

7 Das Nervensystem

Literatur zu diesem Kapitel:

- Der Körper des Menschen, A. Faller, M. Schünke; Thieme
- Biophysik, Hoppe, Lohmann, Markl, Ziegler, Kap. 15 Neurobiophysik, Kap. 16 Kybernetik
- Lehrbuch der Biophysik, E. Sackmann und R. Merkel, Kap. 14-17: Biophysik der Nervenleitung
- Physics in Biology and Medicine, P. Davidovits, Kap. 13.1 The Nervous System
- Physics of the Body, J.R. Cameron, J.G. Skofronick, R.M. Grant, Kap. 9: Electrical Signals from the Body

7.1 Information und Kommunikation

7.1.1 Das menschliche Nervensystem

Es gibt im Körper eines Menschen im Wesentlichen 2 Kommunikationssysteme: ein chemisches System, welches Informationen durch Botenstoffe (**Hormone**) vermittelt, typischerweise an viele Empfänger, und ein System mit festen Bahnen, das **Nervensystem**. Dieses übermittelt Informationen gezielt von einem Sender an einen Empfänger. Dieses Kapitel betrifft ausschließlich das Nervensystem.

Das Nervensystem hat zwei unterschiedliche Funktionsweisen: das **animale** (anima = Seele, Geist), **somatische** oder **willkürliche Nervensystem** nimmt die Umweltreize auf, verarbeitet sie, steuert *bewusste* Handlungen und erzeugt Vorstellungen. Das **autonome** oder **vegetative Nervensystem** ist für selbstständige Körperfunktionen zuständig und kann nicht willentlich beeinflusst werden. Die Zentren beider Systeme befinden sich im Gehirn und Rückenmark. Im 19. Jahrhundert dachte man, die beiden Systeme

wären räumlich und funktionell voneinander weitgehend unabhängig; aber inzwischen weiß man, dass zwischen beiden zahlreiche anatomische und funktionelle Verbindungen bestehen und die Unterscheidung nicht absolut ist.

Strukturell wird das Nervensystem in zwei Teile unterteilt. Der erste Teil umfasst das Rückenmark und das Gehirn und wird als **zentrales oder cerebrospinales Nervensystem (ZNS)** bezeichnet. Der zweite Teil des Nervensystems, das **periphere Nervensystem (PNS)** erstreckt sich in alle Bereiche des Körpers. Es ist weit verzweigt und besteht aus Nerven, Nervensträngen und kleineren Nervenansammlungen (Ganglien).

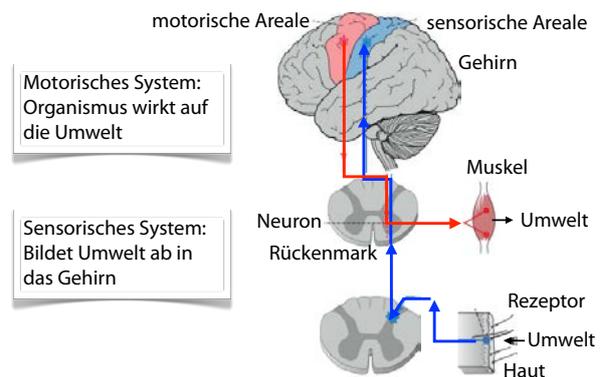


Abbildung 7.1: Prinzipieller Aufbau des sensorischen und motorischen Systems.

Der Organismus tritt über das Nervensystem mit der Umwelt in Wechselwirkung. Die Umwelt wirkt auf den Organismus, und dies wird mit Hilfe des **sensorischen Systems** abgebildet. Dies beginnt an speziell ausgebildeten Strukturen einer peripheren Nervenzelle. Diese Umweltsensoren werden als **Rezeptoren** bezeichnet. Die Reaktionen der Rezeptoren werden als elektrische Signale über die angeschlossenen Nervenfasern in das zentrale Nervensystem übertragen. Dort erfolgt die bewusste Empfindung und Wahrnehmung der Umwelt.

Das Nervensystem steuert auch den Informationsfluss in umgekehrter Richtung: vom motorischen System werden über Nervenimpulse Signale an Muskeln übertragen. Auf diese Weise erfolgt die Rückwirkung des Organismus auf die Umwelt.

7.1.2 Quantifizierung von Information

Der Mensch nimmt Daten der Umgebung mit Hilfe der Sinnesorgane auf und verarbeitet diese Information weiter. Die Physik versucht auch diesen Prozess quantitativ zu verstehen. Um die Kapazität der Informationsaufnahme des Menschen zu quantifizieren, muss zunächst der Begriff der Information präzisiert werden.

Der Informationsgehalt einer Nachricht hängt vom Wissensstand des Empfängers ab. Wenn man liest, die Sonne würde morgen aufgehen, dann lernt man von dieser Aussage wesentlich weniger als wenn gesagt wird, dass sie nicht aufgehen wird. In der Informationstheorie wird dieser "Überraschungsgehalt" quantifiziert. Wenn $p(x_i)$ die Wahrscheinlichkeit einer Nachricht ist (zum Beispiel das Auftreten eines Symbols x_i der Nachrichtenquelle), dann ist der zugehörige **Informationsgehalt** I_i gegeben durch

$$I_i := -\log_2(p(x_i)).$$

Der Maßstab ist so festgelegt, dass eine Nachricht mit $p = 1/2$ den Informationsgehalt **1 bit** ergibt.¹ Gleich wahrscheinliche binäre Zeichen besitzen den Informationsgehalt von 1 bit pro Zeichen.

Dadurch ist es möglich, zum Beispiel den Informationsgehalt einer Nachricht anzugeben oder auch die maximale Nachrichtenmenge pro Zeiteinheit, die über einen Übertragungskanal gesendet werden kann, wenn auch Störungen mit berücksichtigt werden. Der **mittlere Informationsgehalt** einer Nachrichtenquelle mit einem Vorrat aus N Symbolen ergibt sich durch die Bildung des Erwartungswertes über die individuellen Informationsgehalte aller Symbole

$$H(x) := E\{I_i\} = -\sum_{i=1}^N p(x_i) \cdot \log_2(p(x_i)).$$

¹Wenn der natürliche Logarithmus zur Definition benutzt wird, dann spricht man nicht von Bits, sondern von Nats.

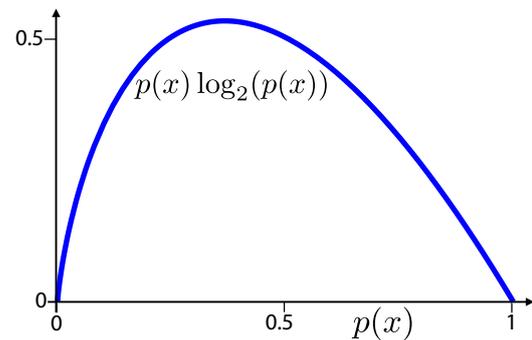


Abbildung 7.2: Entropie als Funktion der Wahrscheinlichkeit $p(x)$.

Diese Größe nennt man wegen ihrer formalen Entsprechung **Entropie**. Die Entropie ist bei gleich wahrscheinlichen Zeichen am größten, also wenn $p(x_i) = 1/N$. Dann gilt

$$H(x) = -\sum_{i=1}^N \frac{1}{N} \cdot \log_2 \frac{1}{N} = \log_2 N = H_{max}(x).$$

Da dies auch die Anzahl der binären Entscheidungen ist, die minimal notwendig sind, um eines der N Zeichen auszuwählen, wird diese Größe auch **Entscheidungsgehalt** genannt.

Bei einem sprachlichen Text z.B. sind die einzelnen Symbole nicht unabhängig voneinander. Daher müssen lange Symbolfolgen betrachtet werden, um die Entropie zu berechnen,

$$H(x) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} E\{I_n\}.$$

Für einen deutschen Text erhält man eine Entropie von 1.3 bit pro Buchstabe, bei einem englischen Text 1.0 bit pro Buchstabe. Der Maximalwert für 30 Zeichen wäre durch den Entscheidungsgehalt

$$\log_2(30) \approx 4.9$$

gegeben und ist 4.9 bit pro Buchstabe. Die Differenz zwischen Entscheidungsgehalt und Entropie nennt man **Redundanz**. Sie ist bei englischen Texten höher als bei deutschen (3.9 statt 3.6 bit pro Buchstabe). Bei Kompressionsverfahren wird diese Redundanz eliminiert und dadurch der Speicherbedarf reduziert.

7.1.3 Kapazität eines Übertragungskanals

Information wird zwischen unterschiedlichen Orten übertragen, z.B. zwischen einer Sinneszelle und dem Gehirn. Man bezeichnet den Pfad zwischen Sender und Empfänger als Kommunikationskanal.

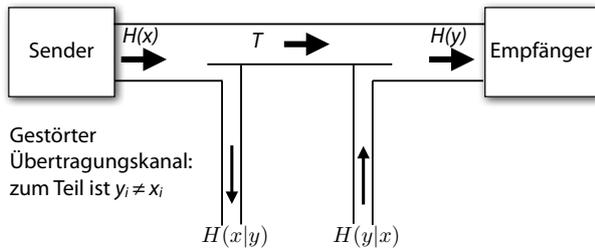


Abbildung 7.3: Einseitig gerichteter Informations- oder Nachrichtenkanal.

Der sogenannte *Shannon'sche Nachrichtenkanal* ist einseitig gerichtet, das bedeutet die Nachrichtenquelle (Sender) ist unabhängig vom Empfänger.² Hier bezeichnet x_i die Informationseinheiten an der Quelle und y_i die beim Empfänger eintreffenden. Im Idealfall gilt $x_i = y_i \forall i$.

