

HAND-
BUCH DER MIKROSKOPISCHEN ANATOMIE DES MENSCHEN

EN

NERVENSYSTEM

ACHTER TEIL

DAS KLEINHIRN

ERGÄNZUNG ZU BAND IV/1

VON

JAN JANSEN UND ALF BRODAL

PROFESSOREN DER ANATOMIE

ANATOMISCHES INSTITUT DER UNIVERSITÄT OSLO/NORWEGEN

MIT 197 ZUM TEIL FARBIGEN ABBILDUNGEN



SPRINGER-VERLAG

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

1958

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)
zu vervielfältigen

© by Springer-Verlag OHG, Berlin · Göttingen · Heidelberg 1958

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

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg

Vorwort.

Die Forschung auf dem Gebiet der Neuroanatomie und Neurophysiologie befindet sich zur Zeit in einer expansiven Periode. In einem stetig rascheren Tempo erscheinen neue Beobachtungen und Befunde, welche Änderungen unserer altbewährten Auffassungen nötig machen. Unter diesen Umständen ist es strenggenommen unmöglich, eine gänzlich erschöpfende und zeitgemäße Darstellung unseres Wissens auf einem Gebiet wie dem des Kleinhirns zu geben. Wir befürchten deshalb, daß es zum Thema gehörige Arbeiten geben mag, die wir trotz allen Suchens übersehen haben. Jedoch hoffen wir, daß alle wichtigeren Beiträge zum Thema Berücksichtigung gefunden haben.

In unserer Darstellung haben wir soweit als möglich versucht, funktionelle Gesichtspunkte anzulegen, und wir haben uns bemüht, einander widersprechende Befunde kritisch zu beurteilen. Da bekanntlich jedes Urteil notwendigerweise bis zu einem gewissen Grade subjektiv gefärbt ist, sind wir uns darüber im klaren, daß andere Forscher unsere Ansichten vielleicht in einigen Punkten nicht teilen werden.

Aus praktischen Gründen haben wir den Stoff dieser Darstellung so aufgeteilt, daß der eine von uns (J. J.) für die Abschnitte über die Morphologie, die zentralen Kerne, die efferenten Verbindungen und die Glia, der andere (A. B.) für die Abschnitte über die Kleinhirnrinde, die afferenten Verbindungen und die Gefäßversorgung verantwortlich ist.

Bei der Ausarbeitung dieses Beitrages zum „Handbuch der mikroskopischen Anatomie“ haben wir aus manchen Quellen wertvolle Hilfe erhalten. In unserem Institut haben wir das Glück gehabt, Beistand auf den verschiedenen technischen Gebieten zu erhalten. Zu großem Danke sind wir deshalb unseren Assistenten verpflichtet: Fräulein S. MÖRCH für die Anfertigung von zahlreichen Originalzeichnungen und Umzeichnungen von Abbildungen aus Arbeiten anderer Forscher; Herrn E. RISNES für die photographische Arbeit; Fräulein K. SCHMIDT für die histologische Arbeit; Fräulein E. GRÖN und Fräulein O. GORSET für Hilfe bei der Verarbeitung des Manuskripts und der damit verbundenen Aufgaben.

Dr. OLOF LARSELL, Portland, Dr. CLEMENT A. FOX, Milwaukee, und Drs. MADGE und ARNOLD SCHEIBEL, Los Angeles, haben uns mit originalen Illustrationen von noch nicht veröffentlichten Befunden versehen. Dafür bringen wir ihnen unseren herzlichsten Dank entgegen. Auch danken wir diesen Freunden und Kollegen für interessante und erleuchtende Diskussionen über ihre Befunde und über Probleme der Kleinhirnanatomie im allgemeinen.

Herr Professor WOLFGANG BARGMANN, Kiel, hat sich durch seine genaue Durchprüfung unserer Manuskripte, besonders in bezug auf das Sprachliche, verdient gemacht. Ihm und dem *Springer-Verlag* bringen wir unseren besten Dank für eine angenehme Zusammenarbeit und Bereitwilligkeit in der Erfüllung unserer Wünsche zum Ausdruck.

Oslo, im Frühjahr 1957.

JAN JANSEN ALF BRODAL

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	1
A. Die Morphologie des Kleinhirns	2
I. Die Phylogenese des Kleinhirns	3
1. Kleinhirn der Cyclostomen	3
2. Kleinhirn der Fische	6
3. Kleinhirn der Amphibien	10
4. Kleinhirn der Reptilien	14
5. Kleinhirn der Vögel	17
II. Die Morphogenese des Kleinhirns der Säugetiere	22
1. Lobus flocculonodularis	24
2. Corpus cerebelli	27
a) Lobus anterior corporis cerebelli	29
b) Lobus posterior corporis cerebelli	31
α) Paraflocculus	35
β) Lobulus paramedianus	37
γ) Lobulus ansiformis	38
δ) Lobulus simplex	38
III. Die Morphologie des Kleinhirns der Säugetiere	39
1. Lobus flocculonodularis	48
2. Corpus cerebelli	49
IV. Die Morphogenese des menschlichen Kleinhirns	57
1. Lobus anterior	70
2. Lobus posterior	71
a) Tonsilla-Paraflocculus ventralis	71
b) Lobulus biventer — Paraflocculus dorsalis	74
c) Lobulus quadrangularis (pars posterior) — Lobulus simplex	75
d) Lobulus semilunaris — Lobulus ansiformis	76
e) Lobulus gracilis — Lobulus paramedianus	78
V. Die Morphologie und Gliederung des menschlichen Kleinhirns	79
VI. Zusammenfassende Übersicht über Entwicklung und prinzipielle Gliederung des Kleinhirns der Wirbeltiere und des Menschen	87
B. Histologie der Kleinhirnrinde und der zentralen Kerne	91
I. Die Kleinhirnrinde	91
1. Die ontogenetische Entwicklung der Kleinhirnrinde beim Menschen	93
2. Histologie der Kleinhirnrinde	100
a) Die Purkinje-Zellen	101
b) Die inneren Stern- oder Korbzellen	110
c) Die äußeren Sternzellen	112

