

Biopsychologie der Emotionen

Biopsychologie der Emotionen

Studien zu Aktiviertheit und Emotionalität

von Rainer Bösel

mit Beiträgen von

Jürgen H. Otto und Rainer Wieland-Eckelmann



Walter de Gruyter
Berlin · New York 1986

Prof. Dr. Rainer Bösel
Freie Universität Berlin
Fachbereich Philosophie und Sozialwissenschaften 1
Psychologisches Institut
Habelschwerdter Allee 45
1000 Berlin 33

Das Buch enthält 73 Abbildungen und 10 Tabellen



CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Bösel, Rainer:
Biopsychologie der Emotionen : Studien zu
Aktiviertheit u. Emotionalität / von Rainer Bösel.
Mit Beitr. von Jürgen H. Otto u. Rainer Wieland-
Eckelmann. - Berlin ; New York : de Gruyter, 1986.
ISBN 3-11-010961-1

© Copyright 1986 by Walter de Gruyter & Co., Berlin 30.

Alle Rechte, insbesondere das Recht der Vervielfältigung und Verbreitung sowie der Übersetzung vorbehalten. Kein Teil des Werkes darf in irgendeiner Form (durch Photokopie, Mikrofilm oder ein anderes Verfahren) ohne schriftliche Genehmigung des Verlages reproduziert oder unter Verwendung elektronischer Systeme verarbeitet, vervielfältigt oder verbreitet werden. Printed in Germany.

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen und dergleichen berechtigt nicht zu der Annahme, daß solche Namen ohne weiteres von jedermann benutzt werden dürfen. Vielmehr handelt es sich häufig um gesetzlich geschützte, eingetragene Warenzeichen, wenn sie nicht eigens als solche gekennzeichnet sind.

Druck: Gerike GmbH, Berlin. - Bindung: Dieter Mikolai, Berlin.

Vorwort

Aktiviertheit im Sinne von körperlicher Erregtheit wird seit W.B. Cannon als Ursache bzw. als Begleiterscheinung von Emotionalität angesehen. Unter Emotionalität wird hier die Gefühlsgeleitetheit von Urteilen und Handlungen, sowie der Bericht über die eigene Aufgeregtheit verstanden. Gibt es Entsprechungen zwischen bestimmten Gefühlen und Syndromen körperlicher Erregtheit? In welchem Verhältnis stehen gedankliche und körperliche Prozesse?

Aufbauend auf den evolutionsbiologischen Grundlagen der emotionssteuernden Gehirnteile werden die Syndrome erklärt und diskutiert, die man neuropsychologisch unterscheiden kann. In seltenen Fällen werden solche Syndrome bereits verhaltensrelevant. Meist tragen sie nur zu einer Aufmerksamkeitsverschiebung bei, die Auswirkungen auf den Selbstbericht über die emotionale Befindlichkeit und auf die Bewertung und Verarbeitung von Sinnesinformation hat. Spätestens dann setzt ein bio-kognitiver Selbstregulationsprozeß ein, der Gegenstand mehrerer Emotionstheorien ist. Die Rolle von emotionalen Vorstellungsbildern und aggregierten Informationen über emotionale Vorgänge wird besprochen. Komponenten von Selbstregulationsprozessen sind Gedanken, körperliche Erregungsprozesse und/oder Handlungen, die ihrerseits Befinden und kognitive Verarbeitung beeinflussen. Schließlich wird die besondere Rolle von Emotionalität im sozialen Kontext in einem abschließenden Kapitel behandelt.

Im Anhang befindet sich eine kurzgefaßte Anatomie des limbischen Systems, ein Versuch einer formalen Theorie der Gefühle und einige paradigmatische Anordnungen für eine experimentelle Analyse.

Vorausgesetzt werden beim Leser Grundkenntnisse der Physiologischen Psychologie. Ziel des Buches ist, zu weiteren Forschungen in diesem spannenden Problemfeld zwischen Körper und Geist anzuregen. Dann hätte es seinen Zweck erfüllt.

Den Herren Drs. Otto und Wieland-Eckelmann danke ich für ihre wertvollen Beiträge. Die Abbildungen sind Verkleinerungen von Um- bzw. Originalzeichnungen, die von mir stammen. Bei der Schreibe am Textverarbeitungssystem hat mir Frau Laaser geholfen, die Literaturliste erstellte Frau Müller. Schließlich möchte ich noch meiner Frau danken, die mich im persönlichen Bereich unterstützte.

Berlin, im Juni 1986

Rainer Bösel

Inhalt

Einleitung

- 1. Aktiviertheit und Emotionalität 1

Kapitel 1: Biologische Grundlagen der Aktivierung

- 2. Phylogenetische Rahmenbedingungen 9
- 3. Strategien zum Verständnis der neuralen Funktionen 16
- 4. Zur Geschichte der neuropsychologischen Aktivierungsforschung 20
- 5. Ethologische Grundkonzepte 24

Kapitel 2: Die Aktivierungssyndrome

- 6. Die aktivierungstheoretischen Basiskonstrukte 31
- 7. Kurzgefaßte Übersicht über die Aktivierungssyndrome 42
- 8. Bewegungsanomalien 45
- 9. Makroskopische Verhaltensregulation 48

Kapitel 3: Aktivierung als dominanter Faktor in Verhalten und Erleben

- 10. Schlafphasen 57
- 11. Theta-EEG und die Orientierungsreaktion 58
- 12. Notfallreaktion, Katecholaminsekretion und die Regulation des Blutdrucks 64
- 13. Aktivierung und emotionaler Ausdruck 68

Kapitel 4: Aktivierung und Befindlichkeit (J. Otto und R. Bösel)

- 14. Selbstbericht und Semantisches Differential 73
- 15. Befindlichkeitsveränderungen bei körperlicher Beanspruchung und Aktivierung 79

Kapitel 5: Basismodelle emotionaler Informationsverarbeitung

- 16. Ein Netzwerkmodell der neuralen Repräsentation von "stimmender" (tunender) Information 89
- 17. Die Erlebensdimension „besser – schlechter“ 93
- 18. Die Erlebensdimension „schwerer – leichter“ 98

Kapitel 6: Bio-kognitive Selbstregulation (R. Wieland-Eckelmann)

- 19. Zur Definition von Emotion 107
- 20. Aktivierung und Emotion 110
- 21. Die Emotionstheorie von H. Leventhal 115
- 22. Die Theorie emotionaler Vorstellungsbilder von P. J. Lang 120

Kapitel 7: Interozeption (J. Otto)

- 23. Begriffsklärungen 127
- 24. Die physiologische Komponente (visceral detection) 129
- 25. Die kognitiv-verbale Komponente (visceral perception) 132
- 26. Prinzipien einer Psychologie physiologischer Symptome und ihrer Selbstregulation 135

VIII

Kapitel 8: Emotion und soziale Interaktion

27. Emotionalität und prosoziale Mechanismen	139
28. Zum Verhältnis von Emotionalität und sozialem Verhalten	146
29. Emotion und Kommunikation	150

Anhang

30. Kurzgefaßte Anatomie des limbischen Systems	159
31. Psychische Energie, psychisches Gleichgewicht und Mehrfachregulation. Einige Gedanken zur theoretischen Beschreibung hochkomplexer, dynamischer Verhaltensprozesse	173
32. Aktivierung beim Problemlösen	189

Literatur	205
Sachregister	239

EINLEITUNG

1. Aktiviertheit und Emotionalität

Aktiviertheit im Sinne von körperlicher Erregtheit wird seit W.B. Cannon als Ursache bzw. als Begleiterscheinung von Emotionalität angesehen. Unter Emotionalität wollen wir hier die Gefühlsgeleitetheit von Urteilen und Handlungen, sowie den Bericht über die eigene Aufgeregtheit verstehen. Gibt es Entsprechungen zwischen bestimmten Gefühlen und Syndromen körperlicher Erregtheit? In welchem Verhältnis stehen gedankliche und körperliche Prozesse überhaupt?

Aktiviertheit ist ein Erklärungs-begriff innerhalb der Vielfalt psychophysischer Zustände. Er soll Zustände des Organismus (und damit in der Regel des Nervensystems) beschreiben, die als Globalreaktion (mass reaction) auf Umwelteinflüsse aufgefaßt werden können (vgl. Fahrenberg 1980). Für die Herstellung und Veränderung dieser Zustände werden abgrenzbare Strukturen und eigenständige Prozesse verantwortlich gemacht (emotionaler Aspekt). Deren Tätigkeit soll sinnvollerweise auch so interpretiert werden können, daß sie die Reaktionslage des Organismus in Richtung auf eine Bereitschaft zu einer bestimmten Klasse von Verhaltensweisen verschiebt (motivationaler Aspekt).

