



Medialer Frontalkortex und subjektive Verhaltenskontrolle

Rüdiger J. Seitz

Zusammenfassung

In den vergangenen Jahren wurde die Bedeutung des Kortex an der Medialseite des Frontallappens für die subjektive Kontrolle menschlichen Verhaltens aufgezeigt. Meta-Analysen von funktionellen Bildgebungsstudien ergaben, dass sich im medialen Frontalkortex kritische Knotenpunkte befinden, die in einem kaudo-rostralen Gradienten empathische und abstrakte Bewertungsfunktionen somatischer Reize vermitteln. Die hirnelektrische Aktivität verändert sich im medialen Frontalkortex bis zu 120 ms nach Stimuluspräsentation und moduliert die Wahrnehmung. Diese Funktionen unterliegen einer Reifung in der Adoleszenz und ermöglichen die subjektive Perspektive im sozialen Kontext. Sie können als Ausdruck des menschlichen Spiegelneuronsystems interpretiert werden, wobei subkortikale Projektionen auch Beziehungen zum Belohnungssystem erkennen lassen. Während Läsionen des medialen Frontalkortex, wie z.B. Hirninfarkte oder Hirntumoren, sehr selten sind, finden sich häufig Beeinträchtigungen medialer Frontalhirnfunktionen bei neurologischen, psychiatrischen und psychosomatischen Krankheiten. Der mediale Frontalkortex ist somit eng mit dem Personenkonzept des Menschen verknüpft, was einen Zugang für einen interdisziplinären wissenschaftlichen Diskurs eröffnet.

Abstract

Medial frontal cortex and subjective control of behavior.

The role of the cortex at the medial aspect of the frontal lobe for subjective control of behaviour has been elaborated in recent years. As apparent from meta-analyses of functional imaging studies, the medial frontal cortex accommodates critical nodes in a caudo-rostral gradient that are involved in valuation of sensorimotor, empathic and abstract information. Brain electric activity was found to be changed in the medial frontal cortex as early as 120 ms after stimulus presentation in relation to modulation of perception. These functions become established during adolescence mediating subjective perspective taking in the social context. Most likely they are brought about by dedicated neurons of the mirror neuron system but subcortical connections make relations to the reward system possible as well. While lesions of the medial frontal cortex as in brain infarction and brain tumours are rare, impairments of medial frontal cortex functions occur quite frequently in neurological, psychiatric and psychosomatic disorders. Essentially, the medial frontal cortex is closely connected to the concept of personality opening an approach for an interdisciplinary scientific discourse.

Keywords: frontal cortex; perception-action; social context; subjective perspective; valuation

Einleitung

Die große Kortexregion an der Medialseite des menschlichen Gehirns war bis zu Beginn dieses Jahrtausends hinsichtlich ihrer physiologischen Bedeutung bis auf wenige Einsichten aus Hirndurchblutungsuntersuchungen und der Elektrophysiologie kaum verstanden. So war bekannt, dass unter Ruhebedingungen der Blutfluss im medialen Frontalkortex besonders hoch ist, was als „Hyperfrontality“ bezeichnet wurde (Lassen und Ingvar 1972). Wenige Jahre zuvor

war das sogenannte Bereitschaftspotenzial entdeckt worden. Diese hirnelektrische Aktivität entsteht bis zu 2000 ms vor einer intendierten Bewegung im medialen Frontalkortex und baut sich bis zur Ausführung der Bewegung auf (Kornhuber und Deecke 1962, Hallett 2007). Hierzu korrespondierte die Pionierarbeit von Roland et al. (1980), die zeigte, dass die supplementär motorische Area (SMA) dorsal im medialen Frontalkortex nicht nur bei der Ausführung von Bewegungen besonders aktiv ist, sondern ebenfalls bereits bei der Vorstellung

dieser Bewegung. Aufgrund dieser und weiterer Befunde aus der humanen und experimentellen Forschung an Primaten haben Passingham und Mitarbeiter (2010) die Auffassung vertreten, dass der SMA eine kritische Bedeutung bei der internen Generierung von Handlungen zukommt. Beachtung über die Rolle bei der Motorik hinaus bekam der mediale Frontalkortex durch moderne Untersuchungen mit der funktionellen Bildgebung (siehe Exkurs 1). Raichle und Mitarbeiter beobachteten, dass die spontan hohe Aktivität im medialen Frontalkortex durch gezielte Leistungen im motorischen und perzeptiven Bereich reduziert wird (Gusnard et al. 2001). Diese Autoren haben daher den Begriff des „Default mode“ der Hirnaktivität geprägt. In den nachfolgenden Jahren sind dann zahlreiche Untersuchungen mit der funktionellen Bildgebung publiziert worden, die eine Beteiligung des medialen Frontalkortex bei verschiedenen perzeptiven, handlungsorientierten, kognitiven aber auch emotionalen Vorgängen aufgezeigt haben. Dabei wurde in Meta-Analysen nachgewiesen, dass der mediale Frontalkortex in seinem ventralen Anteil bei der emotionalen Verhaltensregulation wichtig ist (Gilbert et al. 2006, Grabenhorst und Rolls 2011) und dorsal multiple Subareale umfasst, die mit der subjektiven Perspektive verbunden sind (Seitz et al. 2006, van Overwalle et al. 2000). Dies ist schematisch in Abbildung 1 dargestellt.

Menschliches Verhalten beruht auf Wahrnehmung und Handeln. Da menschliches Handeln im Kontext sozialer Beziehungen stattfindet, kommen aber auch mentale Vorgänge wie Kognition und Emotion ins Spiel. Kognition beinhaltet das formale Problemlösen, die abstrakte Logik und das kreative Denken und ist eng mit dem Konzept der Intelligenz verbunden. Emotionen sind mentale Vorgänge, die zu Stimmungen führen und als Affekte wahrgenommen werden. Darüber hinaus verhält sich der Mensch entsprechend individueller Wertvorstellungen und Wünsche sowie kultureller Normen (Vogeley und Roepstorff 2009). Dies beinhaltet die Akzeptanz von Kategorien wie „gut“ oder „böse“ und moralischer Kodizes wie „Du sollst nicht töten“ oder „Wer einmal lügt, dem glaubt man nicht“. Vor allem erlebt der Mensch die Reaktionen seiner Umgebung auf sein Handeln, die er einerseits als physische oder mentale Grenzziehungen oder andererseits als positive Verstärkungen wahrnimmt. Für das im sozialen Kontext handelnde Individuum kommt daher eine dritte Domäne hinzu, nämlich die subjektive Bewertung der wahrgenommenen Information und der

Exkurs 1

Kartierung menschlicher Hirnfunktion

1. Funktionelle Bildgebung

Die menschliche Hirnfunktion beruht auf Potenzialveränderungen an den Nervenzellen, die in der Größenordnung von Millisekunden ablaufen. Depolarisations- und Repolarisationsvorgänge erfordern metabolische Vorgänge, die im Zusammenspiel von Nervenzellen und Astrogliazellen stattfinden (Magistretti und Pellerin 1999). Synaptische Aktivität der Nervenzellen führt zu einer Zunahme der regionalen Hirndurchblutung, die den lokalen Sauerstoffverbrauch deutlich übersteigt (Frostig et al. 1990). Feldpotenziale als Ausdruck synaptischer Aktivität in umschriebenen Nervenzellverbänden korrelieren zeitlich und räumlich mit Änderungen der zerebralen Durchblutung, wie man sie mit der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) messen kann (Logothetis et al. 2001). Dabei wird die Veränderung der magnetischen Eigenschaft des oxygenierten Blutes im

Vergleich zum venösen deoxygenierten Blut lokal und zeitlich erfasst. Ereigniskorrelierte MRT-Signale nutzen die Dynamik der lokalen Aktivitätsänderung aus.

