

# KAPITEL 4: ANATOMIE UND FUNKTIONALITÄT DES FRONTALHIRNS

## 4.1 Einleitung

Dem Frontalhirn wird die biologische Grundlage dessen zugewiesen, was uns „als Mensch zum Menschen macht“. Höhere kognitive Funktionen und emotionale Prozesse, die ausschließlich oder in besonderem Maße beim Menschen vorkommen, haben ihre neuroanatomische Basis im Frontalhirn. So sind Funktionen wie vorausschauendes Denken, Planen, Problemlösen, Kreativität, der Gebrauch von Strategien, Entscheiden, das Verarbeiten von Rückmeldungen aus der Umwelt, moralisches Denken, religiöse Gefühle, Humor, Scham, Bewusstsein oder die Fähigkeit, sich in andere Menschen hineinzusetzen, an das Frontalhirn gebunden (z. B. Berthoz, Armoni, Blair & Dolan, 2002; Johnson, Baxter, Wilder, Pipe, Heisermann & Prigatano, 2002; Maia & Cleeremans, 2005; Stuss, Gallup & Alexander, 2001; Wild, Rodden, Grodd & Ruch, 2003). Die Durchführung übergeordneter Kontrollprozesse mit dem Ziel der top-down-Kontrolle von Kognition, Emotion und Verhalten wird häufig als eine der Hauptfunktionen des präfrontalen Kortex (PFC) angesehen (z. B. Duncan & Owen, 2000; Fuster, 1989; Postle & D’Esposito, 2000; Robbins, 1996; Shallice & Burgess, 1996; Stuss & Benson, 1986). Nach Schädigungen bestimmter Bereiche des Frontalhirns können außerdem schwere Persönlichkeitsveränderungen auftreten: Nicht nur das, was die Gattung Mensch ausmacht, auch die spezifischen Persönlichkeitszüge, die einen einzelnen Menschen für sich und seine Umwelt einzigartig sein lassen, haben ihre neurobiologische Grundlage (auch) im Frontalhirn (z. B. Rommel et al., 1999).

Lange Zeit galt als Lehrmeinung, dass die Größe des menschlichen präfrontalen Kortex bis zu dem zweifachen der relativen Größe der unseres nächsten Verwandten, des Schimpansen, beträgt (Fuster, 1997; Semendeferi, Lu, Schenker & Damasio, 2002). Heute sind diese Ergebnisse aufgrund methodischer Schwächen umstritten. Die phylogenetisch herausragende Rolle des menschlichen Frontalhirns wird heute eher auf Besonderheiten in der Zytoarchitektur und der Konnektivität zurückgeführt (z. B. Letinik & Rakic, 2001). Auch ontogenetisch nimmt die Entwicklung des Frontalhirns eine Sonderstellung ein: Die Myelinisierung ist erst wesentlich später als die anderer Regionen im Alter von etwa 21 Jahren abgeschlossen. Viele höhere kognitive und emotionale Funktionen entwickeln sich daher erst im Verlauf der Ontogenese mit Reifung der entsprechenden Hirnstrukturen (Luciana & Nelson, 1998; Wellman, Cross & Watson, 2001). Die Arbeitsweise des frontalen Kortex ist wie die keines anderen Hirnareals durch eine massive Vernetzung mit anderen Hirnstrukturen gekennzeichnet, die eine Integration verschiedener Informationen und