Informationsübertragung erfolgt in der Praxis nie perfekt, sondern unterliegt Störungen. Informationstechnisch bedeutet eine Störung, dass ein Teil der empfangenen Zeichen y_j sich von den gesendeten unterscheidet. Verschiedene x_i können das gleiche Zeichen y_j ergeben (Rückschlussunsicherheit), die zugehörige Rückschlussentropie $H(x|y)$ wird auch als *Äquivokation* bezeichnet. Wie in Abb. 7.3 gezeigt, geht hierbei Information verloren.

Unter *Irrelevanz* oder Streuentropie $H(y|x)$ versteht man, dass aus einem Zeichen x_i verschiedene y_j werden. Sie ist gegeben als

$$H(a|b) := \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \cdot E\{p(a|b)\},$$

d.h. durch die bedingte Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von a bei der Kenntnis von b . Von der Entropie $H(x)$ gelangt nur die Differenz $T = H(x) -$

² Die Kommunikation zwischen Lebewesen ist dagegen nicht unabhängig, da die erzeugten Symbole von den empfangenen Symbolen statistisch abhängig sind. Dieser allgemeinere Fall, die *bidirektionale Kommunikation nach Marko* ist für das Folgende aber nicht weiter wichtig.

$H(x|y)$ an das Kanalende. T ist der mittlere Transinformationsgehalt, oder die *Synentropie*. Für den Empfänger wirkt das Kanalende als Informationsquelle der Entropie $H(y) = T + H(y|x)$. Für den ungestörten Fall ist $H(y) = T = H(x)$. Bei einem sehr stark gestörten Kanal werden die Zufallsvariablen x und y statistisch unabhängig, so dass mit $H(x|y) = H(x)$ die Transinformation verschwindet. $H(y)$ besteht dann nur noch aus dem irrelevanten Anteil.

Der maximale Wert der Transinformation bestimmt die **Kanalkapazität** C , also den Maximalwert des möglichen Nachrichtenflusses (bei gegebenem Kanal). Wenn τ die mittlere Übertragungszeit je Nachricht (Symbol) ist, dann gilt

$$C = \left(\frac{T}{\tau} \right)_{max}$$

Bei einem symmetrischen Binärkanal mit einer Schrittdauer τ ist die Kapazität $C = 1/\tau$, sofern die Übertragung fehlerlos ist.

Fehler reduzieren die Kapazität. Beträgt die Wahrscheinlichkeit, dass ein Bit während der Übertragung zufällig geflippt wird, q , so reduziert sich die Kapazität auf

$$C = \frac{1}{\tau} [1 + q \log_2 q + (1 - q) \log_2 (1 - q)].$$

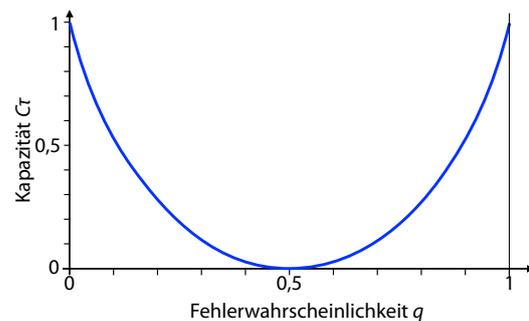


Abbildung 7.4: Kapazität C eines Kommunikationskanals als Funktion der Fehlerwahrscheinlichkeit q .

Wie in Abb. 7.4 gezeigt ist die Kapazität maximal bei verschwindender Fehlerwahrscheinlichkeit $q = 0$. Mit zunehmender Fehlerwahrscheinlichkeit sinkt die Kapazität und erreicht bei $q = 0,5$ das Minimum

von Null. In diesem Fall besteht keine Korrelation mehr zwischen der ausgehenden Information x und der eintreffenden Information y . Steigt die Fehlerwahrscheinlichkeit weiter, so steigt auch die Kapazität wieder an und erreicht bei $q = 1$ den gleichen Wert wie bei $q = 0$. In diesem Fall ist jedes Bit geflippt und es besteht eine perfekte Antikorrelation zwischen x und y . Dadurch werden (bei richtiger Interpretation) alle Nachrichten wieder fehlerfrei übertragen. Man spricht dann von einem inversen Kanal.

Für einen analogen Kanal mit der Bandbreite Δf , der Sendeleistung P_s und der Störleistung P_n ergibt sich für Gauß'sche Verteilungen von Sende- und Störsignal die Kanalkapazität

$$C = \Delta f \cdot \log_2 \left(1 + \frac{P_s}{P_n} \right).$$

7.1.4 Beispiele

Typische Werte für die Kanalkapazität technischer Nachrichtensysteme sind:

- Telefonkanal: $C = 5 \cdot 10^4$ bit/s
- Fernsehkanal: $C = 7 \cdot 10^7$ bit/s
- Ethernet: $C = 10^7, 10^8$ oder 10^9 bit/s
- WLAN: $C = 3 \cdot 10^8$ bit/s
- Mobilfunk: $C = 10^6 \dots 3 \cdot 10^8$ bit/s

Telefon- und Fernsehkanäle sind angepasst an die Informationskapazität menschlicher Sinnesorgane, z.B.:

- Ohr: $C = 4 \cdot 10^4$ bit/s
- Auge: $C = 3 \cdot 10^6$ bit/s

Die von Menschen *bewusst* verarbeiteten Kapazitätswerte sind erheblich kleiner. Beispiele:

- leise / laut lesen: $C = 45$ bit/s / $C = 30$ bit/s
- Schreibmaschine schreiben: $C = 16$ bit/s
- Klavierspielen: $C = 23$ bit/s
- Addieren / Multiplizieren: $C = 12$ bit/s
- Abzählen: $C = 3$ bit/s

Ein Mensch kann nur Informationsflüsse mit < 50 bit/s bewusst aufnehmen und verarbeiten. Die notwendige Informationsreduktion findet in der Dekodierung der Sinneseindrücke durch das zentrale Nervensystem statt. Die größte Kompression findet beim Auge statt, wo ein Teil der Verarbeitung bereits in der Netzhaut geschieht (siehe 9.7).

7.2 Das Nervensystem

7.2.1 Übersicht

Wie in Kap. 7.1.1 erwähnt, setzt sich das Nervensystem aus dem zentralen Nervensystem und dem peripheren Nervensystem zusammen. Das zentrale Nervensystem ist durch die Blut-Hirn-Schranke geschützt, das periphere nicht.

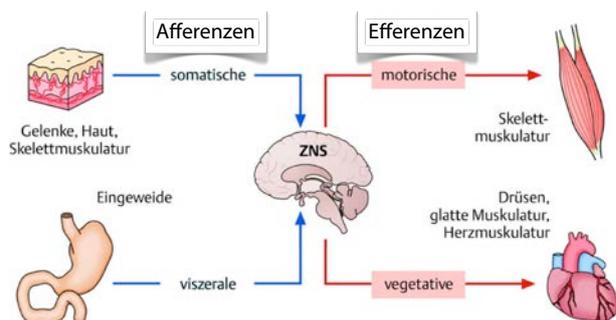


Abbildung 7.5: Organisation des Nervensystems.

Das Nervensystem überträgt Signale von Sensoren (Sinneszellen) an das Zentralnervensystem und 'Anordnungen' an Muskeln und andere Organe. Die Signalwege zum Gehirn werden als "afferent" (=hin-zuführend) bezeichnet, die umgekehrte Richtung als "efferent" (=wegführend).

Die somatischen Afferenzen umfassen den Ge-sichts-, Gehör- und Gleichgewichtssinn, die Be-rührungsempfindung, Temperaturwahrnehmung und Schmerz-wahrnehmung. Zu den viszerale Afferenzen gehören Signale von den inneren Organen, sowie Geruchs- und Geschmackswahrnehmungen.

Rezeptoren reagieren (nur) auf adäquate Reize und übersetzen diese in eine elektrische Erregung. Es muss außerdem eine **Reizschwelle** überschritten

werden, um die Reizempfindung auszulösen. Häufig reicht die Sensibilität von Rezeptoren bis an die physikalischen Grenzen heran. Diese Grenzen können durch Quanteneffekte bedingt sein, wie z.B. beim Auge (→ Kap. 9.6), wo bereits 5 Photonen als Lichtblitz wahrgenommen werden, oder durch thermische Fluktuationen, wie z.B. beim Ohr (→ Kap. 8.3).

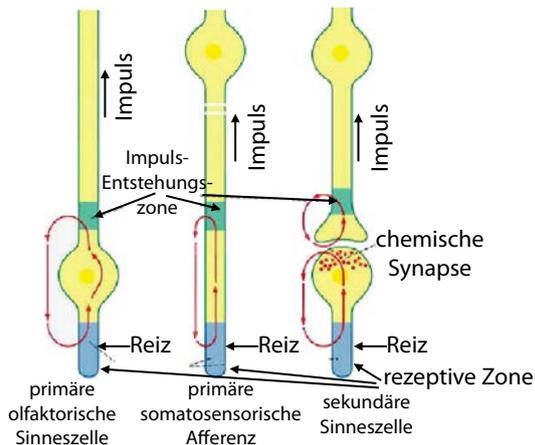


Abbildung 7.6: Bioelektrische Wandlung an Sinnesrezeptoren.

Als **Transduktion (bioelektrische Wandlung)** bezeichnet man die Umwandlung eines Reizes in ein körpereigenes Signal, das **Rezeptorpotenzial**. Dem Bau nach können verschiedene Strukturen für die Rezeptorfunktion verantwortlich sein. **Primäre Sinneszellen** sind spezialisierte Nervenzellen mit einem Rezepterteil (oft Sinneshärchen) und einem Neurit beziehungsweise Axon (zum Beispiel Sehzellen). Sie setzen den Reiz unmittelbar in Impulse (Aktionspotenziale) um.

