

Neuronale Information

H. Völz

Die genetische Information sichert ein Überleben in fester Umgebung, wie es vor allem bei den Pflanzen gegeben ist. Jedoch bei den Tieren mit häufigen Ortswechsel sind zusätzliche Mechanismen erforderlich. Sie müssen eine Anpassung an die jeweilige, sich schnell ändernde Umwelt durch Lernen ermöglichen. Dies erfordert eine *reizabhängige Informationsverarbeitung*. Sie existiert allerdings in Ansätzen auch bei den Pflanzen als Tropismen für Licht, Schwerkraft usw. Besonders deutlich ist dies bei der Mimose ausgeprägt. So werden das (angeborene) *Erbgedächtnis* und das (erworbene) *individuelle Gedächtnis* unterschieden. Ihre Anteile an den unterschiedlichen Verhaltenstypen weist Bild (nächste Seite oben) aus. Eine weitere Einteilung gibt das mittlere Bild bezüglich der relativen Anteile von Taxis, Reflex, Instinkt, Lernen und Denken, gestuft im Sinne der Entwicklungshöhe und grob gegliedert nach Tiergruppen und dem Menschen.

Für diese Entwicklung war es notwendig, die Reizaufnahme und die Reaktion darauf getrennt zu realisieren. So entstanden neuartige spezialisierte Zellen. Besonders typisch ist dafür das *Neuron* als reizbare, reizverarbeitende und reizweiterleitende Zelle. Für die komplexe Reizverarbeitung wurden später viele Neuronen zu *Ganglien* und *Gehirnen* zusammengefaßt. Für die Informationsaufnahme entstanden mit dem Neuron verwandte, hochsensible Sinneszellen, die auf jeweils eine Reizart spezialisiert sind: Licht, Wärme, Kälte, mechanische Einflüsse, Moleküle (Geschmack und Geruch). Außerdem war eine Änderung der Muskelzellen erforderlich. Sie mußten durch entsprechende Reize steuerbar sein. Ähnliches gilt dann auch für die Drüsenzellen. Im weiteren werden hier nur die Neuronen (Nervenzellen) betrachtet. Sie können als hoch spezialisierte biologische Zelle definiert werden, die durch Reizbarkeit und darauf folgender Abgabe von Aktionspotentialen gekennzeichnet sind.

Entwicklung von Gehirnen

Die *Evolution* zu den *Ganglien* und *Gehirnen* verlief recht vielfältig. Sie kann aber heute noch mehr oder weniger gut an heute lebenden (rezensenten) Tieren nachvollzogen werden. Das hängt dann mit der sogenannten (aber auch teilweise umstrittenen) Entwicklungshöhe dieser Tiere zusammen. Hierzu dient Bild (S. 3 oben)

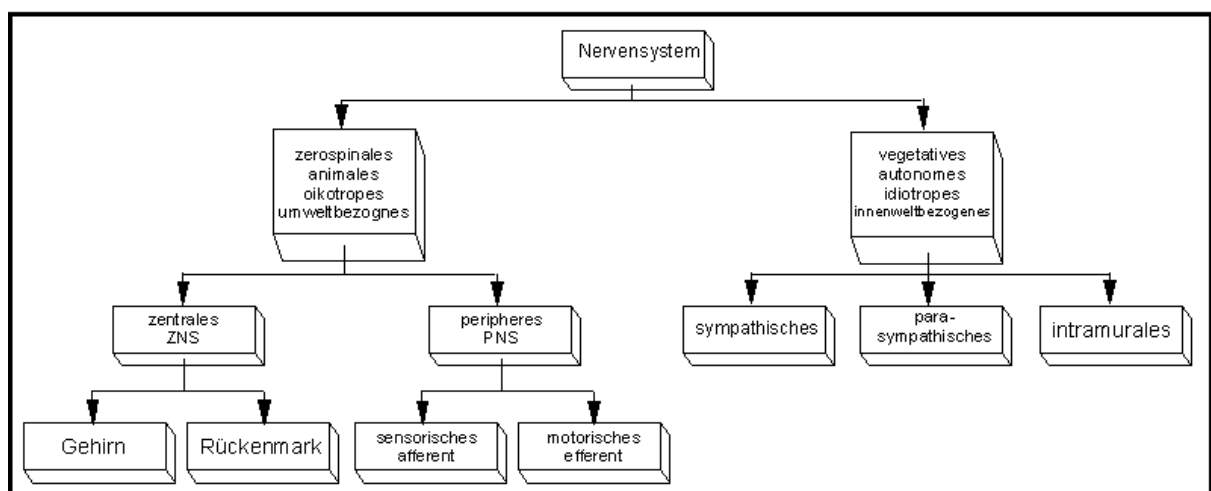
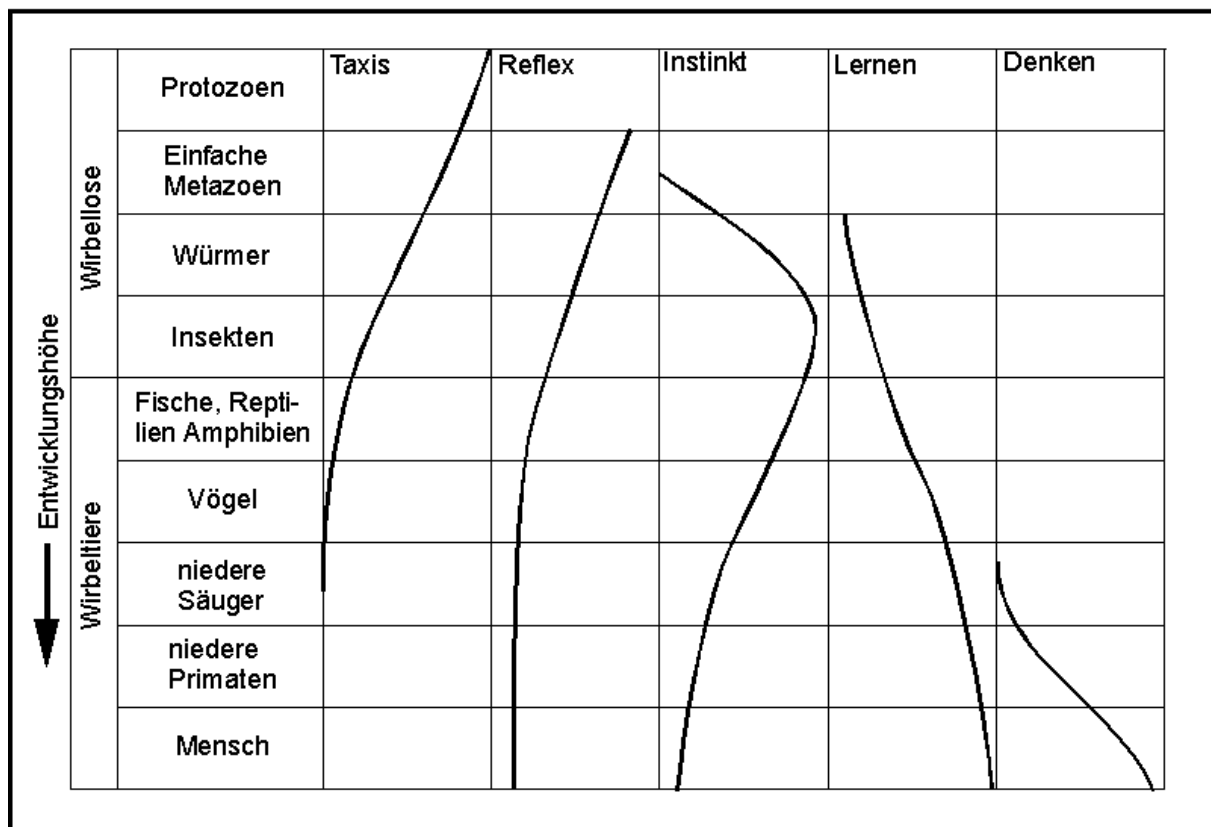
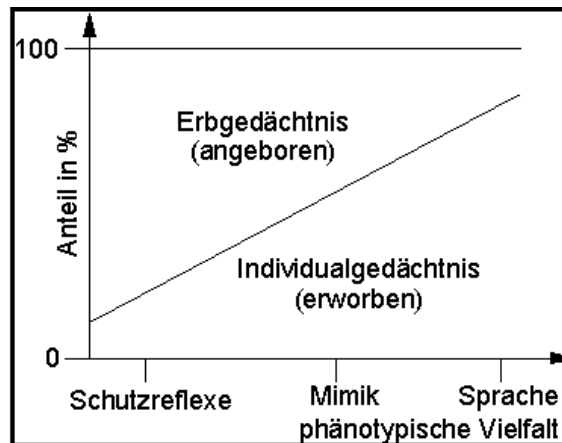
Beim *Polypen* a) sind die schwarz dargestellten Neuronen noch gleichmäßig in seiner Körpersubstanz verteilt. Wird bei ihm eine bestimmte Gegend gereizt, so bewirken die dortigen Neuronen, daß sich die benachbarten Muskelzellen zusammenziehen. Die Abfolge Reiz-Reaktion ist also noch relativ stark ortsgebunden.

Beim *Strudelwurm* b) ist schon deutlich eine *Konzentration* der Neurone zur Mitte und zur Frontseite zu erkennen. Sie verstärkt sich zunächst beim *Fadenwurm* f) und dann weiter bei einer *Planarie* c). Hier wird schon zusätzlich die *Bilateralität* sichtbar. Bei einem *Ringelwurm* d) wird die Ausbildung der Ganglien und das *frontale Gehirn* ganz deutlich. Dies setzt sich in einem weitaus verstärkten Ausmaß bei den *Insekten*, z. B. dem Ruderfußkrebs j), der Schildwanze h) und der Honigbiene g) fort.

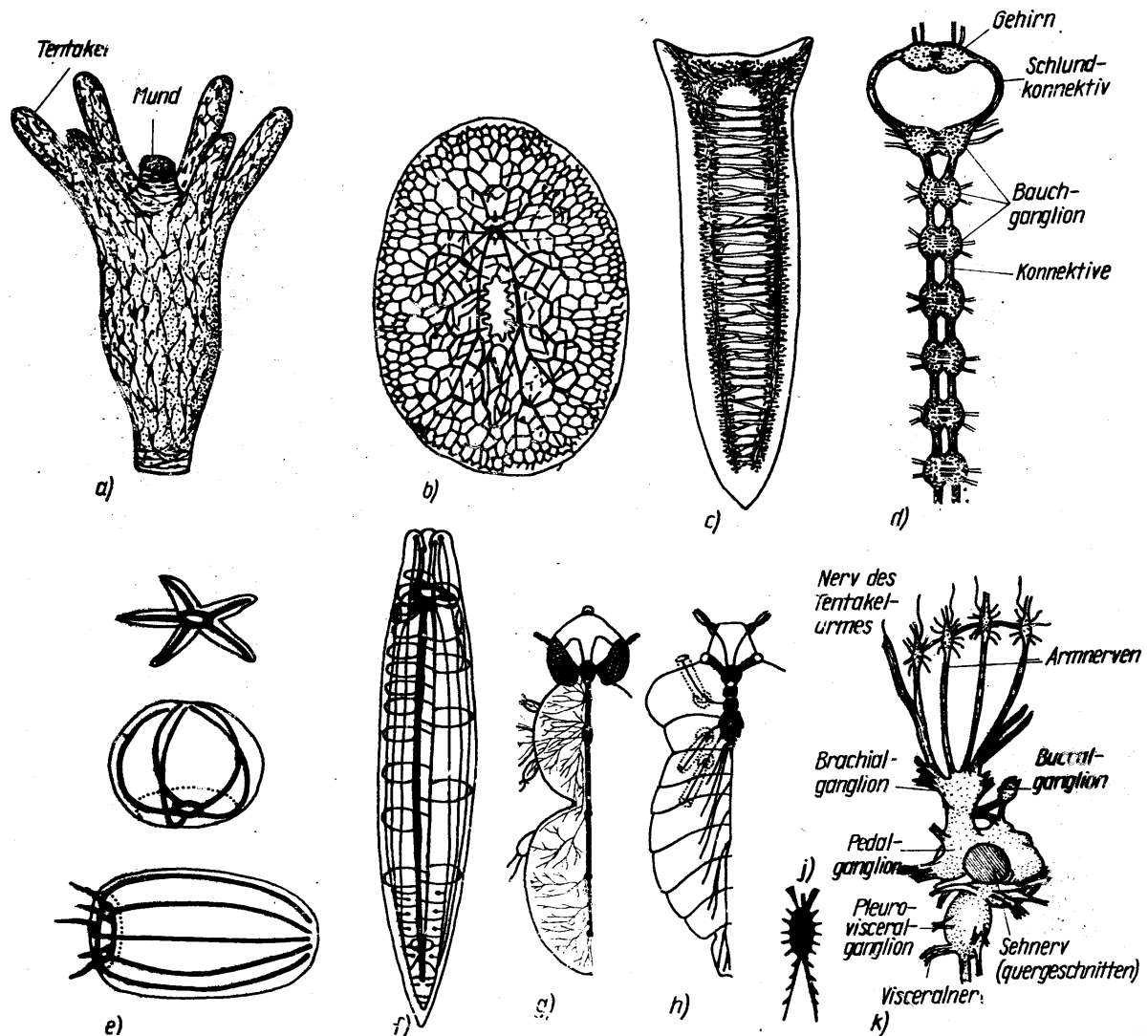
Natürlich gibt es auch Seitenwege bei dieser Entwicklung. Sie betreffen u. a. die *Stachelhäuter* e) (Seestern, Seeigel, Seegurke) und die *Kopf-Füßler* k).

Eine sehr spezifische Entwicklung ist bei der *Wirbeltierreihe* zu erkennen. Neben dem zusätzlichen Schutz durch Rückenwirbel und Kopfknochen erfolgt hier eine immer spezifischer werdende *Strukturierung des Gehirns* in End-, Zwischen-, Mittel-, Klein- und Nachhirn (Bild S. 4). Mit der Höherentwicklung überwuchert das Endhirn schließlich nahezu alle anderen Hirnteile. Etwa von den *Reptilien* an erhält es daher auch den Namen *Großhirn*. Daneben erlangt besonders bei den hochbeweglichen Tieren das *Kleinhirn* immer mehr an Bedeutung. Die anderen Hirnteile müssen aber weiterhin vor allem die elementaren, lebenserhaltenden Funktionen bewältigen. Ohne sie wären auch wir nicht lebensfähig!

