



Onur Güntürkün

Biologische Psychologie

2., aktualisierte Auflage



Bachelorstudium
Psychologie

 hogrefe

Biologische Psychologie

Bachelorstudium Psychologie

Biologische Psychologie

Prof. Dr. Onur Güntürkün

Herausgeber der Reihe:

Prof. Dr. Eva Bamberg, Prof. Dr. Hans-Werner Bierhoff,

Prof. Dr. Alexander Grob, Prof. Dr. Franz Petermann

Onur Güntürkün

Biologische Psychologie

2., aktualisierte Auflage



Prof. Dr. Onur Güntürkün, geb. 1958. 1975–1980 Studium der Psychologie in Bochum. 1984 Promotion. 1984–1987 Wissenschaftlicher Mitarbeiter an der Ruhr-Universität Bochum in der Arbeitseinheit Tierpsychologie. 1987–1988 Post-Doktorand in Paris und San Diego. 1988–1991 Wissenschaftlicher Assistent an der Universität Konstanz. 1991 Habilitation. 1992–1993 Hochschuldozent an der Universität Konstanz. Seit 1993 Professor für Biopsychologie an der Fakultät für Psychologie, Ruhr-Universität Bochum. Seit 1996 verschiedene Forschungsaufenthalte im Ausland als Gastwissenschaftler.



Informationen und Zusatzmaterialien zu diesem Buch finden Sie unter www.hogrefe.de/buecher/lehrbuecher/psychlehrbuchplus

Wichtiger Hinweis: Der Verlag hat gemeinsam mit den Autoren bzw. den Herausgebern große Mühe darauf verwandt, dass alle in diesem Buch enthaltenen Informationen (Programme, Verfahren, Mengen, Dosierungen, Applikationen, Internetlinks etc.) entsprechend dem Wissensstand bei Fertigstellung des Werkes abgedruckt oder in digitaler Form wiedergegeben wurden. Trotz sorgfältiger Manuskripterstellung und Korrektur des Satzes und der digitalen Produkte können Fehler nicht ganz ausgeschlossen werden. Autoren bzw. Herausgeber und Verlag übernehmen infolgedessen keine Verantwortung und keine daraus folgende oder sonstige Haftung, die auf irgendeine Art aus der Benutzung der in dem Werk enthaltenen Informationen oder Teilen davon entsteht. Geschützte Warennamen (Warenzeichen) werden nicht besonders kenntlich gemacht. Aus dem Fehlen eines solchen Hinweises kann also nicht geschlossen werden, dass es sich um einen freien Warennamen handelt.

Copyright-Hinweis:

Das E-Book einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlags unzulässig und strafbar.

Der Nutzer verpflichtet sich, die Urheberrechte anzuerkennen und einzuhalten.

Hogrefe Verlag GmbH & Co. KG
Merkelstraße 3
37085 Göttingen
Deutschland
Tel. +49 551 999 50 0
Fax +49 551 999 50 111
verlag@hogrefe.de
www.hogrefe.de

Umschlagabbildung: © José Marafona – Dreamstime.com
Satz: ARThür Grafik-Design & Kunst, Weimar
Format: PDF

2., überarbeitete Auflage 2019

© 2012, 2019 Hogrefe Verlag GmbH & Co. KG, Göttingen
(E-Book-ISBN [PDF] 978-3-8409-2941-0; E-Book-ISBN [EPUB] 978-3-8444-2941-1)
ISBN 978-3-8017-2941-7
<http://doi.org/10.1026/02941-000>

Nutzungsbedingungen:

Der Erwerber erhält ein einfaches und nicht übertragbares Nutzungsrecht, das ihn zum privaten Gebrauch des E-Books und all der dazugehörigen Dateien berechtigt.

