

**DIE
VERGLEICHENDE ONTOGENIE
DER HIRNHÄUTE
MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG
DER LAGE DER NEUROKRANIELLEN VENEN**

CHR. VAN GELDEREN

**DIE
VERGLEICHENDE ONTOGENIE
DER HIRNHÄUTE
MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG
DER LAGE DER NEUROKRANIELLEN VENEN**

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING
VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE GENEES-
KUNDE AAN DE UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM,
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS DR.
P. RUITINGA, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT
DER GENEESKUNDE, IN HET OPENBAAR
TE VERDEDIGEN OP

**DONDERDAG 25 FEBRUARI 1926
DES NAMIDDAGS TE 4¹/₂ UUR**

DOOR

CHRISTIAAN VAN GELDEREN
GEBOREN TE AMSTERDAM

ISBN 978-3-662-29854-1 ISBN 978-3-662-29998-2 (eBook)
DOI 10.1007/ 978-3-662-29998-2

Beste Ouders! Door Uw sobere, zelfopofferende levenswijze opende U voor mij de mogelijkheid der universitaire studie. Daarvoor en voor de wijze waarop U mij de studie toestond, ben ik U tot bijzonderen dank verplicht. Den daadwerkelijken steun, dien ik van U mocht ondervinden, niet alleen bij het persklaar maken van dit proefschrift, zal ik nooit vergeten. Ook daarvoor dank ik U, al weet ik, dat U, voor wat U geen opoffering vindt, eigenlijk geen dank begeert.

Van degenen, aan wie ik mijn opleiding verder dank, kan ik slechts enkelen hier in het bijzonder gedenken.

Zergeleerde Coelingh, op Uw uitnemende school werd de grondslag voor mijn latere studie gelegd.

Professor Woerdeman, onder Uw leiding en met Uw steun volbracht ik mijn eerste wankel schrede op het pad der wetenschap.

Professor Bolk, hooggeachte Promotor, onder Uw leiding waagde ik mij voor het eerst op het pad der wetenschappelijke anatomie. Later bleef U mij tot wetenschappelijken arbeid in Uw laboratorium in staat stellen; U bewerkte voor mij een zoodanige stoffelijke verbetering, dat het mij mogelijk werd voorloopig nog in de anatomie en embryologie werkzaam te blijven. Ten slotte stelde U de gelegenheid tot zelfstandig onderwijs geven voor mij open. Voor dat alles en voor Uw belangstelling in mijn werk ben ik U zeer dankbaar.

Ten slotte een woord van dank aan allen, die mij op eenigerlei wijze bij het verzamelen van materiaal behulpzaam zijn geweest; het zijn de Heeren Professoren en Doctoren *Ariëns Kappers*, *Bowman* (Aberdeen), *† Braus* (Würzburg), *Brinkmann* (Bergen), *† Dendy* (Londen), *Kallius* (Heidelberg), *van Kampen*, *de Lange*, *Redeke*, *Sarasin* (Basel), *Schultze* (Würzburg), *Stuiter*, *Spemann* (Freiburg), *van Wijhe*.

Mocht een en ander (de dubbele Titel, het slothoofdstuk) den lezer bevreemden, dan vindt het zijn verklaring in het feit, dat dit Proefschrift in denzelfden vorm verschijnt in *Zeitschr. f. d. ges. Anatomie*, Abt. I, *Zeitschr. f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, als vierde, vrijwel op zichzelf staand, gedeelte van een monographische bewerking der „*Morphologie der Sinus durae Matris*“.

Einleitung.

Dieser Aufsatz ist der vierte und zugleich der Schlußteil meiner Arbeit „Die Morphologie der Sinus durae matris“, deren vorhergehende, von den neurokraniellen Venen handelnde Teile 1—3 in dieser Zeitschrift, und zwar in den Bänden 73, H. 5/6; 74, H. 4/6 und 75, H. 5/6 enthalten sind. Zu diesen Teilen 1—3 insgesamt liegt hier gewissermaßen das kleinere Gegenstück vor.

Es ist hier die Rede von der vergleichenden Ontogenie, insbesondere der „Hirn“-häute sowie von dem Verhalten derjenigen neurokraniellen Venen, denen die Teile 1—3 gewidmet waren, zu den Hirnhäuten. Doch werden auch die spinalen Meningen und größeren Venen mitberücksichtigt. Mein Studium befaßt sich in erster Linie mit der Meningenenwicklung in dem Gebiete des embryonalen Knorpelcraniums und insbesondere in dessen basalen Regionen. Die Entwicklung der spinalen Meningen wird zunächst auch nur in den ventralen, resp. ventro-lateralen Gebieten beschrieben. Nachher sollen einige Bemerkungen über die Meningenenwicklung in dem Gebiete des Desmocraniums sowie an der Dorsalseite des Rückenmarks (dort fehlt zunächst die periphere Grenze der Meningenanlagen) das Ganze vervollständigen. Die kleineren, bei den höheren Vertebraten spinalen Venen, von denen auch in den Teilen 1—3 meiner Arbeit nicht die Rede war, übergehe ich hier völlig, sowie auch die meningeealen Bänder in der Wirbelsäule.

Die Literatur zu diesem 4. Teile ist am Ende zusammengestellt. Wer die ältere Literatur (die bis auf *Galen!*), die hier gar kein Interesse beansprucht, kennen möchte, sei auf die Arbeit *Sterzis* verwiesen. Da dieser 4. Teil ein in sich geschlossenes Ganzes ist (es aus äußeren Gründen auch sein soll), so habe ich nur in den Fällen, wo es sich um Titel rein schädelmorphologischer Publikationen oder um Normentafeln handelt, auf die Literaturverzeichnisse der vorhergehenden Teile meiner Arbeit verwiesen. Alle anderen Titel, auch z. B. die gewisser Monographien und Handbücher, die hier von Neuem gebraucht wurden, die also auch damals schon erwähnt wurden, sind hier noch einmal mit zusammengestellt worden. Vielleicht sind einige in medizinischen Zeitschriften enthaltene Artikel meiner Aufmerksamkeit entgangen. Nicht alle im Literaturverzeichnis erwähnte Arbeiten sind im Text besonders erwähnt; dennoch ist ihnen Rechnung getragen worden.

Die Herkunft des untersuchten Materials (nicht stets genau dasselbe, das den Teilen 1—3 zugrunde liegt) ist überall erwähnt, zum Teil aus äußerem Grunde von neuem. Da meine Untersuchung nur eine morphogenetische, nicht eine histogenetische ist, hatte ich etwa Endothelzellen färbende Methoden (den intermeningealen Spalten zuliebe) nicht vonnöten. Besondere Aufmerksamkeit widmete ich den doch wohl nie ganz zu vermeidenden Schrumpfung. Allerdings kann eine mäßige Schrumpfung z. B. einen sehr schmalen subduralen Spalt in recht dankenswerter Weise zum Klaffen bringen. Jedoch der geronnene Inhalt einer artifiziellen Schrumpfungshöhle könnte auch ein lockeres Zwischengewebe vortäuschen.

Zur Erleichterung der Lektüre gab ich diesem 4. Teil mehrere Schemen bei. In der Abb. 1 zeichnete ich das Grundschema, nach dem alle sich auf cerebrale Meningen beziehende Schemen hergestellt sind. Diese Schemata sollen sich eignen zu ontogenetischen und anatomischen Zwecken. Das Grundschema enthält: zwei große Teile des intrakraniellen Zentralnervensystems, horizontal arcirt und punktiert;

ein Stück der Schädelwand, doppelt schräg arcirt. In dieses Schema sind Hirnhäute, resp. deren Anlagen einzutragen (straffe fibröse Häute dunkel); es stellt somit einen Schnitt durch Schädel und Schädelinhalt (teilweise) dar. Von den spinalen Häuten stellte ich nur anatomische Verhältnisse mittels Schemen dar. Diese Schemen stellen einen halben Querschnitt des Wirbelkanals (samt des Inhalts) dar: Arcierung usw. dem Grundschema der Abb. 1 homolog. Meine Schemata suchen histologischen Details gar nicht gerecht zu werden; räumliche Verhältnisse werden nur, soweit unbedingt erforderlich, berücksichtigt. Ungleiche Formen des Rückenmarks oder der Hirnteile kommen gar nicht für die Schemen in Betracht. Folgende topographischen Bezeichnungen verwende ich: was dem Zentralnervensystem anliegt, resp. näherliegt ist *central* = innen; was dem Schädel (dem Wirbel, der Chordascheide) oder dessen (künftiger!) Anlage anliegt, resp. näher liegt ist *peripher* = außen. In dieser Arbeit bedeutet *dünn* (von einer Meningenanlage) nicht schmal sondern locker, also den Gegensatz zu *dicht*, nicht zu *breit*, *dick*.

In vergleichenden Abschnitten und Kapiteln wird öfters die Ontogenie der spinalen Meningen (und Venen) mit derjenigen der cerebralen Meningen zu vergleichen sein. Da werde ich öfters die spinale Meningeontogenie rekapitulieren und dabei auf cerebrale ontogenetische Schemen verweisen. (Das Umgekehrte wird nur sehr selten geschehen.) In allen solchen Fällen (es geschah, um die Zahl der Abbildungen nicht noch mehr zu erhöhen) ist, auch wenn das nicht stets hinzubemerkt worden ist, der Spalt zwischen den beiden „Gehirn“teilen mit Nervengewebe ausgefüllt zu denken, über das die Endomeninx (bzw. Pia mater) usw. glatt hinwegzieht. Die spinale Venenangiologie habe ich nicht, wie es in den Teilen 1—3 mit den cerebralen Venen geschehen ist, speziell bearbeitet. Es gilt hier ja nur meningologisch zu ergänzen, was an der Morphologie der (cerebralen) Sinus durae matris (B. N. A.) noch fehlte. Das war nicht in erster Linie die spinale Venenangiologie.

In diesem 4. Teil haben die Deckknochen (in einem besonderen Kapitel) nur dann eine Bedeutung, wenn nicht unter ihnen schon eine primordialknorpelige Schädelwand vorhanden ist. Die Verkalkung und Verknöcherung des Knorpel-schädels ist nicht besonders erwähnt; sie hat vom Meningenstandpunkt nur eine untergeordnete Bedeutung: das, als inneres Perichondrium, schon vorhandene Endocranium (die Endorhachis in der Wirbelsäule) bleibt als inneres Periost (Endocranium) bestehen. Am Endocranium (an der Endorhachis) ändert sich nichts. Sobald (dieses gilt namentlich von den „neurokraniellen“ Venen) einige Venen vorhanden sind, ist auch die ontogenetische Entwicklung der Venen-Meningenrelation angefangen. Nachher kommen weitere Venen hinzu, bisher vorhandene können obliterieren. Somit könnten in erwachsenen Tieren nur noch relativspätentstandene Venen vorhanden sein, die vielleicht nur die zweite Hälfte der Meningenentwicklung mitgemacht haben. So gibt es auch neurokranielle Venen, die nur die mittleren Stadien der Meningenontogenie, nicht die jüngeren und älteren mitmachten. Von

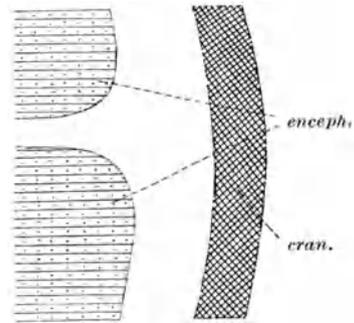


Abb. 1. Grundschema, cerebral.

dem Stadium der ersten Venen an sind jedoch stets einige, nicht immer dieselben, Venen da, die die Ontogenie der Venen-Meningenrelation einige Zeit mitmachen, diese Ontogenie zu einem ununterbrochenen Entwicklungsprozeß machen. Neu hinzukommende „neurokraniale“ Venen sind von vornherein gelagert den schon früher vorhandenen Venen meningologisch entsprechend: z. B. die *V. anastomotica posterior* des Menschen ist bei ihrem Auftreten eine *Vena ectomeningis*; bis soweit sind die präexistierenden *Vv. cerebrales ant., med. und post.*, die vorher *Vv. meningis primitivae* waren, dann schon gekommen. Eine *Meninx*, im anatomischen Sinn, ist hier nur eine bindegewebige Haut, Membran, nicht lockeres Füll- (Fett- oder Schleim-) Gewebe. Soweit es sich nicht um Schemen handelt, sind alle Abbildungen mittels des Zeichenapparats hergestellte Schnittabbildungen. Wie in den Teilen 1–3 sind die Bezeichnungen alle Abkürzungen der im Text erwähnten lateinischen Namen, die einer näheren Erklärung nicht bedürfen. Die Abbildungen durchzunummerieren hätte hier keinen Sinn gehabt. Ich habe zwei vorläufige Mitteilungen in deutscher Sprache und eine in holländischer Sprache gemacht. Darin waren die Anamnioten doch recht kurz abgefaßt. Hier wird auch ausführlicher, vielleicht ein einziges Mal auch genauer, richtiger, über sie berichtet.

Die Anordnung des Stoffes ist nahezu die der Teile 1–3; nur ist alles diesmal in einem einzigen Teil zusammengedrängt worden. Auch diesmal ergab sich die Notwendigkeit, von den Säugetieren zunächst die *Monodelphia* zu besprechen. Die *Monotremata* und *Marsupialia* folgen den *Monodelphiern* nach.

Zunächst kommen also die beschreibenden Kapitel, in denen höchstens nur klassenweise Vergleichen angestellt werden. Da die Meningeontogenie nicht so viele Details aufweist als die Ontogenie der neurokranialen Venen, konnten einige der damaligen Kapitel vereinigt werden. Dann sind die Meningenverhältnisse der „naheverwandten“ Vertebratenklassen zu vergleichen: Daran gliedert sich einiges nicht zu Umgehende aus der Schädelmorphologie. Ein Kapitel über das gegenseitige Verhalten der Meningen und der Hypophyse folgt. Dann ist ein Kapitel über die phylogenetische Entwicklung und eins über den ontogenetisch-phylogenetischen Parallelismus eingeschaltet. Weitere Kapitel handeln von der Vergleichung der spinalen und cerebralen Meningen und Venen sowie von den Meningen im Grenzgebiete, von den Meningen resp. deren Entwicklung im Gebiete, wo eine periphere Begrenzung der Meningenanlagen sich spät entwickelt (*Desmocranium*, Dorsalseite der Wirbelsäule), von orbitalen Strukturen, von Nomenklaturfragen, von der abzulehnenden *Sterzi*schen Lehre. Schließlich gibt es noch zwei Schlußkapitel, eines, in dem die Fakta der Meningenentwicklung kurz (jedoch mit voller Genauigkeit) zusammengestellt sind und ein zweites, das eine übersichtliche (nicht „voll“ genaue) Zusammenstellung der „Morphologie der *Sinus durae matris*“, also der angiologischen und der meningologischen Ergebnisse kombiniert, enthält. Das Letztere umfaßt somit die Teile 1–4 meiner Arbeit.

Einiges über die in diesem 4. Teil aufzustellenden phyletischen Betrachtungen ist hier anzuschließen. Am einfachsten wäre es, wenn ich ohne weiteres auf das in der Einleitung zum 3. Teil Gesagte verweisen könnte. Leider ist das nicht möglich. In dem angiologischen Teil meiner Arbeit habe ich bei der Rekonstruktion der phy-

letischen Entwicklung immer das ontogenetische Maß appliziert mit peinlichster Genauigkeit. Ontogenetisch sich nicht wiederholende Entwicklungsvorgänge war ich nicht bereit phylogenetisch anzunehmen. Es war damals nicht meine Absicht zu behaupten, es sei nie phyletisch etwas geschehen, das uns die Ontogenie noch nicht heute wiederholt; ich war nur bestrebt, damals ging es an, nur das mittels des biogenetischen Grundgesetzes zu Erreichende darzustellen. Nur in schädelmorphologischen Sachen habe ich damals hie und da auf volle ontogenetische Wiederholung verzichten müssen. Als ich den angiologischen Teil meiner Arbeit vollendete, wußte ich schon, daß die Meninge-Morphologie eine so ängstliche Handhabung des ontogenetischen Maßes nicht vertragen würde. Das ginge hinaus auf eine Ablehnung jeglicher Verwandtschaft (im phyletischen Sinne) der Meninge-Verhältnisse bei Fischen, Amphibien und Amnioten. Das könnte doch nie richtig sein.

Auch hier in dem Meningenteil gilt die Ontogenie als bester Führer in phylogenetischen Fragen. Ich habe hier, wie damals, in erster Linie dasjenige angenommen als phyletische Entwicklung, was sich ontogenetisch bei der nämlichen Spezies voll wiederholt. Außerdem habe ich wohl phyletisch annehmen müssen dasjenige, zu dem es bei der nämlichen (oder gar verwandten) Spezies nur eine Parallelerscheinung gibt (wie damals in schädelmorphologischen Sachen). Meiner damaligen Forderung: „die Grundform soll nichts haben, was auch die abzuleitende Form nicht einmal besessen hat oder noch hat und was bei der Grundform vergänglich ist, soll auch bei der abzuleitenden Form nicht persistieren“, konnte ich also hier nicht genügen. Die vergleichende Ontogenie hat in bezug auf die Meninge-Entwicklung nicht in jeder Hinsicht dasjenige ergeben, was man vom phyletischen Standpunkt gern von ihr erwartet hätte. Die vergleichende Ontogenie hat hier nicht so viel besser zur Rekonstruktion der Phylogenie geholfen (als im angiologischen Teil meiner Arbeit), als die vergleichende Anatomie.

Man werfe mir nicht vor, ich habe meine in dem 3. Teil namhaft gemachten Prinzipien dem anzustrebenden Erfolge zuliebe einfach über Bord geworfen. Zum Teil ist es ganz gewiß der Fall. Jedoch dieser Vorwurf gilt dann nicht nur mir, sondern jedem morphologischen Autor, der einmal die phylogenetische Entwicklung verschiedener Organe oder gar Systeme kombiniert zu rekonstruieren versucht hat, in erster Linie also den Verfassern der Hand- und Lehrbücher der Vergleichenden Anatomie. Man vergegenwärtige sich einmal, wie überaus schön die ontogenetische Entwicklung des Herzens (im Großen und Ganzen) dessen phyletische Entwicklung (Scheidewandbildungen) dokumentiert; wie geringe ontogenetische Argumente der Schädelphylogenie zu Gebote stehen. Sollte in der Schädelmorphologie auch volle ontogenetische Wiederholung gefordert werden, so wäre nahezu jede phyletische Entwicklung in Abrede zu stellen. Daß ich mit meinem obigen Geständnis meine Arbeit nicht verurteile, leuchtet ein.

Auch ist daran zu denken, daß der unvollständigen Wiederholung in der Meninge-Entwicklung histologische bzw. histogenetische Schwierigkeiten zugrunde liegen, die ganz außer acht zu lassen bei der Venenentwicklung fast unmerklich geschah, die damals selbstverständlich war. Sind doch die neurokranialen Venen des adulten *Ceratodus* denen der (entsprechend) jungen Amniotenembryonen histologisch gar nicht gleich (letztere sind nur Endothelröhren, erstere nicht); nur die Blut-

bahnen stimmen überein. Genau so steht es um die Phylogenie des Herzens (z. B.): das einfache Herzrohr sehr junger Säugerembryonen ist nur ein Endothelschlauch, das Herz der adulten Fische (angiologisch homolog) hat eine Muskelwand. Die Vernachlässigung histologischer Schwierigkeiten ist also eine ziemlich allgemeine Gepflogenheit.

Daß die Meningenorganisation der adulten, niederen Vertebraten (der Fische z. B.) nicht vollständig derjenigen der jüngeren Entwicklungsstadien der Säuger (z. B.) entspricht, daran ist die Histogenie schuld. Die (knorpelige oder knöcherne) Schädelwand und die Wirbelkörper und -bögen erwachsener niederer Vertebraten fordern nun einmal eine Perichondrium- oder Periostschicht (auch an deren dem Zentralnervensystem zugewandten Innenseite), deren die unscharf begrenzte, blastematöse oder vorknorpelige Skelettanlage jüngerer Säugerembryonen (mit z. B. denselben neurokranialen Venen) noch nicht bedarf. Es handelt sich hier somit um einen Teil der Morphologie, in dem histologische Klippen leider nicht so leicht, so unmerklich zu umschiffen oder gar zu ignorieren sind, wie in dem angiologischen Teil meiner Arbeit. Namentlich deshalb verzichte ich hier auf die Forderung der vollen ontogenetischen Wiederholung phyletisch anzunehmender Entwicklungsvorgänge, halte ich diesen Verzicht für gerechtfertigt, sogar für geboten, weil auch in anderen Kapiteln der Phylogenie, wenn auch unmerklich, eine histologische Wiederholung nicht gefordert wird.

Was ich für monophyletisch, gemeinschaftlich ableitbar gehalten habe, läßt sich nicht scharf umschreiben. Im allgemeinen entscheidet schon eine Differenz, die eine große Bedeutung hat, ungeachtet mehrerer Übereinstimmungen von geringerer Wichtigkeit zugunsten der nichtgemeinschaftlichen, polyphyletischen Ableitung von nächst niederen Formen, und gibt eine wichtige Übereinstimmung, ungeachtet mehrerer nebensächlicher Differenzen die Entscheidung in dem Sinne gemeinschaftlicher, monophyletischer Ableitung, auch in dem Falle, wo eine nicht allzu niedere gemeinschaftliche Stammform noch aussteht. Was als wichtig, was als nebensächlich zu betrachten ist, muß von Fall zu Fall entschieden werden. Ich finde z. B. bei der Vergleichung von *Rana* und *Crocodylus* (den Meningen nach) die Differenz: beim Krokodil vereinigen sich im Schädel schließlich die Dura mater und die Periostschicht, bei *Rana* geschieht das nicht, da es sich gewissermaßen um Klassenmerkmale handelt, viel wichtiger als die Übereinstimmung: beide haben in der Wirbelsäule eine von der Endostauskleidung getrennte Dura mater, die weder für Amphibien noch für Reptilien ein Klassenmerkmal (typisch) ist. Ich denke somit gar nicht an eine von den anderen Amphibien und Reptilien getrennte gemeinschaftliche Ableitung (den Meningen nach) von *Rana* und *Crocodylus*. Zur Aufstellung hypothetischer Proformen, wie in dem 3. Teil gab es nur selten einen Anlaß; namentlich soweit die adulte Organisation (nicht die Ontogenie) in Betracht kommt, wäre damit nur selten etwas gewonnen. Der Schädelmorphologie entnahm ich, soweit wohl allgemein anerkannt, das Brauchbare.

Kausal-genetische Spekulationen führte ich nur als, vermutlich nicht völlig zufällige Koinzidenzen an. Eine vergleichende Ontogenie und Phylogenie der das Zentralnervensystem umgebenden Lymphräume (Subduralraum usw.) zu schreiben, war nicht meine Absicht.

Acrania.**Amphioxus lanceolatus.**

Da ich nicht über ontogenetisches Material eines Acraniers verfügen konnte, mußte ich mich größtenteils auf die Arbeiten anderer Forscher verlassen. Textliche Angaben über die Entwicklung der Hülle des Zentralnervensystems des Amphioxus gibt es, soviel ich weiß, nicht. Jedoch aus Abbildungen von jüngeren und älteren Larven (*Hatschek, Willey*) ist zu ersehen, daß in derartigen Larven um die Anlage des Zentralnervensystems herum nur homogenes Mesenchym liegt. Es reicht bis an die Muskelanlagen oder das Ektoderm. Beim erwachsenen Amphioxus findet man, nach den Angaben von *Stieda, Sterzi, Krause* u. a., von deren Richtigkeit ich mich habe überzeugen können, das Zentralnervensystem durch eine noch stets homogene Schicht faserigen Bindegewebes (das bis an die Muskeln, die Chorda oder bis an das Ektoderm reicht) umgeben. Venen, die den neurokranialen Venen der Craniota entsprechen, befinden sich in diesem perineuralen Bindegewebe nicht. Obiges gilt von der „Hirn“- und von der Rückenmarkshülle des Amphioxus. Einen Schädel hat Amphioxus nicht, auch keine Wirbel; deshalb auch keine Periostauskleidung dieser Gebilde. Eine äußerlich abzugrenzende (vgl. *Boeke*) Hypophyse fehlt, sie hat also auch nicht eine besondere Meninge-Relation. Ähnliches gilt von dem endolymphatischen Sacci, von den Trigeminalganglien (Hirnnervenhomologie noch nicht stabilisiert). Über andere Acranier fehlen Angaben.

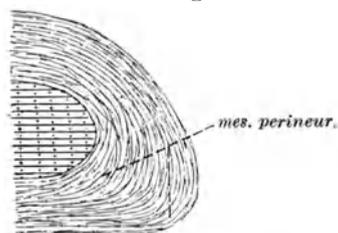


Abb. 2. Amphioxus.

Das von der Hülle des Amphioxus-Zentralnervensystems Bekannte trage ich für vergleichend anatomische Zwecke in das in der Einleitung beschriebene Grundschema ein. Da Skelettbildungen fehlen, enthält die Abb. 2 nur das Zentralnervensystem und perineurales Bindegewebe (nicht weiter differenziert). Sie trifft zu für larvale und adulte Amphioxus-Exemplare, für deren Rückenmark und für das doch sehr Rückenmark-ähnliche „Gehirn“.

Cyclostomi.**Petromyzon fluviatilis.**

Über die Entwicklung der Meningen (auch der spinalen) der Cyclostomen ist bisher nichts veröffentlicht worden. Nur in einigen Abbildungen, in Arbeiten, die ganz anderen Problemen gewidmet waren, von *Koltzoff, v. Kupffer* u. a. ist etwas von der Meningenanlage zu erblicken. Jedoch anatomische Angaben, deren gibt es mehrere, teilweise strittige, vgl. unten. Das ontogenetische Material, das ich studieren konnte, gehört zum Teil der Amsterdamer Anatomie, zum Teil dem Embryologischen Institut in Utrecht, dessen Direktor, Dr. *de Lange*, es mir aus der Sammlung *Dohrn* zur Verfügung stellte. Es handelte sich um 8 Larven von 3—7 mm größter Länge und um weitere Exemplare von 8—10—24—32 mm, 8 und 12 cm. Letzteres Exemplar hatte die Metamorphose vollendet. Die ontogenetischen Umbildungen drängen sich auf sehr junge Stadien zusammen. Die älteren Stadien dienten nur der Klarlegung der adulten Organisation: Venenverhalten, membranöse Schädelteile usw.

In den jüngsten Larven bis an ungefähr 4,5 mm-Exemplare findet man um die Anlage des Zentralnervensystems herum eine Lage undifferenzierten Mesenchyms. Da noch gar keine Schädelanlage vorhanden ist, reicht dieses perineurale Mesenchym bis an das Ektoderm, so weit nicht Augenanlage, Ohrblase, Chorda und Muskeln eine periphere Grenze bilden. In dem perineuralen Mesenchym gibt es noch keine (persistierende) neurokranialen Venen. In einer 5-mm-Larve ist in dem homogenen perineuralen Mesenchym zum ersten Male eine der definitiven neurokranialen Venen anzutreffen; der Lage nach ist es eine *V. perineuralis*.

Eine 7-mm-Larve weist schon an einigen (wenigen) Stellen eine blastematös-vorknorpelige Anlage des Schädels auf. Das zwischen dieser Anlage und dem Zentralnervensystem eingeschlossene homogene Mesenchym, aus dem sich die Hirnhäute und die innere Perichondrium- (= Endochondrium-) Auskleidung des Schädels (das Endocranium) heraus entwickeln sollen, ist jetzt *Meninx primitiva* zu bezeichnen. Darin befindliche Venen sind also *Vv. meningis primitivae*.

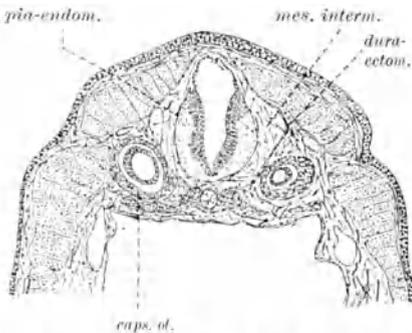


Abb. 3. Ammocoetes, 32 mm, frontal.

Ältere Ammocoeten unterscheiden sich durch die Anwesenheit einer dem Zentralnervensystem sofort anliegenden, dichten Grenzschicht. Eine ähnliche Grenzschicht liegt den schon knorpeligen Schädelanlagen an. Die mittlere Schicht dagegen hat sich schon etwas verdünnt. In dieser mittleren Schicht liegen die stärkeren Venen. Die beiden Grenzschichten sind jedoch erst in einem 32-mm-Exemplar ziemlich scharf gegen das lockere intermediäre Gewebe abgesetzt. Vgl. Abb. 3. Die innere Grenzschicht ist nunmehr Endomeninx, die äußere Grenz-

schicht Ektomeninx zu nennen; die Venen liegen in dem intermeningealen Gewebe, sind also *Vv. intermeningeeae*. An den Stellen, wo ein knorpeliger Schädel nicht vorhanden ist, setzt sich die Ektomeninx ohne weiteres in die bindegewebige Vervollständigung des Knorpelschädels fort.

Hiermit ist die Meningeorganisation des *Petromyzon* im Prinzip erreicht. Mein metamorphosiertes 12-cm-Exemplar berechtigt mich zu diesem Schluß. Übrigens haben *Sterzi*, *Ariens Kappers* (wenn auch mit anderen Namen) den entsprechenden Endzustand beschrieben. Einige Autoren, z. B. *Kolmer*, *Krause*, kennen allerdings dem adulten *Petromyzon*, wie dem Menschen, eine *Dura mater*, eine *Arachnoidea* und eine *Pia mater* zu. Diesen Autoren kann ich mich nicht anschließen. Erstens ist nicht jedes indifferente Zwischengewebe, also auch nicht mein intermeningeales Gewebe, *Arachnoidea* zu nennen. Zweitens sind die Abbildungen einiger Autoren fehlerhaft. Der durch die Schrumpfung entstandene, mit Gerinnseln gefüllte Spalt, zwischen nacktem Zentralnervensystem und abgehobener Endomeninx (*Pia*) ist schon mit dem Namen *Arachnoidea* angedeutet worden. Der adulte *Petromyzon* hat also nur eine dem Gehirn sofort anliegende Endomeninx (*Pia*), die kleinste Gefäße enthält, intermeningeales Gewebe, in dem die großen Venen liegen und das auch massenhaft große eckige Zellen enthält, und eine Ektomeninx (*Dura*), die zugleich inneres Perichondrium (*Endocranium*) und lokal sogar zugleich binde-

gewebiger Schädel ist. Weder die Hypophyse mit dem Saccus vasculosus, noch das Parietalorgan, noch der fragliche *D. endolymphaticus* bedingen (im anatomischen Sinn) eine lokale Aufspaltung der Ektomeninx. Auch der Ganglienkomplex in der *Regio prootica* bedingt so eine Spaltung nicht.

Die Entwicklung der Meningen bei der *Medulla spinalis* gestaltet sich beim *Petromyzon* genau so wie die der Hirnhäute. Nur kommen natürlich Wirbelknorpel an die Stelle des Schädels und der Bandapparat tritt an die Stelle der bindegewebigen Schädelpartien.

Von anderen Cyclostomen habe ich nur eine Angabe von *Cole* finden können: *Myxine* soll sich dem *Petromyzon* wenigstens adult genau anschließen. Nomenklatorische Auseinandersetzungen vermeide ich hier wie in den beschreibenden Kapiteln überhaupt. Ihnen ist später ein besonderes Kapitel zu widmen. Die Lage der stärkeren Venen beim erwachsenen *Petromyzon* in der Wirbelsäule entspricht, nach den Beschreibungen von *Sterzi* und *Ariens Kappers*, der Lage dieser Gebilde im Schädel. Diesen Daten kann ich mich, bis auf Nomenklaturdifferenzen, anschließen.

Mit Hilfe einiger Schemen rekapituliere ich die Entwicklung der Meningen beim *Petromyzon*. Zunächst gibt es (vgl.

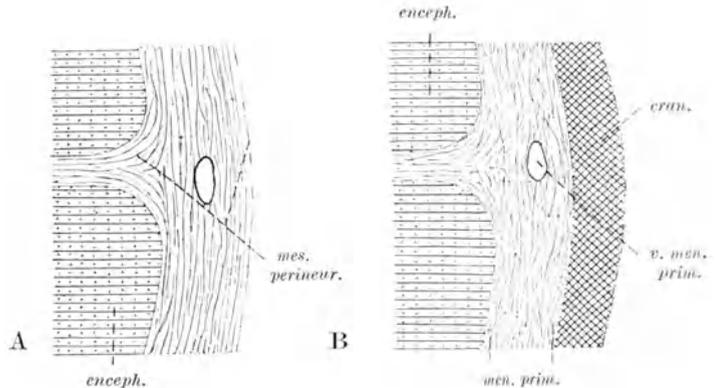


Abb. 4. Cyclostomi: Ontogenie.

Abb. 2: spinal) nur perineurales Mesenchym ohne *Vv. perineurales*. In der Abb. 4A sind diese schon da; dann gibt es (vgl. Abb. 4B) eine *Meninx primitiva*, in der *Vv. meningis primitivae* liegen; dann werden Grenzsichten gebildet (Abb. 7A). Zuletzt wird die adulte Organisation erreicht: Vgl. Abb. 7B, 7C: aus der *Meninx primitiva* sind hervorgegangen: Ektomeninx (*Dura*) — intermeningeales Gewebe (mit *Vv. intermeningeae*) — Endomeninx (*Pia*). Hier sowie in den anderen Rekapitulationen schreibe ich zwischen Klammern die öfters angewandten deskriptiv-anatomischen Namen hinzu. Eine präzise morphologische Bedeutung haben letztere Namen nicht (vgl. später).

Pisces.

Elasmobranchii.

Selachii.

Über die Entwicklung der Hirnhäute der Selachii liegt eine spezielle Untersuchung nicht vor. Fragmentarische Daten sind in mehreren Abbildungen verschiedener Selachier-Arbeiten enthalten (*Brohmer*, *Sewertzoff*, sowie zahlreiche andere Autoren). Die spinale Meningeentwicklung hat *Sterzi* beschrieben; er hat nur sehr junge Stadien untersucht und nichts abgebildet. Die Lage meiner neurokra-

niellen Venen wurde noch nicht berücksichtigt. Es gibt mehrere übereinstimmende Daten über die adulte Meningeorganisation; über die spinalen Venen berichtete Sterzi.

Mustelus laevis.

Das Material der *Dohrn*schen Sammlung stellte Dr. *de Lange*, der Direktor des Embryologischen Instituts in Utrecht, mir zur Verfügung. Es waren Embryonen von 8—12—16—20—22—24—28 und 38 mm größter Länge (alles Schnittserien) und zwei weitere, partiell geschnittene Exemplare, die bedeutend älter waren als die anderen, mit den Totallängen angedeuteten Embryonen. In den jüngsten Larven (8 und 12 mm) ist die Anlage des Zentralnervensystems rings umgeben von undifferenziertem embryonalem Bindegewebe, das, wo nicht Augen- und Ohrenanlagen, Muskeln und Chorda eine periferer Grenze bilden, bis an das Ektoderm reicht. In diesem perineuralem Mesenchym ist noch keine der definitiven neurokranialen Venen anzutreffen. Das 16 mm-Exemplar und das nächstältere besitzen in den

perineuralen Mesenchym schon perineurale Venen.

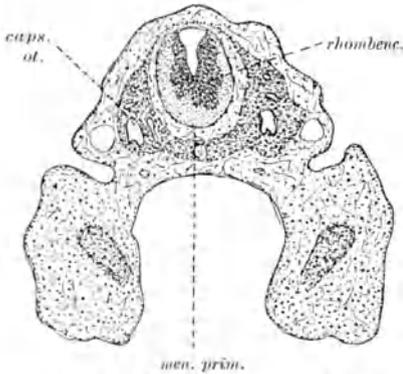


Abb. 5. *Mustelus*, 24 mm, frontal.

In den Embryonen von 22 und 24 mm gibt es schon an einigen Stellen blastematösvorknorpelige Partien der Schädelanlage. Das zwischen diesen Skelettanlagen und dem Gehirn eingeschlossene, noch stets homogene Mesenchym, aus dem alle Hüllen des Gehirns, einschließlich des Endocraniums hervorgehen sollen, ist nunmehr *Meninx primitiva* zu nennen (vgl. Abb. 5). Die *Vv. perineurales* sind somit *Vv. meningis primitivae* geworden. Der nächste Embryo unterscheidet sich nur durch die Anwesenheit ausgedehnterer Schädelanlagen. Die Me-

ningenenwicklung ist nicht weiter fortgeschritten: also *Vv. meningis primitivae* in der *Meninx primitiva*.

Der 38 mm-Embryo hat eine recht unscharf begrenzte Gewebsverdichtung, die dem Gehirn sofort anliegt und stellenweise auch eine, die der Schädelanlage anliegt, bekommen. In der intermediären lockeren Mesenchymschicht liegen die stärkeren neurokranialen Venen.

Die beiden älteren Exemplare zeigen, wie aus der inneren dichteren Grenzschicht eine, feine Gefäßchen führende, Endomeninx wird. Aus der äußeren, der Schädelwand anliegenden, dichteren Grenzschicht entsteht die Ektomeninx, die zugleich inneres Schädelperichondrium (= Endocranium) ist. Diese Ektomeninx ergänzt als fibröse Haut auch stellenweise den noch nicht vollausgebildeten Knorpelschädel. Die neurokranialen Venen liegen in der dünnen intermeningealen Gewebschicht, sind also *Vv. intermeningaeae*. Gegen die lockere, intermeningaeale Gewebsmasse sind Endomeninx und Ektomeninx beide schon recht scharf abgesetzt: Die Meningeorganisation der adulten Selachier ist damit, wenigstens im Prinzip, erreicht worden. Vgl. unten die deskriptiv-anatomischen Angaben.

Scyllium canicula, catulus.

Eine Reihe wurde hergestellt aus folgenden Embryonen: *Scyllium canicula*: 6, 11, 15, 19 mm; *Scyllium catulus*: 19, 22, 25, 27, 30, 34 mm Totallänge. Dazu kamen noch zwei ältere *Scyllium*-Exemplare. Schnittserien des Embryologischen Instituts (Sammlung *Dohrn*) in Utrecht.

Die jüngeren Embryonen (einschließlich des 19 mm-Exemplars) hatten nur perineurales, homogenes Mesenchym, in dem zuerst noch nicht, später wohl Vv. perineurales sich befanden. Eine sehr unvollständige Schädelanlage zeigten die nächstälteren Exemplare; *Meninx primitiva* und darin gelagerte Vv. *meningis primitivae*. Im 34 mm-Embryo waren schon verdichtete (innere und äußere) Grenzschichten vorhanden. Die noch älteren Stadien hatten ziemlich scharf gegen das lockere intermeningeale Gewebe abgesetzte Endomeninx und Ektomeninx und intermeningeale Venen. Das Studium der *Scyllium*embryonen bestätigt somit das bei *Mustelus* Beobachtete. Aus den deskriptiv-anatomischen Beschreibungen von verschiedenen Autoren (*Sterzi*, *Krause*, *Ariens Kappers*, *Burckhardt* u. a.) geht hervor, daß meine ältesten Selachier-Embryonen die definitive Meningeorganisation erreicht hatten. Mehr als eine Endomeninx (Pia) und eine Ektomeninx (Dura) bekommen sie nicht. Meine (stärkere) neurokranialen Venen liegen in dem intermeningealen Gewebe. Die feineren Gefäße gehören natürlich der Pia mater an.

Weder die Hypophysis mit dem Saccus vasculosus, noch das Parietalorgan verursachen eine Aufspaltung der Ektomeninx. Die doch zu einem Teil extrakraniellen Ganglien des Trigemini und Facialis führen eine solche auch nicht herbei. Stammvene hier stets ohne Meninge-relation.

Die Entwicklung der spinalen Hüllen des Zentralnervensystems stimmt mit derjenigen der Hirnhüllen völlig überein. Die Schädelwand ist natürlich durch Wirbelknorpel zu ersetzen, und die spinale Ektomeninx setzt sich ohne weiteres in die Vervollständigung des knorpeligen Wirbelkanals durch Bänder fort. Das stimmt also mit *Sterzis* ontogenetischer Angabe den Tatsachen, nicht den Namen nach. Die Lage der größeren Venen im Wirbelkanal entspricht genau den Verhältnissen im Schädel, das trifft auch für die adulte spinale Meningeorganisation zu.

Von anderen Selachiern liegen, soviel ich weiß, keine anderen definitive Organisation beschreibende Veröffentlichungen vor. Das Obige mag also von allen Selachii gelten. Ich rekapituliere die Entwicklung der Selachiermeningen folgendermaßen: anfänglich (vgl. Abb. 2 spinal) ist nur perineurales Mesenchym ohne Vv. perineurales darin vorhanden. Die Abb. 4A enthält schon welche; dann (vgl. Abb. 4B) gibt es eine *Meninx primitiva*, in der Vv. *meningis primitivae* liegen. Dann gelangen Grenzschichten zur Ausbildung (Abb. 7A). Schließlich wird die adulte Organisation erreicht. Vgl. Abb. 7B (cerebral) und Abb. 7C (spinal): aus der *Meninx primitiva* sind dann hervorgegangen: Ektomeninx (Dura mater) — intermeningeales Gewebe (mit Vv. intermeningeae) — Endomeninx (Pia mater). Deskriptiv-anatomische Namen zwischen Klammern hinzugefügt.

Holocephali.***Chimaera monstrosa*.**

Ontogenetische Untersuchungen an Holocephalen habe ich selbst leider nicht anstellen können. Ich muß also dasjenige zusammenfassen, was *Bashford Dean* abgebildet (allerdings nicht beschrieben) hat. *Chimaera* hat den Schnittabbildungen

Bashford Deans nach, anfänglich nur perineurales Mesenchym, später homogenes (innerhalb der Schädelanlage befindliches) Bindegewebe = Meninx primitiva, aus dem sich Grenzschichten herausdifferenzieren.

Prof. *Brinkmann*, in Bergen, hatte die Liebenswürdigeit, mir einen Chimaera-Jungfisch (14 cm Totallänge) zu überlassen. Die von dem Kopfe angefertigte

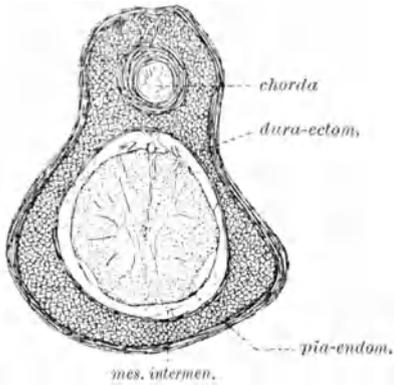


Abb. 6. Chimaera, 14 cm, quer.

Schnittserie zeigte folgendes: Aus den beiden obenerwähnten Grenzschichten heraus, zweifelsohne, hatten sich eine dem Zentralnervensystem unmittelbar anliegende Endomeninx (Pia mater) und eine Ektomeninx (zugleich inneres Schädelperichondrium) gebildet. Die stärkeren Venen hatten eine intermeningeale Lage. Genau dieselbe Organisation wurde in der Wirbelsäule angetroffen. Die Arbeit von *Ariens Kappers* und *Carpenter* bestätigt mir, daß mein 14 cm-Jungfisch schon die adulte Meningenanordnung aufweist. Die Lage der Venen war allerdings bisher nicht berücksichtigt worden. Vgl. den Querschnitt der

Abb. 6. Lokale Aufspaltungen der Ektomeninx (etwa in eine Dura und eine besondere Endostschicht) gibt es weder im Schädel noch in der Wirbelsäule. Der Trigemino-facialisganglienkomplex ist extrakraniell. Vom *Callorhynchus* habe ich genauere Angaben nicht auffinden können.

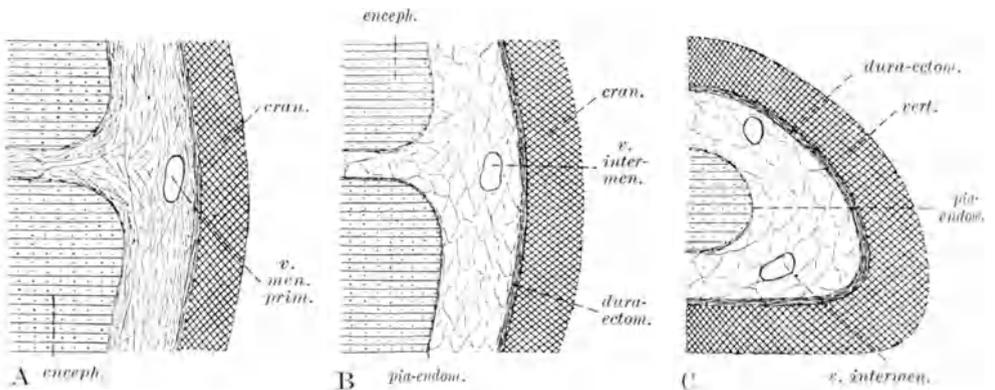


Abb. 7. Selachii: Ontogenie und Anatomie.

Alles in allem, soweit bekannt, stimmt die Meningenenwicklung der Chimaera mit derjenigen der Selachier vollständig überein. Der adulten Meningenanorganisation entsprechen somit die Schemen der Abb. 7B und 7C.

Die defekte mediale Wand der Ohrkapsel wird durch die Ektomeninx (Dura) ersetzt; diese bildet hier die Schädelwand. (Vgl. spinal, intervertebral.)

Teleostomi. Ganoidei.

Die Entwicklung der Hirn- und Rückenmarkshäute der Ganoiden ist bisher nicht untersucht und beschrieben worden. Es gibt jedoch in der Literatur einige Abbildungen, in denen gewisse Stadien der Meningenenwicklung dargestellt sind. Die (vgl. unten) völlige Übereinstimmung in der Organisation der adulten Ganoidenmeningen rechtfertigt es m. E., daß ich die Ganoiden hier zusammennehme, besonders da ich selbst nur zwei Entwicklungsstadien eines einzigen Ganoiden (des *Lepidosteus*) habe untersuchen können. Aus den Abbildungen von *Ostroumoff* und *Salensky* vom Acipenser, aus denen *Schreiners* von *Amia* und *Lepidosteus*, sowie aus denen *Graham Kerrs* vom *Polypterus*, geht hervor, daß die Ganoiden zuerst perineurales Mesenchym (anfänglich ohne, später mit perineuralen Venen darin) haben. Später gibt es innerhalb der Schädelanlage eine *Meninx primitiva* und *Vv. meningis primitivae*. Dann gelangen eine innere und eine äußere Grenzschicht zur

Ausbildung. Durch die Güte des Herrn Direktor des holländischen Zentralinstituts für Hirnforschung war ich in der Lage die Schnittserien der Köpfe zweier *Lepidosteus*-Exemplare durchzumustern. Dem jüngeren Exemplar entstammt die Abb. 8: darin sind noch nicht ganz scharf, von dem intermeningealen Gewebe abgesetzte Grenzschichten, anwesend. Der ältere *Lepidosteus* (auch von Herrn Dr. *Ariens Kappers*) hatte schon distinkte Endomeninx (*Pia mater*) und Ektomeninx (*Dura mater*), die fast überall zugleich Endocranium war. Das intermediäre, intermeningeale Gewebe enthielt die (stärkeren) neurokranialen Venen. Die adult-anatomischen Daten von *Ariens Kappers*, *Lehn*, *Sterzi*, *Allis* u. a. zeigen, daß

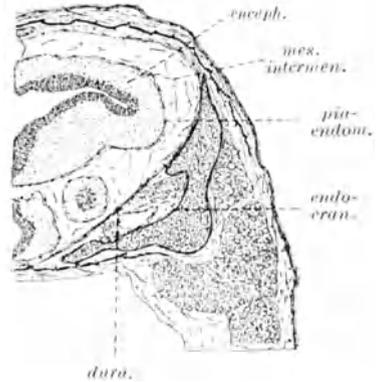


Abb. 8. *Lepidosteus*, 5 cm, frontal.

damit die Meningenenwicklung beendet ist. Das intermeningeale Gewebe wird nachher Schleim- oder Fettgewebe, in dem hämolympatische Bildungen (*Chandler*, *v. d. Horst*) sich befinden können. Nur in der Hypophysenregion weisen die adulten Ganoiden eine lokale Spaltung der Ektomeninx auf. In der *Regio prootica* weisen nur diejenigen Ganoiden, deren *Trigeminofacialisganglien* später intrakraniell oder doch wenigstens intraparietal liegen (*Amia*, *Lepidosteus*), larval eine Aufspaltung der Ektomeninx (vgl. Abb. 8) auf. Das innere Ektomeninxblatt (die genuine *Dura mater*) ossifiziert nachher, dabei wird es zu einer zweiten, inneren Schädelwand. Die Abb. 8 enthält eine Vene, die nicht eine intermeningeale Lage, sondern eine peridurale Lage hat. Das dauert nicht lange. Bei der Verknöcherung des inneren *Dura*- (*Ektomeninx*-) blatts wird sie sogar von dem *Cavum cranii* völlig abgetrennt. Bei den Knorpelganoiden und beim *Polypterus* ist diese Vene nie intrakraniell gewesen (*Allis*, *v. Wijhe*), hat also mit den Meningen auch nie etwas zu schaffen gehabt; hier auch nicht eine lokale prootische Spaltung der Ektomeninx. Wie die echten neurokranialen Venen, so hat auch der *Saccus endolymphaticus* (*Sterzi*) eine, nach meiner Bezeichnungsweise, intermeningeale Lage, und dasselbe gilt von dem Parietalorgan.

Die spinalen Meningen (soweit ich es einigen Abbildungen ansehen kann) entwickeln sich wie die cerebralen Hüllen. Von lokalen Abspaltungen der Ektomeninx ist jedoch nichts zu bemerken. Die größeren spinalen Venen haben, entsprechend den Verhältnissen im Schädel, eine intermeningeale Lage. Der Meningeorganisation erwachsener Ganoiden entsprechen also die Schemen 7B und 7C. Dabei ist zu bedenken, daß die Abb. 7B (die cerebralen Schemen im allgemeinen) nur der allgemeinen Hirnhüllenanatomie (und -ontogenie) gerecht wird. Das besondere Verhalten der Hypophysenregion bleibt textlich (der Hauptsache nach) und bildlich (völlig) einem besonderen Kapitel vorbehalten.

Die fehlende knorpelige mediale Ohrkapselwand (d. h. in der Labyrinthregion die Schädelwand) wird bei den Knochenanoiden durch die Dura (Ektomeninx) gebildet.

Teleostei.

Ontogenetische Daten über die Entwicklung der Hirnhäute der Knochenfische gibt es nicht. *Sterzi* hat über die Entwicklung der spinalen Meningen der Teleostier einiges berichtet, hat dabei leider nur einen der beiden, innerhalb der Teleostiergruppe anscheinend existierenden Typen der Meningeorganisation, berücksichtigt. Über die Meningeentwicklung des zweiten Typus (des interessantesten jedenfalls) liegen keine sachlichen Angaben vor. Zu erwähnen ist noch die Vermutung von *Ariens Kappers* in bezug auf diesen zweiten Typ. Dieser hat für die dritte, mittlere Hüllmembran gewisser Teleostei, eine mit der Gefäßmembran gemeinschaftliche Entwicklung vermutet, und er hat diese mittlere Membran, die weder dem Gehirn noch dem Schädel direkt anliegt (dennoch), Dura mater genannt. Es gibt mehrere Arbeiten, die sich mit der deskriptiven Anatomie der Teleostiermeningen beschäftigen; über etwaige anatomische Kontroversen vgl. unten.

Lophius piscatorius.

Durch die Güte der Herren Dr. *Redeke* (Helder) und Dr. *Bowman* (Aberdeen) war ich in der glücklichen Lage, eine ganze Reihe genügend gut erhaltener Entwicklungsstadien vom *Lophius* (mit dritter, mittlerer Membran) untersuchen zu können. Es handelte sich um Larven resp. Jungfische mit folgenden Totallängen: 3—4—5—6—7—9—11—15—20 und 50 mm.

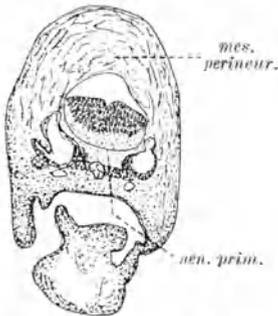


Abb. 9. *Lophius*, 6 mm, frontal.

In den jüngsten *Lophius*larven, in denen jede Spur einer Skelettanlage fehlt, ist die Anlage des Zentralnervensystems von einem undifferenzierten, perineuralen Mesenchym umgeben. Es reicht bis an die Chorda, die Muskelanlagen, die Augen und Ohrblasen, oder wo diese fehlen, bis an das Ektoderm. In dem perineuralen Mesenchym gibt es zunächst noch keine neurokraniale Venen, später sind diese jedoch vorhanden und der Lage nach als Vv. perineurales zu bezeichnen.

In nur wenig älteren Larven hat sich an verschiedenen Stellen eine blastematös vorknorpelige Skelettanlage gebildet. Dieser Skelettanlage, vgl. Abb. 9, geht vorläufig jegliche Perichondriumschicht völlig ab. Das zwischen der Skelettanlage und

dem Zentralnervensystem befindliche homogene, larvale Bindegewebe, ist jetzt *Meninx primitiva* zu bezeichnen. Aus der *Meninx primitiva* heraus sollen die *Meningen* einschließlich der inneren Periostschicht entstehen. In der *Meninx primitiva* liegen künftige neurokraniale Venen als *Vv. meningis primitivae*. Die *Meninx primitiva* des 11 mm-Exemplars hat sich schon weiter differenziert. Eine dichtere, dem Zentralnervensystem anliegende Grenzschrift, die Anlage der *Endomeninx*, ist entstanden. Auch eine äußere Grenzschrift, die Anlage der *Ektomeninx*, ist entstanden. Zwischen diesen beiden Grenzschriften bleibt undifferenziertes, intermeningeales Mesenchym; darin liegen *Vv. intermeningeae*.

Ein 15 mm-Jungfisch hatte schon recht scharf abgesetzte Grenzschriften, *Ektomeninx* und *Endomeninx*; das intermeningeale Gewebe hatte sich stark verdünnt, enthielt wie vorher *Vv. intermeningeae*. Vgl. den Querschnitt durch den kranialen Teil der Wirbelsäule dieses Exemplars, in der Abb. 10 gezeichnet. Hier liegt also eine Meningeorganisation vor, die derjenigen der adulten Selachier und Ganoiden entspricht. Sie stimmt mit der deskriptiv-anatomischen Angabe *Sterzis* für (seine) Knochenfische und mit der *Ariens Kappers*schen für *Girardinus*. Der 20 mm-Jungfisch zeigte eine Andeutung einer *Endomeninx*-Aufspaltung. Außerdem war das intermeningeale Gewebe äußerst dünn geworden (recht grobmaschig).

Der älteste Jungfisch, den ich untersuchen konnte (50 mm), bot folgendes dar: Eine *Ektomeninx*-Endostschicht kleidete den Schädel aus. Dann (nach innen) folgten spärliche intermeningeale Balken. Vgl. den Querschnitt durch den hinteren Teil des Schädels, in der Abb. 11 dargestellt. Die nunmehr folgende *Endomeninx* hatte sich geteilt in eine äußere Schicht, in noch ziemlich dichtes Zwischengewebe und in eine innere, dem Zentralnervensystem sofort anliegende Schicht. Das noch ziemlich dichte *Endomeninx*zwischengewebe ist jedenfalls sehr viel dichter als das intermeningeale Gewebe (die spärlichen Balken). Dieses Stadium zeigt also unzweideutig die endomeningeale Herkunft der mittleren (dritten) Membran des *Lophius*. Die definitive Meningenanordnung des *Lophius* hat *Ariens Kappers* beschrieben. Im adulten *Lophius* hat sich nur noch das endomeningeale Zwischengewebe verdünnt. Dieses und das intermeningeale Gewebe sind dann gleich dünn geworden und die endomeningeale Herkunft der dritten, mittleren Membran zeigt sich nicht mehr ohne weiteres. Im adulten *Lophius* gibt es also im Schädel eine *Ektomeninx*-*Dura mater*, die zugleich inneres Periost (= Endost) ist; intermeningeales Fett- oder Schleimgewebe, in dem intermeningeale Venen gelagert sind; eine äußere *Endomeninx*membran; lockeres, trabeculäres Zwischengewebe und schließlich eine *Endomeninx*-Innenschicht = Gefäßhaut. Die *Endomeninx*-Außenschicht ist einigermaßen fibröser Natur geworden. Die innere (Gefäß-)Schicht ist *Pia* zu nennen. Eine präzise morphologische Bedeutung hat dieser deskriptiv-anatomische Name auch hier

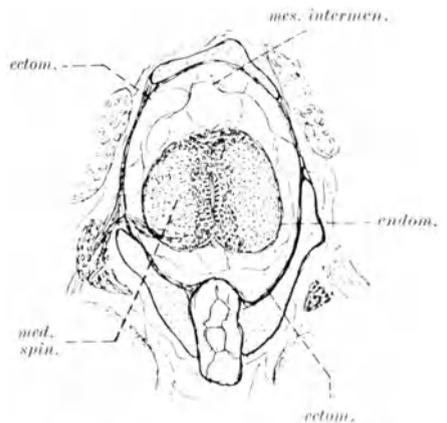


Abb. 10. *Lophius*, 15 mm, quer.

nicht. Für die äußere Endomeninxmembran liegt meines Erachtens der Name *Arachnoidea* auch bei Teleostiern am nächsten. *Dura mater* soll doch nur die ungespaltete Ektomeninx oder deren inneres Blatt heißen. Besonders zu erwähnen ist noch, daß die „*Arachnoidea*“ beim *Lophius* sich in die wenigen groben Furchen des Gehirns hineinsenkt.

Eine lokale Aufspaltung der Ektomeninx gibt es beim adulten *Lophius* nur in der Hypophysenumgebung. Während der jüngeren Entwicklungsstadien hat es auch in der *Regio prootica* eine Ektomeninx-Aufspaltung gegeben. Das innere Blatt jedoch verknöchert nachher und wird dabei zu einer lokalen zweiten Schädelwand. Die einzige, in jüngeren Stadien peridurale Vene (die Stammvene in der *Regio prootica*) liegt nachher gar nicht mehr in dem *Cavum Cranii*, hat dann mit der *Dura* nichts mehr zu schaffen. Die spinale Meningeenanatomie und -ontogenie entspricht

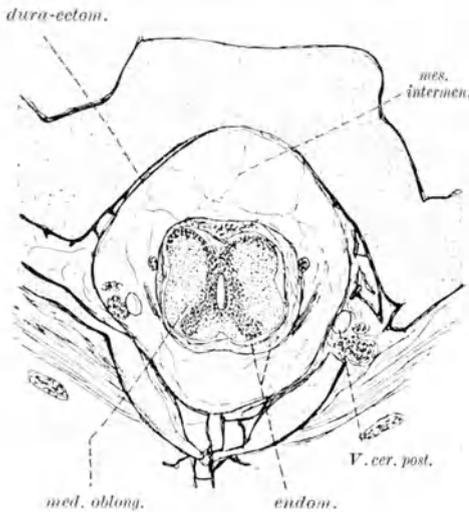


Abb. 11. *Lophius*, 50 mm, quer.

vollständig der Cerebralen (nur gibt es keine lokalen Spaltungen der Ektomeninx), überall hat sich die Endomeninx zu einer Pia und einer dritten Membran (der „*Arachnoidea*“) entwickelt. Auch die spinalen Venen liegen intermeningeal.

Nach den Angaben von *Sagemehl* und *Krause* sollen mehrere anderen Teleostier (Siluroiden, Cyprinoiden; *Perca*, *Barbus*, *Esox*) in der Meningeorganisation mit dem oben von *Lophius* Beschriebenen übereinstimmen. Dagegen haben *Sterzi*, *Gierse* u. a. von verschiedenen Knochenfischen andere, einfachere Meningen beschrieben. Namentlich *Sterzi* hat von *Anguilla*, *Barbus*, *Esox*, *Cyprinus*, *Labrax*, *Muraena*, *Rhombus* und *Solea* nur eine Ektomeninx, intermeningeales Gewebe (mit Venen) und eine ungespaltete Endomeninx angegeben (allerdings mit anderen Namen). Allerdings könnten die zwei ungleichen Meningenbeschreibungen für verschiedene Teleostier zutreffen, jedoch *Sagemehl* und *Krause* sowie *Sterzi* haben die ungleichen Angaben teilweise von denselben Teleostiern (*Barbus*, *Esox*) gemacht. Neulich hat *Ariens Kappers* der *Lophius*organisation die, den *Sterzi*schen Daten entsprechende, von *Girardinus* gegenübergestellt. Wie ist es nun mit der Meningeenanatomie und -ontogenie der verschiedenen Teleostier?

