkörper sind gegenüber Umwelteinflüssen sensibel und können über das**

2.3 Mechanismen der Anpassung in der neuronalen Verarbeitung

Netzwerk Erregung auf dehnbare Fasern weitergeben, so dass sich der Polyp gegebenenfalls zusammenzieht. Insofern sprechen wir von einer nervalen Informationsverarbeitung zwischen Sensorik und Motorik.

Selbstverständlich verändert jede motorische Aktivität des Organismus in der Folge die Umweltbeziehung und damit den sensorischen Input, so dass man von einem geschlossenen Regelkreis zwischen Wahrnehmen und Tätigsein ausgehen muss (vgl. Uexküll, 1909). Letztlich bestimmt der Erfolg des Verhaltens in biologischer Hinsicht, inwieweit Mechanismen der Sensorik nützlich sind. Üblicherweise beschreibt man den erwähnten Regelkreis ausgehend von der Sensorik und ergänzt ihn durch Mechanismen der Erwartungsanpassung (Veränderung der Aufmerksamkeit) und des Lernens.

Auch das Nervensystem des Menschen entwickelt sich in der Außenschicht des Keimplings (Ektoderm). Die Funktion der Nervenzellen beruht auf den gleichen Mechanismen wie bei Tieren. Allerdings ist beim Menschen das Netzwerk nicht mehr gleichmäßig geknüpft. Es lassen sich vielmehr verschiedene Ebenen oder Schichten der Verarbeitung unterscheiden, die teils eher dem sensorischen Input, teils dem motorischen Output zuzurechnen sind.

2.3 Mechanismen der Anpassung in der neuronalen Verarbeitung

Als nichtassoziatives Lernen bezeichnet man Verhaltensveränderungen, die auf Anpassungsprozesse des Nervensystems aufgrund von Verhaltenswiederholung zurückzuführen sind (Wiederholungslernen). Die biologische Struktur entwickelt an beanspruchten Stellen stets besondere Ausformungen, die eine sensible Antwort auf Reizung darstellen, und andererseits zu einer Abdämpfung der äußeren Einwirkung führen. Je nachdem, welcher Effekt im Zentrum der Beobachtung steht, spricht man von Sensitivierung (Sensibilisierung) und Habituation (Gewöhnung). Sensitivierung und Habituation bilden auch die Grundlage des Lernens. Durch das Lernen erfolgt eine überdauernde funktionelle Anpassung der Netzwerkverarbeitung; dies ist Gegenstand eines späteren Kapitels.

Die zytologischen Grundlagen neuronaler Anpassung sind sehr vielfältig. An dieser Stelle ist ein Mechanismus zu erwähnen, der die strukturelle Anpassung unterstützt. Das cerebrale Bindegewebe, die Glia, spielt eine wichtige Funktion bei der Unterstützung von Anpassungsvorgängen bei der neuronalen Erregungsweiterleitung. Der hohe Ionenbedarf von aktiven Nervenzellen wird zum Teil durch Kalziumionen aus der Glia gedeckt, die zwischen bestimmten Gliazellen (Astrozyten) weitergereicht werden können. Wird von Astrozyten eine hohe neuronale Aktivität registriert, so geben sie eine die Synapsenbildung unterstützende Substanz (Thrombospondin) ab (Fields, 2002).

Wichtige psychologische und neuropsychologische Fachbegriffe

Nichtassoziatives Lernen Bezeichnung für neuronale Anpassungsprozesse, die zu einem Empfindlicherwerden (Sensitivierung) oder zu einer Abstumpfung (Habituation) von neuronalem Reagieren führen.

Stevens-Gesetz Stanley Smith Stevens (1906–1973) zeigte experimentell, dass die Empfindungsstärke in mittleren Bereichen und in doppelt-logarithmischen Diagrammen proportional zur Reizstärke ist. Dies bestätigte frühere Annahmen. Bereits Ernst Heinrich Weber (1795–1878) fand, dass ein Reiz stets um einen konstanten Prozentsatz erhöht werden muss, damit die Erhöhung spürbar wird. Gustav Theodor Fechner (1801–1887) folgerte daraus, dass die Empfindungsstärke proportional zum Logarithmus der Reizstärke ist (Psychophysisches Grundgesetz).

3 Entwicklung des Gehirns und Geschlechtsunterschiede

Das Gewicht des menschlichen Gehirns ist im Verhältnis zum Körbergewicht schwerer als bei Tieren. Es entwickelt sich im Embryo in der dritten Entwicklungswoche als Neuralrohr und damit früher als andere Organe. Die Hirnreifung besteht im Wesentlichen aus Zellteilungen (bis zum Abschluss der Pubertät), dem Auswachsen und der Myelinisierung von Nervenfasern. Neue Synapsen können während der gesamten Lebensspanne gebildet werden. Die Anatomie der Hirnrinde weist infolge von Umweltfaktoren eine Variabilität auf, deren Ausprägung jedoch an einzelnen Stellen genetisch eingeschränkt wird. Zwischen den Geschlechtern findet man Unterschiede in der Hirnanatomie.

3.1 Evolution

Der Mensch besitzt unter den Säugetieren keineswegs das größte Gehirn. Aus über 100 Milliarden Nervenzellen besteht das Gehirn eines Elefanten, das damit auch größer ist als das Gehirn des größten rezenten Säugetiers – das eines Blauwals. Im Vergleich zu seinem Körbergewicht hat der Mensch jedoch ein höheres Hirngewicht als jedes andere Säugetier. Wenn man den Quotienten aus Körperf- und Gehirngewicht für ein typisches Säugetier (z.B. Katze) gleich 1 setzt, so ist der entsprechende, sog. *Enzephalisationsquotient* beim Menschen 7 bis 7,5 (Nieuwenhuys u.a., 1998). Das Verhältnis von Cortex- zu Gehirngewicht (ca. 80 %) und die Zahl der Synapsen pro Neuron (ca. 6.000 bis 10.000) sind jedoch zwischen menschlichem Gehirn und dem anderer Säugetiere vergleichbar. Allerdings aktivieren die Pyramidenzellen des Menschen etwa viermal so viele Synapsen wie die der Ratte, so dass bei ihm der neuronale Energieverbrauch allein schon für die Freisetzung von Neurotransmitter sehr hoch ist.

In der Geschichte der Menschheit verlief die Größenzunahme des Gehirns, seine langsame Reifung (bei Menschenaffen dreifach schneller) und die Zunahme der Bipedie vermutlich zeitlich parallel. Mit der Vergrößerung des Gehirns dürften sich die anatomischen Voraussetzungen für weitreichende intermodale Kon-

zeptbildungen entwickelt haben. Intermodale Abstraktionen sind ihrerseits eine Voraussetzung für das Herstellen von Bildern und die Produktion von Sprache. In bildlichen Darstellungen werden bestimmte Merkmale von Form und räumlicher Anordnung abstrahiert. In der Sprache werden Abstraktionen der Tätigkeit (Modus) und der zeitlichen Anordnung (Tempus) verwendet.

Die Entwicklung weiterer bedeutsamer Funktionen bedurfte nach Ansicht vieler Autoren eines zusätzlichen Selektionsdrucks. Dieser existierte sicherlich während der Eiszeiten und prägte möglicherweise die Schlafperiodik und einige geschlechtsgebundene Verhaltensbevorzugungen (vgl. z.B. McFarland, 1999). Mit dem Wechsel der Lebensbedingungen gegen Ende der letzten Eiszeit vor ca. 40.000 Jahren soll die Fähigkeit entstanden sein, sich in die Sichtweise anderer Personen hineinzudenken bzw. nützliche Hypothesen über nicht beobachtete Verhaltensweisen aufzustellen (*theory of mind*; Carruther, 2000).

3.2 Entwicklung

3.2.1 Reifung

Das zentrale Nervensystem ist das Organsystem, dessen Bildung in der Individualentwicklung am frühesten beginnt und am spätesten beendet wird (Faustregel: 20. Tag bis 20. Jahr). Etwa ab dem 18. Tag der Entwicklung startet beim menschlichen Keimling die sogenannte *Neurulation*, also die Bildung des zentralen Nervensystems. Eine rinnenförmige Struktur aus ektodermalen Zellen schließt sich allmählich zu einem Rohr (*Neuralrohr*), das in der 5. Entwicklungswoche (ca. 10 mm Scheitel-Steiß-Länge) an seinem Vorderende fünf bläschenartige Aufreibungen erkennen lässt: Telencephalon¹, Dienencephalon², Mesencephalon³, Metencephalon⁴ (Cerebellum und Pons) und Myelencephalon⁵ (s. Abb. 3.1). Zur Anatomie dieser Hirnteile und den im Folgenden verwendeten Lagebezeichnungen vgl. später das Kapitel „Bauplan des Gehirns“. Das zunächst ungeteilte Telencephalon wächst nach beiden Seiten aus und bildet in der Folge die Hemisphären. Im Querschnitt des Neuralrohrs kann man in diesem Stadium (ca. 20 mm Scheitel-Steiß-Länge) bereits eine dorsale Zellzone unterscheiden, die später sensorische⁶ Funktionen übernimmt. Des Weiteren ist eine ventrale Zellzone erkenn-

1 das Encephalon, von kephale, griech. für Kopf, also das im Kopf befindliche, Tel- von telos, griech. für Ende

2 Di- von dia, griech. für hindurch

3 Mes- von meson, griech. für Mitte

4 Met- von meta, griech. für nach

5 Myel- von myelon, griech. für Mark

6 die Sinnesorgane betreffend (engl. sensory; subst. Sensorik); nicht zu verwechseln mit sensibel, d.h. das Fühlen betreffend (engl. sensitiv; subst. Sensibilität)

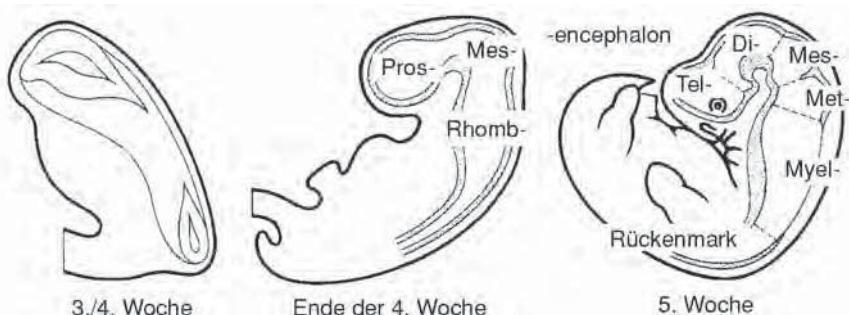
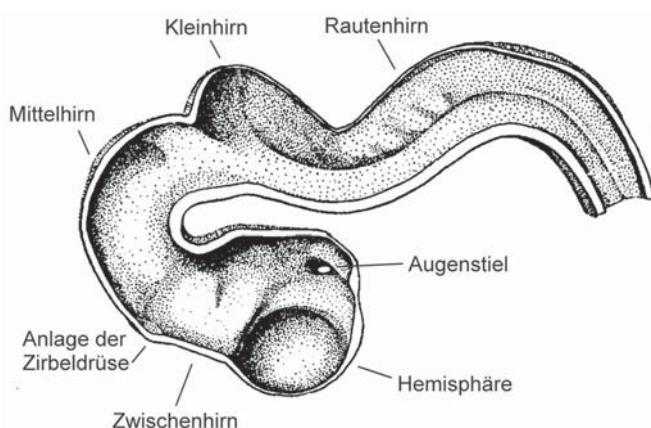


Abb. 3.1: Frühe Hirnentwicklung. Oben: Aufsicht auf das sich nach den drei ersten Schwangerschaftswochen schließende Neuralrohr. In der Folge bilden sich am Vorderende des Neuralrohrs zunächst drei, dann fünf bläschenartige Auftreibungen, aus denen sich schließlich die einzelnen Teile des Gehirns entwickeln. Unten: Längsschnitt durch das Gehirn eines Keimlings von 10,4 mm Scheitel-Steiß-Länge (modifiziert nach Hochstetter, 1929).



bar, die für die spätere Motorik entscheidend ist. In einer seitlichen Zwischenzone gibt es Zellgruppen, die sich später afferenten bzw. efferenten vegetativen Funktionen zuordnen lassen. Dieser funktionelle Bauplan bleibt auch im adulten Gehirn erkennbar.

In den ersten 13 Schwangerschaftswochen erreicht das *Vorderhirn* (d.h. die vor dem Mesencephalon rostral gelegenen Teile) einen Umfang von 3×10^9 Zellen. Bis zur 20. Woche steigt die Zellzahl auf 13×10^9 an, bis zur Geburt auf 38×10^9 (Samuelson u.a., 2003). Diese Zahlen beinhalten alle Zelltypen, von denen ca. 35 % den adulten Nervenzellen zuzuordnen sind (das entspricht etwa 13 Milliarden Nervenzellen im Neugeborenen-Cortex). Innerhalb der ersten zwei bis drei Lebensjahre verdoppelt sich das Hirnvolumen. Nervenzellteilungen werden über die ersten beiden Lebensjahrzehnte hinweg beobachtet. Danach gibt es offenbar keine Proliferation mehr, ausgenommen im Hippocampus. Die Zahl der abster-

benden Neurone übersteigt die Zahl der neugebildeten ab etwa dem 15. Lebensjahr. Allerdings bleibt danach (im Alter zwischen 20 und 90 Jahren) der Einfluss des Alters auf Neuronen- und Faserzahl mit einem Verlust von ca. 10 % vergleichsweise gering (Pakkenberg & Gundersen, 1997).

Die nachgeburtliche Reifung ist im Wesentlichen durch weitere Nervenzellneubildungen, das Auswachsen von Dendriten, Markscheidenbildung (*Myelinisierung*) und die Ausbildung von Synapsen (*Synaptogenese*) gekennzeichnet. Die durch Reifungsprozesse entstehenden Gestaltveränderungen (morphogenetische Prozesse) bringen mit sich, dass während der Reifung Zellen und Fasern absterben. Von einer reifungsbegleitenden Degeneration sind mutmaßlich inaktive Zellen betroffen. Allerdings handelt es sich um immerhin ca. 50 % der entstehenden Neurone. Nervenfortsätze degenerieren im Laufe der Entwicklung, wenn sie nicht durch sogenannte neurotrophe Substanzen stimuliert werden. Die Synapsenbildung erfolgt bevorzugt an dendritischen Dornen (*Spines*). In der Regel wird diese durch eine Aktivität an benachbarten prä- bzw. postsynaptischen Membranabschnitten stimuliert (Kalil, 1989). Vor allem in den ersten beiden Lebensjahren wachsen die Gehirne autistischer Kinder überdurchschnittlich (Courchesne u.a., 2004). Dadurch dominiert die Leistungsfähigkeit lokaler Netzwerke gegenüber einer weiträumigen Vernetzung (Baron-Cochen u.a., 2005).

Die Myelinisierung beginnt im primären motorischen Cortex (Area 4) im Zeitraum vom ersten bis 15. Monat. Parietale und temporale Regionen sind in der Regel bis zum Ende des zweiten Lebensjahres myelinisiert. Die frontalen Areale 9, 10, 45 und 46 myelinisieren erst bis zum 8. Lebensjahr (Gibson, 1991). Im Zusammenhang mit dem Prozess der fortschreitenden Myelinisierung der frontalen Areale ist die allmähliche Verlängerung der Aufmerksamkeitsspanne, das Erfassen zeitlich ausgedehnter Sachverhalte und die Entwicklung sprachlicher Fähigkeiten zu sehen. Occipito-frontale und temporo-frontale Verbindungen entwickeln sich in der linken Hemisphäre bis zum fünften Lebensjahr, in der rechten etwa bis zum 9. Lebensjahr. Die Sprachentwicklung scheint also der Fähigkeit vorauszugehen, globale Konzepte zu bilden (White, 1976).

3.2.2 Frühe Entwicklung

Zwischen dem ersten und dritten Lebensjahr wurde eine gegenüber kontralateral verstärkte Durchblutung der rechten posterioren Hemisphäre in Ruhe beobachtet (Chiron u.a., 1997). Diese Hemisphäre gilt als bedeutsam für die Konstruktion von Kontext- und Zusammenhangswissen. Nach dem dritten Lebensjahr verschiebt sich die Gesamtdurchblutung der Hemisphären nach links (sprachlich erworbenes und direkt abrufbares Wissen).

Zwischen dem fünften und 10. Lebensjahr dürfte vorübergehend ein besonders hoher Vernetzungsgrad erreicht werden. Dies wird oft als Grundlage für das Herstellen von Relationen und das Erkennen komplexer Muster angesehen. Tatsächlich gibt es in diesem Alter einen Zuwachs in der Fähigkeit, unvertraute Gesichter wieder zu erkennen (Carey & Diamond, 1980). Die Fähigkeit zum Denken in Relationen wurde zum Beispiel mit Hilfe von Gewichten an Waagebal-

ken mit unterschiedlicher Länge geprüft. An den jeweils längeren Balken waren geringere Gewichte zu hängen als an den kürzeren, um die Waage im Gleichgewicht zu halten. Die Fähigkeit, diese Aufgabe richtig zu lösen, entwickelt sich vom 11. bis zum 13. Lebensjahr bei beiden Geschlechtern signifikant, wobei Jungen durchschnittlich höhere Werte erzielen als Mädchen. Auch die Produktivität für mentale Vorstellungen nimmt in dieser Alterspanne zu; hierbei zeigen Mädchen höhere Werte als Jungen (Graber & Peterson, 1991). In der Regel ist die Myelinisierung mit der Pubertät abgeschlossen, kann aber vereinzelt bis zum Seinum nachgewiesen werden.

Zwischen dem 10. und 15. Lebensjahr findet eine Umstrukturierung des Gehirns statt, die an einer hohen Rate von Zellneubildungen und Zelleinschmelzungen sichtbar wird. In dieser Zeitspanne ist die Synapsendichte vergleichsweise gering und der Sauerstoffverbrauch unterdurchschnittlich (Huttenlocher, 1979; Chugani u.a., 1988). Entgegen anderslautenden Vermutungen lassen sich jedoch kaum zuverlässige Daten für einen Einbruch der kognitiven Fähigkeiten in der Pubertät finden, die mit der Zunahme des Größenwachstums oder mit dem Beginn der sexuellen Reife einhergehen. Sofern solche Effekte berichtet wurden, können diese z.B. auch auf eine Beeinflussung des Lehrerurteils durch die Beobachtung körperlicher Veränderungen zurückgeführt werden (Graber & Peterson, 1991). Räumliche Fähigkeiten scheinen sich in enger Relation zu entsprechenden Anforderungen (z.B. beim Spiel) zu entwickeln. Allerdings besteht hier eine deutliche Interaktion mit dem Geschlecht zugunsten von Jungen mit hoher sportlicher Leistungsfähigkeit (Petersen, 1979).

3.2.3 Demenz

In der zweiten Lebenshälfte steigt aus verschiedenen Gründen die Wahrscheinlichkeit für dementielle Symptome. Dazu gehören Störungen des freien Gedächtnisabrufes und des Wiedererkennens vertrauter Objekte. Des Weiteren bestehen Beeinträchtigungen der verbalen Flüssigkeit und beim Ausführen einfacher Handlungen sowie Defizite in der Orientiertheit. Das Risiko für dementielle Symptome liegt in der zweiten Hälfte des siebten Lebensjahrzehnts bei 5 %, im 9. Lebensjahrzehnt bei 30 % und danach bei 50 %. Zur Diagnose kognitiver Beeinträchtigungen eignen sich je nach Schweregrad verschiedene neuropsychologische Testverfahren, unter anderem der Wechsler-Gedächtnistest (Härtig u.a., 2000) oder der Demenz-Test (Kessler u.a., 1999). Der neurologische Abbau ist durch das Absterben von Nervenzellen gekennzeichnet (etwa eine Zelle pro Sekunde Lebenszeit; vgl. z.B. die Furchenbreiten in den Abb. 13.6 und 15.6). Außerdem gehen myelinisierte Nervenfasern verloren, die im Gehirn eine Länge von insgesamt etwa 150.000–180.000 km besitzen (Pakkenberg u.a., 2003).

Die *Demenz vom Alzheimer-Typ* geht mit Amyloid-Ablagerungen einher. Amyloide sind Protein-Kohlenhydrat-Komplexe. Wenn sich diese als Plaques oder Tangles (Fibrillen) ablagern, beeinträchtigen sie die Nervenzellfunktionen und insbesondere den Neurotransmitterstoffwechsel. Die ersten pathologischen Ablagerungen erfolgen meist in der stoffwechselaktiven Hippocampus-Formation

3 Entwicklung des Gehirns und Geschlechtsunterschiede

und stören den intentionalen Gedächtnisabruf. Die Betroffenen ziehen sich zunächst zurück, im weiteren Verlauf werden sie reizbar und agitiert. Parallel dazu nimmt die Anzahl der Plaques im cerebralen Cortex, im Thalamus und in der Amygdala zu, und vor allem im Acetylcholin-System nimmt die Cholinesterase(ChE)-Aktivität ab und wird durch Butyrylcholinesterase (BuChE) ersetzt (Perry u.a., 1978 a und b). Aggression bei Dementen wird mit verminderter Cholinacetyltransferase(ChAT)-Aktivität in den Arealen 46 und 9 in Verbindung gebracht (Minger u.a., 2000). Agitierte Alzheimer-Patienten weisen mehr Tangels im anterior-cingulären und orbito-frontalen Cortex auf (Tekin u.a., 2001).