Die funktionelle Bildgebung kann die Topographie von Hirnaktivierungen mithilfe von Referenzsystemen anatomisch beschreiben. Dabei erfolgt die Zuordnung mit stereotaktischen Koordinaten im sogenannten Talairach-Raum, der eine millimetergenaue Zuordnung im menschlichen Gehirn ermöglicht (Talairach und Tournoux 1988). Durch geeignete experimentelle Konzeption von Aktivierungs- und Kontrollbedingungen können spezifische Aspekte eines physiologischen Prozesses isoliert werden und als selektive Aktivierungsareale in Erscheinung treten. Neben topographischen Analysen gibt es auch multivariate Analysen, die das Zusammenspiel verschiedener Hirnareale nach Art von Netzwerken aufzeigen (Friston 1997). Betont werden muss, dass Zustandsänderungen der normalen Hirnaktivität untersucht werden und dabei die zeitliche Auflösung der fMRT, die durch die Hämodynamik bedingt ist, in der Größenordnung von Sekunden liegt.

2. Bioelektrische Hirnaktivität

Die im Millisekundenbereich ablaufenden neuronalen Signale können mit der Elektroenzephalographie (EEG) oder Magnetoenzephalographie (MEG) zeitgenau erfasst werden. Die bioelektrische Hirnaktivität umfasst verschiedene Frequenzspektren im alpha- (8-12 Hz, beta- (13-20 Hz) und gamma-Bereich (ca. 40 Hz). Die Ableitungen der von der Kopfoberfläche abgeleiteten Summenpotenziale sind hinsichtlich der Lokalisation ihrer elektrischen Quellen auf Annahmen angewiesen und wegen des inversen Problems nicht eindeutig und daher mit zunehmender Tiefe im Hirn weniger unzuverlässig (Hari 1994). Die Mittellung der Hirnaktivität im Sinne von ereigniskorrelierten Potenzialen erlaubt die zeitliche Bestimmung, wann Hirnaktivität sich stimulusbezogen ändert. Interregionale Analysen können die Korrelation von Frequenzspektren darstellen und erlauben die Erfassung von Oszillationen in neuronalen Netzwerken. Das sogenannte Bindungsphänomen von Oszillationen über verschiedene Hirnareale hinweg wird als Grundlage der Wahrnehmung angesehen (Engel und Singer 2001).

potenziellen Folgen eigenen Handelns (Seitz et al. 2009). Diese dritte Domäne beruht auf der subjektiven Wertematrix und umfasst die Bewertung der Information, die subjektive Präferenz und die daraus folgende Auswahl von Handlungsalternativen. Die Beurteilung dessen, was das jeweilige Gegenüber selbst beabsichtigt und wie es das eigene Handeln aufnimmt, steht dabei im Zentrum sozialer Interaktionen.

Soziale Interaktionen sind sprachlicher und non-verbaler Natur. Nichtverbale Information kann mit der Mimik sowie mit Gesten ausgedrückt und dem jeweiligen Gegenüber vermittelt werden. Mimik und Gesten können verbale Äußerungen begleiten. Sie können aber auch isoliert ausgedrückt werden. Menschen besitzen die Fähigkeit, das Minenspiel und die Symbolik von Gesten zu verstehen. Dabei kann der Empfänger die Affektlage des sendenden Gegenübers wahrnehmen. Dieser Vorgang wird als Empathie bezeichnet (Stueber 2006). Darüber hinaus kann der Empfänger sich in die Situation des sendenden Gegenübers hineinversetzen und die Gründe für dessen Verhalten verstehen. Dieser Vorgang wird als „Theorie of Mind“ bezeichnet (Frith und Frith 2003). Bei diesen Vorgängen wird also nicht allein das Minenspiel oder die Gestik beobachtet, sondern sie werden bewertet,

interpretiert und innerlich simuliert. Die interessante Frage nach der zerebralen Verarbeitung dieser Bewertungsvorgänge ist Inhalt dieses Artikels. Es wird gezeigt



Abb. 1: Areale am der Medialseite des Gehirns, die mit Bewertungsfunktionen verbunden sind. Dorsale Areale nach Meta-Analyse von Seitz et al. (2006), ventrales Areal nach Meta-Analyse von Grabenhorst und Rolls (2011). SMA: supplementär motorische Area, CA: cinguläres Areal, MD: mediales dorsales Areal, s: superior, a: anterior, VM: ventraler medialer präfrontaler Kortex. Die Intercommissurallinie durch die Commissura anterior und posterior und die koronare Ebene durch die Commissura anterior sind gezeigt.

werden, dass hierbei der mediale Frontalkortex eine herausragende Rolle spielt.

Aktions-Perzeptions-Kreislauf

Das Verhalten des Menschen wird als kybernetisches System mit sensorischen Eingangssignalen und motorischen Leistungen verstanden, bei dem ein hierarchisches System von anatomischen Verbindungen die Wahrnehmung mit der Handlung verbindet (Fuster 2000, Guillery 2005). Mit diesem Modell sind auch höhere Hirnfunktionen wie die Handlungsplanung und Handlungsvorstellung vereinbar. Die experimentell gestützte Hypothese der Überlappung von motorischer Vorstellung und der Ausführung von Handlungen folgten diesem Modell (Jeannerod 1995). Besondere Bedeutung hatten diesbezüglich auch die Untersuchungen von Rizzolatti und Mitarbeitern (1996), die experimentell bei Primaten nachweisen konnten, dass Neurone im prämotorischen und inferior parietalen Kortex sowohl bei der Ausführung von Aktionen als auch bei der Wahrnehmung derselben Aktionen aktiv sind. Hierauf basiert die Hypothese des Spiegelneuronensystems (Iacoboni und Mazziotta 2007). Die Verhaltenskontrolle erfolgt nach Fuster (2000) auf höchster Ebene im Frontallappen. Der Frontallappen



Exkurs 2

Frontalkortex des Menschen

Der Frontallappen des Menschen gilt als höchste Struktur für die Verhaltenssteuerung (Fuster (2000)). Er ermöglicht eine kognitive Kontrollfunktion durch das aktive Aufrechterhalten von Aktivitätsmustern, die Ziele und Wege, wie diese Ziele zu erreichen sind, repräsentieren (Miller und Cohen 2001). Er hat in der Phylogenese eine besonders starke Volumenvermehrung gezeigt, wobei die Größe mit der Entwicklung des Sozialverhaltens zusammenhängt und beim Menschen vor allem die linke Großhirnhemisphäre betrifft (Shultz und Dunbar 2010, Smathers et al. 2011). Der Frontalkortex des Menschen kann in einen orbitofrontalen, inferioren, dorsolateralen und medialen Teil unterschieden werden. Angrenzend an den Sulcus centralis, die anatomische kaudale Grenze des Frontallappens, liegt der motorische Kortex, der eine zentrale Rolle für die Bewegungsausführung einnimmt und bei Läsionen vor allem mit brachiofazialen Lähmungen einhergeht (Freund 1987). Die klinisch-neurologische Untersuchung von Funktionen des Frontallhirns ist schwierig, da außerhalb der motorischen Regionen offenbar eine geringere Spezifität von Läsionstopo-

graphie und Defizitsyndrom als beispielsweise im Parietallappen besteht. Frontale Funktionsstörungen sind demnach ohne neuropsychologische Testuntersuchungen klinisch schwer zu fassen und können im Alltag sogar nicht in Erscheinung treten.

