

# Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische.

Von

M. Sagemehl.

---

## II. Einige Bemerkungen über die Gehirnhäute der Knochenfische.

Mit Tafel XXIII.

---

Bei Gelegenheit der Untersuchung einer größeren Zahl von Teleostiern auf den Bau des Cranium, wurde ich ganz von selbst darauf geführt den Gehirnhäuten, die in manchen Fällen selbständig ossificiren und auf diese Weise zum Aufbau des Schädels beitragen können, eine größere Aufmerksamkeit zuzuwenden, als es bis jetzt geschehen war. Es gelang mir dabei manche Organisationsverhältnisse aufzufinden, deren Bedeutung sich über die Klasse der Fische hinaus erstreckte und die einige Aufklärung über den Bau der Hirnhäute bei den am höchsten entwickelten Vertebraten gaben.

In den nachfolgenden Seiten sollen die Anschauungen, zu denen ich gelangt bin, kurz referirt werden, wobei ich von vorn herein aufmerksam machen will, dass eine vollständige, erschöpfende Beschreibung der Gehirnhäute der Fische nicht in dem Plan dieser Arbeit liegt. Was ich bezwecke, ist nur einige allgemeine Gesichtspunkte, unter welche die Gehirnhäute der Vertebraten fallen, zu entwickeln und dieselben durch Thatsachen zu stützen.

Bevor wir an eine Beschreibung der Gehirnhäute bei Fischen schreiten, soll eine kurze Schilderung der Entwicklung derselben bei höheren Vertebraten vorausgeschickt, und sollen an der Hand derselben die Principien, nach denen die verschiedenen Häute des Gehirns anatomisch unterschieden werden müssen, näher betrachtet werden.

Nach den Angaben von KÖLLIKER<sup>1</sup>, dem wir die vollständigsten hierauf bezüglichen Angaben verdanken, trifft man bei Vögeln und Säugethieren in frühen Stadien der Entwicklung, zwischen den Centralorganen des Nervensystems und den dieselben umgebenden häutigen oder zum Theil schon knorpeligen Theilen des Schädels eine gleichmäßige Lage von dem bekannten embryonalen Bindegewebe an. Verhältnismäßig spät lassen sich in diesem Bindegewebe zwei Schichten unterscheiden, die durch einen Spaltraum von einander getrennt werden. Die äußere mehr faserige Schicht, die sich den Skelettheilen des Cranium direkt anschließt, wird später zur Dura mater: die innere, mehr lockere, stark vascularisirte, an das Gehirn resp. das Rückenmark sich anschließende Schicht, ist die gemeinsame Anlage der Pia und Arachnoides, während der erwähnte Spaltraum als Subduralraum aufzufassen ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach entsteht der Subduralraum, an dessen erstes Auftreten die Unterscheidung der beiden primären embryonalen Hirnhäute geknüpft ist, durch Zusammenfließen von mit einander anastomosirenden Lückenräumen, die frühzeitig in dem indifferenten Bildungsgewebe zwischen dem Centralnervensystem und den dasselbe umschließenden Skelettheilen auftreten, und die wohl als erweiterte Lymphräume zu betrachten sind. So giebt es wenigstens LÖWE<sup>2</sup> an, nach welchem

<sup>1</sup> A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Zweite Auflage 1879. pag. 570 u. ff.

<sup>2</sup> L. LÖWE, Zur Kenntnis des Bindegewebes Th. III. Das interparenchymatöse Bindegewebe und die Gewebslacunen. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte von HIS u. BRAUNE 1878. pag. 143—146. Der Raum, den LÖWE als den primären cerebrospinalen Raum bezeichnet, und der nur vorübergehend in frühen Stadien der Entwicklung zwischen dem Gewebe des Centralnervensystems und den umgebenden Geweben des Mesoderm als Lücke angetroffen wird, ist mir aus eigener Anschauung sehr wohl bekannt, doch habe ich triftige Gründe ihn für ein Kunstprodukt anzusehen. Er wird nur in den Stadien beobachtet, in welchen das Mesodermgewebe, welches das Medullarrohr umgiebt, schon den Charakter von embryonalem Bindegewebe angenommen hat, in welchen aber eine innigere Verbindung dieses Gewebes mit dem Gewebe des Medullarrohrs durch Gefäße noch gar nicht, oder doch nur in sehr beschränktem Maße besteht. Es sind also alle Bedingungen zur Bildung eines Spaltraumes durch Kontraktion des Bindegewebes in Folge der Anwendung von Reagentien gegeben, und das ist auch die einfachste Erklärung für den LÖWE'schen »primären cerebrospinalen Raum«, dem in der Reihe der niederen Wirbelthiere nichts an die Seite zu stellen wäre, und welcher, da er eine Discontinuität zwischen dem Nervengewebe und dem dasselbe umgebenden vascularisirten Gewebe, von welchem aus das erstere ernährt wird, vorstellt, auch in physiologischer Beziehung ein Unding ist.

beim Kaninchenembryo die erste Spur des späteren Subduralraumes als ein System von Lücken auftritt. Lange Zeit bewahrt der Subduralraum diesen Charakter und wird noch bei Embryonen von 2 cm Länge von zahlreichen Bindegewebsbälkchen und -Brücken durchsetzt.

Beim Menschen ist der Subduralraum nach KÖLLIKER erst vom dritten Monat an deutlich. Viel später erst erfolgt die Bildung der Subarachnoidealräume und eine dadurch gegebene Trennung der Pia von der Arachnoides.

Wie bei der ersten Ausbildung des Subduralraumes, so tritt auch bei der Bildung des Subarachnoidealraumes, ein kommunikirendes System von Spalträumen auf, die jedoch — und das ist der wesentliche Unterschied vom Subduralraum — niemals ganz vollständig zusammenfließen, sondern durch ein zwischen der Arachnoides und der Pia ausgespanntes System von gefäßführenden Bindegewebsbrücken und -Bälkchen stets geschieden sind. Der Umstand, dass bei erwachsenen Säugethieren die durch Maschen von einander unvollkommen geschiedenen Subarachnoideallücken von einem flachen, durch die Versilberungsmethode darstellbaren, Epithel ausgekleidet werden und mit benachbarten Lymphräumen in Kommunikation stehen<sup>1</sup>, macht es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die Ausbildung des Subarachnoidealraumes ebenfalls durch partielles Zusammenfließen von erweiterten Lymphräumen bewirkt wird.