3.3 Anlage und Umwelt

Die Masse an **grauer Substanz in der Hirnrinde unterliegt für die meisten Hirnregionen einer großen Variabilität zwischen Personen** (s. Abb. 3.2). Demgegenüber sind die quantitativen Unterschiede folgender Regionen bei monozygoten Zwillingen erstaunlich gering: primäre sensorische und motorische Windung, inferiorer Parietallappen (räumliche Assoziationsareale), Hörinde, Gyrus fronta-

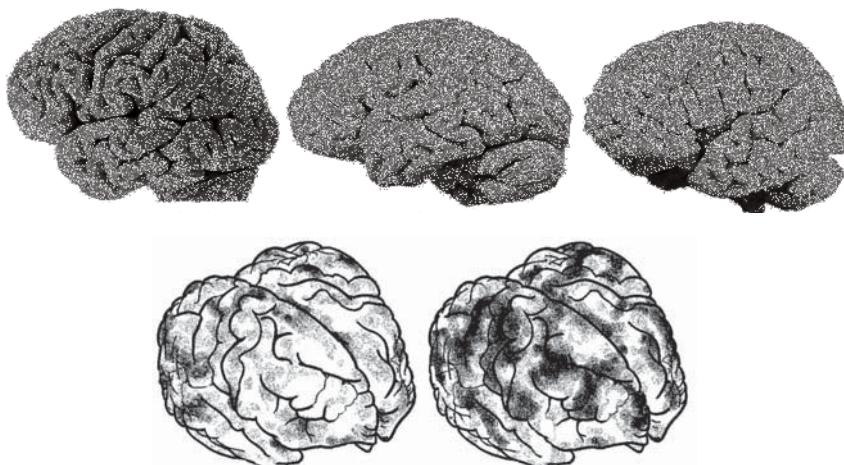


Abb. 3.2: Variabilität und genetische Determiniertheit der Großhirnrinden-Morphologie. *Oben:* Beispiele unterschiedlicher Windungs- und Furchenmuster. *Unten:* Varianz des Rindenvolumens in verschiedenen Cortex-Regionen. Gegenübergestellt ist die Signifikanz des Volumenunterschiedes bei zweieiigen (ZZ, links) und eineiigen Zwillingen (EZ, rechts). ZZ sind in manchen Regionen ähnlicher als zufällig ausgewählte Paare, vor allem in den posterioren Assoziationsarealen (dunkle Regionen links). EZ sind außerdem in sensomotorischen Regionen, dem Wernicke-Areal und einigen Frontalarealen hoch signifikant ähnlicher (dunkle Regionen rechts) als zufällig ausgewählte Paare (nach Thompson u.a., 2001).

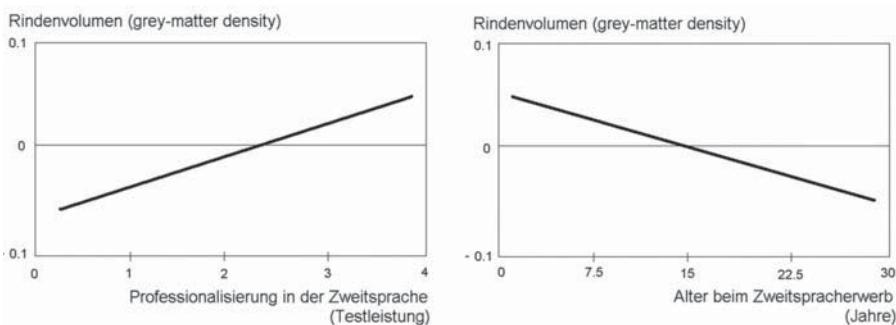


Abb. 3.3: Der linke inferiore Parietalcortex reagiert plastisch bei frühem Zweispracherwerb. Links: Die Testleistung für die Zweisprache korreliert bei zweisprachigen Personen mit dem Rindenvolumen. Rechts: Das Rindenvolumen ist bei frühem Zweispracherwerb größer als bei spätem (nach Mechelli u.a., 2004).

lis medius (Areale 9 und 46). Für das Volumen der letztgenannten Areale des Frontalcortex wurde ein **Erblichkeitsskoeffizient** von $h = 90$ bis 9 ermittelt (Thompson u.a., 2001). Erblichkeitsmaße geben den **genetisch bedingten Varianzanteil unter den für die Stichprobe üblichen Sozialisationsvoraussetzungen an**. Individuelle Variationen aufgrund besonderer Lernmöglichkeiten sind dadurch nicht undenkbar.

Aus Tierversuchen ist bekannt, dass das **Cortexwachstum unter spezifischen Trainingsbedingungen angeregt werden kann** (Bennett u.a., 1964). Volumenvergrößerungen sind dabei hauptsächlich auf eine **verstärkte Dendritenbildung und eine Vermehrung von Gliazellen (Stützzellen)** zurückzuführen (Greenough & Volkmar, 1973). Draganski u.a. (2004) konnten nachweisen, dass die Area V5 nach dreimonatigem Training im Jonglieren eine signifikante Größenzunahme aufwies.

Eine Region im linken inferioren Parietalcortex weist bei bilingualen Personen mehr graue Substanz auf als bei Monolingualen. Darüber hinaus gibt es zwischen dem Rindenvolumen in dieser Region und dem Grad der Beherrschung der zweiten Sprache eine positive Korrelation. Die Plastizität wird offensichtlich in jungen Jahren genutzt, da eine negative Korrelation zwischen Rindenvolumen und dem Alter des Zweispracherwerbs zu finden ist (s. Abb. 3.3).

3.4 Geschlechtsunterschiede

Im Mittel besitzt das Gehirn ein Gewicht von 1.350 g und 21,5 Milliarden Nervenzellen im Cortex. Frauen haben ein geringfügig leichteres Gehirn mit weniger Nervenzellen und mehr Fasern als die Männer (punktserielle Korrelation von Ge-

hirngewicht und Geschlecht $r = .47$, Korrelation von Gehirngewicht und Körpergröße $r = .41$, Korrelation von Körpergröße und Geschlecht $r = .56$; Pakkenberg & Gundersen, 1997; Rabinowicz u.a., 2002; s. Tab. 3.1). Keine Unterschiede gibt es hinsichtlich der Neuronendichte. Die Daten stützen die Vermutung, dass weibliche Gehirne bei geringerer Zellzahl etwas stärker vernetzt sind als die männlichen. Diese Annahme wird durch Befunde unterstrichen, die zeigen, dass bei Frauen auch einige commissurale Verbindungen zwischen den Hemisphären stärker ausgeprägt sind (v.a. im Bereich von Truncus und Splenium; Johnson u.a., 1994; Bermudez & Zatorre, 2001). Für die Pyramidenzellen des Corpus ammonis ist bekannt, dass Östrogen die Aussprossung dendritischer Spines fördert und die laufende Erregungsübertragung unterstützt. Das Androgen Dehydrotestosteron verlängert dagegen die Dauer der Aktionspotentiale dieser Neurone.

Tab. 3.1: Quantitative Geschlechtsunterschiede in der Hirnanatomie
(nach Pakkenberg & Gundersen, 1997)

	Alle	Männer	Frauen
Gehirngewicht (g)	1.350	1.430	1.260
Neocortexfläche (cm^2)	1.820	1.900	1.680
Neuronenzahl im Cortex (10^9)	21,5	22,8	19,3
Neuronendichte (10^6 pro cm^3)	44,0	44,1	43,8

Geschlechtsspezifische Größenunterschiede existieren auch für einzelne Hirnteile. Im Hypothalamus sind bei Männern die Regio preoptica, der Nucleus suprachiasmaticus und die Ventralkerne erheblich größer als bei Frauen (Pritzel u.a., 2003, S. 378 f.). Unmittelbar damit ist eine höhere Sensitivität (Reizgeneralisierung) und Reaktivität (Antwortbereitschaft) bestimmter vegetativer Funktionen verbunden. Im Bereich der Sexualität betrifft das z.B. die energetische Mobilisierung und die muskuläre Einsatzbereitschaft. Die Ausbildung der genannten Kerngebiete wird in der prä- und postnatalen Entwicklung von Sexualhormonen unterstützt.

In einzelnen Cortexarealen werden absolute Volumen-Unterschiede zwischen den Geschlechtern gefunden. Die folgenden Prozentangaben sind aus den Verhältnissen von Volumen-Mittelwerten errechnet (nach Angaben von Goldstein u.a., 2001). Bei Männern ist gegenüber Frauen größer: z.B. Gyrus angularis (Area 39, um 19 %), frontomedialer Cortex (Area 11 und 12, um 19 %) und Area subcallosa (v.a. Area 25, um 17 %). Bei Frauen ist gegenüber Männern größer: z.B. posteriorer Gyrus supramarginalis (Area 40 post., um 9 %), Gyrus lingualis (Area 17 und 18 inf., um 4 %), frontoorbitaler Cortex (Area 47, um 3 %) und anteriorer Gyrus cinguli (Area 24 und 33, um 2,5 %).

Für den Cortex ist bei Männern eine deutliche Asymmetrie des Planum temporale (Sprachverarbeitung) dokumentiert (links größer; Kulynych u.a., 1994). Funktionell gesehen wird Sprache bei Frauen in höherem Maße mit beiden Hemis-

sphären verarbeitet. Dazu passt auch ein Befund von Shaywitz u.a. (1995), der bei phonologischen Aufgaben zeigt, dass bei Männern hauptsächlich nur der linke inferiore Frontallappen aktiviert ist, während bei Frauen eine Aktivierung in beiden Hemisphären beobachtet wurde. Einige Autoren finden auch die anteriore Commissur bei Frauen vergrößert, die Adhaesio interthalamicus (eine Verbindung der beiden Thalamus) ist bei Frauen etwas häufiger zu finden als bei Männern (Allen & Gorski, 1991).

Wichtige psychologische und neuropsychologische Fachbegriffe

Demenz vom Alzheimer-Typ	Als Demenz bezeichnet man die Beeinträchtigung von Aufmerksamkeit und Gedächtnis, die zu einer Verarmung von Sprach- und Handlungsfähigkeiten führt. Beim Alzheimer-Typ lassen sich zentralnervöse Amyloid-Ablagerungen nachweisen.
Erblichkeitskoeffizient	Meistens als Varianz von eineiigen Zwillingen definiert, die an einer Kontroll-Varianz (z.B. von zweieiigen Zwillingen) standardisiert wurde.
Theory of Mind	Hypothesen über die Gedanken und Absichten anderer Personen.

4 Nervennetzwerke

Die Erregungsausbreitung erfolgt stets nach Maßgabe der Durchlässigkeit an den Synapsen und stellt daher stets eine Form der Informationsverarbeitung dar. Diese kann mit Hilfe von Netzwerkmodellen (z.B. sogenannten neuronalen Netzen) simuliert und analysiert werden. Wichtige Funktionsprinzipien (Winner-takes-all-Prinzip, das Prinzip der hidden layer und Mechanismen der Fehlerrückführung) lassen sich z.B. im Perceptron-Modell studieren. Zusammen mit formalen Prinzipien der Klassenbildung ergeben sich wichtige Implikationen für die funktionelle Interpretation von Netzwerkarchitekturen, die sich z.B. erheblich von der Architektur üblicher PCs unterscheidet.

4.1 Nervennetzwerke als Informationsfilter

Nervennetzwerke sind durch Konvergenz und Divergenz gekennzeichnet, weil stets mehrere, in der Regel 1.000 bis 10.000 Nervenfasern auf ein Neuron konvergieren und jedes Neuron mit vielen anderen Neuronen Kontakt aufnimmt. Ein extremes Beispiel liefern die Purkinje-Zellen des Kleinhirns, die je von nur einer Kletterfaser, aber von ca. 175.000 Parallelfasern Informationen erhalten. Funktionell ist auf der Inputseite jedes Nervennetzwerkes einerseits die Konvergenz von Informationen bei der Verarbeitung zu beachten, die zu einer fortschreitenden Abstraktheit der Information beiträgt. Andererseits existiert im Bereich der motorischen Steuerung stets eine Divergenz, die eine koordinierte Bewegung zahlreicher Effektoren erlaubt. Die entsprechenden anatomischen Strukturen im Neocortex sind 1. die modalnahen Areale (primäre und sekundäre sensorische Areale, insbesondere visuelle, somatosensorische, gustatorische und auditorische), 2. die parietalen und temporalen Assoziationsareale, 3. die präfrontalen Assoziationsareale und 4. die prämotorischen und motorischen Areale.

Nervennetzwerke sind außerdem Streuungs-Hemmungs-Netzwerke, weil die Nervenzellkontakte die Erregungsleitung unterstützen (fazilieren) oder hemmen (inhibitieren) können. Dies wird über erregende (exzitatorische) oder hemmende (inhibitorische) Synapsen gewährleistet. Eine Hemmung ist allein deshalb erforderlich,

derlich, um **überschießende oder generelle Netzwerkaktivierungen zu verhindern**. Epileptische Phänomene beruhen zum Beispiel auf einer gleichzeitigen Erregung größerer Netzwerkteile durch Übererregung und mangelnde Hemmung. Die Streuungs-Hemmungs-Eigenschaften der Verarbeitung bilden die Grundlage für **alle Arten der Informationsfilterung, insbesondere bei Ähnlichkeits- und Kontrastphänomenen und bei Auswahl- und Entscheidungsmechanismen, die z.B. über das Winner-takes-all-Prinzip (s.u.) beschrieben werden.**

Um den Beitrag zu untersuchen, den eine Nervenzelle zur Verarbeitung in einem Nervennetzwerk leistet, wird oft das **rezeptive Feld dieser Nervenzelle bestimmt**. Das rezeptive Feld einer Zelle besteht aus **allen Rezeptoren, die mit der Zelle erregend oder hemmend verbunden sind**. Oft bestehen rezeptive Felder aus einem **zentralen Anteil (Zentrum), der die Zelle bei Reizung erregt, und einem Umfeld (Peripherie), das die Zelle bei Reizung hemmt**. Rezeptive Felder können aber auch eine andere bzw. eine wesentlich komplexere funktionelle Struktur aufweisen, die letztlich zu einer komplexeren Informationsverarbeitung im Netzwerk beitragen. Bestimmte Eigenschaften rezeptiver Felder erzeugen zeitliche und/oder räumliche Kontrasteffekte, wie sie auch bei technischen Tiefpass- oder Bandpassfiltern zu beobachten sind.

Ein Beispiel für einen **Kontrasteffekt ist die Kontrastüberhöhung beim Simultankontrast, z.B. bei ungleich hellen Flächen**. Stößt eine helle Fläche an eine dunkle, so erscheint im unmittelbaren Grenzgebiet die helle Fläche heller als sie eigentlich ist, während die dunkle in der Nachbarschaft noch dunkler zu sein scheint. Dieser Effekt beruht darauf, dass einzelne Nervenzellen benachbarte

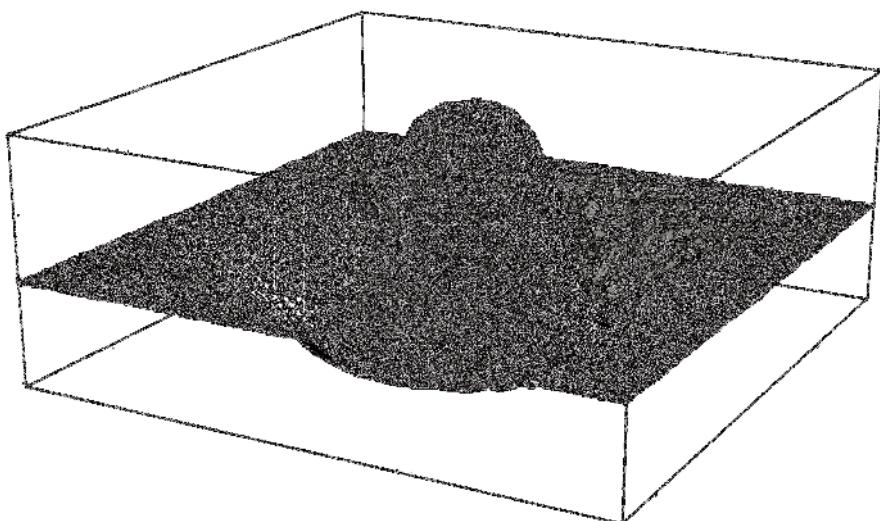


Abb. 4.1: Der „mexikanische Hut“ – Modelldarstellung für Umfeldhemmung: Erregung (Auslenkung nach oben) und Hemmung (Auslenkung nach unten) in einer als kontinuierlich angenommenen Netzwerkebene unter der Voraussetzung, dass an einer Netzwerkstelle (in der Mitte) erregende Impulse ankommen.

Nervenzellen anregen und ferner liegende hemmen (Umfeldhemmung, laterale Inhibition bzw. Mexican-Hat-Effekt). Dadurch wird in einem Netzwerk unter bestimmten Voraussetzungen Aktivierung verstärkt, während gleichzeitig benachbarte, parallele Informationen unterdrückt werden (s. Abb. 4.1). Für das Grenzgebiet der hellen Fläche heißt das, dass die Nähe der dunklen Fläche zusätzlich aufhellend wirkt, während im benachbarten dunklen Anteil die Nähe der hellen Fläche abdunkelnd wirkt.

Die Unterdrückung der benachbarten Verarbeitungskanäle bei Aktivierung eines bestimmten Kanals wird durch das Winner-takes-all-Prinzip beschrieben (WTA; Feldman & Ballard, 1982; Jain & Wysotski, 2004). Ein Beispiel für die Gültigkeit des Winner-takes-all-Prinzips als Auswahl- und Entscheidungsmechanismus ist die Existenz inkompatibler Verhaltensweisen, z.B. wenn im Bereich von Aufmerksamkeit oder Motorik ausschließlich eine Rechts- oder Linkswendung erfolgt. Zur Erklärung dieser Ausschließlichkeit wird angenommen, dass sich latente Aktivierungen links bzw. rechts wechselseitig hemmend beeinflussen. Wenn eine von mehreren parallel existierenden Verhaltenstendenzen jedoch extrem aktiviert ist, so werden die übrigen, schwachen Verhaltenstendenzen völlig unterdrückt. Im Bereich der biologischen Verhaltenslehre gelten Übersprungs-handlungen (z.B. Körperpflege oder Essen) als biologisch motiviert und sind daher stets mit einem Aktivierungsvorteil versehen. Aufgrund des Winner-takes-all-Prinzips reicht dieser geringfügige Vorteil bereits aus, dass Verhaltensweisen wie Körperpflege und Essen das Verhalten letztlich leicht dominieren können, wenn sie mit anderen Verhaltenstendenzen konkurrieren (Hassenstein, 1973).

4.2 Neurologische Determinanten der Netzwerkverarbeitung

Erregung und Hemmung sind weder auf der Ebene der Synapsen noch in Bezug auf die Funktion von Teilnetzwerken einfach voneinander zu unterscheiden. Zwar unterscheiden sich exzitatorische und inhibitorische Synapsen in der Regel durch ihr Aussehen und die dazugehörigen Neurotransmitter. Inhibitorische Synapsen können gegenüber exzitatorischen dadurch identifiziert werden, dass sie oft axonale Kontaktstellen und ovale Vesikel besitzen. Für zahlreiche Neurotransmitter ist jedoch bekannt, dass sie in hemmenden und erregenden Synapsen vorkommen können. Hinzu kommen modulatorische Interaktionen mit in der Nähe befindlichen Rezeptoren (Corezeptoren).

Die Beobachtung, dass sich benachbarte Netzwerkteile wechselseitig anregen und sich weiter entfernt liegende hemmen, kann auch bei der Betrachtung größerer Netzwerkeinheiten gemacht werden. Willentliche Beachtung eines größeren Raumteils verteilt erfahrungsgemäß die Aufmerksamkeitsressourcen, ohne dass insgesamt mehr Aufmerksamkeitsressourcen zur Verfügung gestellt werden (La-Berge & Brown, 1986). Wenn zwei Aufgaben annähernd gleichzeitig ausgeführt

werden sollen (*Doppelaufgaben*), liegt die Gesamtleistung meist deutlich unter der Summe der Einzelleistungen (Wickens & Gopher, 1977). Eine Reihe von Befunden belegt, dass rechtshemisphärische Areale die homologen, links gelegenen Areale hemmen und umgekehrt. Rechtsseitige Verletzungen können wegen eines Wegfalls entsprechender Hemmungen linksseitiger Areale zu einer überschließenden Sprechmotorik oder zu einer hauptsächlich nach rechts orientierten Aufmerksamkeit führen (wegen der kontralateral lokalisierten Raumbeachtung).

