des bewussten Sinnes- und Vorstellungslebens sowie auch zu Steuerungsorganen der bewusst intendierten Motorik, wobei das Sehsystem eine zentrale Rolle spielt.

So wie das visuelle System hauptsächlich zum Vorderhirn funktionelle Beziehungen entwickelt, so gehört das zweite große Sinnesorgan des Kopfes, das Labyrinthorgan, funktionell mehr zum **Rautenhirn**. Im Dach des Rautenhirns entwickelt sich das **Kleinhirn**, dessen Funktionsabläufe unbewusst bleiben, aber zentral mit der Regulation der Motorik und der Gleichgewichtserhaltung zu tun haben. Das zugehörige Sinnesorgan ist das Gleichgewichtsorgan (Vestibularorgan), das die Orientierung im Raum ermöglicht und für die unbewusste reflektorische Steuerung der Motorik eine zentrale Rolle spielt. Auch das mit dem Labyrinth verbundene Gehörorgan hängt in tieferem Sinne mit dem Raumerleben zusammen, gehört also funktionell auch zum Rautenhirn (s. u.). Ähnlich wie die Großhirnanlage in einer langgestreckten, widderhornartigen Wachstumsbewegung die anderen Hirnabschnitte überlagert, wächst auch der sich mächtig vergrößernde Kleinhirnwulst nach hinten über das Rautenhirn und die Rautengrube hinweg, woraus sich ein transversales Furchungsrelief ergibt – grundlegend verschieden von dem der Endhirnbläschen, die ein longitudinales Furchungsrelief entwickeln. Durch die Kleinhirnentwicklung gliedert sich auch das Rautenhirn in zwei Abschnitte, das Nachhirn (**Metencephalon**) und das Markhirn (**Myelencephalon**). Zwischen Vorder- und Rautenhirn – diesen beiden funktionell so diametral verschiedenen Abschnitten des zentralen Nervensystems – bildet das **Mesencephalon**, das sich mit dem Tegmentum (Haube) vor allem nach unten (zum Rhombencephalon) und dem Tectum mehr nach oben (zum Prosencephalon) orientiert, eine beide Funktionsbereiche verbindende Übergangsregion (Abb. 80 u. 81).

Damit haben wir in dieser primären Dreigliederung der embryonalen Hirnanlage bereits eine elementare Funktionsgliederung vor uns, die wir der folgenden Darstellung zugrunde legen wollen.

4.3.1 Prosencephalon und zugehörige Sinnessysteme (olfaktorisches und visuelles System)

4.3.1.1 Vorderhirnentwicklung

Im Vordergrund der Entwicklung des Prosencephalons steht zunächst die Entwicklung und Differenzierung der Endhirnbläschen, d.h. die Entwicklung der Großhirnrinde, die in dieser exzessiven und rasch voranschreitenden Form nur beim Menschen vorkommt. Die anfangs ganz dünne Wandung der Endhirnbläschen beginnt schon in der 4./5. Woche, durch die Auswanderung von rasch sich teilenden Zellen aus der ventrikelnahen Innenzone (**ventrikuläre Matrixzone**) dicker zu werden. Die ausgewanderten Zellen bilden unter der kortikalen Oberfläche neue Zellschichten aus, die zur Anlage der späteren sechs Rindenschichten (Neocortex) werden. Für dieses massive »Ausschwärmen« benötigen die embryonalen Nervenzellen Leitstrukturen. Dies sind hauptsächlich radial ausgerichtete Gliazellen, an denen sich die Zellen zunächst mit einer Pionierfaser (Führungsaxon) hochranken, um dann den folgenden Fortsatz wie einen Schweif nachzuziehen (Abb. 82). Der Ort der Besiedelung richtet sich nach der funktionellen Wertigkeit und der stammesgeschichtlichen Vergangenheit. Die ältesten Rindenfelder werden zuerst mit Zellen beschickt. Im Bereich der Mantelzone bleiben immer auch indifferente Zellen erhalten, von denen nach mitotischer Teilung nur eine sich weiter differenziert und in die Rindenfelder auswandert, die andere aber als Stammzelle zurückbleibt. Auch beim Erwachsenen sind noch einzelne sol-