Weiterführende Information über die Bedeutung des Frontalkortex wurde durch Einzelzellableitungen an Primaten und bildgebende Untersuchungen beim Menschen erzielt. Rostral an den motorischen Kortex folgt der prämotorische Kortex, der zentrale Funktionen bei der Spezifizierung von Bewegungssynergien wahrnimmt (Rizzolatti et al. 1998). Er zeigt eine starke Differenzierung zytoarchitektonischer Eigenschaften und kortiko-kortikaler Verbindungen, was mit unterschiedlichen Aspekten der Bewegungskontrolle distaler und proximaler Armbewegungen, Augenbewegungen und Hand-Mund-Bewegungen zusammenhängen dürfte. Der dorsolaterale wird vor allem mit dem Arbeitsgedächtnis in Beziehung gebracht (Levy und Goldman-Rakic 2000, Duncan und Owen 2000). Der inferiore Frontalkortex beinhaltet Sprachfunktion und höhere motorische Kontrolle (Rizzolatti et al. 1998, Friederici 2006). Der orbitofrontale Kortex spielt eine herausragende Rolle bei der Affektkontrolle und der Verarbeitung von Emotionen (Rolls 2006). Die prämotorischen und präfrontalen Hirnregionen sind somit maßgeblich an der Verarbeitung von

Reizen, die aus der Umgebung auf das Individuum einströmen, beteiligt.

An der Medialseite des Frontallappens liegt die große anatomische Struktur des Gyrus frontalis superior. Am weitesten dorsal befindet sich der mediale Teil der Brodmann Area 4 mit der motorischen Repräsentation des Beines. Hieran schließt sich die prämotorische Brodmann Area 6 an, die zwischen den Individuen sehr verschieden groß ausgeprägt ist (Geyer et al. 1994). An sie grenzt die Brodmann Area 8, die eine herausragende Rolle für die Steuerung von sakkadischen Augenbewegungen spielt (Schlag 2002). Daran schließen rostral die präfrontale Brodmann Area 9 und frontopolar die Area 10 an (Talairach und Tournoux 1988). An den Gyrus frontalis superior grenzt ventral der Gyrus cinguli an, der dem limbischen System zugerechnet wird. Diese anatomische Struktur umfasst mehrere zytoarchitektonisch charakterisierte Subareale und hat eine Reihe von Funktionen bei der Kontrolle der Aufmerksamkeit, des Monitorings von Handlungen und Ereignissen, der Schmerzverarbeitung und der interhemisphärischen Integration von Informationen (Devinski et al. 1995, Vogt et al. 2006). Auch hier gilt, dass isolierte Läsionen in diesem Hirnanteil selten sind, aber in den vergangenen Jahren neue Einsichten durch Untersuchungen mit der funktionellen Bildgebung erzielt wurden.

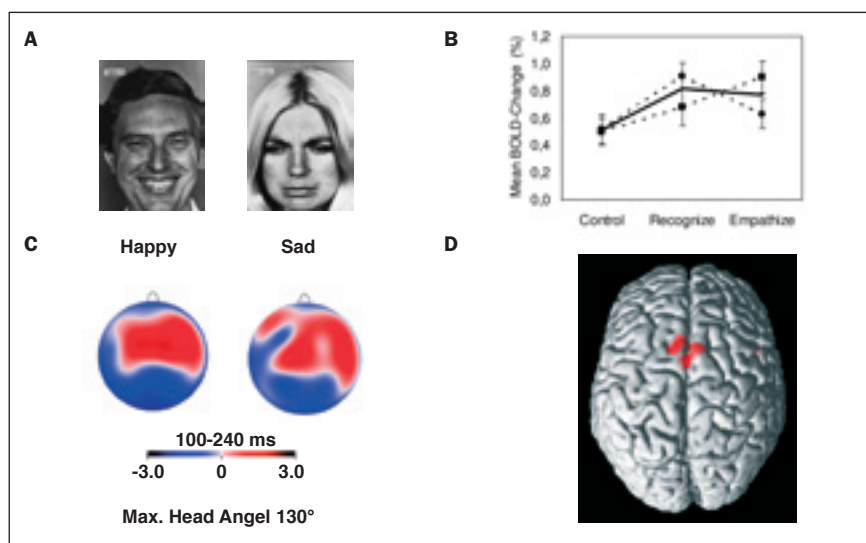


Abb. 2: Erkennen und Nachempfinden von Emotionen. a) Beispielgesichter. b) Signifikanter Anstieg des fMRT-Signals im dorsalen medialen Frontalkortex im Vergleich zum Suchen eines Objekts beim Betrachten der Bilder. c) Signifikante Änderung der EEG-Aktivität beim Nachempfinden der Emotion in dem gezeigten Zeitfenster nach Stimuluspräsentation; Farbkodierung nach T-Wert-Skala. d) Lokalisation der Aktivierung bei dorsaler Aufsicht auf das Gehirn. Von Seitz et al. (2008).

umfasst Teile, die motorische Funktionen beherbergen, und Teile mit komplexer Verhaltenskontrolle, den sogenannten Präfrontalkortex (siehe Exkurs 2).

