

Inhaltsverzeichnis

Teil I Grundlagen

1	Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft der Neurowissenschaft	3
	Einführung	4
	Die Ursprünge der Neurowissenschaft	4
	Vorstellungen vom Gehirn in der griechischen Antike	5
	Vorstellungen vom Gehirn im Römischen Reich	5
	Vorstellungen vom Gehirn von der Renaissance bis in das 19. Jahrhundert	6
	Vorstellungen vom Gehirn im 19. Jahrhundert	7
	Neurowissenschaft heute	13
	Ebenen der Analyse	13
	Neurowissenschaftler	14
	Das wissenschaftliche Vorgehen	15
	Die Verwendung von Versuchstieren in der neurowissenschaftlichen Forschung	16
	Die Kosten der Unwissenheit: Erkrankungen des Nervensystems	19
	Abschließende Bemerkungen	21
	Wiederholungsfragen	21
	Literatur	22
2	Neuronen und Gliazellen	25
	Einführung	26
	Die Neuronendoktrin	26
	Die Golgi-Färbung	27
	Der Beitrag von Cajal	28
	Die Grundstruktur von Neuronen	29
	Das Soma	29
	Die Nervenzellmembran	39
	Das Cytoskelett	41
	Das Axon	42
	Dendriten	47
	Klassifizierung von Neuronen	49
	Klassifizierung aufgrund der neuronalen Struktur	49
	Klassifizierung aufgrund der Genexpression	50
	Gliazellen	50
	Astrocyten	54
	Myelinisierende Gliazellen	54
	Andere nichtneuronale Zellen	55
	Abschließende Bemerkungen	56
	Wiederholungsfragen	56
	Literatur	56

3	Die neuronale Membran im Ruhezustand	59
	Einführung	60
	Das chemische Milieu	61
	Cytosol und Extrazellulärflüssigkeit	61
	Die Phospholipidmembran	63
	Proteine	63
	Die Bewegung von Ionen	68
	Diffusion	68
	Elektrizität	68
	Ionen als Grundlage des Ruhepotenzials	70
	Gleichgewichtspotenziale	71
	Konzentrationsgradienten	75
	Ionenpermeabilitäten im Ruhezustand	76
	Abschließende Bemerkungen	82
	Wiederholungsfragen	82
	Literatur	83
4	Das Aktionspotenzial	85
	Einführung	86
	Eigenschaften des Aktionspotenzials	86
	Verlauf eines Aktionspotenzials	86
	Die Erzeugung des Aktionspotenzials	86
	Die Erzeugung von multiplen Aktionspotenzialen	89
	Das Aktionspotenzial in der Theorie	93
	Ströme und Leitfähigkeiten in der Membran	93
	Ionenströme beim Aktionspotenzial	94
	Das Aktionspotenzial in der Realität	96
	Der spannungsabhängige Natriumkanal	97
	Spannungsabhängige Kaliumkanäle	103
	Zusammenfassung der Begriffe	103
	Fortleitung des Aktionspotenzials	105
	Faktoren, die die Leitungsgeschwindigkeit beeinflussen	107
	Myelin und die saltatorische Erregungsleitung	109
	Aktionspotenziale, Axone und Dendriten	110
	Abschließende Bemerkungen	113
	Wiederholungsfragen	113
	Literatur	114
5	Die synaptische Übertragung	117
	Einführung	118
	Typen von Synapsen	119
	Elektrische Synapsen	119
	Chemische Synapsen	121
	Grundlagen der Signalübertragung an chemischen Synapsen	129
	Neurotransmitter	129
	Synthese und Speicherung von Neurotransmittern	130
	Freisetzung von Neurotransmittern	132
	Rezeptoren und Effektoren von Neurotransmittern	135