Beim Menschen ist die anatomische Unterscheidung von Pia und Arachnoides, wie KÖLLIKER angiebt, erst in den letzten Monaten des intrauterinen Lebens möglich, also viel später als diejenige des Subduralraumes. Nach dem eben Angeführten besitzen beide pericerebralen Spalträume dieselbe Entstehung aus zusammenfließenden Lymphräumen, doch ist der ontogenetisch früher sich bildende Subduralraum höher differenzirt, als der Subarachnoidealraum, da die ihn konstituierenden Lymphräume fast vollständig mit einander zusammengefloßen sind und er daher überall von nahezu glatten Wänden begrenzt wird. Der von zahlreichen Bindegewebszügen, — den letzten Resten der Scheidewände zwischen den ursprünglichen Lymphräumen —, durchzogene Subarachnoidealraum bewahrt auch bei erwachsenen Thieren ein Verhalten, welches der Subduralraum vorübergehend durchmacht und charakterisirt sich schon dadurch als

---

<sup>1</sup> G. SCHWALBE, Der Subarachnoidealraum, ein Lymphraum. Medicin. Centralblatt 1869.

der später entstandene und daher auch weniger differenzirte der beiden pericerebralen Lymphräume.

Es ist nach dem eben Gesagten ganz zweifellos, dass die Hirnhäute durch Differenzirung aus einer indifferenten zwischen den Centralorganen des Nervensystems und den dieselben umgebenden Skelettheilen gelegenen Bindegewebsseicht hervorgehen und dass die anatomische Unterscheidung von Hirnhäuten erst durch das Auftreten der dieselben von einander trennenden Spalträume möglich gemacht wird. Entsprechend den beiden bei höheren Wirbelthieren auftretenden Spalträumen, unterscheiden wir bei denselben auch folgerichtig drei von einander getrennte Hirnhäute.

Es fragt sich nun, wie sich in dieser Hinsicht die uns interessirenden Fische verhalten.

An frischen Objekten ist eine Entscheidung dieser Frage wegen der halbflüssigen Beschaffenheit des voluminösen zwischen Cranium und Gehirn liegenden Gewebes nicht ausführbar, und muss man daher die Zuflucht zu Objekten nehmen, die in Alkohol in toto allmählich gehärtet worden sind. Am besten ist es größere Köpfe von Fischen, die so behandelt worden sind, vorsichtig der Länge nach mit einer feinen Säge zu zerlegen und dann die Untersuchung der Gehirnhäute vorzunehmen. Bei einiger Vorsicht bleibt das Gehirn und die dasselbe umgebenden Gehirnhäute vollständig in situ.

An solchen Objekten kann man sich mit der größten Leichtigkeit überzeugen, dass bei Fischen ein einziger Spaltraum in dem zwischen Gehirn und Cranium liegenden Gewebe existirt, und dass wir bei denselben folgerichtig nur zwei Gehirnhäute unterscheiden dürfen.

Dieser Spaltraum trennt eine dünne, das Gehirn umkleidende Membran, die wir als die Gefäßhaut desselben bezeichnen wollen, von einer äußeren Gewebeseicht, die an einzelnen Stellen mächtig entwickelt ist und bald aus einer fettgewebeartigen Masse besteht, bald von einem Gewebe gebildet wird, das zur Kategorie des Schleimgewebes zu rechnen ist.

Die Gefäßhaut des Gehirns überzieht das letztere und ist überall innig mit demselben verbunden. Nur an den Stellen, wo tiefe Einschnitte zwischen den einzelnen Hirnlappen sind, theilt sich dieselbe in zwei Lamellen; die tiefere Lamelle dringt in den Spalt hinein, während die oberflächliche sich über denselben hinüberspannt. Man

sieht dieses Verhalten besonders deutlich in dem Einschnitt zwischen Cerebellum und Mittelhirn. Der zwischen den beiden Lamellen entstehende schmale Raum ist allseitig abgeschlossen und communicirt nicht mit dem pericerebralen Lymphraume. Nur die beiden Vorderhirnklappen werden von ihr scheinbar wie von einem losen Sack umgeben: doch nur scheinbar, da RABL-RÜCKHARD<sup>1</sup> in seiner neuesten Publikation den Nachweis geführt hat, dass diese anscheinende Hirnhaut aus der membranös gewordenen Decke des Vorderhirns und der Gefäßhaut zusammengesetzt ist.

Wenn man ein Stückchen dieser Gehirnhaut abzieht und, nachdem es gefärbt und aufgehellt ist, untersucht, überzeugt man sich, dass man an ihr zwei Schichten unterscheiden kann. Die äußere Schicht wird aus zarten sich mannigfaltig durchkreuzenden Bindegewebsfasern gebildet, und enthält zahlreiche rundliche, glänzende Kerne. Die innere Schicht besteht aus einer kontinuierlichen Lage von großen Zellen mit trübem Protoplasma und großen Kernen. Diese Lage, die anscheinend nicht an allen Stellen anzutreffen ist, kann eben so gut wie zur Gefäßhaut auch schon zum Gehirn selbst gerechnet werden; wie überhaupt die Grenze zwischen diesen beiden keine ganz scharfe ist.

Zwischen der äußeren und inneren Schicht der Gefäßhaut des Gehirns, zum Theil auch vollständig in der ersteren eingeschlossen, verlaufen zahlreiche Blutgefäße, die auf der Oberfläche des Gehirns ein dichtes Netzwerk bilden. Von diesen Gefäßnetzen steigen Zweige in die Substanz des Gehirns selbst hinein und gestalten auf diese Weise die Verbindung zwischen dieser Hirnhaut und dem Gehirn zu einer sehr innigen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Gefäßhaut auch Lymphgefäße besitzt, die ja überall vorkommen, wo viele Blutgefäße verlaufen, doch bin ich nicht ganz sicher, ob gewisse von mir beobachtete Gefäßstämmchen, die keine Blutgefäße zu sein schienen, hierher zu rechnen sind. Nerven habe ich in dieser Gefäßhaut nicht entdecken können: womit natürlich deren Abwesenheit nicht ausgesprochen werden soll.

Nach außen wird die eben beschriebene Gefäßhaut des Gehirns von dem bei Fischen einzigen pericerebralen Lymphraume umgeben (Fig. 2). Es ist das ein spaltförmiger Raum, der das Gehirn allseitig

<sup>1</sup> RABL-RÜCKHARD, Das Großhirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883. pag. 279—322.

umgibt und nur an wenigen Stellen, an den Ursprungsstellen der Nerven, an den Stellen, wo Gefäße vom und zum Gehirn treten, und an der Hypophysis und der Epiphysis unterbrochen ist. Sonst sind seine beiden Flächen fast glatt; von Bindegewebssäulen und -Zügen, die von einer Fläche zur anderen ziehen, sind nur Spuren zu bemerken.