Funktionen erst ermöglicht. Der PFC ist das höchste Assoziationsareal des Gehirns (Matthes-von Cramon und von Cramon (2000) bezeichnen ihn z. B. als "zentrales Hirnforum"). Nahezu alle kortikalen und subkortikalen Strukturen projizieren direkt oder indirekt über den Thalamus zum PFC (Gazzaniga, Ivry & Mangun, 2002). Der PFC selbst als das 'komplexeste Areal des Gehirns' (Schnider, 2004) sendet ebenso Informationen zu fast allen Arealen, von denen er Afferenzen empfängt. Somit ist der PFC unter dem Aspekt der anatomischen Vernetzung prädestiniert, Prozesse zu koordinieren, selbst wenn diese in anatomisch getrennten Hirnregionen stattfinden. Fuster (1989) konnte zeigen, dass einige Neurone des PFC nur auf Stimuli einer einzigen Modalität reagieren, andere dagegen auf Stimuli aus unterschiedlichen Modalitäten. Diese multimodalen Eigenschaften bilden die Voraussetzung für die Integration von Informationen im PFC. Interessant sind auch die Erkenntnisse der Neurophysiologie, dass die Reaktion einiger Neurone auf dargebotene Stimuli von deren Verhaltensrelevanz abhängt (Rainer, Asaad & Miller, 1998) – ein Beleg dafür, dass dem PFC eine wichtige Rolle bei der Verhaltenssteuerung zukommt. Die Arbeitsweise des PFC ist also in besonderer Weise durch seine integrative, steuernde und kontrollierende Funktion gekennzeichnet. Die Chemoarchitektur des Gehirns bildet ein weiteres Kriterium zur Abgrenzung des präfrontalen Kortex. Nur der PFC unterhält reziproke Verbindungen mit den Ursprüngen der Transmittersysteme und ist somit in der Lage, diese zu modulieren.

Wie in dem vorangegangenen Kapitel bereits verdeutlicht ist bislang unklar, in welchem Ausmaß jene mit dem Frontalhirn assoziierten höheren kognitiven und affektiven Prozesse tatsächlich im präfrontalen Kortex *lokalisiert* sind. So ist eine viel diskutierte Ansicht, dem PFC komme lediglich die organisatorische Kontrolle untergeordneter Hirnregionen zu. Fuster (2000, S. 67) formuliert dieses folgendermaßen:

*„It is erroneous to localize in the prefrontal cortex cognitive functions that are not localizable. This is true for working memory, for the so-called “central executive”, for spatial memory, and for various forms or aspects of attention. All these cognitive functions are subserved by the frontal lobe, but none of them is localized in it... By neural processing within and between those networks, and between those networks and others elsewhere in the neocortex, the prefrontal cortex plays its role in the temporal organization of behaviour, speech, and logical reasoning.”*

Der PFC zeigt einen charakteristischen sechsschichtigen Aufbau. Der Aufbau dieser sechs Schichten ist jedoch nicht innerhalb des gesamten Kortex gleich, ein Umstand, den sich bereits Brodman (1909) zu Nutze machte, um verschiedene kortikale Areale zu unterscheiden (vergl. Petrides, 2005). Brodmann grenzte den präfrontalen Kortex von motorischen und prämotorischen Arealen aufgrund dessen Zytoarchitektonik ab: Der PFC unterscheidet sich durch eine granuläre vierte Schicht von den motorischen und prämotorischen Arealen, denen

diese Schicht fehlt und die daher als „agranulär“ bezeichnet werden. Diese phylogenetisch junge granuläre Schicht ist fast nur beim Menschen und Primaten vorhanden. Grundsätzlich kann man die Verteilung von granulärem und agranulärem bzw. dysgranulärem Kortex so beschreiben: Granuläre Anteile erstrecken sich insbesondere über die lateralen Regionen, während der agranuläre Kortex vor allem den medialen PFC einnimmt. Innerhalb des granulären Kortex gibt es einen rostrokaudalen Gradienten in der Intensität der granulären Schicht. Mit dieser unterschiedlichen Zytoarchitektur geht eine unterschiedliche Funktionalität einher. In dem Abschnitt 4.2.1 wird die Theorie von Christoff und Gabrieli (2000) vorgestellt, in welcher eine hierarchische Organisation kognitiver Funktionen innerhalb des PFC in rostrokaudaler Richtung postuliert wird.