	Rückgewinnung und Abbau von Neurotransmittern	139
	Neuropharmakologie	139
	Grundlagen der synaptischen Integration	141
	Die Integration von EPSPs	141
	Eigenschaften der Dendriten und synaptische Integration	142
	Hemmung	145
	Modulation	148
	Abschließende Bemerkungen	149
	Wiederholungsfragen	150
	Literatur	151
6	Neurotransmittersysteme	153
	Einführung	154
	Untersuchung der Neurotransmittersysteme	155
	Lokalisierung von Transmittern	
	und Transmitter-synthetisierenden Enzymen	155
	Untersuchung der Transmitterfreisetzung	158
	Untersuchung der synaptischen Effekte	159
	Untersuchung von Rezeptoren	159
	Die Biochemie der Neurotransmitter	163
	Cholinerge Neuronen	164
	Catecholaminerge Neuronen	165
	Serotonerge Neuronen	168
	Aminoaciderge Neuronen	169
	Andere mutmaßliche Neurotransmitter	
	und interzelluläre Signalmoleküle	170
	Ligandengesteuerte Kanäle	173
	Grundstruktur von ligandengesteuerten Kanälen	173
	Aminosäureabhängige Kanäle	176
	G-Protein-gekoppelte Rezeptoren und Effektoren	179
	Struktur von G-Protein-gekoppelten Rezeptoren	179
	Weite Verbreitung der G-Proteine	180
	G-Protein-gekoppelte Effektorsysteme	182
	Divergenz und Konvergenz in Neurotransmittersystemen	186
	Abschließende Bemerkungen	187
	Wiederholungsfragen	188
	Literatur	188
7	Die Struktur des Nervensystems	191
	Einführung	192
	Organisation des Säugergehirns	192
	Anatomische Bezugspunkte	192
	Das Zentralnervensystem	195
	Das periphere Nervensystem	197
	Die Hirnnerven	197
	Die Hirnhäute	198
	Das Ventrikelsystem	199
	Neue Ansichten des Gehirns	199
	Das Gehirn aus der Entwicklungsperspektive	205
	Die Bildung des Neuralrohres	206
	Die drei primären Hirnbläschen	206

Differenzierung des Vorderhirns	207
Differenzierung des Mittelhirns	212
Differenzierung des Rautenhirns	213
Differenzierung des Rückenmarks	216
Wie alles zusammenpasst	217
Besondere Merkmale des menschlichen ZNS	218
Ein Atlas der Großhirnrinde	221
Die Areale des Neocortex	223
Abschließende Bemerkungen	229
Wiederholungsfragen	229
Literatur	229
Anhang	231
Bildatlas der menschlichen Neuroanatomie	231
Anatomie der Gehirnoberfläche	232
Anatomie des Gehirns in Querschnitten	243
Rückenmark	252
Vegetatives Nervensystem	256
Hirnnerven	258
Blutversorgung des Gehirns	260
Selbsttest	262

Teil II Sensorische und motorische Systeme

8 Die chemischen Sinne	277
Einführung	278
Geschmack	278
Die Grundgeschmacksrichtungen	279
Die Geschmacksorgane	281
Geschmacksrezeptorzellen	281
Mechanismen der Geschmackstransduktion	283
Zentrale Geschmacksbahnen	288
Die neuronale Codierung des Geschmacks	288
Geruch	291
Die Geruchsorgane	292
Geruchsrezeptorzellen	293
Die zentralen Geruchsnervenbahnen	297
Räumliche und zeitliche Abbildung der Geruchsinformationen	301
Abschließende Bemerkungen	305
Wiederholungsfragen	306
Literatur	306
9 Das Auge	309
Einführung	310
Eigenschaften des Lichts	311
Licht	311
Optik	312
Der Aufbau des Auges	312
Anatomie des Auges im Überblick	313
Betrachtung des Augenhintergrunds	313
Horizontalschnitt durch das Auge	315

