

KAPITEL 2: Aufbau und Funktion des Nervensystems

Zuerst also Anatomie und dann Physiologie; wenn aber zuerst Physiologie, dann nie ohne Anatomie (von Gudden, 1886).

Wie das Zitat von Johann Bernhard Aloys von Gudden (1886) deutlich machen soll, ist ein Verständnis der Arbeitsweise unseres Gehirns ohne ein Verständnis seines Aufbaus nicht möglich. Aus diesem Grund werden in diesem Kapitel zunächst

- generelle Organisations- und Funktionsprinzipien des Gehirns
- der allgemeine Aufbau des Gehirns
- schließlich die wichtigsten Strukturen, Areale und Kerne und die Bedeutung der funktionellen Hirnanatomie erläutert.

Auf die Gehirnssubstanz, also auf die Strukturen, aus denen das Gehirn besteht (Neurone und Gliazellen) wird in diesem Kapitel nicht näher eingegangen. Sie werden ausführlich in Kapitel 3 dargestellt.

2.1 Organisations- und Funktionsprinzipien

Würde unser Zentralnervensystem mit seinen Millionen von Nervenzellen nicht einigen erkennbaren Arbeitsregeln folgen, so wäre es kaum möglich, seiner Arbeitsweise auf die Spur zu kommen.

Die im Folgenden aufgeführten Grundprinzipien seiner Arbeitsweise liefern Anhaltspunkte für ein tieferes Verständnis unseres Gehirns. Sie gelten jedoch, sofern sie sich auf Strukturen beziehen werden, keineswegs für alle Hirnregionen gleichermaßen, sofern Funktionen angesprochen werden, durchaus nicht für alle Verhaltensweisen oder auch nur solche, die den jeweils angesprochenen vergleichbar sind, und generell treffen alle Aussagen nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zu.

Innerhalb unseres Gehirns herrscht in gewissem Umfang eine Art **hierarchische Organisation**, die sich **phylogenetisch** (stammesgeschichtlich) verstehen lässt: Phylogenetisch jüngere Gehirnteile nehmen ähnliche, aber doch differenziertere Aufgaben wahr als phylogenetisch ältere Strukturen. Abbildung 2.1 gibt einen Eindruck davon, was man unter diesen beiden Begriffen versteht. Im phylogenetisch älteren Stammhirn wird eher unser genetisches Erbe für grundlegende Vitalfunktionen, in phylogenetisch jüngeren bevorzugt unser artspezifisches kognitives (kulturelles) Erbe repräsentiert. Eine Vielzahl von vielfältig verknüpften Nervenzellansammlungen, sog. **Relaisstationen** innerhalb des Zentralnervensystems, sorgen für die notwendige Umschaltung beziehungsweise Neubündelung von Informationen. In Abbildung 2.1 ist ein solches Relais eingezeichnet, der **Thalamus** (vgl. Abschnitt 2.4.3).

Der Begriff der hierarchischen Organisation, auch **Rerepräsentation** von Funktionen in älteren und neueren Hirnstrukturen genannt, entspricht am ehesten dem, was man unter einer seriellen Informationsweiterleitung innerhalb des Gehirns versteht. Verbindungswege von der Peripherie zum ZNS und zurück sind darüber hinaus im Gehirn durch Parallelschaltungen gesichert: So gibt es fast immer mehrere „Routen“, über die z.B. eine Sinnesinformation weitergeleitet und dadurch zum Teil zumindest gegen lokale Beeinträchtigungen der Reizweitergabe geschützt werden kann. Ebenso wie eine in Serie geschaltete Leitung eine Veränderung der Information in den Relais zulässt, ist unter paralleler Informationsweiterleitung nicht nur die Benutzung zweier im Großen und Ganzen identischer Wege zu verstehen. Häufig bestehen zum Beispiel ein phylogenetisch „alter“ und ein phylogenetisch „junger“ Pfad der Informationsweiterleitung gleichzeitig nebenein-

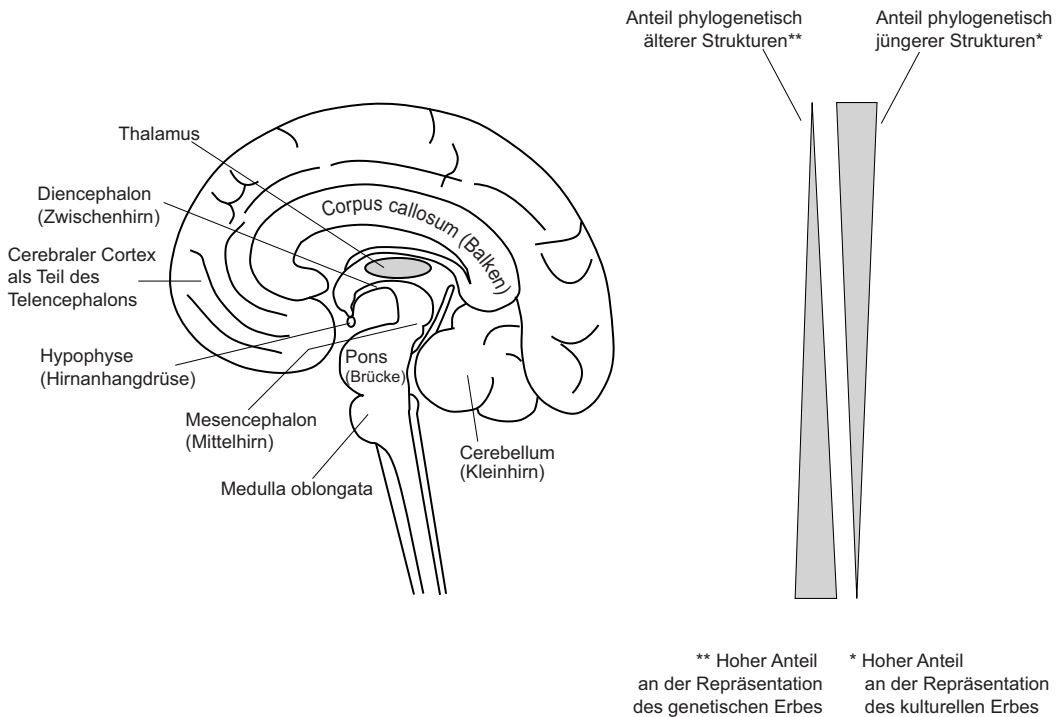


Abb. 2.1 Das Gehirn und seine stammesgeschichtliche Entwicklung. Auf diesem Sagittalschnitt entlang der Fissura longitudinalis sind beispielhaft einige phylogenetisch bedeutsame Gehirnteile angegeben, das verlängerte Rückenmark (Medulla oblongata), das Brückenhirn (Pons), das Mittelhirn (Mesencephalon), das Zwischenhirn (Diencephalon) und der cerebrale Cortex, als Teil des Endhirns (Telencephalons). Der Balken (Corpus callosum) und die Hirnanhangdrüse (Hypophyse) sowie das Cerebellum und das Rückenmark sind ebenfalls deutlich zu erkennen. Der Thalamus als Teil des Diencephalons, ist die wichtigste Umschaltstation (Relais) für Informationen, die zum cerebralen Cortex gelangen.

ander. Sie unterscheiden sich meist hinsichtlich der Spezifität der weitergeleiteten Information, der Geschwindigkeit der Reizübermittlung und ihrer Integrierbarkeit in bereits ablaufende Verhaltensprogramme.

Im Allgemeinen haben wir es also im Gehirn mit mehrfach **parallelen** und **seriellen** Formen der Reizübermittlung zu tun, wodurch sichergestellt wird, dass Sinnesreize auf mehreren Pfaden (parallel) und über verschiedene Schaltstationen die Großhirnrinde erreichen können.

Manche unserer Sinnesorgane, z. B. Auge oder Ohr, sind ziemlich klein, und es reichen – gemessen an der Zahl der Faserverbindungen innerhalb des Gehirns – vergleichsweise wenige Nervenfasern dort hinein. Um deshalb Information multipel, d. h. sowohl seriell als auch parallel vermitteln zu können, bedarf es vom Sinnesorgan aus zunächst einer Divergenz der

Informationsfortleitung, die über sog. **Relaiskerne**, also dicht gepackte Ansammlungen von Nervenzellkörpern, sichergestellt wird. In umgekehrter Weise stellt sich das Problem für motorische Informationen, die aus dem Gehirn an die Peripherie weitergegeben werden sollen; Nachrichten von Millionen Nervenzellen müssen konvergieren, um über das Rückenmark, das im Vergleich zum Gehirn räumlich sehr stark begrenzt ist, zum jeweiligen Erfolgsorgan des peripheren oder somatischen Nervensystems zu gelangen.

Um das Verhalten eines Individuums in Raum und Zeit genau zu steuern – nur so kann man zielorientiert handeln – bedarf es außerdem eines Rückmeldesystems zwischen einzelnen Gehirnarealen. Dafür gilt die reziproke Koppelung von Gehirnstrukturen als wesentliche Voraussetzung. Eine beliebige Gehirnstruktur A projiziert also

nicht nur zu Struktur B, sondern B meldet auch an A zurück, wie sich die von ihr ausgehende Aktivierung nun verändert hat.

Unterschiedliche „Schwerpunktsetzungen“ von Gehirnfunktionen werden zumindest für Sinnesempfindungen und Motorik durch eine Vielzahl topographischer Repräsentationen gewährleistet. Diese dienen sowohl der Abbildung der physikalischen Umwelt als auch der subjektiv empfundenen Realität auf oder in verschiedenen hierarchisch gegliederten Strukturen unseres Gehirns. Da Sinne meist nicht einzeln, sondern gemeinsam angesprochen werden, bedarf es darüber hinaus integrativer Mechanismen, die verschiedene sensorische Reize zu einer Erfahrung verschmelzen und die Willkürmotorik in reflexhafte und stützende Bewegungsabfolgen einbetten.

Über diese als klassisch bekannte Organisationsprinzipien unseres Gehirns hinaus, gibt es einige weitere, die entweder erst in neuerer Zeit diskutiert werden oder denen viele Jahre lang keine besondere Beachtung geschenkt wurde. So erfahren einige Gehirnstrukturen eine geschlechtsspezifische Ausdifferenzierung. Sexualhormone, die während der Schwangerschaft auf die Gehirnentwicklung einwirken, sind (mit-) bestimmend für die geschlechtsabhängige Größe einzelner Kerne, z. B. im Hypothalamus. Das ist der Teil des Zwischenhirns, der für vitale Grundfunktionen des Lebens und Überlebens eine zentrale Bedeutung einnimmt.

Wir verdanken die Vielfalt unserer geistigen Leistungen nicht zuletzt auch der Lateralisation unseres Gehirns, wobei all jene Verhaltensweisen, die nicht als unmittelbare Reaktion auf die Umwelt (wie z. B. Gehen, Laufen), sondern eher aus innerem Antrieb heraus entstehen (Sprechen, Malen, Musizieren), mehr oder weniger lateralisiert verarbeitet werden. Abhängig von zeitlichen und räumlichen Variablen werden sie eher in der einen als in der anderen Gehirnhälfte verarbeitet. Abbildung 2.2 gibt eine erste Vorstellung davon. Schließlich weist unser Gehirn zeitlebens eine hohe **Plastizität** auf. Das bedeutet, dass neben einer eher „festen Verdrahtung“ von Gehirnarealen auf neuronaler Ebene eine andauernde Reorganisation stattfindet: Verbindungen zwischen Nervenzellen können insbesondere in Abhängigkeit von der Erfahrung und vom Alter „gestärkt“ oder „geschwächt“ werden, denn das Gehirn zeichnet sich durch ein hohes Maß an Selbstorganisation aus.