Bezeichnungen wie Aktivierung, Aktivation und Arousal werden nicht immer einheitlich verwendet. Im deutschsprachigen Raum wird Aktivierung und Aktivation weitgehend synonym verwendet, und zwar zur Bezeichnung einer Zustandsveränderung. Der Zustand, Aktiviertheit oder activation, ist jeweils durch eine bestimmte Reaktionslage gekennzeichnet (vgl. auch Fahrenberg et al. 1979, S. 12; Schandry 1981, S. 45). Die Bezeichnung Arousal wird häufig kurzzeitigen Zustandverschiebungen vorbehalten, die als organismische Reaktion im Zusammenhang mit dem Prozeß der Informationsaufnahme gesehen werden (vgl. Pribram und McGuinness 1975).

In zahlreichen Aktivierungskonzepten herrscht die Vorstellung, daß der Organismuszustand durch eine eindimensionale variierende Zustandsgröße beschrieben werden könnte (Lindsley 1951, 1970). Um die emotionale Vielfalt beschreiben und erklären zu können, bedarf es allerdings noch der Existenz spezifizierender ("kognitiver") Prozesse, die die Verbindung von Aktiviertheit und verhaltensrelevanter Emotionalität herstellen (Schachter 1964, 1975). In dieser Tradition wird Aktivierung häufig als Vorbereitung für (motorische) Aktivität bzw. als Veränderung der Handlungsbereitschaft interpretiert (Duffy 1972, Janke 1974).

Aktivierung als integrative Globalfunktion des Organismus kann in sehr verschiedenen Verhaltensbereichen auftreten, sei es beim Übergang vom Schlafen zum Wachen, sei es bei vorsorglicher Anspannung vor Beanspruchungssituationen. Insofern handelt es sich um ein Globalkonzept, das Differenzierungen häufig nur auf der Dimension Erregung-Beruhigung erlaubt.

Der Erklärungswert einer solchen globalen, eindimensionalen Sichtweise

bleibt naturgemäß beschränkt. Sie wurde vor allem von Lacey (1967) kritisiert, der demgegenüber eine anforderungsabhängige Fraktionierung (directional fractioning) der Aktivierungsfunktionen sieht. Seither gibt es zahlreiche Versuche, in der Vielfalt einzelner Körperprozesse sinnvolle Zusammenhänge zu entdecken. Vor dem Hintergrund psychologisch relevanter Fragestellungen sollte eine repräsentative Zusammenfassung von Einzelfunktionen zu Globalzuständen bzw. Globalreaktionen des Organismus möglich sein.

Die Nützlichkeit solcher Versuche steht außer Zweifel. Im Bereich der psychologischen Konzeptbildung, wo innerorganismische Prozesse nur einen zweitrangigen Platz einnehmen können, sollten wenigstens einige repräsentative Dimensionen des Organismuszustandes berücksichtigbar sein. Bei psychophysiologischen Untersuchungen, deren Anliegen es ist, möglichst differenzierte Aussagen über die organismische Reaktivität unter ausgewählten Bedingungen zu machen, ist wieder aus ethischen, versuchspraktischen und meßtechnischen Gründen eine Beschränkung auf repräsentative Kenngrößen notwendig. Aber auch in der neuropsychologischen Forschung gibt es Evidenzen dafür, daß in den höheren Anteilen des Nervensystems Impulsmuster auftreten, die offenbar Klassen von sehr komplexen, gesamtkörperlichen Zuständen repräsentieren.

Ist das noch Aktivierungsforschung? Von physiologisch orientierten Psychologen wurde ohnehin seit jeher ein enger Zusammenhang zwischen physiologischer Aktivierung und den Qualitäten emotionalen Erlebens gesehen, der über eine bloße Anregung hinausgeht.

Spätestens seit Cannon (1927) wird, wie erwähnt, Aktivierung immer wieder als Grundlage von Emotionalität angesehen (vgl. Böcher 1976). Kontrovers bleibt, mit welcher Differenziertheit die Aktivität bestimmter neuraler Strukturen kognitive, körperliche und Handlungsprozesse korrespondierend beeinflusst. Außerdem wurde auch in der klassischen Aktivierungsforschung nie gänzlich auf die Erhebung differenzierter Selbstberichtsdaten verzichtet, wiewohl deren geringe Kovariation mit den physiologischen Indikatoren immer wieder bedauert wurde (Schönpflug 1969, Fahrenberg 1979).

In der jüngeren Geschichte der Aktivierungsforschung gab es zahlreiche Versuche, zu einer sinnvollen, globalen Klassifizierung von Einzelprozessen des Körpers zu gelangen (vgl. z.B. Schandry 1981). Der bislang wohl umfassendste Versuch beruht auf multivariater Analyse von Aktivierungskenngrößen. Dabei sollte auf der Basis von Kovariationen zwischen und innerhalb möglichst vieler Kennwerte (von Fahrenberg et al. 1979 wurden 161 erfaßt) auf innerorganismische Funktionssysteme geschlossen werden. Diese könnten dann durch "Leitvariablen" indiziert werden, deren Profil unterschiedliche Aktiviertheitszustände kennzeichnen.

Ohne daß hier im einzelnen auf die von Fahrenberg et al (1979) gefundenen acht Leitvariablen eingegangen werden soll, müssen doch zumindest drei grundsätzliche Probleme bei einem solchen multivariaten Vorgehen angeführt werden.

1. Psychophysiologische Variablen weisen wegen der hohen funktionellen Flexibilität der beobachteten Systeme erfahrungsgemäß nur geringe Kovariationen auf.

2. Die große Anzahl der in einer multivariaten Analyse berücksichtigten Variablen darf nicht darüber hinwegtäuschen, daß diese Anzahl auf Grund einer systematischen Auswahl beschränkt ist. Implizite Konzepte und die methodisch bedingte Auswahl beeinflussen in hohem Grade direkt die qualitativen Aussagen der Ergebnisse. Insbesondere hat es ohne Zweifel einen erheblichen Einfluß auf die Gestalt der gewonnenen Klassen, wenn aus methodologischen Gründen zentrale Indizes weggelassen werden.

3. Die Gestalt der Klassen wird auch durch die gewählte Klassenzahl bestimmt. Post facto muß eine Entscheidung getroffen werden, welche Zahl von Klassen gerade noch sinnvoll interpretiert werden und einschlägigen Validierungsstudien zugemutet werden kann.

Demgegenüber sind auch andere Strategien denkbar und angewandt worden, nach denen eine eng zusammenhängende und - im mikroskopischen Bereich - zufällig variierende Vielfalt heuristisch sinnvoll klassifiziert werden kann. So bietet sich eine Analyse nach kausalgenetischen Prinzipien an, die im Falle psychophysischer Reaktivität auf stammesgeschichtlichen Argumenten aufbauen müßte (Gray 1982, Obuchowski 1982). Ein anderer Ansatz könnte von der Definition globaler Funktionsbereiche ausgehen, denen bestimmte psychophysische Mechanismen zugeordnet werden können. Dabei kann die Definition der Funktionsbereiche vom funktionellen Substrat her gewonnen werden, d.h. also aus dem funktionellen Aufbau des Nervensystems erschlossen werden (z.B. Routtenberg 1968, Pribram und McGuinness 1975). Grundfunktionen des Organismus können aber auch aus Konzepten zur Einordnung der Verhaltensvielfalt erschlossen werden (z.B. Lacey und Lacey 1974, Pribram und Tubbs 1967, Schönplflug 1979).

Die konzeptionelle Vielfalt der genannten Strategien darf allerdings nicht darüber hinwegtäuschen, daß ihnen ein gemeinsames Ziel zugrundeliegt: Die Reduktion der Verhaltensvielfalt auf Kategorien, die einen heuristischen Wert für die Psychologie besitzen. Dies hat mitunter einen fatalen Nebeneffekt. So wird implizit oder auch ausdrücklich in neuropsychologischen Ansätzen mit Begriffen operiert, die häufig einem vergleichsweise beliebig ausgewählten psychologischen Konzept entstammen. Paradox wird die Situation, wenn - wie es leider in zahlreichen Lehrbüchern mit psychophysiologischen Themen geschieht - zusätzlich aus der Komplexität der neuronalen Strukturen Teilstrukturen zu Einheiten zusammengefaßt werden, deren funktioneller Zusammenhang mit schlecht validierbaren psychologischen Konstrukten z.B. aus dem Bereich der Emotionspsychologie, begründet wird.