Der Inhalt dieses E-Books darf von dem Kunden vorbehaltlich abweichender zwingender gesetzlicher Regeln weder inhaltlich noch redaktionell verändert werden. Insbesondere darf er Urheberrechtsvermerke, Markenzeichen, digitale Wasserzeichen und andere Rechtsvorbehalte im abgerufenen Inhalt nicht entfernen.

Der Nutzer ist nicht berechtigt, das E-Book – auch nicht auszugsweise – anderen Personen zugänglich zu machen, insbesondere es weiterzuleiten, zu verleihen oder zu vermieten.

Das entgeltliche oder unentgeltliche Einstellen des E-Books ins Internet oder in andere Netzwerke, der Weiterverkauf und/oder jede Art der Nutzung zu kommerziellen Zwecken sind nicht zulässig.

Das Anfertigen von Vervielfältigungen, das Ausdrucken oder Speichern auf anderen Wiedergabegeräten ist nur für den persönlichen Gebrauch gestattet. Dritten darf dadurch kein Zugang ermöglicht werden.

Die Übernahme des gesamten E-Books in eine eigene Print- und/oder Online-Publikation ist nicht gestattet. Die Inhalte des E-Books dürfen nur zu privaten Zwecken und nur auszugsweise kopiert werden.

Diese Bestimmungen gelten gegebenenfalls auch für zum E-Book gehörende Audiodateien.

Anmerkung:

Sofern der Printausgabe eine CD-ROM beigelegt ist, sind die Materialien/Arbeitsblätter, die sich darauf befinden, bereits Bestandteil dieses E-Books.

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	9
1 Neurone und Gliazellen	11
1.1 Nervenzellen	14
1.1.1 Das Soma	16
1.1.2 Der Dendrit	17
1.1.3 Das Axon	21
1.2 Gliazellen	23
Zusammenfassung	25
Fragen	26
2 Die Funktionsmechanismen von Nervenzellen	27
2.1 Die Entstehung des neuronalen Signals	30
2.1.1 Die Ionen innerhalb und außerhalb der Zelle	30
2.1.2 Die neuronale Zellmembran	30
2.1.3 Die Ionenkanäle	31
2.1.4 Die Konzentrationsgradienten der Ionen	32
2.1.5 Die elektrostatische Kraft	33
2.1.6 Das Membranpotenzial	34
2.2 Das Aktionspotenzial	37
2.2.1 Entstehung und Verlauf eines Aktionspotenzials	39
2.2.2 Die Reise des Aktionspotenzials	42
2.2.3 Myelinisierte Axone	45
Zusammenfassung	46
Fragen	47
3 Synapsen und Neurotransmitter	49
3.1 Die Übertragung an der Synapse	51
3.1.1 Die chemische Synapse	51
3.1.2 Die postsynaptischen Rezeptoren	54
3.1.2.1 Ionotrope Rezeptoren	54
3.1.2.2 Metabotrope Rezeptoren	55
3.2 Das postsynaptische Potenzial	57
3.3 Neurotransmitter	59
3.3.1 Aminosäuren	60
3.3.1.1 Glutamat	61
3.3.1.2 GABA	62

6 **Inhaltsverzeichnis**

3.3.2 Amine 63
3.3.2.1 Acetylcholin..... 63
3.3.2.2 Dopamin..... 66
3.3.3 Peptide 67
Zusammenfassung 69
Fragen 70

4 Neuroanatomie 71

4.1 Die Terminologie der Ortsbeschreibungen im Gehirn 74
4.2 Die Hirnhäute 77
4.3 Prosencephalon 79
4.3.1 Telencephalon 79
4.3.1.1 Cerebraler Cortex 80
4.3.1.2 Basalganglien 83
4.3.2 Diencephalon 85
4.3.2.1 Epithalamus 85
4.3.2.2 Thalamus 86
4.3.2.3 Hypothalamus 86
4.4 Mesencephalon 88
4.4.1 Tectum 88
4.4.2 Tegmentum 88
4.5 Rhombencephalon 89
4.5.1 Metencephalon 89
4.5.2 Myelencephalon 90
Zusammenfassung 90
Fragen 91

