

Enzyklopädie der Psychologie

Kognitive Entwicklung

Entwicklungspsychologie

2



Hogrefe • Verlag für Psychologie
Göttingen • Bern • Toronto • Seattle

Enzyklopädie der Psychologie

ENZYKLOPÄDIE DER PSYCHOLOGIE

In Verbindung mit der
Deutschen Gesellschaft für Psychologie

herausgegeben von

Prof. Dr. Niels Birbaumer, Tübingen
Prof. Dr. Dieter Frey, München
Prof. Dr. Julius Kuhl, Osnabrück
Prof. Dr. Wolfgang Schneider, Würzburg
Prof. Dr. Ralf Schwarzer, Berlin

Themenbereich C

Theorie und Forschung

Serie V

Entwicklungspsychologie

Band 2

Kognitive Entwicklung



Hogrefe • Verlag für Psychologie
Göttingen • Bern • Toronto • Seattle

Kognitive Entwicklung

herausgegeben von

Prof. Dr. Wolfgang Schneider, Würzburg
und
Prof. Dr. Beate Sodian, München



Hogrefe • Verlag für Psychologie
Göttingen • Bern • Toronto • Seattle

Bibliografische Information Der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <<http://dnb.ddb.de>> abrufbar.

© 2006 Hogrefe Verlag GmbH & Co. KG
Göttingen • Bern • Wien • Toronto • Seattle • Oxford • Prag
Rohnsweg 25, 37085 Göttingen

<http://www.hogrefe.de>

Aktuelle Informationen • Weitere Titel zum Thema • Ergänzende Materialien



Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Satz: Grafik-Design Fischer, Weimar

Druck und Bindung: AZ Druck und Datentechnik, Kempten/Allgäu

Auf säurefreiem und chlorfrei gebleichtem Papier gedruckt

Printed in Germany

ISBN 3-8017-0587-0

Autorenverzeichnis

Prof. David F. Bjorklund

Florida Atlantic University
Department of Psychology
777 Glades Rd.
Boca Raton, FL 33431-0991
USA
E-Mail: dbjorklu@fau.edu

Trix Cacchione, lic. phil.

Universität Zürich
Psychologisches Institut
Allgemeine und Entwicklungs-
psychologie
Attenhoferstr. 9
8032 Zürich
Schweiz
E-Mail: tcac@gmx.ch

Prof. Dr. Lutz H. Eckensberger

Deutsches Institut für Internationale
Pädagogische Forschung
Schloßstr. 29
60486 Frankfurt
E-Mail: eckensberger@dipf.de

Prof. Usha Goswami

Faculty of Education
University of Cambridge
184 Hills Road
Cambridge CB22PQ
United Kingdom
E-Mail: ucg10@cam.ac.uk

PD Dr. Dietmar Grube

Universität Göttingen
Georg-Elias-Müller-Institut
für Psychologie
Pädagogische Psychologie und
Entwicklungspsychologie
Waldweg 26
37073 Göttingen
E-Mail: dgrube@uni-goettingen.de

Prof. Dr. Marcus Hasselhorn

Universität Göttingen
Georg-Elias-Müller-Institut
für Psychologie
Pädagogische Psychologie und
Entwicklungspsychologie
Waldweg 26
37073 Göttingen
E-Mail: mhassel1@uni-goettingen.de

Dr. Susanne Huber

Friedrich-Miescher-Laboratorium
der Max-Planck-Gesellschaft Tübingen
Spemannstr. 34
72076 Tübingen
E-Mail:
susanne.huber@tuebingen.mpg.de

Prof. Mark H. Johnson

University of London
School of Psychology
Birkbeck College
Malet Street
London, WC1E 7HX
United Kingdom
E-Mail: mark.johnson@bbk.ac.uk

Prof. Dr. Horst Krist

Universität Greifswald
 Institut für Psychologie
 Lehrstuhl für Entwicklungspsychologie
 und Pädagogische Psychologie
 Franz-Mehring-Str. 47
 17487 Greifswald
 E-Mail: Krist@uni-greifswald.de

Dr. Kathrin Lockl

Universität Bamberg
 Lehrstuhl für Psychologie I
 Markusplatz 3
 96045 Bamberg
 E-Mail:
 kathrin.lockl@ppp.uni-bamberg.de

Prof. Dr. Sabina Pauen

Universität Heidelberg
 Psychologisches Institut
 Entwicklungspsychologie und
 Biologische Psychologie
 Hauptstrasse 47-51
 69117 Heidelberg
 E-Mail: sabina.pauen@psychologie.uni-
 heidelberg.de

Dr. Ingrid Plath

Deutsches Institut für Internationale
 Pädagogische Forschung
 Schloßstr. 29
 60486 Frankfurt
 E-Mail: plath@dipf.de

PD Dr. Claudia Roebers

Universität Bern
 Psychologie der Entwicklung und
 der Entwicklungsstörungen
 Muesmattstr. 45
 3000 Bern
 Schweiz
 E-Mail: roebers@psy.unibe.ch

Prof. Dr. Wolfgang Schneider

Universität Würzburg
 Lehrstuhl für Psychologie IV
 Röntgenring 10
 97070 Würzburg
 E-Mail: schneider@psychologie.uni-
 wuerzburg.de

*Prof. Dr. Ruth Schumann-
Hengsteler*

Universität Eichstätt-Ingolstadt
 Lehrstuhl für Entwicklungs- und
 Pädagogische Psychologie
 Ostenstrasse 26
 85072 Eichstätt
 E-Mail: ruth.schumann@ku-
 eichstaett.de

Prof. Dr. Gudrun Schwarzer

Universität Giessen
 Entwicklungspsychologie
 Otto-Behaghel-Str. 10 F
 35394 Gießen
 E-Mail: gudrun.schwarzer@psychol.uni-
 giessen.de

Prof. Dr. Beate Sodian

LMU München
 Entwicklungspsychologie
 Leopoldstr. 13
 80802 München
 E-Mail: sodian@edupsy.uni-
 muenchen.de

Dipl.-Psych. Claudia Thoermer

LMU München
 Entwicklungspsychologie
 Leopoldstr. 13
 80802 München
 E-Mail: thoermer@edupsy.uni-
 muenchen.de

Dr. Birgit E. Träuble

Universität Heidelberg
Psychologisches Institut
Entwicklungspsychologie und
Biologische Psychologie
Hauptstrasse 47–51
69117 Heidelberg
E-Mail: birgit.traeuble@psychologie.uni-
heidelberg.de

Prof. Dr. Sabine Weinert

Universität Bamberg
Lehrstuhl Psychologie I
Markusplatz 3
96045 Bamberg
E-Mail: sabine.weinert@ppp.uni-
bamberg.de

Prof. Dr. Friedrich Wilkening

Universität Zürich
Psychologisches Institut
Allgemeine und Entwicklungs-
psychologie
Attenhoferstr. 9
8032 Zürich
Schweiz
E-Mail:
f.wilkening@psychologie.unizh.ch

Vorwort

Die Enzyklopädie-Serie „Entwicklungspsychologie“ wird insgesamt sieben Bände enthalten. Bereits erschienen sind Band 1 „Theorien, Modelle und Methoden der Entwicklungspsychologie“ (hrsg. von W. Schneider und F. Wilkening), Band 3 „Soziale, emotionale und Persönlichkeitsentwicklung“ (hrsg. von J. Asendorpf) und Band 6 „Entwicklungspsychologie im mittleren und höheren Erwachsenenalter“ (hrsg. von H.-S. Filipp und U. Staudinger). Im Druck befinden sich noch die Bände 4 „Entwicklungspsychologie des Säuglings- und Kindesalters“ (hrsg. von M. Hasselhorn und R. K. Silbereisen) und 5 „Entwicklungspsychologie des Jugend- und frühen Erwachsenenalters“ (hrsg. von R. K. Silbereisen und M. Hasselhorn). Der von F. Petermann und W. Schneider organisierte Band zur „Angewandten Entwicklungspsychologie“ wird derzeit vorbereitet und voraussichtlich erst im Jahr 2007 erscheinen.

Der hier vorliegende zweite Band der Serie beschäftigt sich mit unterschiedlichen Aspekten der kognitiven Entwicklung im Kindes- und Jugendalter. In den vergangenen drei bis vier Jahrzehnten hat dieser Bereich eine besondere Blütezeit erlebt, so dass es sicherlich nicht einfach ist, ein repräsentatives Bild vom Erkenntnisfortschritt zu zeichnen. Ziel des vorliegenden Bandes ist es dennoch, den Stand unseres theoretischen Wissens und die wesentlichen empirischen Entwicklungen angemessen zu beschreiben. Arbeiten zur Gedächtnisentwicklung, zur Entwicklung der visuellen Wahrnehmung und der Intelligenz, des induktiven und deduktiven Denkens, zur Metakognition, sozialen Kognition wie auch zur Sprachentwicklung stellen inzwischen klassische Bestandteile der kognitiven Entwicklungspsychologie dar und sind von daher selbstverständlich auch in diesem Band repräsentiert. Drei neuere Entwicklungen des Faches, die sicher künftig noch an Einfluss gewinnen werden, werden ebenfalls in diesem Band vorgestellt: (1) Die Analyse neurobiologischer Grundlagen kognitiver Entwicklung, (2) angewandte Aspekte der Gedächtnisentwicklung (das Augenzeugengedächtnis) und (3) bereichsspezifische Kognitionen, die am Beispiel der begrifflichen Erschließung des physikalischen Bereichs (intuitive Physik) und des mentalen Bereichs (Theory of Mind) durch das Kind behandelt werden. Der Band umfasst damit insgesamt 14 Kapitel.