## 4.2 Funktionalität

Über die Funktionalität des Frontallappens ist im Vergleich zu seiner Struktur noch vergleichsweise wenig bekannt. Lange Zeit waren Untersuchungen an gesunden Gehirnen nur im Rahmen tierexperimenteller Studien möglich; das Wissen über die Funktionalität des PFC stützte sich somit auf Analogieschlüsse und neuropsychologische Untersuchungen an Patienten mit Läsionen des PFC mit ihren eigenen Limitationen. Erst in jüngerer Zeit können diese Befunde mit Hilfe funktionell-bildgebender und elektrophysiologischer Verfahren erweitert werden. Seit den Sechzigerjahren konnte mit Hilfe neurophysiologischer Verfahren gezeigt werden, dass sich verschiedene Regionen funktionell voneinander abgrenzen lassen. Die Unterteilung des PFC in funktionelle Regionen variiert in der Literatur. In dieser Arbeit werden folgende Regionen unterschieden:

- ein ventrolateraler Bereich (VLPFC, Brodmann-Areal (BA) 45, laterale Anteile von BA 47/12)
- ein dorsolateraler Bereich (DLPFC, Areae 9, 46, 9/46 )
- ein frontopolarer oder anteriorer präfrontaler Bereich (anteriorer PFC, Area 10)
- ein orbitofrontaler Bereich (OFC, Areae 10, 11, 47/12, 13, 14, ventrale Anteile des BA 45)
- der frontomediale Bereich, insbesondere der anteriore cinguläre Kortex (ACC; Areae 24, 25)
- das frontale Augenfeld (Area 8)
- das sprachmotorische Broca-Areal (Area 44)

Häufig wurden sog. „Delayed-Response-Tasks“ eingesetzt (vergl. Funahashi, 2006), in welchen die Reaktionen einzelner Zellen in den Phasen der Reizdarbietung, des Verzögerungsintervalls und des Abrufs unterschieden werden können. Zellen mit verschiedenen Antwortmustern befinden sich dabei nicht in unterschiedlichen Regionen des PFC, sondern sind bunt durcheinander gemischt. Geht man von einer intensiven Kommunikation zwischen den Neuronen des PFC aus, könnte diese intensive Durchmischung der Anpassung des Verhaltens an sowie der Abstimmung des Verhaltens auf wechselnde Umwelтанforderungen dienen: Der Mensch kann flexibel reagieren. Neurophysiologische Studien erbrachten einen wichtigen Hinweis auf die funktionelle Differenzierung innerhalb des PFC: Neurone innerhalb des lateralen PFC sind vorwiegend während der Phase der Aufrechterhaltung von Informationen aktiv (maintenance), die Aktivität der Neurone des orbitofrontalen Kortex geht dagegen mit der Darreichung von Belohnungen nach erfolgreich ausgeführten Aufgaben einher (Fuster, 1989). Auch fMRI-Studien ließen auf eine wesentliche Rolle des OFC für Verstärkungslernen schließen (z. B. Rolls, 2000). Neuere Untersuchungen mit funktioneller Bildgebung zeigten, dass im VLPFC v. a. die Aufrechterhaltung von Informationen stattfindet, während die Verarbeitung dieser Informationen eher im DLPFC stattfindet (z. B. Funahashi, 2006). Anteriore präfrontale Areale werden rekrutiert, wenn selbst-initiiertes Verhalten gefordert ist oder wenn höhere kognitive Funktionen wie z. B. das kognitive Verzweigen rekrutiert werden sollen (z. B. Koechlin, Ody & Kouneiher, 2003). Funktionell-bildgebende Studien der letzten Jahre rückten den frontomedialen Kortex ins Blickfeld, insbesondere den ACC. Viele Autoren glauben, der ACC sei allgemein an der Kontrolle der Aufmerksamkeit beteiligt (z. B. Devinsky, Morrell & Vogt, 1995). Spezifischere Theorien vermuteten, in dieser Region finde die Lösung von Konflikten zwischen konkurrierenden Antwortbedingungen und die willkürliche Auswahl von Handlungsalternativen statt (z. B. Pardo, Pardo, Janer & Raichle, 1990). Andere Autoren nehmen an, der ACC sei für die Entdeckung von Antwortkonflikten, die Überwachung der Umwelt bei Antwortkonflikten sowie die Entwicklung von Triggersignalen zur Mobilisation von Kontrollprozessen verantwortlich (z. B. Barch, Braver, Akbudak, Conturo, Ollinger & Snyder, 2000; Botvinick, Braver, Barch, Carter & Cohen, 2001). Einige Studien berichten über fehlerkorrelierte Aktivität im ACC, was für eine Rolle bei dem internalen Monitoring eigener Handlungen mit dem Ziel der Fehlerreduktion spricht (z. B. Magno, Foxe, Molholm, Robertson & Garavan, 2006). Ein weiteres funktionales Korrelat, das dem ACC aufgrund von fMRI-Studien zugeschrieben wurde, ist die Regulation intrinsischer Motivation oder Anstrengungsbereitschaft. Das würde mit neuropsychologischen Patientenstudien