5 Der sensorische Schaltkreis 93

5.1 Die sensorische Landkarte 95
5.2 Die verzerrte Landkarte unserer Sinne 99
5.3 Jenseits der primären sensorischen Landkarte 104
5.3.1 Primär sensorische Areale 105
5.3.2 Assoziativ-sensorische Areale 107
5.3.3 Multimodale Areale 110
5.3.4 Prämotorische Areale 111
5.3.5 Primäres motorisches Areal 111
5.4 Der sensorische Thalamus: Das „Tor zum Bewusstsein“ 112
Zusammenfassung 115
Fragen 116

6	Die Ordnung des Denkens	117
6.1	Die Makroebene des Gehirns: Die Topografie des Denkens	119
6.1.1	Die anteroposteriore Achse des präfrontalen Cortex	121
6.1.2	Die dorsoventrale Achse des präfrontalen Cortex	122
6.2	Die Mikroebene des Gehirns: Die fragile Welt der Zellensembles	124
6.2.1	Das Entstehen und Vergehen eines Ensembles	125
6.2.2	Die Spur der Ensembles	131
	Zusammenfassung	135
	Fragen	136
7	Gedächtnissysteme: Arbeitsgedächtnis und deklaratives Gedächtnis	137
7.1	Das Arbeitsgedächtnis	141
7.2	Die Rolle des Hippocampus	144
7.3	Die Entstehung des deklarativen Langzeitgedächtnisses	147
7.4	Die Rolle der NMDA-Rezeptoren	150
7.5	Ungelöste Fragen	153
7.6	Der Abruf aus dem Gedächtnisspeicher	156
	Zusammenfassung	158
	Fragen	158
8	Gedächtnissysteme: Nicht deklaratives Gedächtnis	159
8.1	Prozedurales Gedächtnis	161
8.2	Bahnung	171
8.3	Klassische Konditionierung	173
	Zusammenfassung	177
	Fragen	178
9	Emotionen	179
9.1	Die Evolution des emotionalen Gehirns	181
9.2	Die Anatomie der Amygdala	184
9.3	Regulation von aggressivem Verhalten	187
9.4	Regulation von Furchtverhalten	189
9.4.1	Schnelles und vorbewusstes Reagieren	190
9.4.2	Aufmerksamkeit für emotional relevante Reize	191
9.4.3	Reaktionen auf emotionale Stimuli	195
9.4.4	Lernen emotionaler Stimuli	197
	Zusammenfassung	199
	Fragen	200

10	Sucht	201
10.1	Erstkonsum	204
10.2	Gewöhnung	209
10.3	Abstinenz	214
	Zusammenfassung	216
	Fragen	217
11	Hunger und Durst	219
11.1	Hunger	220
11.1.1	Die Energiereserven	221
11.1.2	Hunger und Nahrungsaufnahme	223
11.1.3	Sättigung	228
11.2	Durst	230
11.2.1	Das osmometrische System	231
11.2.2	Das volumetrische System	233
	Zusammenfassung	235
	Fragen	235
12	Geschlecht	237
12.1	Das genetische Geschlecht	239
12.2	Das körperliche Geschlecht	243
12.3	Das neuronale Geschlecht	246
12.4	Das kognitive Geschlecht	249
	Zusammenfassung	254
	Fragen	255
	Anhang	257
	Literatur	259
	Glossar	275
	Sachregister	283

Vorwort

Es ist Jahrzehnte her, aber ich kann mich noch an alle Details erinnern. Es war ein sehr großer, gekachelter Raum, eigentlich schon eher ein Saal. Die Edelstahltische standen in Reihen. Es lag ein merkwürdiger Geruch in der Luft. Ich hatte einen verfleckten Laborkittel an und trug Einmalhandschuhe. Die Studenten waren schon lange weg und ein Kollege hatte mich reingelassen, hatte auf einen weißen Plastik-eimer auf einem der Tische gezeigt und einfach nur „da“ gesagt. Dann war er gegangen. Jetzt saß ich davor und war aufgeregt.