Etwas strengeren Kriterien müssen phylogenetisch und neuroethologisch motivierte Aktivierungskonzepte genügen. Hinter ihnen steht die große Tradition von Verhaltensbiologie, Verhaltensphysiologie, Verhaltenstheorie und neuerdings Verhaltensgenetik. Auf Grund dieser Restriktionen ist es in der Regel schwierig, eine Anpassung oder Korespondenz zur traditionellen psychologischen Konzeptbildung herzustellen (vgl. Schurig 1975, Immelmann 1979, Ewert 1976). Die Überwindung dieser Kluft durch Hypothesen zur spezifisch menschlichen Verhaltensgenese im Tier-Mensch-Übergangsfeld ist häufig durch schwer belegbare Zusatzannahmen belastet. Emotionspsychologisch relevante Befunde aus der Biologie der Verhaltensentwicklung beim Menschen sind bislang noch selten.

Die klassischen Aktivierungskonzepte (Duffy 1962; aber auch Routtenberg

1968 und Pribram & McGuinness 1975) sind jedoch ergänzungsbedürftig. Auch muß die Vorstellung von einer klar umgrenzbaren anatomischen Struktur, die für einen bestimmten Aktivierungsprozeß oder gar für eine Komponente einer bestimmten Emotion zuständig ist, korrigiert werden. Einzelne "Aktivierungssysteme" lassen sich wahrscheinlich nicht einmal durch einen Transmitterstoff charakterisieren, wiewohl im folgenden mitunter von noradrenerger oder cholinergischer Aktivierung die Rede sein wird. Vielmehr sollte man sich am Muster der Erregungsverteilung orientieren, daß als Abbild der Interaktion im dynamischen innerorganismischen Wirkgefüge zu verstehen ist. Die vegetative Physiologie liefert hier erst Informationen "aus zweiter Hand".

Im folgenden soll versucht werden, zwischen allgemein-biologischen Voraussetzungen und funktionellen Beschreibungen des Nervensystems einerseits und aktivierungstheoretischen Befunden andererseits Korrespondenzen aufzudecken, die innerhalb der psychologischen Konzeptbildung einordenbar sind. Auf Grund dieser Korrespondenzen soll im Bereich der Emotionsforschung auf einige grundlegende innerorganismische Mechanismen und Strukturen geschlossen werden.

Aktivierung wird unter dieser Perspektive als integrative Globalfunktion des Organismus auf der Basis des Wirkens von neuronalen Aktivierungssystemen verstanden, die in mehr oder weniger enger funktionaler und zeitlicher Kopplung in bestimmte kortikale, vegetative und motorische Prozesse steuernd eingreifen. Infolge dieser Regulation werden Veränderungen im Erleben und Selbstbericht, im offenen Verhalten und auf den peripher-physiologischen und zentralen Indikatoren erkennbar (Abb. 1).

Indikatorebenen und Datenniveau bleiben unter diesen Voraussetzungen aber ebenso wie in der klassischen Aktivierungsforschung zunächst noch völlig offen.

Den Fortschritt sehen wir aber (1) in der Hoffnung größerer Kovariationen zwischen den Meßebenen, solange man innerhalb einer Systemwirkung, dem "Aktivierungssyndrom", bleibt und (2) in der Zuversicht, zur Erklärung des Gesamtverhaltens brauchbarere Verhaltenseinheiten zu besitzen, als es im eindimensionalen Aktivierungskonstrukt mit all seinen Ausnahmeregeln vorliegt.

Bereits von der Alltagsanmutung her eröffnet sich hier - um nur ein Beispiel zu nennen - zumindest die Möglichkeit, zwischen den Formen von vitaler Aktiviertheit und ängstlicher Anspannung zu unterscheiden, was sicherlich auch ein zentrales Anliegen der klassischen Aktivierungsforschung ist. Wir werden dazu im Kapitel 4 ausführlicher Stellung nehmen.

Der potentielle Wert von differenzierten Aktivierungssyndromen der genannten Art hängt allerdings auch von deren Anzahl ab. Aus Gründen der vorhandenen Komplexität dürfte weder vom neurologischen Substrat her noch von der beobachtbaren Verhaltensvielfalt eine Beschränkung nach oben zu erwarten sein. Allerdings ist bei derartigen Klassifizierungsversuchen erfahrungsgemäß der heuristische Wert bei großen Anzahlen ebenso gering wie bei den Zahlen eins und zwei.

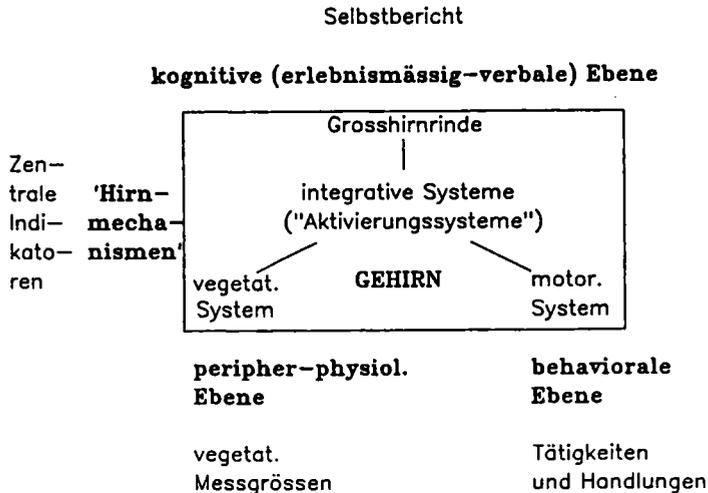


Abb. 1: Konzeptuelle Zusammenhänge zwischen dem "neurologischen Substrat", den klassischen Meßebenen und den wichtigsten Aktivierungs-Indikatoren.

Das Wundt'sche Konzept, das Kontinuum der Gefühle in drei Dimensionen abzubilden, scheint sich trotz aller Kritiken heuristisch ebenso zu bewähren wie die Versuche, aus dem emotionalen Ausdruck eine geringe Zahl von mitteilbaren Grundemotionen zu extrahieren, aus deren Mischung sich die Vielfalt der Gefühlswelt ergibt. (Auch darüber werden wir schwerpunktmäßig im Kapitel 4 ausführlicher zu berichten haben).

Nach unserer Darstellung der Geschichte der neuropsychologischen Aktivierungsforschung (Abschnitt 4) läßt sich eine Anzahl von sechs cerebro-behavioralen Syndromen angeben. Diese werden wir in den darauffolgenden Abschnitten detaillierter besprechen und es wird auch unter anderem die Frage zu erörtern sein, in welchem Verhältnis sie zu den Dimensionen der Gefühlswelt stehen.

Die Annahme von "Aktivierungssyndromen" stellt gewissermaßen ein Kernstück in unserem Aufbau von Konzepten der Aktiviertheit und Emotionalität dar. Deshalb sind noch einige Bemerkungen zum Kapitel 2 anzufügen. Ziel dieses Kapitels ist es, zunächst aktivierungstheoretisch bedeutsame Basissyndrome des Organismus zu unterscheiden, sie aufzulisten und sie zu brauchbaren Klassen zusammenzufassen. Der Schwerpunkt wird aber auch auf einer gewissen Vereinbarkeit der einzuführenden Konstrukte mit den bisher vorgestellten ethologischen Konzepten (den "verhaltens-theoretischen" im weitesten Sinn) liegen. Bezüglich der Einordnung anatomischer Details sei auf den Anhang verwiesen. Die dort erfolgte Auflistung ist keineswegs vollständig. Nicht auf alle der im Abschnitt 5 erwähnten ethologischen Prozesse kann

ausführlich eingegangen werden. Über zahlreiche Funktionsmechanismen, wie z.B. den des serotoninergeren Systems, ist noch zu wenig bekannt, um sie zufriedenstellend in das vorliegende Konzept einfügen zu können. Auch eine große Zahl psychophysiologischer Phänomene, wie z.B. das der Ermüdung, wird nur kurz erwähnt werden.