Für die Erklärung höherer Informationsverarbeitung ist in erster Linie die Frage bedeutsam, wie ein Netzwerkteil auf reizinduzierte Erregung reagiert. Die durch eine Sinnesmeldung entstehenden neuralen Erregungsprozesse werden hauptsächlich in den jeweils unmittelbar angesprochenen und vorerregten Netzwerkteilen weitergeleitet, sonst nicht. Die Erregung in benachbarten Gebieten wird gehemmt. Das heißt, im Grunde verarbeitet das informationsverarbeitende Netzwerk nur die Informationen, für die es angepasst ist (matched filtering) bzw. für die es biologisch oder gedanklich vorbereitet ist. Treffen unerwartete Erregungsmuster ein, so tragen diese zwar zu einer neuronalen Aktivierung bei, ihre Weiterleitung wird aber an der Stelle gehemmt, wo es zur Nichtpassung kommt (*Mismatch*).

Viele neurale Prozesse lassen sich mit Metaphern aus dem Alltag beschreiben. In der Regel gleichen sie selbstorganisierten Meinungsbildungsprozessen, die einen mehr oder weniger demokratischen Charakter besitzen. Intensive und parallel verbreitete „Mehrheitsmeinungen“ setzen sich in der Regel durch. Schwache Aktivierungen kommen zum Tragen, wenn sich starke wechselseitig blockieren. Informationen, die für den Speicher verständlich sind, werden bevorzugt weiterverarbeitet. Mismatch-Prozesse lassen sich als Beobachtungen beschreiben, die der Beobachter schwer in vorhandenes Wissen einordnen kann. Solche Beobachtungen führen dazu, dass den entsprechenden Informationen eine besondere „Aufmerksamkeit“ zugeführt wird. Ein solcher Mechanismus trifft auch für den neuronalen Prozess zu. Erhöhte Aktivierungen können mehrere Ursachen haben: personale (biographische) Bedeutsamkeit, eine Vorerregung durch ein geeignetes Vorsignal bzw. durch eine Instruktion oder, wie erwähnt, aufgrund einer Nichtpassung (*Mismatch*).

Mismatch ist einerseits in der Regel durch die Aufladung einer bestimmten neuronalen Verarbeitungseinheit (eines Moduls) durch ankommende exzitatorische postsynaptische Impulse gekennzeichnet. Andererseits verhindern hemmende Zuflüsse die Weiterleitung der ankommenden Erregung an andere Module. Bei Mismatch werden im Oberflächenpotential der Hirnstromaktivität (s. Kapitel Informationsverarbeitung) Negativauslenkungen beobachtet.

Die zum Mismatch führende Hemmung kann in der Folge überwunden werden, z. B. indem die Hemmung durch weitere Verarbeitungsschritte in parallelen Netzwerkteilen oder durch weitere Zuflüsse aufgehoben wird. In einem solchen Fall kommt es zu einem Überwiegen von Entladungen im ursprünglich gehemmten Netzwerkteil. Nun werden im Oberflächenpotential der Hirnstromaktivität Positivauslenkungen beobachtet. Eine gewissermaßen „reibungslose“ Erregungsweiterleitung hebt sich von der ständig vorhandenen Hintergrundaktivität nur undeutlich ab und ist deswegen als gesonderte Aktivität kaum messbar.

4.3 Künstliche neuronale Netzwerke

Aus psychologischer Sicht ist immer wieder erstaunlich, wie vielfältig Informationsverarbeitung bereits in einfachen Netzwerken verlaufen kann. Um Netzwerkverarbeitung veranschaulichen zu können, sind nur sehr einfache Vorannahmen erforderlich (Rumelhart u.a., 1986): Es werden **mehrere Inputelemente angenommen, die verschiedene Werte x_i annehmen können**. Diese sind – teilweise über Zwischenelemente – mit **mehreren Outputelementen verbunden, die die Werte y_j annehmen können**. Der Wert der Outputelemente wird durch die Anordnung der **Inputwerte beeinflusst**. Dies lässt sich im einfachsten Fall eines sogenannten **assoziativen Speichers** mit einer **gewichteten Summe als Netto-Output darstellen**:

$$y_j = \sum g_{ji} \cdot x_i$$

In dieser Gleichung bezeichnet x_i den Wert des i -ten Inputelements, y_j den Wert des j -ten Outputelements und g_{ji} die Größen, die die jeweilige Verbindung gewichten. In der Regel benötigt man für eine Modellbildung noch eine geeignete Outputfunktion, die im einfachsten Fall (mit ja/nein) entscheidet, ob ein Outputelement aktiv wird oder nicht.

Mit der erwähnten, gewichteten Summe können bereits zahlreiche Input-Output-Relationen der Wenn-dann-Form realisiert werden. Allerdings zeigt sich, dass eine Oder-Beziehung der Form „Wenn Input A oder B, aber nicht beide vorhanden sind, dann erfolgt Output C“ ein komplizierteres Netzwerk voraussetzt (XOR; s. Abb. 4.2). In diesem Fall muss neben den in der Input- und Outputschicht liegenden Elementen **mindestens ein weiteres Verarbeitungselement zwischengeschaltet werden**. Daher besitzen die meisten künstlichen Netzwerkmodelle neben der Input- und der Outputschicht stets eine weitere **Zwischenschicht mit mehreren Elementen (eine sogenannte „hidden layer“)**.

Die bisherigen Annahmen weisen Analogien zu realen Nervennetzwerken auf. Die Inputschicht könnte einer Sinnesfläche entsprechen. Tatsächlich setzen die meisten Modelle voraus, dass die Inputs bereits **selbst komplexe Muster besitzen, die wiederum das Ergebnis einer entsprechenden Mustererkennung sind**. Daher sollte man die Inputschichten eher analog zu **sekundären corticalen Sinnesarealen sehen**. Outputschichten modellieren **Cortexbereiche, die in der Verarbeitung entsprechend nachgeordnet sind**. Im Gehirn könnten das z.B. weiter von den primären Sinnesarealen entfernte Gebiete oder sogar prämotorische Areale sein. **Hidden layers entsprechen dazwischenliegenden, assoziativen Cortexteilen**.

In der Regel nimmt man zusätzlich an, dass sich **Netzwerke selbst organisieren**. Dieses Prinzip gewinnt z.B. beim **Generalisierungslernen an Bedeutung**. Hier erwartet man, dass **mehrere ähnliche Inputmuster zum gleichen Outputmuster führen und dass voneinander verschiedene Inputmuster auch unterschiedliche Outputs produzieren**. Damit ein nach allgemeinen Richtlinien konstruiertes Netzwerk auch derart konkreten Anforderungen genügen kann, muss es einer Art **Lernprozedur unterzogen werden**. Im Laufe dieser Lernprozedur werden die Ge-

wichtige g_{ji} aufgrund der unerwünschten Outputs (Fehler) mit Hilfe eines Fehlerterms Δg_{ji} justiert (Delta-Regel). Dabei wird meistens angenommen, dass

$$\Delta g_{ji} = \eta(t_j - y_i) \cdot x_i.$$

In dieser Gleichung beschreibt t_j den gewünschten Lernoutput und η die Lernrate. Oft ist diese abhängig vom momentanen Lernschritt t , z.B. $\eta = 1/t$. Die so beschriebene Grundarchitektur eines Netzwerkmodells bildet in der Regel den Ausgangspunkt zur Simulation von Nervennetzwerkfunktionen („neuronales

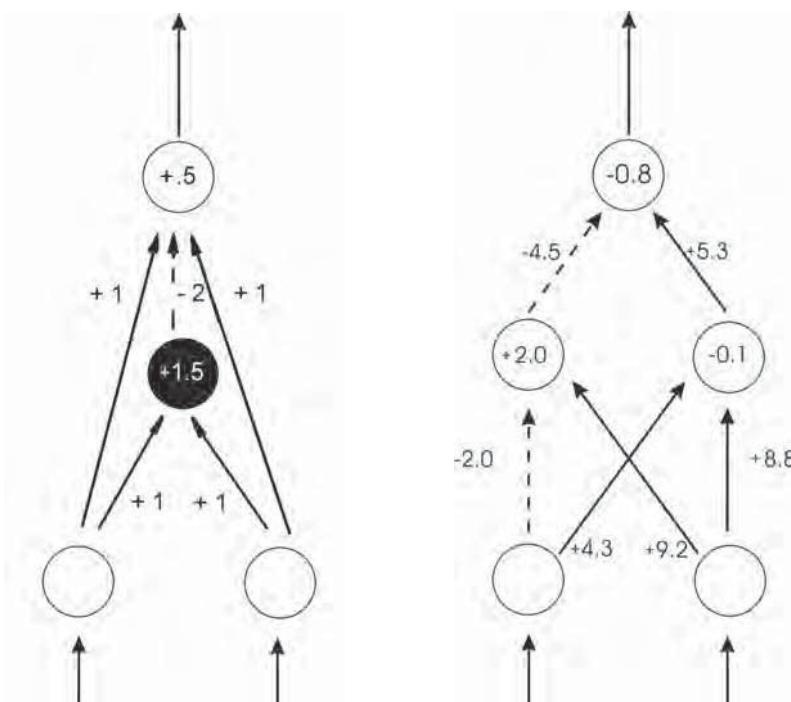


Abb. 4.2: XOR-Netzwerke besitzen zwei Eingangselemente und ein Ausgangselement. Beide erzeugen einen Ausgangswert 1, wenn an einem der beiden Eingänge der Wert 1 ankommt. Der Ausgangswert ist 0, wenn beide Eingangswerte 0 oder 1 sind. Damit werden für die Eingangswerte die Funktionswerte des ausschließenden ODER (XOR) erzeugt. Die Eingangswertpaare 0/1 und 1/0 werden unter diesen Voraussetzungen in der Psychologie als familienähnlich bezeichnet. Die Ziffern an den Verbindungspfeilen stellen Gewichtsfaktoren dar. Die Ziffern innerhalb der Elemente sind Schwellenwerte. Das Element gibt den Wert 1 weiter, wenn der Schwellenwert überschritten wird, andernfalls 0. Im linken, sehr einfachen Netzwerk werden die Eingangswerte sowohl an das Ausgangselement als auch an ein zwischengeschaltetes Element weitergereicht. Das rechte Netzwerk leistet das Gleiche, ist etwas komplizierter, weist jedoch drei deutlich getrennte Schichten auf (neben den für die Eingangs- und Ausgangselemente eine mittlere) und besitzt damit eine besser zu verallgemeinernde Struktur (Beispiele nach Rojas, 1993).

Netzwerk“). In der Praxis der sogenannten „*künstlichen Intelligenz*“ werden viele Netzwerkfunktionen allerdings mit Hilfe anderer Strukturen realisiert.

Nach der Lernphase („im gelernten Zustand“) existiert ein assoziatives Netzwerk, das zu spezifischen Unterscheidungsleistungen fähig ist. Das „Netzwerkwissen“ wird mit Hilfe einer spezifischen Verteilung von Gewichtskonstanten g_{ij} im Netzwerk gespeichert. Assoziativspeicher dieser Art eignen sich besonders gut, wenn verrauschte Daten bewertet werden sollen (Rojas, 1993). Es lässt sich jedoch kaum vorhersagen, wie nach einem konkreten Lernvorgang die Speicherung im Einzelnen aussehen wird. Dies hängt vom Verlauf des Lernprozesses und insbesondere vom Ausgangszustand ab. Innerhalb eines Netzwerks gibt es also wegen der verteilten Speicherung keinen umgrenzten Speicherort für spezifische Input-Output-Beziehungen. Es ist sogar vielmehr so, dass der Kern jeder im Netzwerk gespeicherten Information auch dann erhalten bleibt, wenn Teile des Netzwerks beschädigt werden (*Holographie-Prinzip*¹). Die Input-Output-Beziehungen werden beim Abruf deutlich, wenn durch das Muster der Gewichtskonstanten ein Aktivitätsmuster in Form eines sogenannten *Attraktors*² entsteht. Der Attraktor ist nichts anderes als das Muster der Input-Output-Beziehung in einem wenigstens vorübergehend stabilen Lernzustand. Er wird oft graphisch in Form von bevorzugt genutzten Input-Output-Verbindungen dargestellt.

Mit Hilfe von neuronalen Netzwerken können z.B. durch inputnahe bzw. inputferne Netzwerkläsionen (Unterbrechungen) Lesestörungen simuliert werden, deren Art und Häufigkeit real auftretenden Störungen sehr nahe kommen (Plaut & Shallice, 1993). Mit Hilfe von Netzwerkmodellen können somit nicht nur Verarbeitungsprozesse, sondern auch Fehler- bzw. Störungsursachen besser verstanden werden.

4.4 Klassifizierung, Kategorisierung und Umlernen

Der (gelernte) Zustand ist im Wesentlichen dadurch gekennzeichnet, dass Reizinformation aufgrund von Merkmalsanalysen einem Merkmalsraum zugeordnet werden kann. In formaler Schreibweise lässt sich jedes Objekt x durch eine

1 von griech. holon bzw. graphein für „in Ganzheit einprägen“. Der Ingenieur Dennis Gabor (1900–1979) bezeichnete 1947 mit Holographie eine Methode der Bildspeicherung durch Informationsüberlagerung alternativ zu einer Punkt-für-Punkt-Speicherung. Der Neuropsychologe Karl Pribram (*1919) reklamierte 1969 diesen Speichertypus für die corticale Informationsspeicherung. Mit der Holographie-Metapher lässt sich auch die Rolle unbewusster Prozesse beschreiben. Insofern löst sie zum mindesten in den Neurowissenschaften das bis dahin durch Sigmund Freud geprägte Verständnis des Unbewussten ab.

2 von lat. attrahere für „anziehen“. Der Meteorologe Edward Norton Lorenz (*1917) bezeichnete 1963 mit Attraktor einen relativ stabilen Zustand, an den sich ein System unter ungestörten Bedingungen mit der Zeit annähert.

Menge von Merkmalen ($x_1 \dots x_n$) bzw. durch einen entsprechenden Vektor kennzeichnen. Damit entspricht jedes Objekt einem Punkt im Merkmalsraum. Um Objekte einer Klasse zuordnen zu können, führt man im sogenannten Perzepton-Modell (Minsky & Papert, 1969) zunächst Gewichte w_i ein, die angeben, wie wichtig ein Merkmal für die Klassenzuordnung ist. Dann ist die Summe

$$t = \sum_i w_i x_i - d \quad (d \text{ konst.})$$

für eine Klassenzuordnung ausschlaggebend, z. B.

$$\begin{aligned} t \geq 0 &\rightarrow \text{Zuordnung zu Klasse } k_1 \\ t < 0 &\rightarrow \text{Zuordnung zu Klasse } k_2. \end{aligned}$$

Die Ungleichungen definieren also Entscheidungsgebiete; diese sind durch Trennebenen getrennt. Die Gleichung $\sum w_i x_i - d = 0$ definiert eine Trennebene, die den Merkmalsraum in zwei Halbräume (= Entscheidungsgebiete) zerlegt. Die Trennebene zwischen den so definierten Merkmalklassen ist durch den Normalenvektor $w = (w_1 \dots w_n)$ und den Abstand vom Nullpunkt d dargestellt. Unter der Voraussetzung, dass der Normalenvektor die Länge 1 hat, kann $t = \sum w_i x_i - d$ als neues Merkmal aufgefasst werden. Dieses neue Merkmal t entsteht durch Verrechnung der beobachteten Merkmale x_i mit den Gewichten w_i .

Die Entscheidungsgebiete erlauben, dass die Reizinformationen eines Objektes hinsichtlich ihrer Zugehörigkeit zu bestimmten Kategorien klassifiziert werden können. Diese Klassifizierung erfolgt insoweit kategorial, als dass mitunter schon bei geringfügigen Veränderungen in der Ausprägung eines diskriminierenden Merkmals eine Änderung von Klassifizierung und damit des Urteils erfolgt. Durch eine Transformation $d' = d/\|w\|$ erhält der Normalenvektor die Länge 1.

Klassen mit normierten Trennebenenvektoren nennen wir im Folgenden Kategorien. Kategorien haben im Vergleich zu Teilräumen des Merkmalsraums einige besondere Eigenschaften. Diese beruhen im Wesentlichen darauf, dass in Kategorien durch die vorgenommene Normierung kein Maßstab für Eigenschaftsausprägungen existiert. Der Wechsel vom Merkmalsraum in den Klassenraum entspricht einem Wechsel von Merkmalen zu Urteilen. Unter den gegebenen Voraussetzungen ermöglichen bestimmte Merkmalsgewichtungen mögliche Urteilsabgaben. Der Wechsel vom Merkmalsraum in den Kategorienraum bedeutet, wie erwähnt, einen Maßstabsverlust. Bedingt durch die jeweilige Normierung schaut man im Kategorienraum maßstabsfrei und im Einzelfall ohne aufwändige Maßstabsanpassung gewissermaßen sofort „genauer hin“.

Allerdings besitzt das Denken in Kategorien (das „Schubladendenken“) auch Nachteile: Der Bezug zwischen Kategorien und zum Kontext kann in der Regel nur unter Rückgriff auf die konstituierenden Merkmale hergestellt werden, die aufwändig rekonstruiert werden müssen, oder mit Hilfe von Regeln, die unter Aufwand zusätzlich erworben und gespeichert sein müssen. Wenn nur ein subjektiv wichtiges Merkmal fehlt, wird eine Kategorie unter Umständen gar nicht verwendet und der Sachverhalt wird nicht erkannt. Das Denken in Kategorien (unter Vernachlässigung der konstituierenden Merkmale) birgt auch das Risiko, dass „der Blick auf das Ganze“, d.h. auf die Relationen zwischen den Kategorien, die

z.B. auf Merkmalsüberschneidungen beruhen, verloren geht. Insofern ist die Verfügbarkeit von **Merkmalswissen für die genaue Orientierung in der realen Welt, aber auch für das Verstehen von Metaphern und für die Neubildung von Symbolen unabdingbar.**

Kategorien können unter Umständen die Rolle von (neuen) Merkmalen spielen. Der entscheidende, analytische Unterschied zwischen **Merkmälern und Kategorien** besteht darin, dass **Merkmale in einem Wahrnehmungsinhalt in der Regel unterschiedliche Ausprägungen besitzen**. Für normiere Kategorien trifft das nicht zu, diese sind gewissermaßen stets „alle gleich wichtig“, sofern zwischen ihnen nicht Urteils-Regeln existieren. Da Kategorien für sich genommen meist bereits einen (inneren oder äußeren) Handlungsbezug aufweisen, kann nach dem Vorliegen solcher Regeln die auf Kategorien aufbauende Verarbeitung mit Hilfe von Entscheidungsbäumen (semantische Netze, Verfahrensregeln) beschrieben werden.

Gut bekannte Beispiele für die Merkmalskategorisierung mit Handlungsbezug sind angeborene Auslösemechanismen bei Tieren. Unter diesen Voraussetzungen wird Verhalten ausgelöst, wenn bestimmte Merkmale in der Umgebung auftreten.

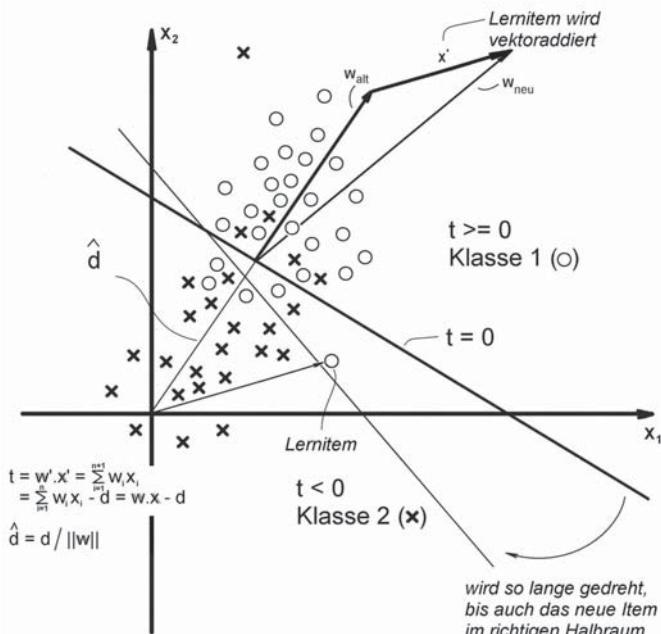


Abb. 4.3: Merkmalsklassen und Klassenänderung. Durch die Gerade für $t = 0$ bzw. den äquivalenten Normalenvektor w wird die Merkmalsebene in zwei Halbebenen getrennt, in der überwiegend Elemente einer Klasse (o bzw. x) liegen. Wenn aufgrund einer Lerninstruktion ein Lernitem anders als bisher zugeordnet werden soll, muss die Trengengerade geeignet gedreht und verschoben werden. Dazu wird der Vektor des Lernitems zum Normalenvektor der Trengengeraden addiert. (nach einer Vorlage von F. Wysotski, mit freundlicher Genehmigung; vgl. auch Wysotski u.a., 1997.)

4.5 Implementierung von psychologisch relevanter Informationsverarbeitung

Die Reaktion erfolgt unabhängig davon, ob die Reize biologischer Natur sind, also aufgrund kontextfreier Reizdiskrimination.