Bildentstehung im Auge	316
Brechung durch die Cornea	317
Akkommodation durch die Linse	318
Der Pupillenreflex	319
Das Gesichtsfeld	319
Die Sehschärfe	319
Mikroskopische Anatomie der Netzhaut	321
Der Schichtenaufbau der Netzhaut	322
Struktur der Photorezeptoren	323
Lokale Unterschiede beim Aufbau der Netzhaut	324
Phototransduktion	327
Phototransduktion in den Stäbchen	327
Phototransduktion in den Zapfen	331
Hell-Dunkel-Adaptation	333
Informationsverarbeitung in der Netzhaut	336
Das rezeptive Feld	336
Rezeptive Felder der Bipolarzellen	338
Rezeptive Felder der Ganglienzellen	340
Photosensitive Ganglienzellen	343
Parallele Reizverarbeitung	345
Abschließende Bemerkungen	345
Wiederholungsfragen	346
Literatur	346
10 Das zentrale visuelle System	349
Einführung	350
Die retinofugale Projektion	351
Sehnerv, Sehnervenkreuzung und Tractus opticus	351
Die linke und rechte Gesichtsfeldhälfte	352
Projektionsgebiete der Sehbahn	353
Das Corpus geniculatum laterale	356
Segregation der Eingänge von Auge und Ganglienzelltyp	356
Rezeptive Felder	358
Nichtretinale Eingänge zum CGL	359
Anatomie der primären Sehrinde	359
Retinotopie	360
Schichtenaufbau der primären Sehrinde	362
Afferenzen und Efferenzen der primären Sehrinde	362
Cytochromoxidase-Blobs	365
Physiologie der primären Sehrinde	365
Rezeptive Felder	365
Parallele Verarbeitungspfade und cortikale Module	372
Jenseits der primären Sehrinde	374
Der dorsale Pfad	375
Der ventrale Pfad	377
Von der Einzelzelle zur Wahrnehmung	381
Hierarchie rezeptiver Felder und Wahrnehmung	381
Parallelverarbeitung und Wahrnehmung	383
Abschließende Bemerkungen	385
Wiederholungsfragen	385
Literatur	386

11 Das auditorische und das vestibuläre System	389
Einführung	390
Das Wesen des Schalls	390
Bau des auditorischen Systems	393
Das Mittelohr	394
Die Bestandteile des Mittelohrs	394
Verstärkung des Schalldrucks durch die Gehörknöchelchen	395
Der Stapediusreflex	396
Das Innenohr	397
Anatomie der Cochlea	397
Physiologie der Cochlea	398
Zentrale auditorische Verarbeitung	409
Anatomie der Hörbahn	409
Antwortigenschaften von Neuronen der Hörbahn	409
Codierung von Schalldruck und Schallfrequenz	411
Reizintensität	411
Reizfrequenz, Tonotopie und Phasenkopplung	411
Mechanismen der Schalllokalisierung	414
Schalllokalisierung in der Horizontalebene	414
Schalllokalisierung in der Vertikalebene	417
Der auditorische Cortex	420
Neuronale Antwortigenschaften	420
Auswirkungen von Läsionen im auditorischen Cortex	421
Das vestibuläre System	424
Das vestibuläre Labyrinth	424
Die Maculaorgane	424
Die Bogengänge	427
Zentrale vestibuläre Bahnen und vestibuläre Reflexe	429
Pathologie des Vestibularapparats	431
Abschließende Bemerkungen	432
Wiederholungsfragen	433
Literatur	433
12 Das somatosensorische System	437
Einführung	438
Tastsinn	438
Mechanorezeptoren der Haut	439
Primär afferente Nervenfasern	444
Das Rückenmark	446
Die Hinterstrangbahn	449
Die trigeminale Bahn	451
Somatosensorischer Cortex	453
Schmerz	460
Nozizeptoren und die Transduktion schmerzhafter Reize	461
Juckreiz	465
Primäre Afferenzen und spinale Mechanismen	466
Aufsteigende Schmerzbahnen	466
Regulation der Schmerzempfindung	470
Temperatur	474
Thermorezeptoren	474
Die Temperaturbahn	476