zusammenpassen, die nach Läsionen des ACC häufig eine Antriebsminderung berichteten (Gruber, Arendt & von Cramon, 2002; Rommel et al., 1999).

Somit konnte gezeigt werden, dass einzelne Regionen des präfrontalen Kortex spezifische Aufgaben zu erfüllen scheinen. Doch welches sind die grundlegenden Organisationsprinzipien des Frontalhirns?

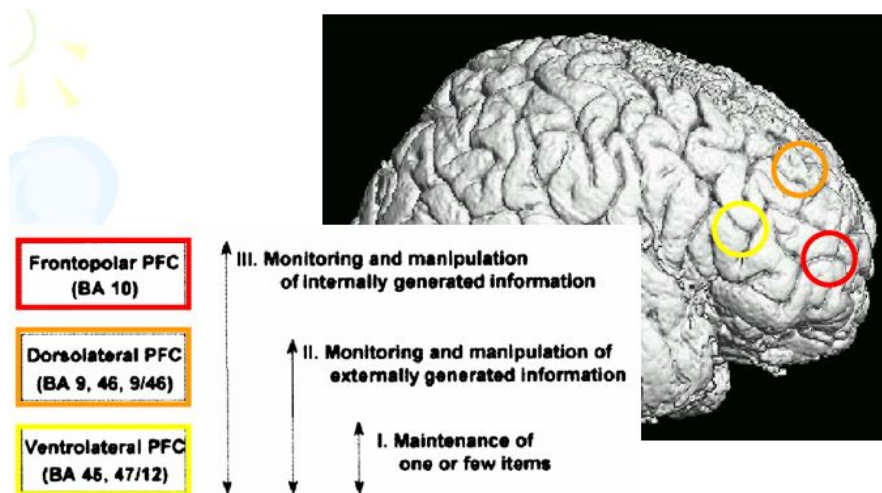
#### **4.2.1 Hierarchische Organisation kognitiver Funktionen innerhalb des PFC**

Verschiedene Autoren haben in den letzten Jahren Theorien zu einer hierarchischen Organisation von Funktionen innerhalb des frontalen Kortex in rostro-kaudaler Richtung vorgeschlagen. Dem ventrolateralen präfrontalen Kortex soll insbesondere die Aufrechterhaltung von Informationen zukommen, dem dorsolateralen präfrontalen Kortex dagegen die Auswahl, Manipulation und Überwachung dieser Informationen. Dem anterioren präfrontalen Kortex wird die höchste Stufe innerhalb dieses hierarchischen Systems zugeschrieben, dessen genaue Funktionalität jedoch noch umstritten ist (z. B. Christoff & Gabrieli, 2000; Fletcher & Henson, 2001; Koechlin, Basso, Pietrini, Panzer & Grafman, 1999; Petrides, 2005; Smith & Jonides, 1999). Die genaue Natur dieser hierarchischen Organisation ist noch umstritten. Unterstützung erfahren diese Modelle jedoch durch strukturelle, funktionell-bildgebende, neuropsychologische und neuropsychopharmakologische Untersuchungen, welche für die funktionelle Heterogenität der drei betrachteten Kortexregionen VLPFC, DLPFC und anteriorer PFC sprechen (z. B. Cabeza & Nyberg, 2000; Ongur, Ferry & Price, 2003; O'Reilly, Noelle, Braver & Cohen, 2002; Petrides, 2005; Stuss & Alexander, 2000).

