NERVENSYSTEM

ZWEITER TEIL

PLEXUS UND MENINGEN SACCUS VASCULOSUS

BEARBEITET VON
GEORGES SCHALTENBRAND EMMI DORN

MIT 176 ZUM TEIL FARBIGEN ABBILDUNGEN

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

1955

ALLE RECHTE,
INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG IN FREMDE SPRACHEN,
VORBEHALTEN

OHNE AUSDRÜCKLICHE GENEHMIGUNG DES VERLAGES
IST ES AUCH NICHT GESTATTET, DIESES BUCH ODER TEILE DARAUSS
AUF PHOTOMECHANISCHEM WEGE (PHOTOKOPIE, MIKROKOPIE), ZU VERVIELFÄLTIGEN

COPYRIGHT 1955
BY SPRINGER-VERLAG OHG. · BERLIN, GÖTTINGEN AND HEIDELBERG
PRINTED IN GERMANY

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Plexus und Meningen. Von Professor Dr. GEORGES SCHALTENBRAND-Würzburg.	
Mit 127 Abbildungen	1
Einleitung	1
1. Plexus und Meningen als Organe des Liquorsystems.	1
2. Allgemeiner Bau des Liquorsystems	1
3. Entwicklung des Liquorsystems	3
4. Zusammensetzung und Funktion des Liquors	4
5. Die Liquorzirkulation	6
I. Hauptteil: Meningen	11
1. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Meningen	11
2. Die Frühentwicklung der Meningen	13
3. Die Entwicklung der Meningen bei Säugern	14
4. Die Entwicklung der Meningen beim menschlichen Embryo	16
5. Dura mater	19
a) Makroskopische Anatomie	19
b) Faserbau und Endothel	21
c) Gefäße der Dura	24
d) Lymphräume	30
e) Nerven	30
f) Vitale Färbung der Dura	31
g) Altersveränderungen der Dura	31
6. Leptomeninx	32
a) Mikroskopie der Meningen am lebenden Tier	32
b) Vergleichende Histologie der Leptomeninx	34
c) Die arachnoidalen Zellhaufen	45
d) Die Arachnoidalzotten (Granula meningica, PACCHIONISCHE Granulationen)	46
e) Die meningealen Scheiden der Hirnnerven und der Spiralnerven	49
f) Die Pia mater	51
g) Die VIRCHOW-ROBINSONSchen Räume	55
h) Gefäße	58
i) Nerven	60
k) Pigmentzellen	62
l) Vitale Färbung der Leptomeninx	63
m) Liquorzellen	65
n) Epitheliale Bildungen innerhalb der Leptomeninx	67
II. Hauptteil: Plexus chorioideus	68
1. Geschichtliches	68
2. Vergleichende Anatomie des Plexus chorioideus	68
3. Entwicklung des Plexus chorioideus von Mensch und Säugetier	69
4. Makroskopische Anatomie des Plexus chorioideus	75
a) Plexus der ersten drei Ventrikel	75
b) Plexus des 4. Ventrikels	77
c) Quantitative Angaben über den Plexus chorioideus	78
5. Physiologie des Plexus chorioideus	80
a) Histologische Überlegungen	80
b) Sekretionstheorie	80
c) Dialysetheorie	82
d) Resorptionstheorie	83
e) Filtrationstheorie	86
f) Elektrische Membrantheorie	87
6. Feinbau des Plexus chorioideus	88
a) Bau des Plexus chorioideus bei schwacher Vergrößerung	88
b) Mikroskopie des lebenden Plexus	88

	Seite
c) Bindegewebe und Gefäße	91
d) Altersveränderungen des Bindegewebes	94
e) Histiocytenapparat und Blutbildung im Plexus chorioideus	98
f) Die Nerven des Plexus	98
g) Basalmembran	101
h) Allgemeines über das Plexusepithel	103
i) Zementbänder und Zwischenzellensubstanz	105
k) Der Bürstensaum	105
l) Geißeln	107
m) Der Zellkern	108
n) Intracelluläre Tropfen	109
o) Vacuolen, Mitochondrien und GOLGI-Apparat	111
p) Mikrochemische Untersuchungen am Plexus chorioideus-Epithel	115
7. Veränderungen der Plexus chorioidei unter verschiedenen Umständen	117
a) Pigmente und Altersveränderungen des Plexusepithels	117
b) Einfluß der Todesart	119
c) Äthernarkose	120
d) Alkaloide	121
e) Unspezifische Reizung	123
f) Osmotischer Druck	123
Literatur	127
Der Saccus vasculosus. Von Dr. EMMI DORN-Mainz. Mit 49 Abbildungen	140
I. Einleitung	140
II. Geschichte der Erforschung des Saccus vasculosus	141
III. Das Vorkommen des Saccus vasculosus bei den Fischen	145
Cyclostomata	145
Elasmobranchii	145
Teleostomi	145
Fossile Fische	147
IV. Organentwicklung und Histogenese des Saccus vasculosus.	148
1. Selachier	148
2. Ganoiden	150
3. Teleosteer	150
V. Form und Lagebeziehungen des Saccus vasculosus	153
VI. Der Feinbau des Saccus vasculosus	158
1. Untersuchungsmethoden	158
2. Die Umhüllung des Saccus vasculosus	159
3. Das Epithel des Saccus vasculosus	160
4. Der Inhalt des Saccuslumens	169
5. Die Blutgefäßversorgung des Saccus vasculosus	171
6. Die Innervation des Saccus vasculosus	174
VII. Vergleichend-anatomische Betrachtung des Saccus vasculosus	178
VIII. Zur Frage der Funktion des Saccus vasculosus	179
Literatur	181
Namenverzeichnis	186
Sachverzeichnis	192

Plexus und Meningen*.

