

Ein Imprint von Pearson Education
München • Boston • San Francisco • Harlow, England
Don Mills, Ontario • Sydney • Mexico City
Madrid • Amsterdam

Die Struktur des Nervensystems

3

3.1 Grundlegende Merkmale des Nervensystems	78
Überblick	80
Die Meninges	82
Das Ventrikelsystem und die Produktion des Liquor cerebrospinalis	83
3.2 Das Zentralnervensystem	86
Entwicklung des Zentralnervensystems	86
Das Vorderhirn	93
Das Mittelhirn	103
Das Nachhirn	105
Das Rückenmark	106
3.3 Das periphere Nervensystem	108
Rückenmarksnerven	108
Hirnnerven	109
Das vegetative Nervensystem	109

Ü B E R B L I C K



Ryan B., ein Erstsemestler im College, litt seit seiner Kindheit an gelegentlichen epileptischen Anfällen. Er hatte jahrelang Medikamente eingenommen, aber letztlich war die Medikation nicht hilfreich – die Anfallshäufigkeit nahm zu. Sein Neurologe erhöhte die Dosierung, aber die Anfälle wurden nicht seltener und zudem erschwerte es das Medikament Ryan sehr, sich seinem Studium zu widmen. Er musste befürchten, vom College relegiert zu werden.

Er vereinbarte mit seinem Neurologen einen Termin und bat um ein anderes Medikament mit einer besseren Wirkung und ohne unerwünschte Nebenwirkung hinsichtlich seiner Konzentrationsfähigkeit. »Nein«, sagte der Neurologe, »ich verschreibe Ihnen bereits das derzeit beste Medikament. Aber ich werde Sie an Dr. L. überweisen, einen Neurochirurgen von der medizinischen Hochschule. Ich glaube, Sie sind für die Chirurgie von Anfallsleiden ein guter Kandidat.«

Ryan hatte eine vokale Epilepsie. Die Krankheit wurde durch eine umschriebene Hirnregion verursacht, die vernarbtes Gewebe enthielt. Diese Region irritiert periodisch die umgebenden Hirnabschnitte und löst epileptische Anfälle aus – ein heftiges, anhaltendes Feuern cerebraler Neurone mit Auswirkungen wie eine kognitive Abschaltung und unkontrollierte Bewegungen. Der epileptische Fokus von Ryan entstand wahrscheinlich im Ergebnis einer Hirnschädigung im Zusammenhang mit seiner Geburt. Dr. L. forderte einige Tests an, die anzeigten, dass sich der Fokus in der linken Hirnhälfte befand, im medialen Temporallappen.

Ryan war überrascht zu erfahren, dass er während der Operation bei Bewusstsein bleiben würde. Man würde ihn bitten, Informationen zu geben, die der Chirurg benötigte, um genau diejenige Hirnregion zu entfernen, die den epileptischen Fokus enthielt. Wie Sie sicher vermuten, war er sehr nervös, als er in den OP-Saal gerollt wurde, aber nachdem ihm der Anästhesist etwas durch eine Venenkanüle

injizierte, entspannte sich Ryan und dachte sich: »Das wird wohl nicht allzu schlimm.«

Dr. L. markierte etwas auf dem Skalp, der zuvor rasiert worden war, und machte ein paar Injektionen zur Lokalanästhesie. Dann schnitt er den Skalp auf und injizierte wiederum etwas vom Anästhetikum. Schließlich nahm er einen Bohrer und eine Säge, um ein Stück des Schädels zu entfernen. Dann durchschnitt er die dicke Membran, die das Gehirn umhüllt, faltete sie ein und legte so die Oberfläche des Gehirns frei.

Beim Entfernen eines epileptischen Fokus besteht das Ziel des Chirurgen darin, das abnorme Gewebe vollständig wegzuschneiden und Gehirngewebe, das wichtige Funktionen ausführt, wie z.B. Sprachverstehen und Sprachproduktion, unversehrt zu belassen. Deshalb begann Dr. L., bestimmte Abschnitte des Gehirns zu stimulieren, um herauszufinden, welche Teile er mit Sicherheit entfernen kann. Die Stimulation erfolgte über eine Metallsonde auf Ryans Hirnoberfläche. Der Arzt trat ein Pedal, woraufhin ein schwacher elektrischer Strom floss. Die Elektrostimulation unterbricht das Feuermuster der Neurone im Umfeld der Sonde, weshalb sie ihre normale Funktion nicht ausführen kann. Dr. L. fand nun, dass die Stimulation bestimmter Abschnitte des Temporallappens Ryans Fähigkeit, gesprochene Mitteilungen zu verstehen, unterband. Beim Entfernen der Hirnmasse mit dem Fokus achtete er deshalb sorgfältig darauf, diesen Hirnbereich nicht zu beschädigen.

Die Operation war erfolgreich. Ryan nahm weiterhin sein Medikament, allerdings in weit geringerer Dosierung. Die Anfälle blieben aus und es gelang ihm viel leichter, sich im Unterricht zu konzentrieren. Ich traf Ryan einige Zeit später, als er an einem meiner Kurse teilnahm. Eines Tages beschrieb ich den Studenten die Chirurgie von Anfallsleiden und nach dem Unterricht kam er zu mir und berichtete mir über seine persönlichen Erfahrungen. Er erhielt in seiner Klasse den dritthöchsten Grad.



Das Ziel neurowissenschaftlicher Forschung besteht darin, die Arbeitsweise des Gehirns zu verstehen. Ein Verständnis der Ergebnisse dieser Forschung setzt ihre Vertrautheit mit der Grundstruktur des Nervensystems voraus. Ich werde die Anzahl der in diesem Kapitel eingeführten Termini minimal halten (aber Sie werden sehen, dass dieses Minimum noch eine große Zahl ist).

3.1 Grundlegende Merkmale des Nervensystems

3.1

Bevor ich das Nervensystem beschreibe, möchte ich die Termini erläutern, die zu seiner Beschreibung genutzt werden. Die Grobanatomie des Gehirns wurde schon vor langer Zeit beschrieben und alles, was man ohne Hilfe eines Mikroskops sehen konnte, erhielt einen Namen. Die alten Anatomen benannten die meis-

ten Hirnstrukturen nach ihrer äußeren Ähnlichkeit mit wohlbekannten Gegenständen: Amygdala oder »Mandelkern«; Hippocampus oder »Sehpfädchen«; Genu oder »Knie«; Cortex oder »Rinde«; Pons, oder »Brücke«; Uncus oder »Haken«, um Ihnen nur ein paar Beispiele zu geben. Ich werde die Namen der anatomischen Termini immer dann übersetzen, wenn ich sie erstmalig einführe, weil die Übersetzung der Termini diese leichter ins Gedächtnis einprägt, beispielsweise wenn man weiß, dass *Cortex* »Borke, Rinde« (wie Baumrinde) bedeutet, ist das sehr hilfreich, sich daran zu erinnern, dass der Cortex die äußere Schicht des Gehirns ist.

Wenn man die Merkmale einer so komplexen Struktur wie das Gehirn beschreibt, braucht man Richtungsbezeichnungen. Richtungen im Nervensystem gibt man normalerweise relativ zur **Neuraxis** an. Die Neuraxis ist eine gedachte Linie entlang des Rückenmarks hinauf bis zur Vorderseite des Gehirns. Zur Vereinfachung betrachten wir ein Tier mit gerader Neuraxis. Abbildung 3.1 zeigt einen Alligator und zwei Menschen. Der Alligator ist in seiner Längsgestalt gezeigt, wir können eine gerade Linie ziehen, die zwischen seinen Augen beginnt und durch das Zentrum seines Rückenmarks herabläuft (vgl. **Abbildung 3.1**). Das frontale Ende liegt **anterior**, der Schwanz ist **posterior**. Die Namen **rostral** (zum Schnabel bzw. zur Schnauze) und **caudal** (schwanzwärts) sind auch gebräuchlich, besonders beim Gehirn. Die oberen Punkte des Kopfes und des Rückens sind Teile der **dorsalen** Oberfläche; die **ventrale** Oberfläche ist dem Boden zugewandt. (*Dorsum* heißt »Rücken« und *Ventrum* heißt »Bauch«.) Diese Richtungsbezeichnungen sind auf den Menschen mit Komplizierung anzuwenden, denn durch unsere aufrechte Haltung ist unsere Neuraxis abgelenkt, sodass der obere Punkt des Kopfes rechtwinklig zum Rücken steht. (Sie werden auch auf die Termini *superior* und *inferior* stoßen, bezieht man sich auf das Gehirn meint superior »oben« und inferior »unten«;) z.B. liegen die Colliculi superiores über den Colliculi inferiores.) Die frontale Ansicht sowohl vom Alligator aber auch des Menschen verdeutlicht die Bezeichnungen **lateral** und **medial**: hin zur Seite bzw. hin zur Mittellinie (vgl. **Abbildung 3.1**).

Zwei weitere nützliche Termini sind *ipsilateral* und *contralateral*. **Ipsilateral** bezieht sich auf Strukturen der gleichen Körperseite. Sagt man, der Bulbus olfactorius sendet Axone zur ipsilateralen Hemisphäre, so meint man damit, dass der linke Bulbus olfactorius Axone zur linken Hemisphäre und der rechte Bulbus olfactorius zur rechten Hemisphäre entsendet. **Contralateral**

bezieht sich auf die Strukturen auf der entgegengesetzten Körperseite. Sagt man, dass eine bestimmte Region des linken cerebralen Cortex Bewegungen der kontralateralen Hand steuert, so meint man diejenige Region, die die Bewegungen der rechten Hand steuert.

Um zu sehen, was sich im Nervensystem alles befindet, werden wir es aufschneiden; damit wir das Gesehene auch eindeutig mitteilen können, werden wir die Schnitte nach einem Standard ausführen. Das Nervensystem kann in drei Ebenen geschnitten werden:

1. Transversale Schnitte, wie bei einer Salami, liefern uns **Querschnitte** (die man auch als **Frontalschnitte** bezeichnet, wenn man sich auf das Gehirn bezieht).

Neuraxis | Eine gedachte Linie, die durch das Zentrum der Längserstreckung des Zentralnervensystems gezogen wird; vom unteren Ende des Rückenmarks bis zur Front des Vorderhirns.

Anterior | Beim Zentralnervensystem in der Nähe oder in Richtung des Kopfes befindlich.

Posterior | Beim Zentralnervensystem in der Nähe oder in Richtung des Schwanzes befindlich.

Rostral | »Schnabel- bzw. schnauzenwärts«; im ZNS entlang der Neuraxis in Richtung der Front des Gesichtes.

Caudal | Im ZNS entlang der Neuraxis weg von der Front des Gesichtes.

Dorsal | »Rückwärts«; im ZNS in einer zur Neuraxis rechtwinklig verlaufenden Richtung zum oberen Punkt des Kopfes oder zum Rücken.

Ventral | »Bauchwärts«; im ZNS in einer Richtung rechtwinklig zur Schädelbasis oder der frontalen Oberfläche des Körpers verlaufend.

Lateral | In seitlicher Körperrichtung, weg von der Mitte.

Medial | Auf die Mitte des Körpers zu, weg von der Seite.

Ipsilateral | Auf derselben Körperseite gelegen.

Contralateral | Auf der entgegengesetzten Körperseite gelegen.

Querschnitt | Im ZNS ein Schnitt im rechten Winkel zur Neuraxis.

Frontalschnitt | Ein Schnitt durch das Gehirn, parallel zum Gesicht.

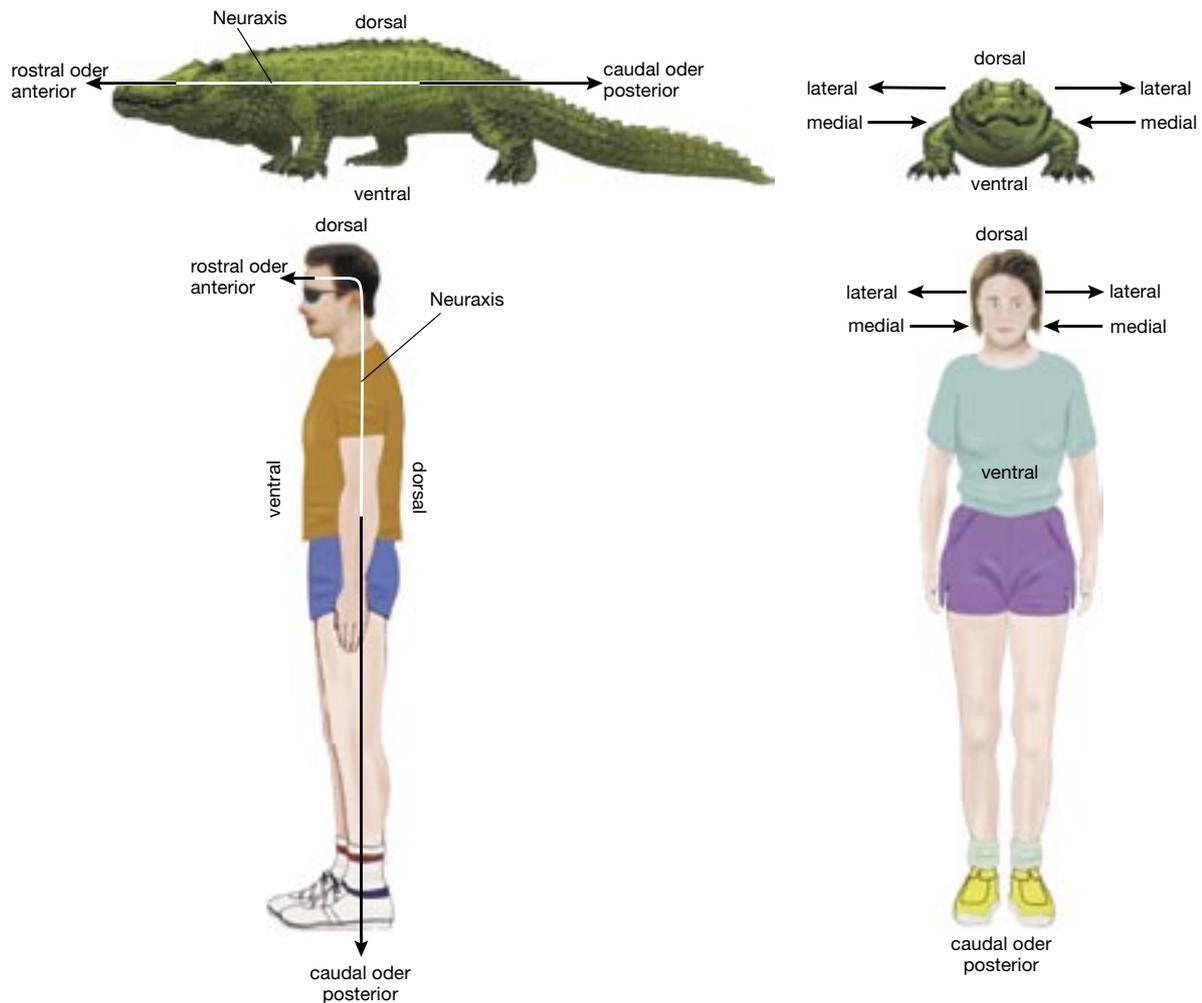


Abbildung 3.1: Seitliche und frontale Ansicht eines Alligators und von Menschen, die die Termini zur Bezeichnung der anatomischen Richtungen veranschaulicht

2. Schnitte parallel zum Erdboden ergeben **Horizontalschnitte**.

3. Rechtwinklig zum Erdboden und parallel zur Neuraxis ausgeführte Schnitte heißen **Sagittalschnitte**. Die mittlere **Sagittalebene** teilt das Gehirn in zwei symmetrische Hälften. Der Sagittalschnitt in Abbildung 3.2 liegt in der mittleren Sagittalebene (auch **Medianschnitt** genannt).

Horizontalschnitt | Ein Schnitt durch das Gehirn, parallel zum Boden.

Sagittalschnitt | Ein Schnitt durch das Gehirn, parallel zur Neuraxis und rechtwinklig zum Boden.

Medianebene | Die Ebene durch die Neuraxis rechtwinklig zum Boden; sie teilt das Gehirn in zwei symmetrische Hälften.

Medianschnitt | Die Ebene durch die Neuraxis im rechten Winkel zum Boden, die das Gehirn in zwei symmetrische Hälften teilt (auch mittlere Sagittalebene).

Beachten Sie, dass wegen unserer aufrechten Haltung Querschnitte des Rückenmarks parallel zum Erdboden liegen (vgl. **Abbildung 3.2**).

3.1.1 Überblick

Gehirn und Rückenmark bilden das *Zentralnervensystem* (ZNS). Die Hirnnerven, Rückenmarksnerven und peripheren Ganglien bilden das *periphere Nervensystem*.

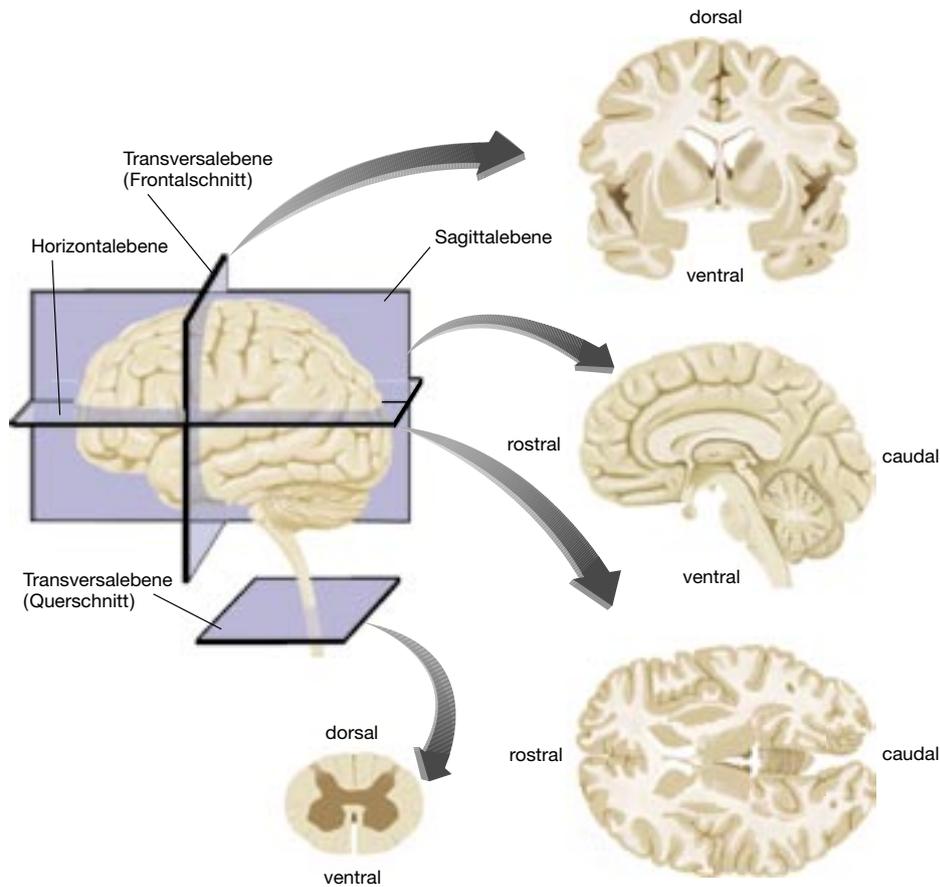


Abbildung 3.2: Schnittebenen im menschlichen ZNS

tem (PNS). Das ZNS ist von Knochen umhüllt: das Gehirn wird vom knöchernen Schädel umhüllt und das Rückenmark befindet sich in der Wirbelsäule (vgl. **Tabelle 3.1**).

Abbildung 3.3 veranschaulicht die Beziehungen des Gehirns und des Rückenmarks zum Übrigen des Körpers. Beachten Sie die unbekanntenen Namen in dieser Abbildung noch nicht; diese Strukturen werden später beschrieben (vgl. **Abbildung 3.3**). Das Gehirn wird aus einer großen Masse von Neuronen, Glia und

anderen Zellen mit unterstützender Funktion gebildet. Es ist das bestgeschützte Organ des Körpers, umhüllt von einem knöchernen Schädel und im Liquor cerebrospinalis schwimmend. Das Gehirn erhält eine reichliche Blutversorgung und wird chemisch durch die Blut-Hirn-Schranke behütet.

Das Gehirn erhält kontinuierlich zirca 20 Prozent des Schlagvolumens des Herzens. Andere Teile des Körpers, die Skelettmuskulatur oder das Verdauungssystem, erhalten in Abhängigkeit von ihren

Tabelle 3.1

Die Hauptabschnitte des Nervensystems

Zentralnervensystem (ZNS)

- Gehirn
- Rückenmark

Peripheres Nervensystem (PNS)

- Nerven
- Periphere Ganglien

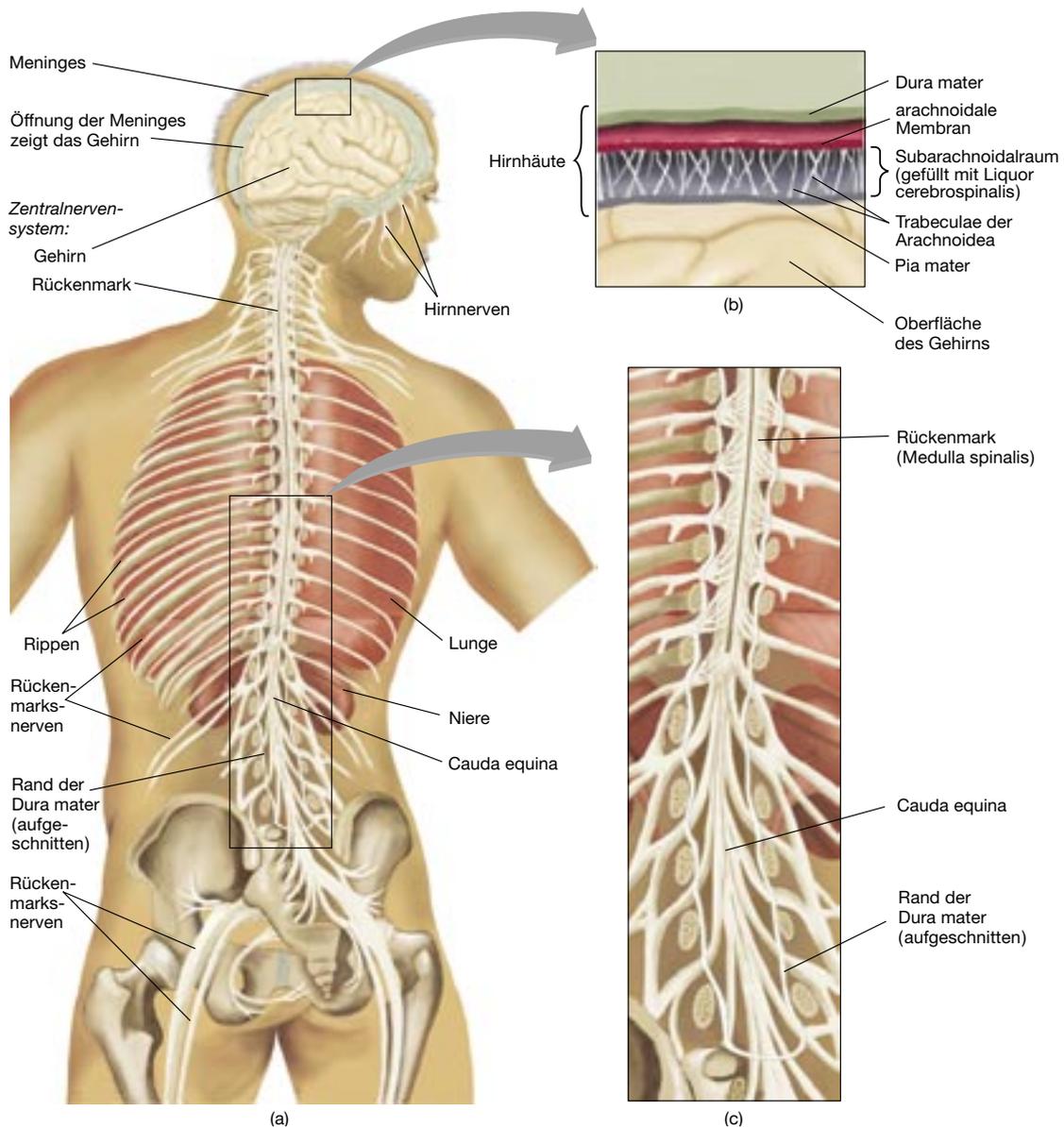


Abbildung 3.3: (a) Die Beziehungen des Nervensystems zum Übrigen des Körpers. (b) Detaillierung der Meninges, die das Zentralnervensystem umhüllen. (c) Eine genauere Sicht auf den unteren Teil des Rückenmarks und Cauda equina.

