

Inhaltsübersicht

Vorwort zur deutschen Auflage V

Vorwort zur Originalausgabe VII

Danksagung IX

Die Autoren XI

Exkursübersicht XV

Inhalt XVII

I. Ein Überblick 1

1. Gehirn und Verhalten 5

2. Neuronen und Verhalten 21

II. Zellbiologie, Anatomie und Entwicklung des Nervensystems 43

3. Das Neuron 47

4. Neuronale Proteine 59

5. Das Nervensystem 73

6. Die Entwicklung des Nervensystems 93

III. Signalleitung innerhalb von Nervenzellen 117

7. Ionenkanäle 121

8. Das Membranpotential 139

9. Lokale Signalleitung: Die passiven elektrischen Eigenschaften der Nervenzelle 155

10. Signalweiterleitung: Das Aktionspotential 167

IV. Signalübertragung zwischen Nervenzellen 185

11. Einführung in die synaptische Übertragung 189

12. Übertragung an der neuromuskulären Synapse 203

13. Synaptische Integration 225

14. Modulation der synaptischen Übertragung: Second-Messenger-Systeme 249

15. Transmitterfreisetzung 275

16. Neurotransmitter 299

17. Ein Krankheitsbild: Myasthenia gravis 313

V. Kognitive Neurowissenschaft 323

- 18. Von den Nervenzellen zur Kognition 327
- 19. Cortex und Kognition 353

VI. Wahrnehmung 371

- 20. Die sensorischen Systeme 375
- 21. Die Konstruktion des visuellen Bildes 393
- 22. Die Verarbeitung visueller Information durch die Retina 413
- 23. Wahrnehmung von Form und Bewegung 431
- 24. Farbe 459
- 25. Sensorische Erfahrung und die Entstehung visueller Schaltkreise 477

VII. Bewegung 495

- 26. Einführung in die Motorik 499
- 27. Muskeln und Muskelrezeptoren 513
- 28. Rückenmarksreflexe 527
- 29. Willkürmotorik 541

VIII. Gene, Emotionen und Instinkte 563

- 30. Gene und Verhalten 567
- 31. Geschlecht und Gehirn 591
- 32. Emotionale Zustände 607
- 33. Motivation 625

IX. Lernen, Sprache und Gedächtnis 643

- 34. Sprache 647
- 35. Lernen und Gedächtnis 667
- 36. Zelluläre Grundlagen von Lernen und Gedächtnis 685

Glossar 715

Deutschsprachige Literatur 739

Bildnachweise 745

Index 753

I. Ein Überblick

Einführung 3

1. Gehirn und Verhalten 5

Zwei unterschiedliche Sichtweisen beschreiben die

Beziehung zwischen Gehirn und Verhalten 6

Bestimmte Gehirnbereiche sind auf verschiedene
Aufgaben spezialisiert 9

Sprache und andere kognitive Funktionen sind in der
Großhirnrinde lokalisiert 10

Mentale Vorgänge sind im Gehirn durch ihre
elementaren Operationen repräsentiert 18

2. Neuronen und Verhalten 21

Das Nervensystem besteht aus zwei Zelltypen 22

Nervenzellen sind die Signalübertragungseinheiten
der Verhaltensreaktionen 28

Die Signalübertragung läuft bei allen Nervenzellen
gleich ab 31

Die funktionelle Vielfalt der Nervenzellen ist auf der
molekularen Ebene am deutlichsten 39

Die Komplexität der Verknüpfungen ermöglicht
relativ ähnlichen Nervenzellen die Übermittlung
verschiedenster Informationen 40

II. Zellbiologie, Anatomie und Entwicklung des Nervensystems

Einführung 45

3. Das Neuron 47

Die am Kniesehnenreflex beteiligten Neuronen
veranschaulichen die Cytologie von
Nervenzellen 50

Die Axone von sensorischen und motorischen
Neuronen sind von einer Markscheide
umgeben 53

Eine wesentliche Aufgabe des neuronalen Zellkörpers
ist die Synthese von Makromolekülen 56

Ein Überblick 58

4. Neuronale Proteine 59

Die messenger-RNA trägt die Information zur
Synthese dreier Proteinklassen 60

Membranen und sekretorische Proteine werden
innerhalb des Neurons aktiv transportiert 62