Eine **sekundäre Sinneszelle** bildet eine Synapse mit dem Ende einer afferenten Nervenfaser. Es sind also spezialisierte Epithelzellen mit synapsenähnlichen Gebilden zur Reizweiterleitung an die Nervenfaser. Das Rezeptorpotenzial moduliert die Freisetzung einer Transmittersubstanz, welche durch den synaptischen Spalt diffundiert und im nachgeschalteten afferenten Neuron einen Impuls erzeugt.

7.2.2 Rezeptor- und Aktionspotenzial

Signale der Umwelt werden durch Rezeptoren aufgenommen und von Nerven weitergeleitet. Man unterscheidet je nach Reiz zwischen:

- Mechano- (Haut, Ohr)
- Thermo- (Haut)
- Chemo- (Zunge, Nase)
- Photo- (Auge)

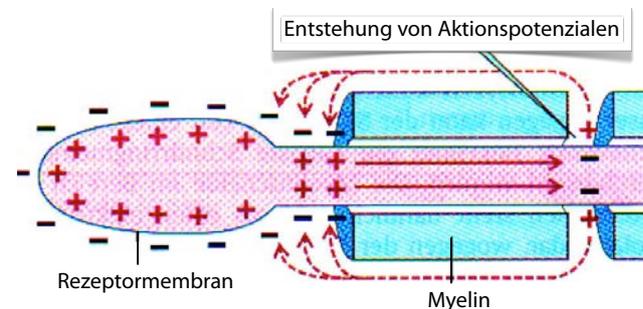


Abbildung 7.7: Rezeptorpotenzial und Signalweiterleitung.

In Rezeptoren wird durch den Reiz das Membranpotenzial geändert. Es entsteht ein Rezeptorpotenzial, dessen Amplitude die Stärke des Reizes widerspiegelt.

Rezeptorpotenziale sind lokal, ihre Reichweite ist nur wenige mm. Falls der Reiz eine bestimmte Schwelle überschreitet, löst er jedoch eine Abfolge von Aktionspotenzialen aus, welche dem Nerv entlang wandern und so die Information überträgt.

Die Amplitude des Rezeptorpotenzials ist proportional zur Amplitude und zeitlichen Änderung des Reizsignals (siehe Abb. 7.8). Nur wenn das Reizpotenzial einen Minimalwert überschreitet, wird die Information weiter geleitet. Die Frequenz des Aktionspotenzials hängt von der Stärke des Rezeptorpotenzials ab. Dadurch wird ein analoges Signal (Reiz) in ein digitales Signal des Aktionspotenzials umgesetzt.

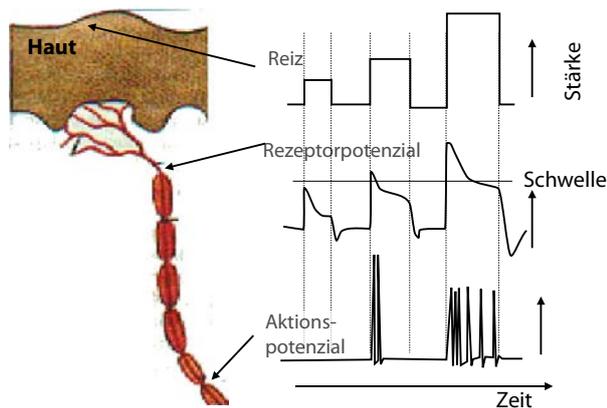


Abbildung 7.8: Reiz, Rezeptorpotenzial und Aktionspotenzial.

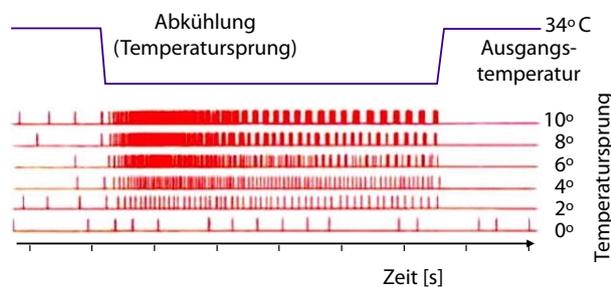


Abbildung 7.9: Nervenimpulse eines Temperatursensors für unterschiedlich starke Temperaturänderungen.

7.2.3 Sinnesphysiologie

Die Dichte der thermischen Sensoren beträgt ca. $10/\text{cm}^2$. Ihr Arbeitsbereich erstreckt sich über das Temperaturintervall von $35^\circ\text{C} \pm 15^\circ\text{C}$. Abb. 7.9 zeigt Sequenzen von Nervenpulsen, die von einem Temperatursensor erzeugt werden, wenn sich die Temperatur um unterschiedlich große Beträge ändert.

Die Sinnesorgane nehmen Reize auf und verarbeiten diese weiter zu (Nerven-)Impulsen, welche an das zentrale Nervensystem weitergeleitet werden. Tabelle 7.1 gibt eine Übersicht über unterschiedliche Rezeptortypen und die zugehörigen Modalitäten der Empfindung. Das zentrale Nervensystem bekommt die Gesamtheit aller Impulse von verschiedenen Rezeptoren und auf diese Weise kann ein **Abbild der Umwelt** entstehen. Die subjektive Verarbeitung eines *einzelnen* Sinnesreizes führt zu einem **Sinnes-**

eindruck. In einer **Sinnesempfindung** sind mehrere Sinnesindrücke zu einem Gesamtbild zusammengefasst. Durch die Bewertung dieser Empfindung und die Deutung mit der Erfahrung entsteht eine **Wahrnehmung**.

Das Gesamtbild einer Empfindung ist durch 4 Parameter, die sogenannten "Dimensionen", beschreibbar. Diese sind:

- **Modalität**. Zum Beispiel die klassischen 5 Sinne: Gesicht-, Gehör-, Tast-, Geschmacks- und Geruchssinn. Innerhalb einer Modalität kann man verschiedene Arten von Sinnesindrücken unterscheiden, die **Submodalitäten**.³
- **Intensität**. Eine Empfindung kann stark oder schwach sein.
- **Räumlichkeit**. Eine Empfindung kann lokalisiert werden (z.B. Berührung der Haut).
- **Zeitlichkeit**. Eine Empfindung hat einen zeitlichen Beginn und eine Abklingzeit.

7.3 Signale in Nerven

Unsere Vorstellung von der Signalübertragung in Nerven wird zu einem wesentlichen Teil durch die Arbeiten von Hodgkin und Huxley [19, 22, 21, 20, 23] geprägt, welche als Hodgkin-Huxley Modell bekannt sind.

7.3.1 Nervenzellen

Eine **Nervenzelle (Neuron)** ist eine auf Erregungsweiterleitung spezialisierte Zelle. Sie gliedert sich in 3 Abschnitte (entsprechend der Richtung des Erregungsablaufs):

- **Dendriten**: Rezeptive Strukturen,
- **Perikaryon (Soma)**: Zelleib; Stoffwechsellzentrum,
- **Neurit (Axon, Nervenfasern)**: Effektorische (nach außen leitende) Strukturen.

³In der klassischen subjektiven Sinnesphysiologie auch als "Qualität" bezeichnet.

Rezeptortyp	Empfindungsmodalität	Submodalität (Qualität)
Photorezeptoren	Gesichtssinn	Helligkeit, Dunkelheit, Farben, Form, Bewegung
Thermorezeptoren	Temperatursinn	Kälte, Wärme
Chemorezeptoren	Geruchssinn	verschiedene Gerüche
	Geschmackssinn	Säure, Salze, Süße, Bitterkeit
Mechanorezeptoren	u.a.: Gehörsinn	Tonhöhen

Tabelle 7.1: Beispiele von Rezeptoren und zugehörigen Modalitäten.

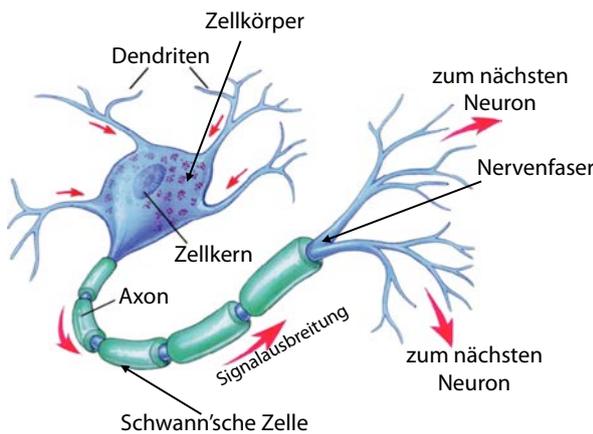


Abbildung 7.10: Nervenzelle.

Das Axon ist im peripheren Nervensystem von Myelin (Markscheiden, Schwann'sche Zellen) umgeben. Dieses stellt eine isolierende Schicht dar (siehe 7.4.4) und wird durch die Ranvier'schen Schnürringe unterbrochen, wo das Axon in direkter Verbindung mit dem extrazellulären Raum steht. Im zentralen Nervensystem sind die Axone in der Regel zu Faserbündeln zusammengefasst, im Bereich des peripheren Nervensystems zu Nervensträngen und Nerven.

7.3.2 Synapsen

Im Nervensystem werden Informationen in Sequenzen von Aktionspotentialen verschlüsselt und über die Nervenfasern weitergeleitet. Zur weiteren Verarbeitung müssen diese Informationen auf andere Neuronen übertragen werden. Die Weitergabe der Information erfolgt an Strukturen, die unter dem Oberbegriff Synapsen zusammengefasst sind.