Bedürfnissen variierende Blutmengen. Das Gehirn aber bekommt stets seinen Anteil. Das Gehirn kann seine Primärenergie (hauptsächlich Glucose) weder speichern noch kann es ohne Sauerstoff zeitweilig Energie gewinnen, wie das Muskeln können; deshalb ist eine konsistente Blutversorgung wesentlich. Wird der Blutfluss zum Gehirn für eine Sekunde unterbrochen, so ist danach schon der meiste gelöste Sauerstoff verbraucht; eine Unterbrechung von sechs Sekunden bewirkt Bewusstlosigkeit. Bereits nach wenigen Mi-

nuten der Unterbrechung der Blutzufuhr kommt es zu dauerhaften Hirnschäden.

3.1.2 Die Meninges

Das vollständige Nervensystem – Gehirn, Rückenmark, Hirn- und Rückenmarksnerven und periphere Ganglien – ist in Bindegewebe eingehüllt. Die schützenden Scheiden um das Gehirn und Rückenmark

werden als **Meninges** bezeichnet (Singular: Meninx). Die Meninges bestehen aus drei Schichten, wie das **Abbildung 3.3** zeigt. Die äußere Schicht ist dick, fest und flexibel, aber nicht dehnbar; sie heißt **Dura mater**, was »harte Mutter« bedeutet. Die mittlere Schicht der Meninges, die **Arachnoidea** erhielt ihren Namen nach dem spinnwebartigen Erscheinungsbild der Trabekel, die von ihr ausgehen (aus dem Griechischen *arachne* »Spinne«; *trabecula* »Weg«). Die Arachnoidea, weich und schwammig, liegt unterhalb der Dura mater. Die **Pia mater** (»fromme Mutter«) ist eng an das Gehirn und Rückenmark geheftet, folgt jeder Oberflächenkrümmung. Die Blutgefäße des Gehirns und Rückenmarks mit kleiner Oberfläche befinden sich in dieser Schicht. Zwischen der Pia mater und der Arachnoidea liegt der **Subarachnoidalraum**. Dieser Raum ist mit dem **Liquor cerebrospinalis** (i.W. Liquor) angefüllt (vgl. **Abbildung 3.3**).

Das periphere Nervensystem (PNS) wird von zwei Meninges umhüllt. Die mittlere Schicht (Arachnoidea) findet sich nur beim Gehirn und Rückenmark. Außerhalb des Zentralnervensystems fusionieren äußere und innere Lagen (Dura mater und Pia mater) und bilden eine Scheide, die die Hirnnerven und Rückenmarksnerven und die peripheren Ganglien einhüllt.

Die Namensgebung für die Meninges hat einen interessanten Hintergrund. Im zehnten Jahrhundert nutzte der persische Arzt Ali Ibn Abbas den arabischen Term *al umm* zur Bezeichnung der Meninges. Dieser Ausdruck heißt wörtlich »Mutter«, wurde aber für alle windelartigen Materialien verwendet, weil es im Arabischen keinen speziellen Terminus für das Wort *Membran* gibt. Die feste äußere Membran wurde *al umm al djafiya* genannt und die weiche Innere nannte man *al umm al rigiga*. Als man im 11. Jahrhundert die Schriften des Ali Ibn Abbas ins Lateinische übersetzte, gab der Übersetzer, der wahrscheinlich mit der Struktur der Meninges nicht vertraut war, eine wörtliche Übersetzung von *al umm*. Er nannte die Membranen dann »harte Mutter« und »fromme Mutter«, anstatt zutreffendere lateinische Worte zu verwenden.

3.1.3 Das Ventrikelsystem und die Produktion des Liquor cerebrospinalis

Das Gehirn ist sehr weich und gallertartig. Das beträchtliche Gewicht des menschlichen Gehirns, (ungefähr 1400 Gramm) und sein feiner Aufbau bedingen, dass es stoßgeschützt ist. Ein menschliches Gehirn kann nicht mal sein eigenes Gewicht gut ertragen; es

ist schwer, ein Gehirn aus dem Schädel eines kürzlich verstorbenen Menschen herauszunehmen, ohne es zu beschädigen.

Glücklicherweise ist das Gehirn eines lebenden Menschen wohlgeschützt. Es schwimmt in Liquor, der im Subarachnoidalraum enthalten ist. Weil sich das Gehirn vollständig in der Flüssigkeit befindet, reduziert sich sein Nettogewicht auf etwa 80 Gramm; somit wird der Druck auf die Hirnbasis beträchtlich verringert. Liquor reduziert auch Stöße auf das ZNS, die durch plötzliche Kopfbewegungen verursacht werden könnten.

Das Gehirn enthält einige Hohlräume, miteinander verbundene Kammern, die **Ventrikel** heißen. Diese sind mit Liquor gefüllt (vgl. **Abbildung 3.4**). Die größten der Kammern sind die **lateralen Ventrikel**, die mit dem **III. Ventrikel** verbunden sind. Der III. Ventrikel befindet sich an der Mittellinie des Gehirns; seine Wände teilen den umgebenden Hirnbereich in symmetrische Hälften. Eine Brücke aus Nervengewebe, die man *Massa intermedia* nennt, durchkreuzt die Mitte des III. Ventrikels und wird übereinstimmend als Bezugspunkt

Meninges | (Singular: Meninx) Die drei Gewebeschichten, die das Zentralnervensystem umhüllen: die Dura mater, die Arachnoidea und die Pia mater.

Dura mater | Die Äußere der Meninges; fest und flexibel.

Arachnoidea | Die mittlere Lage der Meninges, zwischen der außen gelegenen Dura mater und der innen gelegenen Pia mater befindlich.

Pia mater | Die Oberfläche des Gehirns abdeckende Meninx; dünn.

Subarachnoidalraum | Flüssigkeitsgefüllter Raum zwischen Arachnoidea und Pia mater.

Liquor cerebrospinalis | Eine klare Flüssigkeit, dem Blutplasma ähnlich, die das Ventrikelsystem des Gehirns und den Subarachnoidalraum, der Gehirn und Rückenmark umgibt, ausfüllt.

Ventrikel | Ein Hohlraum im Gehirn, der mit Liquor angefüllt ist.

Lateraler Ventrikel | Einer der zwei Ventrikel, die sich im Zentrum des Telencephalon befinden.

III. Ventrikel | Ventrikel im Zentrum des Diencephalon.

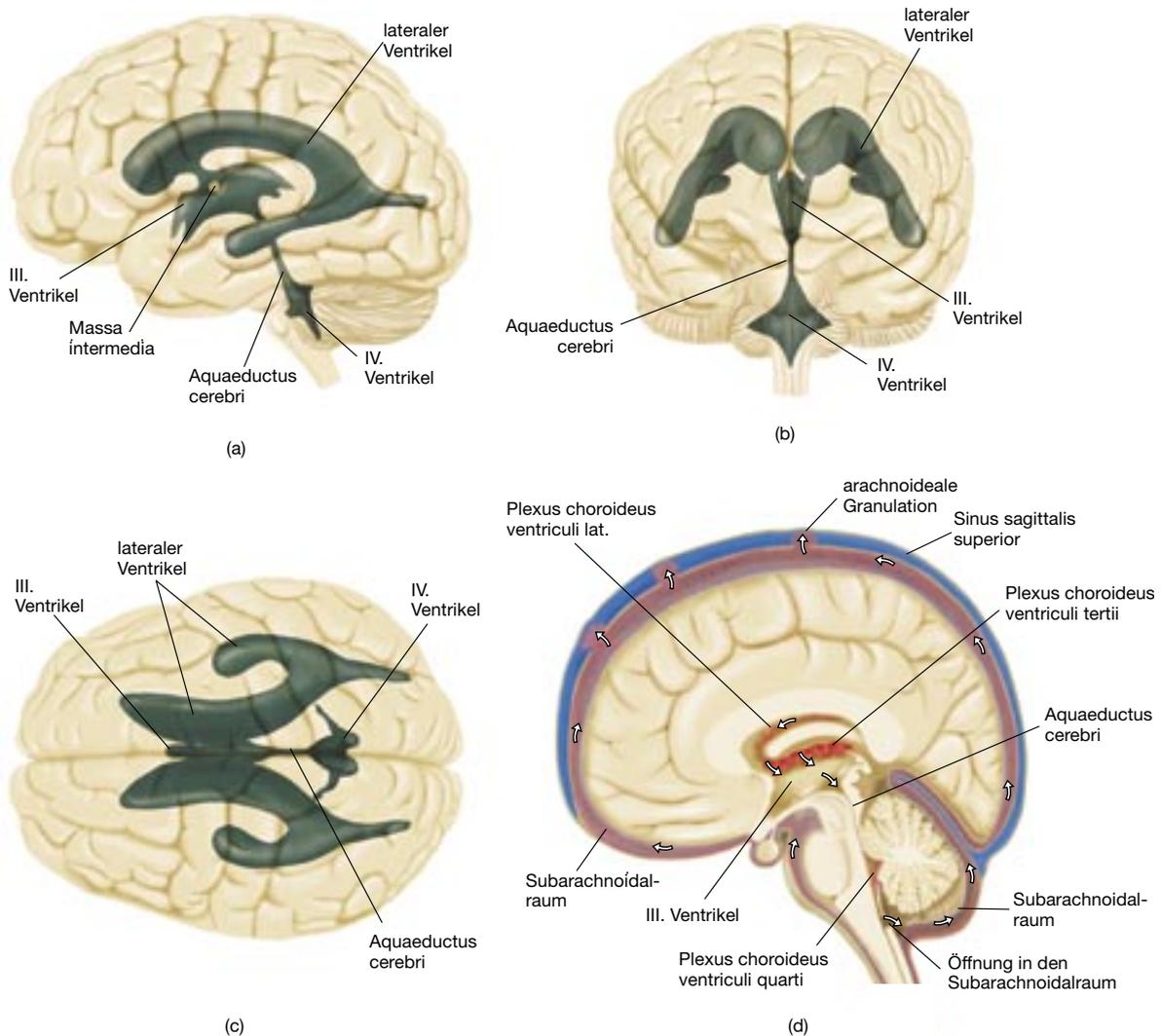


Abbildung 3.4: Das Ventrikelsystem des Gehirns. (a) Laterale Ansicht der linken Hirnseite. (b) Frontale Ansicht. (c) Dorsale Ansicht. (d) Die Produktion, Zirkulation und Reabsorption des Liquor.

genutzt. Der **Aqueductus cerebri**, ein dünner Kanal, verbindet den III. Ventrikel mit dem IV. Ventrikel. Die lateralen Ventrikel bilden die ersten und zweiten Ven-

trikel, werden aber so nie bezeichnet (vgl. **Abbildung 3.4**).

Liquor wird aus dem Blut extrahiert und ähnelt in seiner Zusammensetzung dem Blutplasma. Liquor wird mittels speziellen Gewebes gewonnen, das besonders reich mit Blut versorgt und **Plexus choroideus** genannt wird. Dieses ragt in alle vier Ventrikel hinein. Liquor wird kontinuierlich produziert; sein Gesamtvolumen beträgt zirca 125 ml und seine Halbwertszeit (die Zeit, die vergeht, bis die Hälfte des Liquor im Ventrikelsystem durch frische Flüssigkeit ersetzt wird) beträgt etwa drei Stunden. Deshalb wird diese Menge durch den Plexus choroideus mehrfach täglich produziert. Die kontinuierliche Produktion des Liquor

Aqueductus cerebri | Ein enger Kanal, der den III. und IV. Ventrikel des Gehirn miteinander verbindet; im Zentrum des Mittelhirns.

IV. Ventrikel | Ventrikel zwischen dem Cerebellum und der dorsalen Pons; im Zentrum des Metencephalon.

Plexus choroideus | Gefäßreiches Gewebe, das in die Ventrikel hineinragt und Liquor cerebrospinalis absondert.

setzt einen Mechanismus seiner Entfernung voraus. Die Produktion, Zirkulation und Reabsorption des Liquor wird in **Abbildung 3.4d** veranschaulicht. Eine Rasterelektronenmikrografie wird in **Abbildung 3.5** gezeigt.

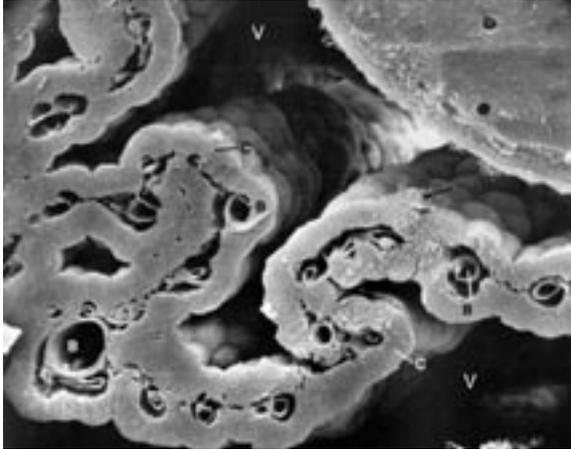


Abbildung 3.5: Abbildung des Plexus choroideus mittels Rasterelektronenmikroskop. B = Blutgefäße, C = Plexus choroideus, V = Ventrikel. (Aus *Tissue and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, von Richard G. Kessel und Randy H. Kardon. Copyright © 1979 von Freeman und Co.)

Abbildung 3.4d zeigt eine leicht rotierte, mediane Ansicht des Zentralnervensystems, die nur den rechten lateralen Ventrikel enthält (weil die linke Hemisphäre entfernt wurde). Liquor wird durch den Plexus choroideus der lateralen Ventrikel produziert und fließt von dort in den III. Ventrikel. Weiterer Liquor wird in diesem Ventrikel produziert, der dann durch den Aqueductus cerebri zum IV. Ventrikel fließt, in dem weiterer Liquor produziert wird. Liquor verlässt den IV. Ventrikel durch kleine Öffnungen, die zum Subarachnoidalraum führen. Liquor fließt dann durch den Subarachnoidalraum um das Zentralnervensystem herum. Im Subarachnoidalraum wird Liquor durch die **Granulationes arachnoidales** (Pacchioni-Granulationen) in das Blut reabsorbiert. Diese beutelförmigen Strukturen ragen in den **Sinus sagittalis superior** hinein, ein Blutgefäß, das in die Venen des Gehirns vordringt (vgl. **Abbildung 3.4d**).

Unter bestimmten Bedingungen wird der Liquorfluss unterbrochen. Beispielsweise kann ein Tumor des Mittelhirns gegen den Aqueductus cerebri drücken und den Durchfluss blockieren, oder ein Neugeborenes hat einen zu engen Aqueductus cerebri, der einen normalen Liquordurchfluss nicht erlaubt. Ein solcher

Verschluss führt zu einem markant erhöhten Druck innerhalb der Ventrikel, weil der Plexus choroideus die Produktion des Liquor fortsetzt. Die Wände der Ventrikel dehnen sich und ein **Hydrocephalus** entsteht (*Hydrocephalus* heißt wörtlich »Wasserkopf«). Wenn der Verschluss erhalten bleibt und nichts unternommen wird, um den erhöhten intracerebralen Druck abzusenken, werden Blutgefäße verschlossen und es tritt ein dauerhafter – eventuell tödlicher – Hirnschaden auf. Glücklicherweise kann eine davon betroffene Person operiert werden, indem ein Loch durch den Schädel gebohrt und ein Shunt in einen der Ventrikel eingeführt wird. Das Rohr wird unterhalb der Haut befestigt und mit einer Druckklappe verbunden, die in die abdominale Höhlung implantiert wird. Wird der Druck in den Ventrikeln zu stark, dann kann Liquor durch diese Klappe in den Abdomen (Bauchraum) abfließen, wo er vom Blut aufgenommen wird (vgl. **Abbildung 3.6**).

Zusammenfassung

Grundlegende Merkmale des Nervensystems

Die Anatomen haben sich eine Menge von Termini geschaffen, um die Anordnungen der Teile des Körpers zu beschreiben. *Anterior* heißt hin zum Kopf, *posterior* heißt hin zum Schwanz, *lateral* heißt seitwärts, *medial* heißt zur Mitte, *dorsal* heißt rückwärts und *ventral* zur vorderen Oberfläche des Körpers. Im speziellen Fall des Nervensystems, heißt *rostral* zum Schnabel (oder Nase) und *caudal* schwanzwärts. *Ipsilateral* bezeichnet »dieselbe Seite« und *contralateral* »die Gegenseite«. Ein Querschnitt (oder im

Granulationes arachnoidales | Kleine Auswölbungen der Arachnoidea durch die Dura mater in den Sinus sagittalis superior; Liquor wird hier in das Blut reabsorbiert.

Sinus sagittalis superior | Ein Venenbogen in der Mittellinie unmittelbar dorsal vom Corpus callosum, zwischen den beiden cerebralen Hemisphären.

Hydrocephalus | Ein Zustand, in dem einige oder alle Ventrikel des Gehirns vergrößert sind; verursacht durch einen Verschluss, der den normalen Liquorfluss verhindert.

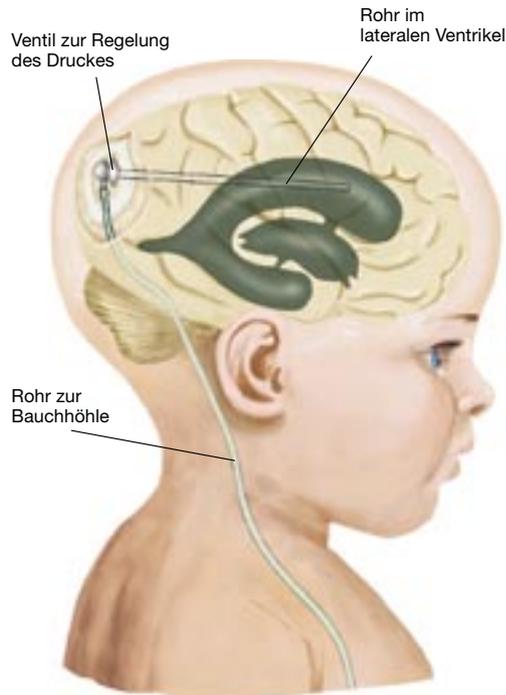


Abbildung 3.6: Hydrocephalus bei einem Kind. Der Chirurg setzt ein Shuntrohr in einen seitlichen Ventrikel, wodurch Liquor in die Bauchhöhle abfließen kann, wo er vom Blut absorbiert wird. Eine Druckklappe reguliert den Liquorfluss durch den Shunt.

Falle des Gehirns ein Frontalschnitt) schneidet das Zentralnervensystem im rechten Winkel zur Neuraxis, ein Horizontalschnitt schneidet das Gehirn parallel zum Erdboden und ein Sagittalschnitt schneidet es rechtwinklig zum Erdboden, parallel zur Neuraxis.

Das Zentralnervensystem besteht aus dem Gehirn und dem Rückenmark; das periphere Nervensystem besteht aus den Spinal- und Hirnnerven und den peripheren Ganglien. Das ZNS wird von den Meninges bedeckt: Dura mater, Arachnoidea und Pia mater. Der Raum unterhalb der Arachnoidea ist mit Liquor cerebrospinalis angefüllt. In dieser Flüssigkeit schwimmt das Gehirn. Das PNS wird nur von der Dura mater und Pia mater umhüllt. Liquor wird im Plexus choroideus der lateralen, des III. und des IV. Ventrikels erzeugt. Es fließt von den zwei lateralen Ventrikeln in den III. Ventrikel durch den

Neuralrohr | Ein am rostralen Ende geschlossenes Hohlrohr, das sich aus ektodermalem Gewebe in der frühen Embryonalentwicklung bildet und Ursprung des Zentralnervensystems ist.

Aqueductus cerebri in den IV. Ventrikel und von dort in den Subarachnoidalraum, schließlich zurück in das Blut durch die Granulationes arachnoidales. Wenn der Liquorfluss durch einen Tumor oder ein anderes Hindernis blockiert wird, entsteht ein Hydrocephalus: eine Erweiterung der Ventrikel, die mit einer Hirnschädigung einhergeht.

Zusammenfassung

3.2 Das Zentralnervensystem

3.2

Obwohl das Gehirn außerordentlich kompliziert ist, erleichtert das Verständnis der Grundzüge der Hirnentwicklung das Erlernen und Erinnern an die Lokalisation der wichtigsten Strukturen. Deshalb führe ich diese hier im Kontext der Entwicklung des Zentralnervensystems ein.

3.2.1 Entwicklung des Zentralnervensystems

Das Zentralnervensystem beginnt schon früh im Embryonalstadium als Hohlrohr und behält diese Grundform auch noch bei, wenn es ausgereift ist. Während seiner Entwicklung verlängern sich bestimmte Teile des Rohres, es bilden sich Taschen und Auswölbungen und das Gewebe um das Rohr herum verdickt sich, bis das Gehirn seine endgültige Form erlangt.

