

# **HANDBUCH DER ALLGEMEINEN PATHOLOGIE**

**ACHTER BAND / ZWEITER TEIL**

**NEUROVEGETATIVE  
REGULATIONEN**



**SPRINGER-VERLAG  
BERLIN · HEIDELBERG · NEW YORK**

# NEUROVEGETATIVE REGULATIONEN

BEARBEITET VON

H. ANTONI · S. BÜRGI · F. FEYRTER  
E. HERZOG · A. HOPF · R. JUNG

REDIGIERT VON

F. BÜCHNER

MIT 159 ABBILDUNGEN



SPRINGER-VERLAG  
BERLIN · HEIDELBERG · NEW YORK  
1966

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten  
Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es auch nicht gestattet, dieses  
Buch oder Teile daraus auf photomechanischem Wege (Photokopie, Mikrokopie)  
oder auf andere Art zu vervielfältigen

© by Springer-Verlag Berlin · Heidelberg 1966

Library of Congress Catalog Card Number 56-2297

Printed in Germany

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in  
diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme,  
daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung  
als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften

Titel-Nr. 5655

# HANDBUCH DER ALLGEMEINEN PATHOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

F. BÜCHNER    E. LETTERER    F. ROULET

ACHTER BAND

## REGULATIONEN

ZWEITER TEIL



SPRINGER-VERLAG  
BERLIN · HEIDELBERG · NEW YORK  
1966

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
<b>Einleitung. Neurovegetative Regelsysteme und ihre Funktionsordnung.</b> Von Professor Dr. RICHARD JUNG, Freiburg (Breisgau) . . . . .	1
Vegetative Regulationen und Gegenregulationen . . . . .	2
Elektrophysiologische Beiträge zu den vegetativen Regulationen . . . . .	5
Herz und glatte Muskulatur als Modelle neurovegetativer Beeinflussung der Zellmembranen . . . . .	7
Vegetative und animale Regelsysteme im Hirnstamm und Großhirn . . . . .	8
Die Atmung als zentrale Koordination mit somatisch-vegetativer und willkürlicher Steuerung . . . . .	10
Der Schlaf als vegetative Beeinflussung des ganzen Organismus: Erholungsschlaf und Traumschlaf . . . . .	11
Ist die Glia ein intracerebrales metabolisch-vegetatives Regulationssystem? . . . . .	13
Neuronenspezifität und synaptische Überträger . . . . .	14
Endokrine und vegetative Funktionen . . . . .	16
<b>Elektrophysiologie peripherer vegetativer Regulationen am Beispiel des Herzmuskels und der glatten Muskulatur.</b> Von Dozent Dr. HERMANN ANTONI, Freiburg (Breisgau). Mit 23 Abbildungen. . . . .	18
Vorbemerkungen zur Methode des intracellulären Potentialabgriffs mittels intracellulärer Mikroelektroden . . . . .	19
Der Herzmuskel . . . . .	20
A. Die bioelektrischen und mechanischen Grundphänomene im ruhenden und erregten Myokard . . . . .	20
I. Der elektrische Bauplan der Myokardfaser. . . . .	20
II. Das Ruhepotential . . . . .	21
III. Das Aktionspotential . . . . .	22
IV. Zur Ionentheorie des Aktionspotentials . . . . .	24
V. Der Zusammenhang zwischen Erregung und Kontraktion . . . . .	26
B. Die vegetative Beeinflussung der elementaren bioelektrischen und mechanischen Myokardfunktionen . . . . .	27
I. Die chronotrope Wirkung . . . . .	28
a) Sympathicus-Effekte. . . . .	29
Einfluß der sympathischen Überträgerstoffe auf die nomotope und die ektopische Erregungsbildung . . . . .	29
b) Parasympathicus-Effekte . . . . .	32
Einfluß von Acetylcholin auf die nomotope und die ektopische Erregungsbildung . . . . .	32
II. Die inotrope Wirkung . . . . .	34
a) Sympathicuseffekte . . . . .	35
1. Indirekte positiv inotrope Effekte . . . . .	35
2. Direkte positiv inotrope Effekte . . . . .	38
3. Gemischte positiv inotrope Effekte . . . . .	39
b) Parasympathicus-Effekte . . . . .	42
1. Parallele Beeinflussung von Aktionspotentialdauer und Kontraktionsamplitude durch Acetylcholin . . . . .	42
2. Ausschluß direkter hemmender Wirkungen von Acetylcholin auf die Kontraktilität . . . . .	44

	Seite
III. Die dromotrope Wirkung . . . . .	45
Grundsätzliches zur Elektrophysiologie der Erregungsleitung im Herzmuskel . . . . .	45
a) Sympathicus-Effekte . . . . .	47
1. Zum Problem der dromotropen Wirkung der sympathischen Überträgerstoffe auf das gewöhnliche Arbeitsmyokard . . . . .	47
2. Einfluß der sympathischen Überträgerstoffe auf die atrioventriculäre Überleitung . . . . .	49
b) Parasympathicus-Effekte . . . . .	51
1. Zur Frage der dromotropen Acetylcholin-Wirkung auf das gewöhnliche Arbeitsmyokard . . . . .	51
2. Einfluß von Acetylcholin auf die atrioventriculäre Überleitung . . . . .	52
IV. Die bathmotrope Wirkung . . . . .	54
C. Schlußbetrachtungen . . . . .	55
Die glatte Muskulatur . . . . .	57
A. Allgemeine Elektrophysiologie der glatten Muskulatur. . . . .	57
I. Der elektrische Bauplan der glatten Muskelfaser . . . . .	57
II. Das Ruhepotential . . . . .	58
III. Das Aktionspotential . . . . .	59
IV. Zur Ionentheorie des Aktionspotentials . . . . .	61
V. Die Erregungsausbreitung . . . . .	62
VI. Zusammenhang zwischen Erregung und Kontraktion . . . . .	63
B. Spezielle Elektrophysiologie der glatten Muskulatur von Darm, Vas deferens und anderen Organen . . . . .	65
I. Darmmuskulatur . . . . .	65
a) Parasympathicus-Effekte . . . . .	66
1. Einfluß der parasympathischen Nervenreizung auf die elektrische Aktivität einzelner Muskelfasern . . . . .	66
2. Einfluß und Wirkungsmechanismus von Acetylcholin . . . . .	68
b) Sympathicus-Effekte. . . . .	70
1. Einfluß der sympathischen Nervenreizung auf die elektrische Aktivität einzelner Muskelfasern . . . . .	70
2. Einfluß und Wirkungsmechanismus von Adrenalin . . . . .	72
II. Muskulatur des Vas deferens. . . . .	75
a) Das elektrophysiologische Verhalten der Membran ohne Nervenreizung . . . . .	75
b) Bioelektrische Reaktionen bei sympathischer Nervenreizung . . . . .	76
III. Andere glatte Muskeln . . . . .	79
a) Die Uterusmuskulatur . . . . .	79
b) Die Muskulatur des Verdauungstraktes . . . . .	81
c) Die Muskulatur der ableitenden Harnwege und andere Muskeltypen . . . . .	82
C. Schlußbetrachtungen . . . . .	83
Literatur . . . . .	84
<b>Die Physiologie der neurovegetativen Regulationen.</b> Von Professor Dr. SANDRO BÜRGL, Bern (Schweiz). Mit 39 Abbildungen . . . . .	96
I. Einleitung . . . . .	96
II. Allgemeine Organisation des vegetativen Nervensystems . . . . .	102
III. Die Regulierung der Atmung . . . . .	105
IV. Die Regulierung des Kreislaufs . . . . .	117
V. Korrelationen zwischen Atmungs- und Kreislaufregulation . . . . .	130
VI. Die Regulation des Flüssigkeitsvolumens und der Ausscheidung . . . . .	131
VII. Nahrungsaufnahme, Verdauung und Exkretion . . . . .	138
VIII. Die Konstanthaltung der Körpertemperatur und die ihr dienenden Regulationen . . . . .	150
IX. Die Regulationen im Dienste des Geschlechtstriebes und der Fortpflanzung . . . . .	162
X. Vegetative Beeinflussung der Sinnesorgane und insbesondere Regulation des Pupillenspiels . . . . .	167
XI. Regulationen in höheren Abschnitten des ZNS. . . . .	170
1. Das mesodia- und anschließende telencephale Gebiet, insbesondere der Hypothalamus . . . . .	170
2. Die „viscerale Rinde“ und das limbische System . . . . .	175
Literatur . . . . .	178

