Betrachtungen über den funktionellen Bauplan des Zentralnervensystems.¹⁾

Von

Hartwig Kuhlenbeck.

Mit 7 Textfiguren.

Einleitung.

Das Zentralnervensystem aller Wirbeltierklassen zeigt, wie gross auch immer die Unterschiede im Differenzierungsgrad und in den Einzelheiten der Formverhältnisse sein mögen, eine weitgehende, überall mit Leichtigkeit wiederzuerkennende durchgängige Planmässigkeit des Aufbaus.

Die Beziehungen des Zentralorgans zur Peripherie spielen bei der Gestaltung dieses Bauplans eine bedeutende Rolle. Die peripheren Verbindungen lassen sich ihrerseits nach den Organsystemen gliedern, zu denen sie in Beziehung treten. Es zeigt sich weiterhin dabei, dass funktionell gleichwertige Verbindungen ein gleichartiges architektonisches Verhalten darbieten und dass dieses gleichartige Verhalten sich nicht auf die Peripherie beschränkt, sondern auch im Zentralorgan gilt.

Diese Tatsache frühzeitig erkannt und in systematischen Untersuchungen bei der Erforschung des zentralen Nervensystems als leitenden Gedanken im Auge behalten zu haben, ist das Verdienst der amerikanischen Neurologenschule. Die Lehre vom funktionellen Bauplan, welche kurzgefasst besagt, dass die funktionellen Systeme im Zentralorgan die Tendenz haben, architektonische Einheiten zu bilden, hat ihren prägnantesten Ausdruck in der Unterscheidung von vier Längszonen gefunden, welche durch einen grossen Teil des Nervenrohres verlaufen sollen und in ventral-dorsaler Reihenfolge als somatisch-motorisches, viszeralmotorisches, viszeralsensibles und somatischsensibles Gebiet bezeichnet werden.

Es kann kein Zweifel darüber herrschen, dass sich diese Lehre im hohen Masse für die Forschung wie für den Unterricht als fruchtbar erwiesen hat. Trotz dieser Vorzüge ergeben sich aber in mancher Beziehung gewisse Unklarheiten. Das Schema der vier Längszonen entspricht zwar durchaus den Verhältnissen des Spinalrohres, der

1) Aus einer an der Keiô Universität zu Tôkyô gehaltenen Vortragsreihe.

Medulla oblongata und des Mittelhirns, manche Autoren haben jedoch das Bestreben, diese Viergliederung auf das Vorderhirn und seine Derivate (Zwischenhirn und Endhirn) auszudehnen. Ob aber diese letztere Betrachtungsweise berechtigt ist, wurde bisher nicht einwandfrei erwiesen. Es scheint vielmehr dieser Standpunkt keineswegs über jeden Zweifel erhaben zu sein.

Ein anderer schwacher Punkt des Längszonenschemas liegt in der Gegenüberstellung der Bezeichnungen "viszeral" und "somatisch." Obgleich von massgebender Seite diese Begriffe genau formuliert wurden,¹⁾ so halten sie doch bei ihrer Anwendung auf den Wirbeltierkörper -wenigstens nach Ansicht des Schreibers dieser Zeilen- nur zum geringsten Teil der an ihnen geübten Kritik stand.²⁾

Einerseits den Wert des grosszügigen Leitgedankens der amerikanischen Schule voll würdigend, andererseits aber der fehlerhaften Beurteilungen bewusst, die ein unbegründetes Anwenden fraglicher oder zum mindesten vager funktioneller Begriffe auf noch ungeklärte morphologische Strukturen mit sich bringen muss, möchte die vorliegende Betrachtung zur Bauplanfrage Stellung nehmen.

Es geschieht dies nicht im Sinne einer Kritik, sondern in dem Bestreben, soweit es möglich ist, reine morphologische Definitionen anstelle funktioneller Begriffe zu setzen.³⁾ Es sollen dabei die beiden oben ange deuteten Hauptfragen erörtert werden, nämlich 1. in welchen Abschnitten des Zentralorgans gilt das Schema der vier Längszonen? und 2. wie können bei diesem Schema die Begriffe "viszeral" und "somatisch" durch rein morphologische Definitionen ersetzt werden?

I. Gliederung des Zentralorgans.

Während der Ontogenese der kranioten Wirbeltiere wird auf einem frühen Stadium, bevor es zum vollständigen Schluss des Hirnrohres gekommen ist, ein ähnliches Verhalten wie beim Amphioxus (Branchiostoma) gefunden. Das vordere Ende des Neuralrohres zeigt eine blasige Erweiterung, welche mit der Akranierhirnblase homologisiert und

1) Herrick, C.J., What are viscera? Journ. of Anat. 56, 1922. Der Autor kommt dabei selbst zu dem Ergebnis, dass bei funktioneller Analyse neben viszeralen und somatischen Organen noch "zweideutige" (ambiguous), d.h. sekundär veränderte Systeme unterschieden werden müssen. Diese letzteren sollen ursprünglich einem der primären Typen angehört haben, stellen aber jetzt einen gewissermassen intermediären Typ dar.

2) Dart, R., The misuse of the term "visceral." Ibidem.

3) Ganz vermeiden lassen sich in der Anatomie des Nervensystems funktionelle Grundbegriffe, wie z.B. afferent (sensibel) und efferent (motorisch) nicht.

Archencephalon bezeichnet wird.¹⁾

Dem Amphioxus gegenüber besteht aber ein sehr wesentlicher Unterschied, insofern als beim letzteren das Archencephalon ganz auf der Chorda dorsalis, d.h. epichordal liegt, bei den Kranioten dagegen oral der Chorda, d.h. prächordal. Das Archencephalon wird hierbei durch eine ausgeprägte Falte, die ventrale Hirnfalte, von einer weiteren epichordalen Anschwellung des Neuralrohres, dem Deuterencephalon, welches nur den Kranioten zukommt, getrennt.²⁾

Aus dem Archencephalon gehen auf diesem Stadium in bekannter Weise die Ausstülpungen der Augenblasen hervor.

Das zweigliedrige Stadium des Hirnrohres geht bald in ein dreigliedriges über. Der rostrale, prächordale Abschnitt des Deuterencephalon, welcher dem Gebiet der ventralen Hirnfalte entspricht, entwickelt sich zu einer besonderen Blase.

Auf diesem Stadium erhält der dem Archencephalon entsprechende Abschnitt die Bezeichnung Prosencephalon oder Vorderhirn, die beiden Abteilungen des Deuterencephalon werden Mesencephalon (Mittelhirn) und Rhombencephalon (Rautenhirn) genannt.

Das dreigliedrige Hirn wird alsdann zum fünfgliedrigen Hirn. In ähnlicher Weise, wie sich vom Archencephalon oder Prosencephalon ventral die beiden Augenblasen ausgestülpt hatten, stülpt sich jetzt dorsal, oberhalb des Gebietes, in dem die Ränder des Neuroporus zur Bildung der vorn das Hirnrohr abschliessenden End- oder Schlussplatte inzwischen verschmolzen sind, beiderseits je ein Bläschen aus, welche zusammen das Endhirn (Telencephalon) oder besser das Hemisphärenhirn darstellen.

Etwa gleichzeitig bildet sich im Rautenhirn ein weiterer Abschnitt aus, indem sich, an das Mesencephalon anschliessend, das Rautenhirndach als Metencephalon (Hinterhirn) vorwölbt und sich so vom übrigen bleibenden Abschnitt des Rhombencephalon, dem Myelencephalon oder Nachhirn (Oblongata im engeren Sinne) abscheidet, welches ohne scharfe Grenze in das Spinalrohr übergeht.

Dieses Stadium stellt die bleibende Gliederung des Gehirns aller kranioten Wirbeltiere dar und dieses ontogenetische Verhalten ermöglicht so die Aufstellung eines übersichtlichen Grundplans, der das Gehirn in kaudal-oraler Richtung in bestimmte, hintereinander liegende Abschnitte einteilt.

1) v. Kupffer, Die Morphogenie des Zentralnervensystems, in Hertwigs Handbuch der Entw. Lehre, Bd. 2, Jena 1906.

2) v. Kupffer a.a.O.

Figur 1.

Schema des fünfblasigen Wirbeltiergehirns. Orales Ende der Hisschen Laminae nach Kingsbury, cf. Fig. 2. Man beachte im übrigen die (nicht im Text erwähnten) gegen den Sulcus limitans nahezu senkrecht gerichteten drei Sulci des Thalamus, ferner den durch das Chiasma hervorgerufenen Wulst, dessen vordere Furche durch die sog. Stielkonusrinne oder Sulcus intraencephalicus anterior gebildet wird. B Bodenplatte. Ch Chorda. G Grundplatte. H Hemisphärenhirn. M Mittelhirn. R Rautenhirn (Met- und Myelencephalon). V ventrale Hirnfalte. Z Zwischenhirn.

