Martin Trepel

Neuroanatomie

Struktur und Funktion

9. Auflage

Leseprobe

Urban & Fischer

Inhaltsverzeichnis

1	Grundlagen, Begriffe und Definitionen	1	2.3.3	III. Hirnnerv: N. oculomotorius	57
1.1	Gliederung des Nervensystems	1	2.3.4	Ganglion ciliare	59
1.2	Funktionsprinzip des Nervensystems	2	2.3.5	IV. Hirnnerv: N. trochlearis	59
1.3	Zytologie des Nervensystems	2	2.3.6	V. Hirnnerv: N. trigeminus	61
1.3.1	Das Neuron	2	2.3.7	VI. Hirnnerv: N. abducens	66
1.3.2	Gliagewebe	6	2.3.8	VII. Hirnnerv: N. facialis	68
1.4	Afferent und efferent, sensibel und motorisch	10	2.3.9	Ganglion pterygopalatinum und Ganglion submandibulare	70
1.5	Transmittersysteme	11	2.3.10	VIII. Hirnnerv: N. vestibulocochlearis	71
1.6	Verteilung von Nervenzellen und Nervenfasern im peripheren und zentralen Nervensystem	12	2.3.11	IX. Hirnnerv: N. glossopharyngeus	72
1.7	Entwicklungsgeschichte des Nervensystems	13	2.3.12	Ganglion oticum	74
1.7.1	Embryogenese des Nervensystems	13	2.3.13	X. Hirnnerv: N. vagus	76
1.7.2	Histogenese des Nervensystems	14	2.3.14	XI. Hirnnerv: N. accessorius	77
1.7.3	Regionale Entwicklung des Nervensystems	15	2.3.15	XII. Hirnnerv: N. hypoglossus	79
			2.3.16	Durchtritt der Hirnnerven durch die Schädelbasis	79
2	Peripheres Nervensystem	21	3	Rückenmark (Medulla spinalis)	87
2.1	Allgemeine Grundlagen	21	3.1	Äußere Gestalt, Lage und Gliederung	87
2.1.1	Einteilung	21	3.2	Rückenmarkshäute und entsprechende Räume	89
2.1.2	Struktur des peripheren Nervs	22	3.3	Querschnittsbild des Rückenmarks	92
2.1.3	Periphere Ganglien	23	3.4	Graue Substanz des Rückenmarks	93
2.2	Spinalnerven (Nervi spinales)	24	3.4.1	Hinterhorn	94
2.2.1	Segmentale und periphere Innervation	24	3.4.2	Seitenhorn	95
2.2.2	Rami anteriores und Rami posteriores der Spinalnerven	26	3.4.3	Vorderhorn	95
2.2.3	Rumpfwandinnervation, Nn. intercostales	27	3.4.4	Spinale Reflexe und Eigenapparat des Rückenmarks	95
2.2.4	Plexus cervicalis und zervikale Nerven	29	3.5	Weißer Substanz des Rückenmarks: Rückenmarksbahnen	97
2.2.5	Plexus brachialis	31	3.5.1	Tractus spinothalamicus	98
2.2.6	N. cutaneus brachii medialis und N. cutaneus antebrachii medialis	33	3.5.2	Hinterstrangbahnen	99
2.2.7	N. ulnaris	33	3.5.3	Spinozerebelläre Bahnen	100
2.2.8	N. musculocutaneus	36	3.5.4	Pyramidenbahn (Tractus corticospinalis)	101
2.2.9	N. medianus	37	3.5.5	Extrapiramidale Bahnen	102
2.2.10	N. axillaris	39	3.6	Blutversorgung des Rückenmarks	104
2.2.11	N. radialis	39	4	Übersicht über Gliederung und Außenansicht des Gehirns	111
2.2.12	Plexus lumbosacralis	41	4.1	Gliederung und Definitionen	111
2.2.13	N. iliohypogastricus und N. ilioinguinalis	43	4.2	Topografische Bezeichnungen	111
2.2.14	N. genitofemoralis	43	4.3	Lateral-, Basal- und Medialansicht des Gehirns	112
2.2.15	N. cutaneus femoris lateralis	44	5	Verlängertes Mark (Medulla oblongata) und Brücke (Pons)	117
2.2.16	N. obturatorius	44	5.1	Abgrenzung, äußere Gestalt und Gliederung	118
2.2.17	N. femoralis	44	5.2	Hirnnervenkerne	118
2.2.18	N. gluteus superior und N. gluteus inferior	46	5.2.1	Grundlagen	118
2.2.19	N. cutaneus femoris posterior	47	5.2.2	Lokalisation der Hirnnervenkerne im Hirnstamm und im oberen Zervikalmark	121
2.2.20	N. ischiadicus	47	5.2.3	Kerne des N. oculomotorius	122
2.2.21	N. fibularis (N. peroneus)	48	5.2.4	Kern des N. trochlearis	124
2.2.22	N. tibialis	48	5.2.5	Kerne des N. trigeminus	124
2.2.23	N. pudendus	51			
2.2.24	Plexus coccygeus	52			
2.3	Hirnnerven (Nervi craniales)	55			
2.3.1	I. Hirnnerv: N. olfactorius	56			
2.3.2	II. Hirnnerv: N. opticus	56			

5.2.6	Kern des N. abducens.	125	8	Zwischenhirn (Diencephalon)	183
5.2.7	Kerne des N. facialis	125	8.1	Abgrenzung, Gliederung und äußere Gestalt.	183
5.2.8	Kerne des N. vestibulocochlearis	126	8.2	Thalamus.	185
5.2.9	Kerne des N. glossopharyngeus	128	8.2.1	Thalamuskern mit Faserbeziehungen zu umschriebenen Kortextarealen	186
5.2.10	Kerne des N. vagus.	128	8.2.2	Thalamuskern ohne Faserbeziehungen zu umschriebenen Kortextarealen	189
5.2.11	Kerne des N. accessorius	129	8.2.3	Funktionsausfall bei Schädigung des Thalamus	191
5.2.12	Kern des N. hypoglossus.	129	8.3	Hypothalamus.	191
5.2.13	Die Hirnnervenkerne: Übersicht.	129	8.3.1	Einteilung der Kerngebiete des Hypothalamus.	191
5.3	Weitere Kernkomplexe in Medulla oblongata und Pons	130	8.3.2	Vordere Kerngruppe des Hypothalamus.	191
5.3.1	Olivenkernkomplex und oliväres System	130	8.3.3	Mittlere Kerngruppe des Hypothalamus.	193
5.3.2	Brückenkerne (Ncl. pontis)	132	8.3.4	Hintere Kerngruppe des Hypothalamus	194
5.3.3	Hinterstrangkerne (Ncl. gracilis und Ncl. cuneatus)	132	8.3.5	Faserverbindungen des Hypothalamus	194
5.4	Überblick über Querschnitte durch Medulla oblongata und Pons	134	8.4	Hypophyse.	195
6	Mittelhirn (Mesencephalon)	141	8.5	Epithalamus	197
6.1	Abgrenzung, äußere Gestalt und Gliederung	141	8.5.1	Epiphyse (Glandula pinealis)	198
6.2	Tectum mesencephali	143	8.5.2	Habenula und Stria medullaris	198
6.2.1	Colliculi superiores	143	8.5.3	Area pretectalis	198
6.2.2	Colliculi inferiores.	143	8.5.4	Commissura posterior.	199
6.3	Tegmentum mesencephali	143	8.6	Subthalamus	199
6.3.1	Ncl. ruber	143	9	Großhirn (Telencephalon) und assoziierte Bahnsysteme.	203
6.3.2	Substantia nigra	145	9.1	Äußere Gestalt und Gliederung.	204
6.3.3	Formatio reticularis.	147	9.1.1	Die wichtigsten Ansichtsperspektiven	204
6.3.4	Zentrale Verschaltung der Augenmuskelkerne, Augenbewegungszentren	151	9.1.2	Entstehung der Hirnlappen und Rotation der Hemisphären	207
6.4	Crura cerebri	154	9.1.3	Entwicklungsgeschichtliche Gliederung des Großhirns	207
6.5	Bahnsysteme des Hirnstamms.	154	9.1.4	Rindenfeldergliederung nach Brodmann	208
6.5.1	Kortikospinale und kortikonukleäre Bahn	154	9.2	Basalganglien und assoziierte Strukturen, zentrale Regulation der Motorik.	208
6.5.2	Kortikopontine Bahnen	155	9.2.1	Lage und Morphologie der Basalganglien	209
6.5.3	Lemniscus medialis und Lemniscus trigeminalis	155	9.2.2	Striatum.	210
6.5.4	Tractus spinothalamicus	156	9.2.3	Pallidum (Globus pallidus)	212
6.5.5	Lemniscus lateralis	156	9.2.4	Ncl. subthalamicus	213
6.5.6	Fasciculus longitudinalis medialis	156	9.2.5	Genauer Verschaltungsprinzip der Basalganglien	214
6.5.7	Fasciculus longitudinalis posterior.	157	9.2.6	Clastrum	215
6.5.8	Tractus tegmentalis centralis.	157	9.2.7	Zusammenwirken der Basalganglien und zentrale Regulation der Motorik.	215
7	Kleinhirn (Cerebellum)	161	9.3	Paleokortex und Riechhirn	216
7.1	Äußere Gestalt und Gliederung.	161	9.3.1	Riechbahn und Riechrinde (olfaktorischer Kortex)	217
7.2	Mikroskopische Anatomie der Kleinhirnrinde	165	9.3.2	Septumregion (Area septalis)	218
7.2.1	Purkinje-Zellschicht (Stratum purkinjense).	165	9.3.3	Corpus amygdaloideum	218
7.2.2	Körnerschicht (Stratum granulosum)	165	9.3.4	Basale Vorderhirnstrukturen	219
7.2.3	Molekularschicht (Stratum moleculare)	165	9.4	Archikortex und limbisches System.	219
7.2.4	Verschaltungsprinzip der Kleinhirnrinde.	167	9.4.1	Bestandteile des limbischen Systems.	219
7.3	Afferente und efferente Verbindungen des Kleinhirns	168	9.4.2	Hippocampus	219
7.3.1	Afferente Bahnen	168	9.4.3	Histologie der Hippocampusformation und des Archikortex	221
7.3.2	Weiterleitung der Impulse von der Rinde zu den Kleinhirnkernen	170	9.4.4	Anatomische Grundlagen des Gedächtnisses.	223
7.3.3	Kleinhirnkern und efferente Bahnen	170	9.4.5	Gyrus cinguli	224
7.4	Funktion des Kleinhirns	174	9.4.6	Funktion des limbischen Systems	224
7.5	Funktionsstörungen des Kleinhirns	176			

9.5	Neokortex	226	10.2.4	Liquorzisternen.	281
9.5.1	Funktionelle Gliederung	226	10.2.5	Blutversorgung und Innervation der Meningen	282
9.5.2	Histologie des Neokortex	227			
9.6	Frontallappen	229	11	Blutversorgung des Gehirns	285
9.6.1	Gyrus precentralis, Pyramidenbahn und pyramidale Motorik	229	11.1	Grundlagen	285
9.6.2	Prämotorische und supplementärmotorische Rinde	234	11.1.1	Versorgungsprinzip.	285
9.6.3	Frontales Augenfeld	235	11.1.2	Blut-Hirn-Schranke	286
9.6.4	Motorisches Sprachzentrum	235	11.2	Große zuführende Gefäße	287
9.6.5	Frontales Blasenzentrum.	236	11.2.1	A. carotis interna	287
9.6.6	Präfrontale Rinde	236	11.2.2	A. vertebralis	288
9.7	Parietallappen	237	11.2.3	Circulus arteriosus cerebri.	290
9.7.1	Somatosensible Bahnen, afferentes System zur sensiblen Rinde.	237	11.3	Die drei großen Gehirnarterien	292
9.7.2	Gyrus postcentralis, primäre somatosensible Rinde	239	11.3.1	A. cerebri anterior	292
9.7.3	Sekundäre somatosensible Rinde und posteriorer parietaler Kortex	239	11.3.2	A. cerebri media	292
9.7.4	Vestibuläre Bahn und vestibulärer Kortex	241	11.3.3	A. cerebri posterior.	297
9.7.5	Gyrus angularis	242	11.3.4	Darstellung der Gehirngefäße am Lebenden	298
9.8	Okzipitallappen und visuelles System	242	11.4	Gehirnvenen und Sinus durae matris	298
9.8.1	Sehbahn, afferentes System zur Sehrinde	242	11.4.1	Oberflächliche Venen	301
9.8.2	Primäre Sehrinde	243	11.4.2	Tiefe Venen	301
9.8.3	Sekundäre Sehrinde und übergeordnete visuelle Rindenfelder.	245	11.4.3	Sinus durae matris	302
9.9	Temporallappen, auditorisches System und zentrale Regulation der Sprache	247	11.4.4	Lymphgefäße und lymphatischer Abfluss aus dem Gehirn	305
9.9.1	Hörbahn, afferentes System zur Hörrinde	247	12	Autonomes Nervensystem	309
9.9.2	Primäre Hörrinde	249	12.1	Funktionelle Grundlagen.	309
9.9.3	Sekundäre Hörrinde	249	12.2	Anatomische Grundlagen	310
9.9.4	Einige sprachassoziierte Schaltkreise	252	12.3	Transmitter und Rezeptoren	312
9.10	Inselrinde (Lobus insularis) und „multisensorischer“ Kortex	253	12.4	Autonome (vegetative) Plexus	313
9.10.1	Multisensorischer Kortex der Inselrinde	253	12.5	Sympathikus	315
9.10.2	Viszerosensible und gustatorische Bahn, viszerosensibler und gustatorischer Kortex	253	12.5.1	Halsteil des Truncus sympathicus	316
9.11	Bahnssysteme innerhalb des Großhirns	256	12.5.2	Brustteil des Truncus sympathicus.	317
9.11.1	Corpus callosum (Balken).	256	12.5.3	Bauch- und Beckenteil des Truncus sympathicus.	317
9.11.2	Capsula interna	258	12.6	Parasympathikus	318
9.12	Frontal-, Horizontal- und Sagittalschnitte durch Groß- und Zwischenhirn	260	12.6.1	Hirnstammzentren	318
9.12.1	Frontalschnitte	260	12.6.2	Sakrale Zentren	318
9.12.2	Horizontalschnitte	264	12.7	Autonome Kontrolle von Harnblase, Rektum und Genitalien	318
9.12.3	Sagittalschnitte.	267	12.7.1	Harnblase.	318
			12.7.2	Rektum	321
			12.7.3	Genitale.	322
			12.8	Viszerale Afferenzen und Head-Zonen	322
			12.9	Enterisches Nervensystem	323
10	Liquor-, Ventrikelsystem und Hirnhäute	273	13	Sinnesorgane	329
10.1	Liquor- und Ventrikelsystem	273	13.1	Auge	329
10.1.1	Ventrikelsystem	273	13.1.1	Aufbau und Gliederung des Augapfels (Bulbus oculi).	330
10.1.2	Liquorbildung und Plexus choroideus	275	13.1.2	und 13.1.3 Tunica fibrosa bulbi	331
10.1.3	Liquorresorption	276	13.1.2	Kornea.	331
10.1.4	Funktion des Liquors.	278	13.1.3	Sklera.	332
10.2	Hirnhäute (Meningen)	278	13.1.4	Tunica vasculosa bulbi (Uvea).	332
10.2.1	Dura mater.	279	13.1.5	Tunica interna bulbi (Retina).	333
10.2.2	Arachnoidea mater.	280			
10.2.3	Pia mater	280			

13.1.6	Iris	338	14	Praktische Neuroanatomie:	
13.1.7	Linse (Lens)	338		Fälle, Fragen und Lösungen	373
13.1.8	Corpus ciliare (Ziliarkörper)	339	14.1	Fälle mit Wiederholungsfragen	373
13.1.9	Augenkammern und Kammerwasser	340	14.1.1	Spinalnerven	373
13.1.10	Corpus vitreum (Glaskörper)	340	14.1.2	Hirnnerven	377
13.1.11	Visuelle Reflexe	340	14.1.3	Rückenmark	379
13.1.12	Umgebungsstrukturen und Schutzorgane des Auges .	341	14.1.4	Gehirn	379
13.1.13	Augenmuskeln	343	14.2	Lösungen	385
13.2	Ohr	345	14.2.1	Spinalnerven	385
13.2.1	Äußeres Ohr	345	14.2.2	Hirnnerven	387
13.2.2	Mittelohr	347	14.2.3	Rückenmark	390
13.2.3	Innenohr	350	14.2.4	Gehirn	390
13.3	Geruchsorgan	357		Anhang	397
13.4	Geschmacksorgan	358		Tabelle der Transmittersysteme	399
13.5	Haut und Hautanhangsgebilde	359		Glossar	403
13.5.1	Haut: Allgemeines und Funktion	359		Register	411
13.5.2	Mikroskopische Anatomie der Haut	359		Die großen Bahnsysteme im Überblick	435
13.5.3	Sinnesorgane der Haut	362			
13.5.4	Hautanhangsgebilde	363			
13.6	Sinnesorgane des Bewegungsapparats	365

KAPITEL

1

Grundlagen, Begriffe und Definitionen

1.1	Gliederung des Nervensystems	1	1.5	Transmittersysteme	11
1.2	Funktionsprinzip des Nervensystems	2	1.6	Verteilung von Nervenzellen und Nervenfasern im peripheren und zentralen Nervensystem	12
1.3	Zytologie des Nervensystems	2	1.7	Entwicklungsgeschichte des Nervensystems	13
1.3.1	Das Neuron	2	1.7.1	Embryogenese des Nervensystems	13
1.3.2	Gliagewebe	6	1.7.2	Histogenese des Nervensystems	14
1.4	Afferent und efferent, sensibel und motorisch	10	1.7.3	Regionale Entwicklung des Nervensystems	15

Orientierung

Wir denken, wir träumen, wir bewegen uns, wir erleben die Welt mit Hilfe unserer Sinne, wir fühlen, wir handeln – alles dies auf der Grundlage unseres Nervensystems. Es ist das komplexeste funktionelle System, das wir haben. Milliarden feinst abgestimmter elektrischer Impulse jagen unablässig durch dieses großartige Netzwerk, das unseren Körper durchzieht, seine Teile wie ein riesiges Telefonnetz verbindend und sich dabei doch ständig dynamisch verändernd.

Wie ist dieses Nervensystem aufgebaut? Welche Zellen bilden es und wie funktionieren sie? Ist es in einzelne Bereiche mit bestimmten Aufgaben gegliedert? Wie stehen diese in funktioneller Beziehung zueinander, sodass Menschen denken, reflektiert oder unreflektiert handeln und fühlen können? Das verständlich zu machen, ist Aufgabe dieses Buches und die ersten dieser Fragen werden wir im folgenden Kapitel beantworten.

1.1 Gliederung des Nervensystems

Das Nervensystem wird auf verschiedene Weise unterteilt. In erster Linie unterscheiden wir das

- **zentrale Nervensystem** (= Zentralnervensystem) vom

- **peripheren Nervensystem.**

Das **Zentralnervensystem (ZNS)** umfasst **Gehirn** und **Rückenmark** (> Abb. 1.1). Beide sind strukturell und funktionell untrennbar miteinander verbunden. Geschützt durch die Knochen des Schädels und der Wirbelsäule und umhüllt von den Hirn- und Rückenmarkshäuten (**Meningen**), ist das ZNS in ein Flüssigkeitskissen gebettet, das als Hirn- oder Nervenwasser (**Liquor cerebrospinalis**) bezeichnet wird. Diese Flüssigkeit dient dem ZNS unter anderem als Polsterung in seiner harten knöchernen Hülle. Sie ist auch in einem speziellen Hohlraumssystem innerhalb des ZNS, den **Hirnventrikeln**, zu finden. Das ZNS besteht sowohl im Gehirn als auch im Rückenmark aus **grauer** und **weißer Substanz** (> Kap. 1.6), die es in Rinde, Mark und Kerne gliedern. Auch die äußere Gestalt des ZNS weist eine bestimmte Gliederung auf, die wir später eingehender betrachten werden.

Das **periphere Nervensystem (PNS)** ist einerseits Rezeptions- und andererseits Ausführungsorgan des ZNS. Es ist in den zahlreichen **Nerven** repräsentiert, die den Körper durchziehen und als **sensible** oder **motorische** Leitungsbahnen entweder Impulse von der Peripherie zum ZNS (sensibel) oder vom ZNS in die Peripherie (motorisch) tragen.

Eine weitere Unterteilung sowohl im zentralen als auch im peripheren Nervensystem ist diejenige in

- **somatisches Nervensystem** und
- **autonomes (= vegetatives) Nervensystem.**

Das **somatische** (seltener auch: **animalische**) **Nervensystem** dient motorisch der **willkürlichen** Ansteuerung der Skelettmuskeln und sensibel der **bewussten Wahrnehmung** der Körperperipherie. Das **autonome** (auch: **vegetative** oder **viszerale**)¹ **Nervensystem** setzt sich vor allem aus zwei Anteilen, dem **Sympathikus** und dem **Parasympathikus** zusammen (parallel hierzu existiert ein **enterisches Nervensystem**, > Kap. 12). Es dient der **unbewussten** und **unwillkürlichen** Steuerung der inneren Organe und damit lebenswichtiger

¹ viscera (lat.) = Eingeweide

Abb. 1.1 Zentrales und peripheres Nervensystem.

1 Gehirn, 2 Rückenmark (1+2 zusammen: zentrales Nervensystem; ZNS), 3 exemplarische Darstellung einzelner, vom ZNS ausgehender bzw. zum ZNS zuführender peripherer Nerven (zusammen: peripheres Nervensystem, PNS). [T873, L275]

Vorgänge wie Verdauung und Blutdruckregulation. Auch die Informationen, die über den sensiblen Teil des autonomen Nervensystems dem ZNS zugeleitet werden (Mitteilung von den Vorgängen in den Organen), gelangen meist nicht zum Bewusstsein.