Zu den zu behandelnden, psychologisch bedeutsamen organismischen Zuständen liegen z.T. durchaus widersprüchliche Befunde vor. Insofern ist unsere Darstellung sicherlich noch auf vielen Ebenen korrekturbedürftig. Wie glauben jedoch, daß der Versuch einer differenzierten Aktivationskonzeption lohnt und auch auf dem derzeitigen Stand bereits fruchtbar sein kann.

Ein Problem besonderer Art entsteht beim Umgang mit eingeführten Bezeichnungen. Es ist nicht zu vermeiden, daß die eingangs erwähnten Begriffe "Arousal" und "Aktivation" eine etwas andere Bedeutung erhalten werden, als vielfach in der psychologischen Literatur üblich. Insbesondere wird vorgeschlagen werden, "Arousal" und "Aktivation" im Sinne von Pribram und McGuinness (1975) als zwei verschiedene organismische Prozesse zu verstehen, den einen verursacht durch einen Stop-Mechanismus, den anderen bedingt durch einen Go-Mechanismus. In teilweisem Gegensatz zu den genannten Autoren wird jedoch die Auffassung vertreten, daß "Aktivation" mit energetischer Mobilisierung assoziiert werden kann. "Arousal" wird als ein die Informationsaufnahme unterstützender Prozeß verstanden.

Im Abschnitt 7 werden die zur Grundlegung unseres Verständnisses von Aktivierung angeführten Aktivierungsprozesse bzw. Zustände von Aktiviertheit noch einmal zusammenfassend kurz charakterisiert werden.

Auf welches Integrationsniveau (von Verhaltenseinheiten) beziehen sich diese Konzepte? Kardiosomatische Kopplungen lassen sich teilweise nur für sehr kurze Zeitspannen nachweisen und beziehen sich auf mikroskopische Prozesse. Befindesmessungen, die beispielsweise zwischen ängstlicher Anpannung und vitaler Aktivierung differenzieren, können dagegen Stimmungsverläufe über sehr lange Zeiträume bzw. makroskopische Prozesse betreffen.

Da wir im ersten Schritt unserer Konzeptbildung auf neuropsychologischen Befunden aufbauen wollen, stehen hier mikroskopische Verhaltensprozesse im Vordergrund. Ein Beispiel dafür ist der Versuch, die Orientierungsreaktion durch das Zusammenwirken von zwei oder drei Aktivierungsprozessen zu erklären (vgl. Abschnitt 11). Allerdings wäre es grob unangemessen, nur mit solchen Paradigmen Emotionspsychologie zu betreiben.

Gerade seitens der Neurowissenschaftler wird immer wieder auf den Unterschied zwischen biologisch programmierten Verhaltenstendenzen und menschlichen Emotionen hingewiesen (vgl. z.B. Vanderwolf und Goodale 1982). Jedoch können tierexperimentelle Befunde und die mikroskopische Verhaltensanalyse am Menschen dazu dienen, die "Sprache" unseres Nervensystems zu verstehen. Aus den einzelnen "Worten", die wir so zu lernen glauben, müssen dann die Nachrichten und Bedeutungen des emotionalen Geschehens zusammengesetzt gedacht werden. Allerdings schätzen wir diese "Worte" nicht gering ein: Auch sie können schon sehr bedeutungsvoll sein. So kann man sich leicht Paradigmen denken, in denen das eine oder andere Aktivierungssyndrom dominant vorherrscht (mit Bedacht wird in Abschnitt 5

bereits eine differenziertere Ethologiediskussion geführt). Solche Paradigmen sind besonders geeignet, Aktivierungsprozesse zu studieren. Umgekehrt erklärt Aktivierung hier in hohem Grade bereits das emotionale Verhalten. Die Kapitel 3 und 4 werden davon handeln.

Komplizierter wird es dort, wo durch verschiedenartige, mehr oder weniger gleichzeitig auftretende Beanspruchungen ein rascher Wechsel des Aktivierungsmusters zu erwarten ist. Einzelne Komponenten der wechselnden Syndrome können (wegen der Intensität oder wegen der Häufigkeit ihrer Mobilisierung) länger erhalten bleiben, verselbständigen sich gewissermaßen und greifen ihrerseits in das regulative Geschehen steuernd ein. Als Psychologe wird man hier die Informationsaggregation im Gedächtnis berücksichtigen müssen, als Physiologe kann man an langsame vegetative Anpassungen oder gar an hormonelle Veränderungen denken. Diesen "höheren Aggregationsprozessen", sind die Abschnitte ab Kapitel 5 gewidmet.

Der Zusammenhang von Emotion und Kognition, zweier seit altersher gesondert betrachteter Konstrukte in der Geschichte der Psychologie (vgl. Scherer, 1981), wird immer wieder betont und beschworen (vgl. z.B. Piaget, 1981). Dennoch existiert hier ein theoretisches Defizit und es besteht das Bedürfnis "... nach einem integrativen Modell der Relation von Emotion und Kognition" (Mandl & Huber, 1983, S. 8).

Ein Grund für dieses theoretische Defizit liegt sicherlich sowohl im generell niedrigen Forschungsstand der Gefühlsforschung (vgl. z.B. Debus, 1977, S. 157), als auch in den Defiziten der kognitiven Prozessforschung (vgl. z.B. Dörner, 1976, S. 141). Ein zusätzliches Hindernis für das Zustandekommen integrativer Konzeptionen liegt in der Gefahr, durch theoretische Brücken und Aussagen über Interaktionen den Dualismus zu zementieren (vgl. dazu ebenfalls Piaget, 1981, S. 5).

Traditionellerweise werden einerseits antezedent-motivationale Aspekte der Emotionalität betont, d.h. ihre präkognitive und verhaltensdeterminierende Funktion (z.B. Reykowski 1968; Holzkamp-Osterkamp 1975; Holzkamp 1983; Zajonc 1980, 1984). Andererseits werden im Anschluß an kognitive Theorien Emotionen als postkognitives Phänomen erklärt (Lazarus 1966, Schachter & Singer 1962; Valins 1967).

Aus neuropsychologischer Sicht gibt es keine 'kalte' Informationsverarbeitung. Wechselwirkungen zwischen emotionalen und kognitiven Prozessen treten nur mit Sekundärprozessen auf höherem Integrationsniveau auf (vgl. Abschnitt 20, z.B. Attributionen, Zuschreibungen oder interpretative Prozesse, wie sie von Schachter & Singer 1962; Valins 1967; Weiner 1980 angenommen werden).

Organismische Vorgänge intervenieren also nicht bei emotionalen (oder aufmerksamkeitsregulierenden) Personen sondern sie liegen ihnen zugrunde. Die neuropsychologische Grundlage der Emotionen ist ein Zusammenspiel allokortikaler und subkortikaler Aktivierungsmechanismen. Diese sind über entsprechende Vermittlungsinstanzen (kortikale Projektionen, frontale Selektionsmechanismen) als Emotionen integraler Bestandteil kortikaler Informationsverarbeitung (vgl. Pribram 1976; Pribram & McGuinness 1975; Simonov 1972) und zeichnen auch für die periphere physiologische Reaktionslage verantwortlich.

Dadurch wird es möglich, daß (1) die Aktivität der Aktivierungsmechanismen durch die direkte Art ihrer Wirkung auf die kortikale Informationsverarbeitung Gegenstand des Erlebens wird. Emotionen sind (2) auch indirekt, d.h. durch die Wahrnehmung und "Etikettierung" peripherer Phänomene, kognitiv repräsentiert. Emotionale Stimmungen beruhen wohl (3) auf der Existenz eines über längere Zeit andauernden Bezugssystems für informationsverarbeitende Prozesse, das hauptsächlich durch den Abruf emotionaler Ereignisse (der Arten (1) und (2)) aus dem Gedächtnisspeicher aufgebaut wird. Schließlich bleibt (4) zu erwähnen, daß emotionales Handeln auch immer im sozialen Kontext und entsprechenden Motiven zu sehen ist.

Dieses Verständnis von Emotionalität wird in den Kapiteln 6 bis 8 durch die Erörterung bio-kognitiver Regulationen, interozeptiver Bewertungsprozesse und von emotionalem Sozialverhalten exemplarisch vertieft.