Beim *Amphioxus* gehören die dem Deuterenkephalon entsprechenden Abschnitte noch zum Spinalrohr, es kann daher das Deuterenkephalon der Kranioten als ein umgewandelter Anteil des Spinalrohres aufgefasst werden.

Weitere, im folgenden zu berücksichtigende Verhältnisse kombinieren nun mit dieser kaudal-oralen eine dorsoventrale Gliederung, die zur Einteilung des Nervenrohres in eine dorsale und ventrale Hälfte geführt hat.

Besonders deutlich im spinalen Abschnitt zeigt es sich, dass der Boden und das Dach des Medullarrohres nur dünne, einschichtige Membranen darstellen, die Bodenplatte und die Deckplatte von His. Nur die beiden Seitenwände zeigen ausgesprochenes Wachstum und werden zur Matrix der eigentlichen, funktionellen Nervenzentren. Diese Seitenwände werden aber durch je eine kaudal-frontal verlaufende Furche, den Sulcus limitans, in eine ventrale Hälfte, die Grundplatte und eine dorsale Hälfte, die Seiten- oder Flügelplatte geschieden (His).

Diese Einteilung ist für das Verständnis des funktionellen Bauplans des Nervensystems von der grössten Bedeutung, denn es zeigt sich, dass die Grundplatte die primären motorischen, die Flügelplatte die primären sensiblen Zentren hervorbringt.¹⁾

1) Als primäres motorisches Zentrum bezeichnen wir diejenigen Neurone, die unmittelbar mit dem Erfolgsorgan (dem Muskel) zusammenhängen, also das Neuron der motorischen Endstrecke. Als primäres sensibles Zentrum dagegen bezeichnen wir das Endgebiet (Einstrahlungsgebiet) des Neurons der sensiblen Anfangsstrecke.

Während His nun annahm, dass diese Platten oder Laminae durch das ganze Nervenrohr von hinten nach vorn verliefen, scheinen neuere Untersuchungen zu zeigen, dass diese Platten ungleich weit oralwärts reichen.

Die Bodenplatte erstreckt sich nur über den epichordalen Abschnitt des Nervenrohres, Rückenmark und Rautenhirn. Sie endet dort, wo das Deuterencephalon sich in der ventralen Hirnfalte von der Chorda ablöst, am sogenannten Isthmus Rhombencephali und dieser Endpunkt wird durch eine leichte Delle, die Fovea Isthmi gekennzeichnet (Kingsbury).¹⁾

Die motorische Grundplatte endet am Übergang des (deuterencephalen) Mittelhirns in das Archencephalon oder Vorderhirn. Der Suleus limitans verstreicht hier, mit dorsaler Konvexität scharf umbiegend, die Richtung der Scheitelbeuge fortsetzend, in der Gegend des Recessus mamillaris. Das Archencephalon besteht also im Gegensatz zum Deuterencephalon und zum Spinalrohr ganz aus Derivaten der Flügelplatte (bzw. auch der Deckplatte).

Das vordere Ende der Neuralplatte ist nach Kingsbury (ähnlich auch nach J.B. Johnston) die Endleiste oder der Endwulst (terminal ridge), hinter welchem unmittelbar nach der Ausstülpung der Augenblasen eine die Blasenstiele über die Mittellinie verbindende primitive optische Furche verläuft.

Figur 2.

Schema des oralen Endes der Hisschen Laminae nach Kingsbury. B Bodenplatte. El Endleiste (terminal ridge). F Fovea Isthmi. Fl Flügelplatte. G Grundplatte. M Recessus mamillaris.

II. Verbindungen mit der Peripherie. Spinalnerven und Gehirnnerven.

Ihrem morphologischen Verhalten nach kann man die peripheren Nerven der kranioten Wirbeltiere in drei Gruppen einteilen, die gleichzeitig mit der natürlich gegebenen Einteilung des Nervenrohres in Spinalrohr, Deuterencephalon und Archencephalon übereinstimmen. Die letztere Gruppe, die der Nerven des Archencephalon, umfasst zwei hochspezialisierte Sinnesapparate, den Riechapparat und den Sehapparat.

Die erste Gruppe besteht aus den hintereinander austretenden, die Körpersegmente mit dem Zentralnervensystem verbindenden Spinal-

1) Journal of Comparative Neurology 34, 1922.

nerven.

Die zweite Gruppe, die der eigentlichen Gehirnnerven, besteht entsprechend dem Verhalten des Deuterencephalon, dem sie angehören und welches einen in den Schädel aufgenommenen Anteil des Spinalrohres darstellt, aus spezialisierten bzw. modifizierten Spinalnerven.

Die primitivste Anordnung der Spinalnerven ist beim *Amphioxus* zu sehen, dessen Zentralnervensystem nur Archencephalon und Spinalrohr deutlich unterscheiden lässt.

Aus dem Spinalrohr treten hier zwei Arten von Nerven aus, die keinerlei Verbindung untereinander eingehen. Erstens ventrale Wurzeln, die direkt zu den einzelnen Muskelsegmenten ziehen und reine Muskelnerven sind, vermutlich aber nicht nur motorische sondern auch sensible (propriozeptive) Funktion haben.

Zweitens dorsale Wurzeln, die teils als sensible Nerven, deren Zellkörper im Inneren des Spinalrohrs liegen, frei in der Haut enden,¹⁾ teils den Darm und die Gefäße motorisch und sensibel versorgen.

Die dorsalen Wurzeln sind also hier sowohl sensible Haut- wie gemischte (d.h. motorische und sensible) Eingeweidenerven.

Die ventralen und dorsalen Wurzeln treten beim *Amphioxus* nicht auf gleicher Höhe aus, sondern alternieren miteinander, indem die ventralen Wurzeln direkt in die Muskelsegmente hineinziehen, die dorsalen dagegen durch die zwischen den einzelnen Segmenten befindlichen Intermuskularsepten ihren Verlauf nehmen. Neben diesem alternierenden Verhalten besteht noch eine weitere Asymmetrie, indem rechte und linke Seite sich gegeneinander verschoben haben, sodass auch die paarigen ventralen bzw. dorsalen Wurzeln beider Seiten nicht im gleichen Querschnitt austreten.

Beim *Petromyzon* zeigen die Spinalnerven noch in mancher Beziehung ein den Zuständen beim *Amphioxus* ähnliches Verhalten. Dorsale und ventrale Wurzeln entspringen vollständig getrennt voneinander sowie (hier mehr oder weniger symmetrisch) miteinander alternierend,

Figur 3.

Schema der Anordnung der Spinalnerven des *Amphioxus* (tw. nach Hatschek). Ch Chorda. D Darm. M Muskelsegment.

1) In dieser Beziehung unterscheiden sich die **Wirbeltiere** beträchtlich von den Anneliden und Arthropoden, bei denen die sensiblen Neurone als periphere primäre Sinneszellen angegeben werden, verhalten sich aber dagegen ähnlich wie die Nematoden, bei deren sensiblen Innervation zentrale Neurone mit freien Endigungen in der Haut gegenüber den peripheren primären Sinneszellen vorherrschen sollen.

die dorsalen Nerven als Haut- und Eingeweidennerven, die ventralen Nerven als Muskelnerven.

Die dorsalen Wurzeln unterscheiden sich aber von denen des Amphioxus dadurch, dass die beim letzteren anscheinend noch fast ausschliesslich intramedullären Ganglienzellen beim Petromyzon zum grössten Teil aus dem Rückenmark ausgewandert sind, den von der Peripherie her auf sie einwirkenden Reizen im Sinne der Neurobiotaxis folge leistend. Diese Zellen liegen vereinigt zu einem Knoten, dem Spinalganglion, welches sich dem Verlauf der dorsalen Wurzel einschaltet.

Figur 4.

Schema der Anordnung von hinteren und vorderen Wurzeln der Spinalnerven bei Petromyzon (nach Johnston aus Kappers).

Es werden aber beim Petromyzon auch noch sensible intramedulläre Ganglienzellen angenommen. Bei den Knochenfischen sind solche Zellen (ebenfalls supramedulläre, dem Rückenmark unmittelbar aufliegende) auch im ausgewachsenem Zustand sicher nachgewiesen.

Aber selbst bei Amphibien und Reptilien treten intramedulläre "Spinalganglienzellen" noch vorübergehend während der Ontogenese auf. Sie werden hier als Rohon-Beardsche transitorische Dorsalzellen bezeichnet. Das vorübergehende Auftreten dieser sensiblen Dorsalzellen innerhalb des Spinalrohres stellt die ontogenetische Wiederholung eines systematisch niedrigeren Zustands im Sinne des Reduktionsgesetzes von Meckel¹⁾ (der biogenetischen Regel Haeckels) dar.