Es soll jetzt der Fall betrachtet werden, dass x fälschlich zur Klasse k_2 klassifiziert wird. Das System soll nun so verändert werden, dass es x der Klasse k_1 zuweist (s. Abb. 4.3). Um sicherzustellen, dass $t(x) \geq 0$, muss zunächst der Gewichtsvektor w verändert werden. Die Veränderungsregeln für w lassen sich wie folgt angeben:

$$w_{\text{neu}} = w_{\text{alt}} + \gamma x$$

$$d = d + \gamma$$

(γ ist ein Faktor, der so gewählt werden muss, dass ein sukzessiver Lernprozess konvergiert.)

Es wird also angenommen, dass die Entscheidungsgebiete im Merkmalsraum durch eine Rückführung von Entscheidungsfehlern (in Richtung Fehlerminimierung) verändert werden können. Dazu wird der Fehler für jede Trennebene durch Fehlerkosten gewichtet und vektoriell zum Normalenvektor der Trennebene addiert. Es wird also der Vektor γx zu w addiert, d.h. w wird passend gedreht und parallel verschoben. Nach dem Umlernen ist es zweckmäßig, wieder eine Normierung von d vorzusehen, um die Länge des Vektors nicht überzustrapazieren und die Flexibilität des Systems nicht zu beeinträchtigen.

Nun erlaubt das Modell eine Veranschaulichung von erlernbaren, strategischen Entscheidungen. Wie bisher angenommen, erfolgt die Auslösung kategorisch, z.B. aufgrund einer WTA-Entscheidung, d.h. das Verhalten ist da oder nicht. Im Grunde ist es also denkbar, dass kategorisches Handeln auch aufgrund einer Standardisierung auf den Kontext mit anschließender WTA-Bewertung erfolgt. Das Modell erlaubt auch eine Veranschaulichung des Symbolisierungsprozesses. Symbole stellen Merkmalskonfigurationen dar, deren Merkmale je nach Gewichtung zu einer möglichen Urteilsabgabe beitragen. Insofern entspricht die Zuordnung von Merkmalen zu Kategorien auch dem Prozess der Symbolbildung.

4.5 Die Implementierung von psychologisch relevanter Informationsverarbeitung

Im Zusammenhang mit neuropsychologischen Funktionen meint man mit Implementierung die konkrete Realisierung von psychologischen Postulaten der Informationsverarbeitung, die letztlich aus der Interpretation von Experimenten stammen, durch Netzwerkstrukturen des Gehirns. Eine solche Implementierung ist keineswegs für alle psychologischen Ideen möglich; sie ist jedoch in hohem Maße möglich, wenn die Postulate auf Prinzipien von Informationsverarbeitungsprozessen beruhen (s. Abb. 4.3).

Eine gewisse Schwierigkeit bei der Implementierung bereiten meist emotionale Prozesse. Wenn man von sogenannten emotionalen Komponenten der Informationsverarbeitung spricht, können unterschiedliche Sachverhalte gemeint sein

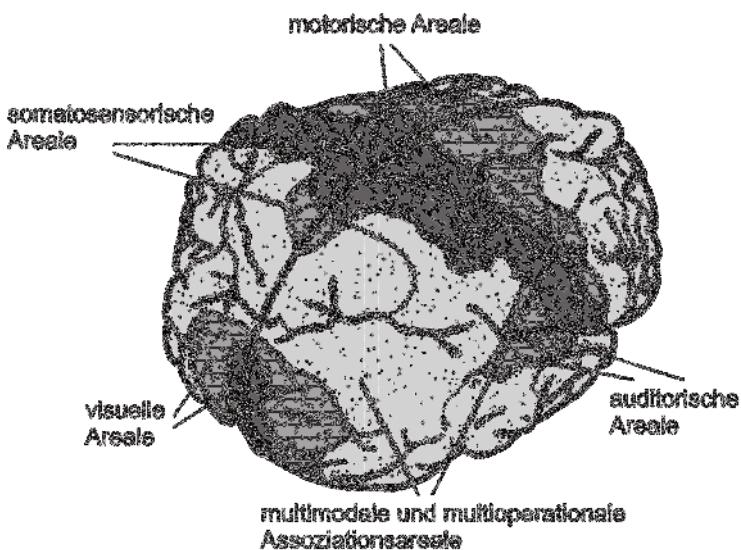


Abb. 4.4: Inputnahe und outputnahe Areale des Cortex. Die Eingangsregionen des corticalen Netzwerks entsprechen den modalnahen Arealen, die Ausgangsregionen den motorischen. Dazwischen liegen multimodale und multioperationale Assoziationsareale. (Die grundsätzlichen Funktionen der Assoziationsareale werden in Abb. 6.1 näher beschrieben.)

(vgl. dazu Bösel, 2000). a) Subjektive *Anstrengung*, persönliches Engagement oder Unbehagen: Mediofrontale und insuläre Strukturen werden aktiv, wenn erhebliche posteriore oder frontale Mismatch-Prozesse auftreten (vgl. dazu auch Zajonc, 1980). b) Breite Assoziationen und subjektives emotionales Erleben (*Attribution* von Emotion): Eher personsspezifische und weniger handlungsorientierte Informationsverarbeitung, z.B. aufgrund von sehr intensiven und sich weit im Netzwerk ausbreitenden Reizen. Diese besondere Verarbeitung ist in der Regel durch zahlreiche, ungeordnete Assoziationen gekennzeichnet, die Erkennen und Erleben flankieren und die zielgerichtete Aktivierung eines Outputs eher erschweren (vgl. dazu auch Lang, 1984). c) *Affekte*: Je nach Art von Schwierigkeiten bei der zielgerichteten, höheren Verarbeitung werden Abkürzungswägen in der Informationsverarbeitung aktiviert, die meist zu Affektverhalten führen. Allerdings kann emotionales Erleben seinerseits auch in der Folge von Affektverhalten auftreten, dann insbesondere als Zuschreibung zu einem oft wenig funktionsspezifischen Körperprozess. Als Affekte werden Reaktionen bezeichnet, die viele Funktionen zugleich betreffen (insbesondere auch vegetative, wie Herz- und Kreislauffunktionen oder die Vorspannung einzelner Muskelgruppen) und von eigenen Steuerungsnetzwerken gewissermaßen gesamtkörperlich koordiniert werden. Affektreaktionen werden oft automatisch ausgelöst, liefern aber über Rückmelde-schleifen einen breiten Input (Arousal), der die laufende Informationsverarbeitung beeinträchtigt; Affektreaktionen sind jedoch oft auch erkennbar kanalisiert

4.5 Implementierung von psychologisch relevanter Informationsverarbeitung

(in Form von teilweise invarianten Mustern). d) Emotionaler *Ausdruck* und Befindensäußerungen: Wenn sich Personen das Gefühlsleben anderer vorstellen sollen, verbinden sie dies meist mit bestimmten Formen des Gefühlausdrucks, etwa einer entsprechenden Mimik oder einem entsprechenden Unterton in der Stimme (Sprachmelodie).

Bei Implementierungsversuchen treten also Besonderheiten auf, die in den psychologischen Konzepten nicht explizit berücksichtigt werden, neurologisch jedoch bedeutsam sind. Wir können diese Besonderheiten wie folgt zusammenfassend auflisten:

1. Speichernde und verarbeitende Struktur sind identisch.
2. Informationsverarbeitung ist primär ein serieller Prozess, der allerdings sehr rasch, mitunter auf Abkürzungswegen und auch auf Rückführungen verläuft. Dank der räumlichen Ausdehnung der Netzwerke erfolgt die Informationsverarbeitung in der Regel redundant, parallel und verteilt.
3. Für die Kurz- und Langzeitspeicherung müssen keine gesonderten Strukturen angenommen werden, auch wenn es sicherlich Netzwerkteile mit unterschiedlicher Verarbeitungsgeschwindigkeit gibt. Grundsätzlich stellt die Art der Netzwerkstruktur (vor allem die Durchlässigkeit der Synapsen) den wichtigsten Langzeitspeicher für die biologische Verarbeitung dar. Die wechselnde Aktivität von Netzwerkteilen ist die wichtigste Grundlage für die Kurzzeitspeicherung.
4. Inputnahe und somit primär merkmalsentdeckende Netzwerkteile können mit wahrnehmenden Funktionen in Verbindung gebracht werden. In diesem Fall stehen oft vorwärtsgerichtete Verzweigungen des Netzwerks und aktivierende Verarbeitungsfunktionen im Vordergrund der Betrachtung. Menschliche Wahrnehmung ist jedoch in hohem Grade von den vorhandenen Antwortmöglichkeiten her eingeschränkt. In der biologischen Struktur gibt es bereits, ausgehend von merkmalsentdeckenden Netzwerkteilen, zahlreiche motorische Efferenzen. Menschen nehmen gewissermaßen einen subjektiven Handlungsräum wahr.
5. Bei den outputnahen Netzwerkteilen interessiert aus psychologischer Sicht nicht so sehr die genaue Koordination motorischer Komponenten, sondern deren Planung und Ingangsetzung. Insofern spricht man heute von exekutiven Funktionen statt von Motorik und meint die Kontrolle über den Output. Der Output selbst kann unmittelbar aus motorischen Komponenten bestehen. Er kann aber auch auf der Anregung weiterer Netzwerkteile beruhen, die ihrerseits aus einem assoziativen Speicher bestehen. In diesem Fall stehen oft rückwärtsgerichtete Verzweigungen des Netzwerks und die inneren Kontrollfunktionen im Vordergrund der Betrachtung.
6. In der Psychologie interessieren oftmals sogenannte emotionale Komponenten der Informationsverarbeitung. Damit können unterschiedliche Sachverhalte gemeint sein (s.o.).
7. Der Output einer Verarbeitung in Nervennetzen wird oft mit phänomenalen oder sprachlichen Effekten in Verbindung gebracht. Dies ist vor allem wegen der unterschiedlichen zeitlichen Dynamik von Netzwerkverarbeitung und psychologischen Variablen unzulässig (vgl. dazu auch das Kapitel „Die Verortung integrativer Funktionen“; Ulich & Bösel, 2005, S. 150 ff.).

Wichtige psychologische und neuropsychologische Fachbegriffe

Affekt	Intensive Gefühlsregung; meist sind damit nach William James (1842–1910) die vegetativen und motorischen Gefühlssymptome gemeint.
Anstrengung	Ein mitunter auch im Erleben repräsentierter Zustand, der als internaler Faktor zum Erfolg einer Aufgabenbewältigung beitragen (zugeschrieben werden) kann.
Attribution	Zuschreibung von Eigenschaften und, nach Fritz Heider (1896–1988), vor allem von Ursachen.
Ausdruck	Der Kommunikation dienende Mimik, Gestik, Körperhaltung und Sprache, die Motive (insbesondere Gefühle und Stimmungen) und konkrete Verhaltens-tendenzen erkennen lässt.
Doppelaufgaben	Eine Aufgabe wird mit einer Zweitaufgabe kombiniert, auf die die Aufmerksamkeit gelenkt wird. Dadurch kann geprüft werden, wie sehr die Aufgabenbewältigung durch die Zweitaufgabe gestört wird bzw. wie weit sie automatisiert ist.
Kategorie	Allgemeines Sachverhaltsurteil, vor allem mit einem Nutzen für reale Vergleichsurteile, beruhend auf einer Zusammenfassung von Sachverhaltsmerkmalen. Der Sachverhaltsbegriff geht auf den Begründer der Berliner Psychologischen Schule, Carl Stumpf (1848–1936), zurück.
Klassifizierung	Zusammenfassung von Sachverhalten aufgrund ausgewählter, gemeinsamer Eigenschaften. Bei der Klassifizierung spielt die Existenz der definitorischen Klassenmerkmale eine zentrale Rolle, während bei der Kategorisierung die deutlich abgrenzbare Ausprägung von Eigenschaften im Vordergrund steht (vgl. die Unterscheidung von /ba/ und /pa/).
Künstliche Intelligenz	Formale oder maschinelle Modelle, die Leistungen erbringen, die bei Menschen als intelligent gelten.
Simultankontrast	Ein Kontrast zwischen zwei Sachverhalten wird im Erleben besonders prägnant, wenn ein gegensätzlich auftretendes Merkmal (z.B. Helligkeit) besondere Ausprägungsunterschiede aufweist. In den neuralen Sinnesystemen erfolgt mitunter (aufgrund von entsprechenden Filtereigenschaften) eine Kontrastüber-höhung bestimmter Merkmale. Beim Vergleich gleichzeitig auftretender Wahrnehmungsinhalte spricht man vom Simultankontrast, beim Vergleich mit ei-nem Nachbild vom Sukzedankontrast.

5 Bauplan des Gehirns

Rund 100 Milliarden Nervenzellkörper und deren Fasern bilden neben Gliazellen und Blutgefäßen das Gehirn. Die Teile des Gehirns lassen sich nach Entwicklungsgeschichtlicher Herkunft (Tel-, Di-, Mes-, Met- und Myelencephalon) bzw. nach anatomischer Auffälligkeit (z.B. Cortex, Basalkerne, Thalamus, Hypothalamus, Tectum, Tegmentum, Cerebellum, Pons, verlängertes Mark) gliedern. Die Lagebezeichnungen orientieren sich hauptsächlich am Wirbeltierbauplan, so dass z.B. die Lage des Scheitels als rückenseitig (dorsal) und die der Hirnbasis als bauchseitig (ventral) gilt.

Das **Gehirn** (Cerebrum¹) ist der in der Schädelkapsel eingeschlossene Teil des Zentralnervensystems. Es wiegt etwa 2 % des Körbergewichts und enthält rund 100 Milliarden *Nervenzellen* (*Neurone*). Außerdem besteht das Gehirn aus sogenannten *Stützzellen* (*Gliazellen*). Diese Zellen besitzen Funktionen als Stützgewebe; sie unterstützen den Stoffwechsel der Nervenzellen und schirmen sie teilweise elektrochemisch ab. Die Zahl der Gliazellen im Gehirn lässt sich schwer schätzen und wird mit der 10- bis 50-fachen Zahl der Nervenzellen angegeben (Williams & Herrup, 1988).

Eine Nervenzelle besteht, wie im Kapitel zu den biologischen Voraussetzungen bereits erwähnt, aus einem *Zellkörper* mit in der Regel mehreren Fortsätzen (s. Abb. 5.1), von denen typischerweise die meisten kurz sind (*Dendriten*) und einer länger ist (*Axon*). Nervenzellen sind elektrochemisch erregbare Zellen, wobei die Dendriten der Erregungsaufnahme dienen und das Axon der Erregungsweiterleitung. Nervenzellkörper und deren dendritische Fortsätze liegen meist eng gepackt in sogenannten Kerngebieten (*Nuclei*) oder Rindengebieten (*Cortices*). Darüber hinaus wird die Anatomie des Gehirns wesentlich (zu 40 %) durch Faserbahnen (*Tractus*² bzw. *Fasciculi*³) bestimmt, die aus Bündeln von Nervenzellaxonen bestehen. Die myelinisierten Nervenfasern des Gehirns besitzen zusammen eine Bahnlänge von 150.000 bis 180.000 km (Pakkenberg u.a., 2003).

1 das Cerebrum, lat. für Gehirn

2 der Tractus, lat. für Faserzug

3 der Fasciculus, lat. für Faserbündel

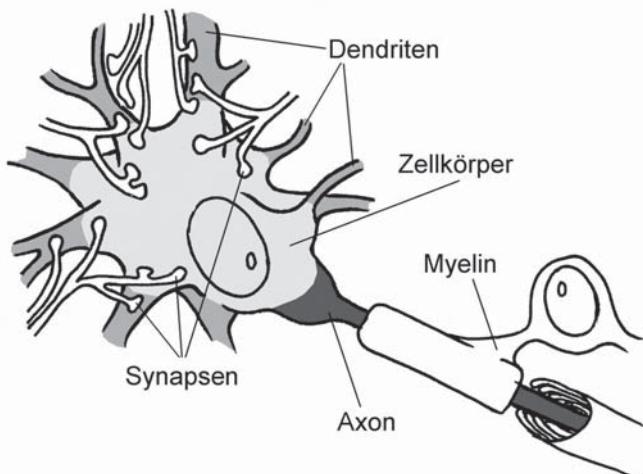


Abb. 5.1: Wichtige Teile der Nervenzelle. Rechts sind Zellkörper und Zellkern einer myelin-erzeugenden Gliazelle (Oligodendrozyt) zu sehen.

Entwicklungsgeschichtlich betrachtet, besteht das Gehirn aus rostralen, im Kopf befindlichen Aufreibungen des dorsal gelegenen Neuralrohrs (Lagebezeichnungen s. Abb. 5.2, Bauplan s. Abb. 5.3). Ein großer Teil des adulten Gehirns behält einen rohrförmigen Aufbau, er wird als *Hirnstamm (Truncus cerebri)* bezeichnet. Man unterscheidet aufgrund der anatomischen Gestalt im Hirnstamm mehrere Teile. Caudal liegt das rückenmarksähnliche, sogenannte *verlängerte Mark* (Myelencephalon). Daran schließen das *Brückenhirn (Pons)*⁴ und das darüber liegende *Kleinhirn (Cerebellum)*⁵ an. Pons und Cerebellum fasst man als *Nachhirn* (Metencephalon) zusammen. Myelencephalon und Metencephalon werden gemeinsam auch als *Rautenhirn (Rhombencephalon)*⁶ bezeichnet. Der rostrale Teil des Hirnstamms wird vom *Mittelhirn* (Mesencephalon) gebildet.

An das rostrale Ende des Hirnstamms schließt der im Kapitel „Entwicklung des Gehirns und Geschlechtsunterschiede“ als Vorderhirn eingeführte Gehirnteil an. Dabei handelt es sich um einen bereits deutlich vergrößerten Teil des Neuralrohrs, das *Zwischenhirn (Diencephalon)*. Links und rechts vom Zwischenhirn setzt sich das Gehirn rostralwärts in umfangreichen Aussackungen fort, den Großhirnhemisphären, die zusammen das *Endhirn (Telencephalon)* bilden. Die Hemisphären überdecken beim Erwachsenen den unteren Teil des Gehirns.

4 der Pons, lat. für Brücke; vgl. auch Anmerkung 5 auf S. 88

5 das Cerebellum, lat. für kleines Gehirn

6 Bei der anatomischen Präparation des Hirnstamms wird man in der Regel auch das Kleinhirn abtragen. Dadurch öffnet sich der IV. Ventrikel als rhomben- oder rautenförmige Grube (Rautengrube; vgl. Abb. 8.1).

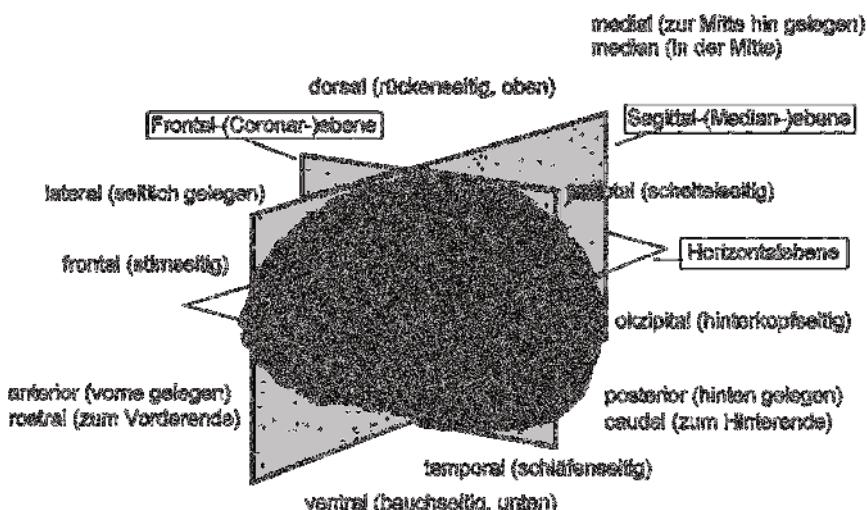


Abb. 5.2: Häufig verwendete Lagebezeichnungen⁷

Ebenso wie das Rückenmark ist auch das Gehirn von einem mit Flüssigkeit (*Liquor cerebrospinalis*) gefüllten Hohlraum durchzogen (s. Abb. 5.4). Dieser Hohlraum ist im Mittelhirn nur als Stichkanal (*Aqueductus cerebri*⁸) sichtbar, besitzt jedoch an anderen Stellen des Gehirns vier deutliche Erweiterungen oder *Kammern* (*Ventrikel*): im Metencephalon (IV. Ventrikel), im Diencephalon (III. Ventrikel) und in den Hemisphären (je ein Seitenventrikel).

Nicht nur der rückenmarksähnliche Aufbau, sondern auch die segmentale Anordnung der Kerngebiete weist caudal eher phylogenetisch alte Merkmale auf, und diese caudalen Teile regulieren elementare Lebensfunktionen (wie z.B. Atmung und Kreislauf). In rostraler Richtung sind die Strukturen eher phylogenetisch jung und mit komplexeren Verhaltensfunktionen verbunden (z.B. Fernsinnesorgane bzw. Beutefang).

