

Eric R. Kandel / James H. Schwartz /
Thomas M. Jessell (Hrsg.)

Neurowissenschaften

Eine Einführung

Aus dem Englischen übersetzt von
Susanne Benner, Andrea Bibbig, Peter Germroth,
Stefan Hartung, Ingrid Horn, Monika Niehaus-Osterloh,
Markus Numberger, Marcus Plach und Olaf Witte

Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg · Berlin · Oxford

Inhaltsübersicht

Vorwort zur deutschen Auflage V

Vorwort zur Originalausgabe VII

Danksagung IX

Die Autoren XI

Exkursübersicht XV

Inhalt XVII

I. Ein Überblick 1

1. Gehirn und Verhalten 5

2. Neuronen und Verhalten 21

II. Zellbiologie, Anatomie und Entwicklung des Nervensystems 43

3. Das Neuron 47

4. Neuronale Proteine 59

5. Das Nervensystem 73

6. Die Entwicklung des Nervensystems 93

III. Signalleitung innerhalb von Nervenzellen 117

7. Ionenkanäle 121

8. Das Membranpotential 139

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

10. Signalweiterleitung: Das Aktionspotential 167

IV. Signalübertragung zwischen Nervenzellen 185

11. Einführung in die synaptische Übertragung 189

12. Übertragung an der neuromuskulären Synapse 203

13. Synaptische Integration 225

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

15. Transmitterfreisetzung 275

16. Neurotransmitter 299

17. Ein Krankheitsbild: Myasthenia gravis 313

Exkursübersicht

- Exkurs 1.1: Das Zentralnervensystem **10**
- Exkurs 4.1: Proteine von Nervenzellen **64**
- Exkurs 4.2: Die Dynamik der Polymerisation **70**
- Exkurs 5.1: Computertomographie **75**
- Exkurs 7.1: Messung des Stroms durch einzelne Ionenkanäle **127**
- Exkurs 8.1: Messung des Membranpotentials **141**
- Exkurs 10.1: Die Voltage-Clamp-Technik **170**
- Exkurs 10.2: Die Berechnung von Membranleitfähigkeiten aus den Daten von Voltage-Clamp-Experimenten **173**
- Exkurs 12.1: Das Umkehrpotential des exzitatorischen postsynaptischen Potentials **211**
- Exkurs 14.1: Regulation der Genexpression **270**
- Exkurs 15.1: Wahrscheinlichkeit der Transmitterfreisetzung **283**
- Exkurs 15.2: Die Gefrierbruchtechnik **286**
- Exkurs 16.1: Der histochemische Nachweis chemischer Botenstoffe in Neuronen **310**
- Exkurs 21.1: Bewegungsagnosie: Ein Fallbeispiel **406**
- Exkurs 21.2: Prosopagnosie: Ein Fallbeispiel **407**
- Exkurs 22.1: Der Dunkelstrom **421**
- Exkurs 22.2: Calcium und die Lichtadaptation **422**
- Exkurs 22.3: Das aus Zentrum und Umfeld bestehende rezeptive Feld der Bipolarzellen **427**
- Exkurs 24.1: Die Zapfenpigmente **464**
- Exkurs 24.2: Ein Leben ohne Farbsehen: Der Fall des farbenblinden Malers **471**
- Exkurs 30.1: Genetische Systeme zur Untersuchung des Verhaltens: Ihre Vor- und Nachteile **568**
- Exkurs 30.2: Genetische Polymorphismen **574**
- Exkurs 30.3: Genmanipulation bei transgenen Fliegen und Mäusen **579**
- Exkurs 30.4: Zielgerichtete Mutagenese (Gen-Targeting) bei Mäusen **581**
- Exkurs 34.1: Die wichtigsten Aphasietypen erzeugen charakteristische klinische Symptome **656**
- Exkurs 35.1: Die Transformation expliziter Erinnerungen **673**
- Exkurs 35.2: Quantifizierung von Lernen **675**
- Exkurs 36.1: Einzelne Gene, Langzeitpotenzierung und räumliches Lernen **706**

Inhalt

I. Ein Überblick

Einführung 3

1. Gehirn und Verhalten 5

Zwei unterschiedliche Sichtweisen beschreiben die
Beziehung zwischen Gehirn und Verhalten 6

Bestimmte Gehirnbereiche sind auf verschiedene
Aufgaben spezialisiert 9

Sprache und andere kognitive Funktionen sind in der
Großhirnrinde lokalisiert 10

Mentale Vorgänge sind im Gehirn durch ihre
elementaren Operationen repräsentiert 18