	Seite
d) Die Körner	113
e) Die Golgi-Zellen (große Sternzellen) der Körnerschicht	119
f) Die Faserstruktur der Kleinhirnrinde	123
α) Die Fasergeflechte der Kleinhirnrinde	123
β) Die Moosfasern und die Glomeruli	127
γ) Die Kletterfasern	134
δ) Die Cajal-Smirnowschen Fasern	139
g) Der Leitungsmechanismus der Kleinhirnrinde	141
h) Die Glia-Architektonik der Kleinhirnrinde	146
II. Die zentralen Kleinhirnkern	150
1. Die phylogenetische Entwicklung	150
2. Die Kleinhirnkern des Menschen	154
a) Der Nucleus fastigii oder Dachkern	154
b) Der Nucleus globosus oder Kugelkern	155
c) Der Nucleus emboliformis oder Pfropfkern	155
d) Der Nucleus dentatus oder Zahnkern	157
III. Die Markmasse des Kleinhirns, Assoziations- und Commissurfasern	162
C. Die Faserverbindungen des Kleinhirns	165
Methoden zum Studium der Faserverbindungen	165
I. Afferente Verbindungen des Kleinhirns	167
1. Spinocerebellare Verbindungen	167
a) Der Tractus spinocerebellaris dorsalis	167
b) Der Tractus spinocerebellaris ventralis	174
c) Intermediäre spinocerebellare Fasern	178
2. Tractus cuneocerebellaris	178
3. Olivocerebellare Verbindungen	183
4. Pontocerebellare Verbindungen	202
5. Reticulocerebellare Verbindungen	216
a) Kleinhirnverbindungen aus dem Nucleus reticularis tegmenti pontis (BECHTEREW)	217
b) Kleinhirnverbindungen aus dem Nucleus reticularis paramedianus medullae oblongatae	218
c) Kleinhirnverbindungen aus dem Nucleus reticularis lateralis	221
6. Perihypoglossocerebellare Verbindungen	228
7. Rubrocerebellare Verbindungen	230
8. Tectocerebellare Verbindungen	232
9. Trigemino cerebellare Verbindungen	233
10. Vestibulocerebellare Verbindungen	235
11. Andere cerebellaraferente Verbindungen	239
II. Efferente Verbindungen des Kleinhirns	241
1. Corticonucleäre Verbindungen	241
2. Efferente Verbindungen der Kleinhirnkern	247
a) Cerebellofugale Fasern des unteren Kleinhirnstiels	248
α) Fasciculus uncinatus oder Hakenbündel	249
β) Fibrae fastigiobulbares rectae	250
b) Brachium conjunctivum oder Bindearm	251
α) Ursprung des Brachium conjunctivum	251
β) Fasertopographie des Brachium conjunctivum und der Decussatio brachiorum conjunctivorum	251

	Seite
γ) Brachium conjunctivum descendens dorsale	254
δ) Brachium conjunctivum descendens ventrale	255
ε) Brachium conjunctivum ascendens	256
c) Efferente Kleinhirnverbindungen beim Menschen	263
d) Zusammenfassung über die efferenten Kleinhirnverbindungen	266
D. Gefäßversorgung des Kleinhirns	269
I. Die Kleinhirnarterien	269
1. Die Arteria cerebelli superior	269
2. Die Arteria cerebelli inferior anterior	272
3. Die Arteria cerebelli inferior posterior	273
4. Die arterielle Versorgung der zentralen Kleinhirnkerne	276
II. Die Kleinhirnvenen	278
III. Das Gefäßnetz der Kleinhirnrinde	278
E. Schlußbetrachtungen	280
Literatur	290
Namenverzeichnis	309
Sachverzeichnis	317

Einleitung.

Seit dem Erscheinen von JAKOBs Kapitel über das Kleinhirn in der ersten Auflage dieses Handbuches ist mehr als ein Vierteljahrhundert verflossen. In dieser Zeitspanne haben unsere Kenntnisse von der feineren Organisation des Zentralnervensystems eine erhebliche Erweiterung erfahren.

Überblickt man diese Fortschritte, so wird sofort klar, daß sie nicht ausschließlich der reinen Anatomie zuzuschreiben sind, sondern vielmehr in nächster Beziehung zu der Entwicklung der modernen Neurophysiologie stehen. In großem Ausmaße haben sich Anatomie und Physiologie des Zentralorgans in jüngster Zeit gegenseitig ergänzt und befruchtet. Die Verwendung der modernen verfeinerten Apparatur zur Registrierung kleinster elektrischer Potentialschwankungen hat es den Neurophysiologen erlaubt, Auskünfte über Einzelheiten der Funktionsweise des Nervensystems zu gewinnen, wie es nie zuvor möglich war. Das Registrieren von Potentialen an verschiedenen Stellen des Zentralnervensystems nach natürlicher oder künstlicher (vorzugsweise elektrischer) Reizung von Rezeptoren oder nach Reizung von Nerven, Kernen und Fasersystemen hat neue Verbindungen zwischen verschiedenen Abschnitten aufgedeckt. Auch die Strychninmethode von DUSSEY DE BARENNE (s. DUSSEY DE BARENNE und McCULLOCH 1939), auch „physiologische Neuronographie“ genannt, — als ein den anatomischen Methoden gleichwertiges Verfahren angesprochen, — ist in großem Ausmaße zur Klärung von Faserverbindungen verwendet worden.

Obwohl aber mittels dieser elektrophysiologischen Methoden zahlreiche bisher unbekannte Verbindungen aufgefunden worden sind, hat die Neurophysiologie die morphologischen Methoden und das Studium der feineren Struktur des Zentralorgans keineswegs überflüssig gemacht. Denn erstens können die elektrophysiologischen Methoden in der großen Mehrzahl der Fälle keine endgültigen Auskünfte darüber geben, ob eine nachgewiesene Verbindung aus einem oder aus mehreren hintereinander geschalteten Neuronen aufgebaut ist. Dies gilt auch für die Strychninmethode, obwohl es allgemein heißt, daß die durch das Strychnin erzeugten Potentiale sich nicht über Synapsen fortpflanzen, was aber bisher kaum bewiesen ist und kaum als eine allgemein gültige Regel gelten darf. Zweitens hat das erweiterte Verständnis der Funktion der einzelnen Nervenzellen klar gemacht, daß für ein volles Begreifen der Wirksamkeit der einzelnen Kerne und Grisea eine genaue Kenntnis der Synaptologie unerläßlich ist. Drittens ist wegen der Fehlerquellen der elektrophysiologischen Methodik und der Ausführung dieser Versuche in Narkose des Experimentaltieres ein negativer Befund nicht ausschlaggebend.

