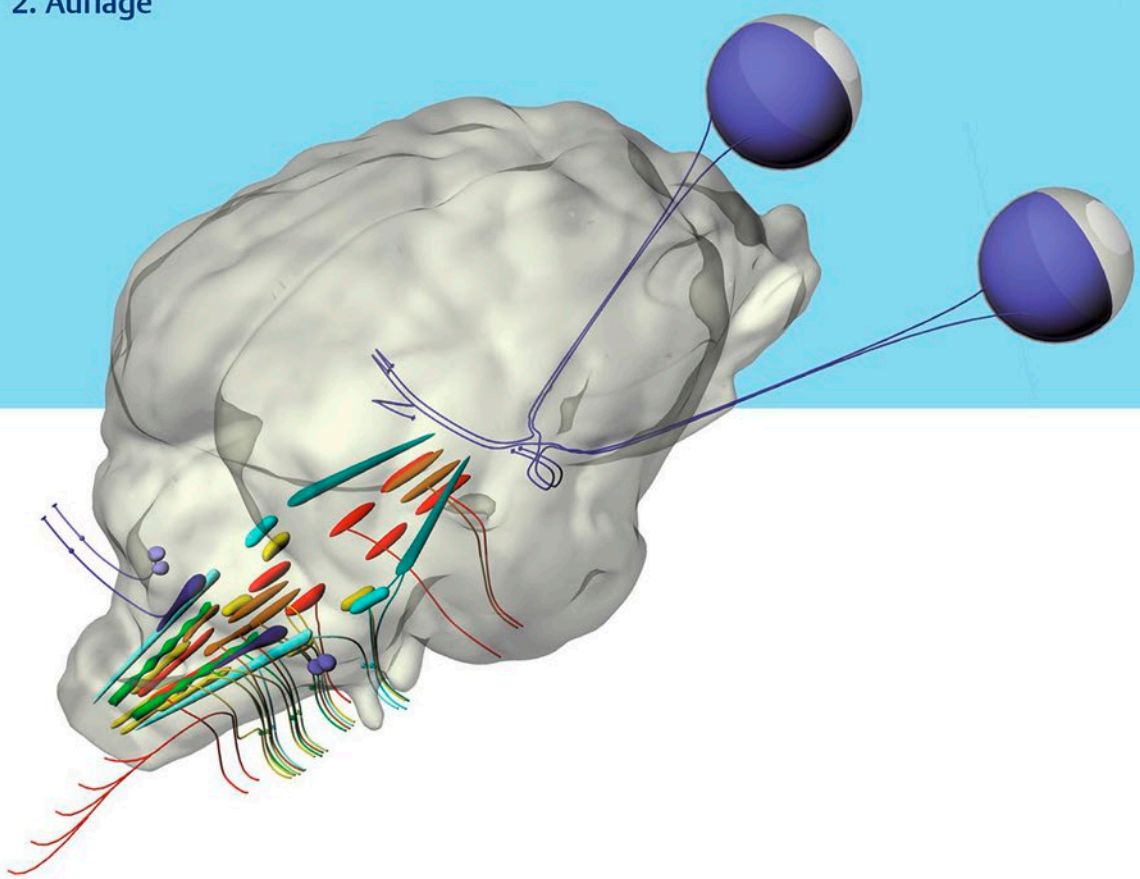
Funktionelle Neuroanatomie für die Tiermedizin

Michael Hubert Stoffel

Online-Version im VetCenter

2. Auflage



Thieme

Thieme

Michael Hubert Stoffel

Funktionelle Neuroanatomie für die Tiermedizin

2., aktualisierte Auflage

145 Abbildungen
24 Tabellen

Georg Thieme Verlag
Stuttgart • New York

Prof. Dr. med. vet. Michael H. **Stoffel**
Abteilung Veterinär-Anatomie der Universität Bern
Länggass-Strasse 120
Postfach 3350
3001 Bern
Schweiz

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek
Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über http://dnb.d-nb.de abrufbar.

Ihre Meinung ist uns wichtig! Bitte schreiben Sie uns unter:
www.thieme.de/service/feedback.html

© 2021 Thieme. All rights reserved.
Georg Thieme Verlag KG
Rüdigerstraße 14, 70469 Stuttgart, Germany
www.thieme.de
1. Auflage 2011, Enke Verlag in MVS Medizinverlage Stuttgart GmbH & Co. KG

Zeichnungen: Helmut Holtermann, Dannenberg
Covergestaltung: © Thieme
Bildnachweis Cover: © Thieme/Stoffel et al., Abteilung Veterinär-Anatomie, Universität Bern
Satz: Schneider Druck GmbH, Rothenburg

DOI 10.1055/b000000624

ISBN 978-3-13-244455-3 1 2 3 4 5 6

Auch erhältlich als E-Book:
eISBN (PDF) 978-3-13-244455-3
eISBN (epub) 978-3-13-244456-0

Wichtiger Hinweis: Wichtiger Hinweis: Wie jede Wissenschaft ist die Veterinärmedizin ständigen Entwicklungen unterworfen. Forschung und klinische Erfahrung erweitern unsere Erkenntnisse, insbesondere was Behandlung und medikamentöse Therapie anbelangt. Soweit in diesem Werk eine Dosierung oder eine Applikation erwähnt wird, darf der Leser zwar darauf vertrauen, dass Autoren, Herausgeber und Verlag große Sorgfalt darauf verwandt haben, dass diese Angabe **dem Wissensstand bei Fertigstellung des Werkes** entspricht.
Für Angaben über Dosierungsanweisungen und Applikationsformen kann vom Verlag jedoch keine Gewähr übernommen werden. **Jeder Benutzer ist angehalten**, durch sorgfältige Prüfung der Beipackzettel der verwendeten Präparate und gegebenenfalls nach Konsultation eines Spezialisten festzustellen, ob die dort gegebene Empfehlung für Dosierungen oder die Beachtung von Kontraindikationen gegenüber der Angabe in diesem Buch abweicht. Eine solche Prüfung ist besonders wichtig bei selten verwendeten Präparaten oder solchen, die neu auf den Markt gebracht worden sind. **Jede Dosierung oder Applikation erfolgt auf eigene Gefahr des Benutzers.** Autoren und Verlag appellieren an jeden Benutzer, ihm etwa auffallende Ungenauigkeiten dem Verlag mitzuteilen.
Vor der Anwendung bei Tieren, die der Lebensmittelgewinnung dienen, ist auf die in den einzelnen deutschsprachigen Ländern unterschiedlichen Zulassungen und Anwendungsbeschränkungen zu achten.

Marken, geschäftliche Bezeichnungen oder Handelsnamen werden nicht in jedem Fall besonders kenntlich gemacht. Aus dem Fehlen eines solchen Hinweises kann nicht geschlossen werden, dass es sich um einen freien Handelsnamen handelt.

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

Vorwort zur 2. Auflage

Es war mein Anliegen, mit diesem Buch Studierenden, Dozierenden und klinisch tätigen Tierärztinnen und Tierärzten eine verständliche, kompakte und dennoch vollständige, auf die Klinik ausgerichtete Darstellung der Neuroanatomie an die Hand zu geben. Die Erfahrungen der vergangenen Jahre und die zahlreichen positiven Rezensionen und Rückmeldungen der genannten Zielgruppen haben gezeigt, dass dies in erfreulichem Maße gelungen ist und sich das Buch sowohl als Lehrmittel wie auch als Nachschlagewerk bewährt.

Die Entwicklung ist jedoch nicht stehen geblieben. Vielmehr haben die klinische Neurologie und damit auch die Neuroanatomie weiter an Bedeutung und Aktualität gewonnen, nicht zuletzt dank wesentlicher Weiterentwicklungen in der Bildgebung. Es erfüllt mich deshalb mit großer Freude, dass der Thieme Verlag als Rechtsnachfolger der Medizinverlage Stuttgart nun eine vollständig revidierte zweite Auflage herausgibt. Mein herzlicher Dank gilt Frau Dr. Sandra Schmidt, Frau Désirée Schwarz und Frau Laura Diemand für die sorgfältige, umsichtige und zielstrebige Begleitung dieses Projektes. Dadurch bot sich mir die Gelegenheit, das Buch im Lichte der bisherigen Erfahrungen nochmals kritisch zu sichten, Unstimmigkeiten zu bereinigen und, wo sinnvoll, neuere Erkenntnisse einfließen zu lassen. Die zweite Auflage erscheint zeitgemäß als E-Book. Dieses wird weiterhin durch das dreidimensionale, ursprünglich auf CD mitgelieferte Modell der zentralen Bahnen ergänzt, welches nun unter www.vetanat.unibe.ch zugänglich ist.

Am Gelingen dieser Revision haben die Studierenden wiederum wesentlichen Anteil. Die Zusammenarbeit mit ihnen war eine stete Bereicherung und der intensive Austausch bot wertvolle Hinweise auf weitere Verbesserungsmöglichkeiten. Dankbar bin ich zudem allen Kolleginnen und Kollegen, die mich in diesem Vorhaben unterstützt und die mit ihren Rückmeldungen zur weiteren Verbesserung der zweiten Auflage beigetragen haben.

Bern, im Herbst 2021
Michael H. Stoffel

Das 3-D-Modell zu den neuronalen Verbindungen im ZNS des Hundes finden Sie unter www.vetanat.unibe.ch

Vorwort zur 1. Auflage

The University is not engaged in making ideas safe for students. It is engaged in making students safe for ideas.
Clark Kerr

Die Neuroanatomie ist ein äußerst komplexes, schwierig zu erschließendes Gebiet. Gleichzeitig bildet sie die unentbehrliche Basis jeder klinisch-neurologischen Betätigung. Dieser enge Zusammenhang wurde durch den gewaltigen Aufschwung, den die Neurologie in den letzten Jahren erlebt hat, noch verstärkt. So stellen allein die eindrücklichen Möglichkeiten moderner bildgebender Verfahren erhebliche Anforderungen an das anatomische Wissen und Verständnis des Klinikers. Zudem bilden die stetig erweiterten Erkenntnisse zur Leitungslehre nach wie vor die unverzichtbare Grundlage der neurologischen Untersuchung sowie der Lokalisation von Läsionen. Die Informationsquellen, in denen die Neuroanatomie aus funktioneller Sicht verständlich und dennoch gründlich dargestellt wird, sind allerdings spärlich. Dieses Buch möchte deshalb Studierenden und anatomisch interessierten Klinikern ein Lehrmittel und zugleich ein Nachschlagewerk an die Hand geben. Im Vordergrund steht der Anspruch einer kompakten und dennoch umfassenden Darstellung des Themas in einer Form, die den Wissenstransfer in den klinischen Kontext fördert. Das Buch soll die Lesenden in die Lage versetzen, sich sicher und zuverlässig auf dem Gebiet der Neuroanatomie zu bewegen, also dem Anspruch von „making students safe for ideas“ gerecht werden. Gleichzeitig soll die schwierige Materie so präsentiert werden, dass ein echtes Verständnis der komplexen Zusammenhänge soweit wie möglich erleichtert wird. In Bezug auf die Form bestand das Bestreben darin, zu konzentrieren, ohne zu versimpeln, zu resümieren, ohne zu idealisieren, zu konkretisieren, ohne zu banalisieren. Der Aufbau umfasst vier Teile. Auf die Grundlagen der Neuroanatomie folgt

eine Darstellung der strukturellen Aspekte einschliesslich der Embryonalentwicklung. Der funktionelle Teil beinhaltet die Leitungslehre von somatischem und vegetativem Nervensystem sowie eine Synopsis der klinisch bedeutsamen Leitungsbögen. Das Modell ist online zugänglich unter www.vetanat.unibe.ch. In den Anhängen ist neben einem Abkürzungsverzeichnis, weiterführenden Literaturangaben und dem Sachverzeichnis zudem ein umfangreiches Glossar zu finden. Das vorliegende Buch gibt den aktuellen Stand des Wissens wider. Sollten Leserinnen und Leser dennoch auf Unstimmigkeiten stoßen, so sind Anregungen zur weiteren Verbesserung sowie ergänzende Sichtweisen herzlich willkommen.