■ Überblick zur Hirnentwicklung

Die Entwicklung des Nervensystems beginnt um den 18. Tag nach der Konzeption. Ein Teil des *Ektoderm* (der äußeren Schicht) des Rückens des Embryos verdickt sich und bildet eine Platte. Die Ränder dieser Platte bilden Furchen, die sich entlang einer Longitudinallinie eindrehen, in rostral-caudaler Richtung. Um den 21. Tag herum berühren sich die Furchen und verbinden sich, wobei sie ein Rohr formen, das **Neuralrohr**, aus dem das Gehirn und das Rückenmark entstehen werden. Der äußere Teil der Furchen löst sich vom Neuralrohr ab und formt die Ganglien des vegetativen Nervensystems, die später in diesem Kapitel beschrieben werden (vgl. **Abbildung 3.7**).

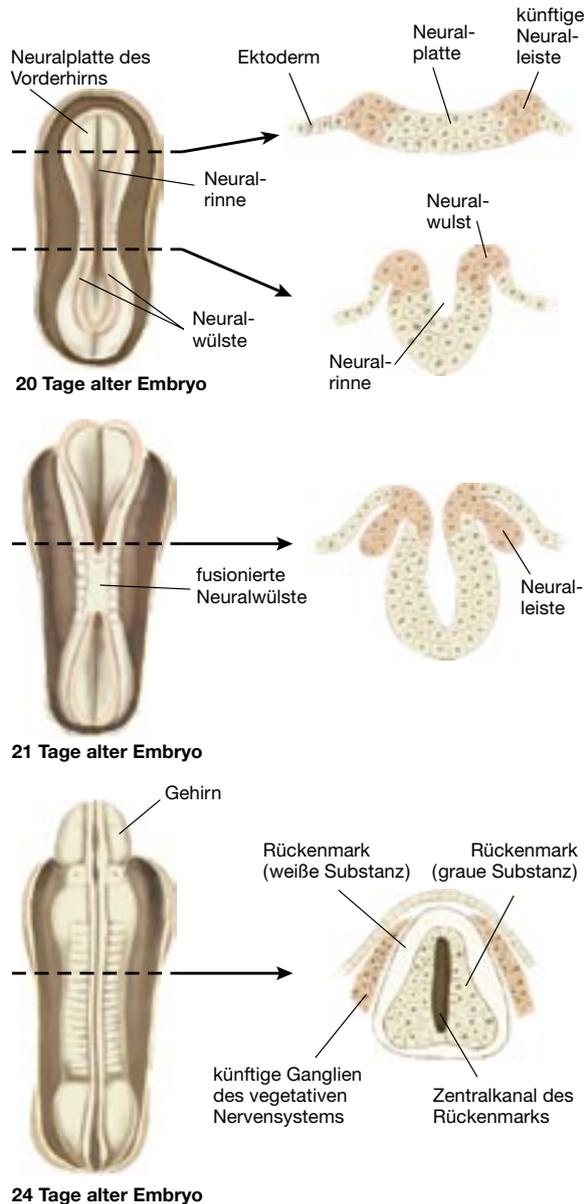


Abbildung 3.7: Entwicklung der Neuralplatte zum Neuralrohr, aus dem sich Gehirn und Rückenmark entwickeln werden. Links: Dorsale Ansichten. Rechts: Querschnitte auf den durch gestrichelte Linien angezeigten Ebenen.

Um den 28. Tag der Entwicklung ist das Neuralrohr geschlossen und sein rostrales Ende hat drei miteinander verbundene Kammern gebildet. Diese Kammern werden die Ventrikel und das sie umgebende Gewebe bildet die drei Hauptabteilungen des Gehirns: das Vorderhirn, das Mittelhirn und das Nachhirn (vgl. **Abbildungen 3.8a** und **3.8c**). Im weiteren Fortgang des Wachstums teilt sich die rostrale Kammer (das Vorderhirn) in drei getrennte Teile, aus denen sich die

zwei lateralen Ventrikel und der III. Ventrikel bilden. Die Regionen um die lateralen Ventrikel wird zum Telencephalon (»Endhirn«) und die Region um den III. Ventrikel wird zum Diencephalon (»Zwischenhirn«) (vgl. **Abbildungen 3.8b** und **3.8d**). In ihrer endgültigen Form verengt sich die Kammer innerhalb des Mittelhirns (Mesencephalon), wobei sich der Aqueductus cerebri bildet und die zwei Strukturen des Nachhirns: das Metencephalon und das Myelencephalon (vgl. **Abbildung 3.8e**).

Tabelle 3.2 stellt die hier eingeführten Termini zusammen und hebt einige der Hauptstrukturen jedes Hirnteiles hervor. Die Farben in der Tabelle sind denen in **Abbildung 3.8** gleich. Die Strukturen werden im weiteren Teil des Kapitels beschrieben (vgl. **Tabelle 3.2**).

■ Details der Hirnentwicklung

Die Hirnentwicklung beginnt mit einem dünnen Rohr und endet bei einer Struktur, die etwa 1400 g wiegt und aus Hunderten von Milliarden Zellen besteht. Woher kommen diese Zellen und wie wird ihr Wachstum gesteuert? Die Zellen im Neuralrohr, in der **Ventrikulären Zone**, sind die Basis für die Zellen des Zentralnervensystems. Diese Zellen teilen sich und bilden Neurone und Glia, die dann vom Zentrum wegwandern. 10 Wochen nach der Empfängnis ist das Gehirn des menschlichen Fötus 1,25 cm lang und im Querschnitt vornehmlich ein Hohlraum. In der 20. Woche ist das Gehirn etwa 5 cm lang und hat die Grundform des ausgereiften Gehirns erreicht. Im Querschnitt sehen wir jetzt mehr Hirngewebe als Ventrikel.

Betrachten wir die Entwicklung des cerebralen Cortex, über den man das umfangreichste Wissen hat. *Cortex* heißt »Rinde« und der **cerebrale Cortex**, zirca 3 mm dick, umgibt die cerebralen Hemisphären wie die Rinde einen Baum. Relativiert man nach der Körpergröße, ist der cerebrale Cortex des Menschen von allen Arten der größte. Wie wir sehen werden,

Ventrikuläre Zone | Ein Zellschicht, die die Innenseite des Neuralrohres auskleidet; sie enthält Gründerzellen die sich teilen und aus denen sich die Zellen des Nervensystems bilden.

Cerebraler Cortex | Die äußerste Schicht der grauen Substanz der cerebralen Hemisphären.

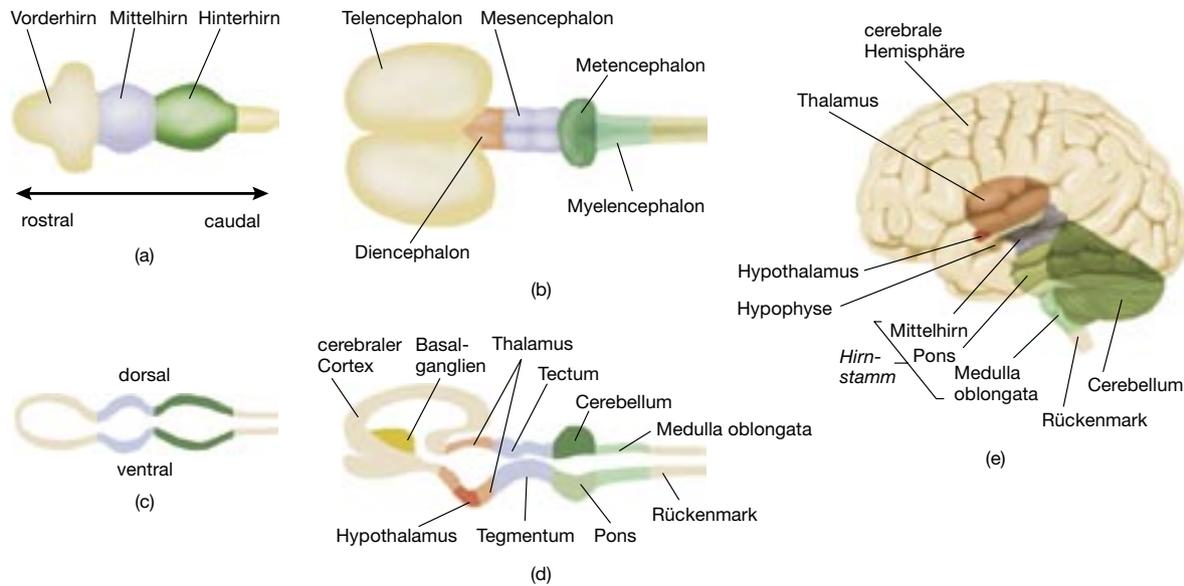


Abbildung 3.8: Schematischer Grundriss der Hirnentwicklung in Relation zu den Ventrikeln. (a) und (c) Frühe Entwicklung. (b) und (d) Spätere Entwicklung. (e) Laterale Ansicht der linken Seite eines halbdurchsichtigen menschlichen Gehirns, die den Hirnstamm erkennen lässt. Die Farben aller Zeichnungen markieren korrespondierende Regionen.

spielen neuronale Schaltkreise im cerebralen Cortex eine entscheidende Rolle bei der Kognition und der Bewegungssteuerung.

Eine Methodik, mit der man die Hirnentwicklung untersucht, sind die Markierungstechniken. Man injiziert schwangeren Tieren eine radioaktive Substanz,

die sich in die Zellen, die sich im Prozess der Teilung befinden, einlagert. Somit werden nur diejenigen Zellen radioaktiv markiert, die zum Zeitpunkt der Injektion entstanden sind. Später untersucht man die Gehirne der Föten, um herauszufinden, wo sich diese Zellen befinden. Mit solchen Untersuchungen

Tabelle 3.2

Anatomische Untergliederung des Gehirns

anatomische Unterteilung des Gehirns			
Hauptkategorien	Ventrikel	Unterkategorien	Hauptstrukturen
Vorderhirn	lateral	Telencephalon	Cerebraler Cortex
			Basalganglien
			limbisches System
	III.	Diencephalon	Thalamus
			Hypothalamus
Mittelhirn	Aqueductus cerebri	Mesencephalon	Tectum Tegmentum
Hinterhirn	IV.	Metencephalon	Cerebellum
			Pons
		Myelencephalon	Medulla oblongata

hat man nachgewiesen, dass sich der cerebrale Cortex von innen her entwickelt, d.h., die ersten Zellen, die in der Ventrikularzone entstehen, wandern nur über eine ganz kurze Entfernung und bilden die erste Schicht. Die nächsten Zellen wandern durch diese erste Schicht und bilden die zweite Schicht. Die zuletzt erzeugten Zellen müssen durch all die Zellschichten hindurch, die zuvor produziert werden.

Wodurch werden Neurone zu ihrer endgültigen Lokalisation gelenkt? Rakic (1972, 1988) entdeckte, dass eine bestimmte Form der Gliazellen einen Pfad bahnt, auf dem ihnen die Neurone bei der Wanderung folgen. Diese Zellen, **radiale Gliazellen**, erstrecken Fasern radial von der Ventrikularzone nach außen, wie Speichen eines Rades. Diese Fasern enden in einem becherförmigen Fuß, der sich der Oberfläche des Cortex anheftet, und wenn der Cortex dicker wird, wachsen diese Fasern mit ihm.

Die Zellen in der Ventrikularzone, aus denen sich Neurone bilden, nennt man **Gründerzellen**. In der ersten Entwicklungsphase teilen sich die Gründerzellen, bilden neue Gründerzellen, wodurch die Größe der Ventrikularzone zunimmt. Diese Phase heißt **symmetrische Teilung**, weil die Teilung jeder Gründerzelle zu zwei identischen Zellen führt. Danach, sieben Wochen nach der Empfängnis, erhalten die Gründerzellen ein Signal, mit der **asymmetrischen Teilung** zu beginnen. Während dieser Phase teilen sich die Gründerzellen asymmetrisch, d.h. sie bilden eine weitere Gründerzelle, die vor Ort verbleibt, und ein Neuron, das auswärts in den cerebralen Cortex wandert, wobei es von der Faser der radialen Gliazelle gelenkt wird. Die Neurone hangeln sich entlang der radialen Fasern wie Amöben und bahnen sich dabei ihren Weg durch Neurone, die bereits älter sind, und kommen schließlich zur Ruhe (vgl. **Abbildung 3.9**).

Die Periode der asymmetrischen Teilung dauert ungefähr drei Monate. Der ausgereifte menschliche cerebrale Cortex enthält etwa 100 Milliarden Neurone, folglich wandern pro Tag zirca eine Milliarde Neurone entlang der radialen Gliafasern. Der Wanderpfad der frühesten Neurone ist der kürzeste und dauert einen Tag. Die letzten Neurone müssen über die längste Entfernung wandern, weil dann der Cortex dicker ist. Ihre Wanderung dauert etwa zwei Wochen. Der Abschluss der corticalen Entwicklung tritt ein, wenn die Gründerzellen ein chemisches Signal erhalten, das sie veranlasst zu sterben. Ein Phänomen, das man **Apoptosis** (wörtlich »wegfallen«) nennt. Moleküle dieses chemischen Botenstoffes binden an Rezeptoren, die Killergene innerhalb der Zellen aktivieren.

(Alle Zellen haben solche Gene, aber nur bestimmte Zellen reagieren auf das chemische Signal, das diese aktiviert.)

Sofern Neurone an ihren Zielort gelangt sind, beginnen sie sich mit anderen Neuronen zu verbinden. Es wachsen Dendriten, die die Endknöpfe von Axonen anderer Neurone empfangen, und es wachsen eigene Axone. Das Wachsen der Axone wird von physikalischen und chemischen Faktoren gelenkt. Sofern die Wachstumsenden der Neurone (die *Wachstumszapfen*) ihre Zielorte erreicht haben, bilden sie zahlreiche Äste. Jeder Ast findet einen leeren Platz auf der Membran eines passenden Typs einer postsynaptischen Zelle, bildet einen Endknopf und eine synaptische Verbindung aus. Offenkundig setzen verschiedene Zelltypen – oder sogar verschiedene Teile einer Zelle – unterschiedliche chemische Substanzen frei, die verschiedene Typen von Axonen anlocken (Benson, Colman & Huntley, 2001). Selbstverständlich erfordert die Ausbildung einer synaptischen Verbindung auch Aufwendungen seitens der postsynaptischen Zelle. Auch diese Zelle muss ihren Beitrag an der Synapse leisten; dazu gehören die postsynaptischen Rezeptoren. Die chemischen Botenstoffe, die die Zellen bei Herstellung solcher Verbindungen miteinander austauschen, werden derzeit erforscht.

Aus der Ventrikularzone entstehen weit mehr Neurone als benötigt werden. Diese Neurone müssen zum

Radiale Gliazellen | Spezialisiertes Glia mit Fasern, die von der Ventrikularzone radial nach außen zur Oberfläche des Cortex wachsen; bilden für nach außen wandernde Neurone bei der Hirnentwicklung eine Leitschnur.

Gründerzellen | Zellen in der Ventrikularzone, die sich teilen und Zellen des Zentralnervensystems entstehen lassen.

Symmetrische Teilung | Teilung einer Gründerzelle in zwei identische Gründerzellen; vermehrt die Größe der Ventrikularzone und somit des Gehirns, was sich daraus entwickelt.

Asymmetrische Teilung | Teilung einer Gründerzelle in eine weitere Gründerzelle und ein Neuron, das von der Ventrikularzone weg zu seinem endgültigen Platz wandert.

Apoptosis | Zelltod; verursacht durch einen chemischen Botenstoff, der einen genetischen Mechanismus in der Zelle aktiviert.

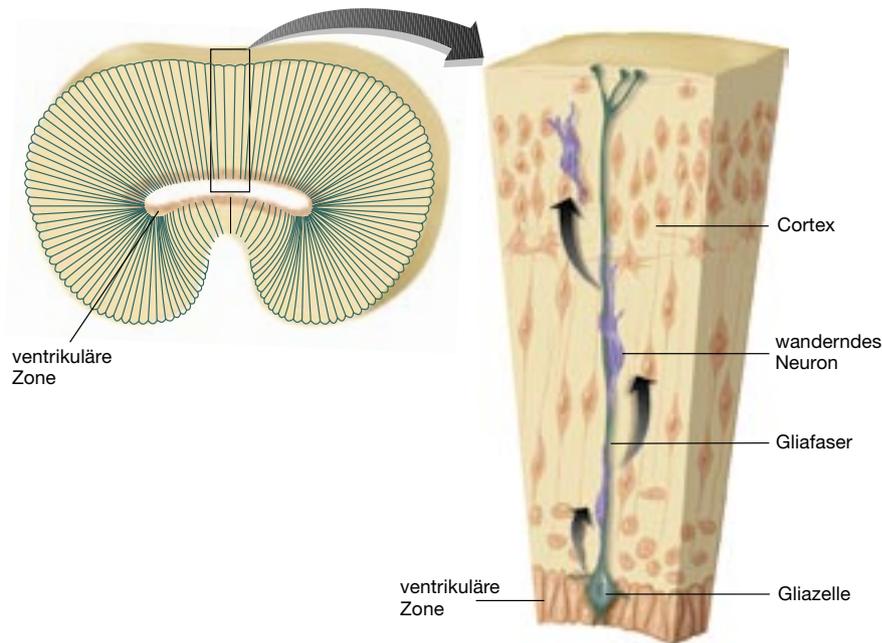


Abbildung 3.9: Querschnitt durch das Nervensystem in seiner frühen Entwicklung. Radial orientierte Gliazellen unterstützen neugebildete Neurone bei der Wanderung. (Aus Rakic; P. A small step for mankind, a giant leap for mankind: A hypothesis of neocortical expansion during evolution. *Trends in Neuroscience*, 1995, 18, 383-388.))

Überleben tatsächlich in einen Wettstreit eintreten. Die Axone von ungefähr 50 Prozent dieser Neurone finden keine vakanten postsynaptischen Zellen des richtigen Typs, mit dem sie synaptische Verbindungen ausbilden könnten, weshalb sie durch Apoptosis sterben. Auch dieses Phänomen bedarf eines chemischen Botenstoffes; wenn ein präsynaptisches Neuron synaptische Verbindungen ausbildet, erhält es von der postsynaptischen Zelle ein Signal, das sein Überleben sichert. Das mutet wie Vergeudung an, aber offenkundig war es für den Prozess der Evolution die sicherste Strategie, zu viele Neurone zu erzeugen und sie um die Ausbildung synaptischer Verbindungen kämpfen zu lassen, als zu versuchen, genau die richtige Anzahl für jeden Neuronentyp herzustellen.

Verschiedene Regionen des cerebralen Cortex führen spezialisierte Funktionen aus. Einige erhalten und analysieren visuelle Information, andere erhalten und analysieren akustische Information, wieder andere steuern die Bewegung der Muskeln usw. Somit erhalten verschiedene Regionen des Cortex unterschiedlichen Input, enthalten unterschiedliche Typen neuronaler Schaltkreise und haben einen verschiedenen Output. Durch welche Faktoren wird dieses Entwicklungsschema gesteuert?

Ein Teil dieser Spezialisierung ist zweifellos genetisch programmiert. Die Neurone, die im Vorgang der asymmetrischen Teilung einer bestimmten Gründerzelle entstehen, folgen alle einer bestimmten radialen

Gliafaser; somit enden sie irgendwo in einer einzelnen Kolumne, die sich von der Ventrikularzone nach außen ausdehnt. Wenn also die Gründerzellen bestimmter Regionen der Ventrikularzone bereits selbst verschieden sind, werden die von diesen Zellen gebildeten Neurone diese Unterschiede auch aufweisen.

Experimente führen zu der Vermutung, dass die Spezialisierung einer bestimmten Region des cerebralen Cortex auch durch Axone angeregt werden kann, die in diese Region ihren Input senden. Beispielsweise haben Krubitzer und ihre Kollegen (vgl. Krubitzer, 1998) Teile des cerebralen Cortex eines Opossums in einem frühen Entwicklungsstadium entfernt, noch bevor der Cortex seinen Input vom Thalamus erhielt. (Später in diesem Kapitel wird dargestellt, dass der *Thalamus* eine Struktur in der Tiefe des Gehirns ist. Bestimmte Gruppen von Neuronen des Thalamus senden ihre Axone und übertragen Information von den Sinnesorganen.) Die Forscher nutzten Opossums, weil diese geboren werden, wenn sich ihre Hirnentwicklung noch auf einer frühen Entwicklungsstufe befindet. Nachdem die Hirnentwicklung abgeschlossen war, nutzten die Forscher Mikroelektroden, um die Aktivität von Neuronen in verschiedenen Regionen des Cortex aufzuzeichnen und untersuchten die neuronale Verschaltung in diesen Regionen unter dem Mikroskop. Es zeigte sich, dass sich die Grenzen der spezialisierten Regionen von denen in einem normalen Gehirn unterschieden: Es waren alle Regionen da,

aber sie wurden in den verfügbaren Raum hineingequetscht. Daraus wird deutlich, dass das Wachstum der Axone von bestimmten Abschnitten des Thalamus hin zu bestimmten Regionen des cerebralen Cortex die Entwicklung der corticalen Regionen, zu denen sie führen, beeinflussen (vgl. **Abbildung 3.10**).

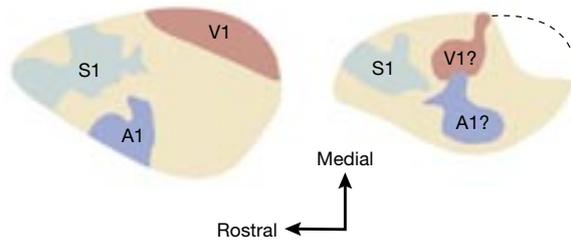


Abbildung 3.10: Visuelle, auditive und somatosensorische Areale des cerebralen Cortex des Opossums (*Monodelphis domestica*) wurden so gezeichnet, als seien sie ausgerollt worden. Die in einem frühen Stadium der corticalen Entwicklung vorgenommene Entfernung jener Region, die sich normalerweise in den visuellen Cortex entwickelt, bewirkte, dass sich die sensorischen Areale in neuartigen Lokalisationen in vermindelter Größe ausbilden. (Aus Krubitzer, L. *Brain and Mind: Evolutionary Perspectives*, Ed. M. S. Gazzaniga und J. S. Altmann. Strassburg, Frankreich: Human Frontier Science Program, 1998.)

Auch Erfahrung beeinflusst die Hirnentwicklung. Beispielsweise resultiert aus der Tatsache, dass jedes Auge eine geringfügig verschiedene Sicht der Welt hat, die Tiefenwahrnehmung (Poggio & Poggio, 1984). Diese Form der Tiefenwahrnehmung, *Stereopsis* (»feste Erscheinung«), erhält man auch durch ein Stereoskop oder einen dreidimensionalen Film. Die besonderen neuronalen Schaltkreise, die dafür notwendig sind und im cerebralen Cortex liegen, entwickeln sich erst, wenn ein Kind beidäugige Seherfahrungen während einer kritischen Periode im frühen Leben gemacht hat. Wenn die Augen eines Kindes sich nicht korrekt gemeinsam bewegen – wenn sie nicht auf denselben Ort ausgerichtet sind (wenn sie schielen) –, entwickelt das Kind kein stereoskopisches Sehen. Auch dann nicht, wenn man später die Augenbewegung chirurgisch korrigiert. Diese kritische Periode tritt zwischen dem ersten und dritten Lebensjahr auf (Banks, Aslin & Letson, 1975). Ähnliche Phänomene wurden an Labortieren untersucht und haben zur Bekräftigung der Auffassung geführt, dass der sensorische Informationseingang die zwischen den corticalen Neuronen gebildeten Verbindungen beeinflusst.