Die beiden einander zugewandten Seiten dieses Lymphraumes werden von einem flachen Epithel bedeckt, welches durch die Versilberungsmethode darstellbar ist. Die Auskleidung des Spaltraumes mit diesem so charakteristischen Epithel beweist auf das Bestimmteste, dass wir es hier mit einem Lymphraume zu thun haben.

Bei Cyprinoiden lässt es sich außerdem ohne Schwierigkeiten nachweisen, dass derselbe mit unzweifelhaften Lymphräumen in direkter Kommunikation steht, nämlich mit den Sacci paravertebrales. Diese Sacci paravertebrales sind bekanntlich Lymphräume, die lateral von den ersten Wirbeln gelegen sind und die den WEBER'schen Gehörknöchelapparat enthalten. Die Kommunikation findet statt durch die beiden großen, seitlich von dem Foramen occipitale magnum gelegenen Öffnungen in den Occipitalia lateralia, die für das Cranium der Cyprinoiden so charakteristisch sind, und zwar dicht über dem Occipitalnerven (Hypoglossus), welcher an der unteren Peripherie dieser Öffnung aus der Schädelhöhle austritt<sup>1</sup>.

Wie ich schon erwähnt habe, wird dieser pericerebrale Lymphraum an verschiedenen Stellen unterbrochen. Die schon erwähnten Durchbrechungen desselben durch die vom Gehirn entspringenden Nerven sollen nicht weiter beschrieben werden, dagegen halte ich es nicht für überflüssig auf einige andere Stellen aufmerksam zu machen, an welchen er unterbrochen wird.

Es findet das in bedeutenderem Maße namentlich an einer Stelle der Gehirnoberfläche statt, nämlich dort, wo die sog. Valvula cerebelli sich unter das Tectum opticum schiebt und weiter nach vorn, längs der dorsalen Mittellinie des Mittelhirns. An dieser Stelle treten starke Gefäße von oben her zum Gehirn (Fig. 2). Eine weitere Durchbrechung findet durch die Epiphyse statt, deren letzter Rest in einem losen, von der Gefäßhaut des Gehirns gebildeten Sacke sich in der Substanz der äußeren Gehirnhaut nach vorn und oben erstreckt und an der unteren Fläche der Schädeldecke befestigt.

<sup>1</sup> Es ist in Folge dieses Umstandes bei Cyprinoiden sehr leicht Farbstoffe vom Saccus paravertebralis aus in den Subduralraum zu injiciren. Große Resultate habe ich mit dieser Methode nicht erzielen können, und nur solche Verhältnisse gesehen, die auch ohne Injektion leicht zu konstatiren waren.

Wir schreiten nunmehr zur Untersuchung der bei den meisten Fischen sehr mächtig entwickelten äußeren Hirnhaut. Dieselbe stellt eine voluminöse Gewebsmasse vor, die den Raum zwischen dem von der Gefäßhaut umgebenen Gehirn und dem Cranium vollständig ausfüllt (Fig. 1 und 2).

Dem entsprechend ist sie oben und lateral, also an den Stellen, wo das Gehirn von der Schädelwand weit absteht, sehr voluminös entwickelt, während sie an der Basis, wo das Gehirn dem Schädel aufliegt, verhältnismäßig dünn erscheint. Ihre äußere Fläche würde, wenn man die Knochen des Cranium mit vollständiger Schonung dieser Gehirnhaut entfernen könnte einen genauen Abguss der Schädelhöhle vorstellen, der nur dort, wo die Labyrinth liegen, eingebuchtet erscheinen würde. Die innere Fläche derselben schließt sich wiederum dem Gehirn eng an und giebt, indem sie sich auch zwischen die Hirnlappen einsenkt, einen ziemlich genauen Abguss des Gehirns wieder (Fig. 1).

Die meisten Hirnnerven verlaufen eine kleine Strecke weit in diesem Gewebe und auch die Wurzelganglien des Trigeminus liegen in demselben eingeschlossen.

An der frisch eröffneten Schädelhöhle von *Barbus*, an welchem ich die meisten Untersuchungen ausführte, überzeugt man sich, dass die Hauptmasse dieser Hirnhaut aus großen runden, mit dem bloßen Auge sehr deutlich sichtbaren Fettzellen besteht, zwischen welchen sehr zahlreiche, zum Theil von großen Pigmentzellen begleitete Gefäße verlaufen. Auch Nerven enthält sie in nicht geringer Zahl.

Jede einzelne Fettzelle besitzt eine außerordentlich zarte Wandung, die sehr leicht platzt, so dass der bei gewöhnlicher Temperatur flüssige Inhalt der Zellen zu großen Tropfen zusammenfließt. Auch die Zwischensubstanz, welche die einzelnen Zellen zusammenhält, ist sehr weich und zerfließlich. Wenn man ein kleines Stückchen dieses Gewebes unter Wasser hin und her bewegt, so löst sich die Zwischensubstanz und fallen die Fettzellen aus einander. In frischem Zustande ist unter diesen Umständen eine Untersuchung des Gewebes nicht ausführbar. Das Einzige, was man noch konstatiren kann, ist, dass die Zwischensubstanz, welche die Zellen zusammenhält, homogen und etwas körnig ist, auch einzelne Kerne enthält, aber jede Spur von Bindegewebsfasern vermissen lässt.

An gehärteten, gefärbten und entfetteten<sup>1</sup> Stücken dieses Ge-

---

<sup>1</sup> Das beste Resultat erzielte ich durch Härtung in Chromsäure oder Al-

webes überzeugt man sich leicht, dass die Fetttropfen von dünnen homogenen Membranen eingeschlossen sind, welche große, wandständige Kerne erkennen lassen (Fig. 4), die von einem kleinen Hof von leicht granulirtem Protoplasma umgeben sind.

Es sind also Zellen, die vollständig den bekannten Fettzellen der höheren Wirbelthiere gleichen. Die Zwischensubstanz erweist sich auch nach Anwendung von Reagentien als vollständig homogen und lässt nur einzelne Kerne erkennen, die namentlich in den Winkeln, wo mehrere Fettzellen zusammenkommen, liegen.

Wenn wir einen Versuch machen dieses eigenthümliche Gewebe in eine der bekannten von den Histiologen unterschiedenen Kategorien zu stellen, so ist es höchst wahrscheinlich, dass wir es hier mit einem Schleimgewebe zu thun haben, dessen Zellen zum größten Theil mit Fett erfüllt sind, während ein kleiner Rest derselben mit der Intercellularsubstanz die zerfließliche Bindemasse zwischen den Fettzellen abgibt. Es ist somit ein Gewebe, welches zum Schleimgewebe in demselben Verhältnis steht, wie das Fettgewebe der höheren Wirbelthiere zum gewöhnlichen Bindegewebe.