Wie leistungsfähig bereits eine Struktur mit einfacherem anatomischen Aufbau innerhalb des Nervensystems sein kann, zeigt der Hirnstamm. Durch den gesamten Hirnstamm zieht sich – nur wenig unterhalb des Neuralkanals – ein dichtes Geflecht, das von verstreuten, netzartig verknüpften Nervenzellen mit langen Faserverbindungen gebildet wird. Dieses Nervennetzwerk wird als *Formatio reticularis* bezeichnet und besitzt gleichermaßen sensorische und motorische Funktionen. Dabei werden globale Informationen verarbeitet, etwa in Reaktion auf plötzliche oder intensive Reize oder in Bezug auf wache/angespannte versus restaurative Verhaltensweisen.

7 Das lateinische Wort *tempus* kann sowohl Schläfe als auch Zeit bedeuten, entsprechend heißt *temporal* je nach Kontext schlafenseitig oder zeitbezogen.

8 der Aqueductus (auch Aquaeductus), lat. für Wasserleitung

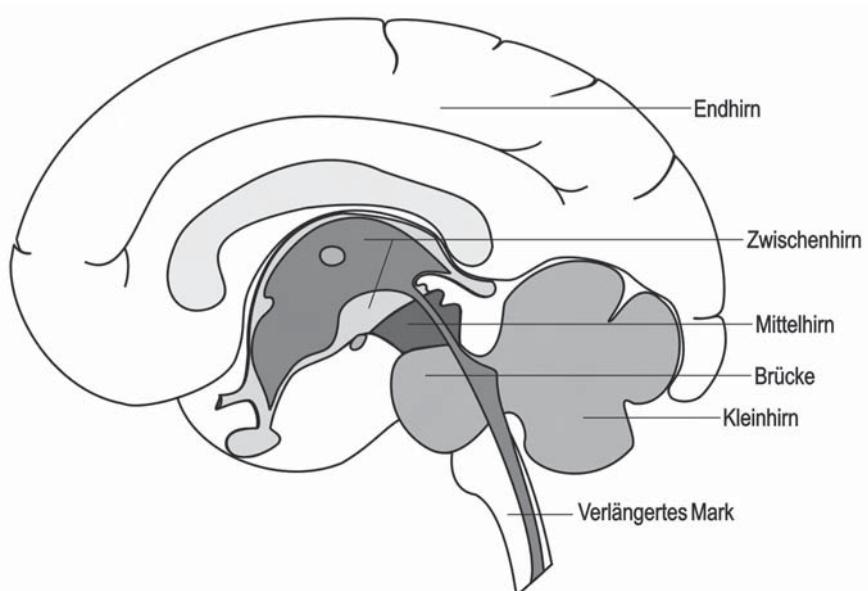
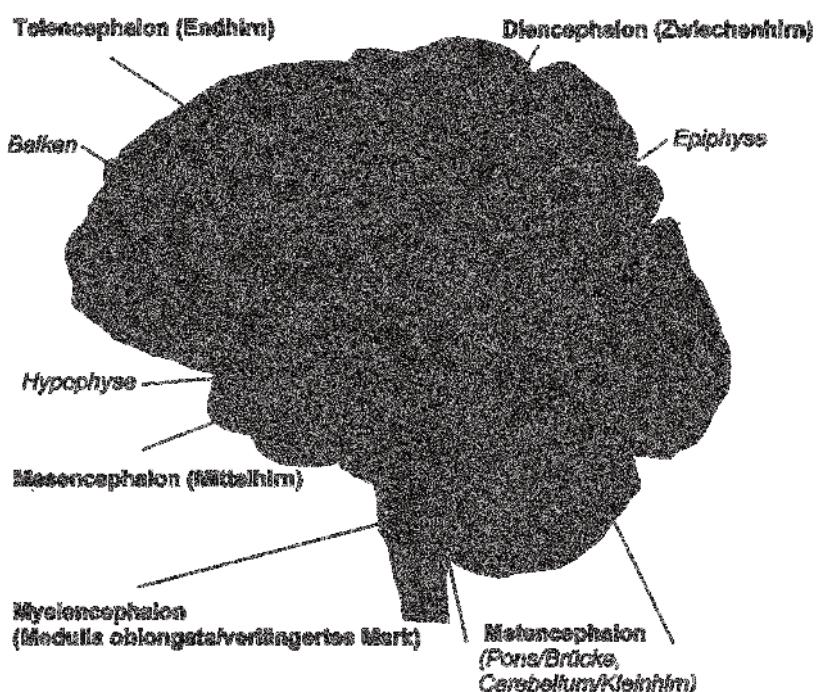


Abb. 5.3: Bauplan des Gehirns

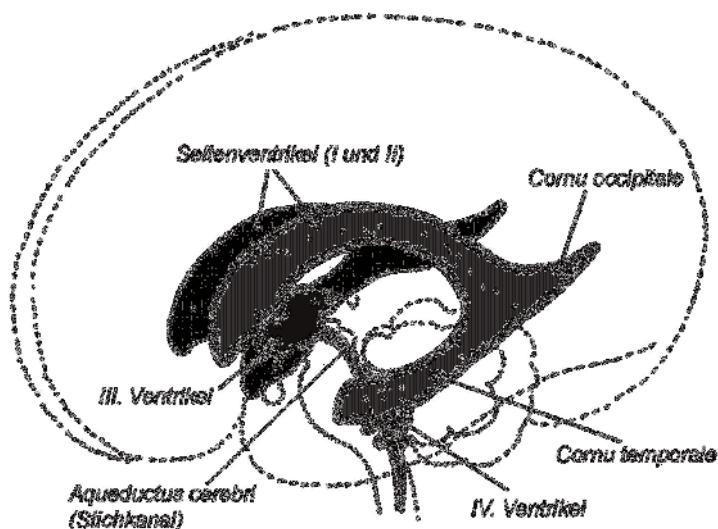


Abb. 5.4: Ventrikelsystem

Der Hirnstamm besitzt jedoch auch eine Reihe von hoch entwickelten sensorischen und motorischen Funktionen, deren anatomische Grundlagen in einer Reihe spezialisierter Kerngebiete und in den sogenannten Hirnnerven zu finden sind. Außerdem besitzt der Hirnstamm Leitungsfunktionen durch auf- und absteigende Verbindungen zwischen Vorderhirn und Rückenmark.

Vor allem im Hirnstamm lässt sich ein funktioneller Aufbau erkennen, der für die ventralen Hirnteile (unterhalb des Neuralkanals) überwiegend motorische und für die dorsalen (oberhalb des Neuralkanals) überwiegend sensorische Funktionen aufweist. Diese beiden funktionellen Anteile des zentralen Nervensystems entwickeln sich aus zwei Teilen des embryonalen Neuralrohrs: einer breiten, motorischen *Grundplatte* und einer nach oben anschließenden, sensorischen *Flügelplatte*. Seitlich des Neuralkanals befinden sich im adulten Gehirn viszerosensorische und visceromotorische (= vegetative) Kerngebiete. Dieser Aufbau setzt sich auch im Vorderhirn fort, ist hier jedoch nicht mehr ganz so einfach zu unterscheiden. Jedenfalls können dem dorsalen Mesencephalon (*Tectum*) und dem dorsalen Diencephalon (*Thalamus*) überwiegend sensorische Funktionen zugeordnet werden und dem ventralen Mesencephalon (*Tegmentum*) und dem ventralen Diencephalon (*Hypothalamus*) überwiegend motorische.

Klein- und Großhirn entwickeln sich überwiegend aus der Flügelplatte. Sie scheinen zunächst nicht in das erwähnte funktionelle Schema zu passen, da sie nicht ausschließlich sensorische Funktionen besitzen. Verständlich wird die funktionelle Rolle von Klein- und Großhirn, die sensorische mit motorischen Funktionen verknüpfen, wenn man sich vergegenwärtigt, dass das äußere Verhalten letztlich über die Lebenschancen eines Organismus in ganz bestimmten Biotopen

entscheidet. Insofern besitzt die Steuerung der Motorik im Nervensystem hohe Priorität und „erbkoordinierte“ Instinktverhaltensweisen sichern das Überleben. Dieser Primat gilt auch für die sensorischen Funktionen der Flügelplatte. Sensorische Funktionen stehen im Dienste von Verhaltensanpassungen an momentan registrierte Umweltgegebenheiten. Instinktverhaltensweisen bei Tieren laufen oft koordiniert ab, auch wenn der auslösende Reiz keinen weiteren biologischen Nutzen bringt (z.B. die Balzrituale von domestizierten Pfauenmännchen). Genaue, vorgeordnete sensorische Analysen (und v.a. beim Menschen der Aufbau nützlicher Erwartungen und Hypothesen) tragen unter solchen Umständen zur Erhöhung der Effizienz von motorischen Aktionen bei. Genau das ist die Funktion der Flügelplattenanteile im Gehirn.

Das *Kleinhirn* unterstützt u.a. den Ablauf von motorischen Reaktionen nach dem Auftreten sehr spezieller Hinweisreize (vgl. dazu das Kapitel „Lernen und Rehabilitation“). Als Beispiel ist die Rolle des Kleinhirns bei der Ausbildung sogenannter bedingter Reflexe zu erwähnen, in deren Folge reflektorische Reaktionen (z.B. ein Lidschlag nach Hornhautreizung) auch auf nicht biologische Reize auftreten (Klingelgeräusch). Konditionierungen dieser Art können von lernfähigen Tieren mit großem Kleinhirn gut gelernt werden (Delphine, Elefanten). Das Kleinhirn ist auch unter Bedingungen erforderlich, in denen Hinweisreize für motorische Sequenzen die Zielerreichung durch einen Teilschritt und den Beginn des nächsten signalisieren. Tiere mit großem Kleinhirn können ihre Motorik gut Umgebungsbedingen anpassen, die einem raschen Wechsel unterworfen sind (z.B. Hochseeschwimmer und Vögel). Während wir also bei der Kleinhirnrinde von einer Sensitivität auf Hinweisreize sprechen können, lässt sich dagegen die Funktion der Großhirnrinde am besten durch den Aufbau von komplexen Erwartungshaltungen charakterisieren. Das Großhirn unterstützt insbesondere die Motorik in Abhängigkeit vom individuellen Reizgedächtnis, das z.B. durch den Erfolg von Verhaltensweisen geprägt wird.

Die Funktionen des *Hirnstamms* sind zum Teil durch die Funktionen der sogenannten *Hirnnerven* charakterisierbar. Diese verbinden verschiedene Gehirnteile, hauptsächlich des Hirnstamms, sensorisch und motorisch mit den Sinnesorganen, einzelnen Drüsen und der Muskulatur.

Die sensorischen Funktionen des Hirnstamms sind vor allem durch Gehör, Gleichgewicht und Geschmack charakterisiert. Dazu kommen Afferenzen von der Haut (und Schleimhaut) des Kopfes und viscerosensible Fasern aus dem Nervus vagus. Die motorischen Funktionen des Hirnstamms steuern vor allem die Gesichts-, Augen-, Kau-, Zungen- und Schlundmuskulatur sowie die Funktionen der Speicheldrüsen.

Für die motorischen Funktionen des Hirnstamms sind vor allem die Kleinhirnfunktionen und die effektorischen Funktionen der Mittelhirnkerne charakteristisch. Während das Kleinhirn, wie erwähnt, vor allem die Sequentierung von motorischen Reflexen unterstützt, sorgt das Tectum für eine bereits differenzierte sensomotorische Koordination, insbesondere bei der Steuerung von Augen- und Beutefang- bzw. Fluchtbewegungen. In Abhängigkeit von einer differenzierten Analyse der gesamten Reizsituation werden Muskeltonus (Nucleus ruber) und Bewegungsbeginn (Substantia nigra) angepasst.

Im *Thalamus*⁹ (s. Abb. 5.5) werden mit Ausnahme der olfaktorischen Bahnen alle Bahnen aus den Hauptsinnesgebieten (Haut, Lagesinn, Auge, Ohr, Geschmack) umgeschaltet, die zum Cortex, der äußersten Großhirnschicht, ziehen. Die Umwandlung ermöglicht direkte Verbindungen sowohl zum Paläocortex (automatisch koordinierte, affektive Reaktionen) als auch zu den primären sensorischen Arealen im Neocortex. Der Neocortex ist der beim Menschen am stärksten entwickelte Cortexbereich; er repräsentiert auch den größten Teil des individuellen Gedächtnisses.

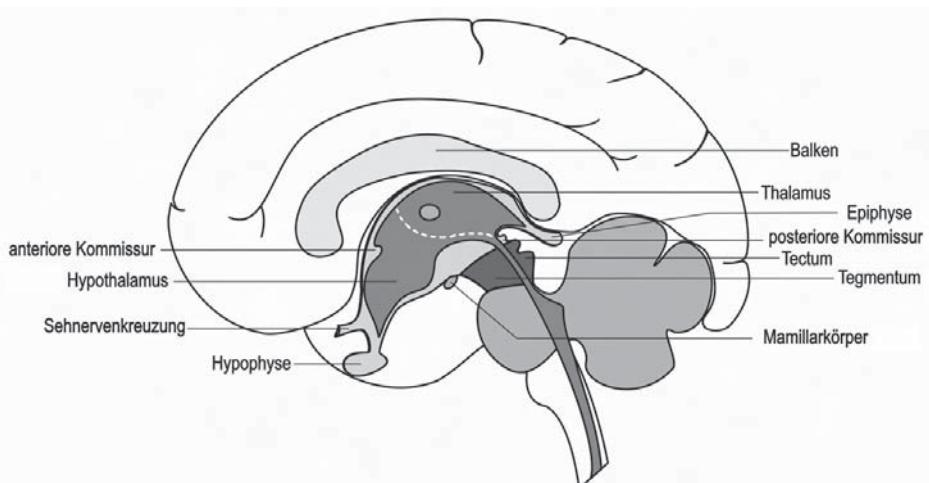
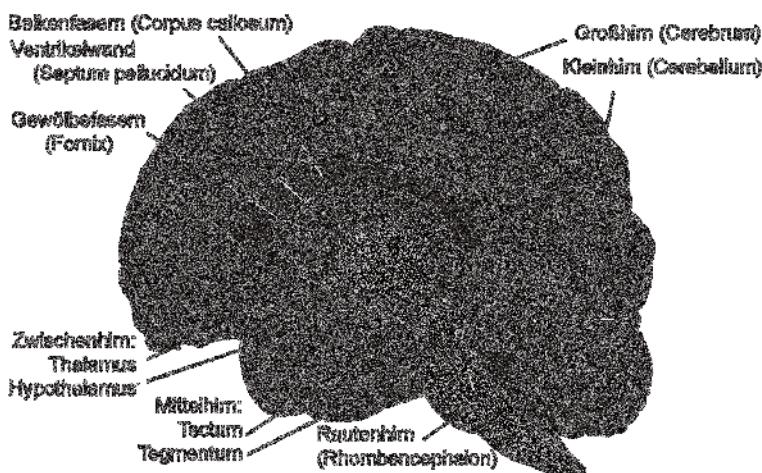


Abb. 5.5: Topographische Übersichten über morphologisch bedeutsame Strukturen

⁹ der Thalamus, lat. für Privatgemach

Der *Hypothalamus*¹⁰ kann bei einfachen Wirbeltieren als höchste Koordinationsstelle für Instinktbewegungen angesehen werden. Bei Tieren, die einen großen, lernfähigen Cortex besitzen (insbesondere Vögel und Säugetiere), werden diese Koordinationen nur unter bestimmten, individuell erlernten Reizbedingungen wirksam. Beim Menschen spielt schließlich die Instinktmotorik im Verhalten, so weit es von außen beobachtet wird, nurmehr eine untergeordnete Rolle. Angeborene, gesamtkörperliche Koordinationen sind jedoch auch beim Menschen vorhanden und lassen sich v.a. durch ihre vegetative und hormonelle Komponente kennzeichnen. Daher liegen für den Menschen die Hauptfunktionen des Hypothalamus in der Koordination vegetativer und hormoneller Reaktionen mit motorischen Verhaltensweisen. Der Hypothalamus koordiniert u.a. Nahrungsaufnahme, Kampf- und Fluchtreaktionen, Sexualität und Schlaf. Er sorgt dabei insbesondere für den Ablauf der entsprechenden vegetativen Prozesse (z.B. Muskeltonusveränderung und Energiebereitstellung) und für die Freisetzung von Hormonen (z.B. Sexual- und Stoffwechselhormone).

Für die anatomische Orientierung ist es hilfreich zu wissen, dass der Hypothalamus ventrooral eine kleine trichterförmige Vorwölbung (Infundibulum¹¹, Hypophysenstiela) besitzt, an deren Ende sich die *Hypophyse* (*Hirnanhangsdrüse*) befindet. Der caudale Teil der Hypophyse stellt eine drüsige Auftriebung des Infundibulums dar (Neurohypophyse, Hypophysenhinterlappen), der rostrale ist eine gesonderte Drüsenbildung (Adenohypophyse¹², Hypophysenvorderlappen). Vorne am Infundibulum, oberhalb der Adenohypophyse, treten die beiden Sehnerven an das Diencephalon heran, kreuzen teilweise (Sehnervenkreuzung, Chiasma opticum¹³), und ziehen an der Außenwand des Hypothalamus nach hinten oben zum Thalamus.

Das *Telencephalon* besteht im Wesentlichen aus den Basalkernen und der Großhirnrinde, dem Cortex cerebri¹⁴. Die *Basalkerne* bilden die motorische Zentrale des Gehirns. Sie geben zwar nicht den auslösenden Impuls für Willkürbewegungen (das geschieht über den motorischen Cortex), sie unterstützen aber die Vorbereitung und die Ausführung von Bewegungen im Verhältnis zur momentanen Körperhaltung und koordinieren unwillkürliche Mitbewegungen. Im Cortex unterscheidet man die sogenannte *limbische Rinde* (*Paläo-*¹⁵ und *Archicortex*¹⁶) und den phylogenetisch jungen *Neocortex*, der die Hauptmasse der Großhirnrinde ausmacht. Aus psychologischer Sicht ist vor allem der Mandelkern (Amygdala) im Paläocortex hervorzuheben, der die Steuerzentrale für affektive Reaktionen darstellt. Im Neocortex, dessen *Windungen* (*Gyri*) und *Furchen* (*Sulci*) ein regelmäßiges Muster bilden, werden anatomisch Okzipital-, Parietal-, Temporal- und Frontal cortex unterschieden. Funktionell kann man die drei erstgenannten Teile zu

10 hypo, griech. für unter

11 das Infundibulum, lat. für Trichter

12 Adeno- von adire, lat. für herantreten

13 das Chiasma, griech. für Überkreuzung

14 der Cortex, lat. für Rinde

15 Paläo- von palaion, griech. für das Frühere

16 Archi- von arche, griech. für Anfang

einem *posterioren Cortex* zusammenfassen, der die primären Projektionen aus den Hauptsinnensgebieten erhält und mit Assoziationsarealen der Musterentdeckung und der Sachverhaltserkennung dient. Der *posteriore Cortex* ist über zahlreiche Assoziationsfasern mit dem *anterioren Cortex* verbunden, der aus dem Frontal-cortex besteht. Dieser besitzt exekutive Funktionen, d.h. hier findet die Überwachung einer motorischen Ausführung oder einer weiteren innercerebralen Dynamik statt, die psychologisch in der Regel als Gedächtnissuche angesehen werden kann.

Fachterminologie	Synonyme	engl. Bezeichnungen
Encephalon	Gehirn	Brain
Truncus cerebri	Hirnstamm (<i>Myelencephalon, Pons und Mesencephalon</i>)	Brainstem
Rhombencephalon	Rautenhirn	Hindbrain
Medulla oblongata, Myelencephalon	verlängertes Mark	Myelencephalon
Metencephalon	Nachhirn	Metencephalon
Cerebellum	Kleinhirn	Cerebellum
Pons	Brückenhirn	Pons
Mesencephalon	Mittelhirn	Midbrain
Tectum	Mittelhirndach	Quadrigeminal plate
Aqueductus cerebri	Stichkanal	Cerebral aqueduct
Tegmentum		Tegmentum
Formatio reticularis	Retikulärformation	Reticular formation
Nucleus ruber		Red nucleus
Substantia nigra		Substantia nigra
Diencephalon	Zwischenhirn	Diencephalon
Thalamus		Thalamus
Hypothalamus		Hypothalamus
Hypophysis cerberi	Hypophyse, Hirnanhangsdrüse	Pituitary gland
Neurohypophyse	Hypophysenhinterlappen	Posterior lobe
Adenohypophyse	Hypophysenvorderlappen	Anterior lobe
Telencephalon	Cerebrum, Endhirn	Forebrain
Nuclei basales	Basalkerne	Basal nuclei
Cortex	Großhirnrinde	Cortex

6 Informationsverarbeitung, Gedächtnis und Aufmerksamkeit

Entsprechend den Regeln der Netzwerkverarbeitung erfolgt die Informationsverarbeitung im Cortex nach Maßgabe der dort gespeicherten Gedächtnisinformationen. Jede Veränderung in der Umwelt veranlasst einen Input in verschiedene Netzwerkteile. Intensität, Prägnanz und Dauer des Inputs bestimmen, teilweise in längerem zeitlichen Verlauf, das Verhältnis von Aufladung (Aufmerksamkeit) und Schwelle. Dies kann auch als Prüfung auf Passung (Match) angesehen werden. Je nachdem, ob das entsprechende Merkmal vorhanden ist, kommt es zur Entladung (Erregungsweiterleitung). Erreicht die Erregung den frontalen Cortex, so trägt sie zu Motorik oder zu internen Kontrollprozessen (Stimulierung weiterer posteriorer Gedächtnisorte) bei.