Konzept und Realisierung dieses Buches und der computergestützten Modelle haben sich über viele Jahre erstreckt. Zugang und Darstellung sind das Ergebnis einer intensiven und anhaltenden Auseinandersetzung mit der Vermittlung des Stoffs in Vorlesungen und Praktika. Zahlreiche Generationen von Studierenden haben das Ergebnis wesentlich mitgeprägt. Ihnen gilt mein großer Dank für die vielen bereichernden Kontakte und den steten Ansporn zur Verbesserung. Herzlich danken möchte ich auch all meinen Kolleginnen und Kollegen, die mir mit konstruktiver Kritik und tatkräftiger Unterstützung zur Seite standen. Dies gilt in ganz besonderem Maße für Frau Dr. Melanie Kocher, Frau Dr. Claudia Guldimann und Herrn med. vet. Damien Geiger, die die dreidimensionalen Modelle von Zentralnervensystem und Felsenbein realisiert haben. Wesentlich daran beteiligt waren ebenfalls Prof. Dr. Michael Thali, Dr. Silke Grabherr, Dipl. Ing. Ursula Buck und Dipl. Ing. Silvio Näther vom Zentrum für forensische Bildgebung und Virtopsy der Universität Bern. Ihre kompetente, tatkräftige und zuvorkommende Unterstützung war eine unabdingbare Voraussetzung für die erfolgreiche Verwirklichung dieser komplexen dreidimensionalen Visionalisierungen. In diesen Dank einschließen möchte ich auch meinen Mitarbeiter, Herrn Simon König, der über viele Jahre hinweg die grafische Umsetzung von zeichnerischen Ideen übernommen und unzählige Bilder bearbeitet und mitgestaltet hat. Ein besonderer Dank gebührt zudem Herrn Prof. Dr. J. Seeger für die sorgfältige Durchsicht des Manuskriptes und die wertvollen Gespräche. Entscheidenden Anteil am Gelingen dieses Buches hatten die MVS Medizinverlage Stuttgart. Es war eine glückliche Fügung, dass Frau Dr. Ulrike Arnold vom Enke Verlag sich bereits in einer frühen Phase für das Projekt zu interessieren begann. Zusammen mit Frau Dr. Maren Warhonowicz hat sie den langwierigen Entstehungsprozess mit wohlwollend-kritischem Interesse ebenso beharrlich wie geduldig begleitet und gefördert. Viele hilfreiche Diskussionen haben erheblich zum Ergebnis in der vorliegenden Form beigetragen. Für diese unablässige Unterstützung bin ich beiden in herzlichem, aufrichtigem Dank verbunden.

Möge das Buch dazu beitragen, der Leserschaft die notwendige anatomische Kompetenz für eine fundierte Tätigkeit in der klinischen Neurologie, vor allem aber Freude an der staunenswerten Schönheit und Funktionalität des Zentralnervensystems zu vermitteln.

Bern, im Herbst 2010
Michael Hubert Stoffel

Inhaltsverzeichnis

Vorworte V

Teil I

Grundlagen der Neuroanatomie 1

1 **Einleitung** 2

2 **Aufgaben des Nervensystems** 3
2.1 Input 4
2.2 Verarbeitung 4
2.3 Output 5
2.4 Der Leitungsbogen 5
2.5 Das Nervengewebe 6
2.5.1 Gliazellen 6
2.5.2 Nervenzellen 10

3 **Einteilungen des Nervensystems** 14
3.1 Periphere Erfassungs- und Versorgungsgebiete des Nervensystems 14
3.1.1 Soma und Viszera 14
3.1.2 Cephalisation 15
3.2 Zentrales und peripheres Nervensystem 15
3.3 Somatisches und vegetatives Nervensystem 16
3.3.1 Somatisches oder animalisches Nervensystem 17
3.3.2 Viszerales oder vegetatives Nervensystem 18
3.3.3 Gegenüberstellung von somatischem und vegetativem Nervensystem 18

4 **Übersicht über Rezeptoren und Effektoren** 19
4.1 Rezeptoren 19
4.2 Effektoren 19
4.3 Modalitäten 19

5 **Das somatische Nervensystem: Wechselwirkung mit der Außenwelt** 22
5.1 Input 22
5.1.1 Generelle somatische Afferenzen – GSA 22
5.1.2 Spezielle somatische Afferenzen – SSA 23
5.2 Wahrnehmung und Verarbeitung 24
5.3 Output 25
5.3.1 Somatoefferenzen – SE 25

6 **Das vegetative Nervensystem: Kontrolle des inneren Milieus** 26
6.1 Input 26
6.1.1 Generelle viszerale Afferenzen – GVA 26
6.1.2 Spezielle viszerale Afferenzen – SVA 27
6.2 Wahrnehmung und Verarbeitung 27
6.3 Output 27

6.3.1 Generelle viszerale Efferenzen – GVE 28
6.3.2 Spezielle viszerale Efferenzen – SVE 28
6.3.3 Hormonelle Steuerung 28

Teil II

Strukturelle Anatomie des ZNS 29

7 Embryonalentwicklung und definitive Gestalt des Zentralnervensystems 30
7.1 Frühembryonale Entwicklung 30
7.1.1 Furchung, Morula und Blastozyste 30
7.1.2 Bildung der zweiblättrigen Keimscheibe 30
7.1.3 Primitivbildungen und Entstehung der dreiblättrigen Keimscheibe 31
7.2 Entstehung des Neuralrohrs 32
7.2.1 Neurulation 32
7.2.2 Gestaltsveränderungen am vorderen Ende des Neuralrohrs 34
7.2.3 Bildung von grauer und weißer Substanz (Histogenese) 35
7.3 Rückenmark 38
7.3.1 Embryonalentwicklung des Rückenmarks 38
7.3.2 Definitive Gestalt des Rückenmarks 42
7.4 Spinalnerven 49
7.4.1 Rami dorsales der Spinalnerven 50
7.4.2 Rami ventrales der Spinalnerven 52
7.5 Gehirn 52
7.5.1 Rhombencephalon und Mesencephalon 52
7.5.2 Zerebellum 64
7.5.3 Prosencephalon 67
7.6 Hirnnerven 86

8 Skelett 96
8.1 Wirbelsäule 96
8.2 Schädel 97

9 Meningen 100
9.1 Leptomeninx 101
9.1.1 Pia mater 101
9.1.2 Arachnoidea 101
9.1.3 Cavum subarachnoideale 102
9.2 Pachymeninx 102
9.2.1 Dura mater 102
9.3 Kontinuität der Meningen in zentralem und peripherem Nervensystem 104

10 Ventrikelsystem und Liquorzirkulation 106
10.1 Ventrikelsystem 106
10.1.1 I. und II. Ventrikel (Ventriculi laterales) 106
10.1.2 III. Ventrikel (Ventriculus tertius) 107

10.1.3 Aquaeductus mesencephali . . . 107
10.1.4 IV. Ventrikel (Ventriculus quartus) . . . 107
10.1.5 Zentralkanal (Canalis centralis) . . . 107
10.2 Plexus choroidei und Liquorproduktion . . . 109
10.3 Liquorzirkulation . . . 110

11 Blutzirkulation im ZNS . . . 111
11.1 Arterielle Blutversorgung . . . 111
11.1.1 Ventromedianes System . . . 111
11.1.2 Blutversorgung des Rückenmarks . . . 111
11.1.3 Blutversorgung des Gehirns . . . 112
11.2 Kapillarbett . . . 116
11.3 Venöser Abfluss . . . 117
11.3.1 Blutdrainage des Gehirns . . . 117
11.3.2 Blutdrainage des Rückenmarks . . . 120

Teil III

Leitungslehre . . . 121

12 Somatisches Nervensystem und höhere Sinne . . . 122
12.1 Wahrnehmung und Verarbeitung . . . 122
12.1.1 Großhirnrinde . . . 122
12.1.2 Rückenmark, Hirnstamm und Zerebellum . . . 123
12.2 Input . . . 127
12.2.1 Generelle somatische Afferenzen – GSA . . . 127
12.2.2 Spezielle somatische Afferenzen – SSA . . . 140
12.2.3 Spezielle viszerale Afferenzen – SVA . . . 149
12.3 Output . . . 152
12.3.1 Spinotegmentale Motorik . . . 154
12.3.2 Prosenzephale Motorik . . . 158
12.3.3 Zerebellum . . . 162
12.3.4 Erfolgsorgane der Somatoefferenzen . . . 165

13 Limbisches System . . . 166
13.1 Morphologie des limbischen Systems . . . 166
13.1.1 Innerer Ring . . . 167
13.1.2 Äußerer Ring . . . 167
13.1.3 Kerngebiete . . . 167
13.2 Bahnen des limbischen Systems . . . 168
13.3 Funktionelle Aspekte . . . 169

14 Vegetatives Nervensystem . . . 171
14.1 Wahrnehmung und Verarbeitung . . . 171
14.1.1 Intramurale Verarbeitungsebene . . . 172
14.1.2 Spinotegmentale Verarbeitungsebene . . . 173

14.1.3 Prosenzephale Verarbeitungsebene . . . 173
14.2 Input . . . 173
14.2.1 Generelle viszerale Afferenzen – GVA . . . 173
14.2.2 Spezielle viszerale Afferenzen – SVA . . . 175
14.3 Output . . . 176
14.3.1 Spezielle viszerale Efferenzen – SVE . . . 176
14.3.2 Generelle viszerale Efferenzen – GVE . . . 177
14.3.3 Hormonelle Steuerung . . . 190

15 Anatomische Grundlagen klinisch bedeutsamer Leitungsbögen . . . 192
15.1 Ansprechbarkeit, Verhalten und bewusste Wahrnehmung . . . 193
15.1.1 Kognitive Funktionen . . . 193
15.1.2 Oberflächensensibilität . . . 193
15.2 Supraspinale Lokomotionszentren . . . 196
15.2.1 Globale Motorik . . . 196
15.2.2 Haltungs- und Stellreaktionen . . . 196
15.3 Somatische Reflexe . . . 199
15.3.1 Spinale Reflexbögen . . . 199
15.3.2 Zerebrale Reflexbögen . . . 203
15.4 Viszerale Reflexe . . . 207
15.4.1 Reflexe des Verdauungsapparates . . . 207
15.4.2 Reflexe des Respirationsapparates . . . 209
15.4.3 Reflexe des Harn- und Geschlechtsapparates . . . 210
15.4.4 Sekretorische Aktivität der Drüsen im Kopfbereich . . . 213