<b>Allgemeine Morphologie der neurovegetativen Regulationen.</b> Von Professor Dr. A. HOFF, Institut für Hirnforschung und allgemeine Biologie, Neustadt/Schwarzwald. Mit 27 Abbildungen . . . . .	201
I. Einleitung . . . . .	201
II. Neurovegetative Regulationsstätten im Diencephalon . . . . .	204
Faserverbindungen des markreichen Hypothalamus (Corpus mamillare) . . . . .	224
Faserverbindungen des markarmen Hypothalamus . . . . .	226
Verknüpfung zwischen Hypothalamus und Hypophyse. Neurosekretion . . . . .	229
III. Primäre vegetative Kerngebiete und Regulationsareale im Mesencephalon und Rhombencephalon. . . . .	251
IV. Vegetative Kerngebiete und Bahnen im Rückenmark . . . . .	260
V. Cortex und vegetatives System . . . . .	262
Literatur . . . . .	265
<b>Die orthologische und pathologische Morphologie der neurovegetativen Regulationen.</b> Von Professor Dr. ERNST HERZOG, Concepción (Chile). Mit 36 Abbildungen . . . . .	285
I. Normale Histologie der zentralen Regulationsstätten. . . . .	285
II. Normale Histologie des peripheren vegetativen Nervensystems . . . . .	289
a) Die sympathischen Ganglien . . . . .	289
b) Parasympathicus . . . . .	303
c) Normale Histologie der äußersten Peripherie des vegetativen Nervensystems . . . . .	304
III. Pathologie der zentralen neurovegetativen Regulationsstätten. . . . .	310
a) Stoffwechselstörungen. . . . .	310
b) Pigment . . . . .	311
c) Geschwülste bzw. Geschwulstwachstum und vegetative Regulationsstätten . . . . .	314
IV. Pathologie der vegetativen Ganglien. . . . .	315
a) Stoffwechselstörungen. . . . .	315
b) Rein degenerative Phänomene der nervösen Elemente. . . . .	320
c) Reizbeantwortung in den vegetativen Ganglien . . . . .	325
d) Geschwülste des vegetativen Nervensystems . . . . .	334
V. Pathologie der äußersten Peripherie . . . . .	337
Literatur . . . . .	338
<b>Über die Pathologie peripherer vegetativer Regulationen am Beispiel des Karzinoids und des Karzinoidsyndroms.</b> Von Professor Dr. F. FEYTER, Wien. Mit 34 Abbildungen . . . . .	344
Einleitung . . . . .	344
I. Das Modell der peripheren endokrinen (parakrinen) Drüsen . . . . .	345
II. Das gastroenterale Helle-Zellen-Organ . . . . .	346
III. Das insuläre Gangorgan. Das Inselorgan . . . . .	350
IV. Das Helle-Zellen-Organ des Bronchialbaumes und des Lungenparenchyms. Das bronchopulmonale Helle-Zellen-Organ . . . . .	356
V. Das Helle-Zellen-Organ der Schleim-, Speichel- und Tränenrüsen . . . . .	359
VI. Sonstige Helle-Zellen-Organe . . . . .	359
VII. Elektronenoptische Befunde . . . . .	361
VIII. Der hormonale Wirkstoffgehalt der peripheren endokrinen (parakrinen) Drüsen . . . . .	361
1. Der Wirkstoffgehalt des Gelbe-Zellen-Organs . . . . .	361
a) Biochemie des 5-Hydroxy-Tryptamin . . . . .	362
b) Vorkommen des 5-Hydroxy-Tryptamin . . . . .	362
c) Freisetzung des 5-Hydroxy-Tryptamin . . . . .	363
d) Physiologie und Pharmakologie der 5-Hydroxy-Tryptaminwirkung . . . . .	363
2. Der Wirkstoffgehalt anderer Helle-Zellen-Organe . . . . .	364
IX. Die Geschwulstformen der Helle-Zellen-Organe . . . . .	365
X. Das benigne Karzinoid . . . . .	366
1. Das benigne gastroenterale Karzinoid . . . . .	366
2. Das benigne bronchiale (bronchopulmonale) Karzinoid. Die bronchiale (bron- chopulmonale) Mikrokarzinoidose . . . . .	374
3. Das Karzinoid des insulären Gangorgans . . . . .	377
4. Ungewöhnlich lokalisierte benigne Karzinoide vom Typus des enteralen und bronchialen Karzinoids . . . . .	379