An der Innervation des Darmtraktes und der Gefässe ist in erster Linie eine dem Deuterencephalon angehörige dorsale Wurzel, der später zu besprechende X. Hirnnerv oder Nervus vagus beteiligt. Aber die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven nehmen ebenfalls, wenn auch in geringerer Masse, an der Versorgung der Eingeweide und Gefässe teil. Nervus vagus wie dorsale Spinalwurzeln treten dabei in (noch ungeklärte) Beziehungen zu einem in der Wand der Gefässe und des Darmes liegenden Plexus, der periphere Ganglienzellen enthält. Auch beim Amphioxus scheint ein solcher Plexus vorhanden zu sein, zu welchem die Eingeweidäste der dorsalen Nerven in Beziehung treten.

Bei den Selachiern zeigen die Spinalnerven bereits im Prinzip die gleiche Anordnung wie bei allen höheren Wirbeltieren.

1) Cf. Jacobshagen, E., Allgemeine vergleichende Formenlehre der Tiere. Leipzig 1925.

Die dorsalen und ventralen Wurzeln entspringen hier paarig symmetrisch in der gleichen Querschnittsebene und vereinigen sich unmittelbar peripher des Spinalganglions zu einem gemeinsamen Spinalnerven welcher gemischte Aeste zu den Organen sendet.

Es wird hierbei ein Ramus dorsalis, ein Ramus ventralis und ein Eingeweidenerv (Ramus communicans zum vertebralen Ganglion des Sympathicus, s.u.) abgegeben.

Alle peripheren Nervenfasern lassen sich funktionell in zentripetale und zentrifugale (afferente und efferente) scheiden. Die ersteren gliedern sich wieder (nach Sherrington) in exterozeptive, enterozeptive und propriozeptive. Die zentrifugalen Nerven lösen einerseits Bewegungsreaktionen des Organismus in bezug auf die Aussenwelt aus, solche Nerven haben somatisch-effektorische Funktionen. Andererseits vermitteln sie Reaktionen der Drüsen sowie der glatten Muskulatur der Viszera und der Gefässe, d.h. sie haben vegetativ-effektorische Funktionen.

In Übereinstimmung mit dieser Einteilung können alle enterozeptiven Funktionen und ein Teil der propriozeptiven als vegetativ, die exterozeptiven und der grösste Teil der propriozeptiven als somatisch bezeichnet werden. Dieser Unterscheidung gemäss sind im spinalen Teil des Nervensystems die dorsalen Wurzeln beim Amphioxus, bei den Fischen und vielleicht auch noch bei den Amphibien somatisch-sensibel, vegetativ-sensibel und vegetativ-effektorisch.

Die ventralen Wurzeln sind beim Amphioxus und bei Petromyzon somatisch-motorisch sowie somatisch-sensibel (propriozeptiv). Beginnend bei den Selachiern zeigen die ventralen Wurzeln die Tendenz, hauptsächlich effektorisch und zwar somatisch-motorisch wie vegetativ-effektorisch zu werden, die dorsalen Wurzeln dagegen übernehmen in erster Linie rezeptorische Funktionen. Obgleich anscheinend bei allen Fischen noch vegetativ-effektorische Fasern durch die dorsalen Wurzeln ziehen, ist ihre Zahl doch den ventral austretenden gegenüber geringer.

Bei den Säugetieren gilt daher das Bellsche Gesetz, demzufolge die ventralen Rückenmarkswurzeln motorisch, die dorsalen sensibel sind.

Auch noch bei diesen Tieren ist aber das Bellsche Gesetz nur *cum grano salis* zu verstehen. Es wird vermutet, dass die dorsalen Wurzeln vegetativ-effektorische, vasodilatatorisch wirksame Fasern führen. Ferner nehmen einige Autoren an, allerdings ohne genügend sichere Unterlagen, dass mit den hinteren Wurzeln tonusregulierende Fasern zur quergestreiften Muskulatur ziehen.

Andererseits sind mit den propriozeptiven Funktionen der vorderen Wurzeln wohl die Ganglienzellen vom Spinalganglienzelltyp in Zusammenhang zu bringen, die bei den verschiedensten Tieren, darunter auch beim Menschen, im Verlauf der vorderen Wurzeln beobachtet wurden

(Hoche u. a., s. Ziehen, Zentralnervensystem, Bd. I, S. 95). Die propriorezeptive Innervation der Muskulatur erfolgt allerdings zum grösseren Teil schon bei den Amphibien durch die hinteren Wurzeln.

Das morphogenetische Prinzip, welches dem Bellschen Gesetz zugrunde liegt, gehört als das Prinzip der Leitungsverbesserung in der Phylogenese zu den von Kappers studierten, mit den Vorgängen der Neurobiotaxis zusammenhängenden Erscheinungen.

Zusammenfassend lässt sich daher sagen, dass bei phylogenetischer Betrachtung die ventralen Wurzeln ursprünglich als reine Myotomnerven, die dorsalen Wurzeln dagegen als Haut- und Eingeweidenerven zu bewerten sind.

Die Anordnung des peripheren somatischen Nervensystems ist relativ einfach. Das erste sensible Neuron liegt von den Cyclostomen aufwärts im Spinalganglion. Die somatische Spinalganglienzelle sendet einen Fortsatz zur Peripherie und einen zweiten in das Zentralorgan.

Die motorische Endstrecke nimmt ihren Ursprung im Rückenmark und zieht ohne Unterbrechung zum quergestreiften Muskel.

Die Anordnung des vegetativen Nervensystems zeigt kompliziertere Verhältnisse. Da aber neben den Spinalnerven gewisse Gehirnnerven einen wesentlichen Anteil am Aufbau dieses Systems nehmen, ist es nicht möglich, eine Uebersicht desselben zu geben, ohne vorher kurz das Verhalten der Gehirnnerven erörtert zu haben.

Hierbei sollen nur die Nerven des Deuterenkephalon oder Gehirnnerven sensu strictiori berücksichtigt werden. Auf den sogenannten I. Gehirnnerven, den Nervus olfactorius sowie den II. Hirnnerven oder Nervus opticus, die wir nach Gegenbaur als Nerven des Archencephalon von den übrigen abgrenzen, ferner den mit dem Nervus olfactorius in topographischer Beziehung stehenden Nervus terminalis kann bei dieser Gelegenheit nicht eingegangen werden.¹⁾

Die genetische oder formanalytische Betrachtung der Gehirnnerven ist eng verknüpft mit der wichtigen morphologischen Frage der Entstehung des Wirbeltierkopfes, mit dem Kopfproblem.

Der Wirbeltierkörper zeigt einen metameren, d.h. aus mehr oder weniger gleichartigen, hintereinanderliegenden Abschnitten zusammen-

1) Zu erwähnen ist hierbei noch der sogenannte Nervus thalamicus, wie ein sich während der Ontogenese vom oralen Abschnitt der Kopfganglienleiste abschnürender und eine nur vorübergehende Rolle spielender Zellstreifen benannt wird, der zum Trigemini und Oculomotorius in Beziehung tritt. Die Beurteilung dieser Bildung, die zuerst 1891 von J.B. Platt bei Acanthiasembryonen beschrieben wurde, als eines besonderen Nerven, bzw. einer rückgebildeten Nervenanlage, beruht auf unsicheren Grundlagen. Hierher gehört auch das als Nervus mesencephalicus von Tretjakoff 1909 beschriebene ähnliche oder identische Gebilde.

gesetzten Aufbau. Diese Metamerie wird in erster Linie durch die embryonale Anordnung des Mesoderms in Urwirbel oder Somite, durch die Mesomerie gegeben. Nachdem besteht eine metamere Anordnung der Nervenwurzeln (periphere Neuromerie).

Schliesslich wird auch eine zentrale Neuromerie, eine Gliederung des Nervenrohres beobachtet, bei deren morphologischen Beurteilung noch keine Einstimmigkeit herrscht.¹⁾

Die Kopfbildung geht nun einher mit der Entwicklung besonderer Organe des Kopfdarmes, der Kiemenspalten und Kiemenbögen. Auch diese zeigen eine segmentale Anordnung, die Branchiomerie.

Auf das von einer befriedigenden Lösung anscheinend noch weit entfernte Kopfproblem näher eingehen zu wollen, würde über den Rahmen einer kurzen neurologischen Darstellung hinausgehen.

Es sei nur erwähnt, dass sich z.Zt. in der Hauptsache zwei verschiedene Ansichten gegenüberstehen.