In erster Linie ist zu bedenken, daß zur Erforschung der Meninge verhältnisse unbedingt mikroskopische Schnitte, die auch den Schädel resp. die Wirbelsäule enthalten, erforderlich sind. Sonst weiß man nicht wieviel man verloren hat, als das Zentralnervensystem herauspräpariert wurde. Nun sind ältere Larven resp. Jungfische von Teleostiern sehr unangenehme Mikrotomieobjekte. Es scheint mir recht gut möglich, daß *Sterzi* der Mikrotomiebarkeit zuliebe zu junge Exemplare der größeren Teleostier untersucht hat; diese hatten dann wohl noch nicht eine gespaltete

In erster Linie ist zu bedenken, daß zur Erforschung der Meninge verhältnisse unbedingt mikroskopische Schnitte, die auch den Schädel resp. die Wirbelsäule enthalten, erforderlich sind. Sonst weiß man nicht wieviel man verloren hat, als das Zentralnervensystem herauspräpariert wurde. Nun sind ältere Larven resp. Jungfische von Teleostiern sehr unangenehme Mikrotomieobjekte. Es scheint mir recht gut möglich, daß *Sterzi* der Mikrotomiebarkeit zuliebe zu junge Exemplare der größeren Teleostier untersucht hat; diese hatten dann wohl noch nicht eine gespaltete

Endomeninx (wie etwa mein 15 mm-Stadium vom *Lophius*), also noch nicht die mittlere, dritte Membran (meine *Arachnoidea*), die *Krause* und vor ihm *Sagemehl* an einigen der *Sterzi*schen Teleostiern (*Barbus*, *Esox*) aufgefunden hatten. Die zu jungen Exemplare hatten noch einfachere Meningen. Andererseits könnte bei makroskopischer Präparierung die „*Arachnoidea*“, die dem Gehirn doch recht nahe liegt, als artifiziell abgehobene *Pia mater* aufgefaßt werden, die darunter liegende echte *Pia* dabei übersehen werden. So könnte man beim *Lophius* leicht einfachere Meningen finden, entsprechend dem in zu jungen mikrotomierten Larven Gefundenen. Daß schon ziemlich alte Larven dennoch zu jung sein können, beweisen meine 15- und 20 mm-Stadien: sie weisen schon größere Verknöcherungen auf und sind dennoch zu jung: die dritte Membran (die *Arachnoidea*) entsteht erst später. Verknöcherungen geben somit nicht die geringste Garantie für adulte, endgültige Meningenorganisation bei Teleostiern. Im allgemeinen werde ich also den *Sagemehl-Krause*schen Angaben glauben, auch wenn gegensätzliche Beschreibungen von *Sterzi* (*Barbus*, *Esox*) vorliegen, besonders da ich an offenbar zu jungen *Esox*exemplaren, die dritte, mittlere Membran (die *Arachnoidea*-Abspaltung der Endomeninx) wie in meinem 15 mm-*Lophius*stadium (noch) nicht vorgefunden habe.

Ich habe selbst eine große Zahl recht verschiedener Teleostierschnittserien (der *Amsterdamer Anatomie*) untersucht. Verschiedene Entwicklungsstadien waren repräsentiert. Eine *Arachnoidea* wie bei meinem ältesten *Lophius* habe ich jedoch nie gesehen, auch nur Andeutungen einer solchen sind mir nicht begegnet. Ich möchte jedoch keineswegs behaupten, alle meine Teleostier (*Trachurus*, *Silurus*, *Salmo*, *Gadus*, *Syngnathus*, *Blennius*, *Clupea*, *Motella* u. a.) bekämen nie eine *Arachnoidea*. Solange noch Knorpelreste im Schädel vorhanden sind, könnte eine Endomeninxspaltung nachher noch erfolgen, und die Knorpelmassen waren aus meinen Teleostierexemplaren nicht stets verschwunden. Von den durch mich untersuchten Knochenfischen werden doch einige (die davon studierten Stadien waren doch sehr alt) nie über das Stadium der ungespalteten Endomeninx hinauskommen, wie nach der *Ariens Kappers*schen Angabe *Girardinus*.

Diejenigen Teleostier, die dem *Girardinus* ähnlich sind, verhalten sich sonst (in bezug auf die Ektomeninx) wie die *Lophius* ähnlichen Knochenfische: keine spinalen Spaltungen, lokale (teilweise transitorische, vgl. oben) im Schädel; intermeningeale Venen, intermeningeale Parietalorgane. Nur die *Siluridae* haben in der *Regio prootica* nie eine Ektomeninxaufspaltung, nie eine peridurale intrakranielle Stammvene.

Sagemehl und *Ariens Kappers* haben auf drei Tatsachen aufmerksam gemacht. Erstens fällt die Endomeninxaufspaltung beim *Lophius* zusammen mit großer Diskrepanz zwischen Hirn- (und Rückenmarks-) Volum und Schädelkapazität (Kapazität des Vertebralkanals). Zweitens soll sich diese große Diskrepanz gerade bei großen Teleostiern finden. Drittens wird *Lophius* (mit dritter, mittlerer Membran) einer höheren Teleostiergruppe als der kleine, mit ungespalteter Endomeninx ausgestattete, in dieser Hinsicht also einfachere *Girardinus* (ohne „*Arachnoidea*“) zugeordnet. Ob diese Koinzidenz (Diskrepanz, Größe, Aufspaltung, höhere Form) allgemeinere Geltung hat, läßt sich bisher nicht sagen. Vorläufig begnüge man sich mit folgendem: die Teleostier haben stets eine (im allgemeinen) ungespaltete Ektomeninx (= *Dura mater*) ein lockeres, intermeningiales Schleim- oder Fettgewebe,

in dem Vv. intermeningeae liegen, und eine Endomeninx (Pia) die sich ungeteilt erhält (vgl. Abb. 7B und 7C), oder die sich bei mehreren Teleostiern (welchen ? vielen ?) recht spät aufspaltet in eine Pia (vera), die dem Zentralnervensystem anliegt und in eine vielleicht Stratum externum Endomeningis, vielleicht Arachnoidea zu nennende Membran. Vgl. Abb. 12A und B.

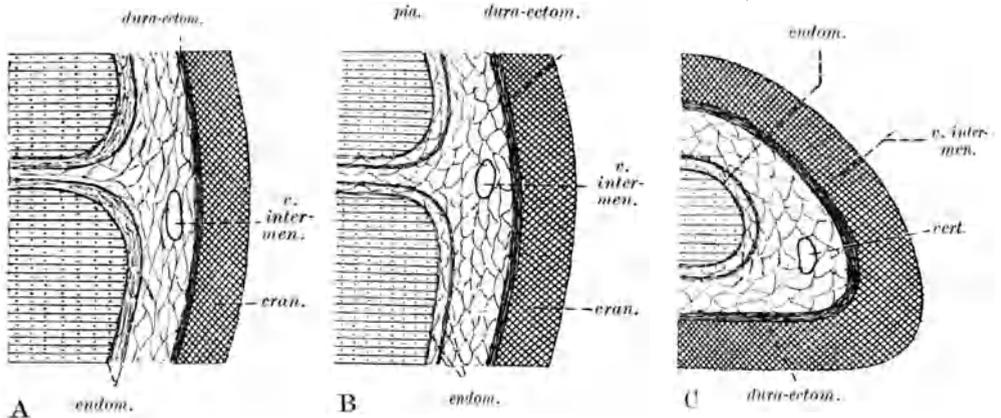


Abb. 12. Teleostei: Ontogenie und Anatomie.

Die Ontogenie gestaltet sich folgendermaßen: Zuerst gibt es nur perineurales Mesenchym (Abb. 2; spinal), in dem später Vv. perineurales liegen (Abb. 4A). Die Skelettanlage entsteht: Meninx primitiva und Vv. meningis primitivae (Abb. 4B). Grenzsichten bilden sich aus (Abb. 7A); nun wird die adulte Girardinusorganisation der Abb. 7B und C erreicht oder es folgt zunächst Abb. 12A: unvollständige Endomeninxspaltung, der sich die Abb. 12 B und C: adulte Lophiusorganisation, anreihen. In beiden Fällen gibt es intermeningeale Venen. Die fehlende mediale Ohrkapselwand wird durch die ungeteilte Ektomeninx gebildet.

Dipnoi.

Ceratodus Forsteri.

Die Meningenentwicklung irgendeines Dipnoers ist bisher nicht beschrieben worden und auch die Abbildungen von *Sewertzoff* und *Greil* sagen nicht mehr aus, als daß es beim *Ceratodus* einmal ein perineurales Mesenchym (mit perineuralen Venen) und später eine Meninx primitiva mit Vv. meningis primitivae gegeben hat. Die in der Literatur vorliegenden anatomischen Angaben von *Fuliquet*, *Burckhardt Holmgren* und *v. d. Horst* enthalten nur zwei Membranen, eine Ektomeninx, die zugleich den Schädel (und die Wirbelsäule) auskleidet und eine Endomeninx; zwischen beiden liegt lockeres intermeningeales Gewebe. Über eventuelle Aufspaltungen der Ektomeninx sowie über die Lage der stärkeren Venen habe ich in der Literatur nichts auffinden können. Um so mehr war ich erfreut, als Prof. *Braus* in Würzburg mir die Schnittserien dreier *Ceratodus* jungfische (Stad. 48 Semons) zur Untersuchung überließ. Wie in der Abb. 13 dargestellt ist, findet man in diesem Stadium der *Ceratodus*-entwicklung eine Meninx primitiva, deren noch nicht völlig scharfe Grenzsichten die Anlagen der Endomeninx (Pia) und der Ektomeninx darstellen; lockeres Zwi-

schengewebe soll zu dem intermeningealen Gewebe werden. In voller Übereinstimmung mit diesem Entwicklungsstadium fand ich in dem Schädel (Kopf) eines erwachsenen *Ceratodus* eine Endomeninx und eine Ektomeninx, die keine Aufspaltungen (die Hypophysenregion ausgenommen) aufwies. Die stärkeren Venen hatten eine intermeningeale Lage. Das von den Hirnhäuten mitgeteilte gilt auch von den spinalen Meningen (keine Ektomeninxspaltungen); auch die stärkeren spinalen Venen sind intermeningeal. Alles in allem, unsere heutigen Kenntnisse gehen darauf hinaus, daß die Meningeentwicklung des *Ceratodus* mit der der anderen Teleostomier (soweit nicht lophiusähnlich) übereinstimmt, zu derjenigen der Amphibien, insbesondere der Urodelen nicht hinüberleitet. Von den anderen Dipnoi liegen keine näheren Daten vor. Eine Ektomeninxaufspaltung beim Trigemino-facialisganglienkomplex (der nicht intrakraniell ist, sondern zwischen den beiden in der betreffenden Region vorhandenen Schädelwänden, also interparietal liegt), gibt es bei den Dipnoi (*Ceratodus*) nicht. Die Stammvene hat hier keine Meninge-relation.

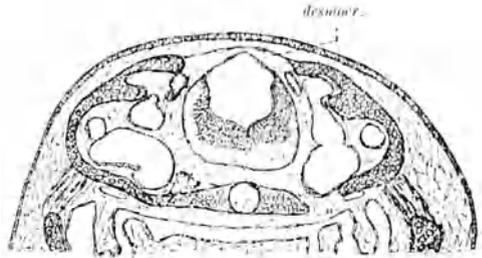


Abb. 13. *Ceratodus*, Stadium 48, frontal.

Vergleichendes über die Fische.

Bisher haben sich nur *Sterzi* und *Ariens Kappers* mit vergleichenden Betrachtungen über die Meningen der Fische beschäftigt. *Sterzi* hatte es sehr leicht; da er auf gewisse Details (Aufspaltungen) nicht achtete und da er die lophiusähnlichen Teleostier nicht kannte, waren alle Fische meningologisch gleich. *Ariens Kappers* verfügte nicht über ontogenetische Untersuchungen. Im Folgenden werden die Cyclostomen mitberücksichtigt.

Soweit bekannt, stimmen alle Fische darin überein, daß sie anfangs nur perineurales Mesenchym ohne (Abb. 2), später mit perineuralen Venen darin (Abb. 4A) haben und daß nachher eine Meninx primitiva mit Vv. meningis primitivae (Abb. 4B) vorhanden ist. Aus dieser Meninx primitiva heraus bilden sich Grenzschichten, die Anlagen der Ektomeninx und der Endomeninx (Abb. 7A), zwischen denen die intermeningealen Venen gelagert sind. Die Cyclostomen, Elasmobranchier, Ganoiden, Dipnoer und einige Teleostier haben damit nahezu die adulte Meningeorganisation erreicht; in den Abb. 7B und 7C sind die Grenzschichten nur noch etwas schärfer abgesetzt. Andere Teleostier dagegen zeigen zuerst noch eine (generalisierte, nichtlokale) Aufspaltung der Endomeninx in ein inneres und ein äußeres Blatt (Pia und „Arachnoidea“) und erreichen über das Stadium der Abb. 12A die endgültige Organisation der Abb. 12B und 12C. Von sämtlichen Fischen sind also die lophiusähnlichen Teleostier diejenigen, deren Meningen sich weiter entwickelt haben als die der anderen Fische (Cyclostomen, Elasmobranchier usw.), deren adulte Organisation nur ein transitorisches Stadium der Meningeentwicklung der lophiusähnlichen Teleostier ist (genauer: die sich nicht soweit von der gemeinschaftlichen

transitorischen Organisation der Abb. 7A entfernen als die lophiusähnlichen Knochenfische). Das Obige gilt ohne weiteres auch von den spinalen Meningen. Lokale Aufspaltungen der Ektomeninx in der Hypophysenregion findet man nicht bei den Cyclostomen und Elasmobranchiern, die Teleostomier dagegen scheinen solche regelmäßig zu haben. Da ich der Übersichtlichkeit halber die Entwicklung dieser Hypophysen-Ektomeninxaufspaltung an anderer Stelle beschreiben werde, kann ich hier meine Ansicht, so eine lokale Aufspaltung sei ein Merkmal höherer Entwicklung, nicht weiter begründen. Die anderen intrakraniellen Organe (Parietalorgane, evtl. Sacci endolymphatici) liegen stets (wie die Venen) intermeningeal. Wo keine Skelettbildung (im adulten Fisch) vorhanden ist, bildet die Ektomeninx (an den anderen Stellen zugleich Endocranium resp. Endorhachis = inneres Perichondrium s. Periost) als fibröse Masse eine Ergänzung (bindegewebige Schädelteile, Bandapparat der Wirbelsäule). Die bei einigen Fischen (*Amia*, *Lepidosteus*, fast alle Teleostier) anzutreffende Ektomeninxaufspaltung bei den Trigemino-facialisganglien (meist nur larval, denn nachher verknöchert das mediale Blatt = das innere Blatt, und wird dabei zu einer lokalen zweiten Schädelwand) hat weniger meningenmorphologischen als schädelmorphologischen Wert. Vgl. das speziell dieser Angelegenheit gewidmete Kapitel, auch für die (einzigartige) intrakranielle Vene, die bei den oben genannten Fischen (wenigstens transitorisch) eine peridurale, nicht intermeningeale Lage hat.

Alles in allem (soweit nicht die Schädelmorphologie im Spiel ist) haben die Cyclostomen und Elasmobranchier die primitivsten Meningen (nur Ektomeninx = Dura und Endomeninx = Pia), denen lokale und generalisierte Aufspaltungen abgehen. Die Teleostomier (einige lophiusähnlichen Teleostier ausgenommen) haben schon etwas weiter ausgebildete Meningen (lokale Hypophysenaufspaltung). Gewisse Teleostier: *Lophius* und andere haben von den Fischen die am weitesten entwickelten (spezialisiertesten) Meningen: generalisierte Spaltung der Endomeninx in Pia und Stratum externum endomeningis (Arachnoidea) außerdem. Die echten intrakraniellen (stärkeren) Venen, sowie die entsprechenden spinalen Venen sind bei allen Fischen: Vv. intermeningeeae. Die cerebralen und spinalen Meningen und Venen (im Verhalten zu den Meningen) sind bei Cyclostomen und Elasmobranchiern gleich primitiv. Die cerebralen Meningen der Teleostomier sind wegen der einzigen Ektomeninxaufspaltung in der Hypophysenregion doch schon weniger primitiv als die spinalen Meningen derselben Spezies, wenn auch dieser Unterschied die immer intermeningealen Venen nicht betrifft.

Amphibia.

Gymnophiona.

Ichthyophis glutinosus.

Die sehr jungen Stadien der Meningeentwicklung der Gymnophionen findet man abgebildet (ohne textliche Erwähnung) bei *Marcus* und *Peter*. Es handelt sich um perineurales Mesenchym und um eine Meninx primitiva mit den darin gelagerten Venen. Sich auf ältere Entwicklungsstadien beziehende und adult-anatomische Angaben gibt es eigentlich nicht. Die *Wiedersheims* sind doch nur sehr oberflächlich.

Durch die Güte des Herrn Dr. *F. Sarasin* war ich in der Lage, Schnittserien der Köpfe dreier Ichthyophislarven (ältere Stadien) zu studieren. In der jüngsten Larve war das Knorpelcranium noch gut erhalten; es fanden sich aber schon viele Deckknochen. Das Neurocranium der beiden älteren Larven war fast völlig, resp. völlig knöchern. Alle drei Larven wiesen eine Meningeorganisation auf, die derjenigen des adulten Ichthyophis nahezu gleich kommen wird. In dem Schädel fand ich eine zarte, dem Gehirn unmittelbar anliegende Endomeninx (*Pia*), lockeres intermeningeales Gewebe und eine Ektomeninx, die sich an mehreren Stellen (bei den *Sacci endolymphatici*, der Hypophysis, dem Parietalorgan) in zwei Blätter teilte, zwischen denen die erwähnten Organe und die stärkeren Venen gelagert waren. Diese Venen lagen also innerhalb der ziemlich geräumigen lokalen Ektomeninxaufspaltungen, waren also *Vv. ectomeningis* (Venen, nicht Sinus, da ihre Wände von den beiden lokalen Ektomeninxblättern völlig frei waren. Vgl. Abb. 16C). In der Wirbelsäule gab es nur sehr scharf lokalisierte Spaltungen der Ektomeninx, die gerade ausreichten, um die Venen, die eine selbständige Wand nicht hatten, zu umfassen. Vgl. Abb. 16D. Endomeninx wie im Schädel. Ektomeninx zwischen den Wirbelbögen als Bandapparat. Die Venen im Wirbelkanal, deren Wände sozusagen durch die Ektomeninx geliefert werden, sind also Sinus *ectomeningis*. Wie diese adulte Organisation zur Ausbildung gelangt, das werden meine ontogenetischen Untersuchungen an Urodelen wahrscheinlich machen. Über die Verhältnisse in der *Regio prootica* vgl. die Urodelen.

Urodela.

Die Entwicklung der Meningen der Urodelen hat meines Wissens bisher nur *Sterzi* beschäftigt. Dieser Autor hat jedoch nur die spinalen Meningen, von denen die Hirnhäute wenigstens im erwachsenen Tier bedeutend differieren, untersucht. Von den Hirnhäuten handelt die anatomische Arbeit *O'Neils*, mit welcher *Sterzis* Angaben nicht völlig übereinstimmen. Vgl. unten. Schließlich hat *Shimada* dadurch eine spinale Meningeontogenie eines Urodelen beschreiben wollen, daß er die Verhältnisse in einem einzigen Stadium studierte. Die Verhältnisse der mehr caudalen Partien sollen einfacher als die in den mehr kranialen Gebieten der Wirbelsäule sein; die erstere sollen nun auch ein transitorisches Stadium der letzteren sein. Ich habe die Meningeentwicklung an verschiedenen Urodelen studiert; zunächst werde ich die Befunde bei der *Salamandra* beschreiben; einiges über andere Urodelen ist nachher hinzuzufügen.

Salamandra maculosa.

Zur Untersuchung gelangten die Schnittserien der Larven, deren Totallänge 6,5—9,5—11—13—16—19—24—27—31—36 und 48 mm war. Alle gehören der Amsterdamer Anatomie, nicht alle sind gesondert zu besprechen.

Larve I. Um die Anlage des Zentralnervensystems herum liegt ein undifferenziertes, soweit nicht Augen- und Ohrenanlagen, Chorda und Muskelanlagen sich in den Weg stellen, bis an das Ektoderm reichendes Mesenchym, das als perineurales (vorläufig venenfrei) Mesenchym zu bezeichnen ist. In der Larve II sind schon einige der definitiven intrakraniellen Venen als *Vv. perineurales* in dem homogenen perineuralen Mesenchym gelagert. Eine periphere Grenze (Schädelanlage) fehlt noch.

Die Larve IV wies die ersten Andeutungen eines Knorpelschädels auf. Somit war die gemeinschaftliche Anlage der Meningen einschließlich des Endocraniums als *Meninx primitiva* zwischen der Schädelanlage und dem Zentralnervensystem eingeschlossen. Die *Meninx primitiva* enthält *Vv. meningis primitivae*.

Eine weitere Larve (mit ausgedehnterer Schädelanlage) hat nicht mehr eine homogene *Meninx primitiva*, sondern aus dieser heraus sind eine innere dünnere und eine äußere dichtere Schicht (die Anlagen der Endomeninx und der Ektomeninx) entstanden. An einigen Stellen ist die äußere, dichtere Ektomeninxschicht bedeutend breiter als an anderen Stellen, so daß Hypophysis, Parietalorgan und endolymphatische Säcke ganz in der dichteren Ektomeninxschicht gelagert sind. Diese enthält auch die Venen: *Vv. ectomeningis*.

In der Larve VI sind Grenzsichten ausgebildet worden. Die innerste, dem Gehirn sofort anliegende Schicht der dünneren Endomeninx stellt die Anlage der Pia (Endomeninx) dar. Auch die Ektomeninx hat Grenzsichten geliefert, das heißt an den Stellen, wo die Ektomeninx (lokal) verbreitert war, gibt es deren zwei: eine innere und eine äußere. Sonst liegt nur eine verdichtete periphere Grenzsicht der Schädelwand an (Ektomeninx), oder ergänzt diese, wo (Abb. 14) noch kein Schädelknorpel anwesend ist. Zwischen den lokalen (ziemlich geräumig!) 2 Ektomeninxgrenzsichten liegen die neurokranialen Venen als *Vv. ectomeningis*, liegen auch die *Sacci endolymphatici* usw.

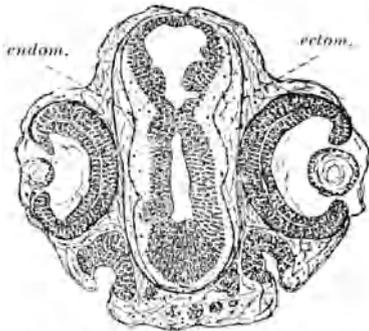


Abb. 14. Salamandra, 19 mm, frontal.

In der nächsten Larve sind die oben erwähnten Grenzsichten schon schärfer gegen das dünnere intermediäre Bindegewebe abgesetzt. Das ektomeningeale Bindegewebe (das die Venen, die Hypophysis usw. enthält) zwischen den Grenzsichten ist noch immer dichter als das zwischen der Ektomeninx und der pialen Grenzsicht der Endomeninx gelagerte (Endomeninx — oder nunmehr) intermeningeale Bindegewebe, das größere Venen nicht enthält.

Die noch älteren Larven zeigen keine Umbildungen mehr, nur eine Verschärfung der bisherigen Grenzsichten zu wahren Membranen. Damit ist die endgültige Organisation der Hirnhäute erreicht worden (vgl. *O'Neil*). Es gibt nur eine Pia (Endomeninx), sehr grobmaschiges intermeningeales Gewebe, und eine Dura (Ektomeninx), die stellenweise zugleich Endocranium ist, stellenweise sich auch aufspaltet (in eine echte Dura und in ein Endocranium!) und die *Vv. ectomeningis* enthält (Venen mit eigener Wand, also keine Sinus).

Die Entwicklung der spinalen Meningen ist von derjenigen der Hirnhäute insoweit verschieden, als die Verbreiterungen der dichteren Ektomeninx und demzufolge auch später (adult) die lokalen Ektomeninxaufspaltungen einen recht geringen Umfang haben; die in dem Gebiete dieser Aufspaltungen liegenden Venen haben nachher keine eigene Wand; deren Wände sind die beiden sie engstens umschließenden Ektomeninxblätter. Spinal gibt es also Sinus ectomeningis. Sonst ist alles wie im Schädel. Die *Sterzi*sche Angabe, die der Medulla unmittelbar anliegende

Membran (meine Endomeninx-Pia)weise bei adulten Amphibien eine unvollständige Spaltung auf, ist also nicht richtig (von der Nomenklatur *Sterzis* ist hier nicht einmal die Rede). Die spinalen Sinus ectomeningis hat *Sterzi* jedoch richtig beschrieben, jedoch unter einem anderen Namen (vgl. *Wiedersheim*). In den Zwischenräumen zwischen den Wirbelbögen findet man die Ektomeninx, die sonst zugleich inneres Perichondrium (-ost) ist, einfach als Bandapparat.

Ich hatte die Gelegenheit meine Befunde an *Salamandra* bei zwei anderen Urodelen zu kontrollieren; ich untersuchte nachher eine nahezu vollständige Reihe mikrotomierter *Siredon*larven (der Amsterdamer Anatomie) und einige Entwicklungsstadien vom *Triton alpestris*, die ich von Prof. *Spemann* bekommen hatte. Es hat sich dabei nichts neues ergeben, weder in ontogenetischem noch in deskriptiv-anatomischem Sinn. Die Einzelbefunde kann ich also wohl fortlassen. Ich habe hier nur eine Abbildung von *Triton* eingeschaltet, in der zwei Querschnitte durch die Wirbelsäule dargestellt sind. Die obere Abbildung zeigt die Ektomeninx, die dort zugleich Endorhachis (Endochondrium der Wirbelsäule) ist; die untere Zeichnung der Abb. 15 enthält die Ektomeninx als Anlage des intervertebralen Bandapparates in einer mittelalten Larve.

Also auch bei *Triton* und *Siredon* werden die späteren Aufspaltungen der Ektomeninx von vornherein als Verbreiterungen der zuerst noch homogenen (nur im Vergleich zur Endomeninx) dichteren Ektomeninx angelegt. Die Grenzschichten weichen nicht nachher auseinander, eine ontogenetische Aufspaltung (Abspaltung) findet nicht statt. Das Wort Aufspaltung hat nur deskriptiv-anatomischen Wert.

Eine mit Schemen illustrierte Rekapitulation gestaltet sich also folgendermaßen: Die Urodelen haben anfangs (Abb. 2; spinal) nur perineurales Mesenchym ohne, später (Abb. 4A) mit perineuralen Venen darin gelagert. Dann gibt es ein Stadium (Abb. 4B) mit *Meninx primitiva* und *Vv. meningis primitivae*. Dann differenzieren sich Ekto- und Endomeninx (Abb. 16A), Grenzschichten bilden sich aus (Abb. 16B), diese setzen sich schärfer ab gegen das intermeningeale Gewebe und die adulte cerebrale (Abb. 16C) und spinale (Abb. 16D) Organisation ist erreicht. Die *Vv. meningis primitivae* sind dabei spinal zu Sinus ectomeningis, cerebral zu *Vv. ectomeningis* geworden.

Die Meningenorganisation der *Ichthyophis* (erwachsen) stimmt mit derjenigen der Urodelen überein. Solange es keine vollständigen ontogenetischen Daten über die Meningen der *Gymnophionen* gibt, wird man (ohne großes Risiko) annehmen, diese entwickeln sich wie die der Urodelen. Bei den größtenteils extrakraniellen protischen Trigeminofacialisganglien ist eine besondere Ektomeninx-aufspaltung nicht anzutreffen. Die Stammvene ist hier stets extrakraniell, liegt wenigstens stets außerhalb der Schädelhöhle; sie hat hier also nie eine Meningenrelation gehabt.

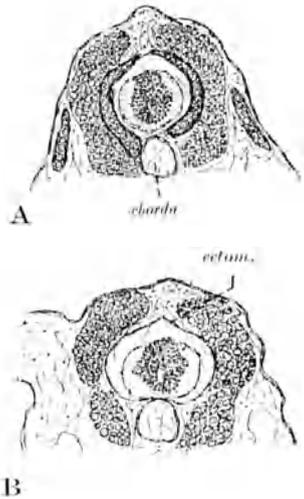


Abb. 15. *Triton*, 10 mm, transversal.

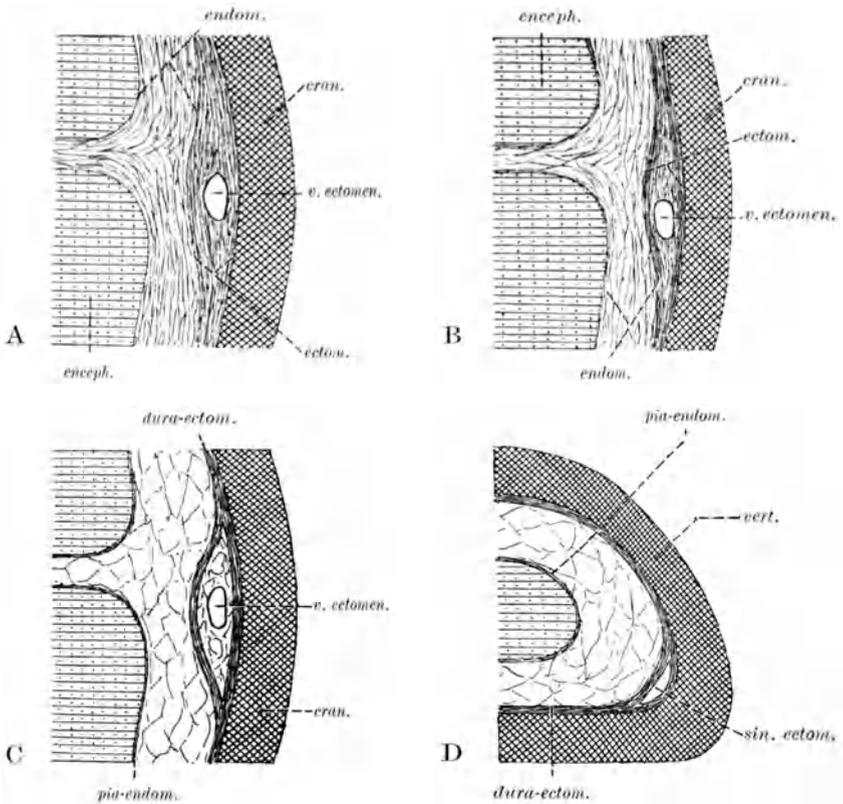


Abb. 16. Urodela: Ontogenie und Anatomie.

Anura.

Über die spinale Meningenentwicklung hat nur *Sterzi* berichtet. Da bei erwachsenen Anuren die Verhältnisse im Schädel denen in der Wirbelsäule entsprechen, sollen die *Sterzi'schen* Angaben auch wohl für die cerebralen Meningen gelten. Nach *Sterzi* gibt es bei Anuren ein Endost, das von den anderen Membranen genetisch verschieden sein soll; eine Dura und eine Gefäßhaut, die gemeinschaftlicher Herkunft sein sollen. Die zahlreichen Angaben in bezug auf die deskriptiv-anatomischen Verhältnisse adulter Tiere, die wenigstens dem Tatbestand nach übereinstimmen (*O'Neil*, *Gaupp*, *Krause* und viele andere) sind unten zu erwähnen. Ich studierte die Meningenentwicklung an drei Anuren. Zunächst werde ich die Befunde an *Alytes* erhoben beschreiben; einiges über das an *Rana* und *Bombinator* beobachtete ist dann nur nachzutragen.

Alytes obstetricans.

Prof. *van Kampen* in Leiden hatte die Güte, mir seine besonders schönen *Alytes*-schnittserien zu überlassen. Ich bin ihm dafür besonders dankbar, da der Frosch, von dem die Amsterdamer Anatomie längst Schnittserien hat, in seiner intrakraniellen Anatomie von der Mehrzahl der Anuren etwas differiert. (Die *Bombi-*

natorserien bekam ich erst spät.) Zur Untersuchung verwandte ich Alyteslarven, deren Totallänge 4—5—6—7—9 $\frac{1}{2}$ —12 $\frac{1}{2}$ —16—25—53 mm betrug und zwei weitere Exemplare mit zum Teil resp. völlig reduziertem Schwanz (vgl. *van Seters*).

Larve I enthält eine Anlage des Zentralnervensystems, die von gleichmäßigem Mesenchym rings umgeben ist. Dieses perineurale Mesenchym, in dem es noch keine später intrakranielle Venen gibt (vgl. Abb. 17), reicht bis an das Ektoderm, soweit



Abb. 17. Alytes, 4 mm, horizontal.

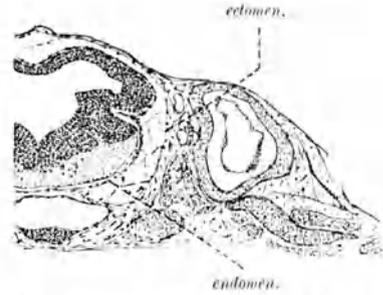


Abb. 18. Alytes, 9 $\frac{1}{2}$ mm, frontal.

nicht Chorda, Augenanlage usw. eine periphere Grenze bilden. In den nächsten beiden Larven sind in dem homogenen perineuralen Mesenchym schon einige perineurale Venen anzutreffen.

Die Larve IV ist schon im Besitz einer ziemlich ausgedehnten Schädelanlage. Das zwischen dieser und dem Gehirn befindliche, noch keine Differenzierungen aufweisende Mesenchym ist jetzt Meninx primitiva zu bezeichnen und die darin enthaltenen Venen sind Vv. meningis primitivae geworden. In einer weiteren Larve (mit bedeutend größerer Schädelanlage) ist eine Differenzierung der Meninx primitiva in eine zentrale dünnere (jedoch homogene) Endomeninx und eine periphere dichtere (auch homogene) Ektomeninx entstanden. Letztere enthält den Saccus endolymphaticus, sowie die fortan Vv. ectomeningis zu nennenden stärkeren intrakraniellen Venen (vgl. Abb. 18). In den nunmehr folgenden Exemplaren haben sich

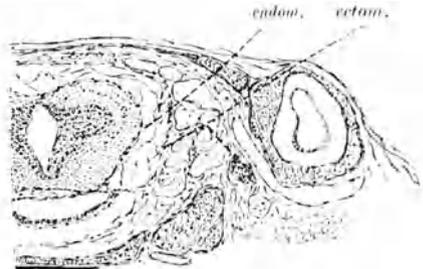


Abb. 19. Alytes, 12 $\frac{1}{2}$ mm, frontal.

Grenzsichten ausgebildet. Die zentralste, dem Gehirn sofort anliegende Schicht der dünneren Endomeninx stellt die Anlage der Pia (Endomeninx) dar (vgl. Abb. 19). Auch die Ektomeninx hat Grenzsichten bekommen: eine Grenzschicht liegt dem Schädelknorpel unmittelbar an (künftiges inneres Periost), mit einer zweiten Grenzschicht schließt die Ektomeninx nach innen ab (Anlage der echten Dura mater). In dem intermediären Ektomeninxgewebe liegen die Vv. ectomeningis (peridurales) und die stark gewachsenen Sacci endolymphatici. Die äußere Ektomeninxgrenzsicht ergänzt stellenweise die noch unvollständige Schädelwand.

Die Larven VIII und IX unterscheiden sich nur durch die schärfere Absetzung der Grenzsichten und die Verdünnung des Zwischengewebes, sowie durch die Ver-

größerung der Sacci endolymphatici von den vorigen. Insbesondere das zwischen der Pia und der Duraanlage befindliche endomeningeale (oder nunmehr intermeningeale) Bindegewebe ist sehr dünn geworden, bedeutend dünner als das die Venen und Sacci endolymphatici umgebende ektomeningeale Zwischengewebe.

Die nahezu metamorphosierten Exemplare weisen keine Umbildungen mehr auf (vgl. Abb. 20). Die Grenzschichten sind nur zu scharfkonturierten Membranen geworden. Damit ist die adulte Organisation der Hirnhäute (*Krause, O'Neil* u. a.) erreicht worden. Es sind vorhanden eine Pia (Endomeninx), sehr grobmaschiges, intermeningeales Gewebe, eine Dura mater, außerhalb dieser liegen die Sacci endolymphatici (*Whiteside*) und die periduralen Venen (die ihre eigene Wand haben, also keine Sinus sind) im periduralen Bindegewebe, und schließlich folgt eine (überall getrennte) Endocraniummembran. Die Hypophysis ist auch außerhalb der Dura gelagert; eine lokale „Ektomeninxaufspaltung“ ist dazu bei Anuren natürlich nicht nötig.

Die spinalen Meningen entwickeln sich genau so wie die Hirnhäute. In der Wirbelsäule liefert die Ektomeninx auch völlig getrennte Dura- und Endost- (= Endorhachis-) Membranen, zwischen denen Venen, keine Sinus, gelagert sind; zwischen diese schiebt sich auch sozusagen der Komplex der Sacci endolymphatici in kaudaler Richtung hinein. Dabei treibt er die Anlagen von Dura und Endorhachis auseinander, so daß von einer Ektomeninx„aufspaltung“ zu reden, bei Anuren spinal eine gewisse Berechtigung hat.

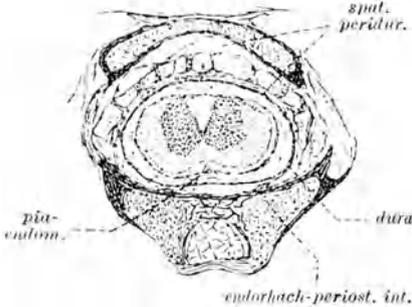


Abb. 20. Alytes, Schwanz reduziert, transversal.

Die *Sterzi*sche Abspaltung der Dura mater (aus seiner *Meninx primitiva*) von meiner (dem Zentralnervensystem unmittelbar anliegenden) Pia ist also meines Erachtens völlig unrichtig. Die Bandmassen zwischen den Wirbelbögen repräsentieren die auch sonst von der spinalen Dura mater völlig getrennte innere Perichondrium (-ost)-Membran (Endorhachis).

Das an Alytes Wahrgenommene habe ich an Bombinator und Rana nachprüfen können. Ich untersuchte nachher eine schöne Reihe mikrotomierter Bombinatorlarven (die ich von Prof. *Kallius* neulich für eine andere Untersuchung erhielt) namentlich zur Ergänzung meiner (bei Alytes doch etwas lückenhaftigen) spinalen Beobachtungen. Neues ist mir bei dieser Untersuchung weder beim Bombinator, noch bei Rana (mit weniger stark entwickelten Sacci endolymphatici) begegnet, weshalb ich von der Erwähnung meiner Einzelbefunde Abstand nehme.

Auch beim Bombinator und bei der Rana werden (spinal und cerebral) die adult getrennten Dura mater- und Endost-Membranen von vornherein als eine breite (anfänglich noch homogene, nur im Vergleich mit der dünneren Endomeninx dichteren Ektomeninx angelegt. Die Grenzschichten weichen daher im allgemeinen nicht nachher auseinander (nur spinal ein wenig). Von einer Ektomeninxaufspaltung zu reden hat also weder anatomisch noch ontogenetisch einen Sinn (nur spinal gibt es eine gewisse Berechtigung, vgl. oben). Die, wenigstens bei Rana im Schädel

vorhandenen, stärkeren Venen liegen peridural, genau so wie die an deren Stelle vorhandenen multiplen intrakraniellen (und spinalen) Venen der anderen Anuren, deren stärkere Saccus- (endolymphaticus) entwicklung einheitliche Venenstämme nicht zustande kommen läßt. Die Parietalorgane der Anuren, die teilweise subkutan liegen, beeinflussen die Meningenanordnung nicht. Im adulten Anuren werden die Meningen und die Schädelwand einfach durch das Parietalorgan durchbrochen (das ist also nicht ontogenetisch gemeint).

Die spinale und cerebrale Meningenenwicklung der Anuren ist also diese: Zuerst gibt es nur perineurales Mesenchym ohne (Abb. 2; spinal), später mit (Abb. 4A)

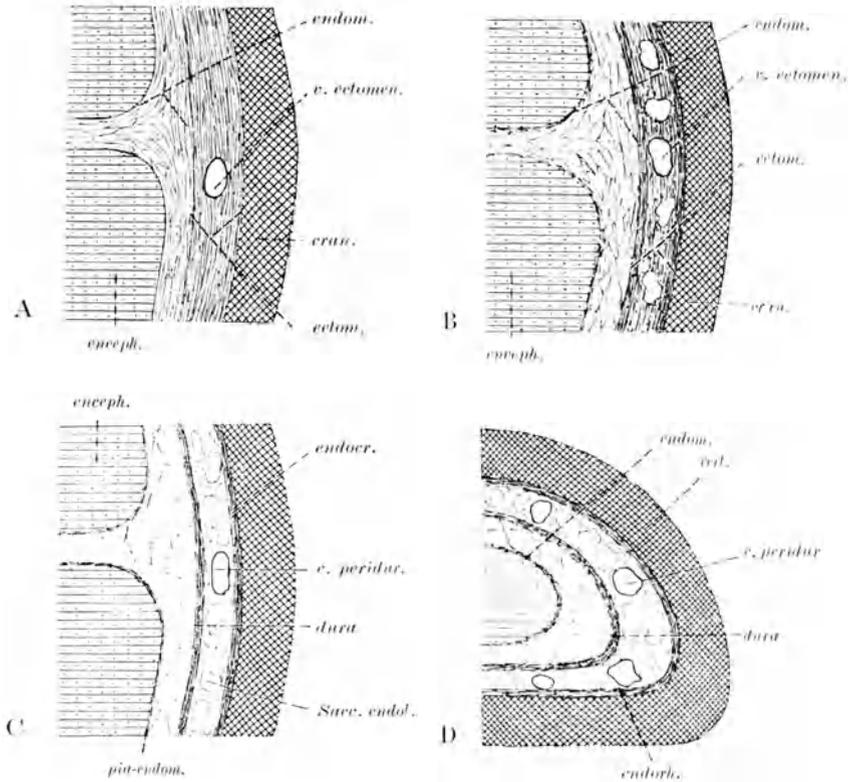


Abb. 21. Anura, Ontogenie und Anatomie.

darin befindlichen perineuralen Venen. Dann folgt ein Stadium (Abb. 4B) mit homogener Meninx primitiva und Vv. meningis primitivae. Nachher differenzieren sich Endo- und Ektomeninx (Abb. 21A), die breite Ektomeninx enthält Vv. ectomeningis. Dann gelangen Grenzsichten zur Ausbildung (Abb. 21B); diese setzen sich schärfer ab gegen das intermeningeale Gewebe (die Sacci endolymphatici wachsen) und damit ist die adulte cerebrale (Abb. 21C) und spinale (Abb. 21 D) Organisation erreicht. Die Vv. meningis primitivae wurden Vv. ectomeningis und zuletzt Vv. peridurales. Bei den größtenteils extrakraniellen prootischen

Ganglien ist eine besondere Aufspaltung der Ektomeninx (diese ist ja schon überall „aufgespaltet“) nicht vorhanden. Stammvene hier extrakraniell, also ohne Meningeurelation.

Vergleichendes über die Amphibien.

Nur *Sterzi* hat ontogenetisch gestützte vergleichende Betrachtungen über die Meningen der Amphibien geliefert. Da seine Ontogenie bei Anuren und Urodelen (m. E.) in demselben Sinn falsch war, kam er doch schließlich zu dem Ergebnis, zu dem auch andere Autoren gelangten (*O'Neil, Gaupp*): die Anuren hätten die weniger einfachen, also die weiter entwickelten Meningen.

Welche Hinweise liefert nun die vergleichende Ontogenie? Die Meningenentwicklung der Urodelen und Anuren weist nur die gemeinsamen Stadien des perineuralen Mesenchyms ohne (Abb. 2) und mit (Abb. 4A) perineuralen Venen und das der Meninx primitiva mit (Abb. 4B) Vv. meningis primitivae auf. Dem Stadium der Urodelen der Abb. 16A ist das der Anuren der Abb. 21A vergleichbar, nicht gleich; der stellenweise breiten Ektomeninx der Urodelen vergleichbar ist die überall breite Ektomeninx der Anuren. Ebenso vergleichbar (doch ungleich) sind die Stadien der Abb. 16B für Urodelen und der Abb. 21B für Anuren: stellenweise und überall getrennte Grenzschichten der Ektomeninx. Dasselbe gilt von den adult-anatomischen Schemen 16C und 21C (cerebral) und 16D und 21D (spinal).

Die Anurenmeningen entwickeln sich also nicht etwa aus adulten Urodelenmeningen heraus; und das gemeinschaftliche Entwicklungsstadium liegt recht weit zurück. Und auch die spinalen periduralen Venen der Anuren sind nie Sinus ectomeningis (der adulten Urodelen) gewesen, ebensowenig als die cerebralen periduralen Venen der Anuren je richtige Vv. ectomeningis adulter Urodelen waren. Die Ontogenie läßt uns hier also gewissermaßen im Stich. Nur die spinalen Anurenmeningen zeigen einigermaßen eine ontogenetische Aufspaltung der Ektomeninx in Dura mater und Endost (Endochondrium), die man doch phyletisch im allgemeinen (auch im Schädel) anzunehmen hat, und zu der es also nur eine lokale (spinale) Parallelerscheinung gibt. Meines Erachtens hat man sich nämlich die phyletische Meningenverwandtschaft der Amphibien so zu denken: aus den (anatomischen) sehr kleinen Ektomeninxaufspaltungen der Urodelenwirbelsäule und aus den schon etwas geräumigeren Ektomeninxaufspaltungen des Urodelenkopfs gingen die völlig getrennten Dura- und Endost-Membranen der Anuren hervor; die Sinus ectomeningis (spinal) und Vv. ectomeningis (cerebral) der Urodelen wurden dabei zu den Vv. peridurales der Anuren. Dementsprechend sind die spinalen Verhältnisse also nur bei den Urodelen primitiver als die cerebralen. Bei den Anuren sind sie spinal und cerebral gleich, ist wenigstens nicht das Umgekehrte der Fall. Bei kombinierter Betrachtung der spinalen und cerebralen Verhältnisse ergibt sich folgendes: Die bei Anuren anzutreffenden Meningen und Venen sind also die weiterausgebildeten; die Meningen und Venen (Sinus) der Urodelen sind die primitiveren. Die Meningeurelation der Hypophyse, der endolymphatischen Säcke und der prootischen Gebilde (extrakraniell) ist bei allen Amphibien genau dieselbe. Daß das Parietalorgan der Anuren aus dem Schädel hinausreicht, und also außerhalb (der Ektomeninx) des Endocraniums liegt, hat das Parietalorgan, haben nicht die Meningen verschuldet.

Reptilia.
Rhynchocephalia.
Sphenodon punctatus.

Die Ontogenie der Meningen des Sphenodon ist nicht beschrieben und aus den in der Literatur vorliegenden Abbildungen (*Howes* und *Swinerton*, *Schauinsland*) von jüngeren Embryonen, ist gerade nicht das zu ersehen, worauf es ankommt. Die anatomischen Arbeiten (*Gisi*, *Dendy*) reden nur von zwei Häuten, einer Dura (Ektomeninx), die zugleich Endost ist und von einer Pia (Endomeninx). Die Venen scheinen im Schädel (*Dendy*) und in der Wirbelsäule Sinuscharakter zu haben.

Prof. *Dendy* (London) hatte die Liebenswürdigkeit, mir einen älteren Sphenodembryo (Stadium R) zu überlassen. Im Kopf sind schon viele Deckknochen ausgebildet.

Im Schädel gab es zunächst eine Endomeninx (Pia), dann lockeres intermeningeales Gewebe, dann eine noch nicht ganz scharf konturierte Membran, dann von neuem lockeres (doch nicht so dünn als das vorige) Gewebe (und darin waren die stärkeren Venen, die Hypophysis, der Saccus endolymphaticus enthalten) und schließlich eine Endochondriumschicht (vgl. Abb. 22). Die Venen hatten noch nicht Sinuscharakter. Also mußten die Venen noch engstens in die nahezu vollständig verwachsene benachbarten Häute (Dura und Endochondrium) eingeschlossen werden. Die benachbarten Häute sollten also noch miteinander zu einer Dura mater secundaria sich vereinigen und die Venen sollten noch zu Sinus durae matris secundariae dabei werden, damit die (vgl. oben) adulte Organisation erreicht worden sei.

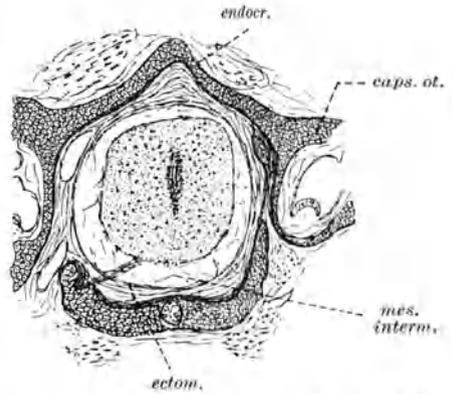


Abb. 22. Sphenodon, Stad. R., frontal.

In der Wirbelsäule war neben der Pia (Endomeninx) und dem intermeningealen Gewebe nur eine einzige Ektomeninxschicht, die sich nur soweit in eine innere und eine äußere Schicht teilte, als zur Umfassung der Venen gerade nötig war (vgl. Urodelen). Hier gibt es also von vornherein eine ungespaltene Ektomeninx, in der von vornherein Venen als Sinus ectomeningis gelagert sind. Um eine nachherige nahezu vollständige Verwachsung zweier Ektomeninxmembranen handelt es sich in der Wirbelsäule also nicht. Das zeigt mein Embryo, nicht die adulte Organisation, der cerebral die Abb. 24 C, spinal die Abb. 16 D entspricht (vgl. oben). Lokale anatomische Aufspaltungen der Dura mater (ontogenetische Nichtvereinigungen der beiden Ektomeninxmembranen) gibt es im Schädel nur bei der Hypophysis und den Sacci endolymphatici. (Regio prootica: vgl. nächstes Kapitel.)

Squamata.
Sauria.

Die Entwicklungsgeschichte der Saurierhirnhäute ist nie beschrieben worden. Von derjenigen der spinalen Meningen hat *Sterzi* berichtet: eine Endorhachis soll von den anderen Häuten entwicklungsgeschichtlich völlig unabhängig sein. Dura

und Pia (*Meninx secundaria*) sollen aus einer gemeinschaftlichen Anlage hervorgehen. Da die adult anatomischen Verhältnisse im Schädel und in der Wirbelsäule übereinstimmen, könnte die *Sterzische* Angabe auch für die cerebralen Meningen gelten. Es gibt verschiedene meningenanatomische Beschreibungen, die jedoch (vgl. unten) mit der *Sterzischen* (auch ohne Berücksichtigung der Nomenklaturverschiedenheiten) nicht stimmen. Zunächst mögen meine eigenen ontogenetischen Untersuchungen folgen. Sie wurden hauptsächlich an *Lacertamaterial* ausgeführt; nebenbei verwendete ich doch auch Embryonen anderer Saurier zur Nachprüfung meiner Befunde.

Lacerta agilis.

Ich benutzte für meine Untersuchungen die Schnittserien der Amsterdamer Anatomie. Es handelt sich um die Stadien der Normentafelabbildungen: 15—17—19—21—22—24—26—28—29—30—31—32—33—34—35, sowie um eine juvenile Eidechse.

Die Embryonen NT. 15—17—19 enthielten um die Anlage des Zentralnervensystems herum ein homogenes embryonales Bindegewebe. Dieses homogene Mesenchym reichte bis an die Chorda, die Muskelanlagen, die Anlagen der Augen und Ohren und sonst bis an das Ektoderm. Eine später intrakranielle (stärkere) Vene war in dem perineuralen Mesenchym nicht aufzufinden. In den Embryonen NT. 21 und 22 waren schon einige der später intrakraniellen Venen vorhanden; sie waren der Lage nach vorläufig erst als Vv. perineurales zu bezeichnen.

Der Embryo NT. 24 weist zum ersten Male eine (wenig umfangreiche) blastematös-vorknorpelige Schädelanlage auf. Das perineurale, zwischen dieser Schädelanlage und dem Zentralnervensystem eingeschlossene Bindegewebe, die homogene Anlage der Meningen einschließlich des Endochondriums (Endostes) ist nunmehr *Meninx primitiva* zu nennen; die darin enthaltenen intrakraniellen Venen sind Vv. meningis primitivae geworden. Da die Schädelanlage noch klein ist (namentlich basal liegt), ist nur erst stellenweise von einer *Meninx primitiva* zu reden; wo die Schädelanlage noch fehlt, hat man noch perineurales Mesenchym (namentlich dorsal).

In den Embryonen NT. 26 und 28 ist die Schädelanlage gewachsen; somit sind die Gebiete, wo noch eine perineurale Mesenchymumkleidung des Zentralnervensystems vorhanden ist, eingeschränkt worden zugunsten derjenigen Gebiete, in denen schon von einer *Meninx primitiva* die Rede sein kann. Eine weitere Differenzierung der *Meninx primitiva* hat bisher nicht stattgefunden. Embryo NT. 29. Aus der *Meninx primitiva* heraus sind zwei Schichten meningealen Gewebes differenziert worden. Eine dünnere, innere Schicht endomeningealen (homogenen) Gewebes liegt dem Gehirn näher, und eine dichtere, äußere Schicht ectomeningealen (auch homogenen) Gewebes liegt der Schädelanlage näher. In der dichteren, breiten Schicht ektomeningealen Gewebes liegen die stärkeren Venen (Vv. ectomeningis), liegt auch die Hypophysis, befinden sich die kleinen Sacci endolymphatici.

In den nächstälteren Embryonen ist eine weitere Differenzierung eingetreten. Das dem Zentralnervensystem unmittelbar anliegende endomeningeale Gewebe hat sich zu einer Grenzschicht (die Anlage der Gefäßhaut, Pia mater) verdichtet. Das weitere Endomeninxgewebe hat sich noch verdünnt. Das im allgemeinen dichtere

Ektomeninxgewebe hat zwei Grenzschichten entstehen lassen: eine innere ektomeningeale Grenzschicht (die Anlage der echten Dura) und eine äußere ektomeningeale Grenzschicht (die Anlage des Endocraniums, des inneren Perichondriums bzw. Periosts), die der Schädelwand unmittelbar anliegt. In dem intermediären Ektomeninxzwischen-gewebe sind die stärkeren intrakraniellen Venen (Vv. ectomeningis — Vv. peridurales), sowie die Hypophysis und die Sacci endolymphatici enthalten. Die Grenzschichten sind gegen das angrenzende lockere Gewebe noch nicht scharf abgesetzt. Die mittlere der drei Grenzschichten, die innere Ektomeninxgrenzschicht also zeigt ihre Zugehörigkeit zur Ektomeninx dadurch, daß sie von der künftigen Pia durch viel dünneres (endomeningeales-intermeningeales) Zwischengewebe getrennt ist als von der anderen (Endocranium-) Grenzschicht der Ektomeninx. Die nunmehr folgenden Embryonen (NT. 32—33) unterscheiden sich von den vorigen nur durch die schärfere Absetzung der damaligen Grenzschichten gegen das Zwischengewebe. Am deutlichsten zeigen das die beiden Ektomeninxgrenzschichten, die jetzt ziemlich scharf konturierte Membranen geworden sind (Dura und Endocranium). Die Venen, die dazwischen liegen (außerhalb der Dura), sind nunmehr Vv. peridurales. Sie haben noch ihre eigene Venenwand, sind also noch keine Sinus. Die Hypophysis hat jetzt auch eine peridural zu nennende Lage, und die Sacci endolymphatici verhalten sich genau so wie die Hypophysis. Von dem Parietalorgan hat der distale Teil (Parietalaug) auch eine (ektomeningeale) peridurale Lage.

Die noch übrigen, ältesten Embryonen zeigen, wie die in der juvenilen *Lacerta* vorhandene definitive Meningenanordnung im Schädel erreicht wird.

Wo nicht die periduralen Venen, die Hypophysis, die Sacci endolymphatici und das Parietalaug einen Zwischenraum bedingen, verkleben die beiden ektomeningealen Membranen (Dura mater und Endocranium) zu einer einheitlichen Haut, die der Innenseite der Schädelwand sofort anliegt, die also gleichzeitig harte Hirnhaut und inneres Schädelperiost ist. Diese Membran (das Verschmelzungsprodukt) ist Dura mater secundaria zu nennen. Die vorher periduralen Venen bedingen scharf lokalisierte Nichtvereinigungen von Dura und Endocranium; sie werden ohne sie umgebendes, lockeres Bindegewebe sozusagen in die Dura mater secundaria eingeschlossen als Sinus peridurales, das heißt eine von den beiden lokal nicht vereinigten Blättern der Dura mater secundaria verschiedene Wand haben diese Venen später nicht mehr. Die Lage der Hypophysis usw. ist auch später wegen der geräumigeren Nichtvereinigungen (von Dura und Endocranium) besser eine peridurale zu nennen (sonst hätte man von einer intra-sekundärduralen Lage zu reden). Damit ist die Meningenorganisation adulter Saurier erreicht worden; das bestätigen mir mehrere Angaben anderer Forscher (*de Lange, Krause*), die nur von einer harten und einer weichen Hirnhaut reden, von denen die erstere die Venen als Sinus enthält.

Die Entwicklung der spinalen Meningen ist ungeachtet der adult-anatomischen Übereinstimmung mit den Hirnhäuten doch von der Ontogenie der letzteren sehr verschieden. Das tritt in die Erscheinung, sobald sich aus der Meninx primitiva die Endo- und Ektomeninx herausdifferenzieren. In der Wirbelsäule entsteht dann eine nur scharf lokal verbreiterte Ektomeninx, und die Verbreiterungen reichen gerade aus, um die stärkeren Venen zu enthalten. Dann gelangen Grenzschichten zur Aus-

bildung, das heißt es entstehen die Anlagen der Pia mater, die der Medulla direkt anliegt, und der Dura, die sich von vornherein nur da aufteilt, wo Venen gelagert sind. Vgl. Abb. 23. An anderen Stellen hat es immer nur eine Ektomeninxgrenzschicht, die Dura mater- und Endostanlage zugleich ist, gegeben. In der juvenilen Eidechse sind die Grenzschichten zu deutlichen Membranen (Dura und Pia der deskriptiven Anatomie) geworden. Die Dura (besser Ektomeninx) enthält, umschließt engstens in lokalen Aufspaltungen die Sinus ectomeningis zu nennenden Venen. In reichlichem periduralem Gewebe gelagerte Vv. peridurales sind die spinalen Sinus ectomeningis also nie gewesen. Darum nenne ich die spinalen Venen Sinus ectomeningis (die Ektomeninx hat nie völlig getrennte Dura- und Endorhachis geliefert, wie es den Schädelverhältnissen entsprechen würde) im Gegensatz zu den Sinus (peridurales) durae matris secundariae des Schädels, von denen sie ontogenetisch, nicht anatomisch verschieden sind. Darum nenne ich die Innenauskleidung des Schädels Dura mater secundaria, die der Wirbelsäule (im allgemeinen noch ungepaltete) Ektomeninx; auch diese beiden sind anatomisch gleich, jedoch ontogenetisch verschieden.

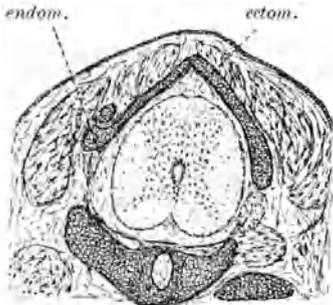


Abb. 23. Lacerta, NT. 33,
transversal.

Die Sterzischen Angaben (anatomische und ontogenetische) über eine spinale dritte, mittlere Membran (seine Dura) sind mir nicht richtig. Seine Dura findet sich ja auch bei anderen (anatomischen) Autoren nicht; die beschreiben alle nur 2 Membranen: harte und weiche Hirn- (oder) Rückenmarkshaut bzw. Pachy und Leptomeninx (Krause, de Lange u. a.; vgl. auch Gisi, Osawa).

In wie weit ist die 3. Membran (Dura mater) Sterzis ein Produkt artifizieller Abspaltung (Schrumpfung und Zerreißung)?

Es bleibt also schließlich nur eine Differenz zwischen der Innenauskleidung des Schädels und der der Wirbelsäule (in anatomischem Sinn): die etwas geräumigeren (Hypophysen- usw.) Aufspaltungen im Schädel. Die spinale Ektomeninx ergänzt in den Zwischenwirbelräumen, als Bandmasse, die dort fehlenden Wirbelteile.

Das an Lacerta Wahrgenommene habe ich im großen und ganzen an einer (etwas weniger vollständigen) Reihe von Gongylusembryonen kontrollieren können (diese Gongylusembryonen hat vor Jahren Prof. Perna der hiesigen Anatomie geschenkt). Auch wurden noch Embryonen anderer Reptilien (Saurier) herangezogen, namentlich ältere Entwicklungsstadien.