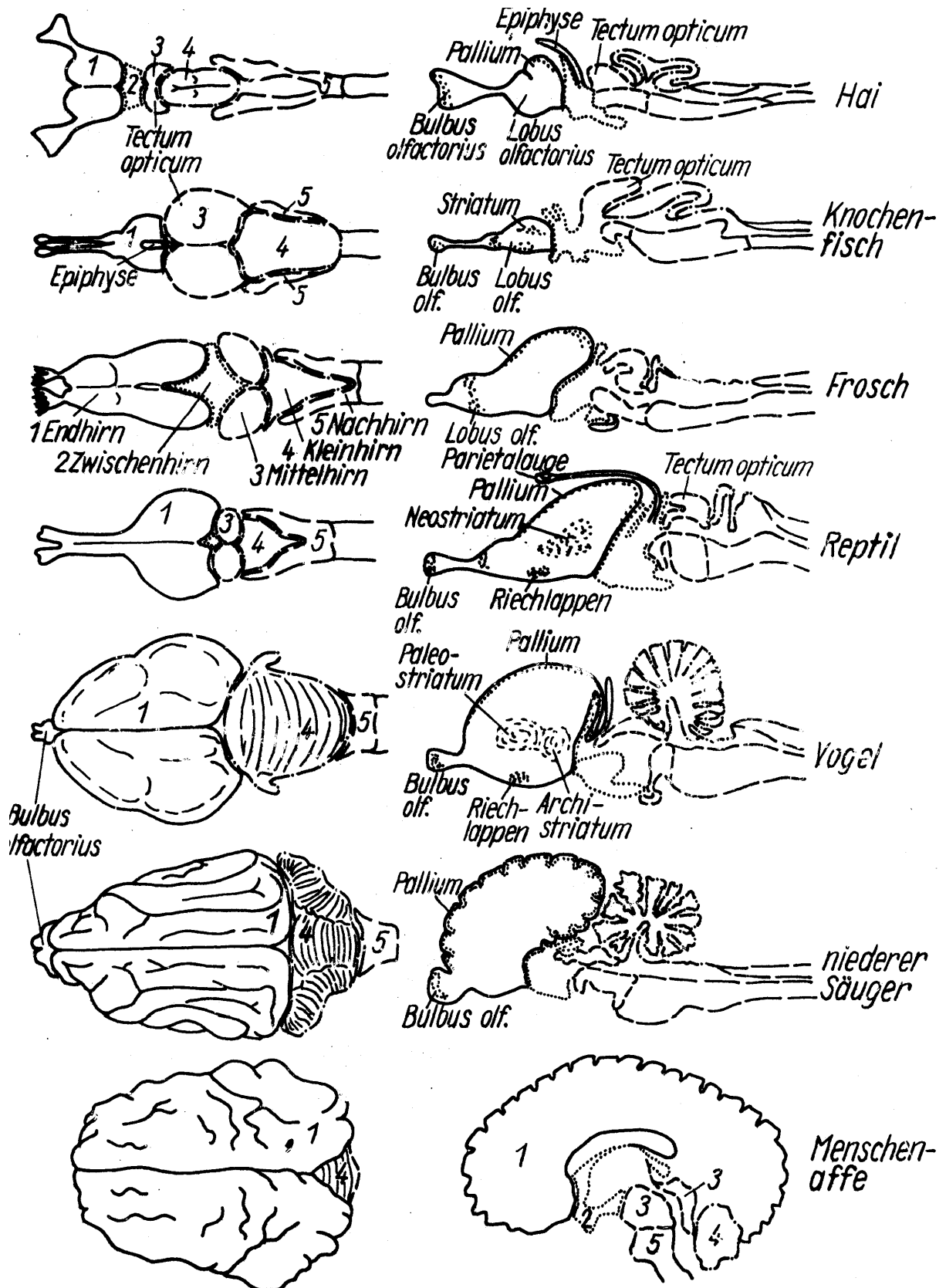
Die folgende Tabelle gibt für einige ausgewählte Arten die Neuronenzahlen der Gehirne an.



verhätt.odr h. völz 6.2.94



Tierart	Neuronenzahl
Hohltier	100
Fadenwurm	162
Plattwürmer	400
Regenwurm	50 000
Biene	100 000
Stubenfliege (wahrscheinlich zu groß)	1 000 000
Tintenfisch	100 000 000
Eidechse	1 700 000
Frösche	5 000 000
Igel	1 200 000
Maus	40 000 000
Meerkatze	2 500 000 000
Schimpanse	5 500 000 000
Wal, Delphin, Elefant	10 000 000 000
Mensch	
Großhirn	20 000 000 000
Kleinhirn	200 000 000 000
Hirnstamm	25 000 000
Rückenmark	15 000 000

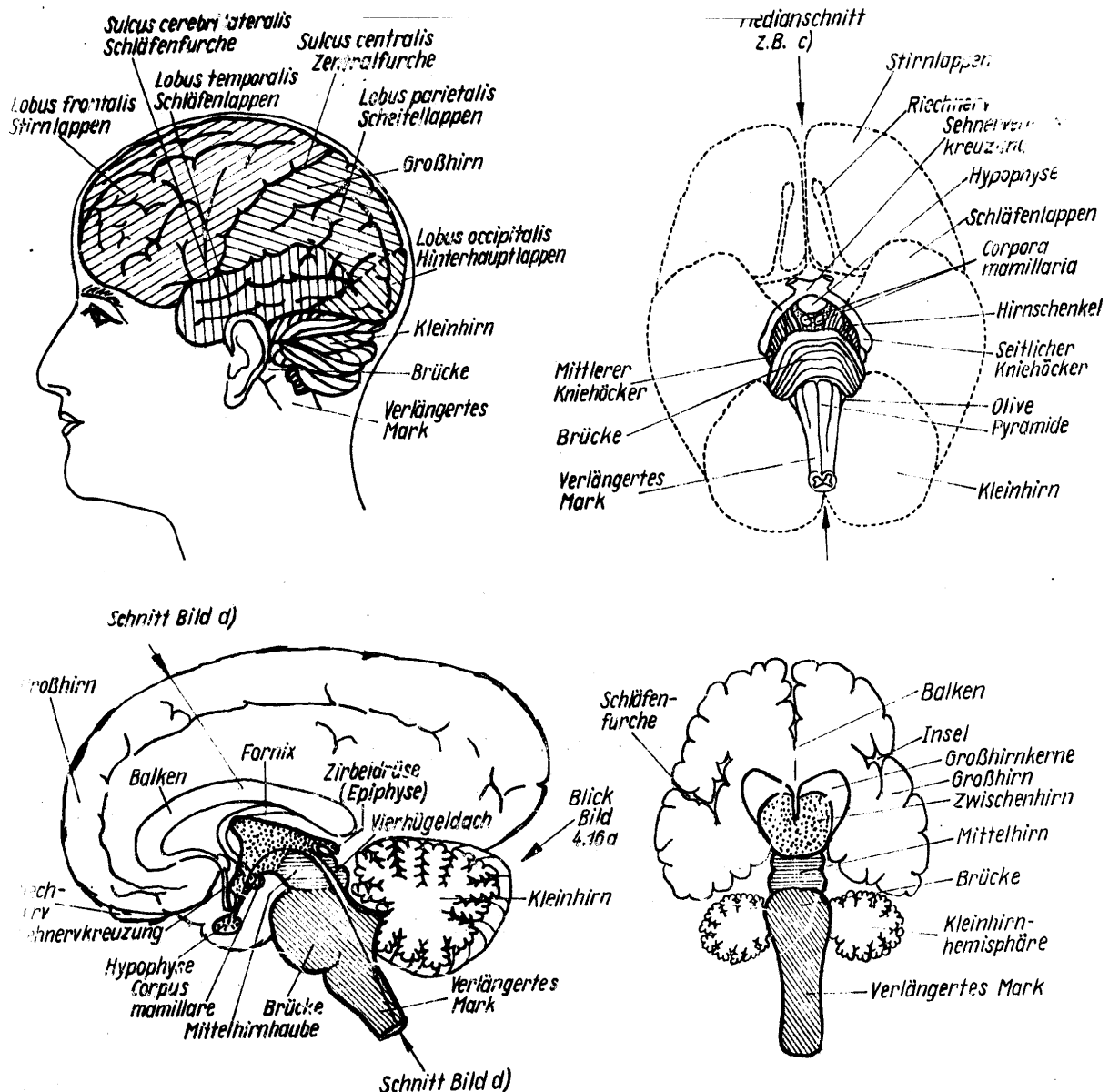


Menschliches Gehirn

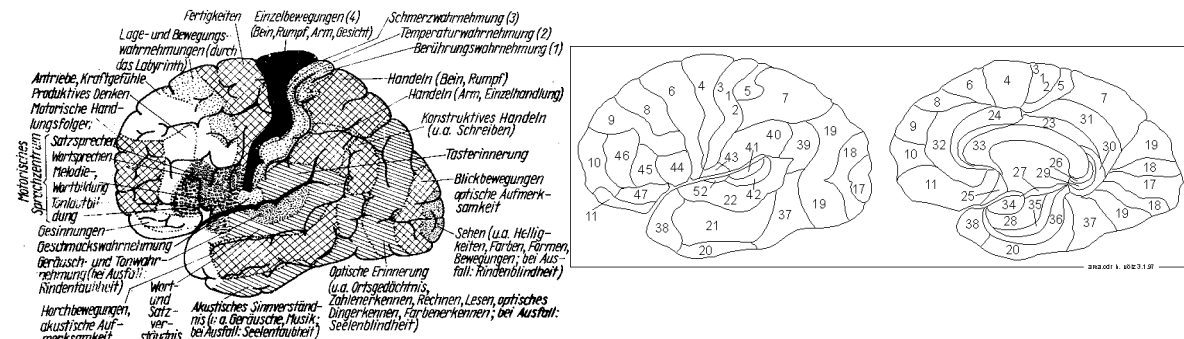
Das neuronale System des Menschen ist sehr umfangreich. Eine Einteilung gibt Bild (S. 2 unten). Es werden zunächst zwei große Systeme unterschieden. Das umwelt- und innenweltbezogene Nervensystem.

Das *vegetative*, innenweltbezogene Nervensystem liegt ungeschützt neben der Wirbelsäule. Es steuert vor allem unsere fundamentalen Lebensfunktionen, unter anderem unseren momentanen Erregungszustand im Sinne von Wachsein, ablesbar an Herschlagfrequenz, Blutdruck, Pupillenweite usw. Hierbei wirken das sympathische und das parasympathische System antagonistisch. Das intramurale System ist relativ unabhängig und wie der Name sagt Muskeln zugeordnet. Ein wichtiges Beispiel ist das Ganglion für den Herzrhythmus.

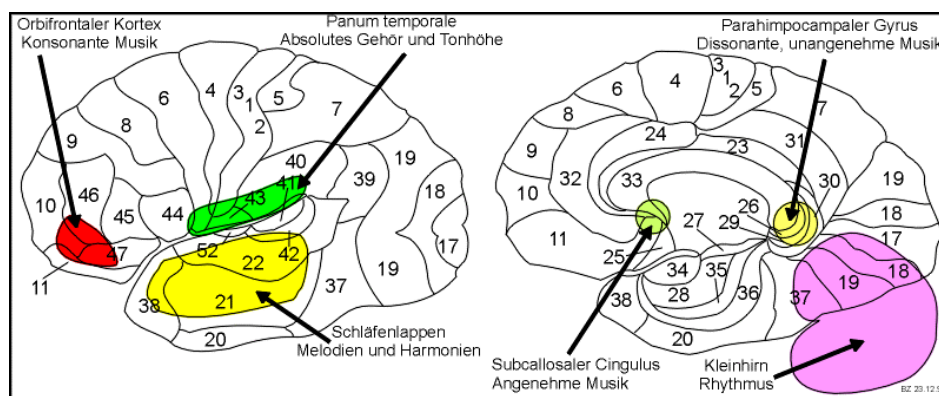
Das *umweltbezogene* Nervensystem ist auf unsere Sinnesorgane und der Verarbeitung ihrer Informationen ausgerichtet. Hier werden weiter das *zentrale* und *periphere* Nervensystem unterschieden. Das periphere Nervensystem leitet einmal als von außen ankommende (*afferente*) Informationen zum zentralen Nervensystem und von dort verarbeitet als *efferentes* Nervensystem zu den Erfolgsorganen, wie Muskeln, Drüsenzellen usw. Beim *zentralen Nervensystem* werden dann das *Gehirn* und *Rückenmark* unterschieden. Das Gehirn ist der umfangreichste Teil des Nervensystems. Mit ca. 10^{11} Neuronen liegt es rein quantitativ beim 1000-fachen aller anderen Neuronen. Dennoch sind die anderen Neuronen z. T. lebenswichtiger als viele Teile des Gehirns. Hier werden im folgenden sogar nur einige Teile des Gehirns besprochen. Vor allem geht es dabei um Darlegung der wichtigsten neuronalen Funktionen.



Auf der vorigen Seite zeigt das Bild das Gehirn des Menschen in einigen Ansichten. Dabei ist zu beachten, daß unser Gehirn aus zwei symmetrisch gleich aussehenden Hälften (rechte und linke Hemisphäre) besteht. Im Teilbild a) ist die Anordnung im Kopf zu erkennen. Es sind mehrere zentrale Furchen, durch die das Großhirn grob untergliedert ist, zu erkennen. Die Zentralfurche teilt nach vorne den *Stirnlappen* ab. Die Schläfenfurche begrenzt von hinten-unten gesehen den *Schläfenlappen*. Weiter sind noch die *Scheitellappen* (oben-hinten) und die *Hinterhauptslappen* (hinten) zu erkennen.



Früher glaubten Wissenschaftler an eine starke Lokalisation, wie sie etwa das obige zeigt. Diese Auffassung hat sich nicht bestätigt. Heute ist es in der Anatomie üblich, das Gehirn nach *Area-Nr* zu untergliedern. Nur für wenige Gebiete wurden spezielle Funktionen gefunden. Die Area 17, 18 und 9 sind für wichtige Teile der optischen Verarbeitung zuständig. In mehreren 40er Areas sind Teilfunktionen der Sprachverarbeitung angelagert. Dies gilt jedoch nur für die linke Hemisphäre (bei Rechtshändern). Auf den entsprechenden rechten Flächen wurden erst in der letzten Zeit musikalische Zentren gefunden.



Stark lokalisiert in Bezug auf unsere Peripherie sind die Area 1 bis 4 (Bild nächste Seite). Die Area 1 bis 3 dienen der *Sensorik* und die Area 4 der *Motorik*. Die Teilbilder c) und d) zeigen Schnitte senkrecht zur Zeichenebene von a) für diese Gebiete. Reizt man hier eine spezifische Sensorikstelle, z. B. den Daumen, so hat man das Gefühl, als ob auf den Daumen ein Druck ausgeübt. Reizt man dagegen die entsprechende Stelle in der Area 4 so bewegt sich der Daumen, selbst wenn man dagegen bewußt ankämpft. Von diesen Stellen in der Area 1 bis 4 führen also mehr oder wenige direkte Verbindungen zur unseren entsprechenden Sinneszellen bzw. Muskeln.

Cytoarchitektonische Areale des Gehirn nach Brodmann

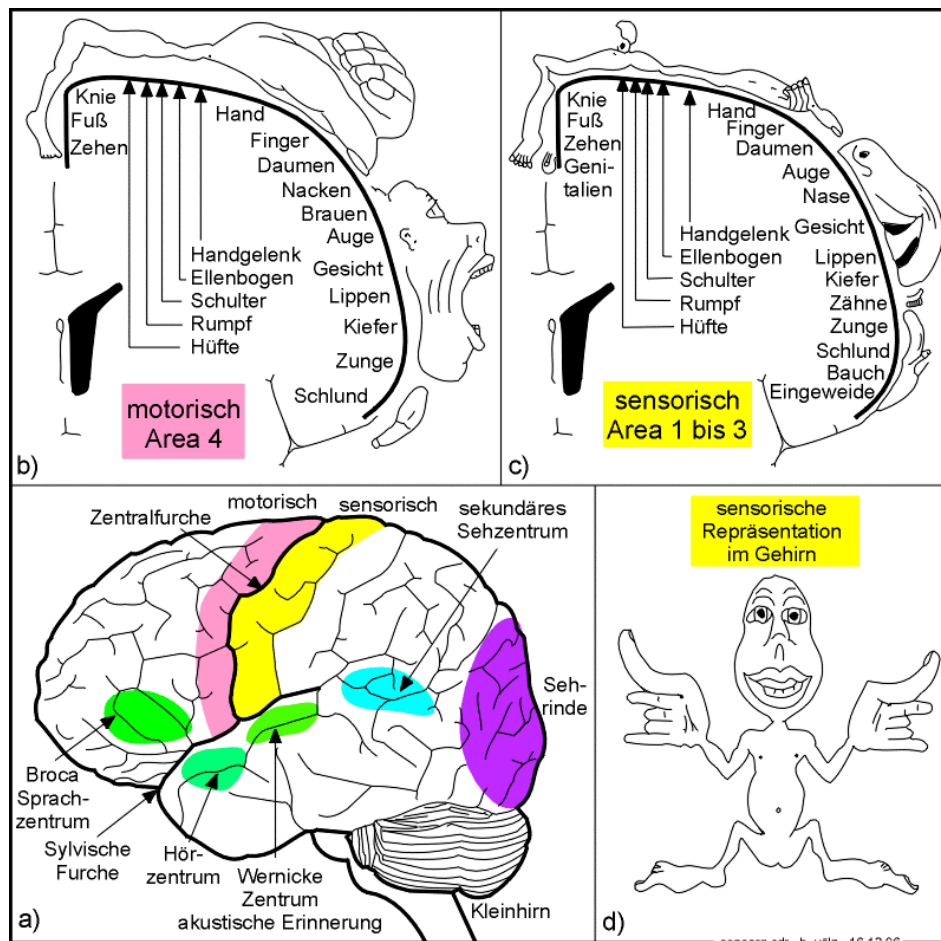
	Visuell	Auditorisch	Somatosensorisch	motorisch
Primär	17	41	1, 2, 3	4
Sekundär	18, 19, 20, 21, 37	22, 42	5, 7	6
Tertiär			7, 22, 37, 39, 40	9, 10, 11, 45, 46, 47

Hinzu kommt **motorisch**: Augenbewegung = 8; Sprache = 44

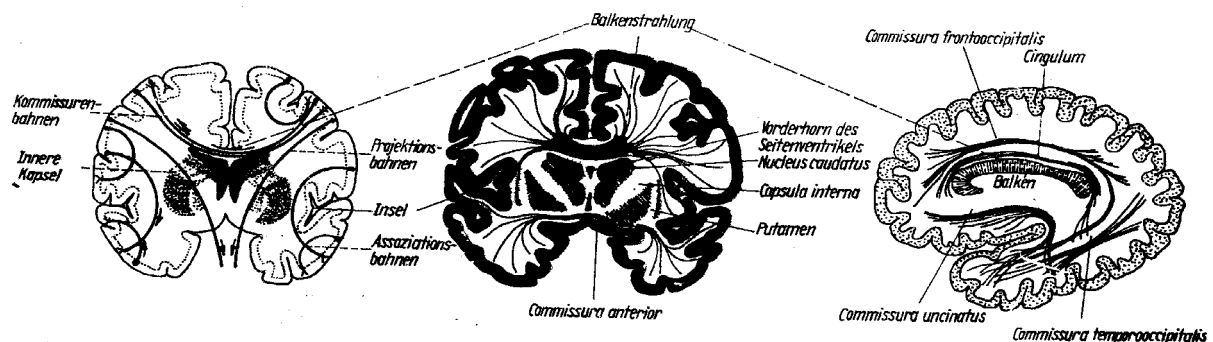
Das Gehirn funktioniert vorwiegend als ganzheitliches Organ. So gibt es insbesondere zum großen Stirnhirns so gut wie keine präzisen Aussagen. Für die Erkenntnis gab es mehrere interessante Anlässe.