Die Fragen, welche die neueren neurophysiologischen Ergebnisse aufgeworfen haben und die mit der Methodik dieser Forschungsrichtung nicht gelöst werden können, vermögen genaue anatomische Untersuchungen größtenteils zu klären. Zwar sind die Methoden der Strukturforschung auch mit Fehlerquellen behaftet, sie sind aber anderer Art als diejenigen, die den Funktionsuntersuchungen eigen sind. Es darf wohl gesagt werden, daß der Bedarf an Kenntnissen der detaillierten morphologischen Organisation des Nervensystems heute größer ist als je zuvor, und daß demzufolge die mikroskopische Anatomie dieses Organsystems großen

Aufgaben gegenübergestellt ist. Die oben angeführten Betrachtungen haben auch für das Kleinhirn ihre Gültigkeit. Die neueren neurophysiologischen Entdeckungen haben einen Antrieb zum Studium der mikroskopischen Anatomie dieses Organs gegeben, aber auch klar gemacht, daß noch sehr viele Lücken in unserem Wissen auf diesem Gebiete bestehen.

Was die reine mikroskopische Anatomie im engeren Sinne betrifft, haben die letzten Dezennien verhältnismäßig wenige neue Erkenntnisse über das Kleinhirn selbst gebracht. Die Fortschritte betreffen hauptsächlich zwei Gebiete der Kleinhirnanatomie, erstens die morphogenetische Gliederung des Organs, zweitens seine Faserverbindungen mit anderen Abschnitten des Zentralnervensystems. Systematische Studien über die ontogenetische Entwicklung des Kleinhirns verschiedener tierischer Species und des Menschen haben dazu beigetragen, daß wir heute rationellen Einteilungsprinzipien des Kleinhirns und seiner Lappen nähergerückt sind als zuvor. Die Studien über die Faserverbindungen des Kleinhirns sind zwar fast ausschließlich an tierischem Material vorgenommen worden, aber soweit nicht Befunde am Menschenkleinhirn den experimentellen Resultaten direkt widersprechen, dürfen wir annehmen, daß die Verhältnisse bei Tier und Mensch grundsätzlich gleich sind, und daß deswegen die tierexperimentellen Ergebnisse für das Verständnis des Menschenkleinhirns verwertet werden können. Die erweiterten Kenntnisse über die Faserverbindungen des Kleinhirns haben in Verbindung mit physiologischen Studien erhebliche Fortschritte in unserem Verständnis der Kleinhirnfunktion gebracht.

Der Aufgabe gegenübergestellt, eine zusammenfassende und möglichst vollständige Darstellung der Errungenschaften auf dem Gebiete der mikroskopischen Anatomie des Kleinhirns zu geben, werden wir unseren Ausgangspunkt in der meisterhaften Schilderung JAKOBS aus dem Jahre 1928 nehmen. Nur ausnahmsweise werden wir auf das ältere Schrifttum zurückgreifen, welches in der ersten Auflage dieses Handbuches besprochen worden ist. Es erhellt aus dem voran Angeführten, daß das Hauptgewicht in unserer Darstellung auf die Morphogenese des Kleinhirns und auf seine Faserverbindungen gelegt werden muß. Obwohl unser Thema, strenggenommen, die mikroskopische Anatomie des Kleinhirns ist, werden wir gelegentlich auch Befunde heranziehen, welche durch physiologische Methoden gewonnen wurden. Dies ist dann berechtigt, wenn solche Untersuchungen Auskünfte über die Struktur des Organs geben oder diesbezügliche Fragen aufwerfen. Nach der Darstellung des heutigen Standes unseres Wissens über die mikroskopische Anatomie des Kleinhirns ist natürlich zu überlegen, wie sich die morphologischen Befunde funktionell deuten lassen, und inwiefern sie mit den Errungenschaften der modernen Neurophysiologie im Einklang stehen oder ihnen widersprechen. Dies soll im letzten Abschnitt unserer Darstellung versucht werden.

A. Die Morphologie des Kleinhirns.

Kaum ein Gehirnteil weist einen solchen Reichtum an Formvariationen von Tierart zu Tierart auf wie das Wirbeltierkleinhirn. Hier findet man beinahe alle Übergänge: von dem primitiven Zustand bei den Cyclostomen, wo das Kleinhirn fast auf eine frontalgestellte dünne Platte beschränkt ist, bis zu den äußerst komplizierten Formen, die man bei manchen Säugetieren antrifft. Es ist darum nicht zu verwundern, daß diese morphologische Vielfalt seit dem Anfang der Hirnforschung eine besondere Anziehungskraft auf die Morphologen ausgeübt hat. Was mag wohl die Ursache dieser außerordentlichen Form-

variabilität von Art zu Art sein? Gibt es in diesem anscheinend zufälligen und bunten Wirrwarr eine Gesetzmäßigkeit, ein System, das es ermöglicht, die verschiedenen Kleinhirnformen der Wirbeltiere in ein allgemeines Schema einzufügen? Diese und verwandte Fragen — es genügt, hier das Problem der Kleinhirnlokalisation zu erwähnen — haben die Morphologen bis in die letzte Zeit beschäftigt. Viel Tatsachenmaterial zur Beleuchtung der Kleinhirnmorphologie ist im Laufe der letzten Jahrzehnte veröffentlicht worden; und man kann jetzt wohl sagen, daß wenigstens die Hauptzüge der Morphologie des Wirbeltierkleinhirns klargelegt sind, wenn auch manche Teilfragen noch strittig bleiben.

Da es nun in überzeugender Weise klargelegt ist, ganz besonders durch die umfassenden und außerordentlich schönen Untersuchungen von O. LARSELL, daß das Kleinhirn der ganzen Wirbeltierreihe nach demselben Prinzip gebaut ist, kann eine Übersicht über die phylogenetische Entwicklung dieses Organs das Verstehen der morphologischen Verhältnisse im menschlichen Kleinhirn erleichtern. Wir werden deshalb bei der Schilderung der Kleinhirnmorphologie unseren Ausgangspunkt in der Phylogenese nehmen, mit besonderer Rücksicht auf das, was seit dem Erscheinen von A. JAKOBS ausgezeichnetem Handbuchkapitel im Jahre 1928 veröffentlicht worden ist.

I. Die Phylogenese des Kleinhirns.

1. Kleinhirn der Cyclostomen.

Ob primitiv oder rudimentär, bleibt noch eine offene Frage; so viel steht aber fest, daß das einfachste Kleinhirn der ganzen Wirbeltierreihe bei den *Cyclostomen* zu finden ist. Besonders bei den *Myxinoideen* ist das Verhalten des Kleinhirns eine umstrittene Frage gewesen. Wir verweisen auf die eingehende Darstellung LARSELLS (1957) und beschränken uns hier auf eine kurze Besprechung einiger neuerer Arbeiten.