Auch im Gehirn des Erwachsenen erfolgen in einem bestimmten Umfang »Neuverdrahtungen«. Beispiels-

weise wird nach einer Armamputation diejenige Region des cerebralen Cortex, die zuvor sensorische Information vom nun fehlenden Glied analysierte, Information von benachbarten Körperregionen verarbeiten, wie dem Armstumpf, dem Rumpf oder dem Gesicht. Tatsächlich werden solche Personen, nachdem diese Veränderungen im Cortex stattgefunden haben, für Berührungsreize in dieser Region sensibler (Elbert et al., 1994; Kew et al., 1994; Yang et al., 1994). Darüber hinaus findet man bei Musikern, die Saiteninstrumente spielen, für die Analyse der sensorischen Information von den Fingern der linken Hand (die genutzt wird, um die Saiten anzudrücken) größere corticale Abschnitte. Ein Blinder, der die Brailleschrift mit seinen Fingerspitzen lesen kann, hat einen vergrößerten aktivierten Abschnitt des cerebralen Cortex für diese Finger (Elbert et al., 1995; Sadato et al., 1996).

Lange Zeit wurde angenommen, dass im ausgereiften Gehirn keine *Neurogenese* (die Bildung neuer Neurone) stattfindet. Neueste Untersuchungen haben aber gezeigt, dass diese Annahme falsch ist. Das ausgereifte Gehirn enthält einige Stammzellen (ähnlich den Gründerzellen, aus denen sich die Zellen des sich entwickelnden Gehirns bildeten), die sich teilen und Neurone erzeugen können. Die Entdeckung der neu produzierten Zellen erfolgt durch das Einbringen einer geringfügigen Menge einer radioaktiv markierten Nukleotidbase, die von Zellen zur Bildung derjenigen DNS benötigt wird, die für die Neurogenese gebraucht wird. Am nächsten Tag wird das Gehirn der Tiere mit den in Kapitel 5 beschriebenen Methoden untersucht. Derartige Untersuchungen lieferten Evidenz für die Neurogenese im ausgereiften Gehirn (Cameron & McKay, 2001; vgl. **Abbildung 3.11**). Allerdings gibt es keine Evidenz dafür, dass diese neu gebildeten Neurone Verbindungen zur Ersetzung der durch Verletzung, Schlaganfall oder Erkrankung zerstörten neuronalen Schaltkreise bilden (Horner & Gage, 2000).

■ Evolution des menschlichen Gehirns

Die Gehirne der frühesten Vertebraten waren kleiner und einfacher gebaut als die ihrer Nachfolger. Der Prozess der Evolution führte zu genetischen Veränderungen, die eine Entwicklung komplexerer Gehirne ermöglichte, mit mehr Teilen und mehr Verbindungen. Ein wichtiger Faktor für die Evolution komplexeren Gehirns ist die genetische Duplikation (Allman, 1999). Lewis (1992) bemerkte, dass die meisten Gene einer Art bestimmte wichtige Funktionen ausführen. Wenn

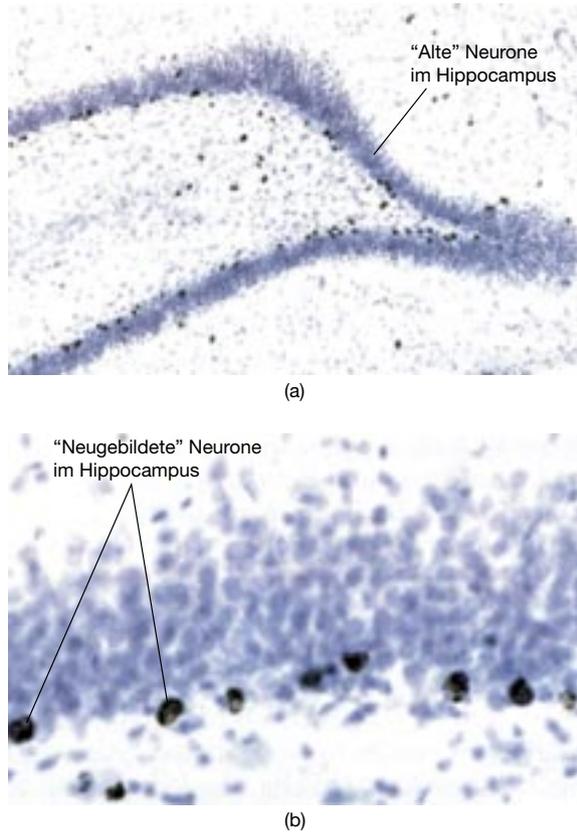


Abbildung 3.11: Evidenz für die Neurogenese. (a) Schnitt durch einen Teil des Hippocampus, in dem sich Zellen mit radioaktiv markierten Nukleotiden befinden. (b) Vergrößerte Ansicht eines Teiles desselben Schnittes. (Aus Cameron, H. A. & McKay, R. D. *Journal of Comparative Neurology*, 2001, 435, 406-417.)

durch Mutation eines dieser Gene etwas Neues entsteht, geht dessen frühere Funktion verloren und das betreffende Tier überlebt vielleicht nicht. Allerdings haben Genetiker entdeckt, dass sich Gene manchmal selbst duplizieren können, und dass die Duplikation auf die Nachkommen des Organismus vererbt werden; d.h. die Lebewesen haben ein Gen, um die wichtigen Funktionen auszuführen, und ein weiteres, womit »experimentiert« werden kann. Betrifft eine Mutation das zusätzliche Gen, ist das ältere Gen noch unverändert vorhanden und kann seine wichtige Funktion ausüben.

Untersuchungen an einer Vielfalt von Arten, von der Fruchtfliege bis zu Säugetieren, ergab, dass die Evolution komplexerer Körper und komplexerer Gehirne auf der Duplikation und Modifikation von Genen beruht – besonders von *Mastergenen*, die die Aktivität anderer während der Entwicklung aktiver Gene

steuern. So besteht das Nachhirn der Vertebraten aus sechs bis acht Segmenten, die man *Rhombomere* nennt (Segmente des Rhombencephalon, einer Struktur, aus der sich das Metencephalon und Myelencephalon ausbildet). Die Entwicklung jedes Rhombomeres wird anscheinend von einem jeweils verschiedenen Mastergen gesteuert. Im Verlauf der Evolution des Gehirns der Vertebraten wurden die ursprünglichen Gene mehrfach dupliziert und dann modifiziert (vgl. **Abbildung 3.12**).



Abbildung 3.12: Rhombomere. Rasterelektronenmikrograf der dorsalen Oberfläche eines Hühnerembryos. Die Rhombomere sieht man als eine Folge von Segmenten aus Erhebungen und Vertiefungen. Jedes Rhombomere ist wahrscheinlich das Produkt eines duplizierten und mutierten Steuerungsgens. (Aus Keynes, R. & Lumsden, A. *Segmentation and the origin of regional diversity in the vertebrate central nervous system*. *Neuron*, 1990, 4, 1-9.)

Im Kapitel wurde dargestellt, dass das Gehirn des Menschen größer ist als jeder anderen Tierart, wenn es auf die Körpergröße bezogen wird – mehr als dreimal größer als das des Schimpansen, unseres nächsten Verwandten. Welche Arten genetischer Veränderungen müssen stattfinden, um ein großes Gehirn entstehen zu lassen? Nimmt man die Tatsache zur Kenntnis, dass der Unterschied zwischen dem Genom des Menschen und des Schimpansen nur 1,2 Prozent

beträgt, muss die für den Unterschied zwischen dem Schimpansen- und Menschengehirn verantwortliche Zahl von Genen klein sein. Nach allem, was man weiß, ist nur ein geringer Prozentsatz dieser 1,2 Prozent an der Hirnentwicklung beteiligt. Rakic (1988) vermutet, dass die Größenunterschiede zwischen beiden Gehirnen auf einem sehr einfachen Vorgang basiert.

Wir haben eben gelernt, dass die Größe der Ventrikularzone während der symmetrischen Teilung der dort lokalisierten Gründerzellen zunimmt. Die Endgröße eines Gehirns wird durch die Größe der Ventrikularzone bestimmt. Rakic bemerkte, dass jede symmetrische Teilung die Zahl der Gründerzellen und somit die Größe des Gehirns verdoppelt. Das menschliche Gehirn ist zehn mal größer als das des Rhesus-Affen. Der Größenunterschied dieser zwei Gehirne kann auf drei oder vier zusätzliche symmetrische Teilungen von Gründerzellen zurückgehen. In der Tat dauert das Stadium der symmetrischen Teilung bei Menschen ungefähr zwei Tage länger, wodurch genügend Zeit für drei weitere Teilungen zur Verfügung steht. Auch die Periode der asymmetrischen Teilung ist länger, weshalb der menschliche Cortex auch um 15 Prozent dicker ist. Somit könnten Verzögerungen in der Beendigung der symmetrischen und asymmetrischen Perioden der Entwicklung für das größere menschliche Gehirn verantwortlich sein. Ein paar einfache Mutationen auf den Genen, die den Zeitablauf der Gehirnentwicklung steuern, könnten diese Verzögerungen bewirkt haben.

3.2.2 Das Vorderhirn

Das **Vorderhirn** umgibt das rostrale Ende des Neuralrohres. Seine zwei grundlegenden Teile sind das Telencephalon und Diencephalon.

■ Das Telencephalon

Das Telencephalon besteht aus den zwei symmetrischen **cerebralen Hemisphären**. Die cerebralen Hemisphären werden vom cerebralen Cortex bedeckt, enthalten das limbische System und die Basalganglien. Die letztgenannten zwei Strukturen befinden sich primär in **subcorticalen Regionen** des Gehirns, denjenigen also, die unterhalb des cerebralen Cortex in seinen Tiefen liegen.

Der cerebrale Cortex umhüllt die cerebralen Hemisphären wie die Rinde eines Baumes. Bei Men-

schen ist der cerebrale Cortex stark gewunden; diese Windungen, aus **Sulci** (kleine Vertiefungen), **Fissuren** (großen Vertiefungen) und **Gyri** (Auswölbungen zwischen benachbarten Sulci oder Fissuren), erweitern im Vergleich mit einem glatten Hirn derselben Größe die Oberflächengröße des Cortex in starkem Maße. Tatsächlich werden zwei Drittel der Oberfläche des Cortex in den Vertiefungen verdeckt; somit wird die Fläche des cerebralen Cortex durch die Gyri und Sulci verdreifacht. Die Gesamtoberfläche beträgt etwa 2360 cm² und seine Dicke beträgt etwa 2 bis 5 mm. Der cerebrale Cortex besteht vorwiegend aus Glia, den Zellkörpern, Dendriten und den verbindenden Axonen der Neurone. Weil Zellkörper vorherrschen, was den cerebralen Cortex ein graubraunes Aussehen gibt, wird sie auch als *graue Substanz* bezeichnet (vgl. **Abbildung 3.13**). Unterhalb des cerebralen Cortex verlaufen mehrere Millionen Axone, die die Neurone des cerebralen Cortex mit denjenigen in anderen Hirnbereichen verbinden. Außerordentliche Konzentration von Myelin gibt diesem Gewebe ein undurchsichtiges weißes Aussehen, weshalb man es die *weiße Substanz* nennt.

Drei Areale des cerebralen Cortex erhalten Information von den Sinnesorganen. Der **primäre visuelle Cortex**, der visuelle Information empfängt, befindet

Vorderhirn | Die am deutlichsten rostral befindliche der drei Hauptabteilungen des Gehirns; enthält Telencephalon und Diencephalon.

Cerebrale Hemisphäre | Eine der zwei Hauptteile des Vorderhirns, die durch den cerebralen Cortex bedeckt wird.

Subcorticale Region | Hirnregion, unterhalb der corticalen Oberfläche.

Sulcus | (Plural: Sulci) Eine Furche in der Oberfläche der cerebralen Hemisphäre, die kürzer als eine Fissur ist.

Fissur | Eine der Hauptfurchen in der Oberfläche des Gehirns, größer als ein Sulcus.

Gyrus | (Plural: Gyri) Eine Auswölbung des Cortex der cerebralen Hemisphären, die durch Sulci oder Fissuren separiert wird.

Primärer visueller Cortex | Abschnitt des posterioren Occipitallappens, dessen primärer Informationseingang aus dem visuellen System stammt.

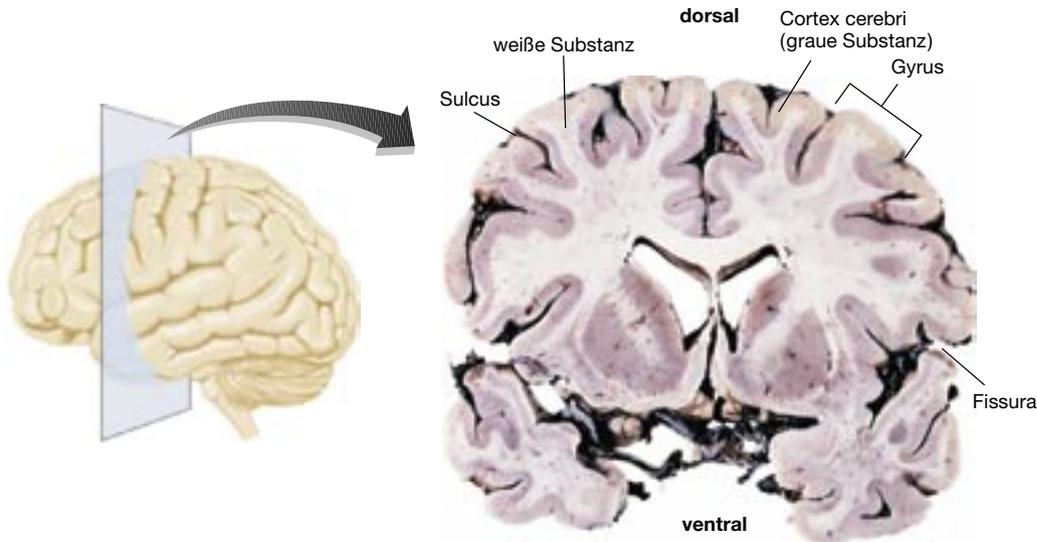


Abbildung 3.13: Ein Frontalschnitt eines menschlichen Gehirns, der Fissuren und Gyri in der Schicht des cerebralen Cortex zeigt.

sich an der Rückseite des Gehirns, an den inneren Oberflächen der cerebralen Hemisphären, genauer, auf den Windungen oberhalb und unterhalb des **Sul-**

Sulcus calcarinus | Ein Sulcus an der Medianseite des Occipitallappens verlaufende Furche; der größte Teil des visuellen Cortex befindet sich entlang dieses Sulcus.

Primärer auditiver Cortex | Region des Lobus temporalis superior, dessen primärer Informationseingang aus dem auditiven System stammt.

Sulcus lateralis (Fissura Sylvii) | Die Fissur, die den Temporallappen von den darüber liegenden Frontal- und Parietallappen trennt.

Primärer somatosensorischer Cortex | Region des vorderen Parietallappens, deren primärer Informationseingang aus dem somatosensorischen System stammt.

Sulcus centralis | Dieser Sulcus trennt Frontal- und Parietallappen.

Insula (Cortex insula) | Eine tief eingesenkte Region des cerebralen Cortex, die normalerweise durch den rostralen Lobus temporalis superior und den caudalen Lobus frontalis inferior überdeckt ist.

Primärer motorischer Cortex | Region des Lobus frontalis posterior, die die Neurone zur Steuerung der Bewegung der Skelettmuskulatur enthält.

cus calcarinus (vgl. **Abbildung 3.14**). Der **primäre auditive Cortex**, der akustische Information empfängt, befindet sich an der inneren Oberfläche einer tiefen Fissur in der Seite des Gehirns, dem **Sulcus lateralis** (auch Fissura Sylvii; vgl. den Ausschnitt in **Abbildung 3.14**). Der **primäre somatosensorische Cortex** ist ein vertikaler Cortexstreifen, der von caudal hin zum **Sulcus centralis** verläuft, empfängt Information von den Sinnessystemen des Körpers. Wie **Abbildung 3.14** zeigt, erhalten unterschiedliche Regionen des primären somatosensorischen Cortex ihre Information aus verschiedenen Körperregionen. Darüber hinaus erhält die Basis des somatosensorischen Cortex, ein Teil der **Insula**, die normalerweise durch Frontal- und Temporallappen verborgen sind, Geschmacksinformation (vgl. **Abbildung 3.14**).

Mit Ausnahme der Olfaktion und Gustation wird sensorische Information aus dem Körper oder der Umwelt zum primären sensorischen Cortex der contralateralen Hemisphäre übermittelt. Der primäre somatosensorische Cortex der linken Hemisphäre erfährt also, was man mit der rechten Hand festhält, und der linke primäre visuelle Cortex erfährt, was sich zur Rechten der Person ereignet usw.

Die Region des cerebralen Cortex, die ganz unmittelbar an der Bewegungssteuerung beteiligt ist, ist der **primäre motorische Cortex**, der genau vor dem primären somatosensorischen Cortex liegt. Neurone in verschiedenen Teilen des primären motorischen Cortex sind mit Muskeln in unterschiedlichen Körperteilen

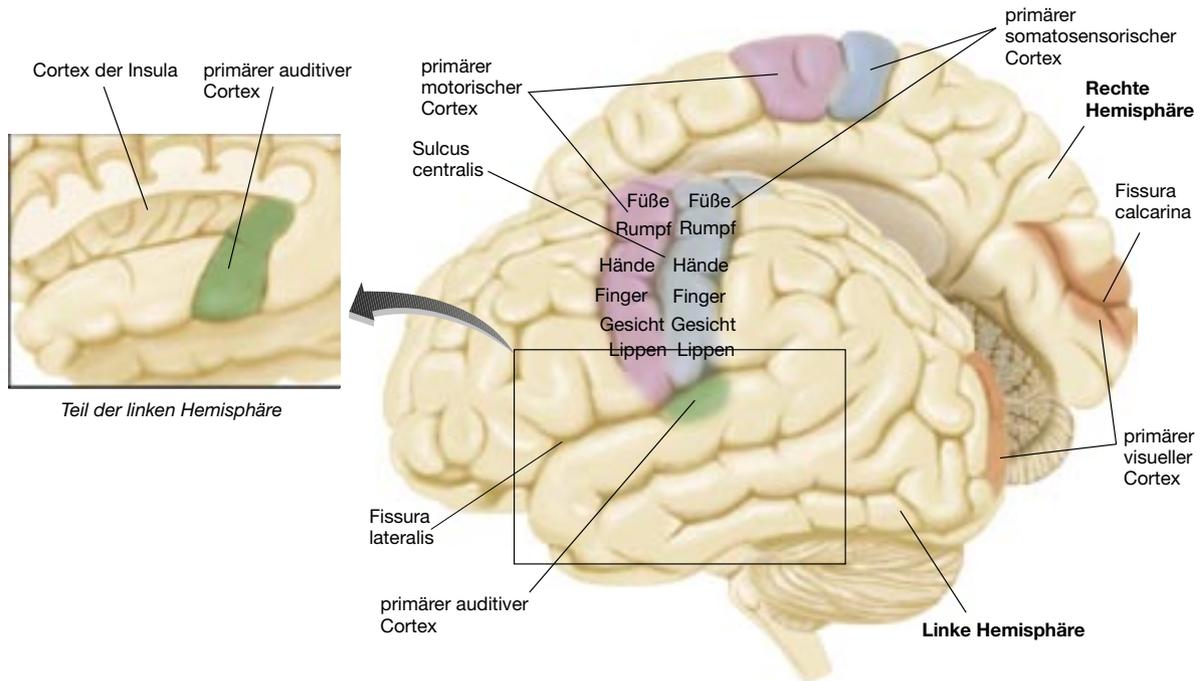


Abbildung 3.14: Seitenansicht der linken Seite eines menschlichen Gehirns und Teil der inneren Oberfläche der rechten Hirnseite. Der Ausschnitt zeigt den Teil des Frontallappens der linken Hemisphäre, wo sich der primäre auditive Cortex auf der dorsalen Oberfläche des Temporallappens befindet, der die ventrale Windung des Sulcus lateralis (Heschel'sche Querwindungen) bildet.

verbunden. Diese Verbindungen sind wie diejenigen der sensorischen Regionen des cerebralen Cortex auch contralateral; der linke primäre motorische Cortex steuert die rechte Körperseite und umgekehrt. Wenn ein Hirnchirurg eine Elektrode auf die Oberfläche des primären motorischen Cortex platziert und die dort befindlichen Neurone mit einem schwachen elektrischen Strom stimuliert, erfolgt eine Bewegung eines bestimmten Körperteiles. Indem man die Elektrode an einen anderen Punkt verschiebt, bewegt man einen anderen Teil des Körpers (vgl. **Abbildung 3.14**). Ich stelle mit gern den Streifen des primären motorischen Cortex als Tastatur eines Klaviers vor, wobei jede Taste eine unterschiedliche Bewegung steuert. (Wir werden gleich sehen, wer der »Klavierspieler« ist.)

Die Regionen des primären sensorischen und motorischen Cortex nehmen nur einen kleinen Teil des cerebralen Cortex in Anspruch. Der verbleibende Anteil des cerebralen Cortex erfüllt Aufgaben, die zwischen sensorischer Informationsverarbeitung und Handlung notwendig sind: Wahrnehmen, Lernen und Erinnern, Planen. Diese Prozesse finden in den *Assoziationsarealen* des cerebralen Cortex statt. Der Sulcus centralis bildet eine wichtige Trennungslinie zwischen rostralen und caudalen Regionen des cere-

bralen Cortex (vgl. **Abbildung 3.14**). Die rostrale Region ist mit bewegungsbezogenen Aktivitäten befasst, wie z.B. Verhaltensplanung und Verhaltensaussführung. Die caudale Region befasst sich mit Wahrnehmung und Lernen.

Für die Darstellung der verschiedenen Regionen des cerebralen Cortex ist es einfacher, sie zu benennen. Der cerebrale Cortex wird in vier *Lappen* unterteilt, nach den Schädelknochen benannt, von denen sie bedeckt werden: der Frontallappen, der Parietallappen, der Temporallappen und der Occipitallappen. Selbstverständlich gibt es jeweils zwei dieser Lappen, einer in jeder Hemisphäre. Zum **Frontallappen** gehört alles vor dem Sulcus centralis. Der **Parietallappen** liegt genau hinter dem Sulcus centralis, caudal zum

Frontallappen | Vorderer Teil des cerebralen Cortex, rostral zum Parietallappen und dorsal zum Temporallappen.