Die fibrillären Proteine des Cytoskeletts sind für die
Gestalt der Neuronen verantwortlich 67

Ein Überblick 71

5. Das Nervensystem 73

Das Nervensystem hat periphere und zentrale
Komponenten 74

Das Zentralnervensystem besteht aus sieben
Hauptregionen 81

Die Großhirnrinde gliedert sich funktionell in vier
Lappen 83

Das Zusammenwirken der sensorischen und motorischen Systeme sowie des Motivations-systems ist selbst für einfache Verhaltensweisen wichtig **86**

Vier Prinzipien bestimmen die Organisation der wichtigsten funktionellen Systeme **87**

Ein Überblick **90**

6. Die Entwicklung des Nervensystems 93

Die Identität von Nervenzellen wird durch die Zelllinie und durch induktive Interaktionen festgelegt **95**

Axonale Bahnen entstehen als Reaktion auf lokale Wegweiser **104**

An der Bildung der neuromuskulären Synapse sind induktive Interaktionen zwischen dem Motoneuron und der Muskelzelle beteiligt **109**

Das Überleben von Neuronen wird durch Wechselwirkungen mit ihren Zielzellen reguliert **112**

Ein Überblick **113**

III. Signalleitung innerhalb von Nervenzellen

Einführung **119**

7. Ionenkanäle 121

Ionenkanäle sind integrale Membranproteine und durchspannen die Lipiddoppelschicht **122**

Man kann Ionenkanäle mit strukturellen und funktionellen Methoden untersuchen **125**

Die Ionenkanäle aller Zellen haben mehrere charakteristische Eigenschaften gemeinsam **129**

Ein Überblick **137**

8. Das Membranpotential 139

Das Ruhemembranpotential entsteht durch die Trennung von Ladungen an der Zellmembran **140**

Das Ruhemembranpotential wird durch die Ruhemembrankanäle bestimmt **142**

Das Ionengleichgewicht der ruhenden Membran wird während des Aktionspotentials aufgehoben **146**

Mit der Goldman-Gleichung läßt sich der Beitrag verschiedener Ionen zum Ruhemembranpotential berechnen **146**

Die funktionellen Eigenschaften eines Neurons können als elektrischer Ersatzschaltkreis dargestellt werden **147**

Ein Überblick **151**

Nachtrag: Aus dem Ersatzschaltkreis läßt sich eine Gleichung für das Ruhemembranpotential ableiten **151**

9. Lokale Signalleitung: Die passiven elektrischen Eigenschaften der Nervenzelle 155

Der Membranwiderstand beeinflußt die Amplitude der elektrischen Signale **156**

Die Membrankapazität verlängert den Zeitverlauf der elektrischen Signale **157**

Die Widerstände von Membran und Axoplasma beeinflussen die Effizienz der Signalleitung **159**

Passive Membraneigenschaften und Axondurchmesser beeinflussen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit eines Aktionspotentials **162**

Ein Überblick **165**

10. Signalweiterleitung: Das Aktionspotential 167

Der Ionenfluß durch spannungsgesteuerte Kanäle erzeugt das Aktionspotential **168**

Das Aktionspotential läßt sich aus den bekannten elektrischen Eigenschaften des Neurons ableiten **175**

Unterschiede zwischen den Aktionspotentialen verschiedener Neuronen entstehen durch Abwandlungen der Hodgkin-Huxley-Theorie **176**

Spannungsgesteuerte Ionenkanäle haben charakteristische molekulare Eigenschaften **178**

Ein Überblick **184**

IV. Signalübertragung zwischen Nervenzellen

Einführung **187**

11. Einführung in die synaptische Übertragung 189

Synapsen arbeiten entweder elektrisch oder chemisch **190**

Elektrische Synapsen ermöglichen eine verzögerungsfreie Signalübertragung **191**

Chemische Synapsen können Signale verstärken **196**

Ein Überblick **200**

12. Übertragung an der neuromuskulären Synapse 203

Die neuromuskuläre Synapse erlaubt die Untersuchung der direkt gesteuerten Übertragung **204**

An der chemischen synaptischen Übertragung an der neuromuskulären Synapse sind transmittergesteuerte Ionenkanäle beteiligt **205**

Die Ionenkanäle an der motorischen Endplatte sind für Na⁺ und K⁺ permeabel **208**