Experimentelle Untersuchungen von Preston und deWaal (2002) zeigten, dass Primaten auf Verhalten von Artgenossen mit Zuwendung oder Aversion reagieren und somit offenbar Einsichtsfähigkeit in die Affektlage eines Artgenossen besitzen. Diese Fähigkeit wurde als Vermögen, sich in das Gegenüber einfühlen zu können aufgefasst und mit dem traditionellen Konzept der Empathie verbunden (Stueber 2006). Interessanterweise wurde Empathie dabei als eine Ausprägungsform des Aktions-Perzeptions-Kreislaufs interpretiert (Preston und de Waal 2002). Empathisches Erleben findet auch beim Menschen statt und kann mit Skalen qualifiziert werden (Franz et al. 2001). Dabei konnten jüngere bildgebende Untersuchungen nachweisen, dass empathisches Erleben mit einer signifikanten Aktivitätssteigerung im dorsalen Anteil des medialen Frontalkortex in enger Lagebeziehung zum ventral angrenzenden Gyrus

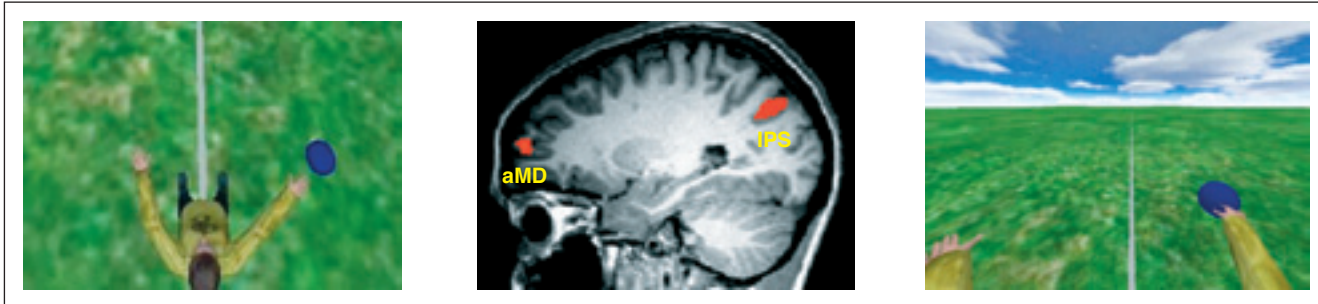


Abb. 3: Aktivierung des anterioren medialen Frontalkortex gemeinsam mit dem Kortex um den intraparietalen Sulcus herum beim Betrachten des Fangens eines Balls durch eine dritte Person (links) im Vergleich zur eigenen Perspektive (rechts). Von Prochnow et al. (2011b).

cinguli einhergeht (Seitz et al. 2006). Auch das Erkennen von Emotionszuständen in Gesichtern aktiviert diese Region, wobei mit der Mehrkanal-Elektroenzephalographie nachgewiesen gefunden wurde, dass der mediale Frontalkortex bereits nach ca. 120 ms nach Gesichtspräsentation seine Aktivität signifikant ändert (Abb. 2). Empathie wird auch als emotionale Perspektive bezeichnet (Shamay-Tsoory et al. 2004). Die Einsichtsfähigkeit in die Aktionen einer anderen Person beinhaltet

das Verstehen der Handlungsgründe. Dieser mentale Vorgang wird als „Theory of Mind“ oder kognitive Perspektive bezeichnet (Frith und Frith 2003, Shamay-Tsoory et al. 2004). Mit funktioneller Bildgebung konnte nachgewiesen werden, dass hierbei der anteriore mediale Frontalkortex aktiv wird (Vogel et al. 2001). Diese Extra-Aktivierung hängt offenbar damit zusammen, dass die beobachtete Handlung einer anderen Person als Akteur zugesprochen wird. Beispielhaft wird

in Abbildung 3 gezeigt, dass das Beobachten des Fangens eines Balls durch eine andere Person signifikant den anterioren Frontalkortex aktiviert.

Im menschlichen Gehirn ist somit die subjektive Perspektive auf die Ereignisse in der Umwelt und im eigenen Innenleben angelegt. Von großer Bedeutung ist daher die Beobachtung, dass die Wahrnehmung des mentalen Selbst den dorsalen medialen Frontalkortex aktiviert (Northoff und



Thomas RECORDING GmbH

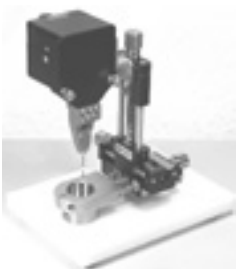
High Tech Made in GERMANY - info@ThomasRECORDING.com

Electrodes



Tetrodes

Heptodes



100µm

Microdrive Systems

Small Animal Stereotaxy



NEW!

Slice Recording System



NEW!



For 20 Years complete Neuro-Laboratory Equipment available from:

www.ThomasRECORDING.com



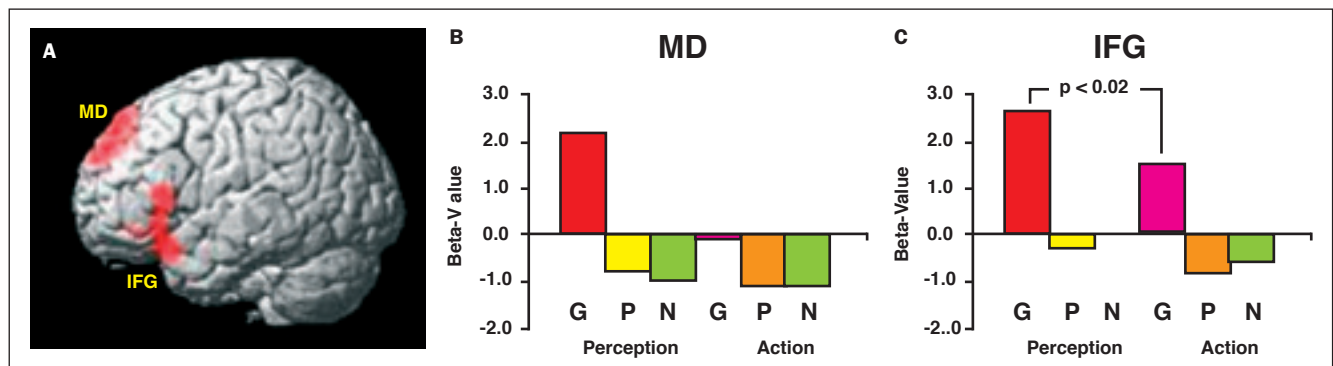


Abb. 4: Wahrnehmen emblematischer Gesten mit Anstieg des fMRT-Signals im medialen Frontalkortex (MD) und dem linken Gyrus frontalis inferior (IFG). **b)** Emblematische Gesten (G) aktivieren den MD in der Wahrnehmungsbedingung, während neutrale Gesten (N) und Handpositionen (P) weder in der Wahrnehmungs- noch in der Handlungsbedingung den MD aktivieren. **c)** Im IFG führen emblematische Gesten sowohl in der Wahrnehmungs- als auch Handlungsbedingung zu einem signifikanten Aktivitätsanstieg, was vermutlich Ausdruck der Bedeutungskodierung im Spiegelneuronensystem ist. Von Lindenberg et al. (2011).

Heinzel 2006). Im Gegensatz dazu spielt die temporoparietale Übergangsregion eine wichtige Rolle für die Vermittlung des sensorischen Selbst mit dem Erleben des eigenen Körpers in der Umgebung (Frith und Frith 2003, Molnar-Szakacs und Arzy 2009, Peelen et al. 2010). Das mentale Selbst gründet auf sozialen Bezügen; indem man nämlich über Ziele und Beweggründe anderer Personen nachdenkt, simuliert man sie als ob sie die eigenen wären. Das erlaubt einem, mögliche Aktionen und Reaktionen zu bewerten und vorherzusagen (Molnar-Szakacs und Arzy 2009). Das sogenannte Selbst-Bewusstsein umfasst das spannende Phänomen, dass der Mensch gleichzeitig der Wahrnehmer des Geisteszustands oder seiner mentalen Welt als auch der Beobachter dieser Wahrnehmung ist (Pannu und Kaszniak 2005, Wegner 2005). Diese Funktion, die auch das Meta-Gedächtnis umfasst, ist mit Hirnaktivität im medialen Frontalkortex verbunden und kann bei neurologischen Patienten gestört sein (Pannu und Kaszniak 2005). Der mediale Frontalkortex könnte demnach die subjektive Bewertung als eigenständiges Funktionssystem neben dem Aktions-Perzeptions-Kreislauf ermöglichen.