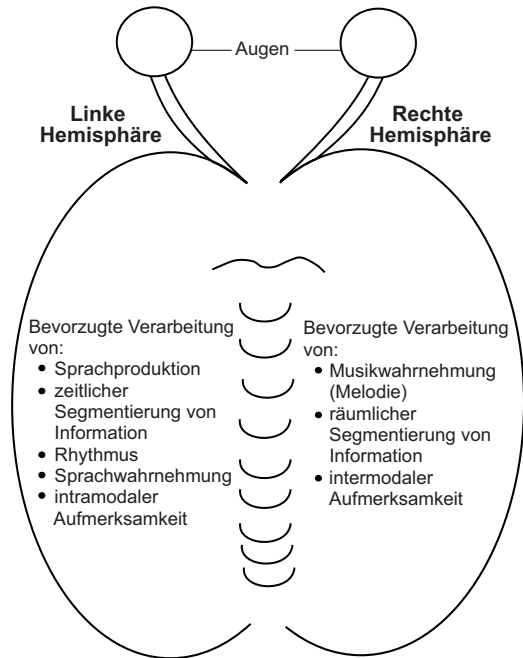


Abb. 2.2 Bevorzugte Verarbeitung in einer der beiden Hemisphären (Großhirnhälften). Es sollte aber beachtet werden, dass es in der Großhirnrinde kein „Entweder-Oder“ in der Verarbeitungscompetenz, sondern nur ein „Mehr oder Weniger“ gibt. Die Spezifität der Informationsverarbeitung wird darüber hinaus von der Händigkeit und dem Geschlecht beeinflusst.

Wie sich unschwer erkennen lässt, überschneiden oder widersprechen sich teilweise die oben aufgeführten Organisationsprinzipien und Verarbeitungsregeln des Gehirns. Einerseits scheint nur eine topographische Repräsentation die notwendige Abbildbarkeit der Umwelt auf das Gehirn zu ermöglichen, andererseits verändert und organisiert es sich zeitlebens in begrenztem Umfang neu. Bestimmte Funktionen scheinen dadurch ganz bestimmten Orten im Gehirn zuordenbar zu sein; andererseits sind auch zunächst „einfach“ erscheinende, wie z. B. Bewegungen, hochgradig multipel vernetzt. Die Fülle offen bleibender Fragen wird verständlich, wenn man sich vor Augen führt, dass wir unser Gehirn „benutzen“ müssen, um über seine Funktionsprinzipien Aussagen machen zu können.

In diesem Buch werden wir häufig auf Ungereimtheiten und Widersprüchlichkeiten stoßen, die sich aus dem Anspruch der Selbst-

erklärungsfunktion des Nervensystems ergeben. Wir können sie weder aus dem Weg räumen, noch komplizierte Struktur-Funktions-Beziehungen auf eine griffige Kurzformel bringen – dafür stellt unser Gehirn ein gleichzeitig ganzheitliches, regional spezifisches, multipel verarbeitendes und topographisch darstellendes, geschlechts-spezifisches, lateralisiertes und plastisches Organ dar.

2.2 Kernstrukturen, Cortex-areale und die weiße Masse

Von jeher gibt es Bestrebungen, das Gehirn in spezifische Bereiche zu unterteilen. Dazu gibt es verschiedene Herangehensweisen. Zunächst kann man feststellen, dass sich Nervenzellen gleichen Typs (und z.T. auch gleicher Funktion)

häufig zu sog. **Kernen** zusammenballen. Diese Kerne finden sich in ganz unterschiedlicher Größe meist im Innern der Hirnmasse und können – insbesondere, wenn sie größer sind – wieder aus mehreren Teilkernen bestehen. Teilkerne können dabei durch die unterschiedliche Lage und Morphologie ihrer Zellen (und z.T. auch durch Grenzen bildende Nervenfaserbündel) abgegrenzt sein.

Der Außenbereich unseres Gehirns, der **cerebrale Cortex** (Hirnrinde), ist wiederum wegen des Vorkommens verschiedenartigster Neuronentypen unterteilbar. Am bekanntesten ist die sog. cytoarchitektonische Hirnkarte von Korbinian Brodmann (1909, 1914), die auf der Verteilung und dem Aussehen (der Struktur) von Nervenzellen basiert (vgl. Abb. 1.6). Als Nebenbemerkung sei an dieser Stelle angeführt, dass innerhalb des cerebralen Cortex unterschiedliche Neuronentypen in horizontalen Schichten an-

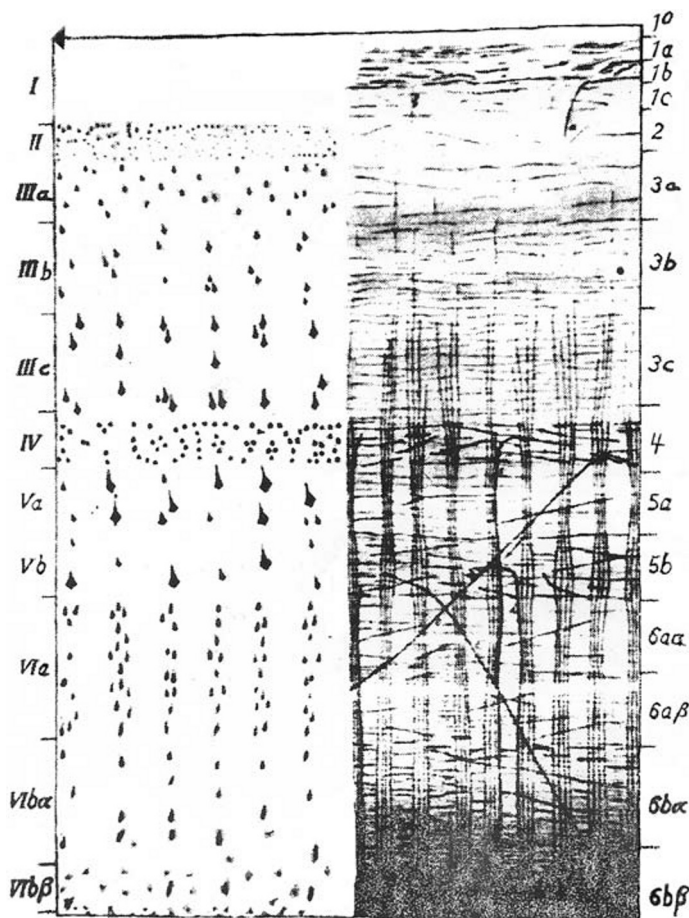


Abb. 2.3 Schematischer Aufbau der menschlichen Hirnrinde. Links: Die Cytoarchitektonik des sechsschichtigen Grundtypus; rechts: die Faser- oder Myeloarchitektonik desselben Rindentypus (nach Brodmann & Vogt aus Sanides 1964).

geordnet sind, ähnlich den verschiedenen Lagen einer Torte (Abb. 2.3). Jede der meist sechs, manchmal aber auch nur drei, vier oder fünf Schichten, ist dabei hinsichtlich Funktion und Verschaltung von den anderen abgrenzbar.

Andere Hirnkarten basieren z. T. auf gleichen Kriterien, kommen aber zu anderen (und meist noch vielfältigeren) Unterteilungen der Hirnregionen (z. B. Economo & Koskinas, 1925). Einige basieren auch auf anderen Kriterien, z. B. der Myeloarchitektur, d. h. der Art und Verteilung myelinisierter Fasern (Flechsig, 1896) (Abb. 2.4). Fasern stellen als weiße Masse sozusagen die

dritte neuronale Variante dar: Als Verbindungen zwischen Neuronen bündeln sie sich oft zu Fasersträngen und können beträchtliche Längen (bei Giraffen z. B. mehrere Meter) erreichen sowie Verzweigungen aufweisen. Manche kommunizieren zwischen benachbarten Arealen, manche aber auch – wie Neurone innerhalb der Formatio reticularis – vom tiefen Hirnstamm bis zum Endhirn. Weitere, vergleichsweise wenig beachtete Hirnkartierungen basieren auf der Angioarchitektonik (Verteilung der Blutgefäße), Gliaarchitektonik (Verteilung der Gliazellen), Chemoarchitektonik (z. B. Nieuwenhuys, 1995) oder Pigmentarchitektonik (Braak, 1984).

In den folgenden Abschnitten werden entsprechend der verschiedenen Einteilungsmöglichkeiten spezifische Gebiete des Gehirns beschrieben. Zunächst erfolgt jedoch ein Überblick über den Grundaufbau des Gehirns.

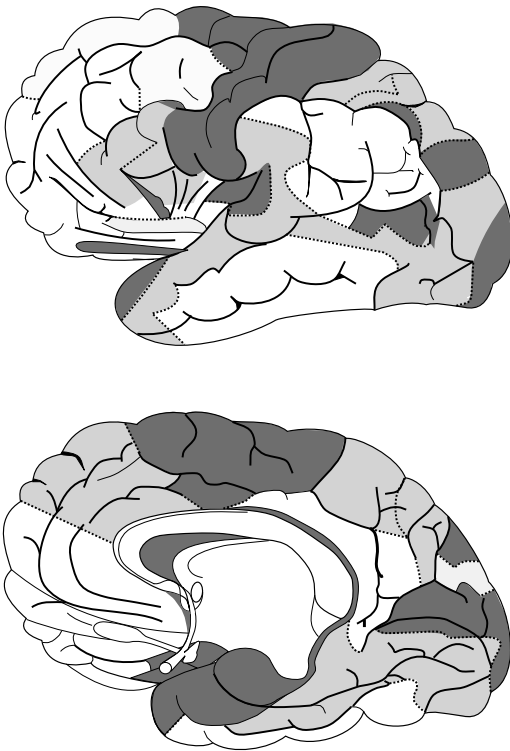


Abb. 2.4 Lateral- (oben) und Medianschnitt (unten) der menschlichen Hirnrinde. Auf der Basis der ontogenetischen Entwicklung der Myelinscheidenbildung entwickelte Paul Flechsig diese Hirnkarte, bei der die ganz dunklen Regionen zuerst myelinisiert (und damit ausgereift) sind, die hellgrauen nachfolgen und die weißen Bereiche sich z. T. erst im jugendlichen oder frühen Erwachsenenalter endgültig herausbilden. Die primär ausgereiften sind im Grundsatz auch die primären sensorischen (d. h., für die Sinne zuständigen) Regionen, die zuletzt ausreifenden stellen die Assoziationsgebiete im Stirnhirn und im Scheitel- und Schläfenlappen dar.

2.3 Grundaufbau des Gehirns

Zum Verständnis der Bedeutung des Gehirns für unser Verhalten ist es zunächst hilfreich, das Gehirn als Teil des **Zentralnervensystems (ZNS)** zu sehen, das wiederum einen Teil des Nervensystems darstellt. Das Nervensystem lässt sich aufteilen in das **zentrale** und das **periphere Nervensystem** (ZNS und PNS). Das ZNS wiederum besteht aus Gehirn und Rückenmark (Abb. 2.5). Beide Bereiche des ZNS lassen sich nun weiter differenzieren, wobei wir besondere Aufmerksamkeit dem Gehirn widmen werden.

Nach dem Haeckel'schen Satz wiederholt sich in der Ontogenese die Phylogenese, und obwohl diese Aussage heute nicht mehr uneingeschränkte Gültigkeit besitzt, ist ein Vergleich der onto- und phylogenetischen Entwicklung des menschlichen Gehirns aufschlussreich: Ausgehend von einem einfachen Neuralrohr kommt es zu einer Bläschenbildung, woraus sich dann schließlich unser Gehirn entwickelt (Abb. 2.6).

Eine vergleichende Grundübersicht mit einem schematisch im Längsschnitt gezeichneten prototypischen Säugetiergehirn und – graustufig in den Regionen kompatibel – dem menschlichen Gehirn, findet sich in Abbildung 2.7.