Rohen: Funktionelle Embryologie. ISBN: 978-3-7945-3219-3. © Schattauer GmbH

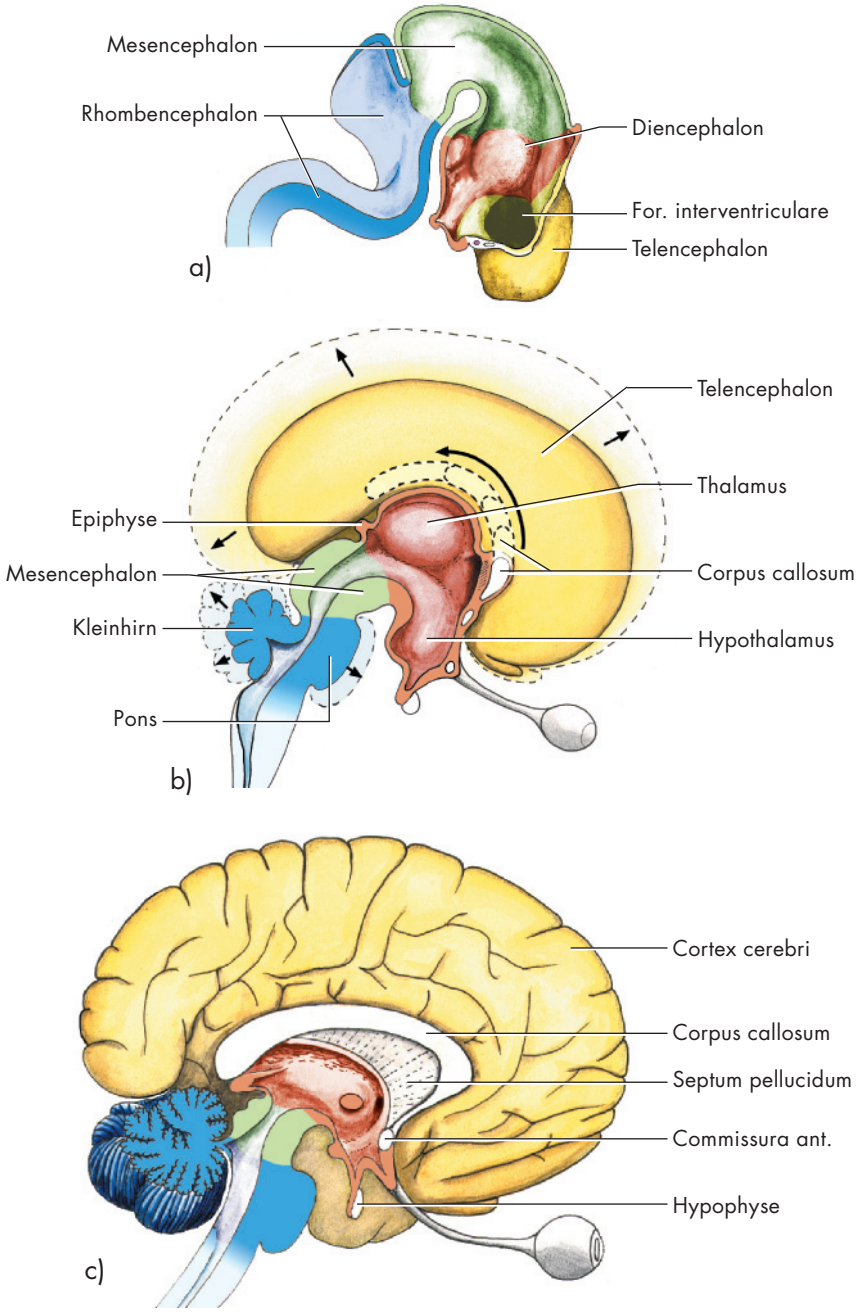

Abb. 81. Drei Stadien der Entwicklung des Zentralen Nervensystems im Kopfbereich. Ansicht von medial. Man beachte die Vergrößerung des Balkens nach hinten (gestrichelte Linien, gebogener Pfeil) sowie das Wachstum des Endhirns (Telencephalon) (gelb) über Zwischenhirn (rot) und Mittelhirn (grün) hinweg bis zum Temporallappen (Pfeile). Blau = Rautenhirn, später Kleinhirn, Pons und Medulla oblongata.
a) Etwa 37. Tag; **b)** 44. Tag; **c)** Erwachsenengehirn.