In der Mitte der Abbildung 7.11 sind Bestandteile

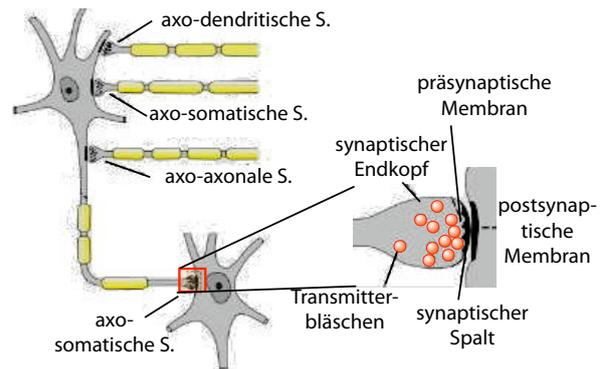


Abbildung 7.11: Überblick über verschiedene Typen von Synapsen.

einer synaptischen Verbindung und typische Lokalisationen von Synapsen an einem Neuron gezeigt.

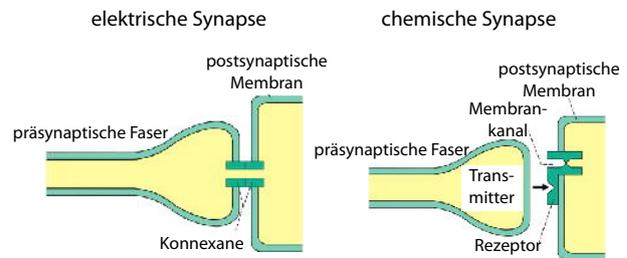


Abbildung 7.12: Signalübertragung durch elektrische und chemische Synapse.

Es gibt zwei Typen von Synapsen (siehe Abbildung 7.12): beim ersten Typ sind prä- und postsynaptische Anteile über Proteine (Konnexone), die tunnelartige Verbindungen (*gap junctions*) bilden, direkt miteinander in Kontakt. Man spricht von **elektrischen Synapsen**, da die Erregungsübertragung durch elektronische Ströme durch diese Tunnel erfolgt.

Beim zweiten Typ, der **chemischen Synapse**, sind

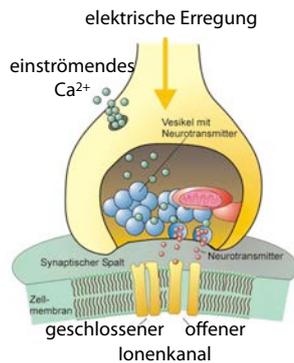


Abbildung 7.13: Funktionsweise einer chemischen Synapse.

die Membranen der prä- und postsynaptischen Strukturen durch einen Spalt voneinander getrennt. Die Erregungsweiterleitung erfolgt über chemische Substanzen, die sogenannten Transmitter.

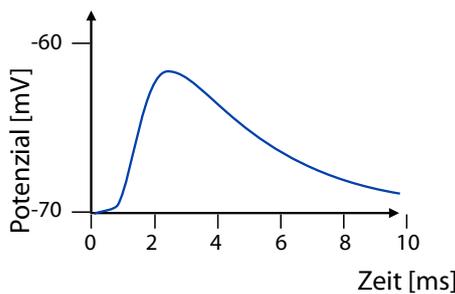


Abbildung 7.14: Zeitlicher Verlauf des exzitatorischen postsynaptischen Potentials.

Es gibt exzitatorische (anregende) und inhibitorische (unterdrückende) Synapsen. Eine Synapse wird als exzitatorisch bezeichnet, wenn ihre Aktivierung die Wahrscheinlichkeit erhöht, dass die postsynaptische Nervenzelle erregt wird, eine inhibitorische Synapse reduziert die Wahrscheinlichkeit.

7.3.3 Ruhemembranpotenzial

Der Ursprung bioelektrischer Signale sind Potentialdifferenzen zwischen dem Inneren und Äußeren biologischer Zellen. Diese kommen durch Unterschiede in der Konzentration der Ionen zustande und können z.B. mit Hilfe von Mikroelektroden gemessen werden.

Zellen regulieren sehr sorgfältig ihre intrazelluläre Ionen-Konzentration, um das Auftreten eines osmotischen Druckes zu vermeiden (Ausgleich von Konzentrationsunterschieden). Als Konsequenz haben die wichtigsten Ionen (Na^+ , K^+ , Cl^- and Ca^{2+}) verschiedene Konzentrationen im Extra- und Intrazellulärraum. Daraus ergibt sich eine Spannungsdifferenz über die Zellmembran.

	Tintenfisch Riesen-Axon	Frosch Sartorius Muskel	Menschliche rote Blutzellen
Intra- / Extrazellulär			
Na^+	50 / 437	13 / 110	19 / 155
K^+	397 / 20	138 / 2,5	136 / 5
Cl^-	40 / 556	3 / 90	78 / 112

Abbildung 7.15: Typische Ionenkonzentrationen in unterschiedlichen Zellen.

Abb. 7.15 fasst die wichtigsten Ionenkonzentrationen in verschiedenen Zellen zusammen. Zusätzlich enthalten Zellen organische Anionen mit einer Gesamtkonzentration von etwa 140 mmol/l.

Im Wesentlichen gibt es zwei Arten von Zellen: erregbare und nicht-erregbare. Alle Zellen haben ein Membran-Ruhe-Potenzial, aber nur erregbare Zellen können es aktiv modulieren.

Die Doppellipidschicht einer Zelle ist elektrisch isolierend und besitzt eine hohe Kapazität von ungefähr $1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$ (Dicke der Zellmembran: $\approx 5 \text{ nm}$). Die wichtigsten Ionenpumpen sind die Na^+/K^+ Pumpen (siehe 3.4.5). Andere Kanäle kontrollieren den passiven Transport für bestimmte Ionen. Außerdem ist die Zellwand für K^+ Ionen teilweise durchlässig. Diese erreichen deshalb eine Gleichgewichtsverteilung zwischen Innen und Außen.

Durch die Summe dieser Teilprozesse entsteht eine ungleiche Ionenkonzentration zwischen dem Zellinneren und Zelläußeren, und daher ein Potenzial, das den Ruhezustand der Zelle charakterisiert. Dieses wird als **Ruhemembranpotenzial** bezeichnet.

Die Zelle insgesamt, wie auch das Zelläußere sind elektrisch neutral, aber auf der Membran ergibt sich netto ein negativer Ladungsüberschuss im Innern der Zelle und ein positiver Überschuss außerhalb der

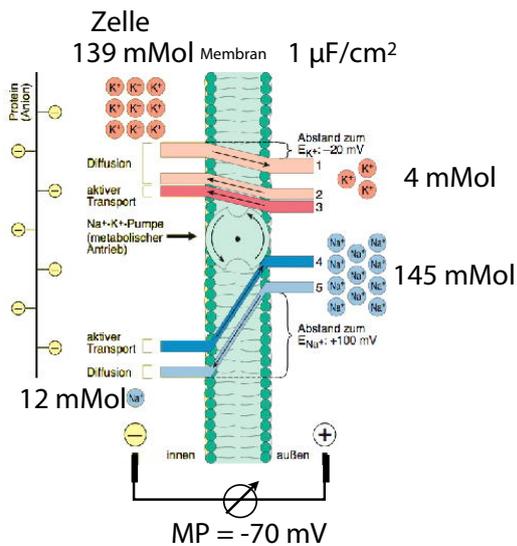


Abbildung 7.16: Entstehung des Ruhemembranpotenzials. Eingezeichnet sind die wesentlichen Prozesse für den Transport von K^+ und Na^+ durch die Zellmembran.

Zelle. Abb. 7.17 zeigt, wie diese Ladungsdichteverteilung ein elektrisches Feld über der Membran und einen Gradienten des Potentials erzeugt.

Das Ungleichgewicht der Ionenkonzentrationen im Ruhezustand wird als Polarisation der Zellen bezeichnet. Für eine Ionenart wird die daraus resultierende Potentialdifferenz durch die *Nernst'sche Gleichung* gegeben (siehe Kapitel 3.4.3). Der Konzentrationsgradient führt zu einem Strom von Na-Ionen ins Innere der Zelle, für die K-Ionen ist der Konzentrationsgradient umgekehrt. Das elektrische Feld erzeugt für beide positiven Ionen eine Kraft, welche ins Innere der Zelle zeigt. Für Na addieren sich die beiden Kräfte, beim K wirken sie entgegengesetzt und heben sich deshalb teilweise auf.

7.3.4 Aktionspotential

Durch äußere Einflüsse, wie zum Beispiel elektrische Felder (konduktile Erregung) oder das Vorhandensein bestimmter chemischer Botenstoffe (nichtkonduktile Erregung), kann die Permeabilität der

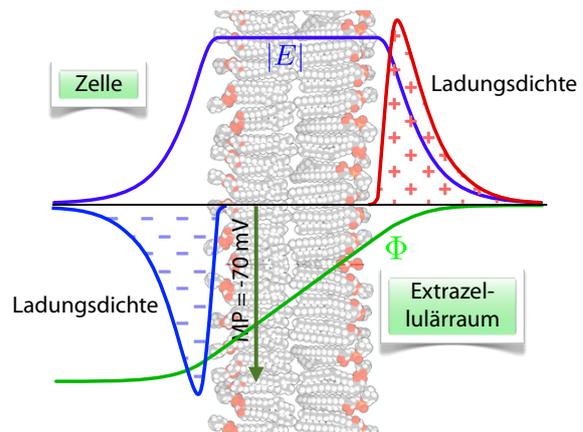


Abbildung 7.17: Verlauf des elektrischen Feldes und des elektrischen Potentials über die Zellmembran.

Zellmembran verändert werden. Wenn die Ionenkanäle geöffnet werden, dann erhöht sich die Ionenbeweglichkeit durch die Membran erheblich, und die passiven Transportmechanismen überwiegen verglichen mit dem "mühsameren" Pumpmechanismus.