Das Gehirn selbst ist umgeben von drei **Hirnhäuten**. Diese sind (von innen nach außen) die Pia mater (fromme Mutter, weiche Hirnhaut), die Arachnoidea (Spinnwebhaut) und die Dura

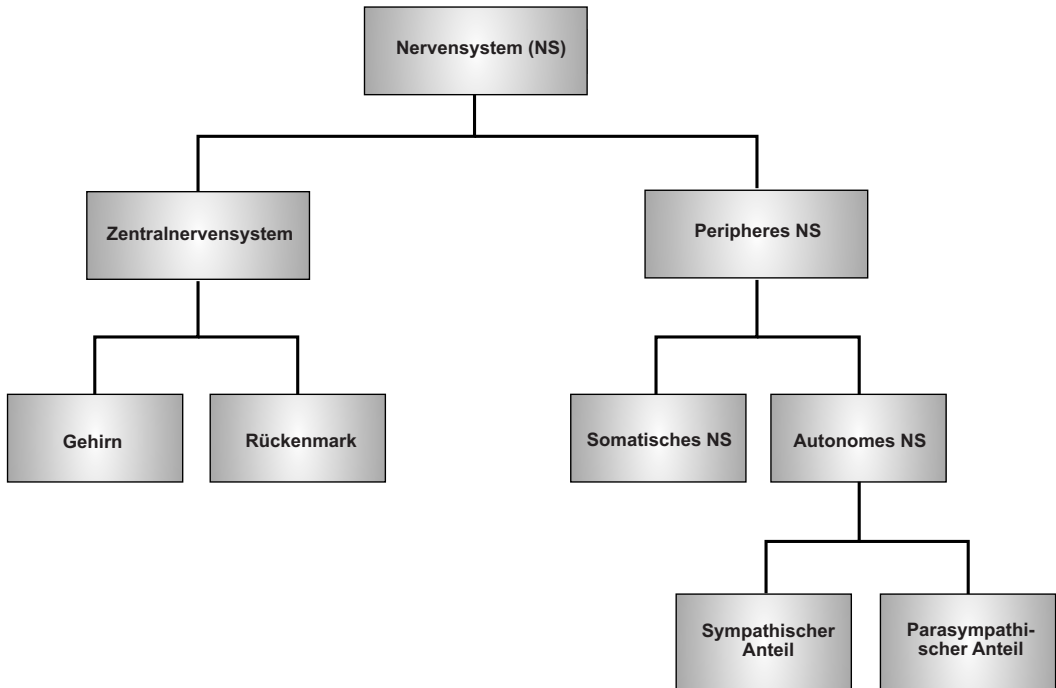


Abb. 2.5 Grundaufteilung des Nervensystems.

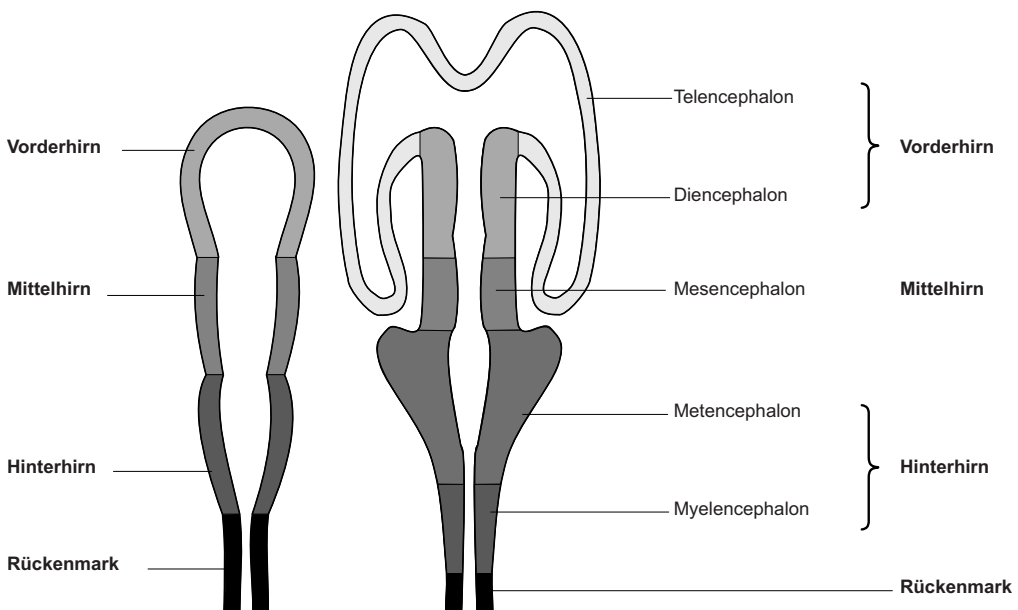


Abb. 2.6 Entwicklung des Nervensystems bis zum adulten Gehirn.

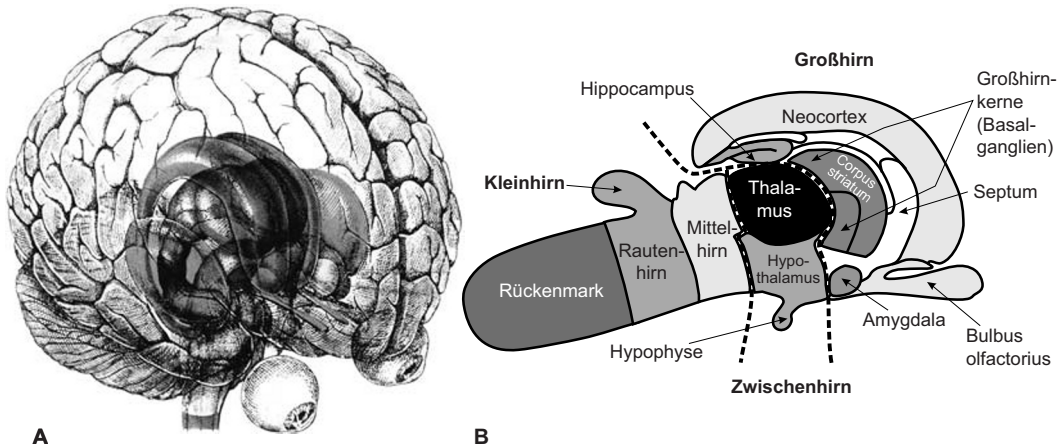


Abb. 2.7 Phylogenetisch alte und junge Gehirnstrukturen. (A) zeigt innere und äußere Strukturen des menschlichen Gehirns, (B) in korrespondierenden Graustufen die analogen Abschnitte und Regionen in einem hypothetischen Säugerhirn, wie sie auch eine Entsprechung in der phylogenetischen Entwicklung des Gehirns haben (modifiziert nach Abb. 5 in Nauta & Feirtag, 1979, S. 74).

mater (harte Mutter, harte Hirnhaut). Der Raum zwischen Arachnoidea und Pia heißt Subarchnoidalraum. Er ist mit der Cerebrospinalflüssigkeit (Liquor) gefüllt und enthält die größeren Blutgefäße.

Neben der Grundaufteilung des Gehirns in die in Abbildung 2.6 dargestellten fünf Hauptbereiche Tel-, Di-, Mes-, Met- und Myelencephalon ist eine Feinaufgliederung notwendig, die sich allerdings um so schwieriger eindeutig vollziehen lässt, je weiter man ins Einzelne geht. Abbildung 2.8 gibt einen Überblick.

Zu ergänzen ist diese Einteilung durch die Aufzählung der 12 Hirnnerven (Tab. 2.1), deren Lage auch in Abbildung 2.9 gezeigt wird. Erwähnt werden sollte auch, dass es insbesondere zwischen Telencephalon und Diencephalon Übergangsgebiete gibt (z.B. Septum, Globus pallidus). Des weiteren sei kurz erwähnt, dass drei Hauptarterien – die anteriore, mittlere und posteriore – unser Gehirn mit Sauerstoff versorgen und dass infarktbedingte Hirnschäden nach Schäden in einem der drei Versorgungsgebiete angegeben werden (Abb. 2.10).

Tabelle 2.1 Die zwölf Hirnnerven (N = Nervus bzw. Nervi)

Nummerierung	Name	Grundfunktion	Spezifische Funktionen
I	N. olfactorii	sensorisch	Geruch
II	N. opticus	sensorisch	Sehen
III	N. oculomotorius	motorisch sensorisch	Augenbewegungen; Pupillenkonstriktion Signalaufnahme von Augenmuskeln
IV	N. trochlearis	motorisch sensorisch	Augenbewegungen Signalaufnahme von Augenmuskeln
V	N. trigeminus	sensorisch motorisch	Gesichtsempfindungen Kauen
VI	N. abducens	motorisch sensorisch	Augenbewegungen Signalaufnahme von Augenmuskeln

Tab. 2.1 (Fortsetzung)

Nummerierung	Name	Grundfunktion	Spezifische Funktionen
VII	N. facialis	sensorisch	Geschmacksempfindungen von den vorderen 2/3 der Zunge
VIII	N. vestibulo-cochlearis	sensorisch	Hör- und Gleichgewichtssinn
IX	N. glosso-pharyngeus	sensorisch motorisch	Geschmack vom hinteren Zungendrittel Speichelfluss, Schlucken
X	N. vagus	sensorisch motorisch	Empfindungen aus Abdomen und Thorax Kontrolle über Abdomen, Thorax und Muskeln des inneren Halsbereichs
XI	N. accessorius	motorisch sensorisch	Genick-, Schulter- und Kopfbewegungen Signale der Genickmuskeln
XII	N. hypoglossus	motorisch sensorisch	Zungenbewegungen sensorische Signale der Zungenmuskeln

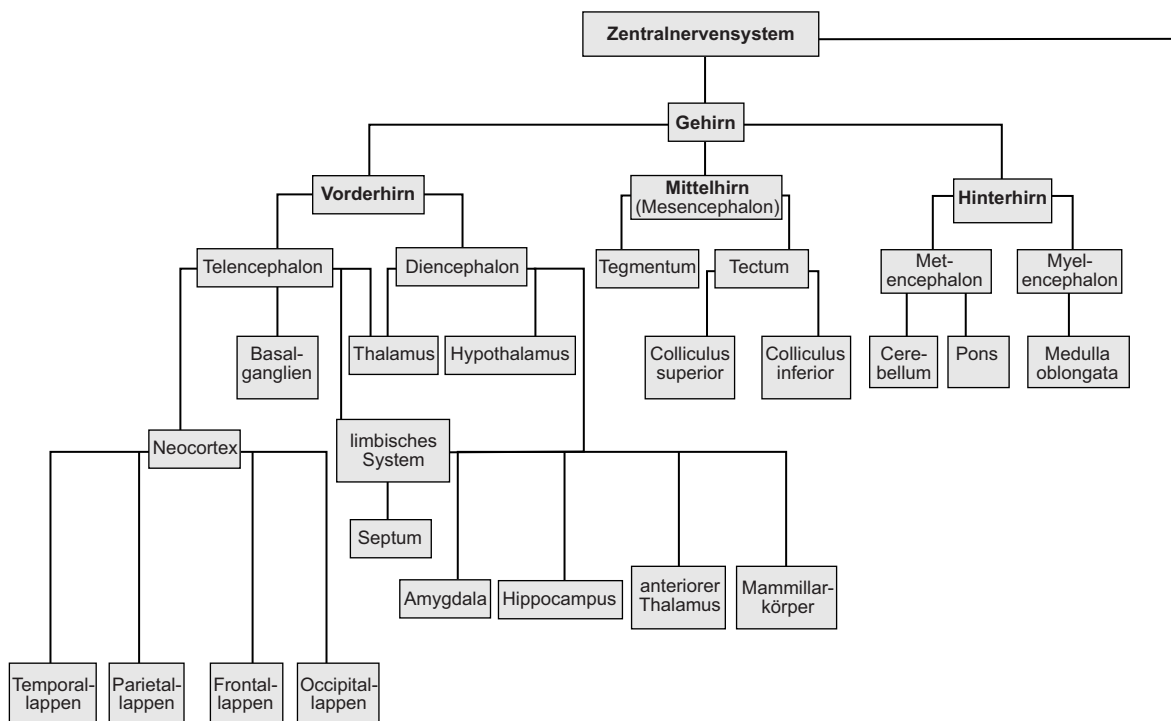


Abb. 2.8 Feinaufteilung des Zentralnervensystems.