Parietallappen | Region des cerebralen Cortex, caudal zum Frontallappen und dorsal zum Temporallappen.

Frontallappen. Der **Temporallappen** erstreckt sich von der Hirnbasis nach vorn, und zwar ventral zu den Frontal- und Parietallappen. Der **Occipitallappen** liegt genau an der Hinterseite des Gehirns, caudal zu den Parietallappen. Abbildung 3.15 gibt diese Lappen in drei Ansichten der cerebralen Hemisphären wieder: eine ventrale Ansicht (von unten her), eine mediane Ansicht (Ansicht der inneren Oberfläche der rechten Hemisphäre nach Entfernung der linken Hemisphäre) und eine laterale Ansicht (vgl. **Abbildung 3.15**).

Jedes primäre sensorische Areal des cerebralen Cortex überträgt Information auf benachbarte Regionen, die man den **sensorischen Assoziationscortex** nennt. Neuronale Schaltkreise im sensorischen Assoziationscortex analysieren die Information, die sie aus dem primären sensorischen Cortex erhalten; hier findet Wahrnehmung statt und es erfolgt die Gedächtnisbildung. Die Anteile des sensorischen Assoziationscortex, die den primären sensorischen Arealen am nächsten liegen, erhalten die Information nur von einem sensorischen System. Beispielsweise analysiert die Region, die sich unmittelbar an den primären visuellen Cortex anschließt, visuelle Information und speichert visuelle Gedächtnisspuren. Regionen des sensorischen Assoziationscortex, die sich entfernt von den primären sensorischen Arealen befinden, erhalten Information von mehr als einem sensorischen System. Daher sind sie an verschiedenen Arten von Wahrnehmungen und Gedächtniseintragungen beteiligt. Diese Regionen erlauben die Integration der Information aus mehreren sensorischen Systemen. Beispielsweise können wir die Verbindung zwischen dem Anblick eines bestimmten Gesichtes und dem Klang einer bestimmten Stimme verbinden (vgl. **Abbildung 3.15**).

Schädigungen des somatosensorischen Assoziationscortex wirken sich auf Defizite der Somatosensation und der generellen Umwelt aus; es gibt dann beispielsweise Schwierigkeiten, die Gegenstandsformen allein durch das Tasten wahrzunehmen, man kann Körperteile nicht benennen (vgl. die unten stehende

Temporallappen | Region des cerebralen Cortex, rostral zum Occipitallappen und ventral zu den Parietal- und Frontallappen.

Occipitallappen | Region des cerebralen Cortex, caudal zu den Parietal- und Temporallappen.

Sensorischer Assoziationscortex | Jene Regionen des cerebralen Cortex, die Information von den Regionen des primären sensorischen Cortex erhalten.

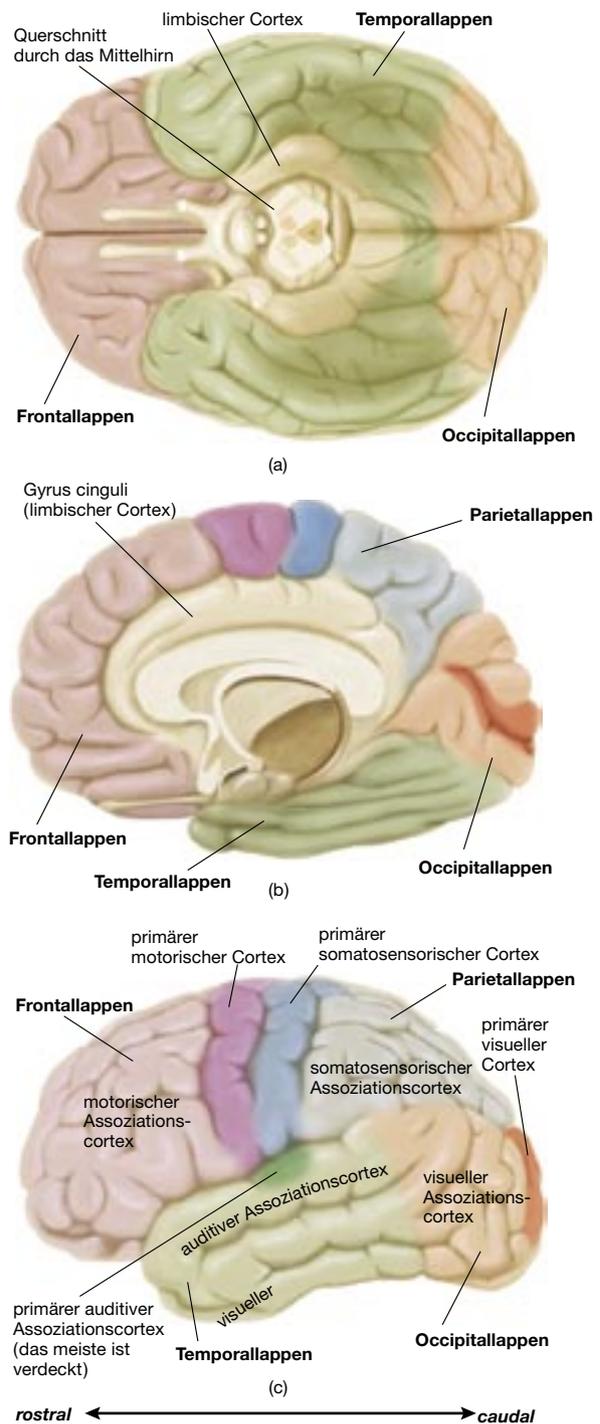


Abbildung 3.15: Die vier Lappen des cerebralen Cortex; primärer sensorischer und motorischer Cortex und Assoziationscortex. (a) Ventrale Ansicht, von der Hirnbasis her. (b) Mediane Ansicht, wobei Cerebellum und Hirnstamm entfernt wurden. (c) Laterale Ansicht.

Fallgeschichte) oder man kann Karten nicht zeichnen oder sie nicht nutzen. Zerstörung des primären visuellen Cortex verursacht Blindheit. Obwohl Personen, deren visueller Assoziationscortex geschädigt ist, nicht blind werden, können sie möglicherweise Gegenstände nicht durch das Sehen erkennen. Bei Schädigungen des auditiven Assoziationscortex treten Schwierigkeiten bei der Sprachwahrnehmung oder sogar bei der Produktion bedeutungshaltiger Sprache auf. Schädigungen der Bereiche des Assoziationscortex an der Verbindungsstelle der drei posterioren Lappen, wo sich somatosensorische, visuelle und auditive Funktionen überlagern, führt zu Problemen beim Lesen oder Schreiben.



Herr M., ein Busfahrer im Stadtverkehr, hielt an, um einen Fahrgast einsteigen zu lassen. Der Fahrgast fragte ihn etwas und Herr M. bemerkte plötzlich, dass er gar nicht verstand, was er gefragt wurde. Er hörte den Fahrgast wohl, aber dessen Worte ergaben keinen Sinn. Er öffnete seinen Mund, um zu antworten. Er gab einige Klänge von sich, aber sein Blick auf das Gesicht des Fahrgastes sagte ihm, dass dieser nicht verstand, was er zu sagen versuchte. Er stellt den Motor ab, schaute sich unter den Fahrgästen um und versuchte ihnen zu sagen, dass er ihre Hilfe benötige. Obwohl er nicht in der Lage war, irgendetwas zu sagen, erfassten die Fahrgäste, dass hier irgendetwas nicht stimmte, und einer rief dann einen Krankenwagen.

Eine MRT-Untersuchung zeigte, dass Herr M. eine intracerebrale Blutung erlitten hatte – durch eine Art des Schlaganfalls, die infolge einer Ruptur von Blutgefäßen im Gehirn entsteht. Der Schlaganfall hatte seinen linken Parietallappen geschädigt. Herr M. gewann die Fähigkeiten des Sprechens und des Verstehens der Sprache anderer schrittweise wieder. Aber ein paar Ausfallerscheinungen verblieben. Ein Kollege, Dr. D., und ich untersuchten Herrn M. ein paar Wochen nach seinem Schlaganfall. Der Dialog lief etwa wie folgt ab:

»Zeigen Sie mir Ihre Hand.«

»Meine Hand ... meine Hand.« Er schaut auf seine Arme, dann berührt er seinen linken Vorderarm.

»Zeigen Sie mir Ihr Kinn.«

»Mein Kinn.« Er schaut an seinen Armen herunter und legt die Hand auf sein Abdomen.

»Zeigen Sie mir Ihren rechten Ellenbogen.«

»Mein rechter...« (Zeigt mit seinem rechten Daumen nach rechts.) »Ellenbogen.« Er schaut an seinem rechten Arm hinauf und hinab und berührt schließlich seine rechte Schulter.

Wie man sehen kann, konnte Herr M. sehr wohl ver-

stehen, dass wir ihn baten, auf bestimmte Körperteile zu zeigen, und er konnte auch die Namen dieser Körperteile wiederholen, wenn wir sie ihm vorgesagt hatten, aber er konnte diese Namen nicht auf die zugehörigen Körperteile beziehen. Diese seltene Ausfallerscheinung, die manchmal infolge der Schädigung des linken Parietallappens auftritt, nennt man Autotopagnosie oder »geringes Wissen zur eigenen Topografie« (ein besserer Terminus wäre Autotoponomie oder »geringes Wissen über die Benennungen der eigenen Topografie«), aber noch niemand bat mich darum, diesen Terminus zu verwenden. Die Parietallappen leisten die Verarbeitung der räumlichen Information: Der rechte hauptsächlich diejenige des Umgebungsraumes und der linke diejenige, die sich auf den eigenen Körper und den persönlichen Raum bezieht. In Kapitel 15, worin die Hirnmechanismen der Sprache behandelt werden, werde ich mehr über derartige Störungen mitteilen.



Genauso wie Regionen des sensorischen Assoziationscortex des posterioren Teils des Gehirns, die an der Wahrnehmung und Gedächtnisbildung beteiligt sind, ist der frontale Assoziationscortex an der Planung und Ausführung von Bewegungen beteiligt. Der **motorische Assoziationscortex** (auch als *prämotorischer Cortex* bekannt) liegt genau rostral zum primären motorischen Cortex. Diese Region steuert den primären motorischen Cortex und somit direkt das Verhalten. Wenn der primäre motorische Cortex die Tastatur des Klaviers ist, ist der motorische Assoziationscortex der Klavierspieler. Der Rest des Frontallappens, rostral zum motorischen Assoziationscortex gelegen, wird **präfrontaler Cortex** genannt. In dieser Region des Gehirns geht es weniger um die Steuerung von Bewegung, stattdessen mehr um die Formierung von Plänen und Strategien.

Obwohl die zwei cerebralen Hemisphären miteinander kooperieren, sind ihre Funktionen nicht identisch. Einige Funktionen erweisen sich als *lateralisiert* – d.h., sie sind auf einer Seite des Gehirns lokalisiert. Im Allgemeinen partizipiert die linke Hemisphäre an der Analyse der Information – der Extraktion der Elemen-

Motorischer Assoziationscortex | Bereich des Frontallappens, der rostral zum primären motorischen Cortex liegt, auch als prämotorischer Cortex bezeichnet.

Präfrontaler Cortex | Bereich des Frontallappens, rostral zum motorischen Assoziationscortex.

te, die Erlebnisganzenheiten ausmachen. Diese Fähigkeit prädestiniert die linke Hemisphäre zur Erkennung von *Ereignisfolgen* und zur Steuerung von Verhaltenssequenzen. (Bei einigen Menschen sind die Funktionen der linken und rechten Hemisphäre vertauscht.) Die serialen Funktionen, die von der linken Hemisphäre erfüllt werden, umfassen verbale Aktivitäten wie das Sprechen, das Verstehen der Sprache anderer Menschen, Lesen und Schreiben. Diese Fähigkeiten werden durch Schädigungen verschiedener Bereiche der linken Hemisphäre beeinträchtigt oder unterbrochen. (Mehr dazu in Kapitel 15 bei der Darstellung der Beziehungen zwischen Sprache und Gehirn.)

Im Gegensatz dazu ist die rechte Hemisphäre für die Synthese spezialisiert; sie ist prädestiniert, isolierte Elemente zusammenzufügen und Dinge ganzheitlich wahrzunehmen. Unsere Fähigkeit, dreidimensionale Objekte zu skizzieren, Karten zu lesen und komplexe Gegenstände aus kleineren Elementen zu konstruieren, hängt erheblich von den neuronalen Schaltkreisen in der rechten Hemisphäre ab. Schädigung der rechten Hemisphären beeinträchtigen diese Fähigkeiten.

Wir sind uns der Tatsache, dass jede Hemisphäre die Welt verschieden wahrnimmt, nicht bewusst. Obwohl

Corpus callosum | Ein dickes Bündel von Axonen, das korrespondierende Regionen des Assoziationscortex jeder Seite des Gehirns miteinander verbindet.

Neocortex | Der phylogenetisch jüngste Cortex, zu dem der primäre sensorische Cortex, der primäre motorische Cortex und der Assoziationscortex gehören.

Limbischer Cortex | Phylogenetisch alter Cortex, der sich an der medialen Grenze (»Limbus«) der cerebralen Hemisphären befindet; Teil des limbischen Systems.

Gyrus cinguli | Ein Streifen des limbischen Cortex, der sich entlang der seitlichen Wände, der Furche erstreckt, die die cerebralen Hemisphären trennt, unmittelbar über dem Corpus callosum.

Limbisches System | Eine Gruppierung von Hirnbereichen, zu der man folgende zählt: Nc. thalamicus inferior, Amygdala, Hippocampus, limbischer Cortex, Teile des Hypothalamus und die sie miteinander verbindenden Faserbündel.

Hippocampus | Eine Struktur des Vorderhirns im Temporallappen, wichtiger Teil des limbischen Systems; umfasst den eigentlichen Hippocampus (das Ammonshorn), Gyrus dentatus und Subiculum.

die beiden cerebralen Hemisphären etwas verschiedene Funktionen ausführen, sind unsere Wahrnehmungen und unsere Gedächtnisinhalte einheitlicher Natur. Diese Einheit wird durch das **Corpus callosum**, ein breites Band von Axonen, das korrespondierende Teile der Assoziationscortici der linken und rechten Hemisphäre miteinander verbindet, ermöglicht: linker und rechter Temporallappen sind miteinander verbunden, linker und rechter Temporallappen sind miteinander verbunden usw. Aufgrund der Existenz des Corpus callosum »weiß« jede Region des Assoziationscortex darum, was sich in der korrespondierenden Region auf der Gegenseite des Gehirns ereignet.

Abbildung 3.16 zeigt eine *Medianansicht* des Gehirns. Das Gehirn (und ein Teil des Rückenmarks) wurde entlang der Mittellinie aufgeschnitten und in zwei symmetrische Hälften geteilt. Die linke Hälfte wurde entfernt, somit sehen wir die innere Oberfläche der rechten Hälfte. Der fast die gesamte Oberfläche der cerebralen Hemisphären überdeckende cerebrale Cortex (einschließlich der Frontal-, Parietal-, Occipital- und Temporallappen) heißt **Neocortex** (»neuer« Cortex, wegen jüngsten evolutionären Ursprungs). Eine weitere Art des cerebralen Cortex, der **limbische Cortex**, ist um die medialen Grenzen der cerebralen Hemisphären gelagert (*limbus* heißt »Grenze«). Der **Gyrus cinguli**, eine wichtige Region des limbischen Cortex, kann in dieser Abbildung gesehen werden (vgl. **Abbildung 3.16**). Wenn Sie auf die oberen zwei Zeichnungen von **Abbildung 3.15** schauen, sehen Sie, dass der limbische Cortex die nicht eingefärbten Regionen einnimmt (vgl. erneut **Abbildung 3.15**).

Abbildung 3.16 zeigt auch das Corpus callosum. Um das Gehirn in seine zwei symmetrischen Hälften zu zerschneiden, muss man die Mitte des Corpus callosum durchtrennen. (Erinnern Sie sich an die Beschreibung der Spalthirnoperation in Kapitel 1; vgl. **Abbildung 3.16**.)

Das limbische System Ein Neuroanatom, Papez (1937) stellte die Hypothese auf, dass eine Reihe miteinander verbundener Hirnstrukturen einen Kreis bildet, dessen primäre Funktionen Motivation und Emotion betrafen. Dieses System enthält mehrere Regionen des limbischen Cortex und einige miteinander verbundene Strukturen, die das Innerste des Vorderhirns umgeben. Der Physiologe MacLean (1949) erweiterte das System durch andere Strukturen und nannte es das **limbische System**. Neben dem limbischen Cortex sind die wichtigsten Teile des limbischen Systems der **Hippocampus** (»Sehpferdchen«) und die

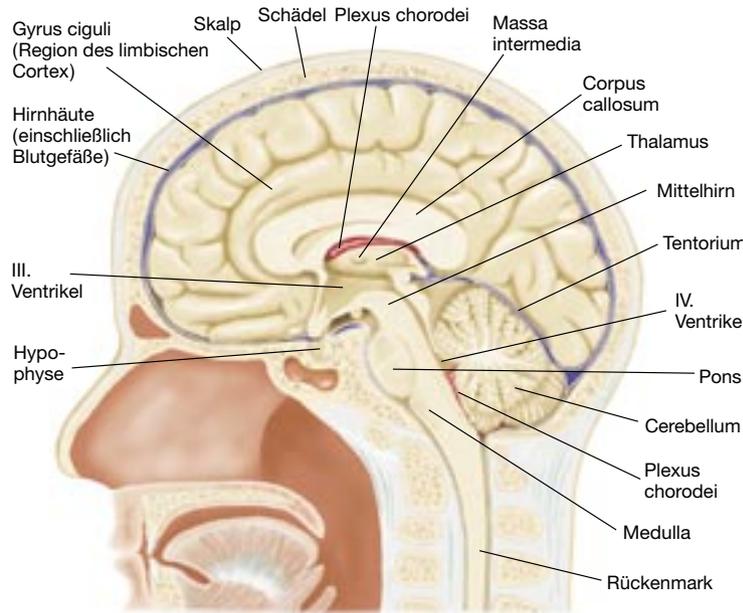


Abbildung 3.16: Mediane Ansicht des Gehirns und eines Teiles des Rückenmarks

Amygdala («Mandelkern»). Beide Teile befinden sich unmittelbar am jeweiligen lateralen Ventrikel im Temporallappen. **Fornix** («Bogen») ist ein Faserbündel, das den Hippocampus mit anderen Hirnbereichen verbindet, wozu auch die **Mammillarkörper** («brustförmig») gehören, Auswülbungen an der Hirnbasis, die Teile des Hypothalamus enthalten (vgl. **Abbildung 3.17**).

MacLean bemerkte, dass die Evolution dieses Systems mit seiner ersten und einfachsten Art des cerebralen Cortex vermutlich mit der Entwicklung der Emotionen einhergeht. Wenn Sie Kapitel 14 durcharbeiten, wissen Sie bereits, dass Teile des limbischen Systems (namentlich die Hippocampusformation und die diese umgebende Region des limbischen Cortex) wichtig für Lernen und Gedächtnisbildung sind. Die Amygdala und einige Bereiche des limbischen Cortex sind besonders an der Emotionsgenese beteiligt: den Gefühlen und dem Ausdruck der Emotion, emotional getönten Gedächtnisinhalten und dem Erkennen der Signale von Emotionen bei anderen Menschen.

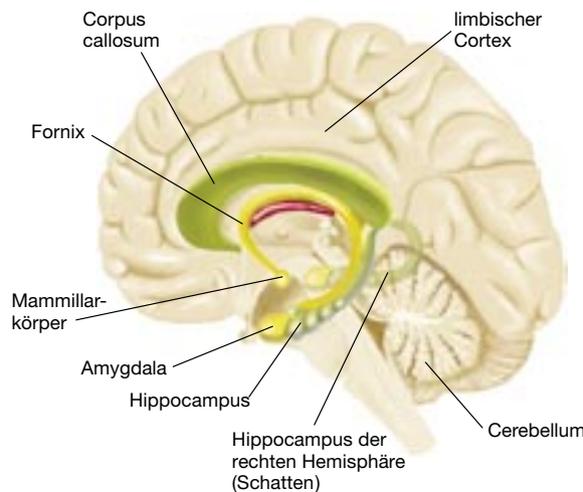


Abbildung 3.17: Wichtigste Anteile des limbischen Systems. Alle linkshemisphärisch, außer denjenigen, die entfernt wurden.

Amygdala (Corpus amygdaloideum) | Eine Struktur im Inneren des rostralen Temporallappens, enthält eine Reihe von Kernen und gehört zum limbischen System.

Fornix | Ein Faserbündel, das den Hippocampus mit anderen Hirnteilen verbindet, einschließlich der Mammillarkörper des Hypothalamus; Teil des limbischen Systems.

Mammillarkörper (Corpus mammillare) | Eine Auswölbung der Gehirnbasis an dem posterioren Ende des Hypothalamus, enthält einige hypothalamische Kerne; gehört zum limbischen System.

Die Basalganglien Als **Basalganglien** fasst man eine Ansammlung subcorticaler Kerne des Vorderhirns auf, die unterhalb des vorderen Teils der lateralen Ventrikel lokalisiert sind. **Nuclei** sind Gruppierungen von Neuronen ähnlicher Form. (Das Wort Nucleus, »Kern«, abgeleitet vom Lateinischen *nucula*, »kleine Nuss«, kann sich auf den inneren Teil eines Atoms beziehen, auf die Strukturen einer Zelle, die Chromosomen enthält und – im gegebenen Falle – auf eine Ansammlung von Neuronen innerhalb des Gehirns.) Die wichtigsten Teile der Basalganglien sind der *Nucleus caudatus* (»der geschweifite Kern«) das *Putamen* (»die Muschel«) und der *Globus pallidus* (»die bleiche Kugel«) (vgl. **Abbildung 3.18**). Die Basalganglien sind an der Bewegungssteuerung beteiligt. Die Parkinson'sche Krankheit wird beispielsweise durch eine Degeneration bestimmter Neurone des Mittelhirns, die ihre Axone zum Nc. caudatus und den Putamen senden, verursacht. Die Symptome dieser Krankheit bestehen

in Schwäche, Tremor, Starrheit der Extremitäten, schlechter Balance und Schwierigkeiten beim Initiieren von Bewegungen.

■ Das Diencephalon

Die zweite Hauptabteilung des Vorderhirns, das **Diencephalon**, befindet sich zwischen dem Telencephalon und dem Mesencephalon; es umgibt den III. Ventrikel. Seine zwei wichtigsten Strukturen sind Thalamus und Hypothalamus (vgl. **Abbildung 3.18**).