Rohen: Funktionelle Embryologie. ISBN: 978-3-7945-3219-3. © Schattauer GmbH

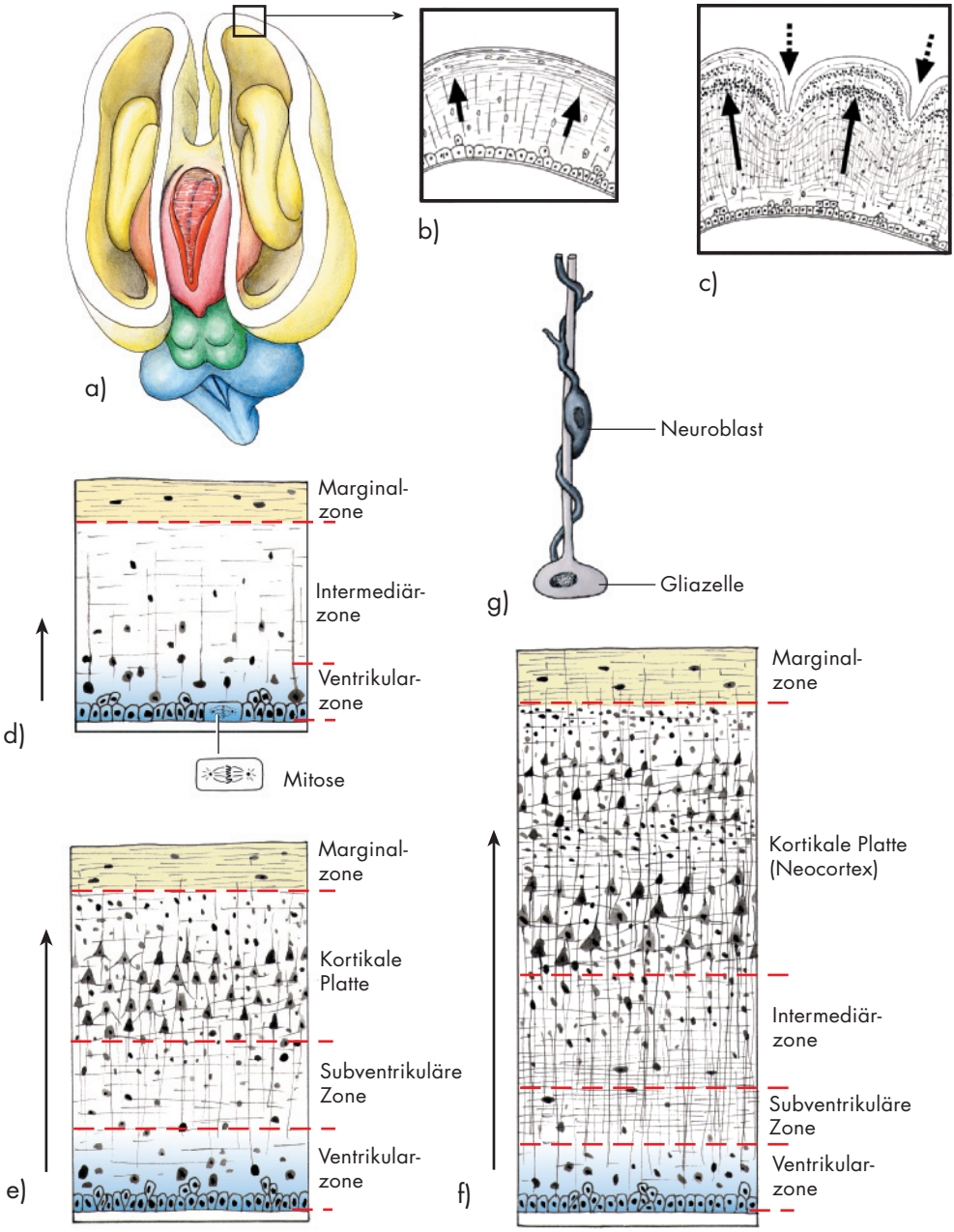

Abb. 82. Entwicklung der Hirnrinde (Neocortex) durch »Ausschwärmen« neugebildeter Nervenzellen von der ependymalen ventrikulären, mitosenreichen Matrixzone aus (Pfeile). Zwischen den sich vorwölbenden Rindenabschnitten (Gyri) entstehen (sekundär) die Sulci (punktierte Pfeile).
a) Embryonales Gehirn (Ansicht von oben, Endhirnbläschen horizontal angeschnitten, etwa 3. Monat).
b u. c) »Ausschwärmen« der Neuroblasten von der Ventrikularzone zur kortikalen Rinde (Pfeile).
d bis f) Verschiedene Stufen der Rindenbildung des Neocortex, wobei die Gliazellen als Leitstrukturen für die auswandernden Neuroblasten dienen **(g).**
Pfeile: Richtung der Zellwanderungen und Differenzierung des Neocortex.

Rohen: Funktionelle Embryologie. ISBN: 978-3-7945-3219-3. © Schattauer GmbH

cher Stammzellen im Bereich des Ependyms zu finden (Abb. 82).