	Seite
XI. Argentaffinität, Chromaffinität, Argyrophilie, Argyrophobie . . . . .	380
XII. Endophytie . . . . .	383
XIII. Die Verkettung der peripheren endo-parakrinen Drüsen mit dem örtlichen vegetativen Nervengewebe . . . . .	385
XIV. Die Verkettung endokrinen Epithels mit vegetativem Nervengewebe im Bereich zentraler Regulationsstätten . . . . .	390
XV. Der hormonale Wirkstoffgehalt der karzinoiden Geschwülste der peripheren endokrinen (parakrinen) Drüsen . . . . .	391
XVI. Zur Klinik der benignen Karzinoide . . . . .	394
1. Klinik der Ileumkarzinoide . . . . .	394
2. Klinik der benignen Appendixkarzinoide, Die appendiceite neurogène . . . . .	396
3. Klinik der benignen bronchialen (bronchopulmonalen) Karzinoide . . . . .	398
4. Klinik der benignen Karzinoide der Gonaden . . . . .	398
XVII. Das maligne gastroenterale Karzinoid. . . . .	399
1. Verteilung über die einzelnen Abschnitte des Magen-Darmschlauches, Beteiligung der Geschlechter . . . . .	399
2. Das Karzinoidsyndrom . . . . .	401
a) Das typische Karzinoidsyndrom . . . . .	401
Hauterscheinungen S. 403. — Darmerscheinungen S. 403. — Störungen der Atmung S. 404. — Endokardfibrose S. 404.	
b) Gelegentliche Symptome, die auch als Komplikationen des Karzinoidsyndroms bezeichnet werden . . . . .	405
Störungen des Wasserhaushaltes S. 405. — Gelenkbeschwerden S. 405. Abwegige psychische Erscheinungen beim Karzinoidsyndrom S. 406.	
c) Zur Frage der Häufung einiger pathischer Organbefunde beim malignen gastroenteralen Karzinoid . . . . .	406
d) Das atypische Karzinoidsyndrom . . . . .	406
XVIII. Das Karzinoidsyndrom beim malignen und benignen bronchialen Karzinoid . . . . .	407
XIX. Karzinoidsyndrom oder Teilerscheinungen des Karzinoidsyndroms in Fällen ohne Karzinoid . . . . .	408
XX. Übereinstimmung und Zwiespalt in den am Karzinoid erzielten Ergebnissen histochemischer, pharmakologischer, physiologisch-chemischer und klinischer Forschung . . . . .	409
XXI. Das Zollinger-Ellison-Syndrom. . . . .	410
XXII. Ergebnisse . . . . .	412
Literatur . . . . .	412
Nachtrag zur Literatur des Beitrages „HOPF, Allgemeine Morphologie der neurovegetativen Regulationen“ (S. 201—284) . . . . .	421
Namenverzeichnis . . . . .	424
Sachverzeichnis . . . . .	453

# Einleitung.

## Neurovegetative Regelsysteme und ihre Funktionsordnung.

Von

Richard Jung, Freiburg (Breisgau).

Die neurovegetativen Regulationen betreffen vorwiegend, aber nicht allein Binnenbedingungen des Organismus. Ihre funktionelle Organisation bildet komplizierte Regelsysteme, die nicht nur CLAUDE BERNARDs Stabilität des „milieu intérieur“ oder CANNONS Homeostase erhalten, sondern nach HESS mit dem ergotropen System auch die Bereitschaft zu animalen Leistungen fördern und schließlich noch endokrine Funktionen steuern. Daher verbinden diese neurovegetativen Regulationen drei Funktionssysteme des Organismus: 1. somatisch-animale Funktionen, die auf Umweltverbindung und aktive Leistung ausgerichtet sind; 2. Gewebsregulationen, vegetative Funktionen im engeren Sinne mit dem Wechsel von Aktivität und Erholung in den Zellverbänden des Organismus; 3. endokrine Funktionen mit ihren hormonalen Wechselwirkungen im Gesamtorganismus. Das endokrine System ist nicht nur mit seinem übergeordneten Apparat durch Hypothalamus und Hypophyse in die neurovegetativen Regulationen eingeschaltet, auch periphere Hormone wie das Adrenalin sind an vegetativen Bereitschaftsleistungen beteiligt: Somatische Verhaltensänderungen durch Adrenalinausschüttung bei Angst, Wut und nach Umweltreizen zeigen die nervale Steuerung mit Rückwirkung hormonaler Vorgänge, wie schon CANNON betont hat.

Seit ASCHOFF bezeichnet man als *System* — im Gegensatz zum anatomisch definierten Organ — funktionell zusammengehörige Gewebsformationen, die topographisch an verschiedenen Orten des Körpers lokalisiert sein können. Zu diesem Funktionsgesichtspunkt fügte W. R. HESS das Kriterium der Leistung hinzu. HESS unterschied in dem gesamten vegetativen System, das vom Gehirn bis zur Peripherie reicht, zwei funktionelle Untersysteme: 1. das *ergotrope System*, das die Leistungsbereitschaft animaler Funktionen fördert, 2. das *trophotrope System*, das für die Erhaltung und Erholung der Gewebsleistungen sorgt. Anatomisch werden ergotrope Funktionen der Peripherie vorwiegend, aber nicht allein durch sympathische Nerven, trophotrope Funktionen dagegen mehr durch parasymphatische Nerven vermittelt. Im Gehirn sind die beiden Funktionssysteme anatomisch weniger klar unterscheidbar. Innerhalb des Zentralnervensystems ist die Erholungswirkung des Schlafes eine Funktion des trophotropen Systems, das von HESS auch histotrop oder endophylaktisch genannt wurde.

Wenn man mit HESS die funktionelle Leistung als Grundprinzip verwendet, sind vor allem physiologisch-experimentelle Ergebnisse zu berücksichtigen, die zusammen mit anatomischen und lokalisatorischen Gesichtspunkten eine Ordnung ermöglichen. Nur so gelingt eine Synthese morphologischer und funktioneller

Methoden. Da experimentelle Forschungsrichtungen heute auch in der Pathologie zunehmende Bedeutung gewinnen, erklärt sich der größere Raum, den im folgenden physiologische und experimentelle Untersuchungen einnehmen.

Es leuchtet ein, daß im Rahmen eines Handbuchs der Pathologie die komplexen vegetativen Koordinationen nur mit einer Auswahl aktueller Forschungsgebiete dargestellt werden können.

Die Erforschung neurovegetativer Regulationen wurde nach Klärung der morphologischen Grundlagen in den letzten Jahrzehnten durch die Neurophysiologie, die Pharmakologie und Neurochemie besonders gefördert. Funktionsanalysen und physiologisch-synthetische Konzeptionen lösten die alten anatomischen Einteilungen ab, bis die Morphologie selbst wieder mit modernen Methoden der Histochemie und Elektronenmikroskopie neue Wege auch für die Physiologie und Biochemie wies.