6.1 Das Grundmodell der corticalen Informationsverarbeitung

Die wichtigsten Komponenten corticaler Informationsverarbeitung lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Merkmalsentdeckung. Das corticale Netzwerk ist geeignet, auf bestimmte Merkmale der Reizumgebung – beruhend auf Eigenschaften der verarbeitenden Struktur – zu reagieren. Wir sprechen davon, dass die informationsverarbeitende Struktur Merkmale entdeckt.
2. Merkmalsbündelung. Mehrere Merkmale, die in enger zeitlicher Nachbarschaft oder im gleichen Kontext auftreten, bilden für die Verarbeitung eine Einheit.
3. Sachverhaltserkennung. Für viele, aus der Reizumgebung stammende Merkmalsbündel existieren Speicherorte, die mit dem Auftreten des Bündels selektiv angesprochen werden. In diesem Fall wird das entsprechende Reizereignis einem im Speicher bestehenden Sachverhaltskonzept zugewiesen; wir sprechen vom Erkennen (Kognition im engeren Sinn). In anderen Fällen erhalten Merkmalsbündel den Charakter nützlicher Einheiten (Konzepte), wenn sie gemeinsam starke Verbindungen mit bestimmten Outputeinheiten herstellen können.

6.1 Das Grundmodell der corticalen Informationsverarbeitung

In diesem Fall spricht man von Konzeptneubildungen. Bei wiederholtem Auftreten kann es zu einer Netzwerkanpassung kommen (Lernen), die in der Folge eine sparsamere Verarbeitung erlaubt.

4. Kontrolle. Kleine, nachgeordnete Netzwerkteile, auf die, wie beschrieben, eine Konvergenz verteilt verarbeiteter Sachverhaltskonzepte stattfindet, können zwei verschiedene Funktionen ausüben (s. Abb. 6.1): direkte Anregung von sequentiellen motorischen Outputimpulsen (Motorik) oder Anregung weiterer, assoziativer Netzwerke (Gedächtnissuche). Letzteres erfolgt oft durch Rückführungen in inputnahe Teile. Man spricht von Kontrolle, weil nun entweder der anschließende, motoriknahe Netzwerkteil oder eine Gedächtnissuche überwacht wird.
5. Bewertung. Reaktionsziele (wie z.B. das Ergreifen eines Gegenstandes oder die Beschaffung von Nahrungsmitteln) können nur durch eine Auswahl konkreter Reaktionen in einer bestimmten Abfolge erreicht werden. Je nach situativer Gegebenheit (und deren Veränderung während der Reaktionsabgabe) muss jede Teilreaktion automatisch auf ihre Nützlichkeit überprüft und bewertet werden, bevor sie endgültig aktiviert wird. Dazu wird aus dem Gedächtnis eine Erfolgserwartung generiert, die den Ausgang des Winner-takes-all-Prinzips bestimmt.
6. Motorische Vorbereitung. Mit der Aktivierung motorischer Netzwerke werden Reaktionen im Verbund mit elementaren Funktionen (Muskelimpulse, passende Energieversorgung) umgesetzt. Unter Umständen werden bereits vorhandene (z.B. genetisch angelegte), komplexe Koordinationen angestoßen. Dazu gehören auch Affektäußerungen, die begleitend z.B. den generellen Muskeltonus oder die Mimik verändern.

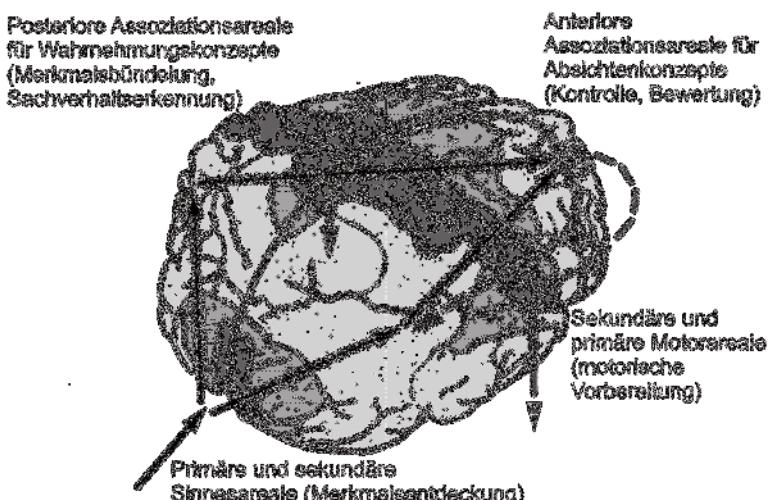


Abb. 6.1: Hauptwege der Informationsverarbeitung auf der Großhirnrinde. Dieses Diagramm erklärt grundsätzliche Funktionen der in Abb. 4.4 dargestellten Assoziationsareale des Cortex.

6.2 Aufmerksamkeit und Gedächtnis

Erregungsprozesse im informationsverarbeitenden Netzwerk führen in der Regel nur lokal zu stärkerer Aktivierung. Die Gründe dafür wurden bereits erwähnt: hoch automatisierte Prozesse erfolgen oft rasch und unbemerkt; einzelne Erregungen finden kaum ein Echo im Netzwerk; andere Erregungen werden durch Hemmungen blockiert, die letztlich verhindern, dass zu breite Erregungsmuster entstehen. Zahlreiche Untersuchungen zeigen, dass die verbleibende, mit Hilfe bildgebender Verfahren zu beobachtende Aktivität der informationsverarbeitenden Struktur mit einer entsprechenden Verarbeitungs-Selektivität einhergeht. Das bedeutet, dass die Aktivität in einem Gehirngebiet in der Regel eine selektive Mehrbeanspruchung dieses Gebiets kennzeichnet, die sich sowohl auf biologischer Ebene manifestiert (erhöhter Stoffwechsel) als auch auf psychologisch-funktioneller (Beanspruchung der dort zu verortenden Gedächtnisteile). Verarbeitungs-Selektivität führt oft zu einer beobachtbaren Selektivität im Verhalten. Selektivität im Verhalten schlägt sich in aufmerksamem Wahrnehmen, Denken oder Handeln nieder. Insofern versteht man heute unter Aufmerksamkeit eine selektive Netzwerkaktivierung.

Die Frage nach den Regulationsmechanismen der *Aufmerksamkeit* ist eine Frage nach den Mechanismen der Selbstregulation in der Informationsverarbeitung (s. Abb. 6.2). Aufmerksamkeitsregulierende Mechanismen mit genereller Wirkung sind aus Tieruntersuchungen als „Aktivierungssysteme“ bekannt. Diese erhöhen durch relativ unspezifische, meist auf Intensitäten reagierende Zuflüsse aus den Sinnesorganen und durch Rückmeldungen von begonnenen Motorikpro-

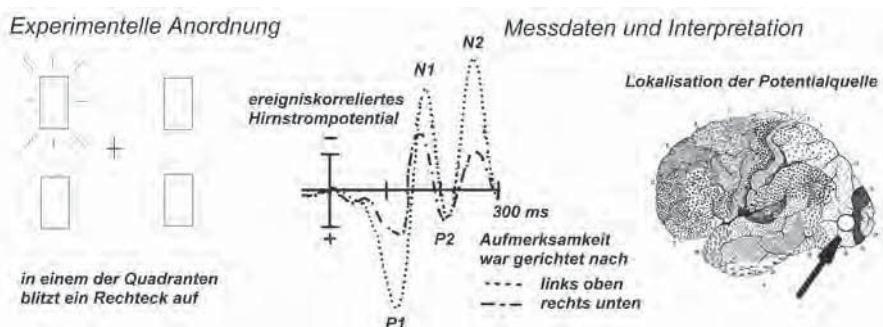


Abb. 6.2: Aufmerksamkeit. Links: Beispielhafte Anordnung zur Untersuchung der Wechselwirkung von willkürlicher und unwillkürlicher Aufmerksamkeit. Das Hellerwerden eines der präsentierten Rechtecke erzeugt unwillkürliche Aufmerksamkeit und ein sog. ereigniskorreliertes Hirnstrompotential. Dessen Verlauf sieht man in der Mitte. Die Potentialauslenkungen sind besonders hoch, wenn der unerwartete Reiz im Fokus der Aufmerksamkeit auftritt (nach Mangun u.a., 1993). Rechts: Ort der cerebralen Potentialgeneratoren im sekundären visuellen Cortex.

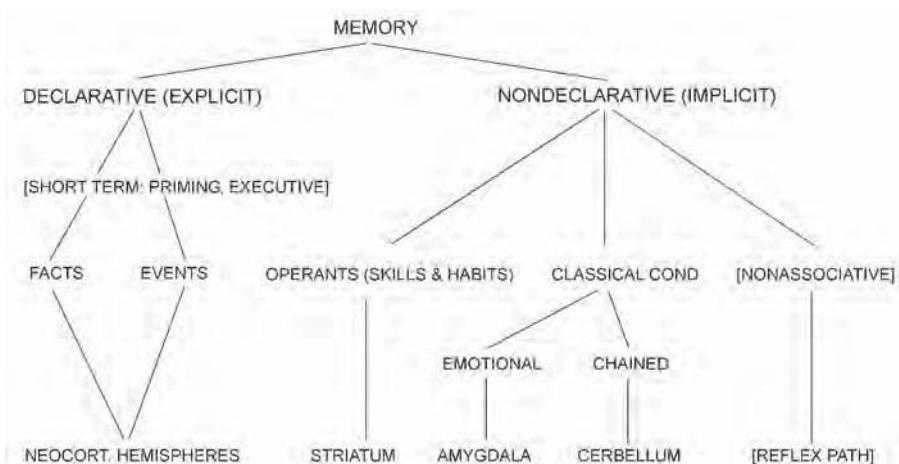


Abb. 6.3: Lokalisation von Strukturen des Langzeitgedächtnisses (modifiziert nach Squire & Zole, 1996)

grammen (bei Tieren: Instinktprogrammen) die Ansprechbarkeit und die Erregungsbereitschaft der entsprechenden Netzwerkteile.

Die Regulation von Aufmerksamkeit bzw. Aktivität im Cortex wird entsprechend den erwähnten Funktionen durch subcorticale Strukturen gesteuert (z.B. retikuläres Aktivierungssystem im Hirnstamm). Außerdem existiert ein Gating-(Türöffner-)Mechanismus, der selektiv einzelne Cortexareale nach dem Winner-takes-all-Prinzip unterstützt. Dieser Mechanismus arbeitet mit Hilfe von direkten, hemmenden Rückkopplungsschleifen zwischen Cortex und den retikulären Teilen des Thalamus. Hat ein Erregungszufluss vom Thalamus zum Cortex eine gewisse Intensität erreicht, so blockiert er automatisch andere benachbarte Zuflüsse und erzeugt damit Selektivität.

Die so erzeugte Selektivität schließt allerdings nicht aus, dass in der Folge weitere Zentren aktiv werden. Manche dieser Assoziationen wirken motivierend und verschieben die Aufmerksamkeit. Dies geschieht, wenn die neuen Zentren einen modulierenden Einfluss ausüben, so dass sich Aktivitätsverschiebungen ergeben, welche letztlich wieder das Gating verändern.

Das informationsverarbeitende Netzwerk bildet die Gesamtheit des Gedächtnisses. Die darin gespeicherte Information wird auch als *Langzeitgedächtnis* bezeichnet (s. Abb. 6.3). Allerdings können in jedem Augenblick der Informationsverarbeitung selektiv nur einzelne Teile der verarbeitenden Struktur aktiv sein. Die gerade aktivierte Teile des Langzeitgedächtnisses werden entsprechend als *Kurzzeitgedächtnis* bezeichnet.

6.3 Der posteriore Cortex und die automatische Aufmerksamkeit

Jeder neu wahrgenommene Sachverhalt, der einen Verarbeitungsprozess auslöst, besteht aus zahlreichen Komponenten, unabhängig davon, ob physikalische oder gedankliche Sachverhalte den Anlass geben. Entsprechend kann man in der Informationsverarbeitung stets von einer Mehrfachaktivierung ausgehen. Die einzelnen topographisch unterscheidbaren Aktivierungsherde entsprechen den verschiedenen *Merkmale* des Sachverhalts und bilden in ihrer Gesamtheit die Repräsentation des Sachverhalts.

Die Fähigkeit, verschiedene Merkmale eines Sachverhalts zu einem abstrakten Konzept zusammenzubinden, beruht – wie bereits erklärt – auf einer grundlegenden Eigenschaft jeder Netzwerkverarbeitung. Menschen können Konzepte sogar aufgrund abgeleiteter, erst durch eine Analyse ermittelter Merkmale bilden, wie

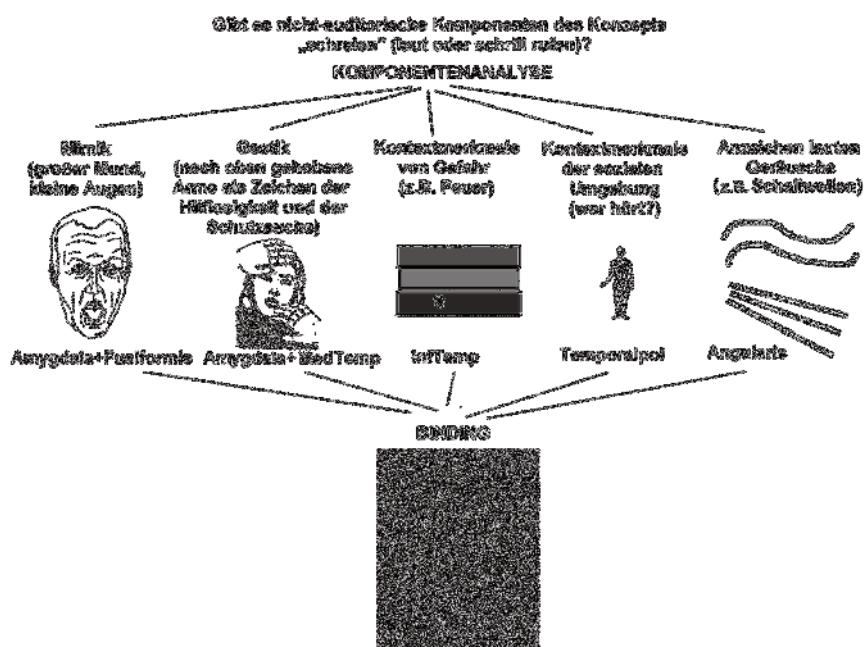


Abb. 6.4: Die Bedeutung eines Sachverhalts ist durch die Summe seiner Merkmale im Gedächtnis einer Person festgelegt. Diese Merkmale können zu verschiedenen Sinnesmodalitäten gehören und insofern verteilt gespeichert sein. Aufgrund verschiedener Lernprozesse sind sie jedoch zu einem gemeinsamen Sachverhaltskonzept zusammengebunden. Das Beispiel ist so gewählt, dass alle verteilten Merkmale letztlich auch visuelle Komponenten besitzen und somit bildlich dargestellt werden können. Das entstehende Bild „Der Schrei“ ist eine der verschiedenen Versionen des Malers Edvard Munch (1863–1944).

Farbe, Geräusch, figurales Aussehen, ertastbare Form, Vorkommen und Verwendung eines Objektes (s. Abb. 6.4). Für diese Fähigkeit gibt es neben der Netzwerkgröße auch eine spezielle evolutionäre Wurzel: Höhere Primaten können im Greifraum stereoskopisch sehen, zusätzlich riechen, schmecken und, etwa im Gegensatz zu Amphibien, verortbare Luftschwingungen hören.

Als „Transportform“ sachverhaltsrelevanter Erregung kommen Nervenimpulse (Aktionspotentiale) in Frage. Die Aktivierung von Netzwerkteilen ist im Wesentlichen von der Vorbereitetheit (preparedness, matching) des Netzwerkteiles und der Intensität der Reize abhängig. Das Ausmaß der Aktivierung bestimmt den Grad der Aufmerksamkeit im Sinne der Informationsverarbeitungstheorie. Wir sprechen von automatischer Aufmerksamkeit, wenn die Aktivierung im posterioren Cortex im Wesentlichen durch Intensität, Neuheit und Veränderung (insbesondere Bewegung) erfolgt.

Einzelne Merkmale bilden im Verlauf der Nervenaktivität innerhalb des Netzwerks ein Aktivierungsmuster. Dieser Prozess benötigt, wie im nächsten Abschnitt näher zu besprechen sein wird, aufgrund von Zufallswirkungen in der Regel Zeit (Mikrogenese infolge allmäßlicher Impulsaggregation; vgl. Flavell & Draguns, 1974). Letztlich können verschiedene Merkmale ein zusammengehöriges Ensemble bilden, wenn die zuzuordnenden Impulsmuster einen (zumindest statistisch) synchronen Effekt besitzen. Dies ist tatsächlich der Fall, wenn z.B. ein subjektiver Gestalteindruck vorliegt (Tallon-Baudry, 1996). Eine entsprechende Synchronisation (Binding) von Impulsfolgen kann meist im Bereich von Nervenimpulsraten zwischen 40 und 60 Impulsen/s beobachtet werden (sog. Gamma-band-Reaktionen) und wird möglicherweise durch Interneurone getaktet (Fricker & Miles, 2001). Merkmale können selbstverständlich auch als Teilgestalten von Sachverhalten aufgefasst werden. Insofern unterscheidet man zum einen rasche, evozierte Synchronisationen (mit starrer Zeitkopplung an das Reizauftreten). Zum anderen treten langsame, etwa 300 ms nach Reizdarbietung induzierte Synchronisationen auf, die der Repräsentation der für das weitere Verhalten bedeutsamen, komplexen Gestalt entsprechen.

Auch das Herstellen von Relationen zwischen zwei wahrgenommenen Sachverhalten beruht offenbar auf den eben beschriebenen Mechanismen. Insbesondere ist das Herstellen von Relationen zwischen Zahlen und die arithmetische Kalkulation eine Leistung des inferioren Parietalcortex und damit des posterioren Cortex (Dehaene & Cohen, 1997).

6.4 Kurzzeitspeicherung und Chunking

Die ständig wirksamen Hemmprozesse machen die Verarbeitung mitunter sehr träge, so dass einzelne Aktivierungen länger andauern. Wie erläutert, sind die aktivierte Bereiche im Grunde solche, die momentan infolge von Nichtpassung (Mismatch) im Hinblick auf eine Erregungsweiterleitung gehemmt sind. Sie wer-

den im ereigniskorrelierten Potential des EEGs als Negativierungen sichtbar. Die Wahrscheinlichkeit für eine Nichtpassung nimmt mit fortschreitender Verarbeitung zu. Insofern ist es verständlich, dass längerfristige Aktivierungen meist auf einem fortgeschrittenen Verarbeitungsniveau stattfinden. Betrachtet man einen informationsverarbeitenden Erregungsprozess als einen in einer Struktur linear fortschreitenden Prozess, so steigt sein Abstraktionsgrad wegen zunehmender Konvergenz. Gleichzeitig nimmt die Wahrscheinlichkeit zu, dass Eigenschaften eines konkreten Inputs, sofern sie auf einen eigenschaftsarmen Gedächtnisteil stoßen, zu einer Aktivierung beitragen.

Die eben beschriebenen Vorgänge können als die Grundlage von Prozessen der Informationsverdichtung angesehen werden, die im Laufe der Verarbeitung dazu führen, dass Informationen abstrakten Konzepten zugeordnet werden (das ist der Prozess des „Erkennens“ bzw. der Kognition). Als Metapher verwendet man das Bild des Kurzzeitspeichers, in dem letztlich nur *Chunks* (Informationsklumpen, Aggregate oder Superzeichen) gegenwärtig sind. Diese Chunks bestehen z.B. aus einem ganzen Wort, aus dem Sinn eines Satzes oder sogar eines ganzen Sachverhalts. „Unwesentliche“ Merkmale gehen verloren. Für das Erkennen eines Tieres und seiner Funktion ist z.B. seine Farbe nicht essentiell. Seine Eigenschaft, eine horizontale Fläche über und parallel zum Untergrund zu besitzen, trägt jedoch wesentlich zum Erkennen bei.

Der Prozess des Erkennens, also die Zuordnung von Reizinformation zu entsprechender Gedächtnisinformation, ist ein Prozess, der örtlich wie zeitlich eine gewisse Unschärfe besitzt. Nicht immer kann ein Sachverhalt zweifelsfrei von einem anderen unterschieden werden (z.B. bei der Identifikation von Farben). Oft erfolgt das Erkennen erst allmählich, z.B. bei der Entdeckung eines Musters, das unter ablenkenden Signalen verborgen ist. Viele Autoren gehen daher von einem Aggregationsprozess aus, der über die Zeit eine größtenteils zwar zufällige Ausbreitung besitzt, schließlich aber einen Zielort hinreichend auflädt, so dass die weitere Verarbeitung eindeutig gebahnt wird (Poltrock, 1989).