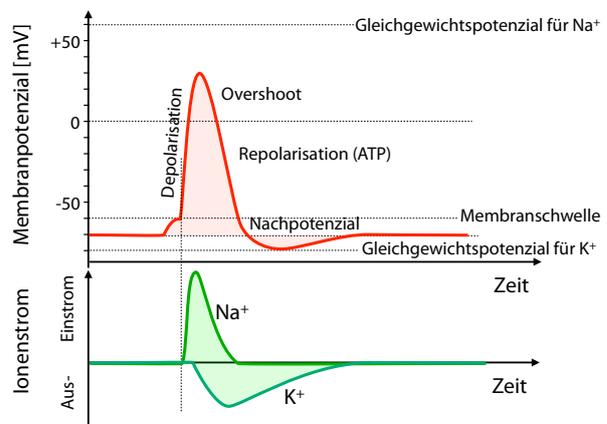


Abbildung 7.18: Zeitlicher Verlauf des Aktionspotenzials.

Die Folge des Öffnens der Ionenkanäle ist ein rascher Abbau des negativen Ruhepotenzials. Durch die unterschiedlichen Reaktionsgeschwindigkeiten (Na^+ -Kanäle öffnen im Allgemeinen schneller als K^+ -Kanäle) kommt es sogar zu einem kurzzeitigen Überschießen (Overshoot) des Membranpotenzials in den positiven Bereich. Durch die Ionenpumpen wird nach dieser Depolarisation der Zellen der Ru-

hezustand wieder hergestellt. Abbildung 7.18 zeigt typische Zeitverläufe des Aktionspotenzials.

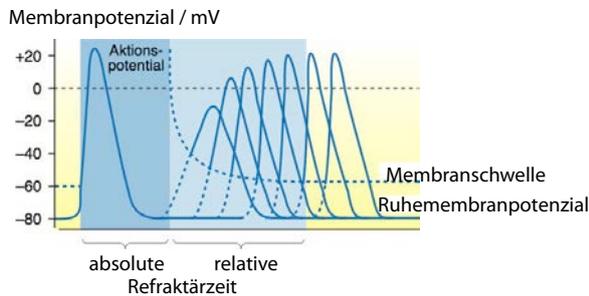


Abbildung 7.19: Veranschaulichung der Refraktärphase an Nervenzellen.

Bei der Anregung muss eine bestimmte Schwelle von etwa +20 mV gegenüber dem Ruhepotenzial überschritten werden, dann erfolgt der weitere Ablauf selbstständig. Liegt die Anregung unter der Schwelle, dann kommt es nicht zur Depolarisation. Bei einer Wiederholung des Reizes steigt der Schwellwert an, und erreicht mit zunehmendem zeitlichen Abstand zur letzten Depolarisation den Gleichgewichtswert. Es gibt eine Phase nach einem Reiz, in dem keine neue Erregung möglich ist. Dies ist die sogenannte **absolute Refraktärphase**. In der sich anschließenden **relativen Refraktärphase** ist eine Erregung nur mit reduzierter Amplitude möglich und es gilt ein höherer Schwellenwert. Die Dauer beider liegt bei etwa 2 ms, insgesamt also etwa doppelt so lang wie die Dauer des Aktionspotenzials.

7.3.5 Das Hodgkin-Huxley Modell

Im Hodgkin-Huxley Modell ist die Spannung durch die Membran durch die Nernst-Spannungen V_{00} der drei wichtigsten Ionensorten gegeben, sowie durch die geregelte Leitfähigkeiten g für die drei Ionensorten. Die Membrankapazität C_m liegt bei $\approx 10^{-2} \text{ Fm}^{-2}$.

Die Änderung des Membranpotenzials von etwa -75 mV auf etwa +50 mV benötigt bei einer Membrankapazität von $C_m \approx 10^{-2} \text{ Fm}^{-2}$ eine Ladung von

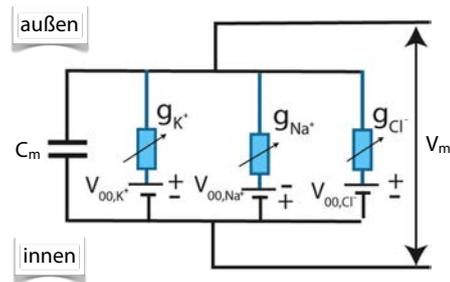


Abbildung 7.20: Modell für die Leitfähigkeit der Membran nach Hodgkin und Huxley.

$$\Delta V C_m \approx 1,25 \cdot 10^{-3} \text{ Cm}^{-2} \text{ oder}$$

$$N = \frac{1,25 \cdot 10^{-3} \cdot 10^{-12}}{1,6 \cdot 10^{-19}} \approx 10^4$$

Ionen pro μm^2 . Dies entspricht einem relativ geringen Anteil der vorhandenen Ionen.

Das Huxley-Hodgkin Modell beschreibt die Stromdichte durch die Membran mit der Differentialgleichung

$$j = C_m \frac{dV_m}{dt} + G_K n^4 (V_m - V_{00,K}) + G_{Na} m^3 h (V_m - V_{00,Na}). \quad (7.1)$$

Hier stellen G_K und G_{Na} die maximale Leitfähigkeit für die beiden Ionensorten dar und $n(t, V_m)$, $m(t, V_m)$ und $h(t, V_m)$ sind phänomenologische Funktionen, welche Leitfähigkeit als Funktion der Zeit und der Spannung beschreiben. Ihr Wert liegt zwischen 0 und 1. Ihre Abhängigkeit von Membranspannung und Zeit konnte für unterschiedliche Neuronen experimentell bestimmt werden.

Abb. 7.21 illustriert die Zeitabhängigkeit der drei Koeffizienten m , n und h sowie des Membranpotenzials, wie man sie aus dem HH-Modell erhält. Die funktionale Abhängigkeit der drei Koeffizienten wurde aus Messungen bestimmt, kann aber auch interpretiert werden: So bestehen die Kaliumkanäle aus vier Untereinheiten, welche alle in den offenen Zustand übergehen müssen, damit Ionen durch den Kanal fließen können. Ist die Wahrscheinlichkeit für die Aktivierung einer Untereinheit n , so ist die Wahrscheinlichkeit für die Aktivierung des Kanals somit

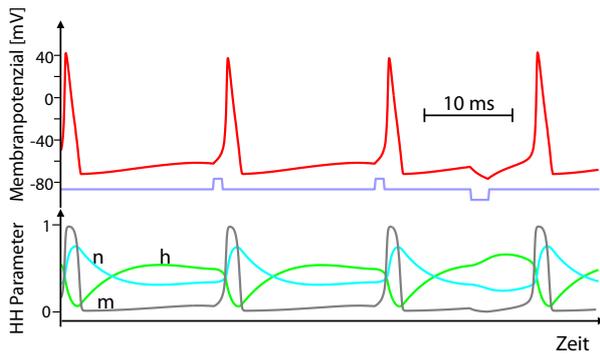


Abbildung 7.21: Zeitabhängigkeit des Membranpotenzials und der HH-Parameter, simuliert mit dem HH-Simulator HHS [1].

n^4 . Der Natrium-Kanal besteht aus drei schnellen und einer langsamen Untereinheit. Die Wahrscheinlichkeit für die Aktivierung der schnellen Einheiten ist m und die Wahrscheinlichkeit für die Aktivierung der langsamen Untereinheit h . Somit wird die Wahrscheinlichkeit für die Aktivierung der gesamten Einheit m^3h .

7.3.6 Messungen

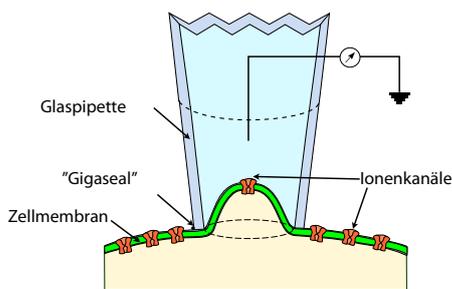


Abbildung 7.22: Messung von einzelnen Ionenkanälen mit Hilfe der Patch-Clamp Technik.

Der Strom durch einen einzelnen Ionenkanal kann mit Hilfe der sogenannten "patch-clamp" Technik gemessen werden. Da der Widerstand eines einzelnen Ionenkanals im Bereich von $10^{10} \Omega$ liegt, muss die Mikropipette einen sehr hohen Widerstand zwischen dem Inneren und dem Äußeren von $\geq 10^{12} \Omega$

aufweisen. Dafür muss die Zelle mit einem erheblichen Unterdruck angesogen werden.

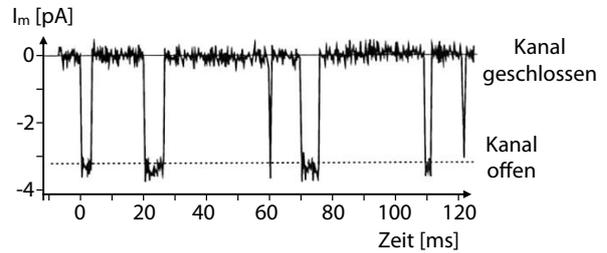


Abbildung 7.23: Strom durch einen einzelnen Ionenkanal in geöffnetem oder geschlossenem Zustand.

Der Ionenstrom durch einen geöffneten Kanal liegt im Bereich von einigen pA. Bei einem Widerstand von $10^{10} \Omega$ entspricht dies einer Spannung von

$$V \approx 3 \cdot 10^{-12} \text{ A} \cdot 10^{10} \Omega \approx 30 \text{ mV}.$$

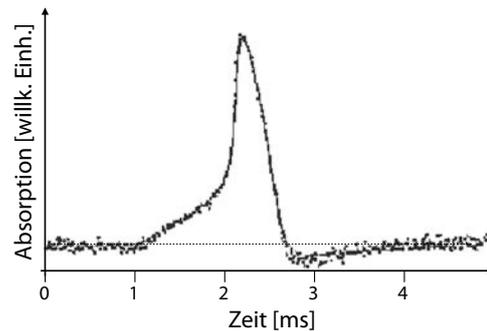


Abbildung 7.24: Messung des Aktionspotenzials über die Absorption eines Farbstoffs.