### Vegetative Regulationen und Gegenregulationen.

Regulationen sind allgemein in der Biologie wie speziell in vegetativen Systemen oft *antagonistisch reziprok verschaltet*. Die reziproke Doppelorganisation der beiden antagonistischen Systeme des Sympathicus und Parasympathicus ist schon im 19. Jahrhundert von der Anatomie, Physiologie und Pharmakologie entwickelt und schließlich von der Klinik angenommen worden. Die anatomisch definierte Zweiteilung in ein sympathisches und parasympathisches System blieb aber unbefriedigend. Erst W. R. HESS gelang seit 1926 eine physiologische Präzisierung nach Funktions- und Leistungskriterien mit der dualistischen Konzeption des ergotropen und trophotropen Systems. Längst vor modernen informationstheoretischen und kybernetischen Auffassungen hatte man im vegetativen System schon gewisse Regulationsprinzipien erkannt, die man heute mit der Regeltechnik vergleichen würde. Die moderne Kommunikationsforschung und Kybernetik verwendet regeltechnische Vorgänge als Modelle biologischer Prozesse. Diese Modelle zeigen ebenso wie Regulationen im lebenden Organismus oft *rhythmische Schwankungen mit periodischem Pendeln um die Soll-Lage*. Solche Perioden entstehen meist durch wechselndes Überwiegen *gegenregulatorischer Prozesse*. Biologische Regelvorgänge sind nicht immer reziprok verschaltete Antagonistensysteme, sondern noch häufiger negative Rückwirkungen im selben System (*negative feed back*), selten auch positive Rückkoppelungen mit übergeordneter Hemmung. Neben langsamer sinuswellenähnlicher Periodik von Regelprozessen gibt es auch raschere plötzliche Änderungen, die von SELBACH mit Kippschwingungen verglichen werden. Solche Perioden und Kippvorgänge sind nicht nur für physiologische Funktionen, sondern auch für pathologische Störungen bedeutungsvoll.

SELBACH hat einige Grundregeln der vegetativen Dynamik nach dem Muster der Regelkreise und Kippschwingungen dargestellt. Physiologische Regulationen und Gegenregulationen sollen die Grundlage verschiedener normaler und pathologischer Syndrome sein. Da es auch *Fehlregulationen* gibt, werden pathologische Paradoxreaktionen bis zum epileptischen Anfall mit ähnlichen Regelvorgängen in Verbindung gebracht und gewisse Ergebnisse der Psychopharmakologie mit ihren vegetativen Umstellungen dadurch erklärt. SELBACH unterscheidet verschiedene Regeln innerhalb der vegetativen Gegenregulationen, darunter auch die Wildersche Ausgangswertregel, die folgende allgemeine Konsequenzen hat: Je weiter entfernt der Ausgangswert von der mittleren Funktionslage ist, desto labiler arbeitet das Gesamtsystem und desto weniger spezifisch kann ein als Anstoß wirkender exogener Reiz sein. Eine exakte Korrelation dieser Regelkreisvorstellungen mit modernen kybernetischen Forschungen ist noch nicht möglich,

weil noch zu wenig quantifizierbare Grundlagen für das vegetative System vorliegen.

Die Notfallsreaktion (*emergency reaction*) CANNONS wird meist durch Umwelteinwirkungen ausgelöst und entspricht einer generalisierten ergotropen Bereitschaftsreaktion von HESS mit Hormonausschüttung des Adrenalins. Notfallsreaktionen sind relativ kurzdauernde biologische Vorgänge, die aber im vegetativ endokrinen System auch zu längeren Nachwirkungen des „stress“ führen können.

*Längerdauernde abnorme Überkompensationen* durch biologische Gegenregulationen wurden als pathogenetische Faktoren von Krankheitsprozessen erkannt. Beispiele sind das Adaptationssyndrom SELYES und die endokrinen Folgen chronischer Überforderung (*stress*). Positive Rückkoppelungen biologischer Regulationen entarten oft zu einem *circulus vitiosus* mit pathologischen Symptomen.

Durch die dauernd wirksame *Umweltbeeinflussung* des Organismus sind die neurovegetativen Regulationen in einem fortlaufenden Wechselspiel von ergotroper Aktionsbereitschaft und trophotroper Erholung. Neben kurzdauernden Umweltbeanspruchungen mit Reaktionen und Gegenreaktionen gibt es auch länger dauernde ursprünglich umweltbedingte Veränderungen, die sich allmählich zu einer körpereigenen Periodik entwickelt haben: Der dem Tag-Nacht-Wechsel angepaßte Schlaf-Wach-Rhythmus und seine vegetativen Begleiterscheinungen sowie die langfristigen jahreszeitlichen Perioden. Diese langen Perioden vegetativ-endokriner Umstellung werden heute auch *zirkadische Rhythmen* oder „biologische Uhr“ genannt und sind in den letzten Jahren von vielen Seiten untersucht worden.

*Kurzfristige Beziehungen zur Umwelt*, die in den meisten Untersuchungen über das vegetative System vernachlässigt werden, sind aktiver und passiver Art. Aktiv beteiligt ist der ergotrope Teil des vegetativen Systems, da er die Bereitschaft zur Umweltaktion fördert. Andere vegetative Funktionen werden von der Umwelt zunächst passiv beeinflußt und dann mit aktiven Gegenregulationen beantwortet, z. B. die Temperaturregelung. Vielleicht gehören die noch weitgehend ungeklärten Witterungseinflüsse auf vegetative Funktionen und die dadurch bedingten neurovegetativen Störungen auch zu diesen passiven Umweltbeziehungen. Die vegetativen Begleiterscheinungen von Affekten und Trieben sind weitere Beispiele für die komplexe Einordnung neurovegetativer Regulationen in psychische und körperliche Funktionen des Organismus mit seiner Umweltbeziehung.

Solche allgemeinen Konzeptionen bilden den Hintergrund der speziellen Beiträge dieses Bandes. Diese bringen eine Darstellung neuer Forschungen über das vegetative System mit seiner Morphologie und Physiologie und geben eine pathophysiologische Grundlage krankhafter Störungen.