Von

Georges Schaltenbrand, Würzburg.

Mit 127 Abbildungen.

Einleitung.

1. Plexus und Meningen als Organe des Liquorsystems.

Die Meningen und die Plexus chorioidei verdienen deswegen eine gemeinsame Betrachtung, weil sie trotz aller histologischen Verschiedenheit funktionell eng miteinander verbunden sind. Bildet doch die Leptomeninge einen wesentlichen Abschnitt der Räume, in denen sich der Liquor cerebrospinalis bewegt, der von den Plexus chorioidei erzeugt wird. Das Stroma der Plexus ist meningeales Gewebe. Die Resorption des Liquors wiederum geschieht anscheinend durch besondere Organe in der Dura.

Eigentlich gehört zu den Wänden des Liquorsystems noch das Ependym der Ventrikel, mit dem ja auch das Plexusepithel embryologisch und anatomisch innig verbunden ist. Wegen seiner Beziehungen zur Glia wird jedoch das Ependym an anderer Stelle behandelt. Ebenso lassen wir hier eine Reihe von Strukturen fort, die in unmittelbarer Beziehung zum Liquorsystem stehen, aber doch histologisch und funktionell so viele Besonderheiten haben, daß sich eine getrennte Behandlung rechtfertigen läßt. Zu diesen Strukturen gehören die Hypophyse und Epiphyse, ferner der Locus Putnam (= Tuberculum intercolumnale) am vorderen Ende des 3. Ventrikels und der Locus Putnam-Wislocki (= Area postrema) am Ende des 4. Ventrikels, bei niederen Formen Bildungen wie Paraphyse und Saccus vasculosus.

2. Allgemeiner Bau des Liquorsystems.

Wir verdanken vor allem den wundervollen Untersuchungen von KEY und RETZIUS (1875) unsere Kenntnisse über den anatomischen Aufbau der Liquorräume. KEY und RETZIUS haben an Leichen gefärbte Flüssigkeiten in den Subarachnoidalraum eingespritzt und konnten von einer beliebigen Stelle aus das ganze System injizieren. Dabei ergab sich, daß dieses System vom Subduralraum scharf getrennt ist und nirgends mit ihm kommuniziert. Seine äußere Begrenzung bildet überall die Arachnoidea, welche durch zahlreiche bindegewebige Bälkchen mit der Pia verbunden ist, die ihrerseits der Oberfläche des Nervensystems direkt aufsitzt. Die Arachnoidea ist ein bindegewebiges Schwammwerk, das nach dem Subduralraum hin und nach der Hirnoberfläche hin eine membranöse Verdichtung erfährt. In den Hohlräumen dieses Schwammwerks findet sich der Liquor cerebrospinalis und umgibt so als dünner Flüssigkeitsmantel das gesamte

* Meinem Freunde PERCIVAL BAILEY gewidmet.

Zentralnervensystem; auf die Identität von Ventrikelflüssigkeit und Subarachnoidalflüssigkeit wiesen HESS (1885) und SICARD (1899) hin (zit. nach WEIGELDT 1923).

An einigen Stellen, so in der Fossa Sylvii, um das Chiasma, in der Brücken-
gegend und unterhalb des Kleinhirns sind die Liquorräume besonders weit und
werden hier als *Zysternen* bezeichnet. Bei Injektionsversuchen dringen Farb-
lösungen von diesen Zysternen aus einerseits in den 4. Ventrikel des Gehirns und
von hier aus in den Zentralkanal des Rückenmarks und durch den Aquaeductus

Abb. 1. Inneres und äußeres Liquorsystem, halbschematisch.

Sylvii in den 3. Ventrikel, weiter durch die Foramina Monroi in die Seitenven-
trikel. Von dem Subarachnoidalraum aus dringt die Injektionsflüssigkeit an-
dererseits in die Pacchionischen Granulationen und Arachnoidalzotten in der
Dura mater und gelangt hier in unmittelbare Nachbarschaft zum Venensystem.

Nach BRIERLEY (1950) erreicht in die Cysterna magna des *Kaninchens* einge-
brachte Tusche die Oberfläche der Hemisphären, des Kleinhirns und Hirnstammes,
die proximalen Enden der Spinalganglien, den Subduralraum und die perivascu-
lären Räume im Zentralnervensystem.

Die Beschreibungen von KEY und RETZIUS (1875) sind durch die noch zu
erwähnenden Versuche von QUINCKE (1872), GOLDMANN (1913) und WEED (1914)
am lebenden Tier glänzend bestätigt worden.