2. Neuronen und Verhalten 21

Das Nervensystem besteht aus zwei Zelltypen 22

Nervenzellen sind die Signalübertragungseinheiten
der Verhaltensreaktionen 28

Die Signalübertragung läuft bei allen Nervenzellen
gleich ab 31

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

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

II. Zellbiologie, Anatomie und Entwicklung des Nervensystems

Einführung 45

3. Das Neuron 47

Die am Kniesehnenreflex beteiligten Neuronen
veranschaulichen die Cytologie von
Nervenzellen 50

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

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

Ein Überblick 58

4. Neuronale Proteine 59

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

Membranen und sekretorische Proteine werden
innerhalb des Neurons aktiv transportiert 62

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

Ein Überblick 71

5. Das Nervensystem 73

Das Nervensystem hat periphere und zentrale
Komponenten 74

Das Zentralnervensystem besteht aus sieben
Hauptregionen 81

Die Großhirnrinde gliedert sich funktionell in vier
Lappen 83

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

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

Ein Überblick **90**

6. Die Entwicklung des Nervensystems 93

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

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

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

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

Ein Überblick **113**

III. Signalleitung innerhalb von Nervenzellen

Einführung **119**

7. Ionenkanäle 121

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

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

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

Ein Überblick **137**

8. Das Membranpotential 139

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

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

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

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

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

Ein Überblick **151**

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

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

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

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

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

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

Ein Überblick **165**

10. Signalweiterleitung: Das Aktionspotential 167

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

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

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

Spannungsgesteuerte Ionenkanäle haben charakteristische molekulare Eigenschaften **178**

Ein Überblick **184**

IV. Signalübertragung zwischen Nervenzellen

Einführung **187**

11. Einführung in die synaptische Übertragung 189

Synapsen arbeiten entweder elektrisch oder chemisch **190**

Elektrische Synapsen ermöglichen eine verzögerungsfreie Signalübertragung **191**

Chemische Synapsen können Signale verstärken **196**

Ein Überblick **200**

12. Übertragung an der neuromuskulären Synapse 203

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

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

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

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

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

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

13. Synaptische Integration 225

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

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

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

15. Transmitterfreisetzung 275

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

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

Der Transmitter wird durch Exocytose der synaptischen Vesikel an der aktiven Zone freigesetzt 285

Anlagerung, Fusion und Exocytose der synaptischen Vesikel werden durch den Calciueinstrom geregelt 289

Synaptische Vesikel werden recycelt 292
 Die Anzahl der durch ein Aktionspotential freigesetzten Transmittervesikel wird durch den Calciueinstrom bestimmt 293
 Ein Überblick 296

16. Neurotransmitter 299

Chemische Botenstoffe müssen vier Kriterien erfüllen, um als Transmitter zu gelten 300

Es gibt wenige niedermolekulare Transmittersubstanzen 300

Es gibt viele neuroaktive Peptide 304

Peptidtransmitter und niedermolekulare Transmitter unterscheiden sich in mehrerer Hinsicht 306

Peptidtransmitter und niedermolekulare Transmitter können nebeneinander vorliegen und gleichzeitig ausgeschüttet werden 308

Die Entfernung des Transmitters aus dem synaptischen Spalt beendet die synaptische Übertragung 308

Ein Überblick 312

17. Ein Krankheitsbild: Myasthenia gravis 313

Myasthenia gravis beeinflußt die Übertragung an der neuromuskulären Synapse 314

Antikörper gegen den Acetylcholinrezeptor bewirken die physiologische Anomalie 317

Myasthenia gravis umfaßt mehr als eine Krankheit 319

Ein Überblick 321

V. Kognitive Neurowissenschaft

Einführung 325

18. Von den Nervenzellen zur Kognition 327

Das Hauptanliegen der kognitiven Neurowissenschaft ist die Untersuchung der internen Repräsentation mentaler Ereignisse 328

Die kognitive Neurowissenschaft arbeitet im wesentlichen mit fünf Ansätzen 330

Das Gehirn enthält eine geordnete Repräsentation des personalen Raumes 332

Die interne Repräsentation des personalen Raumes ist durch Erfahrungen modifizierbar 337

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

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

Ein Überblick **350**

19. Cortex und Kognition 353

Die drei Assoziationsfelder sind an verschiedenen kognitiven Funktionen beteiligt **355**

Die frontalen Assoziationsfelder sind an der Planung von Bewegungsabläufen beteiligt **357**