Teil IV

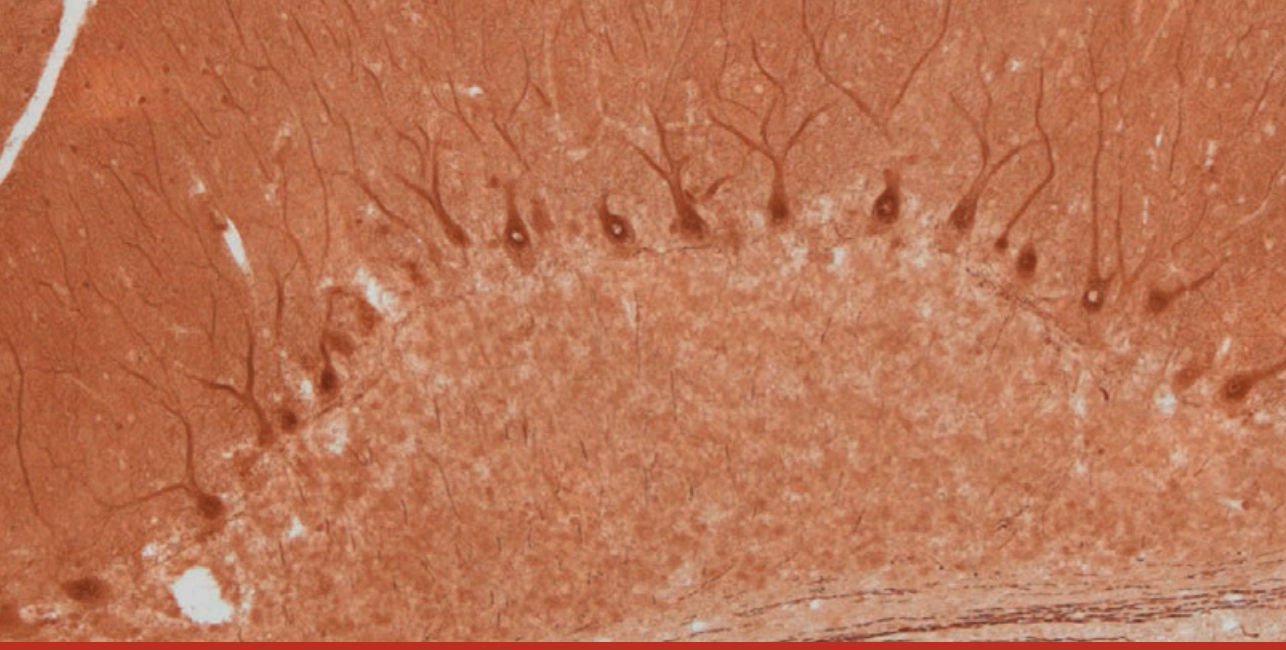
Anhang . . . 216

16 Abkürzungen . . . 217

17 Glossar . . . 218

18 Literatur . . . 227

19 Sachverzeichnis . . . 238



Teil I: Grundlagen der Neuroanatomie

1	Einleitung	2
2	Aufgaben des Nervensystems	3
3	Einteilungen des Nervensystems	14
4	Übersicht über Rezeptoren und Effektoren	19
5	Das somatische Nervensystem: Wechselwirkung mit der Außenwelt	22
6	Das vegetative Nervensystem: Kontrolle des inneren Milieus	26

1 Einleitung

Das Nervensystem ist nicht von ungefähr das am schwierigsten zu erfassende Organsystem. Ein morphologisch-deskriptiver Zugang ergibt nur wenige Hinweise auf dessen Funktion und Leistung. Das Nervensystem ist schlecht abgrenzbar, nur bedingt in Untereinheiten zerlegbar, nach allen Seiten hin offen, in der Peripherie fein verästelt und von großer innerer Komplexität geprägt. Es ist mit allen übrigen Organsystemen vernetzt und steuert die vielfältigen Wechselwirkungen zwischen Individuum und Umwelt. Es erfüllt zahlreiche integrative Funktionen und nimmt eine Schlüsselstellung in Bezug auf sämtliche Lebensäußerungen ein. Die Erfassung des Nervensystems stellt entsprechend hohe Anforderungen an alle, die sich mit diesem Gebiet befassen.

Eine korrekte Interpretation neurologischer Befunde setzt ein profundes Verständnis der funktionellen und topographischen Anatomie voraus. Die Kombination von guter Beobachtungsgabe und zuverlässigem funktionell-anatomischem Wissen erlaubt in vielen Fällen präzise Rückschlüsse auf die Lokalisation neuronaler Läsionen. Die klinisch-neurologische Diagnostik ist damit ein Musterbeispiel analytisch-deduktiven Vorgehens in der Medizin. Solide Kenntnisse der funktionellen Neuroanatomie bilden denn auch die Grundlage jeder stichhaltigen, schlüssigen und rational begründeten Interpretation neurologischer Ausfallserscheinungen. Das vorliegende Buch stellt die anatomischen Einzelheiten beim Hund in den Vordergrund. Trotz bestehender Unterschiede zwischen den Tierarten sind die grundsätzlichen Verhältnisse im Wesentlichen jedoch übertragbar.

Der Schlüssel zu einem fundierten Verständnis des Nervensystems liegt in der Verbindung von Struktur und Funktion. Der Aufbau des Buches orientiert sich deshalb nicht an anatomischen Äußerlichkeiten, sondern am funktionellen Grundelement des Nervensystems, dem **Leitungsbogen**.

2 Aufgaben des Nervensystems

Die Aufgabe des Nervensystems lässt sich in einem Wort zusammenfassen: **Reizbeantwortung**. Grundlage dieses Prozesses ist der Austausch von Informationen zwischen verschiedenen Elementen, also **Kommunikation**. Das Ziel der Reizbeantwortung liegt in der **Steuerung der Lebensprozesse** sowie der **Sicherung der äußeren Existenz**.

Mit zahlreichen Sensoren (Rezeptoren) überwacht das Nervensystem sowohl die Außenwelt als auch die Innenwelt des betreffenden Organismus. Es sammelt ständig eine Fülle von Informationen, filtert diese und setzt sie in Beziehung zueinander. Die Verarbeitung dieser Daten erfolgt mit dem Ziel der Auslösung angemessener Reaktionen. Der Prozess der Reizbeantwortung lässt sich somit auch als **Regelkreis** begreifen. Die Messglieder (Rezeptoren) stellen laufend Ist-Werte fest (Datenerhebung). Der Regler vergleicht die Ist-Werte mit den Soll-Werten und ermittelt davon ausgehend eine Stellgröße (Datenverarbeitung). Über die Ansteuerung von Stellgliedern (Erfolgsorgane) wird für eine geeignete Korrektur gesorgt (Reaktion). Über das Prinzip des Regelkreises sorgt das Nervensystem damit für die Einhaltung von äußeren und inneren Grundbedingungen, die mit dem Leben vereinbar sind.

Die drei Grundelemente der Reizbeantwortung sind:

- Datenerhebung = Input
- Datenverarbeitung = neuronale Verarbeitung
- Reaktion = Output

Die Informationsverarbeitung erfolgt größtenteils im **Zentralnervensystem (ZNS)**, also in Gehirn und Rückenmark. Für die Übermittlung von Input und Output sind demgegenüber die Gehirn- und die Spinalnerven des **peripheren Nervensystems (PNS)** zuständig.

Auf zytologischer Ebene beruht die Funktion des Nervensystems auf besonderen Eigenschaften der beteiligten Zellen. So stellt die Ansprechbarkeit von Rezeptoren und Nervenzellen auf entsprechende Reize die Voraussetzung für jede Form von Datenerhebung dar (Erregbarkeit). Die elektrische Leitfähigkeit der Nervenzellfortsätze ihrerseits ist Vorbedingung für Signalübermittlung und Informationsverarbeitung (▶ S. 10).

Die Funktionsweise des Nervensystems lässt sich damit mit einem Gefäß mit Zu- und Abflüssen vergleichen. Wasser aus zahlreichen Quellen wird über entsprechende Leitungen herangeführt (Input), sie sind die „Informationsträger“. Bei der Verarbeitung kommt es naturgemäß zu einer Vermengung der Informationen, sodass deren Herkunft und der weitere Datenfluss nicht mehr eindeutig verfolgt werden können. Aus der Fülle dieses Informationseintrags resultiert der Abfluss (Output), der wiederum über verschiedene Wege erfolgen kann. Ein direkter, eindeutiger Kausalzusammenhang zwischen einem spezifischen Zufluss und einem daraus resultierenden Abfluss kann daher nur unter besonderen Voraussetzungen hergestellt werden. Unter günstigen Umständen lässt sich der Datenfluss in diesem Sammelgefäß aber zumindest streckenweise nachvollziehen, wenn der Wassereintrag durch spezifische Merkmale gekennzeichnet ist und einen Abflussweg findet, bevor eine vollständige Durchmischung stattgefunden hat.

Ein wesentlicher Teil der Erkenntnisse zum Informationsfluss im Zentralnervensystem wurde durch Axon-Tracing gewonnen. Es dient der Beantwortung von zwei Fragen:

- Woher kommen die Neuriten, die in einem Bereich grauer Substanz enden?
- Wohin ziehen die Neuriten, die von einem Bezirk grauer Substanz ausgehen?

Das Verfolgen der Neuriten entgegen dem Informationsfluss wird als **retrogrades Tracing**, jenes in Richtung der Datenübermittlung als **anterogrades Tracing** bezeichnet.

Bei jeder Durchtrennung oder Quetschung eines Neuriten kommt es zum Absterben des distalen, von seiner Verbindung zum Zellleib beraubten Teils mitsamt seiner Myelinscheide. Dieses Phänomen wird zu Ehren des englischen Physiologen Augustus Volney Waller (1816–1870) als Waller- oder anterograde Degeneration bezeichnet. Nach Läsion eines Neuriten kann aber auch der Zellleib von Rückbildungsvorgängen betroffen

sein. Der zur Membran verlagerte Zellkern schwillt an und die Nissl-Substanz wird größtenteils abgebaut. Das Phänomen der Chromatolyse kann somit für ein retrogrades Tracing genutzt werden. In beiden Fällen können vor- oder nachgeschaltete, mit der geschädigten Zelle synaptisch verbundene Neurone in Mitleidenschaft gezogen werden. Man spricht von anterograder oder retrograder **transneuronaler Degeneration**. Die Folgen all dieser degenerativen Prozesse lassen sich lichtmikroskopisch erkennen. Durch experimentell gesetzte Läsionen können somit neuronale Verbindungen aufgespürt werden. Zusätzlich zu diesen seit dem 19. Jahrhundert entwickelten Methoden gibt es eine Vielzahl neuerer Techniken, die sich die **axonalen Transportprozesse** zunutze machen. So lässt sich der zurückgelegte Weg entsprechend **markierter Substanzen** verfolgen. Meerrettich-Peroxidase wird von axonalen Endigungen aufgenommen und mit einer Geschwindigkeit von 200–300 mm/Tag zum Zellleib befördert. Aufgrund seiner enzymatischen Aktivität lässt sich die Peroxidase nach Anbieten geeigneter Substrate anhand des Reaktionsprodukts im Gewebe lokalisieren. Auch gewisse Toxine und Amidine wurden erfolgreich für das retrograde Tracing eingesetzt. Umgekehrt eignen sich markierte Aminosäuren wie Leucin oder Prolin sowie Dextranamine oder Lektine für ein anterogrades Tracing. Sie werden vom Zellkörper aufgenommen und über den axonalen Transport zu den Nervenendigungen befördert.