Bei erwachsenen *Myxinoideen* gelang es weder CONEL (1931) noch JANSEN (1930), ein Kleinhirn mit Sicherheit zu identifizieren. Was von HOLMGREN (1919) bei *Myxine* als Kleinhirn beschrieben worden war, wurde von den oben genannten Verfassern als Mittelhirn aufgefaßt. Doch war CONEL (1929) der Meinung, daß bei *Bdellostoma*-Embryonen wahrscheinlich ein Kleinhirnrudiment im cephalen Ende des Rhombencephalons vorhanden ist. Vor kurzem hat LARSELL (1947a) dies bestätigt und außerdem überzeugend zeigen können, daß auch bei erwachsenen *Bdellostoma* ein Kleinhirnrudiment erkennbar ist, und zwar vertreten durch eine kleine Commissura acusticolateralis mit begleitenden Zellen aus der Area acusticolateralis. Ein eigentliches Cerebellargewebe gibt es bei den *Myxinoideen* nicht (CONEL 1931). Die kleinen Zellen, die sich aus der Area acusticolateralis medial entlang der Commissur erstrecken, repräsentieren aber die erste Anlage von cerebellaren, cellulären Elementen (LARSELL 1957). Ein äußeres Kleinhirn ist aber nicht zu sehen, was mit der dürftigen Entwicklung sowohl der Seitenlinienorgane als auch des Vestibularapparates bei den *Myxinoideen* gut übereinstimmt.

Die Fasern der Commissura acusticolateralis kommen aus Zellen im ventromedialen Teil der Area acusticolateralis und aus ähnlichen Zellen, die die Commissur medialwärts begleiten (LARSELL 1947a, 1957). Im Mediosagittalschnitt bilden die Commissurfasern ein kleines, aber distinktes Bündel dort, wo die Tela chorioidea an der Unterfläche des Mittelhirns angeheftet ist.

Bei den *Petromyzonten* ist das Kleinhirn besser entwickelt als bei den *Myxinoideen* und bildet, wie die Abb. 1 zeigt, eine beinahe quergestellte Platte am

oralen Ende des 4. Ventrikels, dorsal und etwas caudal von dem Eintritt des N. trigeminus im Hirnstamm (ARIËNS KAPPERS 1934, PEARSON 1936, LARSELL 1947a, HEIER 1948). Schon makroskopisch fällt dabei eine innige Beziehung zu der Area acusticolateralis auf, indem das Kleinhirn, wie aus der Abb. 1 ersichtlich ist, seitlich caudalwärts umbiegt und kontinuierlich in die genannte Area übergeht. Dies primitive Verhalten gibt uns einen Schlüssel zum Verständnis der Kleinhirnmorphologie der höheren Wirbeltiere, wie jüngst von LARSELL (1957) hervorgehoben.

Die nahe Verknüpfung zwischen Kleinhirn und der Area acusticolateralis wird auch embryologisch bestätigt. Das Studium der *Larvenstadien* (*Ammocoetes*) zeigt, daß die Area acusticolateralis den Mutterboden bildet, aus dem sich der

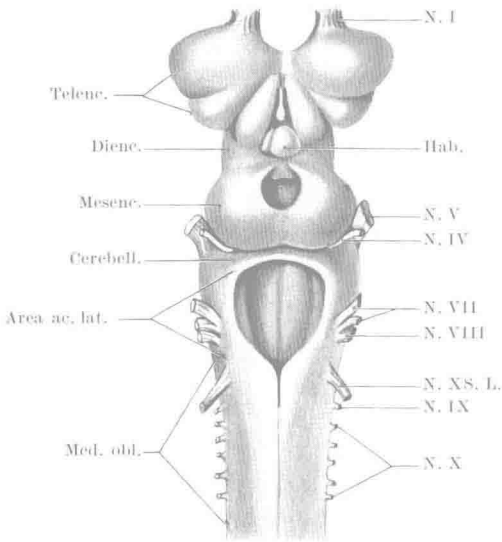


Abb. 1. Gehirn vom Neunauge (*Entosphenus tridentatus*, GARDNER). Dorsalan­sicht $\times 5$. Aus LARSELL (1947a).

größte Teil des erwachsenen Kleinhirns entwickelt. PEARSON (1936) betont, daß das Kleinhirn bei den *Petromyzonten* die direkte Fortsetzung der Kerne der Vestibular- und Seitenlinien-Nerven bildet. HEIER (1948) befürwortet eine ähnliche Auffassung und unterscheidet dabei einen oberflächlichen Lob. auricularis (= Lobulus lateralis) und ein periventriculär gelegenes Corpus cerebelli (Abb. 2). Ersterer bildet nach HEIER die Fortsetzung der Area vestibularis, während letzteres angeblich mit der Area lineae lateralis kontinuierlich zusammenhängt. Bezüglich dieses letzten Punktes teilen wir die Anschauung von HEIER nicht, sondern stimmen LARSELL (1957) bei, wenn er das Corpus cerebelli als mit dem Nucleus sensorius superior n. trigemini zusammenhängend auffaßt.

Mit anderen Worten: die zwei Teile des primitiven Kleinhirns von *Petromyzon*, Lobulus lateralis und Corpus cerebelli, sind als rostrale Fortsetzungen der Area acusticolateralis, bzw. der Area trigemini zu betrachten. Das Kleinhirn unterscheidet sich aber laut LARSELL (1957) von der Area acusticolateralis insoweit, als nur der Nucleus medialis dieser Area sich in das Kleinhirn hinein fortsetzt, um dort eine primordiale Lamina granularis zu bilden. Auch sind sowohl die Nervenzellen des Kleinhirns als auch die Faserverbindungen gegenüber denen der Area acusticolateralis etwas modifiziert. Zerstreute, größere Nervenzellen mit weitverzweigten Dendriten sind als Vorläufer der Purkinje-Zellen aufgefaßt worden (JOHNSTON 1902, LARSELL 1947a, 1957), obwohl HEIER (1948) bei *Petromyzon fluviatilis* keine größeren, den Purkinje-Zellen ähnlichen Neurone finden konnte.

Die Area acusticolateralis ist von einer dünnen, oberflächlichen Faserschicht bedeckt. Diese sog. Crista cerebellaris erstreckt sich rostralwärts von der Ebene der Vestibulariswurzel, setzt sich auf der Kleinhirnplatte fort und bildet das, was gewöhnlich Molekularschicht des Kleinhirns genannt wird (SAITO, T. 1930, PEARSON 1936, LARSELL 1957). Im ausgewachsenen Kleinhirn kreuzt die Molekularschicht die Mittellinie. Strukturell stimmt die Molekularschicht mit der Crista cerebellaris

überein. Doch hebt LARSELL (1957) hervor, daß eine gewisse funktionelle Verschiedenheit schon wahrnehmbar ist, indem neben einer größeren Zahl von trigeminalen, bulbären und spinalen Fasern auch lobo- und tectocerebellare Fasern vorhanden sind.