Das Aktionspotenzial kann ebenfalls optisch gemessen werden, über die Änderung der Fluoreszenz von Molekülen, die auf die Änderung des elektrischen Feldes reagieren. Der Kurvenverlauf in Abb. 7.24 entspricht dem in Abb. 7.18 qualitativ gezeigten Verlauf und zeigt unter anderem den subkritischen Bereich und das Nachpotenzial.

Hermann von Helmholtz (1821-1894) bestimmte als erster die Geschwindigkeit von Nervensignalen (30 m/s).

7.4 Signalübertragung

7.4.1 Erregungsleitung

Das Aktionspotenzial wird als Polarisationsstrom, d.h. als fortlaufende Depolarisation des Axons weitergeleitet. Dabei gibt es zwei Typen der Erregungsleitung.

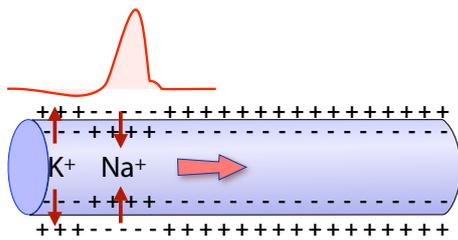


Abbildung 7.25: Bewegung des Aktionspotenzials bei der kontinuierlichen Erregungsleitung.

Die **kontinuierlichen Erregungsleitung** erfolgt entlang von Nervenfasern *ohne* Myelinscheide (siehe Kapitel 7.3.1). Infolge der Einströmung von Kationen während der Erregung hat das Potenzial seinen positiven Pol im Intra- und seinen negativen Pol im Extrazellulärraum. Am übrigen Faserteil liegt die umgekehrte Polung vor. Daher entsteht eine (zweite) Potentialdifferenz *entlang* der Membran. Auf Grund des elektrischen Feldes strömen Kationen im Intrazellulärraum und im Extrazellulärraum entgegengesetzt (geschlossener Stromkreis). Dadurch kommt es zu einer elektrischen Depolarisation im nächsten Segment, und wenn dort der Schwellwert erreicht wird, dann wird ein Aktionspotenzial ausgelöst und die Erregung hat sich insgesamt von links nach rechts entlang der Nervenfasern ausgebreitet. Bei der kontinuierlichen Erregungsleitung wird die Erregung jeweils auf die Nachbarbezirke der Nervenfasern übertragen. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit erreicht etwa 2 m/s.

Da die Ionenkanäle am Ende der Repolarisation weniger empfindlich sind (Refraktärphase) breitet sich die Erregung nur in eine Richtung aus.

7.4.2 Passives elektrisches Modell

Die Dynamik des Aktionspotenzials, welche zur Signalübertragung entlang eines Axons führt, kann auch mit einer Erweiterung des Hodgkin-Huxley Modells analytisch beschrieben werden.

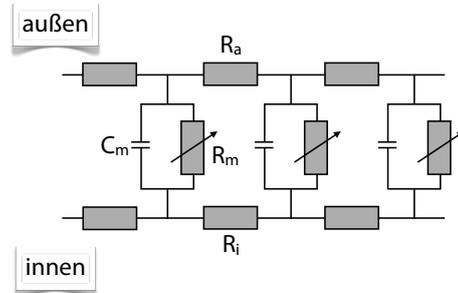


Abbildung 7.26: Elektrisches Modell für die Erregungsleitung in einem passiven Axon.

Wir betrachten zunächst ein Modell für ein passives Axon, also für den Fall, dass die Spannung nicht ausreicht für die Erregung eines Aktionspotenzials. Man spricht in diesem Fall von *unterschwelliger Anregung*. In diesem Grenzfall kann man das System näherungsweise linear betrachten.

Im Modell, das in Abb. 7.26 gezeigt ist, besteht der Strom durch die Membranwand aus einem kapazitiven Anteil und einem resistiven Anteil. Der Widerstand R_m der Membran ist normiert auf die Länge des Abschnitts, die Widerstände der einzelnen Abschnitte sind parallel geschaltet. Der gesamte Membranwiderstand hat damit die Dimension $[R_m] = \Omega \cdot m$. Die Widerstände R_a und R_i für den Strom in longitudinaler Richtung außerhalb, respektive innerhalb des Axons, sind in Reihe geschaltet und addieren sich. Deshalb ist hier die Dimension $[R_a] = [R_i] = \Omega / m$.

Wir betrachten zunächst einen Kirchhoff'schen Knoten im Inneren der Zelle (unten in Abb. 7.26). Der Strom durch die beiden Widerstände R_i ist

$$I_i = \frac{\partial V}{\partial x}.$$

Die beiden Ströme kompensieren sich wenn die Feldstärke $\partial V / \partial x$ konstant ist. Eine Differenz ergibt sich, wenn die Feldstärke sich ändert, wenn also $\partial^2 V / \partial x^2 \neq 0$. Dieser Differenzstrom muss dann

durch die Membran abfließen. Aus dem Kirchhoff'schen Gesetz folgt, dass der Strom durch die Membran pro Längeneinheit

$$I_m = \frac{V_m}{R_m} = -C_m \frac{\partial V_m}{\partial t} + \frac{1}{R_i} \frac{\partial^2 V_m}{\partial x^2} \quad (7.2)$$

ist. Hier wurde angenommen, dass der Widerstand auf der Außenseite des Axons gering sei, $R_a \rightarrow 0$. Dies entspricht einer Diffusionsgleichung

$$\frac{1}{\lambda^2} \frac{\partial^2 V_m}{\partial x^2} - \tau \frac{\partial V_m}{\partial t} = V_m. \quad (7.3)$$

Die beiden neu eingeführten Größen

$$\lambda = \sqrt{\frac{R_m}{R_i}}, \quad \tau = C_m R_m \quad (7.4)$$

haben die Dimension einer Länge und einer Zeit. Typische Parameter für die Axone des Tintenfischs (Durchmesser $\approx 0,25\text{mm}$) sind

	Durchmesser [μm]	R_i [Ωcm]	λ
Tintenfisch	250	35	13 mm
menschliches Gehirn	1		1 μm

Das Verhältnis $\lambda^2/\tau = D$ entspricht einem Diffusionskoeffizienten.

Eine stationäre Lösung dieser Gleichung erhält man, wenn die Spannung an einem Ort x_0 auf dem Wert V_0 festgehalten wird. In diesem Fall fällt die Spannung mit dem Abstand von diesem Punkt exponentiell ab,

$$V_m(x) = V_0 e^{-|x-x_0|/\lambda}.$$

Die mittlere Ausbreitungsgeschwindigkeit für eine unterschwellige Anregung ist damit

$$\bar{v} = \sqrt{\frac{2D}{\tau}} = \sqrt{2} \frac{\lambda}{\tau} = \sqrt{\frac{2}{R_i R_m C_m^2}}. \quad (7.5)$$

Da \bar{v} mit abnehmendem Innenwiderstand R_i zunimmt und dieser indirekt proportional zur Querschnittsfläche des Axons ist, ist die Signalübertragung in Axonen mit großem Durchmesser schneller. Beim Tintenfisch beträgt deshalb der Durchmesser mehr als $200 \mu\text{m}$.

7.4.3 Aktives Modell

Das Modell kann mit dem Hodgkin-Huxley Modell kombiniert werden, indem wir in Gleichung (7.3) die Stromdichte ersetzen durch Ausdruck (7.1) aus dem HH-Modell:

$$\begin{aligned} I_m R_m &= 2\pi r j R_m = -\tau \frac{\partial V_m}{\partial t} + \lambda^2 \frac{\partial^2 V_m}{\partial x^2} \\ &= 2\pi r R_m [G_K n^4 (V_m - V_{oo,K}) \\ &\quad + G_{Na} m^3 h (V_m - V_{oo,Na})]. \end{aligned}$$

Hier stellt j die Stromdichte durch die Membran dar und r den Radius des Axons. Diese nichtlineare raum-zeitliche Differentialgleichung ist nicht analytisch, sondern nur numerisch lösbar.

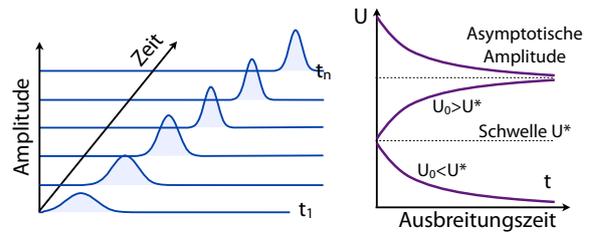


Abbildung 7.27: Entwicklung der Pulse im Nagumo-Modell und Gleichgewichts-Amplituden.

Numerische Lösungen zeigen, dass auf diese Bewegungsgleichungen die Bildung von Pulsen beschreiben, welche oberhalb eines Schwellenwertes stabile Formen haben. Unterhalb des Schwellenwertes werden sie exponentiell gedämpft.

7.4.4 Saltatorische Erregungsleitung

Bei Menschen (allgemein bei höheren Organismen) sind die meisten Axone im peripheren Nervensystem von einer Myelinscheide mit einer Dicke von einigen μm umhüllt. Diese werden gebildet durch die Schwann'schen⁴ Zellen, eine spezielle Form der Gliazellen. Die Myelinmäntel sind in Abständen von etwa $0,2 - 2\text{mm}$ von Einschnürungen unterbrochen.