Von den Lacertabefunden Abweichendes ist mir bei der Untersuchung dieser Gongylusschnittserien nicht begegnet; die Wiederholung des Vorigen, das heißt die nochmalige Anführung der Einzelbefunde, wäre also überflüssig. Auch beim Gongylus (usw.) wird die Ektomeninx im Schädel breit, werden deren Grenzschichten voneinander völlig getrennt angelegt. Auch da kann von ontogenetischer Ektomeninx-aufspaltung nicht die Rede sein, sogar nicht von einem Auseinanderweichen der Ektomeninxgrenzschichten. Auch beim Gongylus (usw.) werden im Schädel peridurale Venen als Sinus in eine, durch Verschmelzung zweier Ektomeninxgrenz-

schichten entstandene Dura mater secundaria eingeschlossen. Beim Gongylus (usw.) hat es auch (spinal) nur lokale Ektomeninxspaltungen gegeben, gibt es also spinal eine Ektomeninx (keine Dura secundaria), in der Sinus ectomeningis (keine Sinus durae secundariae) eingelagert sind: anatomische Übereinstimmung, ontogenetische Nichtübereinstimmung.

In bezug auf die Hirnhäute (und Sinus) sind die spinalen Meningen und Sinus der Entwicklung nach die primitiveren: die spinalen Ektomeninxgrenzschichten sollten erst völlig sich voneinander zu trennen haben (das macht uns allerdings die Ontogenie der Hirnhäute nicht vor, denn diese entwickeln sich von vornherein getrennt), damit eine bei den Hirnhäuten ontogenetisch verfolgbare, nachherige Verschmelzung möglich werde. So sollten die spinalen Sinus ectomeningis doch erst Vv. ectomeningis werden (ontogenetisch, oder von vornherein schon sein), damit nachher ihre Einschließung als Sinus durae matris secundariae möglich sei.

Die Zusammenfassung der ontogenetischen (cerebral) und anatomischen Ergebnisse geht hierauf hinaus: Saurier haben zuerst perineurales Mesenchym ohne

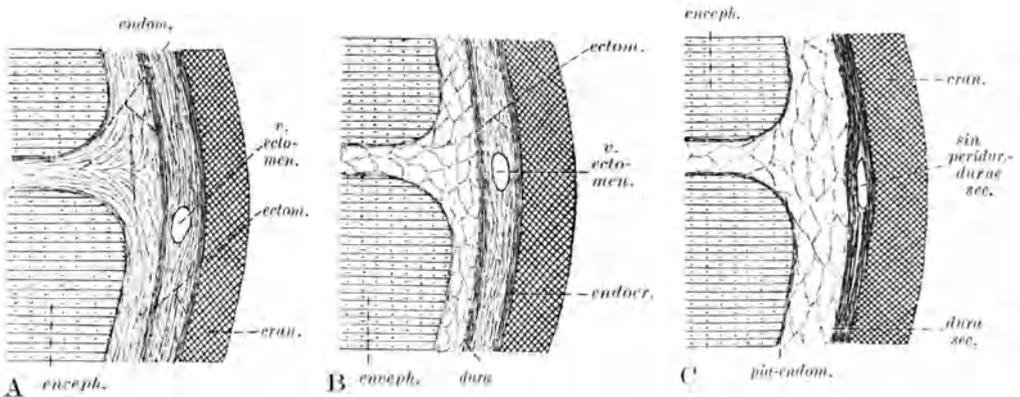


Abb. 24. Sauria; Ontogenie und Anatomie.

(Abb. 2), später mit perineuralen Venen (Abb. 4 A). Dann gibt es eine Meninx primitiva (Abb. 4 B) mit Vv. meningis primitivae. Das weitere gilt nur cerebral: ein Stadium mit Ekto- und Endomeninx (Abb. 21 A) und Vv. ectomeningis folgt; Grenzschichten bilden sich aus (Abb. 24 A); sie werden zu Membranen und es gibt peridurale Venen (Abb. 24 B); die Membranen (Dura und Endocranium) verschmelzen: Sinus durae matris secundariae (vgl. Abb. 24 C). Die spinale Meningenanatomie zeigt Abb. 16 D: Sinus ectomeningis.

Die Meningenentwicklung vom Sphenodon (vgl. das vorige Kapitel) wird mit der der Saurier übereinstimmen: zu dieser Vermutung berechtigt das Wenige, darüber bisher Beobachtete.

Eine besondere Ektomeninxaufspaltung (oder Nichtwiedervereinigung) in der Regio prootica gibt es bei Sauriern nicht: erstens ist embryonal schon eine vollständige „Spaltung“ da, außerdem sind die Trigemino-facialisganglien extrakraniell. Der prootische Stammvenenteil ist es auch, hat somit keine Meninge-relation, hatte eine solche auch transitorisch nicht.

Ophidia.

Entwicklungsgeschichtliche Studien über die **Meningen** der Schlangen sind mir nicht bekannt; auch Abbildungen, denen Brauchbares zu entnehmen ist, habe ich nicht vorgefunden. Dagegen ist die erwachsene **Meningenorganisation** (annähernd) beschrieben. Da ich nicht über eine vollständige Reihe von Embryonen einer einzigen Schlangenspezies habe verfügen können, mußte ich mich behelfen. Verschiedene Schlangen, von denen ich nur wenige Stadien zu Gesicht bekam, dienten als **Kontrollmaterial**. Ich untersuchte in erster Linie mehrere **Coluberembryonen** (jüngere) und einige ältere **Tropidonotusembryonen**. Sie bildeten zusammen eine genügende Serie von Schlangenentwicklungsstadien.

Coluber (spec?)

Schnittserien der **Amsterdamer Anatomie**: zwei in den Hüllen geschnittene Embryonen und sechs weitere mit 1,5—2—2,5—3,5—5—6 mm Kopfgröße. Die jüngeren Embryonen, bis einschließlich des 3,5 mm kopflangen Exemplars, hatten um das **Zentralnervensystem** herum nur **homogenes perineurales Mesenchym**; dasselbe reichte bis an die **Chorda**, die **Ohrenblasen** usw., und sonst bis an das **Ektoderm**. Einige der späteren (größeren) **intrakraniellen Venen** fand ich (als **Vv. perineurales**) vor von dem Embryo mit 2 mm Kopfgröße an.

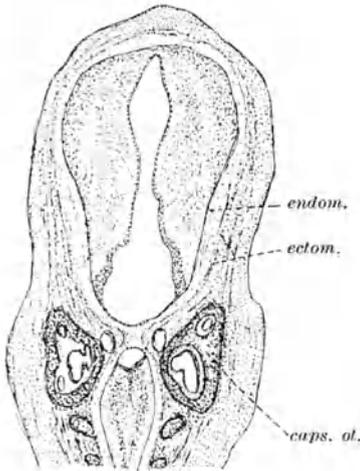


Abb. 25. *Coluber*, Kopfgröße 6 mm, longitudinal.

In dem nächsten (5 mm) Embryo war eine **Schädelanlage** (**blastematös-vorknorpelig**) schon anwesend. Das zwischen dieser und dem Gehirn befindliche **perineurale Mesenchym** ist nun **Meninx primitiva** zu bezeichnen, und die darin enthaltenen **Venen** sind fortan **Vv. meningis primitivae** zu nennen.

Der älteste **Coluberembryo** (6 mm Kopfgröße) hatte nicht nur eine schon **ausgedehntere Schädelanlage** (zum Teil knorpelig), sondern die **Meninx primitiva** hatte sich auch schon weiter differenziert. Eine **innere dünnere** (jedoch **homogene**) **Endomeninx** und eine **äußere dichtere** (in sich auch **homogene**) **Ektomeninx** sind entstanden. Letztere (überall breit) enthält die **Hypophyse**, und auch die **Venen: Vv. ectomeningis**. Vgl. den Schnitt der Abb. 25: die **Endo- und Ektomeninxdifferenzierung** hat auch außerhalb der von den **Primordialcraniumanlagen** begrenzten Gebiete schon stattgefunden.

Tropidonotus natrix.

Ich untersuchte die Schnittserien der **Embryonen** (Köpfe mit proximalen **Wirbelsäulenteil**) der hiesigen Anatomie. Kopfgrößen: 5—6—7—8 mm. Der jüngste **Tropidonotusembryo** stimmte mit meinem ältesten **Coluberembryo** überein; er hatte **Endo- und Ektomeninx** sowie **Vv. ectomeningis**.

Der folgende Embryo nur andeutungsweise, der 7 mm kopflange Embryo jedoch ganz distinkt, hatte schon Grenzschichten bekommen: eine endomeningeale, die Anlage der Gefäßhaut (Pia-Endomeninx) und zwei ektomeningale: die Anlagen der Dura mater (der echten) und des Endocraniums. In dem mittleren Ektomeninxzwischen- gewebe liegen Vv. ectomeningis (peridurales), Hypophysis usw. In dem ältesten Tropicidonotusembryo sind die Grenzschichten zu Membranen geworden; außerhalb der Dura liegen Vv. peridurales (sie sind noch keine Sinus). Nachher sollen sich somit Dura und Endocranium noch zur einheitlichen Dura mater secundaria vereinigen und dabei sollen die Vv. peridurales und die Sacci endolymphatici (die Hypophysis geräumiger) engstens, die ersteren als Sinus durae matris secundariae, eingeschlossen werden. Denn die adult-anatomischen Beschreibungen enthalten (faktisch) nur eine weiche Hirnhaut und eine Sinus enthaltende, harte Hirnhaut (*Hoffmann, Berger*).

Die spinalen Meningen entwickeln sich auf andere Weise. Da weist die Ektomeninx nur lokale Verbreiterungen, da weist die einzige (zugleich perichondrale) Ektomeninxgrenzschicht nur lokale Spaltungen, in denen die Venen von vornherein als Sinus ectomeningis enthalten sind, auf. Vv. peridurales, sowie eine freie (echte) Dura mater (mit späterer Verschmelzung und Einschließung) hat es also nie gegeben. Anatomisch geht das auf die Angaben von *Berger* und *Shimada* hinaus; die Übereinstimmung mit *Sterzis* Abbildung ist besser bzw. größer als die mit dem *Sterzis*chen, begleitenden Text.

Die spinalen Verhältnisse und die spinale Ontogenie sind auch bei den Schlangen die einfacheren; sie sind auch als die primitiveren zu betrachten, da spinal eine Verschmelzung mit Einschluß (vgl. oben) nicht stattfindet; sogar nicht angebahnt ist (keine völlig getrennten Ektomeninxgrenzschichten).

Die Kontrolluntersuchungen an *Coronella*, *Pelias* u. a. Schlangen haben nichts Abweichendes hervorgebracht. Bei Schlangen erreicht das Parietalorgan (die Epiphyse) die (Ektomeninx, also adult die) Dura secundaria nicht. In der Regio prootica sind die Ganglien und die Stammvene extrakraniell, also: keine besondere Spaltung oder Nichtvereinigung, bzw. keine Meningenrelation.

Ontogenetisches Resümee (gilt nur cerebral): Zuerst gibt es bei Schlangen perineurales Mesenchym ohne (Abb. 2), nachher mit perineuralen Venen (Abb. 4 B). Dann ist eine Meninx primitiva (Abb. 4 B) mit Vv. meningis primitivae anzutreffen. Es kommt ein Stadium mit Ekto- und Endomeninx (Abb. 21 A) und Vv. ectomeningis. Grenzschichten gelangen zur Ausbildung (Abb. 24 A); daraus gehen Membranen hervor: peridurale Venen (Abb. 24 B); Dura und Endocranium verschmelzen: Sinus durae matris secundariae (Abb. 24 C). Die adulte spinale Meningenanatomie zeigt Abb. 16 D: Sinus ectomeningis.

Chelonia.

Weder von den Hirn- noch von den Rückenmarkshäuten der Chelonier ist die Entwicklungsgeschichte meines Wissens bisher beschrieben worden. Zwar traf ich in der Literatur einige anderen Zwecken dienende Abbildungen (*Brachet, Hochstetter*), in denen etwas von der Meningenentwicklung zu erblicken ist, es sind darin jedoch nur die allerjüngsten Stadien dargestellt. Über die älteren weiß man gar nichts. Sogar die hierhergehörigen anatomischen Angaben sind recht spärlich.

Von einem einzigen Chelonier habe ich eine vollständige Reihe mikrotomierter Embryonen nicht zur Verfügung bekommen können. Die früheste Meningeentwicklung habe ich an *Chelydra*, die spätere Entwicklung an *Chrysemys* studiert.

Chelydra serpentina.

Dr. de Lange (Utrecht) stellte mir sechs geschnittene Embryonen aus dem Embryologischen Institut zur Verfügung. Ihre Länge war 6,5 und 8,5 mm (nichtgekrümmte Exemplare) und 5—8,5—10,5—17 mm (ältere gekrümmte Embryonen).

Embryo I hat um die Anlage des Zentralnervensystems nur homogenes, perineurales Mesenchym, in dem spätere (größere) intrakranielle Venen noch fehlen. Das perineurale Mesenchym reicht bis an die Chorda, die Augen-, Ohren- und Muskelanlagen und sonst bis an das Ektoderm. In den Embryonen II und III sind in dem homogenen, perineuralen Mesenchym schon einige (der Lage nach perineural zu bezeichnende) der künftigen intrakraniellen Venen (der stärkeren) anzutreffen. Embryo IV hat deren schon mehrere bekommen. In den Embryonen IV und V ist schon eine kleine blastematös-vorknorpelige Schädelanlage vorhanden. Das zwischen dieser und dem Gehirn befindliche perineurale (homogene) Mesenchym ist fortan *Meninx primitiva* zu bezeichnen; die darin enthaltenen Venen sind *Vv. meningis primitivae*. In dem Embryo VI hat nur die Schädelanlage sich weiter ausgebildet. Eine weitere Differenzierung der *Meninx primitiva*, aus welcher heraus sich alle Meningen einschließlich des Endocraniums entwickeln sollen, hat bisher nicht stattgefunden. Eine Anlage eines inneren Perichondriums gibt es also auch noch nicht in diesem Stadium.

Chrysemys picta.

Zu meiner Untersuchung benutzte ich neun Schnittserien dieses Cheloniers (Schnittserien der Amsterdamer Anatomie). Sie sind hauptsächlich von älteren Entwicklungsstadien angefertigt worden.

Embryo I (Länge 5 mm von der Nackenbeuge bis zur hinteren Extremität) und Embryo II beide haben perineurales Mesenchym, in dem *Vv. perineurales* liegen. In den Embryonen III und IV ist eine noch recht wenig umfangreiche Schädelanlage vorhanden; innerhalb dieser: *Meninx primitiva* und *Vv. meningis primitivae*. Auch der Embryo V hat innerhalb seiner größeren knorpeligen Schädelanlage nur erst eine homogene *Meninx primitiva* mit *Vv. meningis primitivae* darin gelagert (vgl. den ältesten *Chelydra*embryo; oben).

In der Abb. 26 habe ich einen Schnitt aus dem *Chrysemys*embryo III gezeichnet, mit basalen Schädelanlagen: dort *Meninx primitiva*, sonst erst perineurales Mesenchym (und entsprechend zu nennende Venen).

Der Embryo VI ist deshalb zu erwähnen, da aus der *Meninx primitiva* heraus eine innere, dünnere (jedoch in sich homogene) *Endomeninx* und eine äußere dichtere (in sich jedoch auch homogene) *Ektomeninx* entstanden sind. Letztere beherbergt die Anlage der *Sacci endolymphatici*, die *Hypophysis* und die Venen (*Vv. ectomeningis*). Die *Ektomeninx* hat überall (nicht nur an wenigen Stellen) eine gewisse Breite.

Embryo VIII Schildlänge 10 mm. Die innerste Schicht der *Endomeninx* hat sich etwas verdichtet, eine dem Gehirn sofort anliegende Grenzschicht, die noch

wenig scharfe Anlage der Gefäßhaut ist entstanden. Aus der Ektomeninx heraus sind zwei, von Anfang an durch intermediäres ektomeningeales Gewebe getrennte, dichtere Grenzschichten entstanden; es handelt sich um die Anlagen der echten Dura mater (innere Ektomeninxgrenzschicht) und der inneren Periostauskleidung (bzw. Perichondriumauskleidung) des Schädels, des Endocraniums also. Das ektomeningeale intermediäre Gewebe enthält die Hypophyse, die Sacci endolymphatici und die (stärkeren) Venen (Vv. ectomeningis — Vv. peridurales).

In dem ältesten Embryo (Schiklänge 20 mm) sind die obigen drei Grenzschichten zu der Endomeninx-Pia und den besonders deutlichen Dura- (die echte ist gemeint) und Endocraniummembranen geworden. Es gibt außerhalb der (echten) Dura (innerhalb des Endocraniums) Vv. peridurales mit eigener, von Dura und Endocranium noch unabhängiger Wand. Sinus sind somit noch nicht vorhanden. Damit im Schädel die adulte Organisation erreicht sei, sollen sich also nachher die Dura mater und das Endocranium noch zu einer einheitlichen Dura mater secundaria, die zugleich Endost (Endochondrium) ist, vereinigen. Dabei werden die Venen (Vv. peridurales) dann (als Sinus durae matris secundariae) eingeschlossen, wie die Sacci endolymphatici und die Hypophysis. Denn nach den vorliegenden anatomischen Beschreibungen haben adulte Schildkröten im Schädel nur eine Dura mater (meine Secundaria, vgl. *Stieda* und *Bojanus*), die Sinus enthält; spärliches (intermeningeales-endomeningeales) Zwischen- gewebe und eine Gefäßhaut (Pia-Endomeninx). Von der Dura-Endocraniumverwachsung zeigten sich in meinem ältesten Embryo erst Andeutungen.

Zur Untersuchung der Ontogenie der spinalen Meningen habe ich einige Schnittserien von Embryonen anderer Chelonier (die mir Prof. *Sluiter* gütigst überließ) heranziehen müssen. Denn die Chrysemys- und Chelydraserien (die jüngeren ausgenommen) enthielten nur den Halsteil der Wirbelsäule: es waren nicht ganze Embryonen mikrotomiert worden. Und es lag mir viel daran doch auch die Meningenontogenie in der Carapaxgegend (vgl. *Zanders* anatomische Angaben) untersuchen zu können. Die Mituntersuchung einiger Kinosternum- und Trionyxserien hat folgendes ergeben.

Die spinale Meningenentwicklung ist von der cerebralen Meningenontogenie ziemlich stark verschieden; die spinale Meningenentwicklung differiert in der Halsgegend von derjenigen in der Carapaxgegend nur graduell, also nicht bedeutend. Eine überall breite Ektomeninx wird nicht (wie im Schädel) angelegt in der Wirbelsäule. Die noch homogene spinale Ektomeninx weist nur lokale Verbreiterungen auf, die (Carapaxgegend) gerade ausreichen zur Enthaltung der Vv. ectomeningis, die in der Halsgegend schon etwas geräumiger sind. Dann bilden sich Grenzschichten aus. Die spinale Ektomeninx liefert im allgemeinen nur eine Grenzschicht (die später Endorhachis zugleich sein soll), die sich stellenweise zur Aufnahme der Venen aufteilt. Diese Aufteilungen sind in der Halsgegend ausgedehnter als in der Cara-

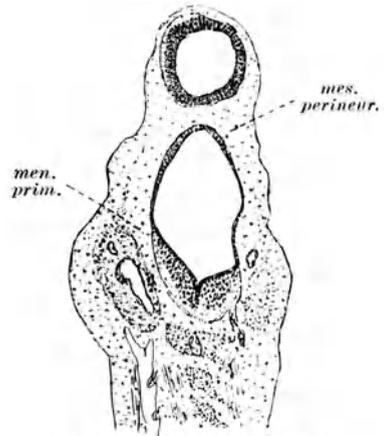


Abb. 26. Chrysemys, Embryo III, longitudinal.

paxregion. Die Grenzschichten werden zu Membranen: Endomeninx = Pia (Gefäßhaut) und Ektomeninx (harte Rückenmarkshaut). Letztere enthält Venen ohne eigene, selbständige Wand, also Sinus ectomeningis in der durch den Rückenschield unbeweglichen Region der Wirbelsäule. In der Halsgegend enthält die Ektomeninx zwischen den früher schon weiter getrennten Grenzschichten auch Vv. ectomeningis mit eigener, von den Ektomeninxblättern verschiedener, Wand; diese sind also keine Sinus. Innerhalb der Ektomeninx gibt es dann nur Zwischengewebe und eine Gefäßhaut (Pia-Endomeninx). Das stimmt der Hauptsache nach mit *Zanders* anatomischen Angaben. Nur seine Arachnoidea (als kontinuierliche Membran) kann ich nicht anerkennen (auch cerebral nicht). Die Sinus ectomeningis hat wenigstens *Sterzi* unter einem anderen Namen (Sinus endorhachidis, Sinus vertebrales) beschrieben. *Sterzi's* von der Endorhachis überall freie (spinale) Dura ist nicht richtig.

Aus Obigem geht hervor, daß Schädel und Wirbelsäule beide (letztere namentlich in der Carapaxregion) adult von einer einzigen, Sinus enthaltenden Membran ausgekleidet sind: anatomische Übereinstimmung, jedoch verschiedene Ontogenie: das sollen die Namen Dura mater secundaria und Sinus durae matris secundariae im Schädel, jedoch Ektomeninx und Sinus ectomeningis (bzw. Vv. ectomeningis) in der Wirbelsäule angeben.

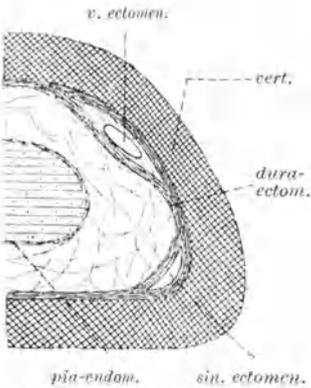


Abb. 27. Chelonia, Anatomie; spinal, cervical.

Die spinalen Meningen und Venen (Sinus) sind die primitiveren: die spinalen Ektomeninxgrenzschichten sollten sich (ich möchte fast sagen: phyletisch) erst völlig voneinander zu trennen haben (die Ontogenie der Hirnhäute wiederholt das leider nicht), damit eine bei den Hirnhäuten ontogenetisch verfolgbare, nachträgliche Verschmelzung möglich sei. Das für die Venen Hinzuzudenkende versteht sich wohl von selbst. In diesem Sinn sind die cervicalen Meningen schon weniger primitiv als die der Carapaxgegend. Durch die geräumigeren Ektomeninxaufspaltungen (mit eingelagerten Venen und Sinus) sind sie der cerebralen Meningenordnung (im Stadium wo Dura und Endocranium nur noch verschmelzen müssen) schon ähnlicher. Leider sind die weniger primitiven Cervicalverhältnisse ontogenetisch schon von vornherein angebahnt, sie entstehen nicht aus den Verhältnissen der Carapaxregion: die Ektomeninxaufspaltungen vergrößern sich nachher nicht.

Eine Zusammenfassung der bei Cheloniern etwas verwickelteren Organisationen wird nicht unerwünscht sein. Das Ontogenetische gilt (von Ekto- und Endomeninx an) nur cerebral. Chelonier besitzen anfangs nur perineurales Mesenchym ohne (Abb. 2; spinal), später mit, perineuralen Venen (Abb. 4A). Dann gibt es eine Meninx primitiva mit Vv. meningis primitivae. Ein Stadium mit Ekto- und Endomeninx (Abb. 21A) und Vv. ectomeningis schließt sich an. Es entwickeln sich Grenzschichten (Abb. 24A) die zu Membranen werden und nunmehr gibt es peridurale Venen (Abb. 24B). Dura und Endocranium verschmelzen: Sinus durae matris secundariae (Abb. 24C). Die Meningenorganisation im Halsgebiet zeigt Abb. 27;

die in der Carapaxregion Abb. 16D (erstere Venen und Sinus, letztere nur Sinus ectomeningis).

Das Parietalorgan der Chelonier erreicht die Ektomeninx, oder später die Dura mater secundaria, nicht. Es liegt nur im intermeningealen lockeren Zwischengewebe. Die Trigeminus- und Facialisganglien, sowie der hinzugehörige Stammvenenteil sind extrakraniell: keine Meningealrelation, keine besondere Spaltung, keine Nichtvereinigung wie bei der Hypophysis. Inwieweit Meningealorganisation und Beweglichkeit der betreffenden Region miteinander in Konnex stehen könnten, ist nicht hier zu erörtern.

Crocodylia.

Soweit mir bekannt, liegen entwicklungsgeschichtliche Studien über die Meningen der Krokodile nicht vor, und aus den in einigen, von Krokodilen handelnden, Arbeiten befindlichen Abbildungen (*Voeltzkow* u. a.) ist nur sehr wenig über die Meningealentwicklung zu ersehen. Die adult-anatomischen Beschreibungen der Meningen, namentlich der Rückenmarkshäute, von *Rabl-Rückhard* und *Sterzi* scheinen mir auch nicht völlig übereinzustimmen; sie sind wenigstens nicht sehr deutlich. Die Entwicklungsgeschichte der Meningen der Crocodylia untersuchte ich an einer Reihe (sehr vollständig) mikrotomierter Embryonen von *Crocodylus porosus*. (Schnittserien der Amsterdamer Anatomie.) Es handelte sich nachher darum, die spinalen Befunde an anderen Krokodilen (*Caiman*, *Alligator*) wenigstens einigermaßen zu kontrollieren und zu ergänzen.

Crocodylus porosus.

Mir standen zur Verfügung: fünf jüngere Embryonen, ungefähr die Stadien 53—54—55/56—57 und 58/59 *Voeltzkows* und einige ältere Embryonen, deren Kopflängen 9—10—11½—13—15—18—20—30 mm waren.

Der Embryo *Voeltzkow* 53 hatte um die Anlage des Zentralnervensystems herumgelagert nur undifferenziertes embryonales Bindegewebe, in dem künftige intrakranielle (stärkere) Venen fehlten. Dieses perineurale Mesenchym reichte bis an die Chorda, die Anlagen der Augen, Ohren und Muskeln und sonst bis an die Haut (das Ektoderm).

In den Stadien 54 und 55/56 waren in dem perineuralen Mesenchym schon einige der künftigen (stärkeren) intrakraniellen Venen vorhanden. Sie sind Vv. perineurales zu bezeichnen. Keine Schädelanlage vorhanden. Der Embryo Stad. 57 weist eine noch wenig umfangreiche, blastematös-vorknorpelige (namentlich basale) Schädelanlage auf. Das (basal) zwischen der Schädelanlage und dem Gehirn eingeschlossene Bindegewebe, die gemeinschaftliche Anlage der Meningen einschließlich des Endocraniums, ist nunmehr Meninx primitiva (und die darin befindlichen Venen sind Vv. meningis primitivae) zu bezeichnen. Dorsal kann nur erst von perineuralem Mesenchym die Rede sein, sowie von perineuralen Venen.

Die Embryonen Stad. 58/59 sowie der Embryo VI (Kopflänge 9 mm) haben nur eine ausgedehntere vorknorpelig-knorpelige Schädelanlage bekommen; die homogene Meninx primitiva reicht schon weiter dorsal, das Gebiet des perineuralen Mesenchyms ist eingeschränkt worden. Weiter dorsal gelagerte Teile der Vv. perineurales sind also zu Vv. meningis primitivae geworden. Ähnliches gilt vom näch-

sten Embryo VII (10 mm Kopflänge). In den Embryonen VIII und IX gibt es keine homogene, einheitliche *Meninx primitiva* mehr. Aus dieser heraus sind entstanden: eine innere dünnere (in sich homogene) Schicht, die *Endomeninx* und seine äußere dichtere (in sich gleichfalls homogene) Schicht, die *Ektomeninx*. Letztere enthält nicht nur die stärkeren intrakraniellen Venen (als *Vv. ectomeningis*) sondern auch die *Hypophysis* und die Anlage der *Sacci endolymphatici*. Eine Andeutung einer *Endocraniumanlage* (einer *Membran* also) gibt es noch nicht.

In dem Embryo X hat sich die innerste, dem Gehirn unmittelbar anliegende *Endomeninxschicht* zu einer noch wenig scharf abgesetzten Grenzschrift verdichtet (*Anlage der Gefäßhaut = Pia*). Der *Ektomeninx* sind zwei ähnliche Grenzschriften entstanden: eine äußere, die der Schädelwand sich anfügt, die *Endocraniumanlage* und eine innere, die Anlage der echten *Dura mater*. Letztere bekundet ihre *ektomeningeale* Natur dadurch, daß sie durch viel dichteres (*ektomeningeales*) *Zwischengewebe* mit der *Endocraniumanlage* als mit der *Piaanlage* verbunden ist. Das dichtere *ektomeningeale* *Zwischengewebe* enthält die Venen (*Vv. ectomeningis — Vv. peridurales*), die *Hypophyse*, usw.

Embryo XI. Die schon erwähnten Grenzschriften haben sich schärfer von dem sie umgebenden (weiter verdünnten) *Zwischengewebe* abgesetzt; sie haben also mehr das Aussehen von Häuten, Membranen, bekommen. Das gilt besonders vom Embryo XII. Darin sind also anzutreffen (von innen nach außen) eine *Pia = Gefäßhaut (Endomeninx)*; sehr verdünntes *endomeningeales (intermeningeales) Zwischengewebe*; eine echte *Dura mater (zur Ektomeninx gehörig)*; *ektomeningeales* nicht so stark verdünntes (*peridurales*) *Zwischengewebe*, in dem *Vv. peridurales*, die *Sacci endolymphatici* usw. liegen und das *Endocranium*. Zwischen den von vornherein völlig getrennt angelegten Membranen, *Dura mater* und *Endocranium* befinden sich hier also noch mit eigener Wand ausgestattete, nicht eng eingeschlossene, Venen, also keine *Sinus*.

In dem ältesten Embryo sind die adult-anatomischen Verhältnisse im Schädel angebahnt, das heißt, sie sind noch nicht an allen Stellen der Schädelhöhle erreicht worden. An mehreren Stellen jedoch haben sich die *Dura mater* und das *Endocranium* schon zu einer einheitlichen Membran (die zugleich *Endocranium* und harte *Hirnhaut* ist), zur *Dura mater secundaria* vereinigt. Die *Hypophyse* bedingt eine lokale Nichtvereinigung; sie hat auch adult noch ihre *peridurale* Lage. Die *periduralen* Venen und die *Sacci endolymphatici* bedingen nur sehr scharf lokalisierte, kleine Nichtvereinigungen. Sie werden engstens in die, mit deren Wand verwachsene *Dura mater secundaria* eingeschlossen. Die *Vv. peridurales* werden dabei *Sinus durae matris secundariae*, die *Sacci* bekommen eine *intra- (sekundär) durale* Lage. Im adulten Krokodil hat diese *Dura-Endocraniumverwachsung* im Schädel, bis auf die Stellen wo Venen usw. liegen, überall stattgefunden. Davon kann man sich am makroskopischen Präparat leicht vergewissern, auch die Arbeit *Rabl-Rückhards* garantiert es. Neben der *Dura secundaria* gibt es dann nur *intermeningeales* *Zwischengewebe* (dünn) und eine *Gefäßhaut = Endomeninx (Pia)*.

Die Entwicklung der Rückenmarkshäute stimmt mit derjenigen der Hirnhäute fast völlig überein. Auch spinal wird eine überall breite *Ektomeninx* angelegt, deren Grenzschriften (künftige *Dura mater* und künftige *Endorhachis*) von vornherein getrennt sind. Dazwischen liegen dann auch *Vv. ectomeningis* die zu *Vv. peri-*

burales werden. Jedoch eine Verschmelzung der Dura mit der Endorhachis, wie im Schädel mit dem Endocranium, findet nicht statt. Aus den Vv. peridurales werden keine Sinus durae matris secundariae. Ich habe in der Abb. 28 einen Schnitt, der das Stadium der getrennten Ektomeninxgrenzschichten zeigt, dargestellt. Nachher werden die Grenzschichten also nur zu deutlichen Membranen, sonst geschieht nichts mehr. Zu bedenken ist natürlich, daß die Endorhachis sich als Bandapparat über die Zwischenwirbelräume hinweg fortsetzt.

Meine Untersuchungen über die spinale Meningeentwicklung der Krokodile sind hauptsächlich an dem Halsteil der Meningen angestellt worden. Dieser Teil war in den von nicht allzu kurz abgeschnittenen Köpfen älterer Embryonen angefertigten Schnittserien vorhanden. Deshalb war es mir eine sehr erwünschte Ergänzung, daß ich wenigstens einige Entwicklungsstadien (die, worauf es besonders ankommt, die älteren) der spinalen Meningeentwicklung an anderen Krokodilen (Caiman, Alligator) in verschiedenen Regionen der Wirbelsäule habe beobachten können. (Schnittserien von Prof. *Sluiter*). Dabei ist mir

spinal außerhalb der Halsregion weder beim Caiman noch beim Alligator etwas von den cervicalen *Crocodylus*verhältnissen Abweichendes begegnet. Das von der Halsgegend des *Crocodylus* Gesagte gilt also auch wohl beim *Crocodylus* (spinal) im allgemeinen. Die Vergleichung mit *Sterzis* spinaler Angabe kann unterbleiben, da diese doch nur ein im *Sterzis*chen Sinn gedeutetes Zitat *Rabl-Rückhards* ist; er ist dabei ausgegangen von der nichtrichtigen Voraussetzung, Krokodile und z. B. Saurier verhielten sich spinal völlig gleich. Vgl. nächstes Kapitel: Vergleichendes usw. Eine kurze Zusammenfassung der ontogenetischen und anatomischen Resultate sei hier angeschlossen; vgl. besonders die beigegebenen Schemen. Soweit nichts besonders hinzubemerkt ist, gilt die Rekapitulation auch spinal. Zuerst ist nur perineurales Mesenchym ohne (Abb. 2; spinal), später mit (Abb. 4A) eingelagerten perineuralen Venen vorhanden; dann entsteht die Skelettanlage: Meninx primitiva mit Vv. meningis primitivae (Abb. 4B). Nachher kommt ein Stadium mit Ektomeninx und Endomeninx und mit Vv. ectomeningis (Abb. 21A); Grenzschichten gelangen zur (völlig getrennten) Ausbildung (Abb. 24A); aus ihnen werden Membranen und es gibt peridurale Venen (Abb. 24B). Über dieses Stadium kommen die spinalen Meningen und Venen nicht hinaus (Abb. 29). Die cerebralen Dura- und Endocraniummembranen verschmelzen: Sinus durae matris secundariae (Abb. 24C).

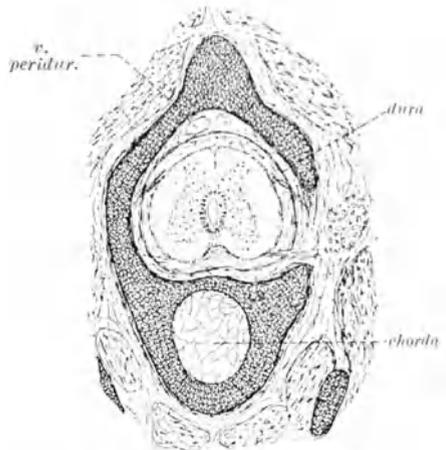


Abb. 28. *Crocodylus*, 18 mm, transversal.

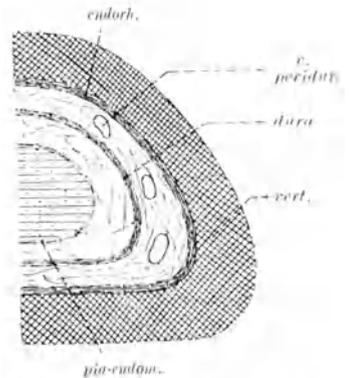


Abb. 29. *Crocodylia*, Anatomie, spinal.

Die spinalen Venen- und Meningenverhältnisse sind also die primitiveren. Das zeigt deren Ontogenie ganz unzweideutig: die letzte Entwicklungsphase der Hirnhäute hat kein spinales Homologon. Die Krokodile haben keine Parietalorgane (*Studnicka*); diese haben also auch nicht irgendeine Meningenrelation. Eine besondere Ektomeninxaufspaltung in der Regio prootica gibt es bei den Crocodilia nicht: embryonal ist schon eine totale „Aufspaltung“ da; außerdem sind die Ganglien des Quintus und des Facialis extrakraniell. Eine lokale Nichtverschmelzung ist deshalb auch ausgeschlossen. Die in der Regio prootica extrakranielle Stammvene (so lange vorhanden) hat natürlich nie eine Meningenrelation gehabt. Septumbildungen, die von der Dura mater (secundaria) ausgehen sollten, gibt es sogar bei Krokodilen nicht. Die cerebrale Meningenentwicklung ist im allgemeinen der spinalen ein wenig voraus.

Vergleichendes über die Reptilien.

Vergleichende Betrachtungen über die Hüllen des Zentralnervensystems der Reptilien hat nur *Sterzi* geliefert. Der hat nur über spinale Meningen geschrieben, und diese solten bei allen Reptilien dieselben sein. Das ist meines Erachtens falsch, sogar wenn man *Sterzis* deskriptive Daten im allgemeinen für richtig halten möchte.

Die Meningenentwicklung (zunächst spinal und cerebral) beginnt bei allen Reptilien mit perineuralem Mesenchym ohne Venen, nachher mit Vv. perineurales. Dann: Meninx primitiva und Vv. meningis primitivae.

Die cerebralen Meningen aller Reptilien und die spinalen der Krokodile entwickeln sich weiter: Ekto- und Endomeninx (Vv. ectomeningis); getrennte Grenzschichten — Dura und Endochondrium (Vv. peridurales) sowie Pia. Da machen die spinalen Meningen der Krokodile halt. Die Cerebralen aller Reptilien kommen noch einen Schritt weiter: Dura secundaria und Sinus durae matris secundariae. Die spinalen Meningen und Venen der Krokodile sind also (ontogenetisch genau begründet) primitiver als die cerebralen Meningen und Sinus der Reptilien (insgesamt). Die Entwicklung der Rückenmarkshäute der anderen Reptilien ist von derjenigen der Hirnhäute (und der Rückenmarkshäute der Krokodile) schon eher verschieden. Die Ektomeninx wird nur lokal verbreitert (nicht überall breit) angelegt. Die einzige Ektomeninxgrenzschicht hat nur (anatomisch, von vornherein) lokale kleine Aufspaltungen; cerebral (usw.) sind von Anfang an zwei völlig getrennte Grenzschichten vorhanden und dasselbe gilt von der Membran (den Membranen) die aus dieser (diesen) Grenzschicht(en) heraus entstehen. Es gibt also ähnliche, korrespondierende Stadien, jedoch sie sind nicht gleich (völlig übereinstimmend). Die cerebralen (und spinalen Krokodil-) Meningen entwickeln sich also nicht etwa aus adulten spinalen Meningen der (anderen) Reptilien heraus. Genau so sind die cerebralen Sinus peridurales ontogenetisch nie Sinus ectomeningis (spinal) gewesen. Die gemeinschaftlichen, völlig übereinstimmenden Entwicklungsstadien liegen sehr weit zurück. Die Ontogenie hilft hier also bei der Rekonstruktion phyletischer Prozesse nicht viel. Wenn auch im allgemeinen ontogenetisch davon nichts zu erblicken ist, muß man sich folgendes denken (vgl. das Kapitel Desmocranium usw.): Aus den (anatomisch) sehr kleinen Ektomeninxaufspaltungen der spinalen Meningen der Reptilien (ohne Krokodile) und aus deren Sinus ectomeningis gingen die der Chelonier (cervical schon weniger kleine Ektomeninxaufspaltungen, anatomisch gemeint, mit Sinus und Vv. ectomeningis) hervor. Aus diesen die spinale Organisation,

die wir bei Krokodilen antreffen (völlig frei Dura; vv. peridurales). Und aus den spinalen Meningen (und Venen) entstanden „phyletisch“ die cerebralen Meningen und Sinus aller Reptilia (hier ontogenetische Wiederholung). Die cerebralen Meningen sind also bei allen Reptilien die höher entwickelten; von den spinalen Hüllen sind es die der Crocodilia.

Die Hypophyse und die Sacci endolymphatici verhalten sich bei allen Reptilien zu den Hirnhäuten ontogenetisch und anatomisch gleich. Die Verhältnisse in der Regio prootica (keine besondere Spaltung, extrakranielle Stammvene ohne Meningenrelation) sind bei allen Reptilien (hier wie sonst natürlich: soweit bekannt) dieselben. Das ungleiche gegenseitige Verhalten von Meningen und Parietalorgane ist nicht den Meningen, sondern den Parietalorganen anzurechnen; wo ein „Parietalauge“ fehlt, erreicht dieses die Dura mater secundaria auch nicht, gibt es nur eine intermeningeal gelagerte Epiphyse. Duplikaturen (Septumbildungen) der Hirnhäute (der Ektomeninx oder der Dura mater) fehlen sämtlichen Reptilien.

Zum Schluß betrachte ich die spinalen und cerebralen Meningen der Reptilien nichtgetrennt, kombiniert. Dann sind die Meningen der Krokodile die höher entwickelten, die der übrigen Reptilien die primitiveren. Diejenigen der Chelonia wären wegen der cervicalen Besonderheit vielleicht gesondert zu betrachten als weniger primitive, die jedoch denen der Sauria usw. sehr nahe stehen, viel näher als denen der Crocodilia.

Sauria usw. → (Chelonia →) Crocodilia.

Der obige Satz soll das veranschaulichen. Es hat bisher noch kein Grund vorgelegen zur Erwähnung, daß bei Reptilen (auch bei Anuren, im allgemeinen bei Tieren mit nicht so ganz einfachen Meningen) die Entwicklung der Hirnhäute basal schneller sich vollzieht als dorsal, weshalb ich das hier anhangsweise bemerke. Es handelt sich hier um eine allgemeine Erscheinung, die ihrer Allgemeinheit wegen gerade bei vergleichenden Betrachtungen unberücksichtigt bleiben kann.

Aves.

Die Entwicklung der Hirnhäute der Vögel erwartet noch eines Bearbeiters, diejenige der Rückenmarkshäute hat *Sterzi* beschrieben. Von der inneren Periostauskleidung der Wirbelsäule soll die gemeinschaftliche Anlage von Dura mater und Pia mater (das sind nicht *Sterzis* Namen) entwicklungsgeschichtlich völlig verschieden sein. Die größeren spinalen Venen sollen in der Endorhachis liegen.

In der Literatur liegen mehrere, unten noch zu erwähnende, deskriptiv-anatomische Angaben über die Meningen der Vögel vor; sie differieren namentlich in bezug auf eine eventuelle Arachnoidea. Einige Autoren (*Sterzi* u. a.) verneinen bei Vögeln die Anwesenheit einer Arachnoidea, andere Autoren möchten die Arachnoidea der Vögel wohl anerkennen; sie haben jedoch von dieser Arachnoidea sehr verschiedene Vorstellungen. Das Problem der Hüllen des Zentralnervensystems der Vögel ist also nicht nur in ontogenetischem Sinn, sondern auch in anatomischem Sinn noch zu lösen. Für meine Studien benutze ich in erster Linie eine sehr schöne Reihe von Hühnerembryonen (bis an ein 17 Tage-Stadium). Dann habe ich eine, doch auch noch sehr gute, Reihe mikrotomierter Anasembryonen untersucht. Die nachherige Untersuchung dreier Vanellusstadien hatte keine große Bedeutung mehr.

Gallus domesticus.

Im ganzen untersuchte ich 23 Embryonen. Professor *van Wijhe* (Groningen) hat mir einige davon geschenkt, einige hatte Dr. *de Lange* (Utrecht) die Güte mir zum Studium zu überlassen. Die Mehrzahl der Schnittserien befindet sich in der Sammlung der Amsterdamer Anatomie. Ich werde die jüngeren Embryonen mit der Bebrütungsdauer angeben, die nächsten mit den Nummern der Normentafelfiguren, mit denen sie verglichen worden sind, die ältesten werde ich mit den Kopflängen bezeichnen. Ich brauche nicht alle Embryonen gesondert anzuführen.

Die Embryonen I—V, (46—72 Stunden) stimmten alle darin überein, daß deren Zentralnervensystem nur durch undifferenziertes, homogenes, embryonales Bindegewebe umgeben war. In diesem perineuralen Mesenchym, das, soweit nicht Chorda Augen-, Ohren- und Muskelanlagen eine periphere Grenze bildeten, bis an das Ektoderm reichte, waren später (stärkere) interkraniale Venen noch nicht vorhanden. In den nächsten Embryonen gibt es aber in dem perineuralen Mesenchym schon einige der künftigen intrakraniellen Venen (der stärkeren). Sie sind der Lage nach Vv. perineurales zu bezeichnen. Von der Schädelanlage noch keine Spur.

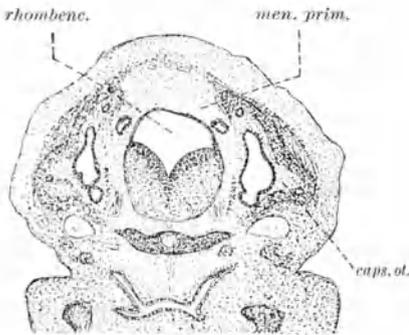


Abb. 30. Gallus, 9 mm Kopflänge, frontal.

In den Embryonen X—XII (Kopflänge 5—8 mm; NT. 26—30) ist eine noch wenig umfangreiche blastematös-vorknorpelige, teilweise auch schon knorpelige, Anlage des Primordialschädels vorhanden. Das (namentlich basal) zwischen dieser Anlage und dem Gehirn eingeschlossene, noch homogene perineurale Mesenchym ist nun Meninx primitiva zu nennen, da sich aus ihm heraus sämtliche Hirnhüllen einschließlich des Endocraniums bilden sollen. In

der Meninx primitiva liegen Vv. meningis primitivae.

Die nächsten älteren Embryonen haben nur ein vollständigeres Primordialcranium bekommen. Eine weitere Differenzierung der Meninx primitiva hat sich nicht ereignet. Es hat sich nur das Gebiet, in dem (wegen des dort noch fehlenden Knorpelschädels) nur von perineuralem Mesenchym und perineuralen Venen die Rede sein kann, verkleinert. Vgl. die Schnittabbildung 30 von einem 9 mm kopflangen Gallusembryo: Meninx primitiva ohne jegliche Andeutung irgendeiner inneren Perichondriumanlage. Das ist auch noch so in meinem Embryo XV ($8\frac{1}{4}$ Tage bebrütet; NT. 32—33).

In den Embryonen XVI und XVII (Kopfl. 11 mm; NT. Abb. 34) unterscheiden sich von den jüngeren dadurch, daß in den basalen Gebieten aus der Meninx primitiva heraus sich eine innere dünnere Endomeninx und eine äußere dichtere Ektomeninx gebildet haben. Letztere enthält Vv. ectomeningis. Dorsal hat diese Differenzierung noch nicht stattgefunden, so daß von den künftigen Septa der Dura mater noch nichts zu bemerken ist. Ekto- und Endomeninx sind beide in sich homogen, nur voneinander der Dichtigkeit nach verschieden. Im Embryo XVIII erstreckt sich die Ekto- und Endomeninxdifferenzierung schon bis in

die dorsalsten Teile des Schädels hinein. Die *Meninx primitiva* ist jedoch an den Stellen der späteren Duraduplikaturen noch einheitlich; so zum Beispiel senkt sich ein Ektomeninxfortsatz noch nicht zwischen die Hemisphären hinein.

Embryo XIX (Kopflänge 15 mm; älter als Abb. 35 der NT.) weist zum ersten Mal, vgl. Abb. 31, eine zwischen die Hemisphären hineinreichende Differenzierung von Ekto- und Endomeninx auf, eine homogene, recht kleine Falxanlage ist also vorhanden. In den basalen Schädelgebieten ist die Meningeentwicklung schon weiter vorgeschritten. Die innerste Zone der Endomeninx hat sich zu einer dem Gehirn unmittelbar anliegenden Grenzschrift (Pia-Gefäßhautanlage) verdichtet; die Ektomeninx jedoch hat zwei verdichtete Grenzschriften geliefert: eine innere, die Anlage der rechten Dura mater und eine äußere, die Anlage des Endocraniums, zwischen denen intermediäres, nicht verdichtetes Ektomeninxzwischen-gewebe liegt. Letzteres enthält die Venen: Vv. ectomeningis — Vv. peridurales; auch die Hypophyse ist darin enthalten. Die Ektomeninxgrenzschriften sind von vornherein, überall, räumlich getrennt.

Die Anlage des Tentorium, ein Ektomeninxfortsatz der ins Schädelinnere hineinreicht, hat in diesem Embryo schon Grenzschriften und weniger dichtes Zwischengewebe. Vgl. Abb. 32. Die innere ektomeningeale Grenzschrift (Anlage der

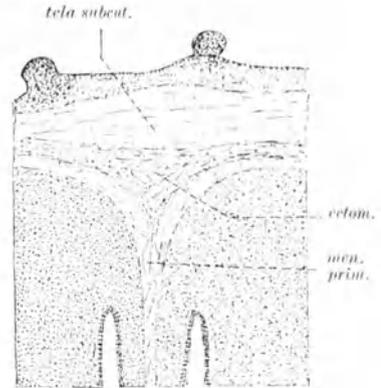


Abb. 31. Gallus, 15 mm Kopflänge, frontal.

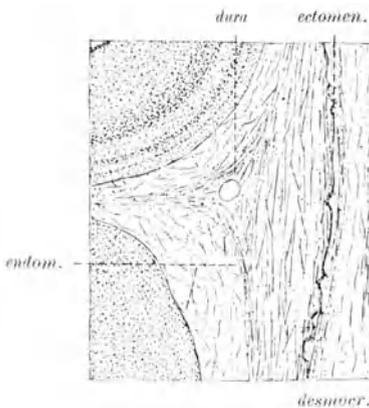


Abb. 32. Gallus, 15 mm Kopflänge, frontal.

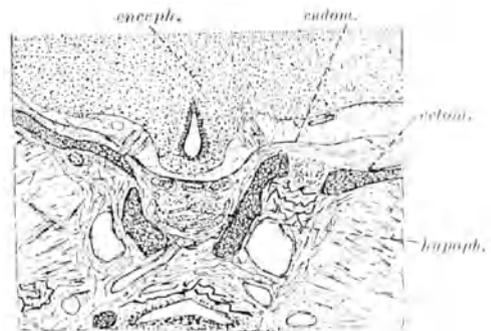


Abb. 33. Gallus, 13 1/2 Tage, frontal.

echten Dura) bildet die obere und die untere Lamelle der Tentoriumanlage, zwischen denen eine Fortsetzung des (parietalen) Ektomeninxzwischen-gewebes liegt.

Diesen Entwicklungsgrad hat die Falxanlage (weiter dorsal) erst in dem Embryo XX (Kopflänge 17 mm) erreicht. Darin hat der Meningeanlage dorsalster Teil nunmehr überall Grenzschriften, wie sie der vorige Embryo schon basal hatte, bekommen. Somit läßt sich jetzt auch die ektomeningeal-peridurale Lage der Sacci endolymphatici und der weiter dorsal im Schädel befindlichen, stärkeren Venen feststellen.

In dem Embryo XXI (13 $\frac{1}{2}$ Tage alt; Kopfl. 20 mm) sind aus den bisherigen unscharfen Grenzschichten (besonders basal) scharfkonturierte Membranen geworden. Vgl. Abb. 33. Die (echte) Dura mater ist mit dem Endocranium noch immer durch dichteres Ektomeninxzwischen­gewebe als mit der Gefäßhaut (Pia-Endomeninx) durch Endo- (intermeningeales) Meninxzwischen­gewebe verbunden. Das zeigt auch jetzt noch die ektomeningeale Herkunft der Dura mater. Es gibt hier noch stets Venen (Vv. perineurales) mit eigener, von den Ektomeninxmembranen, unabhängiger Wand, also keine Sinus. Besonders das endo-(inter)meningeale Zwischen­gewebe hat sich zu einem ziemlich grobmaschigen Netzwerk verdünnt.

Die Embryonen XXII und XXIII zeigten (sie waren 15 resp. 17 Tage alt; Kopflängen 26 und 28 mm) wie schließlich im Schädel Dura mater und Endocranium nahezu vollständig miteinander, zu einer einheitlichen Dura mater secundaria, verwachsen. Die Hypophyse verhindert diese Verwachsung lokal; sie behält ihre peridurale Lage. Die Sacci endolymphatici und die bisherigen periduralen Venen werden engstens in die Dura mater secundaria eingeschlossen, geraten in eine intra (sekundär) durale Lage. Die Venen haben nachher keine von der Dura secundaria verschiedene Wand mehr, sind dann also Sinus durae matris secundariae geworden. Auch die beiden (echt-duralen) Grenzschichten des Tentorium und der Falx verwachsen untereinander. Venen werden dabei als Sinus in deren der Schädelwand (dem Endocranium) angehefteten Basis eingeschlossen. Verschiedene (Endomeninx-) intermeningeale Bälkchen bleiben stehen; zu einer, von der Dura durch einen Spalt getrennten „Arachnoidea“-Membran kommt der Gallusembryo nicht. Die Entwicklung der cerebralen Meningen und Venen (Sinus) ist hiermit beendet, das bezeugen mir die adult-anatomischen Beschreibungen, soweit sich darin Übereinstimmendes (vgl. unten) befindet (*Krause, Streeter* u. a.).

Der adulte Gallus hat somit eine dem Gehirn sofort anliegende Gefäßhaut (Pia-Endomeninx), intermeningeales Gewebe, sowie eine Dura secundaria, die Sinus enthält und die kleine Fortsätze in das Schädelinnere sendet (Tentorium, Falx). Letztere ist harte Hirnhaut und Endost des Schädels zugleich.

Die Entwicklungsgeschichte der spinalen Meningen stimmt nahezu völlig mit derjenigen der Hirnhäute überein. Auch spinal entwickelt sich eine überall breite Ektomeninx, die später zwei von Anfang an überall getrennte Grenzschichten bekommt. Dann gibt es auch spinal Vv. ectomeningis-Vv. perineurales, d. h. Venen mit eigener Wand, keine Sinus. Eine Verwachsung der, aus den beiden Ektomeninxgrenzschichten hervorgehenden Membranen (echte Dura mater und Endorhachis) findet jedoch nicht statt und die spinalen Vv. peridurales werden also auch nicht als Sinus eingeschlossen. Spinal unterbleibt also nur die letzte Etappe der cerebralen Meningenentwicklung. Das beweisen auch die Daten anderer Autoren über die Anatomie der Rückenmarkshäute (*Sterzi, Streeter, Krause, Hanson-Pruss*). *Streeter* redet allerdings von einer membranartigen Arachnoidea und *Hanson-Pruss* gibt sich schon zufrieden mit arachnoidealen Bälkchen, die nur gewöhnliches intermeningeales Gewebe sind; eine Arachnoidea, wie das bei Säugetieren verstanden wird, von der Dura durch einen Spalt getrennt (vgl. im Kapitel Homo) und innerhalb der es subarachnoideale Bälkchen gibt, die gibt es bei Gallus nicht. Dura mater-Duplikaturen gibt es spinal natürlich nicht, und die Endorhachis liefert intervertebral den bindegewe-

bigen (Bänder-)Abschluß des Spinalkanals gegen die Umgebung. Im erwachsenen Gallus dringen lufthaltige Säckchen intervertebral in den Spinalkanal ein; sie liegen, wie die größeren Venen, peridural. Die Entwicklung dieser Gebilde habe ich nicht beobachten können; sie findet erstens sehr spät embryonal statt und zweitens hatte ich von den älteren Gallusembryonen nur mikrotomierte Köpfe (mit Halsregion) zu meiner Verfügung. Jedenfalls sind die spinalen Meningen schon fertig ausgebildet, wenn von diesen künftigen periduralen Luftsäckchen noch nichts vorhanden ist als deren künftiger Platz. Die Ontogenie der Rückenmarkshäute, die sie gar nicht mitmachen, können sie dann nicht mehr beeinflussen. Aus obigem geht hervor, daß ich mich mit der *Sterzi* schen spinalen Meningenontogenie nicht vereinigen kann, und auch seiner adult-anatomischen Abbildung (nicht am geringsten der darin angegebenen Dura mater) stehe ich sehr skeptisch gegenüber. Sollte diese nicht eine artifizielle Pia-Auffaserung sein?

Anas domestica.

Zur Untersuchung gelangten eine ganze Reihe von Embryonen, der nur die allerjüngsten und die ältesten Stadien der Meningenentwicklung fehlten. Dafür hatte ich jedoch bis einschließlich des 13-Tage-Exemplars auch den ganzen Rumpf (also auch die ganze Wirbelsäule mit den Rückenmarkshäuten) zu meiner Verfügung. Einige Embryonen bekam ich von Prof. *van Wijhe* geschenkt, die Mehrzahl der Exemplare stammt jedoch aus in Amsterdam künstlich bebrüteten Eiern. Die Bebrütungsdauer der Embryonen war: $5\frac{1}{4}$ — $5\frac{3}{4}$ — $6\frac{1}{4}$ — $7\frac{1}{4}$ — $7\frac{3}{4}$ — $8\frac{1}{2}$ — 9 — $9\frac{3}{8}$ — 10 — $10\frac{3}{4}$ — $11\frac{3}{4}$ — 13 — 14 Tage. Ich brauche nicht alle gesondert zu beschreiben, besonders da es sich nur um Nachprüfung der Gallusbefunde handelt.

In den jüngsten mir vorliegenden *Anas*-embryonen fand ich die Anlage des Zentralnervensystems von undifferenziertem perineuralem Mesenchym rings umgeben. In diesem perineuralen Mesenchym waren einige der künftigen intrakraniellen stärkeren Venen schon vorhanden (Vv. perineurales). Eine Schädelanlage fehlte völlig. (Vgl. den Schnitt der Abb. 34).

Embryonen von $6\frac{1}{4}$ tägiger Bebrütungsdauer an wiesen eine zunächst noch wenig umfangreiche, blastematös-vorknorpelige, namentlich basale Schädelanlage auf. Das, vorläufig nur basal, innerhalb der Schädelanlage befindliche homogene Bindegewebe ist *Meninx primitiva*, die darin gelagerten Venen sind Vv. meningis primitivae zu nennen. In dem $7\frac{3}{4}$ Tage alten Embryo war die Schädelanlage schon bedeutend größer, hatte sich somit das Gebiet, in dem von einer *Meninx primitiva* die Rede sein kann, auf Kosten dessen, in dem man erst von perineuralem Mesenchym reden kann, vergrößert, sich weiter dorsal ausgedehnt. Eine weitere Differenzierung der *Meninx primitiva* hatte noch nicht stattgefunden. Also nur Vv. meningis primitivae.

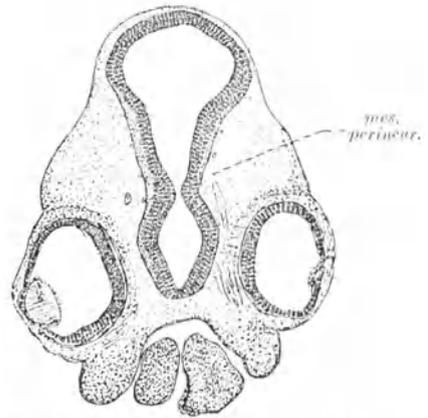


Abb. 34. *Anas*, $5\frac{1}{3}$ Tage, frontal.

Die Embryonen von $8\frac{1}{2}$ und 9 Tagen wiesen eine Differenzierung der Meninx primitiva in eine innere dünnere Endomeninx und in eine äußere dichtere Ektomeninx auf. Letztere war überall ziemlich breit; sie hatte jedenfalls nicht nur an denjenigen Stellen, wo Venen (Vv. ectomeningis) zu enthalten waren, lokale Verbreiterungen. In dem jüngeren der beiden Embryonen hatte die Sonderung von Ektomeninx und Endomeninx nur erst basal stattgefunden; der ältere Embryo hatte auch ganz weit dorsal schon deutlich verschieden dichte Ektomeninx und Endomeninx. Auch zwischen die Hemisphären hinein ragte schon ein (in sich homogener) Ectomeninxfortsatz als Falxanlage. Tentoriumanlage, wenn auch klein, auch schon vorhanden in dem 9tägigen Exemplar.

Embryo von $9\frac{3}{8}$ Tagen. Die innerste Endomeninxzone hat sich zu einer dem Gehirn sofort anliegenden Grenzschicht, der Anlage der Gefäßhaut (Pia-Endomeninx) verdichtet. Aus der Ektomeninx sind zwei Grenzschichten heraus entstanden, deren eine (die äußere) als Anlage des inneren Perichondriums sich dem Schädelknorpel anschmiegt, deren andere (die innere) die Anlage der echten Dura mater ist. Intermediär bleibt weniger dichtes, ektomeningeales Zwischengewebe, in dem die Vv. ectomeningis (peridurales), die Hypophyse und die Sacci endolymphatici gelagert sind. Die beiden Ektomeninxgrenzschichten sind, sobald vorhanden, voneinander auch völlig getrennt. Die Ausbildung der Grenzschichten, die dorsal in diesem Embryo noch nicht deutlich war, zeigte ganz unzweifelhaft das 10tägige Exemplar, in dem auch die Anlagen von Falx und Tentorium schon zwei dichtere (echt-durale) Grenzschichten und intermediäres (peridurales) weniger dichtes, ektomeningeales Zwischengewebe aufwiesen.