HERZOGS und HOPFS anatomische Beiträge dieses Bandes beziehen sich mehrfach auf physiologische Befunde. HERZOG gibt eine Synthese morphologischer und experimenteller Ergebnisse über die zentralen und peripheren neurovegetativen Regulationsstätten mit den Befunden der Pathologie. Er wendet sich gegen die Polemik der Neuronengegner, die nach der physiologisch-pharmakologischen Klärung der synaptischen Übertragung nicht mehr haltbar ist. DE CASTROS, SCHIMERT-SZENTÁGOZHAI und eigene Forschungen über die Struktur der vegetativen Synapsen werden von HERZOG dargestellt, ebenso wie HILLARPS Konzeption der „diffusen Synapse“, die eine Verbindung anatomischer und physiologischer Befunde ermöglicht. HOPF gibt eine Übersicht über elektronenoptische und histochemische Untersuchungen sowie über neuere Monoaminbefunde, die geeignet sind, anatomische und funktionelle Forschungswege der Neuronenfunktion zu verbinden.

Die *stufenweise Ordnung des vegetativen Systems* reicht von einfachen automatisch-rhythmischen Vorgängen der Peripherie bis zu komplexen Verhaltensregulationen des Wach- und Schlafzustandes. Angeborene Koordinationen werden von bedingten Reaktionen moduliert. Alle Einzelfunktionen sind in erstaunlich zweckmäßiger Weise koordiniert. Bereits einfache periphere Reizantworten wie die Axonreflexe am Gefäßsystem, die durch einzelne Nervenfasern ohne Mitwirkung von Synapsen und anderen Neuronen zustande kommen, sind zweckvolle Gewebsregulationen, die von HESS Nutritionsreflexe genannt wurden. Sie dienen zur Regelung der Durchblutung, zum Abtransport angesammelter Stoffwechselprodukte und zur Wiederherstellung des Ionengleichgewichts. Von peripheren Automatismen über diese Ernährungsreflexe bis zu Koordinationsvorgängen in einzelnen Organen und im ganzen Organismus sind die vegetativen Regulationen mit ihrem Stufenaufbau in die Funktionsordnung des Organismus eingepaßt. Bedingte Reflexmechanismen und Lernvorgänge kommen auf höchster Stufe hinzu. PAWLOW zeigte schon vor 60 Jahren, daß höhere cerebrale Vorgänge und Lernen auch vegetative Nahrungsverarbeitungen beeinflussen: Die bedingten Speichel- und Magensaftsekretionen sind offenbar spezifisch gesteuerte vegetative Bereitschaftsfunktionen. Das geordnete Zusammenwirken der peripheren und zentralen neurovegetativen Mechanismen bis zu diesen erlernten Reaktionen ist noch in vielem unerforscht. Eine vorläufige Ordnung der Funktionssubstrate geben die synthetischen Konzeptionen von CANNON und HESS. Die Elektrophysiologie gibt dagegen mehr analytische Einzeldaten und erlaubt noch keine systematische Synthese.

Die Betonung der Physiologie und der Funktion, die auch in den anatomischen Beiträgen zum Ausdruck kommt, geschieht aus der Überzeugung, daß erst durch solche funktionellen Aspekte und durch synthetisches Denken pathologisch-anatomische Befunde bei krankhaften Veränderungen verstanden und sinnvoll eingeordnet werden können. Obwohl die Pathologie sich mehr für Zellstrukturen und Gewebsveränderungen als für die Tätigkeit des Nervensystems interessiert, werden doch physiologische Methoden und neurophysiologische Ergebnisse mit wachsendem Erfolg in der pathologischen Forschung der letzten Jahrzehnte verwendet. Daß im Folgenden die *Elektrophysiologie* ausführlich behandelt wird, bedarf einer Begründung: Die Elektrophysiologie erlaubt wie keine andere Methode zeitlich exakte Registrierungen der Nerventätigkeit mit kontinuierlich meßbaren Informationen über den Ablauf verschiedener Funktionen. Veränderungen elementarer Membranvorgänge und die Spontanaktivität einzelner Neurone sind ebenso erfaßbar wie die Ausbreitung von Hemmung oder Erregungen. Die wichtigsten Erkenntnisse der Neurophysiologie in den letzten Jahrzehnten wurden mit elektrophysiologischer Methodik gewonnen, und diese präzierte auch die neurovegetative Forschung. Schon GASKELL, CANNON und HESS benutzten elektrophysiologische Hilfsmittel für die Aufklärung vegetativer Funktionen. Die klassische Reizung und Ausschaltung von Nervenstrukturen, die von LANGLEY bis CANNON zunächst für neuro-vegetative Untersuchungen mit großem Erfolg verwendet wurde und die auch HESS zur Erforschung vegetativer Funktionen des Gehirns bevorzugte, ist zunehmend durch elektrobiologische Registrierungen ergänzt worden.

Elektrophysiologische Methoden haben mit der Verfeinerung intracellulärer Mikroableitungen ebenso wie die Elektronenmikroskopie auch im vegetativen System unsere Kenntnisse über elementare Zellstrukturen sehr erweitert. Damit wurden alte Postulate von VIRCHOWs Zellulärpathologie mit modernen Methoden bestätigt und ergänzt. Manche elektronenmikroskopischen Entdeckungen über die Feinstruktur des Protoplasmas und zahlreiche membranbegrenzte Zellstrukturen

haben allerdings noch kein elektrophysiologisches Äquivalent. Bisher sind nur die äußeren Zellmembranen elektrobiologisch mit dem durch verschiedene  $K^+$ - und  $Na^+$ -Ionen-Konzentration bedingten Membranpotential klar erfaßbar. Die intracellulären Membranstrukturen sind wahrscheinlich noch wichtiger für die biochemische Enzymforschung, die mit der compartment-Konzeption von WAELSCH u. a. wieder morphologische Kriterien der Zellorganelle in die Biochemie einführt. Daraus ergeben sich *Korrelationen von Struktur und Funktion* auch für elementare neurovegetative Funktionen, deren Erforschung noch eine Aufgabe der Zukunft ist.