Sehen wir uns diesen hypothetischen Aggregationsprozess näher an. Angenommen, das betrachtete Areal verfügt über einen Gedächtnisinhalt, der die gewöhnlich auftretenden Merkmale eines Sachverhalts repräsentiert. Geringfügige Abweichungen davon werden toleriert, z.B. wird auch ein nicht ganz geschlossener Kreis als Kreis erkannt. Größere Abweichungen bewirken, dass die Weiterleitung verweigert wird. Bei wiederholtem Eintreffen der Abweichungsinformation kann jedoch die ursprüngliche Hemmschwelle zugunsten einer größeren Toleranz überwunden werden. Für den mikroskopischen Fall des aktualgenetischen Aggregationsprozesses hat das zur Folge, dass im Grunde Abweichungen von einem Erwartungswert Interesse erregen (Berlyne, 1960). Dies gilt auch für den makroskopischen Fall und bedeutet insbesondere, dass nach wiederholter Darbietung auch anfänglich abgelehnte Abweichler interessant erscheinen können und unter Umständen interesseloses Gefallen erzeugen (Zajonc, 1968).

Die meisten überlernten Konzeptrepräsentationen sind bereits tolerant gegenüber geringfügigen Abweichungen. Dies bedeutet, dass sich merkmalsähnliche Rpräsentationen überschneiden können und im ungünstigen Fall (Fehlen einiger Merkmale, kurze Entscheidungszeit) zu Entscheidungsschwierigkeiten führen

oder wegen der Überschneidungen sogar zu Fehlerkennungen beitragen. Wenn z.B. der Aggregationsprozess nur von kurzer Dauer ist, so ist die Wahrscheinlichkeit hoch, dass eine Aktivierung im Überschneidungsbereich überhaupt keine Entscheidung erlaubt oder durch Zufall sogar den falschen Gedächtnisort erregt. Selbst bei einfachen Aufgaben (welche Ziffer ist größer, 3 oder 5?) kann es deshalb unter Zeitdruck zu unbemerkt Fehlern kommen. Entscheidungszeit und Fehlerhäufigkeit nehmen ab, wenn die Repräsentationen deutlich getrennt liegen (*Symbolischer Distanzeffekt*).

Die Erfahrung zeigt, dass nur wenige Informationen gleichzeitig im Kurzzeitspeicher aktiv („gegenwärtig“) sein können; nach einer Faustregel sind es 7 ± 2 Sachverhalte (Miller, 1956). Für einzelne Domänen sind normierte Messverfahren zur Spanne der jeweiligen *Kurzzeitgedächtnis-Kapazität* entwickelt worden. Obwohl sich durch Aktivierungsprozesse ständig Schwankungen im Aktivitätsniveau ergeben, ist der Kurzzeitspeicher insgesamt kapazitätsbegrenzt. Daraus ergeben sich selbstregulative Dynamiken, die mit abwechselnden Ausbreitungen und Eindämmungen von Aktivierung einhergehen. Aktivierungsausbreitungen sind Gedächtnisaktivierungen, und Aktivierungsreduktionen können als Konzentrations- und Konzeptbildungsprozesse verstanden werden (Bösel, 2001). Die Aktivierungen werden von rhythmischen Prozessen begleitet, die als Oszillationen im EEG sichtbar werden. Langsame, induzierte Oszillationen begünstigen auf eine bereits erwähnte Art die Herstellung assoziativer Verbindungen von einzelnen Wahrnehmungsmerkmalen zu einem neuen Gedächtnisinhalt bzw. von selbst- oder fremdgenerierten Instruktionsmerkmalen zu einem bereits vorhandenen Gedächtnisteil (Bastiaansen & Hagoort, 2003).

Kurzzeitspeicherung und Informationsweiterleitung folgen in den inputnahen Gedächtnisteilen rasch aufeinander und tragen damit kaum zu nennenswerten Aktivierungen bei. Allerdings kommt es vor, dass zeitlich kurz vorangegangene Erregungsprozesse die nachfolgende Informationsverarbeitung bahnen. In diesem Fall spricht man von Priming (Vorwärmprozessen). Räumlich assoziierte und/oder thematisch informative Hinweisreize, die 50 bis 350 ms vor einem zu beantwortenden Reiz (Zielreiz) dargeboten werden, können das Erkennen und Beantworten des Zielreizes deutlich erleichtern.

Wie erwähnt, ist die Wahrscheinlichkeit groß, dass in inputfernen Gedächtnisteilen (z.B. frontaler Cortex) Kurzzeitspeicherprozesse länger andauern (teilweise sogar für Sekunden). Diese Teile der informationsverarbeitenden Struktur – auch Arbeitsspeicher genannt – eignen sich für Kontrollfunktionen, die mit Hilfe von Rückkopplungen innerhalb des Netzwerks (zu posterioren Cortexbereichen) ausgeführt werden. Der Arbeitsspeicher unterstützt vor allem die Überwachung von sequentiell ablaufenden und somit zeitlich ausgedehnten Prozessen wie Motorik oder Gedächtnissuche. Der anteriore Teil des Arbeitsspeichers wird daher auch als exekutiver Gedächtnisteil bezeichnet. Hier wurden Nervenzellen gefunden, die kurze Wartezeiten in einem Handlungsablauf mit Aktivität überbrücken (meist untersucht in einem *delayed response task*). In der Regel ist der exekutive Speicher insgesamt nicht stärker aktiviert als die modalnahen Teile, weil für die meisten Tätigkeiten eine routinisierte und damit schwach aktive Kontrolle ausreicht.

6.5 Der anteriore Cortex und die kontrollierte Aufmerksamkeit

Wenn Personen von den „Absichten“ anderer sprechen, so sind dies Zuschreibungen, die sich nicht auf einen direkt beobachtbaren Zustand beziehen. Allerdings sind mit einer solchen Zuschreibung meist indirekt Kontrollfunktionen der Informationsverarbeitung eines Akteurs gemeint. Tatsächlich finden sich in geeigneten Untersuchungsanordnungen bei Personen, die erkennbar eine Absicht verfolgen, Aktivierungen im inputfernen, frontalen exekutiven Cortex. Wie wird nun durch solche Aktivierungen Kontrolle über die weitere Informationsverarbeitung oder über den motorischen Output ausgeübt?

Die Großhirnrinde (Cortex) ist anatomisch deutlich zweiseitig: in den modalnahen, posterioren Teil, der den Okzipitalcortex, den Parietalcortex und den Temporalcortex umfasst, und in den motoriknahen, anterioren Teil, den Frontalcortex. Beide Cortexteile besitzen weite Netzwerke, die nicht unmittelbar an die Sinnesorgane oder die Motorik angeschlossen sind und daher als assoziativ gelten. Der posteriore und der anteriore Assoziationscortex sind über lange Faserbahnen rückläufig miteinander verbunden, so dass jeweils korrespondierende funktionelle Areale gefunden werden können (Goldman-Rakic u.a., 2000).

Der anteriore Kurzzeitspeicher arbeitet unter Umständen träger als der posteriore, vor allem aber ist er im Verhältnis zum posterioren räumlich weniger ausgedehnt, da er abstraktere (d.h. merkmalsärmere) Informationen enthält. Die im anterioren Assoziationsnetzwerk aktivierten Informationen bestimmen somit mit Hilfe der jeweiligen Verbindungen weitläufig die verteilte Dynamik im posterioren Teil.

Bisher stand die Ausbreitung der Netzwerkverarbeitung vom Input zum Output im Vordergrund (*bottom-up*), nun soll auch die Funktion der rückläufigen Verbindungen diskutiert werden (*top-down*, vgl. auch Miyashita, 2004). Im Gegensatz zu den direkten Zuflüssen (z.B. aus dem Thalamus) streuen rückläufige Fasern stärker und modulieren die Nervenzellerregung durch periphere Synapsen in den Dendritenbümen. Eine Vielzahl hemmender Synapsen sorgen (z.B. bei der Beachtung eines Raumortes) dafür, dass nicht beachtete, reizinduzierte Erregungen (Reize an anderen Raumorten) im Laufe der Verarbeitung sehr bald als uninformativ unterdrückt werden. Strategische Informationen bewirken allerdings, dass wenigstens ein kleiner Teil der beteiligten Nervenzellen (5 %) eine ansteigende Aktivität aufweist (s. Abb. 6.5). Das geschieht, wenn reizinduzierte Erregungen auf Teile der informationsverarbeitenden Struktur treffen, die durch die augenblicklichen Absichten voraktiviert sind (Chelazzi u.a., 1993; Constantinidis & Steinmetz, 1996).

Durch kontrollierte Aufmerksamkeit – und übrigens auch bereits durch einzelne Signalrückführungen im posterioren Cortex – erfolgt eine tätigkeitsbezogene Anpassung der Wahrnehmung. Dazu gehört das sogenannte *Reafferenzprinzip*; es ermöglicht begleitend zur Ausführung einer Bewegung die Korrektur etwaiger gleichzeitiger, motorikbedingter Bewegungswahrnehmungen und trägt zur Wahrnehmungskonstanz bei.

Absichten und Pläne sind stets abstrakter Natur. Bei der Entscheidung, ob eine Handlungsabsicht realisiert werden kann, bedarf es einer genauen Beachtung der konkreten Situationseigenschaften. Die entsprechenden kontrollierenden top-down-Voraktivierungen betreffen, wie erwähnt, in der Regel mehrere posteriore Gedächtnisorte. Veränderungen in der konkreten Reizumgebung, die zu einer Passung mit einer Beachtungsabsicht führen, in diesem Sinne also „aufgabenrelevant“ sind, führen daher mitunter zu einer Massenreaktion von posterioren Nervenzellen. Diese kann als eine deutliche Positivauslenkung des Oberflächenpotentials im EEG beobachtet werden (die sog. *P300-Komponente* des ereigniskorrelierten Potentials, s. Abb. 6.6). Massenreaktionen dieser Art veranlassen eine Informationsverarbeitung in weiteren Netzwerkelementen. Mit der geschilderten Aktivität wird die Repräsentation der Situationsbedeutung (vor dem Hintergrund der Beachtungsabsicht) gewissermaßen aktualisiert (Donchin & Coles, 1988). Erhält eine Versuchsperson z.B. die Aufforderung (Instruktionswirkung top-down), auf einen bestimmten, seltenen Reiz in einer Reizserie zu achten, so erzeugt das Auftreten dieses Reizes (Wahrnehmung bottom-up) eine deutliche P300-Auslenkung.

Situationsangepasstes Verhalten

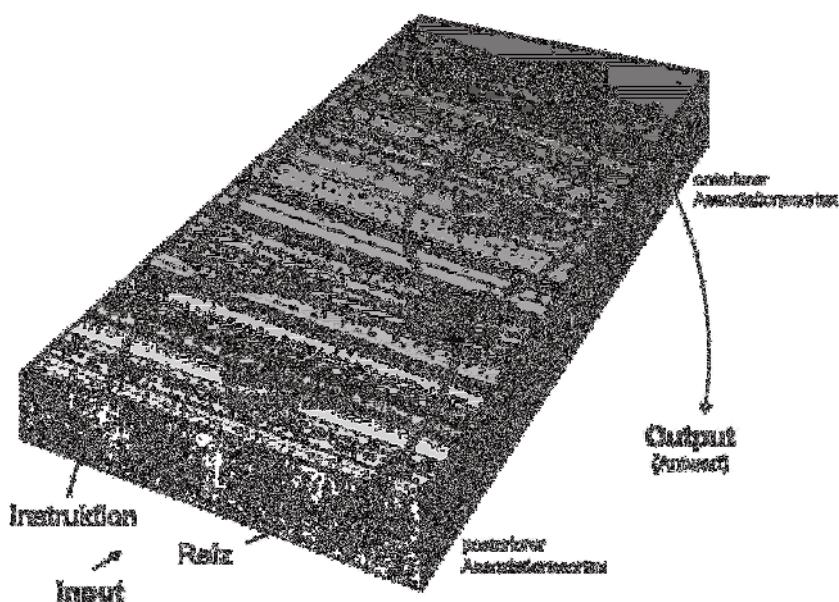


Abb. 6.5: Hauptwege der Informationsverarbeitung bei situationsangepasstem Verhalten. Die Input-Output-Beziehungen in der menschlichen Informationsverarbeitung weisen einige Besonderheiten auf. Durch Instruktionsreize können Antwortkonzepte vorbereitet und Erwartungen aufgebaut werden. Reize können grundsätzlich eine Reihe interner Prozesse in Gang setzen. Aufgrund sog. imperativer Reize werden in der Regel Reaktionen veranlasst.

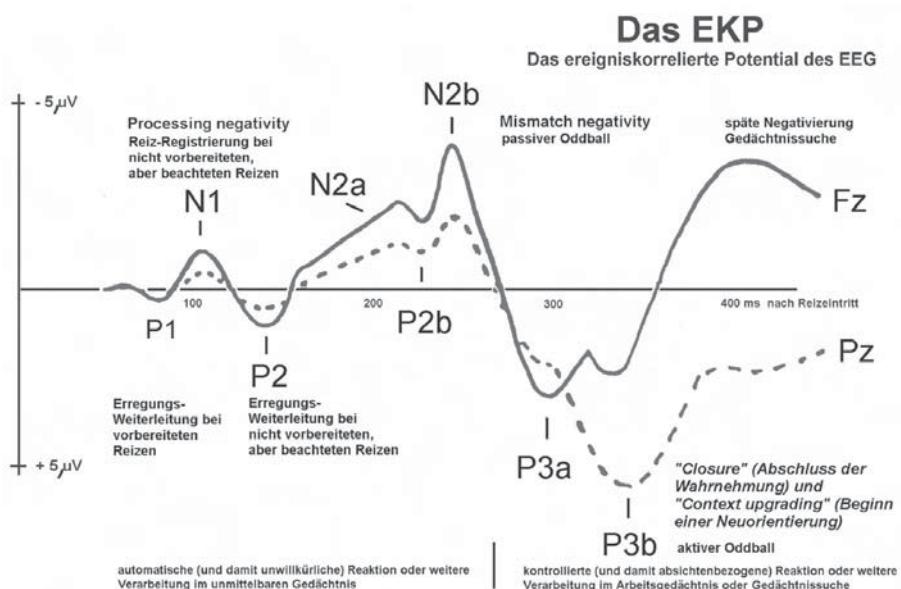


Abb. 6.6: Das EKP und die P300. Das ereigniskorrelierte Potential (EKP) weist systematische positive (nach unten) und negative Auslenkungen (nach oben) auf, die in ihrem zeitlichen und räumlichen Verlauf das Fortschreiten der Informationsverarbeitungsprozesse ereigniskorrelierter Erregung erkennen lassen. Je nach Kontext (Instruktion und Anordnung) und Ableitort treten nur bestimmte Komponenten auf. Im Diagramm wurden verschiedene solcher Komponenten in zwei hypothetischen Verläufen zusammengefügt.

Verarbeitungskonflikte, die dadurch entstehen, dass sich gewohnheitsmäßig entstehende und absichteninduzierte Aktivierungen im exekutiven Prozess wechselseitig hemmen, nennt man Interferenzen. Diese verursachen mitunter eine Massenreaktion von anterioren Nervenzellen (Leung u.a., 2000). Die klassische Untersuchungsanordnung dafür ist das sogenannte Stroop-Paradigma, bei dem bunt gedruckte Farbworte gelesen werden müssen. Stimmen die Druckfarben nicht mit der Farbbezeichnung überein, dann ist es schwierig, sich auf die Benennung der Druckfarben zu konzentrieren.

An dieser Stelle muss darauf hingewiesen werden, dass Aufmerksamkeitskontrolle top-down zwei Funktionen ausüben kann, die man anhand von Entscheidungskonflikten verdeutlichen kann. Angenommen, durch einen zu identifizierenden Reiz werden zwei verschiedene Gedächtnisorte aktiviert, deren Merkmalsensembles teilweise gemeinsame Merkmale besitzen. Unter diesen Umständen kann eine zusätzliche Aktivierung, die einem der beiden Ensembles zugeführt wird, diesem Ensemble ein Übergewicht verleihen. Als Beispiele dafür lassen sich *ambige Bilder* anführen, die – je nach Aufmerksamkeit – unterschiedliche Objekte erkennen lassen (z.B. eine Vase, deren Umriss den Profillinien zweier

einander zugewandter Gesichter entspricht). In der Regel kann nur eines der möglichen Objekte wahrgenommen werden; das konkurrierende wird nach dem Winner-takes-all-Prinzip gehemmt (Crick & Koch, 2003). Ein intentional (exeaktiv) herbeigeführter Aufmerksamkeitswechsel ermöglicht grundsätzlich ein Kippen der Wahrnehmung. Wir kennen aber auch den Fall, dass eine Wahlentscheidung zwischen zwei sehr ähnlichen Reizen getroffen werden muss. In diesem Fall ist es möglich, durch kontrollierte Aufmerksamkeit die Unterscheidung zu erleichtern, indem für eines der angesprochenen Ensembles mit Hilfe einer Gedächtnisaktivierung top-down zusätzliche Merkmale aktiviert werden. Auch ein solcher Vorgang kann einem Ensemble ein Übergewicht verleihen und nach dem Winner-takes-all-Prinzip benachbarte Ensembles hemmen. Dieser Vorgang setzt Gedächtnisaktivierung voraus, die in der Regel Zeit benötigt (vgl. Bösel, 2001). Insofern existieren unter bestimmten Voraussetzungen entweder transiente oder auch permanent aufmerksamkeitsfördernde Wahrnehmungen, die chimärenartigen Charakter besitzen (Mischgefühle, Mischwesen).

Entsprechend den geschilderten Mechanismen der Aufmerksamkeit unterscheidet man drei Arten von Kurzzeitspeicherung:

1. Vorwärmprozesse durch eine noch nicht abgeklungene Inputverarbeitung im posterioren Cortex (Priming),
2. Aufrechterhaltung von Erregung im Arbeitsspeicher durch top-down-Prozesse der aktuellen, fokussierten Aufmerksamkeit und
3. intermittierende Aufrechterhaltung von Erregung durch Erinnerungsstrategien (z.B. inneres Wiederholen, *Rehearsal*).

Wichtige psychologische und neuropsychologische Fachbegriffe

Aggregationsprozess	Hypothetischer Vorgang, bei dem Inputsignale in rascher Folge ein Netzwerkteil mehrfach, jedoch nicht immer in dessen Kernbereich erreichen, so dass die Schwelle für die Netzwerkantwort durch die Inputsignale erst allmählich erreicht wird.
Aufmerksamkeit	In der klassischen Psychologie eine Eigenschaft des Erlebens, einen Erlebensgegenstand deutlich abzubilden. In der Neuropsychologie bezeichnet man damit eine Eigenschaft der Netzwerkverarbeitung, einen Verarbeitungsgegenstand aktiv zu repräsentieren. Damit ist andauernd hohe neurale Aktivität (wie sie z.B. unter Bedingungen einer knappen Nichtpassung auftritt) ein Kennzeichen aufmerksamer Verarbeitung.
bottom-up	Bezeichnung für einen datengesteuerten, d.h. durch Sinnesinformation in Gang gesetzten Verarbeitungsprozess.

Chunk	Informationseinheit; in der Regel ein Zeichen, eine Ziffer, ein Wort oder ein Gegenstand.
delayed response task	Aufgabe, bei der eine Reaktion erst nach einer vorgegebenen Zeit erfolgen darf.
EKP	Ereigniskorreliertes Potential; die systematischen Auslenkungen des Elektroenzephalogramms vor und nach Auftreten eines Reizes.
Kurzzeitgedächtnis	Möglichkeit des zutreffenden Abrufs innerhalb nur begrenzter Zeit (Minuten bis Stunden).
Kurzzeitgedächtniskapazität	Beispiele zur normierten Diagnose des Kurzzeitgedächtnisses: Der Wechsler-Gedächtnistest (WMS-R; Härtig u.a., 2000) beinhaltet u.a. einen Digit-Span-Test und einen Block-Span-Test. Beim Digit-Span-Test wird eine Ziffernfolge dargeboten, die wiederholt werden muss. Anschließend wird eine um eine Ziffer verlängerte Folge dargeboten. Kriterium ist die maximale Länge einer fehlerfrei wiederholten Folge (Zahlenspanne). Beim Block-Span-Test tippt der Testleiter in festgelegter Reihenfolge auf eine Anzahl räumlich verteilter Würfel und diese Reihenfolge muss richtig wiederholt werden. Anschließend wird eine um einen weiteren Würfel verlängerte Reihenfolge dargeboten. Kriterium ist die maximale Länge einer fehlerfrei wiederholten Reihenfolge (Blockspanne). Bei Funktionsstörungen der dorsolateralen Kontrollareale kommt es zu Beeinträchtigungen des Kurzzeitgedächtnisses.
Langzeitgedächtnis	Möglichkeit des zutreffenden Abrufs auch nach längerer Zeit, je nach Abrufbedingung sogar lebenslang.
Merkmal	Eigenschaft eines Sachverhalts, der mit Hilfe einer entsprechenden Gedächtnisspur identifiziert werden kann.
Negativierung	Negativauslenkung im EKP nach Reizen, die auf einer bestimmten Verarbeitungsebene schwer einzurichten sind oder als situativ bzw. grundsätzlich unpassend identifiziert werden (z.B. N200, N400).
P300-Komponente	Positive Auslenkung im ereigniskorrelierten Potential, wenigstens 300 ms nach Auftreten eines Reizes. Sie zeigt den Abschluss des Erkennens und die Aktualisierung der Situationsrepräsentation an.
Positivierung	Positivauslenkung im EKP nach Reizen, die auf einer bestimmten Verarbeitungsebene als selten und ungewohnt oder als situativ bzw. persönlich

Reafferenzprinzip	handlungswirksam identifiziert werden (z.B. P300, P650).
Rehearsal	Annahme, dass durch die Ausführung einer Tätigkeit (oder einer Teilbewegung) der entsprechende Plan (oder das Teilziel) gelöscht wird.
Stroop-Paradigma	Inneres Wiederholen von zu merkender Information. Eine nach John Ridley Stroop (1897–1973) benannte und erstmalig 1935 publizierte Aufgabe, in der die Farbe bunt gedruckter Farbbezeichnungen benannt werden soll. Die Benennung der gesehenen Farben ist schwierig, weil sie mit dem unwillkürlich stattfindenden Lesen der gedruckten Farbbezeichnungen interferiert.
Symbolischer Distanzeffekt	Die numerische, zeitliche oder geographische Distanz zweier Sachverhalte liefert eine Vorhersage dafür, mit welcher Geschwindigkeit ein zutreffendes Unterscheidungsurteil zwischen den Sachverhalten im Hinblick auf das entsprechende Merkmal getroffen werden kann.
top-down	Bezeichnung für einen konzept- oder strategiegeleiteten Prozess, meist ist dies auch ein bewusst kontrollierter Prozess.