In den noch übrigen, älteren Embryonen findet nur eine schärfere Absetzung (gegen das umgebende Zwischengewebe) der bisherigen Grenzschichten, namentlich der beiden ektomeningealen statt; daraus werden deutliche Membranen (echte Dura mater und Endocranium), sodaß nunmehr von Vv. peridurales die Rede sein soll. Besonders das lockere endomeningeale Gewebe (nach Abzug der innersten pialen = Gefäßhaut-Grenzschicht) ist recht spärlich geworden; es sind nur noch zwischen der Dura mater und der Gefäßhaut befindliche (intermeningeale) Balken. Auch das Ektomeninxzwischen-gewebe hat sich verdünnt, jedoch nicht so stark. Somit ist auch diesen Stadien die mit dem Endocranium gemeinschaftliche Entwicklung der echten Dura mater noch anzusehen. Nur in dem ältesten Embryo hatte stellenweise eine Verklebung der echten Dura mit dem Endocranium stattgefunden. Peridurale Venen waren dabei noch nicht so weit eingeschlossen, daß sie zur Sinus geworden wären, also keine eigene Wand mehr hätten. Nachher soll also die Verklebung der beiden Ektomeninxmembranen noch vollständig und durch eine vollständige Verwachsung nachgefolgt werden. Dabei werden die Vv. peridurales zu Sinus durae matris secundariae, denn Dura secundaria ist das Verschmelzungsprodukt von Dura und Endocranium zu bezeichnen. Die adulte Organisation der Hirnhäute ist dann erreicht. Daß erwachsene Enten im Schädel eine einzige harte Hirnhaut, die Sinus enthält, haben, davon kann man sich leicht an dem Kopf eines frischgeschlachteten Tieres überzeugen. Nach dem Stadium meines ältesten Embryos sollen auch noch die beiden (echt-duralen) Grenzschichten des Tentorium und der Falx verwachsen. Dabei werden die in deren Basis enthaltenen Venen auch als Sinus, deren Wand die harte Hirnhaut ist, eingeschlossen.

Eine Arachnoidea, wie die Säugetiere eine haben, bekommt auch *Anas* nicht.

Die Rückenmarkshäute, davon habe ich mich bei *Anas* auch außerhalb der Halsregion überzeugen können, entwickeln sich genau so wie die Hirnhäute, nur die Verschmelzung der echten Dura mit dem Endost (der Endorhachis) findet nicht statt. Aus den Vv. peridurales werden also auch keine Sinus durae secundariae.

Auch spinal wird eine überall breite Ektomeninx, die später ab origine getrennte Grenzschichten bekommt (vgl. den Schnitt der Abb. 35), angelegt.

Die drei durch mich untersuchten Vanellusstadien (des Herrn Prof. *Tandler*) haben mir keine neuen Gesichtspunkte eingetragen, weshalb ich sie übergehen kann. Soweit es hinreichte, hat das *Anas*-Material die am Gallus erhobenen Befunde also nur bestätigen können.

Über andere Vögel liegen meningenanatomische Beschreibungen nicht vor; es sei denn die *Streetersche* vom Strauß, die ich oben schon besprochen habe. Einen Grund zur Annahme, nicht alle Vögel hätten dieselben Meningen, gibt es bisher meines Erachtens nicht; denn das isolierte Vorkommen einer Arachnoidea, gerade bei einem Ratiten mutet recht unwahrscheinlich an. Zur *Streeter*-schen Angabe fehlen außerdem ontogenetische Daten. Die vom *Apteryx* vorliegenden Abbildungen *Parkers* beziehen sich nur auf jüngere, resp. sehr junge Stadien.

Die Entwicklung der Septa der harten Hirnhaut ist noch etwas näher zu betrachten. Ich könnte mir diese Entwicklung in zwei extremsten Weisen denken. Erstens könnten die Septa erst dann entstehen, als die (parietalen) Hirnhäute schon völlig ausgebildet waren: die definitive harte Hirnhaut könnte (ontogenetisch gemeint) einen Fortsatz (eine Falte) erst sehr spät in das Schädelinnere hineinsenden. Zweitens könnte die Entwicklung der Septa mit derjenigen der (übrigen, parietalen) Hirnhäute gleichen Schritt halten: die Differenzierung der Ekto- und Endomeninx fände zwischen den Hemisphären und parietal gleichzeitig statt; dann wären die Septa in der Anlage also von vornherein da; sie kämen nicht erst nachher zu einer (sonst nahezu erwachsenen) Meningenorganisation hinzu. Die tatsächliche Entwicklungsweise steht der an zweiter Stelle erwähnten denkbaren am nächsten, ist damit jedoch nicht identisch. Im allgemeinen sind die Septa von vornherein (im Ekto-Endomeninxstadium schon) vorhanden; die weitere Differenzierung jedoch folgt derjenigen der parietalen Meningen etwas nach (in den unten zu erwähnenden Schemen nicht berücksichtigt).

Weiter macht sich bei den Vögeln deutlich bemerkbar, daß die Meningenentwicklung im Schädel basal im allgemeinen schneller stattfindet. In einem Embryo ist oft basal schon ein weiteres Stadium der Meningenontogenie als dorsal anzutreffen. Vgl. die Schnitte der Abb. 32 und 33. Die spinale Meningenentwicklung dürfte, der cerebralen gegenüber, ein wenig langsamer vonstatten gehen. Zum Schluß gebe ich hier noch eine mit Schemen verdeutlichte Zusammenfassung der

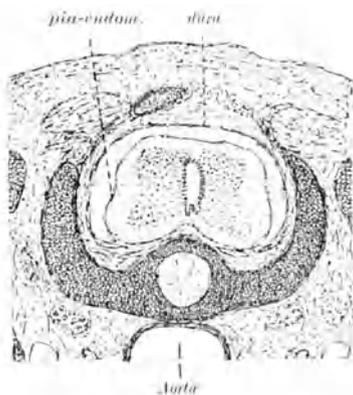


Abb. 35. *Anas*, 9 $\frac{1}{2}$ Tage, (transversal).

ontogenetischen und anatomischen Ergebnisse. Soweit nichts besonders hinzubemerkt ist, gilt die Rekapitulation auch spinal.

Bei Vögeln ist zuerst nur perineurales Mesenchym ohne (Abb. 2), später mit (Abb. 4A) eingelagerten perineuralen Venen vorhanden; dann entsteht die Skelettanlage: *Meninx primitiva* und *Vv. meningis primitivae* (Abb. 4B). Nachher schließt sich ein Stadium mit *Ektomeninx*, *Endomeninx*, *Vv. ectomeningis*, jedoch ohne Falxanlage an (Abb. 21A). Die Falxanlage (und die des Tentoriums) kommt hinzu

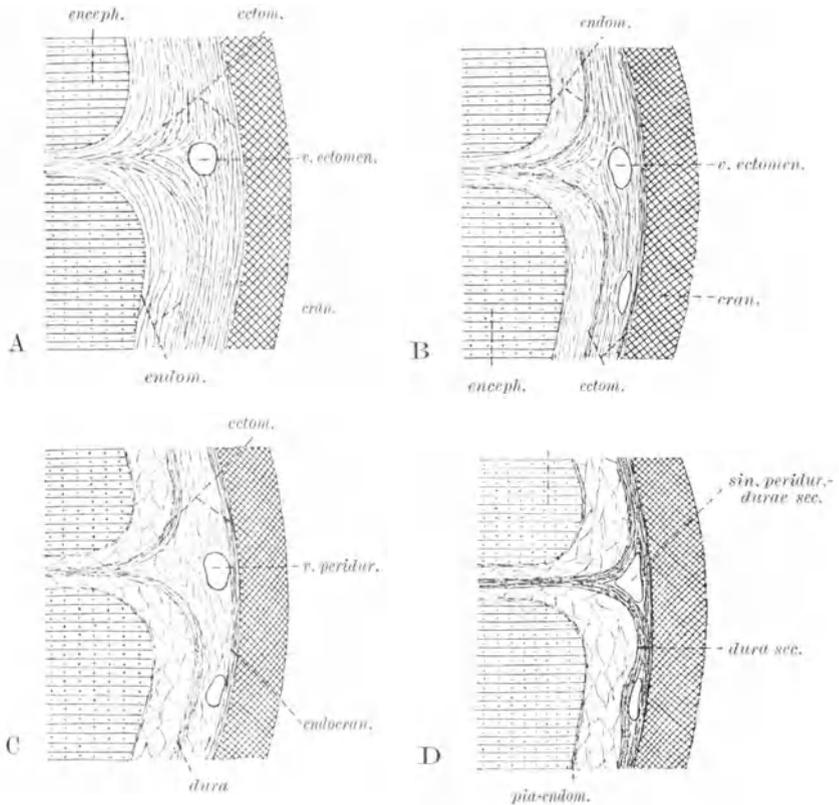


Abb. 36. Aves; Ontogenie und Anatomie.

(Abb. 36A). Grenzschichten gelangen zur Ausbildung (Abb. 36B); aus diesen heraus werden Membranen und es gibt peridurale Venen (Abb. 36C). Über dieses Stadium kommen die spinalen Meningen und Venen nicht hinaus (Abb. 29). Nachher entsteht durch Verschmelzung die cerebrale *Dura mater secundariae* mit *Sinus durae secundariae* (Abb. 36D). Die spinalen Venen und Meningenverhältnisse sind also die primitiveren; das zeigt deren Ontogenie ganz unzweideutig.

Möchte man spinal die lufthaltigen Säckchen im Schema berücksichtigt sehen, so zeigt Abb. 29 nur spätembryonale spinale Meningen und so erhält Abb. 21D diesmal (ein wenig zu kleine, jedoch auch zu reichliche) peridurale Luftsäckchen. Deren Hinzukommen ändert an den Meningen nichts. Das Parietalorgan der Vögel hat

nur eine intermeningeale Lage (von der „Pia“ überzogen), es erreicht die Ektomeninx, die harte Hirnhaut nicht. In der Regio prootica gibt es bei Vögeln keine besondere „Aufspaltung“ der harten Hirnhaut. Die Ganglien des Trigemini und des Facialis, sowie die Stammvene im Bereich des ersteren sind ja extrakraniell, also ohne Meningealrelation.

Mammalia.

Monodelphia.

Insectivora.

Über die Entwicklung der Meningen der Insektivoren kenne ich nur eine Arbeit von *Clermont*, in der nicht viel mehr steht, als daß sämtliche Meningen einschließlich der Durasepten aus dem anfänglich zwischen der Schädelanlage und dem Gehirn gelagerten homogenen Mesenchym entstehen. An anderen Stellen vorhandenen Abbildungen (*Schaffer*) ist auch nur wenig zu entnehmen.

Talpa europaea.

Ich konnte über 6 sehr junge Embryonen, alle unter 3 mm Totallänge, sowie über weitere 18 Embryonen mit folgenden Scheitel-Steißlängen: 3—4—6—6,5—7,5—8—8,5—9—9,2—10—12—13—16,5—18—20—24—32—34 mm verfügen. (Schnittserien der Amsterdamer Anatomie). Wegen der Reichhaltigkeit des zur Verfügung stehenden Materials untersuchte ich von den Säugern in erster Linie Talpa. Nachher hatte ich die Gelegenheit, an anderen Säugern (wenigstens an einigen vollständig) die Talpabefunde nachzuprüfen.

Die Embryonen unter 3 mm Totallänge hatten alle eine von undifferenziertem Mesenchym umgebene Gehirnanlage. In diesem homogenen perineuralen Mesenchym, das, soweit nicht die Chorda, die Augen-, Ohren- und Muskelanlagen sich in den Weg stellten, bis an das Ektoderm reichte, waren von den künftigen (größeren) intrakraniellen Venen noch keine vorhanden. Die nächstälteren Embryonen jedoch (Exemplare von 3—6,5 mm) hatten schon einige der späteren intrakraniellen Venen in dem perineuralen Mesenchym; diese Venen waren der Lage nach Vv. perineurales.

Embryonen von 7,5—8 mm wiesen eine noch wenig umfangreiche blastematösvorknorpelige Schädelanlage (basal) auf. Das zwischen dieser Schädelanlage und dem Gehirn (hier erst stellenweise) eingeschlossene perineurale Mesenchym, die gemeinschaftliche Anlage sämtlicher Meningen (einschließlich des Endocraniums), ist hier Meninx primitiva geworden. Die darin befindlichen Venen sind Vv. meningis primitivae.

Die Exemplare von 8,5—10 mm Scheitel-Steißlänge zeigen keine weitere Differenzierung der Meningenanlage. Nur die Anlage des Primordialschädels hat sich vergrößert; das Gebiet, in dem (dorsal) erst von perineuralem Mesenchym die Rede sein kann, ist also kleiner geworden; das Gebiet, wo es schon eine Meninx primitiva mit Vv. meningis primitivae gibt, hat sich (nach dorsal) vergrößert. Vgl. Abb. 37. (Spinal.)

In den Embryonen von 12 und 13 mm sind aus der bisher einheitlichen, homogenen Meninx primitiva zwei deutlich verschiedene Bindegewebslagen hervorgegangen: eine dünnere (jedoch in sich homogene) Endomeninx liegt dem Gehirn näher, sie ist die innere von den beiden; eine äußere, dichtere (in sich auch homo-

gene) Ektomeninx liegt dem Schädel näher. Letztere, die überall eine gewisse Dicke hat (sich nicht nur lokal zur Aufnahme von Venen usw. verbreitert), enthält Vv. ektomeningis und auch die Hypophyse und die Anlagen der endolymphatischen Säcke. Die Sonderung der Meninx primitiva in Ekto- und Endomeninx ist in dem 12 mm-Embryo dorsal noch nicht erreicht, in dem 13 mm-Exemplar ist sie dorsal doch wenigstens angedeutet. Von einer Falxanlage habe ich noch nichts gefunden. Stadium von 16,5 mm. Mit Ausnahme der dorsalen Gebiete, in denen die Meningeentwicklung noch nicht soweit vorgeschritten ist, hat sich folgendes ereignet :

Die zentralste Zone der Endomeninx hat sich etwas verdichtet zu einer noch unscharfen, dem Gehirn unmittelbar anliegenden Grenzschicht, der Anlage der Gefäßhaut. Die Ektomeninx hat zwei solche Grenzschichten bekommen; eine äußere, die Anlage des Endocraniums, liegt dem Knorpelschädel an, eine innere ist die Anlage der echten Dura mater; mit dieser schließt die Ektomeninx gegen die Endomeninx ab. Zwischen den beiden ektomeningealen Grenzschichten, in dem ekto-

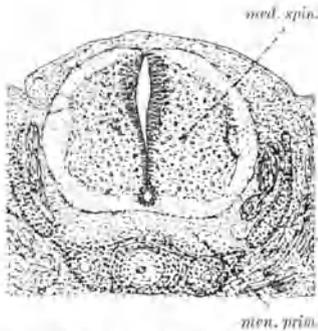


Abb. 37. Talpa, 12 mm, transversal.

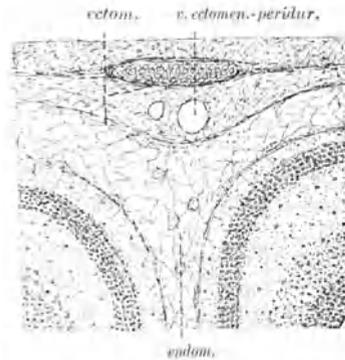


Abb. 38. Talpa, 24 mm, frontal.

meningealen Zwischengewebe (vgl. Abb. 38; dorsal!) liegen die Venen (Vv. ectomeningis-peridurales) und die Hypophyse. Weit dorsal im Schädel sind in diesem Embryo erst Ektomeninx und Endomeninx (beide in sich homogen) entstanden und die dichtere Ektomeninx schiebt einen kurzen Fortsatz zwischen die Hemisphären hinein (Falxanlage).

In den Embryonen von 18 und 20 mm hat sich die Ausbildung von Grenzschichten bis in die dorsalsten Gebiete hinein fortgesetzt. Nur die Falxanlage ist von ihr noch nicht betroffen worden. Besonders basal hat sich das endomeningeale Zwischengewebe stark verdünnt, besonders basal haben sich die Grenzschichten, namentlich die ektomeningealen, schärfer gegen das Zwischengewebe abgesetzt, sodaß diese Grenzschichten zu deutlichen Membranen geworden sind (echte Dura und Endocranium). Wenigstens basal gibt es nunmehr Vv. peridurales.

24 mm-Embryo. Die Ausbildung scharfer Membranen hat sich nun auch dorsal vollzogen (vgl. Abb. 38). Die ektomeningeale Zusammengehörigkeit der echten Dura und des Endocraniums ist noch immer deutlich: beide verbindet ziemlich dichtes Ektomeninxzwischengewebe, während sehr lockeres (endomeningeales) Zwischengewebe echte Dura und Gefäßhaut-(Pia-)anlage trennt. Deutlich peridural

sind nunmehr auch die dorsalen Venen und die Sacci endolymphatici. An den Anlagen von Falx und Tentorium sind in diesem Stadium auch drei Schichten zu unterscheiden: zwei (echt-durale) Grenzschichten zwischen denen (peridurales) ektomeningeales Zwischengewebe liegt (ein Fortsatz des parietalen periduralen Gewebes). Basal im Schädel sind schon einige der kleineren Gewebemaschen zu wenigen größeren vereinigt. Auch ist an einigen Stellen zwischen der echten Dura mater und dem so sehr lockeren Endomeninxgewebe schon eine Höhlenbildung anzutreffen; es handelt sich um die Anlage des subduralen Spaltes. Aus dem hirnwärts von dieser Höhlenbildung befindlichen Gewebe sollen also die Gefäßhaut (Pia), die subarachnoidealen Bälkchen und die Arachnoidea (die Grenzmembran mit der die subarachnoidealen Räume abschließen) heraus entstehen.

Im 32 mm-Embryo ist die endomeningeale Höhlenbildung nicht mehr auf die basalen Regionen beschränkt. Auch hat die äußerste Schicht des durch subdurale Höhlenbildung von der (Ektomeninx) Dura mater abgelösten endomeningealen maschigen Gewebes schon das Aussehen einer (neuentstandenen) Grenzschicht bekommen. Diese periphere, äußere Endomeninxgrenzschicht ist die Anlage der Arachnoidea. Das innerhalb dieser befindliche, maschige Endomeninxzwischen-gewebe wird im adulten Säugetier subarachnoideales Gewebe genannt. Genau so wie die ursprünglich in sich homogene Ektomeninx also ziemlich frühembryonal eine Endocraniumanlage, Zwischengewebe und die Anlage der echten Dura mater liefert, so entstehen viel später aus der vorher in sich auch homogenen Endomeninx heraus (diesmal von innen nach außen gerechnet) die Gefäßhaut (Pia mater), subarachnoideales Gewebe und die Arachnoidea.

Außerdem sind an einigen Stellen im Schädel die beiden ektomeningealen Membranen, Dura mater und Endocranium miteinander verklebt. In viel größerem Stil hat diese Verklebung und auch schon eine entsprechende Verwachsung in dem ältesten Embryo stattgefunden. Nur an denjenigen Stellen, wo die peridurale Gebilde (Hypophyse, Venen) lagen, hat diese Verwachsung unterbleiben müssen. Die kleineren der periduralen Gebilde wurden engstens in die, durch die obenerwähnte Verwachsung entstandene, Dura mater secundaria eingeschlossen: so z. B. die Sacci endolymphatici und die Vv. peridurales. Letztere haben nachher sozusagen keine eigene Wand mehr; die lokal nicht vereinigten Blätter der Ektomeninx sind dann die Venenwand. Aus den periduralen Venen sind dann also Sinus durae matris secundariae geworden. Die Hypophysis, das Gasser'sche Ganglion und der zwischen diesen beiden befindliche Sinus cavernosus (resp. dessen Anlage) bedingen zusammen eine geräumigere Nichtvereinigung der Dura mit dem Endocranium. Deshalb ist die Lage dieser Gebilde vielleicht auch nachher eher peridural als intrasekundärdural zu nennen.

Auch die beiden echt-duralen Grenzschichten der Falx und des Tentorium haben sich eng aneinander gelegt; dabei wurden die in der, an der Schädelwand (an der parietalen Dura) angehefteten, Basis dieser Septa gelagerten Venen auch als Sinus eingeschlossen.

Aus Obigem geht hervor, daß die Dura-Endocraniumverwachsung und die Ausbildung der subduralen und (inter-resp.) subarachnoidealen Höhlen zeitlich nahezu zusammenfallen; wo die Dura-Endocraniumverwachsung früh stattfindet (an prominenten Knochen- resp. Knorpelstellen) kommt die Arachnoidealausbil-

ung nachher. An anderen Stellen ist gerade das Umgekehrte der Fall oder liegt völlige Koinzidenz beider Entwicklungsvorgänge vor.

Mein ältester *Talpa*-embryo hat die adulte Meningeorganisation wohl erreicht im Schädel; er hat wenigstens das, was von anderen Säugetieren als definitive Meningeorganisation beschrieben worden ist. Mit der *Clermontschen* Angabe, *Talpa* sollte keine Arachnoidea haben, bin ich nicht einverstanden (vgl. jedoch im Kapitel *Homo* das über den Begriff: Arachnoidea in der deutsch-englischen und in der französischen Nomenklatur Gesagte). Der adulten cerebralen Meningeordnung entspricht das Schema der Abb. 48D. (Vgl. auch *Sterzis* Angabe vom *Erinaceus*.)

Die Entwicklungsgeschichte der spinalen Häute stimmt fast vollständig mit derjenigen der Hirnhäute überein. Nur die letzte Umbildung der cerebralen Meningeentwicklung, die Verschmelzung von der Dura mit dem Endocranium zu einem einheitlichen Ganzen, der Dura secundaria, die zugleich harte Hirnhaut und Endost ist, unterbleibt spinal. Da entstehen keine Sinus durae matris secundariae, über das Stadium der Vv. peridurales (vgl. Abb. 48E) kommen die stärkeren spinalen Venen nicht hinaus. Spinal gibt es also auch ein Stadium mit homogener Meninx primitiva (vgl. den Schnitt der Abb. 37). Dann folgt eins mit überall breiter (nicht nur lokal verbreiteter) Ektomeninx und Endomeninx. Die beiden Ektomeninxgrenschichten und die daraus entstehenden Membranen (Dura und Endorhachis) sind auch von vornherein getrennt. Septa der Dura mater (der harten Rückenmarkshaut) werden spinal natürlich nicht angelegt. Dagegen setzt sich die (spinale) Endorhachis, von Skeletteilen unabhängig, als Bandapparat über die Intervertebralar (Interarcuar)räume hinweg fort. Jedenfalls, die Rückenmarkshäute der *Talpa* sind im Vergleich mit den cerebralen Meninge die Primitiveren, sowie die spinalen Venen primitiver als die cerebralen Sinus sind; das beweist die Ontogenie.

Die Gl. pinealis (das Parietalorgan) ist, wie bei Säugern überhaupt, bei der *Talpa* nur von geringem Umfang; von der Pia überzogen erreicht es die Ektomeninx (oder deren Fortsatz, das Tentorium) nicht. Adult hat die Gl. pinealis mit der harten Hirnhaut dann auch nichts zu schaffen.

Das Trigeminalganglion der *Talpa* hat eine intrakranielle Lage; zwischen diesem Ganglion und dem Gehirn befindet sich die echte Dura mater, die sich an dieser Stelle mit dem Endocranium nicht vereinigen können. Die Sinus cavernosi (die Stellvertreter der Trigeminusabschnitte der linken und rechten Stammvenen) sind auch intrakraniell und zwar (vgl. nachher) sollte man es so sagen: Die Hypophyse ist (intrakraniell) peridural gelagert und mit dem Quintusganglion ist der Sinus cavernosus es auch. Die periduralen (intrakraniellen) Räume, in denen obige Gebilde sich befinden, sind gegenseitig nicht scharf abgegrenzt, namentlich in älteren Embryonen nicht.

Diese nebensächlichen Angelegenheiten (denen besondere Kapitel gewidmet werden sollen (vgl. unten) sind jedoch in der nunmehr folgenden Zusammenfassung (die Duplikaturen ausgenommen) nicht mitberücksichtigt. Folgendes Resümee gilt, wenn nichts besonders hinzubemerkt worden ist (nach Abzug der Duplikaturen) auch spinal.

Zuerst gibt es bei *Talpa* perineurales Mesenchym ohne (Abb. 2), nachher mit eingelagerten perineuralen Venen (Abb. 4A). Dann ist eine Meninx primitiva mit

Vv. meningis primitivae vorhanden (Abb. 4B). Ein Stadium mit Ekto- und Endomeninx, mit Vv. ectomeningis doch ohne Falxanlage (Abb. 21A) folgt. Die Falxanlage (und die des Tentoriums) kommt hinzu (Abb. 36A). Grenzschichten kommen hinzu (Abb. 36B) und werden zu deutlichen Membranen (Abb. 36C): peridurale Venen. Das weitere besteht in der Ausbildung subduraler und subarachnoidealer (endomeningealer) Höhlen (Abb. 48A). Cerebral geht es nun entweder (lokal) über Abb. 48B (Verschmelzung, Sinuseinschluß) oder (lokal) über Abb. 48C auf die definitive Organisation: Arachnoidea, Dura mater secundaria, Sinus, hinaus (das noch nicht Geschehene ist nachgeholt worden). Spinal geht es über Abb. 48C (hier wie sonst ist die Duplikatur der Dura fortzudenken) und so wird die adulte Meninge- und Venenanordnung der Abb. 48E erreicht.

Rodentia.

Mus decumanus.

Sterzi hat von der spinalen Meningeontogenie der *Cavia* spärliche Angaben gemacht. Sie soll von dem durch *Sterzi* an *Ovis* Beobachteten nicht verschieden sein. Was das bedeutet, ist in dem Kapitel über die Ungulaten nachzulesen. Sonstige ontogenetische Untersuchungen über die Hirn- und Rückenmarkshäute der Rodentia habe ich in der Literatur nicht vorgefunden. Dagegen sind die Meningen erwachsener Rodentia (namentlich des Kaninchens) öfters beschrieben worden. (*W. Krause, R. Krause*). Die Sammlung der Amsterdamer Anatomie enthält 25 Embryonen von *Mus decumanus*, deren Schnittserien ich für meine Untersuchung benutzen konnte. Zwei dieser Embryonen hatten noch nicht 3 mm Totallänge; die weiteren Exemplare hatten folgende Scheitel-Steißlängen: 4—4,5—5—5,5—6—6,5—7,7—8,1—9—10—11,5—12—13,2—14,5—16,2—18—20—22—27—31—36—38 und 40 mm. Nicht alle Embryonen sind hier gesondert zu besprechen.

Die beiden Embryonen unter 3 mm hatten ein nur von homogenem, perineuralem Mesenchym umgebenes Zentralnervensystem. In dem perineuralen Mesenchym (es reichte bis an die Ohrenanlage usw., sonst bis an das Ektoderm) waren noch keine der künftigen (größeren) intrakraniellen Venen vorhanden. Deren gab es schon einige in Embryonen von 4 mm Scheitel-Steiß-Länge an, in denen sonst nur homogenes perineurales Mesenchym anzutreffen war. Keine Spur von einer Schädelanlage.

Embryonen von 9 mm an enthielten (zunächst) noch sehr kleine Schädelanlagen; das zwischen diesen und dem Gehirn befindliche Mesenchym ist Meninx primitiva geworden. Aus ihr heraus sollen alle Meningen und die Perichondrium(-ost) Auskleidung des Schädels entstehen. In nur wenig älteren Embryonen ist keine weitere Meningendifferenzierung vorhanden; nur die Schädelanlage ist gewachsen, so daß nunmehr in einem größeren Gebiete von einer Meninx primitiva, in einem kleineren Gebiete von perineuralem Mesenchym die Rede sein kann (muß). Die Meninx primitiva enthält die größeren Venen als Vv. meningis primitivae.

In dem 13,2 mm Embryo nur basal, in dem 14,5 mm-Exemplar auch schon weiter dorsal, hat sich die Meninx primitiva in eine innere, dem Gehirn nähere, dünnere Schicht, Endomeninx, und in eine äußere, dem Knorpelschädel nähere Schicht, die dichtere Ektomeninx geteilt. Letztere enthält nicht nur die Venen (als

Vv. ectomeningis), sondern auch die Hypophyse, das Trigeminusganglion und die Anlagen der endolymphatischen Säcke.

In dem 16,2 mm-Embryo hat sich auch das bisher homogene Gewebe zwischen den Hemisphären in eine mittlere, dichtere Ektomeninxlage und in zwei seitliche dünnere Endomeninxschichten geteilt. Die mittlere, vorläufig noch homogene, Ektomeninxschicht (Anlage der Falx) ist sozusagen ein in das Schädelinnere hineinziehender Fortsatz der parietalen Ektomeninx. In den basalen Schädelgebieten ist die Meningeentwicklung schon weiter vorgeschritten. Grenzsichten, allerdings noch wenig scharf abgesetzte, haben sich ausgebildet. Vgl. die Abb. 39 von einem entsprechend weitentwickelten Lepusembryo. Eine (innerste) Endomeninxgrenzsicht (Piaanlage) schmiegt sich dem Gehirn an. Von den beiden Ektomeninxgrenzsichten liegt die äußere (Endocraniumanlage) dem Knorpelschädel an; die innere liefert die echte Dura mater. Die stärkeren Venen liegen (Vv. ectomeningis-peridurales) in dem Ektomeninxzwischen­gewebe; so auch (Abb. 39) Hypophyse und Quintusganglion. Die Ausbildung der obenerwähnten Grenzsichten hat sich

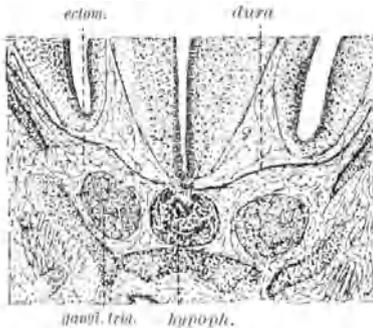


Abb. 39. Lepus, 18 Tage, frontal.

in Embryonen von 18–22 mm schon in die dorsalen Gebiete des Schädels hinein fortgesetzt, betrifft auch schon die Anlagen von Falx und Tentorium. An diesen sind nunmehr zu unterscheiden: zwei echt-durale, dichtere Seiten- (grenz-) Schichten und eine mittlere Lage dünneren Ektomeninxzwischen­gewebes.

Die Entwicklungsstadien von 27 und 31 mm Sch.-St.-Länge haben ganz scharf gegen die verdünnten Zwischen­gewebeschichten abgesetzte Grenzsichten, die jetzt deutliche Membranen geworden sind.

Es gibt also von jetzt an Vv. peridurales und eine peridurale Hypophyse usw. Die Anlagen der Dura mater-septa sind in diesen Embryonen deutliche echt-durale Duplikaturen.

In den nächstälteren Embryonen entstehen ungefähr gleichzeitig zwei neue Meningeorganisationen. Erstens konfluieren mehrere kleine Gewebsmaschen der Endomeninx miteinander zu größeren (subarachnoidealen) Höhlen und findet auch eine Höhlenbildung auf der Grenze von Ektomeninx (echte Dura) und Endomeninx­gewebe statt, zweitens bildet sich die äußerste (von der Dura mater eben abgelöste) Lage des endomeningealen maschigen Gewebes zu einer kontinuierlichen Membran, der Arachnoidea, um. Dann sind also aus der frühembryonalen homogenen Endomeninx heraus entstanden: eine (innerste) Pia-Gefäßhaut, eine mittlere Schicht subarachnoidealen balkigen Gewebes und eine (äußerste) Arachnoidea. Zum Teil gleichzeitig (stellenweise), zum Teil erst nachher gelangen im Schädel die beiden Ektomeninxmembranen, Dura mater und Endocranium miteinander zur Verklebung und zur Verwachsung. Dabei entsteht eine Dura mater secundaria, die harte Hirnhaut und inneres Schädelperiost (Endocranium) zugleich ist und in welche die periduralen Venen als Sinus durae matris secundariae (ohne eigene Venenwand) engstens eingeschlossen werden (wie die Sacci endolymphatici). Hypophysis, Trigeminusganglion und Sinus cavernosus behalten an der Stelle einer

geräumigeren Dura-Endocranium-Nichtvereinigung gemeinschaftlich ihre peridurale Lage bei. In den Anlagen von (den Dura-septa) Falx und Tentorium sind im ältesten Embryo die beiden echt-duralen Membranen (Grenzschichten) schon verklebt. Venen sind dabei als Sinus in die Bases von Falx und Tentorium eingeschlossen worden. Die Darstellungen u. a. der Herren *Krause* garantieren, daß in meinem ältesten Embryo die adulte Meningenanordnung der (gewisser) Rodentia erreicht worden ist, wenn auch detaillierte anatomische Angaben fehlen.

Die Entwicklung der Rückenmarkshäute studierte ich in erster Linie, wie auch bei *Talpa*, an dem Abschnitt der Halswirbelsäule, der mit den Köpfen der älteren Embryonen (Rumpf nicht geschnitten) mit mikrotomiert worden war. Ich hatte jedoch nachher noch die Gelegenheit (genau so wie auch bei *Talpa*) diese cervicalen Befunde in anderen Regionen der Wirbelsäule (an einzeln geschnittenen Rumpfen oder Caudalteilen von Embryonen, namentlich von älteren) nachzuprüfen. Regionären Verschiedenheiten bin ich dabei nicht begegnet. Es hat sich mir herausgestellt, daß die spinale Meningenenwicklung mit der cerebralen nahezu völlig übereinstimmt. Spinal gibt es auch ein Stadium mit Endomeninx und überall breiter Ektomeninx, in der Venen gelagert sind. Spinal werden die beiden Ektomeninxgrenzschichten auch von vornherein als völlig getrennte Verdichtungen angelegt. Fortsätze der Ektomeninx gelangen spinal natürlich nicht zur Entwicklung. Die Entwicklung arachnoidealer und subduraler Höhlen geht wieder genau so wie im Schädel vonstatten. Die Spinale Endorhachis (Endostauskleidung der Wirbelsäule) jedoch verschmilzt nicht zum Schluß, wie im Schädel, mit der echten Dura mater zu einer Dura mater secundaria. Über das Stadium der Vv. peridurales kommen die stärkeren spinalen Venen nicht hinaus; aus ihnen werden keine Sinus (durae secundariae) ohne eigene Venenwand. Die spinalen Meningen der Rodentia (auch von *Lepus* untersucht ich einige Entwicklungsstadien) sind also im Vergleich zu den Hirnhäuten, die spinalen Venen sind im Vergleich mit den cerebralen Sinus, die primitiveren.

Eine mit Schemen versehene Zusammenfassung der Meningentogenie und der Venen- (Sinus-) ontogenie hier anzuschließen, hat keinen Sinn. Ich kann damit dem Leser genügen, daß ich auf die Zusammenfassung am Ende des vorigen Kapitels verweise. Die Rodentia verhalten sich im allgemeinen, jedoch auch in bezug auf die Hypophyse, die Epiphyse usw., genau entsprechend der damaligen Zusammenfassung. Der adulten Organisation entsprechen somit die beiden Schemata 48D (cerebral) und 48E (spinal), wie damals.

Chiroptera.

Roussettus amplexicaudatus.

Über die Meningen der Chiroptera sind mir weder ontogenetische noch spezielle anatomische, in der Literatur vorliegende, Arbeiten bekannt. Ich konnte 18 Embryonen untersuchen. Von den beiden jüngsten ist mir die Länge nicht bekannt. Dann folgten: Scheitel-Steißlänge 4—6—7,5—8—10,5—11—11,5—12—14,5—15,5—16—18 mm (= ungefähr Kopflänge 6 mm) und Kopflänge 6,2—9,8—13 und 16 mm. Alles Schnittserien der hiesigen Anatomie, der Professor *Boeke* die Embryonen vor mehreren Jahren geschenkt hat. Nicht alle Embryonen sind gesondert anzuführen.

Die jüngsten beiden Embryonen hatten nur perineurales Mesenchym, in dem künftige (stärkere) intrakranielle Venen noch fehlten.

Das perineurale Mesenchym der 4- und 6-mm-Exemplare enthielt deren jedoch schon einige. (Vv. perineurales, der Lage nach zu bezeichnen). Die Embryonen von 8 und 7,5 mm Länge waren schon mit einer, noch wenig ausgedehnten Primordialschädelanlage ausgestattet. Das innerhalb dieser Skelettanlage befindliche Mesenchym ist also die gemeinschaftliche Anlage sämtlicher Hirnhäute, sowie des Periosts (des Endocraniums): Meninx primitiva mit Vv. meningis primitivae.

Im 10,5 mm-Embryo ist nicht nur die Schädelanlage gewachsen, sondern die vorher homogene Meninx primitiva hat sich differenziert in eine innere dünnere (in sich homogene) Endomeninxschicht und in eine äußere, dichtere Ektomeninxschicht, welche die Venen (nunmehr Vv. ectomeningis) enthält und außerdem zwei Fortsätze dichteren Gewebes in das Schädelinnere hineinsendet. Vgl. den Schnitt der

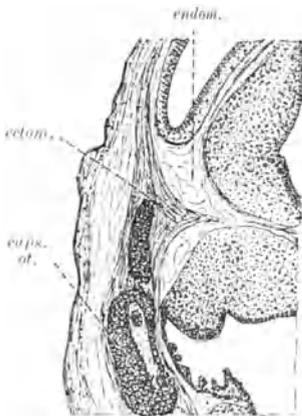


Abb. 40. Roussellus,
10 $\frac{1}{2}$ mm, frontal.

Abb. 40; Tentoriumanlage. Genauer wäre es zu sagen, die Sonderung von Endo- und Ektomeninx habe auch zwischen den Hemisphärenanlagen (Falx) usw. schon stattgefunden.

In den Embryonen von 11,5 und 12 mm sind schon Grenzschichten entstanden. Die Endomeninx hat eine Piaanlage, die Ektomeninx hat zwei Grenzschichten (echte Dura- und Endocraniumanlagen), zwischen denen ektomeningeales Zwischengewebe liegt, geliefert. Letzteres enthält ektomeningeale (-peridurale) Venen, jedoch auch die Hypophyse, usw. Falx- und Tentoriumanlagen haben auch schon echt-durale Grenzschichten, andeutungsweise, bekommen. Übrigens sind die Grenzschichten basal besser ausgebildet (schärfer abgesetzt) als dorsal. Das Ektomeninxzwischen-gewebe ist jedenfalls dichter als das, was von der Endomeninx nach Abzug der pialen Grenzschicht übrigbleibt; das heißt genetische Zusammengehörigkeit von Dura (vera) und Endocranium, auch in diesem Stadium noch deutlich wahrnehmbar. In den Embryonen von 14,5–16 mm Sch.-St.-Länge sind aus den bisherigen Grenzschichten schärfer abgesetzte Membranen (namentlich echte Dura und Endocranium) geworden. Es gibt also peridurale Venen, auch die Hypophysis usw. liegen nunmehr peridural. Tentorium und Falx sind deutliche Duplikaturen der echten Dura mater.

Embryonen von 18 mm Sch.-St.-Länge und 6,2 mm Kopflänge haben schon subdurale Höhlenbildungen, die alles Ektomeningeale von dem Endomeningealen trennen. Auch das endomeningeale Gewebe ist gröber maschig geworden (künftiges subarachnoideales Gewebe). Sogar hat sich die äußerste Schicht dieses endomeningealen Gewebes schon zu einer Grenzschicht, der Arachnoideanlage, ausgebildet. Die weitere Ausbildung dieser Arachnoideagrenzschicht zu einer Arachnoideamembran geht in den ältesten Embryonen der Verklebung und Verwachsung der (echten) Dura mater mit dem Endocranium stellenweise voraus, an anderen Stellen folgt sie der Entstehung der Dura mater secundaria nach. Auch die beiden Grenzmembranen des Tentoriums verwachsen miteinander, so auch die der Falx. In die, der parietalen Dura secundaria angehefteten Bases dieser Gebilde, sowie an anderen Stellen in die

Dura secundaria ohne weiteres, werden die bisher periduralen Venen eingeschlossen als Sinus durae matris secundariae. Die Hypophysis usw. behalten deutlicher ihre peridurale Lage. Im Schädel meines ältesten Embryos liegen also Verhältnisse vor, wie sie in anderen „niederen“ Säugetieren als adulte beschrieben wurden (Abb. 48D); bei adulten Chiropteren werden sie es auch wohl sein, aller Wahrscheinlichkeit nach.

Die spinale Meningeentwicklung (ich ver füge hier von den älteren Stadien nur über cervicale Befunde) ist von der cerebralen nur darin verschieden, daß spinal Dura und Endorhachis nicht verschmelzen, daß aus den periduralen Venen keine intra (sekundär)-durale Sinus werden. Die spinalen Verhältnisse sind also auch hier die primitiveren. Für die adulten spinalen Häute vgl. Abb. 48E.

Im allgemeinen (vgl. oben) kommt die (im Schädel) basale Meningeentwicklung der dorsalen ein wenig vor; so ist auch die spinale Meningeentwicklung in vielen Embryonen nicht soweit als die cerebrale Meningendifferenzierung gekommen. Alles genau so wie bei den Rodentia (vgl. voriges Kapitel).

Dermaptera.

Galeopithecus volans.

Soviel ich weiß, fehlen in der Literatur irgendwelche Angaben über die Meningen dieser Tiere. Ich konnte 6 Embryonen untersuchen; 3 waren recht jung, 1 war mäßig weit entwickelt, 2 waren sehr alt.

Der erste Embryo hatte nur venenfreies, homogenes, perineurales Mesenchym. Die Embryonen II und III hatten in dem perineuralen Mesenchym schon perineurale Venen. Keine Schädelanlagen vorhanden.

In dem vierten Embryo waren nicht nur Ekto- und Endomeninx entstanden, sondern auch Grenzschichten waren schon anwesend, Vv. ectomeningis-peridurales. Anlagen von Falx und Tentorium mit 2 echt-duralen Grenzschichten; peridurale Hypophyse, peridurales Trigeminalganglion.

Die Embryonen V und VI hatten aller Wahrscheinlichkeit nach schon die adulte Organisation: vollendete Dura mater-Endocraniumverwachsung mit Einschluß von Sinus durae matris secundariae und von den Sacci endolymphatici; peridurale Hypophyse usw.; verwachsene Blätter der Falx, des Tentoriums. Subdurale und (inter-)subarachnoideale Höhlenbildung vorhanden. Nur spinal sind die echte Dura mater und die Endorhachis nicht miteinander verklebt; sie werden es auch nachher wohl nicht mehr tun. Spinal sind noch (und bleiben auch wohl immer) peridurale Venen mit eigener Wand anzutreffen. Die spinalen Verhältnisse sind wieder die primitiveren.

Edentata.

Untersuchungen über die Hirn- und Rückenmarkshäute dieser Tiere sind mir nicht bekannt. Abbildungen sehr junger Stadien bei v. Oordt und Fernandez.

Pholidota.

Manis javanica.

Mein Material bildeten 6 mit I—VI anzudeutende Embryonen des *Hubrecht-Institutes*. Embryonen I und II haben nur noch venenfreies, perineurales Mesenchym, das bis an die Chorda usw., sonst bis an das Ektoderm reicht. Die Em-

bryonen III und IV besitzen in dem perineuralen Mesenchym schon Vv. perineurales. Keine Spur einer Skelettanlage. Im Embryo V sind nicht nur Ekto- und Endomeninx entstanden, sondern auch deren Grenzschichten sind schon ausgebildet. Tentorium- und Falxanlagen mit Grenzschichten. Vv. ectomeningis-peridurales. Noch keine subdurale und subarachnoideale Höhlenbildung. Embryo VI mit großen Deckknochen hat wohl die erwachsene Meningenanordnung: Dura mater secundaria mit eingelagerten Sinus durae secundariae. Arachnoidea; subdurale und subarachnoideale Höhlen; peridurale Hypophyse und peridurales Trigeminalganglion; fertige Durasepta. Spinal jedoch Vv. peridurales aus denen keine Sinus durae secundariae geworden sind.

Xenarthra.

Dasypus novemcinctus usw.

Untersucht wurden die Schnittserien der Köpfe (einschließlich Halsregion) von 4 Embryonen. Diese, wie auch die anderen Xenarthraserien gehören der Amsterdamer Anatomie. Embryonen I und II (Stadium optimum Chondrocranii). Ekto- und Endomeninx, sowie deren Grenzschichten und die Anlagen von Tentorium und Falx sind vorhanden. Vv. peridurales (ectomeningis). Trigeminalganglion usw. im ektomeningealen Zwischengewebe. Keine Höhlenbildungen vorhanden. Die Embryonen III und IV mit fast vollständig verknöchertem Knorpelschädel werden wohl adulte Verhältnisse aufweisen: Dura mater secundaria mit eingeschlossenen Sinus durae secundariae (in der Halswirbelsäule jedoch nur Vv. peridurales, keine Sinus); einheitliche Durasepten; arachnoideale und subdurale Höhlen; peridurale Hypophyse; peridurales Quintusganglion.

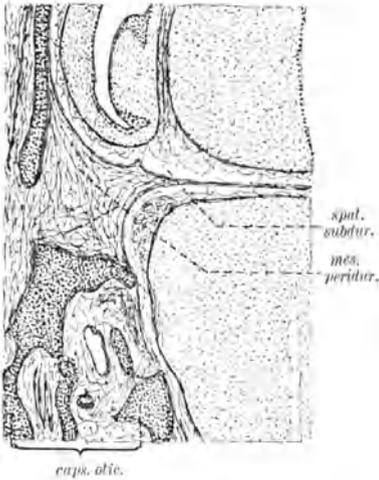


Abb. 41. Tamandua, 16 mm
Kopflänge, frontal.

Ich studierte von der *Tamandua tetradactyla* nachher 2 Entwicklungsstadien. Ein jüngerer Embryo (16 mm Kopflänge) hatte im Schädel (vgl. Abb. 41) noch unvollständig verklebte ektomeningeale Membranen: Dura und Endocranium; subdurale Höhlenbildung schon im Gang. Eine richtige Arachnoidea gibt es noch nicht. Tentorium schon einheitlich, mit verklebten Grenzmembranen. Ein älterer Embryo, wie auch einer von *Bradypus*, bot schon die oben von dem ältesten *Dasypus*stadium beschriebenen (wohl adulten) Verhältnisse dar.

Carnivora.

Spezielle entwicklungsgeschichtliche Angaben über die Meningen der Carnivoren sind mir nicht bekannt. Einige im allgemeinen übereinstimmende anatomische Angaben (besonders vom Hund) gibt es jedoch. Über die Pinnipedia fehlen irgendwelche Angaben, über diese Tiere kann auch ich nichts berichten.

Canis familiaris.

Ich habe 9 Embryonen, die 5 Entwicklungsstadien repräsentierten, studiert. In dem Stadium I (4—5 mm; wie die anderen, Schnittserien der Amsterdamer Anatomie) gibt es nur perineurales Mesenchym, in dem künftige (stärkere) intrakranielle Venen fehlen. Das Stadium II (12 mm) hat eine wenig ausgedehnte Primordialschädelanlage; innerhalb dieser: *Meninx primitiva* mit *Vv. meningis primitivae* darin. Keine Falx(usw.)-anlagen.

Stadium III (22—23,5 mm): Ekto- und Endomeninx sowie deren Grenzschichten sind vorhanden; *Vv. ectomeningis-peridurales*; Falx- und Tentoriumanlagen mit Grenzschichten. Hypophyse, Quintusganglion und *Sacci endolymphatici* in dem Ektomeninxzwischenewebe befindlich.

Im Stadium IV (31—33 mm) sind aus den bisherigen Grenzschichten scharf gegen das Zwischengewebe abgesetzte Membranen geworden: *Vv. peridurales*; peridurales Trigeminusganglion usw. Subdurale und subarachnoideale Höhlenbildung im Gang. Lokale *Dura mater-Endocranium-Verklebung*.

Das Stadium V (60—62 mm) weist folgendes auf: *Dura mater* und *Endocranium*, unter Einschluß der Venen als Sinus, miteinander zur *Dura mater secundaria*, die harte Hirnhaut und Endost zugleich ist, verwachsen. Verklebte Grenzmembranen der Falx, des Tentoriums. Noch keine bedeutende Verknöcherung dieser Gebilde. Die soll also noch stattfinden, denn nach *Ellenberger* und *Baum* hat der Hund (haben Carnivoren) adult ein Tentorium osseum und auch teilweise eine Falx ossea. Dazu sollen also echt durale Duplikaturen (an deren Aufbau sich das Endocranium nicht beteiligt) verknöchern. Die 60—62 mm-Embryonen haben schon den subduralen Spalt und subarachnoideale Höhlen. Sie werden also die definitive Meningenanordnung aufweisen: Spinal keine Sinus, nur peridurale Venen, spinal ein von der *Dura* freies Endost. Die in der Basis der nachher verknöchernden *Durae* septen liegenden Sinus (im Schädel) werden also später in Knochenkanäle eingeschlossen. *Felis domestica* verhält sich wenigstens adultanatomisch dem Hund sehr ähnlich (*Ellenberger* und *Baum*, *Lesbre* und mehrere andere Autoren).

Hyracoidea.***Hyrax syriacus*.**

Ich untersuchte die Schnittserie des Kopfes eines 88 mm langen Embryos. Die Serie gehört der Amsterdamer Anatomie. In dem Primordialschädel dieses Embryos sind nur wenige Knochenkerne vorhanden; es gibt auch noch nicht besonders große Deckknochen.

In dem Embryo sind vorhanden: subdurale und sub(inter-)arachnoideale Höhlen (stellenweise in dankenswertester Weise durch Schrumpfung schön deutlich geworden); eine Gefäßhaut-Pia mater liegt dem Zentralnervensystem sofort an. Ein *Endocranium* kleidet den Schädel aus. Mit dem *Endocranium* hat sich stellenweise, im Schädel, die echte *Dura mater*

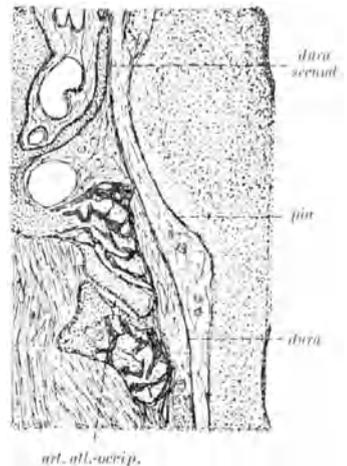


Abb. 42. Hyrax, 88 mm, longitudinal.

schon verbunden, vgl. Abb. 42 (Ohrkapselgegend). Nicht alle periduralen Venen sind schon als Sinus durae matris secundariae eingeschlossen. Spinal von der oben erwähnten Verwachsung keine Spur. Da werden auch wohl nie Sinus (durae secundariae) aus den periduralen Venen entstehen. Vgl. auch spinal Abb. 42: Längsschnitt durch das Kraniovertebral- (Übergangs-) gebiet. Mein Embryo repräsentiert also ein älteres, nahezu adultes, Entwicklungsstadium.

Ungulata.

Über die Entwicklung der Hirnhäute der Ungulaten sind mir keine Arbeiten bekannt. *Sterzi* studierte die Entwicklungsgeschichte der spinalen Meningen; das sind gerade die einzigen *Sterzi*schen Angaben, denen ontogenetische Abbildungen beigegeben sind. Beim Schaf soll die Anlage der 3 Meningen von derjenigen der Endostauskleidung des Spinalkanals (der Endorhachis) von vornherein verschieden sein. Die Meningenanlage soll eine Dura mater und eine gemeinschaftliche Anlage der Pia und der Arachnoidea liefern. In diesem Sinne sind wenigstens die *Sterzi*schen Abbildungen zu deuten, wie es *Sterzi* tun möchte. In der Literatur liegen mehrere, im allgemeinen übereinstimmende, deskriptiv-anatomische Beschreibungen der Ungulaten-Meningen vor (vgl. unten). Ich war in der glücklichen Lage, die Meningeentwicklung (wie *Sterzi*) beim Schaf untersuchen zu können. Zu einer Nachprüfung meiner Befunde wurden Schnittserien von *Sus scrofa*, *Bos taurus* und *Equus caballus* herangezogen.

Ovis aries.

Zur Untersuchung benutzte ich die besonders reichhaltige Schnittseriensammlung der Amsterdamer Anatomie. Es handelte sich um 28 Embryonen. Die jüngeren Exemplare hatten Scheitel-Steißlängen von 3—30,5 mm. Der Sch.-St.-Länge 30,5 mm entspricht ungefähr die Kopflänge 14,5 mm. Die älteren Exemplare hatten Kopflängen von 15,5—37 mm. Da mir von den älteren Stadien nur Köpfe (mit Halsregion) vorlagen, habe ich die spinalen, cervicalen Befunde durch die Untersuchung besonderer Embryonalteile (Brustpartien, Caudalteile) ergänzen müssen. Regionale Differenzen haben sich mir dabei nicht ergeben. Ich werde mich hier auf die Besprechung weniger Embryonen beschränken können. In einem 3 mm-Embryo finde ich die Gehirnanlage von undifferenziertem perineuralem Mesenchym, das bis an die Chorda, die Augenanlagen usw. und sonst bis an das Ektoderm reicht, und in dem später (stärkere) intrakranielle Venen noch nicht vorhanden sind, umgeben. Von diesen Venen gibt es schon einige in einem 4,5 mm-Embryo: Vv. perineurales in perineuralem Mesenchym befindlich. Embryonen von 16—20 mm haben schon Schädelanlagen. Das zwischen diesen und der Gehirnanlage liegende Mesenchym ist nunmehr *Meninx primitiva* zu nennen. Aus ihr heraus sollen alle Meningen, sowie das Endocranium entstehen. Vv. meningis primitivae in der *Meninx primitiva*, die noch keine weitere Differenzierung (Schichtenbildung) zeigt. In einem 23,5 mm-Embryo nur basal, in den nächstälteren Embryonen auch dorsal im Schädel, hat sich die *Meninx primitiva* aufgeteilt in Ekto- und Endomeninx. Erstere enthält Vv. ectomeningis, die Hypophysis, das Quintusganglion und die Anlagen der Sacci endolymphatici.

Ein 27 mm-Stadium (vgl. den Schnitt der Abb. 43) hat auch schon die Anlagen des Tentoriums und der Falx: an den betreffenden Stellen hat sich auch eine dichtere (fortsatzähnliche) Ektomeninxmasse gebildet.

Embryo von 30,5 mm (14,5 mm Kopflänge): Im Schädel sind Grenzschichten vorhanden. Es gibt eine innerste Endomeninxgrenzschicht (Piaanlage), dann lockeres endomeningeales Gewebe, dann eine innere (Duraanlage-) Ektomeninxgrenzschicht, dann ektomeningeales Zwischengewebe und schließlich eine äußere Ektomeninxgrenzschicht (Endocraniumanlage). Die ontogenetische Zusammengehörigkeit der Dura- und Endocraniumanlagen ist hier ganz klar: beide sind durch noch recht dichtes (Ektomeninx-) Zwischengewebe miteinander verbunden, während Dura- und Piaanlagen durch viel dünneres (Endomeninx-) Zwischengewebe getrennt sind. Das Ektomeninxzwischen-gewebe enthält Vv. ectomeningis-peridurales, die Hypophyse usw. In dem 15,5 mm kopflangen Exemplar weisen Tentorium- und Falxanlagen auch schon andeutungsweise Grenzschichten auf. Ich möchte hier besonders betonen, daß die beiden Ektomeninxgrenzschichten auch bei Ovis sich nicht etwa voneinander abspalten; sie sind (wie die Pia- und Duraanlagen gleichfalls) ab origine durch Zwischengewebe getrennt. Spinal gibt es in diesen beiden Embryonen noch keine Grenzschichten, vgl. Abb. 44: nur Ekto- und Endomeninx (beide homogen) vorhanden.

In den nunmehr folgenden Embryonen haben sich die Zwischengewebsschichten verdünnt; die Grenzschichten sind schärfer abgesetzt, aus ihnen sind Membranen geworden: Vv. peridurales, peridurales Trigeminusganglion usw. (Spinal sind Grenzschichten erschienen).

Subduraler und subarachnoidaler (d. h. endomeningealer) Höhlenbildung begegnete ich in Embryonen von 17 mm Kopflänge an. Zu einer Arachnoideabildung war es dann noch nicht gekommen; eine äußere Grenzschicht der Endomeninx war noch nicht vorhanden; die periferste Schicht endomeningealen Gewebes, die sich (erst stellenweise) von der Dura losgelöst hat, ist noch nicht zu einer Grenzschicht verdichtet worden; ein einheitlicher Abschluß ist noch nicht vorhanden.

Embryonen von 25 mm Kopflänge an haben eine Arachnoideaanlage bekommen. Genau so, wie aus der Ektomeninx heraus 2 Membranen (Endocranium und echte Dura mater) und Zwischengewebe (peridurales, venenenthalt-

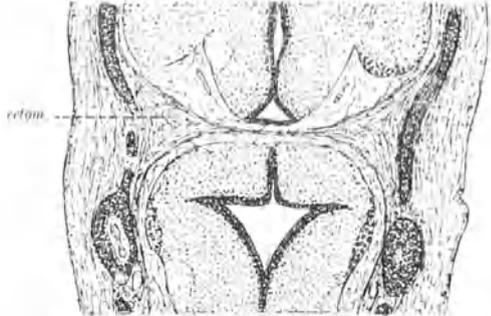


Abb. 43. Ovis, 27 mm Sch.-St.-L., frontal.

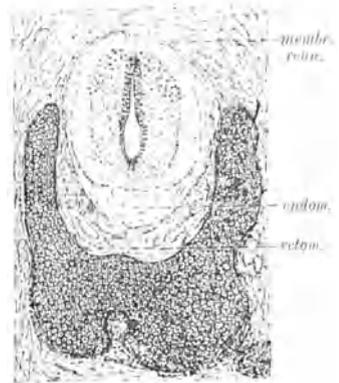


Abb. 44. Ovis, 14½ mm Kopflänge, transversal.

tendes) entstanden sind, hat die Endomeninx 2 Membranen (Pia und Arachnoidea), sowie Zwischengewebe (subarachnoideales) geliefert. Mit der Ausbildung der Arachnoidea geht die Verklebung der echten Dura mater mit dem Endocranium einher. In meinem ältesten Embryo war jedoch erst stellenweise eine Dura mater secundaria mit eingeschlossenen Sinus durae matris secundariae entstanden. Größtenteils sollte die Verschmelzung der beiden ektomeningealen Membranen noch stattfinden, sollten dabei die (Mehrzahl der) Vv. peridurales noch als Sinus durae secundariae, denen eine eigene Wand abgeht, eingeschlossen werden. Denn das erwachsene Schaf hat, darüber sind alle Autoren (*Lesbre*, *Ellenberger* und *Baum* u. a.) einig, eine einheitliche, sinusenthaltende harte Hirnhaut (sog. Dura mater), die zugleich inneres Schädelperiost (Endocranium) ist.

Die Entwicklungsgeschichte der Rückenmarkshäute ist von derjenigen der cerebralen Meningen nur recht wenig verschieden. Auch spinal gibt es in einem gewissen Stadium eine homogene Meninx primitiva; Grenzsichten sind dann noch nicht vorhanden. Später, auch dann fehlen etwaige Grenzsichten noch völlig (vgl. Abb. 44), gibt es eine innere dünnere Endomeninx und eine äußere dichtere Ektomeninx (mit Vv. ectomeningis); auch dann existiert eine Endorhachisanlage nicht. Nachher (im Schädel sind sie längst ausgebildet) entstehen, von Anfang an getrennt, die spinalen Grenzsichten. Die Anlagen der echten Dura und des Endochondriums (der Endorhachis) sind in diesem Stadium durch bedeutend dichteres, ektomeningeales Zwischengewebe verbunden als die Anlagen der Dura und der Pia mater, die viel dünneres endomeningeales Zwischengewebe trennt: Dura und Endorhachis gehören zusammen; Dura und Pia nicht. Aus den Grenzsichten werden Membranen, die Vv. ectomeningis wurden zu Vv. peridurales, und dabei bleibt es. Eine Dura-Endorhachisverwachsung mit Sinuseinschluß, wie es der letzten ontogenetischen Umbildung im Schädel entsprechen würde, findet in der Wirbelsäule nicht statt. Damit ist spinal die erwachsene Organisation erreicht (*Sterzi* und die oben genannten Autoren). Spinal gibt es nie Ektomeninxfortsätze, adult fehlen Durasepten; die spinale Endorhachis zieht als Bandapparat über die Interarkuarräume (Intervertebrärräume) hinweg, von Skelettbildungen unabhängig.