Der einen zufolge, die sich auf ältere Anschauungen Gegenbaurs sowie Untersuchungen Fürbringers und van Wijhes zurückführt und in neuerer Zeit von Ziegler zusammengefasst wurde, ist der Wirbeltierkopf streng segmental aufgebaut, wobei die Branchiomerie mit der Mesomerie und der Neuromerie der Nervenwurzeln übereinstimmt.

Der anderen Ansicht zufolge, welche sich auf die Arbeiten Frorieps stützt und neuerdings von Veit vertreten wurde, ist der Wirbeltierkopf von der ersten Anlage an nicht in einer Weise gegliedert wie der Rumpf.

Im Kopfgebiet werden zwar zunächst bis an die Spitze der Chorda Somite angelegt. Die Kiementaschen bilden sich aber in einem rostral von den Ursegmenten liegenden kleinen ganz ungegliederten Bezirk aus. Dieses Gebiet entfaltet sich nun mit dem Wachstum des Kiemenapparates stark rostral- wie kaudalwärts und zersprengt hierbei die im Wege liegenden Somite, welche in ein lockeres, unspezifisches Mesoderm aufgelöst werden.

Die Branchiomerie des Darmes bedinge daher eine Gliederung, welche von der Segmentation des Mesoderms ganz unabhängig sei (Ahlborn).

Zur Frage der Übereinstimmung der einzelnen Metamerien (Neuro-, Branchio-, Mesomerie), so interessant sie auch für die reine Morphologie sein möge, kann hier nicht Stellung genommen werden.

Für die neurologische Betrachtung sind hiervon die folgenden Ver-

1) Nach v. Kupffer unterscheidet man zweckmässig eine primäre Neuromerie an der offenen Neuralplatte von einer sekundären Neuromerie am geschlossenem Rohre.

Nach Rylands de Beer (zitiert nach Ziegler) ist die Neuromerie eine neomorphe, d.h. sekundäre oder phylogenetisch jüngere Gliederungserscheinung.

hältnisse wichtig. Es scheint sicher zu sein, dass aus der Zahl der Kopfsomite, die bei den verschiedenen Tiergruppen eine verschiedene ist und zwischen 9 und 13 angegeben wird, nur die (drei?) vordersten sich zur Augenmuskulatur umwandeln und die hintersten, im Verein mit den Rumpfsomiten die sogenannte epibranchiale und hypobranchiale Muskulatur bilden, welch letztere bei den höheren Wirbeltieren die Zungenmuskulatur darstellt. Die mittleren Kopfsomite gehen zugrunde.

Aus dem bei der Zersprengung dieser Somite gebildeten unspezifischen Mesenchym scheint nun die Muskulatur der Kiemenbögen oder branchiale Muskulatur hervorzugehen.

Mit dieser Einteilung in Augenmuskulatur, Kiemenbögen und Hypo- (bzw. Epi-) branchialmuskulatur stimmen überein drei Gruppen von Nerven. 1. die Augenmuskelnerven, 2. die Branchialnerven, 3. die Hypobranchialmuskelnerven.

Die Nerven des Deuterenkephalon können mit denen des Spinalrohres verglichen werden, sie sind mit den letzteren serial oder metamer homolog (homodynam). Sie behalten aber bei allen Wirbeltieren primitive Verhältnisse bei, welche durch die folgenden drei Merkmale charakterisiert werden können, a) dorsale und ventrale Wurzeln bleiben getrennt, b) es ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die vorhandenen ventralen Wurzeln einzelnen dorsalen Wurzeln entsprechen,¹⁾ c) die dorsalen Wurzeln enthalten ausserdem sehr ausgesprochene motorische Komponenten.

1) Zu den Augenmuskelnerven gehören der III. Hirnnerv oder Oculomotorius, der VI. oder Abducens und der IV. oder Trochlearis. Oculomotorius und Abducens verhalten sich morphologisch durchaus wie ventrale Wurzeln, was sehr gut damit übereinstimmt, dass sie eine aus den Somiten hervorgegangene Muskulatur versorgen. Beide Nerven führen propriorezeptive Fasern, deren primäre sensible Zellen (wenigstens bei Säugetieren) dem peripheren Verlauf des Nerven eingeschaltet sind.

1) Diese Frage geht letzten Endes auf die Frage der Uebereinstimmung der einzelnen Metamerien (Branchiomerie und Mesomerie) zurück.

Figur 5.

Schema des Verhaltens von Augenmuskulatur, Branchialmuskulatur und Hypobranchialmuskulatur bei einem Selachierembryo (nach einer Figur von Froriep aus Edinger). A Augenmuskulatur. B Branchialmuskulatur. H Hypobranchialmuskulatur. L Ohrblase.

Der Trochlearis dagegen scheint eher eine dorsale Wurzel zu sein. Nach Gegenbaur ist er als abgespaltener Teil des gleich zu besprechenden Trigemini oder V. Hirnnerven zu betrachten. Die Teilnahme einer dorsalen Wurzel an der motorischen Versorgung der Augenmuskulatur würde sich vielleicht am besten so erklären lassen, dass der vom Trochlearis innervierte Musculus obliquus superior nicht unmittelbar aus einem Somiten hervorgegangen ist, sondern von der Branchialmuskulatur sekundär abgespalten wurde und so genetisch zu letzterer gehört (Maurer). Nach anderen Autoren (Neal) soll jedoch der Obliquus superior aus dem 2. Somiten hervorgehen, sodass diese Frage noch durchaus ungeklärt bleibt.

2) Die Branchialnerven versorgen die Kiemenbögen sensibel und motorisch. Sie stellen alle dorsale Wurzeln dar. Ihre sensiblen Komponenten gehen zum Teil aus der Ganglienleiste des Kopfes hervor.

Das Verhalten der Ganglien- oder Neuralleiste im Kopfgebiet scheint aber von dem im Rumpfgebiet sehr verschieden zu sein. Ein grosser Teil des Neuralleistenmaterials wird überflüssig und wandelt sich in Mesenchym um. Andererseits beteiligen sich gewisse Verdickungen der Epidermis, sogenannte Plakoden, an der Bildung der sensiblen Kopfnerve.¹⁾

Diese bei Embryonen von Anamniern eingehend untersuchten Plakoden ordnen sich hier in zwei Reihen an, eine dorsale,

Figur 6.

Schema der Plakoden am Kopfe eines Selachierembryos (unter Benutzung einer Figur von Frioriep aus Edinger). e Epibranchialplakoden. l Lateralplakoden. L Ohrblase (Labyrinth). R Riechplakode.

1) Nach Stone (1922 und 1924) kommt es im Kopfgebiet von Amblystoma-Larven nach Entfernung der Kopfganglienleiste noch zur Bildung von Hirnnervenganglien (des Nervus V.), nach Entfernung der Plakoden entwickeln sich dagegen keine Ganglien. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Fischen und Amphibien, bei denen die Plakoden einen anscheinend wesentlichen Anteil an der Bildung der Hirnnervenganglien nehmen, liegen Beobachtungen an Säugetieren vor, denen zufolge die Ganglien des V., VII., VIII., IX. und X. Hirnnerven ausschliesslich aus der Kopfganglienleiste entstehen (Adelmann, H.B., The development of the neural folds and cranial ganglia of the rat. Journ. Comp. Neur. 31, 1925). Auch beim Huhn sollen sich die Hirnnervenganglien ganz aus der Kopfganglienleiste ohne Beteiligung der Plakoden entwickeln (Tello, J.F., Les différenciations neuronales dans l'embryon du poulet pendant les premiers jours de l'incubation. Trav. Lab. Rech. Biol. Madrid 21, 1923). Amnioten und Anamnier scheinen sich demnach verschieden zu verhalten. Bei phylogenetischer Betrachtung wird man zunächst an eine Känogenese denken, besser aber in diesen ungeklärten Fragen mit einer Beurteilung noch ganz zurückhalten.

die der Lateralplakoden (v. Kupffer) und eine ventrale, die der Epibranchialplakoden (v. Kupffer, „Kiemenspaltenorgane“ Frorieps). Auch die Ohrblase (das Gehörbläschen) stellt eine solche Plakode dar, aus deren Wand die primären Neurone des VIII. Hirnnerven hervorgehen, während die Lateralplakoden die primären Neurone des Lateralissystems und die Epibranchialplakoden die primären Neurone der Geschmacksorgane hervorgehen lassen. Dieses von dem der Nerven des Spinalrohres durchaus abweichende Verhalten ist schwer zu deuten. Bei phylogenetischer Betrachtungsweise könnte man vielleicht meinen, dass während die Spinalganglienzellen aus dem Spinalrohr ausgewanderte sensible Zellen darstellen, die Hirnnervenganglienzellen teilweise primären peripheren Sinneszellen der Kopfregion entsprechen, welche dem Hirnrohr entgegengewandert sind (v. Kupffer). Die hypothetischen Wirbeltiervorfahren würden also vielleicht in der Rumpfgegend freie sensible Endigungen in der Haut bzw. sekundäre Sinneszellen, in der Kopfgegend dagegen vorwiegend primäre Sinneszellen (Neuroepithelien) besessen haben, welche dann sekundär in die Tiefe rückten.