Kapitel 1

BIOLOGISCHE GRUNDLAGEN DER AKTIVIERUNG

2. Phylogenetische Rahmenbedingungen

In der Geschichte des Lebes auf der Erde gab es immer wieder Zeiten, in denen sich bestimmte Baupläne von Organismen unter den jeweils herrschenden Lebensbedingungen in besonders hohem Grade bewährten und eine Vielzahl von speziellen Anpassungsformen erlaubten. Eine solche Epoche war für den Bauplan der Wirbeltiere, der auch für den Menschen gilt, die Zeit vor etwa 250 Millionen Jahren, das Karbon. Damals entwickelten sich die ersten Landwirbeltiere, die Amphibien und die Vorläufer der heutigen Reptilien (Abb. 2). Die Vielfalt des Lebensraums außerhalb des Wassers wurde dann durch die Eiszeit des Perm für etliche Millionen Jahre eingengt. Damit wurde auch die Variationsbreite der Landwirbeltiere beschnitten. Danach, im Trias, begann der hohe Bewährungsgrad des Landwirbeltierbauplans seine Früchte zu zeigen.

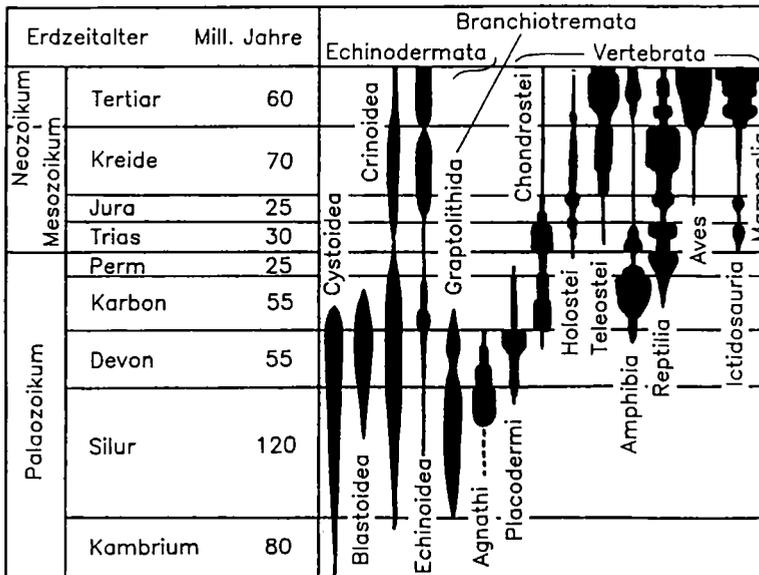


Abb. 2: Das Auftreten von höheren Tieren in den verschiedenen Perioden der Erdgeschichte (nach Wurmbach 1968).

In den ca. 150 Millionen Jahren des Mesozoikums (Trias, Jura, Kreide) begann die Evolution einer heute kaum mehr zu erahnenden Vielfalt von Lebensformen, die alle auf dem Bauplan des Reptilienstamms beruhte. Ihm entstammten seit der Trias die Säugetiere, seit der Jura die Vögel und während der Kreidezeit die Saurier.

Dem Interesse an den Grundprinzipien der Verhaltenssteuerung im menschlichen Organismus folgend, mag es sinnvoll sein, die Organisation der Verhaltenssteuerung in dieser, in der Geschichte der höheren Tiere so zweckmäßigen und fruchtbaren Entwicklungsstufe näher zu betrachten.

Einen Einblick in die Organisation der Verhaltenssteuerung dieser Tiere gibt die Struktur ihres Nervensystems, wie sie auch heute noch bei den sogenannten niederen Wirbeltieren existiert. Die Zellen des Nervensystems, die Nervenzellen, bilden mit ihren Fortsätzen, die Kontakt zu anderen Nervenzellen oder zu Zellen anderer Körpergewebe aufnehmen können, das Datenverarbeitungsnetz des Organismus. Bei den Wirbeltieren besitzt dieses Netz eine Konzentration in einem längsgestreckten, dorsal gelegenen Rohr, dem Neuralrohr oder zentralen Nervensystem.

Schon bei Fischen, vor allem aber bei Amphibien und Reptilien, weist das zentrale Rohr des Nervensystems am Kopfende eine Auftreibung auf, das Gehirn. Insbesondere bei den Landwirbeltieren sitzen am Kopfende die Hauptsinnesorgane zur Aufnahme von Umweltinformation. Die Steuerungsmechanismen für die Motorik übernimmt weitgehend der Rest des Rohres, das Rückenmark. Bei einigen Dinosauriern, die - was Körpergröße und Bewegungsgeschwindigkeit betraf - einen gewissen Aufwand in der Regulation ihrer Bewegungen betreiben mußten, besaß das Rückenmark in der Lendengegend noch eine besondere Auftreibung.

Bemerkenswerterweise ist auch die Organisation der Steuerung des Stoffwechsels bei Landwirbeltieren in der vorderen Gegend des Nervenrohrs konzentriert. Dies ist eine von den Fischen übernommene Tradition, deren spezielle Geschichte an dieser Stelle nicht interessiert. Jedenfalls organisierten sich im Laufe der Evolution die Organe für die Steuerung von Beutefang und Nahrungsaufnahme, die Steuerung der Atmung und der Koordination des Fluchtverhaltens um das Vorderende des Körpers.

Dieser Bauplan wurde auch bei den Landwirbeltieren beibehalten, bei denen die Fernsinnesorgane für Geruch, Sehen und Erschütterungswahrnehmung eine entsprechende Datenverarbeitung im Dienste von Angriff und Flucht, Nahrungsaufnahme und Stoffwechsel und im Dienste der Fortpflanzung vorzunehmen hatten. Die daraus resultierende Struktur hatte (in Anlehnung an die Organisation beim heutigen Krokodil) etwa ein Aussehen, wie es die Abb. 3a zeigt. Die bläschenartigen Auftreibungen an der Oberseite des Neuralrohr-Vorderendes sind gewissermaßen als phylogenetische Neuerwerbungen anzusehen, während die Verdickungen an der Basis des Gehirns eher die phylogenetisch alten Programme enthalten.

Säugetiere unterscheiden sich von Reptilien vor allem durch ihre besondere Haut. Während die Haut der Reptilien im wesentlichen einen Panzer darstellt, der vor Austrocknung schützt, ist die Säugetierhaut ein viel aktiveres Organ. Sie atmet, kann Flüssigkeit aufnehmen und absondern. Hautmuskeln halten die Haut mechanisch und thermisch flexibel. Die von der

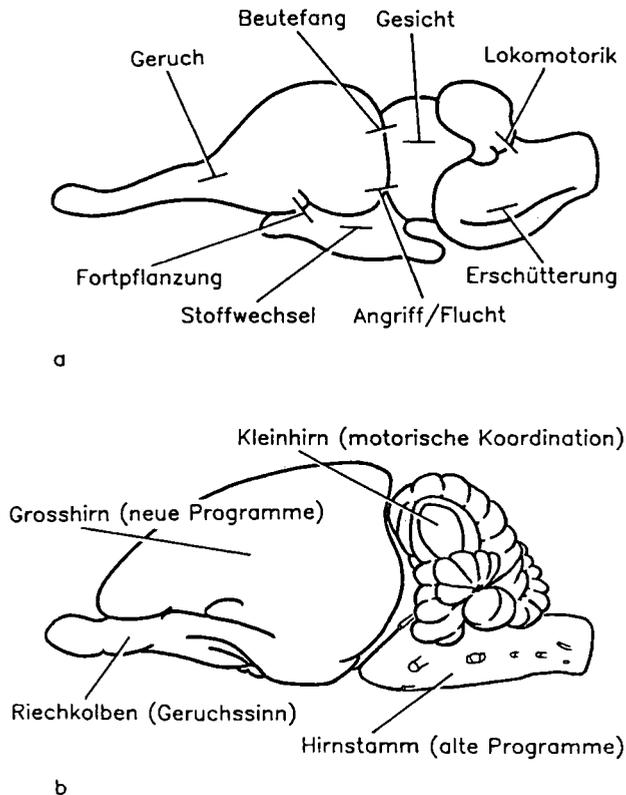


Abb. 3: Aufbau von Wirbeltiergehirnen. Schematische Darstellung für ein Krokodil-Gehirn (a) und für ein Kaninchen-Gehirn (b).

so stoffwechselaktiven Haut gebildeten Drüsen übernehmen verschiedenste Funktionen: Schweißdrüsen, Duftdrüsen, Milchdrüsen.