Wegen meiner von den *Sterzi*schen ontogenetischen, völlig verschiedenen Resultate habe ich nachher mehrere Schnittserien (namentlich jüngere) von *Sus scrofa* und mehrere (ältere) von *Bos taurus* und *Equus caballus* untersucht. Aus diesen Schnittserien (allerdings verschiedener Ungulaten) konnte ich sozusagen eine zweite vollständige Entwicklungsreihe herstellen. Das Studium dieser zweiten Embryonenreihe hat mir eine vollständige Bestätigung der an *Ovis* erhobenen Befunde eingetragen, namentlich in bezug auf die entwicklungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit der Dura mater und des Endocraniums bzw. der Endorhachis. Wie beim Schaf behalten meine anderen Ungulaten cerebral eine peridurale Hypophyse und ein peridurales Quintusganglion und spinal peridurale Venen. Die *Sterzi*schen ontogenetischen Angaben von *Ovis* muß ich also in bezug auf die von der Endorhachis verschiedene, und mit der Pia und der Arachnoidea gemeinschaftliche Entwicklung der (echten) Dura mater in Abrede stellen. Die *Sterzi*schen Abbildungen stimmen allerdings zu seinem Text, sind diesem ent-

sprechend zu deuten. Jedoch, daß die *Sterzischen* Abbildungen mit dem in Schafembryonen Anzutreffenden stets (alle) übereinstimmen sollten, daran zweifle ich. Auch wenn ich von den *Sterzischen* Angaben über die Länge seiner Embryonen absehe, so habe ich dennoch zu mehreren seiner Abbildungen in keinem meiner zahlreichen Embryonen das Naturobjekt finden können. Und daß es sich nicht um Abbildungen von mir gerade fehlenden Stadien handeln kann, dessen bin ich ganz sicher. Verknöcherungen der Durasepten bekommen wenigstens die durch mich untersuchten Ungulaten nachher nicht.

Ohne Berücksichtigung gewisser Details (Duraduplikaturen differenzieren sich später als die parietalen Meningen) ergibt sich die folgende Zusammenfassung. Ungulaten haben zunächst perineurales Mesenchym ohne (Abb. 2; spinal), später mit eingelagerten perineuralen Venen (Abb. 4 A). Ein Stadium mit *Meninx primitiva* und *Vv. meningis primitivae* folgt (Abb. 4 B). Ein Stadium mit Ekto- und Endomeninx und mit *Vv. ectomeningis*, doch ohne Falxanlage (Abb. 21 A) folgt. Die Anlagen von Falx und Tentorium kommen hinzu (Abb. 36 A). Grenzschichten bilden sich aus (Abb. 36 B) und werden zu deutlichen Membranen (Abb. 36 C): *Vv. peridurales*. Das Weitere besteht in der Ausbildung subduraler und subarachnoidealer Höhlen (Abb. 48 A). Cerebral geht es nun entweder (lokal) über Abb. 48 B (Verschmelzung) oder über (lokal) Abb. 48 C auf die definitive Organisation: Arachnoidea und Dura-Endocraniumverwachsung, Sinus, hinaus. Spinal geht es über Abb. 48 C (hier wie auch sonst ist die Duraduplikatur fortzudenken) und wird die adulte Meningen- und Venenanordnung der Abb. 48 E erreicht. Da die Arbeiten *Weeds* sich im wesentlichen mit den Lymphräumen, nicht mit den Meningen beschäftigen, blieben sie hier unerwähnt.

Cetacea, Proboscidea, Sirenia.

Über die Hirn- und Rückenmarkshäute dieser Säugetiere gibt es keine ontogenetische Literatur. Ich selbst verfügte nicht über brauchbares Material von diesen Säugern (den einzig übrigen Ordnungen der Nichtprimaten). Deshalb kann ich nur zusammenstellen, was sich in der Literatur an anatomischen Angaben befindet unter Mitheranziehung einiger Abbildungen, die ganz anderen Zwecken dienen sollten.

Cetacea (nach *Kükenthal*) haben wie die Sirenia (*Dexler*) im erwachsenen Zustande mit denen der anderen Säugetiere übereinstimmende Meningen. Im Schädel (*de Burlet*) ist embryonal eine vom Endochondrium getrennte Dura mater vorhanden gewesen (mit *Vv. peridurales*), wie das adult im Spinalkanal noch stets der Fall ist. Sogar mit Ausnahme der Hypophysen- und Trigemini-region ist die Dura-Endocraniumverwachsung bei Cetaceen und Sirenia doch nicht ganz vollständig im Schädel. Besonders basal bedingen schwammige Gefäßplexus (wundernetzartige Bildungen), in dem periduralen (Ektomeninxzwischen-) Gewebe befindlich, eine Nichtvereinigung der cerebralen Dura mit dem Endocranium. Arachnoidea und Pia (sowie subarachnoideales Gewebe) wie bei anderen Säugern. Über die Meningen der Proboscidier habe ich nähere anatomische Angaben nicht auffinden können.

Primates.**Prosimiac.****Tarsius spectrum.**

Es gibt meines Wissens keine Literatur über die Meningeentwicklung der Primaten (den Menschen ausgenommen). Ich fange deshalb sofort mit meinen eigenen Untersuchungen an. Dr. *de Lange* stellte mir das besonders reichhaltige Material des *Hubrecht*-Instituts zur Verfügung. Ich benutzte die Schnittserien, die von den Stadien 11 bis einschließlich 20—22—23—25—26—28 bis einschließlich 36 der Normentafel angefertigt worden sind. Es sind hier nur wenige Stadien anzuführen.

Embryo NT. 11. Die Anlage des Zentralnervensystems ist umgeben von undifferenziertem embryonalem Bindegewebe. In diesem perineuralen Mesenchym sind künftige intrakranielle Venen noch nicht anzutreffen (die Stammvene beim Trigeminalganglion allerdings ausgenommen). Der Embryo NT. 13 hat in dem perineuralen Mesenchym (noch bis an das Ektoderm reichend, soweit nicht Ohrblasen usw. eine Grenze bilden) einige perineurale Venen, deren die nächstälteren Entwicklungsstadien schon mehrere haben.

Embryonen vom Exemplar NT. 22—23 an haben eine anfangs noch recht unbedeutende blastematös-vorknorpelige, später jedoch eine ausgedehntere vorknorpelig-knorpelige Schädelanlage. Das zwischen dieser Schädelanlage und dem Gehirn befindliche perineurale Bindegewebe ist fortan *Meninx primitiva* zu nennen. Aus den (künftigen intrakraniellen) Vv. perineurales sind Vv. meningis primitivae geworden. Im Embryo NT. 29 sind die Gebiete, wo es noch keine Skelettanlage gibt (wo erst von perineuralem Mesenchym die Rede sein kann), schon stark eingeschränkt worden.

Die Embryonen NT. 30—31 unterscheiden sich von den jüngeren dadurch, daß aus der bisherigen *Meninx primitiva* heraus sich eine innere dünnere, dem Gehirn nähere *Endomeninx* (in sich homogen) und eine äußere dichtere, der Knorpelschädelanlage nähere *Ektomeninx* herausdifferenziert haben (erst in den basalen, später auch in den dorsalen Gebieten des Schädels; spinal ist es so weit noch nicht gekommen mit der Meningeentwicklung). Die *Ektomeninx* enthält die Venen (Vv. ectomeningis), die Hypophysis, das Trigeminalganglion und die Anlagen der Sacci endolymphatici; sie schickt noch keine Fortsätze in das Schädelinnere an den Stellen, wo Falx und Tentorium entstehen sollen; besser an deren Stellen ist die *Meninx primitiva* noch nicht in Ekto- und *Endomeninx* differenziert.

Embryonen NT. 32—33 sind durch die Anwesenheit von Grenzsichten gekennzeichnet (Spinal erst Ekto- und *Endomeninx*). Falx und Tentoriumanlagen als, noch homogene, *Ektomeninx*fortsätze ohne Grenzsichtendifferenzierung. Vv. ectomeningis-peridurales. In diesen Embryonen gibt es also, von innen nach außen: innere *Endomeninx*grenzsicht (*Pia*anlage) — *Endomeninx*zwischen-gewebe — innere *Ektomeninx*grenzsicht (Anlage der echten *Dura mater*) — *Ektomeninx*zwischen-gewebe (mit Venen usw.) — äußere *Ektomeninx*grenzsicht (*Endocranium*anlage).

Die Embryonen NT. 34—35—36 unterscheiden sich durch den Besitz gegen die Zwischengewebssichten scharf abgesetzter Grenzsichten, die (namentlich die beiden *ektomeningalen*) das Aussehen von Membranen bekommen

haben. Insbesondere das Endomeninxzwischen­gewebe hat sich verdünnt (vgl. Abb. 45: Teil eines ganz weit dorsal liegenden Schnittes, ohne Knorpelschädel­teile darin). Basal hat die Bildung endomeningealer Höhlen schon angefangen; auch hat sich das Endomeninxgewebe schon stellenweise von der Dura (Ektomeninx) losgelöst, dabei einen kleinen subduralen Spalt bildend. Eine äußere Grenzschicht der Endomeninx (Arachnoideaanlage) jedoch ist noch nicht vorhanden. Die Vv. peridurales liegen noch geräumig im Ektomeninx­zwischen­gewebe. Von einer, doch zu erwartenden, Verklebung und Verwachsung der echten Dura mater mit dem Endocranium, unter Einschluß der Vv. peridurales als Sinus durae matris secundariae, zu einer Dura mater secundaria (zugleich harte Hirnhaut und Endocranium) ist noch nichts (nur ganz wenig) zu erblicken. Die Meningenanatomie der erwachsenen Prosimiae (vg. *Zucker­kandl*, Chyromys) ist also noch nicht erreicht.

Die Entwicklung der Rückenmarkshäute des Tarsius stimmt mit derjenigen der cerebralen Meningen, soweit ich letztere habe beobachten können, vollständig überein. Spinal ist natürlich in mir fehlenden, ältesten Entwicklungsstadien wohl eine Arachnoideabildung, nicht jedoch eine Dura-Endorhachisverwachsung (mit Einschluß von Sinus durae secundariae) zu erwarten (Chyromys, *Zucker­kandl*). Die durch mich beobachtete völlige ontogenetische Übereinstimmung der spinalen und cerebralen Meningen liegt also daran, daß mir zur Auffindung nicht übereinstimmender Zustände die sehr alten Entwicklungsstadien fehlten. Zur Nachprüfung meiner Tarsiusbefunde untersuchte ich noch mehrere Entwicklungsstadien vom

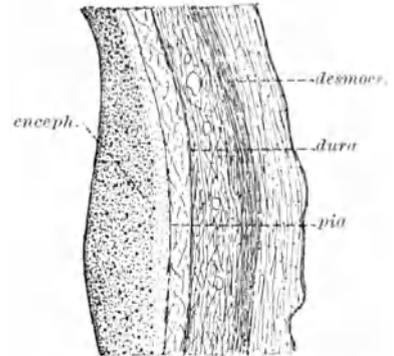


Abb. 45. Tarsius, N. T. 35, horizontal.

Nycticebus tardigradus.

Das Material, die Schnittserien von 8 Embryonen, stellte mir Dr. *de Lange* aus der *Hubrecht*-Sammlung zur Verfügung (hauptsächlich jüngere Embryonen). An diesen Embryonen habe ich nichts von entsprechend weitentwickelten Tarsius­embryonen Abweichendes gefunden, weder spinal noch cerebral. Auch beim *Nycticebus* ist die cerebrale Meningenenwicklung der spinalen immer ein wenig voraus, und im Schädel ist die basale Meningenenwicklung der dorsalen, die parietale derjenigen der Durasepten immer voraus.

An einem sehr alten Embryo von *Lemur melanocephalus* habe ich schließlich die Arachnoideaanlage und den Anfang der Dura-Endocraniumverklebung (im Schädel) beobachten können. Die Vv. peridurales (deren einige) hatten schon Sinuscharakter (im Schädel) bekommen; Hypophyse, Sinus cavernosus und Gasser­sches Ganglion zusammen bedingten eine geräumige Nichtvereinigung der Dura mit dem Endocranium; sie lagen noch (definitiv) peridural. Meine Befunde an *Lemur* stimmen überein bzw. sind eine Ergänzung der *Zucker­kandl*'schen Angaben von Chyromys: adulte Hirnhäute und Sinus vgl. Abb. 48 D; erwachsene Rückenmarkshäute und Venen vgl. Abb. 48 E.

Simiac.

Cercopithecus cynomolgus.

Von diesem Affen konnte ich 6 Embryonen untersuchen. Die Schnittserien gehören teilweise (meist sind es die jüngeren Entwicklungsstadien) der Utrechter *Hubrecht-Sammlung*, teilweise (die älteren Stadien) der Amsterdamer Anatomie. Das gilt auch von den noch zu erwähnenden Embryonen anderer Affen.

Der jüngste Embryo hatte eine Gehirnanlage, von homogenem perineuralem Mesenchym umgeben. In dem (bis an die Chorda usw., sonst bis an das Ektoderm reichenden) perineuralen Mesenchym waren Vv. perineurales künftige intrakranielle Venen größeren Kalibers) anzutreffen. Der Embryo II hatte schon eine Schädelanlage: innerhalb dieser Meninx primitiva (noch homogen) mit Vv. meningis primitivae. Ein nur wenig älterer Embryo mit ausgehnter Schädelanlage zeigte die Sonderung der Meninx primitiva in eine Endomeninx und eine Ektomeninx; Vv. ectomeningis, Hypophyse usw. in der Ektomeninx befindlich; noch keine Anlagen der Durasepten (keine Ektomeninxfortsätze). Embryo IV: Ektomeninx mit zwei Grenzschichten, Endomeninx mit einer Grenzschicht. Vv. ectomeningis-peridurales. Falx- und Tentoriumanlagen vorhanden. Die beiden ältesten Embryonen wiesen schärfer abgesetzte Membranen (die bisherigen Grenzschichten) auf. Vv. peridurales. Spuren einer endomeningealen Höhlenbildung. Die erwachsene Meningenorganisation ist hier also noch nicht erreicht, denn im adulten *Cercopithecus* ist eine einzige, Sinus enthaltende, harte Hirnhaut, die inneres Schädelperiost zugleich ist, im Schädel vorhanden. Auch hat sich noch eine Arachnoidea (aller Wahrscheinlichkeit nach) auszubilden. In der Wirbelsäule bleibt es bei periduralen Venen mit eigener Wand (keine Sinus).

Cercocebus cynomolgus.

Von diesem Affen konnte ich nur zwei jüngere Embryonen untersuchen. Von dem nahe verwandten *Macacus cynomolgus* hatte ich auch zwei ältere Embryonen, die sich mit denen des *Cercocebus* zu einer Reihe vereinigen lassen. (Zusammen vier Entwicklungsstadien.)

Embryo I hat homogenes perineurales Mesenchym, in dem sich einige perineurale Venen (d. h. künftige, stärkere, intrakranielle) befinden. Zwischen der sehr kleinen Schädelanlage und dem Gehirn ist (basal, stellenweise) von einer Meninx primitiva mit Vv. meningis primitivae zu reden. Im nächsten *Cercocebus*-embryo hat die Differenzierung von Ektomeninx und Endomeninx schon stattgefunden, auch an der Stelle des künftigen Tentoriums. Vv. ectomeningis. Spinal gibt es erst eine Meninx primitiva, ist die Meningenentwicklung noch nicht so weit vorgeschritten. Der nächste (I) *Macacusembryo* hat Grenzschichten bekommen, auch in der Tentoriumanlage. Vv. ectomeningis-peridurales. Und der ältere *Macacusembryo* (II) hat scharf abgesetzte Membranen (namentlich Dura und Endocranium), die im Schädel, wenigstens an den Stellen prominenter Skelettpunkte, schon verklebt sind. Sinuscharakter haben die periduralen Venen noch nicht bekommen. Peridurale Hypophyse, peridurales Ganglion Gasseri. Endomeningeale Spalten in der Ausbildung begriffen.

Semnopithecus maurus usw.

Ich verfügte über fünf Embryonen aus der Familie der Semnopithecinae. Drei Exemplare gehörten dem Genus *Semnopithecus maurus*, einer dem Genus *S. mitratus* und einer dem Genus *S. nasicus* (ältester Embryo) an. Jüngster Embryo: perineurales Mesenchym mit Vv. perineurales. Zweiter Embryo (*mitratus*) mit blastematöser Schädelbasisanlage: basal Meninx primitiva mit Vv. meningis primitivae, sonst noch perineurales Mesenchym mit hinzugehörigen Vv. perineurales. Dritter (Maurus-)Embryo mit bedeutend ausgedehnterer Schädelanlage. Ekto- und Endomeninx, ohne Grenzsichten, beide also homogen, sind entstanden; Tentorium- und Falxanlagen nur andeutungsweise, als Ektomeninxfortsätze in das Schädelinnere, vorhanden. Vv. ectomeningis. Hypophysis und Quintusganglion in der Ektomeninx befindlich. Vierter (Maurus-)Embryo. Grenzsichten überall im Schädel anzutreffen; Vv. ectomeningis-peridurales. In dem ältesten (*Nasalis*-)Embryo sind aus den Grenzsichten distinkte Membranen (namentlich Dura und Endocranium) geworden. Vv. peridurales. Andeutungen endomeningealer Höhlenbildung (künftige subarachnoideale und subdurale Höhlen und Spalten). Die Meningenanatomie adulter Affen ist hier also noch nicht erreicht; Sinus durae secundariae sowie eine Dura mater secundaria sind noch nicht vorhanden.

Ich habe hier mich ausgedrückt, als ob die erwachsenen Affen sich genau so wie die bisher behandelten Säugetiere, über die genauere Angaben vorliegen, verhielten. Absolute Gewißheit darüber haben wir nicht; und ich habe dennoch nicht einmal die Meningen eines einzigen Affen im erwachsenen Zustande genauer, d. h. mikroskopisch, untersucht. Dazu lag meines Erachtens auch kein besonderer Grund vor, wie es das Kapitel über den Menschen (im Vergleich mit den vorhergehenden Kapiteln) zeigen wird.

Homo.

Über die Hüllen des menschlichen Zentralnervensystems hat sich eine ziemlich umfangreiche Literatur angehäuft. Doch sind die meisten hierher gehörigen Arbeiten anatomischen oder histologischen Inhalts. Die vorliegenden entwicklungsgeschichtlichen Angaben sind so spärlich, daß in vielen embryologischen Lehr- (und Hand-) büchern die Meningen übergangen worden sind. *Salvi* hat eine gute Beschreibung der (jüngeren) spinalen und cerebralen Meningenenwicklung geliefert. Es ist darin die Rede von der Anlage zweier Dura mater-strata, die mit der Anlage der Leptomeninx nichts zu schaffen haben soll. *Sterzi* vertritt auch für Homo seine vom Schaf her bekannte Ansicht (nur spinale Beobachtungen), daß die echte Dura mater spinalis mit der Pia und der Arachnoidea, nicht mit der Endostauskleidung des Spinalkanals, gemeinschaftlicher Herkunft sei. *Zander* beschäftigte sich nur mit den Meningen im Gebiete des deckknöchernen Schädels, *Hulten* mit der Ausbildung der Duraduplikaturen. Dabei bleibt es dann, der Hauptsache nach. Die besonders schönen *Key-Retzius*schen Untersuchungen haben, da sie namentlich histologischer Art sind, für mich nur eine beschränkte Bedeutung. Eine Frage ist hier noch zu besprechen. Unter Arachnoidea wird in verschiedenen anatomischen Werken recht Verschiedenes verstanden. Die Franzosen reden von einer Arachnoidea, die aus einem äußeren

und einem inneren Blatt, zwischen denen sich ein „arachnoidealer Raum“ befinden soll, besteht. Das französische Außenblatt der Arachnoidea liegt der Dura mater unmittelbar an (kein Spalt dazwischen). Die Deutschen und Engländer dagegen reden von einer Arachnoidea (ein einziges Blatt ist nur vorhanden), die von der Dura mater durch den Subduralraum getrennt ist. Die Franzosen bezeichnen also das Endothel, das die Innenseite der Dura überzieht, als Außenblatt der Arachnoidea und den Subduralraum als (Inter-)Arachnoidealraum. Ich schließe mich der deutsch-englischen Bezeichnungsweise an, wie ich das auch bei den bisher beschriebenen Säugetieren gemacht habe. Dieser Bezeichnungsweise entsprechend habe ich auch die Existenz einer Arachnoidea bei Vögeln abgelehnt.

Für meine Untersuchung konnte ich verfügen über eine schöne Reihe von 24 menschlichen Embryonen, deren Scheitelsteißlängen waren: 2,5—3—4—5 7—10—12—13—14—15—16—17—19,6—22—25—27—30—35—39—44—50—56 69 und 90 mm. Einige dieser Embryonen befinden sich in der Sammlung des Zentralinstituts für Hirnforschung, dessen Direktor, Dr. Ariens Kappers, sie mir zur Ausfüllung einiger Lücken in dem Material der hiesigen Anatomie überlassen hat. Da von den älteren Embryonen, von 44 mm an, nur Köpfe mit einem Teil der Halswirbelsäule mikrotomiert waren, habe ich meine cervicalen spinalen Befunde an einigen geschnittenen Rumpf- oder Caudalteilen älterer Embryonen, außerhalb der Halsregion, nachprüfen müssen. Regionären Verschiedenheiten bin ich dabei nicht begegnet.



Abb. 46. Homo, 3 mm, transversal.

Embryonen von 2,5—3 mm haben um die Anlage des Gehirns herum undifferenziertes Mesenchym, das bis an die Chorda, die Ohrblasen usw. und sonst bis an das Ektoderm reicht. Künftigen „Duralsinus“ entsprechende Venen (die Trigemiusstrecke der Stammvenen ausgenommen) gibt es in dem perineuralen Mesenchym nicht. Vgl. die Schnittabbildung (eines Schnittes des 3 mm-Embryos) 46.

Menschliche Embryonen von 4 mm haben in dem perineuralen Mesenchym schon einige Vv. perineurales, Anlagen späterer Duralsinus, bekommen. Die Stadien von 10 mm haben deren schon mehrere. Keine Skelettanlagen vorhanden.

In Embryonen von ungefähr 12 mm an begegnet man den allerersten blastematischen Anlagen gewisser Partien der Basis cranii. Sie bilden eine allerdings sehr unvollständige Begrenzung von dem, was später in der Schädelhöhle liegen wird. Eine membranöse, innere Bekleidung der Schädelanlagen ist noch nicht entstanden. Aus dem zwischen dem Zentralnervensystem einerseits und den blastematischen Skelettanlagen andererseits befindlichen Mesenchym heraus sollen alle Meningen, einschließlich des Endocraniums, entstehen. Deshalb nenne ich es *Meninx primitiva*. Die künftigen „Sinus durae matris“, soweit schon jetzt vorhanden, liegen in der peripheren Zone der *Meninx primitiva*; es sind also Vv. meningis primitivae geworden.

Embryonen von ungefähr 16 mm haben ausgedehntere Schädelanlagen bekommen. Auch die Meningeentwicklung ist weiter vorgeschritten. Die *Meninges primitiva* hat sich (zuerst basal) in eine zentrale dünnere Schicht, *Endomeninx*, und in eine periphere dichtere Schicht, *Ektomeninx*, differenziert. Letztere enthält nicht nur die künftigen Duralsinus als *Vv. ectomeningis*, sondern auch die Hypophyse, das Quintusganglion, die Anlagen der *Sacci endolymphatici*. An den Stellen der späteren Durasepten ist jedoch eine Sonderung von Ekto- und Endomeninx noch nicht anzutreffen: Ektomeninxfortsätze in das Schädelinnere hinein sollen sich noch ausbilden. Das ist schon geschehen (*Tentorium*) in einem 19,6 mm-Embryo. Darin gibt es also eine homogene *Tentoriumanlage* (ohne Grenzschichten). In der parietalen Meningeanlage sind Grenzschichten entstanden; allerdings sind diese noch wenig scharf abgesetzt. Die innerste Zone der (dünnere) *Endomeninx* hat sich zu einer, dem Gehirn unmittelbar anliegenden Grenzschicht (der *Piaanlage*) verdichtet. Das übrige *Endomeninxgewebe* ist nunmehr *Endomeninxzwischen-gewebe* zu bezeichnen. Die (dichtere) *Ektomeninx* hat zwei deutlichere Grenzschichten geliefert. Die innerste Zone der *Ektomeninx* hat sich zur *Duraanlage* (inneren *Ektomeninxgrenzschicht*), die äußerste Zone der *Ektomeninx* hat sich zur *Endocraniumanlage* (äußeren *Ektomeninxgrenzschicht*), die der knorpeligen Schädelwand sofort anliegt, verdichtet. Intermediär bleibt *ektomeningeales Zwischen-gewebe* (bedeutend dichter als das *endomeningeale*) in dem *Vv. ectomeningis — peridurales*, die Hypophyse usw. liegen. An den künftigen Durasepten sind Grenzschichten in dem 22 mm-Embryo zuerst zu unterscheiden. So z. B. das *Tentorium* weist dann eine mittlere Schicht *ektomeningealen Zwischen-gewebes* und zwei *echtdurale Grenzschichten* auf. Deskriptiv möchte man hier von einer Falte der echten *Duraanlage*, in die das parietale *Ektomeninxzwischen-gewebe* einen Fortsatz hineinsendet, reden. Die Differenzierung z. B. der *Tentoriumanlage* findet jedoch an dessen definitiver Stelle statt, die *durale Falte* wird nicht von der Seite her in das Innere des Schädels hineingeschoben. Die *Endocraniumanlage* zieht über die Basis der künftigen Durasepten hinweg.

Embryonen von 25—30 mm sind besonders wegen der Verdünnung der *Zwischengewebsschichten* zu erwähnen. Dadurch sind die bisherigen verdichteten Grenzschichten zu deutlichen Membranen (besonders die beiden *ektomeningealen*) geworden. Die Anlage der echten *Dura mater* ist mit dem *Endocranium* noch immer durch bedeutend dichteres *Ektomeninxzwischen-gewebe* verbunden, als sie von der *Piaanlage* dünneres *Zwischengewebe* (*endomeningeales*) trennt. Darin zeigt sich auch jetzt noch die ontogenetische Zusammengehörigkeit der *Dura* mit dem *Endocranium*. *Vv. peridurales*, *peridurale Hypophyse*, *peridurales Quintusganglion*, *peridurale Sacci endolymphatici*.

In Embryonen von 35—40 mm begegnet man zum erstenmal, aber nur basal, einer Höhlenbildung zwischen der *Dura mater* und dem grobmaschigen *endomeningealen Gewebe*, einem lokalen *Subduralraum* also.

Die stellenweise von der *Dura* abgelöste periphere Zone des *Endomeninxzwischen-gewebes* hat sich noch nicht zu einer *Arachnoidea* ausgebildet (vgl. Abb. 47). Übrigens, wie in jüngeren Stadien, *Vv. peridurales* usw.

Embryonen von 50—56 mm haben schon einen ziemlich vollständigen Subduralraum, dessen zentrale Begrenzung, die periphere Endomeninxschicht, nunmehr als Arachnoideaanlage zu bezeichnen ist. Aus der ursprünglich homogenen Endomeninx heraus entstanden sind also eine innere Piaanlage, intermediäres Zwischengewebe (subarachnoideales Gewebe) und eine äußere Arachnoidea, die der echten Dura gegenüber liegt. Von einer Abspaltung der Arachnoidea aus einer (primitiven) Pia mater kann also nicht die Rede sein.

In Embryonen von 7 und 9 cm haben sich im Schädel die Dura mater und das Endocranium erst an wenigen prominenten Knorpelstellen aneinandergelegt. Die periduralen Venen haben jedoch noch keinen Sinuscharakter bekommen, sie liegen wie bisher in dem Ektomeninxzwischen- gewebe und haben ihre eigene Venenwand noch. Die Meningenanordnung des erwachsenen Menschen ist also noch nicht erreicht. Dura mater und Endocranium haben sich nicht nur voll-

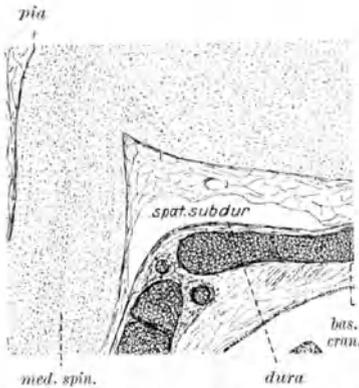


Abb. 47. Homo, 40 mm, sagittal.

zu verwachsen (mit Einschluß der Vv. peridurales als Sinus durae secundariae), sondern auch die beiden echtduralen Grenzmembranen der Duraduplikaturen sollen noch verwachsen mit Einschluß gewisser Sinus in die Basis dieser Duplikaturen, zu deren Aufbau das Endocranium also nichts beigesteuert hat. Denn der Erwachsene hat nur eine, Sinus enthaltende harte Hirnhaut, von der nicht leicht aufzusplattend Duplikaturen ausgehen. Es gibt jedoch einige Stellen, wo die obige Verwachsung unterbleiben soll. Hypophysis und Quintusganglien behalten sozusagen zusammen die peridurale Lage (Hypophysenloge und Cavum Meckeli) bei. Der Saccus endolymphaticus bedingt nur eine sehr kleine

Nichtverwachsung. Sonst liegen in dem 9 cm-Embryo schon adultanatomische Verhältnisse vor, wie diese in den verschiedenen anatomischen Werken (im großen und ganzen auch mit denselben Namen) beschrieben worden sind. Daß sich arachnoideales Gewebe in das Cavum Meckeli und auch in die Hypophysenloge hineinstrecken würde (Kolmer, Burr und Robinson), damit bin ich nicht einverstanden. Vgl. die speziellen Kapitel, die unten diesen Gegenständen zu widmen sind.

Die Ontogenie der spinalen Meninge stimmt in den Embryonen bis an das 7 cm-Exemplar mit derjenigen der Hirnhäute überein (Durasepten werden nicht angelegt, das versteht sich von selbst). Doch ist die spinale Meninge- entwicklung in vielen Embryonen noch nicht so weit gekommen als die Entwick- lung der Hirnhäute. Spinal findet jedoch in Embryonen von 7—9 cm eine Annähe- rung von Dura mater und Endorhachis [letztere überspannt als Bandapparat die Zwischenwirbel(bogen)räume] nicht statt. Auch nachher wird das spinal nicht nachgeholt. Die spinale Dura bleibt unabhängig von der Endorhachis (sie ist es adult noch), und aus den spinalen Vv. peridurales werden keine Sinus durae secundariae. Spinal bleibt es bei (adult) in einigem Fettgewebe eingelagerten peri- duralen Venen (vgl. die anatomischen Hand- und Lehrbücher): Plexus peridurales.

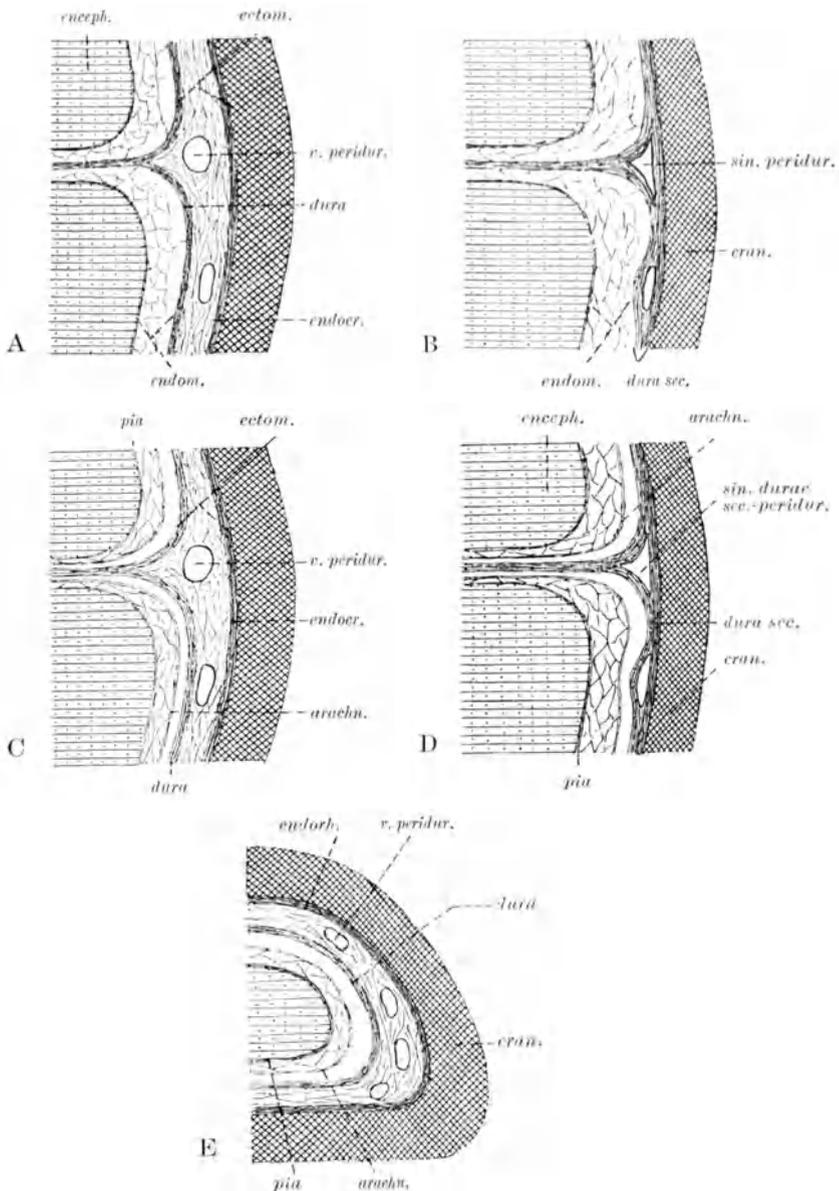


Abb. 48. Mammalia; Ontogenie und Anatomie.

Meine ontogenetischen Befunde sind gewissermaßen eine (Bestätigung und) Weiterausbildung der Angaben *Salvis*. Die *Sterzischen* (nur Text) Angaben lehne ich ab, nicht nur in bezug auf die Entwicklung der echten Dura, sondern auch die *Sterzische* Abspaltung der Arachnoidea gefällt mir nicht. Der Ausdruck Abspaltung der Arachnoidea (aus *Sterzis* *Meninx secundaria*, *Pia primi-*

tiva) möge sich zu lehrbuchmäßiger Darstellung eignen, ein getreues Bild der Ontogenie gibt dieser Ausdruck nicht. Die Angaben *Hultens*, wenn auch beschränkt, sind richtig.

Zur Bezeichnung der harten Haut ist schon hier einiges zu bemerken. In der Literatur begegnet man sehr ungleichen Bezeichnungsweisen. Allein richtig im Licht der Entwicklungsgeschichte ist folgendes: Die spinale Dura mater vereinigt sich beim Hinterhauptloch mit der Endorhachis zu einer einheitlichen, cerebralen harten Hirnhaut, die Dura mater secundaria zu nennen ist. Deren Sinus sind Sinus durae matris secundariae zu nennen im Falle, wo es nicht beabsichtigt ist, mit dem Namen Sinus peridurales die Homologie (meningologisch) mit den Plexus peridurales zu nennenden Plexus venosi vertebrales interni anzudeuten. Von zwei Durablättern (spinal), von einer Aufspaltung der cerebralen Dura beim Foramen magnum und von Ähnlichem soll also nicht die Rede sein in deskriptiv-anatomischer Sprache. Nur eine Variation menschlicher Meningen ist beschrieben worden (*Trolard, Sterzi*) und auch schon richtig gedeutet. Bisweilen läßt sich die cerebrale (adulte) Dura mater leicht in zwei Membranen aufspalten; dann sind echte Dura und Endocranium anscheinend nur verklebt, nicht richtig verwachsen; die Venen sind dennoch als Sinus eingeschlossen in derartigen Fällen.

Eine gedrängte Zusammenfassung der menschlichen Meningenontogenie möge hier folgen; ich werde die Stadien aufzählen: Abb. 2, perineurales Mesenchym ohne, Abb. 4 A mit Vv. perineurales. Abb. 4 B, Meninx primitiva und Vv. meningis primitivae. Abb. 21 A, Ekto- und Endomeninx ohne Tentoriumanlage, mit Vv. ectomeningis. Abb. 36 A, mit den Anlagen der Durasepten. Abb. 36 B, mit Grenzschichten. Abb. 36 C, mit deutlichen Membranen und Vv. peridurales. Abb. 48 A, subdurale und subarachnoideale Höhlen. Abb. 48 B (cerebral) Verschmelzung oder Abb. 48 C (cerebral) mit Arachnoidea. Abb. 48 D (cerebral) Endgültige Hirnhäute. Spinal: Abb. 48 A (vgl. oben), Abb. 48 C (hier, wie auch sonst, ist die Duraduplikatur fortzudenken). Abb. 48 E, adulte spinale Meningen- und Venenanordnung.

Vergleichendes über die Monodelphia.

Da es bisher in der Literatur nur von zwei oder drei Monodelphiern ontogenetische Daten gab (dazu noch entweder nur von spinalen oder nur von cerebralen Meningen handelnd; nur die *Salvis* handeln von beiden), konnte von einer vergleichenden Ontogenie nicht die Rede sein. Nach *Sterzi* waren die spinalen Meningen der von ihm untersuchten Säugetiere stets dieselben (adult-anatomischen).

Die Meningenentwicklung (spinal und cerebral) beginnt bei (anscheinend) allen Monodelphia mit perineuralem Mesenchym ohne Venen, nachher mit Vv. perineurales. Dann Meninx primitiva und Vv. meningis primitivae, dann (spinal und cerebral) Ekto- und Endomeninx sowie Vv. ectomeningis; ohne Anlagen irgendwelcher Durasepten.

Jetzt treten, nur im Schädel, Ektomeninxfortsätze in das Schädelinnere hinein auf. Deren weitere Differenzierung folgt derjenigen der parietalen Meningen im Schädel und der spinalen Meningen ein wenig nach. Sonst entspricht

jedem cerebralen Meningenentwicklungsstadium ein spinales Meningenentwicklungsstadium, ohne daß jedesmal beide gleich wären. Die cerebralen Dura-septen sind (mit sehr geringer Verspätung) nun einmal von vornherein in der Anlage da. (Sie kommen nicht zuletzt zu übrigens definitiven cerebralen Meningen hinzu) und ein ihnen entsprechendes spinales Homologon gibt es nicht.

Die Parallelentwicklung (nicht völlig gleiche Entwicklung) der spinalen und cerebralen Meningen gestaltet sich folgendermaßen: ab origine getrennte Grenzsichten bilden sich aus zu Membranen (namentlich Dura und Endochondrium des Schädels, der Wirbelsäule; endomeningeale Höhlenbildung kommt hinzu; eine zweite (die periphere) Endomeninxgrenzschicht (Arachnoidea) wird angelegt. Dabei bleibt es in der Wirbelsäule aller daraufhin untersuchten Monodelphier: Dura und Endorhachis bleiben getrennt; zwischen beiden sind peridurale Venen (plexus) gelagert. Im Schädel anscheinend aller Monodelphia verwachsen nachher Dura mater und Endocranium zu einer Dura mater secundaria, die zugleich harte Hirnhaut und Endost ist, und Vv. peridurales werden dabei als Sinus durae secundariae eingeschlossen. Schon dadurch sind die Meningen- und Venenverhältnisse in der Wirbelsäule die primitiveren. Doch auch das Nichtzustandekommen irgendwelcher Durasepten im Spinalkanal ist den spinalen Meningen als Primitivitätsmerkmal anzurechnen, wenn auch die Ontogenie sich nicht so deutlich zugunsten dieser Ansicht ausspricht als ich gern gehabt hätte.

Im Schädel sind noch einige Details zu erwähnen. Lokale Nichtverwachsung der Dura mit dem Endocranium bietet bei allen untersuchten Monodelphiern der Hypophyse mit dem Gasserschen Ganglion und dem Sinus cavernosus eine geräumige peridurale Lage; der Saccus endolymphaticus wird stets (wie die Venen) engstens (intrasekundärdural) eingeschlossen. Das kleine Parietalorgan der Säuger (die Epiphyse) erreicht die harte Hirnhaut nie. Besonders hervorzuheben ist noch, daß bei allen Monodelphiern (soweit untersucht), spinal und cerebral, eine Arachnoidea sich nicht etwa von der schon vorhandenen Pia (welchen Namen man dieser auch geben möchte) abspaltet; die Arachnoidea ist immer die sehr spät in die Erscheinung tretende, äußere (der Dura zugewandte) Endomeninxgrenzschicht. Zwischen der Arachnoidea und der präexistierenden Pia mater liegt von vornherein endomeningeales (subarachnoideales) Zwischengewebe. Genau so spaltet sich auch nicht etwa (ontogenetisch) die echte Dura von dem Endocranium (der Endorhachis) ab.

Ein allgemeines Vorkommen scheint es auch zu sein, daß im Schädel der Monodelphia die Arachnoideaentwicklung der Dura-Endocraniumverwachsung stellenweise vorangeht, stellenweise (wo die Schädelwand in die Schädelhöhle hineinprominiert) der letzteren dagegen nachfolgt.

Obiges gilt von allen Monodelphia (soweit bekannt). Einige kleine Unterschiede nur der cerebralen Meningen sind noch zu berücksichtigen. Die, nach sonst vollendeter Meningenentwicklung, bei einigen Säugern (Carnivora, Cetacea, auch Ungulaten) stattfindende Verknöcherung der (echt duralen) Duraduplikaturen ist ein Merkmal weiterer Ausbildung, das ich nicht dem Schädel (Interparietale usw.), sondern den Meningen anrechnen möchte. Auch sonst ist diese von dem Endocranium unabhängige (konstante) Skelettbildung bemerkenswert.

Inkonstante Verknöcherungen der echten Dura (ohne Beteiligung des Endocraniums) namentlich in der Hypophysen- und Trigeminalgegend sind nicht nur beim Menschen eine recht häufig anzutreffende Variation (*Locchi*).

Bei Cetacea und Sirenia unterbleibt, nicht nur bei der Hypophyse und dem Trigeminalganglion, sondern in größerem Stil (im Schädel) die Verklebung der Dura mater mit dem Endocranium. Daß daran die (basal) im periduralen Ektomeninxgewebe dieser Tiere befindlichen Gebilde (die andere Monodelphia nicht besitzen) offenbar Schuld sind, hält mich nicht davon ab, diese Nichtvereinigung in größerem Stil der Cetacea und Sirenia vom ontogenetischen meningologischen Standpunkt als primitiv zu bezeichnen. Vgl. das zweitnächste Kapitel: Vergleichendes über die Säugetiere.

Monotremata und Marsupialia.

Monotremata.

Die Meningen der Monotremen sind bisher noch nicht speziell untersucht worden. Da ich selbst nur über zwei (ältere) Entwicklungsstadien von der Echidna verfügte, muß ich mich behelfen. Was sich zufälligerweise in einigen Abbildungen von jüngeren Stadien befindet (*Gaupp*) werde ich zunächst zusammenstellen. Echidna hat anfangs nur perineurales Mesenchym (ohne, später mit Vv. perineurales). In Abbildungen nicht so junger Embryonen gibt es innerhalb der Knorpelschädelanlage eine Meninx primitiva mit Vv. meningis primitivae darin enthalten. Nur wenig ältere Stadien haben (andeutungsweise) Endo- und Ektomeninx ohne Grenzschichten jedoch mit Vv. ectomeningis.



Abb. 49. Echidna, Stad. 48, frontal.

Das jüngere der beiden Stadien (aus dem *Semonschen Material*), die ich durch die Güte des Herrn Dr. *Schultze* untersuchen konnte, hatte Grenzschichten bekommen; Vv. ectomeningis-peridurales im ektomeningealen Zwischengewebe, das auch die Hypophyse und die Quintusganglien enthält. Vgl. den Schnitt der Abb. 49. Noch keine Höhlenbildung in dem (arachnoidealen) Endomeninxzwischen-gewebe.

Der ältere durch mich untersuchte Embryo wies schon recht scharf abgesetzte Grenzschichten (Dura- und Endocraniummembranen also) auf. Vv. peridurales; peridurale Lage der Sacci endolymphatici, der Hypophysis, der Trigeminalganglien. Subduraler Spalt und Endomeninxhöhlen (künftige subarachnoideale Höhlen) vorhanden. Andeutungsweise ist eine periphere (der Dura gegenüberliegende) äußere Endomeninxgrenzschicht vorhanden (Arachnoideaanlage). Eine Verklebung der cerebralen Dura mater mit dem Endocranium hat erst an wenigen Stellen stattgefunden. Zu dem Einschluß der periduralen Venen als Sinus durae secundariae in eine Dura mater secundaria ist es noch nicht gekommen. Das soll nachher geschehen, denn (nach *Hochstetter*) haben Echidna und Ornithorhynchus beide, erwachsen, eine einheitliche, Sinus enthaltende harte Hirnhaut. Der adulten cerebralen Meningeorganisation

der Echidna (der Monotremen) entspricht also auch das Schema 48 D. (Duplikaturen vorhanden, in meinen Embryonen in der Anlage.) Die spinalen Häute werden sich wohl so wie die cerebralen Meningen entwickeln (zum Teil habe ich es beobachten können). Nur die Dura-Endorhachisverwachsung unterbleibt spinal. Aus den periduralen Venen werden keine Sinus wie im Schädel. Auch bilden sich spinal keine Durasepten aus. Im Schädel behalten die Trigeminusganglien mit den Sinus cavernosi und die Hypophysis die peridurale Lage bei, sie bedingen eine lokale, ziemlich geräumige Nichtverwachsung der beiden Ektomeninxmembranen.

Marsupialia.

Ontogenetische Untersuchungen über die Hirn- und Rückenmarkshäute der Marsupialier sind mir nicht bekannt. Anatomische Angaben über die spinalen Meningen einiger Marsupialier hat *Sterzi* gemacht. Über die Hirnhäute fehlen jegliche Angaben vollständig. Sehr junge Entwicklungsstadien von Beutlern habe ich nicht zu Gesicht bekommen können. Das schadet aber nur wenig. In der Literatur liegen mehrere Abbildungen vor, in denen von Marsupialiern die allerjüngsten Stadien der Meningenentwicklung (perineurales Mesenchym ohne und mit Vv. perineurales) dargestellt sind (*Selenka, Hill*). Hier schließen die Entwicklungsstadien, die ich selbst beobachtet habe, an. Ich verfügte nur über die Schnittserien der hiesigen Anatomie. Es sind mittlere und ältere Entwicklungsstadien (auch sehr alte) mehrerer Marsupialier. Ich fange an mit *Dasyurus*, von dem ich die größte Zahl verschiedener Stadien hatte, von dem mir, auch von den älteren Exemplaren, nicht nur die Köpfe (mit Halsregion), sondern auch die Rumpfe geschnitten vorlagen.

Dasyurus viverrinus.

Fünf Entwicklungsstadien, d. h. Embryonen (Beuteljunge), deren Länge 15—19—33—40—53 und 63 mm war (der Amsterdamer Anatomie).

Exemplar von 15 mm. Eine ziemlich umfangreiche Primordialschädelanlage ist schon entstanden. Innerhalb dieser, um das Gehirn herum liegt undifferenziertes Mesenchym: *Meninx primitiva* mit Vv. *meningis primitivae*. Keine Spur einer Anlage des inneren Schädelperichondriums. 19 mm-Embryo. Die *Meninx primitiva* hat sich in eine innere dünnere Endomeninx und in eine äußere dichtere Ektomeninx gegliedert. Die Ektomeninx enthält Vv. *ectomeningis*, die Hypophysis, die Trigeminusganglien und die Anlage der *Sacci endolymphatici*. Ektomeninxfortsätze ins Schädelinnere (Anlagen von Tentorium und Falx) nicht vorhanden: an deren Stellen hat sich das intrakranielle Bindegewebe noch nicht in Ekto- und Endomeninx gegliedert. Im 33 mm-Exemplar sind schon ziemlich scharfe Grenzschichten (-membranen) vorhanden. Die Endomeninx hat nur erst eine innere (Piaanlage) geliefert. Aus der Ektomeninx heraus bildeten sich eine innere Duraanlage, ektomeningeales Zwischengewebe und eine äußere Endocraniumanlage. Vv. (*ectomeningis*) *perineurales*, Hypophyse usw. im Ektomeninxzwischenewebe befindlich. Anlagen der künftigen Durasepten (noch ohne Grenzschichten) vorhanden. Spinal erst andeutungsweise Grenzschichten ausgebildet. Das 40 mm-Beuteljunge weist endo-

meningeale Höhlenbildung (künftige subarachnoideale Räume) auf. Auch hat sich (nicht überall deutlich) die Endomeninx von der Dura abgelöst, dabei sind Subduralräume entstanden. Die Anlagen der Durasepten haben nunmehr auch Grenzmembranen (echt-durale) bekommen. Noch keine Arachnoideaanlage. Vv. peridurales mit eigener Wand in reichlichem periduralen Ektomeninx-zwischengewebe gelagert. In den Beutelungen von 53 und 63 mm hat sich die periphere, der Dura mater gegenüberliegende, Zone des Endomeninx-zwischengewebes, die sich von der Dura schon vorher abgelöst hatte, zu einer Grenzschicht (Arachnoideaanlage) verdichtet. Gleichzeitig haben sich stellenweise im Schädel, Dura mater und Endocranium aneinandergelegt. Eine Verwachsung zu einer Dura mater secundaria mit Einschluß der Venen als Sinus durae secundariae soll nachher (vgl. unten) noch stattfinden. Sonst ist die Meninge-anatomie (Abb. 48 D) des Schädels wohl erreicht. In meinen Embryonen (Beutelungen) entwickelten sich die Rückenmarkshäute wie die cerebralen Meningen (keine Duplikaturen). Allein, in den ältesten Exemplaren war keine Andeutung einer Dura-Endorhachisverklebung anzutreffen. Diese wird spinal, den Sterzischen anatomischen Daten entsprechend, auch nachher nicht mehr eintreten (Abb. 48 E).

Trichosurus vulpecula.

Mehrere Beutelungen von 7—8—9—10—11—12—14—17,5—20—25 und 31 mm Kopflänge. Das schöne Material hat vor einigen Jahren Prof. Hill (London) der Amsterdamer Anatomie geschenkt. Ich untersuchte nur die mikrotomierten Köpfe; in den Schnittserien war natürlich die Halswirbelsäule teilweise enthalten.

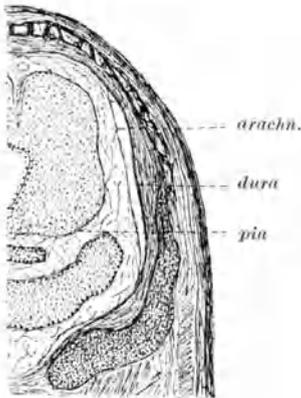


Abb. 50. *Trichosurus*,
20 mm Kopflänge, frontal.

7 mm-Exemplar: Innerhalb der Primordialschädelanlage hat sich die Meninx primitiva schon in Ektomeninx und Endomeninx gegliedert mit Ausnahme derjenigen Stellen, wo sich nachher die Durasepten befinden werden. Vv. ectomeningis. Hypophysen, Quintusganglien, Anlagen der Sacci endolymphatici in der Ektomeninx befindlich. Im 8 mm-Exemplar sind schon Ektomeninxfortsätze (Anlagen der Duplikaturen) vorhanden. Die parietale Meninge-anlage weist schon Grenzschichten auf. Aus diesen heraus sind im 10 mm (kopflängen) Exemplar Grenzmembranen, namentlich Dura und Endocranium, entstanden. Vv. peridurales; peridurale Trigeminusganglien usw. Echt-durale Grenzschichten z. B. an der Tentoriumanlage. In den 12 und 14 mm-Beutelungen

hat sich die Endomeninx stellenweise von der Dura mater losgelöst (stellenweise sind subdurale Spalten entstanden), auch in dem Endomeninxgewebe sind (künftige subarachnoideale) Höhlen entstanden. Eine Arachnoidea hat sich aus dem Endomeninx-zwischengewebe noch nicht herausdifferenziert. Vv. peridurales wie im vorigen Stadium.

Beutelung von 17,5 mm an (vgl. den Schnitt der Abb. 50) haben eine richtige Arachnoidea (äußere Endomeninxgrenzschicht) bekommen. Das Endo-

cranium hat sich erst an wenigen Stellen der Dura mater angelegt. Die Vv. peridurales liegen noch geräumig im periduralen Ektomeninxzwischen­gewebe. In meinen ältesten Beutelungen sind Dura und Endocranium völlig verklebt und Sinus durae secundariae sind dabei eingeschlossen worden, wie auch die Sacci endolymphatici. Nur die Hypophyse mit den Trigeminalganglien bedingen eine ziemlich geräumige Nichtverwachsung; sie behalten die peridurale Lage bei. Auch die beiden echt-duralen Grenzschichten (-membranen) z. B. des Tentoriums sind miteinander verwachsen; in die der parietalen Dura secundaria angehefteten Basis der Durasepten sind Sinus eingeschlossen worden. Vgl. Schema 48 D: adult cerebral, den *Sterzischen* anatomischen spinalen Angaben entsprechend.

Die spinalen (cervicalen) Meningen entwickeln sich genau so wie die cerebralen Häute, bis auf die Dura-Endorhachisverwachsung, die spinal unterbleibt. Aus den Vv. peridurales werden keine Sinus: Abb. 48 E. Das geht ganz sicher daraus hervor, daß mein 31 mm kopflanger Embryo (mit stark verknöchertem Knorpelschädel und sehr großen Deckknochen) spinal von einem Sinuseinschluß nichts zeigte, während im Schädel der Sinuseinschluß schon vollendet war.

Didelphys aurita usw.

Aus fünf Embryonen mehrerer Didelphysarten habe ich eine Reihe gebildet. Kopflängen: 8,5 (cancravora)—11—14 (beide aurita)—17 (marsupialis)—20 (aurita) mm. Nur geschnittene Köpfe mit Halsgebiet.

8,5 mm-Exemplar: Im Schädel Endo- und Ektomeninx ohne deutliche Duplikaturenanlagen. Vv. ectomeningis, ektomeningeale Hypophysenlage usw. 11 mm-Exemplar. Die gewöhnlichen Grenzschichten sind ausgebildet im Schädel und in der Wirbelsäule (Abb. 51). Dura- und Endocranium- bzw. Endorhachisanlagen von Anfang an räumlich getrennt, nur durch dichteres Ektomeninxzwischen­gewebe (mit periduralen Venen darin) verbunden. Deutliche Ektomeninxfortsätze, auch schon mit Grenzschichten, anwesend. 14 mm-Beuteljunges: scharf abgesetzte Dura, noch geringe subdurale und subarachnoideale Höhlenbildung. Keine Dura-Endocraniumverklebung: Vv. peridurales. Arachnoidea fehlt noch.

17 mm-Exemplar: Die periphere Zone der Endomeninx hat sich zu einer Grenzschicht (Arachnoideaanlage, innere Begrenzung des Subduralraums) verdichtet an einigen Stellen, nicht überall deutlich. Wo

der Schädelknorpel in die Schädelhöhle hineinragt, haben sich Dura und Endocranium aneinander gelegt. Die periduralen Venen sind noch nicht zu Sinus geworden. Im 20 mm (kopflangen) Stadium finde ich überall eine richtige Arachnoidea und eine völlige Dura-Endocraniumverklebung. (Ausgenommen das Gebiet der geräumigen Nichtvereinigung in dem Trigeminalganglien,

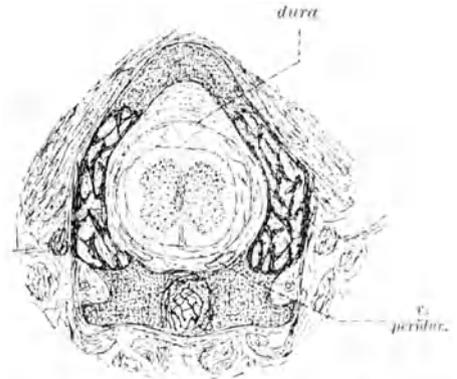


Abb. 51. *Didelphys*, 11 mm Kopf­länge, transversal.

Sinus cavernosi und Hypophyse liegen im periduralen Gewebe): also erwachsene Schädelverhältnisse.

Die Rückenmarkshäute der Didelphys entwickeln sich (bis auf untergeordnete Differenzen: keine Septa, geringe Verspätung wie bei den anderen Beutlern) wie die Hirnhäute. Nur die Dura-Endorhachisvereinigung mit Sinuseinschluß unterbleibt in der Wirbelsäule definitiv.

Untersuchungen an einigen anderen Beutlern (von denen ich jedesmal nur zwei oder drei Beutelungen hatte) angestellt übergehe ich hier, sie haben mir keine neuen Gesichtspunkte eingetragen.

Die Meningeentwicklung aller Beutler (soweit untersucht) ist immer dieselbe, und zwar gestaltet sie sich folgendermaßen:

Marsupialier (und anscheinend auch Monotremen) haben anfangs nur perineurales Mesenchym ohne (Abb. 2), später mit darin liegenden perineuralen Venen (Abb. 4 A). Ein Stadium mit Meninx primitiva und Vv. meningis primitivae folgt (Abb. 4 B). Ekto- und Endomeninx bilden sich aus; noch keine Fortsätze der Ektomeninx (Abb. 21 A). Die Anlagen von Falx und Tentorium kommen hinzu (Abb. 36 A). Grenzschichten bilden sich aus (Abb. 36 B) und werden zu deutlichen Membranen (Abb. 36 C): Vv. peridurales. Subdurale und subarachnoideale Höhlen treten auf (Abb. 48 A). Bis soweit gilt diese Zusammenfassung auch spinal; die Anlagen der Durasepten sind dann allerdings fortzudenken. Cerebral geht es nun entweder (lokal) über Abb. 48 B (Verschmelzung) oder (lokal) über Abb. 48 C (Arachnoidea) auf die definitive Organisation: Arachnoidea und Dura-Endocraniumverwachsung, Sinus durae secundariae hinaus (in beiden Fällen wird das Fehlende nachgeholt): Abb. 48 D. Spinal geht es über Abb. 48 C (Duplikatur fortzudenken) auf die Organisation des Schemas 48 E hinaus.

Wie auch sonst sind in diesem Resümee einige Details, auch in den Schemen vernachlässigt: Verspätung der Duplikaturenentwicklung, Hypophysenverhalten, Verhalten des Quintusganglions, usw.

Vergleichendes über die Säugetiere.

Zu dem in dem Kapitel: Vergleichendes über die Monodelphia Gesagten ist hier nur sehr wenig hinzu zu bemerken. Alles dort über Monodelphier Mitgeteilte gilt mit derselben Einschränkung (soweit bisher untersucht) von den Monotremen und Marsupialiern, also von den Säugetieren. Besonders zu betonen ist folgendes: Bei allen Säugetieren (einschließlich Monotremen und Marsupialier) werden beide Ektomeninxgrenzschichten von vornherein getrennt angelegt. Auch spinal spaltet sich die Duraanlage nicht von der des Endochondrium (der Endorhachis), ontogenetisch, ab. Mehr als daß beide aus der dichteren Ektomeninx hervorgehen läßt sich nicht sagen. Bei allen Säugetieren wird die Arachnoidea (recht spät) von der Piaanlage von Anfang an getrennt angelegt. Von einer Abspaltung ist auch hier nicht die Rede; Pia und Arachnoidea (sowie subarachnoideales Gewebe) gehen nur gemeinschaftlich aus der dünneren Endomeninx hervor. Bei allen Säugern verwachsen im Schädel Dura und Endocranium im allgemeinen (unter Sinuseinschluß) vollständig (Cetacea und Sirenia

ausgenommen) bis auf die Stelle, wo eine peridurale Hypophysis und peridurale Quintusganglien eine lokale Nichtverwachsung (anatomische Duraaufspaltung) bedingen; spinal unterbleibt diese Verwachsung bei allen Säugetieren. Die cerebralen Durasepten werden stets (mit geringer Verspätung) von vornherein angelegt; sie kommen bei keinem Säuger nachher zu sonst definitiven Hirnhäuten hinzu. Das Parietalorgan, die Epiphysis, erreicht bei keinem Säuger die (Ektomeninx) harte Hirnhaut.

Gewissermaßen ist meine Untersuchung der Meningenenwicklung der Monotremen und Marsupialier also vergebens gewesen. Es hat sich bei diesen Säugern nichts Primitives oder doch von den Monodelphia Abweichendes weder in anatomischem, noch in ontogenetischem Sinn ergeben, das sich in einem folgenden Kapitel vielleicht als reptilienähnlich (amphibien- oder gar vogelähnlich) erweisen könnte.

Da sich im Schädel (basal) der Cetacea und Sirenia Dura und Endocranium nicht zu einer Dura mater secundaria vereinigen, gehen die Meninge, namentlich die cerebralen, der adulten, übrigen Säugetiere gewissermaßen ontogenetisch aus denen der erwachsenen Sirenia und Cetacea (wenigstens basal) hervor. Was davon vom phylogenetischen Standpunkt zu denken ist, werde ich später erörtern, gelegentlich der Betrachtung der phyletischen Herkunft der Säugermeningen im allgemeinen aus denen niederer Vertebraten.

Vergleichendes über naheverwandte Wirbeltierklassen.

Vergleichendes über Cyclostomen, Fische und Amphibien.