Abschließende Bemerkungen	477
Wiederholungsfragen	477
Literatur	478
13 Spinale Kontrolle der Motorik	481
Einführung	482
Das Skelettmuskelsystem	482
Das spinale Motoneuron	485
Die segmentale Organisation der spinalen Motoneuronen	485
α -Motoneuronen	487
Typen motorischer Einheiten	489
Elektromechanische Kopplung	493
Die Struktur der Muskelfasern	493
Molekulare Grundlagen der Muskelkontraktion	496
Spinale Kontrolle motorischer Einheiten	499
Propriozeption durch Muskelspindeln	499
γ -Motoneuronen	502
Propriozeption durch die Golgi-Sehnenorgane	506
Spinale Interneuronen	507
Erzeugung spinaler Motorprogramme zum Gehen	510
Abschließende Bemerkungen	513
Wiederholungsfragen	513
Literatur	513
14 Bewegungskontrolle durch das Gehirn	517
Einführung	518
Absteigende Rückenmarksbahnen	520
Die lateralen Bahnen	520
Die ventromedialen Bahnen	522
Cortikale Bewegungsplanung	526
Motorcortex	526
Beiträge von Parietal- und Präfrontalcortex	528
Neuronale Korrelate der Bewegungsplanung	529
Spiegelneuronen	530
Die Basalganglien	533
Anatomie der Basalganglien	533
Direkte und indirekte Pfade durch die Basalganglien	534
Auslösung von Bewegung durch den primären Motorcortex	541
Ein- und Ausgänge von M1	541
Codierung von Bewegung in M1	541
Das Kleinhirn	547
Anatomie des Kleinhirns	547
Motorische Schleife durch das laterale Kleinhirn	549
Abschließende Bemerkungen	552
Wiederholungsfragen	553
Literatur	553

Teil III Gehirn und Verhalten

15	Neurovegetative und modulatorische Systeme	559
	Einführung	560
	Der neurosekretorische Hypothalamus	562
	Eine Übersicht über den Hypothalamus	562
	Zur Hypophyse hinführende Bahnen	563
	Das vegetative Nervensystem	570
	Vegetative Schaltkreise	570
	Neurotransmitter und Pharmakologie	575
	Diffuse modulatorische Systeme	577
	Anatomie und Funktionen	577
	Pharmakologische Beeinflussung modulatorischer Systeme	583
	Abschließende Bemerkungen	586
	Wiederholungsfragen	587
	Literatur	588
16	Motivation	591
	Einführung	592
	Hypothalamus, Homöostase und motiviertes Verhalten	592
	Langzeitregulierung der Nahrungsaufnahme	593
	Energiegleichgewicht	594
	Hormonelle und hypothalamische Regulierung von Körperfett und Nahrungsaufnahme	594
	Kurzzeitregulierung der Nahrungsaufnahme	601
	Appetit, Essen, Verdauung und Sättigung	602
	Warum essen wir?	606
	Verstärkung und Belohnung	606
	Dopamin und Motivation	608
	Serotonin, Nahrung und Stimmung	611
	Andere motivierte Verhaltensweisen	613
	Trinken	613
	Temperaturregulation	616
	Abschließende Bemerkungen	617
	Wiederholungsfragen	618
	Literatur	618
17	Männliches und weibliches Gehirn	621
	Einführung	622
	Das Geschlecht	622
	Genetische Grundlagen des Geschlechts	623
	Geschlechtliche Entwicklung und Differenzierung	625
	Hormonelle Kontrolle des Geschlechts	627
	Die wichtigsten männlichen und weiblichen Hormone	627
	Regulation der Sexualhormone durch Hypophyse und Hypothalamus	628
	Neuronale Grundlagen des Sexualverhaltens	630
	Geschlechtsorgane und ihre Steuerung	630
	Paarungsstrategien von Säugetieren	633