In diesem Zusammenhang spielt der Riechsinn eine besondere Rolle, etwa bei der Erkennung eines lebenswerten Biotops, bei der Fortpflanzung, beim Beutefang. Alte Verhaltensprogramme werden ergänzt um ein Informationsverarbeitungssystem, das Geruchsdaten mitauswertet. Das Vorderhirn, insbesondere die Schnittstelle zwischen Vorderhirn und dem restlichen Gehirn gewinnt an Bedeutung. Dies findet sein Korrelat auch in der Anatomie des Gehirns. Abb. 3b zeigt die Grobtopographie eines Kaninchengehirns.

Von jetzt ab setzt eine Entwicklung ein, die evolutionstheoretisch nicht mehr so einfach zu erklären ist, da sie in Anbetracht der großen Zeiträume der bisherigen Geschichte vergleichsweise jung ist.

Im Bereich der Wahrnehmung läßt die Organisation der Sinnesorgane und des Nervensystems bei höheren Primaten jedenfalls zu, daß vom gleichen Objekt verschiedenste Sinneseindrücke zugleich eintreffen und simultan verarbeitet werden können. Dies gilt nicht nur für die Fernsinne. Ein Schimpanse kann etwa mit seinen beweglichen Fingern und auf Grund seiner Augenstellung einen Gegenstand zugleich betasten, stereoskopisch betrachten, sowie beriechen und die bei der Manipulation entstehenden Geräusche wahrnehmen.

Zu dieser Sinnesvielfalt müssen noch alle jene Meldungen hinzugerechnet werden, die das Nervensystem auf Grund von körperinneren Prozessen, momentaner Stoffwechselaktivität und augenblicklichem Zustand des motorischen Systems, dazuliefert. Freilich differenziert das Nervensystem nicht alle Komponenten physikalisch adäquat und nicht alle Kombinationen von Sinneseindrücken führen zu gesonderten Erregungszuständen von Nervenbahnen. Manche Kombinationen allerdings werden eine spezifische Resonanz finden; sie sind "bedeutsam" und führen zu Veränderungen des organismischen Zustandes, zu inneren oder äußeren Reaktionen.

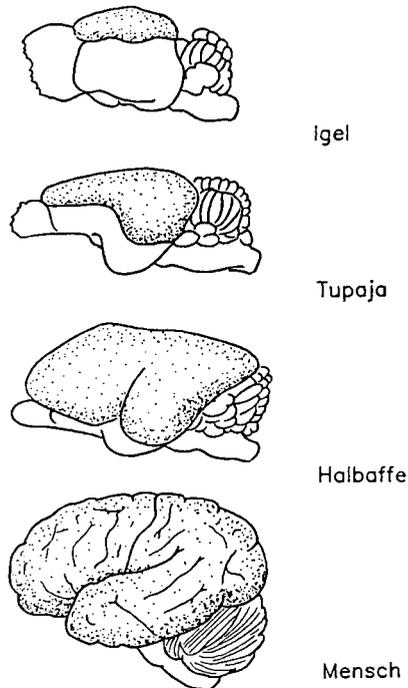


Abb. 4: Evolution des Endhirns (nach Kahle 1976). Tupajas (= Spitzhörnchen) sind die ursprünglichsten Primaten.

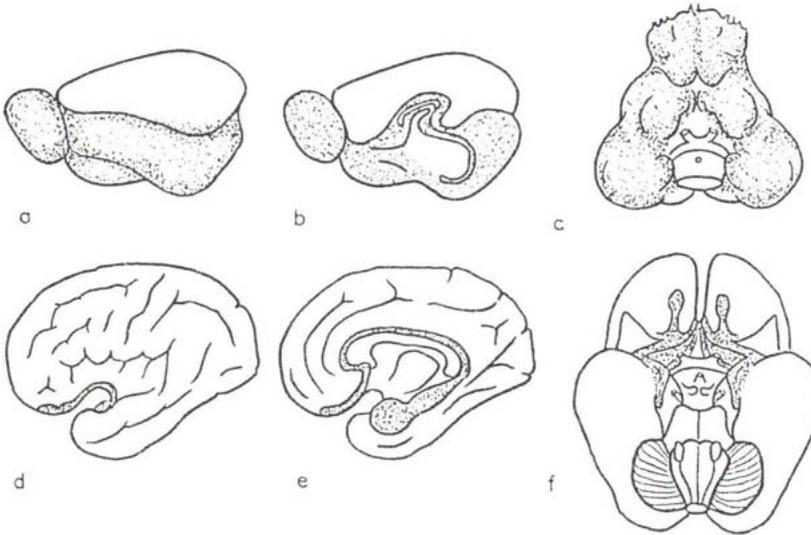


Abb. 5: Die Ausdehnung des Allocortex bei einem niederen Säugetier (obere Reihe) und beim Menschen (untere Reihe). Oben das Gehirn eines Igels, unten das auf vergleichbare Größenverhältnisse gebrachte Gehirn eines erwachsenen Menschen (d und e) bzw. eines 6 Monate alten Fötus (f). a und d sind Oberflächenbilder, b und e Medianschnitte, c und f Basisansichten (a,b,d,e nach Economo 1927, c nach Stephan 1975, f nach Villiger 1930).

Die Steuerung von motorischen Aktivitäten erfolgt bei höheren Primaten in hohem Maße auf Grund von Erfahrung. Nicht nur angeborene Erkennungssysteme, sondern auch die erworbene Kenntnis über bedeutsame Reizkombinationen tragen zur organismischen Tätigkeit bei.

Höhere Landwirbeltiere sind mitunter sehr verschiedenartigen Umgebungen ausgesetzt. Ihre Temperaturregulation befähigt sie, relativ unabhängig von Witterung und Jahreszeit aktiv zu sein. Ihre Sinnesorgane nehmen Umgebungen differenziert wahr. In wechselnden oder differenziert wahrgenommenen Umgebungen ist die Vielfalt dessen, dem man im Laufe eines individuellen Lebens begegnen kann, um Potenzen höher als bei monotoner oder grob kategorisierter Wahrnehmung. Für eine "hardwaremäßige" Anpassung stand weder die dazu notwendige Entwicklungszeit noch das erforderliche Material zur Verfügung. Vielmehr hilft der individuelle Gedächtnisspeicher in komplexen Umwelten, die "Bedeutung" von Reizen hinsichtlich ihrer zukünftigen Konsequenzen zu erschließen.

Der wohl wichtigste Träger des menschlichen, individuellen Gedächtnisses ist das Vorderhirn. Sein phylogenetisch junger Teil, der Neocortex, überwächst im Laufe von Phylogenese (Abb. 4) und Ontogenese (Abb 43 und 44; vgl. Abschnitt 30) fast alle anderen Gehirnteile, auch die alten

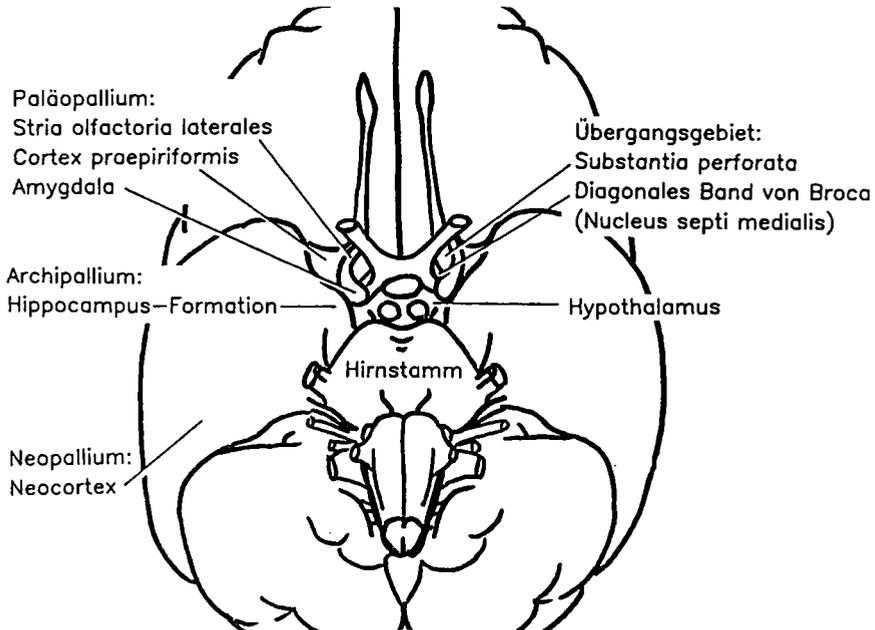


Abb. 6: Phylogenetisch alte Hirnteile in der Ansicht von der Hirnbasis her.