⁴Theodor Schwann (1810–1882)

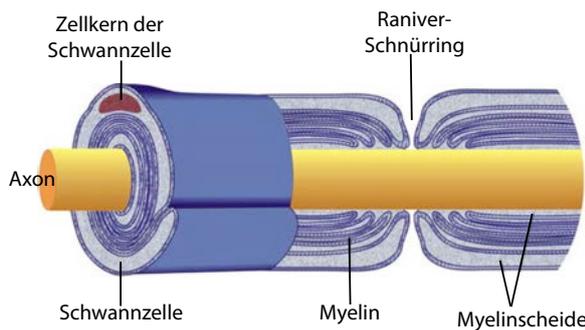


Abbildung 7.28: Struktur eines Axons mit Myelinscheide.

Diese Ranvier'schen Schnürringe sind etwa 1 μm lang.

Myelin ist eine Lipidschicht, welche als Isolator wirkt. Sie reduziert damit die Leitfähigkeit der Axon-Wand wie auch die Kapazität. Gemäß Gleichung (7.5) ist die Ausbreitungsgeschwindigkeit

$$\bar{v} = \frac{1}{C_m} \sqrt{\frac{2}{R_i R_m}}$$

Für gegebene Materialeigenschaften steigt die Ausbreitungsgeschwindigkeit mit der Wurzel aus dem Querschnitt des Axons, $\bar{v} \propto \sqrt{r}$. Eine hohe Geschwindigkeit könnte somit nur durch sehr große Durchmesser erkauft werden. Die Myelinscheide erniedrigt jedoch die Kapazität der Membran um 2-3 Größenordnungen und erhöht somit die Ausbreitungsgeschwindigkeit um den gleichen Betrag. Da gleichzeitig der Membranwiderstand erhöht wird, findet ein Ionenaustausch praktisch nur im Bereich der Schnürringe statt. Der erhöhte Membranwiderstand erhöht laut Gleichung (7.4) auch die Reichweite λ der Depolarisation. Dadurch wird es möglich, die Distanz bis zum nächsten Schnürring zu überspringen.

Die Myelinscheide wird in Abständen von einigen mm von den Ranvier'schen Schnürringen unterbrochen. Dadurch "springt" die Potenzialänderung jeweils von einem Schnürring zum nächsten. Die Myelinscheide trägt deshalb zu einer wesentlichen Beschleunigung der Nervenleitung bei: die Sprunglänge nimmt zu, die Kapazität der Membran nimmt ab und damit die Zeitkonstante. Außer-

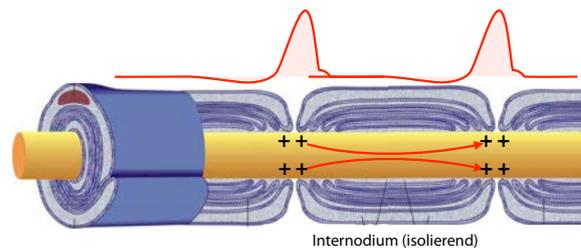


Abbildung 7.29: Saltatorische Erregungsleitung.

dem benötigt die Signalübertragung dadurch weniger Energie. Es können Übertragungsgeschwindigkeiten von bis zu 180 m/s erreicht werden. Man bezeichnet diese Art der Signalübertragung als **saltatorische Erregungsleitung**. Die Schwann'schen Zellen beschleunigen also die Signalübertragung.

7.4.5 Effizienz

Wir können den Energiebedarf für die Ausbreitung eines Nervenimpulses über eine Distanz von 1 mm aus den elektrischen Eigenschaften abschätzen. Die elektrische Kapazität wird dominiert von den Bereichen der Ranvier'schen Schnürringe. Pro Abschnitt liegt sie bei etwa $C_1 \approx 10^{-12}$ F. Die Energie, welche benötigt wird, um diesen Kondensator um $\Delta V = 0,11$ V aufzuladen, beträgt

$$e_1 = \frac{1}{2} \Delta V^2 C_1 \approx 6 \cdot 10^{-15} \text{ J.} \quad (7.6)$$

Insgesamt erlaubt der Übergang von der kontinuierlichen zur saltatorischen Erregungsleitung eine Erhöhung der Übertragungsgeschwindigkeit bei gleichzeitiger Reduktion des Axon-Querschnitts:

	Tintenfisch	Frosch
Spez. Kapazität	10^{-2} Fm^{-2}	$2,5 \cdot 10^{-5} \text{ Fm}^{-2}$
Axon-Radius	240 μm	7 μm
Ausbreitungsgeschwindigk.	20 m/s	100 m/s

Diese Erhöhung der Übertragungseffizienz war eine wesentliche Voraussetzung zur Entwicklung von höheren Organismen.

Bei der Multiplen Sklerose - MS - zerfallen die Myelinscheiden im Zentralnervensystem, bevorzugt um die Hirnventrikel. Dadurch wird die Erregungsleitung verzögert und zum Teil sogar unterbrochen. Folge sind Störungen in allen Teilen des ZNS.

Es gibt Hinweise, dass Nervenimpulse nicht rein elektrisch übertragen werden, sondern dass auch mechanische Prozesse involviert sind, so dass parallel zum elektrischen Impuls eine akustische Welle durch dem Axon entlang läuft.

7.4.6 Motoneuronen

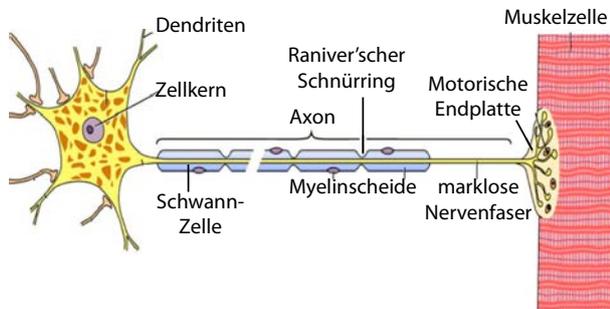


Abbildung 7.30: Motoneuron.

Typische Beispiele von efferenten Nerven sind diejenigen, welche den Bewegungsapparat steuern. Der Zellkörper dieser Motoneuronen befindet sich meist im Rückenmark. Mehrere Axone verlassen das Rückenmark, teilen sich und laufen zu den einzelnen Muskelzellen. Am Ende eines solchen Axons steht eine spezielle Synapse, welche das Signal auf die Muskelzelle überträgt. Sie wird als motorische Endplatte bezeichnet und schüttet beim Eintreffen eines Aktionspotenzials den Neurotransmitter Acetylcholin aus, welches die Ionenkanäle in der Muskelfaser öffnet. Ein Motoneuron und die zugehörigen Muskelfasern (typischerweise 100-2000) stellen zusammen eine "motorische Einheit" dar.

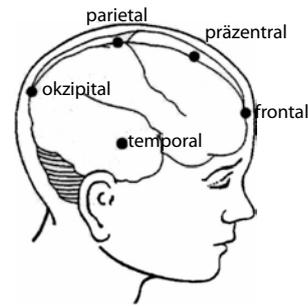


Abbildung 7.31: Bezeichnung der wichtigsten Gehirnregionen.

7.5 Das Gehirn

7.5.1 Anatomie

Das Gehirn umfasst 2-3% des Körpergewichts, es gehört aber zu den aktivsten Organen und hat dementsprechend einen hohen Energieumsatz. Dafür benötigt es etwa 15% der Herzleistung, 20% des Sauerstoffs und 25% der gesamten Glukose. Es besteht aus etwa 10^{12} Neuronen, welche über etwa 10^{14} Synapsen verbunden sind. Diese Zahl von Kopplungen liegt um etwa 10^7 höher als die gesamte Zahl von Kopplungen zwischen Neuronen und Sinneszellen. Die Nervenbahnen im Cortex haben keine Schwann'schen Zellen.

Neben den Nervenzellen existiert eine vergleichbare Zahl von Gliazellen. Diese sind kleiner als die Nervenzellen. Sie wurden in der Mitte des 19. Jahrhunderts entdeckt und man vermutete zunächst, dass sie eine vor allem mechanische Unterstützung für die Nervenzellen darstellen. Später konnte gezeigt werden, dass Gliazellen maßgeblich am Stoff- und Flüssigkeitstransport sowie an der Aufrechterhaltung der Homöostase im Gehirn und an der Informationsverarbeitung beteiligt sind.

Die Oberfläche des Gehirns entspricht einem Durchmesser von etwa 0,4 m, ist aber stark gefaltet, so dass sie im Schädel Platz findet. Der Faltungsprozess kann mit Hilfe eines mechanischen Modells beschrieben werden, welches davon ausgeht, dass die Nervenzellen unter Spannung stehen [11].

Im Gehirn sind bestimmte Bereiche des sensorischen wie auch des motorischen Cortex mit bestimmten

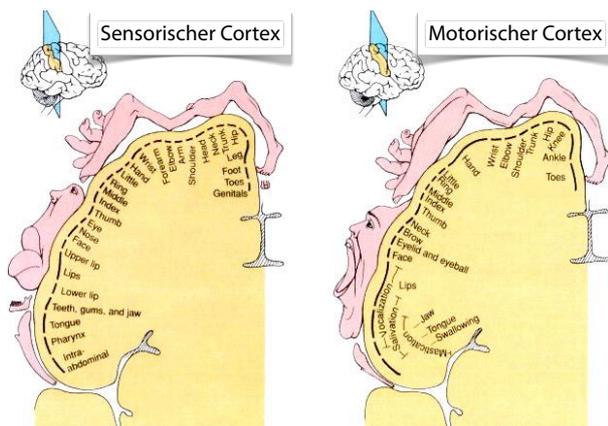


Abbildung 7.32: Zuordnung der Gehirnregionen im sensorischen und motorischen Cortex.