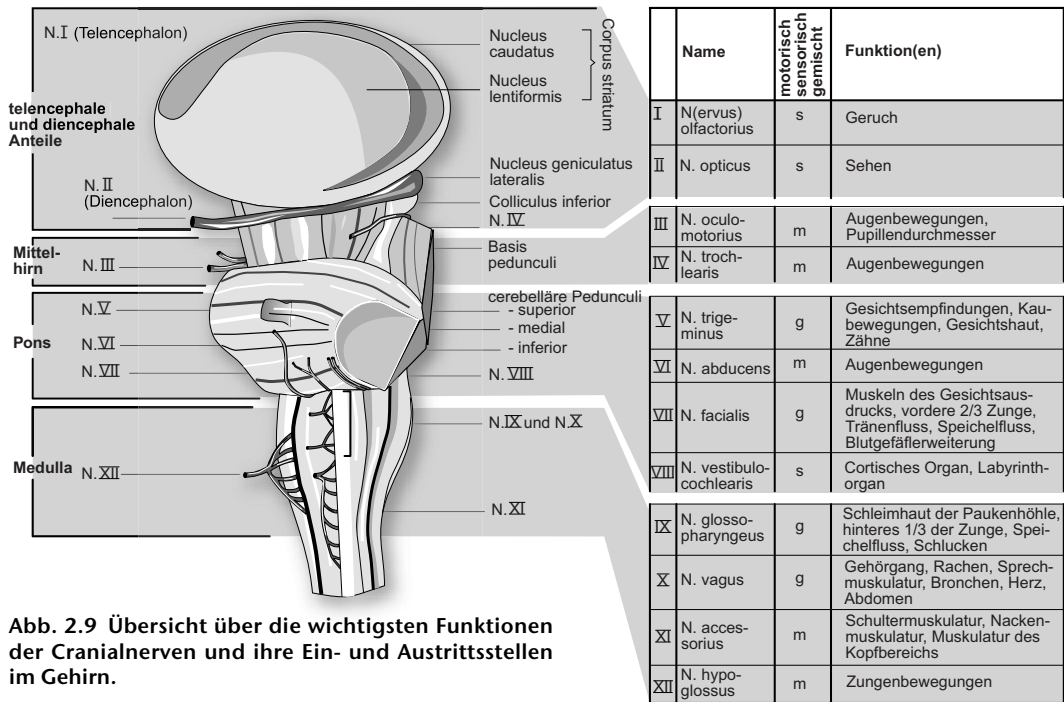
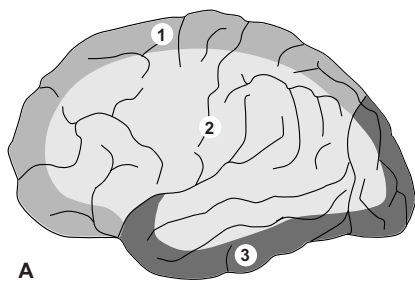
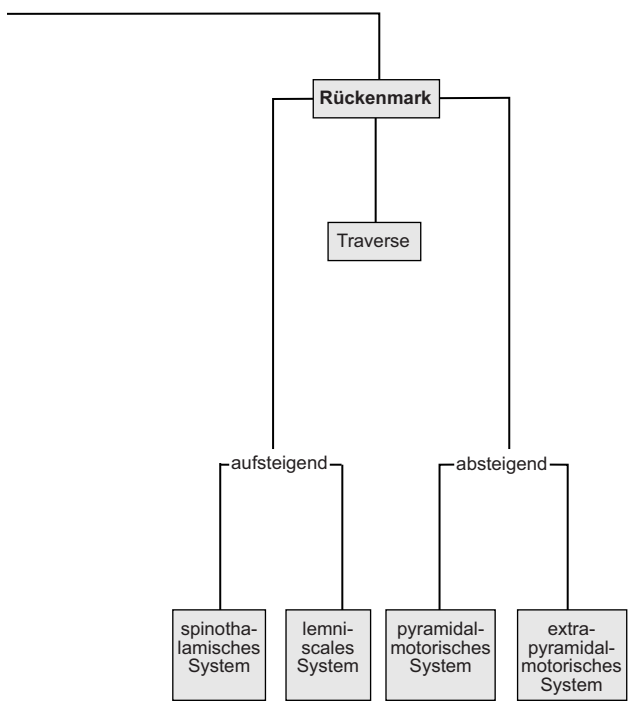


Abb. 2.9 Übersicht über die wichtigsten Funktionen der Cranialnerven und ihre Ein- und Austrittsstellen im Gehirn.



- 1 Anteriore cerebrale Arterie
2 Mittlere cerebrale Arterie
3 Posteriore cerebrale Arterie

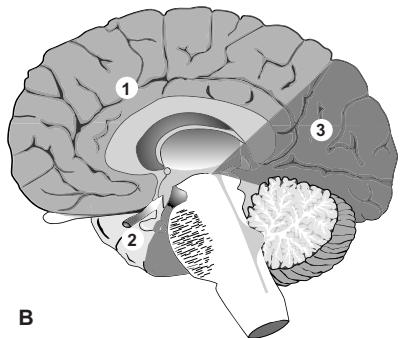


Abb. 2.10 Die cerebralen Versorgungsgebiete der drei großen Hirnarterien in einer Lateral- (A) und einer Medialansicht (B) des Gehirns.

2.4 Die Hauptbereiche des Gehirns

Zur genauen Lokalisation verschiedener Gehirnbereiche und Strukturen werden bestimmte Termini verwendet. So spricht man bei der Lage von Regionen beispielsweise nicht von „vorne“ oder „hinten“ im Gehirn sondern benutzt die lateinischen Ausdrücke **anterior** bzw. **posterior**. Die wichtigsten Richtungsbezeichnungen sind in Abbildung 2.11 dargestellt.

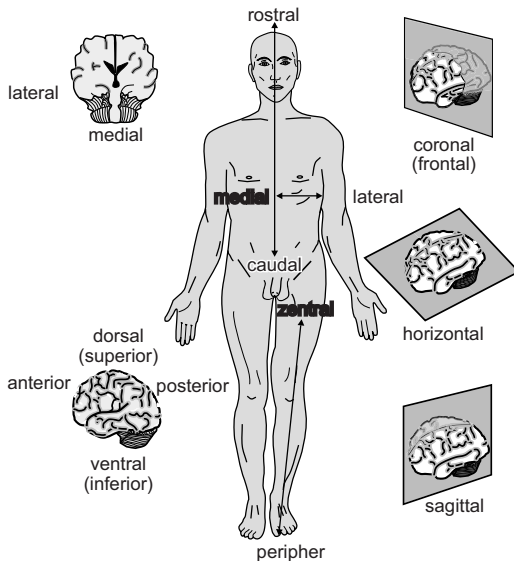


Abb. 2.11 Die wichtigsten Richtungsbezeichnungen zur Beschreibung der Lage von Strukturen und Hirnschnitten.

Wie bereits angesprochen, lässt sich das Gehirn in einzelne Bereiche einteilen. Abbildung 2.12 gibt einen Überblick über die wichtigsten Strukturen der in Abbildung 2.8 aufgelisteten Bereiche des Gehirns (Tel-, Di-, Mes-, Met- und Myelencephalon).

Im Folgenden wird das Gehirn vom Cortex abwärts und bezugnehmend auf die in Abbildung 2.12 veranschaulichten Strukturen genauer beschrieben.

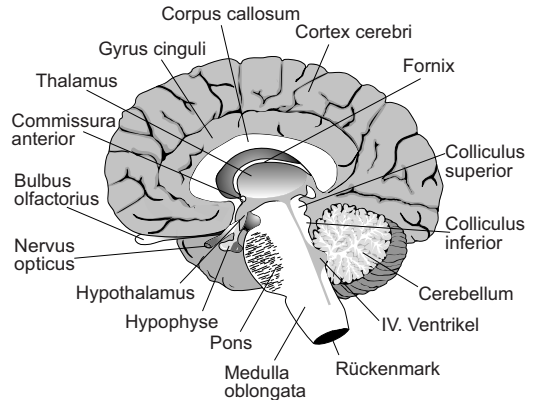


Abb. 2.12 Die Grundstrukturen des Gehirns in Medialsicht (Mediosagittalschnitt).

2.4.1 Der Cortex

Der **Cortex** stellt die „Umhüllung“ des Gehirns dar wie die Rinde die Umhüllung des Baumes. Seine Stärke liegt zwischen etwas über einem und etwas über vier Millimetern. Beim Menschen sind über 90% des Cortex **neocortical**, d. h. aus sechs Schichten aufgebaut. Dieser Grundtypus ist der evolutionär zuletzt entstandene. Ihm voraus gehen die **allocorticalen** Anteile, die nur 3–5 Schichten enthalten. Dreischichtig sind z. B. der Riechkolben (Bulbus olfactorius) und der Hippocampus, fünfschichtig z. B. Teile des cingulären Cortex. Der Cortex stellt den „Überbau“ des Gehirns dar, was sich darin zeigt, dass er das phylogenetisch jüngste Attribut des Gehirns ist und dass er innerhalb der Säugetiere bei den Primaten seine größte Ausweitung und Differenzierung erreichte (vgl. Abb. 2.13). (Als Nebenbemerkung sei hier angeführt, dass manche Delphinarten unter den Walartigen zwar z. T. proportional zum Körpergewicht noch mehr Cortex als der Mensch aufweisen, dieser aber von „primitiverer“ Struktur ist, d. h. im cytoarchitektonischen Aufbau eher den nicht-neocorticalen Anteilen des menschlichen Cortex entspricht; Morgane, Jacobs & Galaburda, 1986.)

Der menschliche **cerebrale Cortex** wird in mehrere Lappen unterteilt, von denen die außen (lateral) sichtbaren vier die bekanntesten darstellen: Frontal- oder Stirnhirnlappen, Temporal- oder Schläfenlappen, Parietal- oder Scheitellappen und Occipital- oder Hinterhauptslappen. Daneben aber sollte man auch den entlang der

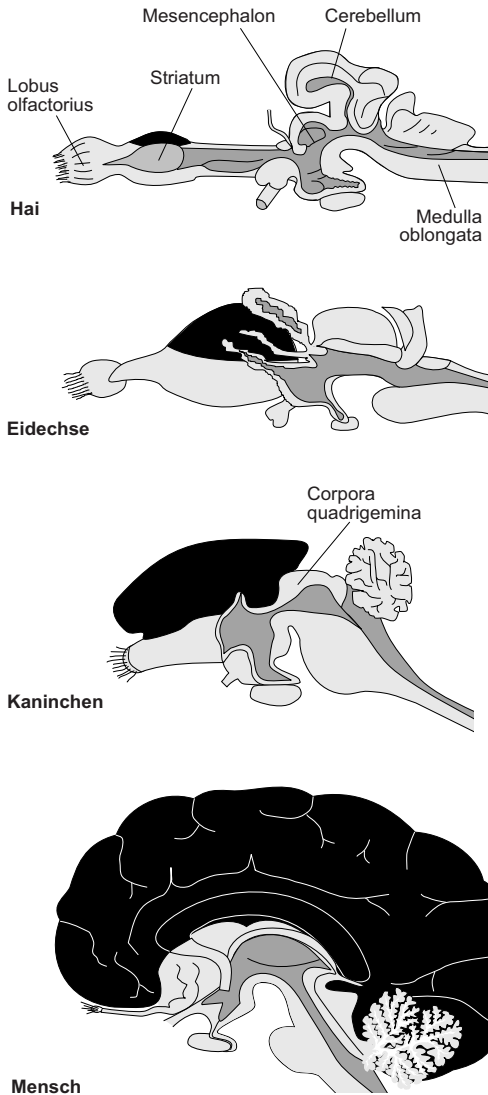


Abb. 2.13 Stammesgeschichtliche Entwicklung des Gehirns (nach Knoblauch, 1914).

Innenwand (medial) gelegenen Lobus limbicus, das Operculum und die Inselrinde (in der – lateralen – Sylvi'schen Furche) nicht vergessen (Abb. 2.14).

Ganz grob vereinfacht stellt der Cortexbereich vor der Zentralfurche den aktiven, abgebenden, Handlungen signalisierenden, motorischen und der hinter der Zentralfurche liegende den aufnehmenden, rezipierenden, sensorischen Anteil dar. Die linke und die rechte Hemisphäre gelten

beim Menschen als funktional ungleichwertig: Bei den allermeisten Menschen ist die linke die sprachgebundene und Detailanalysen vornehmende Hälfte, die rechte die nicht-verbale, ganzheitlich integrative.