Neurochemie des Fortpflanzungsverhaltens	634
Liebe, Bindung und das menschliche Gehirn	638
Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Gehirnen	639
Neuroanatomische Geschlechtsunterschiede	640
Kognitive Geschlechtsunterschiede	642
Sexualhormone, Gehirn und Verhalten	643
Direkte genetische Effekte auf Verhalten und geschlechtliche Differenzierung des Gehirns	649
Aktivierende Wirkungen der Sexualhormone	651
Sexuelle Orientierung	656
Abschließende Bemerkungen	657
Wiederholungsfragen	658
Literatur	658
18 Neuronale Mechanismen der Emotion	663
Einführung	664
Frühe Emotionstheorien	664
Die James-Lange-Theorie	664
Die Cannon-Bard-Theorie	665
Unbewusste Emotionen und ihre Folgen	667
Das Konzept des limbischen Systems	669
Brocas Lobus limbicus	670
Der Papez-Kreis	670
Probleme mit dem Konzept eines einzelnen Emotionssystems	673
Emotionstheorien und neuronale Repräsentationen	674
Theorien der Basisemotionen	674
Dimensionale Emotionstheorien	675
Was ist eine Emotion?	678
Furcht und die Amygdala	678
Das Klüver-Bucy-Syndrom	678
Anatomie der Amygdala	679
Auswirkungen von Stimulation und Läsionen der Amygdala	679
Schaltkreis für gelernte Angst	681
Wut und Aggression	683
Amygdala und Aggression	683
Andere Hirnstrukturen, die bei Wut und Aggression eine Rolle spielen	686
Serotonin und die Regulierung von Wut und Aggression	688
Abschließende Bemerkungen	690
Wiederholungsfragen	691
Literatur	691
19 Gehirnrhythmen und Schlaf	695
Einführung	696
Das Elektroenzephalogramm	696
Aufzeichnung von Hirnstromwellen	697
EEG-Rhythmen	702
Mechanismen und Funktion von Gehirnrhythmen	704
Epileptische Krampfanfälle	706
Schlaf	709
Funktionelle Zustände des Gehirns	709
Der Schlafzyklus	711

Warum schlafen wir?	714
Funktionen von Träumen und REM-Schlaf	715
Neuronale Mechanismen des Schlafes	717
Circadiane Rhythmen	726
Biologische Uhren	726
Der suprachiasmatische Kern: eine Gehirnuhr	729
SCN-Mechanismen	732
Abschließende Bemerkungen	735
Wiederholungsfragen	735
Literatur	736
20 Sprache	741
Einführung	742
Was ist Sprache?	742
Laut- und Spracherzeugung beim Menschen	743
Sprache bei Tieren	744
Spracherwerb	746
Gene, die für Sprache eine Rolle spielen	748
Die Entdeckung spezialisierter Sprachregionen im Gehirn	750
Broca-Areal und Wernicke-Areal	751
Verschiedene Arten von Aphasie	753
Broca-Aphasie	755
Wernicke-Aphasie	756
Aphasie und das Wernicke-Geschwind-Modell	758
Leitungsaphasie	759
Aphasie bei Zweisprachlern und Gehörlosen	760
Asymmetrische Sprachverarbeitung in den Hirnhemisphären	761
Sprachverarbeitung bei <i>Split-Brain</i> -Patienten	762
Anatomische Asymmetrie und Sprache	765
Sprachstudien mit Hirnstimulation und Bildgebung	767
Wie sich Hirnstimulation auf die Sprache auswirkt	767
Untersuchung der Sprachverarbeitung durch funktionelle Bildgebung	768
Abschließende Bemerkungen	772
Wiederholungsfragen	773
Literatur	773
21 Aufmerksamkeit	777
Einführung	778
Hirnaktivität im Ruhezustand	778
Das <i>Default-Mode-Netzwerk</i> des Gehirns	779
Aufmerksamkeit	782
Aufmerksamkeit und Verhalten	783
Physiologische Effekte der Aufmerksamkeit	787
Schaltkreise zur Steuerung der Aufmerksamkeit	793
Bewusstsein	802
Was ist Bewusstsein?	802
Neuronale Korrelate des Bewusstseins	803
Abschließende Bemerkungen	810
Wiederholungsfragen	810
Literatur	811