Wie schon viele Enzyklopädieherausgeber vor uns müssen auch wir konstatieren, dass anfangs erstellte Zeitpläne bei solch umfangreichen Vorhaben nur

Näherungswert besitzen. Die Herausgabe dieses Bandes hat leider länger gedauert als ursprünglich geplant. Umso mehr möchten wir den Autorinnen und Autoren dieses Bandes für ihre kontinuierliche Kooperationsbereitschaft, Geduld und Toleranz sowie die Bereitschaft danken, Aktualisierungen ihrer Manuskripte noch während der Fahnenkorrekturen vorzunehmen.

Bei der Herausgabe eines solchen Bandes ist man auf vielfältige Hilfe und Unterstützung angewiesen. Für die kompetente Mitwirkung bei den Editions- und Korrekturarbeiten möchten wir Frau Michaela Pirkner, Herrn cand. psych. Frank Niklas und Herrn cand. psych. Klaus Lingel vom Institut für Psychologie der Universität Würzburg sehr herzlich danken. Der Hogrefe Verlag hat uns während der gesamten Arbeitsphase nachhaltig unterstützt und sich in sehr verdienstvoller Weise um ein rasches Erscheinen des Bandes bemüht. Auch dafür sind wir sehr dankbar.

Würzburg und München, im Frühjahr 2005

Wolfgang Schneider
und Beate Sodian

Inhaltsverzeichnis

1. Kapitel: Entwicklungsorientierte Neurowissenschaft Von Mark H. Johnson

1	Einleitung	1
2	Grundannahmen	3
3	Methoden	4
4	Entstehung eines Gehirns	6
4.1	Pränatale Gehirnentwicklung	6
4.2	Postnatale Gehirnentwicklung	10
5	Differenzierung des zerebralen Kortex	11
6	Postnatale Entwicklung und kognitive Veränderung	13
6.1	Sehkraft	14
6.2	Aufmerksamkeit und visuell gesteuertes Handeln	15
6.3	Entwicklung der Gesichtswahrnehmung	21
6.4	Gedächtnis	27
6.5	Spracherwerb und Spracherkennung	30
6.6	Entwicklung des frontalen Kortex, Objektpermanenz und Planen	34
7	Schlussfolgerungen	39
	Danksagung	40
	Literatur	41

2. Kapitel: Räumliche Kognition Von Ruth Schumann-Hengsteler

1	Einführung	51
2	Räumliche Kognition bei Säuglingen	54
2.1	Studien zur Genese räumlicher Konzepte	54
2.2	Die Kodierung von Positionsinformation bei Säuglingen	56
2.3	Die Orientierung im Raum	57

3	Verarbeitungsprozesse bei visuell-räumlicher Information	60
3.1	Die Enkodierung singularer Objektpositionen	60
3.2	Die Verarbeitung von Objektkonstellationen	65
3.3	Visuell-räumliche Arbeitsgedächtnisleistungen	69
3.4	Die Bedeutung grundlegender visuell-räumlicher Verarbeitungsressourcen in der angewandten Entwicklungspsychologie	76
3.5	Mental Imagery	77
4	Räumliches Wissen bei Kindern	81
4.1	Theoretische Rahmenüberlegungen	81
4.2	Wayfinding: Zur Genese von Routenwissen	83
4.3	Methoden zur Externalisierung von Routenwissen	85
4.4	Cognitive Maps: Die Genese von Übersichtswissen	88
4.5	Das Verstehen von Karten	90
5	Schlussbemerkungen	95
	Literatur	96

3. Kapitel: Visuelle Wahrnehmung

Von Gudrun Schwarzer

1	Einführung	109
2	Physiologische und sensorische Grundlagen der visuellen Wahrnehmung	111
2.1	Entwicklung des visuellen Systems: Anatomie und Physiologie	114
2.2	Entwicklung grundlegender visueller Fähigkeiten	116
3	Wahrnehmung räumlicher Tiefe	122
3.1	Bewegungsinduzierte Tiefenkriterien	123
3.2	Stereoskopische Tiefenkriterien	124
3.3	Okulomotorische Tiefenkriterien	125
3.4	Bildhafte Tiefenkriterien	126
4	Musterwahrnehmung	128
4.1	Wahrnehmung von Textonen	129
4.2	Sensitivität für Konfigurationen und Symmetrie	129
4.3	Musterinvarianz	131
5	Objektwahrnehmung	132
5.1	Entdecken und Kategorisieren von Objektkanten	133
5.2	Objekteinheit	134
5.3	Dreidimensionale Formwahrnehmung	136
6	Visuelle Bewegungswahrnehmung	137
6.1	Bewegungsrichtung und Geschwindigkeit	137

7	Allgemeine Entwicklungsverläufe der visuellen Wahrnehmung	138
7.1	Selektivität, Spezifität und Ökonomie der visuellen Wahrnehmung	139
7.2	Analytische und holistische Prozesse der visuellen Wahrnehmung	141
	Literatur	143

4. Kapitel: Psychomotorische Entwicklung

Von Horst Krist

1	Einführung	151
2	Bewegungsaktivitäten und sensumotorische Systeme	153
3	Entwicklung des appetitiven Systems	158
3.1	Saugen	158
3.2	Hand-Mund-Koordination	160
4	Entwicklung der Exploration	161
4.1	Haptische Exploration	162
4.1.1	Orale Exploration	163
4.1.2	Manuelle Exploration	164
4.2	Visuelle Exploration	165
4.2.1	Sakkadische Augenbewegungen	166
4.2.2	Glatte Augenfolgebewegungen	167
4.3	Perzeptiv-motorische Exploration	169
5	Entwicklung von Haltung und Gleichgewicht	171
5.1	Funktionelle Bedeutsamkeit der Haltungskontrolle	172
5.1.1	Körperhaltung und visuelles Verfolgen	173
5.1.2	Körperhaltung und Greifen nach Gegenständen	173
5.2	Expropriozeptive Kontrolle des Gleichgewichts	174
5.3	Entwicklung der Gleichgewichtskontrolle im Kindesalter	175
6	Lokomotorische Entwicklung	178
6.1	Vorläufer der Lokomotion	179
6.2	Frühe Entwicklung der Lokomotion	183
6.2.1	Krabbeln	183
6.2.2	Gehen	185
6.2.3	Perzeptive Steuerung der Lokomotion	186
6.3	Entwicklung lokomotorischer Fertigkeiten im Kindesalter	190
7	Performativmotorische Entwicklung	194
7.1	Auge-Hand-Koordination bei Neugeborenen	195
7.2	Entwicklung des Greifens	197
7.2.1	Die Rolle der visuellen Wahrnehmung	197
7.2.2	Koordination und Kontrolle der Greifbewegung	201

7.3 Entwicklung performativischer Fertigkeiten im Kindesalter	203
7.3.1 Anfänge des Werkzeuggebrauchs	204
7.3.2 Malen und Schreiben	207
7.3.3 Fangen	209
7.3.4 Werfen	212
8 Schlussfolgerungen	215
Literatur	221

5. Kapitel: Induktives und Deduktives Denken

Von Usha Goswami

1 Induktives Denkvermögen	241
1.1 Induktive Schlussfolgerungen	242
1.2 Einsicht	245
1.3 Analoges Schlussfolgern	248
1.4 Die relationale Ähnlichkeitseinschränkung („relational similarity constraint“)	249
1.5 Die Rolle relationaler Bekanntheit bei der analogen Entwicklung	250
1.6 Wie früh sind Analogien verfügbar?	253
1.7 Die Erleichterung und die Verhinderung analogen Schlussfolgerns	255
1.8 Zusammenfassung	257
2 Deduktives Schlussfolgern	257
2.1 Syllogistisches Schlussfolgern	258
2.2 Konditionaler Syllogismus: Die Selektionsaufgabe	260
2.3 Linearer Syllogismus: Transitives Schlussfolgern	262
2.4 Zusammenfassung	265
3 Fazit	265
Literatur	267

6. Kapitel: Gedächtnisentwicklung (Grundlagen)

Von Marcus Hasselhorn und Dietmar Grube

1 Ideengeschichtlicher Abriss	272
1.1 Die „psychometrische“ Phase	273
1.2 Die „formale“ Phase	274
1.3 Entwicklungslinien seit der „funktionalen“ Wende	277
2 Vorwissen	278
2.1 Vorwissenseinflüsse auf Gedächtnisleistungen	279
2.2 Wann ist Vorwissen förderlich für Gedächtnisleistungen?	282
2.3 Ändert sich der gedächtnisfördernde Einfluss des Wissens mit dem Alter?	282