### Elektrophysiologische Beiträge zu den vegetativen Regulationen.

Seitdem ADRIAN 1932 über die ersten Aktionspotentialableitungen vom Sympathicus berichtete, ist die Physiologie des vegetativen Systems vor allem durch elektrische Registrierungen von sympathischen, parasympathischen und viscerosensiblen Nerven gefördert worden. Zunächst verwendete man Makroelektroden, im letzten Jahrzehnt auch Mikroelektroden. Die synaptischen Vorgänge in sympathischen Ganglien wurden zuerst von ECCLES 1936 mit prä-synaptischer Reizung und Makroelektroden untersucht. BRONK und seine Schüler haben die Synapsenvorgänge und Stoffwechselprozesse isolierter Sympathicusganglien mit Einwirkung von Acetylcholin in verschiedenem Ionenmilieu getestet. Schließlich gelang es ROSAMOND ECCLES, auch intracelluläre Ableitungen von Sympathicusganglienzellen zu erhalten. Seitdem sind die synaptischen Vorgänge direkt registrierbar geworden. Anatomische Vorstellungen über die Ungültigkeit der Neuronenlehre im sympathischen System waren zwar schon seit den Nicotinversuchen LANGLEYS unwahrscheinlich, konnten aber jetzt auch direkt elektrophysiologisch widerlegt werden. Eine zusammenfassende Darstellung der Synapsenvorgänge in sympathischen Ganglien hat ECCLES in seiner Monographie 1964 gegeben. In den letzten 15 Jahren haben intracelluläre Ableitungen unsere Kenntnisse über physiologische Membranmechanismen und ihre Ionenwanderungen in der Herzmuskulatur und ihren Schrittmacherstrukturen sehr erweitert. WEIDMANN, McC. BROOKS, TRAUTWEIN, FLECKENSTEIN und ihre Schüler haben diese Membranvorgänge bis zu den Einzelbedingungen der autonomen Rhythmizität und ihrer neurovegetativen Veränderungen exakt analysiert. Technische Analogmodelle der Ionenkinetik der Membranen erlauben heute eine klare Darstellung der elektrischen Veränderungen, obwohl Korrelationen mit metabolischen Grundlagen und Strukturbeziehungen noch nicht erfaßt werden können.

Weitere Fortschritte in der Physiologie der vegetativen Regulationen ermöglichen *Aktionsstromableitungen viscerosensibler Nerven*: Splanchnicusafferenzen, Vagusafferenzen, Herznerven, Pressoreceptoren vom Carotissinus und Aortenbogen, Chemoreceptoren des Carotissinus usw. Diese von ADRIAN und ZOTTERMAN begonnenen Untersuchungen wurden auf die verschiedensten vegetativen Afferenzen ausgedehnt und sind schon Spezialgebiete der Elektrophysiologie geworden. BÜRGI gibt in seinem Beitrag dieses Bandes eine Übersicht über die wichtigsten Befunde. Erwähnt sei nur noch, daß die im Splanchnicusgebiet häufigen Vater-Pacini'schen Körperchen nicht nur intraabdominelle Receptoren darstellen, sondern auch wichtige Modelle für die allgemeine Receptorphysiologie geworden sind. W. LÖWENSTEIN konnte an Vater-Pacini-Körperchen die Entstehung des Nervenaktionspotentials aus der Receptorerregung aufklären. Über die funktionelle Bedeutung dieser elektrophysiologisch so gut untersuchten Receptoren für vegetative Regulationen weiß man dagegen sehr wenig. So stehen Detailforschung und Funktionsanalyse oft noch ohne Verbindung nebeneinander. Doch erst im

Zusammenhang der Einzelbefunde wird bei aller methodologischen Trennung die biologische Ordnung verständlich, die Anlage mit Erfahrung, Instinktverhalten mit erlernten Handlungen verbindet.

Ein wichtiger Beitrag der Elektrophysiologie zur zentralen Temperaturregulation war C. v. EULERS Entdeckung langsamer *temperaturspezifischer elektrischer Potentialschwankungen im Hypothalamus*. Diese „temperature potentials“ waren genau mit der Bluttemperatur korreliert. Es handelt sich offenbar um Receptormechanismen zur Messung von Bluttemperaturschwankungen, die ähnlich einem Thermoelement Wärmeänderungen in elektrische Potentiale umsetzen und dadurch die Körpertemperatur regeln. Ähnliche langsame Potentialschwankungen von CO<sub>2</sub>-Receptoren fanden v. EULER und SÖDERBERG im medullären Atmungszentrum nach CO<sub>2</sub>-Spannungsänderungen des Blutes.

Übergänge von vegetativen Regulationen zu Triebvorgängen zeigten Durstversuche mit *Osmoreceptormechanismen* im Hypothalamus. Sie wurden vorwiegend mit Reiz- und Ausschaltungsexperimenten von B. ANDERSSON untersucht und werden in diesem Band von BÜRGI beschrieben.

Neuronableitungen vom Nucleus supraopticus und paraventricularis von McC. BROOKS u. Mitarb. ergaben in diesen osmoregulatorischen Kernen deutliche Reaktionen der Nervenzellentladungen nach hyper- und hypotonischen Blutveränderungen, wie dies für die Regelung des Wasserhaushalts zu erwarten ist. Ob die Osmoreceptoren im Kerngebiet selbst oder in der Umgebung liegen, ist noch nicht bekannt.

Alle diese Untersuchungen beruhen auf Tierexperimenten. Beim *Menschen* brachten elektrophysiologische Methoden durch Elektrokardiogramm (EKG) und Elektrencephalogramm (EEG) zwar auch die Möglichkeit, elektrische Begleiterscheinungen der Herz- und Gehirntätigkeit fortlaufend zu registrieren, doch sind die Aussagen über neurovegetative Vorgänge mit diesen Methoden beschränkt. Nur der galvanische Hautreflex (GHR) erlaubt eine einfache Registrierung der vegetativ innervierten Schweißdrüsentätigkeit und macht als „psychogalvanischer Reflex“ auch vegetative Begleiterscheinungen emotionaler Vorgänge registrierbar.

Die polygraphische Registrierung von Tätigkeit und Funktion vegetativer und somatischer Vorgänge mit elektrophysiologischen Hilfsmitteln, die wir vor 30 Jahren beim Menschen eingeführt haben, hat in ihren Ergebnissen eher enttäuscht. Sie ist zwar geeignet, die Koordination vegetativer und animaler Funktionen objektiv zu erfassen, indem EEG, EKG, galvanische Hautreflexe, vasomotorische Reaktionen und Atmung gleichzeitig aufgezeichnet werden, doch ist die Auswertung dieser verschiedenen Registrierungen schwierig. Es bleibt abzuwarten, ob solche multiplen Aufzeichnungen mit neueren Computer-Methoden und automatischen Auswertungen sinnvoller auszuwerten sind. Bisher wurden mit polygraphischen Registrierungen vor allem die neurovegetativen Begleiterscheinungen im Schlaf- und Wachzustand und bei pathologischen Bewußtseinsstörungen dargestellt.

So bedeutungsvoll alle elektrophysiologischen Untersuchungen über cerebrale vegetative Regulationen waren, so lassen sie doch noch vieles offen. Die eigentlichen neuronalen Mechanismen sind im Hypothalamus noch wenig erforscht. Wesentlich detaillierter und bis zur Aufklärung elementarer Membranmechanismen reichend, sind die elektrophysiologischen Untersuchungen am Herzen, die im ersten Beitrag dieses Bandes von ANTONI dargestellt werden. ANTONIS Beitrag über Herzmuskel und glatte Muskulatur dient gleichzeitig zur Einführung in die vegetative Elektrophysiologie mit ihren modernen Methoden der Mikroableitung und in die Ergebnisse der Membranphysiologie und steht deshalb am Anfang dieses Bandes.