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

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

Beide Hemisphären haben unterschiedliche kognitive Fähigkeiten **361**

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

Ein Überblick **368**

VI. Wahrnehmung

Einführung **373**

20. Die sensorischen Systeme 375

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

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

Alle Sinnessysteme sind ähnlich aufgebaut **379**

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

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

Ein Überblick **392**

21. Die Konstruktion des visuellen Bildes 393

Die visuelle Wahrnehmung ist ein schöpferischer Prozeß **394**

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

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

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

Ein Überblick **410**

22. Die Verarbeitung visueller Information durch die Retina 413

Die Retina enthält die lichtempfindliche Schicht des Auges **414**

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

Photorezeptoren adaptieren langsam an Änderungen der Lichtintensität **420**

Ganglienzellen übermitteln den Output der Retina **422**

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

Ein Überblick **429**

23. Wahrnehmung von Form und Bewegung 431

Das Netzhautbild ist ein umgekehrtes Abbild des Gesichtsfeldes **432**

Die Retina projiziert zum Corpus geniculatum laterale **432**

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

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

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

Jenseits des primären visuellen Cortex:

Gesichter und andere komplexe Formen werden im inferior-temporalen Cortex repräsentiert **450**

Bewegung im Gesichtsfeld wird durch ein spezielles neurales System analysiert **452**

Visuelle Aufmerksamkeit kann heute auf zellulärer Ebene untersucht werden **455**

Ein Überblick **456**

24. Farbe 459

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

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

Farbantagonismus, Farbsimultankontrast und Farbkonstanz sind zentrale funktionelle Eigenschaften des Farbsehens **465**

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

Ein Überblick **474**

25. Sensorische Erfahrung und die Entstehung visueller Schaltkreise 477

- Zur Entwicklung der visuellen Wahrnehmung ist sensorische Erfahrung notwendig 478
Die Entwicklung der Augendominanzsäulen dient als Modell zum Verständnis der Feineinstellung visueller Schaltkreise durch Aktivität 481
Verschiedene Hirnregionen haben unterschiedliche kritische Entwicklungsphasen 489
Bei der Entwicklung sozialer Fähigkeiten gibt es eine frühe kritische Phase 490
Ein Überblick 492

VII. Bewegung

Einführung 497

26. Einführung in die Motorik 499

- Die Psychophysik der Bewegung 500
Die motorischen Systeme erzeugen drei Typen von Bewegung 501
Rückenmark, Hirnstamm und motorischer Cortex repräsentieren drei motorische Kontrollinstanzen 502
Im Rückenmark liegen die Zellkörper von Motoneuronen 504
Der Hirnstamm moduliert durch zwei Systeme die Aktivität von Motoneuronen und Interneuronen im Rückenmark 505
Der motorische Cortex wirkt auf spinale Motoneuronen direkt über den Tractus corticospinalis und indirekt über Bahnen des Hirnstamms ein 505
Die motorischen Felder der Großhirnrinde sind somatotop organisiert 507
Cerebellum und Basalganglien kontrollieren die motorischen Systeme von Cortex und Hirnstamm 509
Ein Überblick 509

27. Muskeln und Muskelrezeptoren 513

- Eine motorische Einheit besteht aus einem einzelnen Motoneuron und den von ihm innervierten Muskelfasern 514
Das Nervensystem stuft die Kraft der Muskelkontraktion auf zweierlei Weise ab 514
Muskeln besitzen spezielle Rezeptoren, die verschiedene Merkmale des muskulären Zustandes registrieren 518
Das Zentralnervensystem kontrolliert die Empfindlichkeit der Muskelspindeln über γ -Motoneuronen 522
Ein Überblick 525

28. Rückenmarksreflexe 527

- Der Dehnungsreflex ist ein einfaches Modell eines stereotypen Reflexes 528
Die meisten Rückenmarksreflexe werden durch polysynaptische Schaltkreise vermittelt, die eine Modifikation des Reflexes erlauben 531
Die Muskeltätigkeit im Bereich eines Gelenks wird durch inhibitorische Interneuronen koordiniert 531
Reizung der Haut löst komplexe Schutz- und Stellreflexe aus 533
Die Hauptmerkmale von Gehbewegungen werden vom Rückenmark kontrolliert 537
Ein Überblick 539

29. Willkürmotorik 541

- Neuronen im primären motorischen Cortex codieren Kraft und Richtung von Willkürbewegungen 542
Prämotorische corticale Felder bereiten die motorischen Systeme auf Bewegung vor 546
Das Kleinhirn reguliert Bewegung auf indirekte Weise 548
Die Basalganglien integrieren Informationen aus verschiedenen Gebieten des Cortex 556
Ein Überblick 561

VIII. Gene, Emotionen und Instinkte

Einführung 565

30. Gene und Verhalten 567

- Gibt es eine genetische Komponente im menschlichen Verhalten? 568
Welche Komponenten des Verhaltens werden vererbt? 570
Wie organisieren Gene das Verhalten? 578
Ein Überblick 589