Patch-Clamp-Experimente bringen die Natur des Stroms durch einzelne Ionenkanäle zutage **210**

Der nicotinische Acetylcholinrezeptor ist ein membrandurchspannendes Protein, das einen Ionenkanal bildet **214**

Transmittergesteuerte Kanäle unterscheiden sich von spannungsgesteuerten Kanälen 217
Ein Überblick 218
Nachtrag: Der Endplattenstrom läßt sich anhand eines Ersatzschaltbildes berechnen 220

13. Synaptische Integration 225

Zentrale Neuronen empfangen sowohl erregende als auch hemmende Signale 226
Erregende und hemmende Signale werden von der Zelle zu einer einzigen Antwort verrechnet 228
Synapsen auf zentralen Neuronen sind entsprechend ihrer Funktion angeordnet 231
Synaptische Erregung wird durch transmittergesteuerte Natrium- und Kaliumkanäle vermittelt 233
Synaptische Hemmung wird gewöhnlich durch chloridselektive Rezeptorkanäle vermittelt 239
Erregende und hemmende Synapsen haben typische Ultrastrukturen 241
Die synaptischen Rezeptoren für Glutamat, GABA und Glycin sind Transmembranproteine 243
Transmittergesteuerte Kanäle, spannungsgesteuerte Kanäle und Gap Junctions haben bestimmte Strukturmerkmale gemeinsam 244
Die von transmitter- und spannungsgesteuerten Kanälen hervorgerufenen Signale haben gemeinsame Merkmale 246
Ein Überblick 246

14. Modulation der synaptischen Übertragung: Second-Messenger-Systeme 249

Second-Messenger-Übertragungswege folgen einem gemeinsamen molekularen Konzept 251
Verschiedene Second-Messenger-Wege können miteinander wechselwirken 262
Second Messenger können das Durchlaßverhalten von Ionenkanälen durch deren Phosphorylierung steuern 262
Second Messenger und G-Proteine können teilweise direkt auf Ionenkanäle einwirken 265
Second Messenger können die Eigenschaften von Transmitterrezeptoren ändern: Das Phänomen der Desensitivierung 266
Second Messenger können die synaptische Übertragung langfristig beeinflussen 268
Ein Überblick 272

15. Transmitterfreisetzung 275

Die Transmitterfreisetzung wird nicht durch den Natriumeinstrom oder den Kaliumausstrom kontrolliert 276
Die Transmitterfreisetzung wird durch den Calciumeinstrom gesteuert 279

Der Transmitter wird in Quanten freigesetzt 280
In jedem synaptischen Vesikel ist ein Transmitterquant gespeichert 284

Der Transmitter wird durch Exocytose der synaptischen Vesikel an der aktiven Zone freigesetzt 285
Anlagerung, Fusion und Exocytose der synaptischen Vesikel werden durch den Calciumeinstrom geregelt 289
Synaptische Vesikel werden recycelt 292
Die Anzahl der durch ein Aktionspotential freigesetzten Transmittervesikel wird durch den Calciumeinstrom bestimmt 293
Ein Überblick 296

16. Neurotransmitter 299

Chemische Botenstoffe müssen vier Kriterien erfüllen, um als Transmitter zu gelten 300
Es gibt wenige niedermolekulare Transmittersubstanzen 300
Es gibt viele neuroaktive Peptide 304
Peptidtransmitter und niedermolekulare Transmitter unterscheiden sich in mehrerer Hinsicht 306
Peptidtransmitter und niedermolekulare Transmitter können nebeneinander vorliegen und gleichzeitig ausgeschüttet werden 308
Die Entfernung des Transmitters aus dem synaptischen Spalt beendet die synaptische Übertragung 308
Ein Überblick 312

17. Ein Krankheitsbild: Myasthenia gravis 313

Myasthenia gravis beeinflusst die Übertragung an der neuromuskulären Synapse 314
Antikörper gegen den Acetylcholinrezeptor bewirken die physiologische Anomalie 317
Myasthenia gravis umfaßt mehr als eine Krankheit 319
Ein Überblick 321