### Herz und glatte Muskulatur als Modelle neurovegetativer Beeinflussung der Zellmembranen.

Eine Grundlage der Kreislauforganisation und anderer vegetativer Funktionen ist die periphere Automatie. Sie ist am Herzen zuerst und am genauesten untersucht worden, aber in allen peripheren Gefäßen und inneren Hohlorganen vorhanden. Die Schrittmacherstrukturen des Herzens mit ihren elektrisch registrierten Membranveränderungen zeigen die Elementarvorgänge autonomer Rhythmen und ihrer vegetativen Nervenbeeinflussung.

Historisch war das Herz erstes Objekt für die Untersuchung vegetativer Hemmungsprozesse: Die Brüder WEBER entdeckten 1845 am Herzen die Vagus-hemmung, und GASKELL beschrieb 1886 bei Vagusreizung elektrobiologische Hemmungseffekte mit positiver Potentialänderung des Herzmuskels. Seitdem hat es allerdings über 60 Jahre gedauert, bis durch intracelluläre Ableitungen die hyperpolarisierenden Membranwirkungen des Gaskell-Effektes exakt registriert werden konnten.

Die Elektrophysiologie des Herzmuskels und der glatten Muskulatur hat in den letzten Jahren zahlreiche neue Befunde über die vegetative Regulation der Muskeltätigkeit und ihre Membranphysiologie gebracht. Nicht nur für die vegetativen Nervenwirkungen von Vagus und Sympathicus kann das Herz als Modellbeispiel dienen. Auch Grundprozesse der Erregung und Hemmung an Zellmembranen sind hier elektrophysiologisch besonders klar faßbar. Die glatte Muskulatur ist für die allgemeine Physiologie und Pathologie ein wichtiges Modell der Beziehung von langsamen Membranpotentialen, kurzdauernden Entladungen und intercellulären Erregungsfortleitungen. An glatten Muskelfasern sind diese elektrophysiologischen Veränderungen besser zu studieren als an der auf rasche Kontraktion und Höchstleistung spezialisierten Skelettmuskulatur oder an Nervenzellen. Schließlich ist der Herzmuskel durch seine engen Zellverbindungen und die lange Dauer seiner Membranpotentialänderungen geeignet für das Studium der Erregungsausbreitung. Obwohl eine „syncytiale“ Struktur am Herzmuskel nach elektronenmikroskopischen Befunden von Membrangrenzen an den Glanzstreifen bestritten wird, so verhält sich doch die Herzmuskulatur physiologisch in ihrer Erregungsausbreitung mehr wie ein echter Zellverband, der als Ganzes nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagiert. Die Erregungsausbreitung ist eine rein elektrische Fortleitung ohne synaptische Grenzen. Die Abgrenzung der Einzelzellen ist weniger scharf als im Nervensystem mit seinen „individuell“ arbeitenden Neuronen und ihren synaptischen Verbindungen.

*Intracelluläre Ableitungen von Herzmuskelfasern* erweiterten die in praktisch-diagnostischen Methoden festgefahrene EKG-Forschung und ermöglichten die Registrierung der Membranwirkungen von Vagus- und Sympathicusinnervation. Damit konnten diese vegetativen Steuerungen auf *Elementarwirkungen der Ionenwanderung an der Muskelzellmembran* zurückgeführt werden. Diese Mechanismen können auch durch kybernetische Modelle analogisiert und analysiert werden. Wahrscheinlich sind nicht nur Vagus- und Sympathicuswirkungen mit ihren körpereigenen Überträgern Acetylcholin und Noradrenalin, sondern auch zahlreiche andere Effekte herzwirksamer Pharmaka durch Veränderungen des Ionenaustausches zu erklären. Allerdings bleiben diese Ionenwanderungen an den Membranen zunächst nur Teilprozesse komplizierterer metabolischer Vorgänge, die nur durch ihre elektrischen Effekte besonders klar darstellbar sind. So eindrucksvoll und überzeugend die Ionentheorie von HODGKIN und HUXLEY die elektrophysiologischen Phänomene an der Nerven- und Muskelmembran erklärt, so darf man nicht vergessen, daß die zugrundeliegenden Stoffwechselveränderungen noch unbekannt sind. Die metabolischen Grundlagen müssen noch

erforscht werden, ebenso wie die theoretisch postulierte Natriumpumpe in der Zelle und andere Zellmechanismen, welche die aktive Ionenwanderung erst ermöglichen.

Die Ionenströme, Natriumeinstrom und Kaliumausstrom durch die Membran, erklären zwar die elektrischen Veränderungen der Aktionspotentiale und Nachpotentiale, aber nicht die weiteren Prozesse der Muskelkontraktion und Erholung. Neben den Natrium- und Kalium-Ionenwanderungen, welche die Aktionsströme im Nerven und Muskel hervorrufen, sind auch Anionen wie  $\text{Cl}^-$  und andere Elektrolyte für die Zellfunktion von Bedeutung. Diese verschiedenen Ionenwirkungen wurden mit mehrfachen Mikroelektroden und Ionophorese durch ECCLES und seine Schule an der Nervenzelle aufgeklärt. Entsprechende Experimente wurden auch am Herzmuskel durchgeführt, insbesondere wurde die Rolle der Calciumionen genauer untersucht. Wahrscheinlich sind Calcium-Ionen für die elektromechanische Koppelung von Bedeutung. Die Rolle des Ca für Nerven- und Muskel-erregungen und für neurovegetative Regulationen war, von klinischen Erfahrungen des Ca-Mangels bei der Tetanie angeregt, in ihrem Mechanismus lange Zeit unklar. Neuere Untersuchungen über die Rolle der  $\text{Ca}^{++}$ -Ionen als Vermittler zwischen Erregung und Kontraktion der glatten Muskulatur und der Herzmuskulatur werden am Beispiel des Herzmuskels und der glatten Muskulatur von ANTONI dargestellt.