All diese Techniken verfolgen ein einziges Ziel: den Informationsfluss im Nervensystem vom Input über die Verarbeitung bis zum Output nachzuvollziehen. Die Leitungslehre stellt damit die Quintessenz unzähliger Untersuchungen zu neuronalen Verbindungen dar.

2.1

Input

Der gesammelte Input besteht aus Informationen über den **Status innerer Organe** (wie z. B. die Körpertemperatur, die Blutosmolarität oder die Dehnung von Hohlorganen) sowie aus Informationen über die **Umwelt** (so z. B. über die Außentemperatur, das Nahrungsangebot oder das Verhalten von Artgenossen). Dementsprechend sind Rezeptoren in den inneren Organen sowie an der Körperoberfläche zu finden. Sind Rezeptoren zu einer übergeordneten Struktur zusammengefasst, so spricht man von Sinnesorganen.

Dabei gilt es, sich vor Augen zu halten, dass vom Organismus nur jene Reize erfasst werden können, für welche entsprechende **Rezeptoren** (Sensoren, Messfühler) ausgebildet sind. Die Ausstattung mit Rezeptoren ist den jeweiligen Lebensbedingungen angepasst und kann deshalb zwischen verschiedenen Spezies erheblich variieren. So vermag ein Hund Schallfrequenzen bis zu 50 000 Hz zu hören, die für den Menschen bereits im Ultraschallbereich liegen. Der Erlebnishorizont ist von vornherein durch die Palette möglicher Reizwahrnehmungen gegeben und eingeschränkt. Die Wahrnehmung ist somit immer eine selektive. So können sogar gewisse schädigende Einwirkungen – wie z. B. ionisierende Strahlung – mangels geeigneter Rezeptoren überhaupt nicht wahrgenommen werden.

Rezeptoren sind eigentliche **Signalwandler**, transformieren sie doch einen für sie adäquaten Reiz in chemo-elektrische Impulse (▸ S. 19). Die so gesammelten Daten werden über periphere Nerven an das Zentralnervensystem herangeführt. Die Informationsübermittlung von den peripheren Rezeptoren zum ZNS wird als **Afferenz** bezeichnet und erfolgt dementsprechend über afferente Bahnen.

Die morphologische Grundlage des **Inputs** besteht somit aus den folgenden zwei Elementen:

- Rezeptor
- afferente Leitung über das periphere Nervensystem (PNS)

2.2

Verarbeitung

Der weitaus überwiegende Teil der rund 10^{10} Nervenzellen des ZNS wird von Binnenneuronen gestellt, welche für Integration, Koordination und Assoziation sowie die höheren kognitiven Leistungen zuständig sind. Im Schnitt ist jedes Neuron mit 10 000 anderen Zellen vernetzt. Daraus ergibt sich eine unüberschaubare Vielfalt an gegenseitigen Beeinflussungsmöglichkeiten und Kombinationen zur Verarbeitung gesammelter Informationen.

Wie mit dem Bild des Gefäßes mit seinen zahlreichen Zu- und Abflüssen illustriert, ist die

Datenverarbeitung im ZNS damit ein höchst komplexes Geschehen, welches sich nur schlecht in einzelne Teilelemente zerlegen lässt. Die enorme Fülle an Informationen, die ein Organismus permanent sammelt, wird zusammengeführt, analysiert und ausgewertet. Untereinheiten sind funktionell wie morphologisch nur bedingt isolierbar und entsprechend schwierig gestaltet sich die Erfassung der Integrationsleistungen, also der kognitiven Leistungen des ZNS (▶ S. 122). Über die spezifischen Aufgaben und die Verflechtungen bestimmter Rindenareale ist jedoch vieles bekannt und Kenntnisse der Informationsübermittlung stellen die Grundlage für ein Verständnis normalen und abweichenden Verhaltens dar. Auf einer allgemeinen Ebene können verschiedene Prozesse der Informationsverarbeitung unterschieden werden, welche sowohl unbewusste als auch bewusste Komponenten beinhalten.

- **Bewerten, vergleichen, auswählen**: Hunde, die sich begegnen, schätzen sich aufgrund ihres Benehmens gegenseitig ein. Die so erfolgte Beurteilung der vorliegenden Gegebenheiten stellt die Voraussetzung für jedes adäquate Verhalten gegenüber Artgenossen dar. Analog erfolgt bei der Nahrungsaufnahme eine Bewertung des Futters hinsichtlich seiner Genusstauglichkeit. Bei Vorliegen verschiedener Optionen wird sich ein Tier für eine der Möglichkeiten entscheiden. Dabei ist der Vergleich zwischen den gegebenen Varianten Voraussetzung für jede Prädilektion. Die Wahl eines Liegeplatzes (auf dem Teppich, dem Sofa oder dem Steinboden, geschützt oder exponiert) erfolgt in Abhängigkeit von den herrschenden Verhältnissen (Temperatur, Tageszeit, anwesende Personen und Tiere). Ruft man einen Hund zurück, der die Fährte einer läufigen Hündin aufgenommen hat, so muss das Tier eine Priorität zwischen der Gelegenheit zur Fortpflanzung und dem Gehorsam gegenüber dem Besitzer setzen. Auch im Falle einer Bedrohung gilt es, eine Wahl zwischen Flucht und Kampf zu treffen, die letztlich auf einer Situationsanalyse und einer Bewertung der Umstände basiert.
- **Speichern**: Das Erinnerungsvermögen stellt ein wesentliches Element der Verhaltenssteuerung dar. Das Gedächtnis ist die Grundlage von Erwartungshaltungen, so z. B. gegenüber Ort und Zeit der Fütterung, des Auslaufs – oder einer tierärztlichen Handlung. Es ist zudem eine notwendige Bezugsgröße bei der Bewertung von Situationen auf der Basis eines Vergleichs mit Erfahrungswerten.
- **Assoziieren**: Alle konditionierten Verhaltensmuster beruhen letztlich auf der Verknüpfung verschiedener Sinneseindrücke. Ein Hund wird die beim Füllen des Futternapfes entstehenden Geräusche sofort mit der Möglichkeit der Nahrungsaufnahme assoziieren und sich entsprechend verhalten.

2.3

Output

Der Output resultiert im Herbeiführen von Reaktionen. Diese können die Funktion innerer Organe steuern (z. B. die Herzfrequenz oder den Harnabsatz) oder das nach außen gerichtete Verhalten bestimmen. Immer ist die Umsetzung der vom ZNS ermittelten Steuerungsimpulse jedoch spezialisierten Strukturen vorbehalten, den **Erfolgsorganen**. Diese legen damit auch den Spielraum der möglichen Reaktionsmuster fest. Die Informationsübermittlung vom ZNS zu den Erfolgsorganen in der Peripherie wird als **Efferenz** bezeichnet und erfolgt dementsprechend über efferente Bahnen.

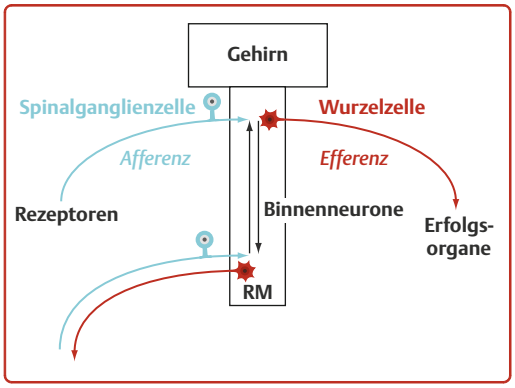
Analog zum Input umfasst also auch die morphologische Grundlage des **Outputs** zwei Elemente:

- die efferente Leitung über das periphere Nervensystem (PNS)
- das Erfolgsorgan

2.4

Der Leitungsbogen

Der Leitungsbogen bildet die funktionelle Baueinheit des Nervensystems und stellt die Grundlage jedes neuronalen Regelkreises dar (▶ Abb. 2.1). Der Leitungsbogen umfasst immer einen afferenten und einen efferenten Schenkel. Nehmen afferente und efferente Leitung im ZNS direkt miteinander Verbindung auf, kommt es also zu keiner Verknüpfung mit anderen Informationen, so spricht man von einem **einfachen Leitungsbogen**. Die Infor-



▶ **Abb. 2.1** Leitungsbogen. Schematische Darstellung zweier Leitungsbögen. Der Leitungsbogen beginnt mit einem Rezeptor (schwarz) in der Peripherie. Die afferente Verbindung zum Rückenmark (RM) erfolgt über eine pseudounipolare Spinalganglienzelle (blau), deren Perikaryon im Spinalganglion liegt. Analoge Ganglienzellen in verschiedenen Hirnnerven vermitteln die Afferenzen vom Kopfbereich zum Gehirn (nicht dargestellt). Binnenneurone (schwarz) verteilen die Information im ZNS weiter. Die Binnenneurone können auf das Rückenmark beschränkt bleiben (Eigenapparat des Rückenmarks) oder aber auf- und absteigende Verbindungen zwischen Rückenmark und Gehirn herstellen (Verbindungsapparat). Aus Gründen der Übersichtlichkeit ist der Verbindungsapparat nicht dargestellt. Nach erfolgter Informationsverarbeitung kommt es zu einer Reaktion. Diese geht vom Zentralnervensystem aus und wird von den Wurzelzellen (rot) an die ausführenden Erfolgsorgane (schwarz) in der Peripherie übermittelt. Die Perikarya der Wurzelzellen liegen im Rückenmark und in entsprechenden Kerngebieten des Hirnstamms. Ein Leitungsbogen kann in Ausnahmefällen auf eine Körperseite beschränkt bleiben, führt aber meist zu Efferenzen in beiden Körperhälften.

mation von den Rezeptoren wird vom afferenten Neuron direkt an die efferente Nervenzelle weitergereicht, sodass in diesem Leitungsbogen im Prinzip nur ein einziger synaptischer Übergang vorkommt. Der Patellarsehnenreflex und andere Streckreflexe gehören zu dieser Gruppe der monosynaptischen Reflexe (▶ S. 154). Kommt es im ZNS zu einer polysynaptischen Informationsverarbeitung durch Nervenzellen, welche sich zwischen afferente und efferente Neurone schieben, so handelt es sich um einen **zusammengesetzten Leitungsbogen**. Die Beugereflexe sowie alle höheren neuronalen Funktionen basieren auf dieser Form der Informationsverarbeitung.