1.2 Funktionsprinzip des Nervensystems

Periphere Sinnesreize werden über einen **Rezeptor**¹ wahrgenommen und über eine **sensible Nervenfasern** dem ZNS zugeleitet. Dort werden die ankommenden (= **afferenten**) Impulse verarbeitet. Das ZNS bildet dafür **Netzwerke** (auch: **Neuronenkreise** im Sinne der Hintereinanderschaltung von Nervenzellen) aus. Diese Neuronenkreise enden schließlich an einer **Nervenzelle**, deren ableitende **motorische (= efferente) Faser** wieder vom ZNS fortzieht, um in der Peripherie die Impulse des ZNS an ein Erfolgsorgan, meist eine Muskelzelle (oder z. B. auch eine Drüse), weiterzugeben.

¹ recipere (lat.) = aufnehmen

1.3 Zytologie des Nervensystems

Das Nervensystem ist aus **Nervengewebe** aufgebaut. Das Nervengewebe setzt sich aus **Nervenzellen** (Neuronen) und einem eigenen speziellen „Bindegewebe“, den **Gliazellen**², zusammen.

1.3.1 Das Neuron³

Die funktionelle Grundeinheit des Nervensystems ist die **Nervenzelle (Neuron, Ganglienzelle)**. Das menschliche Gehirn enthält ca. 80–90 Milliarden Neurone, im gesamten Nervensystem sind es noch ca. 2–3 % mehr. Wir betrachten im Folgenden den Aufbau eines Neurons, soweit es zum allgemeinen Verständnis der Funktionsweise des Nervensystems notwendig ist.

Grundsätzlich besteht ein Neuron zum einen aus einem **Zellkörper (Soma oder Perikaryon)**⁴, der den Zellkern enthält, und zum anderen aus einem oder mehreren **Fortsätzen**. Die Fortsätze werden wiederum in **Dendriten** (dienen dem Erregungsempfang, gleichsam wie „Antennen“) und **Axone** (= **Neuriten**, dienen der Erregungsweitergabe, gleichsam wie „Sender“) unterschieden (> Abb. 1.2). In der Regel besitzt ein Neuron nur ein Axon, kann aber als multipolare Nervenzelle sehr viele Dendriten haben. Diese sind meist reicher verzweigt⁵ als das Axon und tragen in ihrem Verlauf oft kleinste Auswüchse („Dornen“, sog. **Spines**), die Bedeutung beim Erregungsempfang haben. Die axonalen oder dendritischen Fortsätze können je nach Lokalisation des Neurons bis zu einem Meter lang und 1–25 µm dick sein.

Zellkörper (Perikaryon, Soma)

Das Perikaryon ist das Stoffwechselzentrum der Nervenzelle, in dem die meisten Stoffe synthetisiert und von hier aus in die Fortsätze transportiert werden. Entsprechend befindet sich im Perikaryon ein stark entwickeltes raues endoplasmatisches Retikulum (hohe Proteinsyntheserate!), das in den Nervenzellen auch als **Nissl-Schollen** bezeichnet wird. Im Bereich des Axonursprungs (**Axonhügel**, manchmal auch: **Ursprungskegel**, > Abb. 1.2, 4) ist es stark reduziert oder fehlt ganz (häufige Prüfungsfrage!). Stattdessen sind hier zahlreiche Bündel von **Neurotubuli** zu finden. Das sind elektronenmikroskopisch sichtbare, kanälchenartig aufgebaute fibrilläre Proteine, die Mikrotubuli entsprechen und Teil des Zytoskeletts sind. Sie setzen sich in das Axon hinein fort. Der Axonhügel ist eine Art Schaltzentrale des Neurons, in dem ankommende Impulse integriert werden (s. u.) und von dem aus ein Aktionspotenzial ausgelöst werden kann, das dann über das Axon weitergeleitet wird. In dem meist sehr großen Zellkern des Neurons findet man typischerweise einen deutlich erkennbaren Nucleolus (ebenfalls ein Hinweis auf hohe Stoffwechselaktivität). Sehr

² glia (gr.) = Kitt, Leim

³ neuron (gr.) = Nerv

⁴ perikaryon (gr.) = das den Kern Umgebende. Oft wird dieser Ausdruck auch nicht für den ganzen Zellkörper, sondern nur das um den Kern befindliche Zytoplasma verwendet.

⁵ dendron (gr.) = Baum

Abb. 1.2 Schematische Darstellung des Bauprinzips einer Nervenzelle (Neuron).

1 Perikaryon (Soma), 2 Zellkern mit Nucleolus, 3 raues endoplasmatisches Retikulum (Nissl-Schollen), das typischerweise im Bereich des 4 Axonursprungs (= Axonhügel) fehlt. 5 Dendrit, 6 Axon, 7 synaptische Endkolben (= synaptische Endknöpfchen), 8 synaptische Endkolben anderer Nervenzellen. [T873, L126]

wichtig ist, dass in *ausdifferenzierten* Neuronen keine Zentriolen zu finden sind. Das bedeutet, dass diese Zellen ihre Teilungsfähigkeit eingebüßt haben.

Zytoskelett

Die Zytoskelettproteine in Neuronen entsprechen strukturell grundsätzlich denen anderer Körperzellen, haben aber einige besondere Ausdifferenzierungen, die auch entsprechende Namen tragen. Wir unterscheiden dabei drei Gruppen von neuronalen Zytoskelettproteinen:

1. **Mikrotubuli**, die hier **Neurotubuli** genannt werden. Das sind die größten Zytoskelettproteine. Sie sind aus globulären Untereinheiten zusammengesetzt, die sich zu röhrenartigen, ca. 20 nm durchmessenden Strukturen zusammenlagern.
2. **Intermediärfilamente**, die hier **Neurofilamente** genannt werden. Sie machen den größten Anteil des neuronalen Zytoskeletts aus.
3. **Mikrofilamente** (die kleinsten Zytoskelettproteine, ca. 5 nm Durchmesser).

Diese drei Gruppen unterscheiden sich nicht nur in der Größe, sondern auch in der Funktion, wobei die Filamente insbesondere strukturgebende Funktion und die Tubuli insbesondere Transportfunktionen übernehmen (s. u.).

Nervenzellfortsätze und chemische Synapsen

Die axonalen und dendritischen Fortsätze unterscheiden sich nicht nur funktionell, sondern auch strukturell deutlich. Wie der Axonhügel, besitzt auch das Axon selbst (im Gegensatz zu Dendriten) kein raues endoplasmatisches Retikulum. Der sich dem Axonhügel anschließende Anfangsteil des Axons bis zum Beginn der Markscheide (s. u.) wird **Initialsegment** genannt. Anders als bei den Dendriten bleibt der Durchmesser eines Axons bis fast zum Ende hin gleich dick, während Dendriten nach peripher kontinuierlich dünner werden. Ebenso unterscheidet sich das Ende eines Axons vom Ende der Dendriten durch eine spezielle terminale Aufzweigung (**Telodendron**). Die Enden dieser Aufzweigungen wiederum weisen kleine, knötchenförmige Auftreibungen auf, die **synaptischen Endkolben** (auch: **synaptische Endknöpfchen** oder **Boutons**). Diese Endkolben bilden zusammen mit der Zellmembran der nachfolgenden Zelle und dem dazwischen liegenden Spalt die **Synapsen**¹ (> Abb. 1.3). An den Synapsen findet die Erregungsübertragung von einem Neuron zum nächsten statt. Dabei führt eine an den Endkolben ankommende Erregung zum Einstrom von Kalziumionen an der **präsynaptischen** (vor dem synaptischen Spalt liegenden) **Zellmembran**. Dies löst eine Verschmelzung von in den Endkolben befindlichen **synaptischen Vesikeln** mit der präsynaptischen Membran aus. Dadurch wird eine in den Vesikeln gespeicherte Substanz in den **synaptischen Spalt** ausgeschüttet. Das ist das Funktionsprinzip der **chemischen Synapse**. Die in den Spalt ausgeschüttete Substanz wird als **Transmitter** (Überträgerstoff) bezeichnet. Es gibt verschiedene Transmittersubstanzen, worauf wir in > Kap. 1.5 zurückkommen werden. Der Transmitter bindet an der nachfolgenden Nerven-, Muskel- oder Drüsenzelle (kurz: Erfolgswelle) an definierte Rezeptoren, verändert dadurch deren Membran (**postsynaptische Membran**) elektrisch und vermittelt auf diese Weise das Signal von Zelle zu Zelle weiter. Ein Transmitter kann je nach Beschaffenheit des Rezeptors nicht nur *erregend*, sondern auch *hemmend* auf die nachfolgende Zelle wirken (> Kap. 1.5). Entsprechend kann sogar die Synapsen-Morphologie unterschiedlich sein (**Gray-I-Synapsen**, morphologisch „asymmetrisch“ mit stärkerer postsynaptischer Membrandichte: *erregend*, **Gray-II-Synapsen**, morphologisch „symmetrisch“ mit gleich dicker prä- und postsynaptischer Membran: *hemmend*). Die Wirkung des Transmitters auf die Rezeptoren der Erfolgswelle wird sehr schnell dadurch beendet, dass er entweder wieder in die präsynaptische Zelle aufgenommen oder von Enzymen, die im synaptischen Spalt vorhanden sind, gespalten wird.

Alle Nervenzellen haben die Fähigkeit, elektrische Signale als **Aktionspotenziale** weiterzuleiten. Ein Neuron bekommt von zahlreichen anderen Nervenzellen **erregende** oder **hemmende** Informationen über die Synapsen vermittelt, die an seinen Dendriten (**axodendritische Synapsen**), am Perikaryon = Soma; (**axosomatische Synapsen**) und z. T. am Axon (**axoaxonale Synapsen**) dicht bei dicht sitzen. Manchmal sind es mehr als 20.000 pro Nervenzelle! Am häufigsten sind axodendritische und axosomatische Synapsen (> Abb. 1.2, 8). Die Nervenzelle summiert im Bereich des Axonhügels die Anzahl der ankommenden Erregungen (sog. **Rezeptorpotenziale**), zieht davon gewissermaßen die Summe der hemmenden Impulse ab und leitet

¹ synapsis (gr.) = Verknüpfung

Abb. 1.3 Synapse.

1 Synaptischer Endkolben, **2** präsynaptische Membran. Diese enthält kleine, ins Zellinnere ragende Verdichtungen, die **3** aktiven Zonen. An den aktiven Zonen wird der in **4** synaptischen Vesikeln gespeicherte Neurotransmitter in den 20–50 nm weiten **5** synaptischen Spalt ausgeschüttet. **6** Postsynaptische Membran, die an dieser Stelle durch zahlreiche Membranproteine (u. a. die Transmitterrezeptoren) verdichtet ist (sog. „postsynaptic density“). Neben den synaptischen Vesikeln gibt es im präsynaptischen Abschnitt auch noch größere, elektronenmikroskopisch dunklere **7** sekretorische Granula („dense core vesicles“), die lösliche Proteine enthalten. **8** Mitochondrien, **9** Neurotubuli, **10** Neuron als Ganzes (Übersicht). [T873, L106]

die daraus gegebenenfalls resultierende Erregung weiter (oder eben nicht, wenn die hemmenden Impulse überwiegen).

Axonaler Transport

Transmitter werden, wenn es kleine Moleküle wie Glutamat oder Acetylcholin sind, in den synaptischen Endknöpfchen gebildet. Wenn es größere Moleküle wie Peptide sind, werden diese Transmitter ebenso wie die Enzyme, die für die Bildung der klein-molekularen Transmitter nötig sind, im Perikaryon synthetisiert und dort am Golgi-Apparat in Vesikel verpackt. Von hier aus werden sie ebenso wie Nährstoffe u. a. entlang von Neurotubuli durch das Axon in einer Geschwindigkeit von 50–400 mm pro Tag (also unter Umständen über viele Tage) bis zur Synapse transportiert (**anterograde** Transport). Der biochemische „Motor“ dafür ist das tubulus-assoziierte Protein **Kinesin** (> Video). Der axonale Transport kann auch **retrograd** (zum Perikaryon hin) erfolgen mit Stoffen, die von der Nervenzelle an der Synapse aufgenommen worden sind. Biochemischer „Motor“ des retrograden Transports ist das tubulus-assoziierte Protein **Dynein**. Zu solchen retrograd transportierten Stoffen können nicht nur den normalen physiologischen Abläufen dienende Moleküle, sondern auch Krankheitserreger wie Tetanustoxin, Herpes- oder Tollwutviren gehören. Da der Transport sowohl in retro- als auch in anterograde Richtung sehr aufwändig und träge ist, wird ein an den Synapsen ausgeschütteter Transmitter im Sinne eines „Recycling“ von der präsynaptischen Membran der meisten Neurone wieder aufgenommen und erneut in Vesikel verpackt (**Re-uptake** des Transmitters), sodass der axonale Transport neuer Transmittermoleküle aus dem Perikaryon nur in geringerem Maße notwendig ist. Von dem oben geschilderten, sog. **schnellen axonalen Transport** wird ein **langsamer axonaler Transport** unterschieden (0,2–5 mm pro Tag), der mikrotubulusunabhängig ist und dem Transport von Enzymen und großen Zellgerüstproteinen dient.

Durch das Organisationsprinzip der chemischen Synapsen ist die Erregungsweitergabe eines Neurons an sein Erfolgsorgan in einer bestimmten Richtung festgelegt („Einbahnstraßenprinzip“). Die Erregungsausbreitung innerhalb einer

Zelle hingegen ist nicht an die Synapsen, sondern lediglich an die Zellmembran gebunden und kann deshalb im Neuron sowohl orthograd (anterograd) in Richtung Synapse als auch retrograd in Richtung Perikaryon oder gar über dieses hinaus in die Dendriten gerichtet sein. Das ist klinisch in der elektro-physiologischen Funktionsdiagnostik peripherer Nerven sehr wichtig.

VIDEO: Axonaler Transport

<https://www.youtube.com/watch?v=tMKIPDBRJ1E>

Plastizität von Synapsen

Auch wenn sich postnatal in gewissem Umfang noch Neurone bilden können, hat die Zahl an Neuronen bereits vor der Geburt das Maximum erreicht und nimmt danach nur noch ab. Bei der Zahl der Synapsen ist es umgekehrt. Im ZNS des Menschen gibt es etwa 10^{14} Synapsen, also mehr als die Gesamtheit aller Sterne in unserer Galaxie! Der Hauptteil davon bildet sich erst im Laufe der ersten Lebensjahre aus, und ihre Neubildungsfähigkeit bleibt für das ganze Leben erhalten. Jeder Lernvorgang ist mit der Neubildung oder einer funktionellen Veränderung von Synapsen verknüpft. Das heißt: In Abhängigkeit von den zu verarbeitenden Informationen „baut“ sich das ZNS zeitlebens um. Dennoch ist die Fähigkeit, neue synaptische Kontakte zu bilden, von Region zu Region im ZNS verschieden und auch nicht zu jeder Lebensphase gleich. Manche Hirnregionen verlieren ihre Plastizität und damit ihre „Lernfähigkeit“ nach bestimmten Entwicklungsperioden, sodass bestimmte Lernvorgänge nur noch langsamer oder gar nicht mehr stattfinden können (z. B. primäre Sehrinde im Großhirn, die das Verarbeiten visueller Impulse nur in den ersten Lebensjahren lernen kann). Die Verstärkung der synaptischen Kontakte kann sich durch vier verschiedene Mechanismen manifestieren: **1.)** Ausbildung neuer oder zusätzlicher synaptischer Verbindungen; **2.)** stärkere Expression von Transmitterrezeptoren in der postsynaptischen Membran (dadurch stärkerer Effekt bei gleicher Menge an Transmitter); **3.)** gesteigerte Transmitterausschüttung pro Aktionspotenzial; **4.)** Steigerung der Zahl an im synaptischen Endkolben befindlichen, transmittergefüllten Vesikeln.

Elektrische Synapsen

Die oben beschriebene chemische Synapse (Signalweitergabe mittels eines Transmitters) ist das beim Menschen mit Abstand am häufigste Funktionsprinzip. Daneben gibt es aber auch noch eine weitere Art interneuronaler Signalvermittlung, die **elektrische Synapse**. Diese kommt durch eine Verbindung zweier Nervenzellen über interzelluläre Ionenkanäle (Nexus, *Gap Junctions*) zustande, die einen Ionenaustausch zwischen beiden Zellen ermöglicht. So kann die elektrische Erregung von einem Neuron auf das andere übertragen werden, ohne einen Transmitter und damit eine chemische Synapse zu benötigen. Diese Art der Erregungsübertragung von Zelle zu Zelle ist z. B. im Herz- oder auch im glatten Muskelgewebe der Normalfall, während sie im Nervensystem zumindest als alleiniger Übertragungsmechanismus eher eine Ausnahme darstellt.

Motorische Endplatte

Die meisten Synapsen des peripheren Nervensystems werden in den Skelettmuskeln gebildet. Die Synapse an der Skelettmuskelfaser wird

motorische Endplatte oder auch **neuromuskuläre Junktion** genannt (> Abb. 1.4). Der Transmitter an der motorischen Endplatte ist **Acetylcholin**. Ein Axon kann mit seinen Aufzweigungen sehr viele Muskelfasern versorgen. Die Gesamtheit *eines* Axons und der von ihm erregten Muskelfasern bezeichnet man als **motorische Einheit**.

Mikroskopische Anatomie der motorischen Endplatte

Die synaptischen Endigungen senken sich in eine Grube an der Oberfläche der Muskelzelle ein. Diese Grube ist zur Vergrößerung der Kontaktfläche stark gefaltet (> Abb. 1.4, 7). Der synaptische Endkolben wird von einer Schwann-Zelle bedeckt, die aber an dieser Stelle keine Markscheide mehr bildet (> Abb. 1.4, 3). Eine Besonderheit der motorischen Endplatte gegenüber Synapsen im ZNS ist, dass der synaptische Spalt von einer Basallamina durchzogen ist (> Abb. 1.4, 12), die u. a. das transmitterspaltende Enzym Acetylcholinesterase gebunden hat.

Neuronentypen

Wir unterscheiden multipolare, bipolare, unipolare und pseudounipolare Neurone.

Abb. 1.4 Motorische Endplatte.

1 Axon des motorischen Neurons, 2 synaptischer Endkolben (Endknöpfchen), 3 Schwann-Zelle, 4 Markscheide, 5 Skelettmuskelzelle, 6 präsynaptische Membran, 7 postsynaptische Membran, die sich als subneurales Faltenfeld darstellt, mit 8 Acetylcholin-Rezeptoren (Ionenkanäle), 9 synaptische Vesikel, die 10 ihr Sekret in den 11 synaptischen Spalt ausschütten, 12 Basallamina (setzt sich in den synaptischen Spalt hinein fort), 13 Mitochondrien. [T873, L141]

- **Multipolare Neurone** (> Abb. 1.5, 1): Sie kommen mit Abstand am häufigsten vor und zeichnen sich durch *mehr als zwei* Fortsätze (ein Axon und mehrere Dendriten) aus, die vom Perikaryon ihren Ursprung nehmen.
- **Bipolare Neurone** (> Abb. 1.5, 2): Sie haben neben dem Axon nur *einen* Dendrit. Dieser gleicht allerdings elektronenmikroskopisch in seiner Feinstruktur eher einem Axon, besitzt jedoch als reizwahrnehmender Fortsatz natürlich keine synaptischen Endkolben.
- **Unipolare Neurone** (> Abb. 1.5, 4): Diese sehr seltenen Neurone haben nur ein Axon und *keine* Dendriten. Die Reizwahrnehmung findet bei diesen Zellen über Synapsen entweder am Perikaryon oder am Axon statt.
- **Pseudounipolare Neurone** (> Abb. 1.5, 3): Man findet sie praktisch nur in den sensiblen Ganglien der Spinalnerven und Hirnnerven. Sie haben scheinbar nur *einen* Fortsatz, der vom Perikaryon entspringt, sich dann aber in einen axonalen und einen dendritischen Fortsatz aufzweigt. Diese Zellen entstehen aus *ursprünglich* bipolaren Neuronen durch Verschmelzung der beiden Fortsätze. Den dendritischen Fortsatz pseudounipolarer Neurone bezeichnet man häufig auch als **peripheres** oder **dendritisches Axon**, weil er (als Dendrit eines ehemals bipolaren Neurons) nicht nur die Feinstruktur eines Axons besitzt, sondern auch – wie sonst nur axonale Fortsätze – von einer Markscheide umhüllt ist. Diesem dendritischen wird dann der axonale Fortsatz als **zentrales Axon** (bzw. **zentraler Neurit**) gegenübergestellt. Die Erregung, die von dem afferenten Fortsatz eines pseudounipolaren Neurons in Richtung Perikaryon geleitet wird, springt direkt an der Verzweigungsstelle vom dendritischen auf den axonalen Fortsatz über. Ohne über das Perikaryon zu verlaufen, gelangt die Erregung direkt über den zentralen axonalen Fortsatz zu den terminalen synaptischen Endkolben.

Abb. 1.5 Neuronentypen.

Axone mit synaptischen Endkolben sind im Bild nach unten gerichtet. 1 Multipolares Neuron, 2 bipolares Neuron, 3 pseudounipolares Neuron, 4 unipolares Neuron. Das jeweilige Axon (bzw. der axonale Fortsatz bei pseudounipolaren Neuronen) ist schwarz umrandet. [T873, L106]

Sehr selten sind sog. **anaxonische** Neurone, die gar keine axonalen Fortsätze besitzen (z. B. amakrine Zellen in der Netzhaut des Auges).

Zudem unterscheidet man unabhängig von der o.g. Einteilung nach Größe des Perikaryons und Länge des Axons: **Golgi-Typ-I-Neurone** (großes Perikaryon und langes Axon, z. B. die Pyramidenzellen der Großhirnrinde oder die Motoneurone des Rückenmarks) und **Golgi-Typ-II-Neurone** (kleines Perikaryon und kurzes Axon, z. B. Interneurone in einzelnen Kerngebieten des Zentralnervensystems).