Über die Verbindung des Ventrikelsystems mit dem äußeren Liquorsystem
herrschen bis in die letzte Zeit hinein Kontroversen in der Literatur, doch nimmt
man heute im allgemeinen an, daß beim Menschen der Verbindungsweg durch die
Foramina Luschkae unter den Brückenarmen hindurch sowie durch das Foramen
Magendie von der Cysterna subcerebellaris aus zum 4. Ventrikel geht.

ELZE (1952) fand bei sorgfältiger Präparation der Lamina chorioidea des
4. Ventrikels bei mehreren Menschen ein Loch zwischen Velum und Plexus von
etwa $\frac{1}{2}$ cm³ Größe.

3. Entwicklung des Liquorsystems.

In ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung weisen Meningen und Plexus eine ebenso innige wechselseitige Abhängigkeit auf wie in ihren Funktionen. Wir wissen, daß das ganze Zentralnervensystem aus einer Ektodermplatte entsteht, die sich zu einer Rinne vertieft und als Röhre unter die Körperoberfläche senkt. Das Innere dieser Röhre ist die Anlage unseres Ventrikelsystems. Während der Entwicklung der *Fische* wird diese Röhre an beiden Polen abgeschlossen, so daß diese Tiere nur einen Liquor internus besitzen, der das Zentralnervensystem in ähnlicher Weise durchspült wie einst das Meerwasser das offene Medullarrohr.

Bei niederen *Fischen* wird das Nervensystem durch eine Bindegewebsmasse umhüllt, eine *Meningx primitiva*. Die dorsale Wand des Medullarrohres erfährt am unteren Ende des Kopfabschnittes eine zunehmende Verdünnung. An verschiedenen Stellen wird hier das umgebende meningeale Gewebe sehr gefäßreich und stülpt schließlich den membranartig verdünnten und nun aller nervösen Elemente baren Teil des Medullarrohres in den

Ventrikel ein. So entstehen die Plexus chorioidei. Sie machen während der weiteren Entwicklung des oralen Neuralrohres dessen Erweiterungen und Krümmungen getreulich mit, so daß sie schließlich in dem komplizierten Ventrikelsystem der *Säugetiere* bis in die Spitzen des Unterhornes hineinreichen.

Ein Liquor externus im eigentlichen Sinne fehlt den *Fischen* noch, doch sehen wir bei den Knochenfischen die ersten Ansätze seiner Bildung. Von der dünnen Deckplatte des 4. Ventrikels aus bilden sich nämlich Säcke in verschiedenen Richtungen um das Kleinhirn und den Hirnstamm (COUPIN 1922, KAPPERS 1926). Im Laufe der Entwicklung wird dann von diesen Säcken aus die bindegewebige Umhüllung des Gehirns kanalisiert. WEED (1917) hat gezeigt, daß die Embryonen der *Säugetiere* (*Schwein*) diese Entwicklung genau wiederholen.

Wir stehen also vor der merkwürdigen Tatsache, daß die beiden Abschnitte des Liquorsystems ganz verschiedener Abkunft sind.

Abb. 2. Entwicklung des Liquorsystems.

Der älteste, das Ventrikelsystem, ist ein Raum ektodermaler Herkunft, und das bleibt auch nach Entwicklung der Plexus chorioidei so, denn diese sind durch das sog. chorioidale Epithel überzogen, das histogenetisch dem Ependym entspricht und somit ektodermaler Herkunft ist. Der Liquor externus dagegen befindet sich in einem jüngeren Raume mesodermaler Herkunft.

Neben den erwähnten Organen muß eine Reihe von anderen Gebilden aufgezählt werden, deren Beziehung zum Liquorsystem umstritten ist, nämlich die *Hypophyse*, deren Hinterlappen ja bei Nagern häufig noch den drüsenschlauchartigen Fortsatz des Infundibulums enthält und die auch beim *Menschen* noch in unmittelbarem Kontakt mit dem Infundibulum steht. Über die Abgabe kolloidaler Massen von der Neurohypophyse aus in die Ventrikellichtung (z. B. BARGMANN, HILD, ORTMANN und SCHIEBLER 1950) und das Vorkommen von

Abb. 3. Eiweißgehalt des Liquors in den verschiedenen Abschnitten des Liquorsystems.

Hormon im Liquor cerebrospinalis ist wiederholt berichtet worden (vgl. hierzu E. u. B. SCHARRER 1954, dieses Handbuch VI/5). Insbesondere COLLIN (1953, dort zusammenfassende Darstellung) hat auf die verschiedenen Möglichkeiten einer Stoffabsonderung seitens der Hypophyse und des Hypothalamus in den Liquor hingewiesen, die er als *Hydrancephalocrinie* bezeichnet. Weiter haben die *Epiphyse*, die aus einer Ausstülpung des Zwischenhirndaches hervorgeht, und schließlich die *Paraphyse*, die nach KAPPERS (1949) bei den *Urodelen* aus einem verzweigten Röhrensystem besteht, das sich vom Dach des Endhirns aus nach hinten erstreckt, Beziehungen zum

Ventrikelsystem (vgl. hierzu den Beitrag von BARGMANN 1943, dieses Handbuch Bd. VI/4). Die Röhren der Paraphyse kommunizieren mit dem 3. Ventrikel und sind durch ein kubisches Epithel ausgekleidet. Sie sitzen auf einer Basalmembran, tragen an ihrer Oberfläche eine Cuticula, aber keine Cilien. Mit dem auffälligen *Saccus vasculosus* der *Fische*, dessen Räume Liquor cerebrospinalis enthalten, befaßt sich der Beitrag von E. DORN in diesem Bande.