Subjektive Bewertung

Der Mensch bewertet fortlaufend seine wahrgenommenen Sinnesreize, um sein Handeln im sozialen Kontext einzurichten. Diese Bewertungsfunktion, die eine Verbindung von Wahrnehmung und Handlung vermittelt, kann als kognitive Ausprägungsform des Spiegelneuronensystems interpretiert werden (Seitz et al. 2009). Im sozialen Kontext erfolgt vorzugsweise die Beurteilung von Mimik und Gestik der umgebenden Menschen. Eine kurze Präsentation von Gesichtern mit

emotionalem Ausdruck von 400 ms Dauer ruft ausgedehnte Aktivierungen einschließlich des Gyrus fusiformis, der für die Gesichtswahrnehmung bedeutsam ist, hervor (Seitz et al. 2008). Das Erkennen des in den Gesichtern gesehenen Emotionszustands und das Nachempfinden dieses Emotionszustands führt zu einer signifikanten Aktivierung im linksseitigen inferioren Frontalkortex und im dorsalen medialen Frontalkortex (Abb. 2). Entscheidend ist hierbei die Feststellung, dass das bloße Ansehen und Beobachten von emotionalen Gesichtsausdrücken und Gesten etwas Anderes ist als das Erkennen einer Emotion in emotionalen Gesichtsausdrücken und Gesten. Während man im ersten Fall also unbeteiligter Beobachter ist, ist man im zweiten Fall der Empfänger der nicht-verbal kommunizierten emotionalen Information und insofern auch betroffen. Elektroenzephalographische Ableitungen an denselben Versuchspersonen unter denselben experimentellen Bedingungen zeigten, dass sich die Hirnaktivität bereits nach ca. 120 ms nach der Gesichtspräsentation signifikant in dem medialen Frontalkortex änderte (Abb. 2). Im Vergleich dazu änderte sich das evozierte elektrische Potenzial im occipitoparietalen Kortex bei der Wahrnehmung von emotionalen Gesichtsausdrücken und Gesten erst nach ca. 150 bis 170 ms (Schäfer et al. 2007, Fleisch et al. 2009). Zu diesen Ergebnissen korrespondiert einerseits die Beobachtung, dass oszillatorische Gamma-Band-Antworten in einem Frequenzbereich von 30 bis 80 Hz bei asynchron präsentierten auditorischen und visuellen Stimuli über dem medialen Frontalen Kortex bereits nach ca. 30 bis 80 ms Veränderungen zeigten, während sie im Occipitalkortex erst nach 60 bis 120 ms auftraten (Senkowski et al. 2007). Diese Präzision temporaler Synchronizität

bedingte somit eine frühe crossmodale Interaktionen im medialen Frontalkortex. Andererseits beeinträchtigen Läsionen im medialen Frontalkortex das Erkennen von emotionalen Gesichtsausdrücken, was mit einer veränderten Ausprägung ereigniskorrelierter Potenziale nach Gesichtspräsentation einherging (Schäfer et al. 2007). Demnach beeinflusst der mediale Frontalkortex die Informationsverarbeitung in visuellen Kortexarealen nach Art eines Top-Down-Mechanismus (Mesulam 2008). Tatsächlich zeigten multivariate Bildanalysen, dass das Erkennen von emotionalen Gesichtsausdrücken auf einem Netzwerk zahlreicher kortikaler und subkortikaler Areale beruht (Nomi et al. 2008). Die subjektive Bewertung beeinflusst also, wie Bilder oder Situationen wahrgenommen werden. Beispielsweise führten Bilder mit subjektiv ruhigen Szenen zu einer verstärkten effektiven Konnektivität von dorsalem medialen Frontalkortex und auditorischem Kortex im Vergleich zu subjektiv lauten Szenen, obwohl das Lärmniveau vergleichbar war (Hunter et al. 2010). Schließlich ist diese subjektive Beurteilung offenbar verhaltensrelevant. Denn einerseits führte die Beobachtung von sozialem Ausschluss zur Aktivierung des dorsalen medialen Frontalkortex, was mit prosozialem Verhalten einherging (Masten et al. 2011). Auch korrelierte die Aktivität im medialen Frontalkortex bei der Zuschreibung von mentalen Zuständen auf sexuell ansprechende Frauenbilder negativ mit hohen Sexismuswerten der männlichen Betrachter (Cikara et al. 2010). Dies wurde als Mechanismus der Dehumanisierung von stigmatisierten Menschen interpretiert. Andererseits wurde bei einem visuellen Auswahlparadigma gezeigt, dass fehlerassoziierte Aktivität im dorsalen medialen

Frontalkortex eine verstärkte Antwort in perzeptiven Arealen und eine verminderte Aktivität in motorischen Arealen voraussetzte (Danielmeyer et al. 2011).

Auch die Bewertung von emotional geladenen, sogenannten emblematischen, Gesten führt zu einer spezifischen Aktivierung des medialen Frontalkortex. Wie bei der Sprache gibt es einen Sender, der die emblematische Geste hervorbringt, und den Empfänger, der den symbolischen Gehalt der Geste interpretieren muss. Mit der fMRT konnte nachgewiesen werden, dass Sender und Empfänger dabei unterschiedliche, aber teilweise überlappende Hirnregionen aktivieren (Lindenberg et al. 2011). Wenn man aber die Hirnaktivität des Empfängers mit der des Senders beim Betrachten emblematischer Gesten kontrastierte, dann verblieben zwei spezifische Regionen des Empfängers, nämlich der linksseitige inferiore Frontalkortex und der dorsale mediale Frontalkortex (Abb. 4). Regionale Analysen ergaben, dass die Aktivierung im inferioren Frontalkortex spezifisch für die emblematischen Gesten war, da sie sowohl unter der Sender-

auch der Empfängerbedingung, nicht aber bei arbiträren, neutralen Gesten und nicht bei Handpositionen auftrat. Demgegenüber war die Aktivierung des medialen Frontalkortex spezifisch für die Empfängerbedingung der emblematischen Gesten (Abb. 4). Das verdeutlicht, dass der mediale Frontalkortex kritisch für den Informationsgehalt von körperlichen Ausdrucksweisen emotionaler Zustände ist.