Der Thalamus Der **Thalamus** (aus dem Griechischen *thalamos*, »innere Kammer«) bildet den dorsalen Teil des Diencephalons. Er befindet sich nahe der Mitte der cerebralen Hemisphären, unmittelbar medial und caudal zu den Basalganglien. Der Thalamus besteht aus zwei Lappen, die durch graue Substanz überbrückt werden. Diese *Massa intermedia*, durchdringt die Mitte des III. Ventrikels (vgl. **Abbildung 3.18**). Die *Massa intermedia* ist wahrscheinlich keine wichtige Struktur, weil sie oft fehlt. Allerdings dient sie als nützlicher Bezugspunkt bei der Betrachtung von Diagrammen des Gehirns. So in den Abbildungen 3.4, 3.16, 3.17, 3.18 und 3.19.

Der größte Teil des neuronalen Inputs zum cerebralen Cortex kommt aus dem Thalamus; tatsächlich kann ein größerer Anteil der corticalen Oberfläche in Regionen unterteilt werden, die Projektionen von bestimmten Teilen des Thalamus erhalten. **Projektionsfasern** sind Axone, die Zellkörpern in einem bestimmten Hirnbereich entstammen und mit Neuronen in einem anderen Bereich Synapsen bilden (d.h. sie *projizieren* auf diese Regionen).

Der Thalamus wird in verschiedene Kerne unterteilt. Einige thalamische Kerne erhalten sensorische Information von den sensorischen Systemen. Die Neurone dieser Kerne schalten diese sensorische Information auf spezifische sensorische Projektionsareale des cerebralen Cortex um. Beispielsweise erhält das **Corpus geniculatum laterale** Information vom Auge und sendet Axone zum primären visuellen Cortex. Das **Corpus geniculatum mediale** empfängt Informationen aus dem Innenohr und sendet Axone zum primären auditiven Cortex. Andere thalamische Kerne projizieren auf spezifische Regionen des cerebralen Cortex, übertragen aber keine sensorische Informa-

Basalganglien | Eine Gruppe subcorticaler Kerne im Telencephalon, der Nc. caudatus, der Globus pallidus und das Putamen, wichtige Komponenten des motorischen Systems.

Nucleus | (Plural: Nuclei) Eine umschriebene Gruppe neuronaler Zellkörper im Zentralnervensystem.

Diencephalon | Ein Bereich des Vorderhirns, der den III. Ventrikel umgibt; enthält Thalamus und Hypothalamus.

Thalamus | Der größte Teil des Diencephalon, lokalisiert oberhalb des Hypothalamus; enthält Kerne, die auf bestimmte Regionen des cerebralen Cortex projizieren und von diesen Regionen Information erhalten.

Projektionsfaser | Axon eines Neuron in einer Hirnregion, dessen Endigungen mit Neuronen in anderen Regionen Synapsen bilden.

Corpus geniculatum laterale | Eine Zellgruppe im seitlichen Kniehöcker des Thalamus, die Fasern von der Retina erhält und von dem aus Fasern zum primären visuellen Cortex projiziert.

Corpus geniculatum mediale | Eine Zellgruppe im medialen Kniehöcker des Thalamus; erhält Fasern aus dem auditiven System und projiziert mit Fasern auf den primären auditiven Cortex.

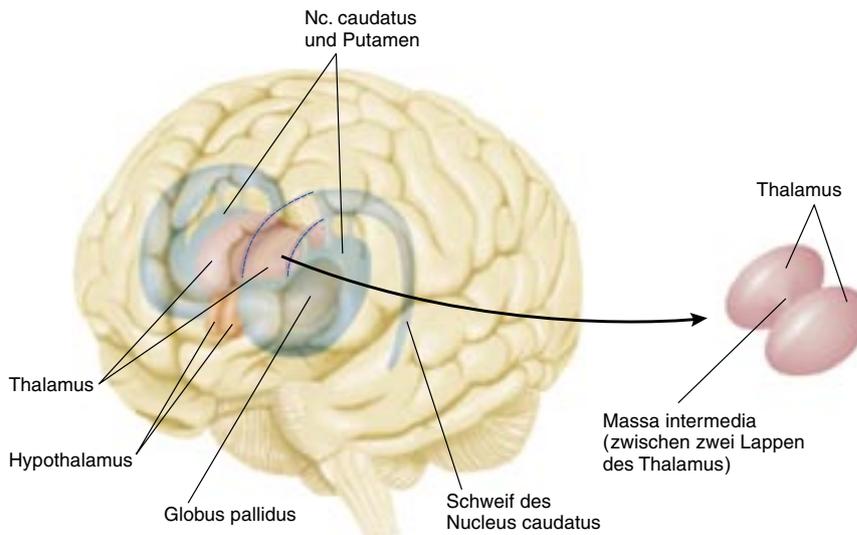


Abbildung 3.18: Lokalisation der Basalganglien und des Diencephalon, durch das Gehirn durchschimmernd

tion. Beispielsweise empfängt der **Nc. ventrolateralis** Information vom Cerebellum und projiziert diese auf den primären motorischen Cortex. In Kapitel 9 wird dargestellt, dass verschiedene Kerne an der Steuerung der allgemeinen Erregbarkeit des cerebralen Cortex beteiligt sind. Zur Erfüllung dieser Aufgabe haben diese Kerne ausgedehnte Projektionen auf alle corticalen Regionen.

Der Hypothalamus Wie es der Name ausdrückt, liegt der **Hypothalamus** an der Hirnbasis, unterhalb des Thalamus. Obwohl der Hypothalamus eine kleine Struktur ist, ist er doch eine sehr wichtige Struktur. Er steuert das vegetative Nervensystem und endokrine Systeme und organisiert Verhaltensmuster, die für das Überleben der Art grundlegend sind – die so genannten vier F: fighting (Kämpfen), feeding (Nahrungsaufnahme), fleeing (Fluchtverhalten) und f... (Begattung).

Der Hypothalamus befindet sich beidseitig des ventralen Teiles des III. Ventrikels. Der Hypothalamus ist eine komplexe Struktur, die viele Kerne und Faserbündel enthält. Abbildung 3.19 zeigt seine Lokalisation und Größe. Man bemerke, dass die Hypophyse mit der Basis des Hypothalamus über den Hypophysenstiel verbunden ist. Genau vor dem Hypophysenstiel liegt das **Chiasma opticum**, in dem die Hälfte der Axone des N. opticus (von den Augen) von einer Seite auf die andere Seite des Gehirns kreuzen (vgl. **Abbildung 3.19**). Die Funktion des Hypothalamus bei der Steuerung der vier F (und anderer Verhaltensweisen wie Trinken und Schlafen) werden in weiteren Kapiteln dieses Buches behandelt.

Ein Großteil der endokrinen Systeme wird von Hormonen gesteuert, die von Zellen im Hypothalamus synthetisiert und freigesetzt werden. Ein spezialisiertes System von Blutgefäßen verbindet den Hypothalamus direkt mit der **anterioren Hypophyse** (vgl. **Abbildung 3.20**). Die hypothalamischen Hormone werden von spezialisierten Neuronen, genannt **neurosekretorische Zellen**, im Bereich des Hypophysenstieles freigesetzt. Diese Hormone regen die anteriore Hypophyse an,

Nc. ventrolateralis | Ein Kern des Thalamus, der Information vom Cerebellum erhält und Axone zum primären motorischen Cortex entsendet.

Hypothalamus | Eine Gruppe von Kernen des Diencephalon, unterhalb des Thalamus gelegen; reguliert das vegetative Nervensystem, steuert die vordere und hintere Hypophyse und integriert artspezifische Verhaltensmuster.

Chiasma opticum | Eine X-förmige Verbindung zwischen den optischen Nerven, befindet sich unterhalb der Hirnbasis, direkt vor der Hypophyse.

Anteriore Hypophyse | Hypophysenvorderlappen; eine endokrine Drüse, deren Sekretion durch hypothalamische Hormone gesteuert wird.

Neurosekretorische Zelle | Ein Neuron, das ein Hormon freisetzt.

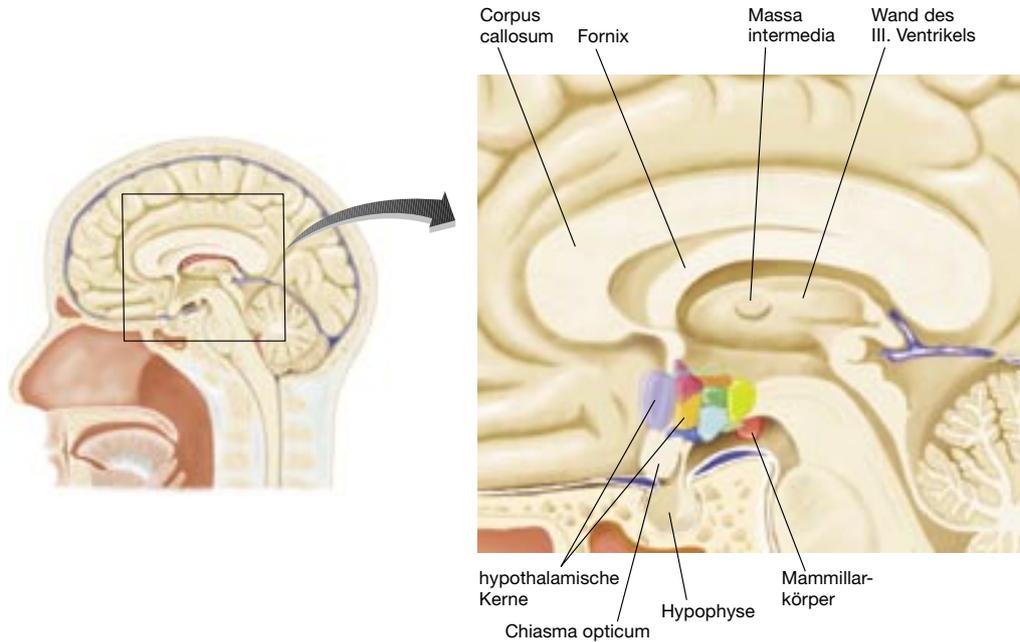


Abbildung 3.19: Mediale Ansicht eines Teiles des Gehirns, die einige Kerne des Hypothalamus zeigt. Die Kerne befinden sich an der äußeren Seite der Wand des III. Ventrikels.

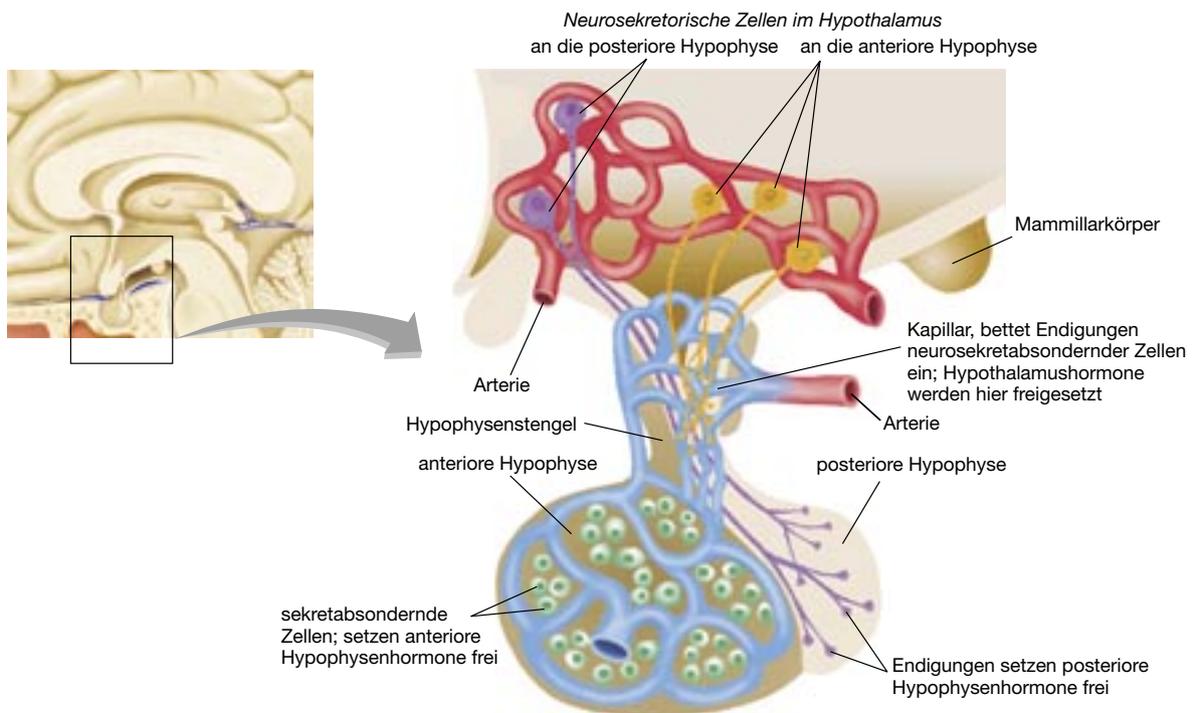


Abbildung 3.20: Die Hypophyse. Hormone aus den neurosekretorischen Zellen im Hypothalamus werden durch Kapillaren zur anterioren Hypophyse transportiert, wo sie die Sekretion von Hormonen steuern. Die Hormone der posterioren Hypophyse werden im Hypothalamus synthetisiert und in Vesikeln auf dem axoplasmatischen Transportweg dorthin gebracht.

ihre Hormone freizusetzen. Beispielsweise veranlasst das *Gonadotropin-Releasing-Hormon* die anteriore Hypophyse, die *gonadotropen Hormone* freizusetzen, die für das reproduktive Verhalten und seine physiologischen Grundlagen wichtig sind.

Die meisten Hormone aus der anterioren Hypophyse steuern andere endokrine Drüsen. Beispielsweise stimulieren die gonadotropen Hormone die Gonaden (Ovarien und Testes), männliche oder weibliche Sexualhormone freizusetzen. Diese Hormone beeinflussen Zellen im gesamten Körper einschließlich einiger des Gehirns. Zwei andere Hormone der anterioren Hypophyse – Prolactin und das somatotrope Hormon (Wachstumshormon) – steuern keine anderen Drüsen, sondern sind effektorische Hormone. Die Verhaltenswirkungen der Hormone der anterioren Hypophyse werden in späteren Kapiteln erörtert.

Der Hypothalamus bildet auch die Hormone der **posterioren Hypophyse** und steuert ihre Sekretion. Zu diesen Hormonen gehört Oxytocin, die Absonderung von Milch und von Kontraktionen des Uterus während der Geburt. Das zweite Hormon ist das Vasopressin, das die Urinausfilterung seitens der Nieren reguliert. Diese Hormone werden von Neuronen im Hypothalamus gebildet. Deren Axone ziehen durch den Hypophysenstiel und enden in der posterioren Hypophyse. Die Hormone werden in Vesikeln durch das Axoplasma dieser Neurone transportiert und in den Endknöpfen in der posterioren Hypophyse gesammelt. Wenn diese Axone feuern, werden die in ihren Endknöpfen enthaltenen Hormone in die Blutbahn freigesetzt.

3.2.3 Das Mittelhirn

Das **Mittelhirn (Mesencephalon)** umgibt den Aqueductus cerebri und besteht aus zwei Hauptanteilen: dem Tectum und dem Tegmentum.

■ Das Tectum

Das **Tectum** (»Dach«) liegt im dorsalen Teil des Mesencephalon. Es wird hauptsächlich von den **Colliculi superiores** und den **Colliculi inferiores** gebildet, die als vier Hügel auf der dorsalen Oberfläche des Hirnstammes erscheinen und die Vierhügelplatte bilden. Mit dem Begriff Hirnstamm fasst man Diencephalon, Mesencephalon und Nachhirn zusammen und der Name leitet sich davon ab, dass diese Strukturen zusammen

wie ein Stamm aussehen. Abbildung 3.21 zeigt verschiedene Ansichten des Hirnstammes: laterale und posteriore Ansichten des Hirnstammes in einem halbdurchsichtigen Gehirn; eine erweiterte Ansicht des Hirnstammes, bei der ein Teil des Cerebellum abgeschnitten wurde, um die Sicht in den IV. Ventrikel freizulegen, und einen Querschnitt durch das Mittelhirn (vgl. **Abbildung 3.21**). Die Colliculi inferiores gehören zum auditiven System. Die Colliculi superiores gehören zum visuellen System. Bei Säugetieren sind sie hauptsächlich an visuellen Reflexen und Reaktionen auf sich bewegende Reize beteiligt.

■ Das Tegmentum

Das **Tegmentum** (»Haube«) besteht aus dem Teil des Mesencephalon unterhalb des Tectums. Darin befindet sich das rostrale Ende der Formatio reticularis, verschiedene Kerne zur Steuerung von Augenbewegungen (die prätegmentalen Kerne), das zentrale Höhlengrau (Substantia grisea centralis), der Nc. ruber (roter Kern), die Substantia nigra (schwarzer Kern) und das ventrale Gebiet des Tegmentum (vgl. **Abbildung 3.21d**).

Die **Formatio reticularis** ist eine größere Struktur, die aus vielen Kernen besteht (insgesamt mehr als 90).

Posteriore Hypophyse | Hypophysenhinterlappen; enthält hormonfreisetzende Endknöpfe von Axonen, deren Zellkörper im Hypothalamus liegen.

Mittelhirn | Das Mesencephalon; der zentrale Teil der drei Hauptabteilungen des Gehirns.

Tectum | Der dorsale Anteil des Mittelhirns; dazu gehören die Colliculi superiores und inferiores.

Colliculi superiores | Auswölbungen auf dem obersten Anteil des Mittelhirns; sie gehören zum visuellen System.

Colliculi inferiores | Auswölbungen unterhalb der Colliculi superiores auf dem oberen Anteil des Mittelhirns; sie gehören zum akustischen System.

Tegmentum | Der ventrale Teil des Mittelhirns; enthält das zentrale Höhlengrau, die Formatio reticularis, den Nc. ruber und die Substantia nigra.

Formatio reticularis | Ein großes Netzwerk neuronales Gewebes in der Zentralregion des Hirnstammes, erstreckt sich von der Medulla oblongata bis zum Diencephalon.

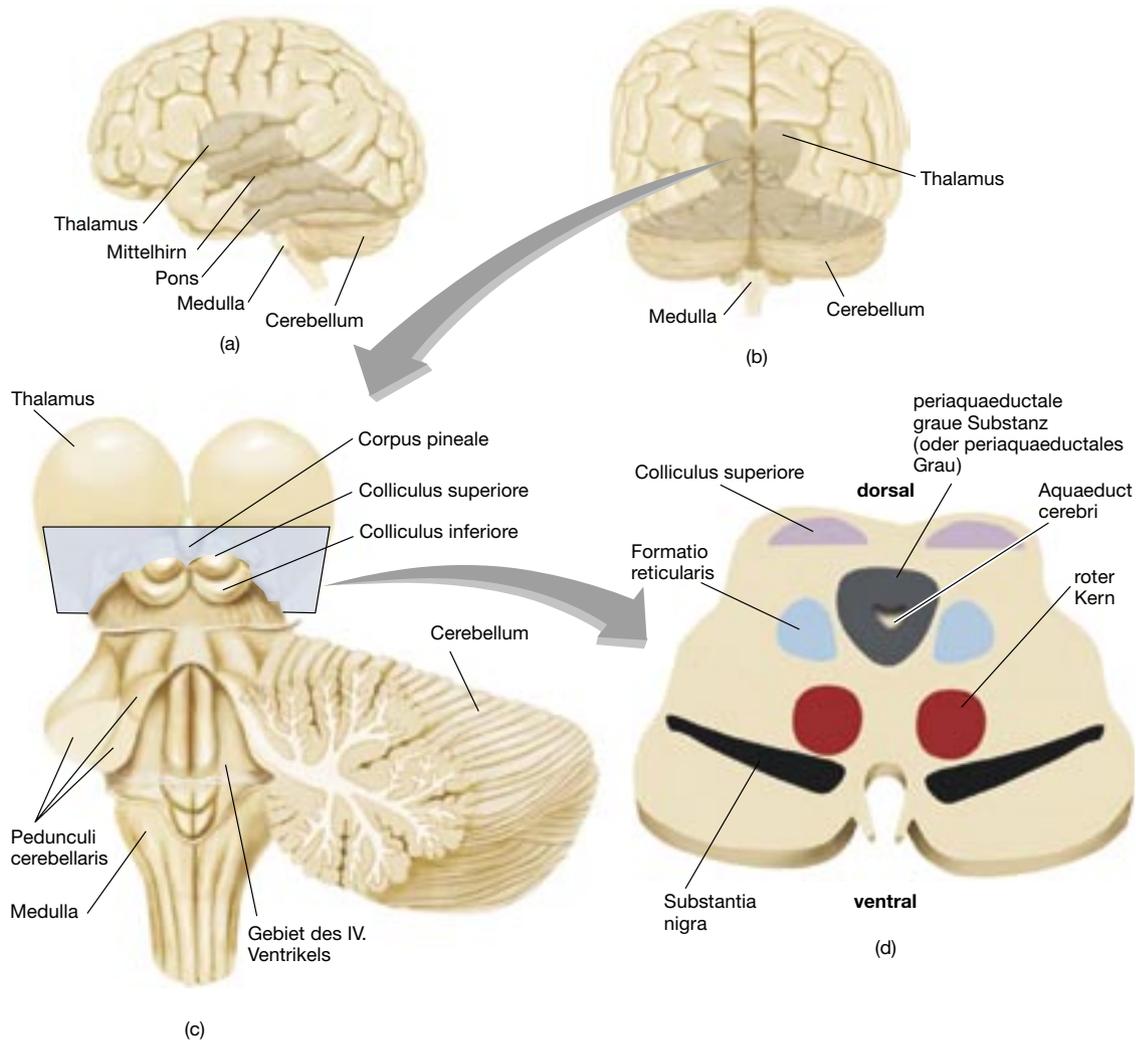


Abbildung 3.21: Cerebellum und Hirnstamm. (a) Die laterale Ansicht eines halbtransparenten Gehirns zeigt das Cerebellum und den Hirnstamm hindurchscheinend. (b) Ansicht auf die Rückseite des Gehirns. (c) Eine dorsale Ansicht des Hirnstammes. Die linke Hemisphäre des Cerebellums und ein Teil der rechten Hemisphäre wurden entfernt, um das Innere des IV. Ventrikels und die Kleinhirnschenkel (Pedunculi cerebellaris) freizulegen. (d) Ein Querschnitt des Mittelhirns.

Charakteristisch für diese Struktur ist ein diffuses Netzwerk miteinander verbundener Neurone, die komplexe Dendriten und axonale Fortsätze haben. (*Reticulum* heißt »kleines Netz«; die frühen Anatomen waren durch das netzartige Erscheinungsbild der *Formatio reticularis* beeindruckt.) Die *Formatio reticularis* durchzieht das Innere des Hirnstammes von

Substantia grisea centralis | (zentrales Höhlengrau)
Die Auskleidung des *Aqueductus cerebri* im Mittelhirn; enthält neuronale Schaltkreise für artspezifisches Verhalten.

der unteren Grenze der *Medulla oblongata* bis hin zur oberen Grenze des *Mesencephalon* (vgl. **Abbildung 3.21d**). Die *Formatio reticularis* erhält über verschiedene Pfade sensorische Information und projiziert Axone zum Thalamus, zum cerebralen Cortex und in das Rückenmark. Sie spielt eine Rolle bei der Regulation von Schlaf und Wachheit, bei der Steuerung der Aufmerksamkeit, des Muskeltonus, von Bewegungen und verschiedener vitaler Reflexe. Ihre Funktionen werden ausführlicher in späteren Kapiteln dargestellt.