In dieser Masse von fettführendem Schleimgewebe verlaufen zahlreiche Gefäße und Nerven und zwar sind sie meistens zusammen associirt.

Gefäße und Nerven werden von Scheiden umgeben, die aus einem bindegewebigen Reticulum mit sehr zahlreichen eingelagerten Lymphzellen bestehen, also aus einem Gewebe, welches den Charakter des cytogenen (adenoiden) Bindegewebes trägt. An den Theilungsstellen der Gefäße ist dieses cytogene Bindegewebe stärker angehäuft, als im übrigen Verlauf der Gefäße und erinnert in gewissem Maße an die MALPIGHI'schen Körperchen der Milz, die ja auch nichts weiter sind, als größere Anhäufungen von cytogenem Bindegewebe in der Scheide der Gefäße. Diese eigenartige Infiltration des die Gefäße umgebenden Gewebes mit Lymphzellen, zusammengehalten mit dem Umstande, dass der Gefäßreichthum des intracraniellen Fettgewebes ein ganz ungewöhnlicher ist, lässt die Vermuthung aufkommen, dass wir es hier mit einem Gewebe zu thun haben, welches bei der Blut- resp. Lymphbereitung thätig ist, und die bei Fischen bekanntlich fehlenden Lymphdrüsen in physiologischer Beziehung zum Theil ersetzt. Jedenfalls verdient dieser Punkt einmal genauer untersucht zu werden.

kohol, Färbung in toto mit Karmin und vorsichtiger Entfettung durch ganz allmählichen Zusatz von Nelkenöl zum Alkohol. Auf diese Weise wurde Schrumpfung des Gewebes vermieden.

Die arteriellen Gefäße des intracranialen Fettgewebes entstammen der Carotis: die Venen desselben sammeln sich zu einem gemeinsamen Stamm, welcher zusammen mit dem Nervus facialis, als Vena jugularis, aus der Schädelhöhle tritt. Die Nerven dieses Gewebes entstammen dem zweiten und dritten Trigeminasste und dem Vagus. Hinsichtlich ihrer Stärke verhalten sie sich bei verschiedenen Fischen sehr verschieden<sup>1</sup>.

Die beiden Grenzschichten dieses Fettgewebes zeichnen sich durch viel dichteres Gefüge vor der übrigen Masse desselben aus. Die äußere Grenzlamelle dieser äußeren Gehirnhaut liegt — mit Ausnahme der vom Labyrinth eingenommenen Nische — den Skelettheilen der Schädelhöhle, an denen sie fest haftet, überall an und muss als das innere Periost resp. Perichondrium derselben angesehen werden. Man kann sie wiederum in zwei histiologisch von einander unterschiedene Lagen trennen. Die innere Lage der äußeren Grenzlamelle des intracranialen Fettgewebes besteht aus sehr feinen Bindegewebsfibrillen, die unregelmäßig durch einander geflochten sind, und enthält zahlreiche Gefäße. Nach innen steht sie mit dem Fettgewebe in kontinuierlichem Zusammenhang. Die äußere Lage der äußeren Grenzlamelle muss als die Osteoblastenschicht der Schädelknochen angesehen werden. Sie wird von großen, flachen, unregelmäßig konturirten, mosaikartig angeordneten Zellen gebildet, die ohne Zwischensubstanz an einander grenzen (Fig. 3). Das Protoplasma dieser Zellen zeichnet sich durch eine sehr grobe Körnelung aus, durch welche die Kerne derselben verdeckt werden. Da diese Zellen, wie man sich bei Anwendung von schwachen Vergrößerungen überzeugen kann, eine intensive bräunliche Färbung besitzen, so wird man wohl kaum fehl gehen, wenn man diese charakteristische Körnelung des Protoplasma auf Pigmentmoleküle bezieht. Zwischen diesen Osteoblastenzellen liegen zahlreiche echte Pigmentzellen, die sich durch ihre intensive schwarzbraune Farbe und ihre Größe, welche diejenige der Osteoblasten um das vier- bis achtfache übertrifft, auszeichnen. Im Ganzen besitzt diese äußere Grenzschicht genau denselben histiologischen Bau, wie das Periost an der Außenfläche der Schädelknochen bei vielen Fischen.

Die innere Grenzlamelle der äußeren Hirnhaut grenzt an den schon beschriebenen pericerebralen Lymphraum und besteht nur aus etwas dichtem, durch verfilzte Fasern gebildetem Bindegewebe.

---

<sup>1</sup> Cf. STANNIUS, Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849. pag. 47 und pag. 84.

Ihre dem Lymphraum zugewandte Fläche wird von einem durch die Versilberungsmethode darstellbaren Plattenepithel bedeckt.

So liegen die Verhältnisse der Hirnhäute bei *Barbus* so wie bei *Perca*, die ich vorzugsweise untersucht habe.

Die bedeutendsten Verschiedenheiten im Aufbau der Gehirnhäute der Fische werden durch den Umstand bedingt, dass das schon beschriebene Fettgewebe bei vielen Fischen durch eine andere Gewebsform repräsentirt wird, nämlich durch typisches Schleimgewebe, das von zahlreichen Wanderzellen durchsetzt ist. Statt eine Beschreibung desselben zu geben, die doch nichts Neues zu Tage fördern würde, verweise ich lieber auf die Fig. 5, welche diese Art des Gewebes aus der Schädelhöhle von *Lota vulgaris* wiedergibt.

Wenn wir die Reihe der Fische durchmustern, so finden wir nach meinen Erfahrungen reines Schleimgewebe zum Aufbau der äußeren Hirnhaut verwendet bei allen Selachiern mit Einschluss der Holocephalen, bei den Knorpelganoiden, bei den Dipnoern und bei einigen Teleostierfamilien, die auf Grund der Verhältnisse ihres Cranium als sehr niedrig stehende Familien betrachtet werden müssen, z. B. bei den Siluroiden, bei den Gadiden, beim Hecht etc. Bei allen Knochenganoiden und bei der größten Mehrzahl der Knochenfische wird dieses Schleimgewebe durch Fettgewebe ersetzt. Da nun nach der Art der Verbreitung dieser beiden Gewebsformen in der Reihe der Fische kein Zweifel bestehen kann, dass die Formen, deren äußere Hirnhaut aus Schleimgewebe besteht, die primitiveren sind, von denen sich die anderen ableiten lassen, so wird der von mir durch die histiologische Untersuchung des intracranialen Fettgewebes der Cyprinoiden gewonnene Schluss, dass dieses Gewebe als ein höher differenzirtes Schleimgewebe aufzufassen sei, durch die Vergleichung mit niedriger organisirten Formen vollständig bestätigt<sup>1</sup>.