3	Strategien und Metagedächtnis	284
3.1	Die Strategie-Emergenz-Theorie	286
3.2	Nutzungsdefizit: Eine normative Phase der Strategie-Entwicklung?	289
3.3	Multiple, adaptive und kombinierte Strategienutzung	291
3.4	Strategienutzung im Alter	293
4	Kapazitätsgrenzen und Arbeitsgedächtnis	294
4.1	Entwicklung des sprachlich-phonologischen Arbeitsgedächtnisses	297
4.2	Entwicklung des visuell-räumlichen Arbeitsgedächtnisses	299
4.3	Entwicklung zentral-exekutiver Arbeitsgedächtnis- funktionen	301
5	Absichtliches Vergessen und kognitive Hemmung	302
6	Implizites und explizites Gedächtnis	307
7	Schlussbemerkungen	312
	Literatur	313

7. Kapitel: Die Entwicklung des autobiografischen Gedächtnisses, des Augenzeugengedächtnisses und der Suggestibilität

Von Claudia Roebbers und Wolfgang Schneider

1	Einleitung	327
2	Das Konzept des autobiografischen Gedächtnisses	329
3	Vorläufer des autobiografischen Gedächtnisses	331
4	Faktoren, die autobiografische Erinnerungen beeinflussen können	332
4.1	Merkmale, die das Enkodieren von Information beeinflussen	333
4.2	Faktoren, die den Aufbau von Gedächtnisspuren beeinflussen können	335
4.3	Faktoren, die während der Speicherung bedeutsam werden	337
4.4	Faktoren, die den Abruf von Information beeinflussen	344
4.5	Relevanz interindividueller Unterschiede	349
5	Möglichkeiten zur Verbesserung der Qualität von Augenzeugenberichten junger Kinder	350
5.1	Möglichkeiten zur Verbesserung der Aussagegenauigkeit bei jungen Kindern	354
6	Zusammenfassung und Schlussbemerkungen	363
	Literatur	365

8. Kapitel: Kategorisierung und Konzeptbildung Von Sabina Pauen und Birgit Träuble

1	Einleitung	377
2	Definitionen	378
3	Theorien und Befunde zum kategorialen Denken über Objekte	379
	3.1 Interne Struktur von Kategorien	379
	3.2 Organisation von Kategorien	385
	3.3 Kriterien der Kategorienbildung	394
	3.4 Methodische Aspekte	401
4	Zusammenfassung	404
	Literatur	405

9. Kapitel: Soziale Kognition Von Lutz H. Eckensberger und Ingrid Plath

1	Einführung	409
2	Bemerkungen zur geschichtlichen Entwicklung im Spiegel theoretischer Forschungsansätze und Zugänge zu sozialen Kognitionen ...	413
3	Systematisierung grundlegender Konzepte und Perspektiven auf soziale Kognition	418
	3.1 Speziellere Konzepte	418
	3.1.1 Kategorie	418
	3.1.2 Schema	419
	3.1.3 Skript	420
	3.2 Allgemeinere Konzeptionen	421
	3.2.1 Rollenübernahme/Perspektivenübernahme	421
	3.2.2 Theory of mind	422
	3.2.3 Naive Theorien	424
	3.2.4 Soziale Kognition als Handlungsverständnis: „Goal taking“ statt „role taking“	424
4	Die menschliche Handlung als Bezugsrahmen zur Diskussion sozialer Kognitionen	425
	4.1 Die Struktur der Handlung als Basis für die Unterscheidung sozialer und anderer Kognitionen	427
	4.1.1 Intentionalität als Kern von Verstehensprozessen	431
	4.1.2 Handlungen im Kontext	434
	4.1.3 Soziale Kognition und soziale Kompetenz	434
	4.1.4 Soziale Kognition als Emotionen	437
	4.2 Ebenen der Handlung	439

5	Soziale Kognitionen im Kontext primärer, sekundärer und tertiärer Handlungen	442
5.1	Die Entwicklung zentraler sozialer Kognitionen der primären (weltorientierten) Handlungen	442
5.1.1	Intentionsverständnis	442
5.1.2	Rollen- bzw. Perspektivenübernahmefähigkeiten	447
5.1.3	Emotionen	449
5.2	Die Entwicklung zentraler sozialer Kognitionen der sekundären (regulativen) Handlungen	453
5.2.1	Moralische Urteile	456
5.2.2	Konventionen	465
5.2.3	Persönliche Vorlieben	467
5.3	Entwicklung relevanter sozialer Kognitionen im Kontext tertiärer (reflexiver) Handlungen	468
5.3.1	Entwicklung des Selbstkonzepts	469
5.3.2	Religiosität	470
6	Das Thema der sozialen Kognitionen als Auslöser für eine Reflexion und Kritik der Psychologie	472
	Literatur	473

10. Kapitel: Theory of Mind

Von Beate Sodian und Claudia Thoermer

1	Einleitung	495
2	Theory of Mind-Entwicklung in den ersten drei Lebensjahren	501
2.1	Grundlegende diskriminative Fähigkeiten und Kontingenzerwartungen in der frühen sozialen Interaktion	502
2.2	Repräsentation von Selbst und Anderen als zielgerichteten Agenten	505
2.3	Repräsentation mentaler Zustände im zweiten Lebensjahr	514
2.4	Mentalistische Verhaltenstheorie im dritten und vierten Lebensjahr	521
3	Die Entwicklung des Konzepts der Überzeugung und verwandter Konzepte	524
3.1	Falsche Überzeugungen	524
3.2	Wissen	533
3.3	Die Unterscheidung von Schein und Sein	536
3.4	Nicht mentale Repräsentation: „Falsche Fotos“	538
3.5	Symbolspiel (Pretense)	539
3.6	Universalität und Spezies-Spezifität	542
3.7	Theory of Mind Defizite	544
3.7.1	Autismus	544
3.7.2	Taubheit	546
3.7.3	Williams Syndrom	546

3.8	Die neurale Basis der Theory of Mind	547
3.9	Individuelle Unterschiede in der Theory of Mind-Entwicklung	549
3.10	Theory of Mind-Entwicklung und soziale Kompetenz	550
4	Entwicklung einer fortgeschrittenen Theory of Mind	553
4.1	Überzeugungen höherer Ordnung	554
4.2	Wissenserwerb und Kommunikation	554
4.3	Konzepte des Denkens und Bewusstseins	556
4.4	Interpretation und Konstruktion	557
4.5	Theory of Mind-Entwicklung unter der Lebensspannen- perspektive	560
5	Theoretische Erklärungen der Theory of Mind-Entwicklung	563
5.1	Domänenspezifische Theorien	563
5.1.1	Die Theorie-Theorie	564
5.1.2	Simulationstheorie	566
5.1.3	Modularitätstheorie	568
5.1.4	Sozial-konstruktivistische Ansätze	569
5.1.5	Sprache und Theory of Mind-Entwicklung	570
5.2	Domänenübergreifende Erklärungen	572
5.2.1	Perspektiven und Bezugssysteme	572
5.2.2	Exekutive Funktionen	575
6	Schlussbemerkungen	579
	Literatur	580

11. Kapitel: Sprachentwicklung

Von Sabine Weinert

1	Meilensteine, Entwicklungslinien und Mechanismen im Spracherwerb	613
1.1	Voraussetzungen und früh verfügbare Fähigkeiten im Spracherwerb	613
1.2	Der Aufbau prosodisch-phonologischen Wissens: Von generellen (Sprach-)Fähigkeiten zu spezifischem Sprachwissen ..	615
1.2.1	Der frühe Erwerb prosodischen Wissens: Bedeutung für den Spracherwerb und Entwicklungslinien	615
1.2.2	Phonologische Entwicklung: Frühe Fähigkeiten und muttersprachtypische Veränderungen	619
1.2.3	Wortsegmentierung und der Erwerb phonotaktischen Wissens	622
1.2.4	Zusammenfassung früher Veränderungen und Bedeutung der sprachlichen Umwelt	624
1.2.5	Weiterer Entwicklungsverlauf im Kindesalter	627
1.3	Der Wortschatzerwerb: Entwicklungsverlauf, Lernmechanismen und Beziehungen zur kognitiven Entwicklung	629