Die gezielte Anwendung funktionell-anatomischer Kenntnisse des Leitungsbogens auf den Patienten mit seinen Symptomen stellt die Grundlage der neurologischen Diagnostik dar. Die **klinisch-neurologische Untersuchung** beruht nämlich auf dem selektiven Anbieten geeigneter Reize zwecks Bewertung der Reaktion, also auf der **Beurteilung der Reizbeantwortung**. Die Auseinandersetzung mit jeder neurologischen Fragestellung muss somit stets den jeweiligen Leitungsbogen im Auge behalten. Mit einer entsprechenden Gewichtung der Leitungslehre will dieses Buch die dazu notwendigen Voraussetzungen schaffen.

Der zusammengesetzte Leitungsbogen besteht damit aus folgenden fünf Elementen:

1. Rezeptor = Input
2. afferente Leitung (PNS) = Input
3. Verarbeitung (ZNS)
4. efferente Leitung (PNS) = Output
5. Erfolgsorgan = Output

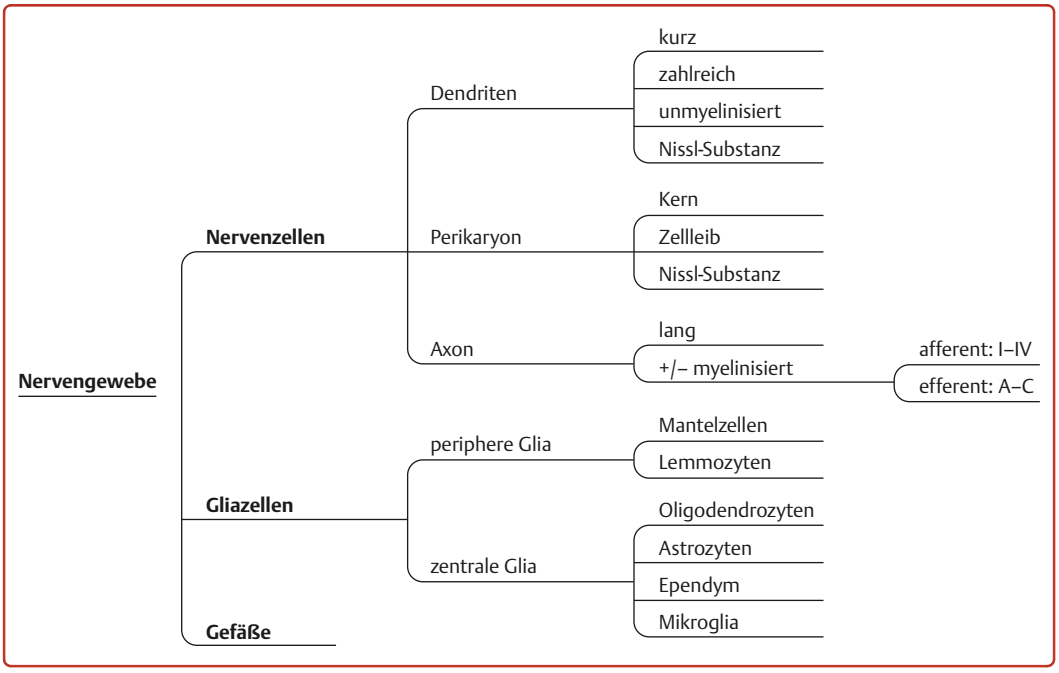
2.5 Das Nervengewebe

In diesem Buch steht die makroskopisch-funktionelle Betrachtung des Zentralnervensystems im Vordergrund. Was die mikroskopische Anatomie des Nervengewebes betrifft, sollen an dieser Stelle nur einige grundlegende Aspekte angesprochen werden, die für das Verständnis Voraussetzung und hilfreich sind. Für weiterführende Informationen sei auf die entsprechenden Lehrbücher verwiesen.

Das Nervengewebe besteht aus zwei grundsätzlich verschiedenen Zellgruppen, den **Nervenzellen** und den nicht-neuronalen **Gliazellen** (▶ Abb. 2.2, ▶ Abb. 2.3). Während es sich bei den Neuronen um postmitotische Zellen handelt, bleiben die Gliazellen zeitlebens teilungsfähig. Zahlenmäßig kommen auf jede Nervenzelle mindestens zehn Gliazellen. Bindegewebe ist im Zentralnervensystem nur sehr spärlich entlang größerer Gefäße anzutreffen. Aufgrund seines hohen Energie- und Sauerstoffbedarfs ist das Nervengewebe dicht vaskularisiert (▶ S. 111).

2.5.1 Gliazellen

Die Bedeutung des von Virchow (1821–1902) geprägten Begriffs „Glia“ („Kitt“) gibt bereits einen Hinweis auf die Funktion der Gliazellen. Diese

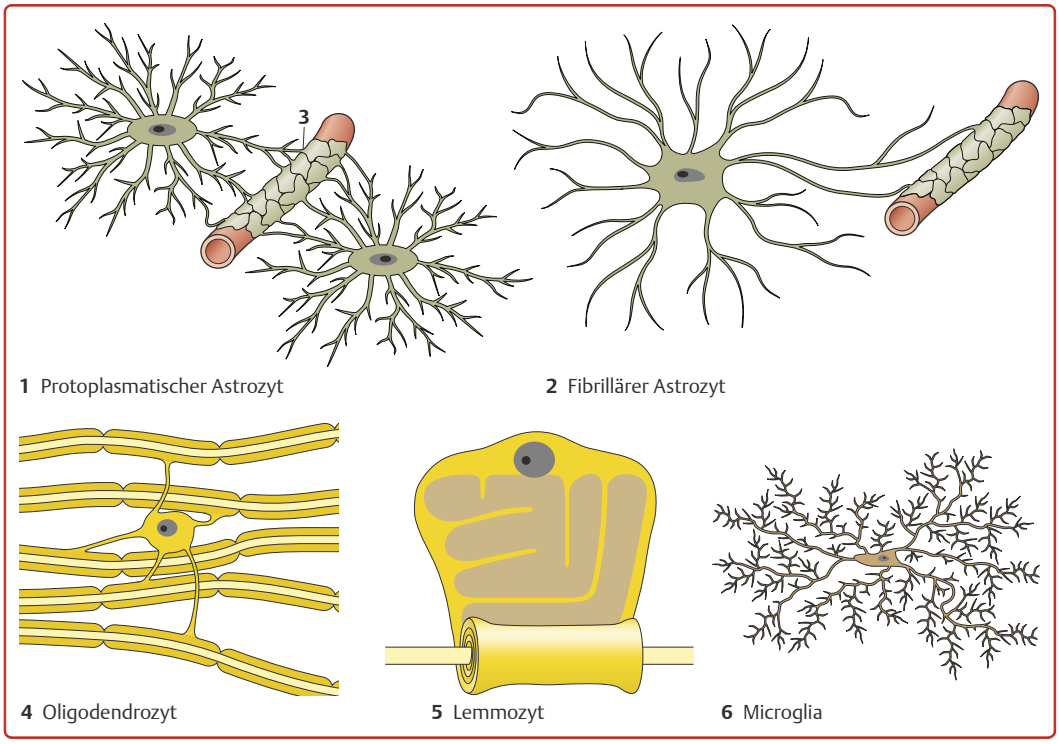


▶ **Abb. 2.2** Nervengewebe. Für weitere Informationen zur Einteilung der Nervenfasern aufgrund der Myelinisierung siehe ▶ **Tab. 2.1**.

„Leimzellen" gewährleisten den Zusammenhalt des Nervengewebes, übernehmen also in Anbetracht des weitgehend fehlenden Bindegewebes die Stützfunktion. Neben dieser früh erkannten Funktion erfüllt die Neuroglia jedoch zahlreiche weitere, hochspezifische Aufgaben, welche für das Funktionieren der Nervenzellen unabdingbar sind. Die Neurone als alleinige autonome Funktionsträger des Nervensystems zu betrachten, würde deshalb zu kurz greifen.

Astrozyten

Astrozyten kommen nur im Zentralnervensystem vor und nehmen die eigentliche Stützfunktion wahr. Sie stellen den Hauptanteil der Gliazellen dar und bilden das Grundgewebe, in welches die Neurone eingebettet sind. Die **Astrozyten** besitzen ein unregelmäßig sternförmiges Aussehen. Aufgrund der Art ihrer Verzweigungen wird zwischen protoplasmatischen und fibrillären Astrozyten unterschieden (▶ **Abb. 2.3**). Die **protoplasmatischen Astrozyten** überwiegen in der grauen Substanz und sind durch kurze, verästelte Fortsätze charakterisiert. Eine Spezialform der protoplasmatischen Astrozyten, die laminären Astrozyten, kommen in der Körnerschicht der Kleinhirnrinde vor. Demgegenüber besitzen die **fibrillären Astrozyten** lange, unverzweigte Ausläufer und sie sind der häufigere Zelltyp in der weißen Substanz. An den Enden ihrer Zellfortsätze bilden die Astrozyten **Endfüßchen**, über welche sie mit Nervenzellen und Kapillaren in Kontakt stehen. Auf diese Weise stellen die Astrozyten eine Verbindung zwischen Neuronen und Kapillaren her und sind dementsprechend polar differenziert. Das Plasmalemm der Nervenzellen wird nahezu vollständig von Endfüßchen bedeckt. Nur im Bereich synaptischer Verbindungen treten Neurone in direkten Kontakt miteinander. Der synaptische Spalt wird jedoch durch die Astrozytenendfüßchen nach außen hermetisch abgeriegelt. Aufgrund der Verformbarkeit ihrer Fortsätze vermögen die Astrozyten die Synapsenoberfläche zu modulieren. Dieser Mechanismus beteiligt sich an der Entstehung der synaptischen Plastizität. Außer im Bereich der Ranvier-Schnürringe schieben sich im Falle myelinisierter Neuriten allerdings noch die Oligodendrozyten zwischen Nervenzelle und Astrozyten.



► **Abb. 2.3** Gliazellen. Zur zentralen Glia gehören die Oligodendrozyten, welche die Myelinscheiden der Neuriten innerhalb des ZNS bilden, sowie die Astrozyten, die als Stütz- und Ammenzellen fungieren. Aufgrund der Gestalt ihrer Fortsätze wird zwischen protoplasmatischen und fibrillären Astrozyten unterschieden. Astrozyten vermitteln den Stoffaustausch zwischen Blut und Nervenzellen und sie kontrollieren die Zusammensetzung der Interzellulärflüssigkeit. Über ihre Fortsätze gewährleisten sie eine funktionelle Isolierung synaptischer Komplexe und bilden einen lückenlosen Abschluss des Nervengewebes gegenüber Gefäßen (Lamina limitans glialis perivascularis), an der äußeren Oberfläche (Lamina limitans glialis superficialis) sowie subependymal (Lamina limitans glialis interna). Die Lemmozyten sind die Myelinscheidenbildner des PNS, die Mikroglia stellt das Abwehrsystem des ZNS dar.
1 protoplasmatischer Astrozyt; **2** fibrillärer Astrozyt; **3** Lamina limitans glialis perivascularis; **4** Oligodendrozyt; **5** Lemmozyt; **6** Mikroglia.

Mit ihren zahlreichen Fortsätzen umhüllen die Astrozyten das Nervengewebe somit an der äußeren Oberfläche und grenzen es zudem gegenüber den Gefäßen ab (perivaskuläre Astrozytenscheiden). Die entsprechenden Grenzschichten werden als **Lamina limitans glialis superficialis** und **Lamina limitans glialis perivascularis** bezeichnet. Analog bilden die Astrozytenfüßchen auf der basalen Seite des Ependyms (► S. 9) eine **Lamina limitans glialis interna**. Aufgrund der zahlreichen Gap junctions im Bereich ihrer Endfüßchen bilden die Astrozyten ein funktionelles Synzytium.