4. Zusammensetzung und Funktion des Liquors.

Der Liquor cerebrospinalis, der sich in diesen Räumen bewegt, hat beim *Menschen*, und soweit er untersucht worden ist, auch bei den höheren *Säugetieren* eine wasserklare Farbe von etwa gleichem osmotischem Druck wie das Blutserum, aber eine wesentlich andere Zusammensetzung. Über die durchschnittliche chemische Zusammensetzung des Liquors und seine physikalischen Daten gibt die Tabelle 1 Aufschluß.

Allerdings ist die Zusammensetzung des Liquors in den verschiedenen Abschnitten der Liquorräume sehr unterschiedlich. Den geringsten Gehalt an Kolloiden hat der Ventrikelliquor, in dem meist nur wenige mg-% Eiweiß festzustellen sind. Im Zysternenliquor finden wir bereits einen wesentlich höheren Gehalt an Eiweiß, aber auch an Phosphatiden. Den höchsten Gehalt an diesen Substanzen finden wir im lumbalen Liquor (Abb. 3).

Die Zusammensetzung des Liquoreiweißes weicht, wie gesagt, erheblich von der des Blutserums ab. Es kommt eine kleinmolekulare Albuminart vor, die im Blutserum fast fehlt. Diese „Vorfraktion“ hat ihre relativ höchste Konzentration im Ventrikelliquor. Unter den Globulinen sind die β -Globuline relativ hoch.

Tabelle 1.

Gesamteiweiß	20—30 mg-%	Phosphor	1,5—2,7 mg-%
Globulin	2,5—9 mg-%	Nitrate	Spuren
Albumin	15—25 mg-%	Kalium	10,5—16,9 mg-%
Euglobulin	0	Natrium	257—331 mg-%
Fibrinogen	0	Calcium	4,4—6,8 mg-%
Zucker	45—75 mg-%	Ammoniak	0,096—0,097 mg-%
Milchsäure	8—15 mg-%	Schwefel	1,1 mg-% (?)
Chloride (NaCl)	720—750 mg-%	Magnesium	1,02—1,3 mg-%
Gesamt-N	12—20 mg-%	Eisen	Spuren
Aminosäuren	bis 1 mg-%	Spez. Gewicht	1006—1009
Harnstoff	6—15 mg-%	Reaktion (pH)	7,35—7,8
Harnsäure	0,3—1,3 mg-%	Δ	—0,56° bis —0,57°
Indican	0	Refraktometerindex	1,33494—1,33510
Kreatin	1—1,5 mg-%	Interferometerindex	1360—1380
Cholesterin	0,2—0,3 mg-%	Viscosität	1,01—1,06
Lipoidphosphor	0,01—0,03 mg-%	Oberflächenspannung	50 dyn
Lecithin	22 mg-% (?)		

Bei allen Erkrankungen des Nervensystems weicht der Liquor in seiner Zusammensetzung wesentlich ab; der Eiweißgehalt nimmt zu, die Eiweißzusammensetzung ähnelt stark dem Blutserum, es treten Fermente und Abwehrsubstanzen auf, die im normalen Liquor fehlen. Die unterschiedliche Zusammensetzung des Blutserums sowie des Liquors auf seiner Wanderung von den Ventrikeln bis zum Spinalsack ist aus den Elektrophoretogrammen von Abb. 4 gut zu erkennen, die mein Mitarbeiter STEGER gewonnen hat.

Es bleibt noch zu erörtern, ob dem Liquor außer den nur unvollständig bekannten physiologisch-chemischen Aufgaben auch rein *mechanische Funktionen* zufallen. MONRO und KELLIE, denen zwar selbst die Bedeutung des Liquors noch nicht bekannt war, haben die Lehre aufgestellt, daß der gesamte Rauminhalt der Schädelsubstanzen der im Schädel enthaltenen Organe konstant sein müsse, so daß die Ausdehnung einer dieser Substanzen zwangsläufig zu einer Verminderung der anderen führt. CUSHING hat dieses Prinzip auf den Liquor erweitert und man drückt die MONRO-KELLIESche Doktrin heute so aus, daß die Summe von Gehirn plus Blutvolumen des Gehirns plus Liquorvolumen konstant sei. Eine wechselnde Blutfülle des Gehirns muß ebenso wie eine Schwellung des Gehirns aus anderer Ursache durch eine Verminderung des Liquorvolumens kompensiert werden. Durch die Verbindung der Liquorräume mit dem Spinalsack und die elastische Abgrenzung des Spinalsacks zwischen den Wirbelbögen ist also die Möglichkeit geschaffen, schnelle Volumschwankungen des Hirns durch Liquorverschiebungen zu kompensieren. Größere Volumschwankungen des Gehirns müssen allerdings durch vermehrte oder verminderte Produktion oder Resorption des Liquors kompensiert werden.