Beim Wahrnehmen von emotionalen Gesichtsausdrücken und emblematischen Gesten entsteht im sozialen Kontext beim Empfänger natürlich die Frage, warum er mit dieser Emotion konfrontiert ist. Hier kommen Aspekte der Theorie of Mind ins Spiel. So gibt es eine modalitätsunabhängige emotionsspezifische Aktivierung im anterioren medialen Frontalkortex, wenn Gesichter, Körperbewegungen und vokale Intonationen untersucht werden (Peelen et al. 2010). Eine vergleichbare anteriore Region im medialen Frontalkortex kodiert außerdem nachfolgende Bevorzugungen von gezeigten Objekten/Produkten unabhängig davon, ob sie bewusst oder weniger

bewusst wahrgenommen wurden (Tusche et al. 2010). Auch die subjektive Beurteilung von Risiken und Belohnungen, die im Verlaufe des Lebens unterschiedlich sein kann, geht mit präfrontalen Aktivierungen aber im ventralen Präfrontalkortex einher (Gilbert et al. 2006, Rolls et al. 2006, Schultz 2010). Der ventrale mediale Frontalkortex ist bei der Diskriminierung von angenehmen und unangenehmen Stimuli und Belohnungen, also Erwartungswerten in der Zukunft, beteiligt (Abb. 1, Gilbert et al. 2006, Grabenhorst und Rolls 2008). Die hier diskutierten Zusammenhänge sind in ähnlicher Weise auch bei Grundzügen der ökonomischen Beurteilung und Entscheidungsfindung zu beobachten, wobei dabei die Belohnung als Erwartungswert für künftige Ereignisse von entscheidender Bedeutung ist (Montagne 2007).

Von der Bewertung zur Handlung

Der dorsale mediale Frontalkortex spielt eine zentrale Rolle bei der Planung, Initiierung und Sequenzierung von Handlungen, was

Motorized Stereotaxic

The 3rd generation of stereotaxic instruments



- Atlas Integration
- High Accuracy
- High Reproducibility
- High Throughput

Smart Add-Ons

- **Drill Robot**
- **Microinjection Robot**
- **Microdialysis Robot**



www.neurostar.de
info@neurostar.de
+49 7031 415065



durch elektrophysiologische, bildgebende und anatomische Konnektivitätsstudien gerade der jüngeren Zeit bestätigt wurde (Passingham et al. 2010). Diese Areale im dorsalen medialen Frontalkortex, die auch so kritisch in die subjektive Bewertung von inneren und äußeren Wahrnehmungen einbezogen sind, überlappen in der Lokalisation mit der SMA und der sogenannten prä-SMA (Abb. 1). Dabei finden sich deutliche Differenzen zwischen prä-SMA und SMA. Neurone in der prä-SMA zeigen nämlich im Unterschied zur SMA eine Motivation zu und Belohnung für eine Handlung an, aber nicht, ob die Handlung ausgeführt wird oder nicht (Lee 2004, Scangos und Stuphorn 2010). Die prä-SMA und SMA erhalten ausgedehnte Projektionen aus dem Kleinhirn und den Basalganglien, wobei die Neurone im Pallidum, die zur SMA projizieren, mehr dem kaudalen und ventralen sensomotorischen Territorium zugehören, während die Neurone, die zur prä-SMA projizieren in einer rostralen assoziativen Region liegen (Akkal et al. 2007). Eine ähnliche differente Topographie betrifft auch die Projektionsneurone des zerebellären Nucleus dentatus (Akkal et al. 2007). Schließlich kommen die kortikalen Verbindungen zur prä-SMA aus dem Präfrontalkortex und dem anterioren prämotorischen Kortex, während Verbindungen zur und aus der SMA zu sensomotorischen Arealen bestehen (Luppino et al. 1993). Eine funktionelle Differenzierung dieser Regionen ist aber noch rudimentär und muss kognitive Funktionen berücksichtigen (Nachev et al. 2008).

Nun kann man zu einem gegebenen Zeitpunkt aber nur eine Handlung vollziehen und muss typischerweise zwischen zwei Handlungsalternativen wählen. Man kann zwar Handlungen wie beim Tower of Hanoi Test sequenziell anordnen. Aber es bleibt bei einer Handlung pro Zeitpunkt, wobei Teilhandlungen zu einem Gesamtergebnis führen. Bei der Planung von Handlungen werden komplexe Situationen dementsprechend auf eine Lösung oder ein Ziel reduziert. Dabei wird die zu beurteilende Information auf die subjektive Sicht mit unterschiedlichen Graden der subjektiven Gewissheit (ich denke, ich finde, ich glaube, ich bin sicher, ich stelle fest, ich weiß) reduziert. Einfache Maße sind Raum, Zeit sowie dichotome Qualitäten wie rechts/links, gut/schlecht, satt/hungrig, bekannt/fremd. Die Vereinfachung auf Hauptmerkmale, ermöglicht eine schnelle Entscheidung. Dabei besteht ein klarer Zusammenhang von Mehrdeutigkeit von Handlungsalternativen und der Höhe des fMRI-Signals (Ullsperger et al. 2007). Je höher aber die

formale Intelligenz ist, desto eher können komplexe Stimuli auf charakteristische Merkmale dekodiert werden und subjektiv plausible Entscheidungen begründen (Duncan et al. 2000). Solche Entscheidungen rufen eine besonders kräftige Aktivierung des dorsolateralen Präfrontalkortex hervor (Duncan und Owen 2000). Kürzlich haben wir versucht, die Hirnareale mit der fMRT zu identifizieren, die der Unterscheidung von positiven und negativen Gesichtsausdrücken und emblematischen Gesten zugrunde liegen (Seitz et al. 2011). Dabei fanden wir, dass die Unterscheidung in positive und negative Stimuli zu einer spezifischen Aktivierung des rechts-hemisphärischen dorsolateralen Präfrontalkortex führte und die Aktivität im dorsalen medialen Frontalkortex mit der Valenz der Gesten korrelierte. Diese Befunde unterstreichen einerseits die Rolle des dorsalen medialen Frontalkortex für die Bewertung von körperlichen Ausdrucksformen emotionaler Zustände und zeigen andererseits, dass die Vermittlung der dabei getroffenen Unterscheidung im dorsolateralen Präfrontalkortex erfolgt. Es bleibt eine spannende Frage, inwieweit solche Bewertungen ein bewusstes Abwägen darstellen oder auch als spontanes „Bauchgefühl“ erfolgen können.