Einteilung der Nervenfasern nach Kaliber und Leitungsgeschwindigkeit

Die Geschwindigkeit, mit der eine Nervenfaser elektrische Erregung weiterleitet, steigt proportional zu ihrem Kaliber. Entsprechend teilt man die Nervenfasern in drei Klassen ein: **A-** (am schnellsten), **B-** und **C-Fasern** (am langsamsten, in der Regel **marklose** Nervenfasern, s. u.). Bei den A-Fasern können wir weiterhin **A α -** (am schnellsten), **A β -**, **A γ -** und **A δ -** Fasern (am langsamsten) unterscheiden (> Tab. 1.1). Es existieren weitere Einteilungen dieser Art (z. B. I–IV für sensible Fasern), auf die hier jedoch nicht eingegangen werden kann.

KLINIK

Neuronale Regeneration

Nervenzellen können z. B. im Rahmen eines Traumas, eines Schlaganfalls, einer Entzündung oder einer neurodegenerativen Krankheit wie Morbus Parkinson oder Morbus Alzheimer zugrunde gehen. Ein solcher Verlust kann nur sehr eingeschränkt durch neue Neurone ersetzt werden. Allerdings gibt es auch im Gehirn eines Erwachsenen **neurale Stammzellen**, sodass die Entstehung neuer Neurone (**Neurogenese**) auch im höheren Alter noch in gewissem Umfang möglich ist. Diese Stammzellen finden sich beim Menschen überwiegend in der **Umgebung der Hirnventrikel**

Tab. 1.1 Einteilung von Nervenfasern nach Kaliber und Geschwindigkeit

Fasertyp	Funktion (Nervenfaser führt von ... zu)	Faserdurchmesser	Leitungsgeschwindigkeit	Marksheide
A α	von ZNS zu Muskulatur und umgekehrt	10–20 μ m	70–120 m/s	dick
A β	von Berührungsezeptoren der Haut zu ZNS	5–12 μ m	30–75 ms	mittel
A γ	von ZNS zu Muskelspindeln	4–8 μ m	20–40 m/s	mittel
A δ	von Schmerz- und Temperatursensoren der Haut zu ZNS	2–5 μ m	10–30 m/s	dünn
B	Motorische Fasern im autonomen Nervensystem	1–3 μ m	3–20 m/s	dünn
C	Fasern im autonomen Nervensystem und von Schmerzrezeptoren zu ZNS	0,5–1,5 μ m	0,5–2 m/s	keine

(sog. **subventrikuläre Zone**) und im **Hippocampus**, einem speziellen Teil der Großhirnrinde. Von dort aus können sie während der Reifung zu Neuronen in andere Hirnregionen auswandern. Man nimmt an, dass die Neuentstehung von Nervenzellen regelmäßig stattfindet und so eine (wenn auch nicht Haupt-)Rolle bei Lernprozessen spielt und auch zur Erholung nach Neuronenverlusten, z. B. im Rahmen der o.g. Erkrankungen, beiträgt.

Nervenfaserdegeneration und -regeneration

Wird der Fortsatz eines Neurons unmittelbar in der Nähe des Perikaryons geschädigt, geht die gesamte Nervenzelle zugrunde. Wird der Fortsatz aber etwas weiter distal durchtrennt, stirbt innerhalb weniger Tage nur der distale, abgetrennte Teil samt der umgebenden Markscheide (> Kap. 1.3.2) ab (**absteigende** oder **Waller-Degeneration**). Das Perikaryon des betroffenen Neurons schwillt an, die Lage des Kerns wird randständig, und die Nissl-Schollen zerfallen, doch stirbt die Zelle an sich meist nicht ab. Während beim Menschen **im ZNS** eine Regeneration der durchtrennten Nervenfasern kaum mehr möglich ist, können im **peripheren Nervensystem** die Markscheide und Endoneuralscheide (s. u.) neu gebildet werden. Diese Markscheide dient damit als mechanische und (durch Sekretion von Wachstumsfaktoren) chemische „Leitschiene“ für den mit etwa 1–2 mm pro Tag wieder auswachsenden Neuriten. Voraussetzung hierfür ist, dass der periphere Nerv nicht vollständig durchtrennt ist, d. h., dass seine bindegewebige Hülle (> Kap. 1.3.3) erhalten ist oder durch operative Maßnahmen wiederhergestellt wird.

1.3.2 Gliagewebe

Wir haben nun Aufbau und Funktionsprinzip von Nervenzellen betrachtet. Aber können sie ihre Aufgabe ohne Unterstützung anderer Zellen ausüben? Definitiv nein! Neben Neuronen findet man im Nervensystem auch **Gliazellen**. Sie sind für die neuronale Funktion unentbehrlich. Man unterscheidet zwischen den Gliazellen des zentralen und des peripheren Nervensystems. Während die peripheren Gliazellen vorwiegend *einen* Typus (mit mehreren Differenzierungsformen) bilden, gibt es im ZNS *mehrere* Arten von Gliazellen, die hinsichtlich Funktion und Morphologie vollkommen unterschiedlich sind. Auch stammen die **peripheren Gliazellen** embryonal von der **Neuralleiste** ab (> Kap. 1.7), während die **zentralen Gliazellen** (mit einer Ausnahme) wie die zentralen Neurone aus dem **Neuralrohr** entstehen. > Tab. 1.2 gibt eine Übersicht über die wichtigsten Gliazellarten.

Periphere Gliazellen

Bei den peripheren Gliazellen handelt es sich mit großer Mehrheit um die

- **Schwann-Zellen**,

die für die sog. **Ummarkung (Myelinisierung¹)** neuronaler Fortsätze außerhalb des ZNS verantwortlich sind.

Weitere Differenzierungsformen peripherer Gliazellen finden sich im **enterischen Nervensystem** (> Kap. 12.9), als **Mantelzellen** (Satellitenzellen) in den sensiblen Ganglien (> Kap. 1.3.4), als **olfaktorische Glia** in

¹ myelos (gr.) = Mark

Tab. 1.2 Die wichtigsten Gliazellen im Überblick

Zelltyp	Vorkommen*	Wichtigste Funktionen
Schwann-Zellen	PNS	Markscheidenbildung im PNS
Mantelzellen	PNS (sensible Ganglien)	Umhüllung der Perikaryen in sensiblen Ganglien
Astrozyten	ZNS	<ul style="list-style-type: none"> • Stützfunktion, Ernährung, Regeneration von Neuronen im ZNS • Abtransport von Metaboliten und toxischen Stoffen aus dem ZNS-Interstitium • Narbenbildung nach Gewebeschädigung im ZNS • Induktion der <i>Tight Junctions</i> der Blut-Hirn-Schranke, Modulation des kapillären Blutflusses • Modulation der interneuronalen Signalübertragung im ZNS
Oligodendrozyten	ZNS	Markscheidenbildung im ZNS
Mikro-(=Meso) gliazellen	ZNS	Abwehr- und Abräumvorgänge im ZNS
Ependymzellen	ZNS	Auskleidung der inneren Liquorräume (Ventrikel)

* PNS: peripheres Nervensystem, ZNS: zentrales Nervensystem

der Rienschleimhaut bzw. beim Riechnerv (> Kap. 13.3) und als **Lemnozyten** in den Rezeptororganen (z. B. in der Haut).

Markscheidenbildung

Die axonalen (bei pseudounipolaren Neuronen auch die dendritischen) Fortsätze einer Nervenzelle sind von einer mehrschichtigen Hülle aus Gliazellmembranen umhüllt, der sog. **Mark- oder Myelinscheide**. Sie dient als elektrische Isolierung und beschleunigt so die Fortleitung der neuronalen Impulse.

Das Prinzip der Markscheidenbildung (**Myelinisierung**) ist folgendes: Eine Schwann-Zelle legt sich dem peripheren Nervenfortsatz an, umhüllt ihn und wächst dann mehrere Male exzentrisch-kreisförmig um ihn herum. Dadurch entsteht eine am Ende im Querschnitt **lamellenartige Struktur** (Markscheide), die bei elektronenmikroskopischer Betrachtung sichtbar wird (> Abb. 1.6a). Eine periphere Nervenfasern wird dabei von mehreren Schwann-Zellen umhüllt. Diese liegen hintereinander entlang der Nervenfasern und lassen zwischen sich kleine Lücken, die **Ranvier-Schnürringe** (> Abb. 1.6b, 5). Der Bereich zwischen zwei Schnürringen wird **Internodium** genannt und kann bis 1,5 mm lang sein (> Abb. 1.6b, 6). Schnürringe und Internodium bilden eine funktionelle Einheit. Im Internodium kann durch die elektrische Myelinscheiden-Isolierung und das weitgehende Fehlen von spannungsabhängigen Natriumkanälen keine Erregung (Aktionspotenzial) der Zellmembran erfolgen. Dies ist lediglich an den Schnürringen möglich, wo sich auch fast alle spannungsabhängigen Natriumkanäle der Axonmembran konzentrieren, die ja die physiologische Grundlage der Aktionspotenziale bilden. Auf diese Weise springt das Aktionspotenzial sehr schnell von Schnürring zu Schnürring weiter, sodass bei der Erregungsleitung viel Zeit ein-

gespart wird (**saltatorische Erregungsleitung**¹). Dieses Prinzip ist umso effektiver, je dicker die Markscheide ist und je größer die Abstände zwischen den Ranvier-Schnürringen sind.

Je nach Dicke des Isolations-Mantels (Markscheide) unterscheidet man **stark ummarkte** (> Abb. 1.6a, oben), **schwach ummarkte** und sog. „**marklose**“ Nervenzellfortsätze. Letztere weisen im peripheren Nervensystem dennoch meist eine schwache Ummantelung auf (> Abb. 1.6a, unten). Diese entsteht, indem sich *eine* Schwann-Zelle mit ihrem Zytoplasma um *mehrere* Fortsätze herumlegt. Im Querschnitt *fehlt* daher die Lamellenstruktur. Dennoch ist damit eine gewisse elektrische Isolierung gegeben. Solche „marklosen“ Nervenfasern des peripheren Nervensystems kommen vor allem in autonomen (vegetativen) Nerven und Schmerzafferenzen vor. Im ZNS hingegen kommen auch wirklich marklose Neurone ohne jegliche Ummantelung vor. Grundsätzlich gilt: Je dicker das Axon, desto dicker ist auch seine Ummantelung. Nervenfasern mit einem Querschnitt von weniger als 1–2 µm sind meist marklos.

MERKE

Je dicker das Axon, desto dicker die Markscheide, desto schneller die Erregungsweiterleitung.

Zentrale Gliazellen

Wir können vor allem vier Typen von Gliazellen im ZNS unterscheiden:

- **Astrozyten**
- **Oligodendrozyten**
- **Mikro- oder Mesoglia**
- **Ependymzellen.**

Diese Gliazellen machen vom Volumen her insgesamt beinahe die Hälfte des gesamten ZNS aus und stellen ca. 90 % seiner Zellen!

KLINIK

Fast alle Hirntumoren gehen von den Gliazellen aus (sog. **Gliome**). Die meisten davon sind bösartig. Entsprechend der Gliazellart, aus der sie hervorgehen, bezeichnet man sie als **Astrozytome**, **Oligodendrogliome** oder **Ependymome**.

Astrozyten

Diese sternförmigen Zellen² erinnern in ihrer Morphologie auf den ersten Blick an Nervenzellen (> Abb. 1.7, 1). Ihr Zellkörper ist allerdings deutlich kleiner, und die zahlreichen Fortsätze verzweigen sich nicht so stark wie neuronale Fortsätze. Die Fortsätze benachbarter Astrozyten sind nicht wie Nervenzellen über chemische Synapsen, sondern stattdessen oft über *Gap Junctions* miteinander verbunden, was sie funktionell aneinander koppelt. Astrozyten mit zahlreichen,

¹ saltare (lat.) = tanzen, springen

² aster (gr.) = Stern

Abb. 1.6 Markscheide im peripheren Nervensystem.

a Markscheidenbildung (Myelinisierung) im Querschnitt.

Oben ist der Vorgang bei markhaltigen Nervenfasern, unten bei sog. „marklosen“ Nervenfasern (eine Schwann-Zelle legt sich hier um mehrere Nervenfasern herum) dargestellt.

1 Axone, **2** Schwann-Zelle, **3** Zellkern der Schwann-Zelle, **4** Mesaxon, **5** Markscheide, **6** äußeres Zytoplasma der Schwann-Zelle mit Kern und Organellen (Neurolemm), **7** Hauptlinie (kräftig, entsteht durch Aneinanderlagerung der inneren Oberflächen der Schwann-Zell-Membranen), **8** Intermediärlinie (blasser, entsteht durch Aneinanderlagerung der äußeren Oberflächen der Schwann-Zell-Membranen). [S010-2-16]

b Markscheide im Längsschnitt.

1 Axon, **2** Zellkern der Schwann-Zelle, **3** Markscheide, **4** äußeres Zytoplasma der Schwann-Zelle mit Kern und Organellen (Neurolemm), **5** Ranvier-Schnürring, **6** Internodium (Myelinscheide zwischen zwei Schnürringen), **7** Schmidt-Lantermann-Einkerbungen (dienen der Erleichterung des Substanztransports zu den inneren Schichten der Myelinscheide). [T873, L141]

schlanken und wenig verzweigten Fortsätzen (**fibrilläre Astrozyten**) werden von solchen mit reicher verzweigten und dickeren Fortsätzen (**protoplasmatische Astrozyten**) unterschieden. Fibrilläre Astrozyten kommen vor allem in der weißen Substanz und protoplasmatische Astrozyten eher in der grauen Substanz des ZNS vor, wo sich die Perikaryen der Nervenzellen befinden (s. u.).

Die **Funktionen** der Astrozyten sind sehr vielfältig. Sie haben eine strukturgebende **Stützfunktion** im ZNS, ähnlich dem Bindegewebe im übrigen Körper. Bei Gewebeschäden reagieren die Astrozyten mit Proliferation (**Astrogliose**) und „ersetzen“ so oft untergegangenes Nervengewebe (sog. **Gliararben**). Auch bilden sie zur Gehirn- bzw.

Rückenmarksoberfläche hin die **Membrana limitans gliae superficialis**, die aus einer dichten Schicht von astrozytären Fortsätzen und einer diese oberflächlich begrenzenden Basalmembran besteht. Weiterhin ziehen die Astrozyten mit zahlreichen Fortsätzen zu den Blutgefäßen (> Abb. 1.7, 1a). Dort sind sie am Austausch von Nährstoffen und Stoffwechselprodukten zwischen Neuronen und dem Gehirn-Interstitium einerseits und dem Blut andererseits beteiligt (Neurone selbst kommen mit der Blutbahn mit wenigen Ausnahmen nicht in Berührung!). Sie können dabei auch je nach neuronaler Aktivität bedarfsabhängig örtlich scharf begrenzt den Blutfluss im Gehirn regulieren (**neurovaskuläre Kopplung**). Zudem

Abb. 1.7 Gliazellen des Zentralnervensystems.

1 Astrozyt (hier: protoplasmatischer Astrozyt; umgreift mit seinen Fortsätzen eine **1a** Hirnkapillare), **2** Oligodendrozyt (bildet mit seinen Fortsätzen Markscheiden um **2a** Axone), **3** Mikroglia (spezielle Form von Makrophagen), **4** Ependymzellen. [T873, L126]

wirken sie mit ihren perivaskulären Fortsätzen entscheidend an der Ausbildung der **Blut-Hirn-Schranke** mit (> Kap. 11.1.2), die das Gehirn vor möglicherweise schädlichen, im Blut zirkulierenden Stoffen schützt.

Weitere wichtige Aufgaben von Astrozyten sind:

- Beteiligung an der Differenzierung von Neuronen aus embryonalen und adulten neuronalen Stammzellen
- Beteiligung an der Wiederaufnahme von in ihrer Umgebung ausgeschütteten Transmittern, die sie auch wieder freisetzen können (somit Einfluss auf Signalvermittlung zwischen Neuronen; ein Astrozyt kann dabei mit zehntausenden Synapsen Kontakte ausbilden!)
- Aktive Veränderung des interzellulären Ionenmilieus (dadurch Modulation der Erregbarkeit der umliegenden Nervenzellen)
- Abtransport von Metaboliten und potenziell neuronal schädlichen Substanzen aus dem Gehirn, die durch die reguläre Blutversorgung nicht, wie z. B. CO₂, einfach über das kapilläre System eliminiert werden können
- Synthese antioxidativer Substanzen (Schutz umliegenden Nervengewebes vor schädlichen Agenzien)
- Blockade oder Ermöglichung der Synapsenbildung zwischen Neuronen, z. B. wenn Astrozyten ihre Fortsätze aktiv zurückziehen und über Wachstumsfaktoren aktiv das Axonwachstum fördern. Damit beeinflussen sie wahrscheinlich auch Lernprozesse.

Astrozyten nehmen also eine hochkomplexe Stellung in der physiologischen Aktivität der Nervenzellen ein und sind an der Informationsverarbeitung im ZNS entscheidend beteiligt.

Spezielle Differenzierungsformen von Astrozyten

Jenseits der Unterscheidung von protoplasmatischen und fibrillären Astrozyten gibt es in einzelnen Abschnitten des ZNS bestimmte Differenzierungsformen von Astrozyten, die entsprechend bezeichnet werden. Beispiele sind: **Bergmann-Glia** im Kleinhirn, **Müller-Zellen** in der Netzhaut des Auges (Retina) oder **Pituizyten** im Hypophysenhinterlappen..

Oligodendrozyten

Wie der Name andeutet, haben diese Zellen wenige Fortsätze, die nur kurz und kaum verzweigt sind¹. Die Oligodendrozyten sind die zentralnervösen Äquivalente der Schwann-Zellen des peripheren Nervensystems, d. h., sie sind die

- Markscheidenbildner des ZNS.

Allerdings erfolgt die Markscheidenbildung hier anders als beim peripheren Nervensystem (> Kap. 1.3.2, periphere Gliazellen). Die Oligodendrozyten umhüllen die neuronalen Fortsätze nicht wie die Schwann-Zellen mit ihrem Zelleib, sondern lediglich mit ihren Fortsätzen. Da ein Oligodendrozyt mehrere Fortsätze hat, kann er auch

¹ oligos (gr.) = wenig, dendron (gr.) = Baum (hier im Sinne von „verzweigt“)

mehrere Axone oder Dendriten gleichzeitig umhüllen (➤ Abb. 1.7, 2). Dabei werden meistens, aber nicht immer Ranvier-Schnürringe gebildet. Die bei Schwann-Zell-Ummarkungen im PNS zu findenden Schmidt-Lantermann-Einkerbungen gibt es im ZNS nicht. Die Markscheiden um die Axone der Neurone des ZNS macht auch die weißlich-gelbe Färbung der sog. „weißen Substanz“ im ZNS aus (s. u.).

KLINIK

Die Tatsache, dass Oligodendrozyten als Markscheidenbildner im ZNS für die Funktion der dortigen Neurone unerlässlich sind, ist auch klinisch sehr wichtig. Die **Multiple Sklerose** ist eine Autoimmunkrankheit, bei der die Immunreaktion gegen Oligodendrozyten gerichtet ist, sodass im ZNS (und nur dort, weil es woanders keine Oligodendrozyten gibt) die Markscheiden zerstört werden. Die begleitende Entzündungsreaktion führt zum Funktionsverlust der betroffenen Nervenzellfortsätze. So entstehen Lähmungen, Sensibilitätsverluste, etc.

Mikro- oder Mesoglia (Hortega-Zellen)

Diese Zellen werden als Mikroglia den Astro- und Oligodendrozyten („Makroglia“) gegenübergestellt und weisen neben der Größe weitere Besonderheiten auf. Sie haben die ausgeprägtesten Formvariationen aller Zellen im ZNS. Meist tragen sie Fortsätze (➤ Abb. 1.7, 3) und haben einen kleinen (Name!) Zellkörper. Im Gegensatz zu den anderen Zellen des ZNS sind sie nicht ortsständig, sondern können sich zwischen dem dichten Fasergeflecht, das sie umgibt, bewegen und damit Form und Position ständig ändern. Mikroglia sind **keine Abkömmlinge des Neuralrohrs**, sondern ins ZNS eingewanderte **Makrophagen**, leiten sich also von Monozyten ab, die im Knochenmark entstehen und damit **mesodermalen Ursprungs** sind. Entsprechend ist auch ihre Funktion: Sie dienen als **Abräum- und Abwehrzellen**, indem sie Reste untergegangenen Gewebes ebenso wie Antigen-Antikörper-Komplexe phagozytieren. Sie helfen bei der Geweberegeneration, spielen bei immunologischen Abwehrvorgängen im Gehirn eine Schlüsselrolle und können auch ins ZNS eingedrungene Mikroorganismen direkt zerstören. Man könnte die Mikroglia somit gleichsam als eine Kombination von „Müllabfuhr und Polizei“ im ZNS bezeichnen.

KLINIK

So segensreich die Mikrogliazellen bei Abwehr- und Abräumvorgängen im Gehirn sind, können sich ihre zerstörenden Eigenschaften auch schädlich bei Krankheiten auswirken. Man nimmt an, dass sie eine wichtige Rolle bei der Zerstörung von Hirngewebe im Rahmen der HIV-Infektion (**HIV-Demenz**), der **Multiplen Sklerose** und auch der **Alzheimer-Krankheit** spielen.

Ependymzellen

Das Aussehen dieser Gliazellen erinnert an iso- bis hochprismatische Epithelzellen (➤ Abb. 1.7, 4). Sie kleiden die inneren Liquorräume (Ventrikel) mit einer Zellschicht aus¹, die den Liquor vom Nervengewebe trennt. An ihrer Oberfläche tragen sie zum einen Kinozilien (30–60/Zelle) und zum anderen zahlreiche Mikrovilli,

was auf eine starke Sekretions- oder Resorptionstätigkeit hinweist (➤ Kap. 10.1.4). Benachbarte Ependymzellen stehen untereinander nur locker über Nexus (*Gap Junctions*) und Zonulae adhaerentes in Verbindung. Damit wird zwar die Ependymschicht in sich mechanisch stabilisiert, der interzelluläre Raum bleibt aber chemisch relativ gut durchlässig zwischen dem Extrazellulärraum des darunter gelegenen Nervengewebes und dem darüber liegenden Liquor, so dass sich die chemischen Zusammensetzungen beider Kompartimente (Liquor und Extrazellulärraum im Nervengewebe) über Diffusion gegenseitig beeinflussen (➤ Kap. 10). Das hat auch klinische Bedeutung, weil so krankhafte Prozesse im Hirngewebe wie etwa Entzündungen im Liquor nachweisbar sein können (zur diagnostischen Gewinnung von Liquor ➤ Kap. 3.2 und ➤ Abb. 3.3).