Ich hatte ein bisschen Angst davor, dass der Inhalt mich ekeln würde. Vorsichtig nahm ich den Eimer auf den Schoß, machte den Deckel auf und blickte hinein. Sofort brannten meine Augen von dem scharfen Formalingeruch, aber ich hatte das Gehirn schon gesehen. Als ich es rausnahm, rutschte der Ärmel meines Kittels rein und schnell sog der Stoff das Formalin auf. Mir war alles egal. Zum ersten Mal in meinem Leben hielt ich ein menschliches Gehirn in der Hand. Ehrfurcht durchflutete mich; aber auch Scham, einem mir unbekanntem Menschen auf so intime Art und Weise so nahe zu kommen. Mir war klar, dass die gesetzlichen Vorgaben es erforderten, dass die Fixierung des Gehirns lange nach dem Tod der Person erfolgt und somit die synaptische Feinstruktur des Gehirns in meiner Hand schon erheblich zerfallen war. Aber zelluläre Reste des Gedächtnisses dieses Menschen waren zweifellos noch vorhanden. Erinnerungen an warme Sommertage, an Momente des Glücks und der Liebe, dunkle Geheimnisse, deren letzte unlesbare Spuren ich in meiner Hand hielt.

Die Faszination und die Ehrfurcht, die ich damals als Doktorand verspürte, haben nie nachgelassen. Heute, viele Jahre später, weiß ich erheblich mehr über die neuronalen Mechanismen des Denkens und trotzdem weiß ich viel zu wenig. Die Begeisterung für mein Fach ist in dieses Buchprojekt eingeflossen, und ich hoffe, man spürt es. Das Buch behandelt drei Themenbereiche: die Architektur des Gehirns (Kapitel 1 bis 4), das lernende und erinnernde Gehirn (Kapitel 5 bis 8), das fühlende und agierende Gehirn (Kapitel 9 bis 12). Somit wird zuerst eine Grundlage über den Aufbau des Gehirns und die Funktionen von Neuronen gelegt, bevor die Mechanismen der Informationsspeicherung und des Verhaltens dargestellt werden. Es gibt in diesem Buch keine Trennung zwischen Struktur und Funktion, da diese Trennung auch im Gehirn nicht existiert. Schließlich lassen sich nur bei einem Computer Hard- und Software unterscheiden, während das Gehirn lernabhängig seine Hardware und somit seine Funktion ständig verändert und damit seine Struktur den gemachten Erfahrungen anpasst. Ich habe in allen Kapiteln versucht, die neuronalen Grundlagen psychologischer Prozesse mechanistisch zu erklären. Das heißt, ich wollte die Leser nicht mit korrelativen Zusammenhängen langweilen, sondern ihnen klarmachen,

wie im Einzelnen unsere mentalen Funktionen entstehen. Es ist nicht einfach, diesen Anspruch so umzusetzen, dass dabei trotzdem ein Buch entsteht, das für Bachelorstudenten nicht nur verständlich ist, sondern sogar Spaß macht. Ich hoffe, es hat geklappt. Um meine Leser zu verlocken, immer weiterzulesen, habe ich jedes Kapitel mit einer Kurzgeschichte begonnen, die das Thema und einige wesentliche inhaltliche Punkte umreißt. Innerhalb der zwölf Kapitel sorgen farbig hervorgehobene Kästen für die detaillierte Darstellung einzelner Methoden, wichtiger Experimente oder die Zusammenfassung des Lebens wichtiger Wissenschaftler.

Mittlerweile erscheint das Buch in der zweiten Auflage, und ich freue mich, dass es offensichtlich Anklang gefunden hat. Für die zweite Auflage sind viele neue Erkenntnisse und Zitationen eingebaut worden.