Es kommen bei Fischen noch andere Modifikationen im Aufbau der Gehirnhäute vor, z. B. in der Familie der Mormyriden, deren voluminöses Gehirn die Schädelhöhle fast vollständig ausfüllt, eben so wie bei allen sehr jungen Teleostiern, und deren äußere Gehirnhaut in Folge dieses Umstandes zu einer dünnen Bindegewebslamelle

<sup>1</sup> Es ist bemerkenswerth, dass bei Fischen das orbitale Gewebe in seinem histiologischen Charakter mit dem interduralen Gewebe vollständig übereinstimmt. Wo das letztere als Fettgewebe auftritt, hat auch das orbitale Gewebe diesen Charakter, während es die Beschaffenheit von Schleimgewebe besitzt, wo das interdurale Gewebe aus letzterem besteht.

komprimirt erscheint. Näher auf diese Verhältnisse einzugehen, liegt außerhalb des Planes dieser Arbeit.

Das sind die thatsächlichen Verhältnisse der Gehirnhäute der Fische und es fragt sich nun, welche Deutung denselben gegeben werden muss.

Nach den früheren, ausführlichen Erörterungen hängt die Deutung der beiden bei Fischen unterscheidbaren Gehirnhäute vollständig von der Deutung ab, die wir dem einzigen bei denselben vorhandenen pericerebralen Lymphraume geben.

Nach meiner Ansicht entspricht dieser pericerebrale Lymphraum der Fische vollständig dem Subduralraume der höheren Wirbelthiere, und müssen wir daher folgerichtig die nach außen von demselben gelegene voluminöse Gewebsmasse für ein Homologon der Dura mater erklären, während die Gefäßhaut des Gehirnes den bei Fischen in Folge des Mangels eines Subarachnoidealraumes anatomisch nach nicht unterscheidbaren Pia und Arachnoides entspricht.

Es sind zwei Gründe, die mich zu dieser Deutung des pericerebralen Lymphraumes der Fische bestimmen: 1) derselbe besitzt die anatomischen Charaktere des Subduralraumes der höheren Vertebraten. Es ist bei Fischen ein von fast glatten Wänden begrenzter spaltförmiger Lymphraum, der nur an den Durchtrittsstellen der Gehirnnerven unterbrochen erscheint, und an den Stellen, wo große Gefäße von oder zum Gehirn ziehen. Mit dem von zahlreichen Bindegewebsbälkchen und -Zügen durchsetzten Subarachnoidealraume der höheren Vertebraten hat derselbe jedenfalls nicht die mindeste Ähnlichkeit. 2) Der Subduralraum des Menschen entsteht ontogenetisch bedeutend früher, als der Subarachnoidealraum. Es wäre nun im höchsten Grade unwahrscheinlich, wenn in der phylogenetischen Entwicklung dieser Lymphräume das Umgekehrte stattgefunden hätte; wenn die Fische einen Subarachnoidealraum besäßen, und zwar, da es ein von fast glatten Wänden begrenzter Raum ist, auf einer viel höheren Stufe der Differenzirung, als der Mensch, während ein Subduralraum ihnen vollständig abginge.

Statt weitere Argumente für die von mir vertretene Ansicht anzuführen, wollen wir die Thatsache, dass der pericerebrale Lymphraum der Fische dem Subduralraum der höheren Vertebraten entspricht, als feststehend annehmen und prüfen, wie sich unter dieser Voraussetzung die bei höheren Wirbelthieren bestehenden Verhält-

nisse der Hirnhäute von den bei Fischen beschriebenen ableiten lassen.

Der bedeutendste Unterschied zwischen den Hirnhäuten der Fische und denjenigen der höheren Wirbelthiere wird durch den Umstand bedingt, dass bei den letzteren das Gehirn die Schädelhöhle vollständig ausfüllt.

Wenn wir uns nun vorstellen, dass das Gehirn eines Fisches (als Beispiel sei der von mir genauer untersuchte *Barbus vulgaris* gewählt) an Volum so weit zunähme, als es nicht durch die starren Wandungen der Schädelkapsel gehindert ist, so würde nothwendigerweise die mächtige Gewebsmasse, welche die äußere Gehirnhaut bildet, einem allmählichen Druckschwunde unterliegen, bis schließlich die Grenzlamellen derselben, nachdem das ganze zwischen ihnen liegende Fettgewebe atrophirt ist, mit einander in Berührung kämen. Nur an den Stellen, wo die Gefäße des intracranialen Gewebes, namentlich die bei Fischen mächtig entwickelten Venen desselben, sich erhalten, wird eine anatomische Unterscheidung der beiden ursprünglichen Lamellen der äußeren Hirnhaut möglich sein, und wird man ein periostales, die Gefäßwand nach außen begrenzendes Blatt, von einem inneren, gegen den pericerebralen Raum gewendeten, unterscheiden können. Mit einem Worte, es wird ein Verhalten resultiren, wie es für die Dura mater der höheren Wirbelthiere, speciell des Menschen, charakteristisch ist. Dabei werden die Venen, wie GEGENBAUR hervorgehoben hat<sup>1</sup>, der Raumersparnis wegen sich vorwiegend an den oberflächlichen Grenzen der einzelnen Hirnabtheilungen erhalten, also an den Stellen, wo sonst zwischen den Gehirnthellen und der Schädelkapsel Lücken hätten entstehen müssen.

Auch die im intracranialen Fettgewebe sich verzweigenden Schädelhöhlenäste des Nervus trigeminus und vagus werden zwischen die beiden Grenzlamellen der äußeren Hirnhaut gelangen müssen und in der Substanz der letzteren verlaufen, also sich genau so verhalten, wie die in der Dura mater des Menschen verlaufenden, von ARNOLD entdeckten, Rami recurrentes trigemini und wie der schwache Ramus recurrens vagi, welche den Schädelhöhlenästen der Fische ganz zweifellos homolog sind. Dasselbe wird mit dem Ganglion trigemini gesehehen, das ebenfalls zwischen das äußere und innere Durablatt gerathen wird, in das sog. Cavum Meckelii des Menschen.

---

<sup>1</sup> C. GEGENBAUR, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1853. pag. 713.