Spezielle Formen der Ependymzellen, die **Tanyzyten**, bilden nach basal lange (bis zu 500 µm) Fortsätze aus, die bis zum perivaskulären Raum von Kapillaren reichen. Nach apikal haben sie mit den benachbarten Ependymzellen dichte interzelluläre Verbindungen (Zonulae occludentes). So tragen diese Zellen zur **Blut-Liquor-Schranke** bei, die verhindert, dass toxische Stoffe aus dem Blut in den Liquor gelangen können.

Eine weitere spezielle Differenzierungsform vom Ependymzellen sind die oberflächlichen Zellen des **Plexus choroideus**, der Liquorflüssigkeit bildet ➤ Kap. 10.1.2.

NG2-Zellen

Eine weitere Gliazellpopulation ähnelt morphologisch Astrozyten, ist aber inzwischen als eigenständige Gliazellart im ZNS erkannt (nicht dargestellt in ➤ Abb. 1.7). Diese sog. **NG2-Zellen** haben neben der Differenzierung in Astro- und Oligodendrozyten auch eigenständige Funktionen. Sie können (insbesondere in der häufigsten Erscheinungsform als **Synantozysten**) das Aussprossen von Axonverzweigungen von Neuronen gezielt unterbinden und empfangen als Gliazellen über Synapsen Signale von Neuronen. Zudem sind sie an Reparatur- bzw. Regenerationsvorgängen im ZNS beteiligt, z. B. auch nach entzündlichen Schüben einer Multiplen Sklerose (s. o.).

1.4 Afferent und efferent, sensibel und motorisch

Diese Begriffe beziehen sich auf die Charakterisierung von bestimmten Nervenfasern und werden uns in den nachfolgenden Kapiteln sehr oft begegnen. **Afferent** bedeutet ankommend oder zuführend, **efferent** bedeutet ableitend oder wegführend. Die Begriffe **afferent** und **sensibel** bzw. **efferent** und **motorisch** werden häufig synonym verwendet, was jedoch nicht immer korrekt ist. In Bezug auf die unmittelbaren Zu- und Abgänge des ZNS ist diese Gleichsetzung berechtigt: Jede Afferenz (ankommende Nervenfasern) **zum ZNS** ist definitionsgemäß **sensibel**, und jede Efferenz (wegführende Nervenfasern) **vom ZNS** ist definitionsgemäß **motorisch** (wobei motorisch nicht zwangsläufig etwas mit Bewegung zu tun haben muss). In Bezug auf die Verhältnisse innerhalb des ZNS ist die Gleichsetzung allerdings falsch und irreführend. Betrachten wir z. B. die Nervenfasern, die von der Großhirnrinde ins Rückenmark ziehen: Sie sind für das Großhirn eine **Efferenz**, für das Rückenmark jedoch eine **Afferenz** und haben dabei mit dem Begriff

¹ ependyma (gr.) = Oberkleid

sensibel überhaupt nichts zu tun, im Gegenteil, sie stehen in diesem Fall im Dienst der Motorik. Der Begriff „afferent“ oder „efferent“ ist also primär eine Frage des Betrachtungsstandpunkts, da eine Nervenfasern innerhalb des ZNS immer gleichzeitig efferent *und* afferent ist. Ob sie dabei sensiblen oder motorischen Funktionen oder keines von beidem zugeordnet wird, muss getrennt davon betrachtet werden.

In diesem Zusammenhang soll auch der Begriff **Projektion** erklärt werden. Wenn ein Neuron eine efferente Nervenfasern z. B. vom Rückenmark (Medulla spinalis) zum Kleinhirn (Cerebellum) schickt, dann *projiziert* dieses Neuron ins Kleinhirn. Man spricht in diesem Fall von einer spinozerebellären Projektion. Die Neurone, die auf diese Weise mit ihren langen Fortsätzen Information auf weiter entfernte Gebiete übertragen, werden entsprechend **Projektionsneurone** genannt. Ihnen stehen die sog. **Interneurone (Zwischenneurone)** gegenüber, die mit ihren Fortsätzen auf ein eng umschriebenes Gebiet begrenzt bleiben.

MERKE

Afferent = zuführend; im Fall einer afferenten Faser von der Peripherie zum ZNS gleichbedeutend mit **sensibel**.

Efferent = wegführend, ableitend; im Fall einer efferenten Faser vom ZNS in die Peripherie gleichbedeutend mit **motorisch**.

1.5 Transmittersysteme

Transmitter sind, wie wir gesehen haben, die entscheidenden Elemente zur Signalübertragung von einem Neuron auf ein anderes. Ein **Transmittersystem** ist eine Gruppe von Neuronen, die den gleichen Transmitter oder eine gleiche Gruppe von chemisch ähnlichen Transmittern einsetzen. Es gibt eine große Zahl verschiedener Transmittersubstanzen. Einige davon, die besonders wichtig und klinisch relevant sind, werden hier kurz besprochen.

Im peripheren Nervensystem spielen insbesondere die Transmitter **Acetylcholin** (lokalisiert in der motorischen Endplatte und in Neuronen des autonomen Nervensystems) sowie **Noradrenalin** (im zweiten sympathischen Neuron) eine Rolle. Andere Transmitter kommen ebenfalls vor, stehen aber funktionell weniger im Vordergrund. Im ZNS kommen neben den eben erwähnten Substanzen die Aminosäuren **Glutamat**, **γ -Aminobuttersäure (GABA)** und **Glycin**, verschiedene **biogene Amine (= Monoamine)** und diverse (**Neuro-)** **Peptide** als Transmitter in den einzelnen Neuronenpopulationen vor. Man spricht dann von GABAergen, cholinergen, glutamatergen, dopaminergen etc. Neuronen. Sowohl im zentralen als auch im peripheren Nervensystem kann ein einzelnes Neuron jedoch auch mehr als nur einen Transmitter verwenden.

Ein zweiter Transmitter in einem Neuron wird als **Kotransmitter** bezeichnet, der isoliert oder gemeinsam mit dem ersten Transmitter des Neurons ausgeschüttet werden kann. Als Kotransmitter sind Neuropeptide (z. B. **Substanz P**, **Enkephalin** und viele andere) besonders häufig.

Eine spezielle Kotransmitterform ist **Stickstoffmonoxid (= NO)**, besonders im enterischen Nervensystem > Kap. 12, aber auch an vielen Stellen im ZNS. Dieser gasförmige Neurotransmitter ist nicht wie andere Neurotransmitter in Membranvesikel verpackt. Er diffundiert auf bestimmte Stimuli hin durch die terminale Membran des Neurons über den synaptischen Spalt hinweg in die Erfolgszelle, um dort z. B. deren Erregbarkeit durch einen anderen Neurotransmitter zu modulieren.

Wichtig ist, dass

- **exzitatorische** (erregende) Transmitterwirkungen und

- **inhibitorische** (hemmende) Transmitterwirkungen unterschieden werden. **Exzitatorisch** wirkende Transmitter *stimulieren* die elektrische Erregung der nachfolgenden Zelle, **inhibitorisch** wirkende *unterdrücken* sie. Ob eine Substanz hemmend oder erregend wirkt, hängt dabei grundsätzlich vom **Rezeptor** an der Erfolgszelle ab und nicht direkt von der Substanz selbst. Ein Transmitter kann gleichermaßen hemmend und erregend wirken, je nachdem, auf welchen Rezeptor er trifft.

Vergleichen wir einen Transmitter mit einer Nachricht wie „Der FC St. Pauli hat das Fußballspiel gegen den FC Bayern München gewonnen“. Diese Nachricht wird beim Empfänger (Rezeptor) Freude auslösen, wenn er der Konfiguration nach St.-Pauli-Fan ist, oder Trauer, wenn er Bayern-München-Fan ist. Die Antwort, die ausgelöst wird und die er weiterleitet („Das ist ein gutes/schlechtes Sportergebnis“), wird also primär durch die Art des Rezeptors bestimmt. Wenn der Rezeptor auf der Zielzelle nicht vorhanden ist („Mir ist Fußball oder diese beiden Fußballvereine egal“), erfolgt gar keine Reaktion.

Ein Beispiel aus der Neuroanatomie ist das Noradrenalin im sympathischen Nervensystem. Je nachdem, ob es auf einen **β -Rezeptor** oder auf einen **α -Rezeptor** an den glatten Gefäßmuskelzellen trifft, wirkt es auf diese dilatierend oder kontrahierend. Entsprechend verhält es sich auch mit vielen Transmittern des ZNS. Dennoch gibt es Substanzen, die aufgrund der vorhandenen spezifischen Rezeptoren in der Regel exzitatorisch oder in der Regel inhibitorisch wirken. Die wichtigsten (weil häufigsten) exzitatorischen Transmitter sind Glutamat und Acetylcholin. Die häufigsten inhibitorischen Transmitter sind GABA und Glycin.

MERKE

Exzitatorisch wirkende Transmitter (z. B. Glutamat, Acetylcholin) stimulieren die elektrische Erregung, inhibitorisch wirkende Transmitter (z. B. GABA, Glycin) unterdrücken sie.

Die erregende oder hemmende Wirkung der Transmitter hängt also vom postsynaptischen Rezeptor ab. Diese Rezeptoren sind häufig **Ionenkanäle**.

- **Erregend** wirkende Transmitter im ZNS und an der motorischen Endplatte binden an **Natriumkanäle**. Sie bewirken so einen Natriumeinstrom in die Zelle und damit eine **Depolarisation** der Membran, wodurch ein Aktionspotenzial entsteht oder begünstigt wird.
- **Hemmend** wirkende Transmitter hingegen binden in der postsynaptischen Membran an **Chloridkanäle** und bewirken so einen Chlorideinstrom in die Zelle. Die dadurch entstehende **Hyperpolarisation** der Membran erschwert oder verhindert somit die Auslösung eines Aktionspotenzials durch einen erregend wirkenden Transmitter.

Neben dieser **schnellen**, direkt Ionenkanal-vermittelten Signalübertragung gibt es im autonomen Nervensystem, aber auch im ZNS im Bereich peptiderger oder monoaminerger Synapsen sog. **langsame Signalübertragungen**. Diese wirken über **G-Proteine** oder über **Second-messenger-Mechanismen** (z. B. cAMP oder cGMP-Anstieg) hyperpolarisierend oder depolarisierend. Insbesondere im ZNS wirken sie oft eher **modulierend** auf die Erregbarkeit der postsynaptischen Zelle als direkt aktionspotenzialauslösend oder -verhindernd. Im peripheren autonomen Nervensystem hingegen ist dies die häufigste Art der Signalübertragung auf das Erfolgsorgan. Grundsätzlich halten durch langsame Signalübertragung bedingte Transmitterwirkungen länger an als direkt Ionenkanal-vermittelte.

> Tab. 1.3 gibt einen Überblick über die wichtigsten Neurotransmitter (im Anhang des Buches findet sich zudem eine detailliertere Übersicht). Wer sich neu in die Neuroanatomie eindenkt, kann und muss diese Tabelle noch nicht im Detail verstehen. Sie soll hier vor allem einen Eindruck der vorhandenen Transmittervielfalt geben. Nach dem Studium der Rückenmarks- und Gehirnkapitel dieses Buches kann man auf > Tab. 1.3 oder auf die Tabelle der Transmittersysteme, > Anhang, zurückgreifen, um sich z. B. zur Prüfungsvorbereitung einen zusammenfassenden Überblick über die dort besprochenen Transmitter zu verschaffen.

KLINIK

Bei vielen Krankheiten können einzelne Transmittersysteme gezielt mit Medikamenten beeinflusst werden. Hier sind einige Beispiele: So greifen z. B. **Benzodiazepine** (z. B. **Diazepam** u. a.) an GABAergen Synapsen an und wirken über diese allgemein dämpfend auf das ZNS (Verwendung als

Tab. 1.3 Die wichtigsten Neurotransmitter

Substanzklasse	Transmitter
Acetylcholin	Acetylcholin
Monoamine	Dopamin Serotonin Noradrenalin Adrenalin Histamin
Aminosäuren (exzitatorisch)	Glutamat Aspartat
Aminosäuren (inhibitorisch)	γ -Aminobuttersäure (GABA) Glycin
Neuropeptide	Substanz P Endorphine Enkephaline Dynorphin Neurotensin Somatostatin Oxytocin Vasopressin Vasoaktives Intestinales Polypeptid (VIP) Neuropeptid Y Cholecystokinin
Purine	Adenosin
gasförmige Transmitter	Stickstoffmonoxid (NO)

Beruhigungsmittel, Schlafmittel oder Antiepileptikum). Andere Beispiele sind das beim Parkinson-Syndrom (> Kap. 6.3.2) verwendete **L-Dopa**, das nach Durchwanderung der Blut-Hirn-Schranke zu Dopamin wird und so im ZNS an dopaminergen Synapsen **signalverstärkend** wirkt. Bestimmte Medikamente gegen Schizophrenie hingegen **blockieren** die Signalübertragung an dopaminergen Synapsen (sog. **Neuroleptika**). Wirkstoffe, die spezifisch die acetylcholinergen Synapsen an der motorischen Endplatte blockieren, wie Abkömmlinge des indianischen Pfeilgifts **Curare**, werden in der Intensivmedizin und Anästhesie zur Muskelrelaxation im Rahmen der Intubation und Narkose verwendet.

1.6 Verteilung von Nervenzellen und Nervenfasern im peripheren und zentralen Nervensystem

Im **peripheren Nervensystem** finden sich überwiegend Nervenzellfortsätze. Perikaryen findet man hier nur als Ansammlung in den **Ganglien** (sensible Ganglien als Teil sensibler Nerven und motorische Ganglien als Teil des motorischen autonomen Nervensystems).

Auch im **ZNS** sind die Perikaryen und die Fortsätze der Nervenzellen nicht diffus verteilt, sondern geordnet in unterscheidbaren Bereichen. Das ZNS ist so in graue und weiße Substanz gegliedert. **Graue Substanz (Substantia grisea)** findet man dort, wo sich die Perikaryen der zentralnervösen Neurone ansammeln. Die Masse ihrer Fortsätze bildet zusammen mit Gliagewebe die **weiße Substanz (Substantia alba)**, in der **keine** Perikaryen zu finden sind. Der die Perikaryen in der grauen Substanz unmittelbar umgebende Filz aus Nervenfasern und Gliazellen wird als **Neuropil** bezeichnet.

Die graue Substanz im ZNS gruppiert sich so, dass sie nach außen hin von weißer Substanz umgeben ist, sodass sie sog.

- **Nervenkerne (Nuclei)**

bildet. Im Rückenmark konfluieren diese Kerne makroskopisch zu einem einzigen großen Komplex grauer Substanz, der von weißer Substanz umgeben ist. Im Gehirn konfluieren diese Kerne nur ausnahmsweise miteinander, sodass ein Kern gegen den anderen meist gut abgrenzbar bleibt.

Im Groß- und Kleinhirn kommt zusätzlich zu diesen Kernen die graue Substanz in Form der sog.

- **Rinde (Cortex)**

vor. Sie umhüllt als **Großhirnrinde** bzw. **Kleinhirnrinde** die weißen Substanzen der entsprechenden Hirnteile von außen vollständig.

MERKE

Die graue Substanz besteht aus einer Ansammlung von Perikaryen der Nervenzellen, wohingegen in der weißen Substanz nur Fortsätze der Nervenzellen liegen. Gliazellen findet man vollständig sowohl in grauer als auch weißer Substanz.

1.7 Entwicklungsgeschichte des Nervensystems

1.7.1 Embryogenese des Nervensystems

Wie auch alle anderen Organe des Körpers sieht das Nervensystem während der Embryonalzeit ganz anders aus als zum Zeitpunkt der Geburt, zu dem es der Situation beim Erwachsenen schon fast gleicht. Die Entwicklung des Nervensystems während der Embryonalzeit vollzieht sich in den folgende drei Schlüsselschritten:

- (Neural-)Induktion
- Neurulation
- Bläschenformation.

(Neural-)Induktion

Nachdem sich beim Embryo die drei übereinanderliegenden Keimblätter Endoderm, Mesoderm und Ektoderm entwickelt haben, entsteht durch Anreiz (**Induktion**, auch **Neuralinduktion**) des darunter liegenden Mesoderms und der Chorda dorsalis (primitive Längsachse des Embryos) im Ektoderm etwa am 17. Embryonaltag das **Neuroektoderm**. Dieses bildet eine spezialisierte Region, die **Neuralplatte**, aus welcher der größte Teil des Nervensystems entsteht (> Abb. 1.8, 7).

Abb. 1.8 Neurulation (Abschnürung von Neuralrinne und Neuralrohr aus dem Ektoderm).

Querschnitt durch einen Embryo in drei verschiedenen Entwicklungsstadien (von oben nach unten: 18.–20. Embryonaltag).

1 Ektoderm, **2** Chorda dorsalis, **3** Neuralrinne, aus der sich das **4** Neuralrohr abschnürt. Die **5** Neuralrinne entsteht an der **6** Übergangszone von **7** Neuralrinne zu Restektoderm. (Für eine zeitgeraffte Echtdarstellung der Neurulation und der sich daran anschließenden Bläschenformation > Video) [T873, L126]

VIDEO: Neurulation und Bläschenformation

<https://www.youtube.com/watch?v=h5QC3a99NGE>

Neurulation

Am 18. Embryonaltag vertieft sich die Neuralrinne zur **Neuralrinne**, senkt sich nach unten in Richtung Mesoderm und schnürt sich schließlich als **Neuralrohr** ab (> Abb. 1.8, 4, Neurulation im engeren Sinne). Am Rand der Neuralrinne spaltet sich weiterhin die **Neuralrinne** ab (> Abb. 1.8, 5), die vor allem das Zellmaterial des peripheren Nervensystems liefert (> Kap. 1.7.2). Aus dem vorderen, im Kopfabschnitt gelegenen Ende des Neuralrohrs bildet sich das Gehirn, während aus dem hinteren, im Rumpfabschnitt gelegenen Teil das Rückenmark entsteht. Aus dem Hohlraum des Rohrs entwickelt sich später das Ventrikelsystem.

An den beiden Enden ist das Neuralrohr zunächst noch offen. Am 25. Embryonaltag schließt sich das vordere (Kopf-)Ende (**Neuroporus rostralis**, auch: Neuroporus anterior), zwei Tage später das hintere Ende (**Neuroporus caudalis**, auch: Neuroporus posterior).

KLINIK

Fehlentwicklungen im Stadium der Neurulation führen zu sog. **dysrhapthischen Defekten**¹. Bleibt der Schluss des **Neuroporus rostralis** aus, entsteht eine postnatal nicht mit dem Leben vereinbaren Fehlbildung, die **Anencephalie**². Dies ist ein weitgehendes oder vollständiges Fehlen des Groß- und Zwischenhirns sowie des Schädeldachs.

Bleibt der Schluss des **Neuroporus caudalis** aus, kommt es zu einer **Spina bifida**³. Dabei sind die Wirbelbögen nicht vollständig geschlossen, was je von äußerlich nicht erkennbar (**Spina bifida occulta**⁴), bis hin zu einem Herausquellen des Rückenmarks samt den Rückenmarkshäuten (Meningen) aus dem fehlgebildeten Wirbelkanal (**Meningomyelozele**) reichen kann. Diese Fehlbildung geht je nach Schweregrad oft mit Ausfallserscheinungen wie Lähmungen einher.

Bläschenformation

Nach dem Schluss des Neuralrohrs bilden sich im vorderen Abschnitt des Neuralrohrs die sog. **Hirnbläschen** (> Abb. 1.10). Zunächst entstehen ein vorderes **Prosencephalon**- (Vorderhirn-) **bläschen**, ein mittleres **Mesencephalon**- (Mittelhirn-) **bläschen** und ein hinteres **Rhombencephalon**- (Rautenhirn-) **bläschen**. Dies sind die drei sog. **Primärbläschen**. Am 32. Embryonaltag teilt sich das Rhombencephalonbläschen weiter in ein **Myelencephalon**- (zukünftige Medulla oblongata) und ein **Metencephalonbläschen**. Aus Letzterem wiederum spaltet sich anschließend das **Cerebellum**- (Kleinhirn-) **bläschen**

¹ dys (gr.) = abnormal, gestört; raphe (gr.) = Naht (im Sinne eines gestörten Verschlusses des Neuralrohrs)

² an = ohne, encephalon (gr.) = Gehirn

³ spina (lat.) = Rückgrat, Wirbelsäule; bifida (lat.) = zweigeteilt

⁴ occulta (lat.) = versteckt

Abb. 1.9 Bläschenformation.

Differenzierung der drei Primär- zu den fünf Sekundärbläschen und ihre Derivate im ausgereiften Gehirn. Unten ist die Lage der entsprechenden Gehirnabschnitte im Embryo in situ gezeigt (links ca. 4. Embryonalwoche, rechts ca. 5. Embryonalwoche). **1** Prosencephalonbläschen, aus dem sich **1a** Telencephalon- und **1b** Diencephalonbläschen entwickeln, **2** Mesencephalonbläschen, **3** Rhombencephalonbläschen, aus dem sich **3a** Metencephalonbläschen und **3b** Myelencephalonbläschen entwickeln. [T873, L106]

ab, während sich das Prosencephalonbläschen danach noch einmal in ein hinteres **Diencephalon**- (Zwischenhirn-) und ein davor liegendes **Telencephalon**- (Endhirn-)bläschen teilt. Die fünf entstandenen Bläschen (Tel-, Di-, Mes-, Met- und Myelencephalon) nennt man **Sekundärbläschen**. Später spaltet sich das Endhirnbläschen in zwei **Hemisphärenbläschen** auf, die das Zwischenhirn überwachsen. Aus dem Zwischenhirnbläschen wächst gleichzeitig auf beiden Seiten ein **Augenbläschen** (spätere Anlage des N. opticus und der Netzhaut) heraus (➤ Abb. 1.12a, 9).