Im September 1848 erlitt der amerikanische Eisenbahnvorarbeiter *Phineas Gage* einen Unfall infolge einer falsch angelegten Sprengung. Dabei durchdrang eine Eisenstange von 1 m Länge und 4 cm Durchmesser von der Stirn her seinen Kopf und verließ ihn an der Schädeldecke. Gage lebte danach noch 12 Jahre in jeder Hinsicht voll leistungsfähig. Doch seine Persönlichkeit wurde zunehmend oberflächlicher. Ähnliches wurde später im Zusammenhang mit Gehirntumoren im Stirnhirn festgestellt. Seit etwa 1935 erfolgte bei Menschen mit starken

und sonst nicht zu beeinflussenden Zwangsneurosen usw. die *Leukotomie*. Dabei wurde ein frontaler Bereich des Stirnhirns entfernt. Diese Operationen erwiesen sich zunächst als sehr erfolgreich. Erst sehr viel später, meist nach vielen Jahren wurden Nebenwirkungen bekannt. Der Leukotomierte lebt dann immer mehr in einer sorglosen Gegenwart. Er hat schließlich weder für die Vergangenheit noch für die Zukunft Interesse. Er besitzt ein stark herabgesetztes Pflicht- und Verantwortungsbewußtsein. Ihm fehlen sowohl Hemmungen als Zielorientierungen. Physisch erscheint er robust bis schwerfällig. Er liebt ein bequemes, ruhiges Leben. Aus diesen und weiteren Ergebnissen folgert man seit etwa zwanzig Jahren, daß das Stirnhirn zwischen *Emotionalität und Rationalität* integrierend wirkt. Es ist also wesentlich für Ethik und Moral der Persönlichkeit verantwortlich. Mehrere Fakten weisen darauf hin, daß beim menschlichen Gehirn der höchste Evolutionsdruck, also die stärkste Weiterentwicklung beim Stirnhirn vorhanden ist. Doch derartige Veränderungen vollziehen sich erst in Jahrtausenden.



Der Balken



Noch vor etwa dreißig Jahren wurde angenommen, daß die beiden Hemisphären des Gehirns (mit Ausnahme der Sprache) gleichwertig sind und dieselben Funktionen ausführen. Die Erklärung dafür war: Redundanz zur Sicherheit. Diese Auffassung unterstützen einige Beispiele. Wenn im frühen Kindesalter eine Hemisphäre ausfiel, so konnte immer die andere alle Funktionen übernehmen. Es trat lediglich ein Verlust in einer Hälfte des

Gesichtsfeldes auf, und die Extremitäten der entgegengesetzten Seite waren etwas schwerfälliger. Ansonsten blieb der Betroffene eine voll wahrnehmende, denkende, fühlende und sich mitteilende Persönlichkeit mit fast unverminderter Intelligenz.

Auffällig ist jedoch, daß beide Hirnhälften durch eine riesige Anzahl ($3 \cdot 10^8$) von Nervensträngen (dem Balken) verbunden sind. In der Anatomie sind seltene Fälle bekannt, bei denen einem Menschen von Geburt an, der Balken fehlte. Sie hatten zu ihren Lebzeiten keine Besonderheiten gezeigt. So entschlossen sich amerikanische Mediziner in den dreißiger Jahren, bei Epileptikern den Balken zu durchtrennen, damit die Anfälle auf eine Hemisphäre beschränkt blieben. Bis in die fünfziger Jahre hinein wurden hierbei keine feststellbaren Folgen bemerkt. Erst sehr ausgeklügelte Experimente brachten Ergebnisse. Hiernach dürfte heute feststehen, daß den beiden Hemisphären recht unterschiedliche Aufgaben bereits genetisch (z. T. sogar bei den Primaten) zugeordnet sind. Stark vereinfacht und verdichtet fassen Fakten die folgenden Tabellen zusammen:

Cerebrale Lateralisation

Funktion	Linke Hemisphäre	Rechte Hemisphäre
Visuelles System	Buchstaben, Worte	Komplexe geometrische Muster, Gesichter
Auditorisches, sprachverwandte System	Nichtsprachliche Laute	Umweltgeräusche, Musik
Somatosensorik	?	Taktiler Wiedererkennen, komplexer Reizmuster, Blindenschrift
Bewegung	Komplexe Willkürbewegungen	Bewegungen im Raum
Gedächtnis	Verbales	Nichtverbales
Sprache	Sprechen, Lesen, Schreiben, Rechnen	Prosodie?
Räumliche Prozesse		Geometrie, Richtungssinn, mentale Rotation von Formen

Anmerkung: Genannt sind Funktionen, die bei rechtshändigen Menschen hauptsächlich durch die jeweils angegebene Hemisphäre vermittelt werden.

Sprachlateralisierung und Händigkeit; Untersuchte Anzahl in Klammern, Sprachrepräsentation in %

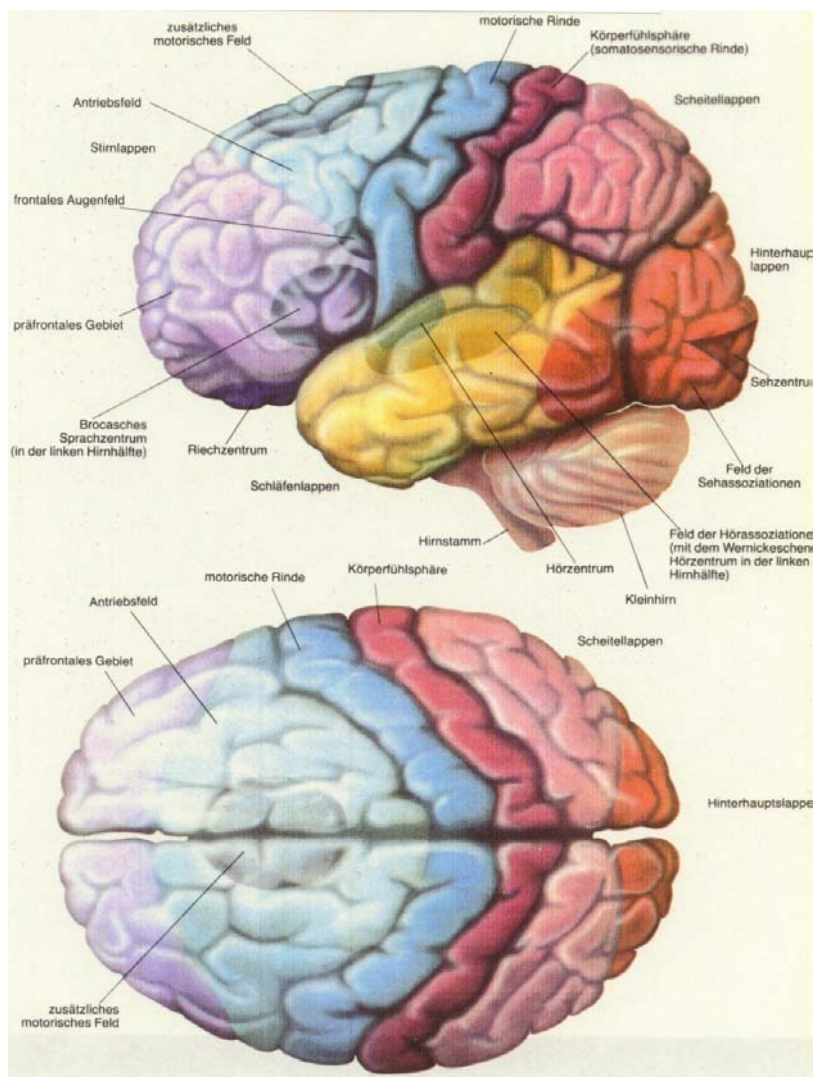
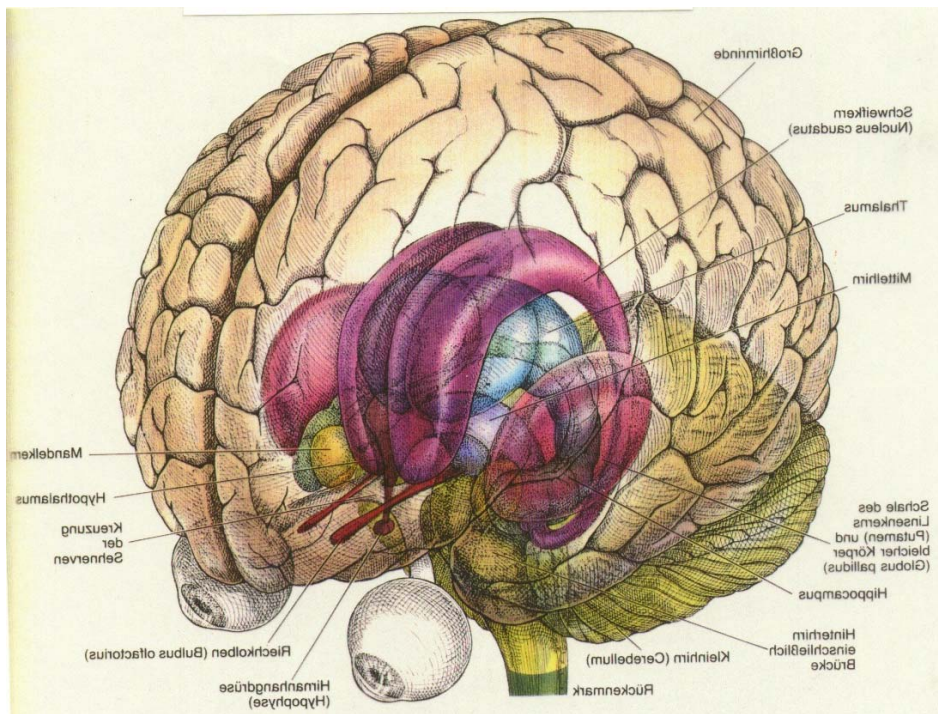
Händigkeit	Links	Bilateral	Rechts
Rechts (140)	96	0	4
Link (122)	70	15	15

Linke Hemisphäre	rechte Hemisphäre
Verbindung zum Bewußtsein	keine Verbindung zum Bewußtsein
verbale Sprache	nur averbale Sprache
Begriffe	Musikalität
Analyse	Bild-, Raum- und Formgefühl
logische Folgerungen	Ganzheitserfassung
Arithmetik und Rechnen	Geometrie und Raumerfassung

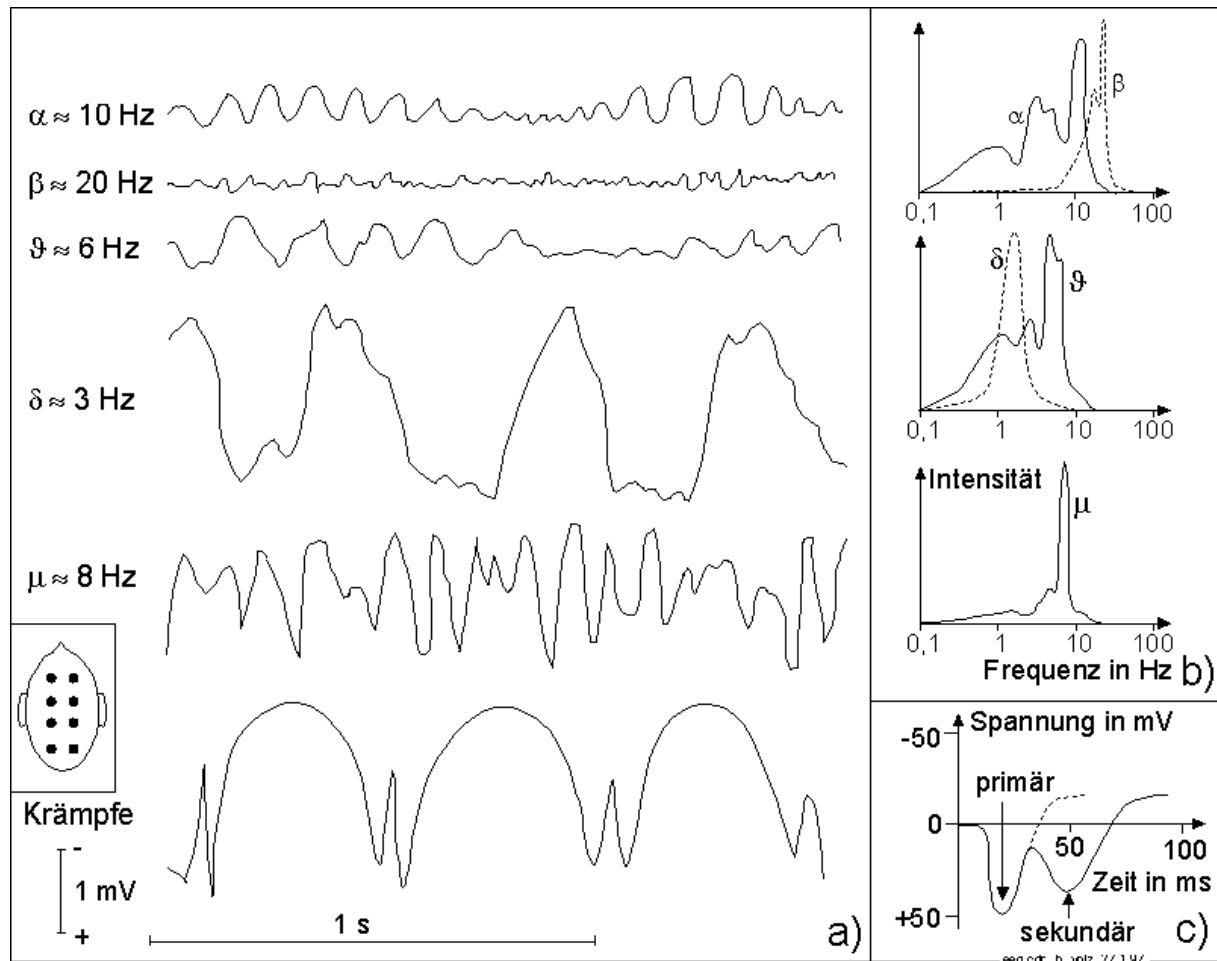
Nur die linke Hemisphäre verfügt über die verbale Sprache und das Bewußtsein. Der moderne Mensch vernachlässigt also vielfach zu seinem Nachteil, die Fähigkeiten der rechten Hemisphäre. Bei Experimenten mit "hirngespaltenen" Personen gelang es, daß die beiden Hirnhälften echt in Widerstreit gerieten. Der Balken integriert also die unterschiedlichen Funktionen der Hemisphären zur Einheit und ist somit auch die Gesamtpersönlichkeit wichtig.

Insgesamt ist das Großhirn vor allem für die höheren psychischen Funktionen verantwortlich. Bei niederen Wirbeltieren bedeutet ein Verlust des Endhirns daher keine wesentliche Beeinträchtigung ihres Verhaltens. Alle lebenswichtigen Funktionen werden ja vom Stammhirn realisiert. Selbst bei Hunden ohne Endhirn sind noch alle wesentlichen psychologischen Funktionen erhalten. Sie zeigen Hunger, Durst, Freude, Zufriedenheit, Wut und Müdigkeit. Bezüglich der Umwelt verhalten sie sich aber fast völlig teilnahmslos. Obwohl sie sehen und hören können, sind sie nicht fähig zu lernen. Auch fehlt jeder Antrieb. Noch stärker tritt dies natürlich bei menschlichen Mißgeburten ohne Großhirn auf. Dennoch darf die Bedeutung des Großhirns nicht überbewertet werden, denn ohne Hirnstamm und Rückenmark vermag das Endhirn so gut wie nichts. Erst das Zusammenwirken aller Hirnteile, also auch die Einheit von Emotionalität und Rationalität, macht eine Persönlichkeit aus.