Der distale Theil der Epiphyse der Fische, welcher, wie ich oben beschrieben habe, im intercranialen Fettgewebe steckt, wird ebenfalls zwischen die beiden Blätter der äußeren Hirnhaut zu liegen kommen und mit der letzteren verwachsen sein. Beim Menschen ist dieses letztere nicht der Fall, eben so wenig, — so weit mir bekannt ist, — bei anderen Säugethieren. Dagegen ist die Verbindung des distalen Theils der Epiphyse mit der Dura mater in den Klassen der Amphibien, Reptilien und Vögel eine ganz gewöhnliche Erscheinung und gestattet den Schluss, dass sie ursprünglich auch bei Säugern bestanden hat und erst nachträglich aufgegeben worden ist. Vielleicht ist das ursächliche Moment für diese letztere Erscheinung in der mächtigen Entfaltung der Hemisphären und in der Ausbildung des Balkens in der Klasse der Säuger zu suchen, durch welche das Zwischen- und Mittelhirn überlagert und die an der Grenze zwischen diesen beiden Gehirnabtheilungen sitzende Epiphyse in Folge dessen von der Dura mater abgedrängt wird.

Wenn wir uns ferner vorstellen, dass die Vergrößerung des Gehirns von den Fischen an aufwärts, weniger durch gleichmäßige Volumzunahme desselben, als durch einseitiges stärkeres Wachstum der einzelnen Hirnlappen bewirkt wird, — wie das ja auch in der That der Fall ist, — so müssen die stumpfen leistenartigen Fortsätze des intracranialen Fettgewebes der Fische, die bei denselben zwischen die einzelnen Lappen des Gehirns ein wenig eindringen, und an den Stellen häufig noch durch Gefäße angeheftet sind, zu Lamellen komprimirt werden, welche sich von der äußeren Gehirnhaut aus zwischen die Abtheilungen des Gehirns einsenken. Auch in diesem Punkte werden Verhältnisse resultiren, wie sie an der Dura mater der höheren Wirbelthiere bestehen.

Nach dem eben Erörterten kann, wie ich glaube, nicht der mindeste Zweifel mehr bestehen, dass die äußere, so voluminöse Gehirnhaut der Fische, der Dura mater der höheren Wirbelthiere homolog ist, und nicht, wie man bis jetzt ganz allgemein angenommen hat, der Arachnoides.

Die auf den ersten Blick so bedeutenden Differenzen in der Struktur der Dura mater der Fische und der höheren Vertebraten finden ihre vollständig genügende Erklärung in der verschiedenen Volumenthaltung des Gehirns, das bei den ersteren die Schädelhöhle vollständig ausfüllt, während dieses bei Fischen nicht der Fall ist. Die großen Verschiedenheiten, die in der Bildung der Dura beim

Menschen und bei den Fischen bestehen, verwischen sich fast vollständig, wenn wir statt der Dura mater des Gehirns diejenige des Rückenmarks in Betracht ziehen.

Bei Fischen habe ich am genauesten die Verhältnisse der Rückenmarkshäute an großen Exemplaren (circa  $1\frac{1}{2}$  — 2 m) des Welses untersuchen können. Der knöcherne Wirbelkanal wird von einer sehr derben fibrösen Membran ausgekleidet, die das Periost desselben repräsentirt und die dem Knochen überall fest anhaftet. In dem von dieser Membran umschlossenen Kanale liegt locker ein zweites, von einer etwas dünneren, pigmentirten Membran gebildetes Rohr. Der Zwischenraum zwischen dem Periost des Wirbelkanals und diesem inneren membranösen Rohr wird von Gallertgewebe eingenommen, welches sich als direkte Fortsetzung des interduralen, beim Welse, wie schon erwähnt ist, gallertartigen Gewebes des Cavum cranii erweist. Im Rückenmarkkanal ist dieses interdurale Gewebe besonders an der oberen Peripherie desselben und an den Seiten stärker entwickelt, und enthält zahlreiche Gefäße.

Es kann nach dem eben Gesagten nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass das Gallertgewebe zusammen mit seinen beiden solidificirten Grenzlamellen, als Dura mater aufzufassen ist. Nach innen von der inneren Grenzlamelle dieser Dura liegt ein perimedullarer Lymphraum, der das ganze Rückenmark mit Ausnahme der Stellen, an welchen die Wurzeln der Spinalnerven durchtreten, umgiebt. In diesem Raume schließlich ist das von einer zarten Gefäßhaut umgebene Rückenmark eingeschlossen. Ganz ähnlich verhalten sich die Rückenmarkshäute bei Cyprinoiden, und wahrscheinlich auch bei allen anderen Fischen.

Die Dura mater des Rückenmarks besitzt somit bei Fischen genau denselben Bau, wie die entsprechende Haut des Gehirns, und, was sehr bemerkenswerth ist, auch denselben Bau wie die Dura mater des Rückenmarks bei den höheren Wirbelthieren mit Einschluss des Menschen.

Bei den letzteren besteht dieselbe bekanntlich ebenfalls aus zwei Blättern, deren äußeres das Periost des Wirbelkanals vorstellt, und zwischen welchen mächtige Venengeflechte, die in einem Fettgewebe eingebettet sind, liegen.

Die medullare Dura mater des Menschen und der höheren Wirbelthiere hat nach dem eben Erörterten Organisationsverhältnisse bewahrt, die bei niederen Wirbelthieren der Dura im Bereich des ganzen Cen-

tralnervensystems zukamen, und die gegenüber den beim Menschen an der cerebralen Dura zu beobachtenden Zuständen, als die indifferenteren zu gelten haben. Und zwar haben sich diese indifferenten Organisationsverhältnisse an der Dura mater des Rückenmarks beim Menschen erhalten können, weil an diesem Theil des Centralnervensystems das Moment, welches zur Umbildung der cerebralen Dura geführt hat — die Volumentfaltung des Gehirns —, nicht in gleicher Weise thätig war.

Nachdem nun der Nachweis erbracht ist, dass die äußere voluminöse Gehirnhaut der Fische die Dura mater derselben ist, und der unter derselben gelegene Lymphraum den Subduralraum vorstellt, folgt mit unabweisbarer Nothwendigkeit, dass die das Gehirn umkleidende einfache Gefäßhaut der Fische Elemente enthält, aus welchen sich bei höheren Wirbelthieren Pia und Arachnoides herausdifferenzirt haben. Sie darf daher auch nicht, wie es bis jetzt stets geschehen ist, als die Pia mater der Fische bezeichnet werden, und schlage ich vor, sie die primäre Gefäßhaut des Centralnervensystems zu nennen. Eine Differenzirung dieser primären Gefäßhaut in Pia und Arachnoides ist in der Reihe der Fische noch nicht eingetreten, wenn gleich sich die ersten Anfänge schon beobachten lassen. Wie ich oben beschrieben habe, theilt sich die Pia an den Stellen, wo tiefe Einschnitte zwischen einzelnen Hirnthteilen vorkommen, in zwei Lamellen, von denen nur die tiefere dem Gehirn fest anhaftet; die oberflächliche Lamelle spannt sich über den Einschnitt hinüber. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieses Verhalten bei höheren Wirbelthieren weiter fortgeschritten ist und zur Differenzirung der Pia und Arachnoides geführt hat.