Die **Substantia grisea centralis** wird so genannt, weil es überwiegend aus neuronalen Zellkörpern besteht (»graue Substanz« im Gegensatz zur »weißen Substanz« von Axonbündeln), die den *Aqueductus*

cerebri auskleiden. In diesem zentralen Höhlengrau gibt es neuronale Schaltkreise, die artspezifische Verhaltenssequenzen, steuern wie Kämpfen und Bejagen. In Kapitel 7 wird dargestellt, dass Morphine die Schmerzempfindlichkeit des Organismus herabsetzen, indem sie Rezeptoren auf Neuronen in dieser Region stimulieren.

Nc. ruber und **Substantia nigra** sind wichtige Komponenten des motorischen Systems. Ein Axonbündel aus dem Nc. ruber bildet eine der zwei Hauptfasersysteme, die motorische Information vom cerebralen Cortex und vom Cerebellum auf das Rückenmark übertragen. Die Substantia nigra enthält Neurone, deren Axone auf den Nc. caudatus und das Putamen, Teile der Basalganglien, projizieren. In Kapitel 4 wird erörtert, dass eine Degeneration dieser Neurone die Parkinson'sche Krankheit verursacht.

3.2.4 Das Nachhirn

Das **Nachhirn** umgibt den IV. Ventrikel und besteht aus zwei Hauptteilen: Metencephalon und Myelencephalon.

■ Das Metencephalon

Das Metencephalon besteht aus Pons und Cerebellum.

Cerebellum Das **Cerebellum** (»Kleinhirn«) ähnelt mit seinen zwei Hemisphären der Miniatur des Cerebrum. Es wird vom **cerebellaren Cortex** bedeckt und in ihm befinden sich eine Reihe von **Kleinhirnkernen**. Diese Kerne erhalten Projektionen vom cerebellaren Cortex und projizieren selbst auf andere Teile des Gehirns. Jede Hemisphäre des Cerebellum ist an die dorsale Oberfläche der Pons durch Axonbündel angeheftet: über den **Pedunculus cerebellaris** (»kleiner Stiel«) superior, medius und inferior (vgl. **Abbildung 3.21c**).

Schädigungen des Cerebellum beeinträchtigen den Stand, den Gang oder die Ausführung koordinierter Bewegung. (Ein virtuoser Pianist oder ein anderer Instrumentalist ist seinem Cerebellum sehr verpflichtet.) Das Cerebellum empfängt visuelle, auditive, vestibuläre und somatosensorische Information und erhält auch Information über die Bewegungen einzelner Muskeln. Das Cerebellum integriert diese Information und modifiziert den motorischen Output, in dem es eine koordinierende glättende Wirkung auf die

Bewegungen ausübt. Schädigungen des Cerebellums führen zu eckigen, schlecht koordinierten, überschießenden Bewegungen; ausgedehnte Schädigungen des Cerebellum machen es unmöglich, zu stehen. Kapitel 8 behandelt die Struktur und die Funktionen des Cerebellums detaillierter.

Pons Pons, eine große Wulst im Hirnstamm, liegt zwischen Mesencephalon und Medulla oblongata, direkt ventral zum Cerebellum. *Pons* heißt »Brücke«, allerdings sieht dieser Hirnteil nicht wie eine solche aus; vgl. erneut **Abbildungen 3.16** und **3.21a**). Das Brückenhirn enthält in seinem Inneren einen Teil der *Formatio reticularis*, dazu einige Kerne, die für die Regulation von Schlaf und Wachheit wichtig sind. Es enthält einen großen Kern, der die Information vom cerebralen Cortex zum Cerebellum umschaltet.

Nc. ruber | (roter Kern) Ein großer Kern im Mittelhirn, der Information vom Cerebellum und vom motorischen Cortex erhält und Axone zu den motorischen Neuronen im Rückenmark sendet.

Substantia nigra | (schwarzer Kern) Eine dunkel gefärbte Region des Tegmentum, deren Neurone mit dem Nc. caudatus und dem Putamen kommunizieren.

Nachhirn | Die am weitesten caudal liegende Abteilung des Gehirns; dazu gehören das Metencephalon und das Myelencephalon.

Cerebellum | (Kleinhirn) Ein größerer Teil des Gehirns, dorsal dem Pons, bestehend aus zwei cerebellaren Hemisphären, die vom cerebellaren Cortex überdeckt sind; wichtige Struktur des motorischen Systems.

Cerebellarer Cortex | Der Cortex, der die Oberfläche des Cerebellums bildet.

Kleinhirnkern | Kerne innerhalb der cerebellaren Hemisphären; sie erhalten Projektionen vom cerebellaren Cortex und projizieren selbst auf andere Teile des Gehirns.

Pedunculus cerebellaris | (Kleinhirnstiel) Eine der drei Faserbündel, die jede cerebellare Hemisphäre mit Pons verbinden.

Pons | Teil des Metencephalon, rostral zur Medulla oblongata, caudal vom Mittelhirn und ventral zum Cerebellum.

■ Das Myelencephalon

Das Myelencephalon besteht aus nur einer Hauptstruktur, der **Medulla oblongata** (wörtlich »verlängertes Mark«), gewöhnlich als die *Medulla* bezeichnet. Diese Struktur bildet den am weitesten caudal gelegenen Teil des Gehirns; seine untere Grenze ist das rostrale Ende des Rückenmarks. Die Grenze wird durch die Kreuzung der Pyramidenbahn (*Ducussatio pyramidum*) markiert (vgl. erneut **Abbildungen 3.16** und **3.21a**). Die Medulla enthält einen Teil der *Formatio reticularis*, in der Kerne liegen, die vitale Funktionen steuern wie das kardiovaskuläre System, die Atmung und den Tonus der Skelettmuskulatur.

3.2.5 Das Rückenmark

Das **Rückenmark** (*Medulla spinalis*) ist ein langes konisches Gebilde, ungefähr so dick wie unser kleiner Finger. Die Hauptfunktion des Rückenmarks besteht darin, die motorischen Fasern zu den effektorischen Organen des Körpers zu senden (Drüsen und Muskeln) und die somatosensorische Information aufzunehmen und zum Gehirn zu leiten. Das Rückenmark hat einen bestimmten Grad von Autonomie gegenüber dem Gehirn; es befinden sich in ihm verschiedene Reflexzentren (einige davon werden in Kapitel 8 beschrieben).

Das Rückenmark wird durch die Wirbelsäule geschützt, die aus 24 einzelnen Wirbeln (*Vertebrae*) besteht, die in folgende Regionen unterteilt werden: die *zervicalen* *Vertebrae* (Nackengebiet), die *thoracalen* *Vertebrae* (Brustbereich) und *lumbalen* *Vertebrae* (untere Rückenregion), dazu kommen noch die miteinander

Medulla oblongata | Der am weitesten caudal gelegene Teil des Gehirns; im Myelencephalon, direkt rostral zum Rückenmark.

Rückenmark | (*Medulla spinalis*) Ein Band neuronales Gewebes, das sich von der *Medulla oblongata* in caudaler Richtung erstreckt.

Cauda equina | Ein Bündel von Spinalnerven caudal vom Ende des Rückenmarks.

Kaudalanästhesie | Anästhesie und Paralyse des Unterleibs durch die Injektion eines Lokalanästhetikums in den *Liquor cerebro spinalis* im Bereich der *Cauda equina*.

verschmolzenen Wirbel, die den *sacralen* und *coccygealen* Anteil der Wirbelsäule bilden (Beckenregion). Das Rückenmark erstreckt sich durch die Löcher, die jeder Wirbel bildet. **Abbildung 3.22** verdeutlicht die Unterteilungen und Strukturen des Rückenmarks und der Wirbelsäule (vgl. **Abbildung 3.22**). Beachten Sie, dass das Rückenmark nur ungefähr zwei Drittel der Länge der Wirbelsäule hat; der Rest des Raumes wird durch eine Masse von Spinalnerven ausgefüllt, die die *Cauda equina* (»Pferdeschwanz«) bilden (vgl. erneut **Abbildung 3.3c**).

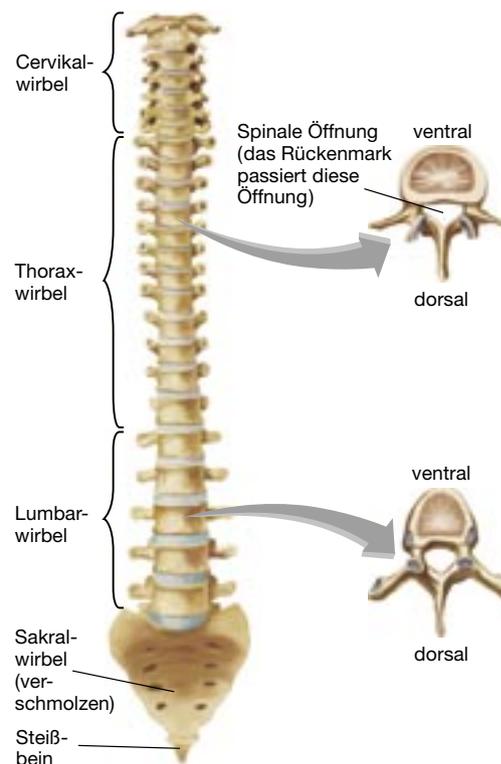


Abbildung 3.22: Ventrale Ansicht der menschlichen Wirbelsäule. Die Detailbilder veranschaulichen den Bau der Wirbel.

In der frühen Zeit der Embryonalentwicklung haben Wirbelsäule und Rückenmark die gleiche Länge. Im Fortgang der Entwicklung wächst die Wirbelsäule schneller als das Rückenmark. Diese unterschiedliche Wachstumsrate bewirkt, dass die unteren Spinalnerven nach unten verschoben werden; die am weitesten caudal gelegenen Spinalnerven bilden die **Cauda equina**, bevor sie durch die Öffnung zwischen den Wirbeln aus der Wirbelsäule austreten. Um eine **Kaudalanästhesie** zu erzeugen, der manchmal in der Chirurgie des Beckens oder bei der Geburt eines Kindes

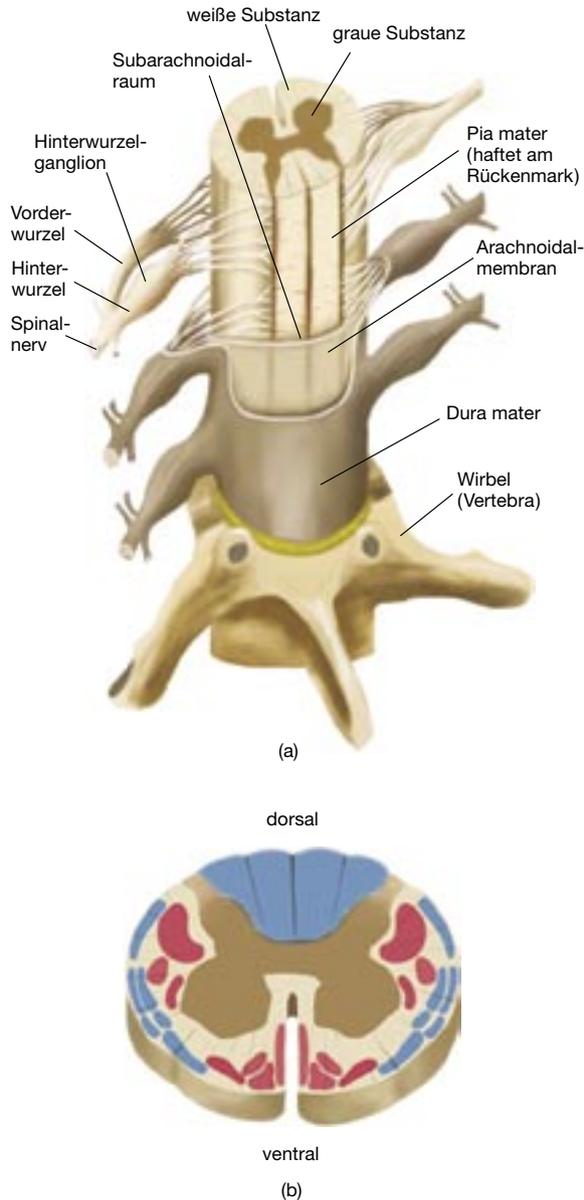


Abbildung 3.23: Das Rückenmark. (a) Ein Teil des Rückenmarks, bei dem die Meninges und die Beziehung des Rückenmarks zur Wirbelsäule dargestellt werden. (b) Ein Querschnitt durch das Rückenmark. Aufsteigende Faserbündel (blau); absteigende Faserbündel (rot).

angewandt wird, injiziert man ein Lokalanästhetikum in den Liquor innerhalb einer Auswölbung der Dura mater um die Cauda equina. Das Anästhetikum blockiert die Erregungsleitung in den Axonen der Cauda equina.

Abbildung 3.23a zeigt einen Teil des Rückenmarks mit den es umhüllenden Meninges. Von jeder Seite des Rückenmarks gehen zwei dünne Faserbündel aus.

Gruppen dieser Bündel fusionieren und bilden die 31 Paare der dorsalen und ventralen **Spinalnervenzwurzeln**. **Hinterwurzeln** und **Vorderwurzeln** (Radices dorsales und Radices ventrales) vereinigen sich nach der Passage der Zwischenwirbelöffnung (Foramen intervertebrale) und werden zum Rückenmarksnerv (N. spinalis) (vgl. **Abbildung 3.23a**).

Abbildung 3.23b zeigt einen Querschnitt des Rückenmarks. Wie das Gehirn besteht das Rückenmark aus weißer und grauer Substanz. Anders als beim Gehirn liegt im Rückenmark die weiße Substanz, die aus aufsteigenden und absteigenden Bündeln myelinisierter Axonen besteht, an der Außenseite. Die graue Substanz (vorwiegend Zellkörper von Neuronen und kurze nicht myelinisierte Axone) befindet sich im Inneren. In **Abbildung 3.23b** sind aufsteigende Trakte blau gezeichnet; absteigende Trakte sind rot gezeichnet.

Zusammenfassung

Das Zentralnervensystem

Das Gehirn besteht aus drei Hauptabteilungen, die um drei Kammern eines Rohres angeordnet sind, die sich zu einem frühen Zeitpunkt der Embryonalentwicklung herausbilden: das Vorderhirn, das Mittelhirn und das Nachhirn. Die Entwicklung des Neuralrohres in das ausgereifte Zentralnervensystem wird in **Abbildung 3.7** illustriert und **Tabelle 3.2** stellt die Hauptabteilungen und Unterabteilungen des Gehirns zusammen.

Während der ersten Phase der Hirnentwicklung kommt es durch symmetrische Teilung der Gründerzellen in der Ventrikularzone; die sich entlang des Neuralrohres erstreckt, zu ihrer Vergrößerung. Während der zweiten Phase resultieren aus der asymmetrischen Teilung dieser Zellen Neurone, die entlang des Fasern radiärer Gliazellen zu ihrem Bestim-

Spinalnervenzwurzel | Ein Bündel von Axonen, das von Bindegewebe umgeben ist und paarweise vorliegt, aus dessen Fusion ein Spinalnerv gebildet wird.

Hinterwurzel | (Radix dorsalis) Wurzel eines Spinalnervs, in der afferente (sensorische) Fasern verlaufen.

Vorderwurzel | (Radix ventralis) Spinalnervenzwurzel, die efferente (motorische) Fasern enthält.

mungsort wandern. Dort bilden Neurone Dendriten und Axone aus und formieren synaptische Verbindungen mit anderen Neuronen. Zu einem späteren Zeitpunkt werden die Neurone, die keine ausreichende Zahl synaptischer Verbindungen ausbilden konnten, durch Apoptosis getötet. Obwohl die Grundzüge der Entwicklung des Nervensystems genetisch gesteuert werden, ist sensorische Stimulation zur Verfeinerung ins Detail notwendig. Darüber hinaus können selbst die neuronalen Schaltkreise des völlig ausgereiften Gehirns durch Erfahrung noch modifiziert werden.

Die Duplikation der Gene – besonders der Mastergene, die Gruppierungen anderer Gene steuern – bahnt die Zunahme der Komplexität des Gehirns im Prozess der Evolution. Wird ein Gen dupliziert, kann eine der Kopien weiterhin lebenswichtige Funktionen ausführen. Die andere Kopie steht dann für »Experimente« durch Mutation zur Verfügung. Die erhebliche Größe des menschlichen Gehirns im Vergleich zu den Gehirnen der anderen Primaten wird vermutlich durch eine Verlängerung der ersten und zweiten Periode der Hirnentwicklung erreicht.

Das Vorderhirn umgibt die lateralen und den III. Ventrikel und besteht aus dem Telencephalon und dem Diencephalon. Das Telencephalon enthält den cerebralen Cortex, das limbische System und die Basalganglien. Der cerebrale Cortex ist in die frontalen, parietalen, temporalen und occipitalen Lappen unterteilt. Der Sulcus centralis teilt den Frontallappen, in dem Bewegungsteuerung und die Planung von Bewegungen geleistet wird, von den drei anderen Lappen, in denen hauptsächlich Wahrnehmungs- und Lernprozesse stattfinden. Das limbische System mit dem limbischen Cortex, dem Hippocampus und der Amygdala ist an der Emotionsgenese, der Verhaltensmotivation und an Lernprozessen beteiligt. Die Basalganglien sind wichtig für die Steuerung von Bewegungen. Das Diencephalon besteht aus dem Thalamus, der Information zum cerebralen Cortex übermittelt und von dort Information erhält, und dem Hypothalamus, der die endokrinen Systeme steuert und artspezifische Verhaltensmuster moduliert.

Das Mittelhirn umgibt den Aqueductus cerebri und besteht aus Tectum und Tegmentum. Das Tectum erfüllt Aufgaben beim Hören und bei der Steuerung visueller Reflexe und von Reaktionen auf sich bewegende Reize. Das Tegmentum enthält die Formatio reticularis, die für die Regelung von Schlaf

und Wachheit und von Bewegung wichtig ist; das zentrale Höhlengrau, das verschiedene artspezifische Verhaltensweisen steuert; den Nc. ruber und die Substantia nigra, die beide zum motorischen System gehören. Das Nachhirn umgibt den IV. Ventrikel und besteht aus dem Cerebellum, der Pons und der Medulla oblongata. Das Cerebellum ist ein Integrations- und Koordinationszentrum für Bewegungen. Pons enthält Kerne, die für die Steuerung von Schlaf und Wachheit wichtig sind. Auch die Medulla oblongata ist an der Steuerung von Schlaf und Wachheit beteiligt, sie ist aber auch wichtig für die Bewegungsteuerung und die Steuerung vitaler Funktionen wie Herzschlag, Atmung und Blutdruck. Der äußere Teil des Rückenmarks besteht aus weißer Substanz: sie wird aus Axonen gebildet, die Information zum oder vom Gehirn übertragen. Die zentrale graue Substanz enthält Zellkörper.

Zusammenfassung

3.3 Das periphere Nervensystem

3.3

Gehirn und Rückenmark kommunizieren mit dem übrigen Körper über die Hirnnerven und Rückenmarksnerven. Diese Nerven gehören zum peripheren Nervensystem, das sensorische Information zum Zentralnervensystem leitet und Botschaften des ZNS zu den Muskeln und Drüsen des Körpers übermittelt.

3.3.1 Rückenmarksnerven

Die **Rückenmarksnerven** (Nn. spinales) beginnen an der Vereinigungsstelle der Hinter- und Vorderwurzel des Rückenmarks. Die Nerven verlassen die Wirbelsäule und ziehen zu den Muskeln oder den sensorischen Rezeptoren, die sie innervieren, wobei sie sich dabei mehrfach verzweigen. Zweige der Rückenmarksnerven ziehen oft entlang von Blutgefäßen. Das gilt besonders für diejenigen Verzweigungen, die die Skelettmuskeln innervieren (vgl. erneut **Abbildung 3.3**).

Betrachten wir jetzt die Pfade, auf denen sensorische Information in das Rückenmark gelangt und motorische Information das Rückenmark verlässt. Die Zellkörper aller Axone, die sensorische Information in das Rückenmark und Gehirn übertragen, befinden sich außerhalb des ZNS. (Einzige Ausnahme bildet

Rückenmarksnerv | (N. spinalis) Ein peripherer Nerv, der vom Rückenmark ausgeht.

das visuelle System; die Retina des Auges ist ein Teil des Gehirns.) Diese einlaufenden Axone werden als **afferente Axone** bezeichnet, weil sie etwas zum ZNS »tragen«. Zellkörper der Axone, die die somatosensorische Information in das Rückenmark übertragen, befinden sich in den **Spinalganglien**, runde Anschwellungen der Hinterwurzel (vgl. **Abbildung 3.24**). Diese Neurone sind vom unipolaren Typ (sie wurden in Kapitel 2 beschrieben). Der Axonstiel teilt sich nahe am Zellkörper, sendet den einen Zweig in das Rückenmark und den anderen nach außen zum Sinnesorgan. Alle Axone der Hinterwurzel übertragen somatosensorische Information.

Die Zellkörper der Neurone, die die Vorderwurzeln bilden, befinden sich innerhalb der grauen Substanz des Rückenmarks. Die Axone dieser multipolaren Neurone verlassen das Rückenmark durch eine Vorderwurzel, die sich mit einer Hinterwurzel zu einem Spinalnerv vereinigt. Die Axone, die das Rückenmark durch die Vorderwurzeln verlassen, steuern Muskeln und Drüsen. Man nennt sie **efferente Axone**, weil sie etwas vom ZNS »wegtragen« (vgl. **Abbildung 3.24**).

3.3.2 Hirnnerven

12 Paare von **Hirnnerven** (Nn. craniales) verlassen die ventrale Oberfläche des Gehirns. Die meisten dieser Nerven haben sensorische und motorische Funktionen für den Bereich des Kopfes und des Nackens. Der zehnte Hirnnerv, der **N. vagus**, reguliert die Funktionen der Organe im Brust- und Bauchraum. Er wird *Vagus* (»Wanderer«) genannt, weil seine Verzweigungen durch den Brust- und Bauchraum hindurchziehen. (Das Wort *Vagabund* hat die gleiche Wurzel.) **Abbildung 3.25** gibt eine Ansicht der Hirnbasis und veranschaulicht die Hirnnerven und die Strukturen, die von ihnen innerviert werden. Die efferenten (motorischen) Fasern sind rot gezeichnet und die afferenten (sensorischen) Fasern sind blau gezeichnet (vgl. **Abbildung 3.25**).