Aufgrund der engen Lagebeziehung zwischen Astrozyten, Neuronen und Kapillaren vermitteln die Astrozyten den Stoffaustausch zwischen Blutraum und Nervenzellen in beiden Richtungen. Sie versorgen die Neurone mit Sauerstoff und allen notwendigen Nährstoffen und tragen gleichzeitig zur Abschirmung der Nervenzellen vor schädlichen Substanzen bei. Sie fungieren damit als Ammenzellen und sind Bestandteil der **Blut-Hirn-Schranke** (► S. 116). Astrozyten dienen zudem als Glykogenspeicher.

Eine weitere Funktion der Astrozyten besteht in der Kontrolle des Interzellulärraumes. Über ihre perisynaptischen Fortsätze sind sie wesentlich am Abtransport und am Abbau von Transmittersubstanzen (Glutamat) aus dem synaptischen Spalt beteiligt – eine Voraussetzung für jede nachfolgende Informationsübertragung. Astrozyten beseitigen zudem überschüssige Ionen, die bei der synaptischen Übermittlung anfallen (Kalium, Kal-

zium), und stellen generell eine adäquate Elektrolytzusammensetzung im Interstitium sicher. Zusammen mit den Zellen der Mikroglia gewährleisten die Astrozyten auch den Abtransport von CO_2 und neuronalen Stoffwechselprodukten, bioaktiven Substanzen und Zelldetritus. Sie schaffen damit die biochemische Mikroumgebung, welche für das Funktionieren der Nervenzellen unabdingbar ist.

Oligodendrozyten und Lemmozyten

Die **Oligodendrozyten** und die auch als Schwann-Scheidezellen bezeichneten **Lemmozyten** sind da-für verantwortlich, die Neuriten mit Myelinscheiden zu versehen (▶ **Abb. 2.3**). Die Oligodendrozyten übernehmen diese Aufgabe innerhalb von Gehirn und Rückenmark, während die Lemmozyten für die **Myelinisierung** der Nervenfasern in peripheren Nerven zuständig sind. Die myelinisierten Abschnitte zwischen benachbarten Ranvier-Schnürringen werden als **Internodien** bezeichnet.

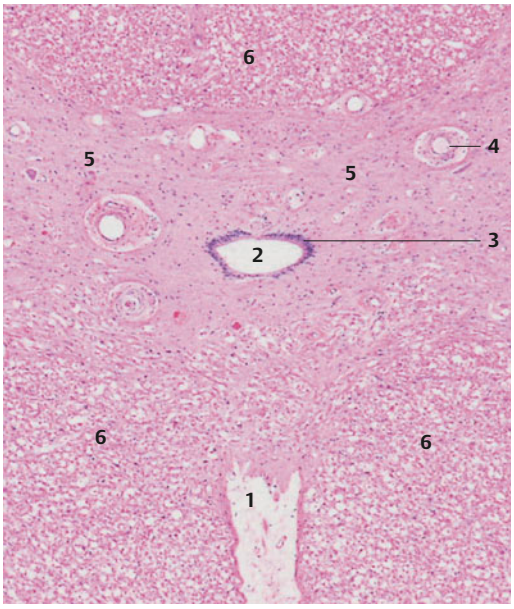
Die Oligodendrozyten sind ein häufiger Zelltyp im Zentralnervensystem. Sie kommen insbesondere in der weißen, aber auch in der grauen Substanz vor. In Abhängigkeit des Faserdurchmessers vermag ein einzelner Oligodendrozyt Internodien an 30–50 verschiedenen Neuriten zu myelinisieren.

Im peripheren Nervensystem erfolgt die Bildung der Myelinscheiden durch die Lemmozyten, wobei jede dieser Zellen nur ein einziges Internodium myelinisiert.

Ependym

Das **Ependym** kleidet als einschichtig kubisches Epithel den inneren Liquorraum des Zentralnervensystems aus (▶ **Abb. 2.4**). Die Ependymzellen bilden untereinander tight junctions aus und tragen an ihrer luminalen Oberfläche aktiv bewegliche Kinozilien und kurze Mikrovilli.

Als besondere, kinozilienarme Ependymzellen kommen im Bereich der zirkumventrikulären Organe **Tanyzyten** vor. Diese treten über einen basalen Fortsatz mit fenestrierten, subependymalen Kapillaren in Verbindung und vermitteln zwischen diesen beiden Flüssigkeitskompartimenten (Liquorraum und Blutraum).

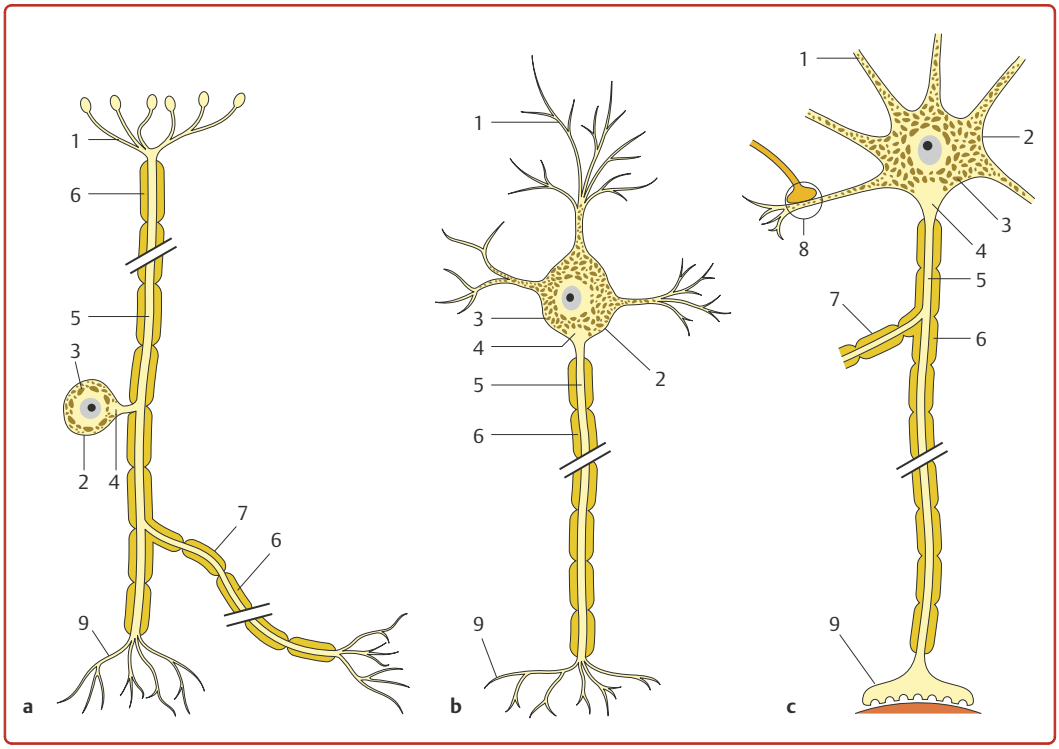


▶ **Abb. 2.4** Ependym. **1** Fissura mediana medullae spinalis; **2** Canalis centralis; **3** Ependym; **4** Blutgefäß; **5** graue Substanz; **6** weiße Substanz.

Mikroglia

Die **Mikroglia** stellt das Abwehrsystem des ZNS dar. Die vergleichsweise seltenen, kleinen Zellen sind mesenchymalen Ursprungs (▶ **Abb. 2.3**). Sie wandern während der Embryonalentwicklung aus dem Knochenmark in das Nervengewebe ein. Als **ruhende Mikroglia** verlieren sie ihre Beweglichkeit, verfügen aber über kurze Fortsätze. Bei Anfall von Zelldetritus infolge von Schädigungen oder degenerativen Prozessen wandeln sich die ruhenden Zellen in **reaktive Mikroglia**. Diese ist zur Phagozytose und zur aktiven Beweglichkeit fähig. Aufgrund der Blut-Hirn-Schranke haben zirkulierende Leukozyten keinen Zugang zum Zentralnervensystem. Die Zellen der Mikroglia sind deshalb die einzigen, immunkompetenten Zellen im Nervengewebe. Bei entzündlichen Prozessen kommt es allerdings zu einer sekundären Einwanderung von Makrophagen, die morphologisch nicht von der aktiven Mikroglia differenziert werden können.

Neben ihrer Funktion als Abräumsystem beteiligt sich die Mikroglia aber durch Freisetzung von Wachstumsfaktoren und Zytokinen auch an Reparationsprozessen und unterstützt die Bildung neuer Synapsen.



▶ **Abb. 2.5** Nervenzellen. An einer Nervenzelle lassen sich in den meisten Fällen ein Dendritenbaum, das Perikaryon und ein Neurit unterscheiden. An den Dendriten entsteht aus der Summe aller erregenden und hemmenden Einflüsse das Generatorpotenzial, das am Ursprungskegel in ein Aktionspotenzial umgewandelt wird. Als Nissl-Substanz werden basophile Schollen bezeichnet, die dem rauen endoplasmatischen Retikulum entsprechen. Nissl-Substanz ist in den Dendriten und im Zellleib anzutreffen, sie fehlt jedoch am Ursprungskegel und im Neuriten.
a Afferenz: pseudounipolare Spinalganglienzelle. **b** Verarbeitung: multipolare Nervenzelle. **c** Efferenz: motorische Wurzelzelle.
1 Dendrit; **2** Perikaryon (Zellleib); **3** Nissl-Substanz; **4** Ursprungskegel; **5** Neurit; **6** Myelinscheide; **7** Axon-Kollaterale; **8** axodendritische Synapse; **9** präsynaptische Endigung.

2.5.2 Nervenzellen

Die postmitotischen **Neurone** (▶ S. 35) stellen die morphologische und funktionelle Grundeinheit des Nervensystems dar (▶ **Abb. 2.5**). Sie teilen mit allen anderen Körperzellen das Merkmal eines durch einen Ionengradienten aufgebauten Membranpotenzials. Als besondere Eigenschaft kommt bei den Nervenzellen jedoch die **Erregbarkeit** hinzu, also die Fähigkeit, einen Reiz mit einer Veränderung des elektrischen Potenzials zu beantworten (Depolarisation). Eng damit verbunden ist das Merkmal der **Leitfähigkeit**, d. h. der Ausbreitung der Potenzialschwankungen entlang besonderer Zellfortsätze und der Übertragung auf weitere Nervenzellen oder Erfolgsorgane. Die Erregungsleitung durch ein Neuron erfolgt immer nur in einer Richtung, Nervenzellen sind also Gleichrichter. Erregbarkeit und Leitfähigkeit der Neurone sind die beiden fundamentalen Eigenschaften, die das Nervengewebe in die Lage versetzen, Signale zu verarbeiten und zu übermitteln. Das Zentralnervensystem enthält rund 10^{10} Neurone, die durch etwa 10^{15} Synapsen miteinander verbunden sind. Dies bedeutet, dass eine einzelne Nervenzelle Informationen von Tausenden anderer Neurone empfangen kann.