Die wichtigste Funktion des Liquors dürfte eine statische sein und mit dem Bau der Meningen in Zusammenhang stehen. Das Gehirn bzw. das nervöse Parenchym selbst ist ja eine außerordentlich weiche, halbflüssige Masse, die — aus der Schädelhöhle entfernt und an die Luft gebracht — sofort in sich zusammensinkt und weitgehend die Gestalt verliert. Bringt man das Hirn jedoch in eine Flüssigkeit von ähnlichem spezifischen Gewicht wie der Liquor, so entfaltet es sich und nimmt wieder seine normale Gestalt an. Um also seine normale Gestalt zu behalten, muß das Gehirn in einer Flüssigkeit schwimmen. Die Meningen haben dabei eine sehr wichtige Funktion, denn sie sind das wichtigste Skelet des Gehirns. Sie

haben eine größere Festigkeit als dasselbe und sind so angeordnet wie ein Kassettengewölbe, d. h. die relativ weiche Hirnmasse hängt überall an den tief eingesenkten Falten der Meningen und den daraus hervortretenden Gefäßen. Dies können wir vor allem aus den Veränderungen schließen, die bei einer Atrophie des Gehirns eintreten. Jede Form der Hirnatrophie führt nämlich zu einer Erweiterung des Ventrikelsystems und einer zentrifugalen Schrumpfung des Gehirns auf das tragende Kassettengewölbe zu. Das gilt auch für den kommunizierenden Hydrocephalus, der durch eine Verlegung der Liquorabflüsse in die Blutbahn entsteht. Schließlich hat der dünne Flüssigkeitsmantel über der Convexität des Gehirns wahrscheinlich

auch noch eine Schutzwirkung bei mechanischen Erschütterungen und heftiger Bewegung, denn man sieht Schädigungen des Gehirns nach Kopftraumen vor allem dort, wo es den Schädel dicht berührt und nur einen sehr dünnen Liquormantel hat, z. B. an der Basis des Schläfen- und des Stirnlappens.

5. Die Liquorzirkulation.

Bewegt sich der Liquor cerebrospinalis in diesen Räumen? Es ist eine ganze Reihe von Hypothesen hierüber aufgestellt worden, und zwar lassen sich für jede anatomisch irgendwie denkbare Strömungsrichtung Verfechter in der älteren Literatur finden. Eine Zusammenfassung des älteren Schrifttums gibt WEIGELDT (1923). Heute sind wir in der glücklichen Lage, uns auf Tatsachen stützen zu können.

Von den älteren Autoren möchte ich seiner Bedeutung wegen v. MONAKOW (1922) zitieren, der eine Strömung des Liquors von den Plexus durch das Ependym

hindurch direkt in die Hirnsubstanz annimmt. Hier soll der Liquor wichtige Nährstoffe an die Nervenzellen abgeben, um schließlich in den Subarachnoidalraum zu diffundieren. v. MONAKOW stützt sich in der Hauptsache auf die Annahme, daß die Ventrikel des Erwachsenen abgeschlossene Höhlungen seien,

Abb. 4 a—d. Elektrophoretogramme von Serum und Liquor nach STEGER. a Normales Serum; b normaler Ventrikelliquor; c normaler Cisternalliquor; d normaler Lumballiquor.

weil sie als solche beim Embryo angelegt werden. Ferner stützt er sich auf die von HIS (1865) und OBERSTEINER (1897) beschriebenen Spalträume innerhalb des nervösen Parenchyms, die um Gefäße und Ganglienzellen herumliegen. Diese Spalträume sind aber Schrumpfungserzeugnisse. LINA STERN (1921) war früher der Auffassung, daß die gesamte Ernährung des Nervensystems die Blut-Liquor-schranke passieren müßte, ehe die Nährstoffe und der Sauerstoff das nervöse

Parenchym erreichen. HAUPTMANN (1925) nahm an, daß der ganze Stoffaustausch den Weg über den Liquor gehe. Beide Autoren haben unter dem Gewicht entgegenstehender Tatsachen ihre Meinungen inzwischen erheblich revidiert. Diese Auffassung kann wegen der Armut des Liquors an ernährenden Stoffen heute nicht mehr gehalten werden. Insbesondere sprechen die anatomischen Verhältnisse im Bereich der VIRCHOW-ROBINSchen Räume und der Capillaren dagegen, daß noch ein Liquormantel zwischen die Blutbahn und das nervöse Parenchym eingeschaltet sei. Eine andere Frage ist es, ob der Liquor irgendwelche Produkte des Hirns wegspült. Diese Frage ist nicht ohne weiteres zu verneinen. Zwar gibt es bisher keinen Nachweis, daß derartige Abfallprodukte auf dem Weg über die VIRCHOW-ROBINSchen Räume in die Meningen abströmen. Der Verschluß dieser Räume durch Tumoren führt weder zu einem Ödem noch zu einer Erweiterung der perivaskulären Räume des Gehirns. Andererseits kann nicht bestritten werden, daß die Zusammensetzung des Liquors sich auf seinem Weg durch und um das Nervensystem wesentlich ändert und daß der Lumballiquor eine große Anzahl von Substanzen in höherer Konzentration enthält als der Ventrikelliquor. Dies läßt sich aber auch ausreichend aus der Diffusion von Substanzen unmittelbar durch die Meningen und aus den Gefäßen der Meningen erklären. Eine weitere Funktion, die CUSHING lange Zeit dem Liquor zuschrieb, ist der Transport von Inkreten aus der Hypophyse (s. a. COLLIN 1953). Alle Bemühungen, experimentell einen derartigen Inkretgehalt des Liquors zu beweisen, sind bisher gescheitert. Trotzdem ist es nicht völlig ausgeschlossen, daß die Plexus chorioidei oder dem Liquor benachbarte Abschnitte des Nervensystems inkretorisch wichtige Substanzen in diesen abscheiden, die dann den Weg über die Arachnoidealzotten und die anderen Abflußstellen des Liquors in die Blutbahn nehmen können.