Figur 7.

Schema der Entstehung von Spinal- und Hirnnervenganglien sowie der vier Längszonen des Neuralrohres im Spinalrohr und Deuterocephalon. A und B Spinalrohr. C und D Deuterocephalon. E Epibranchialplakode. L Lateralplakode.

Dass die Branchialmuskulatur von dorsalen und nicht von ventralen Wurzeln (den eigentlichen Myotomnerven) innerviert wird, erklärt sich einigermassen aus der oben angegebenen wahrscheinlichen Entstehungsweise dieser Muskulatur. Sie ist vermutlich nicht aus Myotomen, sondern aus dem lockeren, diffusen, von den zersprengten Somiten gebildeten Mesoderm entstanden.¹⁾

Da im spinalen Abschnitt nur die vegetative Muskulatur, d. h. Darm- und Gefässmuskulatur, von dorsalen motorischen Fasern versorgt wird, hat man auch die branchiale Muskulatur der des Darmes gleichgesetzt und als viszeral bezeichnet. Die Branchialmuskulatur ist aber, trotz ihrer dorsalen Innervation, in keiner Weise von der Skelettmuskulatur verschieden und durchaus „somatisch“.

Die zum Verständnis des funktionellen Bauplans wesentlichsten Verhältnisse der einzelnen Branchialnerven seien hier in aller Kürze zusammengestellt.

Der V. Hirnnerv oder Trigeminnus gehört dem Mesencephalon und dem vorderen Teil des Rhombencephalon an. Sein Ganglion ist das Ganglion Gasseri. Ausserdem zeigt aber dieser Nerv zeitlebens bei allen Wirbeltieren (ausgenommen vielleicht beim Petromyzon) intrazerebrale primäre sensible Ganglienzellen (den Rohon-Beardschen transitorischen Zellen entsprechend), welche den Nucleus Radicis mesencephalicae Trigemini bilden und denen wahrscheinlich propriorezeptive Funktionen zukommen. Das Vorhandensein derartiger Zellen steht in vollem Einklang mit den obenerwähnten drei primitiven Merkmalen der Gehirnnerven.

Die meisten Morphologen fassen den Treminus als aus zwei Anteilen zusammengesetzt auf, einem prämandibularen und einem mandibularen. Dieser letztere enthält die motorischen Fasern für die aus der Branchialmuskulatur hervorgegangenen Kaumuskeln.

Der VII. Nerv oder Facialis ist der Nerv des sogenannten Spritzloches (spiraculum) der Haie.²⁾

Der Ueberrest seines sensiblen Ganglions ist bei den Säugetieren das Ganglion Geniculi. Die vom VII. Nerven versorgte Branchialmus-

1) In manchen Darstellungen wird angegeben, dass die branchiale Muskulatur aus den Seitenplatten des Mesoderms hervorgehe. Die Somiten der Kopf-Kiemenregion differenzieren aber keine eigentlichen Seitenplatten aus.

2) Der Spritzlochkanal der Selachier zieht als erste Kiementasche am Labyrinth vorbei. Bei manchen Ganoiden noch erhalten schwindet dieser Kanal bei den Teleosteen. Dem Spritzlochkanal entspricht aber wieder die mit dem Rachenraum kommunizierende Paukenhöhle der Amphibien, Sauropsiden und Säugetiere.

kulatur hat sich zur mimischen Muskulatur und zum Platysma umgebildet.

Als sekundär vom Facialis abgespalten kann ein Nerv betrachtet werden, der bei den Fischen an seinem Austritt aus dem Gehirn noch teilweise mit der Facialiswurzel zusammenhängt, der VIII. Hirnnerv oder Stato-acustico-lateralis, der Nerv des Raum-, Gleichgewichts- und Gehörsinns.

Dieser Nerv versorgt einerseits das Labyrinth, dessen doppelte Funktion im Dienste des Gleichgewichts- und Gehörsinns sich allmählich in der Wirbeltierreihe mehr und mehr auseinanderdifferenziert, andererseits bei den wasserlebenden Anamniern das ausgedehnte, in seiner ektodermalen Abstammung (Lateralplakoden) mit dem Labyrinth eng verwandte System der Seitenorgane. Dies sind in regelmässigen Reihen angelegte und über das ganze Körpergebiet verteilte Sinnesorgane, welche auf die Strömungen und Schwingungen des Wassers reagierend, dem Lagesinn dienen. Entsprechend diesem umfangreichen Ausbreitungsgebiet geht das Lateralissystem Anastomosen mit anderen Nerven (V. und X. Hirnnerven) ein und hält sich in keiner Weise an metamere Grenzen.¹⁾

Bei den Amnioten bleibt vom VIII. Nerven nur das Stato-acusticus-system erhalten, dessen Ganglion von den Knochen des Labyrinths eingeschlossen wird (Ganglion spirale und Ganglion vestibulare).

Die vorderste der dem kaudaleren Teil des Rautenhirns angehörigen dorsalen Wurzeln, die als Vagusgruppe zusammengefasst werden können, ist der IX. Hirnnerv oder Glossopharyngeus. Er ist bei den Fischen der Nerv der ersten Kiemenspalte, auch bei den Amnioten innerviert er die Abschnitte, die sich ontogenetisch und phylogenetisch aus dem der ersten Kiemenspalte entsprechenden Gebiet ableiten.

Der X. Hirnnerv oder Vagus stellt anscheinend einen aus der Verschmelzung mehrerer dorsaler Wurzeln hervorgegangenen Nerven dar, welcher ursprünglich die zweite und die folgenden Kiemenspalten innerviert.

Bei den Amnioten wird daher der aus den entsprechenden Kiemen-

1) Nicht mit dem Lateralissystem zu verwechseln ist ein System von peripheren Geschmacksfasern, das bei manchen Knochenfischen, z.B., den Karpfen (Cyprinoiden) zu Geschmacksknospen (Schmeckbechern) in Beziehung tritt, welche, durchaus unabhängig von den Seitenorganen, in Reihen angeordnet die Körperoberfläche überziehen. Diese eigentümlichen Sinnesorgane der äusseren Haut werden vom Facialis versorgt und ihre primären Neurone liegen im Facialisganglion. Beim Menschen werden vom sensiblen Facialisanteil die Geschmacksgorgane des vorderen Teils der Zunge innerviert, wobei das primäre Neuron ebenfalls im Ganglion Geniculi liegt.

bögen gebildete Kehlkopf motorisch und sensibel vom Vagus innerviert.

Der bei den wasserlebenden Anamniern scheinbar vom Vagus entspringende Ramus lateralis Vagi, welcher zu den Seitenorganen des Rumpfes und des Schwanzes zieht, gehört dem obenerwähnten Statico-lateralis oder VIII. Hirnnerven an.

Von ganz besonderer Bedeutung ist der Ramus intestinalis Vagi. Bereits bei den Fischen erstreckt er sich, wie der Lateralis an keinerlei Segmentgrenzen gebunden, über den gesamten Darmtrakt, vegetativ-effektorische und vegetativ-rezeptorische Fasern führend. Auch zu Herz und Gefässen tritt er in Beziehung. Er bildet so eine der wichtigsten Komponenten des vegetativen Nervensystems.

Der XI. Hirnnerv oder Accessorius ist bei den Anamniern nur ein Vagusast. Bei den Amnioten wird er vom Vagus selbständig. Der Accessorius ist ein motorischer Vagusanteil, welcher den der Branchialmuskulatur entstammenden Musculus trapezius (und Musculus sternocleidomastoideus) innerviert.

3) Die Hypo- (und Epi-) branchialmuskulatur wird bei den Fischen versorgt von den ventralen Wurzeln der vordersten Spinalnerven und von einigen ventralen Wurzeln, welche in den Schädel aufgenommen werden, den sogenannten Occipitalnerven. Diese letzteren gehen später verloren. Bei den Amphibien wird die aus der Hypobranchialmuskulatur gebildete Zungenmuskulatur nur von den ventralen Wurzeln der vordersten Spinalnerven versorgt (des 2. und 3., da der 1. fehlt).

Diese ventralen Wurzeln werden bei den Amnioten in den Schädel aufgenommen und hier als XII. Hirnnerv oder Hypoglossus bezeichnet.

Der Hypoglossus als echter Spinalnerv besass ursprünglich auch dorsale Wurzeln. Diese sind im allgemeinen verloren gegangen, treten jedoch zuweilen noch embryonal oder rudimentär auf.