#### ***Das Modell von Christoff und Gabrieli zur rostro-kaudalen hierarchischen Organisation des PFC***

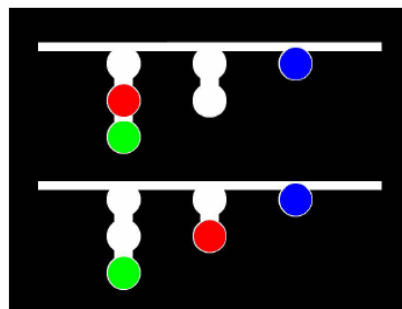
Christoff und Gabrieli stellten 2000 die Ergebnisse einer Metaanalyse über funktionell-bildgebende Studien zum schlussfolgernden Denken („reasoning“) und zum episodischen Gedächtnisabruf vor. Aufgrund dieser Basis postulierten sie eine hierarchische Organisation von Funktionen innerhalb des PFC in rostro-kaudaler Richtung. Die Autoren unterscheiden drei Stufen der Verarbeitung von Informationen im präfrontalen Kortex, beziehen sich dabei jedoch ausschließlich auf Prozesse des Arbeitsgedächtnisses. Auf der untersten Hierarchieebene, dem VLPFC (BA 45, 47/12), soll die Aufrechterhaltung von Informationen im Arbeitsgedächtnis lokalisiert sein. Die zweite Stufe beinhaltet die Überwachung und Manipulation von *extern* generierten Informationen. Der hierarchisch übergeordnete DLPFC

(BA 9/46) wird nach Ansicht der Autoren dazu geschaltet, sobald derartige Prozesse ausgeführt werden sollen. Auf der dritten und höchsten Hierarchieebene wiederum soll die Überwachung und Manipulation *internal* generierter Informationen lokalisiert sein. Als anatomisches Korrelat postulieren die Autoren den anterioren PFC (BA 10), der bei entsprechenden Aufgaben zusätzlich rekrutiert werde (vergl. Wiesner, 2004).



**Abb. 4.1:** Das Modell von Christoff und Gabrieli (2000) zur rostro-kaudalen hierarchischen Organisation von Funktionen innerhalb des präfrontalen Kortex. Nähere Erläuterungen im Text.

Als Beispiel nennen die Autoren den Tower-of-London-Test (TOL; Shallice, 1982; vergl. Abb. 4.2). Aufgabe des Probanden ist es, die farbigen Kugeln in der unteren Versuchsreihe so anzuordnen, dass sie der vorgegebenen Anordnung in der oberen Versuchsreihe entsprechen. Hierbei soll der Proband eine möglichst geringe Anzahl von Zügen ausführen. Dieser Test soll die Planungsfähigkeit messen.



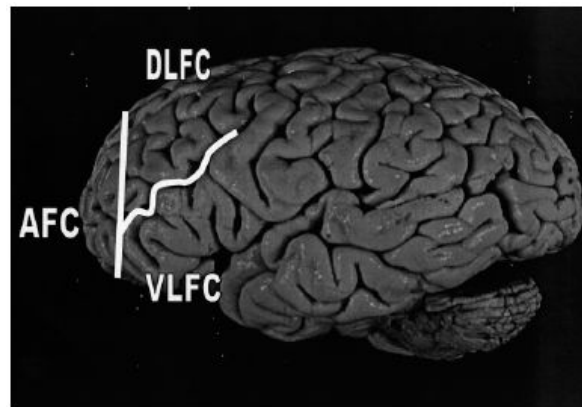
**Abb. 4.2:** Aufgabenbeispiel eines Tower-of-London-Tests. Aufgabe des Probanden ist es, die Kugeln in der unteren Reihe in möglichst wenigen Zügen so umzusortieren, dass sie der oberen Anordnung gleichen.