Trotz seiner bescheidenen Größe und einfachen Morphologie hat das Kleinhirn der *Petromyzonten* ziemlich komplizierte *Faserverbindungen*, wie die folgende Zusammenfassung der neueren Untersuchungen von STEFANELLI (1935), PEARSON (1936), WOODBURN (1936), LARSELL (1947a) und HEIER (1948) zeigt.

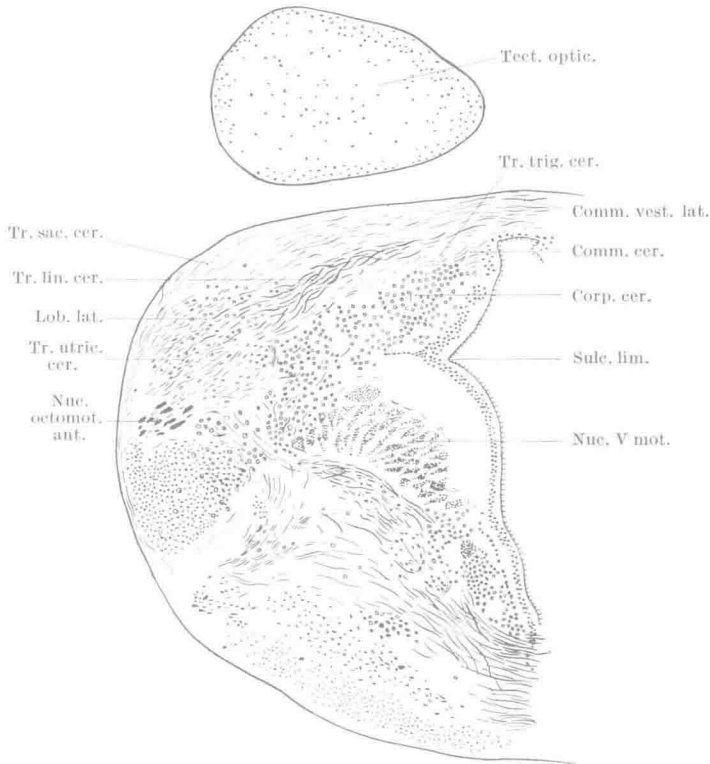


Abb. 2. Frontalschnitt durch das Kleinhirn vom *Neumauge* (*Petromyzon fluviatilis*). Bodian-Silberpräparat. Umgezeichnet nach HEIER (1948).

Was die afferenten Verbindungen betrifft, so stammen primäre Fasern sowohl aus den Vestibular- und Seitenlinien-Nerven, wie aus dem N. trigeminus (Tractus utriculocerebellaris, saccocerebellaris, lineocerebellaris und trigeminocerebellaris, HEIER 1948). Die Vestibular- und Seitenlinienfasern kreuzen teilweise die Mittellinie und bilden die Commissura vestibulolateralis (Abb. 2). Spinale Fasern bilden den Tractus spinocerebellaris, der ventralen spinocerebellaren Bahn der höheren Wirbeltiere entsprechend (LARSELL 1957). Trigemino- und spinocerebellare Fasern kreuzen im Kleinhirn die Medianebene und bilden eine Commissura cerebellaris (Abb. 2). Tectocerebellare wie mesencephalo(tegmento)-cerebellare Fasern verbinden Mittelhirn und Kleinhirn, und aus dem Lobus inferior hypothalami entspringt der Tractus lobocerebellaris.

Die efferenten Verbindungen des Kleinhirns werden von dorsalen Bogenfasern gebildet und strahlen fächerartig nach dem Mittelhirn und der Medulla oblongata

aus. Oralwärts verlaufende Fasern repräsentieren zweifellos ein primordiales Brachium conjunctivum, dessen Fasern auch zu dem Thalamus gelangen (LARSELL 1957). Cerebellotectale Fasern sind gleichfalls beschrieben worden (PEARSON 1936, HEIER 1948).

2. Kleinhirn der Fische.

Bei den *Fischen* ist das Kleinhirn viel größer und auch komplizierter gebaut als bei den *Cyclostomen* (ARIËNS KAPPERS 1934). Mit VAN DER HORST (1925a) kann man gewissermaßen drei verschiedene Entwicklungsrichtungen des Klein-

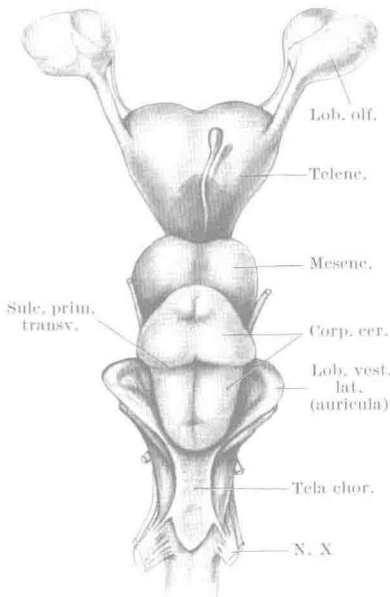


Abb. 3. Gehirn vom Haifisch (*Acanthias vulgatus*). Dorsalansicht $\times 1$. Aus LARSELL (1957) nach STERZI (1909).

hirns der Fische unterscheiden, repräsentiert durch *Plagiostomen*, *Chondrostei* und *Teleostei*. Diese sind äußerlich so verschieden, daß ein Vergleich bis jetzt auf recht große Schwierigkeiten stieß. Kürzlich ist es aber LARSELL (1957) gelungen, die verschiedenen Kleinhirnfornien der Fische in das allgemeine Wirbeltierschema einzuordnen.

Wie aus Abb. 3 hervorgeht, zerfällt das Kleinhirn der *Plagiostomen* in zwei Hauptabschnitte: Corpus cerebelli und Lobus vestibulolateralis (LARSELL 1957).