Die Ursache für die Spaltung dieser primären Gefäßhaut in Pia und Arachnoides in der Reihe der höheren Wirbelthiere kann, wie ich glaube, in der weiteren Differenzirung des Gehirns, namentlich in der mächtigen Ausbildung der grauen Rindensubstanz, gesucht werden. Mit der Ausbildung dieser grauen Rindensubstanz geht eine außerordentliche Vascularisation der Pia mater Hand in Hand, und mit der stärkeren Entwicklung der Blutgefäße entwickeln sich auch die Lymphräume in entsprechender Weise; indem nun diese Lymphräume zum Theil konfluiren, entstehen die Subarachnoidealspalten, durch welche eine theilweise Trennung der primären Gefäßhaut in zwei Lamellen, die Arachnoides und die Pia, bewirkt wird<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> In Widerspruch mit der eben angeführten Anschauung steht der Um-

Dieselbe Erscheinung, die wir in der Lagebeziehung der Venensinus der Dura mater beobachten, tritt in gewissem Grade auch bei der Ausbildung der subarachnoidealen Lymphräume zu Tage. Auch hier sind es die Einschnitte zwischen den einzelnen Hirnlappen und die Furchen an den Hemisphären des Großhirns und am Cerebellum, so wie ganz besonders die Basis des Gehirns mit ihrem complicirten Relief, wo sich die Subarachnoidealräume am mächtigsten entfalten, und wo die deutlichste Trennung der primären Gefäßhaut in Pia und Arachnoides beobachtet wird. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass das Princip der möglichst großen Raumersparnis bei diesem Verhalten maßgebend ist.

Wie ich noch einmal hervorheben möchte, ist die Trennung von Pia und Arachnoides auch bei den höchstentwickelten Wirbelthieren bei Weitem keine vollständige. Derselbe Process, der zur Bildung des Subduralraumes geführt hat — das Zusammenfließen von erweiterten Lymphräumen —, ist bei höheren Wirbelthieren noch einmal wirksam und führt zur Bildung der Subarachnoidealräume, doch erreichen die letzteren niemals den Grad der selbständigen Differenzirung, wie der Subduralraum.

Um die Resultate kurz zusammenzufassen, so sind die Gehirnhäute als Produkte der Differenzirung einer ursprünglichen gleichartigen Bindegewebsschicht aufzufassen, die sich zwischen den Theilen des Centralnervensystems und den dieselben umgebenden Skelettheilen befand.

Die schärfere anatomische Unterscheidbarkeit der einzelnen Gehirn- und Rückenmarkshäute beruht auf dem Auftreten von pericerebralen resp. perimedullaren Lymphräumen, die aus der Vereinigung von erweiterten Lymphspalten hervorgegangen zu denken sind.

---

stand, dass die Subarachnoidealräume an Rückenmark des Menschen, das doch verhältnismäßig schwach vascularisirt ist, einen weit höheren Grad der Differenzirung erlangen, als an irgend einer Stelle des Gehirns. Doch scheint es mir nicht so ganz unmöglich zu sein, dass der sog. Subarachnoidealraum des Rückenmarks nur einen Theil des Subduralraumes vorstellt, und dass die von KEY und RETZIUS beschriebenen Lymphspalten in der medullaren Pia, die mit den cerebralen Subarachnoidealräumen die größte Ähnlichkeit in ihrem Verhalten zu den Lymphscheiden der in das Nervengewebe eindringenden Gefäße besitzen (Pialtrichter), den cerebralen Subarachnoidealräumen entsprechen. Die äußere nicht vascularisirte Lamelle der medullaren Pia würde in diesem Falle der ebenfalls gefäßlosen cerebralen Arachnoides entsprechen. Jedenfalls verdienen diese Verhältnisse noch einer gründlichen Untersuchung unterzogen zu werden.

Der sowohl phylogenetisch, als auch in der Ontogenie der höheren Vertebraten zuerst auftretende Lymphraum ist der Subduralraum, welcher eine der Dura mater entsprechende Gewebsmasse von einer primären Gefäßhaut des Centralnervensystems trennt.

Die Dura mater des ganzen Centralnervensystems besteht bei niederen Wirbelthieren aus zwei Grenzlamellen, zwischen denen ein stark vascularisirtes Schleimgewebe, das häufig den Charakter von Fettgewebe annimmt, liegt; die äußere Grenzlamelle der Dura ist nichts Anderes als das Periost der das Centralnervensystem umschließenden Skelettheile, während die innere Grenzlamelle an den Subduralraum grenzt.

Dieser Zustand der Dura mater erhält sich bei höheren Vertebraten nur an dem medullaren Theil derselben. Am cerebralen Theil der Dura mater schwindet das zwischen den beiden Grenzlamellen derselben enthaltene lockere Gewebe und tritt schließlich eine Verwachsung der beiden Lamellen zu einer Membran ein, welche die äußere Gehirnhülle und das Periost der Schädelhöhle zu gleicher Zeit vorstellt. Das ursächliche Moment für dieses Verhalten der Dura mater bei den höheren Wirbelthieren ist in der Volumzunahme des Gehirns bei denselben, und in der schließlichen Ausfüllung der Schädelhöhle durch das letztere zu suchen.

In der primären Gefäßhaut des Centralnervensystems der Fische entwickeln sich bei höheren Wirbelthieren ebenfalls Lymphspalten, die theilweise konfluieren und zur Bildung der Subarachnoidealräume führen, durch deren Ausbildung eine Scheidung der primären Gefäßhaut der Fische in eine Pia und Arachnoides zwar eingeleitet, jedoch selbst bei den am höchsten differenzirten Repräsentanten der Wirbelthiere nicht vollständig durchgeführt wird. Das ursächliche Moment für die Entstehung der Subarachnoidealräume ist aller Wahrscheinlichkeit nach in der mächtigen Entfaltung der grauen Rindensubstanz des Gehirns und in der damit Hand in Hand gehenden Ausbildung der Blut- und Lymphgefäße des letzteren zu suchen.