Die zytologische Differenzierung der verschiedenen Neurone, die Entwicklung der synaptischen Verbindungen, Zellwanderungen und lokalisierter Zelltod (durch Apoptosen) werden kontrolliert durch eine Vielzahl spezifischer Proteine, vor allem der **Neurotrophine**, zu denen u.a. der »nerve growth factor« (NGF), der »brain-derived neurotrophic factor« (BDNF) u.a. gehören. Diese Proteine wirken jeweils mit spezifischen Rezeptormolekülen an der Zelloberfläche zusammen und steuern dadurch letztlich das gesamte Migrations- und Differenzierungsgeschehen in der Hirnrinde.

Durch die Zunahme der Zellzahl beginnt sich die glatte Oberfläche der Rinde vorzuwölben und Wülste (Gyri) auszubilden, zwischen denen dann die Rinde einsinkt (Sulci). Die zuerst auftretenden Furchen (Primärfurchen) markieren die phylogenetisch ältesten Areale, z.B. der Sulcus cinguli und Sulcus hippocampi den limbischen Cortex, der Sulcus calcarinus die Sehrinde, der Sulcus centralis die primär motorischen und sensorischen Rindenfelder (Abb. 80c). Durch diesen Prozess nimmt das Furchenrelief der Hemisphären, d.h. die Gyrifizierung embryonal, aber auch noch postnatal, ständig zu.

Die peri- und postnatale Gehirnvergrößerung beruht aber nicht nur auf Zellneubildung und Zellwanderung, sondern vor allem auch auf Differenzierungsprozessen in der Hirnrinde selbst. Das Gehirn des Erwachsenen enthält durchschnittlich 10^{11} Neurone und 10^{12} Gliazellen. Nach der Geburt finden Zellvermehrungen kaum noch statt, dagegen bilden die vorhandenen Zellen mehr und mehr Fortsätze und dadurch Kontakte mit anderen Zellen aus. Im ersten Lebensjahr bildet z.B. ein kortikales Neuron etwa 10^5 Synapsen mit anderen Neuronen, wobei sich Verknüpfungen mit bis zu 10^4 Neuronen ausbilden können. Dabei ist gerade das Besondere und Einzigartige des menschlichen Gehirns, dass bis ins Erwachsenenalter hinein immer noch neue Zellverknüpfungen und Bahnverbindungen entstehen können, wodurch das Gehirn lernfähig und plastisch bleibt. Hierbei spielt natürlich auch die Markscheidenbildung (Myelinisierung) der Nervenfasern eine wichtige Rolle, die auch bei 20-Jährigen noch nicht ganz abgeschlossen ist.

Bahnverbindungen und subkortikale Kerne

Mit der Rindenbildung ergibt sich das Problem der Verknüpfungen der zahlreichen, ganz an die kortikale Oberfläche gewanderten, sozusagen »isolierten« Zellen mit den nachfolgenden Hirngebieten und dem Rückenmark. Um nicht über den Bläschenrand wachsen zu müssen, wählen die auswachsenden Nervenfasern den Weg über das Inselfeld, das von Anfang an seine Verbindung mit dem unpaaren Teil des Vorderhirns, dem Zwischenhirn, behalten und das widderhornartige Auswachsen der Endhirnbläschen nicht mitgemacht hat. Dadurch entsteht hier eine Brücke für die von den Zellen der Hirnrinde auswachsenden (efferenten) bzw. die von anderen Hirngebieten aufsteigenden (afferenten) Nervenfasern, die unter dem Begriff der **Projektionsbahnen** zusammengefasst werden. Über die insuläre Gewebsbrücke erreichen diese eng gebündelt zusammenliegenden Bahnen das Mittel- und Rautenhirn, denen sie sich ventral als mächtige Fasersysteme anlagern (Abb. 80b und 83). Die Projektionsbahnen treffen aber beim Durchwachsen der Gewebsbrücke zum Zwischenhirn auf einen hier gelegenen, großen Kernkomplex, der phylogenetisch sehr viel älter ist als die Hirnrinde selbst und bei höheren Wirbeltieren weitgehend die Rindenfunktionen übernimmt. Es handelt sich um das **Basalganglion**, das – am Boden des Seitenventrikels gelegen – direkt an das Zwischenhirn und dessen mächtige Kernkomplexe (Thalamus, usw.) angrenzt. Von der 8. Woche an beginnen die Projektionsbahnen zunehmend über

Rohen: Funktionelle Embryologie. ISBN: 978-3-7945-3219-3. © Schattauer GmbH