Der Lobus vestibulolateralis ist in Abb. 4 nach partieller Entfernung des Corpus cerebelli dargestellt. Im Sinne LARSELLs umfaßt dieser Kleinhirnabschnitt die paarige Aurikel mit dem interauriculären Band, die Eminentia granularis ventralis, den oralen Teil und die mediale Verlängerung des Nucleus medialis der Area acusticolateralis und die Commissura vestibulolateralis. Auf eine eingehende Beschreibung der einzelnen Abschnitte des Lobus vestibulolateralis muß hier verzichtet werden; wir verweisen den interessierten Leser auf LARSELLs (1957) um-

fassende Darstellung. Erwähnt sei nur, daß die Aurikel aus zwei Blättern besteht, einem oberen und einem unteren, die rostral ineinander übergehen (s. Abb. 4) und mit dem Plexus chorioideus zusammen den Hohlraum des Recessus lateralis auriculae einschließen. Medial ist das obere Aurikelblatt durch einen vertikal umgebogenen Teil (Pars medialis auriculae, PALMGREN 1921) mit dem Corpus cerebelli verbunden und hängt mit dem oberen Aurikelblatt der Gegenseite zusammen. Das untere Aurikelblatt ist mit dem dorsalen Teil der Area acusticolateralis kontinuierlich verbunden, während das Oberblatt der Aurikel oralwärts durch eine transversalgestellte Platte unter dem hinteren Teil des Corpus cerebelli mit der Medulla oblongata zusammenhängt. Dabei ist LARSELLs (1957) Feststellung interessant, daß die zusammenhängenden Furchen, nämlich Sulcus para-auricularis und Sulcus postremus, die den Lobus vestibulolateralis von dem Corpus cerebelli abgrenzen, der Fissura posterolateralis (LARSELL) bei den Säugetieren homolog sind.

LARSELL (1957) stellt weiter fest, daß der Lobus vestibulolateralis der *Selachier* alle die einzelnen Abschnitte einschließt, die man bei den *Chondrostei* und *Urodelen* findet.

Das median gelegene Corpus cerebelli wölbt sich, wie aus Abb. 3 hervorgeht, oralwärts über den caudalen Teil des Mittelhirns und caudalwärts über den vierten Ventrikel. Eine seichte, mediane Längsfurche deutet einen bilateralen Ursprung des Corpus cerebelli an (Abb. 3). Vergleicht man eine Reihe *Selachier*-Kleinhirne, so scheint es offenbar, daß die zwei Hauptteile des Kleinhirns sich binnen weiter Grenzen unabhängig voneinander entwickeln. Während der Lobus vestibulolateralis bei allen Arten annähernd gleichgestaltet ist, zeigt das Corpus cerebelli recht bedeutende Variationen der Form und Größe. So ist das Corpus cerebelli bei den größeren und mehr rezenten Arten bedeutend besser entwickelt und dabei durch eine wechselnde Anzahl Querfurchen aufgeteilt. Wie im Medianschnitt zu sehen ist (Abb. 5), verzweigt sich der Hohlraum des Kleinhirns oral- und caudalwärts. Die Ventrikelwand ist in der Medianebene verhältnismäßig dünn,

nur von Ependym und Molekularschicht gebildet. Beiderseitig von der Medianebene ist die Wand dagegen durch mächtige längsverlaufende, wallförmige Ansammlungen von Körnchenzellen (Eminentia granularis, Abb. 4) verdickt.

Histologisch ist die Kleinhirnrinde der *Plagiostomen* im Prinzip wie bei den höheren Wirbeltieren gebaut. Nur ist die Körnerschicht nicht gleichmäßig über die ganze Rinde verteilt, sondern in den oben erwähnten Eminentiae granulares des Corpus cerebelli, den Körnchenzellmassen der Aurikel und des interauricularen Bandes konzentriert. Die Purkinje-Zellen bilden eine zusammenhängende, 1-2 Zellen dicke Schicht, oberflächlich von einer Lamina molecularis bedeckt. Die letztgenannte schließt die Verzweigungen der Purkinje-Zelldendriten und die parallel verlaufenden Fasern der Körnchenzellen sowie zerstreute Sternzellen ein, aber keine Korbzellen.

Innere Kleinhirnerne kommen bei den *Plagiostomen* nicht vor. Wohl aber gibt es eine große subcerebellare Zellanhäufung, in der Eminentia cerebellaris ventralis gelegen, die LARSELL (1957) in Anlehnung an ARIËNS KAPPERS (1921) als ein Zwischenstadium zwischen dem Nucleus octavomotorius der *Petromyzonten* und dem Nucleus cerebellaris der *Amphibien* auffaßt. Diese Auffassung wird

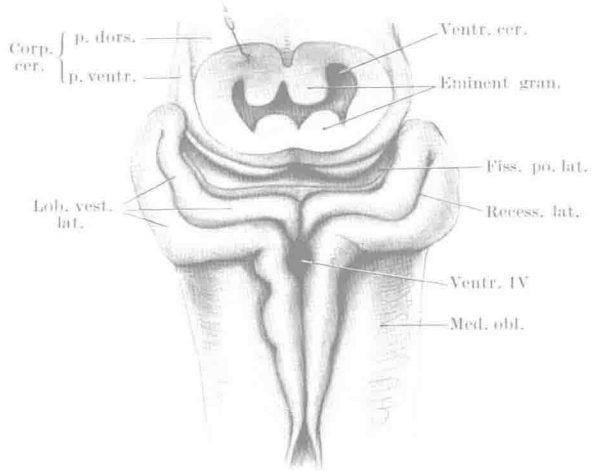


Abb. 4. Kleinhirn vom Haifisch (*Acanthias vulgaris*) von hinten, nach Entfernung des hintersten Teils des Corpus cerebelli.
Aus LARSELL (1957) nach STERZI (1909).

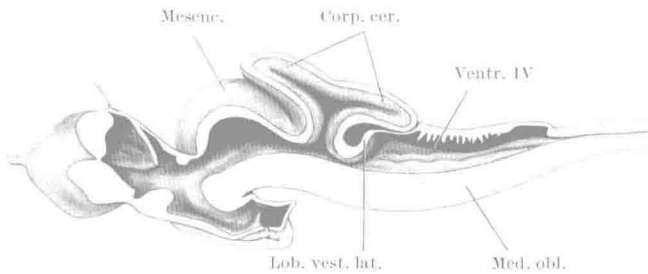


Abb. 5. Medianschnitt durch das Gehirn von *Acanthias vulgaris*.
Aus LARSELL (1957) nach STERZI (1909).

dadurch unterstützt, daß der Kern Fasern sowohl aus der Kleinhirnrinde und der Area acusticolateralis wie aus dem N. vestibularis und den Seitenlinien-Nerven empfängt.

Die Faserverbindungen des *Plagiostomen*-Kleinhirns können hier unter Hinweis auf ARIËNS KAPPERS (1921, 1947), ARIËNS KAPPERS, HUBER und CROSBY (1936) und LARSELL (1957) nur summarisch erwähnt werden.