Vorderhirnstrukturen von Paläo- und Archicortex, die die Schnittstelle zu den übrigen Gehirnteilen bilden (Abb. 5). Die letztgenannten Strukturen, die gemeinsam auch als Allocortex bezeichnet werden, sind am erwachsenen menschlichen Gehirn von außen nur mehr an der Gehirnbasis zu erkennen (Abb. 6).

Diese alten, basalen Vorderhirnstrukturen des Allocortex bilden den wichtigsten Teil des sogenannten limbischen Systems (Abb. 7a), das phylogenetisch als das Bindeglied zwischen den bewährten, lebenserhaltenden Automatismen und der individuellen Sphäre persönlicher Erfahrung angesehen werden könnte. Erfahrungsbildung und Erfahrungsnutzung dürfte in ihnen strukturell verankert sein. In einer vielzitierten Arbeit versuchte McLean (1970a, Kurzfassung in 1970b), die funktionelle Stellung des limbischen Systems, wie sie durch die Phylogenese festgelegt wurde, zu beschreiben (Abb. 7b).

Die bei den ersten Landwirbeltieren hauptsächlich bedeutsamen Gehirnteile nennt er "protoreptilisch". Dazu gehören die meisten unter dem Großhirn liegenden Strukturen, sowie die motorischen Großhirnkerne. Sie wären für überlebensnotwendige, ererbte-stereotype Verhaltensweisen zuständig, die man heute als Erbkoordinationen beschreibt, z.B. Atmung, Nahrungsaufnahme, Fortpflanzung, sowie Angriffs- und Fluchtverhaltensweisen.

Das limbische System prägt nach McLean das Verhalten der frühen Säugetiere. Er nennt es deshalb auch das "paläomammalische" Gehirn. Seine Besonderheit ist die Berücksichtigung von Meldungen aus dem Körperinnern (McLean nennt es auch "visceral brain"), die es befähigt, den momentanen individuellen Zustand bei der "höheren" Informationsverarbeitung zu berücksichtigen. Dies ist die Voraussetzung für die Bildung individuell bedeutsamer Erfahrung, die Säugetiere in weit höherem Maße als andere Tiere im individuellen Gedächtnis speichern können. So ist eine Anpassung an differenzierte und wechselnde Umwelten möglich. Die stoffwechselaktive Haut der Säugetiere macht die Geruchsverarbeitung zusätzlich zu einer wichtigen Schaltstelle für soziale Informationen.

Individuell bedeutsame Informationen prägen das Leben von Tieren, die nachgeburtlich vom elterlichen Organismus abhängig sind und insbesondere von Organismen, die in sozialer Abhängigkeit stehen. Das "neomammalische" Gehirn nach McLean, d.h. die Großhirnrinde (und zum Teil auch die Rinde des Kleinhirns für automatisierte Bewegungsabläufe), schafft mit seinem individuellen Gedächtnisspeicher die Voraussetzung für diese Lebensweise. Individuelles Wissen und damit individuelles Vorauswissen ermöglicht individuelle Handlungspläne. Die Entwicklung von Konzepten und Strategien wäre Aufgabe dieses Gehirnteils. Zusammen mit sozialer Lebensform ist es die Voraussetzung für kollektives Handeln und kollektive Traditionsbildung.

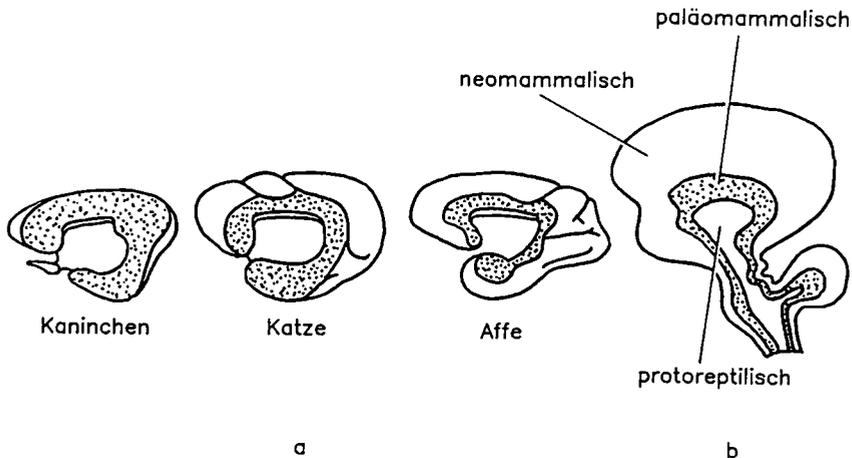


Abb. 7: Zur Evolution des limbischen Systems. (a) Medialansichten von Säugetiergehirnen verschiedener Organisationsstufen (nach MacLean 1954). (b) Schema der evolutiv-funktionellen Organisation des Säugetiergehirns (nach MacLean 1967).

3. Strategien zum Verständnis der neuronalen Funktionen

Zu den wichtigsten anatomischen Strukturen des limbischen Systems gehören die der sogenannten Hippocampus-Formation. Innerhalb des im vorangegangenen Abschnitts 2 entwickelten, groben Rahmens für die Einordnung des limbischen Funktionen gibt es eine große Anzahl von psychologischen Theorien, die sich speziell mit den Funktionen der Hippocampus-Formation beschäftigen. Eine Auswahl davon integriert Isaacson (1982). Das Sammelreferat von Schmajuk (1984) gibt speziell für Psychologen einen recht informativen Überblick. Es zählt 6 Theorien auf, die sich mit aufmerksamkeitssteuernden Mechanismen des Hippocampus auseinandersetzen, 4 Theorien zur Hippocampus-gesteuerten Response-Hemmung und 9 Theorien zu Gedächtnisfunktionen.

Nun ist es grundsätzlich ein Problem, nach funktionellen Beschreibungen anatomischer Einheiten zu fragen (vgl. Bösel 1981, S. 307). Unter der Voraussetzung, daß parallel zur Evolution des limbischen Systems offensichtliche Verhaltensanpassungen stattgefunden haben, mag es gerechtfertigt erscheinen, bestimmte gesamtorganismische Funktionen schwerpunktmäßig mit der Hippocampus-Formation zu assoziieren. So gesehen, scheint vor allem das Modell von Kornhuber (1973) paradigmatisch zu sein. Er weist der Hippocampus-Formation eine Rolle bei der Funktion zu, Informationen aus dem Kurzzeitgedächtnis zur Langzeitspeicherung auszuwählen. Dazu bedarf es einer Erkennung von "Neuheit" und einer Bewertung vor dem Hintergrund eines "motivationalen" Systems.

Was es im Einzelnen bedeutet, wenn aktuelle Sinnesdaten vor dem Hintergrund gespeicherter Informationen und vor dem Hintergrund gerade stattfindender organismischer Prozesse gefiltert, bewertet und in reduzierter Form in den Bewertungsspeicher integriert werden, ist Gegenstand der folgenden Kapitel.

Der Frage, inwieweit Philosophien der organismischen Funktionen oder gar psychologische Konzepte bei der Interpretation biologisch-physiologischer Daten helfen können, soll hier nicht weiter nachgegangen werden. Vielmehr soll geprüft werden, welche neurologischen Daten zum Verständnis integrativer neuronaler Funktionen überhaupt hilfreich sein können.

Bleiben wir zunächst bei der Anatomie. Ein kurzgefaßter Abriß der Anatomie des limbischen Systems ist im Anhang beigefügt. Dort findet sich auch ein Schemabild der wichtigsten Faserverbindungen des limbischen Systems (Abb. 47). Es gibt hier offenbar keinen einfachen Verarbeitungsweg. Auch wenn man die internen Faserverbindungen des limbischen Systems mit den großen sensorischen und motorischen Wegen im Zentralnervensystem in Verbindung bringt (das ist in der Abb. 47 durch breite Pfeile angedeutet), wird ihre Rolle bei der neuronalen Datenverarbeitung nicht hinreichend transparent.