22	Psychische Erkrankungen	813
	Einführung	814
	Psychische Erkrankungen und Gehirn	814
	Psychosoziale Ansätze zur Erklärung psychischer Erkrankungen	815
	Biologische Ansätze zur Erklärung psychischer Erkrankungen	815
	Angststörungen	819
	Eine Beschreibung von Angststörungen	819
	Andere Störungen, die sich durch ein erhöhtes Angstniveau auszeichnen	820
	Biologische Grundlagen von Angststörungen	822
	Behandlung von Angststörungen	824
	Affektive Störungen	826
	Beschreibung affektiver Störungen	827
	Biologische Grundlagen affektiver Störungen	828
	Behandlung affektiver Störungen	832
	Schizophrenie	837
	Beschreibung der Schizophrenie	837
	Biologische Grundlagen der Schizophrenie	838
	Behandlung der Schizophrenie	842
	Abschließende Bemerkungen	843
	Wiederholungsfragen	843
	Literatur	844
	Teil IV Das adaptive Gehirn	
23	Die Entstehung neuronaler Schaltkreise	849
	Einführung	850
	Die Entstehung der Neuronen	851
	Zellproliferation	851
	Zellwanderung	855
	Zelldifferenzierung	856
	Differenzierung der Cortexareale	857
	Entstehung von Verbindungen	862
	Das wachsende Axon	863
	Axonale Wegfindung	864
	Synapsenbildung	869
	Elimination von Zellen und Synapsen	870
	Zelltod	870
	Veränderung der synaptischen Kapazität	872
	Aktivitätsabhängige Neuordnung der Synapsen	873
	Segregation der Synapsen	874
	Synaptische Konvergenz	877
	Synaptische Konkurrenz	881
	Modulatorische Einflüsse	881
	Grundlegende Mechanismen der kortikalen Plastizität	882
	Exzitatorische synaptische Übertragung im unausgereiften Sehsystem	883
	Synaptische Langzeitpotenzierung	884
	Synaptische Langzeitdepression	884
	Warum sensible Phasen enden	888
	Abschließende Bemerkungen	889

Wiederholungsfragen	890
Literatur	890
24 Gedächtnissysteme	893
Einführung	894
Arten von Gedächtnis und Amnesie	894
Deklaratives und nichtdeklaratives Gedächtnis	894
Formen des nichtdeklarativen Gedächtnisses	897
Formen des deklarativen Gedächtnisses	899
Amnesie	900
Arbeitsgedächtnis	901
Präfrontaler Cortex und Arbeitsgedächtnis	902
Areal LIP und Arbeitsgedächtnis	904
Deklaratives Gedächtnis	906
Neocortex und deklaratives Gedächtnis	906
Untersuchungen zur Bedeutung des medialen Temporallappens	909
Temporallappenamnesie	912
Gedächtnisfunktionen des Hippocampussystems	917
Gedächtniskonsolidierung und Anlegen von Engrammen	925
Prozedurales Gedächtnis	931
Striatum und prozedurales Gedächtnis bei Nagetieren	932
Gewohnheitslernen bei Mensch und Affe	933
Abschließende Bemerkungen	935
Wiederholungsfragen	936
Literatur	936
25 Molekulare Mechanismen von Lernen und Gedächtnis	939
Einführung	940
Gedächtnisbildung	941
Gedächtnisbildung auf Zellebene	942
Verstärkung von Synapsen	948
Schwächung von Synapsen	954
LTP, LTD und Gedächtnis	960
Synaptische Homöostase	964
Gedächtniskonsolidierung	966
Dauerhaft aktive Proteinkinasen	967
Proteinsynthese und Gedächtniskonsolidierung	968
Abschließende Bemerkungen	973
Wiederholungsfragen	973
Literatur	974
Glossar	977
Sachverzeichnis	1003