Pathologisch veränderte subjektive Bewertung

Die Topographie von strukturellen Hirnläsionen und funktionellen Beeinträchtigungen validiert die bei gesunden Versuchspersonen erzielten kognitionswissenschaftlichen Ergebnisse. Beispielsweise gehen präfrontale Läsionen mit einer Unfähigkeit zum emotionalen Erleben einher, die man als Alexithymie bezeichnet (Hornack et al. 2003). Läsionen im medialen Frontalkortex beeinträchtigen die Verarbeitung emotionaler Gesichtsausdrücke im Gyrus fusiformis (Schäfer et al. 2007). Gleichermaßen können Läsionen des inferioren fronto-occipitalen Fasciculus rechts die Wahrnehmung von Emotionen in Gesichtern nach Art eines Diskonnektions-syndroms beeinträchtigen (Philippi et al. 2009). Bei der Multiplen Sklerose ist das Erkennen von Emotionen vermutlich als Ausdruck der Entmarkungsläsionen solcher Bahnsysteme ebenfalls gestört (Prochnow et al. 2011a). Auch zeigen Ableitungen von ereigniskorrelierten Potenzialen, dass bei präfrontalen Läsionen das N200- und das P300-Potenzial für neue akustische Stimuli reduziert ist (Knight 1984). Schließlich sind Patienten mit Parkinson-Syndrom, die ja eine subkortikale Schädigung in den Basal-

ganglien aufweisen, in der affektiven und kognitiven Perspektive beeinträchtigt, was sogar mit Einschränkungen ihrer Lebensqualität einhergeht (Bodden et al. 2010). Allerdings kann durch Läsionsstudien häufig nur aufgezeigt werden, welche Hirnläsion mit welcher Funktion interferiert. Beim Erkennen von emotionalen Gesichtsausdrücken kann es beispielsweise so sein, dass der Patient noch erkennt, dass es sich um ein Gesicht handelt, er aber nicht mehr sagen kann, wer die gezeigte Person ist. Es liegt also eine assoziative Agnosie auf Grund einer Kommunikationsstörung zwischen den Arealen der Gesichtserkennung und des Gedächtnis-pools für bekannte, also zuvor bereits gesehene, Gesichter vor. Im Falle der vollständigen Prosopagnosie kann die Repräsentation Gesicht als solche gestört sein. Dennoch könnte die intuitive emotionale Reaktion auf das bekannte Gesicht nach Art von Blindsight noch erhalten sein, auch wenn keine explizite Zuschreibung mehr möglich ist. Hier knüpft sich die interessante Frage an, wie viele verschiedene Repräsentationen hinlänglich sind, damit das Bewerten eines emotionalen Gesichtsausdrucks erfolgen kann. Kritisch bleibt hierfür offenbar die Rolle des medialen Frontalkortex; denn Patienten, die sich von einer akuten Schizophrenie-Episode erholt hatten, zeigten eine erhöhte Aktivität im medialen Frontalkortex, wobei diese mit der Zunahme der Einsichtsfähigkeit der Patienten und der sozialen Kompetenz korrelierte (Lee et al. 2006).

Entwicklung der subjektiven Bewertung

Der mediale Frontalkortex und der ventral angrenzende paracinguläre Kortex vermitteln also Wissen über Ereignisse des sozialen Kontext durch Einbindung an ein Netzwerk mit limbischen Strukturen und posterioren Hirnarealen (Walter et al. 2004, Krüger et al. 2009). Dabei gibt es eine kaudal-rostrale Achse, die mit Aspekten von Selbst-Schemata, Personen und mentalen Phänomenen befasst ist. Interessanterweise entsteht in der Amygdala auf emotionale Stimuli eine frühe, aufmerksamkeitsunabhängige Reaktion (40 bis 140 ms) und eine späte Reaktion (280 bis 410 ms), die durch Aufmerksamkeit moduliert wird (Luo et al. 2010). Tierexperimente mit Einzelzellaufzeichnungen an Makaken haben ergeben, dass der mediale präfrontale Kortex Neurone enthält, die das Ergebnis von Verhaltensantworten kodierten. Insbesondere kodierten diese Neurone die Intention der Tiere und die Güte des Ergebnisses (Luk und Wallis

2009). Auch wurden Belohnung und subjektive Anstrengung sowie verschiedene Aspekte von Bewertungen einschließlich der Ursache des subjektiven Wertes kodiert (Kennerly und Wallis 2009). Damit wurden Neurone im medialen Frontalkortex nachgewiesen, die komplexe Bewertungsfunktionen vermitteln. Vermutlich treten bei der subjektiven Bewertung iterative neurale Vorgänge zwischen sensorisch-fugalen Verbindungen, welche die physische Natur von Ereignissen in der Umgebung vermitteln, und sensorisch-petalen Verbindungen auf, welche überwiegend aus dem präfrontalen Kortex stammen und über einen Top-Down-Mechanismus die Natur von Ereignissen beschreiben (Mesulam 2008). Dabei werden Gedächtnisinhalte kodiert. So geht das Wiedererkennen von kongruenten visuotaktilen Stimuli im Vergleich zu nicht-kongruenten visuotaktilen Stimuli mit einer verstärkten Aktivität im dorsalen medialen Frontalkortex einher, wobei die kongruenten Stimuli besser erinnert wurden (van Kesteren et al. 2010). Dies zeigt die Integrationsfunktion des Frontalkortex

an, die auch crossmodal erfolgen kann (Senkowski et al. 2007). Im Gegensatz dazu deaktiviert das Erinnern von episodischen Gedächtnisinhalten den medialen Frontalkortex (Sestieri et al. 2011).

Von der Jugend zum Erwachsenenalter findet sich eine Zunahme der Anzahl und Stärke von Verbindungen des Frontalkortex zu anderen Hirnrindenarealen und subkortikalen Strukturen, wie durch eine Netzwerkanalyse von fMRT-Daten bei der inhibitorischen Kontrolle von Augenbewegungen nachgewiesen wurde (Hwang et al. 2010). Auch das Default-Netzwerk entwickelt sich erst in der Adoleszenz (Fair et al. 2008). Das akustisch-evozierte Potenzial N1B über dem medialen Frontalkortex entwickelt sich ab dem 12. Lebensjahr und erlaubt dann eine rasche sensorisch-motorische Kopplung (Bender et al. 2006). Diese N1-Antwort hat eine Latenz von ca. 100 ms. In ähnlicher Weise verbessert sich die Fähigkeit zur kognitiven Perspektive in der späten Adoleszenz und zeigt eine zunehmende Interaktion mit exekutiven Funktionen (Dumontheil et al. 2010). Es

wurde sogar eine positive Korrelation von der Stärke der Aktivierung des dorsalen medialen Frontalkortex beim Ausführen von Aufgaben mit subjektiver Perspektive und dem Lebensalter im Zeitraum von 9 bis 16 Jahren beobachtet (Moriguchi et al. 2007). Schließlich konnte gezeigt werden, dass in der Adoleszenz eine höhere funktionelle Verbindung von dem anterioren Frontalkortex zu posterioren Hirnarealen bei der Wahrnehmung von Schuldgefühlen und Scham als bei Erwachsenen besteht (Burrington und Blakemore 2009). Dies zeigt die altersbedingte Entwicklung von kognitiver und emotionaler Perspektivfähigkeit an.

Ausblick

Die Erforschung des Zusammenhangs von subjektiver Verhaltenskontrolle und dem medialen Frontalkortex eröffnet neue Perspektiven für die Kognitionsforschung und die Klinischen Neurowissenschaften. Dabei ergeben sich viele neurobiologische Fragen bis hin zu den beteiligten Neurotransmittersystemen und Möglichkeiten der

Leadership

International research and engineering teams guarantee creativity and precision for HEKA instruments and software.

www.heka.com

HEKA Elektronik
Dr. Schulze GmbH
Wiesenstraße 71
D-67466 Lambrecht/Pfalz
Germany
phone +49 (0) 63 25 / 95 53-0
fax +49 (0) 63 25 / 95 53-50
eMail sales@heka.com

HEKA Electronics Inc.
47 Keddy Bridge Road
R.R. #2
Mahone Bay, NS B0J 2E0
Canada
phone +1 902 624 0606
fax +1 902 624 0310
eMail nasales@heka.com

HEKA Instruments Inc.
2128 Bellmore Avenue
Bellmore, New York 11710-5606
USA
phone +1 516 882 1155
fax +1 516 467 3125
eMail ussales@heka.com



Electrophysiology

Electrochemistry

HEKA provides the finest instruments today to achieve the needed progress of tomorrow...