ASKANAZY (1914) sowie GIANELLI und CHIANCANE (1931) hielten den Plexus für ein *resorbierendes Organ*, dem die Aufgabe zufalle, den Liquor zu reinigen. Man muß auch mit der Möglichkeit rechnen, daß bei niederen Tieren und bei Embryonen andere Verhältnisse vorliegen als beim Menschen. So hat KAPPERS (1949) sich kürzlich eingehender mit der Rolle des Paraphysenorgans und dem Plexus chorioideus der *Urodelen* beschäftigt. Er spritzte bei Larven von *Triturus taen.* und *Ambystoma mexicanum* chinesische Tusche in den 4. Ventrikel. Die Tiere wurden nach einigen Minuten oder bis zu 2 Tagen getötet und in Serien geschnitten. Die Tusche fand sich an den Wänden des Ventrikelsystems und an der Oberfläche des Plexus chorioideus, aber nicht in den Schläuchen der Paraphyse. KAPPERS schließt aus seinen Versuchen, daß die Paraphyse Liquor sezerniere, während der Plexus resorbiere. Da bei niederen Tieren und auch bei jungen Embryonen das Ventrikelsystem noch nicht mit den Meningen kommuniziert, ist die Liquorzirkulation in dem geschlossenen Ventrikelsystem dieser Organismen wahrscheinlich von den Flimmerbewegungen der Cilien abhängig. In diesem Sinne sprechen die Untersuchungen von H. ADAM (1953/54) an Larven des *Krallenfrosches* (*Xenopus*). An diesem Tier fanden sich im Liquorsystem freie Pigmentzellen, die keine Eigenbewegung haben, aber passiv durch die Flüssigkeitsströmung mitgerissen werden. Diese Zellen bewegen sich bei Betrachtung unter dem binokularen Mikroskop in zahlreichen kreisförmigen Bahnen in den Ausbuchtungen des Ventrikelsystems und den Krypten der Plexus chorioidei. Diesen zahllosen kleinen Ventrikelströmen ist eine größere systematische Strömung übergeordnet und zwar zieht ein rostral-caudaler Strom dicht am Boden des gesamten Ventrikelsystems und sogar durch den Aquädukt, während dicht darüber ein caudal-rostraler Strom zu beobachten ist. Die beiden einander entgegengesetzten Stromfäden stören sich kaum. Es

müßte noch nachgeprüft werden, wieweit es sich bei diesen Strömungen vielleicht um thermische Flüssigkeitsbewegungen handelt, ähnlich wie sie sich auch im häutigen Labyrinth auslösen lassen. Für das erwachsene *Säugetier* und auch für den *Menschen* gelten wohl andere Verhältnisse, weil auch hier die Cilienbewegungen in kleineren Winkeln des Ventrikelsystems und zwischen den Falten des Plexus chorioideus einen wesentlichen Faktor der Fortbewegung und Durchmischung des Liquor darstellen dürften.

Was die *Säugetiere* anbetrifft, hat QUINCKE (1872), auf anatomische Kenntnisse, klinische Beobachtungen und Tierversuche gestützt, auf eine Liquorströmung von den Ventrikeln in die Subarachnoidalräume geschlossen. Seine Anschauungen sind durch die späteren experimentellen Forschungen, vor allem CUSHINGS (1914) und seiner Schüler DANDY (1913/14) und WEED (1914), glänzend bestätigt worden. Seine Meinung hat durch die Arbeiten von ZAND (1924), SPATZ (1934) und durch die Arbeiten des Verfassers weitere Anerkennung erhalten.

Die experimentelle Erzeugung von Hydrocephalus bei *Katzen* und *Hunden* hat uns über die Strömungsrichtung, die Quellen und die Abflüsse des Liquors aufgeklärt. Es gelang DANDY (1914, 1917, 1919), in chronischen Tierversuchen Hydrocephalus eines Seitenventrikels zu erzeugen, indem er das Foramen Monroi dieses Ventrikels mit einem Pfropf verschloß. Er erhielt ferner einen Hydrocephalus beider Seitenventrikel und des 3. Ventrikels, wenn er den Aquädukt mit einem Pfropfen verschloß und schließlich einen Hydrocephalus aller 4 Ventrikel, wenn er einen jodierten Gazestreifen um den Hirnstamm herumlegte, so daß dieser durch bindegewebige Narben ringartig abgeschlossen wurde (Abb. 5 und 6). WEED (1914) hat gezeigt, daß es gar nicht nötig ist, eine dieser Verengungen der Liquorräume zu verschließen, um einen Hydrocephalus zu erzeugen. Es genügt, Tusche in das Subarachnoidalsystem einzuführen. Die Tusche verstopft alsdann die Nervenscheiden und Arachnoidalzotten.