III. Das vegetative Nervensystem.

Das vegetative Nervensystem umfasst alle Ganglienzellgruppen innerhalb oder ausserhalb des zerebrospinalen Systems und alle zu diesen Zellgruppen gehörigen Nervenfasern, welche die glatte Muskulatur im allgemeinen, sowie den Darmtrakt, Bronchien und Lungen, den grössten Teil des Urogenitalsystems, Herz, Gefässe und Drüsen im besonderen innervieren, ferner auch diejenigen, welche den Turgor und Tonus der quergestreiften Muskulatur beherrschen.

Durch dieses System wird "der richtige Ablauf der vegetativen, d.h.

zur Unterhaltung des Lebens notwendigen Funktionen gewährleistet".¹⁾

Das vegetative System stellt keine Einheit dar, sondern lässt sich unscharf in drei Hauptabschnitte gliedern, 1. das intramurale oder Wandnervensystem, 2. das sympathische System, 3. das parasympathische System.

Das periphere, in der Form von Geflechten in den Organen selbst liegende intramurale (juxtamurale) oder Wandnervensystem (L. R. Müller) erscheint bei phylogenetischer Betrachtung als der älteste Bestandteil des Nervensystems überhaupt. Topographisch und teilweise auch funktionell entspricht es dem diffusen, ektodermalen und entodermalen Nervenetz der Hydra.

Ontogenetisch dagegen scheint es, dass bei den Wirbeltieren die Zellen des intramuralen Systems zum mindesten teilweise dem zerebrospinalen System entstammen, von dem sie auswandern, die des viszerale Systems z.B. zumeist dem Vagus entlang (Kuntz).

Ob sich (aus Mesoderm oder Entoderm?) an Ort und Stelle Ganglienzellen des Wandnervensystems bilden, ist eine noch ungelöste Streitfrage.

Seiner Verteilung auf die Organsysteme nach zerfällt das intramurale System in verschiedene Unterabschnitte, a) das viszerale System, b) das kardiovaskuläre System, c) das muskuläre System und d) das dermale System.

Die Einzelheiten des Aufbaus und der Verbindungen des Wandnervensystems sind noch nicht in befriedigender Weise geklärt. Manches spricht dafür, dass zumeist Zellen vom primitiven, asynaptischen Typ am Aufbau dieser Nervenetze teilnehmen.

Relativ am besten bekannt ist neben dem kardiovaskulären das viszerale System, aber in bezug auf die Deutung der erhobenen Befunde gehen die Ansichten der Untersucher beträchtlich auseinander.

Das muskuläre System ist erst in neuerer Zeit durch die Untersuchungen von Aghduhr, Boeke u. a. bekannt geworden und die Vorstellungen, die auf Grund der bisherigen Beobachtungen gewonnen werden können, sind dürftig.

Das dermale System endlich, der sogenannte periphere Hautplexus, dessen Existenz von Bethe, Prentiss, Bela Haller und anderen verfochten wurde, hat noch nicht einmal allgemeine Anerkennung gefunden, obgleich die Pigmentationsphänomene (Bewegungsvorgänge an den Chromatophoren), die vasomotorischen Hauterscheinungen und die Schweissabsonderung durchaus mit dem Vorhandensein eines solchen

1) L. R. Müller u. Mitarbeiter, Die Lebensnerven. Berlin 1924.

Geflechts harmonisieren würden.

Das zerebrospinale vegetative System, welches den sympathischen und den parasympathischen Anteil umfasst, bringt die peripheren, intramuralen Geflechte unter die Kontrolle des Zentralorgans. Diesem letzteren entstammen die effektorischen sowie rezeptorischen vegetativen Fasern, welche die hierzu erforderliche Verbindung herstellen.

Im spinalen Abschnitt bilden sich, ontogenetisch durch Auswanderung von Ganglienzellen aus der Ganglienleiste und aus dem Spinalrohr entlang den ventralen Wurzeln, periphere Ganglien, die beiderseits der Wirbelsäule als vertebrale oder weiter peripher als prävertebrale Ganglien liegen.

Die bei den Selachiern noch getrennten vertebralen Ganglien verbinden sich sekundär untereinander und es entsteht so, bereits bei den Knochenfischen angedeutet, bei den Amphibien und mehr noch bei den Reptilien vervollkommenet, der beiderseits die Wirbelsäule in ihrem Verlauf begleitende Grenzstrang des Sympathicus.¹⁾

Die prävertebralen Ganglien liegen bei den Säugetieren inmitten ausgedehnter (aber nicht zum intramuralen System gehöriger) Geflechte, im Plexus cardiacus, Plexus coeliacus, in den Plexus mesenterici.

Der Grenzstrang mit seinen Verbindungen und dem grössten Teil der prävertebralen Ganglien stellt den Sympathicus im engeren Sinne dar. Es muss aber betont werden, dass eine ganz scharfe morphologische Trennung des sympathischen vom parasympathischen System auf Schwierigkeiten stösst.

Der parasympathische Abschnitt besteht aus effektorischen und zum Teil auch rezeptorischen vegetativen Fasern, die von einigen Hirnnerven, hauptsächlich vom Vagus aus (aber auch vom III., VII., IX.) sowie von den Sakralsegmenten des Rückenmarks ihren Ursprung nehmen.

Bei den niederen Wirbeltieren, deren Grenzstrang des Sympathicus eine geringere Entwicklungsstufe erreicht, übernimmt hauptsächlich der Nervus vagus die Regulierung der vegetativen Funktionen. Aber auch noch bei den höheren Wirbeltieren mit einem weitgehend ausdifferenzierten Sympathicus bildet der vegetative Anteil des Vagus morphologisch wie funktionell eine noch sehr wesentliche Komponente des gesamten vegetativen Nervenapparates.

Über den efferenten Abschnitt des zerebrospinalen vegetativen Systems haben die Untersuchungen Langleys wesentliche Aufschlüsse gebracht. Sie haben gezeigt, dass die efferenten zerebrospinalen vegetati-

1) Kuntz, A., The evolution of the sympathetic nervous system in vertebrates. Journ. Comp. Neur. 21. 1911.

ven Fasern niemals direkt zum Erfolgsorgan ziehen, sondern dass stets eine weitere Ganglienzelle eingeschaltet wird.

Die im Zentralnervensystem entspringende efferente Faser ist die präganglionäre Faser, sie tritt in Beziehung zum eben erwähnten Schaltneuron, von dem wieder ein Fortsatz als postganglionäre Faser zum Gewebe zieht. Eine einzelne präganglionäre Faser soll durch Kollateralen gleichzeitig mit mehreren Ursprungszellen postganglionärer Fasern in Beziehung treten können.

Es ist anzunehmen, dass immer nur eine Schaltzelle zwischen der dem Zentralorgan entspringenden Faser und dem Gewebe eingelagert ist.

Die präganglionären Fasern des Sympathicus ziehen nur bis zu den vertebralen oder den prävertebralen Ganglien, in denen die Ursprungszellen der postganglionären sympathischen Fasern liegen.

Die präganglionären Fasern des Vagus sollen dagegen ohne Unterbrechung bis zu den innervierten Organen verlaufen. Die postganglionären Vagusfasern sind demnach Fortsätze von Zellen, die topographisch zum Wandnervensystem gehören.

Die Organe haben dabei eine doppelte Innervation, einerseits durch Vermittlung des Sympathicus, andererseits eine parasympathische durch Vermittlung des Vagus oder anderer Gehirnnerven bzw. der Sakralnerven, wobei wie bekannt im allgemeinen Parasympathicus und Sympathicus als Antagonisten wirken. Langley beurteilt nun das aus Ganglienzellen und deren Fortsätzen bestehende Wandnervensystem, sein "enteric system", lediglich als postganglionären Abschnitt des Parasympathicus (bzw. des Vagus).

Diese Auffassung erscheint aber nicht nur vom phylogenetischen, sondern auch vom histologischen und experimentellen Standpunkt aus bedenklich.

Von allen Verbindungen mit dem zerebrospinalen vegetativen System abgetrennt, zeigen Darm, Herz und Gefäße einen weitgehenden Automatismus, der auf die selbständige Tätigkeit des intramuralen Systems hinweist.

Auf Grund seiner Anschauung erklärt Langley diese peripheren Reflexe als Axonreflexe, d.h. er nimmt an, dass eine Erregungsleitung über dichotomisch geteilte Axone präganglionärer Neurone verläuft, ohne über die Zellkörper selbst zu gehen. Diese Erklärung ist aber nicht genügend durch tatsächliche Beobachtungen gestützt.