- patch clamp amplifiers
- multi-channel stimulation/acquisition patch clamp systems
- potentiostats/galvanostats
- acquisition interfaces
- software for acquisition and analysis
- pipette pullers
- micromanipulators
- complete patch clamp set-ups
- scanning electrochemical microscopes

HEKA



Pharmakotherapie. In dem hier skizzierten systemphysiologischen Zusammenhang soll ausdrücklich festgehalten werden, dass Perzeption die mentale Verarbeitung sensorischer Reize und Aktion die mentale Vorstellung der auszuführenden Handlung umschließt. Im menschlichen Gehirn besteht also eine innige und untrennbare Interaktion von physischen und mentalen Ereignissen (Fuchs 2009). Für den im sozialen Kontext handelnden Menschen ist aber ein dritter Bereich von gleichermaßen wichtiger Bedeutung, der die Bewertungsfunktion (Valuation) ausmacht und den Menschen zur Person erhebt (Seitz et al. 2009). Valuation beinhaltet neben der Bewertung der Wahrnehmung im engeren Sinne auch die Unterscheidung verschiedener innerer und äußerer Wahrnehmungen als Voraussetzung adäquat und begründet handeln zu können. Der kulturelle Kontext steht dabei in kontinuierlichem Austausch mit dem Individuum und beeinflusst somit soziale Interaktionen (Vogeley und Roepstorff 2009). Das hier vorgestellte Konzept der Bewertungsfunktion hat viele Berührungspunkte zu den sogenannten Creditionen, die kürzlich als dritter psychologischer Bereich neben Kognition und Emotion postuliert wurden und das individuelle menschliche Verhalten maßgeblich beeinflussen dürften (Angel 2011). Im Gegensatz zur heute weit verbreiteten Auf-

fassung hat bereits Descartes den Bereich der Emotionen als wichtiges Kriterium von Personen erkannt und darin einen Zusammenhang von geistiger und physischer Sphäre vermutet (Harrison 2009). Insofern wird erkennbar, dass hier eine wichtige Schnittstelle für einen interdisziplinären Diskurs zwischen Neurowissenschaften und Geisteswissenschaften entstehen kann.

Literatur

- Grabenhorst, F., Rolls, E.T. (2011) Value, pleasure and choice in the ventral prefrontal cortex. *Trends Cogn Sci* 15: 56-67
- Krueger, F., Barbey, A.K., Grafman, J. (2009) The medial prefrontal cortex mediates social event knowledge. *Trends Cogn Sci* 13: 103-109
- Mesulam, M. (2008) Representation, inference, and transcendent encoding in neurocognitive networks of the human brain. *Ann Neurol* 64: 367-378
- Seitz, R.J., Nickel, J., Azari, N.P. (2006) Functional modularity of the medial prefrontal cortex: involvement in human empathy. *Neuropsychology* 20: 743-751
- Seitz, R.J., Scherfeld, D., Friederichs, S., Popp, K., Wittsack, H.-J., Azari, N.P., Franz, M. (2008) Valuating other people's emotional face expression: A combined fMRI and EEG study. *Neuroscience* 152: 713-722

Eine vollständige Literaturliste ist bei e-Neuroforum, der englischen-Online-Version bei Springer-Link, zu finden.

Kurzbiographie

Rüdiger J. Seitz studierte Medizin an der Universität Hamburg und promovierte 1981. Nach einer Post-Doc Zeit am PET-Zentrum des Karolinska-Institut in Stockholm habilitierte er sich 1991 an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf und ist seitdem dort Leiter der Arbeitsgruppe „Funktionelles Neuroimaging“. Er ist seit 1998 stellvertretender Klinikdirektor der Neurologischen Klinik und wurde 2001 auf eine C3-Professur berufen. 2006/2007 war er Distinguished Fellow an der LaTrobe University und dem National Stroke Research Institute in Melbourne, Australien. Er wurde 1992 mit dem Hugo-Spatz-Preis der Deutschen Gesellschaft für Neurologie ausgezeichnet und ist seit 2010 Honorary Professor der Florey Neuroscience Institutes in Melbourne.

Korrespondenzadresse

Prof. Dr. Rüdiger Seitz
Neurologische Klinik
Universitätsklinikum Düsseldorf
Moorenstrasse 5
40225 Düsseldorf
Tel: +49-211-81-18974
Fax: +49-211-81-18485
E-Mail: seitz@neurologie.uni-duesseldorf.de

Stipendien für das FENS Forum of European Neuroscience – Barcelona 2012 (14. - 18. Juli)

Wie schon in den vergangenen Jahren stellt die Neurowissenschaftliche Gesellschaft auch diesmal wieder Stipendien für die Teilnahme am 8. Forum of European Neuroscience in Barcelona im Sommer 2012 zur Verfügung.

Für eine Bewerbung sind folgende Kriterien zu erfüllen und Unterlagen mitzusenden:

- Bewerben können sich Studenten oder Doktoranden.
- Das Höchstalter ist 35 Jahre.
- Mitzusenden sind ein einseitiger Lebenslauf und eine Publikationsliste,
- eine Kopie des Abstracts sowie
- zwei kurze Empfehlungsschreiben.



Eine Mitgliedschaft in der Neurowissenschaftlichen Gesellschaft ist nicht Voraussetzung. Die Nationalität spielt keine Rolle.

Eine Bewerbung ist ab Dezember 2011 bis 1. Februar 2012 über die Website der Neurowissenschaftlichen Gesellschaft e.V. (<http://nwg.glia.mdc-berlin.de>) möglich.

Neueintritte

Folgende Kolleginnen und Kollegen dürfen wir als Mitglieder der Neurowissenschaftlichen Gesellschaft begrüßen:

Beth, Nathalie Hatice (Ulm)
Endres, Dr. Kristina (Mainz)
Gisslen, Dr. Linus (Manno, Schweiz)
Grando Soria, Marilia (Tübingen)
Gründemann, Dr. Jan (Basel, Schweiz)
Hsu, Chun-Ting (Berlin)
Lassek, Melanie (Frankfurt/Main)
Lee, Herr Sze Chim (Tübingen)
Mertes, Marcel (Bielefeld)
Moliadze, Dr. Vera (Frankfurt/Main)
Pelko, Miha (Edinburgh, UK)
Pötschke, Rebecca (Halle)
Roese, Rasmus (Bremen)
Rotermund, Natalie (Hamburg)
Schmeißer, Dr. Michael (Ulm)
Steller, Laura (Freiburg)
Weingarten, Jens (Frankfurt/Main)
Werner, Christian (Würzburg)

Der Mitgliedsstand zum 1. November 2011 beträgt 2.189 Mitglieder.