Wie ich im vorangegangenen Abschnitt verdeutlichte, befinden sich die Zellkörper der sensorischen Nervenfasern, die in das Rückenmark und das Gehirn eintreten (mit Ausnahme des visuellen Systems) außerhalb des ZNS. Somatosensorische Information (und der Tastsinn) wird über die Hirnnerven von unipolaren Neuronen geleitet. Auditive, vestibuläre und visuelle Information wird über Fasern bipolarer Neurone geleitet (vgl. Kapitel 2). Olfaktorische Information wird über den **Bulbus olfactorius** geleitet, der die

Information von den Riechzellen in der Nase erhält. Der Bulbus olfactorius ist eine komplexe Struktur, die eine beträchtliche Anzahl neuronaler Schaltkreise enthält; sie gehört zum Gehirn. Die sensorischen Systeme werden detaillierter in den Kapiteln 6 und 7 behandelt.

3.3.3 Das vegetative Nervensystem

Den bislang besprochenen Teil des peripheren Nervensystems, in dem sensorische Information von den Sinnesorganen geleitet wird und der die Bewegungen der Skelettmuskulatur steuert, nennt man das **animale Nervensystem**. Der andere Teil des peripheren Nervensystems – das **vegetative Nervensystem (VNS)** – dient der Steuerung der glatten Muskulatur, des Herzmuskels und der Drüsen. Oft findet man in der Literatur, vor allem der angloamerikanischen, dafür den Terminus autonomes Nervensystem (*autonom* heißt »selbstgelenkt«). Glatte Muskulatur findet man in der Haut (in Verbindung mit den Haarwurzeln), in

Afferentes Axon | Ein Axon, das sensorische Information zum ZNS überträgt.

Spinalganglion | Eine Auswölbung der Hinterwurzel, die die Zellkörper der afferenten Neurone der Spinalnerven enthält.

Efferentes Axon | Ein Axon, das vom ZNS weg gerichtet ist; es überträgt motorische Kommandos zu den Muskeln und Drüsen.

Hirnnerv | (N. cranialis) Ein peripherer Nerv, der direkt dem Gehirn entstammt.

N. vagus | Größter Hirnnerv; enthält efferente Fasern des parasympathischen Teils des vegetativen Nervensystems und führt sie zu den Organen des Brust- und Bauchraumes.

Bulbus olfactorius | Eine Aufwölbung des Endes des N. olfactorius; erhält den Input von den Riechzellen.

Animales Nervensystem Der Teil des peripheren Nervensystems, der die Bewegungen der Skelettmuskulatur steuert und somatosensorische Information zum ZNS überträgt.

Vegetatives Nervensystem (VNS) | Der Teil des peripheren Nervensystems, der die vegetativen Funktionen des Körpers steuert (auch autonomes Nervensystem genannt).

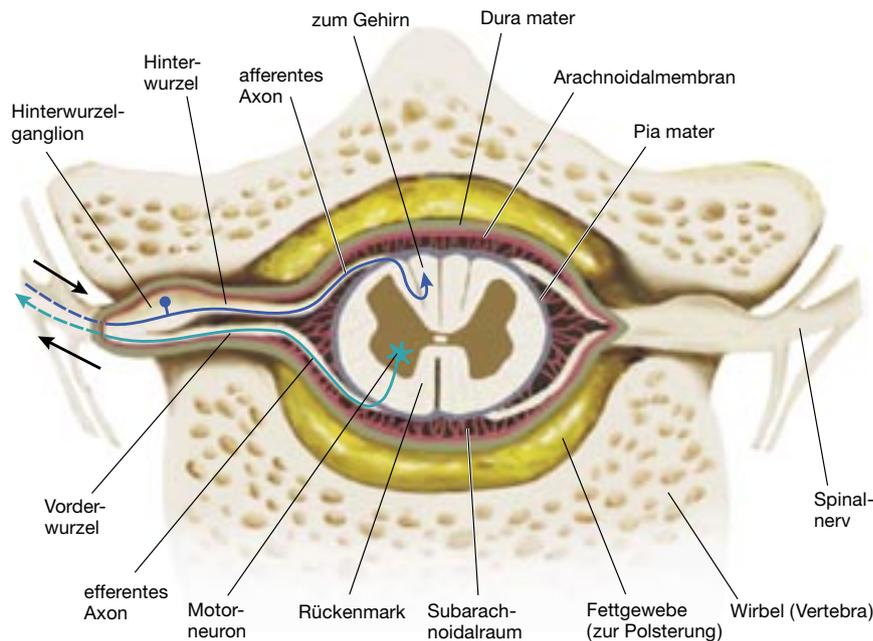


Abbildung 3.24: Ein Querschnitt des Rückenmarks, der den Weg markiert, den afferente und efferente Axone durch die Hinter- und Vorderwurzeln nehmen

Blutgefäßen, in den Augen (in der Iris, die das Pupillenloch umgibt, und den Ciliarmuskeln, die die Akkomodation der Linse bewirken) und in den Wänden und Schließmuskeln des Magens, der Galle und der Blase. Die reine Beschreibung der Organe, die vom vegetativen Nervensystem innerviert werden, legt schon den Namen für dieses System nahe: Regelung der »vegetativen Vorgänge« im Körper.

Das VNS besteht aus zwei anatomisch getrennten Subsystemen: dem *sympathischen* Teil und dem *parasympathischen* Teil. Mit nur wenigen Ausnahmen werden alle Organe unseres Körpers durch beide Subsysteme innerviert und jedes übt eine gegensätzliche Wirkung aus. Beispielsweise beschleunigt der Sympathicus die Herzschlagfrequenz und der Parasympathicus vermindert sie.

Sympathicus | Subsystem des vegetativen Nervensystems, der Funktionen steuert, die Erregungsvorgänge begleiten und zur Verausgabung von Energie führen.

Sympathisches Ganglion | Ein Knötchen, in dem Synapsen zwischen prä- und postganglionären Neuronen des Sympathicus bestehen.

Sympathischer Grenzstrang | Strickleiterartig angeordnete und verbundene sympathische Ganglien; liegt ventrolateral längs der Wirbelsäule.

■ Der Sympathicus

Das **sympathische Subsystem** steuert vorwiegend Aktivitäten, die zum Energieverbrauch aus im Körper gespeicherten Reserven führen. Wenn beispielsweise ein Organismus erregt ist, erhöht der sympathische Teil des VNS den Blutfluss zur Skelettmuskulatur, stimuliert die Sekretion von Adrenalin (was zur Erhöhung des Herzschlages und zum Anstieg des Blutzuckerspiegels führt) und bewirkt die Piloarreaktion (das Aufrichten der Körperbehaarung bei Säugern und die Bildung von »Gänsehaut« beim Menschen).

Die Zellkörper der sympathisch motorischen Neurone residieren in der grauen Substanz der thoracalen und lumbalen Regionen des Rückenmarks (deshalb nennt man das sympathische Nervensystem auch *thoracolumbales System*), die Fasern dieser Neurone verlassen das Rückenmark über die ventralen Wurzeln. Nach der Vereinigung zum Spinalnerv zweigen die sympathischen Fasern ab und verlaufen zum **sympathischen Ganglion** (nicht zu verwechseln mit dem Spinalganglion). Abbildung 3.26 zeigt die Beziehung dieser Ganglien zum Rückenmark. Wie Sie bemerken, sind die einzelnen sympathischen Ganglien wie eine Strickleiter untereinander verbunden und bilden so den **sympathischen Grenzstrang** (vgl. **Abbildung 3.26**).

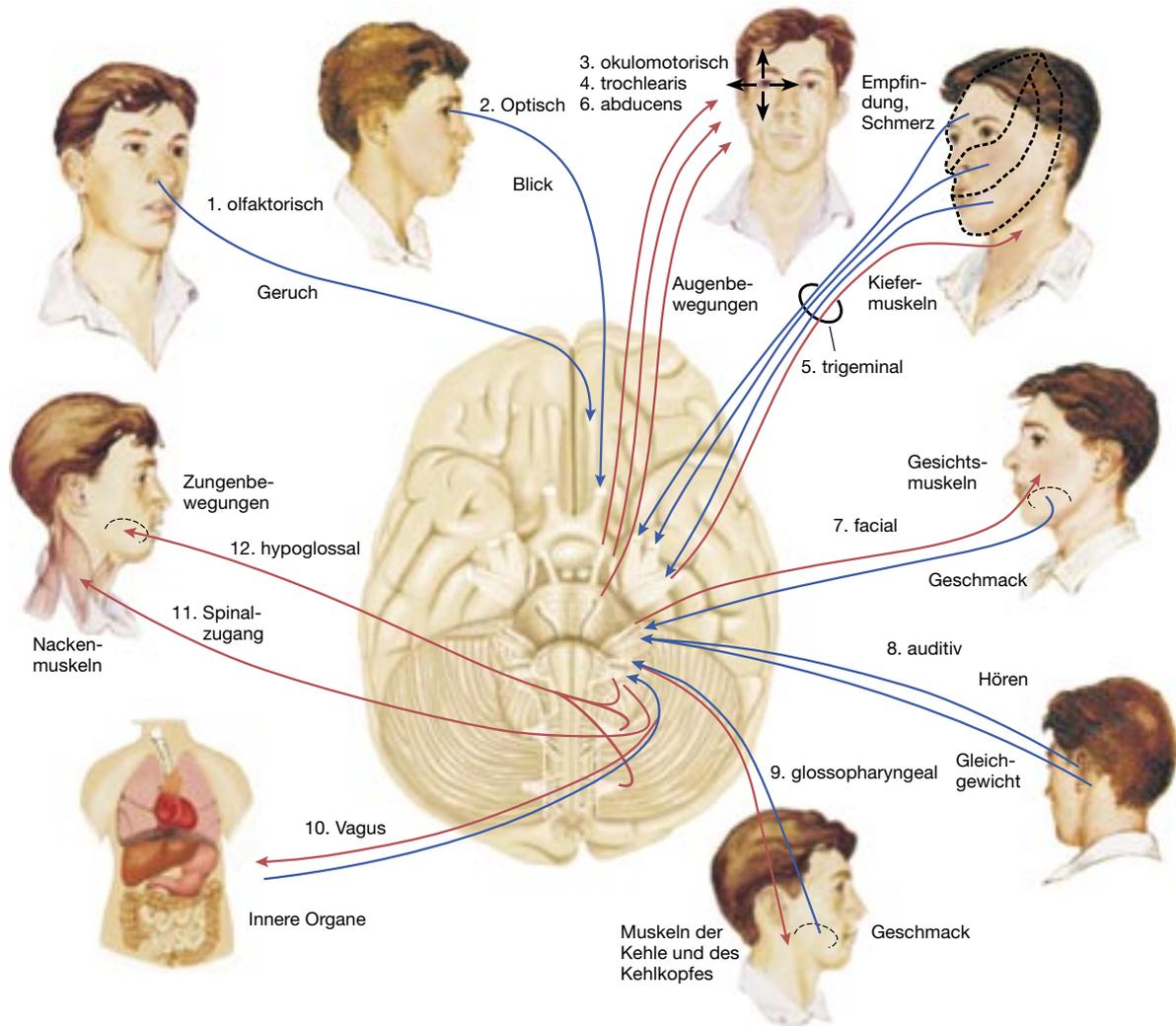


Abbildung 3.25: Die 12 Paare der Hirnnerven, die von ihnen innervierten Bereiche und die Funktionen, die sie erfüllen. Die roten Linien bezeichnen Axone, die Muskeln oder Drüsen steuern; blaue Linien geben sensorische Axone wieder.

Die Axone, die das Rückenmark durch die Vorderwurzel verlassen, gehören zu den **präganglionären Neuronen**. Die präganglionären Axone des Sympathicus treten in die Ganglien des Grenzstranges ein. Die meisten Axone bilden darin Synapsen, andere dagegen passieren diese Ganglien und verlaufen zu einem der sympathischen Ganglien, die sich zwischen den inneren Organen befinden. Mit einer Ausnahme (die im nächsten Paragraphen bedacht wird) bilden alle präganglionären sympathischen Axone Synapsen mit Neuronen in einem dieser Ganglien. Die Neurone, mit denen diese Synapsen gebildet werden, heißen **postganglionäre Neurone**. Die postganglionären Neurone entsenden ihre Axone zu den Zielorganen, wie die Därme, den

Magen, die Nieren oder den Schweißdrüsen (vgl. **Abbildung 3.26**).

Präganglionäres Neuron | Efferentes Neuron des vegetativen Nervensystems, dessen Zellkörper in einem der Hirnnervenkerne oder in dem Seitenhorn der grauen Substanz des Rückenmarks liegt und dessen Endknöpfe mit den postganglionären Neuronen in den vegetativen Ganglien synaptiert.

Postganglionäres Neuron | Neurone des vegetativen Nervensystems, die Synapsen direkt an ihren Zielorganen ausbilden.

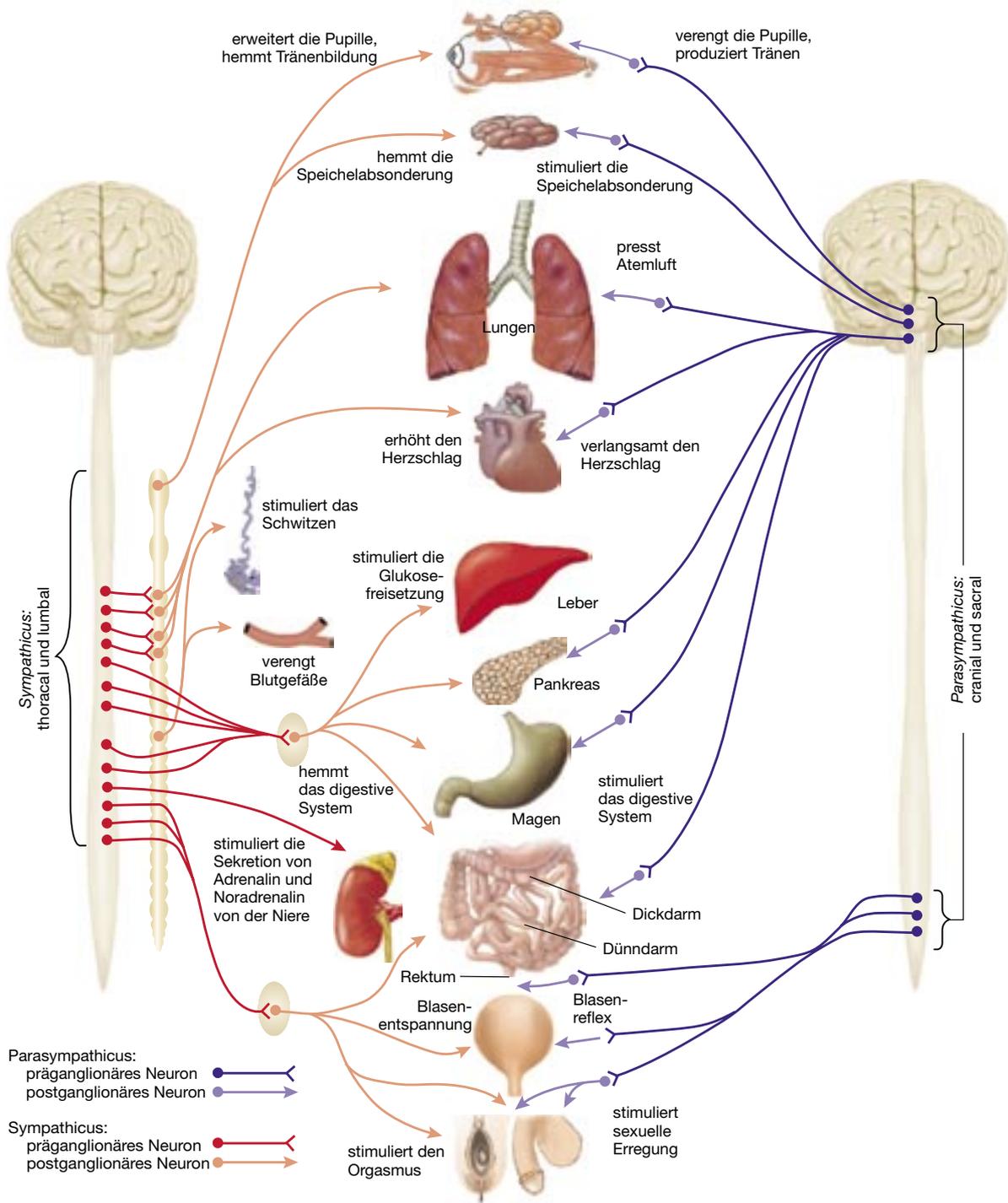


Abbildung 3.26: Das vegetative Nervensystem, seine Zielorgane und die Funktionen, die von sympathischen und parasympathischen Teilsystemen erfüllt werden.

Tabelle 3.3

Die Hauptanteile des peripheren Nervensystems

Animales Nervensystem	Vegetatives Nervensystem (VNS)
<i>Rückenmarksnerven</i>	<i>Sympathischer Zweig</i>
Afferenzen von Sinnesorganen	Rückenmarksnerven (von thoracalen und lumabalen Regionen)
Efferenzen zu den Muskeln	Sympathische Gaglien
<i>Hirnnerven</i>	<i>Parasympathischer Zweig</i>
Afferenzen von Sinnesorganen	Hirnnerven (III., VII., IX. und X.)
Efferenzen zu den Muskeln	Rückenmarksnerven (von sacralen Regionen)
	Parasympathische Ganglien (an Zielorganen angrenzend)

Das sympathische Nervensystem innerviert das **Mark der Nebenniere** (Medulla der Glandula adrenalalis). Hierbei handelt es sich um eine Ansammlung von Zellen im Zentrum der Nebenniere, einer endokrinen Drüse. Das Mark der Nebenniere ist einem sympathischen Ganglion sehr ähnlich, es handelt sich entwicklungsbiologisch um einen Abkömmling des Sympathicus. Das Mark der Nebenniere wird von präganglionären Axonen innerviert und seine sekretorischen Zellen sind den postganglionären sympathischen Neuronen sehr ähnlich. Diese Zellen setzen nach Stimulation Adrenalin und Noradrenalin frei. Diese Hormone assistieren der direkten neuronalen Wirkung sympathische Aktivierung; z.B. erhöhen sie den Blutfluss zu den Muskeln und veranlassen in den Skelettmuskelzellen die Umwandlung gespeicherter Nährstoffe in Glucose, wodurch die den Zellen verfügbare Energiemenge erhöht wird.

Die Endknöpfe der sympathischen präganglionären Axone setzen den Neurotransmitter Acetylcholin frei. Die Endknöpfe auf den Zielorganen, die zu den postganglionären Axonen gehören, setzen einen anderen Neurotransmitter frei: Noradrenalin. (Eine Ausnahme bilden die Schweißdrüsen, die von Acetylcholin freisetzenden Endknöpfen innerviert werden.)

■ Der Parasympathicus

Das parasympathische Subsystem des vegetativen Nervensystems unterstützt alle Aktivitäten, die zur Erhöhung der Energiespeicherung im Körper führen. Dazu gehören Speichelfluss, Magen- und Darmmotilität, Sekretion der Verdauungssäfte und erhöhter Blutfluss zum gastrointestinalen System.

Die Zellkörper der präganglionären Axone des **Parasympathicus** befinden sich in zwei Regionen: in den Kernen einiger Hirnnerven (besonders des N. vagus) und im Seitenhorn der grauen Substanz der sacralen Region des Rückenmarks. Deshalb wird das parasympathische Subsystem des VNS auch als *craniosacrales System* bezeichnet. Die parasympathischen Ganglien liegen sehr nahe an den Zielorganen; deshalb sind die postganglionären Fasern relativ kurz. Die Endknöpfe sowohl der präganglionären als auch der postganglionären Neurone des Parasympathicus setzen als Neurotransmitter Acetylcholin frei.

Tabelle 3.3 gibt eine Zusammenstellung der Hauptanteile des peripheren Nervensystems.

Nebennierenmark | Der innere Teil der Glandula adrenalalis (der Nebenniere), die sich auf der oberen Auswölbung der Niere befindet, innerviert von sympathischen Fasern; setzt Adrenalin und Noradrenalin frei.

Parasympathicus | Der Teil des vegetativen Nervensystems, der die Funktionen des Organismus im entspannten Zustand steuert.

Zusammenfassung

Das periphere Nervensystem

Rückenmarksnerven und Hirnnerven senden sensorische Axone in das Zentralnervensystem und führen motorische Axone aus diesem heraus. Die Rückenmarksnerven werden durch die Vereinigung der Hinterwurzeln, die afferente Axone enthalten, mit den Vorderwurzeln, die efferente Axone enthalten, formiert. Das vegetative Nervensystem besteht aus zwei Subsystemen: dem sympathischen Teil, der die organismischen Aktivitäten bei Erregung und Anstrengung steuert, beispielsweise erhöhte Herzschlagfrequenz und dem parasympathischen Teil, der organismische Funktionen während der Entspannung steuert, beispielsweise verminderte Herzschlagfrequenz und erhöhte Aktivität des Verdauungssystems. Die Pfade des vegetativen Nervensystems, enthalten präganglionäre Axone, die vom Gehirn oder vom Rückenmark zu den sympathischen oder parasympathischen Ganglien verlaufen und postganglionäre Axone, die von den Ganglien zu den Zielorganen ziehen. Das Mark der Nebenniere, dessen Zellen Adrenalin und Noradrenalin freisetzen, wird von Axonen des Sympathicus innerviert.

Zusammenfassung

Empfohlene Literatur

- Diamond, M. C., Scheibel, A. B. & Elson, L. M. *The Human Brain Coloring Book*. New York: Barnes & Noble, 1985.
- Gluhbegovic, N. & Williams, T. H. *The Human Brain: A Photographic Guide*. New York: Harper & Row, 1980.
- Heimer, L. *The Human Brain and Spinal Cord: Functional Neuroanatomy and Dissection Guide*, 2. Auflage, New York: Springer-Verlag, 1995.
- Nauta, W. J. H. & Fertag, M. *Fundamental Neuroanatomy*. New York: W. H. Freeman, 1986.
- Netter, F. H. *The CIBA Collection of Medical Illustrations. Vol. 1: Nervous System. Part 1: Anatomy and Physiology*. Summit, NJ: CIBA Pharmaceutical Products Co., 1991.

Empfohlene Websites

Auf der  finden Sie Links auf die folgenden interessanten Websites:

Das globale Rückenmark

<http://128.104.8.64/sc97/text/SC/contents.htm>

Harvard Brain Atlas

<http://www.med.harvard.edu/AANLIB/home.html>

Innenansichten eines gebrochenen Gehirns

http://science-education.nih.gov/nihHTML/ose/snapshots/multimedia/ritn/Gage/Broken_brain1.html

Klinische Neurowissenschaft

<http://www.indiana.edu/~m555/>