Im Rhombencephalon- und im Prosencephalonbläschen werden frühzeitig segmentale Gliederungen sichtbar (**Rhombomere** bzw. **Prosomere**; zusammen: **Neuromere**). Dies sind funktionell getrennte segmentale Einheiten im sich entwickelnden Gehirn, die im Laufe der Zeit aber wieder verschwinden.

Durch ungleichmäßiges Wachstum der Bläschen entstehen in der Achse des Neuralrohrs „Knicke“ (**Flexuren**), die sich z.T. im Laufe der weiteren Entwicklung wieder ausgleichen. Bestehen bleibt eine Flexur zwischen Mes- und Diencephalon, die zu einem Abkippen der Neuralrohrachse zwischen Mittel- und Zwischenhirn um etwa 60° nach vorne führt.

1.7.2 Histogenese des Nervensystems

Das Neuralrohr und die Neuralleiste bestehen aus **Neuroepithel**. Aus dem Neuroepithel entwickeln sich später die Nerven- und Gliazellen. Die bindegewebigen Anteile, die an das Nervensystem assoziiert sind – z. B. harte Hirnhaut, Blutgefäße und Mikrogliazellen – entwickeln

sich aus dem umgebenden Mesenchym (Ausnahme: weiche Hirnhäute, s. u.). Neuralrohr und Neuralleiste bilden unterschiedliche Anlagen aus:

- **Neuralrohr:** Zellen für das Zentralnervensystem (zentrale Nervenzellen und zentrale Gliazellen, ➤ Kap. 1.3.2)
- **Neuralleiste:** Zellmaterial der sensiblen und der autonomen Nerven bzw. Ganglien, der peripheren Gliazellen (➤ Kap. 1.3.2), Zellen des Nebennierenmarks, Melanozyten und Zellen der weichen Hirnhäute.

Aus einer gemeinsamen Vorläuferzelle des Neuroepithels entsteht zum einen der **Neuroblast**, aus dem sich die Nervenzellen (Neurone) entwickeln (**Neurogenese**), und zum anderen der **Glioblast**, aus dem sich die Gliazellen (mit Ausnahme der Mikroglia) entwickeln. Die beiden entscheidenden Schritte der Histogenese des Nervensystems sind zunächst die **neuronale Differenzierung** und anschließend die **neuronale Maturation** (Reifung).

- **Neuronale Differenzierung:** Sie beinhaltet zunächst die **Proliferation** der Neuroblasten, gefolgt von der **Migration** der entstandenen Zellen in bestimmte Positionen des sich entwickelnden Nervensystems.
- **Neuronale Maturation:** Zunächst erfolgt das zielgerichtete Auswachsen von Axonen, indem mikroskopisch sichtbare Auftreibungen am Ende des Axons, die **Wachstumskegel (growth cones)**, sich gleichsam wie eine tastende Hand nach vorne strecken. Die Growth cones kommunizieren dabei mit ihrer Umgebung über Wachstumsfaktorsignale. Dabei kreuzen manche Axone die Mittellinie und enden an Zielstrukturen in der kontralateralen ZNS-Hälfte. Ob und wo Neurone die Mittellinie kreuzen, wird durch ein Wechselspiel von Proteinen auf dem Axon und solchen der Mittellinie gesteuert. Weitere Maturationsschritte des Neurons nach dem Auswachsen von Axonen sind die Bildung von

Dendriten, die Expression eines spezifischen Transmitters und schließlich die Bildung **synaptischer Kontakte** mit anderen Neuronen.

Durch die Zellmigration entstehen in der Wand des Neuralrohrs drei mikroskopisch abgrenzbare Zellschichten:

1. **Ventrikuläre Zone** (Stratum ependymale): die dem Hohlraum zugewandte innere Zone, wo die Zellproliferation stattfindet (> Abb. 1.10, 1)
2. **Intermediäre (Mantel-)Zone** (Stratum palliale): die zwischen ventrikulärer und marginaler Schicht liegende Zone (> Abb. 1.10, 2a und 2b).
3. **Marginale Zone** (Stratum marginale): die außen liegende, zellarme Zone (> Abb. 1.10, 3).

Abb. 1.10 Differenzierung der Grund- und Flügelplatte im Rückenmark (oben) und im unteren Hirnstamm (unten).

Das Neuralrohr gliedert sich histologisch in **1** ventrikuläre Zone, **2** intermediäre (Mantel-)Zone und **3** marginale Zone. Die **2a** Grundplatte im Bereich der intermediären Zone und ihre Derivate sind rot, die **2b** Flügelplatte und ihre Derivate sind blau dargestellt. Im Rückenmark (rechts oben) bleibt die ventrodorsale Gliederung von Grund- und Flügelplatte (im späteren motorischen **4** Vorderhorn und sensiblen **5** Hinterhorn) erhalten. Im unteren Hirnstamm dagegen (rechts unten) öffnet sich das Neuralrohr nach dorsal wie ein **6** Buch, das aufgeschlagen wird (diese Analogie ist jeweils unter den anatomischen Bildern dargestellt), wodurch die ursprünglich ventrodorsale Gliederung in eine mediolaterale übergeht. Dadurch kommen die Grundplattenderivate in Form der späteren **7** motorischen Hirnnervenkerne weiter medial zu liegen, während die Flügelplattenderivate in Form der späteren **8** sensiblen Hirnnervenkerne weiter lateral zu liegen kommen. **9** Vierter Ventrikel (der durch die Neuralrohröffnung nach dorsal entsteht). [T873, L106]

Die in der inneren (ventrikulären) Zone stattfindende Zellproliferation vollzieht sich größtenteils vor der Geburt. Phasenweise entstehen in der **Pränatalzeit** bis zu 20.000 neue Neurone pro Minute im sich entwickelnden Gehirn und Rückenmark. Doch entstehen nicht alle Neuronentypen in allen Regionen zur gleichen Zeit. Grundsätzlich entwickeln sich motorische vor sensiblen Neuronen, während sich Interneurone (Zwischenneurone) als Letzte entwickeln. Gliazellen schließlich proliferieren erst nach den Neuronen in größerem Umfang, dafür aber bis lange Zeit nach der Geburt. Während der Embryonal- und Fetalzeit entstehen fast doppelt so viele Neurone wie schließlich im adulten Gehirn vorhanden sind.

Man kann zwei verschiedene „**Wachstumsschübe**“ des entstehenden ZNS voneinander abgrenzen. Der erste vollzieht sich von der 10.–18. Embryonalwoche, der zweite beginnt in der 30. Woche und endet erst mit dem zweiten Lebensjahr.

KLINIK

Die erste intensive Wachstumsphase (10.–18. Woche) ist besonders empfindlich für **endogene** (z. B. chromosomale Anomalien) oder **exogene** (z. B. Strahlung, virale Infektionen) **Störungen**. So können Infektionen der Schwangeren in dieser Periode mit bestimmten Viren zu schweren Fehlbildungen des fetalen Gehirns mit mentaler Retardierung und Blindheit nach der Geburt führen. Die zweite Phase (30. Woche bis 2. Lebensjahr) ist eher vulnerabel gegenüber nutritiven Umwelteinflüssen wie Rauchen und Alkoholkonsum oder Mangelernährung der Mutter.

Myelinisierung

Die Markscheidenbildung (Myelinisierung) des ZNS durch Oligodendrozyten (zentrale Gliazellen, > Kap. 1.3.2) ist ein später Teil der Entwicklung. Sie beginnt erst unter dem Reiz neuronaler Impulse im 5. Fetalmonat und hält bis ins frühe Erwachsenenalter hinein an. Dabei werden verschiedene funktionelle Systeme zu unterschiedlichen Zeiten mit Markscheiden ausgestattet. Generell werden sensible Systeme früher als motorische und weiter kaudal gelegene ZNS-Abschnitte früher als weiter rostral (zum Kopfende hin) gelegene myelinisiert (z. B. Rückenmark größtenteils im 2. Schwangerschaftstrimenon, Großhirnhemisphären frühestens 1–2 Monate postnatal beginnend). Die Myelinisierung ist wie die Ausbildung von Synapsen plastisch, also auch nach der Embryonalzeit veränderbar. Sie kann durch besondere Aktivierung von Bahnen verstärkt werden, z. B. beim Trainieren bestimmter motorischer Abläufe wie im Instrument spielen etc..

1.7.3 Regionale Entwicklung des Nervensystems

Die folgenden Abschnitte sind besser zu verstehen, wenn man bereits etwas mit der Makroskopie des ZNS vertraut ist. Deshalb empfiehlt es sich bei Verständnisschwierigkeiten, die folgenden Abschnitte *nach* dem Studium der Verhältnisse am adulten Rückenmark und Gehirn in den > Kap. 3, > Kap. 4 und > Kap. 10 noch einmal zu lesen. Sie werden dann klarer erscheinen. Weiterhin werden viele Besonderheiten der regionalen ZNS-Entwicklung in einzelnen Abschnitten der Kapitel 3–9 dargestellt und sind deshalb hier nicht ausgeführt (z. B. Hemisphärenrotation bei der Großhirnentwicklung u. a.).

Grund- und Flügelplatte

Im Neuralrohr unterscheidet man einen ventral gelegenen, später **somatomotorischen** Längsabschnitt, die **Grundplatte (Lamina basalis)**, und einen dorsal gelegenen, später **somatosensiblen** Abschnitt, die **Flügelplatte (Lamina alaris)**. Dazwischen liegen die später viszeromotorischen und viszerosensiblen Längsabschnitte. In der Mitte verläuft, die motorischen und sensiblen Teile (also Grund- und Flügelplatte) trennend, der **Sulcus limitans**. Diese Gliederung des Neuralrohrs beeinflusst die gesamte weitere Entwicklung des ZNS. Grund- und Flügelplatte liefern gemeinsam das Zellmaterial für das spätere Rückenmark sowie für den Hirnstamm (Medulla oblongata, Pons und Mesencephalon). Das Cerebellum (Kleinhirn) hingegen entsteht ebenso wie das Di- und Telencephalon (Zwischen- und Großhirn) ausschließlich aus dem Zellmaterial der ehemaligen Flügelplatte.

Rückenmark

Im Rückenmark wird die embryonale Gliederung in eine zentrale Höhle (den späteren Zentralkanal) sowie in eine ventral davon gelegene Grund- und in eine dorsal davon gelegene Flügelplatte bis zur Ausreifung beibehalten (➤ Abb. 1.10). Aus der Mantelzone (➤ Kap. 1.7.2) der Grundplatte entsteht das Vorderhorn mit den **Motoneuronen**, aus der Mantelzone der Flügelplatte das Hinterhorn mit **sensiblen Neuronen** und aus der Übergangszone von Grund- und Flügelplatte entstehen die **viszeromotorischen** bzw. **viszerosensiblen** Rückenmarksanteile.

Neben der Rückenmarksanlage liegen die embryonalen Achsen-segmente, die sog. **Somiten**. Aus ihnen bilden sich die einzelnen Wirbelkörper und die später einem bestimmten Rückenmarks- bzw. Wirbelsäulensegment zuzuordnenden Muskeln. Bereits in der 4. Embryonalwoche sprossen Axone der Motoneurone aus der Grundplatte des Neuralrohrs in die Peripherie zu den in den Somiten entstehenden Muskelanlagen und bilden so die **Vorderwurzeln** des Rückenmarks. Kurze Zeit später treten Axone aus den sich im Bereich der Neuralleiste bildenden Spinalganglien in die Flügelplatte und bilden die **Hinterwurzeln** des Rückenmarks. In der 14. Embryonalwoche sind mikroskopisch bereits fast alle Zellgruppen des adulten Rückenmarks erkennbar.

Zu Beginn der Embryonalzeit sind Rückenmark und die umgebende Wirbelsäulenanlage gleich lang. In der weiteren Entwicklung bleibt jedoch das Rückenmark im Wachstum zurück, und die Wirbelsäule wächst nach kaudal immer weiter über das Rückenmark hinaus, sodass beim Neugeborenen, erst recht aber beim Erwachsenen, das Rückenmark deutlich kürzer als der Wirbelkanal ist (➤ Kap. 3.1).

Medulla oblongata und Pons

Diese beiden Gehirnteile entstehen aus dem Myelencephalon- und dem Metencephalonbläschen. In diesem Abschnitt des embryonalen Gehirns öffnet sich der zentrale Hohlraum des Neuralrohrs nach dorsal, sodass der vierte Ventrikel entsteht, der in diesem Stadium nach dorsal nur von einer dünnen Membran bedeckt ist. Dieser Vorgang drängt die Flügelplatte in der Mitte auseinander, die so zur Seite geschoben wird und **lateral** der Grundplatte zu liegen kommt. Aus der (jetzt medial gelegenen) **Grundplatte** entstehen die **mo-**

rischen, aus der (jetzt lateral gelegenen) **Flügelplatte** die **sensiblen** Hirnnervenkerne (➤ Abb. 1.10). Dazwischen liegen die später viszeromotorischen und viszerosensiblen Kerne. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird diese mediolaterale Gliederung in motorische und sensible Teile aufgelockert, und sensible Kerne reichen auch weiter nach medial. Neben den sensiblen Hirnnervenkernen sind auch die Oliven- und die Brückenkerne Derivate der Flügelplatte.

Kiemenbogennerven

In der 4. Embryonalwoche kommen neben dem sich entwickelnden Rhombencephalon auch die Kiemenbögen zum Vorschein, aus denen später Strukturen des Kopf-/Halsbereichs wie die Gesichts-, Kau-, Schlund- und Kehlkopfmuskulatur hervorgehen. Frühzeitig sprossen Axone aus der obersten Rückenmarksanlage, Medulla oblongata und Pons in die Kiemenbögen ein und migrieren mit der sich dort entwickelnden Muskulatur in die Peripherie. Diese Axone bilden die motorischen Teile derjenigen Hirnnerven, die später als die fünf **Kiemenbogennerven** bezeichnet werden:

1. Kiemenbogennerv: **N. trigeminus** (V)
2. Kiemenbogennerv: **N. facialis** (VII)
3. Kiemenbogennerv: **N. glossopharyngeus** (IX)
4. Kiemenbogennerv: **N. vagus** (X)
5. Kiemenbogennerv: **N. accessorius** (XI, kranialer Teil).

Cerebellum

Das Kleinhirn entwickelt sich aus einer Ausstülpung der Flügelplatte des Metencephalons („rhombenzephal Lippe“, ➤ Abb. 1.12a, 4), die nach hinten auswächst und von dorsal her den vierten Ventrikel zunehmend überdeckt (➤ Abb. 1.12b, 6). Eine bald darauf im rostralen Abschnitt auftretende horizontale Einschnürung (**Fissura prima**) trennt einen **Lobus anterior** von einem **Lobus posterior**. Von diesem wird dann kaudal durch eine weitere horizontale Einschnürung, die **Fissura secunda**, die **Uvula** abgetrennt. Beide Fissuren bleiben bis zur vollen Ausreifung des Kleinhirns erhalten. Das Cerebellum ist als motorisches Koordinationszentrum ein spät ausreifender Gehirnanteil. Das schnellere Wachstum setzt erst in der 30. Fetalwoche ein, hält dafür aber das ganze 1. Lebensjahr hindurch an. In einer während der Kleinhirnentwicklung vorübergehend auftretenden Zellschicht der Kleinhirnrinde, der **äußeren Körnerschicht**, entstehen sogar noch Monate nach der Geburt neue Neurone und wandern nach innen in die sich bildende und dann fortbestehende **innere Körnerschicht**.

Mesencephalon

Das Mittelhirn entsteht aus dem Mesencephalonbläschen (➤ Abb. 1.12, 7). Das spätere **Tegmentum** (der ventral gelegene Mittelhirnanteil, ➤ Kap. 6.1) entsteht aus der **Grundplatte** und enthält motorische Hirnnervenkerne sowie weitere für die Motorik wichtige Kerne wie den Ncl. ruber und die Substantia nigra. Die dem Mittelhirn dorsal aufsitzende Vierhügelplatte, das **Tectum** (enthält wichtige Kerne des Seh- und Hörsystems), entsteht ausschließlich aus der **Flügelplatte**. Mehr als bei den anderen Hirnbläschen wird die Wand des Mesencephalonbläschens im Laufe der weiteren Entwicklung auf Kosten des Lumens immer dicker, sodass von Letzterem schließlich nur noch ein enger Kanal, der **Aqueductus cerebri**, übrig bleibt.

Abb. 1.11 Äußere Gehirnentwicklung.

a 50. Embryonaltag.

b 100. Embryonaltag.

Pfeile deuten Wachstumsrichtungen an. **1** Rückenmark, **2** Medulla oblongata. **3** Metencephalon, aus dem dorsal die **4** „rhombenzephalale Lippe“ als Anlage des Cerebellums herauswächst, sodass am 100. Embryonaltag (**b**) im Metencephalon der **5** Pons vom **6** Cerebellum klar abgegrenzt werden können. **7** Mesencephalon, **8** Diencephalon (in den Abgrenzungen nur am 50. Embryonaltag von lateral erkennbar), **9** Augenbläschen, das am 100. Embryonaltag bereits zum **10** Auge ausdifferenziert ist, **11** Telencephalon, das durch nach vorne, hinten und unten ausgerichtetes Wachstum das Diencephalon und großenteils auch das Mesencephalon bis zum 100. Embryonaltag überwachsen hat. [T873, L106]

Diencephalon

Das Zwischenhirn entsteht nur aus der Flügelplatte. Embryonal wird das Zwischenhirn hauptsächlich in drei Anteilen angelegt, die aus entsprechenden Ausbuchtungen der lateralen Bläschenwand des Diencephalons entstehen:

- **Epithalamus**, der im Laufe der weiteren Entwicklung im Vergleich mit den anderen Diencephalonabschnitten zurückbleibt
- **Thalamus**, der größte Zwischenhirnanteil am adulten Gehirn
- **Hypothalamus**, der den zweitgrößten Zwischenhirnanteil am adulten Gehirn ausmacht

Ein weiterer Zwischenhirnanteil, der **Subthalamus** (der Zellmaterial zu Teilen der späteren Basalganglien liefert, s. u.), wird im Laufe der weiteren Entwicklung nach lateral Richtung Großhirn abgedrängt. Zur ontogenetisch dem Diencephalon zugehörigen Augenentwick-

lung s. u. Zur Entwicklung der basal dem Zwischenhirn anliegenden Hypophyse > Kap. 8.4.

Auge

In der 3. Embryonalwoche erscheint auf beiden Seiten des Vorderhirns ein **Augenbläschen** (> Abb. 1.11a, 9 und > Abb. 1.12a, 1). Das Augenbläschen bleibt mit dem späteren Diencephalon durch eine stielartige Struktur, den **Augenbecherstiel (Optikusstiel)** verbunden (> Abb. 1.12b, 6). Aus dem anfänglich hohlen, später durch aus der Retina einsprossende Axone ausgefüllten Augenbecherstiel entsteht der **N. opticus**. Im angrenzenden Ektoderm bildet sich eine Verdickung, die **Linsenplakode** (> Abb. 1.12a, 4), die sich aus dem Ektoderm abhebt. Sie wächst auf das Augenbläschen zu und bildet die spätere **Linse**. Während sich die Linsenanlage langsam vom Ektoderm ablöst (> Abb. 1.12b, 4), wird sie durch das Augenbläschen umwachsen, aus dem so der **Augenbecher** entsteht (> Abb. 1.12b, 5). Der Augenbecher umwächst die Linse nicht vollständig, sondern lässt eine kleine Öffnung bestehen (> Abb. 1.12b, 7), die spätere **Pupille**. An deren Rand bildet sich die **Iris** aus. Die **Retina** (Netzhaut), der Licht wahrnehmende Augenanteil, entsteht vollständig aus dem Augenbläschen und damit direkt aus der neuroektodermalen Gehirnanlage. Die **Cornea** (Hornhaut) bildet sich z. T. aus dem Ektoderm, z. T. aber auch, ebenso wie die **Uvea** (Aderhaut) und die **Sclera** (Lederhaut) des Auges, aus dem Mesoderm.

Abb. 1.12 Augenentwicklung in zwei Stadien (a und b).

Pfeile deuten Wachstumsrichtungen an.

1 Augenbläschen, das sich aus dem **2** Diencephalonbläschen herausbildet. Das Augenbläschen induziert im angrenzenden **3** Ektoderm die **4** Linsenplakode, die in Richtung Augenbläschen auswächst. Anschließend wächst das Augenbläschen als **5** Augenbecher um die Linsenanlage herum. Der Augenbecher bleibt über den **6** Augenbecherstiel (späterer N. opticus) mit dem Diencephalonbläschen verbunden. **7** Öffnung des Augenbechers, die später die Pupille bildet. [T873, L106]

Basalganglien

Diese später im Marklager des Großhirns liegenden Kerne (> Kap. 9.2) entstehen aus einem Zellhügel (Ganglienhügel) am Boden der Telencephalonbläschen, im Bereich des Übergangs zum Zwischenhirn. Während das **Striatum**, der größte Kern der Basalganglien, ganz aus dem im Ganglienhügel vorhandenen Zellmaterial des Telencephalonbläschens entsteht, entwickeln sich Teile des nächstgrößten Basalganglienkerne, **Globus pallidus**, nur zum Teil (externes Pallidumsegment) aus einer telencephalen Anlage. Zum größeren Teil (Teil des externen Segments und internes Segment) entsteht das Pallidum ebenso wie der funktionell eng dazugehörige **Ncl. subthalamicus** aus dem Subthalamus des Zwischenhirns.

Großhirnhemisphären

Wie auch das Diencephalon entsteht die Telencephalonanlage aus der Flügelplatte. Die Wand der Telencephalonbläschen besteht überwiegend aus dem **Pallium**¹, welches das Zellmaterial für die Bildung der Großhirnrinde (**Iso-** und **Allocortex**) und des Claustrums beinhaltet. Vom Pallium hebt sich der **Ganglienhügel** ab (s. o.), der die Zellen zur Bildung des Striatums, des Corpus amygdaloideum und des Septums enthält (> Abb. 9.6, S. 208). Es wird also in der Großhirnanlage früh die Gliederung in Rinde und Kerne festgelegt. Die weiteren entwicklungsgeschichtlichen Besonderheiten der Großhirnhemisphären (Hemisphärenrotation, Kortexeinteilung) werden in > Kap. 9.1.2 und > Kap. 9.1.3 beschrieben.