Durch diese Reihe von Experimenten wurde der Weg des Liquors erkannt: Er bewegt sich von den Seitenventrikeln durch die Foramina Monroi in den 3. Ventrikel, von hier durch den Aquädukt in den 4. Ventrikel, durch die Foramina Luschkae in die Zysten an der Basis und von dort zu den Subarachnoidalräumen, welche Hirn und Rückenmark umhüllen, und schließlich zu den Nervenscheiden und Arachnoidalzotten.

Dieser Liquorstrom ist natürlich ziemlich langsam und bei der Atmung, bei wechselnder Blutfüllung des Gehirns superponiert sich ihm ein Hin- und Herpendeln des Liquors durch den Aquädukt und die übrigen Bahnen.

In anderen Versuchen haben WEED und HUGSON (1914) bewiesen, daß beim lebenden Tier die Bahnen des Liquors tatsächlich in den Nervenscheiden und Arachnoidalzotten enden. Er führte nämlich unter geringem Druck eine Lösung von Ferrocyankalium und Eisenammoniumcitrat zu gleichen Teilen in den

Abb. 5. Blockierung der Liquorbahn durch einen jodierten Gazestreifen, der um das Mesencephalon gelegt wird. Die untere Abbildung zeigt den Streifen in situ; er hat zu einer bindegewebigen Obliteration der subarachnoidalen Räume geführt. Es entsteht hierauf ein kommunizierender Hydrocephalus (vgl. Abb. 6).

Subarachnoidalraum ein, die mit dem Liquor isotonisch war, und tötete das Tier nach einigen Stunden durch arterielle Injektion einer Mischung von Formalin und Salzsäure. Das Ferrocyankalium ließ sich dann mit der Preußischblau-Reaktion überall dort nachweisen, wo Liquor hingelangt war. Es fand sich in den

Abb. 6a zeigt das Ergebnis der Operation von Abb. 5. Bei Tuscheeinspritzung vom Subarachnoidalraum des Rückenmarkes aus gelingt es nicht mehr, die Subarachnoidalräume des Großhirns zu injizieren. Rechts ein normales Hirn zum Vergleich. (Aus W. E. DANDY 1919.)

Abb. 6b. Frontalschnitt durch die beiden Gehirne. (Aus W. E. DANDY 1919.)

Ventrikeln, in allen Subarachnoidalräumen, begleitete alle Nerven auf größere Entfernung und war auf dem Wege über die Arachnoidalzotten in die Venen und Sinus des Gehirns eingedrungen.

Neuerdings hat FRIEDE (1953) die Vermutung geäußert, die von RETZIUS (1896) zuerst beschriebenen „Furchenfelder“ im Gebiet der *Striae terminales* könnten etwas mit der Liquorresorption zu tun haben, weil unter dem Ependym dieser Gebiete auffallend viele Capillaren liegen, die beim älteren Menschen von vielen Corpora amylacea umgeben sind. Mit der Beziehung des *Aquae-*

ductus cochleae zur Flüssigkeit im Subarachnoidealraum befaßt sich KARLEFORS (1924) an Hand von Serien menschlicher Embryonen. Er erblickt in dem Kanal ein Drainageorgan für den Subarachnoidealraum. Bei erwachsenen Menschen ist das Lumen dieses Kanals meist obliteriert (KLEY 1950).

Der *Ursprung des Liquors* ist durch DANDY (1913, 1917, 1919) aufgeklärt worden. Es ist ihm gelungen, nach Verschuß des Foramen Monroi die Entwicklung eines Hydrocephalus des Seitenventrikels dadurch zu vermeiden, daß er dessen Plexus extirpierte. Umgekehrt konnte er durch venöse Stauung des Plexus einen Hydrocephalus erzeugen, indem er die Vena magna Galeni mit einer Silberklammer verschloß, ohne irgendeinen der Abflußwege zu verlegen. Durch die Hyperämie der Plexus wird eine Übersekretion von Liquor ausgelöst, die das Resorptionsvermögen der natürlichen Abflüsse übersteigt.

Schließlich ist es auch verschiedenen Autoren, wie CUSHING (1925), MAGNUS und JACOBI (1925), mir selbst und PUTNAM (1927) gelungen, die Absonderung des Liquors durch die Plexus direkt zu beobachten. Die Strömungsrichtung des Liquors läßt sich beim lebenden Tier an manchen Stellen des Liquorraumes nach intravenöser Fluoresceineinspritzung verfolgen. Eine Methode zur mikroskopischen Beobachtung der Liquorbewegung am lebenden Frosch beschrieben VONWILLER und WIGODSKAYA (1934). SCHALTENBRAND und PUTNAM (1927) haben in einer Versuchsserie an Tieren mit dem binokularen Mikroskop gesehen, wie das intravenös injizierte Fluorescein hauptsächlich aus dem Plexus austritt, aber in kleinem Maße auch aus den Gefäßen des Subarachnoidealraumes. Die Ausbreitung der Farbwellen von den Foramina Luschkae aus um den Hirnstamm herum in die Cysterna magna konnte durch die Dura hindurch beobachtet werden, wenn man diese durch Aufträufeln von Glycerin transparent machte.