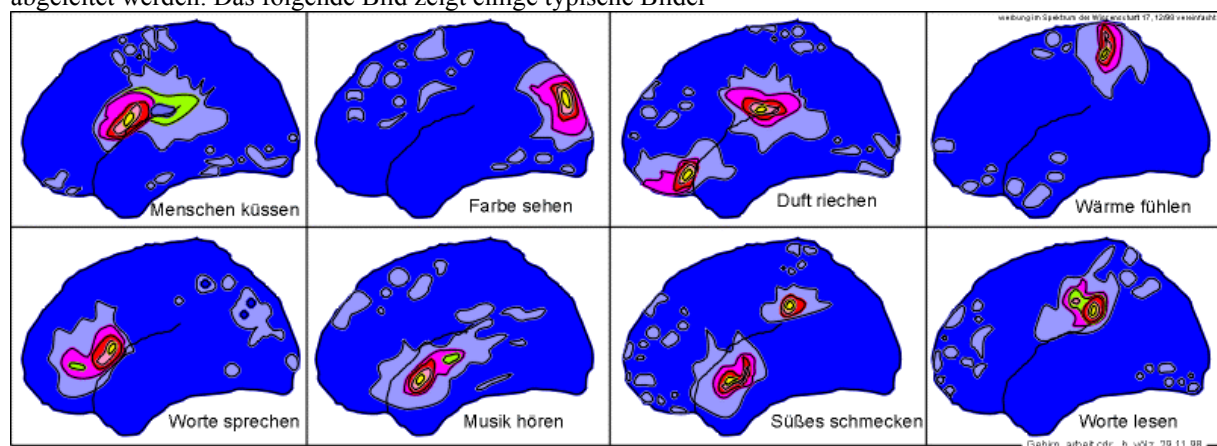
Es folgen noch einige anschauliche Bilder:



Für die Beobachtung der Aktivitäten des Gehirns gibt es schon seit 1924 Möglichkeiten. Damals leitete Hans Berger erstmalig von seinem Sohn Aktionsströme des Gehirns ab. Diese Methodik ist heute Routine und heißt Elektroenzephalogramm, EEG. Das Bild zeigt einige typische Signale



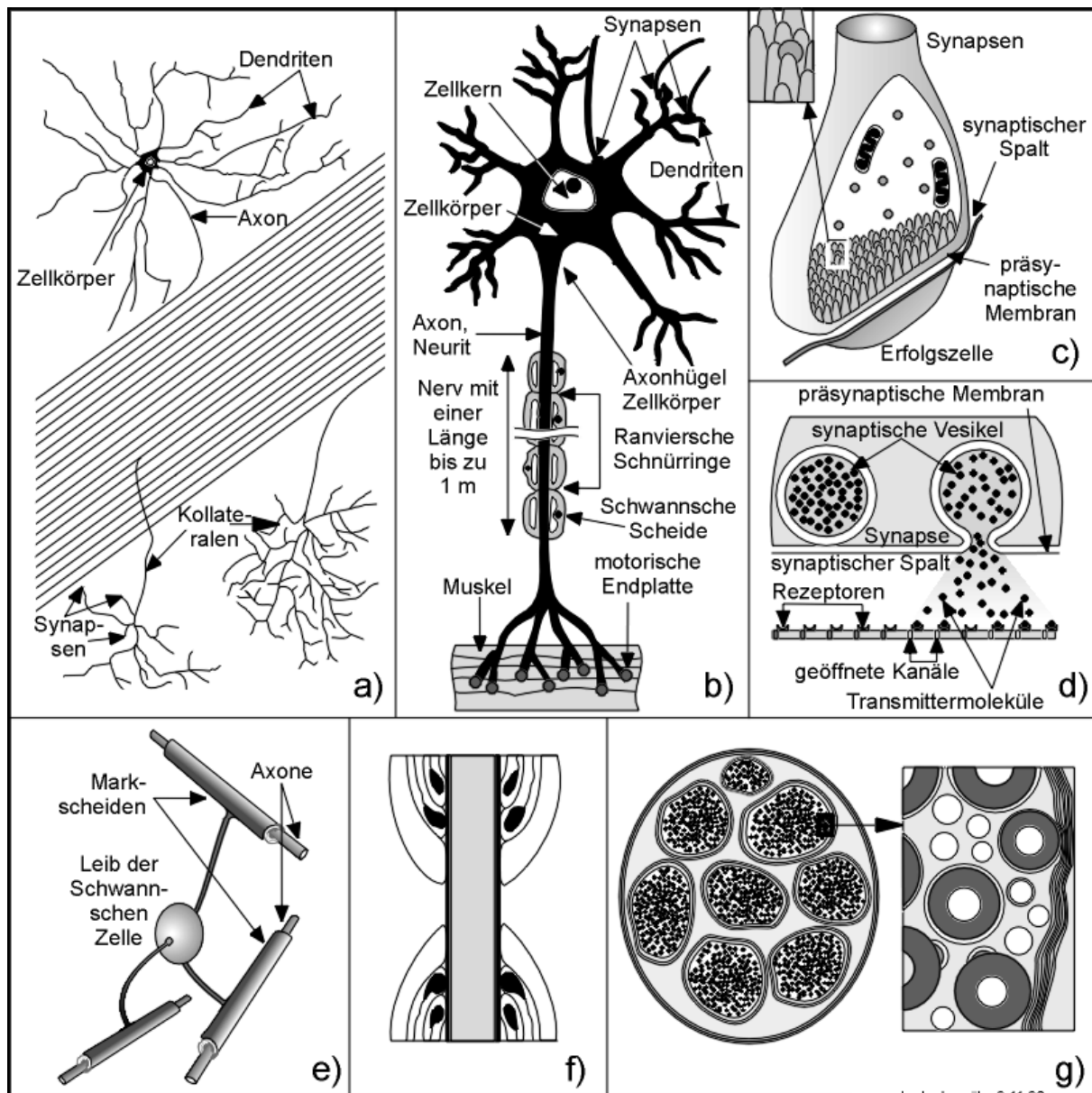
Doch inzwischen sind deutlich verbesserte Methoden hinzugekommen. U.a. können auch die Magnetfelder usw. abgeleitet werden. Das folgende Bild zeigt einige typische Bilder



Das Neuron

Das Neuron (synonym die Nervenzelle) ist eine der hochspezialisiertesten Zellen überhaupt. Alle Neuronen, die wir besitzen, waren schon bei unserer Geburt vorhanden. Neuronen können sich beim Geborenen nicht mehr teilen oder neu bilden. Wenn sie sterben, gehen sie im Gegensatz zu allen anderen Zellen verloren. Eine etwas umstrittene These besagt, daß beim Menschen täglich ca. 10^5 Neuronen, also 1 je Sekunde absterben. Das würde auf das Leben umgerechnet ca. 10 % ausmachen.

Die Neuronen existieren in vielfältigen morphologischen (vom Aussehen her) Formen. Es gibt daher kaum eine typische Gestalt. Dies ist bei den folgenden Beschreibungen zu beachten. Dementsprechend ist auch das folgende zu bewerten. Auf einige spezielle Neuronarten wird noch beim Kleinhirn eingegangen.



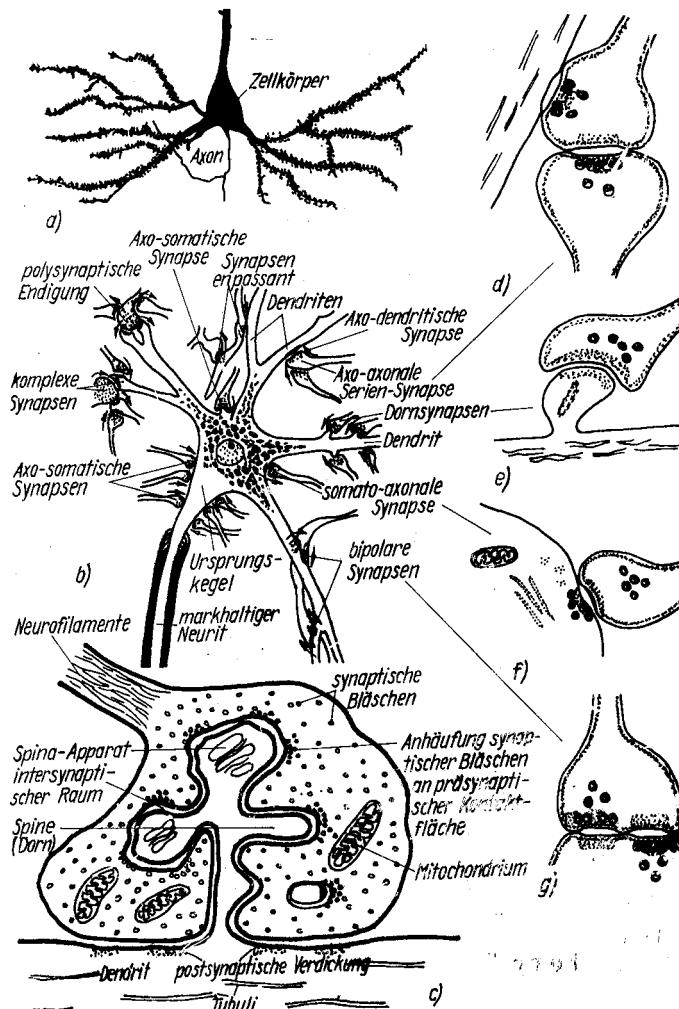
Jedes Neuron ist stets von einer Vielzahl anderer Zellen, im Gehirn u. a. von etwa 10mal so vielen Gliazellen, die u.a. der Versorgung des Gehirns mit Energie dienen, umgeben. Ein Neuron kann durch unterschiedliche Färbemethoden sichtbar gemacht werden. Dabei entstehen verschiedene Bilder (Bild 13.5 unten).

Ein Neuron kann rein formal mit dem Aussehen einer Kastanie verglichen werden. Sein Zelleib ist durch viele und z. T. sehr weitreichende Fortsätze, die *Dendriten* gekennzeichnet. Von Aussehen her werden unterschieden :

- Der *Zellkörper* als zentraler Teil, der ähnlich wie eine übliche Zelle aufgebaut ist.
- Die *Dendriten* als eine Vielzahl (bis zu mehreren hundert) von Ausstülpungen des Zellkörpers, die aber funktionell noch zum Zellkörper gehören. Sie enden spitz und können sich teilweise auch weiter, z. T. baumartig, verzweigen. Sie vergrößern vor allem die Oberfläche für die mögliche Reizaufnahme. Die Oberfläche der Dendriten kann bis zu 95 % der Oberfläche des ganzen Neurons ausmachen.
- Das *Axon* als spezialisierte und einzige Fortsetzung des Zellkörpers.
- Die *Synapsen* als ein Komplex, der teilweise von dem Neuron selbst als auch von anderen Neuronen herrührt. Sie stehen vor allem mit Dendriten in Verbindung. Auf einem Neuron (insbesondere bei Motoneuronen des Rückenmarks und den Purkinje-Zellen des Kleinhirns) sind bis zu 50000 Synapsen sind durchaus üblich. Im Gehirn sind im Mittel 10^3 bis 10^4 Synapsen je Neuron vorhanden. Die Dichte der

Spines (spezielle Synapsenform bei Pyramidenzellen) des Endhirns liegt etwa zwischen 30 ... 150 Spines/100 μm .

Bei *Wirbellosen* sehen die Nervenzellen z. T. erheblich anders aus, oft liegt der Zellkern weitab in einem abgetrennten Sack. Ferner besitzen sie meist keine Dendriten. Außerdem gibt es zuweilen neben den sonst üblichen chemischen Synapsen hier auch elektrische. Trotz aller Vielfalt der Neuronen ist ihr Funktionsprinzip jedoch einheitlich. Es faßt in komplexer Form alle auf ihn einwirkenden Reize zusammen. Aus diesem Integral resultiert sein zeitabhängiger Erregungszustand, den es über das Axon weiterleitet.



Das Neuron ist zunächst eine Zelle, die wie jede andere Zelle von ihrem Zellkern aus gesteuert wird. Wenn daher ein entferntes Teil des Neurone abgetrennt wird, so stirbt es ab. Es besteht zu 40 bis 70% des Trockengewichts aus Proteinen, für ein typisches Neuron sind das etwa 10^6 Proteine. Die Syntheserate ist sehr hoch und beträgt 10^4 bis 10^5 Proteinmoleküle je Sekunde. In 3 bis 25 Tagen ist das gesamte Protein der Zelle einmal umgesetzt. Auf gleiches Gewicht bezogen verbraucht Nervengewebe daher 20mal soviel Sauerstoff wie ruhende Muskeln. Weiter sind im Neuron ca. 10^7 Lipid-moleküle, 10^9 RNS-Moleküle (10^{-10} g) und 10^{12} Kaliumionen enthalten.

Die Größe des Zellkörpers von Neuronen reicht von etwa 2 μm Durchmesser bei den kleinsten Körnerzellen im Kleinhirn bis zu reichlich 100 μm bei den Motoneuronen des Rückenmarks. (Bei Krebsen existieren sogar Riesenneuronen von 0,2 mm und bei Schnecken bis zu 1 mm Durchmesser.) Die Länge der Dendriten liegt zwischen einigen Mikrometern und Millimetern. Ihr Durchmesser liegt im Bereich der Mikrometer. Funktionell besteht zwischen den Dendriten und dem Zellkörper höchstens ein gewisser quantitativer Unterschied. Die Membran beider dient der Reizaufnahme. Sie wird mittels der Synapsen (bis zu 50000 je Neuron) realisiert. Sie können bis zu 40 % der Oberfläche des Zellkörpers und der Dendriten belegen.

In Bild 13.4 sind mehrere Beispiele für Neuronen zusammengestellt. Der schematische Aufbau soll vor allem das durchschnittliche Aussehen des Zellkörpers aufzeigen. Dabei stimmen nicht die Abmessungen der Dendriten

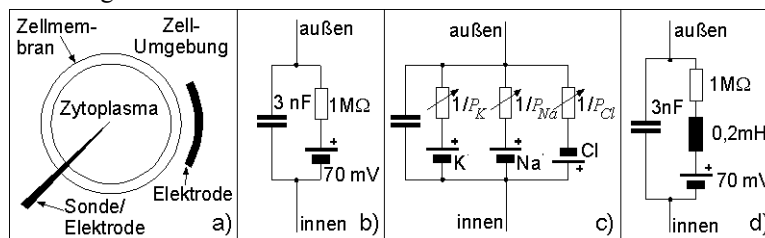
und des Axons. Dies wird mit dem maßstabsgerechten Bild des Neurons erreicht. Daraus ist vor allem das große Einzugsgebiet der Dendriten und die gewaltige Länge des Axons (in Abschnitte zerlegt) zu erkennen. Weiter ist die Auffächerung des Axons zu vielen Kollateralen ersichtlich. Das links unten stehende Bild betont die Synapsen und zeigt zugleich ihre Vielfalt. Bei der Pyramidenzelle fällt der speziell geformte Zelleib und die unten gehäuften Dendriten auf. Die vielen Punkte darauf sind Synapsen. Die Pyramidenzelle gilt als ein besonders hochentwickeltes Neuron. Sie tritt erstmalig bei den Reptilien auf und ist für das Großhirn typisch. Schließlich enthält das Bild noch zwei Synapsen auf die später genauer eingegangen wird.

Jedes Neuron besitzt einen einzigen ausgezeichneten Fortsatz, das *Axon* oder synonym den Neurit. Es entspringt am Zellkörper und sein Beginn heißt Ursprungskegel. Im Gegensatz zu den Dendriten besitzt es über seine gesamte Länge einen nahezu gleichbleibenden Durchmesser von einigen Mikrometern. Dickere Axons existieren nur als Ausnahmen, z. B. als Riesenfaser des Tintenfisches von mehreren Zehntel Millimeter Durchmesser. Während Zellkörper und Dendriten der Reizaufnahme und Verarbeitung dienen, leitet das Axon das integrierte Ergebnis fort. Die Länge des Axons liegt zwischen 50 μm (bei den bipolaren Zellen der Retina des Auges) und reichlich einem Meter (zur Versorgung peripherer Körperstellen). Ein Axon besitzt oft mehrere bis maximal zu einigen hundert Abzweigungen. Sie heißen *Kollateralen*. Auch sie dienen der Reizfortleitung. Durch sie wird das Ergebnis der Reizverarbeitung eines Neurons gleichzeitig, parallel an viele Stellen weitergeleitet. Die gesamte Länge der etwa 10^{12} Nervenfasern im Gehirn des Menschen beträgt ca. $5 \cdot 10^8 \text{ m}$ (500 000 km). Die Entfernung bis zum Mond beträgt nur rund 400 000 km! Außerhalb des Gehirns existiert noch einmal etwa dieselbe Länge.