Es scheint eher, dass in den Wandnervengeflechten, z. B. des Darmes, zum mindesten zwei Zellarten vorhanden sind, periphere (postganglionäre) Vaguszellen und primitive, asynaptische lokale Zellen, deren Netz-

werk eine weitgehende Selbständigkeit zukommt.

Wie im einzelnen die Faserverbindungen aber hier zu denken sind, ist noch vollständig unklar, trotz verschiedener neuerer Arbeiten, die sich mit der Erörterung dieser Frage beschäftigen (Carpenter 1924, Johnson 1925, Kuntz 1913, Erik Müller 1921).

Langley bezeichnet den zerebrospinalen vegetativen Apparat als autonomes System. Demgegenüber lässt sich aber einwenden, dass es in Wirklichkeit garnicht autonom ist, sondern gerade die Kontrolle der vegetativen Funktionen durch das zerebrospinale System ermöglicht. Mit mehr Recht könnte man das Wandnervensystem dem zerebrospinal-vegetativen als autonom gegenüberstellen.¹⁾

Der rezeptorische Abschnitt des zerebrospinalen vegetativen Systems besteht wahrscheinlich zum grössten Teil aus Spinalganglienzellen, deren periphere, im Gegensatz zu den somatischen nur schwach myelinisierte Fasern mit den vegetativen Geflechten an die Gewebe herantreten.

Ob auch periphere sensible Neurone des Wandnervensystems vorhanden sind, welche Fortsätze in das Zentralorgan entsenden, ist zwar möglich, aber nicht erwiesen. Durch diesen rezeptorischen Abschnitt werden einerseits unbewusst ablaufende zerebrospinale vegetative Reflexe, andererseits beim Menschen (und wahrscheinlich auch anderen Säugetieren) bewusste Empfindungen aus dem Gebiet der Viszera und der Gefässe vermittelt.

Der dumpfe Kopfschmerz, der auf die Sensibilität der Gefässe in den weichen Hirnhäuten zurückgeführt wird, der schlecht lokalisierbare Schmerz beim Abklemmen von Gefässen unter ungenügender Lokalanästhesie, der Bauchschmerz (Eingeweideschmerz)²⁾ und die mit Organ-

1) Dies tut z.B. C.J. Herrick (An introduction to neurology. 3rd edition, Philadelphia 1922).

2) Bis vor kurzem waren noch manche Chirurgen (wahrscheinlich unbekümmert um die Proteste ihrer Patienten) der Ansicht, dass in der Bauchhöhle nur das "somatisch" innervierte Peritoneum parietale schmerzempfindlich sei, das Peritoneum viscerales und die Viszera dagegen unempfindlich. Jeder Eingeweideschmerz sei lediglich durch das parietale Bauchfell vermittelt. Obgleich die Viszera gewissen äusseren Reizen gegenüber, wie z.B. Schneiden und Brennen, mehr oder weniger unempfindlich sind, geht ihnen durchaus nicht jede Schmerzempfindung ab. Besonders sind starke Kontraktionszustände ihrer glatten Muskulatur mit oft sogar heftigen Schmerzen verbunden. Ebenso können zuweilen entzündliche Vorgänge an diesen Organen, dann nämlich, wenn sie den Verlauf sympathischer Nervenfasern in Mitleidenschaft ziehen, Schmerzen auslösen. Die peripheren sympathischen Geflechte, das Ganglion coeliacum z.B., wenn blossgelegt und gereizt, erweisen sich als äusserst schmerzempfindlich. Andererseits ermöglicht die durch Kappis eingeführte Splanchnicusanästhesie ein schmerzloses Operieren an den Organen der Bauchhöhle. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Viszera der Bauchhöhle durch das sympathische System mit schmerzempfindlichen Fasern versehen werden, welche durch die hinteren Wurzeln mit dem Rückenmark in Verbindung stehen.

empfindungen verbundenen Angstgefühle gehören in das Gebiet der vegetativen Empfindungen.

Eine Besonderheit zeigt das vegetativ-rezeptorische System ferner in der beim Menschen bekannten Ausstrahlung von Schmerzen in somatisch-sensibel innervierte Hautgebiete und in der damit verwandten Erscheinung der überempfindlichen oder Headschen Hautzonen.

Diese Phänomene sind darauf zurückzuführen, dass viele sensible vegetative Fasern und zwar vermutlich solche, denen im Zentralorgan keine eigene zu den Bewusstseinszentren (der Grosshirnrinde) leitende Bahn zur Verfügung steht, innerhalb der Spinalganglien eine Kollaterale abgeben, die eine somatisch-sensible, im gleichen Ganglion liegende Spinalganglienzelle umspinnt. Die sekundäre Reizung der somatischen Spinalganglienzelle wird dann als Schmerz empfunden und in das periphere Ausbreitungsgebiet dieser Zelle projiziert.

IV. Zentrale Beziehungen der Peripherie. Die Längszonen.

Für die zentralen Beziehungen der peripheren Nerven gilt nun ganz allgemein die folgende, durch den funktionellen Unterschied von afferenten und efferenten Komponenten bedingte morphologische Gesetzmässigkeit.

Die primären motorischen Zentren liegen alle in der Grundplatte, die primären sensiblen in der Flügelplatte.

Die primären Zentren für diejenigen motorischen Fasern, welche mit den dorsalen Wurzeln austreten, bzw. (im Rückenmark) ursprünglich, bei Urformen im Sinne phylogenetischer Deutungen, mit den dorsalen Wurzeln austraten, sekundär aber mit den ventralen Wurzeln austreten mögen, liegen unmittelbar ventral des Sulcus limitans, d.h. dorsal der Zentren für die primär mit den ventralen Wurzeln austretenden Fasern.

Die primären sensiblen Zentren für die Innervation der Haut liegen in der Flügelplatte weiter dorsal als die sensiblen Zentren für die Eingeweide. Letztere liegen unmittelbar dorsal des Sulcus limitans.

Im Deuterenkephalon liegen am weitesten dorsal in der Flügelplatte die Zentren des Stato-acustico-lateralis (Area statica et acustica).

Neben der Zweiteilung in Grund- und Flügelplatte ergibt sich so eine Vierteilung in Dorsalgebiet, Intermediodorsalgebiet, Intermedioventralgebiet und Ventralgebiet, von denen die beiden ersteren der Flügelplatte, die beiden letzteren der Grundplatte angehören.

Behält man diese tatsächlichen morphologischen Verhältnisse im Auge, so wird man zwar zugeben, dass der Bezeichnung dieser vier

Gebiete als somatisch-sensibel, viszeral-sensibel, viszeral-motorisch und somatisch-motorisch ein richtiger Kern zu grunde liegt, dass aber dabei die Begriffe "viszeral" und "somatisch" wie die kurze vorhergehende funktionelle Analyse gezeigt haben wird, auf derartig verschiedenartige Systeme angewendet werden müssen, dass sie einerseits zu Einwänden reizen, andererseits auch vollständig farblos werden.

Was nun den Geltungsbereich dieser Viergliederung anbelangt, so ergibt sich, dass der durch Grund- und Flügelplatte gegebene morphologische Unterschied von primären motorischen und sensiblen Zentren nur für das Spinalrohr und das Deuterencephalon zutrifft. Im Archencephalon gibt es keine Grundplatte und kein primäres motorisches Zentrum und damit auch nicht die vier morphologisch definierten Längsgebiete.

Es ergibt sich weiter, dass diese vier Längsgebiete sich gleichsam verbindend durch diejenigen Anteile des Zentralnervensystems erstrecken, die man als den Segmentapparat zusammenfassen könnte.

Dieser Apparat wird nun überlagert von gewissen Systemen, die sich als suprasegmentäre Strukturen im Sinne der amerikanischen Neurologenschule bezeichnen lassen. Diese letzteren Strukturen scheinen sich alle im Anschluss an besonders differenzierte Sinnesapparate entwickelt zu haben und zwar (von hinten nach vorn aufgezählt) das Kleinhirn im Anschluss an den Gleichgewichtsapparat (Nervus VIII.), das Mittelhirndach im Anschluss an das Optikussystem, das Hemisphärenhirn im Anschluss an den Olfactorius.

Während der funktionelle Bauplan der beiden erstgenannten Strukturen im wesentlichen schon zu durchschauen ist, konnte ein ähnlich weitgehendes Verständnis des Hemisphärenhirns und seines unmittelbaren Korrelationsgebietes, des Zwischenhirns, noch nicht erzielt werden.

Beide Gebiete, als Derivate des Archencephalon, zeigen aber eine von der des Deuterencephalon durchaus verschiedene morphologische Struktur und man würde den Fortschritt der Erkenntnis aufhalten, wollte man ohne sichere Unterlagen nicht ganz einwandfreie und verallgemeinerte funktionelle Begriffe, die sich aus der Betrachtung des spezifischen Bauplans des Spinalrohres und des Deuterencephalon ergeben, auf das Zwischenhirn und das Hemisphärenhirn anwenden.