Der TOL lässt sich auf zwei Arten durchführen: In der „Action“-Bedingung sind die Informationen jederzeit extern verfügbar. Der Proband kann die farbigen Kugeln mit Hilfe der Maustaste solange umsortieren, bis sie der vorgegebenen Anordnung entsprechen. Das Ergebnis eines jeden Zuges wird unmittelbar im Anschluss auf dem Bildschirm angezeigt. In

der „Plan“-Variante soll die Versuchsperson die Umsortierung dagegen ausschließlich internal durchführen und am Ende angeben, wie viele Züge sie zur Zielerreichung mindestens benötigen würde. Diese internale Vorgehensweise erfordert vom Probanden ein inneres Probehandeln, bei dem verschiedene Verhaltensweisen internal generiert und evaluiert werden müssen. Im Rahmen von klinisch-neuropsychologischen Studien zeigten sich insbesondere jene Patientengruppen im TOL beeinträchtigt, bei welchen eine verminderte funktionelle Integrität des DLPFC vorliegt (z. B. Carlin, Bonerba, Philipps, Alexander, Shapiro & Grafman, 2000; Owen et al., 1990; Shallice, 1982). In bildgebenden Studien wurde bei der Bearbeitung des TOL die Aktivität eines funktionellen Netzwerkes, welches unter anderem den DLPFC und das Striatum einschließt, belegt (z. B. Dagher, Owen, Boeker & Brooks, 1999; Rowe, Owen, Johnsrude & Passingham, 2001). Nach Christoff und Gabrieli (2000) unterscheiden sich die neuronalen Aktivierungen der Action- bzw. Plan-Variante dahingehend voneinander, dass erstere lediglich den posterioren, die Plan-Variante hingegen zusätzlich den anterioren PFC aktiviert. Der frontopolare Kortex scheint also insbesondere bei jenen Aufgaben aktiviert zu sein, welche die internale Verarbeitung von Informationen erfordern. Die wenigen Untersuchungen, welche unterschiedliche Prozesse der strategischen Prozesse mittels bildgebender Verfahren untersuchten, stützen die Theorie von Christoff und Gabrieli über die hierarchische Organisation des präfrontalen Kortex in rostro-kaudaler Richtung. So konnten Savage et al. (2001) in dem bisher einzigen direkten Vergleich der Initiierung und Anwendung von Strategien anhand von verbalen Langzeitgedächtnisaufgaben zeigen, dass der linke dorsolaterale präfrontale Kortex für die Anwendung einer verbalen Strategie rekrutiert wird. Die vorgeschaltete selbständige Initiierung einer Strategie zeigte in Übereinstimmung mit den oben genannten Theorien zusätzliche Aktivierungen im (rechten) anterioren präfrontalen Kortex. Bor und Kollegen (2003) konnten im Rahmen eines figuralen Arbeitsgedächtnisparadigmas mit Hilfe der fMRT die beiden unteren Stufen des Modells bestätigen. Sie unterschieden zwischen der Aufrechterhaltung von Informationen ohne Strategie, welche zu einer Aktivierung des VLPFC führte, und der Aufrechterhaltung dieser Informationen nach Strategienutzung, welche zu einer zusätzlichen Aktivierung des DLPFC führte. Diese Studien wurden ausführlich in dem Kapitel 2.6.2 vorgestellt. Allerdings ist die Theorie von Christoff und Gabrieli nicht unumstritten. Die Interpretation der genannten Aktivierungen wurde von anderen Autoren beispielsweise auf das kognitive Verzweigen („cognitive branching“) oder zielgerichtete Selektionsprozesse zurückgeführt. Zusätzlich sollte erwähnt werden, dass bislang keine Einigkeit darüber herrscht, was genau der TOL eigentlich misst, bzw. dass im TOL eine starke Konfundierung unterschiedlicher kognitiver

Funktionen vorliegt (z. B. Rowe et al., 2001). Für die Theorie von Christoff und Gabrieli spricht neben einer Vielzahl experimenteller Belege die zytoarchitektonische Struktur des Frontalhirns mit der Abnahme des granulären Kortex in rostro-kaudaler Richtung.