Die *Elektrophysiologie der glatten Muskulatur* ist besonders durch BÜLBRINGS Untersuchungen mit intracellulären Ableitungen von Darmmuskelzellen sehr gefördert worden. Allgemein physiologisch interessant sind die *langsamen Fluktuationen der Membranspannung*, die Cyclen von einer und mehreren Sekunden Dauer haben, und die Spitzenpotentiale auslösen können, oder auch nicht. Diese langsamen Wellen sind vermutlich verwandt mit ähnlichen Vorgängen der langsamen rhythmischen Hirnpotentiale. Da die Ursachen und Mechanismen dieser cerebralen langsamen Wellen trotz vieler Bemühungen noch nicht geklärt sind, können die glatten Muskeln später vielleicht als Modellstrukturen für die komplizierten zentralnervösen Regulationen dienen. Kurze Aktionspotentiale (spikes) und langsame Membranpotentiale mit Kontraktion und Erschlaffung unter dem Einfluß von Sympathicus und Parasympathicus, Adrenalin und Acetylcholin sind in ihrer Wechselwirkung genau untersucht. Aber wie die Koppelung von Membrandepolarisation und Kontraktion beim Skelettmuskel noch nicht voll erklärbar ist, so bleiben auch bei der glatten Muskulatur im Einfluß von Vagus und Sympathicus auf die verschiedenen Muskeln der Organe noch manche Unklarheiten. Die Annahme, daß gegensätzliche Wirkungen der gleichen Substanz auf unterschiedliche Strukturen durch spezielle Membranreceptoren für Acetylcholin und Adrenalin zustande kommen, ist die wahrscheinlichste Erklärung. Diese Receptormechanismen müssen noch mit kombinierten Methoden der Elektrophysiologie, Elektronenmikroskopie und Mikrobiologie untersucht werden.

#### Vegetative und animale Regelsysteme im Hirnstamm und Großhirn.

Die Hirnlokalisation der höheren Zentren vegetativer Regulationen im Zwischenhirn ist durch Reiz- und Ausschaltungsversuche und klinische Beobachtungen gut begründet. Die Reizexperimente von HESS haben verschiedene diencephale Lokalisationen für ergotrope und trophotrope Reizeffekte ergeben, obwohl die genaue Korrelation mit anatomischen Kernen und Bahnverbindungen noch nicht überall gesichert ist. Noch ungeklärt ist die Beziehung dieser Zwischenhirnzentren mit der isocorticalen Hirnrinde und dem unteren reticulären System, während die Verbindungen mit dem Allocortex und limbischen System

anatomisch und elektrophysiologisch besser untersucht wurden. Die diencephalo-isocorticalen Verbindungen sind nur für den Thalamus mit vorwiegend animalen Funktionen gut bekannt. Seitdem NISSL die Abhängigkeit zahlreicher Thalamuskern von der Hirnrinde nachwies, sind im Thalamus hirnrindenabhängige Kerngebiete und reine Hirnstammstrukturen unterschieden worden. Die letzteren, von HASSLER als „truncothalamisch“ bezeichnet, stehen in enger Verbindung mit anderen Stammganglien des extrapyramidalen Systems und mit dem unteren Hirnstamm und gehören als intralaminäre Kerne zum thalamo-reticulären System. Dieses hat zwar vorwiegend animale Funktionen der Umweltkorrelation und Bereitschaftsregulierung, aber regelt auch die Abschaltung von der Umwelt, den Schlaf. In diesen medialen Thalamuskernen hat HESS zuerst 1929/31 die „hypnogene Zone“, das thalamische Schlafzentrum, entdeckt und damit die Erforschung des thalamo-reticulären Systems eingeleitet.

Die modernen *Systemkonzeptionen der Neurophysiologie* haben im Gehirn mit dem thalamo-reticulären und dem limbischen System verschiedene Strukturen des Hirnstamms und Allocortex zu funktionellen Einheiten zusammengefaßt. Sie vereinigen damit alte anatomisch-lokalisatorische Unterscheidungen und Trennungen vegetativer und somatischer Funktionen zu einer geordneten Koordination. In MAGOUNS *reticulärem Aktivierungssystem des Hirnstamms* werden offenbar auch vegetative Bereitschaftsreaktionen ausgelöst. Gleichspannungsregistrierungen vom Cortex sprechen dafür, daß von der Form. reticularis neben peripheren vegetativen Mechanismen auch aufsteigende Effekte langdauernder oberflächen-negativer Hirnrindenpotentiale, entsprechend KORNHUBERS Bereitschaftspotentialen, ausgelöst werden können. Im limbischen System des Großhirns sind überwiegend visceral-vegetative Funktionen vertreten, wahrscheinlich auch Beziehungen zur Genitalsphäre. Die vegetativen Großhirnfunktionen haben durch neue Forschungen über das limbische System im phylogenetisch alten Paläocortex wieder vermehrtes Interesse gefunden. Dennoch bleibt die Rolle der Hirnrinde, vor allem des Isocortex, das am wenigsten geklärte Gebiet der zentralen Neurophysiologie vegetativer Funktionen. Trotz zahlreicher Experimente ist der von HESS als unsicher angesehene Einfluß des Orbitalhirns heute noch nicht geklärt. BÜRGI bespricht in seinem Beitrag die vegetativen Rindenfunktionen daher mit Recht skeptisch und zurückhaltend. Es ist wahrscheinlich, daß vegetative Reizeffekte aus dem Isocortex vorwiegend sympathische Hilfsfunktionen aktivieren, ähnlich wie der nach Cortexreizung ausgelöste galvanische Hautreflex eine vegetative Hilfsinnervation des Greifreflexes ist oder Atmungsveränderungen Begleitsymptome motorischer Aktivität sein können.

Was man heute in Physiologie und Anatomie als *limbisches System* des Großhirns oder „visceral brain“ bezeichnet, entspricht etwa dem alten „Rhinencephalon“ oder KLEISTS „Innenhirn“. Viscerale Funktionen des limbischen Systems in Ammonshorn, Temporalpol und Mandelkern sind wahrscheinlich koordiniert mit dem orbitofrontalen Cortex und dem Cingulum. Beim Menschen wurden solche visceralen Auswirkungen von Schläfenlappentladungen vor allem durch vegetative Begleitsymptome der temporalen Epilepsie in den letzten Jahren viel beobachtet. Nach den Tierversuchen von HESS und seiner Schule, insbesondere von HUNSPERGER, sind diese vegetativen Entladungen Teile eines Affektmechanismus, und mehr im Mandelkern, im Mittel- und Zwischenhirn als im Allocortex vertreten. Sie sind Teilsymptome eines koordinierten Wirkungsgefüges der Instinkte und Triebe, die in den zentral ausgelösten affektiven Abwehrreaktionen und den Wutmechanismen experimentell studiert werden.

MACLEAN unterscheidet im limbischen System zwei Funktionskreise: ein System der Selbsterhaltung (frontotemporaler Cortex, olfactorische Bahnen und