1.3.1	Frühkindlicher Wortschatzerwerb: Entwicklungsverlauf	629
1.3.2	Lernmechanismen im frühkindlichen Wortschatzerwerb: Problembereich und Erklärungsansätze	631
1.3.2.1	Herstellung von Referenz: ein aktiver Akt	633
1.3.2.2	Constraint-Theorien des Wortschatzerwerbs: Implizite Vorannahmen über Referenten und Wortextensionen	636
1.3.2.3	Nutzung formal-grammatischer Hinweise im Wortschatzerwerb	639
1.3.3	Weiterer Entwicklungsverlauf im Kindesalter: Abstraktion von Regularitäten und Reorganisationen im lexikalisch-semantischen System	642
1.3.4	Beziehungen zwischen frühem Wortschatzerwerb und kognitiver Entwicklung	643
1.3.4.1	Auditive Informationsverarbeitung, Arbeitsgedächtnis und der Erwerb von Wortformen	643
1.3.4.2	Konzeptuelles Wissen und Erwerb von Wortbedeutungen	645
1.4	Erwerb grammatischer Strukturformen	649
1.4.1	Der Erwerb grammatischer Strukturen als Problembereich	650
1.4.2	Entwicklungslinien: Von frühen rezeptiven Fähigkeiten zu komplexen Mehrwortäußerungen	651
1.4.2.1	Ausgangspunkt der grammatischen Entwicklung	651
1.4.2.2	Erste Wortkombinationen	653
1.4.2.3	Weitere Entwicklung	658
1.4.3	Aspekte der Lernbarkeit grammatischer Kategorien und Regularitäten	660
2	Bereichsspezifität des Spracherwerbs und genetische Verankerung	666
3	Aspekte des Zweitspracherwerbs aus der Perspektive der Entwicklungspsychologie	670
3.1	Altersunterschiede im Zweitspracherwerb	671
3.2	Mögliche Erklärungen der beobachtbaren Alterseffekte im Zweitspracherwerb	673
3.2.1	Sozial-motivationale Faktoren	673
3.2.2	Kognitive Faktoren und die „weniger ist mehr“-Hypothese	674
4	Bedeutung von Sprache und Spracherwerb für die kognitive Entwicklung	676
5	„Late talker“ und Störungen der Sprachentwicklung	683
5.1	Verzögerter Wortschatzerwerb („late talker“): Ein Risiko für die gesamte Entwicklung	683
5.2	Störungen der Sprachentwicklung	685
6	Sozial-kommunikative Bedingungen des Spracherwerbs und Sprachförderung	688

6.1 „Passungen“ zwischen Umweltsprache einerseits und kindlichen Voraussetzungen und Entwicklungsaufgaben andererseits	689
6.2 Einige empirische Befunde: Trainingsstudien zum Nachweis der Bedeutung von Sprachangebot und sprachlich-kommunikativer Lehr-Lernsituation	692
Literatur	695

12. Kapitel: Entwicklung metakognitiver Kompetenzen im Kindes- und Jugendalter

Von Wolfgang Schneider und Kathrin Lockl

1 Einleitung	721
2 Konzeptualisierungen von Metagedächtnis	724
3 Entwicklung deklarativen metakognitiven Wissens	728
3.1 Erwerb mentaler Verben	728
3.2 Die Entwicklung des Wissens über Person-, Aufgaben- und Strategievariablen	728
4 Entwicklung des prozeduralen Metagedächtnisses	734
4.1 Entwicklung von Selbstüberwachungs-Kompetenzen (monitoring) ...	735
4.2 Die Entwicklung von Kontroll- und Selbstregulationsprozessen	740
5 Beziehungen zwischen Metagedächtnis und Gedächtnis	745
5.1 Korrelative Evidenz für Beziehungen zwischen Metagedächtnis und Gedächtnis	745
5.2 Kausalmodelle zur Beschreibung des Zusammenhangs zwischen Metagedächtnis und Gedächtnis	748
5.3 Befunde aus Trainingsstudien	750
6 Neuere Trends und zukünftige Forschungsschwerpunkte	753
6.1 Untersuchung von Metagedächtnis im pädagogischen Kontext	753
6.2 Prozedurale metakognitive Prozesse und Augenzeugengedächtnis ...	756
Literatur	758

13. Kapitel: Ursprung, Veränderung und Stabilität der Intelligenz im Kindesalter:

Entwicklungspsychologische Perspektiven

Von David F. Bjorklund und Wolfgang Schneider

1 Die Definition von Intelligenz	770
2 „Developmental Systems“-Ansatz zur Erforschung der Intelligenz	772
3 Kognitive Grundlagen der Intelligenz	776

3.1 Basale Prozesse	776
3.2 Wissensbasis	785
4 Die Ursprünge der Intelligenz	792
4.1 Der verhaltensgenetische Ansatz	793
5 Umwelterfahrung und Intelligenz	801
6 Die Stabilität der Intelligenz vom Säuglingsalter bis zur späten Kindheit ...	807
7 Schlussfolgerungen	810
Literatur	811

14. Kapitel: Intuitive Physik im Kindesalter

Von Friedrich Wilkening, Susanne Huber und Trix Cacchione

1 Wissenserwerb in den ersten Lebensmonaten	825
1.1 Kontinuität und Solidität	827
1.2 Stützung und Kollision	829
1.3 Gravitation und Trägheit	830
2 Wissenserwerb im Vorschul- und Schulalter	832
2.1 Zeit und Geschwindigkeit	832
2.2 Antizipation der Trajektorien bewegter Objekte	836
2.3 Kraft und Gewicht	840
2.4 Materie, Masse, Gewicht, Volumen und Dichte	844
2.5 Dichte, Temperatur, Süße und andere intensive Quantitäten	847
3 Schlussbetrachtung	850
Literatur	852
Autorenregister	861
Sachregister	895

1. Kapitel

Entwicklungsorientierte Neurowissenschaft¹

Mark H. Johnson

1 Einleitung

Die ontogenetische Entwicklung beinhaltet die Konstruktion von zunehmend komplexeren biologischen Organisationsniveaus; das trifft auch auf das Gehirn und die kognitiven Prozesse zu, die es unterstützt. Mit der Entstehung komplexerer Organisationsformen setzen Wissenschaftler unterschiedliche Methoden und Ansätze ein, die für das jeweilige Niveau angemessen sind (siehe Johnson, 1997). Daher erfordert eine vollständige Beschreibung der Veränderungen in der Entwicklung im Gegensatz zu den meisten anderen Gebieten der Psychologie vor allem einen interdisziplinären Ansatz. Obwohl diese Überlegungen nahe legen, dass zur Untersuchung der Entwicklung Zusammenarbeit und Informationsaustausch zwischen Forschern mit unterschiedlicher methodologischer Expertise erforderlich sind, wurde die Forschung zur kognitiven Entwicklung und zur Entwicklung des Verhaltens in den letzten Jahrzehnten unabhängig von der Betrachtung des Gehirns betrieben. Diese relative Vernachlässigung biologischer Faktoren in der Forschung zur Verhaltensentwicklung von den 70er Jahren bis heute ist in Anbetracht der Tatsache, dass die Ursprünge der Entwicklungspsychologie auf Biologen wie Charles Darwin und Jean Piaget zurückgehen, etwas überraschend. Als einer der ersten betrachtete Darwin (1872/1965) die Entwicklung des menschlichen Verhaltens von einem wissenschaftlichen Standpunkt aus und spekulierte über die Zusammenhänge zwischen phylogenetischer und ontogenetischer Veränderung. Piaget, der ursprünglich eine Ausbildung zum Biologen genossen hatte, übernahm aktuelle Theorien der embryologischen Entwicklung, die hauptsächlich dem Entwicklungsbiologen C. H. Waddington zu

1 Aus dem Englischen übersetzt von Johanna Schöppner

verdanken waren, zur Entwicklung seiner Theorien der menschlichen kognitiven Entwicklung (siehe Waddington, 1975). Ein merkwürdiger Aspekt von Piagets biologischem Ansatz zur kognitiven Entwicklung beim Menschen war allerdings die Tatsache, dass er die Wichtigkeit der Gehirnentwicklung relativ stark vernachlässigte, was Segalowitz (1994) auf einen Mangel an Informationen über die Gehirnentwicklung und -funktion zum Zeitpunkt der Entwicklung von Piagets Theorien zurückführte. Im Gegensatz zu Piaget versuchten aber einige frühe Entwicklungspsychologen in den USA wie McGraw und Gesell sehr wohl, die Gehirnentwicklung mit dem Wissen über die Ontogenese des Verhaltens zu integrieren. Obwohl sie sich vor allem mit der motorischen Entwicklung befassten, dehnten sie ihre Schlussfolgerungen auch auf die mentale und soziale Entwicklung aus (z. B. Gesell, 1929; McGraw, 1943). Sie beschrieben Stufen in der Entwicklung motorischer Fähigkeiten vom flachen Liegen bis hin zum Laufen und Treppensteigen, und McGraw argumentierte, dass der Übergang zwischen diesen Stufen durch die Reifung des motorischen Kortex und seine Hemmung subkortikaler Bahnen zu erklären sei, eine Idee, die auch heute noch eine Forschungsgrundlage darstellt. Obwohl McGraw und Gesell beide anspruchsvolle informelle Theorien entwickelten, die versuchten, nonlineare und dynamische Zugänge zur Entwicklung zu erfassen, blieben ihre Anstrengungen zur Verbindung von Gehirnentwicklung und Verhaltensänderungen weitgehend spekulativ. In Europa befassten sich Konrad Lorenz und Niko Tinbergen, Zeitgenossen von McGraw, Gesell und Piaget, die aus dem Gebiet der Ethologie stammten, insbesondere mit kausalen Faktoren in der Entwicklung des natürlichen Verhaltens von Tieren. Auf der Grundlage direkterer Interventionen, wie sie mit Tieren möglich sind, behandelten sie Fragen zum relativen Beitrag von angeborenen versus erfahrungsbedingten Faktoren zum Verhalten. Die Ergebnisse aus Experimenten, in denen frühe Entwicklungsbedingungen manipuliert wurden, führten schnell zu der Erkenntnis, dass die Dissoziation von Verhalten in angeborene und erworbene Komponenten unangemessen war, um die Entwicklung des Verhaltens in ihrer ganzen Komplexität zu beschreiben. Nach wie vor wichtig bleibt jedoch die Vorstellung, dass einige Gehirn- und kognitive Systeme weniger empfänglich für Erfahrungen im Entwicklungsverlauf sind als andere. Zudem gewinnt die Sichtweise wieder an Bedeutung, dass Theorien über die Entwicklung des Verhaltens den ganzen Organismus und die natürliche (soziale und physikalische) Umgebung, in der er sich entwickelt, berücksichtigen sollten (z. B. Gottlieb, 1992; Hinde, 1974; Johnson & Morton, 1991; Thelen & Smith, 1994).