### **Weitere Modelle zur hierarchischen Organisation von Funktionen innerhalb des PFC**



*Abb. 4.3: Die drei Stufen innerhalb des Modells von Fletcher und Henson (2001) zur hierarchischen Organisation von Gedächtnisfunktionen innerhalb des PFC. Nähere Erläuterungen im Text.*

Fletcher und Henson (2001) beschäftigten sich mit der Hierarchie kognitiver Funktionen innerhalb des PFC im Rahmen des Arbeits- und episodischen Gedächtnisses. Sie unterschieden ebenfalls drei Stufen in ihrem hierarchischen Modell (Abb. 4.3). Der VLDFC dient in diesem Modell der Aufrechterhaltung und Aktualisierung von Informationen und bildet die unterste Stufe in der Hierarchie. Der DLDFC als übergeordnete Einheit dient der Selektion und Manipulation von Informationen sowie der Überwachung dieser Prozesse. Auch die Organisation des zu enkodierenden Materials sei Aufgabe des DLDFC. Die Anwendung von Strategien wie beispielsweise des semantischen Clusterings oder des Chunkings fällt in diesem Modell somit ebenfalls dem DLDFC zu. Der anteriore PFC als höchste Kontrolleinheit hat die Aufgabe, kognitive Prozesse und (Zwischen-)Ziele auszuwählen und so die untergeordneten Einheiten zielgerichtet zu steuern. Das Hin- und Herwechseln zwischen kognitiven Prozessen mit dem Ziel der Handlungsoptimierung werde hier koordiniert. Alle metakognitiven Funktionen sind nach Ansicht der Autoren im anterioren PFC lokalisiert. Im Vergleich zu Christoff und Gabrieli unterscheiden die Autoren also nicht zwischen internal und external generierten Informationen, sondern zwischen der allgemeinen Verarbeitung von Informationen und der zielgerichteten Überwachung und Steuerung der durchgeführten Operationen als hierarchisch höchstgestellter Funktion.



Koechlin hat sich ebenfalls mit der Organisation kognitiver Funktionen innerhalb des präfrontalen Kortex beschäftigt. In seinem Modell zur Architektur der kognitiven Kontrolle (Koechlin et al., 2003; vergl. Wiesner, 2004) wird kognitive Kontrolle als Fähigkeit definiert, Gedanken und Verhalten im Hinblick auf die Erreichung interner Ziele zu koordinieren. Auch Koechlin postuliert in seinem Modell eine dreistufige Hierarchie zur Verhaltenskontrolle. Auf der untersten Stufe ist die sensorische Kontrolle lokalisiert. Motorische Reaktionen werden hier als Reaktion auf Stimuli ausgelöst. Als anatomische Basis postuliert Koechlin den lateralen prämotorischen Kortex (BA 6). Auf der zweiten Stufe kann der Kontext in die Verhaltenssteuerung einbezogen werden, d. h. die Angemessenheit der Reaktion wird in Abhängigkeit extern verfügbarer kontextueller Signale eingeschätzt und gegebenenfalls inhibiert. Die anatomische Basis liegt nach Koechlin im kaudalen lateralen PFC (BA 9, 44, 45). Auf der dritten, hierarchisch höchsten Stufe werden neben *aktuell verfügbaren externen* Informationen auch *internal verfügbare episodische* Informationen in die Verhaltenskontrolle einbezogen. Bei der Unterscheidung zwischen kontextuellen und episodischen Informationen bezieht Koechlin sich auf die Reformulierung des Baddeleyschen Arbeitsgedächtnismodells von 2000, in welcher dieser die Existenz eines episodischen Speichers postulierte (Kapitel 3.2). Die anatomische Basis postuliert Koechlin im anterioren lateralen präfrontalen Kortex.