Der Lobus vestibulolateralis wird von primären und sekundären Fasern aus den Vestibular- und Seitenlinienorganen beherrscht. Ein Teil dieser Fasern, durch Fasern aus der Aurikel verstärkt, bilden wie bei den *Cyclostomen* und auch allen höheren Wirbeltieren eine Commissura vestibulolateralis. Wenn auch von Vestibular-Fasern nicht ganz frei — recht viele solcher scheinen im hintersten Teil des Corpus cerebelli (Lobulus posticus) zu enden — so wird doch das Corpus cerebelli von spinalen (Tract. spinocerebellaris dorsalis und ventralis), bulbären (Tract. trigeminocerebellaris, Tract. olivocerebellaris, wahrscheinlich auch reticulocerebellaren Fasern), mesencephalen (Tract. mesencephalocerebellaris, Tract. tectocerebellaris) und hypothalamischen (Tract. lobocerebellaris, ARIËNS KAPPERS 1947) Verbindungen beherrscht.

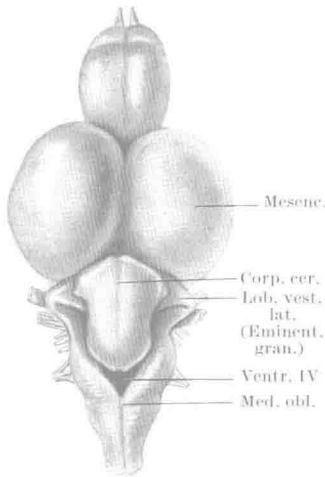


Abb. 6. Kleinhirn vom Knochenfisch, junger Lachs, Dorsalansicht, AUS LARSELL (1957).

Die efferenten Kleinhirnfasern kann man mit ARIËNS KAPPERS, HUBER und CROSBY (1936) in die folgenden drei Systeme einteilen. 1. Tract. cerebellomotorius cruciatus und rectus, Fasern überwiegend aus dem Lobus vestibulolateralis. 2. Brachium conjunctivum anterius, Fasern die zum Teil aus dem primitiven Kleinhirnkern stammen, zum Teil wahrscheinlich Purkinje-Axone repräsentieren, und die nach Kreuzung im Mittelhirn teilweise zu dem Oculomotoriuskern verlaufen, meistens aber zwischen großen Nervenzellen im Mittelhirn und Thalamus verschwinden. 3. Tract. cerebellovestibularis und cerebellobulbaris.

Für eine eingehende Beschreibung des Kleinhirns der *Chondrostei* müssen wir auf die umfassenden Darstellungen von HOCKE HOOGENBOOM (1929) und LARSELL (1957) verweisen. Hier sei nur erwähnt, daß das Kleinhirn dieser Fische gewissermaßen eine Zwischenstellung einnimmt zwischen *Plagiostomen* und *Teleostiern*. LARSELL gelang es, im Kleinhirn von *Polyodon* und *Acipenser* dieselben Anteile wie im *Selachier*-Kleinhirn zu identifizieren. Dabei sind die beiden Blätter der Aurikel des Lobus vestibulolateralis nicht so massiv wie bei den *Selachiern* (LARSELL 1957). Das mediangelegene Corpus cerebelli ragt ventralwärts in den 4. Ventrikel hinein und hängt rostralwärts, wie bei den *Teleostiern*, mit der sog. Valvula cerebelli zusammen. Die letztere bildet eine massive, unpaare Fortsetzung des Basalteils des Corpus cerebelli und ist in den Hohlraum des Mittelhirns eingestülpt. Wo die Valvula dorsolateralwärts mit dem Tectum mesencephali zusammenhängt, liegt eine kleine Gruppe von Nervenzellen, die HOOGENBOOM (1929) Nuc. lateralis valvulae bezeichnete. Eine andere Zellgruppe, in der Übergangszone zwischen der Medulla oblongata und dem Corpus cerebelli gelegen, wird von HOOGENBOOM Nuc. lateralis cerebelli benannt und repräsentiert vielleicht einen Vorläufer dieses Kerns bei höheren Wirbeltieren (LARSELL 1957).

Das Kleinhirn der *Knochenfische* weicht dem Anschein nach in vielen Hinsichten von demjenigen der *Plagiostomen* ab. Doch ist es LARSELL in seiner erschöpfenden Analyse gelungen, eine weitgehende Homologisierung der verschiedenen Anteile der *Plagiostomen*- und *Teleostier*kleinhirne durchzuführen. Indem wir auf die zusammenfassende Übersicht von ARIËNS KAPPERS, HUBER und CROSBY (1936) und die ausführliche Darstellung von LARSELL (1957) verweisen, beschränken wir uns hier auf einige Hauptzüge.

Wie aus der Abb. 6 hervorgeht, ist das Corpus cerebelli bei den *Knochenfischen* verhältnismäßig groß, während der Lobus vestibulolateralis bei den meisten Arten eine ziemlich bescheidene Entwicklung zeigt und in manchen Fällen sein diverticuläres Aussehen fast verloren hat. Das Corpus cerebelli ist wie der Lobus vestibulolateralis bilateral angelegt, wird aber während der Entwicklung durch sekundäre Verschmelzung bei vielen Arten in ein anscheinend unpaares Gebilde verwandelt.

Sehr bemerkenswert ist die *Valvula cerebelli*, die meistens als ein rostraler Auswuchs des Corpus cerebelli beschrieben wird. Bei den meisten *Knochenfischen* ist die Valvula anscheinend unpaar. Ihr bilateraler Ursprung scheint aber unzweifelhaft. Die afferenten Verbindungen der Valvula (s. unten) machen es offenbar, daß dieser Kleinhirnteil als eine selbständige funktionelle Einheit betrachtet werden muß, wie LARSELL (1957) mit Recht betont. Die Valvula zeigt große Variationen von Art zu Art, anscheinend besonders abhängig von der wechselnden Entwicklung der Seitenlinienorgane. Bei *Megalops* (Abb. 7), wo die Seitenliniennerven mächtig entwickelt sind, bildet die Valvula ein gefaltetes Läppchen, das den Mittelhirnventrikel ausfüllt und dazu mit einem caudalen Vorsprung in den 4. Ventrikel hinein versehen ist. Am größten ist die Valvula bei den *Mormyriden*, wo die Seitenliniennerven und ganz besonders der hintere Zweig derselben enorm ausgebildet sind. Bei diesen *Fischen* überwächst die hypertrophische Valvula das ganze übrige Gehirn, wie von SUZUKI (1932) und ARIËNS KAPPERS, HUBER und CROSBY (1936) bestätigt.