Seit Mitte der 60er Jahre verloren biologische Ansätze zur Entwicklung des menschlichen Verhaltens wegen der weit verbreiteten Überzeugung an Beachtung, dass die „Software“ des Verstandes am besten ohne Bezugnahme auf die „Hardware“ des Gehirns zu untersuchen sei. Die neuerliche Explosion von Wissen über die Gehirnentwicklung macht es nun jedoch viel eher möglich als

früher, die Gehirnentwicklung mit Verhaltensänderungen in Beziehung zu setzen. Neue molekulare und zelluläre Methoden sowie Theorien über selbstorganisierte Netzwerke haben zu großen Fortschritten in unserem Verständnis der Konstruktion von Wirbeltiergehirnen im Verlauf der Ontogenese geführt. Diese Fortschritte haben ebenso wie jene beim funktionalen Neuro-Imaging zur Entstehung des interdisziplinären Fachgebietes der kognitiven entwicklungsorientierten Neurowissenschaft geführt (siehe Johnson, 1997).

Dieses Kapitel bietet einen Überblick über den aktuellen Wissensstand zur Gehirnentwicklung und zu ihrem Zusammenhang mit der Entwicklung des Verhaltens. Ich beginne mit der Beschreibung einiger Grundannahmen und Methoden, die neueren Forschungsprogrammen zu Grunde liegen. Darauf folgt ein zusammenfassender Überblick über die prä- und postnatale Gehirnentwicklung mit einem besonderen Schwerpunkt auf dem zerebralen Neokortex von Primaten. Ein beträchtliches Ausmaß an Befunden unterstreicht die Wichtigkeit aktivitätsabhängiger Prozesse bei der Differenzierung kortikaler Bereiche. Der größte Teil des Kapitels besteht aus einer selektiven Übersicht über Versuche, die postnatale Entwicklung des menschlichen Gehirns mit Veränderungen in Aspekten der Wahrnehmung, der Kognition und des Verhaltens in Beziehung zu setzen. In allen behandelten Gebieten werden Fragen über den Prozess der Spezialisierung kortikaler Regionen und deren entstehende Funktionsfähigkeit anhand von speziellen ausführlichen Beispielen diskutiert. In einigen Domänen sind rein psychologische Erklärungen nicht ausreichend, um die vielfältigen zu Grunde liegenden neuronalen Systeme mit überlappenden Funktionen zu berücksichtigen. Selbst bei den einfachsten Verhaltensaufgaben ist es wahrscheinlich, dass mehrere neuronale Bahnen und Strukturen aktiv sind. Das Kapitel endet mit allgemeinen Schlussfolgerungen und einem Ausblick für die zukünftige Forschung.

2 Grundannahmen

Einige Annahmen über die Beziehung zwischen Gehirnentwicklung und Verhaltensänderung gründen auf der Überzeugung, dass die Gehirnentwicklung die Entfaltung eines genetischen Plans beinhaltet und dass diese Entwicklung in bestimmten Gehirnregionen des Babys oder Kindes bestimmte Fortschritte im Bereich kognitiver, perzeptueller oder motorischer Fähigkeiten verursacht oder ermöglicht. Diese ausgesprochen statische Sichtweise der Gehirnentwicklung vernachlässigt die Bedeutung aktivitätsabhängiger Prozesse. Die Gehirnentwicklung ist nicht nur ein genetischer, sondern ein epigenetischer Prozess, der stark von komplexen Interaktionen auf dem molekularen, zellulären und Verhaltensniveau abhängt. Tatsächlich kann die Neigung menschlicher Babys, die Aufmerksamkeit auf bestimmte Stimuli zu richten, auch als Beitrag zur nachfolgenden Gehirnspezialisierung angesehen werden.

Ein umstrittenes Thema in der Forschung zur Verhaltensentwicklung betrifft die Frage, was unter Plastizität zu verstehen ist. Wenn man die Gehirnentwicklung einfach als die Entfaltung eines genetischen „Plans“ sieht, wird die Wiederherstellung von Funktionen nach frühen Gehirnschädigungen auf spezialisierte Plastizitäts-Mechanismen zurückgeführt, die nur in solchen Fällen aktiviert werden. Tatsächlich sollte Plastizität aber eher als ein integraler Bestandteil der Entwicklung betrachtet werden. Wie jeder Aspekt der biologischen Entwicklung beinhaltet auch die Gehirnentwicklung einen Prozess zunehmender Spezialisierung (oder „Beschränkung des Schicksals“) in dem Sinn, dass Gewebe oder Zellen im Verlauf des Prozesses in ihrer Morphologie oder Funktionsweise spezialisierter werden. Plastizität repräsentiert den Zustand, in dem noch keine Spezialisierung auf irgend einem Niveau erreicht wurde. Zum Beispiel ist es denkbar, dass sich ein Gewebeteil des zerebralen Kortex zum Zeitpunkt der Beschädigung einer Nachbarregion noch nicht auf die Verarbeitung einer bestimmten Kategorie von Informationen spezialisiert hat. Dieselben Entwicklungsmechanismen, die die Spezialisierung auf eine bestimmte Verarbeitungsart sichergestellt hätten, können nun dafür sorgen, dass das Gewebe die Verarbeitungsart übernimmt, die normalerweise von dem nun beschädigten benachbarten Gewebe ausgeführt würde. Daher spiegeln abnormale Gehirnspezialisierungsmuster vielleicht in vielen Fällen das Wirken normaler Entwicklungsprozesse infolge von früheren Abweichungen vom Normalfall wider. Die Identifikation der Mechanismen, die vor allem der postnatalen Spezialisierung zu Grunde liegen, und ihr Verständnis bleibt auch in Zukunft die größte Herausforderung der kognitiven entwicklungsorientierten Neurowissenschaft.

3 Methoden

Das wiedergewonnene Interesse an der Herstellung einer Beziehung zwischen Gehirnentwicklung und kognitiver Veränderung ist teilweise auf Fortschritte in der Methodologie zurückzuführen, die die Generierung und Testung von Hypothesen einfacher machen als früher (siehe Nelson & Bloom, 1997). Einige dieser neueren Forschungsinstrumente betreffen bildgebende Verfahren für das Gehirn – die Erzeugung von „funktionalen“ Karten der Gehirnaktivität auf der Basis von Veränderungen im zerebralen Stoffwechsel, im Blutfluss oder in der elektrischen Aktivität. Einige dieser bildgebenden Verfahren wie die Positronen-Emissions-Tomografie (PET) sind auf Grund ihrer invasiven Natur (sie erfordern die intravenöse Injektion von radioaktiv markierten Substanzen) und ihrer relativ groben zeitlichen Auflösung (ungefähr im Minutenbereich) nur von begrenztem Nutzen für die Untersuchung von Übergängen in der Verhaltensentwicklung bei gesunden Säuglingen und Kindern. Zwei bildgebende Verfahren, die gegenwärtig zur Untersuchung der Entwicklung bei normalen Kindern

eingesetzt werden, sind die ereigniskorrelierten Potenziale (EKP) und die funktionale Magnetresonanztomografie (fMRT).