Hiermit schließe ich die vorliegende kleine Arbeit, in der Hoffnung durch dieselbe eine Anregung zur genaueren Durchforschung der bis jetzt in vergleichend anatomischer Hinsicht so gut wie gar nicht untersuchten Gehirnhüllen der Wirbelthiere zu geben. So eng begrenzt auch dieses Gebiet ist, so liefert es doch, wie ich gezeigt zu haben glaube, manches Interessante und vor Allem — was beson-

ders wichtig ist —, Manches, das ein Licht auf die beim Menschen bestehenden Verhältnisse wirft, und zu einer wissenschaftlichen Auffassung der Anatomie des Menschen beitragen kann.

Heidelberg, den 3. März 1884.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXIII.

Fig. 1. Längsdurchschnitt durch den Schädel von *Barbus vulgaris*. Das Gehirn mit seiner Gefäßhaut ist weggeräumt, so dass das durale Gewebe zu Tage liegt. Der äußere stärkere Kontur (*Pl*) entspricht der äußeren periostalen Duralamelle; die innere Begrenzungsschicht der Dura ist ebenfalls stärker konturirt. Man sieht den Abdruck des Gehirns sehr deutlich.

*K* Knochen des Schädels,  
*Mk* Augenmuskelkanal,  
*Cs* Cavum sinus imparis,  
*DG* durales Fettgewebe,

*Ep* Epiphysissack,  
*Pl* periostale Lamelle der Dura,  
*Il* innere Lamelle der Dura.

Fig. 2. Schematischer Querschnitt durch den Schädel eines Fisches, mit Zugrundelegung eines durch die Region des Mittelhirns gemachten Querschnitts durch den Kopf eines Barsches.

*Sd* Subduralraum,  
*Pr* primäre Gefäßhaut des Gehirns (aus Strichen bestehende Linie),  
*C* Gehirn,  
*N* austretender Nerv,  
*LI* Lobi inferiores des Gehirns.

Die übrigen Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. Die periostale Schicht der Dura ist durch eine punktirte, die innere Schicht derselben durch eine ausgezogene Linie angedeutet.

Fig. 3. Stückchen der periostalen Duralamelle von der Oberfläche betrachtet. Vom Schädeldach von *Barbus vulgaris*. Das Präparat ist nicht tingirt.

*P* Pigmentzellen, *Ost* Osteoblastenschicht.

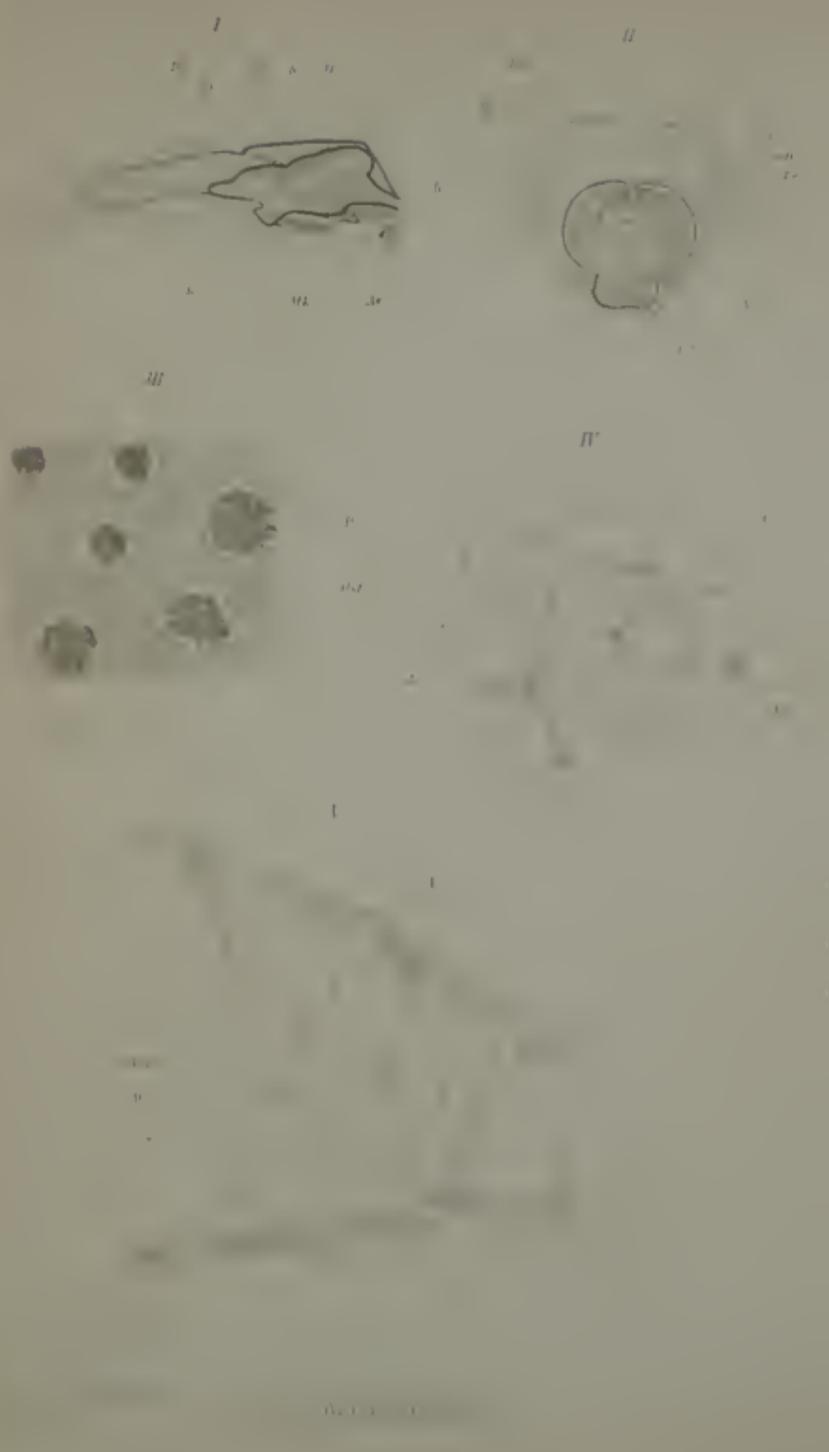
Fig. 4. Gruppe von Fettzellen aus dem duralen Fettgewebe von *Barbus*. Das Präparat ist entfettet und mit Karmin gefärbt.

*F* Fettzellen, *Kf* Kerne derselben,  
*Ic* homogene Intercellularsubstanz mit Kernen.

Fig. 5. Interdurales Schleimgewebe aus der Schädelhöhle von *Lota vulgaris*.

*V* Gefäße mit Blutkörperchen,  
*N* feine varicöse Nervenfasern,  
*Mx* Zellen des Schleimgewebes,  
*Wz* Wanderzellen.





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Sagemehl M.

Artikel/Article: [Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. 457-474](#)