Am Ende jedes Axons und jeder Kollateralen befindet sich eine Verdickung, die *Prä-Synapse*. Sie wirkt auf ein anderes Neuron oder eine Erfolgszelle, z. B. Muskel- oder Drüsenzelle ein. Von der Erfolgszelle ist die Präsynapse durch einen engen Spalt getrennt. Wird ein (Teil des) Axon oder eine Kollaterale durchtrennt, so stirbt jener Teil ab, der nicht mehr mit dem Neuron verbunden ist. Teilweise kann er aber mit etwa 0,5 ... 4 mm je Tag (korrekt geführt) nachwachsen.

Das Zellpotential

Die Membran jeder Zelle trennt den Innenraum von der Umgebung, jedoch nicht nur passiv, sondern auch aktiv. So wird in der Zelle ein relativ stabile chemische Zusammensetzung erreicht. Die unterschiedlichen Anteile von chemischen Elementen und Substanzen innerhalb und außerhalb der Zelle bewirken einen osmotischen Druck und ein elektrisches Potential. Den Konzentrationsunterschieden wirkt ein Diffusionsausgleich entgegen. Jede Membran ist dabei für die einzelnen Substanzen unterschiedlich permeabel (durchlässig). Porengrößen der Membran und die Anwesenheit von Substanzen, die für den Diffusionsausgleich katalytisch oder hemmend wirkend, gehen hier wesentlich ein. Wichtige Ionen für das Neuron sind K^+ , Mg^{++} , HPO_4^- (erhöhte), Na^+ und Cl^- (erniedrigte Konzentration). Für die weiteren Betrachtungen genügen hier K^+ und Na^+ . Auf dieser Basis lassen sich für das Neuron *elektrische Ersatzschaltbilder* ableiten (Bild unten). Da der Innen- und Außenraum der Zelle elektrisch gut leitend ist, bildet sich an der Membran eine Kapazität aus. Die unterschiedlichen Ionenkonzentrationen bewirken *Spannungsquellen* und die Durchlässigkeit der Membran einen elektrischen Widerstand. Die Zahlen des Bildes gelten für die großen Motorneuronen des Rückenmarks. Das sich ausbildende Zellpotential liegt bei etwa -60 mV. Infolge der sehr dünnen Membran tritt trotzdem eine Feldstärke von mehreren kV/m, als kurz vor der Durchschlagsfeldstärke auf. Die Diffusion versucht ständig das Gefälle der Ionenkonzentration auszugleichen. Ihr muß die Zelle aktiv entgegenwirken. Dies bewirken aktive Na-K-Ionen-Pumpen, die in die Membran integriert sind. Typische Kennwerte eines Neurone sind $3 \cdot 10^{-7} \text{ C/cm}^2$ bzw. $3 \cdot 10^{-12} \text{ mol/cm}^2$ oder $2 \cdot 10^{12} \text{ Ionen/cm}^2$. Für ein mittleres Neuron mit $3 \cdot 10^2 \mu\text{m}^2$ Oberfläche folgen also insgesamt rund 10^7 Elementar-Ladungen.

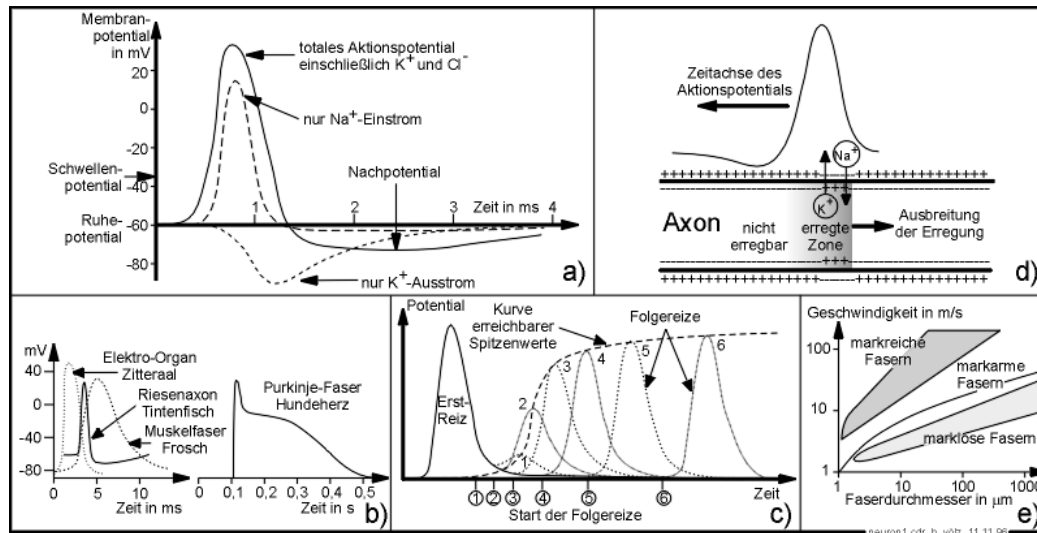


Reizbarkeit der Membran

Die typische Eigenschaft des Neurons ist seine *Reizbarkeit*. Dabei ändern sich vor allem seine Membraneigenschaften. Sie werden vereinfacht durch die Membranpermeabilitäten und damit durch die veränderbaren Widerstände im Ersatzschaltbild beschrieben. Als Folge ändern sich die Ionenflüsse und danach das Membranpotential. Besonders stark betroffen ist immer die Permeabilität für Na^+ -Ionen. Sie genügt daher in

erster Näherung für die weiteren Betrachtungen. Für die zugehörigen dynamischen Vorgänge sind einige Fakten zu unterscheiden:

- Einflüsse der Primärerregung,
- Ausbreitung unterschwelliger Erregungen,
- Impulsverhalten der Zelle,
- Fortleitung von Impulsen im Axon.



Für die erste Betrachtung werde eine elektrischer Dauerreiz angenommen. Dann stellt sich bei schwachen Reizstärken nach wenigen Millisekunden ein stationärer Zustand ein. Von einer Schwellenreizstromstärke an, (das elektrisches Äquivalent heißt Rheobase und beträgt einige $10 \mu\text{A}/\text{cm}^2$; am Ranvierknoten (siehe später) das 20-fache) erfolgt eine sprunghafte Änderung, der instabile Erregungsumschlag. Er ist mit zeitweiliger Depolarisation der Zelle verbunden. Dieselbe Wirkung kann auch durch kurze überschwellige Reize bewirkt werden. Der dynamische Ablauf dieses Prozesses zeigt einen typischen Verlauf.

Beim *Schwellenwert* ist die Membranpermeabilität so stark geändert, daß der dadurch erfolgende Na^+ -Ionen-Einstrom größer als die Leitungsfähigkeit der Aktivitäten der Membran (Na-K-Pumpen) ist. Von hier ab wirkt der Na^+ -Ionen-Einstrom selbst auf die Membranpermeabilität ein, und ihr Verhalten wird daher instabil. Die Permeabilität steigt sprunghaft auf das etwa 500-fache an und ist damit sogar 20mal größer als für K^+ . Es gilt in diesem Moment das Verhältnis $P_{\text{K}}:P_{\text{Na}}:P_{\text{Cl}}=1:20:0,45$. Zum Potentialausgleich fließt danach die gleiche Menge K^+ -Ionen aus der Zelle heraus. Auch dies wird durch eine entsprechende Änderung der Permeabilität für K^+ unterstützt. Schließlich wird noch die Aktivität der Na-K-Pumpe auf das 6- bis 10-fache erhöht, so daß schnell wieder die ursprünglichen Verhältnisse hergestellt sind. Dennoch verbleibt zunächst bei den meisten Zellen ein stärker polarisiertes Nachpotential.

Bei einer derartigen *Entladung* (Spike, Erregungswelle, Impulsantwort) werden insgesamt etwa $4 \cdot 10^{12} \text{ mol}/\text{cm}^2$ oder $2,5 \cdot 10^{12}$ Ionen je cm^2 ausgetauscht. Eine mittlere kugelförmige Zelle von $10 \mu\text{m}$ Durchmesser besitzt ein Volumen von rund $5 \cdot 10^2 \mu\text{m}^3$ und eine Oberfläche von etwa $3 \cdot 10^2 \mu\text{m}^2$. Durch die gesamte Oberfläche werden also $1,5 \cdot 10^{-17} \text{ mol}$ oder absolut rund 10^7 Ionen ein- bzw. ausströmen. Da die Zelle etwa $8 \cdot 10^{-14} \text{ mol}$ oder $1,5 \cdot 10^{10}$ Na^+ -Ionen besitzt, ist dies etwa nur 1/1000. Beim Riesenaxon des Tintenfisches mit etwa 1 mm Durchmesser ist es sogar nur der 10^{-6} -te Teil, während für dünne Axone von $0,5 \mu\text{m}$ Durchmesser gerade die 1 %-Grenze erreicht wird.

Sobald das Schwellpotential erreicht ist, ändern sich die Membraneigenschaften spontan. Die Verzögerungszeit zwischen dem Beginn eines überschwelligen Reizes bis zur Auslösung des Aktionspotentials heißt Latenzzeit. Sie beträgt meist weniger als eine ms, kann jedoch auch deutlich länger sein. Auch die Dauer des Impulses kann schwanken.

Der Schwellenwert eines Neurons hängt von vielen Einflüssen ab. Wird eine bestimmte Stelle der Membran gereizt, so breitet sich dieser Einfluß exponentiell mit der Entfernung x von Erregungsort und einer Konstanten k mit dem typischen Wert von einigen Millimetern aus

$$U = U_0 e^{-x/k}$$

Solche Reize bleiben zunächst unterschwellig, werden aber räumlich und zeitlich solange integriert, bis irgendwo auf der Membran dadurch ein überschwelliger Reiz entsteht. Dann kippt das Neuron in seiner Gesamtheit um und leitet diesen Impuls über das Axon fort.

Unmittelbar nach einem Aktionspotential ist das Neuron nicht erregbar. Es muß erst sich wieder erholen. Hierfür sind einige ms erforderlich.

Bei einigen Membranen übernimmt weitgehend Ca^{++} die Rolle des Na^+ . Beispiele hierfür sind die Muskelfasern einiger Krebse und die Nervenzellen mancher Schnecken. Bei verschiedenen Pflanzenzellen tritt auch ein Cl^- -Austritt und Ca^{++} -Eintritt auf.

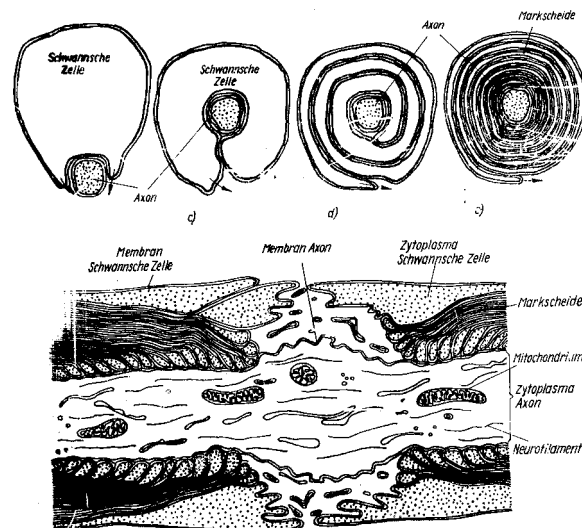
Ein Sonderfall der elektrischen Aktivitäten von Zellen existiert bei den elektrisch aktiven Fischen, z. B. dem *Zitteraal*. Hier sind modifizierte Neuronen Zellen so angeordnet, daß sich die Spannungen addieren. Dadurch können kurzfristige Impulse bis zu mehr als 100 V erzeugt werden.

Die Reizfortleitung

Die Reizfortleitung in einem Axon verläuft im Prinzip ganz ähnlich wie im Neuron, jedoch pflanzt sie sich gerichtet als Welle fort. Dies hängt mit dem zeitlich versetzten Na-Einstrom und K-Ausstrom zusammen

In der Anstiegsphase der Erregung strömt Na^+ in das Innere ein und erhöht die elektrische Polarisation. Das Na^+ breitet sich im Innern nach allen Richtungen aus, also auch nach links zu den noch nicht erregten Stellen. Hier kompensiert es einen Teil der negativen Ladungen auf der Membran und senkt so die Schwelle. Gegen Ende der Erregungsphase strömt K^+ aus und erhöht in so die Schwelle an jenen Stellen, wo die Erregung abklingt. Deshalb kann sich Erregungswelle im Axon nur in einer Richtung ausbreiten. Im physiologischen Fall ist dies immer von der Zelle zur Synapse. Auf Grund dieses Prinzips kann eine Welle nicht reflektiert werden. Lediglich bei unphysiologischer Erregung, z. B. in Nervmitte, breitet sich je eine Welle nach beiden Seiten aus. Durch den aktiven chemischen Prozeß erfolgt die Reizfortleitung ohne jede Dämpfung mit konstanter Amplitude. Daher gilt hier das Alles-oder-Nichts-Gesetz. Die Energie für diese Fortleitung muß von den Na-K-Pumpen aufgebracht werden.

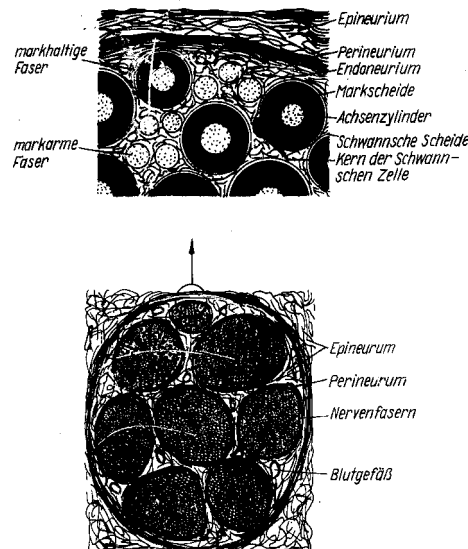
Die Myolinscheide



In der Nachbarschaft von Nervenzellen und Axone befinden sich meist *Schwannsche Zellen* (modifizierte Gliazellen). Sie haben die Eigenschaft, ein Neuron in bestimmter Länge (0,2 bis 5 mm) zu umwickeln (Bild 13.7 rechts oben). Hierdurch kann der Ionenaustausch nur an den Zwischenstellen, den Ranvierknoten erfolgen. Dadurch springt die Erregungswelle von Knoten zu Knoten. Deshalb wird von *saltatorischer Leitung* gesprochen. Hierdurch wird weniger Energie verbraucht und die Geschwindigkeit der Welle ist erheblich größer, denn die *rein* elektrische Leitungsgeschwindigkeit beträgt im Axon etwa $2 \cdot 10^7$ m/s. Für das saltatorische Prinzip genügt es, wenn am nächsten Ranvier-Knoten noch 1/5 der Impulsstärke des eigenen Aktionspotentials ankommt. Hierdurch ist der Abstand zwischen Ranvier-Knoten begrenzt. Eine Schwannschen Zelle kann bis zu 50 Markscheidenabschnitte an verschiedenen Axonen bilden. Der Hauptteil der Isolation durch die Schwannsche Zelle ist das weiß aussehende *Myelin*. Seine Gesamtmenge im Zentralnervensystem des Menschen wird auf ca.

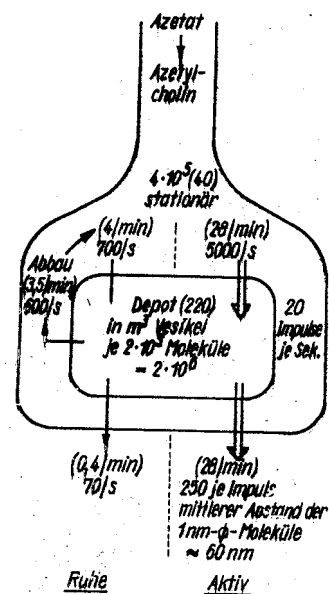
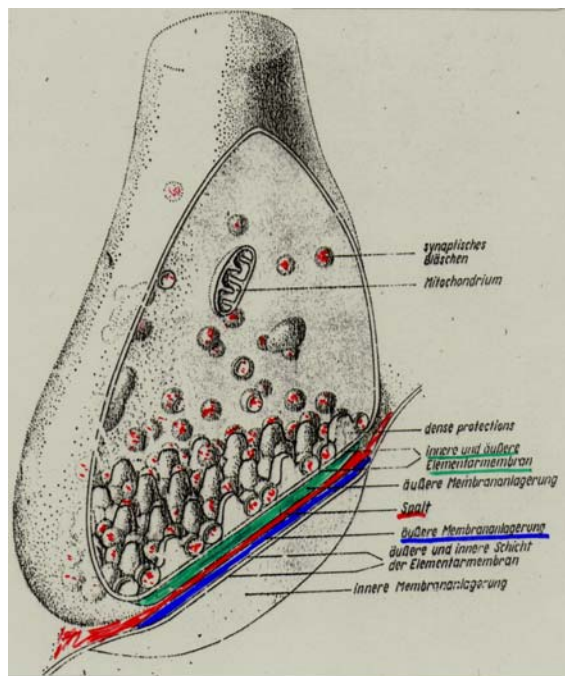
150 g geschätzt. Bei der *Multiplen Sklerose* werden die Myelinscheiden zerstört. Da die Nervenzellen selbst grau sind, sind die Nerven schon bei groben Anblick von ihnen zu unterscheiden.