MERKE

Abkömmlinge der **Grundplatte** sind: *Vorderhorn* des Rückenmarks, *motorische* Hirnnervenkerne, *Tegmentum* des Mittelhirns.
Abkömmlinge der **Flügelplatte** sind: *Hinterhorn* des Rückenmarks, *sensible* Hirnnervenkerne, *Olivkerne* der Medulla oblongata, *Brückenkerne*, *Tectum* des Mittelhirns, *Kleinhirn*, *Zwischenhirn* (einschließlich Auge), *Großhirn*.

¹ pallium (lat.) = Mantel

KLINIK

Eine mit dem Leben nicht vereinbare Fehlbildung des Großhirns ist die **Holoprosencephalie**. Diese entsteht, wenn sich die beiden Großhirnhemisphären embryonal nicht oder unvollständig voneinander trennen. Das Umgekehrte kann ebenfalls auftreten: Beide Hemisphären sind so voneinander getrennt, dass sie nicht einmal mehr durch das Corpus callosum (Balken) miteinander verbunden sind, was schwerwiegende Auswirkungen auf die neuronalen Funktionen haben kann, die von der Kommunikation beider Hemisphären abhängen (zum Corpus callosum und seiner Funktion > Kap. 9).

Ventrikelsystem

Mit der Bildung der Hirnbläschen (s. o.) weitet sich auch das Innere des Neuralrohrs zu größeren, mit Flüssigkeit gefüllten Hohlräumen aus, die im Dreibläschenstadium entsprechend den Vesikeln als **Prosozele**, **Mesozele** und **Rhombozele** bezeichnet werden. Im Fünfbälchenstadium heißen sie entsprechend den Vesikeln: zwei **laterale Telozelen**, die die Seitenventrikel bilden, **Diozele**, die (gemeinsam mit einer **medialen Telozele**) den dritten Ventrikel bildet, **Mesozele**, die später den **Aquädukt** bildet, sowie **Meta-** und **Myelozele**, die gemeinsam den vierten Ventrikel bilden.

KLINIK

Wenn die Hohlraumverbindungen zwischen den Vesikeln – später den Ventrikeln – verengt sind, kommt es zu einer Passagestörung der darin enthaltenen Flüssigkeit (dem späteren **Liquor cerebrospinalis**). Meist ist dies im Bereich des Mesencephalons (Mittelhirns) der Fall, da der Hohlraum in Form des Aquädukts hier ohnehin besonders eng ist. Eine solche Passagestörung in der Embryonalzeit führt zu einem Liquoraufstau mit stark ausgeweiteten Ventrikeln und Ausdünnung der Hirnsubstanz. Dieses Krankheitsbild des **angeborenen Hydrozephalus** (früher auch oft „Wasserkopf“ genannt) fällt durch einen zu großen Gehirnschädel auf, da die Schädelknochen in ihrem Wachstum dem Druck von innen nachgeben und sich ausweiten. Zum Krankheitsbild des Hydrozephalus > Kap. 10.1.3.

Zusammenfassung

Das Nervensystem dient insbesondere der Wahrnehmung von Sinnesreizen, der Integration der Reizinformation und der entsprechenden Reizantwort sowie der Generierung scheinbar reizunabhängiger Impulse. Man gliedert es in das zentrale und das periphere Nervensystem und unabhängig davon (also sowohl im zentralen wie im peripheren Nervensystem) in das somatische und das autonome Nervensystem.

- **Zentrales Nervensystem (ZNS):** Es setzt sich aus Gehirn und Rückenmark zusammen, die beide innerhalb des Schädels bzw. Wirbelkanals in **Liquor cerebrospinalis** eingebettet und von Hirn- bzw. Rückenmarkshäuten (Meningen) umgeben sind. Das ZNS gliedert sich in **graue** und **weiße Substanz**, wobei die graue Substanz vor allem die Zellkörper der Nervenzellen, die weiße nur deren Fortsätze enthält. Gliazellen (s. u.) finden sich in der grauen und in der weißen Substanz.

- **Peripheres Nervensystem (PNS):** Es besteht überwiegend aus Nervenzellfortsätzen, den **Nerven** (Nervenzellkörper finden sich hier nur in den **peripheren Ganglien**).
- **Somatisches Nervensystem:** Es dient der bewussten sensiblen Wahrnehmung und der bewussten motorischen Steuerung der Körperperipherie.
- **Autonomes (= vegetatives = viszerales) Nervensystem:** Es steuert (in der Regel unbewusst) die Funktion der inneren Organe und ist damit für die Aufrechterhaltung des inneren Körpermilieus verantwortlich.
Das Nervensystem besteht aus Neuronen und Gliazellen.
- **Neurone:** Sie bestehen aus einem Zellkörper (**Perikaryon**) und einem oder mehreren Fortsätzen (**Axon** und **Dendriten**). Nach Anzahl der Fortsätze unterscheidet man **uni-**, **pseudouni-**, **bi-** und **multipolare** Neurone. Neurone können elektrische Signale

leiten und an nachfolgende Zellen über **Synapsen** weitergeben. Sie nutzen dafür chemisch definierte Substanzen, die **Transmitter**.

- **Gliazellen:** Sie bilden u. a. isolierende **Markscheiden** um die Fortsätze von Neuronen, die der verbesserten Erregungsleitung dienen. Sie werden *peripher* von den **Schwann-Zellen**, *zentral* von den **Oligodendrozyten** gebildet. Im ZNS gibt es noch weitere Gliazellen: **Astrozyten** (u. a. Stütz- und Ernährungsfunktion, Bildung der Blut-Hirn-Schranke und Modulation der Synapsenfunktion), **Mikroglia** (Phagozytenfunktion) und **Ependymzellen** (Auskleidung der inneren Liquorräume).

Als **afferent** werden dabei diejenigen Nervenfasern bezeichnet, die **zum ZNS** ziehen und somit sensibel sind, als **efferent** diejenigen, die **vom ZNS** wegziehen, also motorisch sind. **Innerhalb** des ZNS sind sensibel und afferent sowie motorisch und efferent nicht gleichzusetzen.

Man kann im ZNS verschiedene **Transmittersysteme** unterscheiden. Dies sind Neuronengruppen, die sich jeweils durch die Verwendung eines bestimmten Transmitters auszeichnen. Man spricht dabei von cholinergen, dopaminergen etc. Neuronengruppen. Grundsätzlich unterscheidet man **erregende** (exzitatorische) von **hemmenden** (inhibitorischen) Transmitterwirkungen auf die Effektorzelle, wobei die jeweilige Wirkung von der Beschaffenheit des Rezeptors an der postsynaptischen (Effektor-)Zelle bestimmt wird.

Entwicklungsgeschichte

Das Nervensystem entsteht embryologisch aus dem Ektoderm. Dabei entwickeln sich durch den Vorgang der **Neurulation** das **Neuralrohr**, das später zum ZNS wird, und die **Neuralleiste**, die später Zellen des peripheren Nervensystems, der weichen Hirnhäute und des Nebennierenmarks liefert. Das Neuralrohr gliedert sich in einen Rückenmarks- und einen Gehirnteil. Im Gehirnteil entstehen einzelne **Hirnbläschen**, die die Anlage für die späteren Gehirnabschnitte bilden (**Großhirn-**, **Zwischenhirn-**, **Mittelhirn-** und **Rautenhirnbläschen**). Das Auge entsteht großenteils aus dem Zwischenhirnbläschen. Aus dem Hohlraum dieser Gehirnbläschen entsteht das spätere Ventrikelsystem.

Die Neuralrohrwand gliedert sich in einen ventralen Abschnitt, die Grundplatte, und einen dorsalen Abschnitt, die Flügelplatte.

- Aus der **Grundplatte** entstehen die (motorischen) Vorderhornzellen des Rückenmarks, die motorischen Hirnnervenkerne und der ventrale Abschnitt des Mittelhirns (Tegmentum mesencephali).
- Aus der **Flügelplatte** entstehen die (sensiblen) Hinterhornzellen des Rückenmarks, die sensiblen Hirnnervenkerne, der dorsale Abschnitt des Mittelhirns (Tectum mesencephali), das Kleinhirn, das Zwischenhirn und das Großhirn.

Wiederholungsfragen

1. Umreißen Sie grob die Aufgaben des somatischen und des autonomen Nervensystems.
2. Schildern Sie kurz den Aufbau eines Neurons! Erläutern Sie kurz die Aufgaben, die den einzelnen Anteilen einer Nervenzelle zukommen.
3. Wie heißen die häufigsten peripheren Gliazellen und welche Aufgaben erfüllen sie?
4. Welche Aufgabe kommt den Oligodendrozyten zu?
5. Was bedeutet afferent und efferent?
6. Nennen Sie die wichtigsten exzitatorischen und inhibitorischen Transmitter.
7. Wo findet man im peripheren Nervensystem Perikaryon von Nervenzellen?
8. Aus welchen embryonalen Anlagen des Nervensystems entstehen die Zellen des zentralen und aus welchen Anteilen die Zellen des peripheren Nervensystems?
9. Zählen Sie die fünf Sekundärbläschen des embryonalen Gehirns auf und geben Sie deren Derivate im adulten Gehirn an.
10. Was entsteht im ZNS aus der Grundplatte, was aus der Flügelplatte?

Lösungen

1. **Somatisches NS:** motorisch willkürliche Ansteuerung der Skelettmuskeln, sensibel bewusste Wahrnehmung des Körpers und seiner Umgebung.
Autonomes NS: Gliederung in Sympathikus und Parasympathikus (parallel hierzu existiert ein enterisches Nervensystem); unwillkürliche und unbewusste Steuerung der inneren Organe und ihrer Funktion (Atmung, Verdauung, Kreislauf etc.).
2. Gliederung in **Perikaryon** (Soma), **Dendrit** (bei multipolaren Nervenzellen mehrere) und **Axon** (stets nur eines). Das Axon verzweigt sich terminal zum Telodendron, an dessen Ende die synaptischen Endkolben stehen. Die Dendriten dienen der Erregungsaufnahme, die synaptischen Endkolben der Erregungsweitergabe über die mit der nachgeschalteten Zelle gebildeten Synapsen. Das Perikaryon unterhält den Stoffwechsel der Nervenzelle (Transmitterproduktion, Energiegewinnung etc.).
3. Häufigste Form: Schwann-Zellen (Markscheidenbildung).
4. Markscheidenbildung im ZNS (klinische Bedeutung bei Multipler Sklerose!).
5. **Afferent** = zuführend (im Fall einer afferenten Faser von der Peripherie zum ZNS gleichbedeutend mit sensibel). **Efferent**

- = wegführend, ableitend (im Fall einer efferenten Faser vom ZNS in die Peripherie gleichbedeutend mit motorisch).
6. Besonders wichtig sind: *exzitatorisch*: Glutamat, Acetylcholin; *inhibitorisch*: GABA, Glycin. Beachte jedoch, dass die Transmitterwirkung in erster Linie vom Rezeptor abhängt. Manche Transmitter können deswegen sowohl inhibitorische als auch exzitatorische Wirkung haben, je nach dem, auf welchen Rezeptor sie treffen. Die o. g. Substanzen haben aber meist nur die genannte Wirkung.
 7. In den sensiblen (Spinal- und Hirnnerven-)Ganglien sowie in den motorischen autonomen Ganglien.
 8. *Zellen des Zentralnervensystem (ZNS)*: Neuralrohr. *Zellen des PNS*: Neuralleiste.

9. *Myelencephalon*bläschen (adultes Gehirn: Medulla oblongata = verlängertes Mark), *Metencephalon*bläschen (adultes Gehirn: Pons und Cerebellum = Brücke und Kleinhirn), *Mesencephalon*bläschen (adultes Gehirn: Mesencephalon = Mittelhirn), *Diencephalon*bläschen (adultes Gehirn: Diencephalon = Zwischenhirn), *Telencephalon*bläschen (adultes Gehirn: Telencephalon = Großhirn).
10. *Grundplatte*: Vorderhorn des Rückenmarks, motorische Hirnnervenkerne, Tegmentum des Mittelhirns. *Flügelplatte*: Hinterhorn des Rückenmarks, sensible Hirnnervenkerne, Olivenkerne der Medulla oblongata, Brückenkerne, Tectum des Mittelhirns, Kleinhirn, Zwischenhirn (einschließlich Auge), Großhirn.

WEITERFÜHRENDE LITERATUR

- Allen, N.J., D.A. Lyons: Glia as architects of central nervous system formation and function. *Science* 362 (2018) 181–185.
- Alsina, B., T.T. Whitfield: Sculpting the labyrinth: Morphogenesis of the developing inner ear. *Semin Cell Dev Biol* 65 (2017) 47–59.
- Bosch-Queralt, M., R. Fledrich, R. M. Stassart: Schwann cell functions in peripheral nerve development and repair. *Neurobiol Dis* 176 (2023) 10592.
- Conforti, L., J. Gilley, M. P. Coleman: Wallerian degeneration: an emerging axon death pathway linking injury and disease. *Nat Rev Neuroscience* 15 (2014) 394–409.
- Giger, R. J., E. R. Hollies II, M. H. Tuszynski: Guidance molecules in axon regeneration. *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2 (2010) 1–21.
- Hanani, M.: Satellite glial cells in sensory ganglia: from form to function. *Brain Res Rev* 48 (2005) 457–476.
- Krawczyk, A., J. Jaworska-Adamu: Synantocytes: the fifth type of glia? In comparison with astrocytes. *Folia Histochem Cytobiol* 48 (2010) 173–177.
- Liu, Y., S. Shen, Y. Zhang, X. Zheng, C. Cepeda, Y. Wang, S. Duan, X. Tong: Interactions of glial cells with neuronal synapses, from astrocytes to microglia and oligodendrocyte lineage cells. *Glia* 71 (2023) 1383–1401.
- Lowenstein, E. D., K. Cui, L. R. Hernandez-Miranda: Regulation of early cerebellar development. *FEBS J* 290 (2023) 2786–2804.
- Moore, K. L., T.V.N. Persaud, M. G. Torchia: The developing human. Elsevier (2019).
- Muzio, M. R., A. O. Fakoya, M. Cascella: Histology, Axon. *StatPearls. Treasure Island (FL)* (2022).
- Nusbaum, M. P., D. M. Blitz, E. Marder: Functional consequences of neuropeptide and small-molecule co-transmission. *Nat Rev Neurosci* 18 (2017) 389–403.
- Pereda, A. E.: Electrical synapses and their functional interactions with chemical synapses. *Nat Rev Neurosci* 15 (2014) 250–263.
- Rewane, A., S. Munakomi. *Embryology, Central Nervous System, Malformations. StatPearls. Treasure Island (FL)* (2022).
- Schwartz, J. H., B.A. Barres, J. E. Goldman: Cells of the nervous system. In: Kandel, E. R., J. H. Schwarz, T. M. Jessel, S. A. Siegelbaum, A. J. Hutspeth (eds.): *Principles of Neural Science*, 71–99, McGraw-Hill. New York–London (2013).
- Siegelbaum, S. R., E. R. Kandel: Overview of synaptic transmission. In: Kandel, E. R., J. H. Schwarz, T. M. Jessel, S. A. Siegelbaum, A. J. Hutspeth (eds.): *Principles of Neural Science*, 177–188, McGraw-Hill. New York–London (2013).
- Vainchtein I. D., A. V. Molofsky: Astrocytes and Microglia: In Sickness and in Health. *Trends Neurosci* 43 (2020) 144–154.
- Verkharsky, A., A. Butt, B. Li, P. Illes, R. Zofrec, A. Semyanov, Y. Tang, M. V. Sofroniew: Astrocytes in human central nervous system diseases: a frontier for new therapies. *Signal Transduct Target Ther* 8 (2023) 396.
- Wolf, S. A., H. W. Boddeke, H. Kettenmann: Microglia in Physiology and Disease. *Annu Rev Physiol* 79 (2017) 619–643.
- Zhang, R., Z. Zhang, M. Chopp: Function of neural stem cells in ischemic brain repair processes. *J Cereb Blood Flow Metab: official journal of the International Society of Cerebral Blood Flow and Metabolism* 36 (2016) 2034–2043.

KAPITEL

2 Peripheres Nervensystem

2.1 Allgemeine Grundlagen	21	2.2.19 N. cutaneus femoris posterior	47
2.1.1 Einteilung	21	2.2.20 N. ischiadicus	47
2.1.2 Struktur des peripheren Nervs	22	2.2.21 N. fibularis (N. peroneus)	48
2.1.3 Periphere Ganglien	23	2.2.22 N. tibialis	48
		2.2.23 N. pudendus	51
2.2 Spinalnerven (Nervi spinales)	24	2.2.24 Plexus coccygeus	52
2.2.1 Segmentale und periphere Innervation	24	2.3 Hirnnerven (Nervi craniales)	55
2.2.2 Rami anteriores und Rami posteriores der Spinalnerven	26	2.3.1 I. Hirnnerv: N. olfactorius	56
2.2.3 Rumpfwandinnervation, Nn. intercostales	27	2.3.2 II. Hirnnerv: N. opticus	56
2.2.4 Plexus cervicalis und zervikale Nerven	29	2.3.3 III. Hirnnerv: N. oculomotorius	57
2.2.5 Plexus brachialis	31	2.3.4 Ganglion ciliare	59
2.2.6 N. cutaneus brachii medialis und N. cutaneus antebrachii medialis	33	2.3.5 IV. Hirnnerv: N. trochlearis	59
2.2.7 N. ulnaris	33	2.3.6 V. Hirnnerv: N. trigeminus	61
2.2.8 N. musculocutaneus	36	2.3.7 VI. Hirnnerv: N. abducens	66
2.2.9 N. medianus	37	2.3.8 VII. Hirnnerv: N. facialis	68
2.2.10 N. axillaris	39	2.3.9 Ganglion pterygopalatinum und Ganglion submandibulare	70
2.2.11 N. radialis	39	2.3.10 VIII. Hirnnerv: N. vestibulocochlearis	71
2.2.12 Plexus lumbosacralis	41	2.3.11 IX. Hirnnerv: N. glossopharyngeus	72
2.2.13 N. iliohypogastricus und N. ilioinguinalis	43	2.3.12 Ganglion oticum	74
2.2.14 N. genitofemoralis	43	2.3.13 X. Hirnnerv: N. vagus	76
2.2.15 N. cutaneus femoris lateralis	44	2.3.14 XI. Hirnnerv: N. accessorius	77
2.2.16 N. obturatorius	44	2.3.15 XII. Hirnnerv: N. hypoglossus	79
2.2.17 N. femoralis	44	2.3.16 Durchtritt der Hirnnerven durch die Schädelbasis	79
2.2.18 N. gluteus superior und N. gluteus inferior	46		

Orientierung

Sie stehen vor einem Apfelbaum mit reifen Früchten. Sehr schön sieht er aus mit seinen leuchtenden Farben. Sie strecken sich, heben den Arm, greifen mit der Hand einen gerade noch erreichbaren Ast und ziehen ihn zu sich hinunter. Sie fühlen und riechen, ob die Frucht schon reif ist, pflücken sie, beißen hinein, kauen und schlucken.

In diesem scheinbar einfachen Vorgang sind allein in der oberen Körperhälfte mehr als 20 periphere Nerven aktiv! Koordiniert wird dies durch das zentrale Nervensystem, aber *wahrnehmen* und *ausführen* tun wir solche Dinge mit Hilfe des peripheren Nervensystems. In diesem Kapitel sehen wir, wie es aufgebaut ist, aus welchen Nerven es besteht, wie sie verlaufen und welche Funktion sie bei Vorgängen wie dem oben beschriebenen haben.

2.1 Allgemeine Grundlagen

2.1.1 Einteilung

Das periphere Nervensystem ist das **Wahrnehmungs-(Rezeptor-)** und **Ausführungs-(Effektor-)organ** des zentralen Nervensystems. Es leitet ihm die afferenten, sensiblen Informationen aus der Peri-

pherie zu und trägt die efferenten, motorischen Impulse, die in der „Zentrale“ ausgearbeitet wurden, zu den Erfolgsorganen. Prinzipiell unterscheidet man sieben verschiedene Informationsqualitäten bzw. Faserkategorien bei peripheren Nerven:

1. **Somatomotorische (= somatoefferente) Fasern:** Sie versorgen ausschließlich die Skelettmuskulatur und sind grundsätzlich willkürlich steuerbar.

2. **Allgemein-somatosensible (= allgemein-somatoafferente) Fasern:** Sie vermitteln Impulse aus der Haut, den Schleimhäuten nahe den Körperöffnungen, den Muskelspindeln und den Rezeptoren in Gelenkkapseln und Sehnen. Man unterscheidet dabei **Exterozeption** (Außenwahrnehmung über die Hautrezeptoren = Berührung, Druck, Vibration, Temperatur, Schmerz) und **Propriozeption** (Eigenwahrnehmung über die Rezeptoren des Bewegungsapparats). Allgemein-somatosensible Information *kann* zwar grundsätzlich, *muss* aber nicht zum Bewusstsein gelangen.
3. **Speziell-somatosensible (= speziell-somatoafferente) Fasern:** Sie leiten die Impulse aus der Netzhaut des Auges (Sehen) und aus dem Innenohr (Gehör und Beschleunigungswahrnehmung).
4. **Allgemein-viszeromotorische (= allgemein-viszeroefferente) Fasern:** Sie versorgen die glatte Gefäß- und Eingeweidemuskulatur, das Herz und die Drüsen mit parasymphatischen oder sympathischen Impulsen. Sie werden **als einzige Fasern** peripherer Nerven außerhalb des ZNS noch einmal synaptisch von einem ersten auf ein zweites Neuron umgeschaltet und sind grundsätzlich *nicht* willkürlich steuerbar.
5. **Speziell-viszeromotorische (= speziell-viszeroefferente) Fasern:** Sie kommen nur bei Hirnnerven vor und waren phylogenetisch ursprünglich viszeromotorisch im o. g. Sinn. Sie innervieren die **Kiemenbogenmuskulatur** (Begriff aus der Embryologie, in erster Linie für Gesichts-, Kau-, Kehlkopf-, Schlund- und Teile der Halsmuskulatur). Beim Menschen entsprechen diese Fasern jedoch *funktionell* somatomotorischen Fasern (siehe 1.), da die innervierte Muskulatur quer gestreift ist und fast ausschließlich willkürlich gesteuert wird.
6. **Allgemein-viszerosensible (= allgemein-viszeroefferente) Fasern:** Sie leiten Informationen aus den Eingeweiden und Blutgefäßen (z. B. Blutdruck oder O₂-Gehalt des Blutes) zum ZNS. Diese Impulse gelangen von wenigen Ausnahmen abgesehen nicht zum Bewusstsein.
7. **Speziell-viszerosensible (= speziell-viszeroefferente) Fasern:** Sie vermitteln die Sinnesimpulse aus der Riechschleimhaut und aus den Geschmacksknospen der Zunge. Gemeinsam mit den speziell-somatosensiblen Fasern (Auge, Ohr) werden sie manchmal auch als **sensorische Fasern** bezeichnet.