Hier kann zunächst nur rein morphologische, vergleichend-anatomische Arbeit Klarheit schaffen, indem sie durch einwandfreie Nachweise von Homologien sichere Grundschemata schafft, die sich später ohne Schwierigkeiten an die Strukturen des Deuterencephalon anschliessen lassen werden.

In diesem Sinne wurden die bisherigen Untersuchungen des Ver-

fassers unternommen, die zu einer vorläufigen, dem noch in mancher Beziehung widerspruchsvollen und unabgeschlossenen Stande der gegenwärtigen Kenntnisse angepassten Übersicht der Homologien geführt haben.

V. Zusammenfassung.

1. Das Schema der vier als somatisch-sensibel, viszeral-sensibel, viszeral-motorisch und somatisch-motorisch bezeichneten Längszonen gilt nur für das Spinalrohr und das Deuterenkephalon.

2. Anstelle dieser unter Umständen irreführenden Begriffe empfehlen sich die rein morphologischen Bezeichnungen Dorsalgebiet und Intermediodorsalgebiet (Flügelplatte) sowie Intermedioventralgebiet und Ventralgebiet (Grundplatte).

Tôkyô, Februar 1926.

Literatur.

- Aghduhr, E., Sympathetic innervation of the muscles of the extremities etc. Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. 1916.
- Ahlborn, Ueber die Segmentation des Wirbeltierkörpers. Z.f. wiss. Zool. 40. 1884.
- Bell, C., On the nervous circle which connects the voluntary muscles with the brain. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 116. 1826.
- Boeke, J., Die doppelte (motorische und sympathische) efferente Innervation der quergestreiften Muskelfasern. Anat. Anz. 44. 1913.
- Carpenter, F.W., A note on the connections, in the mammalian myenteric plexus etc. Anat. Rec. 28. 1924.
- Dart, R., The misuse of the term "visceral." Journ. of Anat. 56. 1922.
- Dart, R., Double innervation of striped muscle etc. Journ. of Nerv. and Mental Diseases 60. 1924.
- Dogiel, Ueber den Bau der Ganglien in den Geflechten des Darmes usw. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abtg. 1899.
- Dogiel, Der Bau der Spinalganglien des Menschen und der Säugetiere. Jena. 1908.
- Edinger, L., Vorlesungen usw., Bd. II u. I, Leipzig. 1908, 1911.
- Franz, V., Haut, Sinnesorgane und Nervensystem der Akranier. Jen. Z. f. Nat. 59. 1923.
- Froriep, Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verh. d. Anat. Ges. Erg. H. Anat. Anz. 21. 1902.
- Fürbringer, M., Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier usw. Festschr. f. Gegenbaur, Bd. 3. 1897.
- Gaskell, W.H., On the relations between the structure, function and origin of the cranial nerves, together with a theory of the origin of the nervous system of vertebrates. Journ. of Physiol. 10. 1889.

- Gegenbaur, C., Die Metamerie des Kopfes usw. *Morph. Jahrb.* 13. 1888.
- Hatschek, Mitteilungen über *Amphioxus*. *Zool. Anz.* 7. 1884.
- Herrick, C.J., The cranial and first spinal nerves of *Menidia* etc, *Journ. Comp. Neur.* 9, 1899.
- Herrick, C.J., What are viscera? *Journ. of Anat.* 56. 1922.
- Herrick, C.J., An introduction to neurology. Philadelphia. 1922.
- His, W., Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes usw. *Abh. kgl. sächs. Ges. d. Wiss., math. phys. Kl.*, Bd. 13. 1886.
- His, W., Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Eine kritische Studie. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abtg.* 1887.
- His, W., Zur Geschichte des Gehirnes usw. beim menschlichen Embryo. *Abh. kgl. sächs. usw. usw.*, Bd. 14. 1888.
- Johnson, S.E., Experimental degeneration of the extrinsic nerves of the small intestine etc. *Journ. Comp. Neur.* 38. 1922.
- Johnston, J.B., An attempt to define the primitive functional divisions of the central nervous system. *Journ. Comp. Neur.* 12. 1902.
- Johnston, J.B., The morphology of the vertebrate head etc. *Journ. Comp. Neur.* 15. 1905.
- Kappers, Ariens, Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen, Bd. I u. II. Haarlem. 1920/21.
- Kingsbury, The extent of the floor-plate of His and its significance. *Journ. Comp. Neur.* 32. 1920.
- Kingsbury, The fundamental plan of the vertebrate brain. *Journ. Comp. Neur.* 35. 1922.
- Kuhlenbeck, H., Ueber die Homologien der Zellmassen im Hemisphärenhirn der Wirbeltiere. *Fol. Anat. Japon.* 2. 1924.
- Kuntz, A., The evolution of the sympathetic nervous system in vertebrates. *Journ. Comp. Neur.* 21. 1911.
- Kuntz, A., On the innervation of the digestive tube. *Journ. Comp. Neur.* 23. 1913.
- Kuntz, A., Peripheral migration and distribution of medullary cells in the absence of spinal ganglia etc. *Anat. Rec.* 21. 1921.
- Kuntz, A., Experimental studies on the histogenesis of the sympathetic nervous system. *Journ. Comp. Neur.* 34. 1922.
- v. Kupffer, Die Morphogenie des Zentralnervensystems. *Hertwigs Handb. d. Entw. Lehre*, Bd. 2, Jena. 1906.
- Landacre, F.L., The fate of the neural crest in the head of urodeles. *Journ. Comp. Neur.* 34. 1921.
- Langley, J.N., The autonomic nervous system. *Brain* 26. 1903.
- Langley, J.N., Connections of the enteric nerve cells. *Journ. Physiol.* 56. 1922.
- Maurer, Fr., *Hertwigs Handb. d. Entw. Lehre*, Bd. 3, 1. Tl. Jena. 1906.
- Müller, Erik, Ueber das Darmnervensystem. *Upsala Läk. Förh. N.f.* 26. 1921.
- Müller, Erik, u. Ingvar, Sven, Ueber den Ursprung des Sympathicus bei den Amphibien. *Ibidem.* 1921.
- Müller, L.R. u. Mitarbeiter, *Die Lebensnerven*. Berlin. 1924.
- Neal, H.V., The history of the eye muscles. *Journ. of Morph.* 30. 1918.

- Neal, H.V., Neuromeres and metameres. *Journ. of Morph.* 31. 1919.
- Nicholson, Helen, On the presence of ganglion cells in the third and sixth nerves of man. *Journ. Comp. Neur.* 37. 1924.
- Nishi, S., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Augenmuskulatur. *Arb. Anat. Inst. Sendai* 7. 1922.
- Nishi, S., Zur Morphologie des M. trapezius. *Fol. Anat. Japon.* 1. 1923.
- Platt, J.B., A contribution to the morphology of the vertebrate head. *Journ. Morph. Boston* 5. 1891.
- Platt, J.B., Further contribution to the morphology of the vertebrate head. *Anat. Anz.* 6. 1891.
- Prentiss, C.W., The nervous structures in the palate of the frog; the peripheral networks and the nature of their cells and fibers. *Journ. Comp. Neur.* 14. 1904.
- Rylands de Beer, The segmentation of the head of *Squalus Acanthias*. *Quart. Journ. Micr. Sci.* 66. 1922.
- Schulte and Tilney, Development of the neuraxis in the domestic cat to the stage of twenty-one somites. *Ann. New York Akad. Sci.* 24. 1915.
- Stone, L.S., Experiments on the development of the cranial ganglia and the lateral-line sense organs in *Amblystoma punctatum*. *Journ. Exper. Zool.* 35. 1922.
- Stone, L.S., Experiments on the transplation of placodes of the cranial ganglia in the amphibian embryo. *Journ. Comp. Neur.* 38. 1924-1925.
- Tretjakoff, D., Nervus mesencephalicus bei *Ammocoetes*. *Anat. Anz.* 34. 1909.
- Veit, Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie usw., erörtert an dem Problem des Wirbeltierkopfes. *Anat. Anz.* 58. 1924.
- Veit, Beiträge zur Kenntnis des Kopfes der Wirbeltiere usw. *Gegenbaurs Morphologische Jahrb.* 53. 1924.
- van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. *Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam* (Neudruck 1915). 1883.
- Ziegler, Der jetzige Stand des Kopfproblems. *Anat. Anz.* 57. 1923.
- Ziehen, Th., Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Gehirns, 1. Abschn., in *Bardlebens Handb. d. Anat. d. Menschen*. Jena. 1899.
-