Man sieht zwar, daß das limbische System einerseits Informationen von den Bahnen der aufsteigenden Formatio reticularis bezieht, diese mit den neocorticalen, gedächtnis- und aufmerksamkeitsgesteuerten Informationen verknüpfen kann und ihrerseits über den sogenannten frontalen Cortex zu Aufmerksamkeitsprozessen und über die sogenannten Amygdala bzw. die extrapyramidal-motorischen Systeme zu vegetativen und motorischen Efferenzen beiträgt. Eine Übersicht über die feinere Netzwerkstruktur der

Verarbeitungswege wird aber nicht nur durch ihre komplizierte räumliche Anordnung erschwert.

Selbst der quantitative Umfang von Faserbündeln sagt nichts über die funktionelle Bedeutung aus. Einer der prominentesten Faserzüge, der Fasciculus telencephalicus medialis, ist eine Ansammlung von mindestens zwei Dutzend qualitativ verschiedener Verbindungsbahnen. Immer wieder wird darauf hingewiesen, daß von Nervenfasern bestimmte Wege einfach deshalb gewählt werden, weil sie "gangbar" sind. Andere Verbindungen folgen der Mechanik des Nervenzellwachstums in der Ontogenese (vgl. Bösel 1974). Abgesehen davon bedeutet eine dicke Faserverbindung in der Regel eine Kopplung zweier Verarbeitungszentren auf niedriger Verarbeitungsebene (wie z.B. beim Sehnerv); die einzelne Faser trägt dann wenig Information. Eine vergleichsweise dünne Faserverbindung kann dagegen wichtige Führungsgrößen auf gehobener Verarbeitungsebene übermitteln und damit große Wichtigkeit besitzen (wie z.B. bei den Fibrae nigrostriatales).

Die funktionelle Bedeutung der zahlreichen Regelschleifen läßt sich aus den anatomischen Beziehungen wohl grundsätzlich nicht ableiten. Sie entstehen sicherlich in der Evolution (und im mikroskopischen Bereich auch ontogenetisch) zunächst "zufällig" und bleiben erhalten, sofern sie sich bewähren oder zumindest nicht stören.

Reizungs- und Ausschaltungsexperimente sind daher wichtige Hilfsmittel der funktionellen Analyse. Ihre Ergebnisse sind jedoch mitunter, insbesondere wenn geeignete Hypothesen fehlen, nur schwer zu deuten. Ist es doch schon für einen Fachmann bei einem einfachen Fernsehgerät sehr aufwendig, von einer Störung auf das kaputte Schaltelement zu schließen. Umso schwieriger ist die Analyse eines Netzwerks, dessen Funktionen nur auf einer phänomenalen Ebene zu beschreiben sind, ohne daß einzelne Teilprozesse hinreichend benannt werden können. Diesem Mangel ist eigentlich nur durch einen systematischen Bauplanvergleich zwischen Tieren mit verschiedenen Fähigkeiten beizukommen.

Im folgenden soll jedoch vor allem auf Befunde von Ableitungsexperimenten zurückgegriffen werden, die im Zusammenhang mit Verhaltensbeobachtung nicht nur in der Psychophysiologie, sondern auch in der Neuropsychologie außerordentlich wichtige Einblicke in den Verhaltensmechanismus erlauben. Allerdings werden in der Beschreibung dadurch behaviorale Konzepte (samt ihrer immanenten Probleme) in den Vordergrund gerückt.

In diesem Zusammenhang muß hier aber zuvor noch eine grundsätzliche Schwierigkeit bei der Deutung der Aktivität von Nervenzellen diskutiert werden. Bei Einzelzellableitungen gibt es drei Arten von Erregungsprozessen (spontan, gehemmt, aktiv), die je nach ihrer erregenden oder hemmenden Wirkung in fünf Qualitäten beschrieben werden können: spontan, aktiv erregend, aktiv hemmend, gehemmt und damit passiv desaktivierend, gehemmt und damit durch Wegfall von Hemmung fördernd. Die Interpretation von Summenableitungen wirft jedoch andere Probleme auf. Dies kann am Beispiel des Hintergrund-EEG verdeutlicht werden.

Rhythmische, d.h. in der Regel niederfrequente, hochamplitudige Signale, werden als Zeichen von Ruheaktivität gedeutet; spontane Impulse ohne aktivierende Zuflüsse unterliegen einer wechselseitigen Synchronisation.

Hochfrequente Signale entstehen bei breiter Erregung durch ankommende, andauernde Impulssalven; man spricht von aktiviertem Wachzustand. Die Effizienz der daraus resultierenden Informationsverarbeitung ist jedoch in Frage zu stellen. Wenn alle Teile des beobachteten Organs zugleich voll tätig sind, ist kaum mit der Produktion redundanter, also strukturtragender Information zu rechnen. Selektive Informationsverarbeitung und damit die Erzeugung strukturierter Signale dürfte durch irreguläre, breitbandige Signale im Summenverhalten der Erregungsprozesse gekennzeichnet sein.

Rhythmisch aktive Nervenzellgruppen finden sich an zahlreichen Stellen des Nervensystems. Im Bereich des limbischen Systems ist vor allem das sogenannte Stratum granulosum-moleculare der Fascia dentata zu erwähnen (Abb. 8). Die dort angesiedelten Körnerzellen (i) zeigen ein rhythmisches Impulsmuster mit einer Vorzugsfrequenz zwischen 4 und 12 Hz (Hippocampus-Theta).

Bei der Ratte erscheinen langsame, rhythmische Frequenzen (rhythmic slow activity RSA) im ventralen Tegmentum (VMT) bei Exploration in neuer Umgebung bzw. nach dem Erwachen, sowie bei Schlafbewegungen, insbesondere beim Übergang vom Slow-wave-(Tief-)Schlaf zum paradoxen (REM-)Schlaf.

(i) Die Axone der Körnerzellen ziehen zu den ventrikelnahen Pyramidenzellen des Ammonshorns (d.i. der Teil des Hippocampus, der sich, von der dünnen Faserschicht des Alveus bedeckt, nach innen gegen den Hohlraum des Endhirns vorwölbt). Im schläfenlappennahen Teil des Ammonshorns (Area CA 1), wo die Pyramidenzellen kleiner sind, läßt sich in der äußersten Schicht, dem Stratum oriens, ebenfalls rhythmische Aktivität vergleichbarer Frequenz, jedoch mit verschobener Phasenlage beobachten (Bland, Andersen und Ganes 1975; Bland und Wishaw 1976). In dieser Schicht des Ammonshorns befinden sich sogenannte Korbzellen, die von den Axonen der Pyramidenzellen kollateral erhalten und ihrerseits mit den Zellkörpern der Pyramidenzellen Kontakt aufnehmen.

Das Ammonshorn erhält über die Fornix Zuflüsse vom medialen Septum und vom Kern des diagonalen Bandes von Broca (Kemper 1976, Meibach und Siegel 1977). Letzgenannter Kern innerviert zumindest bei der Ratte auch die Fascia dentata (Domesick 1976). In diesen septalen Bereichen sind bereits seit längerem rhythmisch aktive Zellen bekannt, die als Urheber des hippocampalen Theta-Rhythmus angesehen werden (Green und Arduini 1954; Petsche und Stumpf 1960; Petsche, Stumpf und Gogolak 1962; Stumpf 1965; Gray 1971).

Andererseits projiziert die mediale Septalregion, insbesondere der Kern des diagonalen Bandes von Broca, über das mediale Vorderhirnbündel in die Area tegmentalis ventralis des Mittelhirns (Conrad und Pfaff 1976a). Die gleiche Region erhält auch Fasern aus dem septo-hippocampalen Bereich über die postcommissurale Fornix (Valenstein und Nauta 1959; Livingston und Escobar 1971). Dort, im ventralen Tegmentum des Mittelhirns (VMT), wurde bei der Ratte ebenfalls rhythmische Zellaktivität von 6 bis 8 Hz nachgewiesen (LeMoal und Cardo 1975). Läsionen des medialen Septums beschleunigten den VMT-Rhythmus auf 20 bis 30 Hz und reduzierten die Amplitude auf etwa die Hälfte. So gesehen, erscheint die mediale Septalregion als der zentrale Rhythmusgeber des limbischen Systems.