MERKE

Der Begriff „sensorisch“ wird nicht einheitlich verwendet und häufig auch mit „sensibel“ gleichgesetzt. Manchmal wird er aber nur im Sinne von sehen, hören, schmecken und riechen verwendet.

Den **autonomen (vegetativen, viszeralen)** Teil des peripheren Nervensystems (PNS) werden wir systematisch in > Kap. 12 besprechen. Im **somatischen** Anteil des PNS besteht der efferente (motorische) Anteil aus dem Axon jeweils **eines** Neurons (nicht zweier hintereinander geschalteter Neurone wie im autonomen Nervensystem), dessen Perikaryon bei Spinalnerven im Vorderhorn des Rückenmarks und bei Hirnnerven im Hirnstamm lokalisiert ist. Auch der **afferente**

(**sensible**) Anteil besteht nur aus jeweils einem Neuron, dessen Perikaryon aber nicht direkt im Rückenmark oder Hirnstamm liegt, sondern in einem kurz vor dem ZNS lokalisierten **Ganglion** (s. u., > Kap. 2.1.3).

Periphere Nerven enthalten selten nur *eine* der oben unter 1. bis 7. aufgeführten Leitungsqualitäten. Meist führen sie gleichzeitig *somatomotorische* und *somatosensible* oder *viszeromotorische* und *viszerosensible* Fasern. Es existieren aber auch Nerven mit nur einer Leitungsqualität, sodass man **rein motorische, rein sensible** oder **gemischte Nerven** unterscheidet.

Ein motorischer Nerv innerviert häufig *mehrere* Muskeln, die zudem oft ganz unterschiedliche Funktionen haben können. Da ein Nerv aber aus Axonen von vielen tausend Nervenzellen besteht, die vom ZNS aus alle selektiv angesteuert werden können, ist fast nie der ganze periphere Nerv aktiv, sondern nur bestimmte Axone, die wiederum bestimmte Muskelgruppen innervieren und aktivieren.

Bezüglich der sensiblen Versorgung der Haut ist jedem peripheren Nerv ein bestimmtes Areal zugeordnet, das er innerviert (**Maximalgebiet**). Am Rande dieser Areale überdeckt sich das Versorgungsgebiet des einen Nerven immer mit dem Versorgungsgebiet eines anderen benachbarten Nerven, sodass in diesen Regionen eine gewisse „Doppel-“Innervation besteht. Das Areal, das ein Nerv gänzlich allein innerviert, nennt man **Autonomgebiet** des Nerven.

KLINIK

Bei Schädigung eines peripheren Nerven kommt es zu einem **kompletten Sensibilitätsausfall (Anästhesie)** nur im Autonomgebiet. Dagegen liegt am Rande des jeweiligen Maximalgebiets, wo eine Doppelinnervation mit dem benachbarten Nerv besteht, lediglich eine **Sensibilitätsabschwächung (Hypästhesie)** vor.

Grundsätzlich unterscheidet man **Spinalnerven**, die ihren Ausgang vom Rückenmark nehmen, von **Hirnnerven**, die ihren Ausgang vom Gehirn nehmen. Das motorische und sensible Versorgungsgebiet der Spinalnerven umfasst den Rumpf, die Extremitäten und einen Teil des Halses. Das Versorgungsgebiet der Hirnnerven ist der Kopf- und Halsbereich. Nur der bis in den Bauchraum hineinreichende viszerale Anteil des N. vagus (X. Hirnnerv) bildet dabei eine Ausnahme.

2.1.2 Struktur des peripheren Nerven

Mehrere Axone und/oder Dendriten einschließlich ihrer Markscheiden bilden jeweils die **Nervenfasern** eines peripheren Nerven. Das sie umgebende Bindegewebe enthält die blutversorgenden Gefäße, ordnet die Nervenfasern zu Bündeln und unterteilt so den Nerv in mehrere Kompartimente. So kommt die charakteristische Querschnittsstruktur des Nerven im histologischen Bild zustande (> Abb. 2.1). Der Zytoplasmasaum der Schwann-Zelle, der nicht in die Membranwicklungen der Ummarkung eingeht (also die äußerste Schicht der Markscheide, die auch den Zellkern enthält), wird als **Schwann-Scheide** oder **Neurolemm** bezeichnet (> Abb. 1.6a, 6). Gemeinsam mit

der außen anliegenden Basalmembran bildet das Neurolemm die **Endoneuralscheide** (> Abb. 2.1, 3), die lichtmikroskopisch sichtbar die Axone (> Abb. 2.1, 1) umgibt. Mehrere Axone werden von retikulärem Bindegewebe, dem **Endoneurium**, als angedeutete Bündel voneinander getrennt (> Abb. 2.1, 4). Von diesen Bündeln werden wiederum einige durch das bindegewebige **Perineurium** (> Abb. 2.1, 5) zu größeren, runden und gut abgrenzbaren Faszikeln zusammengefasst (> Abb. 2.1, 6). Eine unterschiedlich große Anzahl solcher Faszikel wird nun durch das **Epineurium** (> Abb. 2.1, 7) zum gesamten peripheren Nerv zusammengefasst und im umgebenden Gewebe fixiert. Das Epineurium steht proximal mit der harten Hirn- bzw. Rückenmarkshaut (**Dura mater**) in Verbindung.

Was aber ist der Sinn dieser aufwändigen Bindegewebsverschalung peripherer Nerven? Er besteht darin

- elastische Beanspruchbarkeit (durch einen hohen Gehalt des Bindegewebes an elastischen Fasern) zu gewährleisten,
- generellen Schutz gegen potenzielle Druckschädigungen von außen zu bieten,
- Einbettungsstruktur für versorgende Gefäße zu sein, die die Schwann-Zellen ernähren (weniger die Nervenfasern, deren Versorgung mit Nährstoffen vom Perikaryon aus erfolgt).

2.1.3 Periphere Ganglien

Anders als das zentrale besteht das periphere Nervensystem aus nur wenigen Perikaryen und überwiegend aus axonalen und dendritischen *Fortsätzen* von Neuronen, die sich zu peripheren Nerven bündeln. Die einzigen *Perikaryen*, die man im peripheren Nervensystem findet, liegen in den

- **Ganglien.**

Ein Ganglion ist eine **Ansammlung von Perikaryen** von Nervenzellen. In der Regel wird der Begriff heute nur für das periphere Nervensystem verwendet. In Bezug auf das Zentralnervensystem findet er sich bei den „Basalganglien“, einem übergeordneten Begriff für eine Gruppe von Nervenkernen im Gehirn > Kap. 9.

MERKE

Man darf den Begriff *Ganglion* nicht mit dem Begriff *Ganglienzelle* verwechseln, einem anderen Ausdruck für Nervenzelle oder Neuron.

Im Fall der Spinalnerven sind das die etwa linsengroßen, entlang der Wirbelsäule in den Intervertebrallöchern liegenden **Spinalganglien**, im Fall der Hirnnerven die an der Schädelbasis liegenden **Hirnnervenganglien**. Hiervon müssen die **viszeromotorischen** (= **autonomen**) **Ganglien** unterschieden werden, die als Schaltzentren des autonomen Nervensystems in > Kap. 12.2 besprochen werden. Im Gegensatz zu den multipolaren Neuronen in den viszeromotorischen Ganglien sind die afferenten Neurone, deren Perikaryen sich in den sensiblen Ganglien befinden, **pseudounipolar** (Ausnahme: Ganglion des VIII. Hirnnervs → fast ausschließlich bipolare Neurone).

Histologie der Ganglien

In den sensiblen Ganglien findet man nur die Perikaryen *pseudounipolarer Neurone* (einzige Ausnahme: VIII. Hirnnerv, s. o.). Die Neurone der Spinalganglien und sensiblen Hirnnervenganglien sind glutamaterg. Ihre Perikaryen werden von peripheren Gliazellen umhüllt, die wie die Schwann-Zellen aus der Neuralleiste abstammen und hier

Abb. 2.1 Peripherer Nerv im Querschnitt.

1 Nervenfasern (Axone, Dendriten), **2** Markscheiden (stellen sich hier rosa bis weiß dar), **3** Endoneuralscheide (trennt einzelne ummarkte Nervenfasern voneinander), **4** Endoneurium (fasst Gruppen von Nervenfasern zu kleineren Bündeln zusammen), **5** Perineurium (fasst gut abgrenzbar **6** Gruppen von kleineren Nervenfaserbündeln zusammen), **7** Epineurium (fasst alle Nervenfaserbündel zu einem peripheren Nerv zusammen), **8** Arterie [T873, L126]

Abb. 2.2 Mikroskopische Anatomie eines Spinalganglions.

1 Perikaryon einer pseudounipolaren Nervenzelle, 2 Mantelzellen, 3 Zellkern der Nervenzelle mit Nucleolus. [R170–3, M375]

aufgrund ihrer Anordnung als **Mantel-, Kapsel- oder Satellitenzellen** bezeichnet werden (> Abb. 2.2).

2.2 Spinalnerven (Nervi spinales)

Man unterscheidet nach dem Austritt aus dem entsprechenden Rückenmarksabschnitt folgende Gruppen von Spinalnerven (Rückenmarksnerven):

- **zervikale** (auf beiden Seiten jeweils 8: C1–C8)
- **thorakale** (auf beiden Seiten jeweils 12: Th1–Th12)
- **lumbale** (auf beiden Seiten jeweils 5: L1–L5)
- **sakrale** (auf beiden Seiten jeweils 5: S1–S5).

Die kleinen **Kokzygealnerven**, die sich kaudal an die Sakralnerven anschließen, spielen funktionell eine geringe Rolle und werden v. a. der Vollständigkeit halber erwähnt.

Die Spinalnerven haben gegenüber den Hirnnerven einige Besonderheiten, auf die wir vor der Besprechung der einzelnen Nerven im Folgenden eingehen wollen.

2.2.1 Segmentale und periphere Innervation

Die Spinalnerven treten segmental getrennt durch das jeweilige Foramen intervertebrale aus dem Spinalkanal aus (also entspricht jeder Spinalnerv einem Rückenmarksabschnitt = einem Segment). Sie teilen sich unmittelbar danach in einen dorsalen und einen ventralen Ast (> Kap. 2.2.2).

Im **Bereich des Rumpfs** ziehen diese Nerven in weiterhin segmental getrennten Nervenbündeln in die Peripherie, wo sie sensibel und motorisch z. B. als Nn. intercostales die Brust- und Bauchwand versorgen. Man kann also einem bestimmten Teil der Rumpfwand einen bestimmten versorgenden Nerv zuordnen, der auch genau einem Rückenmarkssegment entspricht (**segmentale** oder **radikuläre**

Innervation¹). Im somatosensiblen Bereich nennt man diese segmentalen Regionen **Dermatome**² (> Abb. 2.3). Äquivalent hierzu nennt man die von einem Spinalnervensegment versorgten Muskelbereiche **Myotome**.

Im **Bereich der Extremitäten** ist das anders. Zwar findet man auch hier eine **segmentale Innervation** (> Abb. 2.3). Hier entspricht aber dem sensiblen Versorgungsgebiet eines peripheren Nervs eine Fläche, die *mehrere* (oder Teile von mehreren) Rückenmarkssegmente(n) einnimmt. Das kommt dadurch zustande, dass im Bereich der extremitätenversorgenden Rückenmarkssegmente (Zervikal-, Lumbal- und Sakralmark) die vorderen Äste (Rr. anteriores, s. u.) der Spinalnerven nach ihrem Austritt aus dem Wirbelkanal sog. **Plexus** (= Geflechte) bilden. In diese Plexus treten die segmental getrennten Spinalnerven ein, durchflechten sich, tauschen Fasern aus und treten als **gemischt-segmentale** periphere Extremitätennerven wieder aus (> Abb. 2.4). Häufig gehen dabei mehr periphere Nerven aus dem Plexus hervor, als Spinalnerven eingetreten sind. Die peripheren Nerven haben eigene Versorgungsgebiete, die nicht mit den Grenzen der segmentalen Innervation identisch sind. Dies bezeichnet man im Vergleich zur segmentalen Innervation als **periphere Innervation**. Sehr wichtig ist, dass die Fasern dieser gemischten Nerven in den Extremitäten wiederum in segmental geordneter Weise enden, sodass man auch dort eine Dermatomeinteilung vorfindet (> Abb. 2.3). Das heißt, wenn ein Nerv z. B. Teile aus den Segmenten L1–L4 mitführt, enden die Fasern aus L2 in dem zugehörigen Dermatome des Segments L2 am Oberschenkel. Die Fasern aus L3 enden dann darunter im entsprechenden Dermatome für L3, die aus L4 wiederum darunter usw. Somit enden diese Fasern zwar segmental getrennt, decken aber von den segmentalen Dermatomen nur den Bereich ab, der dem Versorgungsgebiet des betreffenden peripheren Nervs entspricht (> Abb. 2.5). Die Fasern des benachbarten peripheren Nervs, der ebenfalls Anteile aus den Segmenten L2–L4 führt, enden dann in den Teilen der Dermatome L2–L4, die an das Versorgungsgebiet des erstgenannten Nervs angrenzen und seinem eigenen Innervationsgebiet entsprechen. So werden also die segmentalen Dermatome im Extremitätenbereich durch die segmentale Endigung der Fasern mehrerer Nerven gebildet. Hier liegt also **periphere und segmentale Innervation** vor, nur sind beide nicht wie im Rumpfwandbereich identisch, sondern in ihren Grenzen unterschiedlich.

Wie oben bereits generell für periphere Nerven angedeutet, sind die Grenzen der segmentalen Innervation dadurch unscharf, dass die Nervenendigungen eines Segments noch in den Dermatombereich des benachbarten Segments hineinreichen, sodass sich die einzelnen Dermatome „dachziegelartig“ überlappen (**Doppelinnervation**). Deshalb bleibt beim Ausfall eines einzelnen Segments oft eine Restempfindlichkeit im betroffenen Dermatome erhalten.

Das Prinzip der segmental geordneten Endigung peripherer Nervenfasern gilt gleichermaßen für den sensiblen und für den motorischen Anteil des peripheren Nervensystems. So hat auch die **Innervation**

¹ radix (lat.) = Wurzel, von Spinalnervenzwurzel

² derma (gr.) = Haut; tome (gr.) = Abschnitt

Abb. 2.3 Segmentale sensible Innervation (Dermatome).

Jedem der durch Linien voneinander getrennten Hautareale lässt sich ein Rückenmarkssegment zuordnen, das mit seinen sensiblen Fasern dieses Dermatome innerviert. Zu beachten ist, dass sich die Dermatome zweier benachbarter Segmente an den Randzonen überlappen können, sodass bei Schädigung eines Rückenmarkssegments oder eines Spinalnervs im betroffenen Dermatome eine (wenn eingeschränkte) Restsensibilität erhalten bleiben kann. Beachte, dass zur segmentalen Innervation in der Literatur etwas unterschiedliche Darstellungen existieren. Diese Abbildung gibt, aus didaktischen Gründen leicht vereinfacht, den aktuellen Stand des Wissens wieder. [T873, L275]

der Skelettmuskulatur ein segmental geordnetes Muster. So können einem Muskel bestimmte, ihn versorgende Rückenmarkssegmente zugeordnet werden (z. B. L1–L3 für den M. iliopsoas), wobei diese Rückenmarkssegmente natürlich gleichzeitig auch andere Muskeln innervieren können. Manche Muskeln werden ausschließlich oder wenigstens überwiegend aus einem Segment versorgt, wodurch sie zum „**Kennmuskel**“ dieses Segments werden (z. B. M. extensor hallucis longus für das Segment L5). Das ist in der Klinik zur Erkennung und Einordnung einer Schädigung einzelner Rückenmarkssegmente oder einzelner Spinalnervnurzeln diagnostisch von großer Bedeu-

tung. Die wichtigsten Kennmuskeln sind mit den ihnen zugeordneten Segmenten in > Tab. 2.1 aufgeführt.

KLINIK

Die Differenzierung von peripherer und segmentaler Innervation ist klinisch hochrelevant. So kann man anhand der **Ausfallerscheinungen** unterscheiden, ob eine **Schädigung der spinalen Wurzel** in unmittelbarer Rückenmarksnähe (also proximal des Eintritts in den Plexus) oder eine **Schädigung des peripheren Nervs** vorliegt. Vergleichen

Abb. 2.4 Prinzip der Plexusbildung.

Spinalnerven treten segmental getrennt in einen Plexus ein, tauschen Fasern untereinander aus und verlassen ihn als gemischt-segmentale **periphere Nerven**. Die Fasern dieser gemischt-segmentalen Nerven enden in der Peripherie wiederum segmental getrennt. [S010-2-16]

Sie hierzu > Abb. 2.5. Wenn eine Sensibilitätsstörung im Bereich des dunkelblauen Areals L4 auftritt und sich auf das angrenzende gestrichelt abgegrenzte Areal L4 ausdehnt, die mittel- und hellblauen Areale aber unbeeinträchtigt sind, entspricht das einem Ausfall des Segments L4, da sich die Empfindungsstörung über die Grenzen des Innervationsgebiets des in Frage kommenden peripheren Nerven (hier: N. femoralis) hinaus erstreckt und andere Teile (L2 und L3) dieses Nerven offensichtlich nicht beeinträchtigt sind. Liegt hingegen ein Sensibilitätsausfall nur im in > Abb. 2.5 dunkel-, mittel- und hellblau hinterlegten Bereich vor, entspricht das dem Ausfall des Versorgungsgebiets des N. femoralis und nicht der segmental getrennten Spinalnervenwurzeln vor der Plexusbildung, weil die Teile aus den Dermatomen L2–L4, die nicht vom N. femoralis versorgt werden, unbeeinträchtigt sind. In der klinischen Praxis ist es also sehr wichtig, die Innervationsgebiete der einzelnen peripheren Nerven ebenso wie die segmentale Anordnung der Dermatome zu kennen.

KLINIK

Gürtelrose

Varizella-Zoster-Viren, die Windpocken (**Varizellen**) verursachen, persistieren nach Abklingen der Erkrankung lebenslang in den sensiblen Spinal- oder Hirnnervenganglien. In besonderen Situationen (Immunschwäche, schwere Begleiterkrankung, Stress) können sie selbst Jahrzehnte nach der Windpockenerkrankung von dort aus wieder über die sensiblen Nerven in die Haut „wandern“ und im entsprechenden Dermatom einen sehr schmerzhaften bläschenartigen Hautbefall verursachen, der als **Gürtelrose (Herpes Zoster)** bezeichnet wird. Weil

diese späte Exazerbation der Erkrankung meist nur von *einem* Spinalganglion ausgeht, ist der Hautbefall auf ein Segment bzw. ein Dermatom begrenzt, entsprechend den Grenzen in > Abb. 2.3. Ähnliches ist im Bereich der Gesichtsinervation, ausgehend von sensiblen Hirnnervenganglien, möglich (> Kap. 2.3.6).

Es gibt vier Plexus, die im Bereich der Zervikal-, Lumbal- und Sakralwirbelsäule gebildet werden:

- **Plexus cervicalis**
- **Plexus brachialis**
- **Plexus lumbalis**
- **Plexus sacralis.**

Dabei versorgen die peripheren Nerven, die aus dem Plexus cervicalis hervorgehen, den Halsbereich, diejenigen aus dem Plexus brachialis den Schultergürtel und die obere Extremität. Die Nerven aus dem lumbalen und sakralen Plexus versorgen den Beckengürtel und die untere Extremität. Sie werden häufig als **Plexus lumbosacralis** zusammengefasst.

2.2.2 Rami anteriores und Rami posteriores der Spinalnerven

Bündel der motorischen Vorder- und sensiblen Hinterwurzeln des Rückenmarks vereinigen sich zum gemeinsamen Durchtritt durch das Foramen intervertebrale und bilden damit den **Spinalnerv** des

Abb. 2.5 Getrennt segmentale Endigung der sensiblen Fasern eines an sich gemischt-segmentalen Nervs.

Hier am Beispiel sensibler Äste des N. femoralis. Beachte, dass die sensiblen Fasern des Nervs zwar segmental getrennt enden (blaue Areale), dabei aber nur Teile der Dermatome L2–L4 abdecken. Die restlichen Teile der Dermatome werden von den ebenfalls getrennt segmental endenden sensiblen Fasern anderer peripherer Nerven abgedeckt. [T873, L106]

Tab. 2.1 Die wichtigsten Kennmuskeln mit den ihnen zugeordneten Rückenmarkssegmenten

Kennmuskel	Segment(e)
M. deltoideus	C5
M. biceps brachii	(C5–)C6
M. brachioradialis	(C5–)C6
M. triceps brachii	C7
M. pronator teres	C7
Kleinfingerballenmuskeln	C8
Mm. interossei palmares	C8
Mm. vastus medialis und lateralis (M. quadriceps femoris)	(L3–)L4
M. tibialis anterior	L4
M. extensor hallucis longus	L5
M. tibialis posterior	L5
M. triceps surae	S1(–)S2

zugehörigen Rückenmarkssegments. Kurz nach Verlassen des Wirbelkanals gibt er einen **R. meningeus** ab, der durch das Foramen intervertebrale wieder in den Wirbelkanal eintritt und die Rückenmarkshäute, das Periost des Wirbelkanals sowie die Disci intervertebrales sensibel im Bereich des entsprechenden Segments versorgt. Danach teilt sich der Spinalnerv in einen vorderen Ast, **R. anterior**, und einen hinteren Ast, **R. posterior**.