Es ist immer noch Konvention, die Cortexfelder in primäre Gebiete und Assoziations- oder Integrationsgebiete aufzuteilen; andere sprechen von primären, sekundären und tertiären Feldern. Die primären enthalten die Hauptrepräsentation und repräsentieren nur eine Modalität (oder – für die primäre motorische Rinde – die Motorik). Sekundäre liegen z.T. zwiebelschalenartig um die primären herum und sind immer noch unimodal, während die tertiären dann zwischen den Sinnen Verknüpfungen (Assoziationen) herstellen oder

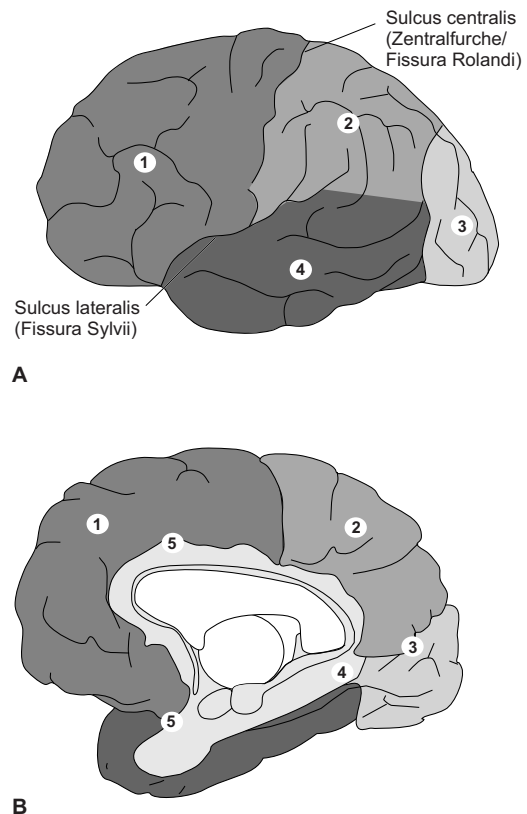


Abb. 2.14 Unterteilung der Großhirnhemisphären in Lappen. (A) Lateralansicht, (B) Medialansicht. 1: Frontal- oder Stirnhirnlappen; 2: Parietal- oder Scheitellappen; 3: Occipital- oder Hinterhauptslappen; 4: Temporal- oder Schläfenlappen; 5: Lobus limbicus oder limbischer Lappen (modifiziert nach Abb. 4 aus Nieuwenhuys, Voogd & van Huijzen, 1991).

(wie im Stirnhirn und im limbischen Lappenbereich) andere integrative Funktionen wahrnehmen.

Zahlreiche Faserbündel dienen der Verbindung zwischen Regionen und Lappen (weswegen sie auch Assoziationsfasern genannt werden). Der Fasciculus uncinatus beispielsweise verbindet den inferolateralen Frontallappen mit dem anterioren Temporallappen, der Fasciculus arcuatus eher mittlere und dorsale Stirnhirnbereiche mit mittleren und dorsalen Schläfenlappenregionen sowie dem frontoparietalen Operculum, der Fasciculus longitudinalis superior verbindet frontale mit parietalen und occipitalen Regionen und das in der weißen Substanz des Gyrus cinguli gelegene Cingulum orbitofrontale mit ventralen parietalen Regionen. Außerdem enthält es Fasern des Papez'schen Schaltkreises (s. unter 2.4.4). Nicht zu vergessen ist hier der **Balken**, das Corpus callosum, die wichtigste Querverbindung zwischen den Hemisphären, die neben einer Verknüpfung homotoper Felder auch in geringerem Umfang heterotope Areale verbindet.

Der Stirnhirnlappen (Frontallappen)

Das vordere Drittel des Cortex, d.h. alles, was sich anterior von der Fissura centralis (F. Rolandi) befindet, heißt **Frontallappen** und unterteilt sich in die unmittelbar anterior der Zentralfurche befindliche motorische Rinde (Areal 4 der Brodmann'schen Hirnkarte: Abb. 1.6), die davor liegenden prämotorischen und supplementär motorischen Bereiche (Areal 6), das frontale Augenfeld (Areal 8) und das eigentliche Stirnhirn im Brodmann'schen Sinne (Brodmann, 1912). Dieses wird heute meist als präfrontaler Cortex bezeichnet, wobei der Tradition und der Funktion entsprechend noch eine ungenaue Aufteilung in den dorsolateralen und orbitofrontalen Anteil vorgenommen wird. (Ungenau ist diese Aufteilung, weil auch noch entlang der Medialwand präfrontaler Cortex existiert, der funktionell im dorsalen Bereich in etwa dem dorsolateralen, und im ventralen in etwa dem orbitofrontalen entspricht.)

Der dorsolaterale Stirnhirnbereich wird vorwiegend durch Attribute wie Initiative, Handlungsplanung, Supervision und Kurzzeitgedächtnisverarbeitung (Fuster, 1989) gekennzeichnet, der orbitofrontale als mit Persönlichkeitsdimensionen, Sozialverhalten, motivationalen und emotionalen Aspekten in Zusammenhang stehend; daneben ist er aber auch in die Kontrolle autonomer Funktionen (z. B. Herzschlag, At-

mung, Blutdruck) involviert (Röhrenbach & Markowitsch, 1997). Manche Forscher sehen das den Menschen als soziales Individuum eigentlich Ausmachende an das Stirnhirn gebunden, z. B. Altruismus (Damasio, 1995).

Ventral anliegend an das Stirnhirn liegen olfaktorische Cortexbereiche, zuvorderst der Bulbus olfactorius, daneben aber auch der olfaktorische Assoziationscortex (Areal 13). Auch liegt die Broca'sche Sprachregion (Teile der Areale 44 und 45) in der linken Hemisphäre, im Übergangsdreieck zwischen den motorischen, den dorsolateralen und den orbitofrontalen Feldern. Ihr Ort korrespondiert damit mit dem der Mundrepräsentation im sich posterior anschließenden motorischen Cortex (Homunculus) (Abb. 2.15).

Ergänzend zur Charakterisierung des Stirnhirns ist auch anzufügen, dass mittels dynamischer bildgebender Verfahren (vor allem mittels Positronen-Emission-Tomographie, PET) erhaltene Ergebnisse das Stirnhirn als wichtig für die langfristige Informationsverarbeitung ansehen, wobei dem linken eine zentrale Rolle bei der Aufnahme und dem rechten beim Abruf von Information zukommt (Fletcher et al., 1997; Markowitsch, 1995, 1997).



Abb. 2.15 Der motorische Homunculus im Gyrus praecentralis (Somatotopie des primären motorischen Cortex).

Der Scheitellappen (Parietallappen)

Dorsal posterior an den Stirnhirnlappen schließt sich der **Scheitellappen** an, der den direkt an den Sulcus centralis anliegenden Bereich, den somatosensorischen Cortex, enthält, der auch wieder als Homunculus repräsentiert ist. Analog zu mehreren (raummäßig und damit repräsentationsmäßig) immer kleineren Körperschema-Repräsentationen auf motorischer Seite, gibt es diese auch auf somatosensorischer Seite. Entsprechend findet sich die Mundregion am inferioren Fuß dieser Region und enthält mit der Zungenrepräsentation gleichzeitig die corticale Geschmacksregion (Areal 43). Posterior folgen die parietalen Assoziationsgebiete, superior die Areale 5 und 7 und inferior die Areale 39 und 40.

Diese Regionen sind zwar grundsätzlich weiterhin somatisch orientiert, darüber hinaus aber integrieren sie auch Informationen aus den anderen Sinnen, zumindest aus dem Gesichts- und Gehörsinn. Damit wird die Bereitschaft zu handeln nicht nur vom Stirnhirn, sondern auch vom Parietallappen aus gesteuert. Auch die Steuerung von Rechenleistungen wird hier (Areale 39 und 40) angesiedelt, und (rechtshirnige) Schäden im Parietal- wie im Frontalbereich können zu Neglect (Vernachlässigung einer Körperseite oder einer Gesichtsfeldhälfte) führen.

Der Schläfenlappen (Temporallappen)

Der Schläfenlappen hat sich phylogenetisch erst spät herausgebildet und mit seinem Erscheinen

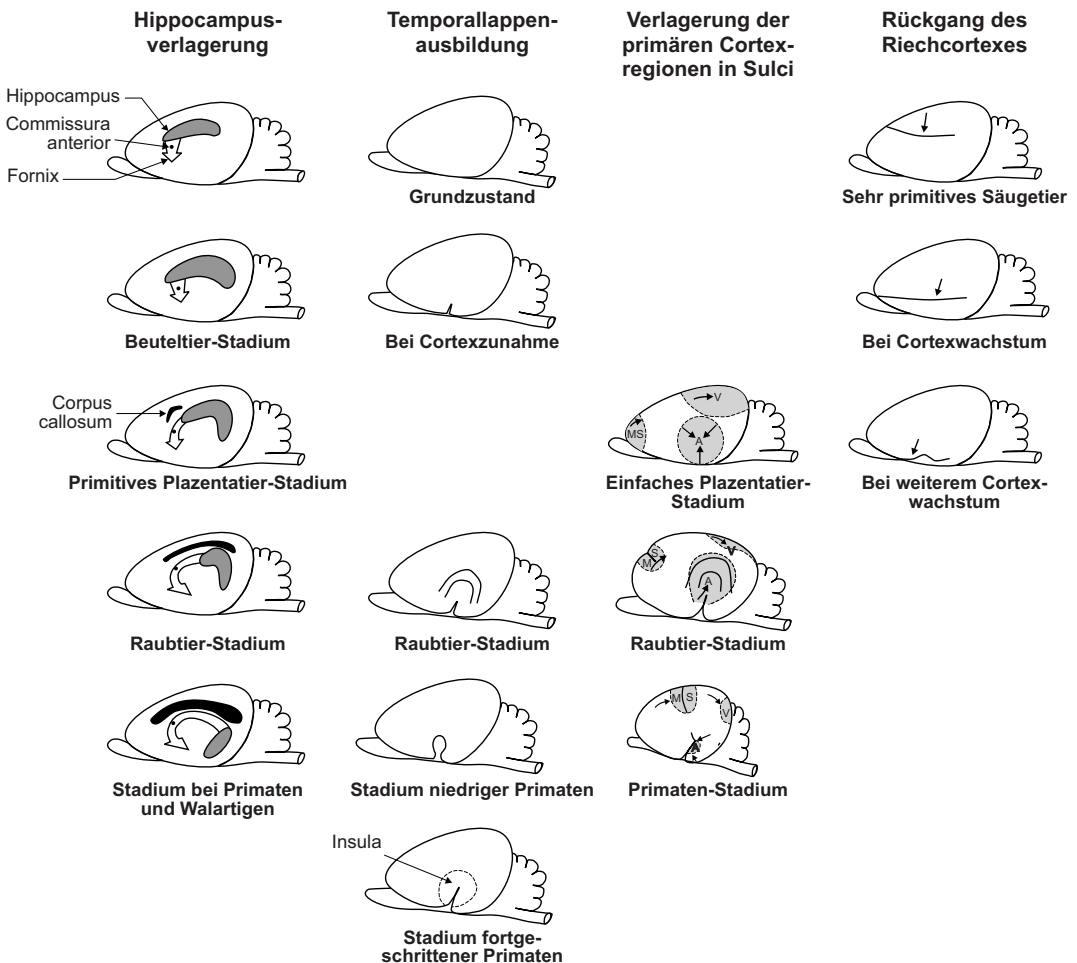


Abb. 2.16 Die Entwicklung des Großhirns vom einfachen zum komplexen Säuger (nach Isaacson, Douglas, Lubar & Schmaltz, 1971).

auch zu einer Verlagerung des Hippocampusbereichs von dorsal nach ventral geführt (Abb. 2.16). Vermutlich geht mit der Temporalappenentstehung auch eine Funktionsveränderung einher, die aus dem ursprünglich an das räumlich-olfaktorische System gekoppelten medialen Schläfenlappenbereich einen Zeit- und Gedächtnisfunktionen wahrnehmenden Bereich werden ließ.