Bau der Nervenzelle

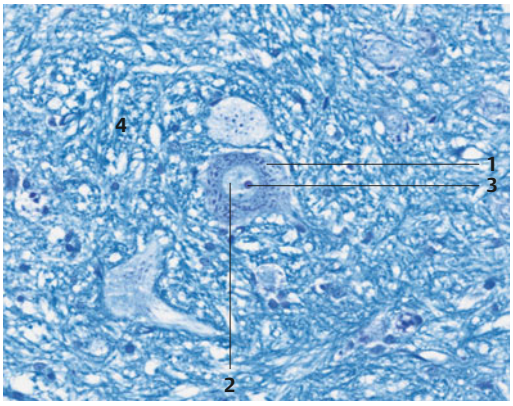
Obwohl hinsichtlich Größe und Gestalt der Nervenzellen des Zentralnervensystems eine große Vielfalt herrscht, besteht jedes Neuron aus einem **„Soma“** oder **„Perikaryon“** genannten **Zellleib** und aus verschiedenen **Zellfortsätzen**, den Dend-

riten und Neuriten. Ansammlungen von Perikarya im Zentralnervensystem werden als graue Substanz bezeichnet. Demgegenüber enthält die weiße Substanz lediglich Nervenzellfortsätze sowie Gliazellen.

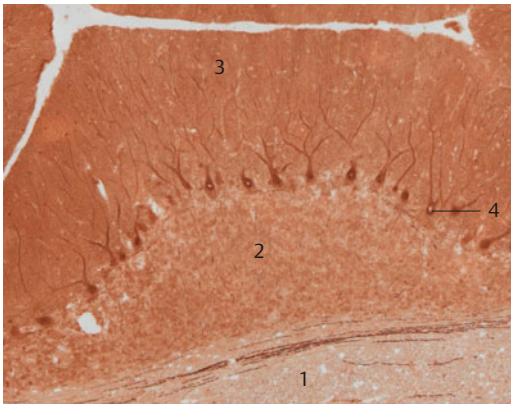
Das **Perikaryon** ist rundlich oder polygonal geformt (▶ **Abb. 2.6**). Es enthält in der Regel einen zentral liegenden, euchromatinreichen und damit hell gefärbten Zellkern mit einem prominenten Nucleolus. Bei Färbung mit basischen Farbstoffen lässt sich im Zytoplasma lichtmikroskopisch die **Nissl-Substanz** erkennen. Sie entspricht ultrastrukturell dem rauen endoplasmatischen Retikulum und freien Polyribosomen, deren reichliches Vorkommen eine hohe Proteinsyntheserate verrät. Die Nissl-Substanz ist im Zytoplasma weit verteilt, fehlt jedoch im Neuriten sowie im Bereich seiner Abgangsstelle vom Perikaryon (Ursprungskegel). Dies erlaubt bereits lichtmikroskopisch eine Unterscheidung zwischen Dendriten und Neuriten. Durch Versilberung lassen sich ferner **Neurofibrillen** nachweisen. Sie entsprechen den durch Fixation aggregierten Neurofilamenten und Neurotubuli. Diese beiden Elemente des Zytoskeletts lassen sich nur elektronenoptisch unterscheiden. Die **Neurofilamente** gehören zur Gruppe der Intermediärfilamente und bilden damit das Zellgerüst. Sie kommen insbesondere in den Neuriten reichlich vor und spielen eine zentrale Rolle beim Auswachsen des Neuriten (axonales Wachstum). Die **Neurotubuli** dienen dem anterograden und retrograden axonalen Stofftransport zwischen Soma und Synapse.

Gewöhnlich steht den zahlreichen, stark verästelten **Dendriten** nur ein einzelner **Neurit** gegenüber. Allerdings kann dieser in seinem Verlauf **Kollateralen** bilden, über welche Verbindungen zu verschiedenen Nervenzellen hergestellt werden. Während Neuriten eine beträchtliche Ausdehnung in der Größenordnung der Körperlänge erreichen können, bleiben die Dendriten in mikroskopischen Dimensionen. Dendriten sind niemals myelinisiert, während Neuriten eine Myelinscheide besitzen können.

Ein anschauliches Beispiel für das Verzweigungsmuster von **Dendriten** bieten die Purkinje-Zellen der Kleinhirnrinde (▶ **Abb. 2.7**). Die starken Verästelungen dienen der Oberflächenvergrößerung, können doch bis zu Hunderttausende von Nervenzellen mit einem einzigen Dendritenbaum



▶ **Abb. 2.6** Perikaryon. **1** Soma mit Nissl-Schollen; **2** Nucleus; **3** Nucleolus; **4** Neuropil aus Nervenzellfortsätzen und Glia.



▶ **Abb. 2.7** Purkinje-Zelle. **1** Markkörper der Zerebellums; **2** Stratum granulosum der Kleinhirnrinde; **3** Stratum moleculare der Kleinhirnrinde; **4** Purkinje-Zelle mit ins Stratum moleculare reichendem Dendritenbaum.

synaptische Kontakte eingehen. Morphologisch werden diese interneuronalen Kontaktstellen als Dornen, „spines“, beschrieben. Die Zahl der Synapsen ist plastisch, wird also ständig den aktuellen Erfordernissen und der Intensität der Informationsübermittlung angepasst. **Synapsen** sind entweder **exzitatorischer** (depolarisierender) oder **inhibitorischer** (hyperpolarisierender) Natur. Am Dendritenbaum werden somit zahlreiche Signale empfangen, er stellt die rezeptorische Seite des Neurons dar. Dabei bestimmt die Summe der Eingänge das Ausmaß der Depolarisation. Das Membranpotenzial widerspiegelt die Bilanz aller exzitatorischen und hemmenden Einflüsse und wird als

Generatorpotenzial bezeichnet. Bei Erreichen eines gewissen **Schwellenbereichs** kommt es am Ursprungskegel zur Auslösung eines Aktionspotenzials. Das Generatorpotenzial kann jeden beliebigen Wert zwischen Ruhepotenzial und Schwellenbereich annehmen und es besitzt keine Refraktärzeit. An Dendriten treten nur Generatorpotenziale, nie aber Aktionspotenziale auf.

Das **Aktionspotenzial** breitet sich entlang des Neuriten aus. Es begründet die **Leitfähigkeit** von Neuronen und dient der Erregungsübertragung. Das Aktionspotenzial ist eine vorübergehende Abweichung vom Ruhepotenzial, die auf stereotype Weise nach dem **Alles-oder-Nichts-Prinzip** erfolgt. Es gibt damit keine Variabilität hinsichtlich der Stärke (von ca. –80 mV auf ca. +30 mV) oder Dauer (ca. 2 ms) der Depolarisation, sondern ausschließlich hinsichtlich der Frequenz, also bezüglich der Zahl aufeinanderfolgender Aktionspotenziale je Zeiteinheit. Nach dem Abklingen des Aktionspotenzials kann für eine gewisse Zeit kein neuerliches Aktionspotenzial ausgelöst werden. Diese **Refraktärzeit** verhindert eine rückläufige Ausbreitung der Erregung und gewährleistet somit die **Unidirektionalität** der Impulsübermittlung. Am Ende des Neuriten erfolgt an der präsynaptischen Membran die Ausschüttung entsprechender Neurotransmitter in den synaptischen Spalt. Die **Axonterminalen** werden auch als **Boutons** bezeichnet. Die Informationsübermittlung im Nervensystem basiert damit auf einem Alternieren zwischen elektrischer und chemischer Signalübertragung.

In Bezug auf Generatorpotenzial und Aktionspotenzial lässt sich eine einzelne Nervenzelle mit einem Girokonto vergleichen. Der jeweils aktuelle Kontostand ist das Ergebnis sämtlicher erfolgter Gutschriften und Belastungen. Analog bildet das Generatorpotenzial die Summe der hemmenden und der erregenden Einflüsse ab. Auch bei einem Konto kann ein Schwellenwert definiert werden. Ist der entsprechende Kontostand erreicht, wird automatisch und irreversibel die Überweisung des Guthabens auf ein Depot ausgelöst. Bis eine solche Transaktion wieder ausgeführt werden kann, muss zunächst der Schwellenwert wieder erlangt werden. Diese Vorgänge entsprechen dann dem Aktionspotenzial und der Refraktärzeit.

Neurone

Um die Vielfalt unterschiedlicher Nervenzellen zu ordnen, können unter funktionellen wie auch morphologischen Gesichtspunkten Gruppen gebildet werden.

Afferente Neurone verbinden Rezeptoren mit dem Zentralnervensystem und können damit auch als **sensible Neurone** angesprochen werden. Jene Nervenzellen, deren Neuriten das Zentralnervensystem verlassen, um die Erfolgsorgane zu erreichen, werden als **efferente Neurone**, **Wurzelzellen** oder **Motoneurone** bezeichnet. Die im Zentralnervensystem verbleibenden, der Informationsverarbeitung dienenden Neurone werden **Binnenneurone** genannt (▸ S. 47).

Aus morphologischer Sicht führt insbesondere die unterschiedliche Ausprägung der Nervenzellfortsätze zur Abgrenzung von Neuronengruppen. **Bipolare Neurone** sind spindelförmig und besitzen je einen Dendrit und einen Neurit. Sie entsprechen der embryonal ursprünglichen Gestalt der Nervenzellen, bleiben aber in dieser Form bei Adulten nur in den Sinnesnerven des Geruchs (N. olfactorius I), des Gehör- und Gleichgewichtsnerven (N. vestibulocochlearis VIII) und in der Retina erhalten. Bei den **pseudounipolaren Ganglienzellen** liegt der Zellleib nicht am Übergang zwischen dendritischem und neuritischem Fortsatz. Die Perikarya sitzen in den Spinalganglien und den Ganglien entsprechender Hirnnerven, also nahe am Zentralnervensystem. Vom Zellleib zieht ein einziger Fortsatz weg, der sich aber bereits nach kurzem Verlauf T-förmig in einen peripheren und einen zentralen Fortsatz gabelt. Der periphere Fortsatz steht über das dendritische Ende in Verbindung mit einem Rezeptor in der Peripherie. Der größte Teil des peripheren Fortsatzes entspricht morphologisch und funktionell jedoch einem Neurit. Dieser überträgt Aktionspotenziale in Richtung Zentralnervensystem. Vom peripheren Fortsatz werden die Informationen unmittelbar auf den zentralen Fortsatz übertragen. Dieser tritt in das Zentralnervensystem ein und bildet dort synaptische Kontakte aus. Die pseudounipolaren Ganglienzellen gehören zur Gruppe der sensiblen Neurone. **Multipolare Neurone** besitzen zahlreiche Dendriten sowie einen einzelnen Neurit. Dies entspricht dem Bau der Binnenneurone des ZNS, der Motoneurone sowie der Ganglienzellen des vegetativen Nervensystems.