Die entsprechenden Plexusbildungen und peripheren Nerven werden in den folgenden Kapiteln besprochen.

MERKE

Nur der **R. anterior** beteiligt sich an der Bildung der o. g. Plexus und versorgt damit die Extremitäten und den Hals sowie (ohne vorherige Plexusbildung) mit den Interkostalnerven die lateroventrale Rumpfwand.

Der **R. posterior** hingegen beteiligt sich *nicht an den o. g. Plexus* und verzweigt sich erneut in einen **medialen** und **lateralen Ast**. Beide innervieren motorisch die autochthone Rückenmuskulatur. Entsprechend der Innervation durch die medialen oder lateralen Äste der Rr. posteriores wird die autochthone Rückenmuskulatur in einen medialen und einen lateralen Trakt unterteilt. Sensibel versorgen die Rr. posteriores in segmentaler Anordnung (da sie vorher keinen Plexus durchlaufen) die mediale Rücken-, Nacken- und Hinterkopfhaut (> Abb. 2.6a).

Der R. posterior aus C2 bildet im Halsbereich den großen **N. occipitalis major**, der das Hinterhaupt sensibel versorgt. Der R. posterior aus C1 (**N. suboccipitalis**) dagegen ist rein motorisch. Im lumbalen und sakralen Bereich bilden die Rr. posteriores die becken- und gesäßversorgenden **Nn. clunium superiores** und **medii**, während die **Nn. clunium inferiores** von anterioren Ästen der Spinalnerven gebildet werden (Äste des N. cutaneus femoris posterior).

2.2.3 Rumpfwandinnervation, Nn. intercostales

Die anterioren Äste der **thorakalen** Spinalnerven beteiligen sich als einzige nicht an einer Plexusbildung (außer Th1, der zu gleichen Teilen am Plexus brachialis und am 1. Interkostalnerv beteiligt ist) und ziehen segmental getrennt in die Peripherie. Sie versorgen sensibel und motorisch die Rumpfwand und bilden dabei die 12 zwischen den Rippen verlaufenden **Nn. intercostales** (> Abb. 2.6b). Zunächst verlaufen diese nach Verlassen des Wirbelkanals direkt an der Innenseite der Thoraxwand. Dann ziehen sie zwischen den Mm. intercostales externi und interni, z. T. auch *innerhalb* der Interni, dem Verlauf der Rippen folgend nach vorn. Sie werden dabei von den **Aa.** und **Vv. intercostales** begleitet.

MERKE

Alle drei Leitungsbahnen (von oben nach unten: Vene, Arterie, Nerv; „OVAN“) sind somit *am Unterrand* der zugehörigen Rippe zu finden (> Abb. 2.6b, 7–9).

Abb. 2.6 Rr. anteriores und Rr. posteriores der Spinalnerven.
a Sensible Innervation durch die Rr. posteriores (blaue Fläche).

b Verlauf der Interkostalnerven.

1 Spinalnerv Th2, 2 R. posterior (gabelt sich nach dorsal noch einmal in einen medialen und lateralen Ast auf), 3 R. anterior des Spinalnervs Th2 (= 2. Interkostalnerv), 4 N. intercostobrachialis (Äste des zweiten bzw. dritten Interkostalnervs), 5 R. cutaneus lateralis (hier: des vierten Interkostalnervs) mit Aufteilung in R. posterior und R. anterior, 6 R. cutaneus anterior mit Aufteilung in R. medialis und R. lateralis, 7 V. intercostalis, 8 A. intercostalis, 9 N. intercostalis 3 (= 3. Interkostalnerv). Beachte, dass die Interkostalnerven keinen Plexus durchlaufen und deshalb ihre peripheren Innervationsgebiete der segmentalen Innervation entsprechen. [T873, L106]

KLINIK

Diese topografischen Verhältnisse spielen eine große Rolle bei der **Pleura-punktion**. Sie wird durchgeführt, um mit einer Nadel ggf. im Pleuraspalt vorhandene Flüssigkeit (**Pleuraerguss**) oder Luft (**Pneumothorax**) abzusaugen. Dabei sticht man *am Oberrand* und niemals am Unterrand einer kaudalen Rippe ein, um so auf jeden Fall eine Verletzung der beschriebenen Leitungsbahnen zu vermeiden.

Die Interkostalnerven Th1–Th6 und Th7–Th12 unterscheiden sich in Verlauf und Innervation wie folgt:

- Die **Nn. intercostales Th1–Th6** innervieren **motorisch** die Mm. intercostales sowie die Mm. serrati posteriores superiores und inferiores und enden im Bereich des Sternums. **Sensibel** versorgen sie wie alle Interkostalnerven das ihnen zugehörige jeweilige Dermatome Th1–Th6.
- Die **Nn. intercostales Th7–Th12**, deren Zwischenrippenraum nach vorne hin nicht mehr am Sternum und damit in der Medianebene endet, folgen ebenfalls dem Verlauf der Rippen. Sie setzen aber ihren Weg nach dem Rippenende fort, indem sie nach ventral abwärts ziehen und vorne im Bereich der

Linea alba enden. Sie versorgen **motorisch** die entsprechende Interkostalmuskulatur Th7–Th12 und, nachdem sie den Interkostalraum verlassen haben, die großen ventralen Bauchmuskeln: Mm. obliquus abdominis externus und internus, M. transversus abdominis und M. rectus abdominis. **Sensibel** innervieren sie die ihren Dermatomen entsprechenden Hautareale Th7–Th12 (> Abb. 2.3).

Alle Interkostalnerven geben etwa im Bereich der vorderen Axillarlinie einen **R. cutaneus lateralis** und im Bereich der Parasternallinie einen **R. cutaneus anterior** ab, die sich jeweils wieder in einen medialen und einen lateralen Ast (bzw. posterioren und anterioren bei R. cutaneus lateralis) aufteilen (> Abb. 2.6b, 5 und 6). Mit diesen Ästen wird dann das entsprechende Hautareal sowie das darunter liegende Pleura- bzw. Peritonealgebiet **sensibel** versorgt.

Besonderheiten einzelner Interkostalnerven sind:

- Der **1. Interkostalnerv** beteiligt sich als einziger der thorakalen Spinalnerven am **Plexus brachialis**, versorgt aber dennoch mit einem kleinen Ast den ersten Interkostalraum.
- Der **12. Interkostalnerv** verläuft unterhalb der letzten Rippe und wird deshalb auch **N. subcostalis** genannt.

- Der **2.** und oft auch der **3. Interkostalnerv** geben einen sensiblen Kollateralast zur oberen Extremität ab, der von der Achselhöhle aus zum Arm läuft und am medialen Oberarm mit dem **N. cutaneus brachii medialis** aus dem Plexus brachialis anastomosiert. Dieser Kollateralast wird als **N. intercostobrachialis** bezeichnet (➤ Abb. 2.6b, 4).

KLINIK

Aufgrund seines Verlaufs in der Achselhöhle hat der rein sensible **N. intercostobrachialis** diagnostische Bedeutung. Beim **Mammakarzinom** (Brustkrebs) können **Lymphknotenmetastasen** in der Achselhöhle zu einer Kompression und damit Reizung dieses Nervs führen. Das äußert sich in einem schmerzhaften Ziehen an der medialen Oberarmseite. Bei solchen Symptomen – insbesondere bei Mammakarzinom in der Krankengeschichte – muss deshalb immer an eine axilläre Metastasierung gedacht werden.

2.2.4 Plexus cervicalis und zervikale Nerven

Nachdem die Rr. anteriores der Spinalnerven **C1–C4** motorische Äste zu den tiefen Halsmuskeln abgegeben haben, bilden sie den **Plexus cervicalis** (➤ Abb. 2.7a). Er versorgt **motorisch** die infrahyale Muskulatur und das Zwerchfell sowie **sensibel** die Haut des Halses mit angrenzenden Regionen (➤ Abb. 2.7b).

Der Plexus liegt seitlich der Halswirbelsäule in der Tiefe unter dem M. sternocleidomastoideus, wo er zwischen den Mm. scaleni und dem M. levator scapulae in das seitliche Halsdreieck eintritt und eine „Schlaufe“ (**Ansa cervicalis profunda**) bildet.

Die **Ansa cervicalis profunda** bildet sich durch den Zusammenschluss einer **Radix superior** (➤ Abb. 2.7a, 2), die aus den Wurzeln von C1 und (Teilen von) C2 besteht und sich in ihrem Verlauf vorübergehend dem N. hypoglossus (XII. Hirnnerv) anlagert, sowie einer **Radix inferior** (➤ Abb. 2.7a, 3), die aus Wurzelanteilen von C2 und C3 gebildet wird. Von dieser Ansa cervicalis gehen die Äste zur Versorgung der unteren Zungenbeinmuskulatur ab (M. omohyoideus, M. sternothyroideus, M. thyrohyoideus und M. sternohyoideus; ➤ Abb. 2.7a, 4). Eine weitere „Schlaufe“ (**Ansa cervicalis superficialis**) bildet einer der Hautäste des Plexus cervicalis (**N. transversus colli**, s.u.) in Form einer Anastomose mit dem platysmaversorgenden Ast des N. facialis (**R. colli n. facialis**).

Motorische Innervation

Die motorischen Nerven des Plexus cervicalis gehen als feine Äste für die infrahyale Muskulatur aus der Ansa cervicalis profunda hervor (s.o.).

Sensible Innervation

Nicht aus der Ansa cervicalis profunda, sondern aus einem gesonderten Zusammenschluss einzelner Äste aus **C1–C4** gehen die **sensiblen Nerven** des Plexus cervicalis hervor:

- **N. occipitalis minor** (C2, C3)
- **N. transversus colli** (C2, C3)
- **N. auricularis magnus** (C2, C3)
- **Nn. supraclaviculares** (C3, C4).

Sie treten meist an einer gemeinsamen Stelle, dem **Punctum nervosum** (oft auch nicht ganz korrekt als „Erb-Punkt“ bezeichnet) im Bereich des mittleren Drittels des M. sternocleidomastoideus an dessen Hinterrand an die Oberfläche und verzweigen sich dann subkutan (➤ Abb. 2.7b). Dabei versorgen sie die folgenden Hautbereiche:

- **N. auricularis magnus** (➤ Abb. 2.7b, 1): das Areal vor und knapp hinter dem Ohr
- **N. occipitalis minor** (➤ Abb. 2.7b, 2): den an das Areal des N. auricularis magnus angrenzenden Bereich nach dorsal bis an die Grenze des Innervationsgebiets des N. occipitalis major, der aus den Rr. posteriores der obersten Spinalnerven stammt
- **N. transversus colli** (➤ Abb. 2.7b, 3): den Bereich des lateralen und ventralen Halses
- **Nn. supraclaviculares** (➤ Abb. 2.7b, 4): die Schulter mit Schlüsselbeingrube und oberstem Brustbereich.

N. phrenicus

Ein besonders wichtiger und großer Nerv, der sich aus den Wurzeln **C3** und **C4** (geringenteils auch **C5**) bildet, ist der

- **N. phrenicus**.

MERKE

„Three, four, and five [= C3, C4, C5] keep the diaphragm alive.“

Er versorgt **motorisch** und **sensibel** das Zwerchfell¹ und innerviert mit einigen sensiblen Fasern das angrenzende Pleura- bzw. Peritonealgewebe und das Perikard. Sein **Verlauf** ist in ➤ Abb. 2.7c dargestellt. Er zieht am Hals nahe dem **M. scalenus anterior** nach unten, tritt vor der A. subclavia und hinter der V. subclavia in den Thoraxraum ein und läuft dann im vorderen Bereich des Mediastinum *zwischen Pleura und Perikard* nach unten (klinisch wichtig!), um dabei beide sensibel zu innervieren und schließlich mit mehreren Ästen motorisch das Zwerchfell zu versorgen. Mit sensiblen Endästen (**Rr. phrenicoabdominales**) tritt er im Bereich der Herzspitze (links) bzw. des Foramen venae cavae (rechts) durch das Zwerchfell. Diese Äste innervieren das Zwerchfell sowie das viszerale und parietale Peritoneum der angrenzenden Oberbauchorgane sensibel. Der N. phrenicus ist als der einzige Nerv, der motorisch das Zwerchfell (kräftigster Atemmuskel!) versorgt, sehr wichtig für die Atmung.

KLINIK

Der N. phrenicus kann in seinem Verlauf leicht bei Halsverletzungen und durch seine enge topografische Beziehung zu Perikard und Pleura sowohl bei Herzbeutel- als auch bei Rippenfellentzündungen (**Perikarditis** bzw. **Pleuritis**) oder bei Herzoperationen geschädigt werden. Bei einem Ausfall des N. phrenicus resultiert auf der entsprechenden Seite ein im Röntgenbild sichtbarer Zwerchfellhochstand (klinisches Beispiel in ➤ Abb. 2.7d), der v.a. im Liegen oder bei körperlicher Belastung Atemnot verursachen kann. Eine *Reizung* des N. phrenicus löst rhythmische, rasche Kontraktionen des Zwerchfells aus: den Schluckauf (**Singultus**).

¹ phren (gr.) = Zwerchfell

Abb. 2.7 Plexus cervicalis.

a Struktur und Verlauf des Plexus cervicalis.

1 N. hypoglossus (XII. Hirnnerv, nicht Teil des Plexus cervicalis), dem sich intermediär die **2** Radix superior der Ansa cervicalis profunda anlagert. **3** Radix inferior der Ansa cervicalis profunda. Von der Ansa gehen **4** die Äste zur infrahyalen Muskulatur ab. **5** N. phrenicus, **6** sensible Äste zum Punctum nervosum. [T873, L106]

b Nerven des Punctum nervosum und ihr sensibles Versorgungsgebiet

(blaue Fläche). Beachte den gemeinsamen Austritt der Nerven im Punctum nervosum am Hinterrand des M. sternocleidomastoideus (etwa mittleres Drittel). **1** N. auricularis magnus, **2** N. occipitalis minor, **3** N. transversus colli, **4** Nn. supraclaviculares. [T873, L106]

c Verlauf des N. phrenicus.

1 N. phrenicus, **2** M. scalenus anterior, **3** A. subclavia, **4** V. subclavia, **5** Verlauf des Nervs zwischen Pleura und Perikard mit Abgabe sensibler Äste für beide, **6** motorische Äste zum Zwerchfell, **7** sensible Endäste für die Oberbauchorgane. [T873, L106]

d Einseitiger Zwerchfellhochstand bei N. phrenicus-Schädigung aufgrund einer Perikarditis (rechtes Röntgenbild). Links zum Vergleich ein normales Röntgenbild. **X** bezeichnet jeweils die Zwerchfellkuppel, die auf der Seite der Schädigung im rechten Röntgenbild infolge der Zwerchfelllähmung deutlich angehoben ist. (Bild mit freundlicher Genehmigung von Prof. Dr. T. Kröncke, Augsburg) [T886]

Abb. 2.7 (Forts.)

Teile der Wurzeln C1–C4 ziehen direkt zu den tiefen Halsmuskeln (M. longus capitis, M. longus colli, M. rectus capitis anterior anterior, M. rectus capitis lateralis sowie Mm. scaleni), ohne sich an der Plexusbildung zu beteiligen. Weiterhin können aus dem Plexus cervicalis Äste zu den ansonsten vom N. accessorius versorgten M. sternocleidomastoideus und M. trapezius ziehen.

Bedeutung der zervikalen Spinalnervenwurzeln für die Atmung

Ein großer Teil der funktionell besonders wichtigen Atemmuskeln (Zwerchfell und z. T. Mm. scaleni) wird aus den oberen vier bis fünf Zervikalsegmenten versorgt. Das ist klinisch sehr wichtig. Es bedeutet, dass Rückenmarksschädigungen *unterhalb des Segments C4* zwar Querschnittslähmungen verursachen, die unter Umständen alle vier Extremitäten betreffen (= sog. **hohe Querschnittslähmung, Tetraplegie**), die Atmung aber weitgehend unbeeinträchtigt lassen; die Funktion der möglicherweise ausgefallenen Mm. intercostales wird dann von den anderen Atemmuskeln, speziell dem Zwerchfell, übernommen. Schädigungen *oberhalb des Segments C4* können jedoch die Zuleitung der Impulse aus dem Atemzentrum im Hirnstamm zu den Rückenmarkssegmenten C1–C4 unterbrechen, auch wenn diese selbst intakt sind, sodass ein Überleben dieser Schädigung nicht bzw. nur mit künstlicher Beatmung möglich ist. Mehr zu Querschnittslähmungen auf S. 103.

2.2.5 Plexus brachialis

Der Plexus brachialis schließt sich nach kaudal unmittelbar dem Plexus cervicalis an und wird im Wesentlichen aus den anterioren Rami der Wurzeln C5–C8 sowie Th1 gebildet (sehr wenige Fasern

erhält er auch aus C4 und Th2). Seine Durchflechtung ist wesentlich komplizierter als die des Plexus cervicalis (> Abb. 2.8).

Der Plexus bildet sich in der Tiefe des seitlichen Halsdreiecks. Dort ziehen die Fasern der Spinalnerven C5–Th1 gemeinsam mit der A. subclavia durch die **Skalenuslücke** (zwischen M. scalenus anterior und M. scalenus medius), um sich anschließend zunächst zu drei Primärsträngen, **Truncus superior**, **Truncus medius** und **Truncus inferior**, zusammenzuschließen (orange in > Abb. 2.8), deren Äste den

- **supraklavikulären Teil**

des Plexus bilden. Er zieht dann mit der A. subclavia nach kaudolateral und tritt, die Clavicula dorsal passierend, in die Achselhöhle ein. Dort bildet er den

- **infraklavikulären Teil**

des Plexus. Hier entstehen durch erneute Verflechtung zunächst drei Sekundärstränge (Fasciculi), die hinsichtlich ihrer topografischen Lage zur A. axillaris als

- **Fasciculus lateralis,**
- **Fasciculus medialis** und
- **Fasciculus posterior**

bezeichnet werden (grün in > Abb. 2.8). Diese topografischen Bezeichnungen beziehen sich auf die Lage der A. axillaris bei angewinkeltem Arm, sodass sie einen ungefähr vertikalen Verlauf hat. Aus den distalen Fasciculi gehen die den Arm und die Hand versorgenden Nerven ab. Die (mit einer Ausnahme alle rein motorischen) Nerven zu den Schultergürtelmuskeln gehen hingegen überwiegend aus den Trunci oder proximalen Fasciculi z. T. supraklavikulär, z. T. infraklavikulär aus dem Plexus ab.

Ebenfalls wichtig ist in Hinsicht auf die **motorische Versorgung** die Verteilung der oberen (C5–C6) und unteren (C7–Th1) Segmente auf die obere Extremität: Die **oberen Segmente** (C5–C6) versorgen

Abb. 2.8 Lage, Struktur und Äste des Plexus brachialis.

Beachte den Austritt des Plexus zwischen M. scalenus anterior und medius (gemeinsam mit A. subclavia). Danach supraclavikulär die Bildung der drei Trunci (orange dargestellt) und infraclavikulär die Umlagerung der Fasern zu den drei Fasciculi (grün dargestellt) um die A. axillaris.

1 Spinalnerven C4–Th1, **2** Trunci (orange, mit **2a** Truncus superior, **2b** Truncus medius, **2c** Truncus inferior), **3** Fasciculi (grün, mit **3a** Fasciculus lateralis, **3b** Fasciculus medialis, **3c** Fasciculus posterior). Aus den Trunci (oft auch teilweise aus den Fasciculi) gehen die lila dargestellten sieben Nerven zur Schultergürtelmuskulatur hervor: **4** N. dorsalis scapulae, **5** N. subclavius, **6** N. suprascapularis, **7** N. thoracodorsalis, **8** Nn. pectorales (mit Aufteilung in Nn. pectorales mediales und laterales), **9** N. subscapularis, **10** N. thoracicus longus. Aus den (infraclavikulären) Fasciculi gehen die blau dargestellten Nerven für Arm und Hand ab: **11** N. cutaneus brachii medialis, **12** N. cutaneus antebrachii medialis, **13** N. ulnaris, **14** Medianusschlinge, **15** N. medianus, **16** N. musculocutaneus, **17** N. radialis, **18** N. axillaris. **19** Clavicula (mittleres Drittel entfernt), **20** N. phrenicus (aus Plexus cervicalis), **21** A. subclavia (mittleres Drittel abgeblasst gezeichnet, um den Blick auf die dahinter liegenden Nerven zu ermöglichen). [T873, L106, L141]

vorwiegend die Muskeln des Schultergürtels und ventralen Oberarms. Die Wurzel C7 versorgt den M. triceps brachii (dorsaler Oberarm) und ansonsten gemeinsam mit den **unteren Segmenten** (C8–Th1) die distalen Extremitätenmuskeln.

Bereits vor der Bündelung der Fasern zu den Trunci gehen kurze motorische Äste aus dem Plexus zu den tiefen Halsmuskeln und zu den Mm. scaleni ab.

Nerven der Schultergürtelmuskulatur

Der Plexus brachialis gibt acht Äste zu den Schultergürtelmuskeln (lila in > Abb. 2.8) ab, vier davon supraclavikulär und vier infraclavikulär.

Aus der **Pars supraclavicularis** (Äste zweigen aus den Trunci ab):

- **N. dorsalis scapulae** (C5): zieht zum M. levator scapulae und zu den Mm. rhomboidei major und minor (> Abb. 2.8, 4).
- **N. subclavius** (C5–C6): sehr kurzer Verlauf zum M. subclavius unter dem Schlüsselbein (> Abb. 2.8, 5).
- **N. thoracicus longus** (C5–C7): verläuft an der lateralen Thoraxwand von der Achselhöhle aus nach unten und innerviert den M. serratus anterior (> Abb. 2.8, 10).
- **N. suprascapularis** (C5–C6): teilt sich in mehrere Äste und versorgt, nach dorsal verlaufend, die Mm. supraspinatus und infraspinatus (> Abb. 2.8, 6).