Körperregionen verbunden, wie in Abb. 7.32 dargestellt. Wie man aus der Größe der zugeordneten Bereiche sieht, sind beispielsweise Hand und Mund sehr viel stärker repräsentiert als andere Bereiche wie die Beine. Die neuronale Repräsentation von Körperregionen wird als Somatotopie bezeichnet.

7.5.2 McCulloch-Pitts Modell

Die Verarbeitung der Informationen erfolgt im Gehirn im Wesentlichen dadurch, dass jedes Neuron Signale von Nachbar-Neuronen erhält. Wenn die Summe dieser Eingangssignale einen bestimmten Grenzwert überschreiten, erzeugt die Zelle selber ein Aktionspotenzial und leitet dieses an seine Nachbarn weiter.

Ein stark vereinfachtes aber quantitatives Modell für diese Art der Signalverarbeitung ist das Neuronenmodell von Warren McCulloch und Walter Pitts aus dem Jahr 1943 [31]. Künstliche neuronale Netze aus McCulloch-Pitts-Zellen können ausschließlich binäre Signale verwenden. Jedes einzelne Neuron kann als Ausgabe nur eine 1 oder 0 erzeugen. Analog zu biologischen neuronalen Netzen können hemmende Signale bearbeitet werden.

Jede McCulloch-Pitts-Zelle besitzt eine beliebige reelle Zahl θ als Schwellenwert. Die Zelle addiert die eingehenden Signale, wobei erregende Signale

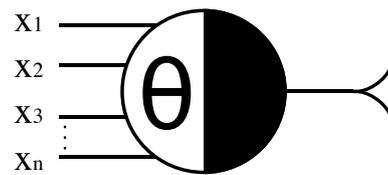


Abbildung 7.33: McCulloch-Pitts Neuron.

x_i einen Beitrag von +1 und hemmende Signale y_i einen Beitrag von -1 liefern: $\sum_i x_i - y_i$. Überschreitet die Summe der eingehenden Signale den Schwellenwert θ , welcher eine beliebige reelle Zahl sein kann, so feuert die Zelle.

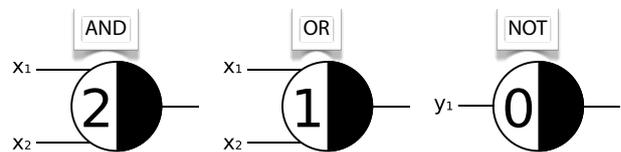


Abbildung 7.34: Logische Gatter im McCulloch-Pitts Modell.

Abb. 7.34 zeigt einige einfache Beispiele für logische Gatter, welche auf der Basis des McCulloch-Pitts Modells realisiert werden können. In einem erweiterten Modell kann jeder Synapse ein Gewicht w_i zugeordnet werden. Das postsynaptische Neuron feuert, wenn die gewichtete Summe aller eingehenden Signale größer ist als ein Schwellenwert $\sum_i x_i w_i \geq \theta$.

7.5.3 Das Gehirn als physikalisches System

Das Gehirn erfüllt ähnliche Funktionen wie ein Rechner. Seine Funktionsweise unterscheidet sich jedoch stark von dem eines elektronischen Rechners. Die Anzahl der Neuronen ($\approx 10^{12}$) ist wesentlich höher als die der Zahl der Elemente in einem Rechnerchip ($\approx 10^9$). Der größere Unterschied liegt aber in der Zahl der Verbindungen ($\approx 10^{14}$ Synapsen) und in der Art der Verbindungen: im Gehirn kommunizieren einzelne Nervenzellen direkt, im Rechner kommunizieren die meisten Teile über ein Bussystem, welches jeweils nur für eine Aufgabe zur Verfügung steht. Dies liegt teilweise daran, dass das Gehirn dreidimensional aufgebaut ist, während Mikro-

prozessoren, welche lithographisch hergestellt werden, auf zwei Dimensionen beschränkt sind.

Im Gehirn sind die Verbindungen nicht statisch, sondern es werden ständig neue Verbindungen erstellt. Man sagt deshalb, das Gehirn sei plastisch. Durch die Erstellung von neuen Verbindungen stellt sich das Gehirn auf neue Anforderungen ein und erlernt neue Fähigkeiten. Damit können auch die Aufgaben von beschädigten Hirnarealen auf andere Bereiche übertragen werden. Im menschlichen Nervensystem wird somit die Hardware auf die Anforderungen angepasst. In einem Rechner hingegen ist die Hardware für alle Teile (im Wesentlichen) identisch. Hier wird die Software angepasst, um die entsprechenden Steuerungen zu implementieren. Die DNA, also der Bauplan für das Gehirn, definiert nicht die Lage der einzelnen Neuronen und ihre Verbindungen.

Ein typischer Mikroprozessor kann pro Sekunde etwa 10^{10} Operationen durchführen. Im Gehirn kann jede Synapse 10-100 mal pro Sekunde einen Impuls übertragen, insgesamt im Gehirn also etwa 10^{15} Operationen. Dies, obwohl die einzelnen Operationen sehr viel langsamer sind (≈ 1 ms) als bei einem Mikroprozessor, und es sind relativ viele elementare Operationen notwendig, um z.B. zum Resultat einer einfachen Rechnung ($2+2=4$) zu gelangen. Dafür laufen im Gehirn viele Prozesse parallel, da die unterschiedlichen Gehirnregionen nicht sehr stark von einander abhängig sind.

Der Energieverbrauch des Gehirns (≈ 20 W) ist vergleichbar mit dem eines Mikroprozessors, sehr viel mehr als bei einem einfachen Taschenrechner, aber sehr viel weniger als bei einem Supercomputer, der eine vergleichbare 'Rechenleistung' aufweist für komplexe Probleme, wie z.B. das Schachspiel. Betrachten wir die Energie $\mathcal{E}_1 \approx 6 \cdot 10^{-15}$ J für die Übertragung eines Signals zwischen zwei Ranvier'schen Schnürringen als elementaren Prozess (siehe Gl. 7.6), so kann das Gehirn auf Grund des Energieverbrauchs bis zu 10^{15} elementare Operationen pro Sekunde durchführen - immer noch deutlich mehr als ein Mikroprozessor.

Das Gehirn verhält sich wie ein kritisches System. Dies wird unter anderem durch die Zahl von Neu-

ronen gezeigt, welche auf einen Stimulus reagieren, oder durch die Korrelationslänge von Gehirnaktivierungen. In einem solchen Zustand können Umweltreize einen großen Effekt haben und den Zustand des Systems rasch und stark verändern.

Im Rahmen des EU-Flagship Projekts "The Human Brain Project" soll das Gehirn auf einem Supercomputer simuliert werden.⁵ Das Projekt soll mindestens 10 Jahre laufen und pro Jahr mit bis zu 100 M€ finanziert werden.

7.5.4 Neuron-Silizium Kopplung

Es gibt eine Reihe von Versuchen, Signale zwischen Nervenzellen und elektronischen Schaltkreisen auszutauschen. Die wichtigste Motivation dafür ist zum Einen die Grundlagenforschung (man möchte die Funktionsweise von Neuronen besser verstehen), zum anderen die Möglichkeit, Hirnfunktionen zu unterstützen und z.B. beschädigte Hirnareale zu ersetzen.

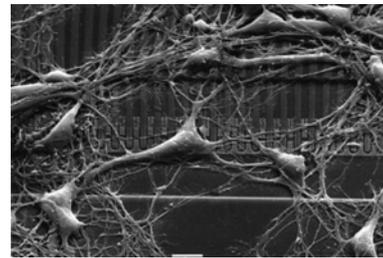


Abbildung 7.35: Nervenzellen auf einem Silizium-Chip.

Abb. 7.35 zeigt einen Chip, welcher mit Nervenzellen in Kontakt steht. Solche Kontakte wurden zunächst mit Blutegel-Neuronen auf Silizium hergestellt, später mit Schnecken-Neuronen, welche sich durch ihre Größe noch besser zur Untersuchung eignen, und schließlich mit Säugetier-Neuronen.

Solche Arbeiten sollen es erlauben, ausgefallene Hirnfunktionen zu ersetzen. Als Beispiel wurde an einer Ratte ein Chip eingesetzt, welcher die Funktion eines geschädigten Bereichs des Hippocampus übernehmen soll. Der Hippocampus codiert eingehende

⁵<http://www.humanbrainproject.eu>

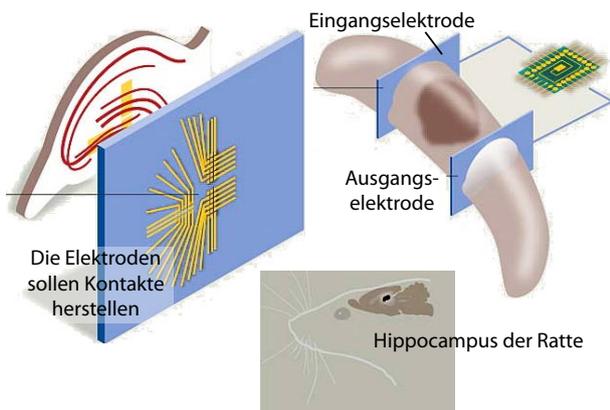


Abbildung 7.36: Experimentelle Hippocampus-Prothese. [New Scientist]

Erfahrungen und bereitet sie auf für die Speicherung im Langzeitgedächtnis. Fällt er aus, fällt das Langzeitgedächtnis aus.

Eine Reihe von Arbeitsgruppen arbeitet daran, Mikrochips zu entwickeln, welche Signale von Sensoren an Nerven übertragen und Funktionen in der Verarbeitung der Signale übernehmen. Dies wird als neuromorphe Elektronik bezeichnet .