Weite Bereiche des lateralen Schläfenlappens haben auditive Funktionen, beginnend mit der im ventralen Operculum liegenden primären Hörrinde, die meist nicht entsprechend der Brodmann'schen Terminologie als Areal 52, sondern als A I bezeichnet wird (und entsprechend dann die sekundären und tertiären auditiven Cortexbereiche als A II und A III). Um diese Regionen schließen sich die des auditiven Assoziationscortex an – im Übergangsbereich nach parietal (links) die Wernicke'sche Sprachregion. Inferior liegt der auch als solcher bezeichnete inferiore Temporalcortex, der als integrativer Ausläufer des visuellen Assoziationscortex angesehen werden kann, ganz anterior der temporale Pol (Areal 38), der früher als olfaktorischer Integrationscortex angesehen wurde, jedoch vor allem auf Grund seiner Lage und seiner corticalen und thalamischen Verbindungen als Integrationscortex angesehen werden muss (Markowitsch et al., 1985), dem vor allem

Funktionen beim Abruf langfristiger Information zugesprochen werden müssen (Markowitsch, 1995, 1999).

Die ventralen und medialen Anteile des Temporalhirns enthalten großenteils phylogenetisch alten Cortex, in dessen Zentrum der Hippocampus liegt (s. Abb. 19 in Markowitsch, 1992a). Um ihn herum liegt der parahippocampale Gyrus und der peri- und der entorhinale Cortex (Abb. 2.17), alles Regionen, die trichterförmig eintreffende Informationen dem Hippocampus zuschicken und umgekehrt auch wieder von diesem ausgesandte zurück an die Integrationsregionen der Hirnrinde senden (s. Abb. 20 in Markowitsch, 1992a). Der mediale Temporallappen gilt als wichtigster Bereich bei der Informationseinspeicherung und Konsolidierung.

Der Hinterhauptslappen (Occipitallappen)

Der Hinterhauptslappen hat weitestgehend visuelle Funktionen, beginnend mit dem primären visuellen Cortex (Areal 17 oder auch V1 genannt), der beim Menschen fast ausschließlich in der medialen Cortexwand liegt und der, wie die anderen Sinne auch, topologisch aufgebaut ist. Komplettausfälle des primären visuellen Cortex einer Hirnhälfte führen zu Halbseitenblindheit (Hemianopsie, Hemianopie), Teilausfälle zu entsprechend eingegrenzten Gesichtsfeldausfällen (z. B. Quadrantenanopsie). Auch wieder, wie bei den corticalen Repräsentationsarealen anderer Sinne, liegen zwiebelschalenförmig um V1 die sekundären und tertiären visuellen Areale (Areale 18, 19 = V2, V3), um die dann aber in laterodorsaler und lateroventraler Richtung Dutzende weiterer visueller Regionen kommen, die keine der Brodmann'schen Nomenklatur entsprechende Abgrenzung mehr haben (Ungerleider & Haxby, 1994).

Am bekanntesten geworden ist die Unterteilung in eine dorsale und eine ventrale visuelle Bahn, wobei die dorsale, in den Parietallappen reichende, primär mit visueller Raumorientierung zu tun hat, die ventrale, die sich zum inferioren Temporalcortex hinzieht, mit Objektrepräsentation.

Der limbische Lappen

Medial zieht sich um den **Balken** der cinguläre Gyrus (Abb. 2.18), der bei den meisten Säugetieren noch nicht dem sechsschichtigen Cortexgrundtypus entspricht und der einerseits als Teil des weiter unten (2.4.4) beschriebenen

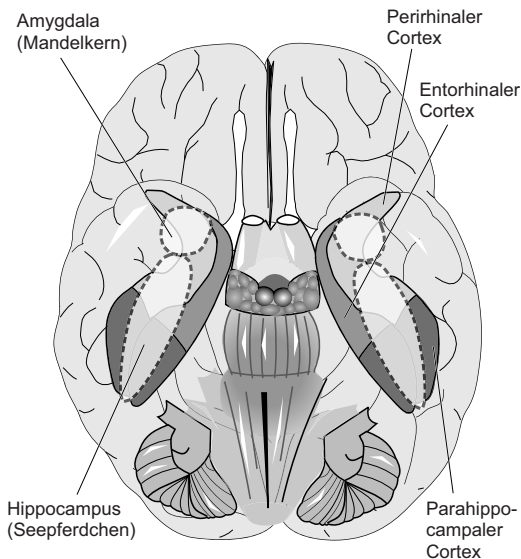


Abb. 2.17 Die Lage des Hippocampus und benachbarter Strukturen (Gehirnansicht von unten).

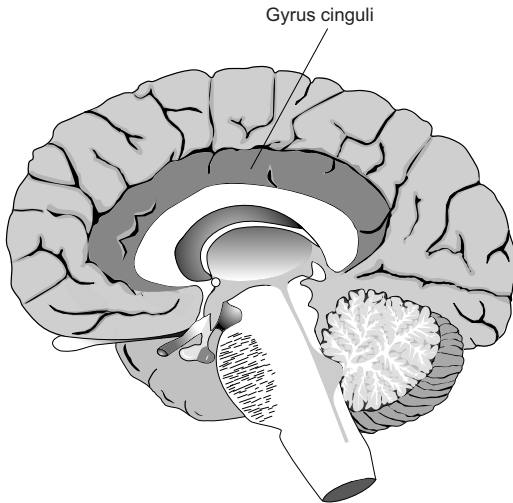


Abb. 2.18 Die Lage des Gyrus cinguli.

Papez'schen Schaltkreises gilt und andererseits mit Aufmerksamkeit und Schmerz Wahrnehmungen in Zusammenhang gebracht wird. Als schmales Restband zieht sich mit dem Indusium griseum noch ein rudimentärer Hippocampusanteil unmittelbar zwischen Balken und **cingulärem Cortex** entlang. Während die ganze Region den cingulären Gyrus bildet, wird als cingulärer Cortex im eigentlichen Sinne nur der anteriore Teil des Gyrus bezeichnet, während der posteriore retrospleniale Cortex heißt. Durch den cingulären Gyrus zieht sich das Cingulum als Faserbündel, das wiederum Teil des Papez'schen Zirkels ist (vgl. 2.4.4).

2.4.2 Kerne des Großhirns (Telencephale Nuclei)

Neben der Cortexmasse existiert im Telencephalon eine ganze Reihe unterschiedlich großer Kerne, von denen die telencephalen Basalganglienkerne die bekannteste Gruppe sind. Die **Basalganglien** werden traditionell als motorische Kerne angesehen, die grundsätzlich **Efferenzen**

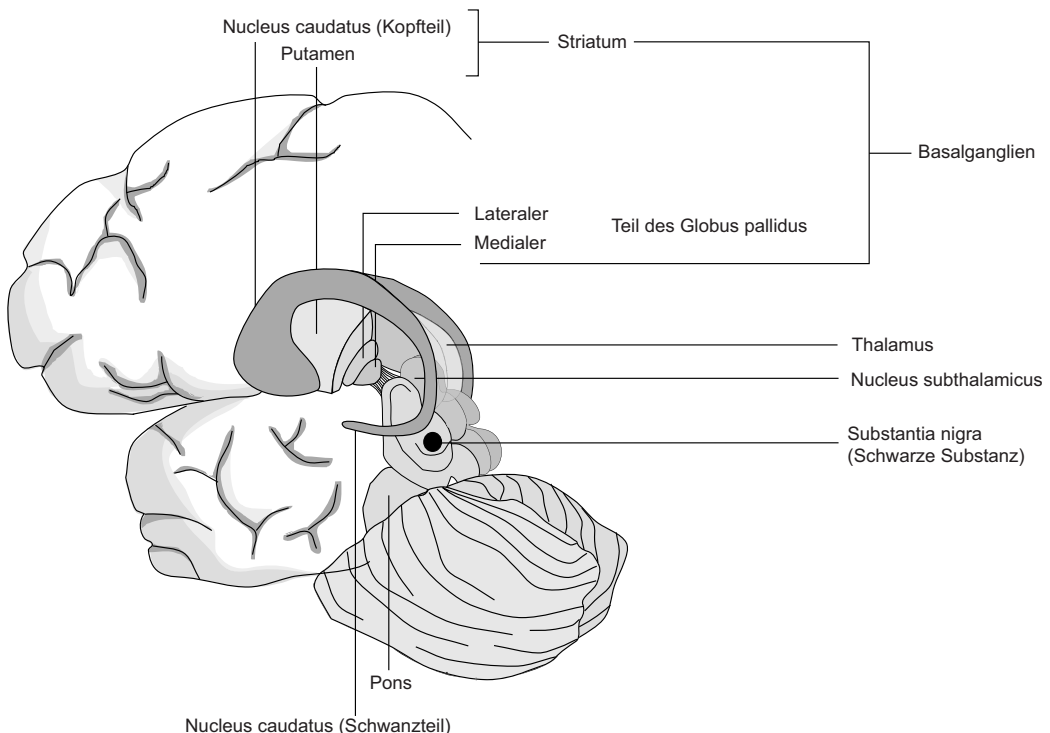


Abb. 2.19 Die Lage der Strukturen, die als Basalganglien zusammengefasst werden.

(Aufschaltungen) vom Cortex bekommen und in tiefere Regionen schalten. Wichtig ist auch eine indirekte Zurückschaltung zum Cortex, die über den Thalamus verläuft.

Die wichtigsten telencephalen Anteile der Basalganglien heißen **Nucleus caudatus** (geschweiffter Kern), **Putamen** (Schale des Linsenkerns) und **Globus pallidus** (bleicher Körper). Die letzten beiden werden als **Linsenkern** (Nucleus lentiformis) zusammengefasst, die ersten beiden als **Striatum** (von manchen auch Neostriatum genannt), und alle drei zusammen bilden das Corpus striatum (Abb. 2.19). Heutzutage werden neben motorischen Funktionen auch weitere den Basalganglien und insbesondere dem Nucleus caudatus attribuiert. Dieser erhält auch weitgefächert und topographisch **Afferenzen** (erhaltene Verschaltungen) von anterioren („motorischen“) wie von posterioren („sensorischen“) Cortexbereichen, ist anterior aber am größten, weswegen den motorischen Funktionen ein Primat zugeschrieben wird. Gerade in jüngerer Zeit werden aber zunehmend auch Funktionen im kognitiven Bereich als vom Nucleus caudatus aus kontrolliert angesehen (z.B. prozedurale Lernfunktionen).

Störungen im Bereich der Basalganglien können zu einer Reihe von Krankheitsbildern führen, von denen die Parkinson'sche Krankheit (primär verursacht durch eine Degeneration dopaminergischer Neurone der im Mittelhirn befindlichen Substantia nigra, die den Nucleus caudatus mit dopaminergen Afferenzen versorgt) und die Chorea Huntington (Veitstanz) die bekanntesten sind.

Zu den Basalganglien zählt auch das medial an die Inselrinde angrenzende sichelmondförmige Claustrum und – entwicklungsgeschichtlich – die **Amygdala** (Corpus amygdaloideum, Mandelkern). Wegen ihrer vorwiegend motivational-emotionalen Funktionen (die auch die für eine Gedächtnisbildung notwendige Bewertung einkommender Information einschließen) wird die Amygdala jedoch getrennt von diesen und als zugehörig zum **limbischen System** betrachtet. Insbesondere großflächige und bilaterale Schäden im Bereich der Amygdala können zu ausgeprägten Verhaltens- und Persönlichkeitsänderungen führen, die von Heinrich Klüver und Paul Bucy in den 30er Jahren an Affen beschrieben wurden und heutzutage auch mit der Bezeichnung **Klüver-Bucy-Syndrom** für den Menschen vielfach beschrieben sind (z.B. Aichner, 1984). Ein Bindeglied zwischen den „motorischen“

Basalganglien und dem limbischen System stellt das sog. ventrale Striatum, der Nucleus accumbens (septi) dar.

Eine andere meist als Kern bezeichnete telencephale Region ist das Septum (medialer und lateraler Septumkern), das mittig im Stirnhirnbereich liegt und für einen Teil seiner Funktionen eine Art Gegenspieler zur Amygdala darstellt (Markowitsch, 1999). Der Septumkern (nicht zu verwechseln mit der im gleichen Gebiet gelegenen, nahezu neuronenfrien Scheidewand, dem Septum pellucidum, wie auch weitere im Vorderhirn gelegene Kerne (N. basalis von Meynert, Kerne des diagonalen Bands von Broca) enthalten Acetylcholin als Botenstoff und scheinen ebenso wie die hippocampale Region in sehr frühen Stadien der Alzheimer'schen Erkrankung zu degenerieren (vgl. Kapitel 18).