EKPs messen die elektrische Aktivität, die durch das synchrone Feuern von Neuronengruppen erzeugt wird, mithilfe sensibler Elektroden, die auf der Schädeldecke angebracht werden. Derartige Aufnahmen können entweder die spontanen natürlichen Gehirnrhythmen (Elektroenzephalogramme, EEG) oder die durch Darbietung eines Stimulus erzeugte elektrische Aktivität (EKP) abbilden. Normalerweise wird das EKP über viele Durchgänge hinweg gemittelt und ergibt somit die spontanen natürlichen Rhythmen des Gehirns, die von der auf diese Weise herausgemittelten Stimuluspräsentation unabhängig sind. Bei einer hohen Dichte von Elektroden auf der Schädeldecke können Algorithmen angewendet werden, die für das jeweilige elektrische Aktivitätsmuster an der Schädeloberfläche die Position und Orientierung der elektrischen Aktivitätsquellen im Gehirn (Dipole) erschließen.

fMRT ermöglicht eine noninvasive Messung des zerebralen Blutflusses (Kwong et al., 1992) mit der Aussicht auf räumliche Auflösung im Millimeter- und zeitliche Auflösung im Sekundenbereich. Obwohl diese Technik bereits bei Kindern angewandt wurde (Casey et al., 1997), ist ihr Nutzen für Kinder unter vier oder fünf Jahren auf Grund der beunruhigenden Lautstärke und Vibration sowie der gegenwärtig noch nicht bekannten Effekte starker magnetischer Felder auf das sich entwickelnde Gehirn unklar.

Die psychobiologische Entwicklungsforschung an Tieren hat stark zu unserem Verständnis der Beziehung zwischen Gehirn und Verhalten beigetragen. Neueste molekulargenetische Verfahren machen es nun möglich, bestimmte Gene aus dem Genom eines Tieres auszuschalten und die Effekte dieser Manipulation auf die nachfolgende Entwicklung zu erforschen. Ein Beispiel für diesen Ansatz ist die Zerstörung des Gens für die Alpha-Calcium-/Calmodulin-abhängige Kinase II (CaM-Kinase II), das Ratten zur Lösung bestimmter Lernaufgaben unfähig macht (Silva, Paylor, Wehner & Tonegawa, 1992; Silva, Stevens, Tonegawa & Wang, 1992). Diese Methode kann neue Perspektiven für die Analyse der genetischen Beiträge zu kognitiven und perzeptuellen Veränderungen bei Tieren eröffnen. Allerdings sollte man dabei beachten, dass die Läsion eines einzelnen Gens im Verlauf der Entwicklung wahrscheinlich eine Kaskade von Effekten nach sich zieht, die durch anomale oder fehlende Interaktionen mit anderen Genen zu Stande kommt, und dass die Interpretation demzufolge komplexer sein könnte, als es zunächst scheint.

Ein weiterer nützlicher Ansatz zur Verbindung von Gehirnentwicklung und Verhalten ist die Marker-Aufgabe. Diese Methode arbeitet mit spezifischen Verhaltensaufgaben, die durch neurophysiologische, neuropsychologische oder bild-

gebende Verfahren mit einer Gehirnregion oder einer Leitungsbahn bei erwachsenen Primaten und Menschen in Verbindung gebracht wurden. Anhand der Untersuchung von Babys oder Kindern verschiedener Altersstufen mit Varianten dieser Aufgabe lassen sich Erfolg oder Misserfolg jedes Einzelnen als Hinweis auf die funktionale Entwicklung der relevanten Gehirnregionen verwenden. Im weiteren Verlauf dieses Kapitels werden verschiedene Forschungsrichtungen diskutiert, die die Marker-Aufgabe illustrieren.

Schließlich bietet auch die neuerliche Entwicklung konnektionistischer neuronaler Netzwerkmodelle die Möglichkeit, die Konsequenzen von entwicklungsbedingten Veränderungen in der Neuroanatomie und Neurochemie des Gehirns auf die Informationsverarbeitung festzustellen. So konnten zum Beispiel O'Reilly und Johnson (1994) zeigen, wie der Mikroschaltkreis einer Region im Vorderhirn von Wirbeltieren zu bestimmten selbst-terminierenden sensiblen Periodeneffekten führen kann. Derartige Modelle sind vielversprechend als Verbindungsglied zwischen der beobachteten Entwicklung auf neuronalem Niveau und Verhaltensänderungen in der Kindheit.

4 Entstehung eines Gehirns

Man kann die Gehirnentwicklung einteilen in die Entwicklung, die vor der Geburt, d. h. pränatal, vonstatten geht und die Entwicklung, die nach der Geburt, also postnatal, stattfindet. Obwohl sich einige gleichartige Entwicklungsprozesse über den prä- und postnatalen Zeitraum hinweg verfolgen lassen, besteht in der postnatalen Entwicklung mehr Raum für Einflüsse der Welt außerhalb des Babys. Eine auffallende Eigenschaft der menschlichen Gehirnentwicklung ist die vergleichsweise lange Phase der postnatalen Entwicklung und somit das gesteigerte Ausmaß, in dem die späteren Stufen der Gehirnentwicklung von der Umwelt des Kindes beeinflusst werden können. Ein gewisses Ausmaß an Plastizität erhält sich bis ins Erwachsenenalter, geht aber wahrscheinlich mit zunehmendem Alter zurück.

4.1 Pränatale Gehirnentwicklung

Die bedeutenden Stufen der pränatalen Gehirnentwicklung beim Menschen entsprechen weitgehend denen bei anderen Säugetieren. Kurz nach der Befruchtung durchläuft die befruchtete Zelle einen rapiden Zellteilungsprozess, der in einer als Blastozyste bezeichneten und Weintrauben ähnelnden Ansammlung von proliferierenden Zellen endet. Innerhalb weniger Tage differenziert sich die Blastozyste zu einer dreilagigen Struktur aus, wobei sich jede Schicht anschließend zu einem bedeutenden Teil des Körpers ausdifferenziert. Die äußere

Schicht, das Ektoderm, bildet die Hautoberfläche und das Nervensystem einschließlich der Augen. Das Nervensystem setzt seine Entwicklung mit einem Prozess fort, der als „Neurolation“ bekannt ist. Ein Teil des Ektoderms beginnt sich einzufalten und einen hohlen Zylinder zu bilden, der als Neuralrohr bezeichnet wird.

Das Neuralrohr differenziert sich auf drei Dimensionen aus: Länge, Umfang und Radius. Die Längendimension erzeugt die wichtigsten Unterteilungen des zentralen Nervensystems mit dem Vorder- und Mittelhirn am einen und dem Rückenmark am anderen Ende. Das Ende, das später zum Rückenmark wird, teilt sich in eine Reihe von sich wiederholenden Einheiten oder Segmenten, während sich das vordere Ende des Neuralrohrs anders organisiert und eine Reihe von Ausbeulungen und Windungen ausbildet. Fünf Wochen nach der Befruchtung lassen sich diese Ausbeulungen als Vorformen für Hauptkomponenten des Säugetiergehirns identifizieren. Innerhalb dieser Ausbeulungen entstehen Zellen, wandern von einem Platz zu einem anderen und entwickeln sich in bestimmte Typen. Die überwiegende Mehrheit der Zellen, aus denen das Gehirn später besteht, werden in den so genannten proliferativen Zonen gebildet. Diese Zonen befinden sich dicht beim Hohlraum des Neuralrohres (aus dem nachfolgend die Gehirnventrikel werden).

Die Zellteilung innerhalb der proliferativen Zone produziert Klone, eine Zellgruppe, die durch die Teilung einer einzelnen Vorläuferzelle zu Stande kommt. Neuroblasten produzieren Neurone, und Glioblasten produzieren Gliazellen. Obwohl man Gliazellen keine wichtige Rolle bei der Informationsverarbeitung im Gehirn zuschreibt, sind sie wichtig für eine Vielzahl unterstützender Gehirnfunktionen. Jede Neuroblaste bringt eine genau definierte und begrenzte Anzahl von Neuronen hervor. In manchen Fällen erzeugen bestimmte Neuroblasten auch bestimmte Typen von Neuronen, in anderen Fällen stellt die distinktive Morphologie des Neurons ein Produkt aus seinen Interaktionen im Entwicklungsverlauf dar (z. B. Marin-Padilla, 1990). Nach ihrer Entstehung verlassen junge Neurone die proliferative Zone und wandern zu der Region, in der sie im fertig ausgereiften Gehirn zum Einsatz kommen werden. Es lassen sich zwei Migrationsarten während der Gehirnentwicklung beobachten. Die erste und häufiger vorkommende Art ist die *passive Zellverschiebung*. Diese tritt auf, wenn bereits bestehende Zellen durch später entstandene Zellen weiter von der proliferativen Zone weggeschoben werden. Diese Art der Migration führt zu einem räumlichen Gradienten von außen nach innen, in dem die ältesten Zellen in Richtung Gehirnoberfläche und die zuletzt produzierten Zellen ins Innere geschoben werden. Passive Migration führt zur Entstehung von Gehirnstrukturen wie dem Thalamus, dem Gyrus dentatus des Hippocampus und vielen Regionen des Hirnstammes. Die zweite Migrationsart ist aktiver und besteht darin, dass sich junge Zellen an früher erzeugten Zellen vorbeibewegen und einen

Gradienten von innen nach außen erzeugen. Dieses Muster findet sich im zerebralen Kortex und in einigen subkortikalen Regionen, die eine laminare (in parallele Schichten aufgeteilte) Struktur haben.