In Bild (S. 14 unten rechts) sind die Leitungsgeschwindigkeiten einiger Nervenfasern zusammengestellt. Sie liegen im Bereich von 0,5 bis 120 m/s. Für die hohen *Geschwindigkeiten* müssen die Axone durch eine Myelin-Ummantelung (Mark) modifiziert werden.



Die Axonen durchziehen meist nicht einzeln das Gewebe, sondern sind gebündelt. Eine spezielle Form hiervon ist der Nerv. Dabei können die Bündelungen durchaus auch hierarchisch sein. Auffällig ist, daß nicht alle Axone gleich stark mit einer Myelinscheide umgeben sind. Bei dünner Markscheide ist die Geschwindigkeit deutlich verlangsamt. Derartige Fasern werden als markarm bezeichnet.

Synaptischer Komplex



Der synaptische Komplex ist eine funktionelle Einheit, die zu zwei Neuronen (Zellen) gehört und aus folgenden Teilen besteht:

- **Präsynapse:** Verdicktes Ende des Axons oder der Kollaterale des Neurons, von dem seine Erregung ausgeht. Andere Bezeichnungen sind: 1. Synapsenpol, terminaler Bereich oder Bouton.

- *Synaptischer Spalt* (Cleft): Er ist 20 bis 30 nm weit und trennt beide Zellen, läßt aber den Erregungsfluß passieren.
- *Postsynapse*: Jener Teil der Erfolgszelle, welcher der Präsynapse gegenübersteht und für die Erregungsübertragung zweckmäßig gestaltet ist. Er heißt daher auch effektorischer Bereich oder 2. Synapsenpol.

Der Durchmesser einer normalen Synapse liegt bei 0,8 bis zu wenigen μm . Lediglich die Muskelzelle besitzt eine spezielle, extrem große Synapse, die motorische Endplatte mit etwa 1 mm^2 .

Das Bild (S.12) links oben zeigt eine typische Dornensynapse. Im präsynaptischen Teil existiert eine größere Anzahl (ca. 10^9) von typischen Bläschen. Sie enthalten Transmittersubstanzen (ca. 20 chemische Verbindungen, darunter Acetylcholin, sind heute bekannt) und besitzen einen Durchmesser um 50 nm. Weiter existieren zur Erfolgszelle hin typische Anlagerungen in Form von Hügeln (dense projections) in hexagonaler Anordnung. Die Erhöhungen haben Abstände von ca. 80 nm. Sie sind gerade so gestaltet, daß sich um jeden Hügel sechs synaptische Bläschen als hexagonale Rosette anlagern können.

Schon 1933 formulierte F. Dale ein Prinzip, wonach alle Synapsen eines Neurons nur den gleichen Transmitter verwenden. Er wird wahrscheinlich direkt oder in Vorstufen im Zellkörper synthetisiert. Kommt nun die Erregungswelle in der Synapse an, so platzen dadurch die Bläschen und schütten den Transmitter in den synaptischen Spalt. Hierdurch wird dieser Bezirk der Erfolgszelle beeinflusst. Es gibt Transmitter welche die Zelle erregen und andere welche die Erregung senken, und somit die Erfolgszelle in ihrer Aktivität hemmen. Es muß dabei stets zwischen einem Ruheumsatz und einen Umsatz bei Erregung unterschieden werden. Beide Fälle zeigt Bild 13.5 oben rechts für ein mittleres Neuron.

In der Präsynapse wird viel Energie und Stoff verbraucht. Da in der Präsynapse keine Ribosomen existieren, können hier keine Stoffe synthetisiert werden. Es ist also eine ständige Nachlieferung notwendig. Dies kann nicht mittels Diffusion über das lange Axon erfolgen. Bereits bei Millimeter-Entfernungen würden dazu schon Stunden bis Tage benötigt. Es liegt ein aktiver Transport vor, der im Axon selbst bewirkt wird. Es ist üblich, einen langsamen und schnellen Axontransport zu unterscheiden. Der langsame Transport besitzt Geschwindigkeiten zwischen 1 und 10 Millimeter je Tag und macht 90% des gesamten Transports aus. Mit ihm werden vor allem Plasma, Proteine, Fette, Mitochondrien, ER, Neurotubuli und Neurofilamente zum Axon bewegt. Der schnelle Axontransport besitzt dagegen Geschwindigkeiten von mehr als 10 cm/Tag bis zu maximal 10 m/Tag. Mit ihm werden u. a. Proteine, Lipide und vor allem niedermolekulare Metaboliten, aber auch Transmitterstoffe und deren Vorstufen bewegt.

Einfache Neuronenschaltungen

Für die neuronale Informationsverarbeitung ist die Verschaltung von Neuronen eine wichtige Grundlage. Leider ist das Gehirn so komplex, daß kaum jemals seine Verschaltung zu klären sein dürfte. Außerdem ändert sich durch Lernen auch ständig. Eine Ausnahme ist das Kleinhirn, dessen grundlegende Beschreibung vor etwa zwanzig Jahren Eccles gelang. Die höchste Leistung wurde dann vor einigen Jahren bei der Biene erreicht. Hier gibt es einen kompletten Atlas aller Neuronen und deren Verschaltung. Hier können jedoch nur ausgewählte Teilschaltungen betrachtet werden. Die allereinfachsten Prinzipien sind im Bild nächste Seite zusammengestellt. In der Wirklichkeit kommen sie jedoch nie allein vor, sondern nur in Kombination miteinander.

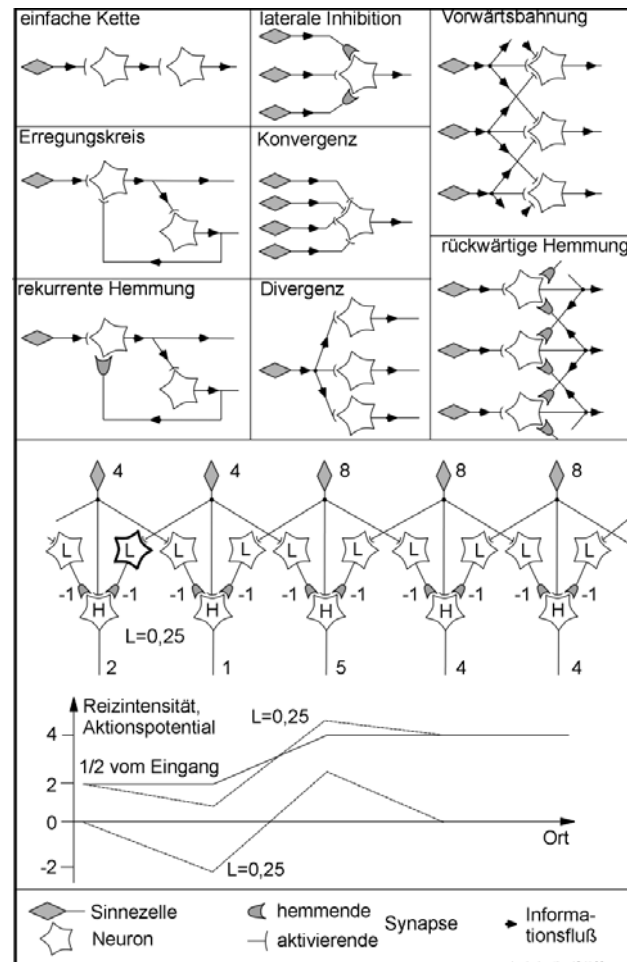
Bei der *einfachen Kette* durchläuft die Erregung die Neuronen nacheinander. An jedem Neuron wird sie dabei um die jeweils typische und z. T. von der Reizintensität abhängige Zeit verzögert.

Bei der *Konvergenz* wirken mehrere Neuronen gemeinsam auf ein Neuron ein. Je nach der Schwelle dieses Neurons und der Wirksamkeit der einzelnen Synapsen entsteht ein Aktionspotential erst dann, wenn gleichzeitig mehrere Reize eintreffen.

Bei der *Divergenz* wirkt ein Neuron über Kollateralen auf mehrere Neuronen ein. Je nach ihrer sonstigen Erregung können sie alle die Erregung des einen Neurons weiterleiten.

Überlagern sich mehrere Divergenz- und Konvergenzschaltungen, so kann die *Vorwärtsbahnung* entstehen. Die eintreffenden Informationen beeinflussen dabei auch die seitlichen Neuronen. Sie können dadurch leichter von den ihnen vorgelagerten Neuronen erregt werden. Diese Schaltung taucht zuweilen auch zweidimensional auf. Die Erregungsmuster laufen dann häufig räumlich auseinander, werden also unschärfer.

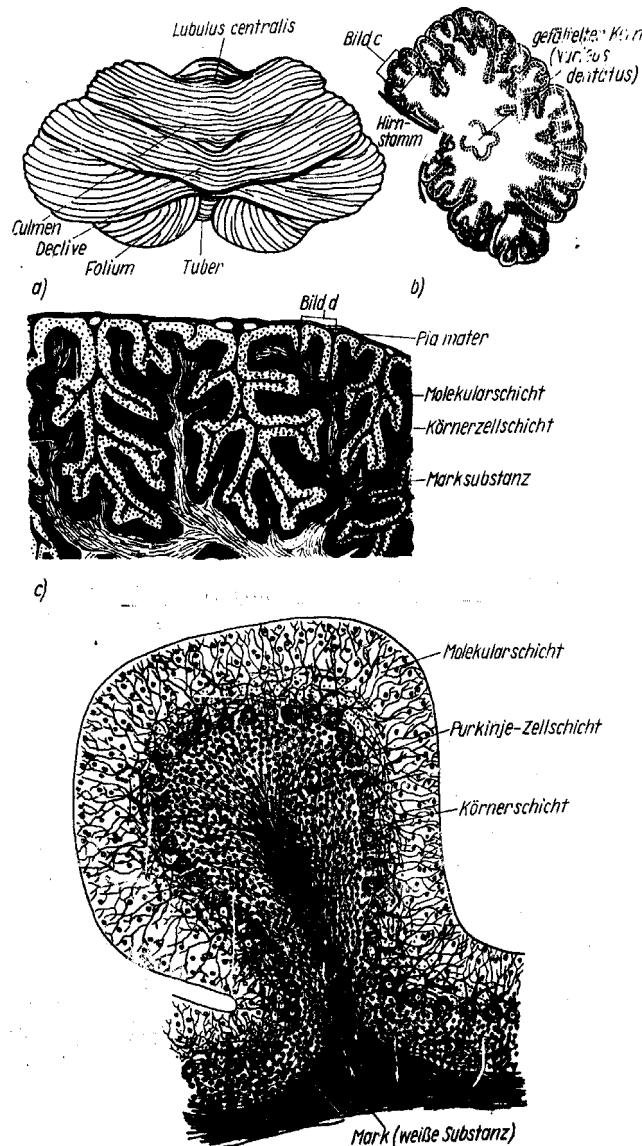
Bei den weiteren Schaltungen ist auch die Hemmung (dickes dunkles Dreieck) hinzugenommen. Die *rekurrente Hemmung* bewirkt, daß erst dann ein zweiter Reiz wirksam werden kann, wenn auch die verzögerte Erregung des hemmenden Neurons abgeklungen ist. Das Gegenteil liegt beim *Erregungskreis* vor. Er verstärkt Impulse, die entsprechend der Verzögerungszeit aufeinander folgen.



Die *rückwärtige Hemmung* ist das schaltungsgemäße Gegenteil der Vorwärtsbahnung. Sie bewirkt eine Verteilung von örtlich begrenzten Erregungsmustern. Sie kann auch als eine Kombination von rekurrenter Hemmung und der im folgenden behandelten lateralen Inhibition aufgefaßt werden.

Die *laterale Inhibition* wurde 1959 von Ratcliff und Hartline am Facettenauge des Pfeilschwanzkrebses (Limulus) experimentell gefunden. Sie gilt noch immer als Musterbeispiel von einfachen Neuronschaltungen. Wegen des Daleschen Gesetzes ist die reale Verschaltung allerdings meist komplizierter als im Bild. Es sind für die Hemmung Zwischenneuronen notwendig. So entsteht eine Prinzipschaltung, wie sie das Bild unten zeigt. Für das Verhalten der Schaltung ist dabei die Reizverstärkung bzw. -schwächung an den einzelnen Neuronen entscheidend. Im Beispiel wird angenommen, daß die hemmenden Lateralneuronen L nur ein Viertel der Energie des direkt erregenden Weges liefern. Die örtliche Steilheit der Erregung wird dann 1,5-fach verstärkt, und an den Grenzen entstehen Reizüberbetonungen. Ähnliches nehmen wir als Machsche Streifen wahr. Wird die Wirkung der Lateralneuronen auf 0,5 erhöht, so erscheint überhaupt nur eine Erregung beim Helligkeitssprung.

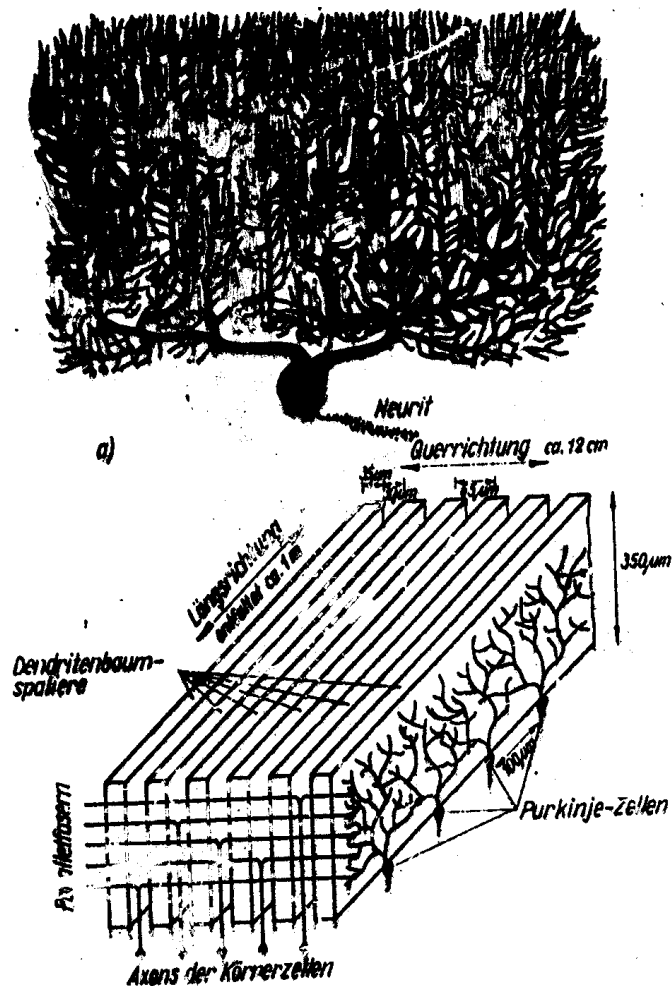
Das Kleinhirn



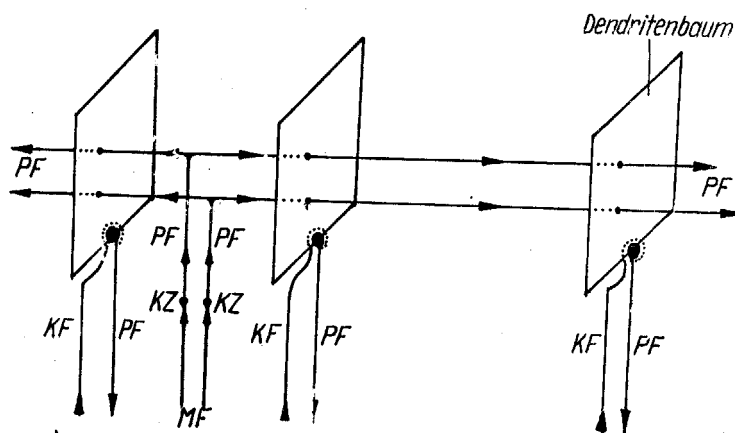
Das Kleinhirn ist in der ganzen Wirbeltierwelt konservativsten, also am wenigsten verändert. Sein relativer Anteil am Gesamtgehirn liegt immer um 10%, lediglich bei den Fischen bis zu 15%. In seinem Erscheinungsbild hat es sich von der einfachen Platte bei den niedrigen Wirbeltieren bis zum stark, aber nur in einer Richtung gefalteten Organ entwickelt. Auch die einzelnen Zelltypen haben sich kaum weiter differenziert. Entscheidend ist die hochspezialisierte und zugleich größte aller Nervenzellen, die *Purkinje-Zelle*.