2.4.3 Das Zwischenhirn (Diencephalon)

Die beiden Hauptbereiche des **Diencephalons** sind dorsal der **Thalamus** und ventral der **Hypothalamus**. Der Thalamus ist etwa taubeneigroß und besteht aus einigen Dutzend Einzelkernen, die früher in drei Hauptgruppen unterteilt wurden: in die sensorischen und motorischen, die assoziativen und die unspezifischen Kerngruppen. Diese Unterteilung hat aber eine Reihe von Werns und Abers (z.B. Definition nach Afferenzen oder nach Efferenzen der Kerne, thalamische Repräsentation von

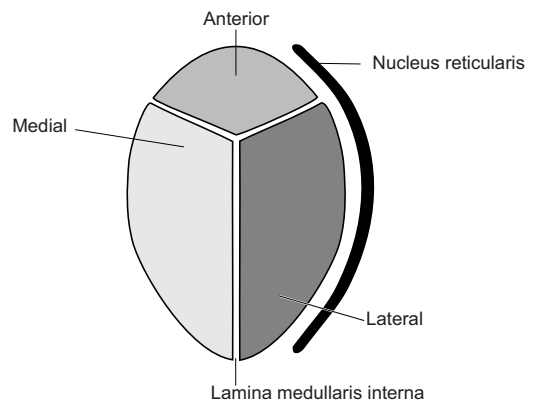


Abb. 2.20 Die Grundaufteilung des Thalamus in einen lateralen (senso-motorischen), medialen und anterioren Bereich entsprechend des Verlaufs der Lamina medullaris interna (nach England & Wakely, 1991).

Schmerz und Geruch), weswegen sie heute meist einer Zweiteilung Platz gemacht hat. Eine Dreiteilung lässt sich allerdings weiterhin durch die anatomischen Gegebenheiten rechtfertigen, nämlich dadurch, dass eine Faserschicht – die Lamina medullaris interna – den Thalamus so

durchschneidet, dass man in eine laterale (sensorische und motorische), eine mediale und eine anteriore Kerngruppe unterteilen kann (Abb. 2.20).

Die meisten Thalamuskern schalten auf den Cortex auf, wobei die diffus projizierenden meist

Tabelle 2.2. Grundeinteilung thalamischer Kerne hinsichtlich ihrer Verbindungen und Funktionen

Kerne	Afferenzen*	Efferenzen	Funktionen
Anteriore Kerne			
Nucleus anterior (eigentlich mehrere Einzelkerne)	Mammillarkörper	Gyrus cinguli	limbisch (= motivational, emotional, Gedächtnis)
Laterale Kerne			
Nucleus ventralis anterior	Globus pallidus	prämotorischer Cortex	motorisch
Nucleus ventralis lateralis	Nucleus dentatus des Kleinhirns	motorischer und prämotorischer Cortex	motorisch
Nucleus lateralis dorsalis	Gyrus cinguli	Gyrus cinguli	emotional
Nucleus lateralis posterior	parietaler Cortex	parietaler Cortex	sensorisch-integrativ
Nucleus ventralis posterior lateralis	somatosensorische Bahnen des Rückenmarks	somatosensorischer Cortex	somatosensorischer Cortex (Körperrepräsentation)
Nucleus ventralis posterior medialis	sensorischer Kern des Nervus trigeminus	somatosensorischer und gustatorischer Cortex	somatosensorisch, gustatorisch (Gesicht)
Nucleus geniculatus lateralis	Retina	primärer visueller Cortex	Sehfunktion
Nucleus geniculatus medialis	Colliculus inferior	primärer auditiver Cortex	Hörfunktion
Nucleus pulvinaris	Colliculus superior; temporal, parietaler, occipitaler Cortex	temporal, parietaler, occipitaler Cortex	sensorisch-integrativ
Medialer Kern**			
Nucleus medialis dorsalis	Amygdala, Hypothalamus, Tuberculum olfactorium	präfrontaler Cortex (+ temporal Pol)	limbisch
Diffus projizierende Kerne			
Mittellinienkerne	Formatio reticularis, Hypothalamus	Basales Vorderhirn	limbisch
Intralaminare, centro-mediane und centrolaterale Kerne	Cortex, Formatio reticularis, Globus pallidus, Rückenmark	Basalganglien, Cortex	verschiedenartige
Nucleus reticularis thalami	Cortex, Thalamus, Hirnstamm	Thalamuskern	Modulierung thalamischer Aktivität

* Nicht berücksichtigt ist, dass die spezifischen Thalamuskern in der Regel reziprok mit ihren corticalen Aufschaltfeldern verbunden sind.

** Es wäre durchaus möglich, diesen Kern in eine Reihe von Teilkernen aufzuteilen (z. B. Hassler, 1982), was auch seinen vielfältigen Funktionen gerecht würde (mit olfaktorischer Projektion und Aufschaltung in das frontale Augenfeld z. B. sensorisch und motorisch). Die Tabelle wurde z. T. in Anlehnung an Tabelle 20-1 von Kandel, Schwartz und Jessell (1991) gestaltet.

die erste Cortexschicht erreichen und die der anderen individuell zugeordnete, spezifische Ziele haben, weswegen sie auch spezifische Thalamuskern (oder Relay-Kerne) genannt werden (diese erreichen dann im Regelfall die vierte Cortexschicht) (Tab. 2.2). Wegen dieser Verbindungen spricht man vom Thalamus als dem Tor zum Cortex, obwohl die meisten Verbindungen reziprok sind, also von spezifischen Cortexregionen auch wieder zurück zu einem thalamischen Kern führen. Viele der Kerne haben ihre Bezeichnung auf Grund ihrer Lage erhalten, und grundsätzlich findet sich auch hier eine topographische Zuordnung in der Weise, dass anteriore Kerne mit anterioren Cortexarealen und posteriore mit posterioren verbunden sind.

Ähnlich dem Thalamus enthält der Hypothalamus eine Vielzahl von Kernen, die zum Teil nach ihrer Lage benannt wurden und in wenigen Fällen deswegen auch die gleiche Namensbezeichnung wie thalamische Kerne tragen, weswegen man im Zweifel immer noch ‚thalami‘ oder ‚hypothalami‘ an den Namen anfügen sollte (z.B. Nucleus dorsalis medialis hypothalami).

Hypothalamische Kerne regeln motivationale und emotionale Verhaltensweisen, sind eingebunden in Funktionen des autonomen Nervensystems, regulieren die Biorhythmik und (in Interaktion mit der Hypophyse) den Hormonhaushalt von Körper und Hirn.

2.4.4 Das limbische System

Einfach strukturierte Lehrbücher behandeln das **limbische System** innerhalb des Cortex. Tatsächlich gibt es telencephale, diencephale und sogar mesencephale Anteile. Primär von Bedeutung sind die telencephalen und diencephalen (Markowitsch, 1998). Das limbische System ist eine seit über einem Jahrhundert verankerte Bezeichnung, die ein wechselhaftes Auf und Ab hatte, aber immerhin den Titel mehrerer Übersichtswerke bildete und sich als sinnvoll zur Charakterisierung bestimmter Hirnbereiche erwies. Die zum limbischen System gezählten Strukturen sind in Abbildung 2.21 veranschaulicht.

Zentral ist, dass emotionale und motivationale Funktionen am direktesten durch Strukturen des

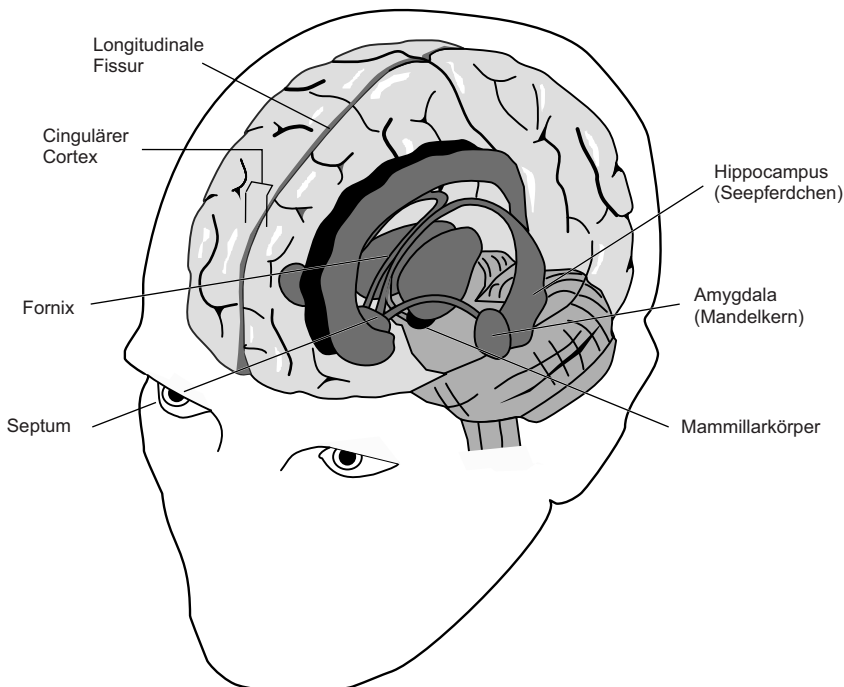


Abb. 2.21 Die Strukturen des limbischen Systems.

limbischen Systems repräsentiert sind und dass darüber hinaus Strukturen des limbischen Systems zentral an der Übertragung von Information vom Kurzzeit- ins Langzeitgedächtnis beteiligt sind.

Zwei Schaltkreise müssen hier Erwähnung finden, die zusammen betrachtet auch schon fast alle der wesentlichen limbischen Hirnregionen ausmachen: Der Papez'sche Schaltkreis, der ausgehend von der hippocampalen Formation über den Fornix in die Mammillarkörper verläuft, von dort über den mammillothalamischen Trakt (Tractus Vicq d'Azyr) in den anterioren Thalamus, von dort entweder direkt zurück führt, und zwar in das Subiculum als Teil der hippocampalen Formation (Irle & Markowitsch, 1982) oder indirekt über cingulären Cortex und Cingulum in die hippocampale Formation. Dieser Schaltkreis wird als essentiell für die Übertragung von Information in das Langzeitgedächtnis betrachtet.

Der zweite Schaltkreis liefert die emotionale Bewertung aufgenommener Information und entscheidet damit deren Wertigkeit für eine Übertragung ins Langzeitgedächtnis; er heißt basolateral limbischer Kreis (Sarter & Markowitsch, 1985) und enthält die Amygdala, den mediodorsalen Thalamuskern und mediale Anteile des Stirnhirns (Areal subcallosa) als seine drei Komponenten. Auf diese beiden Schaltkreise wird in Kapitel 15 nochmals näher eingegangen.

Amnesien (Gedächtnisstörungen) treten häufig nach limbischen Schäden auf (vgl. Kap. 15), wobei massive und anhaltende Amnesien in der Regel eine symmetrische bilaterale Schädigung einzelner Strukturen voraussetzen. Die Unterteilung in medial diencephale Amnesien (Schäden im Bereich der mediodorsalen und anterioren Thalamuskern und umliegender Faserstrukturen), mediale Schläfenlappenamnesien (Schäden im Umfeld der hippocampalen Formation) und basale Vorderhirnamnesien ist mehr an den Regionen als an inhaltlichen Unterscheidungskriterien orientiert, was aber an mangelnden Forschungsergebnissen zur Differenzierbarkeit liegen mag (Markowitsch, 1998). Innerhalb des medialen Temporallappenbereichs nimmt die Amygdala offensichtlich eine Sonderstellung ein, da sie vor allem die emotionale Bewertung eintreffender und einzuspeichernder Informationen vornimmt.

2.4.5 Das Mittelhirn (Mesencephalon)

Das **Mesencephalon** (Mittelhirn) enthält – vereinfacht gesagt – dorsal das **Tectum** und ventral das **Tegmentum**. Das Tegmentum besteht aus vielen Faserstrukturen und Kernen, wie z. B. der **Substantia nigra** (schwarze Substanz), dem für die Motorik bedeutenden Nucleus ruber (roter Kern) und das u. a. für die Schmerz-wahrnehmung bedeutende periaquäduktale Grau.