Es besteht eine Möglichkeit, daß auch noch andere Organe bestimmte Substanzen in den Liquor hinein sezernieren. In Frage kommen der Locus Putnam, welcher mit dem Subkommissuralorgan des 3. Ventrikels identisch ist und der Locus Putnam Wislocki, am hinteren Ende des 4. Ventrikels. In diesem Sinne spricht vor allem der histologische Befund von BARGMANN und SCHIEBLER (1952), welche eine eigentümliche mit Chromalaunhämatoxylin gefärbte Granulation in den apikalen Abschnitten der Ependymzellen des Subkommissuralorgan des *Hundes* nachweisen konnten.

Die Vorgänge bei der eigentlichen Absonderung des Liquors sollen im 2. Abschnitt als Funktion der Plexus chorioidei behandelt werden.

I. Hauptteil: Meningen.

I. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Meningen.

Die Entwicklung der Meningen ist, wie GEGENBAUR (1898) darlegte, das Ergebnis der Einbettung des Zentralnervensystems von Cranioten in eine vom Achsenskelet gebildete Röhre. Den Raum zwischen Röhrenwand und Oberfläche des Nervensystems erfüllt Mesenchym, die Quelle der Meningen. Eine schematische Darstellung der Stufen der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Meningen findet sich bei VAN GELDERN (1924, 1925/26), HALLER v. HALLERSTEIN (1934) und POLICARD (1944). Ferner sei auf v. LANZ (1929) verwiesen.

Bei niederen Wirbeltieren werden die Hüllen des Nervensystems zunächst als ein einheitliches und undifferenziertes perineurales Mesenchym angelegt, in dem bald deutliche Venenplexus hervortreten. Schon bei den *Fischen* tritt eine Sonderung in Ecto- und Endomeninx ein, insofern, als die äußeren Abschnitte eine dichtere Faserstruktur zeigen als die inneren Abschnitte, die unmittelbar dem Nervensystem anliegen. Die Endomeninx wird durch ein zelliges Stratum externum von der Ectomeninx geschieden (Abb. 7, VAN GELDERN 1924,

ARIENS KAPPERS 1920, R. KRAUSE 1923, BARGMANN 1954), das besonders bei *Lophius piscatorius* kräftig ausgeprägt ist (vgl. S. 34). Bei den *Säugetern* kommt es zur Ausbildung zweier getrennter Membranen, die Ectomeninx und Endomeninx werden durch einen Spalt voneinander getrennt. Von den *Urodelen* an differenziert sich die Ectomeninx zu einem Endochondrium, welches dem Schädel und den Wirbeln dicht anliegt und in die Dura mater. Zwischen beiden liegt in bestimmten Abschnitten, bei den höheren Tieren nur innerhalb der Wirbelsäule, das epidurale Gewebe. Das Endochondrium des Schädels nennt man Endocranium, das der Wirbelsäule Endorhachis. Bei den *Reptilien*, *Vögeln* und *Säugetieren* bleibt nur die Endorhachis erhalten, während das Endocranium (bis auf kleine Abschnitte) mit der Dura verschmilzt: „Dura mater secundaria“.

Abb. 7. Leptomeninx (Endomeninx) von *Torpedo ocellata* mit scharfplinigem Abschluß durch das Stratum externum. (Fixation Bouin, Hämatoxylin-Eosinfärbung, Vergr. 130fach). Präparat und Photographie von W. BARGMANN, Kiel.

Nur in der Hypophysengegend und im Cavum epiptericum bleibt bei diesen Tieren ein getrenntes Endocranium erhalten. Während der Bildung der Dura mater secundaria wandeln sich die Venen des periduralen Gewebes zu den starkwandigen Sinus. Die Septen der Dura mater (Falx und Tentorium) entstehen als Duplikaturen der Ectomeninx mit zwischengelagertem epiduralem Gewebe. HOCHSTETTER (1939) wendet sich allerdings dagegen, Falx und Tentorium als Duplikaturen zu bezeichnen, da sie sich embryologisch aus einer einheitlichen Gewebsmasse entwickeln. An der Bildung dieser Septen beteiligt sich das Endocranium nicht. Bei bestimmten Tieren, z. B. der *Katze*, können die Durasepten partiell verknöchern (vgl. S. 32).

Erst bei höheren *Fischen* und bei den *landlebenden Tieren* differenziert sich die *Leptomeninx*, an der dann ein äußeres Blatt, die *Arachnoidea*, und ein inneres Blatt, die zarte Gefäßhaut oder *Pia*, unterschieden werden können. Diese Differenzierung tritt ein unter dem Einfluß der Funktion der Plexus chorioidei. Den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis dieses Zusammenhanges verdanken wir ARIENS KAPPERS (1926) und COUPIN (1921, 1922). Die Plexus chorioidei