V. Kognitive Neurowissenschaft

Einführung 325

18. Von den Nervenzellen zur Kognition 327

Das Hauptanliegen der kognitiven Neurowissenschaft ist die Untersuchung der internen Repräsentation mentaler Ereignisse 328
Die kognitive Neurowissenschaft arbeitet im wesentlichen mit fünf Ansätzen 330
Das Gehirn enthält eine geordnete Repräsentation des personalen Raumes 332
Die interne Repräsentation des personalen Raumes ist durch Erfahrungen modifizierbar 337

Die interne Repräsentation des personalen Raumes kann auf zellulärer Ebene untersucht werden: Jedes Neuron des Zentralnervensystems hat sein eigenes rezeptives Feld 342

Sowohl der reale Raum als auch der Raum unserer Vorstellungen und Erinnerungen wird in Assoziationsfeldern im hinteren Teil des Parietallappens repräsentiert 344

Ein Überblick 350

19. Cortex und Kognition 353

Die drei Assoziationsfelder sind an verschiedenen kognitiven Funktionen beteiligt 355

Die frontalen Assoziationsfelder sind an der Planung von Bewegungsabläufen beteiligt 357

Die parietalen Assoziationsfelder sind an höheren sensorischen Funktionen und an der Sprache beteiligt 360

Die temporalen Assoziationsfelder sind am Gedächtnis und am emotionalen Verhalten beteiligt 360

Beide Hemisphären haben unterschiedliche kognitive Fähigkeiten 361

Kognitive Funktionen kann man heute mit künstlichen neuronalen Netzen simulieren, die Informationen parallel-verteilt verarbeiten 366

Ein Überblick 368

VI. Wahrnehmung

Einführung 373

20. Die sensorischen Systeme 375

Sensorische Informationen liegen sowohl der motorischen Kontrolle und dem inneren Erregungszustand als auch der Wahrnehmung zugrunde 377

Modalität, Intensität, Dauer und Lokalisation sind die wichtigsten Merkmale der Sinneswahrnehmung 378

Alle Sinnessysteme sind ähnlich aufgebaut 379

Die in einem Reiz enthaltene Information wird am Eingang des Nervensystems verschlüsselt 382

Die verschiedenen Modalitäten stellen spezifische Anforderungen an die neuronale Architektur des Sinnessystems 388

Ein Überblick 392

21. Die Konstruktion des visuellen Bildes 393

Die visuelle Wahrnehmung ist ein schöpferischer Prozeß 394

Drei parallele Bahnen verarbeiten Information für Tiefe und Form, für Bewegung und für Farbe 399

Aufmerksamkeit fokussiert die visuelle Wahrnehmung, indem sie die Koordination zwischen den einzelnen visuellen Bahnen erleichtert 406

Die Analyse der visuellen Aufmerksamkeit liefert möglicherweise wichtige Anhaltspunkte für das Verständnis des bewußten Erlebens 410

Ein Überblick 410

22. Die Verarbeitung visueller Information durch die Retina 413

Die Retina enthält die lichtempfindliche Schicht des Auges 414

Die Phototransduktion ist das Ergebnis einer Kaskade von biochemischen Reaktionen in den Photorezeptoren 417

Photorezeptoren adaptieren langsam an Änderungen der Lichtintensität 420

Ganglienzellen übermitteln den Output der Retina 422

Die Signale der Photorezeptoren an die Ganglienzellen werden über ein Netzwerk von Interneuronen umgeschaltet 426

Ein Überblick 429

23. Wahrnehmung von Form und Bewegung 431

Das Netzhautbild ist ein umgekehrtes Abbild des Gesichtsfeldes 432

Die Retina projiziert zum Corpus geniculatum laterale 432

Kontrastinformation von der Retina wird im Corpus geniculatum laterale nicht wesentlich verändert 437

Formen werden im primären visuellen Cortex von Zellen analysiert, deren rezeptive Felder lineare Eigenschaften besitzen 438

Der primäre visuelle Cortex ist funktionell in Säulen und Schichten untergliedert 445

Jenseits des primären visuellen Cortex: Gesichter und andere komplexe Formen werden im inferior-temporalen Cortex repräsentiert 450

Bewegung im Gesichtsfeld wird durch ein spezielles neurales System analysiert 452

Visuelle Aufmerksamkeit kann heute auf zellulärer Ebene untersucht werden 455

Ein Überblick 456

24. Farbe 459

Drei getrennte Zapfensysteme sprechen auf unterschiedliche Bereiche des sichtbaren Spektrums an 460