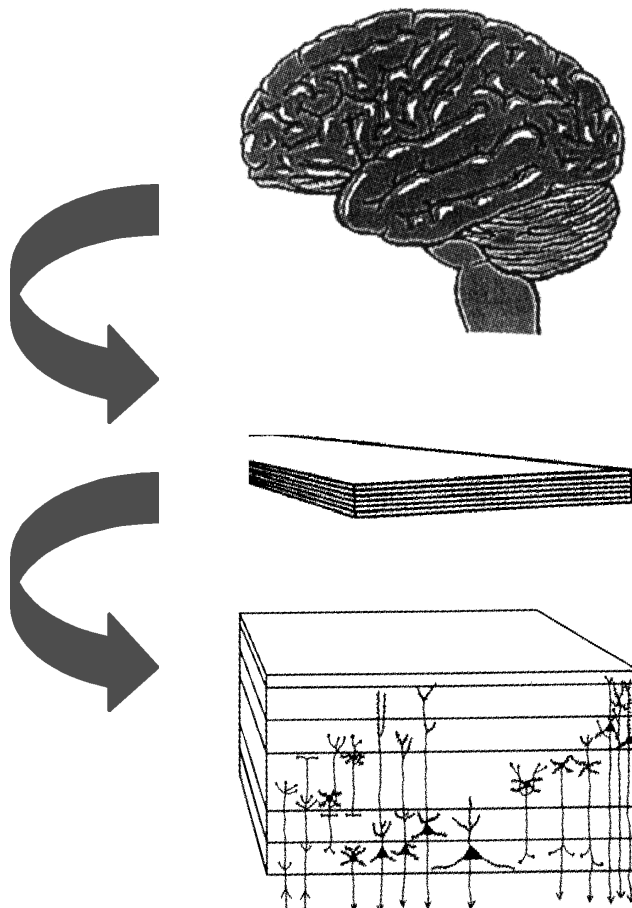


Abbildung 1:

Ein vereinfachtes schematisches Diagramm, über das illustriert werden soll, dass der zerebrale Kortex trotz seiner gewölbten Oberfläche (oberes Bild) als dünne Platte zu sehen ist, die sich aus sechs Niveaus (layers) zusammensetzt (unteres Bild). Die Wölbungen des Kortex resultieren daraus, dass Wachstumsvorgänge mit dem restringierten Platzangebot innerhalb des Schädels konfligieren.

Die pränatale Entwicklung des zerebralen Kortex, der Gehirnregion, die an vielen kognitiven, perzeptuellen und motorischen Funktionen beteiligt ist, ist ziemlich ausführlich untersucht worden. Rakic (1988) hat ein Modell radialer Einheiten vorgeschlagen, bei dem die laminare Organisation des zerebralen Kortex (siehe Abbildung 1) dadurch bestimmt wird, dass jede kortikale Neuroblaste etwa 100 Neurone produziert. Die Nachkommen jeder Neuroblaste wandern entlang der selben radialen Gliafaser, wobei die zuletzt entstandenen an ihren älteren Verwandten vorbeiwandern. Eine radiale Gliafaser ist ein langer Fort-

satz, der sich vom oberen bis zum unteren Ende des Kortex erstreckt und aus einer Gliazelle entsteht. Diese radialen Gliafasern funktionieren wie ein Kletterseil, das dafür sorgt, dass alle von einer einzelnen Neuroblaste produzierten Zellen zu genau einer radialen Neuronensäule innerhalb des Kortex beitragen. Die von Rakic angenommene Migrationsmethode ist in Abbildung 2 dargestellt.

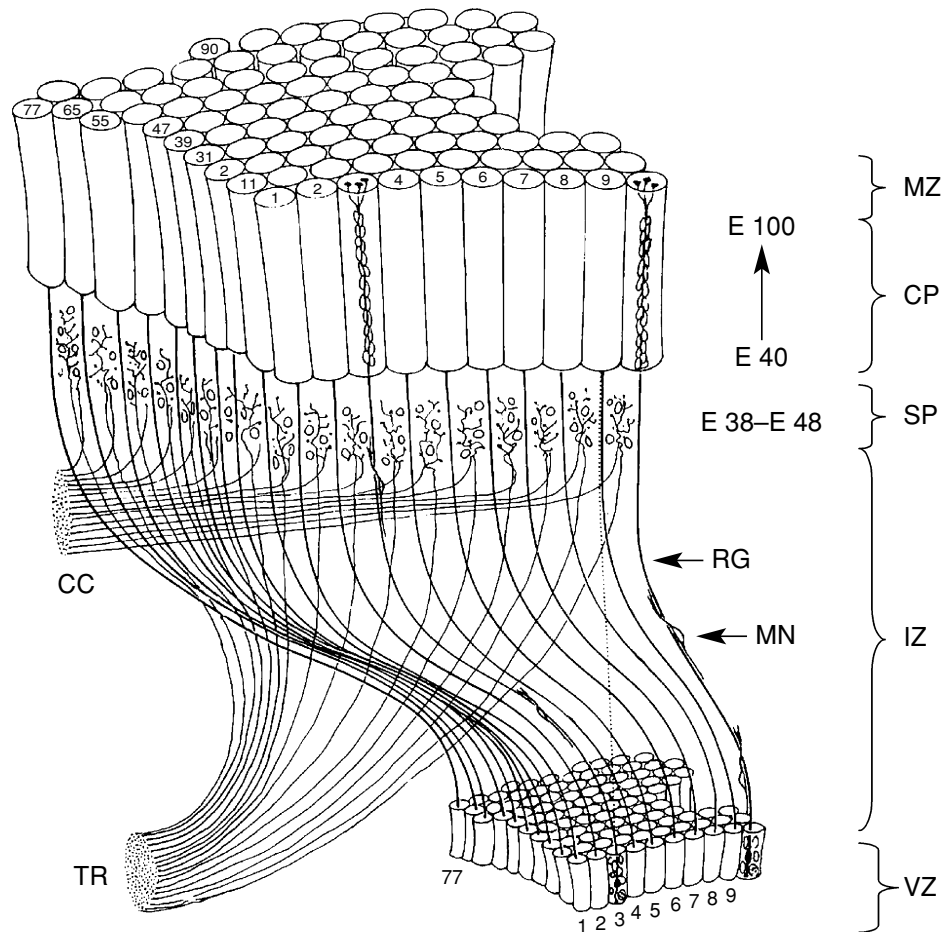


Abbildung 2:

Das radiale Einheitsmodell nach Rakic (1987). Radiale Glia-Fasern reichen von der Ventrikular-Zone (VZ) bis zur Cortikal-Platte (CP). Migranten-Neurone (MN) wandern die radialen Glia-Fasern entlang, um die Cortikal-Platte zu erreichen (leicht modifiziert dargestellt nach „Neurobiology of Neocortex“ by P. Rakic und W. Singer (Eds.)).

Ungefähr zum Zeitpunkt der Geburt befinden sich die meisten Zellen an der Stelle, an der sie im reifen Gehirn sein sollen, und alle bedeutenden Landmarken des Gehirns wie z. B. die wichtigsten Faltungen des zerebralen Kortex sind am richtigen Ort. Das bedeutet allerdings nicht, dass die Gehirnentwicklung abgeschlossen ist. Zudem ist es wichtig zu betonen, dass die pränatale Gehirnentwicklung nicht nur aus der Entfaltung eines starren „genetischen Plans“ besteht (siehe Nelson & Bloom, 1997). Viele architektonische Eigenschaften des

menschlichen Gehirns sind das Ergebnis komplexer Interaktionen auf dem zellulären Niveau, wie z. B. bei der Interaktion zwischen radialen Gliafasern und den Neuronen, die von ihnen gesteuert werden. So können beispielsweise die detaillierten Faltungsmuster des zerebralen Kortex selbst bei eineiigen Zwillingen erheblich voneinander abweichen (Bartley, Jones & Weinberger, 1997).

4.2 Postnatale Gehirnentwicklung

Verschiedene Forschungsstränge weisen darauf hin, dass bei der postnatalen Entwicklung des menschlichen Gehirns substanzielle Veränderungen stattfinden. Auf dem größten Untersuchungslevel zeigt sich, dass sich das Gehirnvolumen zwischen der Geburt und dem Erwachsenenalter vervierfacht. Dieser Zuwachs hat verschiedene Quellen, so z. B. die Bildung ausgeprägterer Faserbündel und die Umhüllung von Nervenfasern mit einer dicken Myelinscheide, die die Leitung elektrischer Signale unterstützt. Aber die vielleicht augenfälligste Manifestation der postnatalen neuronalen Entwicklung, die man mithilfe eines gewöhnlichen Mikroskops betrachten kann, ist der Zuwachs an Größe und Komplexität im Dendritenbaum vieler Neurone. Dieses Phänomen ist in Abbildung 3 dargestellt, die Zeichnungen von Mikroskop-Ansichten des menschlichen visuellen Kortex von der Geburt bis zum Alter von sechs Monaten zeigt. Die Ausdehnung und Reichweite des Dendritenbaums einer Zelle kann dramatisch zunehmen, oft wird er zudem auch spezifischer und spezialisierter. Bei Verwendung von gewöhnlichen Mikroskopen weniger offensichtlich, aber deutlicher mithilfe der Elektronenmikroskopie ist eine entsprechende Zunahme der Dichte von Synapsen (die funktionalen Kontakte zwischen Neuronen).