In der Literatur liegen nur sehr wenig vergleichende Angaben über die Meninge der Anamnioten vor. Die einzigen ontogenetisch begründeten stammen von *Sterzi*. Diesen liegt jedoch eine (meines Erachtens) nicht richtige Meninge-entwicklungsgeschichte zugrunde. Nach *Sterzi* sollen die Amphibien (spinal) eine Haut mehr als die Fische haben, und zwar soll diese dritte Haut (Dura *Sterzi*s) sich bei Anuren vollständiger als bei Urodelen von der, der Medulla sofort anliegenden, Membran der Fische abgespaltet haben. Sonst gibt es nur lehrbuchmäßige, oberflächliche Darstellungen und solche ohne ontogenetische Basis (*Sagemehl*). In diesem Kapitel ist mit „Fische“ gemeint Fische einschließlich der Cyclostomen, auch ohne daß dieses hinzubemerkt worden ist.

Diesem und den nächsten Kapiteln habe ich zur Erleichterung der Lektüre einige Schemen (die der Abb. 52–56) beigegeben. Sie sollen nur vergleichend anatomischen, keinen ontogenetischen Zwecken dienen. Diese Schemen sind nur unterschrieben mit den Namen derjenigen Tiere und Gebiete, für welche sie absolute Gültigkeit haben, nichts hinzuzudenken usw. ist. Alle sind nach demselben Grundschema, das auch meinen bisherigen Schemen zugrunde lag, entworfen

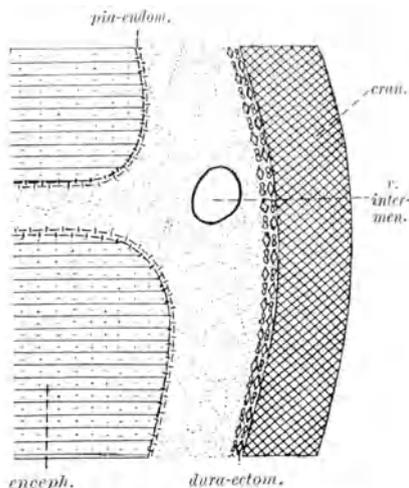


Abb. 52. Pisces, cerebral.

in etwas größerem Maß, damit homologe Hüllen des Zentralnervensystems in derselben, nichthomologe in verschiedenen Weisen dargestellt werden könnten (mittels Punktierung, Strichelung senkrecht zur und parallel der Hirn- und Rückenmarksoberfläche, mittels kleiner Rhomben und Achtefiguren). In diesen Schemen sind das Hypophyseverhalten und ähnliches noch nicht berücksichtigt. Bei der Lektüre dieses Kapitels sind nur die Abb. 52 (Fische, cerebral; gilt auch spinal), 53 (Urodela spinal; cerebral ein wenig anders) und 54 (Anura cerebral, gilt auch spinal) zu vergleichen: alles Endstadien.

Die Meningeentwicklung (spinal und cerebral) aller Fische und Amphibien beginnt mit dem Stadium des venenfreien perineuralen Mesenchyms in dem bald Vv. perineurales entstehen. Dann kommt ein allen Anamnioten gemeinschaftliches Stadium mit *Meninx primitiva* und eingelagerten Vv. *meningis primitivae* (Abb. 4 B). Damit ist die bei allen Anamnioten völlig gleiche (spinale und cerebrale) Meningeentwicklung zu Ende. Die weiteren Entwicklungsstadien der verschiedenen Anamnioten sind einander nur ähnlich, vergleichbar, jedoch nicht völlig gleich: Dem Stadium der Urodelen der Abb. 16 A ist dasjenige der Anuren der Abb. 21 A nur vergleichbar, nicht gleich: der stellenweise verbreiterten Ektomeninx der Urodelen (cerebral und spinal) ist die von vornherein überall breite Ektomeninx der Anuren (cerebral, auch spinal) wohl ähnlich, nicht gleich. Ebenso vergleichbar (doch ungleich) sind die Stadien der Abb. 7 A (Fische), der Abb. 16 B (Urodela) und der Abb. 21 B (Anura). Nur die endomeningeale Grenzschicht ist überall dieselbe; die überall einheitliche Ektomeninxgrenzschicht der Fische ist der stellenweise (doch ab origine) gespalteten, gedoppelten Ektomeninxgrenzschicht der Urodelen und den beiden (von vornherein getrennten) Ektomeninxgrenzschichten der Anuren (alles spinal und cerebral) nur ähnlich.

Und in bezug auf die Venen, die angiologisch Homologa sind: die Vv. intermeningeae der Fische sind (meningologisch) den Vv. ectomeningis der Amphibien nur parallelisierbar, nicht gleich.

Dasselbe gilt von den adult-anatomischen Organisationen; wenn ich den Lophius und die lophiusähnlichen Teleostier vorläufig beiseite lasse, so haben alle Anamnioten dieselbe Endomeninx (Pia) und dasselbe, intermeningeale (endomeningeale) Zwischengewebe: Die einheitliche Ektomeninx (Dura mater) der Fische ist der stellenweise aufgespalteten (cerebral geräumiger als spinal) Ektomeninx der Urodelen, und der völlig gespalteten Ektomeninx (Dura + Endost) der Anuren nur zu vergleichen. Von den angiologisch homologen Venen heißt das also: die intermeningealen Venen der Fische, die Sinus ectomeningis (spinal) und Vv. ectomeningis (cerebral) der Urodela, sowie die periduralen Venen der Anuren sind parallelisierbar, meningologisch nicht gleich (vgl. Abb. 7 B, 16 C, 21 C cerebral; Abb. 7 C, 16 D, 21 D spinal).

Die Anurenmeningen entwickeln sich also nicht aus denen erwachsener (oder doch älter embryonaler) Urodelen heraus; die cerebralen Urodelenmeningen entstehen ontogenetisch nicht aus den spinalen der Urodelen; und die Urodelenmeningen entwickeln sich nicht aus denen der Fische heraus. Entsprechend Negatives gilt von der Ontogenie der periduralen Venen der Anuren, den Venae und Sinus ectomeningis der Urodelen und den Vv. intermeningeae der Fische. Das allen Anamniotenmeningen (und -Venen) gemeinschaftliche Entwicklungs-

stadium liegt sehr weit zurück. Die vergleichende Ontogenie leistet hier sozusagen nicht dasjenige, was man von ihr hätte erwarten mögen. Nur die spinale Anurenektomeninx zeigt einigermaßen eine ontogenetische Aufspaltung in Dura und Endorhachis; die spinale Ektomeninx (Dura und Endorhachis) der Anura geht also einigermaßen aus der nur lokal gespalteten Ektomeninx adulter Urodelen hervor (ontogenetisch), wie man das im allgemeinen phyletisch (auch ohne ontogenetische Wiederholung) anzunehmen hat.

Die Endomeninx (Pia) ist bei allen Anamnioten dieselbe, aus der endomeningealen Grenzschicht hervorgegangene. Nur Lophius (und ihm ähnliche Teleostei; viele, alle?) bildet eine Ausnahme. Seine endomeningeale Grenzschicht spaltet sich ontogenetisch in eine innere Pia mater und in eine äußere Arachnoidea zu nennende Membran. Die Endomeninx (Arachnoidea und Pia) des Lophius und seinesgleichen entstehen also ontogenetisch aus der Endomeninx der anderen Anamnioten heraus. Wegen der völlig gleichen Ektomeninx sind also die Lophiusmeningen aus denen der übrigen Fische entstanden (ontogenetisch). Die Arachnoidea des Lophius beeinflußt die Lage der Venen gar nicht. Lokale Ektomeninxaufspaltungen in der Hypophysengegend, die stets ab origine angebahnt sind (Aufspaltung ist also nur deskriptiv anatomisch, nicht ontogenetisch gemeint) fehlen bei Cyclostomen und Elasmobranchiern; sie sind (anscheinend stets) vorhanden bei Teleostomiern und Amphibien. Die Anwesenheit einer Hypophysen-Ektomeninxaufspaltung betrachte ich (vgl. das spezielle Kapitel) als ein Merkmal höherer Entwicklung; diese Aufspaltung ist phyletisch (wenn auch nicht ontogenetisch) als echte Spaltung aufzufassen.

Das gegenseitige Verhalten der Meningen und Parietalorgane ist bei den Anamnioten recht verschieden. Das ist jedoch nicht den Hirnhäuten anzurechnen (es gehört nicht zur Meningemorphologie) sondern den Parietalorganen (es ist zur Morphologie dieser Organe zu rechnen), deren distale Teile intermeningeal (Fische) oder sogar extrakraniell, subcutan (Anuren) sein können in den extremen Fällen. Die Sacci endolymphatici sind den cerebralen (neurokraniellen) Venen genau entsprechend gelagert (bei Anuren auch spinal vorhanden, in derselben Lage wie im Schädel).

Bei einigen Fischen (*Amia*, *Lepidosteus*, fast alle Teleostei) ist in der *Regio prootica* eine (anatomische, nicht ontogenetische) Ektomeninxaufspaltung anzutreffen; in diesem Gebiet gibt es dann eine peridurale Vene. Meist handelt es sich nur um einen transitorischen Zustand: das innere Ektomeninxblatt verknöchert nachher zu einer zweiten lokalen Schädelwand, und die peridurale Vene ist nicht mehr in der Schädelhöhle gelagert. Andere Fische und die Amphibien haben nicht so eine prootische Ektomeninxaufspaltung, und die entsprechende Vene ist (oder wird) extrakraniell. Die ganze Angelegenheit hat jedoch nur eine beschränkte meningologische Bedeutung. Vgl. wegen der Schädelmorphologie, die gewissermaßen Meningekomplikationen vortäuscht, das Kapitel: Trigemino-facialiskammer usw.

Ich werde nunmehr versuchen, die phyletische Verwandtschaft der Meningen der Cyclostomen, Fische und Amphibien, womöglich gestützt auf deren vergleichende Ontogenie, klarzulegen. Meines Erachtens hat man sich die Meningen und Venen (Sinus) der Urodelen phyletisch aus denen der (teleostomen)

Fische (*Lophius* ausgenommen) heraus entstanden zu denken, durch phyletische lokale Ektomeninxaufspaltung (ohne ontogenetische Wiederholung); dabei wurden aus den Vv. intermeningeeae der Fische (cerebral und spinal) die Sinus ectomeningis der Urodelenwirbelsäule (sehr beschränkte Ektomeninxspaltung) und die Vv. ectomeningis des Urodelenschädels (weniger beschränkte Ektomeninxspaltung). Die cerebralen Urodelenverhältnisse könnte man sich sogar „phyletisch“ aus den spinalen Urodelenverhältnissen heraus entstanden denken; dabei sollten dann „phyletisch“ aus Sinus ectomeningis nicht so eng eingeschlossene Vv. ectomeningis, durch weitere, immerhin noch lokale Aufspaltung der Ektomeninx geworden sein.

Es ist also anzunehmen, daß die Venen und etwaign Sacci endolymphatici phyletisch durch die innere (Dura-)Lamelle der lokalen Ektomeninxaufspaltungen hindurchgegangen sind, deren intermeningeeale Lage bei Fischen wurde eine

ektomeningeeale bei den Urodelen. Die Ektomeninx annektiert sozusagen phyletisch, mittels der lokalen phyletischen Aufspaltungen, einen Teil des bei Fischen intermeningeealen Gewebes mitsamt dem Inhalt (der Vv. intermeningeeae). Mit der Ektomeninxaufspaltung wird auch das oben angedeutete Hindurchgehen ontogenetisch nicht wiederholt. Die Meningen und Venen der Teleostomi (*Lophius* und lophiusähnliche Teleostei ausgenommen) hat man sich phyletisch aus denen der Elasmobranchier heraus entstanden zu denken nur durch das Auftreten einer einzigen lokalen Ektomeninxspaltung in der Hypophysengegend, von der dann alles oben von den (anderen) Ektomeninxspaltungen der Uro-

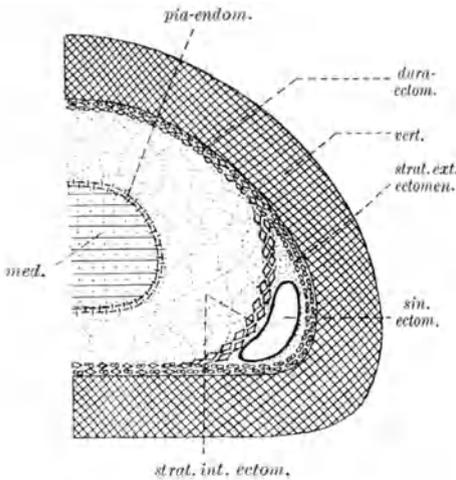


Abb. 53. Urodela, Sauria usw., spinal.

delen (phyletisch) gilt. Die Hypophyse, einschließlich der benachbarten Gebilde, soll auch phyletisch durch die lokale Dura mater (das lokale, innere Ektomeninxblatt) hindurchgegangen sein als aus Elasmobranchiermeningen diejenigen der Teleostomi (ausgenommen *Lophius*) wurden; keine ontogenetische Wiederholung. (Wo Elasmobranchi steht ist Cyclostomi hinzuzudenken.)

Die Meningen der lophiusartigen Teleostier entstanden aus denen der anderen Teleostomier dadurch, daß sich die Endomeninx spaltete in eine Arachnoidea und eine Pia (secundaria): volle ontogenetische Wiederholung.

Die Meningen der Anuren (und deren Venen) hat man sich phyletisch aus denen der Urodelen entstanden zu denken durch vollständige Spaltung der Ektomeninx, die bei den Urodelen nur lokal war. Aus den Sinus ectomeningis der Urodelenwirbelsäule und den Vv. ectomeningis des Urodelenschädels gingen phyletisch die Vv. peridurales (so zu bezeichnen sobald eine völlig vom Endochondrium freie Dura mater vorhanden ist) der Anuren hervor. Das wird durch die spinalen Meningen (und Venen) der Anuren wenigstens teilweise ontogene-

tisch wiederholt. Den Inhalt dieser Betrachtungen fasse ich in einem Satz zusammen:

Elasmobranchi → Teleostomi ↗ Lophius
 ↘ Urodela → Anura.

(Teleostomi ist ohne Lophius und lophiusähnliche Teleosti, Elasmobranchi ist einschließlich Cyclostomi gemeint. Urodela soll einschließlich Gymnophionen sein.)

Wenn auch die vergleichende Ontogenie uns manchmal nicht geholfen hat, so möchte ich dennoch präzisieren, was phyletisch als primitiv, was als nicht-primitiv zu bewerten ist. Alles was sich in, in obigem Satz mehr nach links gedruckten Anamnioten befindet, ist primitiver als das entsprechende (nicht gleiche), was sich in mehr nach rechts gedruckten Tieren befindet. So ist eine Ektomeninxaufspaltung „weiter entwickelt“ um so multipler, geräumiger und vollständiger sie ist. Dementsprechend sind Vv. intermeningeae primitiver als Sinus ectomeningis, diese primitiver als Vv. ectomeningis und Vv. ectomeningis primitiver als Vv. peridurales.

Amphioxus kommt nie über ein recht jung-embryonales (-larvales) Stadium der Meningeentwicklung sämtlicher Anamnia hinaus; er kann somit ruhig unter den Elasmobranchi (oben: links von diesen) stehen, vom Meningenstandpunkt.

Die Meningenanatomie des Lophius (Abb. 12 B, 12 C) ist derjenigen der Anuren (Abb. 21 C, 21 D) ziemlich ähnlich (ohne Berücksichtigung der Sacci endolymphatici). Von einer gemeinschaftlichen Herleitung (bei der die Anuren dann nicht von den Urodelen, den Meningen nach, abzuleiten wären) kann jedoch gar nicht die Rede sein: die mittlere, dritte Membran gehört zur Ektomeninx bei den Anuren, zur Endomeninx (spaltet sich von der Pia ab) beim Lophius. Den großen ontogenetischen Unterschied deuten schon die von mir verwandten ungleichen Namen an: Arachnoidea (Lophius), Dura (Anuren). Es liegt hier also nur eine Analogie, keine Homologie, vor, die eine besondere Verwandtschaft nicht bezeugt.

Mit der Annahme hypothetischer Pro-formen, denen entsprechende anatomische Schemen beizugeben wären, wäre hier nur wenig erreicht. Anatomisch (spinal und cerebral) sind so ziemlich alle graduellen Differenzen tatsächlich vorhanden. Nur ein Proamphibium könnte auch im Schädel erst Sinus ectomeningis (wie in der Urodelenwirbelsäule) haben. Sonst könnte ich mir nur solche hypothetischen (oder noch aufzufindenden) Proformen denken, deren Ontogenie die phyletische Entwicklung noch vollständiger rekapitulierte; das könnte in einem einzigen anatomischen Schema jedoch nicht zum Ausdruck gelangen.

Vergleichendes über Amphibien und Reptilien.

Mir sind über den, in der Überschrift angedeuteten, Gegenstand nur die Betrachtungen *Sterzi* bekannt. Nach *Sterzi* soll eine Dura mater, die sich bei den Urodelen nur unvollständig von der Gefäßhaut abspaltet, bei Anuren und Reptilien sich von der Gefäßhaut völlig ablösen. Die spinalen Meninge der Reptilien und Anuren sollten somit (zusammen) aus denen der Urodelen phyletisch

entstanden sein. Diese Betrachtungen sollen, meines Erachtens unvollständige und unrichtige, anatomische und ontogenetische Beobachtungen stützen.

Bei der Lektüre dieses Kapitels empfiehlt es sich die Abb. 53—55 miteinander zu vergleichen. Die Abb. 53 gilt für Urodelen und Reptilien (Crocodilia ausgenommen) spinal; mit nur geringer Änderung für die Urodelen auch cerebral. Abb. 54 Anura, cerebral (und spinal) gilt auch für nicht ganz erwachsene Reptilien (cerebral) und für erwachsene Crocodilia (spinal) Abb. 55 (das Dura-septum ist fortzudenken) gilt für sämtliche Reptilien, adult cerebral. In diesen Schemen sind Hypophysenverhalten und ähnliche Details nicht berücksichtigt.

Die Entwicklungsgeschichte der spinalen und cerebralen Meningen der Amphibien und Reptilien beginnt immer mit der Anwesenheit des perineuralen Mesenchyms zunächst ohne, später mit Vv. perineurales darin. Es folgt ein allen Amphibien und Reptilien (cerebral und spinal) gemeinschaftliches Stadium mit *Meninx primitiva* und darin befindlichen Vv. *meningis primitivae* (Abb. 4 B). Dann ist die bei allen Amphibien und Reptilien spinal und cerebral völlig gleiche Meninge- und Venenentwicklung zu Ende. Die weiteren spinalen und cerebralen Entwicklungsstadien der verschiedenen Amphibien und Reptilien sind einander nur mehr oder weniger ähnlich, sie sind vergleichbar, nicht gleich. Dem Stadium der Urodelen und der Reptilien (die Krokodile ausgenommen), bei letzteren nur spinal, der Abb. 16 A ist dasjenige der Anuren, der Reptilien (cerebral) und der Crocodilia (spinal) der Abb. 21 A nicht gleich: der stellenweise verbreiterten Ektomeninx der Urodelen und der Repti-

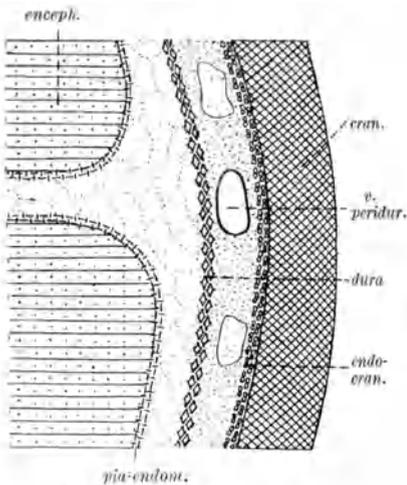


Abb. 54. Anura, cerebral.

lien (nur spinal) mit Ausnahme der Krokodile ist die von Anfang an überall breite Ektomeninx der Anuren, der Reptilien (cerebral) und der Krokodile (spinal) nur ähnlich, nicht gleich. In demselben Maß vergleichbar (doch ungleich) sind die Stadien der Abb. 16 B (Urodela, und nur spinal die Reptilien ohne die Krokodile) der Abb. 21 B (Anuren) und der Abb. 24 A (Reptilien cerebral, Krokodile auch spinal). Die Endomeninxgrenschicht allein ist überall dieselbe; die stellenweise (von Anfang an) gedoppelte Ektomeninxgrenschicht der Urodelen und (spinal) der Reptilien (die Crocodilia ausgenommen) ist den überall (von vornherein) doppelten Ektomeninxgrenschichten der Anuren, der Reptilien cerebral und der Krokodile auch spinal nicht gleich, sie entspricht den letzteren nur.

Dasselbe gilt schließlich auch von den adult-anatomischen Organisationen. (Ich lasse hier, wie oben, die etwas abweichenden cervicalen Meningen der Chelonier unberücksichtigt, vgl. unten). Alle Amphibien und Reptilien haben dann dieselbe Endomeninx (Pia) und dasselbe inter(endo-)meningeale Zwischengewebe. Sonst entspricht die stellenweise doppelte Ektomeninx der Urodelen (spinal kleinere Verdopplungen = Aufspaltungen als cerebral) und der Rep-

tilien (nur spinal und ohne die Krokodile) nur den beiden völlig getrennten Ektomeninxmembranen (Dura und Endocranium bzw. Endorhachis) der Anuren, der Crocodilia (spinal) und aller Reptilien (cerebral). Vgl. Abb. 16 C, 21 C, 24 B alle cerebral, sowie Abb. 16 D, 21 D und 29 alle spinal. Von den angiologisch homologen neurokranialen und spinalen Venen (Sinus) heißt das also: die Sinus ectomeningis der Urodelen und Reptilien (ohne Krokodile) beide spinal, die Vv. ectomeningis der Urodelen (cerebral) und die Vv. peridurales der Anuren, Crocodilia (spinal) und Reptilien (cerebral) entsprechen einander nur, sie sind einander vom Meningenstandpunkt nicht gleich. Auch bleibt noch zu bemerken, daß Abb. 24 B nur auf älter-embryonale cerebrale Reptilienverhältnisse sich bezieht. In der Abb. 24 C ist die definitive cerebrale Reptilienorganisation erreicht. Etwas der letzten ontogenetischen Umbildung der cerebralen Reptilienmeningen Vergleichbares gibt es sonst bei Amphibien und Reptilien nicht. (Sonst keine Dura mater secundaria, keine Sinus durae secundariae.)

Die Meningen der Crocodilia entstehen also nicht ontogenetisch etwa aus denen anderer Reptilien oder aus denen der älteren Embryonen anderer Reptilien (spinale Verhältnisse ab origine ungleich) heraus; ebensowenig entstehen die Meningen der anderen Reptilien (spinale und cerebrale zusammen betrachtet) etwa aus denen der Anuren oder Urodelen heraus; auch die Meningen der Anuren gehen nicht ontogenetisch aus denen der Urodelen hervor. Auch hier kommen älter-embryonale Stadien nicht in Betracht. Auch in dem Sinne anderer (wenn auch unwahrscheinlicher, so doch nicht undenkbarer) phyletischen Ableitungsmöglichkeiten gibt die vergleichende Ontogenie der Meningen keine präzisen Hinweise. Sie leistet gewissermaßen nicht dasjenige, was man von ihr gern erwartet hätte. Entsprechend Negatives ist von der Ontogenie der periduralen Venen der Anuren und der Krokodile (spinal, adult) sowie der Reptilia (cerebral, älter embryonal), der Vv. ectomeningis der Urodelen (cerebral), der Sinus ectomeningis der Reptilien (ohne Crocodilia) und Urodelen (beide spinal) zu sagen. Das allen spinalen und cerebralen Amphibien- und Reptilienmeningen gemeinschaftliche Entwicklungsstadium liegt weit zurück. Nur die cerebralen Meningen der Reptilia gehen ontogenetisch aus denen adulter Anuren hervor; die Sinus (peridurales) durae secundariae der Reptilienschädel entstehen ontogenetisch aus den Vv. peridurales der Anura, wie das jedoch phyletisch nicht ohne weiteres anzunehmen ist (vgl. unten). Und die spinale Anurenektomeninx geht ontogenetisch einigermaßen aus derjenigen adulter Urodelen hervor; aus Sinus ectomeningis entstehen dabei ontogenetisch (stellenweise) Vv. peridurales. Beides hat man auch sonst im allgemeinen (auch ohne ontogenetische Wiederholung) phyletisch wohl anzunehmen.

Das gegenseitige Verhalten von Hypophyse und Meningen ist bei allen Amphibien und Reptilien dasselbe. Stets gibt es bei der Hypophysis getrennte Ektomeninxmembranen (Dura mater und Endocranium) zwischen denen, also peridural, die Hypophyse liegt. Unterschiede in bezug auf nur lokale oder allgemeine Ektomeninxspaltung sind nicht besonders beim Hypophysenverhalten zu erörtern. (Vgl. auch das spezielle Kapitel: Hypophyse und Hirnhäute.)

Meningen und Parietalorgane verhalten sich bei verschiedenen Amphibien und Reptilien gegenseitig sehr ungleich. Das ist jedoch nicht Sache der Meningen-

morphologie, sondern es handelt sich um Morphologie der Parietalorgane, deren distale Teile (ich erwähne nur die äußersten Fälle) sogar extrakraniell, subcutan oder nur intermeningeal sein können (z. B. Anura—Ophidia). Auch können Parietalorgane (und deren Meningenrelation) fehlen: Crocodilia. Die Sacci endolymphatici sind immer den cerebralen, neurokranialen Venen genau entsprechend gelagert (bei Anuren auch spinal vorhanden, in derselben, periduralen Lage wie im Schädel).

In der Regio prootica gibt es bei keinem Amphibium oder Reptil eine besondere Ektomeninxspaltung. Die prootischen Ganglien und der prootische Stammvenenteil sind bei keinem Amphibium oder Reptil je in der Schädelhöhle gelagert gewesen, hatten nie eine Meningenrelation. Jetzt werde ich, womöglich gestützt auf die vergleichende Ontogenie, versuchen, die phyletische Verwandtschaft der Meningen der Amphibien und Reptilien klarzulegen.

Die Meningen der Anuren (und deren Venen) hat man sich phyletisch aus denen der Urodelen heraus entstanden zu denken durch vollständige, phyletische Spaltung der Ektomeninx, die bei den Urodelen nur lokal vorhanden war. Aus den Sinus ectomeningis der Urodelenwirbelsäule und den Vv. ectomeningis des Urodelschädels gingen phyletisch die Vv. peridurales der Anuren hervor. Das wiederholen wenigstens teilweise die spinalen Meningen und Venen der Anura ontogenetisch. Die cerebralen Meningen und Venen der Urodelen wäre sogar „phyletisch“ aus deren spinalen Meningen und Venen heraus entstanden zu denken möglich. Aus den spinalen Sinus ectomeningis sollten durch phyletische, weitere, jedoch noch lokale Ektomeninxaufspaltung nicht so eng eingeschlossene Vv. ectomeningis geworden sein.

Die Meningen der Reptilien (Crocodilia vorläufig ausgenommen) hat man sich phyletisch aus denen der Urodela entstanden zu denken. Spinal geschah dazu phyletisch nichts. Cerebral hatte sich die Ektomeninx phyletisch völlig aufzuspalten (nur spinal bei Anuren geschieht Homologes ontogenetisch): aus Vv. ectomeningis wurden Vv. peridurales (so zu benennen, sobald eine vom Endocranium bzw. von der Endorhachis völlig freie Dura mater vorliegt) und nachher hatten phyletisch, im Schädel, Dura und Endocranium zu verwachsen: aus Vv. peridurales wurden Sinus (peridurales) durae secundariae (genaue ontogenetische Wiederholung). Die Meningen der Krokodile hat man sich phyletisch aus denen der anderen Reptilia durch vollständige spinale Ektomeninxspaltung und nur durch diese entstanden zu denken (nur bei Anura geschieht ontogenetisch Homologes): aus Sinus ectomeningis wurden Vv. peridurales. Schließlich ist noch zu bedenken, daß die cervicalen (spinalen) Meningen der Chelonia doch schon etwas geräumigere Ektomeninxaufspaltungen als z. B. die Sauria haben; dementsprechend nicht nur Sinus ectomeningis, sondern auch Vv. ectomeningis. Wegen dieser regionären Abweichung vom Saurierverhalten (z. B.) könnte man sich die Cheloniermeningen phyletisch, durch regionäre, geräumigere Ektomeninxspaltung aus denen der Sauria (einschließlich Sphenodon), und Ophidia entstanden denken.

Den Inhalt der obigen Betrachtungen fasse ich folgendermaßen zusammen:

Urodela $\begin{cases} \nearrow \text{Anura} \\ \searrow \text{Sauria usw.} \end{cases} \rightarrow (\text{Chelonia} \rightarrow) \text{Crocodilia.}$

Mit Sauria usw. ist gemeint: Sphenodon, Sauria und Ophidia. Urodela soll einschließlich der Gymnophionen verstanden werden.

Im allgemeinen hilft die vergleichende Ontogenie ziemlich schlecht; dennoch werde ich hier präzisieren, was meines Erachtens phyletisch als primitiv, was als nicht primitiv zu bewerten ist. Alles in, im obigen Satz mehr nach links gedruckten, Tieren Befindliche ist primitiver als das Entsprechende (nicht gleiche) in mehr nach rechts gedruckten Tieren Anzutreffende. So ist eine Aufspaltung der Ektomeninx „weiter“ ausgebildet, weniger primitiv wenn sie multipler, geräumiger und vollständiger ist; eine nachherige (Wieder-)Verwachsung ist am weitesten ausgebildet. Dementsprechend sind Sinus ectomeningis primitiver als Vv. ectomeningis, diese primitiver als Vv. peridurales, diese primitiver als Sinus durae secundariae. Bei allen Reptilien sind also (vgl. Urodelen) die spinalen Verhältnisse primitiver als die cerebralen; die cerebralen Meningen und Sinus der Reptilia könnte man sich somit auch, gewissermaßen phyletisch, aus den spinalen Meningen und Venen (bzw. Sinus) der betreffenden Reptilien heraus entstanden denken.

Einige Bedenken des gewissenhaften Lesers wider meine obigen phyletischen Betrachtungen muß ich noch fortschaffen. Alle Reptilien bekommen im Schädel von vornherein doppelte (getrennte) Ektomeninxmembranen (Dura und Endocranium) wenn sie diese auch nicht definitiv behalten. Von vornherein getrennte (doppelte) Ektomeninxmembranen haben auch die Anuren im Schädel. So könnten doch die Reptilien die völlig getrennten Dura- und Endocraniummembranen von den Anuren ererbt haben; da hätten die Reptilien diese Ektomeninxaufspaltung nicht, wie die Anuren, seit dem phyletischen Urodelenstadium selbständig zu erwerben. Mit der Herleitung (meningologisch gesprochen) der Reptilienmeningen aus denen der Anuren vertragen sich jedoch nur die Hirnhäute, nicht die Rückenmarkshäute: die spinale Ektomeninx der Anuren ist völlig aufgespaltet, die der Reptilien nur lokal (Crocodilia ausgenommen). Da hätte man anzunehmen, die getrennten Dura- und Endorhachismembranen der Anuren hätten sich bei den Reptilien phyletisch (wieder-)vereinigt; die Vv. peridurales der Anura wären phyletisch zu Sinus durae secundariae der Reptilia geworden. Zu dieser Annahme liefert die Ontogenie nicht den geringsten Beweis: bei keinem Vertebraten (auch bei den höchsten nicht) findet man auch nur eine noch so geringe Spur einer ontogenetischen, spinalen (Wieder-) Vereinigung der Dura mit der Endorhachis zu einer Dura mater secundaria spinalis. Die Anurenherkunft der (spinalen) Reptilienmeningen ist also unbedingt abzulehnen, da die Reptilien (Crocodilia ausgenommen) spinal eine lokal gespaltete Ektomeninx mit Sinus ectomeningis, nicht eine (durch Wiedervereinigung entstandene) Dura mater secundaria mit Sinus durae secundariae besitzen. Die vollständige (cerebrale) Ektomeninxaufspaltung ist demnach als bei Reptilien und Anuren unabhängig voneinander (parallel) entstanden zu denken. Nur die Crocodilia, die auch spinal getrennte Ektomeninxmembranen (Dura und Endorhachis) haben, könnte ich mir den Meningen nach aus den Anura phyletisch entstanden denken; dennoch habe ich mich zu dieser Ansicht nicht bekannt. Bei der Vergleichung von Rana und Crocodilus finde ich die Übereinstimmung: beide haben spinal eine von der Endorhachis völlig freie Dura mater

die weder für Amphibien noch für Reptilien typisch (ein Klassenmerkmal) ist, weit weniger wichtig als die Differenz: beim Krokodil vereinigen sich cerebral schließlich Dura mater und Endocranium, bei *Rana* geschieht das nicht, da es sich hier sozusagen um Klassenmerkmale handelt. Ich denke somit gar nicht an eine, von den anderen Reptilien getrennte, mit *Rana* gemeinschaftliche Ableitung (den Meningen nach) des *Crocodylus*; ich halte die spinale völlige Ektomeninx-aufspaltung bei Anuren und *Crocodylia* für parallel (gegenseitig unabhängig) entstanden; die cerebrale Dura-Endocraniumverwachsung haben die Krokodile schon von den anderen Reptilien phyletisch bekommen, diese ist nicht bei Krokodilen und andere Reptilien parallel (voneinander unabhängig entstanden zu denken).

Da bei der Aufstellung der obigen phyletischen Betrachtungen doch manches ohne genauen ontogenetischen Beweis anzunehmen war, ist eine Herleitung der Reptilienmeningen aus denen der Fische doch wenigstens zu erwägen. Zu so einer Herleitung würde man jedoch noch bedeutend mehr ohne ontogenetischen Beweis annehmen müssen, und zwar alles, was man zur Herleitung der Urodelen aus den Fischen (den Meningen nach) schon anzunehmen hat. Von einer Herleitung aus den Fischen ist also Abstand zu nehmen; es gibt keine Argumente für sie, nur solche wider sie. In bezug auf die ganz oberflächliche anatomische Meningenähnlichkeit der Reptilien (bevor der Dura-Endocraniumverklebung im Schädel, nur bei *Crocodylia* auch spinal, adult) und des *Lophius* verweise ich auf das im vorigen Kapitel über die entsprechende Ähnlichkeit von Anuren und *Lophius* Gesagte: die Ähnlichkeit ist keine Homologie, ist höchstens eine Analogie, also phyletisch nicht zu verwerten.

Daß die anatomisch gleichen Sinus ectomeningis (spinal) und Sinus durae secundariae (cerebral) der Reptilia, wie es die ungleichen Namen andeuten sollen, ontogenetisch verschieden sind (vgl. im beschreibenden Teil), ist im obigen beachtet worden. Entsprechendes gilt von der spinalen, lokal gespalteten Ektomeninx und der cerebralen, lokal nicht (wieder-)vereinigten Dura mater secundaria. Nur eine anatomische (hypothetische) Proform könnte ich mir denken: ein Proreptil (zugleich Proanure) mit spinalen Urodelen- und cerebralen Anurenmeningen (= älter embryonale Sauriermeningen). Sonst könnten ontogenetische Proformen (nicht in einem Schema anzugeben) nur die phyletische Entwicklung ontogenetisch (Ektomeninxspaltung!) vollständiger wiederholen.

Vergleichendes über Reptilien und Vögel.

Nur eine vergleichende, hierhergehörige Angabe ist mir bekannt. Nach *Sterzi* sind die (spinalen) Meningen der Reptilia und Aves gleich. Das ist ontogenetisch und anatomisch nicht richtig, es gilt nur von den Krokodilen und Vögeln, vgl. unten. Die cerebralen Meningen der Reptilien und Vögel sind einer ontogenetisch-anatomischen Vergleichung, soviel ich weiß, bisher noch nicht unterzogen worden.

Es empfiehlt sich, bei der Lektüre dieses Kapitels sich die Abb. 53—55 sowie 56 B anzusehen und diese miteinander zu vergleichen. Diese Abbildungen haben im allgemeinen nur adult-anatomischen Wert. Abb. 53 gilt spinal für die Reptilien (die Krokodile ausgenommen). Abb. 54 gilt cerebral (nicht ganz

definitiv) für alle Sauropsiden, gilt auch spinal für adulte Krokodile und Vögel. Abb. 55 gilt cerebral für die Vögel, gilt (bei fortzudenkender Duraduplikatur) auch für völlig erwachsene Reptilien, cerebral. In der Abb. 56 B gilt das von der Ektomeninx (von der Dura und der Endorhachis) und von den Venen Dargestellte auch von adulten Krokodilen und Vögeln (nicht das innerhalb der Dura befindliche in dieser Abbildung) spinal. In diesen Schemata habe ich das Hypophysenverhalten und ähnliche, später in besonderen Kapiteln noch zu würdigende Details, nicht mitberücksichtigt.

Die Ontogenie der spinalen und cerebralen Meningen aller Sauropsiden beginnt stets mit der Anwesenheit eines perineuralen Mesenchyms in dem Vv. perineurales etwas später entstehen. Daran gliedert sich bei allen Aves und Reptilia, spinal und cerebral, ein Stadium mit Meninx primitiva und darinliegenden Vv. meningis primitivae (Abb. 4 B). Damit ist die bei allen Sauropsiden spinal und cerebral völlig gleiche Meningen- und Venenentwicklung zu Ende. Die weiteren spinalen und cerebralen Entwicklungsstadien der verschiedenen Reptilien und Vögel sind einander nur mehr oder weniger ähnlich; sie korrespondieren, sind jedoch nicht gleich. Dem spinalen Stadium der Reptilien (ohne Krokodile) der Abb. 16 A ist weder das Stadium der Abb. 21 A (Reptilien, cerebral; Krokodile und Vögel, spinal) noch das der Abb. 36 A (Vögel, cerebral) gleich; eine nur stellenweise verbreiterte Ektomeninx, eine überall breite, und eine, die auch noch Fortsätze hat, ähneln sich nur gegenseitig, sie sind nicht gleich. Ebenso sehr vergleichbar, korrespondierend (doch ungleich) sind die Stadien der Abb. 16 B (Reptilien ohne Crocodilia, spinal) der Abb. 24 B (Reptilien, cerebral; Krokodile und Vögel, spinal) und der Abb. 36 B (Vögel, cerebral). Nur die Endomeninxgrenzschicht und das endo(inter-)meningeale Zwischengewebe ist überall die(das)selbe. Die lokal (ab origine) gedoppelte Ektomeninxgrenzschicht der Reptilia, cerebral (ohne Crocodilia), ist weder den überall (von Anfang an) doppelten Ektomeninxgrenzschichten (der Reptilien cerebral, der Krokodile und Vögel, spinal) noch den überall doppelten Ektomeninxgrenzschichten, deren innere „Falten“ aufweist (der Vögel, cerebral) gleich; sie entspricht den an zweiter und dritter Stelle genannten Ektomeninxgrenzschichten nur.

Dasselbe gilt schließlich auch von den nunmehr folgenden Stadien, von denen die spinalen schon den endgültigen Verhältnissen gleich sind. (Die cervical, bei Cheloniern etwas abweichenden Verhältnisse sind hier vorläufig nicht berücksichtigt.) Alle Sauropsiden haben dann dieselbe Endomeninx (Pia) und dasselbe inter(endo-)meningeale Zwischengewebe. Sonst entspricht die stellenweise doppelte Ektomeninx (der Reptilien ohne Crocodilia, spinal) nur den beiden völlig getrennten Ektomeninxmembranen, Dura und Endost bzw. Endochondrium (der Reptilien cerebral; der Krokodile und Vögel, spinal) und den beiden

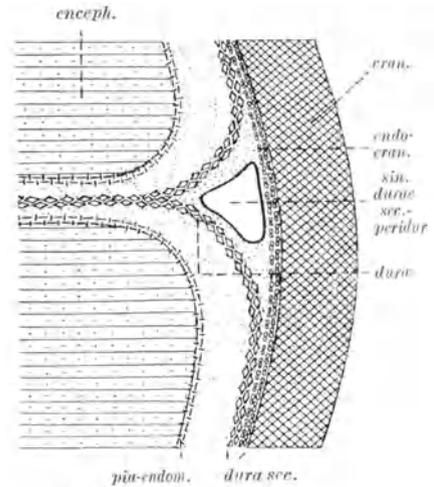


Abb. 55. Aves, cerebral.

völlig getrennten Ektomeninxmembranen, deren innere „Falten“ aufweist (der Vögel, cerebral). Vgl. Abb. 16 D, 29, beide spinal, sowie Abb. 24 B, 36 C, beide cerebral. Von den angiologisch homologen Venen heißt das also: die Sinus ectomeningis der Reptilien (ohne Krokodile)-wirbelsäule entsprechen den sonstigen Vv. peridurales nur; vom Meningenstandpunkt sind sie nicht gleich.

Die jetzt noch folgenden, endgültigen, cerebralen Stadien der Abb. 24 C (Reptilia) und der Abb. 36 D (Aves), ohne und mit Durasepten korrespondieren auch nur, sind nicht gleich. (Kein Venen = Sinusunterschied.)

Etwas dieser letzten ontogenetischen Umbildung der cerebralen Sauropsidenmeningen Vergleichbares gibt es spinal bei keinem Reptil oder Vogel: dort keine Dura mater secundaria, keine Sinus durae matris secundariae.

Die Hirnhäute der Vögel entstehen also nicht ontogenetisch aus denen erwachsener (oder doch fast erwachsener) Reptilien oder gar aus den spinalen irgendwelcher (völlig oder nahezu) erwachsener Sauropsiden heraus. Auch gehen die spinalen Meningen der Vögel (und Krokodile) ontogenetisch nicht etwa aus denen der Saurier (usw.) hervor. Und die Hirnhäute der Reptilia entwickeln sich (ontogenetisch) nicht aus den spinalen Häuten dieser Tiere (im allgemeinen) heraus. Das letztere gilt allerdings wohl von den Crocodilia (und von den parietalen Hirnhäuten, nicht von den Durasepten, der Vögel). Auch in dem Sinne anderer (allerdings unwahrscheinlicher, jedoch nicht undenkbarer) phyletischen Ableitungsmöglichkeiten (etwa umgekehrter: spinal von cerebral oder Reptilia von den Aves) der Meningen gibt die Ontogenie keine genaue (gar keine) Hinweise. Man möchte fast sagen, die Ontogenie genügt ihr, vom phyletischen Standpunkt, zu stellenden Anforderungen sehr schlecht. Entsprechend Negatives ist von der Ontogenie der Sinus ectomeningis (Reptilien ohne Krokodile, spinal) und der sonstigen (transitorischen oder definitiven) Vv. peridurales zu berichten. Das allen spinalen und cerebralen Sauropsidenmeningen und -venen gemeinschaftliche Entwicklungsstadium liegt so weit zurück, daß ihm fast jede phyletische Bedeutung (wie in den vorangehenden Kapiteln) abgeht.

Nur zu der phyletisch doch anzunehmenden Entstehung der spinalen Meningen und Venen der Krokodile und Vögel aus denen der anderen Reptilien gibt es bei Anuren spinal eine ontogenetische Parallelerscheinung; und die Hirnhäute der Krokodile sowie die (parietalen) der Vögel, einschließlich der hinzugehörigen Sinus entstehen wenigstens aus dem entsprechenden spinalen (adulten) Gebilde dieser nämlich Sauropsiden ontogenetisch heraus. Da wird manches ohne ontogenetischen genauen Beweis anzunehmen bleiben.

Das gegenseitige Verhalten von Meningen und Hypophysis ist bei allen Sauropsida dasselbe: stets befindet sich die Hypophysis in periduraler Lage, und es handelt sich stets um eine lokale Nichtvereinigung der Dura mater cerebialis mit dem Endocranium.

Parietalorgane (können fehlen: Crocodilia) und Meningen verhalten sich bei verschiedenen Sauropsiden gegenseitig sehr ungleich. Das ist jedoch nicht den Meningen phyletisch anzurechnen; es ist Morphologie der Parietalorgane. Deren distale Teile können nur intermeningeal (z. B.: Ophidia, Aves) oder ektomeningeal (intrasekundärdural) sein (z. B.: Sauria), falls sie in einem Loch, also im Niveau der Schädeldecke liegen. Die Sacci endolymphatici sind stets genau

den cerebralen, neurokraniellen Venen entsprechend (in bezug auf die Hirnhäute) gelagert.

In der Regio prootica hat kein Reptil, hat kein Vogel eine besondere (anatomisch gemeint) Ektomeninxaufspaltung. Die Trigemini- und Facialisganglien haben, wie auch der prootische Stammvenenteil, sich bei keinem Sauropsiden je in der Schädelhöhle befunden, hatten nie eine Meningealrelation.

Jetzt werde ich, mich womöglich stützend auf die durch die vergleichende Ontogenie gelieferten Hinweise, versuchen, die phyletischen verwandtschaftlichen Beziehungen der Meningen und Venen der Sauropsida klarzulegen.

Die spinalen Meningen der Crocodilia und der Vögel hat man sich phyletisch aus denen der anderen Reptilia heraus entstanden zu denken durch vollständige phyletische Spaltung der Ektomeninx, die bei den „anderen“ Reptilien spinal nur lokal gespaltet war. Aus den Sinus ectomeningis der (spinal) anderen Reptilien gingen phyletisch die Vv. peridurales der Krokodile und Vögel (spinal) hervor. Dazu gibt es spinal bei den Anuren wenigstens eine Parallelerscheinung in der Ontogenie. Die cerebralen Meningen der Vögel sollen sich phyletisch aus denen der Reptilia entwickelt haben, dadurch, daß Durasepten hinzukamen. Ontogenetisch gibt es nur das, den parietalen Meningen gegenüber, etwas verspätete Auftreten der Duplikaturenanlagen bei Vögeln; ontogenetisch kommt also nur eine (wenig differenzierte) Duplikaturanlage (Abb. 36 A) zu noch wenig differenzierten Reptilienmeningen (Abb. 21 A) hinzu. Die Sinus peridurales wurden durch das phyletische Entstehen der Durasepten nicht geändert (in nennenswerter Weise).

Bei kombinierter Betrachtung der Hirn- und Rückenmarkshäute ergibt sich somit folgendes. Die Meningen der Vögel entstanden phyletisch aus denen der Krokodile, dazu hatte spinal gar nichts zu geschehen, und cerebral sollten die Durasepten hinzukommen, mit den Sinus geschah nichts. Die Meningen der Krokodile entstanden aus denen der übrigen Reptilien (phyletisch) heraus, dazu hatte cerebral gar nichts zu geschehen, und spinal sollte sich die Ektomeninx vollends spalten, sollten Sinus ectomeningis zu Vv. peridurales werden. (Die ontogenetischen, schwachen Hinweise sind oben nachzulesen.)

Schließlich ist zu bedenken (vgl. den diesbezüglichen Passus im vorigen Kapitel), daß die Cheloniermeningen phyletisch, durch regionäre, geräumigere, spinale Ektomeninxspaltung aus denen der Sauria (einschließlich Sphenodon) und Ophidia entstanden sein könnten. Da ergibt sich als Zusammenfassung der obigen phyletischen Betrachtungen dieser Satz:

Sauria, usw. → (Chelonia →) Crocodilia → Aves,

der natürlich nur über die Meningen etwas aussagen soll, und in dem mit Sauria, usw. gemeint ist: Sphenodon, Sauria und Ophidia.

Wenn auch die Ontogenie im allgemeinen dabei ziemlich schlecht hilft, so möchte ich doch hier präzisieren, was meines Erachtens phyletisch als primitiv, was als nichtprimitiv zu bewerten ist. Alles in, im obigen Satz mehr nach links gedruckten Tieren Anzutreffende ist primitiver als das Entsprechende (nicht Identische) in mehr nach rechts gedruckten Tieren Befindliche. So ist eine völlig gespaltete Ektomeninx „weiter“ ausgebildet, weniger primitiv als eine nur lokal

gespaltete Ektomeninx; eine nachherige (Wieder-)Vereinigung ist am weitesten ausgebildet. Dementsprechend sind Sinus ectomeningis primitiver als Vv. peridurales, diese primitiver als Sinus durae matris secundariae. Bei allen Reptilien und Vögeln sind also die spinalen Verhältnisse primitiver als die cerebralen; die cerebralen Meningen und Sinus der Sauropsiden könnte man sich somit auch, gewissermaßen phyletisch, aus den spinalen Meningen und Venen (bzw. Sinus) der betreffenden Sauropsiden heraus entstanden denken. Dazu wären jedoch größere phyletische Entwicklungsvorgänge als zu einer Herleitung aus anderen cerebralen Verhältnissen anzunehmen.

Da bei der oben entwickelten phylogenetischen Ansicht doch manches ohne genauen ontogenetischen Beweis anzunehmen ist, ist eine Ableitung der Vögelmeningen aus denen anderer Tiere (als der Krokodile) doch wenigstens in Betracht zu ziehen. Zu einer solchen anderen Herleitung (etwa aus denen der übrigen Reptilien oder irgendwelcher Anamnia) würde man jedoch noch bedeutend mehr, ohne ontogenetischen Beweis, phyletisch annehmen müssen, und zwar alles, was man zur Ableitung (den Meningen nach) der Krokodile aus den übrigen Reptilien oder (über diese) aus irgendwelchen Anamnia schon anzunehmen hat. Es gibt also keine Argumente für, nur solche wider jegliche andere phyletische Ableitung der Meningen der Vögel, von der also Abstand zu nehmen ist.

Daß die anatomisch gleichen Sinus ectomeningis (spinal: Reptilia ohne Crocodylia) und Sinus durae secundariae (cerebral, alle Sauropsida) ontogenetisch verschieden sind (vgl. im beschreibenden Teil) ist in obigem beachtet worden. Entsprechendes gilt von der spinalen, lokal gespalteten Ektomeninx und der cerebralen, lokal nicht (wieder-)vereinigten Dura mater secundaria.

Von einer hypothetischen Proform (zwischen den Vögeln und Krokodilen noch aufzufindenden Spezies) könnte ich mir keine abweichende adulte Organisation, nur eine abweichende Ontogenie (wirkliches Hinzukommen der Dura-septen) denken.

Vergleichendes über Vögel und Säugetiere.

In diesem 4., von der Vergleichung naheverwandter (im landläufigen Sinn) Wirbeltierklassen handelnden, Kapitel vergleiche ich die Meningen und Venen der Säugetiere nicht mit denen der Reptilien, wie es der Leser wohl erwartet hätte, sondern mit denen der Vögel. Das geschieht hier von vornherein, da sonst einer so ziemlich überflüssigen Vergleichung der Säugermeningen mit denen der Reptilien eine Vergleichung (den Meningen nach) der Säugetiere und Vögel doch würde nachfolgen müssen. Daß eine Vergleichung der Säuger- und Reptilienmeningen, namentlich vom phyletischen Standpunkt, nur eine geringe Bedeutung hat, ist am Ende dieses Kapitels, anhangsweise darzutun. Ich fange also, mit Rücksicht auf das anzustrebende Resultat, gleich mit den Säugetieren und Vögeln an.

Aus der Literatur kenne ich nur die *Sterzische* Angabe, nach welcher die spinalen Meningen der Säuger aus denen der Sauropsiden (und Anuren) hervorgegangen sein sollen durch Aufspaltung einer primären Gefäßhaut in eine Arachnoidea und eine Pia. Dieser Angabe fügen sich allerdings einige spätere anatomische Daten von den Vögeln nicht (*Streeter, Hanson-Pruss*).

Bei der Lektüre dieses Kapitels sind die Abb. 54—56 miteinander zu vergleichen. Abb. 54 gilt nämlich (nicht nur cerebral für Anuren, sondern) auch spinal für die Vögel. Abb. 55 ist den cerebralen Verhältnissen der Vögel entsprechend gezeichnet worden, und die Abb. 56 A und 56 B gelten cerebral bzw. spinal für die Säugetiere. In diesen Schemen sind Hypophysenverhalten und ähnliche Details nicht berücksichtigt.

Die Ontogenie der spinalen und cerebralen Meningen aller Vögel und Säugetiere fängt stets an mit dem Vorhandensein perineuralen Mesenchyms, in dem zunächst noch keine, später allerdings wohl Vv. peridurales vorhanden sind. Es folgen dann noch 2 weitere (spinal und cerebral) gemeinschaftliche Stadien: eins, in dem es eine Meninx primitiva mit Vv. meningis primitivae gibt, und ein zweites, in dem eine Endomeninx und eine überall breite (nicht nur lokal ver-

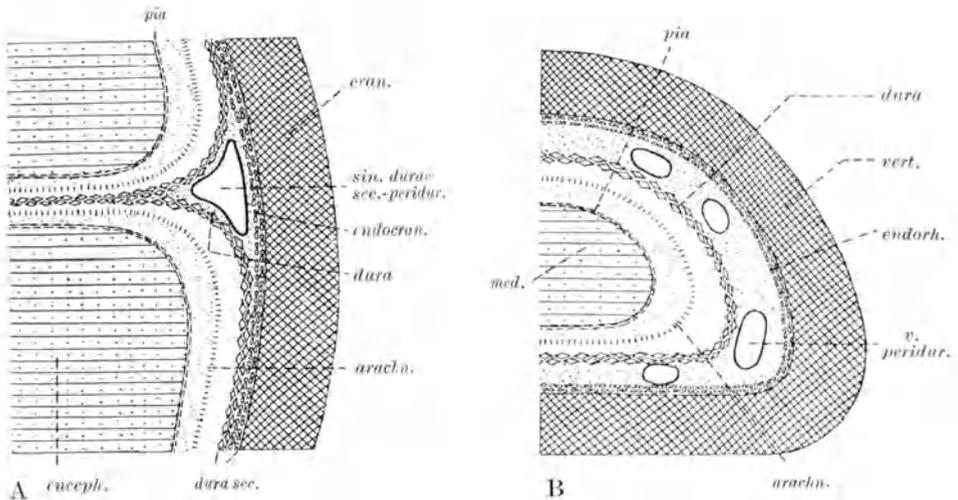


Abb. 56. Mammalia, cerebral und spinal.

breiterte) Ektomeninx mit Vv. ectomeningis darin befindlich vorhanden sind. Damit ist die bei allen Vögeln und Säugetieren, spinal und cerebral völlig gleiche Meninge- und Venenentwicklung zu Ende. Die weiteren spinalen und cerebralen Entwicklungsstadien sind einander bei Säugetieren und Vögeln nur ähnlich, sie korrespondieren miteinander, sind jedoch nicht gleich. Die dem noch gemeinschaftlichen Stadium der Abb. 21 A folgenden Stadien der Abb. 24 A (Aves und Mammalia: spinal) und der Abb. 36 B (Aves und Mammalia: cerebral) sind nicht gleich, sie korrespondieren nur: das Stadium mit Grenzschichten ist dem Stadium mit Grenzschichten, von denen die Duragrenzschicht „Falten“ aufweist, nicht gleich. (Schon das cerebrale Stadium der Abb. 36 A hatte nur eine Ähnlichkeit mit dem entsprechenden spinalen Stadium der Abb. 21 A, das allerdings dem Stadium der Abb. 36 A cerebral vorangeht.) Genau so entsprechen sich die Stadien der Abb. 24 B (spinal) und der Abb. 36 C (cerebral) bei Vögeln und Säugetieren nur, sie sind ungleich: die Endomeninx (Pia) und das endo- (inter-) meningeale Zwischengewebe sind vorläufig noch gleich; der Dura mater ohne

Duplikaturen ist die Dura mit Duplikaturen (spinal—cerebral) nicht gleich. Unterschiede der Meningen-Venenrelation sind bei Vögeln und Säugern, spinal und cerebral, noch nicht vorhanden. (Stets Vv. peridurales.)

Von den weiteren Stadien, die teilweise schon der definitiven Organisation gleich sind, gilt Entsprechendes: es kommen nunmehr auch Unterschiede der Endomeninx bzw. des endo- (inter-) meningealen Zwischengewebes in Betracht. Dem Stadium der Abb. 29 (Vögel, spinal, adult) entspricht (nur, ist nicht gleich) das Stadium der Abb. 36 D (Vögel, cerebral, adult), sowie dasjenige der Abb. 48 A (Säugetiere, cerebral, auch spinal: Duplikatur dann fortzudenken). Den getrennten Dura- und Endorhachismembranen (Vögel, spinal, adult) entspricht die durch Verwachsung entstandene Dura mater secundaria (Vögel, cerebral, adult), beide ohne Subduralräume, letztere dazu noch mit Duplikaturen versehen: keine vollständige Übereinstimmung.

Den getrennten Dura- und Endorhachismembranen (Vögel, spinal, adult) ohne Subdural- (endo-intermeningeale) Räume entsprechen dieselben mit solchen Höhlenbildungen nur, sind ihnen nicht gleich (Säugetiere, spinal) und erst recht nicht, wenn die Dura dazu noch „Falten“ hat (Säugetiere, cerebral). Auch die (adulten) verwachsenen Ektomeninxmembranen mit Duraduplikaturen (der Vögel, cerebral) ohne endo- (inter-) meningeale Höhlenbildung entsprechen den, noch nicht verwachsenen Ektomeninxmembranen mit Duraduplikaturen, jedoch auch mit inter- (endo-) meningealer Höhlenbildung (der Säuger, cerebral, nicht adult) nur, sind den letzteren nicht gleich.

Schließlich ergibt eine Vergleichung der adult-anatomischen spinalen und cerebralen Organisationen untereinander auch nur Entsprechendes, nicht Gleiches. Vgl. Abb. 29, 48 E (spinal) sowie 36 D, 48 D (cerebral): bei gleichen Ektomeninxmembranen (und Venen) entspricht die Pia (Endomeninx) mit dem inter- (endo-) meningealen Zwischengewebe der Pia + Arachnoidea mit dem intermediären subarachnoidealen Gewebe nur (Vögel—Säugetiere: spinal und cerebral), ist den letzteren nicht gleich. Auch entsprechen, bei sonst gleichen (endomeningealen) Verhältnissen, die cerebralen Meningen den spinalen (bei Vögeln und Säugetieren) nur; keine absolute Übereinstimmung: die cerebrale Dura secundaria mit Durasepten und Sinus durae secundariae ist den getrennten spinalen Dura- und Ektomeninxmembranen ohne Durasepten und mit Vv. peridurales nur zu parallelisieren, es gibt nur eine ziemlich entfernte Ähnlichkeit, keineswegs eine Gleichheit.

Die Meningen der Säugetiere entstehen somit nicht aus denen erwachsener oder nahezu erwachsener Vögel heraus. Dasselbe gilt, womöglich in noch stärkerem Grad, von den Hirnhäuten und den spinalen Meningen der Säugetiere sowie von den cerebralen Meningen und den Rückenmarkshäuten der Vögel. Aus adulten spinalen Meningen entstehen ontogenetisch erst recht nicht die Hirnhäute heraus. Hier kämen sogar nur sehr junge Entwicklungsstadien, mit denen phyletisch gar nichts anzufangen ist, in Betracht. Andere als die obigen Ableitungsmöglichkeiten zu erwägen (etwa umgekehrte, an die doch einmal zu denken wäre), dazu veranlaßt die vergleichende Meningenontogenie gar nicht. Die Ontogenie ist gewissermaßen zurückgeblieben hinter dem, was ich von ihr gern erwartet hätte.

Nur die cerebralen Sinus durae secundariae entstehen ontogenetisch aus den adulten spinalen Vv. peridurales heraus, und, wenigstens die parietale, Dura mater secundaria des Schädels entwickelt sich aus spinalen, adulten, getrennten Dura- und Endost- (bzw. Endochondrium-) Membranen heraus. Das hat für Vögel und Säugetiere gleichmäßig Geltung sowie auch der 3. ontogenetische Hinweis: cerebral kommt ontogenetisch eine, wenn auch nur wenig differenzierte, Dura-duplikaturanlage doch tatsächlich zu, auch noch wenig differenzierten, spinalen, duplikaturanlagenfreien Meningen hinzu.

In obigem sind die Sirenia und Cetacea vorläufig (ihrer basalen cerebralen Meningen wegen) nicht berücksichtigt, vgl. unten.

Das gegenseitige Verhalten von der Hypophyse und den Meningen ist bei Vögeln und Säugern immer dasselbe. Die Hypophysis liegt stets peridural innerhalb einer lokalen Nichtvereinigung der Dura mater cerebialis mit dem Endocranium. Die Parietalorgane, Epiphysen sind stets intermeningeal bzw. subarachnoideal gelagert; ersteres entspricht dem letzteren vom Meningenstandpunkt. Die Sacci endolymphatici verhalten sich der Ektomeninx gegenüber genau so wie die neurokranialen Venen (Sinus durae secundariae). In der Regio prootica haben die Säugetiere eine, das intrakranielle Trigeminusganglion enthaltende, beim Menschen als Cavum Meckeli bekannte, lokale Nichtvereinigung der Dura mater cerebialis mit dem Endocranium. Die Vögel haben nichts davon: keine lokale prootische Nichtvereinigung, kein intrakranielles Quintusganglion. Der extrakraniellen Trigeminusstrecke der Stammvene der Vögel entspricht (angiologisch) die intrakranielle, peridurale Trigeminusstrecke der Stammvene (bzw. die Stellvertreterin derselben), der Sinus cavernosus, der Säugetiere. Dieser Angelegenheit (diesem Unterschied) liegt jedoch die Schädelmorphologie so sehr zugrunde, daß ich sie hier nicht, sondern in dem nächsten, speziellen schädelmorphologischen Kapitel berücksichtigen werde. Vgl. auch die entsprechende schädelmorphologische Komplikation bei Fischen.