Die Unterscheidung von Farben bedarf mindestens zweier Typen von Photorezeptoren mit unterschiedlicher spektraler Empfindlichkeit 462

Farbantagonismus, Farbsimultankontrast und Farbkonstanz sind zentrale funktionelle Eigenschaften des Farbensehens 465

Farbenblindheit kann durch genetische Defekte der Photorezeptoren oder durch Erkrankungen der Retina verursacht werden 473

Ein Überblick 474

25. Sensorische Erfahrung und die Entstehung visueller Schaltkreise 477

Zur Entwicklung der visuellen Wahrnehmung ist sensorische Erfahrung notwendig 478

Die Entwicklung der Augendominanzsäulen dient als Modell zum Verständnis der Feineinstellung visueller Schaltkreise durch Aktivität 481

Verschiedene Hirnregionen haben unterschiedliche kritische Entwicklungsphasen 489

Bei der Entwicklung sozialer Fähigkeiten gibt es eine frühe kritische Phase 490

Ein Überblick 492

VII. Bewegung

Einführung 497

26. Einführung in die Motorik 499

Die Psychophysik der Bewegung 500

Die motorischen Systeme erzeugen drei Typen von Bewegung 501

Rückenmark, Hirnstamm und motorischer Cortex repräsentieren drei motorische Kontrollinstanzen 502

Im Rückenmark liegen die Zellkörper von Motoneuronen 504

Der Hirnstamm moduliert durch zwei Systeme die Aktivität von Motoneuronen und Interneuronen im Rückenmark 505

Der motorische Cortex wirkt auf spinale Motoneuronen direkt über den Tractus corticospinalis und indirekt über Bahnen des Hirnstamms ein 505

Die motorischen Felder der Großhirnrinde sind somatotop organisiert 507

Cerebellum und Basalganglien kontrollieren die motorischen Systeme von Cortex und Hirnstamm 509

Ein Überblick 509

27. Muskeln und Muskelrezeptoren 513

Eine motorische Einheit besteht aus einem einzelnen Motoneuron und den von ihm innervierten Muskelfasern 514

Das Nervensystem stuft die Kraft der Muskelkontraktion auf zweierlei Weise ab 514

Muskeln besitzen spezielle Rezeptoren, die verschiedene Merkmale des muskulären Zustandes registrieren 518

Das Zentralnervensystem kontrolliert die Empfindlichkeit der Muskelspindeln über γ -Motoneuronen 522

Ein Überblick 525

28. Rückenmarksreflexe 527

Der Dehnungsreflex ist ein einfaches Modell eines stereotypen Reflexes 528

Die meisten Rückenmarksreflexe werden durch polysynaptische Schaltkreise vermittelt, die eine Modifikation des Reflexes erlauben 531

Die Muskeltätigkeit im Bereich eines Gelenks wird durch inhibitorische Interneuronen koordiniert 531

Reizung der Haut löst komplexe Schutz- und Stellreflexe aus 533

Die Hauptmerkmale von Gehbewegungen werden vom Rückenmark kontrolliert 537

Ein Überblick 539

29. Willkürmotorik 541

Neuronen im primären motorischen Cortex codieren Kraft und Richtung von Willkürbewegungen 542

Prämotorische corticale Felder bereiten die motorischen Systeme auf Bewegung vor 546

Das Kleinhirn reguliert Bewegung auf indirekte Weise 548

Die Basalganglien integrieren Informationen aus verschiedenen Gebieten des Cortex 556

Ein Überblick 561

VIII. Gene, Emotionen und Instinkte

Einführung 565

30. Gene und Verhalten 567

Gibt es eine genetische Komponente im menschlichen Verhalten? 568

Welche Komponenten des Verhaltens werden vererbt? 570

Wie organisieren Gene das Verhalten? 578

Ein Überblick 589

31. Geschlecht und Gehirn 591

Ein einziges Gen schaltet die Frühentwicklung der Gonaden von weiblich nach männlich um 592

Gonadenhormone der Mutter und des männlichen Fetus regulieren die weitere Entwicklung 593

Perinatal einwirkende Hormone formen das unreife Nervensystem nach einem dauerhaften geschlechtsspezifischen Entwurf 595