7 Lernen und Rehabilitation

Klassische Konditionierung (Signallernen) und operante Konditionierung (Lernen am Erfolg) sind basale Mechanismen, die eine überdauernde Anpassung der cerebralen Informationsverarbeitung erlauben. Komplexere Lernformen bestehen aus multiplen Konditionierungsprozessen. Als physiologische Grundlagen dafür kennen wir die Langzeitpotenzierung und -depression. Sie sind an das Vorhandensein von NMDH-Rezeptoren im glutamatergen System gebunden, die im Cortex, in den Kleinhirnkernen, im Striatum, im Thalamus und in der Amygdala nachgewiesen wurden. Die erwähnten physiologischen Prozesse gelten als Voraussetzung für Anpassungsvorgänge an nachgeschalteten Synapsen. Nach einer Verletzung bilden Faserwucherungen und Prozesse des Neulernens die wichtigste Grundlage für die Rehabilitation.

7.1 Arten des Lernens

Eine grundlegende Eigenschaft der Input-Output-Beziehung im Nervensystem ist, dass eine synchrone Reizung an zwei Inputstellen längerfristig zu einer Fusion der Repräsentation führt; subjektiv kann der Eindruck von Gemeinsamkeit entstehen. Auf einer synchronen Reizung beruht das Prinzip der Konditionierung (s. Abb. 7.1). Eine asynchrone Reizung resultiert hingegen in einer Differenzierung der Repräsentation; subjektiv kann der Eindruck von Verschiedenheit entstehen.

Von *klassischer Konditionierung* (Signallernen) spricht man, wenn der zu einer gemeinsamen Repräsentation führende Effekt durch das kontingente (d.h. zeitlich und/oder räumlich nahe) Auftreten zweier Reize verursacht wird. Bei der klassischen Konditionierung wird ein Reiz („unbedingter Reiz“, unconditioned stimulus, UCS), der zu einer unbedingten Reaktion führt, mit einem neuen Reiz („zu konditionierender Reiz“, conditioned stimulus, CS) gepaart und wiederholt dargeboten (ca. 30-mal). In der Folge tritt die unbedingte Reaktion auch allein nach dem CS auf. Beispiele für die anatomischen Voraussetzungen einzelner Konditionierungseffekte werden in den Kapiteln „Hirnstamm und Cerebellum“ (Lidschlagreflex) bzw. „ACh-System und Thalamus“ (generalisierte Aversionsreaktionen) besprochen.

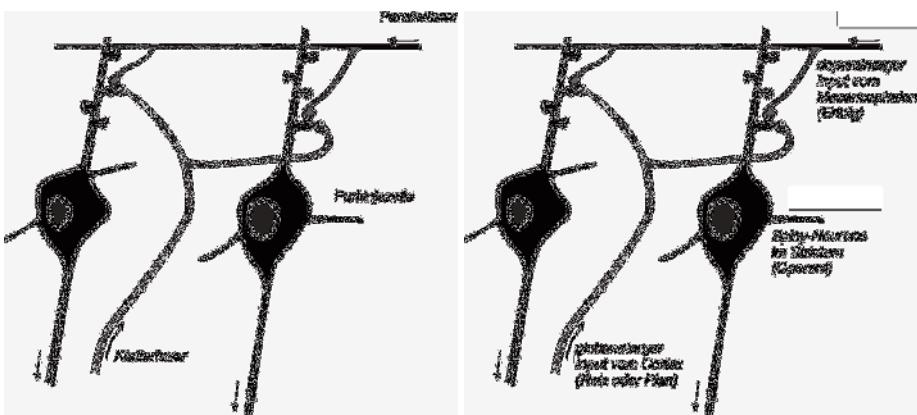


Abb. 7.1: Neuronale Korrelate der Konditionierung. *Links:* Prinzip der klassischen Konditionierung am Beispiel von Sensibilisierungsprozessen in der Kleinhirnrinde. Der zu konditionierende neue Reiz bewirkt über die Parallelfasern eine breite, unspezifische Erregung. Eine Sensibilisierung der motorischen Synapsen der Purkinje-Zellen findet statt, wenn gleichzeitig spezifische Erregungen des unkonditionierten (biologischen) Reizes über Kletterfasern ankommen. *Rechts:* Das Prinzip der operanten Konditionierung wird hier in strenger Analogie zur linken Abbildung veranschaulicht. Die Wahrnehmung von Verhaltenskonsequenzen wird in verschiedenen Bahnen verarbeitet. Eine Sensibilisierung in bestimmten motorischen Synapsen des Striatum findet statt, wenn dort gleichzeitig noch nicht gelöschte Resterregungen von den Planungszentren ankommen. – Detailangaben s. Abb. 8.7 und 12.4.

Viele für den Menschen bedeutsame Lernprozesse haben zur Folge, dass Verhaltensweisen nicht erst aufgrund instinktiv auslösender Signale, sondern bereits aufgrund individuell gelernter Vorsignale auftreten. Man spricht von *operanter Konditionierung* (Lernen am Erfolg), wenn eine Verhaltensweise aufgrund von Erfolg, Nichterfolg oder Ausbleiben eines Misserfolges verstärkt bzw. vermindert gezeigt wird. *Verstärkung* (durch Erfolg oder Ausbleiben eines Misserfolges) resultiert in einer Erhöhung der Auftretenswahrscheinlichkeit einer Verhaltensweise. Wenn bereits ein Mindestmaß an Wissen erworben wurde, kann auch am Misserfolg gelernt werden. Erfolg/Nichterfolg einer Verhaltensweise registriert ein neurales Feedback-System, dessen zentrale anatomische Grundlage ein dopamineriges System bildet (s. das entsprechende Kapitel). Dieses System besitzt eine hemmende Wirkung auf die augenblickliche Verhaltenskontrolle und verringert die Erregungsschwelle der ursprünglichen Verhaltenstendenzen. Die Verhaltensverstärkung bei der operanten Konditionierung kann dadurch erklärt werden, dass Residuen des Bewegungsplanes im exekutiven Speicher noch bis zu dem Zeitpunkt vorhanden sind, zu dem das Feedback-Signal den Verhaltenserfolg rückmeldet; die Motorik kann somit gebahnt werden. Insofern kann hier ein ähnlicher neuraler Mechanismus postuliert werden wie bei der klassischen Konditionierung (s. Abb. 7.1).

Ergänzend zu den erwähnten Grundprinzipien des Lernens am Erfolg muss erwähnt werden, dass die Verstärkungsmechanismen ursprünglich als ein „Law of effect“ formuliert wurden, insbesondere dass „responses ... followed by satisfaction ... will ... be more firmly connected with the situation, so that ... they will be more likely to recur“ (Thorndike, 1911). Diese Formulierung weist darauf hin, dass das entscheidende, verhaltensverstärkende Feedback selbstgeneriert im Zuge der Verarbeitung entsteht (vgl. auch Wittmann u.a., 2005). Außerdem verweist Thorndikes Beschreibung auf eine Entspannungsreaktion infolge der Passung mit der ursprünglichen Absicht (vgl. „intention to trust“, s. Kapitel Basalkerne).

Viele Psychologen sehen relationales („kognitives“) Lernen und Beobachtungslernen als *besondere Lernformen* an (vgl. z.B. Zimbardo & Gerrig, 2004). Allerdings kann man relationales Lernen in einer *frühen* Phase als hippocampus-unterstütztes Konzeptlernen ansehen (s. Kapitel Archicortex) und die unwillkürliche Nachahmung beobachteter Verhaltensweisen erfolgt für den unbedingten Reiz durch Spiegelneurone (gegenüber den zu konditionierenden Kontextreizen). Auch Makaken können Sequenzen von Zielbewegungen lernen, und zwar umso besser, wenn die Bewegungen vorgemacht werden. Dabei ist die wahrgenommene Motorik offenbar weniger bedeutsam als die Wahrnehmung des Bewegungszwecks, da das Lernen auch gelingt, wenn eine Reihenfolge der zu beantwortenden Zielobjekte gemerkt werden muss und die Zielorte der zu lernenden Zielbewegungen wechseln (Subiaul u.a., 2004). Ein präfrontal-striatales System unterstützt Regellernen in einer *späteren* Lernphase (Doeller u.a., 2004). Die umfangreiche Lernfähigkeit des Menschen und die Unterstützung des Lernens durch kommunikationsgelenkte Aufmerksamkeit machte den Homo sapiens in den letzten Jahrzehntausenden schließlich zum Universalisten.

Konsolidierung ist vor allem als gewollter Effekt von Lernprozessen bekannt. Gemeint ist damit der Prozess der Verankerung der beim Lernen erworbenen Verknüpfungen. Dieser kann sich auch unbemerkt vollziehen. Beim Lernen geht es in der Regel darum, dass bestimmte Verhaltensweisen als Folge bislang ungewohnter Auslöser gezeigt werden. Dazu werden meist zwei Arten von Lernsituationen unterschieden. Beim klassischen Konditionieren wird in der Lernphase unmittelbar vor dem erwünschten Auftreten der Verhaltensweise ein vertrauter Auslöser als Lernhilfe zusammen mit dem neuen Hinweisreiz dargeboten. Findet erfolgreiches Lernen statt, kann der neue Hinweisreiz das gewünschte Verhalten ohne die Lernhilfe auslösen. Lernen am Erfolg (operantes Konditionieren) findet statt, wenn – z.B. als Folge vorangegangener Erfolgserlebnisse – vor dem Auftreten der gewünschten Verhaltensweise eine als erfolgreich eingeschätzte innere Absicht existiert. Diese Absicht unterstützt als Lernhilfe die Wirkung der neuen Hinweisreize. Die Prozesse der Automatisierung, im Sinne von flüssiger Durchführbarkeit und der Verankerung im Sinne von leichter Abrufbarkeit, können insofern auch als zwei Seiten einer Medaille aufgefasst werden. So kann es durchaus sein, dass eine direkte assoziative Verbindung wegen individuell auftretender Interferenzen nur verzögert gebahnt wird, während ein strategisch gebahnter Umweg rasch aktiviert wird. Unter diesen Bedingungen kann ein Übungseffekt durchaus mit der Herstellung leicht gangbarer Umwege erklärt werden. Übung bedeutet stets einen wiederholten Abruf, verbunden mit erneutem Einspeichern.

7.2 Kurzzeitspeicherung und Lernen

Es treten im Kurzzeitgedächtnis mitunter minimale Aktivierungen auf, die sehr lange anhalten können (bis zu mehreren Stunden). Diese speziellen Prozesse werden üblicherweise als „strategisch“ bezeichnet, ohne deren neuralen Grundlagen zu kennen. Denkbar ist, dass Erregungsprozesse in Schleifenbahnen (Kreisprozesse, reverberatorische Prozesse) zu länger andauernden Aktivierungen beitragen (Hebb, 1949). Inneres Wiederholen (Rehearsal), wie es aus der Selbstbeobachtung bekannt ist, könnte ein Beispiel dafür sein.

Ergebnisse neurobiologischer Forschung zeigen, dass länger andauernde Erregungsprozesse im Nervensystem unter Umständen zu Anpassungsprozessen an den Nervenzellmembranen und insbesondere an den Synapsen führen. Diese Membranveränderungen erhöhen oder erniedrigen überdauernd die Fähigkeit zur Übertragung und Verzweigung von Erregung. Unter diesen Umständen spricht man von einer Übertragung von Informationen vom Kurzzeitspeicher in den Langzeitspeicher. Dieser Vorgang wird auch Konsolidierung genannt.

Die neurophysiologische Grundlage von Konditionierung bildet eine sogenannte *Langzeitpotenzierung* (bzw. *-depression*). Bei diesem Prozess produziert eine mit einem bestimmten Synapsentyp (glutamaterge N-Methyl-D-Aspartat-Synapse, NMDA) ausgestattete und über eine weitere Synapse kontingent gereizte Nervenzelle verstärkte Outputs. Die Fähigkeit einer solchen Nervenzelle zur Langzeitpotenzierung untersucht man mit Hilfe hochfrequenter Reizung. Danach verstärkt sich die Zellantwort in der Regel für einige Stunden. Erfolgt die hochfrequente Anregung jedoch mehrmals, kommt es auf Grund von speziellen Proteinsynthesen sogar zu dauerhafter Potenzierung. Die Outputs dieser Zellen sind wahrscheinlich auch für die Zielzellen der NMDA-Zellen ein Anreiz, mit Hilfe vermehrter Proteinbiosynthese Membraneigenschaften und damit Übertragungseigenschaften überdauernd zu verändern.

NMDA-Synapsen findet man in vielen Bereichen des Cortex, wo sie z.B. beim Generalisierungslernen die Größe rezeptiver Felder verändern (vgl. Kapitel „ACh-System und Thalamus“). Langzeitpotenzierung wurde insbesondere im Hippocampus gefunden (bei der Bildung des deklarativen Gedächtnisses für Fakten und Episoden, vgl. das entsprechende Kapitel), aber auch in der Amygdala (Nucleus lateralis; für emotional-affektive Reaktionen) und in den Basalganglien (Striatum; für motorisches Lernen); außerdem im Thalamus, visuellen Cortex, entorhinalen Cortex bzw. Cortex piriformis, präfrontalen und motorischen Cortex. Im temporalen Cortex, im Striatum und in der Amygdala sind NMDA-Rezeptoren beteiligt, im visuellen Cortex erfolgt die Langzeitpotenzierung offenbar auch ohne NMDA-Rezeptoren. Die klassische Konditionierung im Cerebellum (vgl. Kapitel „Hirnstamm und Cerebellum“) beruht auf einer Langzeitdepression. Viele Lernvorgänge beim Menschen bestehen aus einem Regelerwerb, der letztlich als eine Kombination aus Verkettungslernen (Kleinhirnkerne), motorischem Lernen (Basalganglien) sowie dem Lernen von Regelwissen (Kontingenzen- bzw. Faktenwissen; v.a. linke Cortexhemisphäre) und Prototypwissen (Episodenwissen; v.a. rechte Cortexhemisphäre) gesehen werden kann. Bereits einfachste Lern-

prozesse erfolgen beim Menschen oft durch mehrere, gleichzeitig stattfindende Konditionierungen. So entstehen beim Kontingenzerlernen nicht nur Assoziationen mit dem unbedingten Reiz, sondern es wird auch Wissen über die auftretenden Kontingenzen beim Lernen erworben. Das Kontingenzwissen stammt aus den episodischen Informationen über die Lernsituation und wird im Verlauf der Konditionierung – unabhängig von dieser – mit Hilfe des Hippocampus erworben (Thompson & Berger, 1984; Bechara u.a., 1995). Konditionierungen dürften stets an überdauernde Nervenzell-Sensibilisierungen gebunden sein, unabhängig davon, ob es sich um die klassische oder operante Konditionierung handelt.

7.3 Rehabilitation

Wenn neurale Substanz durch eine Läsion zerstört wird, kommt es in der Regel zu anatomischen Veränderungen in der neuralen Verschaltung. Diese Umbildungen besitzen folgende Charakteristika:

1. Lädierte Fasern wachsen erneut zu den ursprünglichen Zielorten aus (*Regeneration*). Eine Regeneration kann mitunter im peripheren Nervensystem beobachtet werden, wo das Wachstum durch vorhandene Gewebsspalten gelenkt wird.
2. Lädierte Fasern suchen sich, sofern sie wachstumsfähig bleiben, nahe liegende und somit oft neue Zielorte (*proximales Aussprossen* und *Rerouting*). Dadurch ändert sich zwar die Verschaltung, die ursprünglichen Verbindungen werden jedoch vielfach indirekt wieder hergestellt.
3. Gesunde, benachbarte Fasern wachsen verstärkt in die ursprünglichen Zielorte degenerierter Fasern ein (*Aussprossen* von Kollateralen). Die Sensibilität der Zielorte steigt für Erregungen, die eigentlich aus Nachbargebieten stammen; daher kommt es mitunter zu paradoxen Reaktionen (z.B. Phantom-schmerz).

Für das Zentralnervensystem ist keine substantielle Wiederherstellung geschädigter neuraler Substanz bekannt, da im adulten Gehirn – mit Ausnahme des Hippocampus – keine Nervenzellteilung erfolgt und eine bahnspezifische Regeneration von Fasern offenbar nur im peripheren Nervensystem vorkommt. Auch steht in der Regel keine Hirnregionen zur Verfügung, die bislang wenig aktiv war und somit eine ausgefallene Funktion „übernehmen“ könnte. Allerdings verarbeiten Nervennetzwerke Informationen unabhängig von deren Qualität, so dass z.B. Nervenzellen des auditiven Systems grundsätzlich auch visuelle Impulse verarbeiten können. Insoweit ist das Nervensystem zu weitreichenden *Kompensationsleistungen* imstande, so dass angestrebte Ziele zwar nicht auf gewohnte Weise, aber – unterstützt durch entsprechende Lernprozesse – mit Hilfe neuer Strategien erreicht werden können. Der fokale Ausfall einer Funktion wird nach erfolgreicher Rehabilitation in der Regel durch die Aktivitäten einer größeren Anzahl verstreut lokalisierter Cortexregionen kompensiert.

Für eine erfolgreiche Kompensation ist ein hohes Lernvermögen erforderlich. Deshalb ist die Prognose bei jungen Patienten mit Hirnverletzungen (< 20 Jahre) deutlich besser als bei älteren (> 40 Jahre; Teuber, 1975). Außerdem gibt der Grad der Vernetztheit einer Funktion Auskunft über die Kompensationsprognose. Stark vernetzte Funktionen (z.B. Gedächtnisabruf) sind durch eine Läsion vergleichsweise geringer betroffen und daher eher wiederherstellbar als gering vernetzte Funktionen (z.B. bestimmte Sprachstörungen). Unabhängig von der jeweils gestörten Funktion gelten weibliches Geschlecht und höhere Intelligenz der Patienten als a priori Indikatoren für eine stärkere Vernetztheit.

Wichtige psychologische und neuropsychologische Fachbegriffe	
Beobachtungslernen	Lernen durch Nachahmung.
Klassische Konditionierung	Eine von Ivan Petrovich Pavlov (1849–1936) entdeckte Lernform, bei der mehrfach wahrgenommene Vorsignale ausreichen, um das Auftreten einer Verhaltensweise zu begünstigen (auch: Signallernen).
Konditionierter Reiz	Vorsignal, das bereits das Auftreten einer Verhaltensweise begünstigt.
Konsolidierung	Übergang vom Kurzzeitgedächtnis in das Langzeitgedächtnis, meist unterstützt durch Wiederholung.
Operante Konditionierung	Eine von Edward Lee Thorndike (1874–1949) entdeckte Lernform, bei der die Auftretenshäufigkeit von Verhaltensweisen durch Belohnung oder Bestrafung verändert wird (auch: Lernen am Erfolg).
Unkonditionierter Reiz	Reiz, der üblicherweise eine Verhaltensweise veranlasst.
Verstärkung	Erhöhung der Auftretenshäufigkeit von Annäherungsverhalten durch Anreize („positive Verstärkung“, z.B. durch Beifall) oder Aversionsminderung („negative Verstärkung“, z.B. nach Benutzung eines Schirms) oder von passiver Vermeidung durch Aversionsminderung („Angst“). Erhöhung der Auftretenshäufigkeit von aktivem Vermeidungsverhalten durch Strafreize („Furcht“) oder Verringerung von Annäherungsverhalten durch Belohnungsminderung („Extinktion“, z.B. durch Enttäuschung).