Wo möglich gestützt auf die vergleichende Ontogenie, werde ich versuchen, die phyletischen verwandtschaftlichen Beziehungen der Meningen und Venen der Vögel und Säugetiere klarzulegen.

Die spinalen Meningen der Säuger hat man sich entstanden zu denken aus denen der Vögel durch weitere (teilweise auch abgeänderte) phyletische Entwicklung der Endomeninx; mit der Ektomeninx hatte nichts zu geschehen, mit den periduralen Venen auch nicht. (Ontogenetische unvollständige Wiederholung.) Die cerebralen Meningen der Säuger hat man sich phyletisch aus denen der Vögel auf dieselbe Weise, durch weitere, teilweise abgeänderte, Endomeninxentwicklung entstanden zu denken. Weder mit den Durasepten (diese wurden allerdings größer, breiter) noch mit den Sinus durae secundariae hatte dazu etwas zu geschehen. Über eine Herleitung der cerebralen Verhältnisse aus den spinalen vgl. unten.

Weiter ist zu bedenken, daß die Meningen der Sirenia und Cetacea sich basal, im Schädel, nicht genau so wie die der anderen Säugetiere verhalten: Dura mater und Endocranium kommen da nicht zur Verwachsung in einem umfangreichen Gebiet. Deshalb könnte man sich die Meningen der übrigen Säuger durch phyletische Vervollständigung der Dura-Endocraniumverwachsung (ontogenetische

Parallelerscheinung) aus denen der Sirenia und Cetacea heraus entstanden denken. Da jedoch die Dura-Endostverwachsung im Schädel nicht ein Neuerwerb der Säugetiere, sondern als wenigstens von den Vögeln her ererbt zu betrachten ist, erscheint die (der Ontogenie parallele) phyletische Entwicklung der Meningen der übrigen Säuger aus denen der Sirenia und Cetacea als nicht zulässig. Die ontogenetische Nichtvereinigung von Dura und Endocranium ist vielmehr als eine sekundäre Abänderung der sonst allen Säugetieren gemeinschaftlichen Meningenentwicklung aufzufassen. Hier die Ontogenie als Maß applizieren zu wollen, würde heißen: alle Säugermerkmale wären bei Sirenia und Cetacea sowie bei den übrigen Säugern unabhängig, aus Urodelenverhältnissen, heraus entstanden. Es ergibt sich also dieser Satz:

Aves → übrige Mammalia (→ Sirenia, Cetacea),

der natürlich nur über die Meningenphylogenie etwas aussagen soll.

Im allgemeinen hilft die Ontogenie dabei ziemlich schlecht, dennoch werde ich hier präzisieren, was meines Erachtens phyletisch als primitiv, was als nicht-primitiv zu betrachten ist. Alles in, im obigen Satz mehr nach links befindlichen, Tieren Vorhandene ist primitiver als das, nicht genau gleiche, Entsprechende, in mehr nach rechts gedruckten Tieren Anzutreffende. Eine Dura secundaria und Sinus durae secundariae sind „weiter ausgebildet“ als getrennte (nicht verwachsene) Dura- und Endostmembranen und Vv. peridurales; Durasepten sind „weiter ausgebildet“ als fehlende Durasepten; keine Arachnoidea ist primitiver als eine vorhandene Arachnoidea. Bei allen Vögeln und Säugetieren sind also die spinalen Verhältnisse primitiver als die cerebralen der nämlichen Klasse.

Die cerebralen Meningen (mit Duraduplikaturen) und Sinus könnte man sich somit auch, sozusagen phyletisch, aus den spinalen Meningen und Venen der betreffenden Vögel oder Säugetiere heraus entstanden denken. Dazu wären jedoch größere „phyletische“ Entwicklungsvorgänge (allerdings mit ontogenetischen Hinweisen) als zu einer Entstehung aus anderen cerebralen Verhältnissen heraus (Säuger aus Vögeln, Vögel aus Krokodilen) anzunehmen.

Zu einer Herleitung der Säugermeningen aus denen anderer Tiere als der Vögel würde man viel mehr (zum Teil auch ohne ontogenetischen Beweis) phyletisch annehmen müssen, und zwar alles, was man zur phyletischen Entstehung der Vögel aus den Krokodilen usw. (den Meningen nach) schon anzunehmen hat. Es gibt keine Argumente für, nur solche wider irgendwelche andere Herleitung der Säugermeningen. Besonders die Teleostei (die lophiusähnlichen) konnten in Betracht kommen, da sie cerebral sowie spinal schon eine, derjenigen der Säuger doch (nahezu?) entsprechende Arachnoidea haben. Diese hätte also bei einer Entstehung der Säugermeningen aus denen dieser Teleostei nicht neuzustehen. Dafür hätte jedoch mit der Ektomeninx und den Venen so viel (vollständige Spaltung, Fortsatzbildung, Wiederverwachsung) geschehen sollen, gerade das was stufenweise schon bei Urodelen, Sauria, Crocodilia und Aves geschehen ist, daß von einer, von den anderen Amnioten (oder gar Tetrapoden) gesonderten Ableitung (den Meningen nach) der Säugetiere, nur der Nichtneuentstehung der Arachnoidea zuliebe, aus den Teleostiern (vom Lophiustypus) grundsätzlich Abstand zu nehmen ist. Daß die entferntere Ähnlichkeit der Lophiusarachnoidea

mit der (bisweilen nur transitorisch) vom Endost freien Dura mater auch der Säugetiere keine Homologie (*Ariens Kappers*), sondern höchstens eine Analogie, ohne phyletischen Wert also, ist, deuten meine ungleichen, diesen nur ähnlichen Gebilden gegebenen, Namen, den beschreibenden Kapiteln entsprechend, an.

Zwischenformen, den Meningen nach, zwischen Vögeln und Säugern, kann ich mir weder ontogenetisch noch anatomisch gut denken.

Die bisherige Vergleichung nur von naheverwandten Vertebratenklassen hat mich zu einer Vergleichung der Arachnoidea der Säugetiere mit derjenigen der lophiusähnlichen Teleostier noch nicht veranlaßt. Diese ist hier nunmehr anzustellen. Die Arachnoidea der lophiusähnlichen Teleostier spaltet sich ontogenetisch aus der dem Zentralnervensystem (bis dahin ungeteilt) anliegenden Endomeninxmembran wirklich ab. Die Arachnoidea der Säugetiere differenzieren sich aus der periferen Schicht der überall breiten Endomeninx (deren innerste Schicht sich schon früher zur Pia mater-membran ausbildete) heraus; hier also keine wirkliche ontogenetische Spaltung. Ungeachtet der ontogenetischen, nicht vollständigen Übereinstimmung möchte ich dennoch in beiden Fällen die periferen (Arachnoidea-) Endomeninxmembranen als Homologa betrachten.

Vergleichendes usw. über sämtliche Wirbeltierklassen.

Trigeminofacialiskammer und Cavum epiptericum.

Es ist bisher in diesem Artikel schon oft von dem Verhalten der Hirnhäute in der Regio prootica die Rede gewesen. Es muß aufgefallen sein, daß dieses Verhalten, auch bei sonst gleichen Meningen, nicht immer dasselbe ist. In den vorangehenden Kapiteln habe ich von dieser Angelegenheit immer nur gesagt, es handele sich eigentlich nur um Schädelmorphologie, und bei der Aufstellung phyletischer Betrachtungen habe ich die ungleichen Meningenverhältnisse in der Regio prootica nicht (vom Meningenstandpunkt) berücksichtigt. Daß dieses erlaubt und richtig war, ist hier darzutun. Es wird sich also ergeben müssen, daß in sich der Regio prootica (beim Trigeminusganglion usw.) eigentlich nur der Schädel, die Schädelwand (und das dieser zukommende Endochondrium bzw. Endost) ungleich verhält, daß die Meningen, soweit sonst gleich, auch hier nicht (selbständig) ungleich sind. Die Bedeutung dieser schädelmorphologischen Angelegenheit für die Meningenmorphologie, wegen der Fehlschlüsse, die sie leicht verursachen könnte, ist bisher noch nie richtig gewürdigt worden.

Bisher haben sich von rein schädelmorphologischer Seite nur *Gaupp*, *Voit*, *Allis*, *Schmalhausen*, *Fuchs* eingehend mit den hier zu besprechenden Sachen beschäftigt. *Gaupp* und *Voit* zeigten, daß der Schädelhöhle der Säugetiere diejenige der Reptilien nicht in jeder Hinsicht entspricht. Ein bei den Säugern schon intrakranieller Raum soll bei den Reptilien noch extrakraniell gewesen sein. Es handelt sich um denjenigen Teil der Säugetierschädelhöhle, der über der Ala temporalis liegt, und in dem das Trigeminusganglion und der Sinus cavernosus enthalten sind. Der entsprechende Raum liegt bei Reptilien außerhalb der Wand des Primordialschädels, über dem Processus basipterygoideus, den *Gaupp* mit der Ala temporalis der Säugetiere homologisiert. Einen Processus basipterygoideus haben (nach *Gaupp*) wenigstens einige Fische (*Lepidosteus*) auch. *Allis* hat sich mit seiner sogenannten „Trigeminofacialischamber“, zuerst

und insbesondere mit diesem Raume am Schädel der Fische, beschäftigt. Er hat an der Trigemino-facialiskammer eine Pars ganglionaris, in der die Ganglien des Trigeminus und des Facialis enthalten sind, und eine Pars jugularis, welche die Jugular-(Stamm-)Vene enthält, unterschieden. Diese Trigemino-facialiskammer hat *Allis* später auch bei den höheren Vertebraten aufgesucht, und dabei hat *Allis* sich auch mit dem Verhalten seiner Trigemino-facialiskammer zum *Gauppschen* Cavum epiptericum beschäftigt. *Schmalhausen* hat die Knorpelwände der Trigemino-facialiskammer der Holostei und gewisse Teile des Amphibien-Palato-quadratum homologisiert.

Eine zusammenfassende Darstellung, auf die ich verweisen könnte, fehlt bisher in der Literatur. Da werde ich versuchen, hier eine Zusammenfassung, soweit diese für die Meningenmorphologie unbedingt nötig ist, zu geben. Eine detaillierte Auseinandersetzung mit den oben genannten Autoren, zu der eigene speziell schädelmorphologische Untersuchungen erforderlich wären, gebe ich nicht. Ich brauche hier auch nicht den hinteren, otischen Teil der Trigemino-facialiskammer (stets außerhalb der Schädelhöhle befindlich) zu berücksichtigen; mit dem vorderen, prootischen Teil werde ich schon auskommen. Dabei sind doch andere Sachen als in dem entsprechenden Kapitel des angiologischen (3.) Teils meiner Morphologie der Sinus durae matris besonders zu betonen; deshalb ist es auch nicht möglich, hier einfach auf jenes Kapitel zu verweisen.

Wenn im folgenden von dem prootischen Teil der Stammvene (oder von Ähnlichem) die Rede ist, so ist stets gemeint eine Stammvene, die beim Trigeminus V. capitis medialis, beim Facialis V. capitis lateralis, also insgesamt eine primäre Stammvene, im Sinn des angiologischen Teils meiner Sinusarbeit ist (falls nichts Besonderes hinzubemerkt worden ist).

Amphioxus hat keine eigentlichen Meningen, an denen in einer Regio prootica etwas Besonderes zu bemerken wäre.

Die Cyclostomi und Elasmobranchi (allerdings fast stets V. capitis lateralis auch beim Trigeminus) haben in der Regio prootica keine Aufspaltung der Ektomeninx. Die Trigeminus- und Facialisganglien liegen jedenfalls nur teilweise (im allgemeinen) in der Schädelhöhle. Mit deren anderem Teil liegt die Stammvene in der Regio prootica außerhalb der Schädelhöhle, ohne Meningenrelation (auch ontogenetisch nie anders gewesen).

Bei den Chondrostei sowie beim Polypterus gibt es in der Regio prootica keine gespaltete Ektomeninx (soweit bekannt, vgl. unten). Die prootischen Ganglien des Polypterus sind extrakraniell, die der Chondrostei werden es, wenigstens teilweise, auch wohl sein (auch hierüber fehlen nähere Angaben). Die Stammvene liegt bei keinem Knorpelganoiden, liegt auch beim Polypterus nie in der Schädelhöhle; hat keine Meningenrelation.

Bei den übrigen Holostei (*Amia* und *Lepidosteus*) liegen die Trigemino-facialisganglien und die prootische Strecke der Stammvene wenigstens larval in der Schädelhöhle, innerhalb des Zwischenraumes einer lokalen prootischen Ektomeninxaufspaltung; dann ist die Stammvene also eine V. periduralis (während die anderen intrakraniellen Venen nur Vv. intermeningeae sind), liegen die Ganglien peridural (intrakraniell). Dabei bleibt es jedoch nicht. Das innere Blatt der lokal, prootisch, gespalteten Ektomeninx, das Dura-mater-Blatt, ver-

knöchert nachher und bildet dann eine lokale 2. Schädelwand. Die prootischen Ganglien und die entsprechende Stammvenenpartie sind dann nicht mehr in der Schädelhöhle gelagert, sind zwischen die beiden lokalen Schädelwände aufgenommen worden. Dabei ist die prootische lokale Ektomeninxaufspaltung verschwunden; es gibt auch keine intrakranielle, peridurale Stammvene mehr: alle intrakraniellen Venen sind nunmehr intermeningeal gelagert. (Vgl. die Schnittabbildung eines *Lepidosteus* jungfisches 8.)

Die nicht-siluroiden Teleostei haben larval in der Regio prootica eine lokale Ektomeninxaufspaltung. Innerhalb des Zwischenraumes der lokal getrennten Dura-mater- und Endocraniummembranen liegen dann die Trigemino-facialis-ganglien und der prootische Stammvenenteil in periduraler Lage. Die Stammvene ist dann die einzige peridurale Vene, die sonstigen intrakraniellen Venen sind intermeningeal. Dieser larvale Zustand persistiert jedoch nicht. Das innere Ektomeninxblatt (die Dura mater) verknöchert nachher (nicht ganz) und wird dabei zu einer lokalen, zweiten Schädelwand, die wenigstens die Stammvene von der Schädelhöhle ausschließt. Die Stammvene liegt dann zwischen den, lokal doppelten, Schädelwänden. Die einzige, in jüngeren Stadien peridurale, Vene hat dann mit der Dura mater nichts mehr zu schaffen: dann gibt es nur mehr Vv. intermeningeae.

Die Siluridae haben und hatten nie anderes als eine extrakranielle Stammvene und extrakranielle Trigemino- und Facialisganglien, alle ohne Meningealrelation. Eine einzigartige peridurale (intrakranielle Stamm-) Vene hat es bei siluroiden Teleostiern nie gegeben.

Ceratodus hat keine besondere prootische Ektomeninxaufspaltung, hat keine in der Schädelhöhle befindlichen prootischen Ganglien, hat auch nicht eine intrakranielle Stammvenenstrecke. Diese Gebilde haben also keine Meningealrelation. (Extrakraniell sind sie jedoch auch nicht, was unten nachzusehen ist.)

Die Amphibien haben größtenteils extrakranielle, prootische Ganglien und eine Stammvene (allerdings beim Quintus auch V. capitis lateralis), die völlig außerhalb der Schädelhöhle liegt und also keine Meningealrelation hat, auch nie gehabt hat. Eine besondere Ektomeninxaufspaltung, lokal, in der Regio prootica, gibt es bei Amphibien nicht; bei den Anuren, deren Ektomeninx schon völlig (überall) „aufgespalten“ ist, wäre eine besondere lokale Spaltung erst recht undenkbar.

Die Reptilien haben extrakranielle prootische Ganglien; die Stammvene, solange vorhanden (bei Schlangen auch beim Trigemino eine V. capitis lateralis), ist immer extrakraniell; sie hatte nie eine Meningealrelation.

Eine besondere, lokale, prootische Ektomeninxspaltung kann ich mir nicht (embryonal) denken: ist ja die Ektomeninx dann schon überall aufgespalten. Eine adult-anatomische Nichtvereinigung (in der Regio prootica) der Dura mit dem Endocranium (nicht undenkbar) gibt es auch nicht.

Die Stammvene der Vögel persistiert beim Quintus stets und ist stets eine V. capitis medialis beim Quintus. Sonst verhalten die Vögel sich genau so wie die Reptilien: nichts Besonderes in der Regio prootica, extrakranielle Stammvene ohne Meningealrelation.

Bei den Säugetieren ist die Stammvene (wenn sie persistiert, und sonst ihre Stellvertreterin), der Sinus cavernosus, beim N. trigeminus intrakraniell.

Wie das Ganglion Gasseri liegt der Sinus cavernosus hier in dem Cavum epiptericum in dem Zwischenraume einer lokalen, prootischen Nichtvereinigung der Dura mater mit dem Endocranium, dem Cavum Meckeli + dem sich diesem anschließenden, bis an die Hypophysenloge reichenden, periduralen Raum. Der Sinus cavernosus ist also peridural; das ist hier für diesen Stammvenenrepräsentanten nichts Merkwürdiges: alle neurokraniellen (stärkeren) Venen sind bei Säugetieren (transitorisch) peridural. Gewissermaßen sind sie es auch definitiv, da Sinus durae matris secundariae = Sinus peridurales, wie Plexus venosi vertebrales interni = Plexus peridurales. (Vgl. das von Homo handelnde beschreibende Kapitel.)

Zwischen dem Raum, in dem Ganglion Gasseri und Sinus cavernosus enthalten sind, und der übrigen Schädelhöhle, in der Duraabspaltung (Nichtvereinigung) befinden sich gewisse Skelettspangen: Taenia metoptica (Taenia clinorobitalis der Monotremen), Taenia interclinoidea, Abducensbrücke, oder haben sich transitorisch Knorpelmassen (Commissura orbitoparietalis) befunden.

Schließlich ist noch zu erwähnen, daß eine etwaige V. capitis lateralis beim Quintus stets außerhalb der Schädelhöhle liegt, sogar stets extrakraniell ist und also nie eine Meningealrelation hat (bei denjenigen Vertebraten, die so eine Stammvene haben).

Jetzt werde ich dartun, wie an allem Ungleichen in dem gegenseitigen Verhalten der Meningen, der Stammvene und der Ganglien in der Regio prootica die Schädelmorphologie und nur diese schuld ist, wie also weder von der Venen- noch von der Meningealhomologie Abstand zu nehmen ist, prootischen Differenzen zuliebe; das habe ich in den vorangehenden Kapiteln ja auch nicht getan.

In der Regio prootica ist nicht stets dieselbe Schädelwand oder sind nicht stets dieselben Schädelwände vorhanden. Dabei wechselt das Maß der Ausbildung der verschiedenen Schädelwände auch noch bedeutend.

In der Regio prootica können jedenfalls 2 ungleiche Schädelwände vorhanden sein (vgl. Abb. 57 A, 57 B) bei einem oder bei mehreren Wirbeltier(en). In bezug auf die innere (mediale) Schädelwand, die in dem Schema der Abb. 57 A allein dargestellt ist (in einem grobschematischen Frontalschnitt durch die Regio prootica), sind die prootischen Ganglien und die Stammvene extrakraniell, ohne Meningealrelation. In bezug auf die äußere (laterale) Schädelwand, die in der Abb. 57 B allein dargestellt ist, sind die prootischen Ganglien und die Stammvene intrakraniell, haben somit eine Meningealrelation. (Eine V. capitis lateralis beim Quintus — Stammvene ist auch in bezug auf die laterale Schädelwand noch extrakraniell, ohne Meningealrelation.) *Allis* redet in der Regio prootica noch einer 3., intermediären Schädelwand das Wort (vgl. Abb. 92 im 3. Teil). Mit dieser nicht ganz festbegründeten, intermediären Schädelwand, die ich schon damals nicht unbedingt anerkennen möchte, ist hier nicht gerechnet: vom Meningealstandpunkt war kein Anlaß dazu vorhanden.

Allis nennt den (ganzen) Zwischenraum zwischen medialer (innerer) und lateraler (äußerer) Schädelwand, falls dieser intrakraniell ist, Trigemino-facialiskammer, sonst redet er nur von einem Trigemino-facialisraum. Dem schließe ich mich an. *Allis'* weitere, Unterabteilungen der Trigemino-facialiskammer gegebene Namen haben hier keine Bedeutung.

Je nach der Art, Anzahl und Ausdehnung der in einem gegebenen Fall vorhandenen Schädelwände verhalten sich Stammvene, prootische Ganglien und Meningen (anscheinend) verschieden zueinander, haben die ersteren eine Meninge-*relation* oder nicht. Insbesondere die Massigkeit (*Extensität*) der Schädelwände ist von großer Bedeutung. Eine extrakranielle (ohne Meninge-*relation*) Vene (in bezug auf eine ziemlich vollständige, mediale, allein als solche imponierende Schädelwand) kann dennoch in bezug auf eine sehr unvollständige laterale, nicht als solche imponierende Schädelwand intrakraniell sein, ohne daß man hier von einer Meninge-*relation* (*periduralen Lage*) zu reden geneigt wäre. Auch das Umgekehrte kommt vor.

Bei der Lektüre des Folgenden soll man die Schemen A—E der Abb. 57 miteinander vergleichen. Sie sollen zeigen, daß nur ungleiches Schädelwandverhalten alle scheinbaren Meningedifferenzen (die nur die Ektomeninx bzw. Dura und Endocranium betreffen) verschuldet hat. Die Schemen stellen (vgl. oben) Frontalschnitte durch die Regio prootica dar. Nur diejenigen Schädelwände sind dargestellt, die durch ihre Extensität und durch den Zusammenhang mit dem übrigen Schädel als solche imponieren. Weiter sind jedesmal gezeichnet: die Ektomeninx bzw., was daraus hervorgeht, Dura mater und Endocranium (oder Dura secundaria); die Stammvene (*V. capitis medialis* beim Quintus, *V. capitis lateralis* beim Facialis) und die prootischen Ganglien.

Die Cyclostomi haben eine mediale Schädelwand, der eine ungespaltete Ektomeninx (innen) anliegt. Stammvene und Ganglien extrakraniell, ohne Meninge-*relation* (die letzteren nur teilweise). Keine lokale prootische Ektomeninxspaltung. Vgl. Abb. 57 A, in der die *V. capitis medialis* beim Quintus durch die auch extrakranielle *V. capitis lateralis* (auch ohne Meninge-*relation*) zu ersetzen ist. Fragliche Andeutungen einer lateralen Schädelwand; völlig extrakranieller Trigemino-facialisraum. Die Selachii verhalten sich genau so, selten *V. capitis medialis* beim Triginus.

Die Chondrostei und Polypterus (soweit bekannt) haben auch nur die mediale Schädelwand; keine lokale Aufspaltung der Ektomeninx, extrakranielle Ganglien und Stammvene ohne Meninge-*relation*. (Beim Triginusganglion allerdings bisweilen auch eine *V. capitis lateralis*, sonst vgl. Abb. 57 A.)

Die anderen Holostei (*Amia* und *Lepidosteus*) haben larval nur eine knorpelige laterale Schädelwand (vgl. Abb. 57 E). Die nur lokal, prootisch, anwesende Abspaltung der „Dura mater“ von dem Endocranium repräsentiert die mediale Schädelwand. Die Stammvene und die Ganglien sind also nur *peridural* in bezug auf eine Membran, in bezug auf welche sie eigentlich gleich gut, oder sogar richtiger, extrakraniell zu nennen wären. Adult ist die lokale Duraabspaltung zu einer unzweifelhaften medialen Schädelwand verknöchert (vgl. Abb. 57 C). Dann wird doch wohl niemand mehr von *periduralen* (intrakraniellen) Ganglien und Stammvene reden, wenn auch diese Gebilde nicht extrakraniell, sondern nur *intra*-(*inter*-)parietal geworden sind. Die früher einzigartige *peridurale* (Stamm-) Vene dieser Fische ist adult nicht mehr *peridural*; alle Venen sind dann (soweit intrakraniell) *intermeningeal*.

Die nichtsiluroiden Teleostei verhalten sich nahezu auf dieselbe Weise. Larval nur eine knorpelige laterale Wand und eine lokale Duraabspaltung,

welche die mediale Schädelwand darstellt. Protische Ganglien und Stammvene dann peridural in bezug auf eine Membran, die eine Schädelwandanlage ist, und in bezug auf welche sie doch eigentlich, auch schon larval, extrakraniell zu nennen wären. Adult ist die lokale Dura-mater-Abspaltung zu einer manifesten medialen

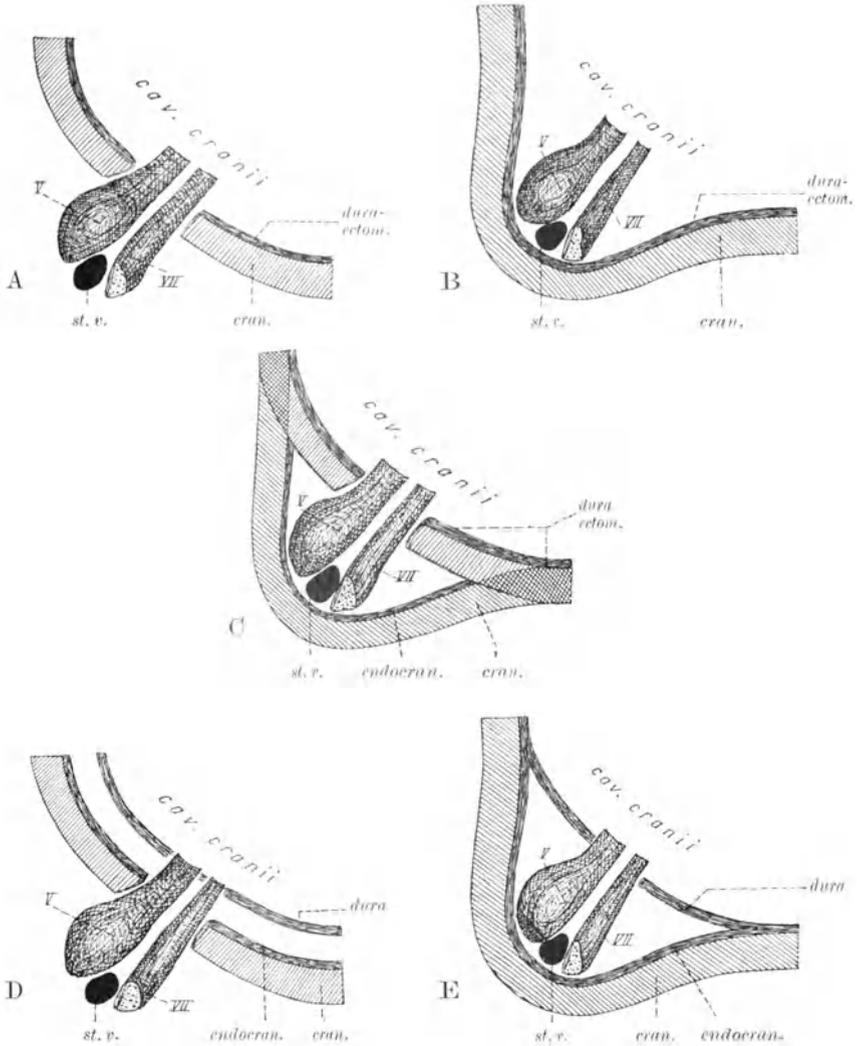


Abb. 57. Schädelwände in der Regio prootica; Frontalschnitte, Schemata.

Schädelwand zum Teil verknöchert. Die Stammvene wird dadurch manifest: außerhalb der Schädelhöhle gelagert (intra = interparietal), ohne Meningenrelation. Die einzige, in jüngeren Stadien peridurale, (Stamm-) Vene hat dann mit der Dura nichts mehr zu schaffen; dann gibt es nur noch Vv. intermeningeae (Abb. 57C, adult; Abb. 57 E, larval; ungefähr).

Die Siluridae haben und hatten immer nur die mediale Schädelwand. Vgl. Abb. 57 A. Eine einzigartige, peridurale Vene war also nie vorhanden. Nebenbei sei hier noch bemerkt, daß die Arachnoidea der (gewisser) Teleostei, in der Regio prootica, von etwaigen (transitorischen) Ektomeninxaufspaltungen völlig unabhängig, selbständig vorhanden ist (daß die Arachnoidea also keine ektomeningeale Dura mater ist). Ceratodus (Abb. 57 C) hat beide (manifeste) Schädelwände. Stammvene und Ganglien intra-(inter-)parietal, ohne Meninge-Relation; nicht intra-, auch nicht extrakraniell.

Die Amphibien weisen larval ceratodusähnliche Verhältnisse auf (Abb. 57 C). Beide Schädelwände sind vorhanden; keine lokale (bei Anuren dagegen eine, im Schema nicht dargestellte, generalisierte) Ektomeninxspaltung in der Regio prootica. Intra-(inter-)parietale Stammvene und (größtenteils) Ganglien.

Später, nach der Reduktion und Umlagerung des (Palato-) Quadratum ist von der lateralen Schädelwand, dem Palatoquadratum (Quadratum) nicht viel mehr übrig geblieben. Dann gibt es nur noch die mediale Wand als vollständige = als solche imponierende, Schädelwand: Extrakranielle Stammvene, größtenteils extrakranielle Ganglien ohne Meninge-Relation. Keine lokale, prootische Ektomeninxaufspaltung (Abb. 57 A) bei Urodelen; keine besondere Ektomeninxaufspaltung bei Anuren (Abb. 57 D) in der Regio prootica (wohl eine allgemeine). Nachzutragen ist, daß alle Amphibien beim Quintus auch eine stets sogar extrakranielle V. capitis lateralis (ohne Meninge-Relation) haben; diese ist nicht in die Schemen eingetragen worden.

Die Reptilien und Vögel verhalten sich gleich: nur eine manifeste, mediale Schädelwand ist vorhanden. Von der lateralen Schädelwand sind (und waren) nur Rudimente vorhanden (Processus basiptygoideus und Columella), die im Schema 57 A nicht mitdargestellt sind. Embryonal gibt es eine generalisierte Ektomeninxverdoppelung (Abb. 57 D), adult gibt es nur eine Dura mater secundaria (Abb. 57 A). Meningologisch nichts Besonderes in der Regio prootica. Ganglien und Stammvene (letztere solange vorhanden) extrakraniell, ohne Meninge-Relation.

Die Säugetiere haben eine manifeste laterale Schädelwand (vgl. Abb. 57 E). Daneben gibt es Spuren einer medialen Wand: Taeniae metoptica, clinoorbitalis, interelinoidea; Abducensbrücke; Commissura orbitoparietalis sowie die lokal, prootisch von dem Endocranium freibleibende Dura mater (-Abspaltung!). Ganglion Gasseri und Sinus cavernosus intrakraniell und peridural in bezug auf eine lokale Duramembran (rudimentäre Schädelwand), in bezug auf welche sie doch auch als extrakraniell und ohne Meninge-Relation zu betrachten wären.

Es leuchtet ein, daß die im oben Stehenden gleichbenannten Schädelwände der verschiedenen Wirbeltiere als Homologa zu betrachten sind. Das beweist die Lage der Trigeminus- und Facialisganglien sowie die der Venen, angiologisch betrachtet, für die mediale Wand. Für das Verständnis der Homologie der lateralen Wand ist noch anzuführen, daß diese durch dorsale Teile des Mandibularbogens gebildet wird. Die laterale Wand wird ja gebildet vom Palatoquadratum oder von dessen Processus ascendens oder von diesen homologen Skelettbildungen (Columella, oberer Teil der Ala temporalis?), während die basale Vervollständigung der lateralen Wand vorn durch den Processus

basipterygoideus oder den Insertionsteil der Ala temporalis besorgt wird. Das geht also auf eine Kombination der *Gauppschen* und der *Fuchsschen* Homologie der Ala temporalis der Säugetiere hinaus. (Schwierigkeiten bleiben immerhin!) Schließlich ist noch zu bemerken, daß das Palatoquadratum des Ceratodus und der Amphibien, richtiger dessen hinterer, die Processus tragender Teil, auch bei den Teleostei, bei *Amia* und *Lepidosteus* vorhanden ist, jedoch nicht als ein Teil des Palatoquadratum dieser Fische, sondern als vom Palatoquadratum abgegliederte (diesem noch nicht angegliederte?), mit dem übrigen Neurocranium verwachsene, laterobasale Trigemino-facialiskammerwand (*Schmalhausen*), die in der Regio prootica wenigstens dem Polypterus, den Chondrostei und Elasmobranchi (Holocephalen?) fehlt.

Das *Gauppsche* Cavum epiptericum der Säuger entspricht somit nahezu dem prootischen Teil der *Allisschen* Trigemino-facialiskammer; die Wände und der Inhalt dieser Räume sind homolog (nahezu). In der obigen Darstellung habe ich mich weder den *Allisschen* noch den *Gauppschen* Ansichten völlig angeschlossen. Ich habe nur versucht, gestützt auf eigene Befunde, eine für die Meningemorphologie notwendige und brauchbare Zusammenfassung des, meines Erachtens, Richtigen der beiden Autoren (unter Mitheranziehung der Arbeiten von *Fuchs* und *Schmalhausen*) zu liefern.

Jegliche besondere (anatomische) prootische Ektomeninxaufspaltung beruht also darauf, daß die lokale Dura-mater-Abspaltung eine rudimentäre mediale Schädelwand repräsentiert. Ontogenetisch handelt es sich nie um Aufspaltungen der Ektomeninx: das Endocranium und die „Dura“ werden in den einschlägigen Fällen stets von vornherein lokal getrennt angelegt. Bei den Säugetieren ist ontogenetisch sogar von lokaler Nichtwiederverwachsung zu reden. Jegliche intrakranielle, Stammvene ist nur peridural in bezug auf eine Dura, die doch eigentlich Schädelwand ist. Die (transitorische) peridurale (Stamm-) Vene der Teleostei usw. hat also gar keinen meningemorphologischen Wert. Diese einzige peridurale Vene gewisser Fische führt gar nicht zu den Urodelen- (alle intrakranielle Venen sind gewissermaßen peridural = ektomeningeal) Verhältnissen hinüber, und Entsprechendes gilt von der einzigen, lokalen (transitorischen) Ektomeninxverdoppelung der Teleostei und den multiplen Verdoppelungen der Urodelen. Ist es dann wohl richtig, die lokale 2. Schädelwand Duraabspaltung zu nennen? Ja, denn bei den Säugern setzt sich die fragliche prootische Dura mater (= Schädelwandrepräsentantin) in älteren embryonalen Stadien (in denen auch außerhalb der Regio prootica Dura und Endocranium noch nicht verwachsen sind) in die Dura (und nur in diese) an für sie ganz unverdächtigen Stellen fort; und bei gewissen Fischen ist das in der Hypophysengegend auch der Fall (vgl. nächstes Kapitel).

Zu jeder der beiden Schädelwände, wenn knorpelig oder knöchern, gehört ein Perichondrium-(bzw. Periost-)Überzug. So ist eine Stammvene in bezug auf das (innere) Periost einer etwaigen medialen Schädelwand extraperiostal, sonst ist sie intraperiostal in bezug auf die laterale Wand. Auch das haben nur die Schädelwandunterschiede verschuldet. Richtiger ist es also zu sagen: das Periost (eventuell Endocranium), das von der Schädelwand abhängig ist, von dem also auch 2 Membranen vorhanden sein können, liegt nach innen bzw. nach außen von der Stammvene und von den Ganglien (eventuell teilweise).

Alles oben für die Stammvene Gesagte gilt auch von der etwaigen, basalen (Mündungs-) Strecke der *V. cerebialis media vera* sowie von der etwaigen *V. cerebialis media spuria* der Säugetiere. Daß in dem *Cavum Meckeli* (einem Teil des *Cavum epiptericum*) keine endomeningeale, arachnoideale Höhlen (wie *Burr* and *Robinson* das behaupteten) vorhanden sind, in einem sozusagen extrakraniellen Raum, ist deutlich.

Hypophyse und Hirnhäute.

Das Verhalten der Hypophysis zu den Hirnhäuten, dem ich bisher nur einige ganz allgemeine, meist nur anatomische Betrachtungen widmete, ist hier genauer zu berücksichtigen. In der Literatur gibt es nur die Angaben von *Stendell*, *Allis*, *Trautmann*, *Koller* sowie einige lehrbuchmäßige Beschreibungen, nach denen die Hypophysis innerhalb einer, mehr oder weniger durch die harte Hirnhaut vollständig abgeschlossenen, Kammer liegt, und nach denen zwischen den beiden Hypophysenteilen verschiedener Herkunft eine Piaschicht, etwa auch eine Arachnoidea oder sogar eine primäre Dura (*Koller*) vorhanden sein soll. Vgl. auch *Woerdeman*. Die Orohypophyse soll keinen Pia-(usw.)überzug haben. Im folgenden ist mit Hypophysis immer gemeint Hypophysis einschließlich eventueller *Sacci vasculosi*. Über ontogenetische Angaben in der Literatur vgl. unten.

Amphioxus hat keine äußerlich vom „Gehirn“ gesonderte Hypophysis, hat auch keine eigentliche Meningen, also auch kein gegenseitiges Verhalten dieser Gebilde.

Die *Cyclostomi* und *Elasmobranchi* haben (vgl. Abb. 58 A) eine Hypophyse, die vom Gehirn nicht durch ein, von der harten Hirnhaut gebildetes, Dach getrennt ist, mit pialem Überzug. Unter der Hypophysis (basal von dieser) befindet sich die Ektomeninx-Dura-mater, die zugleich inneres Perichondrium der Schädelbasis (soweit knorpelig: sonst zieht sie über deren Lücken hinweg als bindegewebige Vervollständigung) ist. Die Hypophysis liegt also intermeningeal, wie die Venen aller Fische intermeningeal sind.

In den Schemen der Abb. 58 ist nur die Ektomeninx, bzw. deren Derivate, die Schädelbasis und die Hypophysis, ohne Angabe der beiden Teile gezeichnet; alles der Deutlichkeit zuliebe unnatürlich geräumig.

Die Hypophysis der *Teleostomi* (anscheinend aller) und der *Urodela* sowie diejenige der *Amniota* liegt innerhalb einer lokalen Verdoppelung der Ektomeninx. Die Membran, welche die Hypophysis überdacht, ist eine lokal vom Endocranium freie Dura mater. Unter der Hypophysis befindet sich nur das Endocranium, das als Bindegewebsmembran die Lücken der knorpeligen Schädelbasis ausfüllt.

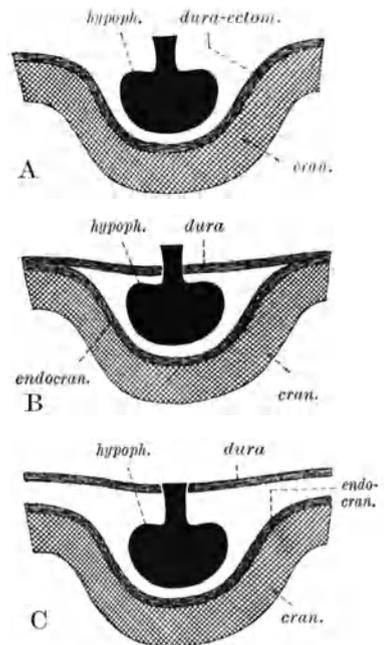


Abb. 58.
Hypophyse und Meningen.

Die ganze Hypophyse liegt im ektomeningealen (periduralen) Zwischengewebe, in dem von den Urodelen an auch die neurokranialen (stärkeren) Venen liegen (oder doch transitorisch sich befunden haben). Vgl. Abb. 58 B. Bei den Amnioten ging diesem adulten Zustande die Organisation der Abb. 58 C ontogenetisch voran: überall, auch außerhalb der Hypophysenregion, Dura vom Endocranium frei, also nur lokale Verbreiterung des ektomeningealen (periduralen) Zwischengewebes, in dem auch die Venen sich befinden.

Die Anurenhypophysis liegt (adult) in einer lokalen Verbreiterung des Ektomeninxzwischen-gewebes: die Membran, welche die Hypophysis überdacht, ist an der Peripherie der Hypophysenregion dem Endocranium nicht angeheftet, sondern setzt sich in die, auch außerhalb der Hypophysengegend vom Endocranium freie, Dura mater weiter fort (wie in nichterwachsenen Amnioten). Da sich also ein Hypophysendach ohne weiteres in die Dura, an für diese ganz unverdächtigen Stellen, fortsetzt (transitorisch, Amniota; adult, Anura), ist es, auch bei den Teleostomiern und Urodelen, richtig als Dura zu bewerten; was sich unter der Hypophysis befindet ist dann, falls ein Dach = eine Duraabspaltung vorhanden ist, nur Endocranium, nicht ungeteilte Ektomeninx. Das, die Hypophysis in deren abgeschlossener Kammer umgebende Bindegewebe ist also richtiges, ektomeningeales (peridurales) Zwischengewebe. Vgl. die Schnittabbildungen 33 und 39.

Von sonstigen Meningeverhältnissen unabhängig gibt es also 2 Typen der Hypophyse-Meningenrelation: Hypophyse intermeningeal, keine lokale Ektomeninxspaltung (anatomisch gemeint) und Hypophyse (ektomeningeal) peridural, innerhalb einer lokalen Verdoppelung der harten Hirnhaut. Ontogenetisch sieht man nie den 2. Typ aus dem 1. heraus entstehen. Eine ontogenetisch verfolgbare Duraabspaltung vom Endocranium, bei der die Hypophysis etwa die abgespaltete Dura mater ontogenetisch zu durchbrechen hatte, gibt es nicht in der Hypophysengegend. Wie sonst ist auch bei der Hypophysis eine Ektomeninxspaltung ontogenetisch von vornherein angebahnt. Schon in Ektomeninxstadien ist eine künftige überdachte Hypophysenkammer als lokale Ektomeninxverbreiterung vorhanden, und sobald nur Andeutungen von Grenzschichten vorhanden sind, liegt in bezug auf die Meningenrelation der Hypophyse praktisch die erwachsene Organisation vor. Es gibt sogar keine verspätete Ausbildung der (Hypophysen-) Duraabspaltung, wie diese bei den Duraduplikaturen der Vögel und Säuger vorhanden war. Nebenbei bemerkt: Hypophysendach und z. B. Tentorium sind vom Meningenstandpunkt absolut verschieden; das Hypophysendach ist Ektomeninx nach Abzug des Endocraniums, also einmal Dura mater; das Tentorium war einmal eine, sozusagen hohle Durafalte, ist also zweimal Dura mater; eine diesem entsprechende Endocraniummembran gibt es nicht. Phyletisch betrachte ich, auch ohne ontogenetischen direkten Hinweis, vgl. in den vorangehenden Kapiteln, das Fehlen eines Hypophysendaches als primitiv, die Anwesenheit eines Hypophysendaches (der anatomischen Ektomeninxspaltung) als weiter ausgebildet, nichtprimitiv. Die Ektomeninxaufspaltung in der Hypophysengegend soll sich phyletisch, wie der Durchbruch der Hypophyse durch die abgespaltete Dura (das Hypophysendach) vollzogen haben, ohne daß es dazu eine ontogenetische Wiederholung gibt. Mein Haupt-

argument zu dieser Annahme ist dieses: Eine allgemeine phylogenetische, immer vollständiger werdende, Ektomeninxaufspaltung ist (gewisse ontogenetische Hinweise vorhanden) doch anzunehmen; diese soll auch für die Hypophysenregion angenommen werden. Daß die durale Hypophysisüberdachung nicht stets, bei verschiedenen Tieren, gleich vollständig ist (beim Pferd soll die Hypophyse dorsal nur einen mikroskopischen Duraüberzug haben; *Koller*), sei hier anhangsweise bemerkt. Wegen der vorhandenen Hypophysisüberdachung sind die Meningen der Teleostomi und Tetrapoda also aus denen der Elasmobranchi und Cyclostomi phyletisch hervorgegangen zu denken. Es handelt sich hier nicht wie im vorigen Kapitel um eine schädelmorphologische Angelegenheit. Damit soll nicht gesagt sein, es gebe in der Hypophysengegend immer nur eine und dieselbe Schädelwand (denselben Schädelboden). Der Boden des Cavum cerebrale cranii (zu dem auch die Hypophysenloge gehört) jedoch ist immer derselbe, möge er nur Dura mater (*Allis*; richtiger Endocranium bei Teleostomi usw.) oder Knorpel oder sogar Knochen sein, und möge unter ihm ein funktioneller Myodonus (*Allis*) oder nur etwas diesem (bisweilen nur zum Teil) Vergleichbares vorhanden sein. Das hat *Allis* ganz scharf geschrieben. Die unter der Hypophyse befindliche Membran (Abb. 58) ist also immer dieselbe, von etwaiger Hypophysendachabspaltung abgesehen (topographisch homolog).

Über die (jüngere) Entwicklung der Hypophyse-Meningenrelation gibt es nur (zufällige) Abbildungen und die Arbeit *Kollers*. Darin ist die, durch Schrumpfung, vom Zwischenhirnboden abgehobene Piaanlage als die Anlage des Diaphragma (des Hypophysendaches) bezeichnet! So mag *Koller* wohl zu einem ontogenetischen Hypophysenduradurchbruch gekommen sein. Eine solche gibt es (leider) nicht. Die beiden Teile der Hypophyse liegen einander schon eng an bevor es, auch nur andeutungsweise, eine Duraanlage gibt. Ontogenetisch durchbricht die Pars neuralis die Dura also ebensowenig, als die Pars oralis den Schädelgrund und das Endocranium durchbricht. Dura (Hypophysendach) und Schädelbasis entstehen erst, wenn die beiden Hypophysenteile (zusammen) schon an definitiver Stelle (in der lokal breiteren, dichteren Ektomeninx) liegen. Das zwischen den beiden Hypophysenteilen vorhandene spärliche Bindegewebe (im Falle einer überdachten Hypophyse) ist dem Obigen entsprechend nicht Dura (*primitiva*, *Koller*), auch nicht etwa Pia (oder Arachnoidea) zu nennen. Es ist zwischengelagertes Mesenchym der frühembryonalen Meninx *primitiva*; höchstens dichteres Ektomeninxzwischen- (= peridurales) Gewebe, das auch die gesamte Hypophyse (Orohypophyse einbegriffen) umhüllt. Alle anderen Namen sagen zu viel (und) oder sind direkt falsch.

Bei Säugetieren (z. B. auch beim Menschen) befinden sich Trigeminalganglion, Sinus cavernosus und Hypophysis in nahezu einer einzigen großen Ektomeninxverdoppelung (Dura-Endocraniumnichtvereinigung). Vgl. Schema 59 A. Wie der Sinus cavernosus, der (d. h. die V. capitis medialis) bei vielen Tieren extrakraniell, ohne Meningenrelation ist, peridural wurde, ist den Säugetieren nicht anzusehen. *Allis* schreibt, diese Sinus liegen in einer dorsalen Myodonuspartie, die bei Säugern in den Hirnschädelraum einverleibt sein soll. *Allis* stützt sich dabei auf die von ihm vertretene Nichthomologie des (menschlichen) Sinus cavernosus und der V. capitis medialis (Jugularvene) der Fische, die er schädelmorphologisch

dargetan haben will. Die Venenontogenie fügt sich den *Allischen* schädelmorphologischen Erwägungen nicht (vgl. im 3. Teil): Sinus cavernosus und V. capitis medialis sind (fast völlig) homologe Gebilde, wie es *Gaupp* schon von seinem schädelmorphologischen Standpunkt vermutet hatte. Im Einverständnis mit *Gaupp* bin ich der Meinung, der Sinus cavernosus der Säuger ist als Inhalt der Cavum epiptericum intrakraniell und peridural geworden, wie die Jugularvene

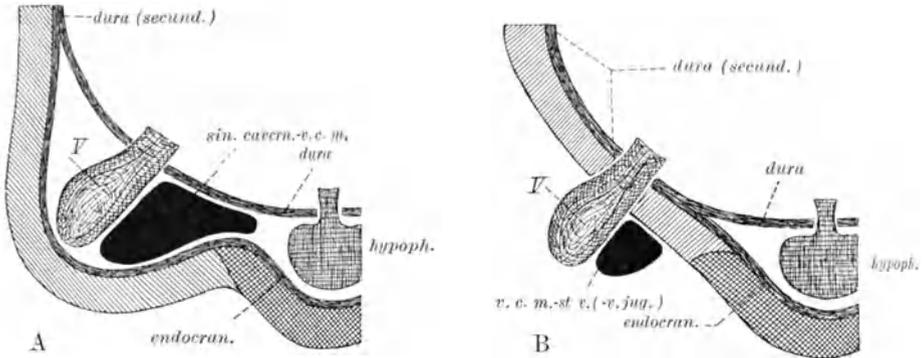


Abb. 59. Cavum epiptericum und Hypophysenloge.

(V. capitis medialis) der *Amia* usw. (wenigstens transitorisch) als Inhalt der nahezu entsprechenden Trigemino-facialiskammer (prootischer Teil desselben) intrakraniell und peridural wurde. Das geht aus einer Vergleichung der Schemen (Frontalschnitte durch Hypophyse und Trigemino-facialiskammer) der Abb. 59, in der von der Endomeninx nichts dargestellt ist, deutlich hervor: Die Schemen entstanden durch Kombination derjenigen der Abb. 57 und 58; neue Erklärung also überflüssig. Schema 59 A trifft zu für die Säuger, Schema 59 B für die Reptilien. Bei den letzteren: Trigemino-facialisraum, Ganglien und Stammvene alle (noch) extrakraniell, ohne Meningesrelation.

Phylogenetische Entwicklung der Meningen und Venen bzw. Sinus.

In diesem Kapitel werden nur rein meningenmorphologische Sachen berücksichtigt sowie das Verhalten der Venen zu den Meningen. Von schädelmorphologischen Komplikationen ist nicht die Rede.

In den vorhergehenden Kapiteln dieser Arbeit wurde nicht nur die Homologie der Meningen und des Venenverhaltens innerhalb jeder Vertebratenklasse dargetan, sondern es wurde auch auf die (oft nicht vollständige) Übereinstimmung der ontogenetischen Entwicklung innerhalb jeder Vertebratenklasse hingewiesen, alles unter Berücksichtigung der einschlägigen Literatur (falls vorhanden). Dann habe ich, jedesmal nur für 2 „naheverwandte“ Vertebratenklassen, genau dasselbe getan. Auch dabei wurde die schon recht spärliche Literatur in Betracht gezogen. Somit erscheint die Homologie aller (von mir) gleichbenannten Meningen und Venen (im Verhalten zu den Meningen) ungeachtet jeglicher systematischen Grenze, im ganzen Vertebratenkreis begründet, wie ich das früher von den Venen schon in angiologischer Hinsicht dargetan habe. Somit ist auch ein gewisser

ontogenetischer Parallelismus innerhalb des ganzen Vertebratenkreises dargelegt. Die bei allen Kranioten absolut gleiche Meningeentwicklung reicht jedoch nicht sehr weit (bis an das Stadium der Abb. 4 B); eine nur mehr oder weniger ähnliche (korrespondierende) weitere Ontogenie der verschiedenen Kranioten schließt sich der völlig gleichen an (zunächst). Schließlich schreitet die Meningeontogenie in verschiedenen Richtungen weiter fort. Vergleichend ontogenetische Literatur war hier eigentlich nicht zu berücksichtigen. Vgl. das spezielle Kapitel über die *Sterzische* Lehre. Gewisse Venenhomologien hat *Wiedersheim* vermutet.

Den Schluß der kleinen vergleichenden Kapitel (zwischen die beschreibenden eingeschaltet) bildete, wo nötig, eine kurze Betrachtung über die phyletische Entwicklung der Meningen und des Venenverhaltens innerhalb einzelner Wirbeltierklassen. Literatur dazu fehlte fast völlig.

Diese, sich auf einzelne Klassen beschränkenden, phyletischen Betrachtungen miteinander zu verknüpfen, beabsichtigen u. a. die vergleichenden Kapitel über „naheverwandte“ (im landläufigen Sinn, jedoch auch meist vom speziellen Meningeendpunkt) Vertebratenklassen, in denen ich jedesmal nur die Meningen (und das Venenverhalten) einer nächsthöheren Wirbeltierklasse von denen einer nächstniedereren Klasse, bisweilen von denen gewisser Repräsentanten einer (nächst) niedereren Klasse abzuleiten versuchte. Dabei bediente ich mich der Übersichtlichkeit zuliebe gewisser Sätze. Literatur gab es nahezu nicht. Nur an wenigen Stellen habe ich auf die Möglichkeit sich zu denkender hypothetischer (anatomischer) Proformen, Zwischenstadien, aufmerksam gemacht. Wo und weshalb das geschah, ist schon an den betreffenden Stellen dargelegt. Es erübrigt sich somit nur noch, hier einen Gesamtüberblick über die phylogenetische Entwicklung sämtlicher Vertebratenmeningen (einschließlich des Venenverhaltens) zu geben. Außer *Sterzi* gibt es meines Wissens keine andere als lehrbuchmäßige Literatur über diesen Gegenstand. Die hier zu gebende Darstellung ist eigentlich nur eine geordnete Kompilation der an anderen Stellen schon gemachten, phyletischen Angaben. Einer Begründung, die an anderen Stellen nachzulesen ist, bedarf sie also nicht von neuem. Weshalb z. B. die Krokodile und Anuren nicht zusammengenommen sind und die ersteren somit nicht aus dem Reptilienverbände (den Meningen und dem Venenverhalten nach) herausgelöst wurden, ist in dem Kapitel: Vergleichendes über Amphibien und Reptilien sowie in der Einleitung (zu diesem 4. Teil) nachzulesen.

In der Abb. 60 ist diesem Kapitel ein, sich nur auf die phyletische Verwandtschaft der Meningen (und des Venenverhaltens) beziehender, Stammbaum beigegeben. Die Schädelmorphologie (*Regio prootica*) wurde als nicht hierhergehörig außer acht gelassen. Alle Namen wirklich existierender Tiere sind kursiv gedruckt; die Namen weniger, hier mit eingetragener, hypothetischer Formen sind nicht-kursiv gedruckt (als Familiennamen, also in der Mehrzahl). Im Stammbaum der Abb. 60 hat die relative Höhe (auf einer Seiten- und auf der Hauptlinie) keine präzise Bedeutung. Was als „weiter ausgebildet“ bzw. stärker spezialisiert zu betrachten ist, die Arachnoidea des *Lophius* (der *lophius*-ähnlichen Teleostier) oder die Anwesenheit lokaler Ektomeninxaufspaltungen der Urodelen, ist einer absoluten Bewertung nicht zugänglich. Wo der *Lophius* (die *lophius*-

ähnlichen Teleostei) stehen sollen auf deren Seitenlinie, ob über, ob unter den Urodelen (auf der Hauptlinie), ist Sache persönlicher, nicht absoluter Bewertung, da es sich darum handelt, 2 völlig verschiedene anatomische Eigentümlichkeiten, 2 völlig verschiedene phyletische Ereignisse also, die gar nicht vergleichbar sind (betrifft doch eine die Ektomeninx, die andere die Endomeninx) gegeneinander abzuwägen! In dem vorliegenden Fall habe ich die lokalen Ektomeninxaufspaltungen der Urodelen vom Venenverhaltenstandpunkt als die „weiterentwickelten“ aufgefaßt, da zu ihnen Vv. intermeningeae gehören, nicht wie bei allen Fischen (auch den lophiusähnlichen Teleostiern) nur als primitiver zu bewertende Vv. intermeningeae.

Auch im 2. Falle (Anuren—Sauria usw.), wo beide zu vergleichende phyletische Ereignisse nur die Ektomeninx betreffen, ist eine absolute Bewertung unmöglich; da helfen die Venen auch nicht: Was ist höher zu veranschlagen, die, auch spinal, vollständige Ektomeninxaufspaltung (phyletisch) mit, auch spinal, Vv. peridurales oder die cerebrale Ausbildung der Dura mater secundaria (Verwachsung der Dura mit dem Endocranium) mit Einschluß von Sinus durae secundariae (Anura—Sauria usw.). Bei so völlig unvergleichbaren Vergleichsobjekten ist eine absolute Entscheidung nicht zu treffen.

Bei der Eintragung der beiden Seitenlinien habe ich die absolut verschiedenen Spezialisierungen, welche die Seitenlinien veranlaßten, möglichst deutlich angeben wollen. Ontogenetische chronologische Differenzen haben mich nie zur Aufstellung von Seitenlinien veranlaßt; sie sind in dieser Meningearbeit überhaupt nicht betont worden (wie es in dem angiologischen Teil meiner gesamten Sinusarbeit wohl einmal geschehen ist). In dem nunmehr folgenden bezieht sich jede Angabe nur auf die (spinalen und cerebralen; zusammen) Meningen und auf das Verhalten der Venen diesen gegenüber, auch dann, wenn es nicht nachdrücklich hinzubemerkt worden ist: vgl. Abb. 60. Über das gegenseitige Verhalten (auch sozusagen phyletisch) der spinalen und cerebralen Meningen und Venen ist das zweitnächste Kapitel zu vergleichen.

Die Meningen aller Craniota können entstanden sein aus dem perineuralen Bindegewebe des Amphioxus, durch Differenzierung dieses perineuralen Mesenchyms in Ekto- und Endomeninx und intermediäres, intermeningeales Bindegewebe, in dem Vv. intermeningeae vorhanden sind. Diese Venae intermeningeae sind dann wohl aus den metameren (namentlich spinalen), perineuralen Venen des Amphioxus hervorgegangen. Diese erste phyletische Umbildung ist zunächst für die Cyclostomi und für die Elasmobranchi anzunehmen.

Aus den Meningen der Elasmobranchi gingen diejenigen der Teleostomi (die lophiusähnlichen Teleostier ausgenommen; also nur der Ganoiden sowie der in dieser Hinsicht ganoidenähnlichen Teleostier: Girardinus) hervor durch die lokale Aufspaltung der Ektomeninx in der Hypophysengegend; die Hypophysis wurde dabei peridural (ektomeningeal). Sonst hatte weder mit den Meningen noch mit den Venen etwas zu geschehen. Mit den spinalen Meningen geschah also gar nichts. Spinale und cerebrale Venen blieben intermeningeal.

Aus den Meningen der Ganoiden (Dipnoi und der ganoidenähnlichen Teleostier) gingen diejenigen der Teleostier (wenigstens der lophiusähnlichen Teleostier) hervor durch spinale und cerebrale Aufspaltung der gesamten Endo-

meninx in eine Arachnoidea und eine Pia (Gefäßhaut). Da so etwas sich vorläufig bei keinem, sonst vom Meninge- (und Venenverhalten-) Standpunkt höher entwickelten Vertebraten ereignet, mußten die (lophiusähnlichen) Teleostei auf eine Seitenlinie, die bei den sonstigen Teleostomiern anfängt, gestellt werden. Die Venen blieben durch die Arachnoidea unbeeinflußt Vv. intermeningeeae.

Aus den Meningen und Venen der („sonstigen“) Teleostomi gingen auch diejenigen der Proamphibien hervor durch die Ausbildung mehrerer lokaler Ektomeninxaufspaltungen, die im Schädel und in der Wirbelsäule gerade dazu ausreichten, die Venen als Sinus ectomeningis zu enthalten. Aus Vv. intermeningeeae wurden Sinus ectomeningis. Bei der Annektierung (lokal) gewisser Partien intermeningeealen Gewebes durch die Ektomeninx wurden die Venen, wie die Hypophysis schon bei den Teleostomiern, in die Ektomeninx (in deren lokale Aufspaltungen) mithinübergenommen als Sinus ectomeningis (spinal und cerebral).

Aus den Meningen und Venen (Sinus) der Proamphibien heraus entstanden diejenigen der Urodelen durch die Vergrößerung (nur cerebral) der Ektomeninxaufspaltungen, in denen nunmehr (nur cerebral) Vv. ectomeningis, keine Sinus mehr, ziemlich geräumig liegen. Spinal hatte nichts zu geschehen; auch mit der Endomeninx geschah nichts (spinal und cerebral).

Aus den Meningen und Venen (bzw. Sinus) der Urodelen heraus entstanden diejenigen der Proanuren. Spinal geschah dazu nichts, blieb es bei Sinus ectomeningis; cerebral wurde die Ektomeninxaufspaltung allgemein; aus ektomeningeealen Venen entstanden Vv. peridurales, zwischen, voneinander völlig freien, Dura-mater- und Endocraniummembranen befindlich, im Ektomeninx-zwischengewebe gelagert.