Viele Kolleginnen und Kollegen haben Teile des Buches gelesen und mir sowohl für die erste als auch für die zweite Auflage wichtige Hinweise gegeben oder eigenes Bildmaterial zur Verfügung gestellt. Dafür danke ich ihnen sehr. Ich möchte hier vor allem nennen: Christian Beste, Hubert Dinse, Michael Falkenstein, Klaus Funke, Markus Hausmann, Sebastian Ocklenburg, Maik Stüttgen, Carsten Theiß, Juliana Yordanova und Karl Zilles. Oliver Wrobel danke ich für einen Teil der Abbildungen in den Kapiteln 4, 9 und 11. Meine Frau Monika hat viele Kapitel sehr kritisch Korrektur gelesen. Ich danke ihr sehr für die Mühe. Zum Schluss geht mein Dank an Levent, meinen jüngsten Sohn. Er hat einige Kapitel auf Studententauglichkeit getestet. Zudem spielte er bei der Realisierung des Buchprojektes eine entscheidende Rolle: Als ein Kollege fragte, ob ich ein solches Buch schreiben würde, erbat ich mir Bedenkzeit und erzählte zu Hause von diesem Angebot. Levent sagte dann beim Abendessen: „Hey Papa, mach’s doch einfach.“ Das Ergebnis halten Sie in den Händen.

Bochum, im November 2018

Onur Güntürkün

Kapitel 1

Neurone und Gliazellen

Inhaltsübersicht

1.1	Nervenzellen	14
1.1.1	Das Soma	16
1.1.2	Der Dendrit	17
1.1.3	Das Axon	21
1.2	Gliazellen	23
	Zusammenfassung	25
	Fragen	26

Die Fahrt nach Stockholm kam Camillo Golgi vor wie eine Ewigkeit. Nun bekam er also den Nobelpreis. Welch ungeheure Ehre und Befriedigung für die Jahrzehnte harter Arbeit. Aber er musste sich den Preis mit jemand anderem teilen und dieser andere war ausgerechnet Santiago Ramón y Cajal. Wie er ihn hasste! Er wusste, dass er ihm unterlegen war; jeder wusste es. Es war schwer mit einem Mann zu konkurrieren, der sowohl genial als auch auf fast unmenschliche Art und Weise fleißig war. Das Schlimmste aber war, dass er selbst diesem Konkurrenten die Methode für seine Forschungen geliefert hatte.

1872, als 29-Jähriger, hatte Camillo Golgi aus Geldnot den Posten eines Arztes in einer kleinen Klinik mit psychiatrischen Patienten angenommen. Er war fest davon überzeugt, dass seine Patienten keine Krankheit der Seele hatten, sondern eine Erkrankung des Gehirns. Um dies zu beweisen, wollte er das Gehirn erforschen, aber das war sehr schwierig, denn das Gehirn war eine graue homogene Masse. Golgi wollte darin Strukturen identifizieren, aber der Klinikleitung war Forschung egal. Erst nach langem Bitten stellte man Golgi eine winzige Küche als Labor zur Verfügung. Dort entwickelte er histologische Methoden für die Hirnfärbung. Eines Morgens nahm er ein kleines Stück Gehirn aus einem Gefäß, das über Tage in Wechselbäder aus Kaliumdichromat, Osmium und Silbernitrat getaucht worden war. Unter der Lupe erkannte er, dass kleine Pünktchen das Präparat überzogen. Die Betrachtung eines dünnen Hirnschnittes unter dem Mikroskop tauchte ihn plötzlich in eine neue Welt, die er zeitlebens nie wieder verlassen sollte: Der Schnitt war durchsichtig geworden, aber einige wenige Zellen waren in all ihren Details zu sehen. Camillo Golgi wurde zum ersten Menschen, der Zugang zu den Bausteinen des Gehirns bekam.