#### 4.2.2 Funktionelle Organisation innerhalb des PFC

Die im vorangegangenen Abschnitt referierten Modelle berücksichtigen nicht die Art des zu verarbeitenden Materials: Sie sind prozess-spezifisch. Es gibt jedoch andere Annahmen zur grundsätzlichen Organisation des PFC (z. B. Wood & Grafman, 2003). Drei konkurrierende Theoriearten wurden vorgeschlagen:

(1) **Prozessionale** Theorien gehen davon aus, dass im präfrontalen Kortex bestimmte *Prozesse*, also Aktionen vollzogen werden, die unabhängig von der Art des verwendeten (z. B. verbalen oder figuralen) Materials sind (z. B. Duncan, 2001; Müller & Knight, 2006; Norman & Shallice, 1986).

(2) **Repräsentationale** Modelle postulieren dagegen, dass ein „Prozess“ als eine permanent vorhandene, neural abgrenzbare Gedächtniseinheit repräsentiert ist, die abhängig von der Art der zu verarbeitenden Informationen eingesetzt wird (z. B. Burnod, 1991; Miller & Cohen, 2001; Wood & Grafman, 2003). Die rekrutierten Hirnareale würden sich nach dieser Theorie also für verbales und figurales Material unterscheiden.

(3) Wieder andere Modelle versuchen, beide Ansätze zu integrieren, gehen also von einer *hybriden* Organisation aus (z. B. Fuster, 2001; Johnson, Raye, Mitchell, Greene & Anderson, 2003; Postle & D'Esposito, 2000). Ein Beispiel für ein Hybridmodell stellt das Baddeleysche Arbeitsgedächtnismodell (Baddeley, 2000) dar: Während auf den unteren Hierarchieebenen im Rahmen der phonologischen Schleife und des visuell-räumlichen Notizblocks materialspezifisch gearbeitet wird, stellt die zentrale Exekutive eine übergeordnete, modalitätsunspezifische Kontrolleinheit dar.

Für jede dieser Theorien existiert eine Reihe experimenteller Belege, gleichzeitig gibt es häufige Kritikpunkte. Wie genau der präfrontale Kortex uns die Ausbildung höherer, typisch „menschlicher“ Funktionen ermöglicht, ist bislang umstritten.

### 4.3 Zusammenfassung

Der präfrontale Kortex spielt eine herausragende Rolle für höhere kognitive Funktionen. Zu den wichtigsten Aufgaben zählen die Integration von Informationen und die zielgerichtete Kontrolle und Steuerung von Verhalten. Um diese Aufgaben erfüllen zu können, weist der PFC eine Reihe von Besonderheiten im Vergleich zu anderen Kortexregionen und Spezies auf, welche unter anderem die Anatomie, die Konnektivität und die Chemoarchitektur umfassen. Unklar ist bislang die grundsätzliche Organisations- und Funktionsstruktur innerhalb des Frontalhirns. Theorien zur hierarchischen Organisation kognitiver Funktionen innerhalb des PFC wurden vorgestellt, in welchen zumeist dem ventrolateralen präfrontalen Kortex die Rolle der Aufrechterhaltung von Informationen und dem dorsolateralen PFC die zielgerichtete Verarbeitung dieser Informationen zugeschrieben wird. Der frontopolare Kortex soll die höchste Stufe innerhalb dieser Hierarchie darstellen, wobei noch Uneinigkeit über seine genaue Rolle herrscht. Bislang ist zudem nicht bekannt, wie genau der präfrontale Kortex eigentlich arbeitet. Zum Abschluss des Kapitels wurden drei grundsätzliche Theoriearten zur Organisation von Funktionen innerhalb des PFC vorgestellt: prozessionale, repräsentationale und hybride. Erstere nehmen eine Organisation nach Art der durchgeführten mentalen Operationen unabhängig von der Art des verarbeiteten Materials an. Repräsentationale Modelle postulieren dagegen die Organisation anhand der Art der zu verarbeitenden Informationen. Hybridmodelle integrieren diese beiden Ansichten. Das im vorangegangenen Kapitel vorgestellte Baddeleysche Arbeitsgedächtnismodell stellt ein Hybridmodell mit materialspezifischen Sklavensystemen und einer prozessspezifischen übergeordneten zentralen Verarbeitungseinheit dar.