Die Bezeichnung Tectum bezieht sich eigentlich auf die Gehirne von Nichtsäugern, die hier ihr „oberstes“ Sehzentrum haben. Bei Säugern sitzt hier die Vierhügelplatte (= Corpora quadrigemina) mit den superioren (= oberen) und inferioren (= unteren) Colliculi (Abb. 2.22). Die superioren Colliculi bestehen aus mehreren Neuronenschichten, von denen die oberen reine Sehfunktion haben und primär für Bewegungssehen („Wo“-System des Sehens) zuständig sind (das „Was“-System sitzt im Occipitalcortex) (Ungerleider & Haxby, 1994). Die tieferen Schichten sind multimodal und integrieren taktile, auditive und visuelle Infor-

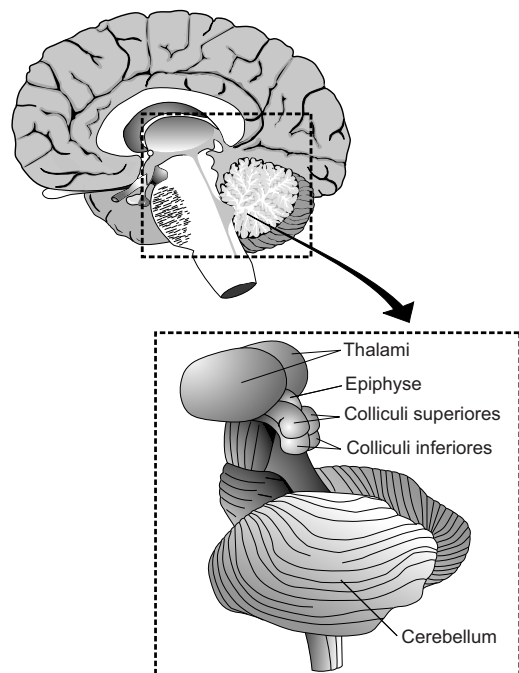


Abb. 2.22 Das Tectum als Teil des Mesencephalons. Dargestellt sind die superioren und inferioren Colliculi sowie die Epiphyse (auch Epithalamus genannt).

mation, die auch wieder vor allem der schnellen Orientierung im Raum dient. Die inferioren Colliculi sind reine Hörkerne, die Information in den Thalamus weiterschalten.

Im ventralen Mesencephalon befinden sich **dopaminerge Kerne** (d.h. Kerne, die Dopamin als Botenstoff verwenden), von denen die ventrale tegmentale Area rein dopaminerg ist, während von der Substantia nigra nur ein Teilkern (die pars compacta im Gegensatz zur pars reticulata) dopaminerg ist. Die Substantia nigra ist als mesencephales Basalganglion mit dem Nucleus caudatus im Vorderhirn verbunden.

2.4.6 Die Brücke und das Kleinhirn (Metencephalon)

Der metencephale Hirnbereich unterteilt sich in den **Pons** (ventrale Brückenregion) und das dorsal mit ihr verbundene **Cerebellum** (Kleinhirn), die mit der **Medulla oblongata** (verlängertes Rückenmark) zum Nachhirn gehören. Der Pons enthält vor allem Fasermassen des Hirnstamms, aber auch eine Reihe von Kernstrukturen, die die verschiedenartigsten Funktionen von Schlaf und Motorik regulieren. Das mit ihm verbundene Kleinhirn wird am häufigsten mit Motorik- und Gleichgewichtsfunktionen in Zusammenhang gebracht (Koordination, Muskeltonus), steuert aber ebenfalls noch eine Reihe weiterer Verhaltensaussäuerungen bis hin zu (prozeduralen) Lern- und Gedächtnisvorgängen. Auch sehr exakte zeitliche Steuerungsmechanismen sind an Kleinhirnbereiche gebunden. Das Cerebellum lässt sich unterteilen in die Kleinhirnrinde – mit dem Wurm (vermis) in der Mitte und den lateralen Kleinhirnhemisphären – und in vier Kerne – die Nuclei dentatus, globosus, fastigii und emboliformis. (Neuerdings wird von einzelnen Forschern sogar eine Verbindung zwischen Bewusstsein und dem Nucleus neodentatus, einem nur beim Menschen existenten Teilkern des Nucleus dentatus, hergestellt.)

2.4.7 Das verlängerte Rückenmark (Myelencephalon)

Das Myelencephalon enthält weitere lebenswichtige Kerne sowie einen Großteil der Formatio reticularis, die sich zum Mesencephalon (bzw. sogar bis zum Diencephalon) erstreckt

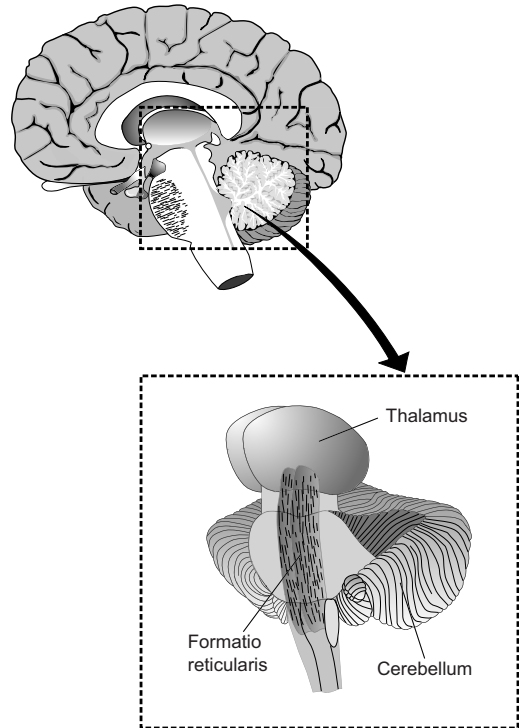


Abb. 2.23 Die Lage der Formatio reticularis. Deutlich zu erkennen ist, dass sich die Neurone der Formatio reticularis von der Medulla oblongata bis hin zum Mesencephalon erstrecken.

(Abb. 2.23) und aus einer Vielzahl von Kernen unterschiedlicher Größe besteht. Ihren Namen erhielt sie auf Grund der vielfältigen Verflechtungen der Kerne untereinander und der Verzweigung einzelner Neurone, die oft über mehrere Hirnabschnitte reichen (Abb. 2.24).

Meist unterteilt man die Formatio reticularis in drei Zonen, eine mediane oder paramediane mit den Raphé-Kernen, eine mediale mit vor allem großen Neuronen (Nucleus reticularis gigantocellularis) und eine laterale mit eher kleinen Zellen, die vor allem sensorisch-assoziative Funktionen haben. Kerngruppen, deren Neurone einen bestimmten Transmitter haben, finden sich vor allem auf dieser und der darüber liegenden metencephalen Ebene (z.B. Raphé-Kerne, die Serotonin produzieren, Locus coeruleus, der Norepinephrin produziert). Die Kontrolle von Atmung, Kreislauf, Schluck- und Erbrechenvorgängen und anderen einfachen motorischen Reflexen findet sich hier, ebenso wie die von Schlaf-Wach-Vorgängen.

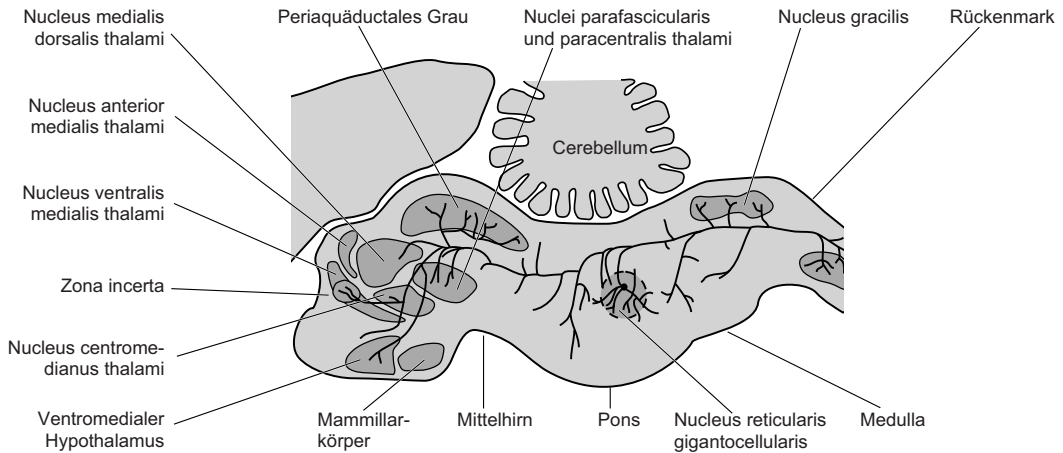


Abb. 2.24 Beispiel eines verzweigten, sich durch mehrere Hirnbereiche ziehenden Neurons der Formatio reticularis (modifiziert nach Abb. 12 von Scheibel & Scheibel, 1958).

2.5 Bedeutung der funktionellen Neuroanatomie

So, wie der Aufbau eines Computers seine Arbeitsweise festlegt, bestimmt der Aufbau des Gehirns die Steuerung unseres Verhaltens. Der anatomische Laie verfällt angesichts der Vielfalt hirnanatomischer Verbindungen leicht auf die Aussage, es sei im Gehirn ja ohnehin Alles mit Allem verbunden, weswegen eine genaue Kenntnis von Strukturen und Verbindungen obsolet sei. Tatsächlich finden sich die Dipole – ganzheitlich-gestaltartig-holographische Sichtweise gegenüber mosaikartig detailliert – seit den Anfängen der Hirnforschung (Markowitsch, 1992b) und haben seit dieser Zeit auch zu Kontroversen geführt, die vor allem durch Untersuchungsgegenstand (z.B. Eidechse oder Mensch; vgl. Abb. 2.13) und Untersuchungsmethodik (umgrenzte Läsion gegenüber EEG oder funktioneller Bildgebung) bedingt waren.

So, wie keine Hirnregion isoliert für sich arbeitet, ist umgekehrt auch keine Gleichwertigkeit zwischen den Hirnregionen gegeben (man denke nur an die Cochlea, die Hörschnecke, als Teil des Gehirns). Stattdessen ist eine Systematik nach den Verschaltungsprinzipien von Konvergenz und Divergenz erkennbar, die sowohl serielle wie parallele Komponenten der Informationsverarbeitung enthält. Schon früh haben deswegen Forscher wie John Hughlings Jackson (s. Markowitsch, 1992b) Hierarchieebe-

nen postuliert, die gleichzeitig unterschiedliche Komplexitätsstufen der Verarbeitung repräsentierten. Das Säugetiergehirn spiegelt diese Hierarchieebenen wider, wie das oben angeführte Beispiel des Tectums gegenüber dem visuellen Cortex zeigt. Entsprechend kann man sich Modelle und Möglichkeiten neuraler Reorganisation nach Hirnschäden vorstellen, die abgestuft Möglichkeiten des Erhalts oder der Wiedergewinnung von Leistungen darstellen.

Die Kenntnis von Verschaltungswegen und benachbarten Cortex- und Kernregionen ermöglicht auch, die funktionalen Auswirkungen isolierter Hirnschäden vorherzusagen zu können und deutet an, wo am ehesten Kompensationsmöglichkeiten und Chancen für ein ‚Hirnfunktionstraining‘ bestehen. Auf diese Weise macht die funktionelle Neuroanatomie die Grundlagen und Gesetzmäßigkeiten deutlich, nach denen unser Verhalten abläuft und auf denen unser psychisches Geschehen basiert.

Das Begreifen neuroanatomischer Zusammenhänge führt auch zu einem Verständnis dafür, dass gerade die komplexesten Funktionen sowohl durch phylogenetisch alte, „tiefliegende“ als auch durch die phylogenetisch jüngsten Hirnstrukturen kontrolliert werden – das Bewusstsein ist hierfür Paradebeispiel (Markowitsch, 1998). Aufmerksamkeit und Konzentrationsfähigkeit stellen weitere Beispiele dar, die zeigen, dass sowohl Anteile der Formatio reticularis des Hirnstamms als auch Teile des Stirnhirns hier zusammenwirken.

Gehirn und Verhalten

Ein Grundkurs der physiologischen Psychologie

Pritzel, M.; Brand, M.; Markowitsch, H.J.

2003, XVI, 568 S., Softcover

ISBN: 978-3-8274-2339-9