31. Geschlecht und Gehirn 591

- Ein einziges Gen schaltet die Frühentwicklung der Gonaden von weiblich nach männlich um 592
Gonadenhormone der Mutter und des männlichen Fetus regulieren die weitere Entwicklung 593
Perinatal einwirkende Hormone formen das unreife Nervensystem nach einem dauerhaften geschlechtsspezifischen Entwurf 595
Das Gehirn wird nicht nur von männlichen Hormonen, sondern auch von vielen anderen Faktoren maskulinisiert 597
Geschlechtlich differenzierte Gehirne weisen unterschiedliche physiologische Eigenschaften und Verhaltenstendenzen auf 599

Geschlechtsspezifische Unterschiede in der Organisation des Gehirns beeinflussen ein weites Spektrum an Verhaltensweisen **604**
 Ein Überblick **605**

32. Emotionale Zustände 607

Eine Theorie der Emotion muß die Beziehung zwischen kognitiven und physiologischen Zuständen erklären **608**
 Der Hypothalamus ist eine entscheidende subcorticale Struktur bei der Regulation von Emotionen **610**
 Die Suche nach corticalen und subcorticalen Repräsentationen von Emotionen führte zur Amygdala **618**
 Ein Überblick **623**

33. Motivation 625

Motivation ist ein hypothetischer innerer Zustand, der die Variabilität von Verhaltensreaktionen erklären soll **626**
 Homöostatische Prozesse wie Temperaturregulation, Fressen und Trinken entsprechen Motivationszuständen **627**
 Die Temperaturregulation integriert autonome, endokrine und skelettmotorische Reaktionen **627**
 Die Nahrungsaufnahme wird durch vielerlei Mechanismen reguliert **630**
 Durst wird durch Gewebeosmolalität und Flüssigkeitsvolumen reguliert **635**
 Motivationszustände können außer durch physiologische Bedürfnisse auch durch andere Faktoren reguliert werden **636**
 Intracraniale Stimulation kann Motivationszustände nachahmen und Verhalten verstärken **638**
 Die mesolimbischen dopaminergen Bahnen, die für die Verstärkung wichtig sind, werden auch durch einige Suchtmittel aktiviert **638**
 Ein Überblick **640**

IX. Lernen, Sprache und Gedächtnis

Einführung **645**

34. Sprache 647

Sprache unterscheidet sich von allen anderen Formen der Kommunikation **648**
 Tiermodelle für Sprache haben sich größtenteils als unbefriedigend erwiesen **650**
 Welchen Ursprung hat die Sprache des Menschen? **651**
 Ist die Sprachfähigkeit angeboren oder erlernt? **652**
 Aphasien sind Sprachstörungen, die auch andere kognitive Funktionen beeinträchtigen **655**

Bestimmte affektive Bestandteile von Sprache werden durch eine Schädigung der rechten Hemisphäre beeinträchtigt **660**
 Einige Lese- und Schreibstörungen lassen sich recht genau lokalisieren **660**
 Ein Überblick **664**

35. Lernen und Gedächtnis 667

Gedächtnisfunktionen lassen sich bestimmten Hirnregionen zuordnen **668**
 Gedächtnis ist nicht einheitlich und wird je nach Art der Informationsspeicherung und des Informationsabrufs als implizit oder explizit bezeichnet **669**
 Implizites Lernen kann assoziativ oder nichtassoziativ sein **674**
 Die Beziehung zwischen impliziten und expliziten Gedächtnisformen beim Lernen **680**
 Amygdala und Kleinhirn sind an bestimmten impliziten Formen des Gedächtnisses beteiligt **681**
 Die neuralen Grundlagen des Gedächtnisses lassen sich durch zwei allgemeine Feststellungen zusammenfassen **681**
 Ein Überblick **683**

36. Zelluläre Grundlagen von Lernen und Gedächtnis 685

Einfache Formen impliziten Lernens führen zu veränderter Effektivität der synaptischen Signalübertragung **686**
 Langzeitgedächtnis beruht auf der Synthese neuer Proteine und der Ausbildung neuer synaptischer Verbindungen **691**
 Klassische Konditionierung ist mit einer assoziativen, aktivitätsabhängigen präsynaptischen Verstärkung verbunden **695**
 Die Speicherung expliziter Gedächtnisinhalte ist bei Säugetieren mit Langzeitpotenzierung im Hippocampus verbunden **699**
 Gibt es ein molekulares Alphabet des Lernens? **705**
 Die somatotopie Karte des Cortex kann durch Erfahrungen verändert werden **708**
 Beim Lernen auftretende neuronale Veränderungen liefern Erkenntnisse über psychiatrische Störungen **710**
 Ein Überblick **713**

Glossar 715

Deutschsprachige Literatur 739

Bildnachweise 745

Index 753