Auch bei den *Knochenfischen* gibt es keine intracerebellaren Kerne. Eine im subcerebellaren Tegmentum gelegene Zellgruppe wird aber von PEARSON (1936) u. a. als ein Vorläufer der Kleinhirnerne betrachtet. LARSELL (1957) hält es für wahrscheinlich, daß die erwähnte Gruppe dem primitiven Nucleus cerebellaris der *Selachier* und dem Nucleus cerebelli der *Amphibien* entspricht.

Die Faserverbindungen des Kleinhirns der *Knochenfische* stimmen mit denjenigen der *Selachier* gut überein.

Der Lobus vestibulolateralis wird durch afferente Fasern aus den Vestibular- und Seitenlinienorganen und der Area acusticolateralis beherrscht. Ein Teil dieser Fasern bildet eine charakteristische Commissura vestibulolateralis.

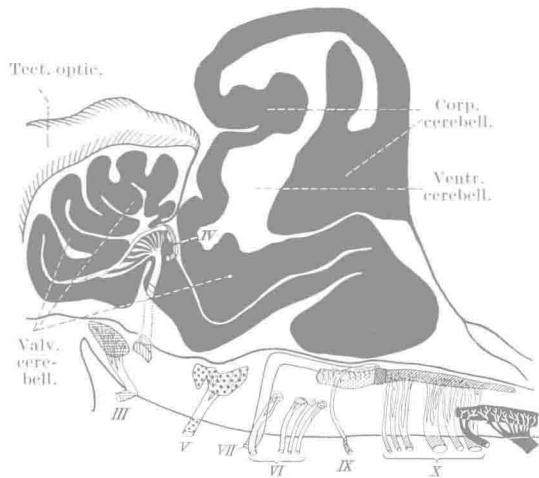


Abb. 7. Medianschnitt durch das Kleinhirn von *Megalops cyprinoides* (BROUSS). Bei diesem Knochenfisch sind das Kleinhirn und die Valvula cerebelli besonders groß. Umgezeichnet nach VAN DER HORST (1925).

Die Valvula cerebelli empfängt die Hauptmasse ihrer afferenten Verbindungen aus der Area acusticolateralis und dem Nucleus lateralis valvulae (LARSELL 1957). Auch der Tract. mesencephalocerebellaris anterior (s. unten) gibt zufolge PEARSON (1936) Fasern an die Valvula ab.

Die afferenten Fasern für das Corpus cerebelli stammen aus dem Rückenmark (Tract. spinocerebellaris), dem verlängerten Mark (Tract. olivocerebellaris, wozu sich auch wohl reticulocerebellare Fasern gesellen, und Tract. trigeminocerebellaris), dem Mittelhirn (Tract. mesencephalocerebellaris anterior und posterior) und dem Hypothalamus (Tract. lobocerebellaris). Der Tract. mesencephalocerebellaris anterior (Tract. tectocerebellaris, ARIËNS KAPPERS 1947) hat seinen Ursprung dort, wo das Tegmentum und der Torus longitudinalis im rostralen Ende des Mittelhirns zusammenfließen. Bei dem *Mondfisch* (*Orthogoriscus*), wo visuelle sensorische Impulse dominieren, ist der Tract. mesencephalocerebellaris anterior (Tract. praetectocerebellaris, BURR 1928) die größte afferente Kleinhirnbahn. Er ist aber auch bei blinden *Höhlenfischen* vorhanden (CHARLTON 1933), was zeigt, daß der Tract. mesencephalocerebellaris anterior nicht ausschließlich optische Eindrücke vermittelt (LARSELL 1957). Der Tract. mesencephalocerebellaris posterior hat seinen Ursprung in dem Nucleus lateralis valvulae, um in dem Corpus cerebelli und der Valvula zu enden. Diese Nervenbahn ist groß, wo der sekundäre gustatorische Kern wohl entwickelt ist (*Siluroiden* und *Cyprinoiden*), und ganz besonders groß bei den *Mormyriden* mit ihrem hypertrophischen Seitenliniensystem (ARIËNS KAPPERS 1947).

LARSELL (1957) spricht die Vermutung aus, daß Impulse aus dem Torus semicircularis, dem Ganglion isthmi, dem sekundären gustatorischen Kern und vielleicht anderen Quellen in dem Nucleus lateralis valvulae korreliert werden, ehe sie weiter nach dem Kleinhirn geleitet werden.

Der Tract. lobocerebellaris kommt aus dem Lobus inferior hypothalami und verläuft zu der Valvula und dem Corpus cerebelli. Da der Lobus inferior Geschmacks- und Geruchsverbindungen besitzt und ferner mit einem Receptororgan in dem *Saccus vasculosus* verbunden ist, vermittelt der Tract. lobocerebellaris vielleicht Eindrücke der genannten Art zu dem Kleinhirn (ARIËNS KAPPERS, HUBER und CROSBY 1936).

Die efferenten Verbindungen des Kleinhirns der *Knochenfische* umfassen mesencephale und bulbäre Anteile (ARIËNS KAPPERS, HUBER und CROSBY 1936). Ein Teil der erstgenannten Fasern bildet das Brachium conjunctivum anterius, dessen Fasern aus dem Corpus cerebelli kommen und anscheinend durch Fasern aus subcerebellaren Zellen verstärkt werden (LARSELL 1957). Die Brachium conjunctivum-Fasern enden nach Kreuzung in dem Tegmentum mesencephali, zum Teil auch in dem Oculomotoriuskern. Während TUGE (1935) in seinen Marchi-Experimenten keine Fasern jenseits des Mittelhirns verfolgen konnte, scheinen nach BRICKNERS (1929) Untersuchungen Fasern auch zum Thalamus zu verlaufen. Die Kleinhirn-Mittelhirnverbindungen umfassen ferner zufolge TUGE (1934) einen Tract. cerebellotectalis aus dem Corpus cerebelli. Unter den descendierenden Fasern aus dem Kleinhirn hebt TUGE (1935) die Verbindungen mit dem Nucl. reticularis tegmenti bulbi und dem Nucl. raphes als die wichtigsten hervor. Andere Fasern verbinden sich angeblich mit den Kernen der IV., VII., vielleicht auch der V. und VI. Hirnnerven.

3. Kleinhirn der Amphibien.

Unsere gegenwärtige Kenntnis von dem Kleinhirn der *Amphibien* verdanken wir in erster Reihe den eingehenden Untersuchungen von HERRICK (1914, 1924, 1930, 1948) und LARSELL (1920, 1923, 1925, 1926, 1931, 1932a, 1934, 1957). In