Das Aussehen und den Aufbau zeigt das Bild ganz links oben. Es ist deutlich die Faltung in nur einer Richtung zu erkennen. Würde diese Faltung aufgehoben, so entstünde aus der Rinde eine Schärpe von etwa 1 m Länge und ca. 12 cm Breite. Noch deutlicher zeigt dies der Schnitt daneben. Da sich 90 % der Rinde in den Falten befinden, ist Verdichtung noch stärker als beim Großhirn.

Ein Ausschnitt der gefalteten Rindenstruktur zeigt vergrößert Teilbild (Mitte links). Darunter befindet sich ein weiter vergrößerter Ausschnitt einer Faltung. Darin sind deutlich *drei Schichten* zu erkennen: Molekular-, Purkinje-Zell- und Körnerschicht.



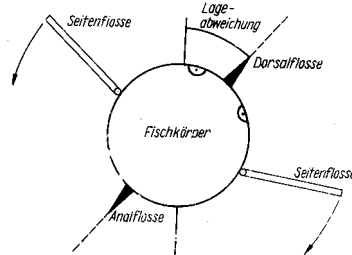
Das Aussehen einer einzelnen Purkinje-Zelle ist im Bild (oben) gezeigt. Vom ihrem Zelleib gehen 2 bis 3 Hauptdendriten ab, die sich dann stark weiter verzweigen. Der Dendritenbaum jeder Purkinje-Zelle füllt etwa ein rechteckiges Volumen von $350 \times 350 \times 35 \mu\text{m}^3$ aus. Da der Abstand der Purkinje-Zelle etwa 100 bzw. $65 \mu\text{m}$ beträgt, bilden sie ein spalierobstähnliches Feld, wobei die Dendritenbäume in der Längsrichtung stark ineinandergreifen und in der Querrichtung auf Abstand stehen. (Bild mitte rechts) Diese Anordnung ist funktionswichtig und erzwingt die gerichtete Faltung. Bei allen Faltungen behält die Dicke der Molekularschicht (also die Höhe der Dendritenbäume) immer den gleichen Wert. Die notwendigen Dickenänderungen erfolgen ausschließlich in Körnerschicht, machen aber auch nur +8 bis -5 % aus.



Die Grundfunktion des Kleinhirns kann mittels des obigen Bildes erklärt werden. Von den Moosfasern MF werden die Körnerzellen KZ beeinflusst. Sie senden ihre Axone als etwa 3 bis 10 mm lange Parallelfasern PF T-förmig durch die Dendritenbäume. Jeden Dendritenbaum durchziehen so etwa 250 000 Parallelfasern. Jede Parallelfaser durchquert etwa 200 Dendritenbäume und besitzt so ca. 50 synaptische Kontakte. Die Parallelfasern

sind sehr dünn, 0,2 bis 0,5 μm , und besitzen keine Markscheide. Sie leiten die Erregung sehr langsam (30 cm/s) weiter. Dies ist wesentlich, da das Kleinhirn genau die hiermit realisierten Verzögerung funktionell nutzt (siehe unten). Sie beträgt zwischen zwei Dendritenbäumen etwa 0,2 ms.

Mit den Parallelfasern werden also die einzelnen Purkinje-Zellen zu unterschiedlichen Zeiten unterschwellig vorerregt. Dieser Zustand kann über die Kletterfasern KF abgefragt werden. Sie erregen die Purkinje-Zellen sehr stark, und die Purkinje-Zellen geben je nach der Vorerregung durch die Parallelfasern bei jeder Erregung mittels der Kletterfasern etwa 1 bis 5 dicht aufeinanderfolgende Impulse ab. Die maximale Impulsdichte, zu der eine Purkinje-Faser PF fähig ist, liegt bei 300 bis 500 Impulsen je Sekunde. Die Kletterfaser kann damit bis zu etwa 100 mal in der Sekunde eine Purkinje-Zelle abfragen.



Die Funktion des Kleinhirns besteht darin, alle Bewegungen fein abzustufen. Hierzu wird gedanklich ein Fisch im Wasser gewählt. Eine Abweichung von seiner Normallage kann er durch Schläge der Seitenflossen ausgleichen. Dann wäre eine Intensität notwendig, die genau der Lageabweichung entspricht. Nach dem Flossenschlag wäre wieder die Lageabweichung zu prüfen usw. Mit dem Kleinhirn ist nun aber ein digitales Prinzip realisiert. Zunächst führt eine Flosse einen kräftigen Schlag aus, der den Fischkörper schnell in Richtung zu richtigen Lage führen würde, jedoch weit darüber hinaus. Doch im genau definierten zeitlichen Abstand folgt ein genauso kräftiger Schlag der anderen Flosse, der den ersten Schlag aufhebt. Hierdurch kommt der Fisch in die richtigen Lage. Die Zeitverzögerung ist hierbei das Maß für die Lageabweichung, und sie wird vom Kleinhirn bestimmt. Dieses Prinzip ist zugleich schneller und weniger stör anfällig.

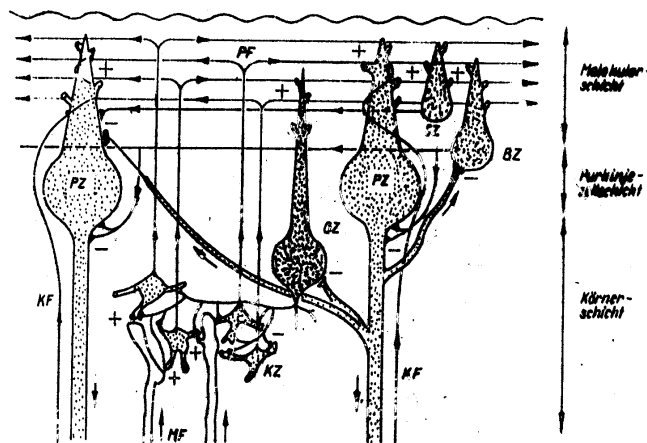


Abb. 4.10 Prinzipielle Verschaltung und Anordnung der 5 Zelltypen in der Kleinhirnrinde. Es bedeuten: PZ – Purkinje-Zellen; GZ – Golgi-Zelle; SZ – Stärkzelle; KZ – Körnerzelle (von außen nach innen); KF – Kletterfaser; PF – Parallelfaser; MF – Mossfaser; KF – Kletterfaser; MF – Mossfaser [B21; G10; B7; G1; G8; G2; B5; B52; V6].

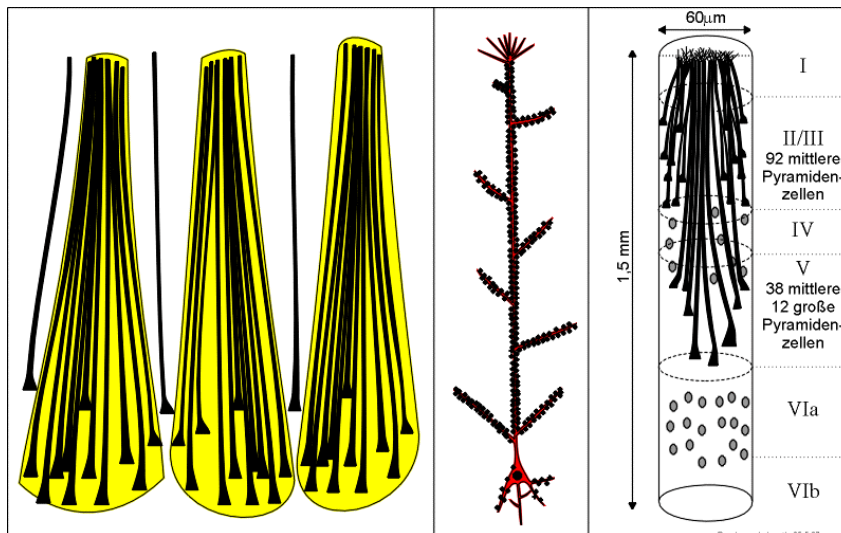
Tabelle 4.3 Matrix der Verschaltungen im Kleinhirn. Es bedeuten: + erregend; – hemmend; 0 ohne Kontakt; d greift am Dendriten, s greift am Soma an.

von:	zu:					
	KZ	PZ	GZ	SZ	Nucleus dentatus	
Mossfasern MF	+	0	0	0	0	(–)
Kletterfasern KF (aus Olive)	0	+	d	0 (–)	0 (–)	0
Parallelfasern (Körnerzellen KZ)	0	+	+	+	+	0
Purkinje-Zellen PZ	0	–	–	0	0	–
Golgi-Zellen GZ	–	0	0	0	0	0
Körnerzellen KZ	0	–	0	0	0	0
Stärkzellen SZ	0	–	0	0	0	0

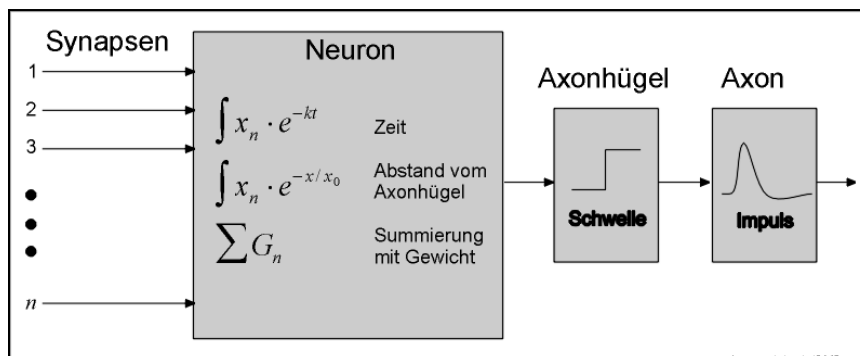
Weitere Details zur Verschaltung der Zellen zeigt die obige Tabelle. Insgesamt entspricht das Kleinhirn also einer Matrix mit zeitverzögerter Kopplung. Sie hat mit den Kletterfasern KF etwa 10^6 Abfrageeingänge und von den Purkinje-Zellen ca. 10^6 bis 10^7 Ausgänge. Der Zustand dieser Matrix wird von den Moosfasern MF über die Körnerzellen eingestellt. Die Ein- und Ausgänge sind dadurch zeitlich unterschiedlich über die Länge der Parallellform mit jeweils 50, also insgesamt einigen 10^7 Koeffizienten verkoppelt.

Ergänzende Bilder, die nicht in den Text aufgenommen wurden

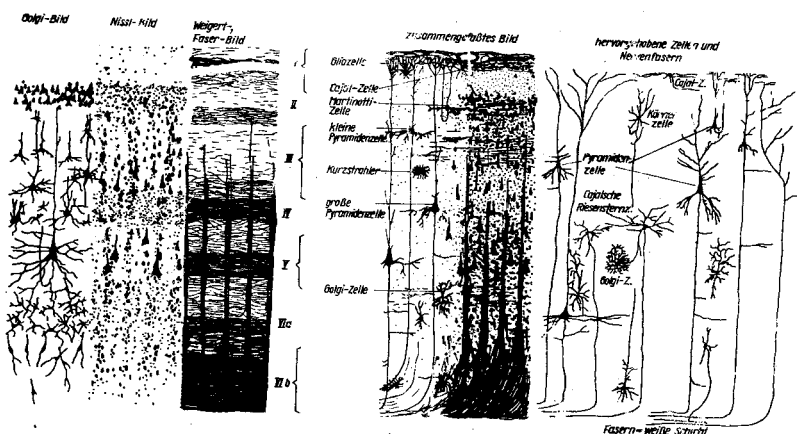
Neuere Untersuchungen zeigen, daß sich im Großhirn, die Pyramidenzellen sich zu Dendron als Einheiten organisieren



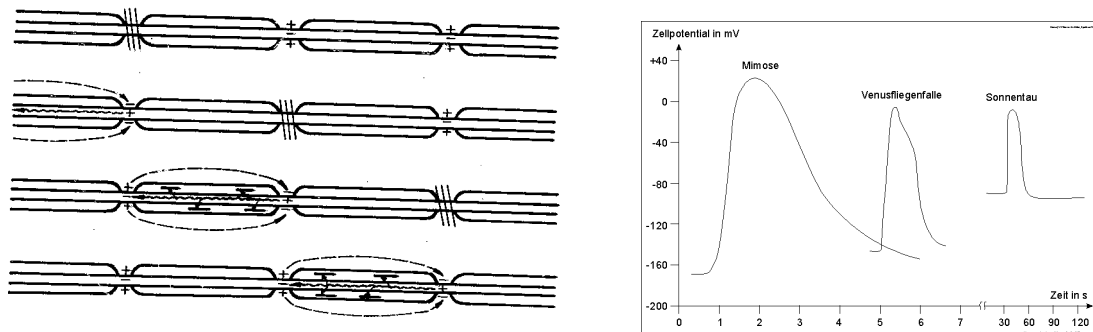
Das Ersatzschaltbild eines Neurons sieht wie folgt aus, die „Signale“ der vielen Eingänge werden räumlich (zum Axon hin) und zeitlich integriert. Durch Hormone, Aufmerksamkeit usw. wird die Schelle G gesteuert und erst wenn sie überschritten wird entsteht ein peak.



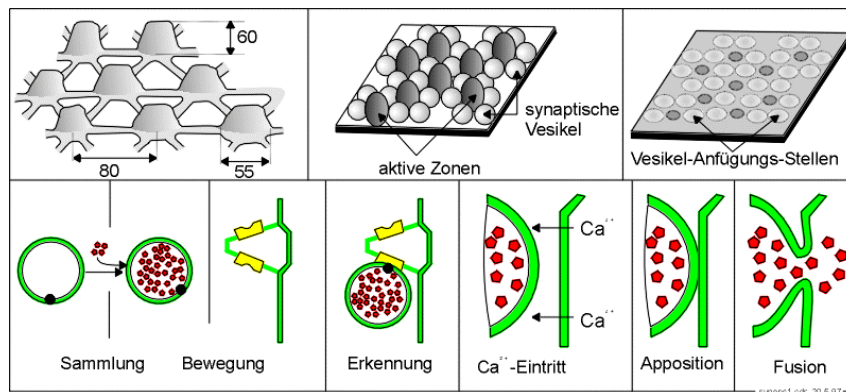
Das Bild auf der nächsten Seite zeigt, wie durch verschiedene Färbemethoden die neuronale Struktur der Gehirnschicht ermittelt werden kann.



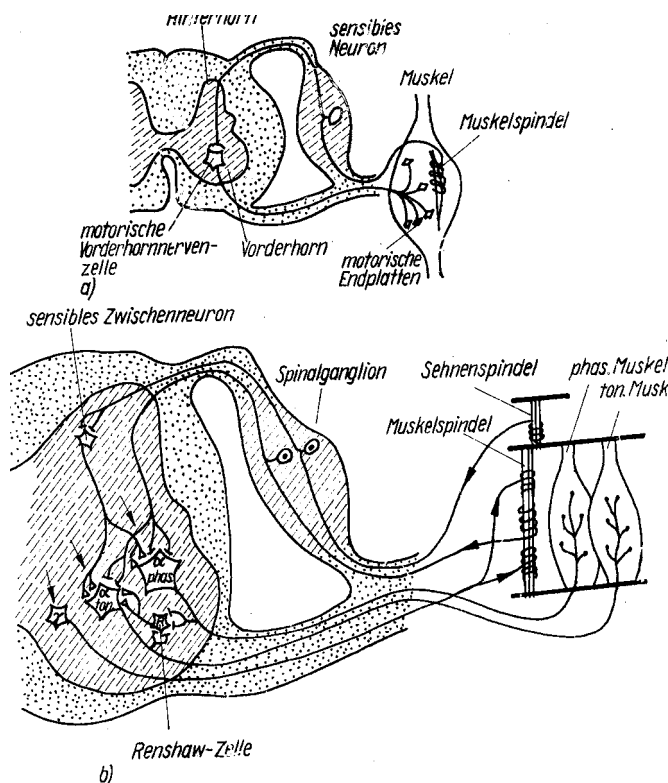
Das folgende Bild (links) zeigt, wie die saltatorische Fortleitung der Information von Ranvierring zu Ranvierring springt, weil die Myolinscheiden ein Großteil der Oberfläche des Axons isolieren. Mit dem rechten Bild wird gezeigt, daß auch bereits bei Pflanzen so etwas wie Aktionsströme existiert. Allerdings sind die Zeiten viel größer.



In diesem Bild sind die Vorgänge bei der Tätigkeit einer Synapse ausführlicher dargestellt. Insbesondere ist das Raster im Innern der Synapse deutlich zu erkennen. Hier lagern sich die Partikel mit den aktiven Flüssigkeiten an, und platzen zu vorgegeben Zeiten.