Das Gehirn wird nicht nur von männlichen Hormonen, sondern auch von vielen anderen Faktoren maskulinisiert 597

Geschlechtlich differenzierte Gehirne weisen unterschiedliche physiologische Eigenschaften und Verhaltenstendenzen auf 599

Geschlechtsspezifische Unterschiede in der Organisation des Gehirns beeinflussen ein weites Spektrum an Verhaltensweisen 604

Ein Überblick 605

32. Emotionale Zustände 607

Eine Theorie der Emotion muß die Beziehung zwischen kognitiven und physiologischen Zuständen erklären 608

Der Hypothalamus ist eine entscheidende subcorticale Struktur bei der Regulation von Emotionen 610

Die Suche nach corticalen und subcorticalen Repräsentationen von Emotionen führte zur Amygdala 618

Ein Überblick 623

33. Motivation 625

Motivation ist ein hypothetischer innerer Zustand, der die Variabilität von Verhaltensreaktionen erklären soll 626

Homöostatische Prozesse wie Temperaturregulation, Fressen und Trinken entsprechen Motivationszuständen 627

Die Temperaturregulation integriert autonome, endokrine und skelettmotorische Reaktionen 627

Die Nahrungsaufnahme wird durch vielerlei Mechanismen reguliert 630

Durst wird durch Gewebeosmolalität und Flüssigkeitsvolumen reguliert 635

Motivationszustände können außer durch physiologische Bedürfnisse auch durch andere Faktoren reguliert werden 636

Intracraniale Stimulation kann Motivationszustände nachahmen und Verhalten verstärken 638

Die mesolimbischen dopaminergen Bahnen, die für die Verstärkung wichtig sind, werden auch durch einige Suchtmittel aktiviert 638

Ein Überblick 640

IX. Lernen, Sprache und Gedächtnis

Einführung 645

34. Sprache 647

Sprache unterscheidet sich von allen anderen Formen der Kommunikation 648

Tiermodelle für Sprache haben sich größtenteils als unbefriedigend erwiesen 650

Welchen Ursprung hat die Sprache des Menschen? 651

Ist die Sprachfähigkeit angeboren oder erlernt? 652

Aphasien sind Sprachstörungen, die auch andere kognitive Funktionen beeinträchtigen 655

Bestimmte affektive Bestandteile von Sprache werden durch eine Schädigung der rechten Hemisphäre beeinträchtigt 660

Einige Lese- und Schreibstörungen lassen sich recht genau lokalisieren 660

Ein Überblick 664

35. Lernen und Gedächtnis 667

Gedächtnisfunktionen lassen sich bestimmten Hirnregionen zuordnen 668

Gedächtnis ist nicht einheitlich und wird je nach Art der Informationsspeicherung und des Informationsabrufs als implizit oder explizit bezeichnet 669

Implizites Lernen kann assoziativ oder nichtassoziativ sein 674

Die Beziehung zwischen impliziten und expliziten Gedächtnisformen beim Lernen 680

Amygdala und Kleinhirn sind an bestimmten impliziten Formen des Gedächtnisses beteiligt 681

Die neuralen Grundlagen des Gedächtnisses lassen sich durch zwei allgemeine Feststellungen zusammenfassen 681

Ein Überblick 683

36. Zelluläre Grundlagen von Lernen und Gedächtnis 685

Einfache Formen impliziten Lernens führen zu veränderter Effektivität der synaptischen Signalübertragung 686

Langzeitgedächtnis beruht auf der Synthese neuer Proteine und der Ausbildung neuer synaptischer Verbindungen 691

Klassische Konditionierung ist mit einer assoziativen, aktivitätsabhängigen präsynaptischen Verstärkung verbunden 695

Die Speicherung expliziter Gedächtnisinhalte ist bei Säugetieren mit Langzeitpotenzierung im Hippocampus verbunden 699

Gibt es ein molekulares Alphabet des Lernens? 705

Die somatotopie Karte des Cortex kann durch Erfahrungen verändert werden 708

Beim Lernen auftretende neuronale Veränderungen liefern Erkenntnisse über psychiatrische Störungen 710

Ein Überblick 713

Glossar 715

Deutschsprachige Literatur 739

Bildnachweise 745

Index 753