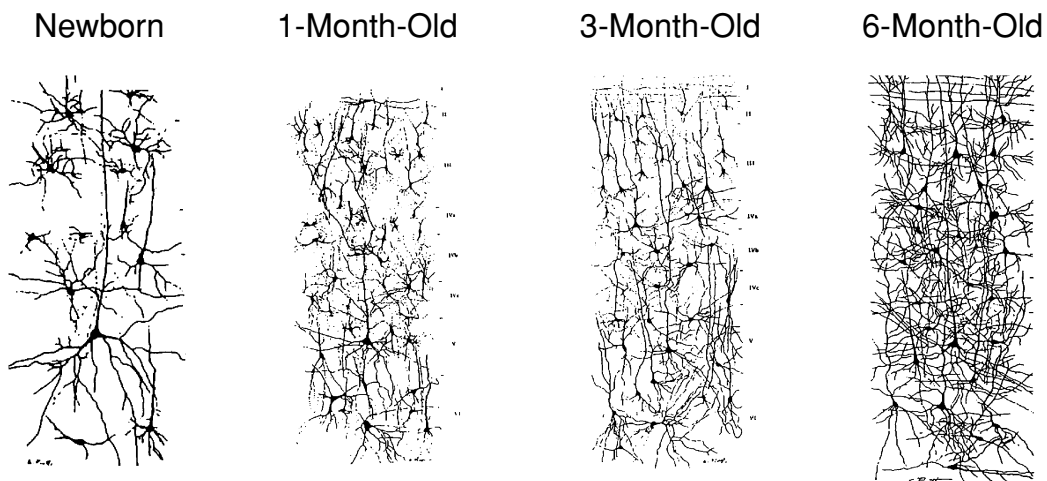


Abbildung 3:

Zeichnungen der zellulären Struktur des menschlichen visuellen Kortex zu unterschiedlichen Entwicklungszeitpunkten.

Huttenlocher (1990) und Kollegen berichteten eine ständige Zunahme der synaptischen Dichte in verschiedenen Regionen des menschlichen zerebralen Kortex. Zum Beispiel beginnt die Generierung von Synapsen (Synaptogenese) in Teilen des visuellen Kortex ungefähr zum Zeitpunkt der Geburt und erreicht gegen Ende des ersten Lebensjahres mit 150 % des Erwachsenenenniveaus ihren Höhepunkt. Im frontalen Kortex (dem vorderen Teil des Kortex, der von den meisten Forschern als kritisch für viele höhere kognitive Funktionen betrachtet wird) findet sich der Höhepunkt der synaptischen Dichte erst später, im Alter von ca. 24 Monaten (aber siehe Goldman-Rakic; Bourgeois & Rakic, 1997). Obwohl es Variationen im Zeitplan gibt, beginnt die Synaptogenese in allen untersuchten Kortexregionen ungefähr mit der Geburt und steigt auf ein Niveau an, das bei Erwachsenen beobachtete weit überschreitet.

Überraschenderweise werden bei der Entwicklung von Nervenzellen und ihren Verbindungen im Gehirn im Allgemeinen regressive Ereignisse beobachtet. Zum Beispiel beginnt die mittlere synaptische Dichte pro Neuron im primären visuellen Kortex am Ende des ersten Lebensjahres abzunehmen (z. B. Huttenlocher, 1990). Beim Menschen scheinen die meisten kortikalen Regionen und Bahnen dieses „Auf und Ab“ der synaptischen Dichte zu durchlaufen, wobei sich die Dichte in unterschiedlichen Altersbereichen der späteren Kindheit auf Erwachsenenenniveau stabilisiert. Diese postnatale Entwicklungssequenz des Anstiegs und Abfalls lässt sich auch in anderen gehirnphysiologischen und -anatomischen Maßen beobachten. So kann man zum Beispiel mit PET-Studien bei Kindern die Glucoseaufnahme verschiedener Gehirnregionen messen. Die Aufnahme von Glucose ist in den Gehirnregionen notwendig, die gerade aktiv sind, und weil Glucose vom Blut transportiert wird, ist sie gleichzeitig ein Maß für den Blutfluss. Mit dieser Methode beobachteten Chugani, Phelps und Mazziotta (1987) am Ende des ersten Lebensjahres innerhalb einzelner Gehirnregionen und über verschiedene Gehirnregionen hinweg eine erwachsenenähnliche Verteilung der Gehirnaktivität im Ruhezustand. Die Gesamtmenge der aufgenommenen Glukose erreicht in der frühen Kindheit allerdings eine Spitze, die viel höher ist als die bei Erwachsenen beobachtete Menge. Die Glukosemenge fällt für einige kortikale Regionen ab dem Alter von etwa 9 Jahren wieder auf das Erwachsenenenniveau ab. In welchem Ausmaß diese Veränderungen mit Veränderungen in der synaptischen Dichte zusammenhängen, ist Thema weiterer Untersuchungen.

5 Differenzierung des zerebralen Kortex

Eine umstrittene Frage in der entwicklungsorientierten Neurowissenschaft ist, in welchem Ausmaß sich die Differenzierung des zerebralen Kortex in Bereiche oder Regionen mit bestimmten kognitiven, perzeptuellen oder motorischen

Funktionen durch postnatale Interaktionen mit der Außenwelt formen lässt. Diese Streitfrage betrifft die Debatte in der kognitiven Entwicklungsforschung, ob Babys bereits mit domänenspezifischen Modulen für bestimmte kognitive Funktionen wie Sprache geboren werden oder ob die Bildung solcher Module ein erfahrungsabhängiger Prozess ist (siehe Elman et al., 1996; Karmiloff-Smith, 1992; Lutz & Sternberg, 1999). Brodmann (1912) legte als einer der ersten ein Schema für die Aufteilung des Kortex in strukturelle Bereiche vor, von denen angenommen wurde, dass sie verschiedene funktionale Eigenschaften besitzen. Ein Jahrhundert neuropsychologischer Forschung hat uns gelehrt, dass die Mehrheit der normalen Erwachsenen vergleichbare Funktionen in ungefähr den gleichen Kortexregionen besitzt, aber man kann daraus nicht notwendigerweise schließen, dass dieses Differenzierungsmuster intrinsisch vorsezifiziert (prewired) ist, weil die meisten Menschen sehr ähnliche prä- und postnatale Umgebungen gemeinsam haben. In der entwicklungsorientierten Neurobiologie hat man sich in dieser Frage vor allem auf die relative Wichtigkeit neuronaler Aktivität für die kortikale Differenzierung im Gegensatz zur intrinsischen molekularen und genetischen Spezifikation kortikaler Regionen konzentriert. Rakic (1988) stützt die Bedeutung letzterer Prozesse mit seiner Behauptung, dass die Differenzierung des Kortex in verschiedene Bereiche auf einer Protokarte (protomap) beruht. Die angenommene Protokarte beinhaltet entweder eine Vorsezifikation der proliferativen Zone oder intrinsische molekulare Marker, die die Aufteilung des Kortex in bestimmte Regionen lenken. Ein solcher Mechanismus könnte die bereits erwähnte Bahn aus radialen Gliafasern von der proliferativen Zone zum Kortex sein. Dieser Sichtweise zufolge ist die Differenzierung des Kortex auf die Entfaltung eines genetischen Plans zurückzuführen, der durch die molekularen Marker umgesetzt wird. Die alternative Sichtweise, die unter anderem von O'Leary (1989) vorangetrieben wurde, besteht darin, dass genetische und molekulare Faktoren einen zu Beginn undifferenzierten Protokortex bilden, der aber nachfolgend auf Grund der Aktivität innerhalb neuronaler Schaltkreise in spezialisierte Bereiche aufgeteilt wird. Diese Aktivität innerhalb neuronaler Schaltkreise könnte entweder durch Input aus der Außenwelt, durch intrinsische, spontane Entladungsmuster in sensorischen Organen oder subkortikalen Strukturen, die in den Kortex münden, oder durch Aktivität im Kortex selbst entstehen (z. B. Katz & Shatz, 1996).

Obwohl die neurobiologische Evidenz komplex ist, spricht sie tendenziell eher für die Wichtigkeit aktivitätsabhängiger Prozesse (siehe Reviews von Elman et al., 1996; Johnson, 1997, 1998). Abgesehen von einigen Ausnahmen erscheint es wahrscheinlich, dass aktivitätsabhängige Prozesse zur Differenzierung von funktionalen Bereichen im Kortex beitragen, und zwar insbesondere bei solchen Bereichen, die an höheren kognitiven Funktionen beteiligt sind. In der pränatalen Phase könnte diese Aktivität hauptsächlich durch einen spontanen intrinsischen Prozess ausgelöst werden, während sie postnatal wahrscheinlich auch durch sen-