Die nach Camillo Golgi benannte Golgi-Methode wurde zum Standard der Hirnforschung. Mit ihr erkannte Golgi, dass es zwei Arten von Zellen im Gehirn gab: Neurone und Gliazellen. Erstere waren für die Denkprozesse verantwortlich, letztere hatten stützende und versorgende Funktionen. Einige Jahre nach der Veröffentlichung der Golgi-Färbetechnik fing auch ein junger spanischer Anatom namens Cajal an, diese Methode zu verwenden und brachte sie zur Perfektion. Cajal erkannte, dass Neurone lange, Dendriten genannte Fortsätze besitzen, mit denen sie Informationen von anderen Nervenzellen aufnehmen. Neurone gaben Informationen über Axone weiter, die teilweise über lange Strecken zu entfernten Hirnstrukturen reichten, ähnlich den Telegrafenkabeln, die Europa durchzogen. Cajal formulierte mithilfe von Golgi-Färbungen die Neuronendoktrin, nach der die Funktion des Gehirns auf der Wechselwirkung von spezialisierten Neuronentypen beruht. Die Doktrin besagte auch, dass Nervenzellen neurale Netzwerke bildeten, aber in diesen Netzwerken nach wie vor als individuelle Zellen existierten. Veränderungen des Denkens gin-

gen demnach mit Veränderungen der Kontaktstellen zwischen den Neuronen dieses Netzwerkes einher. Cajal stellte die Hypothese auf, dass verschiedene mentale Funktionen an unterscheidbaren Stellen des Gehirns lokalisiert waren, und dass in diesen Hirnarealen die Neurone so verschaltet waren, dass ihr lokales Netzwerk genau diese mentale Funktion erzeugte.

Camillo Golgi dagegen behauptete, dass im Gehirn die Neurone zu einem Nervennetz verschmelzen, dass Dendriten nur eine Ernährungsfunktion haben und dass es keinerlei Lokalisation von Funktionen im Gehirn gibt. Camillo Golgi hatte diese wunderbare Färbemethode entwickelt. Er hatte so viele weitere wichtige Beiträge geleistet. Aber immer, wenn es um große Theorien ging, irrte er. Und so fuhr er also nach Stockholm und hielt dort am 11. Dezember 1906 eine peinliche Feierrede, in der er im Beisein von Santiago Ramón y Cajal alles verteidigte, woran er selbst kaum noch glaubte.

Das Gehirn des Menschen ist ein gewaltiges Organ, das aus mehr als einer Billion Zellen besteht (vgl. Tab. 1). Die zwei wichtigsten Zelltypen sind die *Nervenzellen* (auch *Neurone* genannt) und die *Gliazellen*. Das menschliche Gehirn besitzt etwa 86 Milliarden (86×10^9) Nervenzellen. Die Anzahl der Gliazellen ist ungefähr genauso hoch. Beide Zelltypen kommen sowohl im *Zentralnervensystem* (ZNS; umfasst das Gehirn und das Rückenmark) als auch im *peripheren Nervensystem* vor

Das Gehirn besitzt Neurone und Gliazellen

Tabelle 1: Das Gehirn des Menschen in Zahlen (nach Blinkov & Glezer, 1968; Pakkenberg & Gundersen, 1997; Azevedo et al., 2009)

Durchschnittliches Gewicht	1,5 kg
Anzahl der Nervenzellen	86 Milliarden (86×10^9)
Anzahl der Nervenzellen im Cortex	16 Milliarden (16×10^9)
Anzahl der Nervenzellen im Kleinhirn	69 Milliarden (69×10^9)
Anzahl der Synapsen	1 Billiarde (1×10^{15})
Anzahl corticaler Neurone pro mm^3	14.000
Axonlänge pro mm^3	4 km
Dendritenlänge pro mm^3	400 m
Oberfläche aller Neuronen	25.000 m^2 (4 Fußballfelder)