Nervenfasern

Die Neuriten der verschiedenen Nervenzellen können unterschiedlichen Kategorien zugeordnet werden. Als Kriterien für die Einteilung der Nervenfasern werden der Grad der Myelinisierung und der resultierende Gesamtdurchmesser herangezogen, welcher in engem Zusammenhang mit der Leitungsgeschwindigkeit steht. Dabei haben sich je leicht unterschiedliche Systeme für afferente Nervenfasern [189] und efferente Nervenfasern [96] herausgebildet. Eine entsprechende Übersicht bietet die ▶ **Tab. 2.1.**

▶ **Tab. 2.1** Einteilung der Nervenfasern. Für die Charakterisierung der afferenten Fasern kommt oft die Einteilung nach Lloyd [189], für jene der efferenten Fasern das System nach Erlanger und Gasser [96] zum Einsatz.

Afferenzen				Efferenzen			
Durchmesser µm	**Leitungsgeschwindigkeit m/s**	**Modalitäten**	**Typ**	**Typ**	**Modalitäten**	**Durchmesser µm**	**Leitungsgeschwindigkeit m/s**
18–22	90–120	GSA, propriozeptiv: dynamische (primäre) Afferenzen von Muskelspindeln	Ia	Aα	SE und SVE: Efferenzen zu extrafusalen Muskelfasern	10–20	90–120
15–18	60–90	GSA, propriozeptiv: Afferenzen von Sehnenspindeln	Ib	Aβ		7–15	40–90
7–15	25–70	GSA, propriozeptiv: statische (sekundäre) Afferenzen von Muskelspindeln GSA, exterozeptiv: Hautrezeptoren für Berührung, Druck, Vibration (eingekapselte Rezeptoren)	II	Aγ	SE und SVE: Efferenzen zu intrafusalen Muskelfasern	4–8	15–30
1–5	5–25	GSA, exterozeptiv: Temperatur und Schmerz, rasch leitende Fasern	III	Aδ		3–5	5–25
–	–	–	–	B	GVE: präganglionäre vegetative Fasern	1–3	3–15
0,1–1	0,5–2	GSA, exterozeptiv: Temperatur und Schmerz, langsam leitende Fasern	IV	C	GVE: postganglionäre vegetative Fasern	0,1–1	0,5–2

GSA = generelle somatische Afferenzen; GVE = generelle viszerale Efferenzen; SE = Somatoefferenzen; SVE = spezielle viszerale Efferenzen.

3 Einteilungen des Nervensystems

Zum Zwecke einer präziseren und einfacheren Verständigung werden Körper und Nervensystem in verschiedene Untereinheiten gegliedert. Je nach Betrachtungswinkel kommen dabei eigene Systeme zum Einsatz, die sich zwangsläufig überschneiden. Dabei gilt es zu beachten, dass diese Einteilungen lediglich konzeptionelle Bewältigungshilfen darstellen. Bei den je nach System vereinzelten Komponenten handelt es sich somit nicht um biologisch isolierte Teile, sondern um eng miteinander verflochtene Untereinheiten eines zusammenhängenden Ganzen.

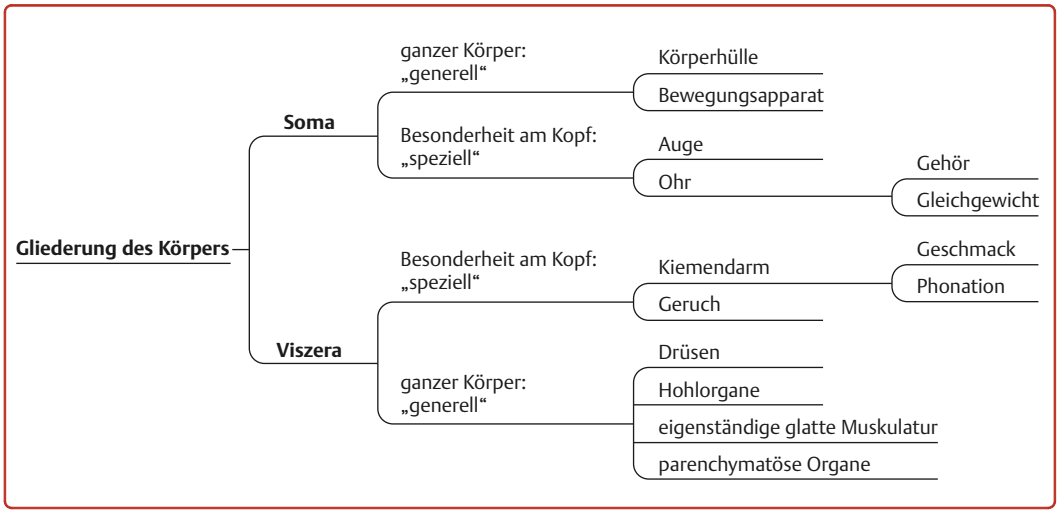
3.1

Periphere Erfassungs- und Versorgungsgebiete des Nervensystems

Gehirn und Rückenmark stellen ein Verarbeitungszentrum dar. Sie erhalten Informationen, die von Rezeptoren in der Peripherie registriert und über die afferenten Bahnen herangeführt werden. Durch Auswertung der Daten aus den Erfassungsgebieten steuern Gehirn und Rückenmark über efferente Verbindungen die Effektoren in den Versorgungsgebieten. Zwischen den in der Peripherie liegenden Rezeptoren und Effektoren einerseits und den Verarbeitungs- und Steuerungszentren andererseits bestehen somit enge Beziehungen und Wechselwirkungen.

3.1.1 Soma und Viszera

Während sich im allgemeinen Sprachgebrauch die Begriffe Soma und somatisch auf alles Körperliche im Gegensatz zum Geistigen oder Psychischen beziehen, haben sich im Zusammenhang mit dem Nervensystem differenziertere Bedeutungen etabliert und bewährt. Im Kontext der Neurowissenschaften ist mit Soma lediglich jener Teil des Organismus gemeint, welcher nach Entfernung sämtlicher Eingeweide aus Körperhöhlen, Kopf und Hals übrig bleibt. Das **Soma** besteht somit aus der Haut (Integumentum commune) und dem Bewegungsapparat. Demgegenüber umfassen die **Viszera** alle inneren Organe zuzüglich der Drüsen sowie der Gefäße im gesamten Körper, also auch in Haut und Bewegungsapparat (▶ **Abb. 3.1**). Dabei gilt es zu beachten, dass das **Nervengewebe** selbst über **keine Eigeninnervation** verfügt. Es gibt somit weder eine Selbsterfassung noch eine „motorische" Versorgung des Nervengewebes. Allerdings werden die Gefäße des ZNS von afferen-



▶ **Abb. 3.1** Gliederung des Körpers in Soma und Viszera.

ten und efferenten Fasern begleitet und die **Hirnhäute** besitzen eine **dichte sensible Innervation**.

Die Abgrenzung von Soma und Viszera bildet die Grundlage für die Unterscheidung zwischen somatischen und vegetativen Anteilen des Nervensystems (▶ S. 16, ▶ S. 22 und ▶ S. 26).

3.1.2 Cephalisation

Der Begriff **Cephalisation** bezeichnet die während der Phylogenese herausgebildete Tendenz, einen erheblichen Teil des Zentralnervensystems sowie besondere Rezeptoren und Erfolgsorgane im Kopfbereich zu konzentrieren. Mit der Entwicklung einer bevorzugten Fortbewegungsrichtung kam es im Laufe der Evolution bereits bei den Plattwürmern zur Ausbildung spezialisierter Rezeptoren an jenem Körperende, welches bei Ortsveränderungen mit der Umwelt als Erstes in Berührung kommt. Dadurch werden in Bezug auf die Körperlängsachse „vorn“ und „hinten“ festgelegt. Die am Kopfende entstandenen Sinnesorgane im Dienste des Sehens, Riechens, Schmeckens und des Hörens sind auf das privilegierte Sammeln großer Mengen an Informationen spezialisiert und werden bei den Haussäugetieren als die höheren Sinne bezeichnet. Das mit dem Gehör verbundene Gleichgewichtsorgan könnte seine Aufgabe grundsätzlich auch bei einer anderen Lokalisation im Körper erfüllen. Die Erfassung der Lage des Kopfes im Gravitationsfeld ist allerdings von besonderer Bedeutung für die Koordination der Motorik, und das Felsenbein des Schädels bietet diesem Sinnesorgan bestmöglichen Schutz. Zusätzlich zu den Rezeptoren, die über den gesamten Körper verteilt sind (beispielsweise zur Erfassung von Berührung oder Temperatur), kommen im Kopfbereich also besondere Sensoren zur **Registrierung zusätzlichen Inputs** hinzu. Die Verarbeitung der von diesen Sinnessystemen gesammelten Informationen erfordert entsprechende neuronale Verschaltungen, die mit einem Ausbau der kranialen Anteile des Nervensystems einhergingen.

Doch nicht nur hinsichtlich des Sammelns von Informationen unterscheidet sich das Kopfende vom übrigen Körper. Auch in Bezug auf die **effektorischen Möglichkeiten** kommt es zur Ausbildung von Besonderheiten im Kopfbereich. So erfährt der vordere Darmtrakt im Bereich der Pharyngealbögen (Kiemenbögen oder Branchialbögen) eine tief greifende Umgestaltung. Im Laufe sowohl der Phylogenese wie der Ontogenese werden die Pharyngealbogenderivate modifiziert, und der Schlunddarm übernimmt zusätzlich zu den ursprünglichen, rein vegetativen Aufgaben (wie dem Verschluss des Darmrohrs) weitere, ganz neue Funktionen mit somatischem Charakter. Als Beispiele seien an dieser Stelle lediglich das Kauen und die Stimmbildung (Phonation) genannt.

Die im Laufe der Phylogenese erfolgte Umfunktionierung von Teilen des Kopfdarmes stellt gewissermaßen eine „Somatisierung“ ursprünglich viszeraler Organe dar. Dementsprechend nehmen die speziellen viszeralen Afferenzen und Efferenzen in vielerlei Hinsicht eine Zwischenstellung zwischen somatischen und viszeralen Anteilen des Nervensystems ein.

Im Kopfbereich können somit zwei Entwicklungen beobachtet werden:

- die Ausbildung nur am Kopfende vorkommender Sinnesorgane, die zusätzlichen, **sensorischen Input** liefern (spezielle somatische Afferenzen [SSA], ▶ S. 23, und spezielle viszerale Afferenzen [SVA], ▶ S. 27)
- die Umgestaltung des Pharyngealbogenapparates, welche die Möglichkeiten der viszeralen Reizbeantwortung durch den **branchialmotorischen Output** erweitert (spezielle viszerale Efferenzen [SVE], ▶ S. 28)

Zusammenfassend werden diese beiden Prozesse als **Cephalisation** bezeichnet.

3.2 Zentrales und peripheres Nervensystem

Die Betrachtung des Nervensystems aus einer morphologischen Perspektive führt zur Unterscheidung zentraler und peripherer Komponenten. So werden die knöchern geschützten Anteile von Gehirn und Rückenmark zum **Zentralnervensystem** (ZNS) zusammengefasst (▶ Abb. 3.2) und den peripheren Nerven, Nervengeflechten (Plexus) und Ganglien als dem **peripheren Nervensystem** (PNS) gegenübergestellt (▶ Abb. 3.3). Der Informationsaustausch zwischen **Rückenmark** und Peripherie erfolgt über die segmental ausgebildeten **Spinalnerven**. Die Verbindungen zwi-