Dies Bild zeigt, wie sich Reflexe als einfache Neuronenschaltungen über das Rückenmark abspielen.

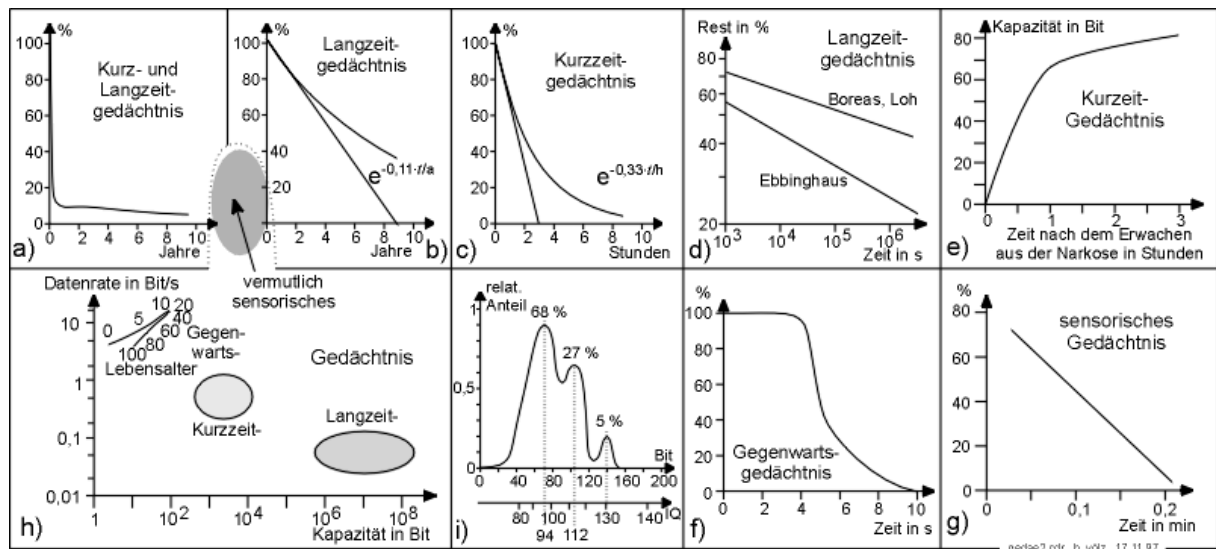


Gedächtnis

(zunächst ein bearbeiteter und ergänzter Auszug insbesondere durch Bilder aus meinem Buch Akzent Kunst und Computer)

Offensichtlich übernimmt der Mensch Informationen in sein Gedächtnis. Er sammelt z.B. Erfahrungen und Wissen, lernt Gedichte und vieles andere mehr. Was lag da näher, als auch diese Prozesse einer informationstheoretischen Analyse zu unterziehen. Hierbei mußten die Probanden - so heißen die Versuchspersonen in der Psychologie - sinnlose Silben und lange Zufallszahlen auswendig lernen. Das Ergebnis des Lernens und Vergessens ließ sich dann gut am jeweils Gewußten überprüfen. Die mühevoll daraus gewonnenen Fakten zeigten, daß wir über drei Gedächtnisabschnitte verfügen, die in komplexer Weise zusammenwirken.

Dies sind die dabei gewonnenen Daten. Teilbild i zeigt, daß es eine gewisse Populationsabhängigkeit bezüglich „Intelligenz“ und Gegenwartsgedächtnis existieren könnte.



Das erste Teilgedächtnis wollen wir Gegenwartsgedächtnis nennen. Durch seine Leistungsfähigkeit hören wir einen Satz als Einheit und können die Schläge einer Kirchturmuhren auch nach ihrem Verklängen zählen. Es besitzt demgemäß eine Zeitdauer von rund 10 Sekunden, die wir in ihrer Gesamtheit als aktuelle Gegenwart empfinden. Zu lange Sätze, wie sie bestimmte Redner bewußt, um Spannung hervorzurufen, benutzen, sind dann, insbesondere wenn von der im Deutschen üblichen verbalen Klammer Gebrauch gemacht wird, nicht mehr zu verstehen. Es werden einfach diese 10 Sekunden überschritten. Hierzu Beispiele

Heinrich von Kleist; Michael Kohlhaas; 4. Satz zu Beginn

Er ritt einst, mit einer Koppel junger Pferde, wohlgenährt alle und glänzend, ins Ausland und überschlug eben, wie er den Gewinnst, den er auf den Märkten damit zu machen hoffte, anlegen wollte - teils nach Art guter Wirte auf neuen Gewinnst, teils aber auch auf den Genuß der Gegenwart -, als er an die Elbe kam und bei einer stattlichen Ritterburg, auf sächsischem Gebiete, einen Schlagbaum traf, den er sonst auf diesem Wege nicht gefunden hatte.

Schneider, W.: Deutsch für Profis; Hamburg 1991 S. 96 aus: c't (1993), 10, 45

Denken Sie, wie tragisch der Krieger, der die Botschaft, die den Sieg, den die Athener bei Marathon, obwohl sie in der Minderheit waren, nach Athen, das in großer Sorge, ob es die Perser nicht zerstören würden, schwebte, erfochten hatten, verkündete, brachte, starb.

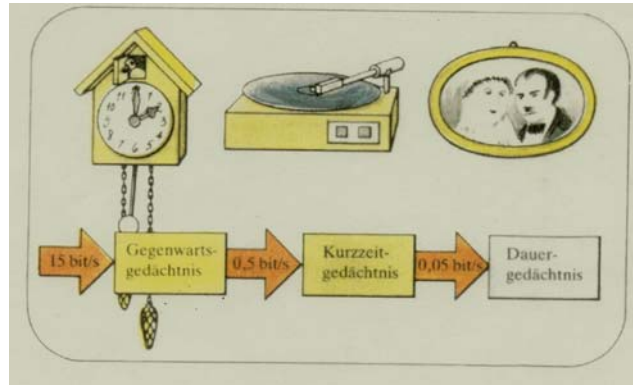
Den längsten Satz hat Victor Hugo in "Les Misérables" mit 823 Wörtern verfaßt

Analysiert man die experimentellen Werte weiter, so folgen noch zwei Daten: Der maximal mögliche Informationsfluß zum Gegenwartsgedächtnis beträgt rund 15 Bit/s und seine Speicherkapazität etwa 150 Bit.

Vom Gegenwartsgedächtnis wird ein Teil der Information dann zum folgenden Kurzzeitgedächtnis weitergeleitet. Es verfügt nämlich nur über eine Zuflußrate von 0,5 Bit/s. Dies bedeutet, daß etwa nur ein Dreißigstel der bewußt wahrgenommenen Information in das Kurzzeitgedächtnis gelangen kann. Weiter zeigte sich, daß seine Kapazität nur rund zehnmal so groß ist, also etwa 1500 Bit beträgt.

Vergleicht man diese beiden Zahlen, dann erkennt man eine Zeitdauer von rund 50 Minuten. In dieser Zeit könnte also das Kurzzeitgedächtnis voll mit Information angefüllt sein. Es ist auch hier ohne die Informationstheorie kaum zu erklären, warum unsere Vorfahren die Stundeneinteilung gewählt haben, denn die 24 taucht in keinem anderen Zusammenhang auf. Die Vermutung liegt also nahe, daß sie intuitiv auf diese recht bedeutsame Zeitspanne Bezug nahmen. Auffällig ist weiter, daß noch genauer die Schul- und Vorlesungsstunden auf diesen Wert festgelegt sind. Vielleicht ist es gar kein schlechter Witz, wenn man davon spricht, daß ein Professor über alles reden darf, nur nicht über eine Stunde.

Schließlich gelangt die Information in unser Dauergedächtnis. Wie schon der Name sagt, bleibt sie hier so lange beständig, wie wir leben. Der Informationsfluß in dieses Gedächtnis beträgt jedoch nur 0.05 Bit/s, also ein Dreihunderstel dessen, was wir bewußt mit dem Gegenwartsgedächtnis wahrnehmen. Zuweilen wurden und werden in der Literatur für dieses Gedächtnis riesengroße Zahlenwerte genannt. Heute ist jedoch sichergestellt, daß seine bewußt nutzbaren Kapazität zwischen einer und einhundert Millionen Bit liegt.



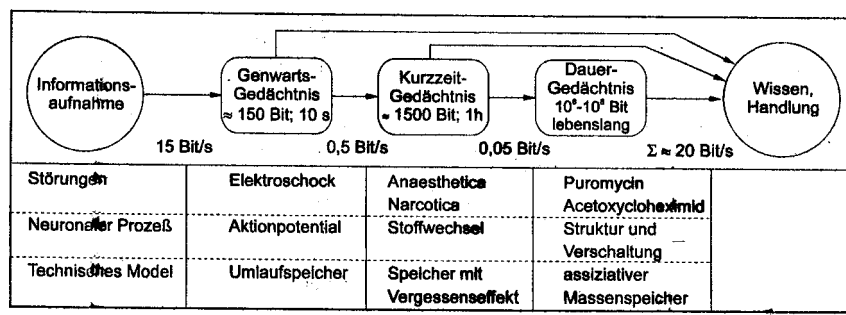
Die ist ein anschauliches Bild aus dem o. g. Buch. Besser ist die folgende Tabelle

Modell menschliches Gedächtnis

hat primär nichts mit Denken und Verhalten zu tun!

Gedächtnis	Gegenwarts-	Kurzzeit-	Langzeit-
Kapazität in Bit	150	1500	$10^6 \dots 10^{10}$
Zuflußrate in Bit/s	15	0,5	0,05
Auffüllzeit	ca. 10 s	ca. 1 h	lebenslang
Halbwertszeit	ms ... s	ca. 20 min	entfällt
Störungen werden ausgelöst durch	Elektroschock	Anästhetika, Narkotika	Puromycin
Für Speicherung wesentlich	Aktionspotential	Stoffwechsel	Struktur und Verschaltung
Technisches Denkmodell	Umlaufspeicher	exponentielles Vergessen	assoziativer Massenspeicher

Ein Bild zeigt dies ähnlich



Angesichts heute schon vorhandener technischer Speicher mit vielen Milliarden Bit ist dieser Wert erstaunlich klein. Es seien daher zwei Beispiele für diesen relativ kleinen Wert angeführt: selbst wenn wir 100 Jahre pausenlos, also Tag und Nacht die 0,05 Bit/s aufnehmen, ergeben sich erst rund 150 Millionen Bit !

Es gibt das Spiel „Begrifferraten“. Man kann sich dabei, wie die Praxis zeigt, noch so komplizierte Begriffe vorstellen, sie werden praktisch immer mit rund 20 Ja/Nein-Fragen zu erraten sein. Da 2^{20} grob eine Millionen ist, könnte auch dies eine Hinweis auf die Speicherkapazität unseres Dauergedächtnisses sein.

Anfangs waren alle genannten Werte recht umstritten, heute werden sie aber im wesentlichen von allen Fachleuten akzeptiert. Dabei ist beachtlich, daß die Zahlenwerte für unser Gegenwartsgedächtnis nahezu unabhängig vom Alter und der Intelligenz sind. Hierzu muß aber betont werden, daß alle Werte vorrangig für

Informationen gültig sind, die keinen Inhalt besitzen bzw. in keinen Kontext zu bekannten Fakten stehen. Andererseits ist jedoch die Strukturierung der komplexen Information in unserem Dauergedächtnis wesentlich für unsere geistigen Leistungen, sie erfolgt erfahrungsgemäß sekundär. Die Aufnahme neuer Information hängt stark davon ab, wie weit sie an schon vorhandene Information anzukoppeln ist.

Inzwischen haben die Neurowissenschaften viel Licht in Details der Gedächtnisabläufe gebracht. Danach laufen die Prozesse aller drei Gedächtnisse an jedem einzelnen Neuron ab. Ganz im Gegensatz zu technischen Speichern gibt es also keinen bestimmaren Ort für eine Information. Sie ist über sehr viele Neuronen verstreut abgelegt.

Stark vereinfacht gesagt funktioniert unser Gegenwartsgedächtnis dadurch, daß eine größere Anzahl von Neuronen aktiviert ist. Die Auswahl der jeweiligen Neuronen hängt in noch nicht bekannter Weise von Inhalt der Information ab.

Bei etwa unveränderter Information bildet sich dann das Kurzzeitgedächtnis als so etwas wie ein Trampelpfad aus. Die angeregten Neuronen müssen dabei für ihre Aktivierung Proteine produzieren. Dieser Prozeß hat aber eine Halbwertszeit von rund 20 Minuten. Wenn die Aktivierung zur Proteinbildung in Gang gekommen ist, kann sie folglich nicht sofort wieder aufhören. Der Trampelpfad ist ausgetreten und damit leichter begehbar.

Wird auch diese Information wiederholt, muß etwas Neues auftreten. Es wird vermutet, daß es dann zur verstärkten Kopplung der Neuronen durch größere oder neue Synapsen kommt. Vereinfacht ausgedrückt, die „Verschaltung“ der Neuronen verändert sich, und sie ist die Grundlage des Dauergedächtnisses.

Daher die seltsam anmutende Frage: Was nutzt dem Bräutigam das Schaltbild des Gehirns seiner Braut? Es ist einmal so komplex, daß selbst mit den Mitteln der heutigen Siliziumtechnik in der Mikroelektronik dafür eine Fläche, wie sie die Insel Rügen besitzt, gerade ausreichen würde. Diese Komplexität ist für den Bräutigam unüberschaubar. Andererseits wird die Struktur durch Lernen und Erlebnisse so stark verändert, daß er auch nicht abzusehen vermag, wie sie sich entwickelt.

Im allgemeinen existieren bei technischen Speichern definierte Orte für die verschiedenen Informationen. Beim Gehirn ist dies anders. Wenn z.B. infolge Krankheit bestimmte Hirngebiete ausfielen oder operativ entfernt werden mußten, konnte nie festgestellt werden, daß der betroffene Mensch dadurch etwas Bestimmtes nicht mehr wußte. Das gesamte Wissen scheint also gleichmäßig über das Gehirn verteilt zu sein. Jedoch existieren ganz wenige Spezialisierungen. Sie betreffen z.B. die sensorischen und motorischen Leistungen, die Sprache oder größere komplexere Leistungen. Insbesondere besteht eine Spezialisierung zwischen der rechten und linken Gehirnhälfte, wie die Tabelle zeigt.

In der linken Gehirnhälfte geschieht also vor allem das, was eine gewisse Ähnlichkeit mit unserer Rechentechnik besitzt. Die rechte Hälfte ist dagegen mehr für Prozesse zuständig, die in etwa dem Anliegen von Kunst und Gefühl entsprechen. Beide Hirnhälften sind aber durch ein enorm umfangreiches Nervenbündel, den sogenannten Balken verbunden. Die hierüber fließenden Informationen integrieren beide Spezialisierungen zu einer Einheit, welche die Gesamtpersönlichkeit wesentlich bestimmt. Wie sagte es Johannes R. Becher?
„Späret Anmut nicht noch Mühe, Leidenschaft nicht noch Verstand...“

Das menschliche Gedächtnis behält sehr viel, ist folglich aber keine Datenbank. Erinnerungen lassen sich zuweilen nicht direkt abrufen. Sie werden dann eher durch nebensächlichsten Dinge, wie zufällige Bilder, Melodien oder kaum wahrnehmbare Gerüche ausgelöst. Sie sind daher auch kaum statisch, sondern leben und entfalten sich. Lernen erzeugt Gedächtnis. Denken beruht auf Benutzung des Gedächtnisses, d.h. auf der Suche in Gedächtnisinhalten. (Klix S.9)

Auf eine 4000 Jahre alten Papyrus steht. „Ein Mensch ist vergangen und sein Leib zu Erde geworden ... Es ist allein die Schrift, welche die Erinnerung an ihn zu bewahren vermag“ Klix S. 185. Aber Andererseits tötete die Bücherverbrennung von 1933 keinen Gedanken.

An Gegenständen sind Spuren des Gebrauchs gespeichert, wichtige Hinweise auf seine Anwendung. Wie wichtig die Mythologie das Vergessen hielt, zeigt u.a. Trank des Vergessens bevor man in die Unterwelt gelangt (Z. B. Euphigenie) oder bezüglich Hagen, z.B. in Wagners Ring.

Erst in den letzten Jahren ist bekannt geworden, daß die bisherigen Ausführungen nur für verbal Erfassbares gelten. Bei Bildern zeigt sich ein deutlich anderes Verhalten ab. Hierfür gilt dann wahrscheinlich das folgende Bild. Dabei ist aus benannt, daß der Hippocampus eine ganz wesentliche (wenn auch bisher kaum erklärbare) Rolle für das Gedächtnis spielt.