Aus den Meningen und Venen (bzw. Sinus) der Proanuren gingen diejenigen der Anuren (einerseits) hervor, dadurch daß die bisher nur scharf lokalisierte (spinale) Ektomeninxaufspaltung allgemein wurde. Dabei wurden aus den spinalen Sinus ectomeningis die Vv. peridurales, zwischen, voneinander vollständig freien, Dura-mater- und Endocraniummembranen befindlich (im Ektomeninx-zwischengewebe). Cerebral hatte

weder mit den Meningen noch mit den Venen etwas zu geschehen. Da man einer spinalen, vollständigen Ektomeninxaufspaltung sowie spinalen Vv. peridurales bei den nächsten, auch vom Meninge- (und Venenverhalten-) Standpunkt, höher (als die Proanuren) entwickelten Wirbeltieren, den Sauria usw., nicht begegnet, wurden die Anura auf eine, bei den Proanuren anfangende, Seitenlinie

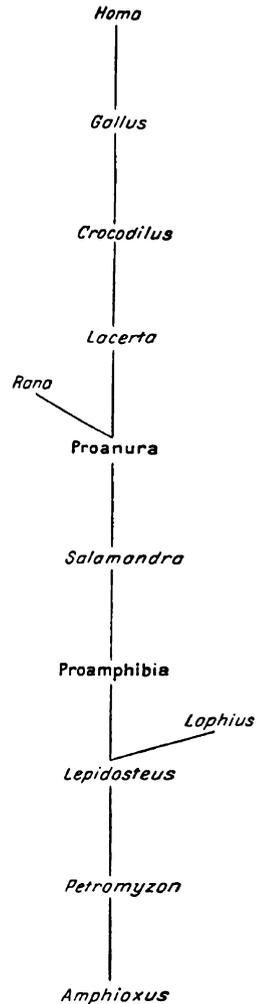


Abb. 60. Vertebrata.
Phyletische Verwandtschaft der Meningen.

gestellt, der vollständigen spinalen Ektomeninxaufspaltung und der Vv. peridurales wegen.

Aus den Meningen und Venen (bzw. Sinus) der Proanuren, die also zugleich Proreptilia sind, gingen auch (auf der „direkten“ Linie) diejenigen der Reptilien, und zwar zunächst diejenigen der Sauria usw., hervor. Diesmal hatte dazu spinal nichts zu geschehen, da blieb es bei Sinus ectomeningis und einer nur scharf lokal gespalteten Ektomeninx. Im Schädel dagegen verschmolzen Dura mater und Endocranium zu einer einheitlichen Dura mater secundaria (zugleich inneres Schädelperiost), in welche die bisherigen Vv. peridurales als Sinus durae matris secundariae (Sinus peridurales) eingeschlossen wurden.

Aus den Meningen und Sinus der Sauria usw. sind diejenigen der Krokodile heraus entstanden zu denken. Im Schädel sollte dazu gar nichts geschehen: Dura secundaria und Sinus durae secundariae waren schon bei den Sauria usw. vorhanden. Spinal hatten die, bisher nur scharf lokalisierten, Ektomeninxaufspaltungen vollständig, generalisiert zu werden. Dabei wurden aus spinalen Sinus ectomeningis die Vv. peridurales, welche in reichlichem, periduralem (ektomeningealem Zwischen-) Gewebe liegen zwischen der Dura mater und der Endorhachis, die voneinander völlig frei sind (geworden).

Die in meinen bisherigen Sätzen wegen (nur regionärer) Differenzen gesondert angegebenen (zwischen Klammern) Formen, Chelonia usw. sind hier nicht besonders berücksichtigt; Sauria usw. heißt hier also Reptilia, die Krokodile ausgenommen, denn schließlich sind die Chelonier doch den Sauriern ähnlicher als den Krokodilen. Die nur spinale Differenz mit ersteren ist nur lokal, mit letzteren ist sie überall vorhanden. Auch die Sirenia usw. sind unten nicht gesondert angegeben.

Die Meningen der Vögel entstanden aus denen der Krokodile heraus. Dazu gelangten cerebral Duraduplikaturen zur Ausbildung. Die Sinus durae matris secundariae blieben dadurch unbeeinflusst. Spinal hatte sich phyletisch nichts zu ereignen.

Bisher ist mit der Endomeninx und dem endo- (inter-) meningealen Zwischengewebe (den Spezialfall auf einer Seitenlinie, den die lophiusähnlichen Teleostei darstellen, ausgenommen) phyletisch nichts geschehen.

Schließlich entstanden die Meningen der Säugetiere aus denen der Vögel heraus. Dieser phyletische Vorgang betrifft weder die Derivate der Ektomeninx: Dura und Endorhachis bzw. Dura secundaria, noch die Sinus durae secundariae und Vv. peridurales. Nur die Endomeninx hatte sich weiter zu differenzieren in Pia, subarachnoideales Gewebe und Arachnoidea.

Alles oben von dem Venenverhalten Gesagte gilt genau so von den Sacci endolymphatici, soweit vorhanden (bei den Anuren auch spinal, genau den Schädelverhältnissen entsprechend, vorhanden), sowie von den lufthaltigen Säckchen bei Vögeln.

Da in den vorangehenden Kapiteln jedesmal nur „naheverwandte“ Vertebratenklassen miteinander verglichen wurden, ist hier noch folgendes zu gedenken. Könnten nicht die cerebralen Meningen der Säuger (eigentlich sogar der Amniota) sofort aus denen der Urodelen abgeleitet werden, ohne daß für die ersteren ein phyletisches Stadium der vollständigen Ektomeninxaufspaltung (cerebral) an-

zunehmen wäre? Wenn auch diese Annahme eine Vereinfachung der cerebralen Meningephylogenie bedeuten würde, so ist sie dennoch nicht angängig. Gibt es doch bei allen Amnioten ein ontogenetisches Stadium, in dem Dura und Endocranium voneinander völlig frei sind; und vereinigen sich, verwachsen, doch nachträglich Dura mater und Endocranium bei allen Amnioten zu einer Dura mater secundaria. Außerdem würden bei der Annahme, die ich in Abrede stelle, bei den höheren Amnioten die spinalen Meningen als die höher entwickelten zu betrachten sein; das wäre nicht von vornherein unmöglich (vgl. jedoch das zweitnächste Kapitel), sondern doch a priori unwahrscheinlich.

Damit in dem Stammbaum der Abb. 60 der Unterschied der eingefügten hypothetischen Zwischenformen recht deutlich sei, habe ich von den wirklich vorhandenen Formen nicht die Klassen- oder Ordnungsamen, sondern nur (in der Einzahl) die Namen gewisser (selbstuntersuchter) Repräsentanten, dazu noch kursiv eingetragen.

Parallelismus ontogenetischer und phylogenetischer Entwicklung.

In diesem Kapitel ist nur von den Meningen und dem Venenverhalten die Rede (nicht von schädelmorphologischen Angelegenheiten), und es werden nur tatsächlich bekannte Formen, also keine hypothetischen Zwischenformen, besprochen. Über die *Sterzischen* Angaben vgl. das spezielle Kapitel.

Da ich mich bei der Aufstellung der phyletischen verwandtschaftlichen Beziehungen der Meningen und des Venenverhaltens der verschiedenen Vertebraten nur, wo möglich, auf volle ontogenetische Wiederholungen gestützt habe und recht oft mit nur sehr unvollständigen ontogenetischen Hinweisen habe fürlieb nehmen müssen, ist eine absolute Übereinstimmung phyletischer und ontogenetischer Entwicklungsvorgänge gar nicht zu erwarten (wie diese im angiologischen Teil meiner Arbeit nahezu vorhanden war). Einen gewissen Parallelismus mäßigen Grades der ontogenetischen und phyletischen Prozesse gibt es jedoch. Daß ein mäßiger Parallelismus existiert, liegt namentlich an der vollen ontogenetischen Wiederholung der Dura-Endocraniumverwachsung bei den Amnioten; daß der Parallelismus nur mäßig ist, liegt daran, daß zur phyletischen (vorherigen) Ektomeninxaufspaltung nur andeutungsweise ein ontogenetischer Parallelvorgang (Anura, spinal) existiert. Im allgemeinen sind Aufspaltungen der Ektomeninx von vornherein da, ist der Begriff: Aufspaltung also buchstäblich nur phyletisch richtig. Gewissermaßen ist der ontogenetisch-phylogenetische Parallelismus der Venen (des Venenverhaltens) bedeutender, ausgedehnter als derjenige der Meningen. Zunächst, bei einer oberflächlichen Beurteilung des vorhandenen Parallelismus, kann man sich durch den Gesamteindruck, den meine Schemata machen, leiten lassen, auf folgende Weise (insbesondere die Ontogenie der Säugetiere, des Menschen z. B. ist herangezogen zum Vergleich).

Die Abb. 2 entspricht nicht nur (spinal und cerebral) dem adulten Amphioxus, sondern auch sehr jungen Säugerembryonen. Die Abb. 21 C, von adulten cerebralen Anurenmeningen sieht der Abb. 48 A (in bezug nur auf die parietalen Meningen) von weniger jungen Säugern recht ähnlich. So entspricht die Abb. 29 nicht nur den spinalen Meningen der erwachsenen Krokodile, sondern auch den

spinalen Meningen wieder älterer Säugerembryonen. So ähnelt die Abb. 36 D, von erwachsenen cerebralen Vögelmeningen, der Abb. 48 D von schon recht alten cerebralen Säugetierembryonenmeningen doch sehr.

In exakterer Weise kann man sich von dem Parallelismus der Meningen- (und Venenverhalten) phylogenie und -ontogenie überzeugen. Dazu stellte ich im folgenden in chronologischer Reihenfolge die ontogenetischen Vorgänge der Meningeentwicklung der Säugetiere (cerebral) zusammen und bemerkte zu jedem Entwicklungsvorgang, von welchem Wirbeltier an er schon beobachtet werden kann. Im großen und ganzen ist ein späterer ontogenetischer Vorgang nur bei (im allgemeinen) höheren Wirbeltieren anzutreffen. Je weiter man nach unten kommt in den folgenden Alineas, auf um so höhere Tiere wird man stoßen. Dem Alinea über die cerebralen Meningen folgt nämlich eins über die cerebralen Venen sowie eins über die spinalen Meningen und Venen zugleich. Also in erster Linie die cerebralen Meningen:

Zuerst hat jeder Säugerembryo nur perineurales Mesenchym ohne (eigentliche) neurokraniale Venen; Amphioxus hat nie mehr. Die Schädelanlage entsteht, es gibt eine *Meninx primitiva*; von den Cyclostomen an vorhanden. Die *Meninx primitiva* gliedert sich in Ekto- und Endomeninx; das zeigen zuerst die Anuren. Grenzschichten und die Anlagen der Durasepten bilden sich aus; das ist nur von den Vögeln an der Fall. Eine Arachnoidea bildet sich aus; nur bei gewissen Teleostiern und Säugetieren anzutreffen. Dura- und Endocranium verwachsen zur *Dura mater secundaria*; das ereignet sich von den Reptilien an. Hier wie in den nächsten Alineas ist mit „von den Anuren an“ (beispielsweise) gemeint bei diesen Amphibien und bei denjenigen Vertebraten, die im allgemeinen über die Anuren gestellt werden (Reptilia, Aves, Mammalia). In meinem Meningenstammbaum stehen in diesem Spezialfall ja gar keine höheren Vertebraten (gerade) über den Anuren! Jetzt an zweiter Stelle die cerebralen Venen:

Jeder Säugerembryo hat zuerst gar keine (eigentlichen) neurokranialen Venen; Amphioxus bekommt solche auch nicht. Dann gibt es Vv. perineurales; die sind schon von den Cyclostomen an anzutreffen. Nachher haben Säugerembryonen Vv. ectomeningis; denen begegnet man von den Urodelen an. Die Vv. ectomeningis werden zu Vv. peridurales; peridurale Venen gibt es von den Anuren an. Die Vv. peridurales werden als *Sinus durae matris secundariae* eingeschlossen; das ereignet sich von den Reptilien an.

Schließlich sind die spinalen Venen und Meningen zugleich zu betrachten. Jeder Säugerembryo hat anfänglich nur perineurales Mesenchym in dem Venen zunächst fehlen; Amphioxus hat nie mehr. Aus perineuralem Mesenchym entsteht eine *Meninx primitiva* mit Vv. meningis primitivae; von den Cyclostomen an vorhanden. Die *Meninx primitiva* gliedert sich in Ekto- und Endomeninx, mit Vv. ectomeningis, Grenzschichten bilden sich aus, und es gibt Vv. peridurales; das ereignet sich bei den Anuren und sonst regelmäßig von den Crocodilia an. Eine Arachnoidea bildet sich aus, die Venen bleiben davon unberührt; nur bei gewissen Teleostiern und Säugetieren anzutreffen.

Der Leser wird bemerkt haben, daß es doch gewisse Diskrepanzen (nicht nur chronologischer Art) der Meningen-(und Venenverhalten-)ontogenie und -phylogenie gibt. Nur chronologisch sind folgende. Die Ausbildung der Dura-

septen, die doch als nur von den Vögeln her ererbt zu betrachten sind, findet bei den Säugern früher embryonal statt als die Dura-Endocraniumverwachsung, die schon von den Reptilien her ererbt ist. Die von den Mammalia selbst erworbene Archnoidea entsteht ontogenetisch (wenigstens stellenweise) eher als die Dura-Endocraniumverwachsung (von den Reptilien schon mit hinübergenommen) stattfindet. Diese beiden Diskrepanzen betreffen die Venen nicht. Es gibt jedoch auch gar nicht chronologische Diskrepanzen, die auch die Venen mitbetreffen. In der Säugerontogenie (spinal und cerebral) gibt es nie ein Stadium, das den adulten Fischverhältnissen (Abb. 7 B, 7 C) z. B. entspricht. Die Säugetiere haben embryonal z. B. nie Ekto- und Endomeninx mit intermeningealen Venen (wie adulte Fische), und dennoch befinden sich diese Fische unter den Aszendenten der Säugetiere, den Meningen nach, in meinem Stammbaum der Abb. 60.

Ähnliches gilt z. B. auch von den Sinus ectomeningis (spinal) der Urodelen; die Säugetiere haben nie, weder spinal noch cerebral, solche Sinus ectomeningis gehabt. Weitere Beispiele hier zusammenzutragen, auch etwa in bezug auf die Ontogenie der Vögel und anderer Vertebraten, hat keinen Sinn; es gibt deren jedoch viele: die adulte Organisation der Fische kehrt in der Ontogenie keines einzigen Tetrapoden wieder. Das hat mich dazu veranlaßt (vgl. in der Einleitung), bei der Meningenphylogenie eine volle ontogenetische Wiederholung nicht zu fordern. Das ginge nahezu auf eine Verneinung jeglicher phyletischen Entwicklung, die nicht die Absicht sein kann, hinaus!

Einige der chronologischen Diskrepanzen jedoch bestehen nicht tatsächlich, nur anscheinend, so im Fall der bei Teleostiern schon vorhandenen Arachnoidea, die bei Säugern allerdings recht spät sich entwickelt, die jedoch nicht als von den betreffenden Teleostiern her ererbt zu denken ist; sie soll bei Säugern und Teleostiern unabhängig voneinander (parallel) entstanden sein.

Die Bedeutung der nichtchronologischen Diskrepanzen zu schmälern, dazu eignen sich ähnliche Erwägungen (leider) nicht. Sie sind in der Weise, auf die ich meine phylogenetischen Betrachtungen über Meningen und Venenverhalten habe aufstellen müssen, von selbst begründet, durch sie verursacht worden.

Spinale und cerebrale Meningen; die Meningen im Grenzgebiet.

In diesem Kapitel werden nur rein meningenmorphologische Angelegenheiten (also einschließlich der Duplikaturen und der Hypophysenrelation) erörtert. Bisher, in den beschreibenden Kapiteln habe ich nur, namentlich von den höheren Wirbeltieren, gesagt: Wie im Schädel die basale Meningeentwicklung der dorsalen vorausgeht (ontogenetisch), so geht die cerebrale Meningeentwicklung im allgemeinen auch der spinalen voraus. Da es sich hier um eine allgemeine Erscheinung handelt, geht ihr irgendeine phyletische Bedeutung ab, insoweit, als eine (besonders) verspätete ontogenetische spinale Meningeentwicklung wenigstens nicht einen primitiveren, spinalen, definitiven Zustand andeutet. Dieser ist natürlich selbst schon „phyletisch“ zu berücksichtigen. Auch habe ich in vorangehenden Kapiteln die cerebralen und spinalen Meningen (und Venen) schon gegenseitig, vom phyletischen Standpunkt abgewägt, zuerst nur klassenweise, nachher auch diejenigen naheverwandter Vertebratenklassen. Das dabei angewandte Maß der phyletischen Primitivität oder Nichtprimitivität habe ich

jedesmal zum Teil, soweit nötig, angegeben, und seine Berechtigung habe ich stückweise begründet.

Hier ist also nur noch eine Gesamtvergleichung, vom vergleichend-anatomischen (phyletischen) Standpunkt, aller spinalen und cerebralen Meningen, ohne nochmalige Begründung des hier vollständig zu erwähnenden Maßes des vergleichend-anatomischen Entwicklungsgrades, anzustellen. Da die Endomeninx sich immer bei derselben Form spinal und cerebral genau gleich verhält, kann diese außer acht bleiben bei der gegenseitigen Abwägung cerebraler und spinaler Meningenorganisationen. In dem folgenden Satz ist die Ektomeninx (sind die Meningen) primitiver, um so früher sie genannt ist; und dasselbe gilt von dem zweiten sich auf das Venenverhalten beziehendes Satz. *Ektomeninx*: ungespaltet — mit nur einer Aufspaltung — mit multiplen, scharf lokalisierten Aufspaltungen — mit multiplen geräumigeren Aufspaltungen — total gespaltet — zu einer Dura secundaria (wieder) vereinigt. *Venen* (resp. Sinus): intermeningeale Venen — Sinus ectomeningis — Vv. ectomeningis — Vv. peridurales — Sinus (peridurales) durae secundariae. Weiter ist das Fehlen von Duplikaturen primitiver als deren Anwesenheit. Alles Obige gilt für adulte Organisationen, spinal oder (und) cerebral bei Kranioten anzutreffen. Das perineurale Mesenchym und die (segmentalen spinalen) perineuralen Venchen (des Amphioxus) sind die allerprimitivsten.

Amphioxus hat „cerebral“ und spinal dasselbe perineurale Mesenchym und dieselben metameren perineuralen Venchen. Die Cyclostomi und Elasmobranchi haben cerebral und spinal dieselben Meningen: ungespaltete Ektomeninx, Vv. intermeningeae. Die Teleostomi haben cerebral und spinal Vv. intermeningeae; die Ektomeninx hat cerebral eine Aufspaltung (Hypophysis usw.), spinal keine (spinal primitiver). Die Ektomeninx der Urodela hat spinal scharf lokalisierte Aufspaltungen mit Sinus ectomeningis, (primitiver als) cerebral geräumigere Aufspaltungen mit Vv. ectomeningis. Die Anura haben spinal und cerebral die gleiche, völlig gespaltete, Ektomeninx mit den gleichen Vv. peridurales. Die Sauria usw. haben cerebral eine Dura secundaria mit Sinus durae secundariae; primitiver ist: spinal scharf lokalisierte Ektomeninxaufspaltungen und Sinus ectomeningis. Die Crocodilia haben spinal eine total gespaltete Ektomeninx und Vv. peridurales; (primitiver als) cerebral: Dura mater secundaria und Sinus durae secundariae. Die Vögel und Säugetiere haben spinal eine völlig gespaltete Ektomeninx mit Vv. peridurales; cerebral eine Dura secundaria mit Duplikaturen und Sinus durae secundariae; ersteres ist also primitiver. Alles in allem, die seltenen Fälle völlig gleicher spinalen und cerebralen Meningen und Venen (Amphioxus, Cyclostomi, Elasmobranchi, Anura) ausgenommen, sind die spinalen Meningen und Venen stets die primitiveren; bei den Amnioten sind sie bedeutend primitiver. In der Mehrzahl der Fälle wäre also eine „phyletische“ Herleitung der cerebralen Verhältnisse aus den spinalen derselben Form möglich, wenn auch zu einer solchen Ableitung öfters größere „phyletische“ Änderungen als zu einer Herleitung der cerebralen Verhältnisse aus den cerebralen Meningen und Venen einer phyletisch nächst-niedereren Art anzunehmen wären (in vielen Fällen). Wie das Gehirn den weiter ausgebildeten Teil des Zentralnervensystems bildet, wie der Schädel auch den weiter ausgebildeten

Teil des Achsenskeletts bildet, so sind also, im allgemeinen, die cerebralen Meningen und Venen (resp. Sinus) die weiter ausgebildeten.

Dann ist hier, hauptsächlich in anatomischem Sinn, das Verhalten der Meningen im Grenzgebiete, wo spinale und cerebrale Meningen aneinander stoßen, zu besprechen. Vgl. die 4 Schemen der Abb. 61: grobschematische (halbe) Longitudinalschnitte durch das Zentralnervensystem (arciert und punktiert), den Occipitalteil des Schädels und 2 Wirbelbögen (doppelt schräg arciert). Von den Meningen ist nur die Ektomeninx, worauf es mir ankommt, vollständig ein-

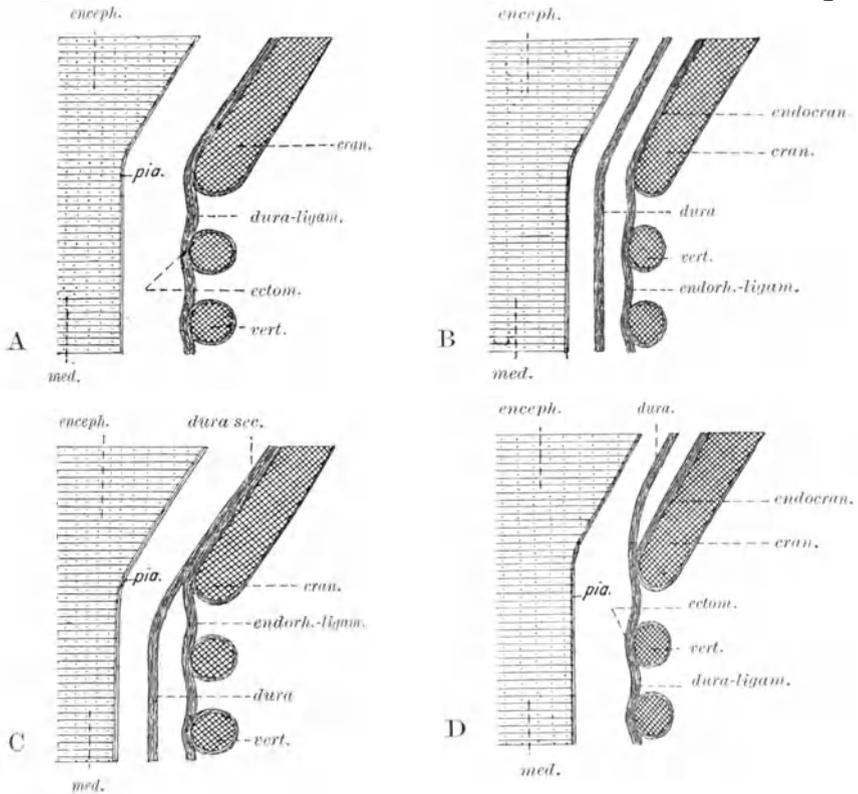


Abb. 61. Die Meningen im Grenzgebiet.

getragen; sonst ist nur die Gefäßhaut gezeichnet: die Endomeninx ist spinal und cerebral ja immer dieselbe in einem und demselben Tier! Venen nicht berücksichtigt. Vgl. auch die Schnittabb. 25 von Coluber und 42 von Hyrax.

Amphioxus hat keine eigentlichen Meningen. Bei allen Fischen, einschließlich der Cyclostomi, setzt sich die cerebrale, ungeteilte, Ektomeninx ungeändert in die nämliche spinale weiter fort (Abb. 61 A). Das gilt auch noch von den Urodelen, deren cerebrale Ektomeninx nur lokal gespaltet ist. Bei den Anuren setzt sich am Hinterhauptloch die echte Dura mater cerebialis in die nämliche spinale fort, geht das Endocranium als Endorhachis (beide sind homolog) auf die Wirbelsäule über (Abb. 61 B). Bei den Sauria usw. setzt sich eine (wieder-)

verwachsene, cerebrale Dura mater secundaria in eine, nie gespalten gewesene, spinale Ektomeninx weiter fort: Abb. 61 A, die nur die anatomische Ähnlichkeit, nicht die ontogenetische Ungleichheit der cerebralen und spinalen Verhältnisse zeigt. Bei den Crocodilia, Aves und Mammalia vereinigen sich am Hinterhauptloch die spinale (echte) Dura mater und die Endorhachis zur cerebralen Dura mater secundaria (Abb. 61 C) im erwachsenen Tier. Dem ging embryonal ein Stadium, dem die Abb. 61 B entspricht (vgl. oben die Beschreibung für Anura), voraus. Ein Stadium, das der Gegensatz zu dem der Abb. 61 C ist (eine spinale Ektomeninx teilt sich am Foramen magnum in ein Endocranium und in eine echte cerebrale Dura mater), von dem ich das Schema 61 D zeichnete, geht in der Ontogenie der Saurier usw. der adulten Organisation der Abb. 61 A (vgl. oben) voraus.

Die Schemen der Abb. 61 zeigen zugleich das adult-anatomische Verhalten der Ektomeninx resp. der Ektomeninxderivate in den Zwischenwirbel (-bogen)räumen. Bei ungespaltenen Ektomeninx (zugleich Endost resp. Endochondrium) zieht diese als einheitliches Ganzes über die nicht knöchernen oder knorpeligen (skelettbegrenzten) Stellen hinweg als Bandapparat. Bei gespaltenen Ektomeninx macht dieses die Endorhachis allein. Nähere Angaben über das in diesem Kapitel Erörterte sind mir aus der Literatur nicht bekannt (vgl. das bei Homo Gesagte).

Die Betrachtungen über den Einfluß, die Bedeutung, welche Raumverhältnisse und das Maß der Beweglichkeit für die Meningeorganisation haben könnten, werde ich nicht hier anschließen, sondern aufschieben bis in das Kapitel über die orbitalen Verhältnisse; weshalb ich das mache, wird dem Leser dann schon einleuchten.

Die Meningeentwicklung beim Desmocranium usw.

Wie schon in der Einleitung angekündigt wurde, hat meine Arbeit sich hauptsächlich (bisher ausschließlich) mit der Ontogenie der Meningen im basalen Gebiete des Schädels, wo eine Skelettanlage rechtzeitig vorhanden ist, aufgehalten. Und falls von der spinalen Meningeentwicklung die Rede war, so wurde bisher auch nur die Meningeentwicklung innerhalb einer, schon früh embryonal vorhandenen, Anlage von Wirbelteilen erörtert. Von den Meningen in den dorsalen Regionen des Schädels (fast gleichbedeutend mit: wo eine Skelettanlage zunächst fehlt) habe ich bisher nur gesagt, sie entwickeln sich, den basalen Meningen gegenüber, mit einer (allerdings nur geringen) Verspätung. Die Meningen in den Zwischenwirbel(bogen)räumen wurden bisher nur vom anatomischen Standpunkt aus betrachtet; so geschah es auch mit den Meningen niederer Vertebraten in denjenigen Gebieten des Kopfes, wo nie mehr als eine bindegewebige Schädelwand (-ergänzung) anzutreffen ist.

Die Meningeentwicklung, dort, wo eine periphere Skelettgrenze vorläufig (dorsale Schädelpartien, dorsale Seite der Wirbelsäule) oder sogar definitiv fehlt (namentlich Zwischenwirbelbogenräume), bleibt hier somit noch zu berücksichtigen. Soweit mir bekannt, liegen in der Literatur keine Angaben über diesen Teil der Meningeentwicklung vor. Anscheinend haben alle Autoren vor mir gedacht: Die definitive Meningeorganisation in denjenigen Gebieten, wo die periphere

Skelettgrenze sehr spät entstand (des deckknöchernen Schädels z. B.), unterscheidet sich nicht von der Meningeorganisation an anderen Stellen des Schädels (und der Wirbelsäule), da wird die ontogenetische Entwicklung auch wohl dieselbe gewesen sein. So werden auch die bisherigen Autoren wohl gedacht haben, die Meningeorganisation der Zwischenwirbelräume ist von derjenigen, die da, wo eine Skelettgrenze vorhanden ist, anzutreffen ist, nicht prinzipiell verschieden, so wird auch die Meningeontogenie an den Stellen der Zwischenwirbel(bogen)räume von der sonstigen spinalen Meningeontogenie wohl nicht verschieden sein (alles ist natürlich bei einer und derselben Spezies zu verstehen). Was davon richtig ist, werde ich hier, als sehr erwünschte Ergänzung meiner bisherigen Ontogeniebeschreibungen, auf welche meine phylogenetischen Betrachtungen allein sich aufbauten, dartun.

Es ist nicht meine Absicht, von neuem alle Wirbeltierklassen in einigen neuen beschreibenden Kapiteln zu behandeln und etwa von jeder Klasse noch verschiedene Ordnungen gesondert zu besprechen. Das hätte ja gar keinen Sinn. Ich habe allerdings an Repräsentanten aller Vertebratenklassen eigene Beobachtungen über die Meningeentwicklung in den hier zu erörternden Gebieten machen können und habe dazu oft (namentlich für das Gebiet des deckknöchernen Schädels) recht alte Entwicklungsstadien untersuchen müssen. Welche Formen sich dazu besonders eignen, wird der Leser in den speziellen beschreibenden Kapiteln (die nur die skelettbegrenzte Meningeentwicklung enthalten) leicht ausfindig machen.

Hier sind nur die Haupttypen der nicht- oder spätskelettbegrenzten Meningeentwicklung zu besprechen. In erster Linie ist da zu unterscheiden zwischen Formen, die eine nirgends gespaltete Ektomeninx haben; Formen, die eine vollständig gespaltete Ektomeninx haben und behalten; und Formen, die aus einer vollständig gespalteten Ektomeninx heraus eine Dura mater secundaria bekommen (Formen: A, B, C).

Unabhängig von der obigen Unterscheidung nach Formen soll eine der Gebiete stattfinden in: Gebieten, wo eine Knorpelbildung verspätet eintritt; Gebieten, wo recht spät nur eine deckknöcherne Wand entsteht; und Gebieten, wo jegliche Skelettbildung dauernd fehlt, wo nur ein Bindegewebsverschluß zustande kommt (Gebiete: I, II, III).

Durch Kombinierung der beiden obigen Unterscheidungen ergeben sich somit 9 verschiedene Fälle, die hier der Reihe nach abzutun sind. (Ein Fall scheidet jedoch nahezu aus: eine Dura mater secundaria in nichtskelettbegrenztem Gebiete gibt es im allgemeinen nicht: Amniotenschädel sind skelettbegrenzt.) Vorauszuschicken ist nur die Bemerkung, daß eine allererste, zum Teil noch vorknorpelige, Knorpelanlage noch einer Perichondriumgrenzschicht entbehrt; daß die frühe Anlage eines Deckknochens auch noch nicht eine bindegewebige Periostschicht hat (die einzelnen Knochenbälkchen haben nur Osteoblastenreihen); daß eine membranöse Ergänzung des Schädels oder der Wand des Spinalkanals als, zunächst unscharf begrenzte, Blastenschicht (sehr dünn) angelegt wird. Ich schreite jetzt zur Beschreibung der 8 Fälle.

Ungepalte Ektomeninx (zugleich inneres Periost resp. Perichondrium) und verspätete Ausbildung einer peripheren Knorpelgrenze. I A. (Nachherige,

etwaige Verknöcherung ist nicht gesondert zu berücksichtigen: wie an den Stellen, wo der Knorpel von vornherein da ist, die ganze Meningeentwicklung mitmacht.) Bei welchen Tieren und in welchen Gebieten dieses anzutreffen ist, werde ich hier (sowie in den folgenden Alineas) nicht hinzubemerken. Doch geht es zum Teil schon hervor aus den Schnittabbildungen, auf welche zu verweisen sein wird, sowie aus den zu nennenden Schemen.

Ohne daß eine periphere Grenze der mesenchymalen Meningenanlage (dem künftigen extrakraniellen Gewebe z. B. gegenüber) vorhanden ist, bildet sich wenigstens die Endomeninxgrenzschicht aus. Letztere kann schon eine ziemlich scharf abgesetzte Membran geworden sein, im Stadium, wo endlich eine vor-knorpelig-knorpelige Skelettanlage, die zunächst noch keine Ektomeninxgrenzschicht hat, sich ausbildet. Zuerst, wenn eine deutliche Endomeninx längst vorhanden ist, entsteht, der nunmehr knorpeligen Skelettanlage sofort anliegend, eine Ektomeninxgrenzschicht, die eine Ektomeninxmembran liefert. Kein einziges meiner Schemen der skelettbegrenzten Meningeentwicklung entspricht völlig irgendeinem Stadium der skelettspätbegrenzten Meningeentwicklung. Ein Stadium bekommt man, wenn man im Schema 7 A Skelettanlage und Ektomeninxgrenzschicht fortdenkt (oder mit einem Papierstreif verdeckt); ein zweites dadurch, daß man die linke Hälfte (Gehirn und angrenzendes Gewebe) der Abb. 7 B mit der rechten Hälfte (Schädelanlage und grenzschichtfreies angrenzendes Gewebe) der Abb. 4 B zu einem einzigen Schema im Gedanken ergänzt, wie ich es tatsächlich in dem Schema 62 A gezeichnet habe. Schließlich kommt dennoch die Organisation des Schemas 7 B (7 C) zustande, der ein, durch Kombinierung der Schemen 7 B (linke Hälfte) und 7 A (rechte Hälfte; vgl. oben) zu erhaltendes, Stadium vorausging.

Wie sehr die Entwicklung der Ektomeninxgrenzschicht und der Ektomeninxmembran verspätet ist (der Entwicklung der Endomeninx gegenüber), ich wählte oben einen mittleren Fall, ist einzig und allein durch das Maß der Verspätung der Knorpelschädelwandentwicklung (an solchen Stellen) bedingt.

Ungespaltete Ektomeninx und stark verspätete Ausbildung einer peripheren Deckknochengrenze. II A. Die Meningeentwicklung gestaltet sich im allgemeinen, wie ich es oben für den Fall I A beschrieben habe. Allein die Deckknochen und die, diesen angeschmiegte, Ektomeninxgrenzschicht resp. -membran gelangen verhältnismäßig noch etwas später zur Entwicklung (Schnittabb. 8), so daß es sogar ein, durch Zusammenstellung der Abb. 7 B (linke Hälfte) mit der Abb. 4 A (rechte Hälfte) zu erhaltendes Entwicklungsstadium gibt. Vgl. Schema 62 B.

Die verspätete Ektomeninxentwicklung wird dann allmählich nachgeholt und die adulte Organisation der Abb. 7 B wird erreicht.

Ungespaltete Ektomeninx und verspätete Ausbildung nur eines bindegewebigen Verschlusses. III A. Die Entwicklung der Meninge ist im großen und ganzen die unter I A beschriebene. Vgl. auch die Schnittabb. 3. Wenn eine Endomeninxanlage längst vorhanden ist, bildet sich eine periphere, unscharf begrenzte Blastemschicht, die sich nachher zu einer Bindegewebsmembran (die Schädelwand und Ektomeninx zugleich repräsentiert) verdichtet, aus. Das Stadium der wenig deutlichen blastematösen Membrananlage zeigt das Schema der Abb. 62 C.

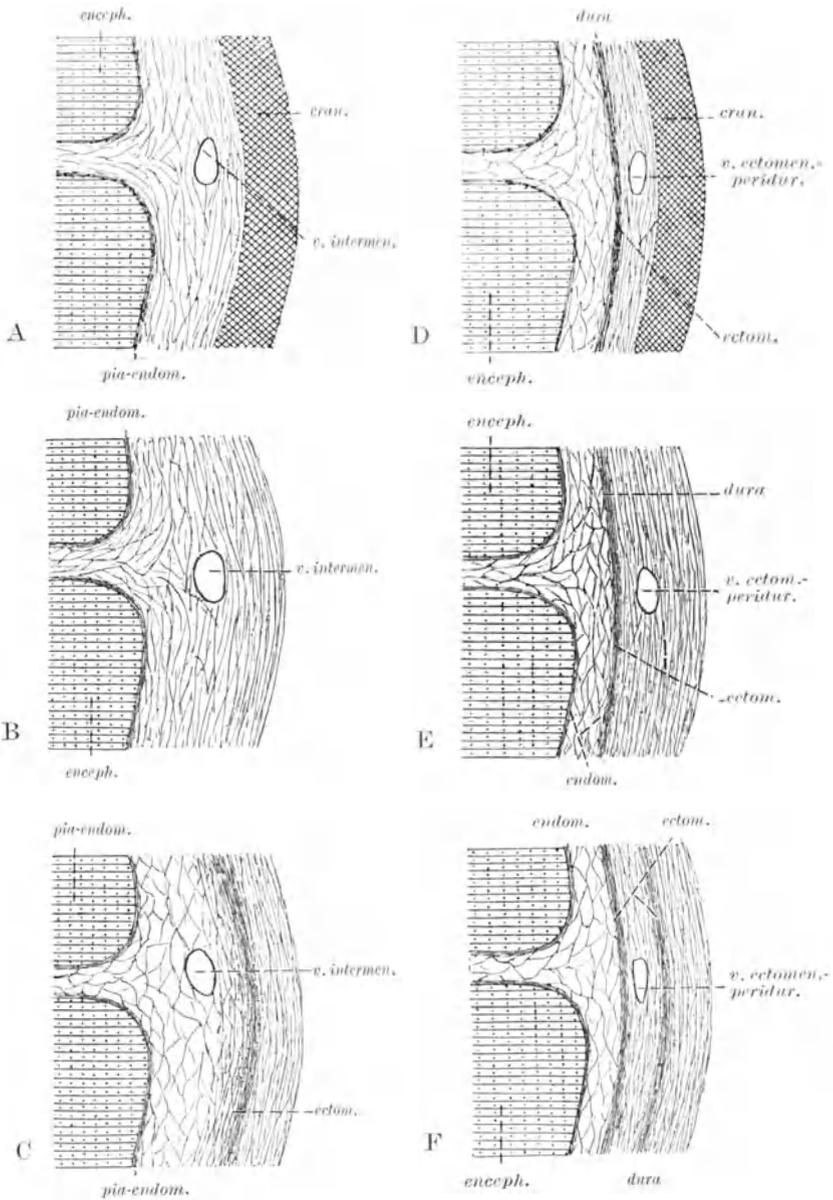


Abb. 62. Spät- und nichtskelettbegrenzte Meningeontogenie.

I B. Total gespaltete Ektomeninx (Dura mater und Endost resp. Endochondrium gesondert) und verspätete Ausbildung einer peripheren Knorpelschädelwand (z. B.) -grenze. Ohne daß eine periphere Grenze der mesenchymalen Meningenanlage, dem künftigen extrakraniellen Gewebe gegenüber, vorhanden ist, sondert sich die Meningenanlage in Ekto- und Endomeninx. Vgl. die Schnitte

der Abb. 18, 39 und 44. Die Endomeninxgrenzschicht und die innere, echt-durale Ektomeninxgrenzschicht bilden sich aus, während mit der Skelettanlage auch jede Spur einer äußeren (endochondralen) Ektomeninxgrenzschicht vorläufig fehlt. Erst jetzt (bei bedeutender Verdünnung des endomeningealen Gewebes) entsteht eine Schädelanlage, zunächst noch ohne endochondrale Grenzschicht, die sich jedoch später als Anlage des Endocraniums resp. der Endorhachis hinzugesellt und zu einer deutlichen, scharf abgesetzten Membran wird. Damit ist die Verspätung nachgeholt worden. Kein einziges meiner Schemen der bisherigen Kapitel trifft hier zu. Ein Stadium bekommt man dadurch, daß man in dem Schema 21 A die Skelettanlage (mit einem Papierstreif bedeckt) fort-denk. Ein zweites erhält man, wenn man sich die linke Hälfte der Abb. 24 A (einschließlich der echt-duralen Grenzschicht) nach rechts durch homogenes Ektomeninx (Subcutis)gewebe ergänzt denkt. Ein drittes Stadium geht hervor aus der Kombinierung der linken Hälfte der Abb. 24 B (bis einschließlich der Dura) mit der rechten Hälfte der Abb. 21 A zu einem einzigen Schema. Vgl. das Resultat: Schema 62 D. Schließlich geht es über das Schema der Abb. 24 B auf die adulte Organisation der Abb. 21 C und 21 D (Anuren, sonst der Abb. 29) hinaus.

Total gespaltete Ektomeninx und stark verspätete Ausbildung einer peripheren deckknöchernen Grenze. II B. Die Meningenenwicklung ist nahezu dieselbe wie im Fall I B. Die Deckknochen und die später diesen anliegende Endostgrenzschicht gelangen nur verhältnismäßig noch später zur Entwicklung. Vgl. die Schnittabb. 19, 31, 32, 45 und 50 (von denen einige schon dem Fall II C, siehe dort, angehören). Dadurch gibt es sogar ein Stadium, dem das Schema 24 B (Skelett und Endostgrenzschicht durch homogenes Ektomeninxgewebe, wie im Schema 24 A [vgl. oben], ersetzt zu denken) entspricht. Vgl. Schema 62 E. Die stark verspätete Entwicklung der periphersten Ektomeninxzone wird nachher allmählich nachgeholt, bis die Organisation der Abb. 21 C (Anuren) erreicht worden ist.

Total gespaltete Ektomeninx und verspätete Ausbildung eines nur bindegewebigen Verschlusses. III B. Die Meningenenwicklung ist im allgemeinen die unter I B beschriebene. Vgl. auch die Schnittabbildungen 20, 28, 42. Wenn die Endomeninx- und die echt-duralen Grenzschichten längst da sind, bildet sich eine unscharf abgesetzte periphere Blastemschicht, die sich nachher zu einer Bindegewebsmembran (die, z. B., Schädelwand und Endocranium zugleich repräsentiert) verdichtet. Schema 62 F zeigt das Stadium der blastematösen Anlage der bindegewebigen Verschlussmembran.

Eine vollständig gespaltete Ektomeninx wird zur Dura secundaria. Verspätete Entwicklung einer knorpeligen peripheren Grenze. Fall I C. Da gilt zunächst alles für den Fall I B Bemerkte, weshalb ich damals schon einige eigentlich hierher gehörige Schnittabbildungen erwähnte. Dann verwachsen, auch an denjenigen Stellen, wo Knorpelschädel und Endochondrium spät, doch noch rechtzeitig, entstanden letzteres und die echte Dura mater, wie an anderen Stellen des Schädels, zur einheitlichen Dura mater secundaria. Die gewöhnlichen Schemen der skelettbegrenzten Meningenenwicklung gelten also für diese Verwachsung auch hier.

Verwachsung zur *Dura mater secundaria* und verspätete Entwicklung einer deckknöchernen, peripheren Meningengrenze. Fall II C. Hier gilt zunächst alles vom Fall II B Gesagte. Die hierher gehörigen Schnittabbildungen sind schon beim Fall II B erwähnt. Bevor es stellenweise zur Ausbildung von Knochenbälkchen kommt, kann eine unscharfe Bindegewebsverdichtung deren künftiges Gebiet andeuten, ohne daß von einer Grenzschicht (*Endocraniumanlage*) die Rede sein könnte. Eine richtige *Endocraniummembran* ist sogar zur Zeit der basalen *Dura-mater-Endocraniumverwachsung* noch nicht vorhanden. Eine von der *Dura mater* verschiedene Endostgrenzschicht (und -membran) tritt da auch größtenteils nie in die Erscheinung, denn die echte *Dura mater* wird sozusagen an die Deckknochen gedrückt (als Parallelerscheinung zur sonstigen *Dura-Endochondriumverwachsung*), bevor sich eine manifeste Endostschicht als deutliche Membran gebildet hat. (Es gibt zu dieser Zeit nur Osteoblastenreihen, den einzelnen Knochenbälkchen angelagert.) Vgl. auch Zander. Den Fall III C gibt es (die Gegend der Fontanellen ausgenommen) nicht. An den Fontanellen hat es, wie an den angrenzenden deckknöchernen Stellen (II C), nie eine Endostgrenzschicht gegeben, gibt es also auch keine richtige Verwachsung der *Dura* mit einer Endostmembran. Vgl. II C; Schema 62 D, unmittelbar vor der *Dura*-verklebung.

In obigem wählte ich in bezug auf die adulte Organisation die extremen Möglichkeiten: keine Ektomeninxspaltung und vollständige, d. h. generalisierte Ektomeninxspaltung. Die spät- oder nichtskelettbegrenzte Meningenenwicklung im Fall der intermediären Möglichkeit: lokal (da jedoch vollständig) gespaltete Ektomeninx, bekommt man durch Kombinierung der extremen Möglichkeiten (die ja doch, räumlich getrennt, rein vorhanden sind, wo eine lokale Ektomeninx-aufspaltung anzutreffen ist, d. h. z. B. im Urodelenschädel).

Alles in allem, die spätskelettbegrenzte oder nichtskelettbegrenzte Meningenenwicklung ist von der sonstigen, rechtzeitig skelettbegrenzten nur in geringem Grade verschieden. Dieser Unterschied betrifft nie die Endomeninx resp. deren Derivate: *Arachnoidea* und *Pia mater*. Der Unterschied besteht nur in der verspäteten Entwicklung, entweder der Ektomeninx oder der (von der *Dura* freien) Endost- resp. *Endochondrium-* resp. bindegewebigen Verschlussmembran. Wie stark die Verspätung ist, das entspricht der lokal vorhandenen Verspätung der Schädel-(Wirbel-)entwicklung. In den dorsalen Gebieten des Schädels kommt die besondere Verspätung der Entwicklung der äußersten Meningenzonen zu der allgemeinen, die Entwicklung auch der Endomeninx betreffenden, ontogenetischen Verspätung hinzu. Im Schädel der Amniota kann die Ausbildung der *Dura mater secundaria* (in deckknöchernem Gebiet) die Entstehung einer Endostmembran gewissermaßen überholen, so daß letztere nicht gesondert in die Erscheinung tritt. Das ist dann schon der größte, durch die verspätete Schädelentwicklung hervorgerufene, Unterschied der Meningenenwicklung.

An der Meningenenwicklung vermag die (lokal) verspätete Schädelentwicklung also nichts prinzipiell zu ändern. Nur das Tempo der Entwicklung der Meningenaußenzone wird geändert.

Die in Gebieten nicht- oder spätskelettbegrenzter Meningenenwicklung anzutreffenden venösen Gefäße verhalten sich genau so wie die sonstigen, stärkeren

intrakraniellen Venen, weshalb ich sie oben nicht einmal erwähnt habe. Für phyletische Zwecke kommt die, nur untergeordnete Unterschiede aufweisende, nicht- oder spätskelettbegrenzte Meninge- und Venenentwicklung also gar nicht besonders in Betracht; deshalb berichtete ich erst an dieser Stelle über sie, zur Begründung der eingangs namhaft gemachten, anscheinenden Vermutungen älterer Autoren.

Es gibt natürlich stellenweise sehr verschiedene Grade der Verspätung in bezug auf die Entwicklung des Schädels und der periphersten Meningenzonen, also auch andere als die mittleren Grade, die ich oben beschrieben und in einigen Schemen (der Abb. 62) dargestellt habe. Sie vermögen jedoch die Meninge-ontogenie ebensowenig prinzipiell zu ändern. Den geringsten Grad der Verspätung beschrieb ich schon in den ordnungs- (und klassen-) weise beschreibenden Kapiteln: Es handelte sich um diejenigen Stellen, wo nicht die allerersten Knorpelteile auftraten, wo diese jedoch schon hinzu entstanden, bevor sich die *Meninx primitiva* schon weiter differenziert hatte; also um die Ausdehnung der Gebiete mit *Meninx primitiva* auf Kosten derjenigen mit perineuralem Mesenchym.

Die orbitalen Analoga der Hirnhäute.

In der Literatur findet man im allgemeinen nur auf Säugetiere sich beziehende Angaben, in denen es heißt: Die Periorbita entspricht der Endocraniumschicht der cerebralen Säugerdura; die fibröse Opticusscheide entspricht der echt-duralen inneren Schicht der cerebralen Dura mater (wie auch die Sclera). Für den Frosch hat sich *Gaupp* zu dieser Angabe nicht bekennen mögen. *Gaupp* homologisiert Sclera (einschließlich des Scleralknorpels) und cerebrale Dura mater + Endocranium. *Burkard*, dem sich *Franz* anschließt, hat durch die ganze Wirbeltierreihe hindurch einen Periorbitaltrichter (wohl etwas schematisiert) verfolgt, sich um sonstige homologe cerebrale Gebilde jedoch nicht gekümmert. Ontogenetische Daten über die fibrösen Strukturen der Orbita oder des dieser entsprechenden Raumes sind mir nicht bekannt. Ich werde hier nur einige anatomische Angaben machen, dadurch, daß ich mit Hilfe eigener Beobachtungen, unter Heranziehung des in der Literatur vorhandenen, eine einheitliche Zusammenfassung zu geben versuchen werde. Über (eigene) ontogenetische Beobachtungen, die orbitalen Strukturen betreffend, verfüge ich nicht. Da mir also von den zu vergleichenden cerebralen und orbitalen Membranen die etwaige ontogenetische Übereinstimmung nicht bekannt ist, ich vergleiche nur die definitiven (oder nahezu definitiven) Organisationen, von deren einer ich die Entwicklung nur kenne, werde ich nur über Analogien, nicht über Homologien schreiben.

Beim Menschen gibt es eine Dura mater secundaria cerebialis, die sich einerseits in die fibröse Opticusscheide und in die Sclera, andererseits in die Periostauskleidung der Orbita (die sog. Periorbita) fortsetzt. Ältere Entwicklungsstadien rechtfertigen die Analogisierung von echter Dura mater und fibröser Opticusscheide-Sclera sowie von dem Endocranium und der Periorbita (die vielleicht besser Endo-orbita zu nennen wäre). Vgl. Abb. 63.

Bei den Säugetieren, nicht-Primaten, ist die Orbita am Skelett schon recht unvollständig begrenzt. Die Periorbita ergänzt die Knochendefekte, wie die Endorhachis die Interarcuarräume der Wirbelsäule zum Abschluß bringt. Die

obenerwähnte Analogie bleibt bestehen. Bei den Sauropsiden und Anamnia gibt es eine nur sehr inkomplette skelettbegrenzte Orbita, die zum größten Teil durch eine mehr oder weniger deutliche Membran (*Burkards* Periorbitaltrichter) vervollständigt wird zu einem Ganzen, das völlig oder teilweise in die Kaumuskulatur vergraben scheint. Der Periorbitaltrichter entspricht dem Endocranium; Sclera und fibröse Opticusscheide entsprechen der echten Dura mater cerebri. Mit dieser Analogisierung verträgt sich eine etwaige Skelettbildung in der Sclera. Auch die cerebrale echte Dura mater produziert bisweilen ohne Mithilfe des Endocraniums Skeletteile: Tentorium osseum, Falx ossea, gelegentliche Verknochnerungen. Vgl. namentlich *Locchi*.

Stets entspricht der Pialhülle (und der eventuellen Arachnoidealhülle) des Gehirns die Gefäßhaut des Bulbus oculi und des Opticus, die zusammen also, auch deren Meningealrelation nach, als Ophthalmencephalon zu bezeichnen wären, wie das aus anderen Gründen auch schon eher geschehen ist.

Bei den Fischen gibt es im Schädel eine ungespaltete Ektomeninx; in der Augengegend sind jedoch eine fibröse Opticusscheide und eine davon räumlich getrennte Periorbita vorhanden. Beide zusammen entsprechen also der im Schädel noch nicht aufgeteilten, einheitlichen Ektomeninx (vgl. Abb. 63).

Im Schädel gehören zu einer aufgespalteten (wenn auch nur lokal) Ektomeninx Vv. (Sinus) peridurales. Der obigen Darstellung entsprechend sind die stärkeren orbitalen Venen (z. B. der Rostral- = Anfangsteil der Stammvene) immer analog gelagert: zwischen der fibrösen Opticusscheide bzw. der Sclera und der Periorbita. Die Fische, welche im Schädel nur (zu einer ungespalteten Ektomeninx) Vv. intermeningeae besitzen, haben in der „Orbita“, innerhalb des Periorbitaltrichters, dagegen Venen, die im Schädel peridural zu bezeichnen gewesen wären. Sonst entspricht die Lage der orbitalen Venen immer derjenigen der cerebralen Venen oder Sinus.

In der Abb. 63 zeichnete ich links einen Teil des Cavum cranii, rechts eine ziemlich vollständig skelettbegrenzte Orbita; beide mit entsprechendem Inhalt. Das Schema gilt besonders für Fische: cerebral Ektomeninx (= Dura) und Amnioten: cerebral Dura secundaria. In beiden Fällen dieselben orbitalen Verhältnisse; im Fall, wo Abb. 63 für einen Fisch gelten soll, möge man sich z. B. einen Selachier mit umfangreicher, knorpeliger Orbitalumgrenzung denken, sonst wäre die doppelt schräg arciierte, orbitale Skelettwand größtenteils fortzudenken: da bliebe nur der Periorbitaltrichter *Burkards* übrig. Im allgemeinen ist in der Orbita der Zwischenraum, der einem intrakraniellen, periduralen Raum analog sein würde, recht weit: vgl. unten.

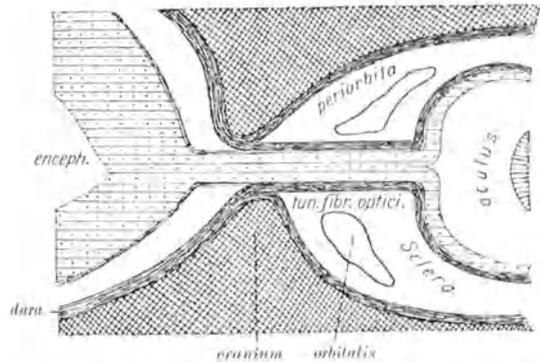


Abb. 63. Orbitale Analoga der Meningeal.

Anhangsweise sei hier hingewiesen auf die Bedeutung, welche Raumverhältnisse und Beweglichkeitsverhältnisse vielleicht für die Meningeorganisation haben könnten.

Bei den Säugetieren (und Sauropsiden) verwachsen im Schädel Dura mater und Endocranium: das Gehirn füllt den Schädel fast vollständig aus. In der Wirbelsäule ereignet sich keine Dura mater-Endorhachisverwachsung: das Rückenmark füllt den Spinalkanal gar nicht aus. Bei Teleostiern (den lophius-ähnlichen) füllt weder das Gehirn den Schädel noch das Rückenmark den Spinalkanal auch nur annähernd aus. Da hieß es (*Sagemehl*), bei diesen Teleostiern ist dadurch eine Duraabspaltung, spinal und cerebral, entstanden. Allerdings hat sich mir diese Duraabspaltung als eine endomeningeale Arachnoideaabspaltung erwiesen, eine gewisse Analogie ist doch nicht zu verkennen. Die Orbita bzw. der Periorbitaltrichter wird durch den Opticus und den Bulbus oculi im allgemeinen gar nicht ausgefüllt: getrennte Analoga von echter Dura mater und Endocranium. Sollen diese 3 Koinzidenzen rein zufällig sein oder wohnt ihnen eine gewisse kausale Bedeutung inne? Allerdings ist der perimedulläre, intraspinaler Raumüberschuß z. B. bei Sauriern nicht imstande, eine Aufspaltung der Ektomeninx herbeizuführen. Dennoch ist diese, bei gewiß nicht größerem Raumüberschuß, im Saurierschädel transitorisch vorhanden.

Bei Säugern (und Sauropsiden) bleibt im Schädel, wo es praktisch eine Bewegungsmöglichkeit nicht gibt, ein von dem Endocranium freier Duralsack nicht beibehalten. In der Wirbelsäule, wo es eine bedeutende Beweglichkeit gibt, erhält sich ein von der Endorhachis freier Duralsack. Nach *Zander* löst sich in den beweglichen Teilen der Chelonierwirbelsäule (außerhalb der Carapaxregion) die echte Dura mater vollständiger (weniger unvollständig) von der Endorhachis ab als in dem Carapaxgebiet, wo es eine Bewegungsmöglichkeit nicht gibt. Eine vollständig von der Periorbita (entspricht dem Endocranium) freie fibröse Opticusscheide und Sclera (sie entsprechen der echten Dura) gibt es in der Umgebung des beweglichen Ophthalmencephalon immer. Sollten das nur Koinzidenzen sein? Allerdings entspricht der doch auch beweglichen Wirbelsäule der Fische und Urodelen (u. a.) keine Abspaltung aus der Ektomeninx eines freien Duralsacks.

Sollte man also den oben angeführten Koinzidenzen eine gewisse kausalgeneetische Bedeutung beimessen wollen, so ist jedenfalls zu bedenken, daß sie eine allgemeine Gültigkeit nicht haben; daß es also für die Formgestaltung der Meninge auch andere, bisher unbekannte Kausalmomente geben muß. Es versteht sich wohl von selbst, daß nicht nur die Meninge (insbesondere die Ektomeninx), sondern mit diesen auch die Venen bzw. Sinus an den oben namhaft gemachten Koinzidenzen beteiligt sind. Der Beweglichkeit und dem Raumüberschuß würden peridurale Venen entsprechen, der Unbeweglichkeit und dem Raummangel entsprächen (Vv. intermeningee) Vv. ectomeningis, Sinus ectomeningis und Sinus durae matris secundariae.

Ontogenetische und deskriptiv-anatomische Nomenklatur.

Obgleich es für die Hirn- und Rückenmarkshäute verschiedener Wirbeltiere schon eine deskriptiv-anatomische Nomenklatur gibt, habe ich mich darum bisher nur wenig gekümmert. Schon wo es galt, den Inhalt der Arbeiten anderer Autoren

anzugeben, habe ich mich öfters nicht der durch die betreffenden Autoren verwandten Namen bedient, sondern ich gebrauchte Namen, die weder eine spezielle ontogenetische, noch eine besondere vergleichend-anatomische Bedeutung haben könnten, wie: Gefäßhaut, harte Hirnhaut usw. Eine Bezeichnungsweise der Venen bzw. Sinus, die deren Meninge-Relation angeben soll, gab es in der Literatur im allgemeinen nicht.

Ich habe mich in meinen Beschreibungen und Vergleichen einer ontogenetischen Nomenklatur bedient. In diese habe ich einige schon vorliegende Meningennamen hinübergenommen; einige jedoch in scharf umgrenzter Bedeutung oder sogar mit einer Bedeutung, die von derjenigen, die andere Autoren diesen Namen beimaßen, erheblich abwich. Hier und da habe ich die von mir verwandten Namen anderen deskriptiv-anatomischen gegenübergestellt (so z. B. wo von der Endomeninx = Pia der Fische die Rede ist). In den Schemen, die sich auf ältere Entwicklungsstadien oder auf erwachsene Tiere beziehen, habe ich öfters doppelte Bezeichnungen (Ektomeninx-Dura) eingetragen, um eine Vergleichung zu ermöglichen. Nur die, die Meninge-Relation zum Ausdruck bringenden Venen- (Sinus-) Namen konnte, ja mußte ich fast überall neu wählen, da es noch keine gab. Es fragt sich jetzt, wozu diese zum Teil neue Nomenklatur mit einigen alten Namen in neuer Bedeutung nötig war. Inwieweit wäre es möglich gewesen, vergleichende Meninge-ontogenie und vergleichende Meninge-anatomie zu treiben mit den alten Namen in deren alter Bedeutung. Welche vorhandenen eingebürgerten Meningennamen sind in einer einheitlichen morphologischen Bezeichnungsweise möglichst beizubehalten und was sollen sie bedeuten?

Ich denke hier nicht in erster Linie an die durch *Sterzi* eingeführten Namen, denen eine, meines Erachtens irr tümliche, ontogenetische Auffassung zugrunde liegt. Vgl. das nächste Kapitel.

Bei den niederen Wirbeltieren, den Fischen, könnte man mit den vorliegenden Meningennamen schon auskommen. Das liegt daran, daß die Meninge dieser Tiere recht einfach sind. Meine Ektomeninx entspricht genau der Dura mater dieser Vertebraten. Allerdings heißt jedes Blatt einer lokalen Ektomeninx aufspaltung für sich auch schon Dura mater bei Fischen. Bei den Tetrapoden begegnet man schon größeren Schwierigkeiten: da begegnet man der Dura mater: als ungespaltete Ektomeninx, als inneres Blatt der gespalteten Ektomeninx, jedoch auch als äußeres Blatt derselben, und schließlich wird auch das Verwachungsprodukt von echter Dura und Endocranium ohne weiteres Dura mater genannt. Einige dieser Strukturen figurieren in der Literatur auch schon mit anderen Namen versehen. Sonst gibt es in der Literatur auch noch eine Dura (mater) primitiva; das war höchstens perineurales Gewebe oder eine Piaanlage. Als Dura mater ist auch ein Produkt der Endomeninx aufspaltung bei gewissen Teleostomi anzutreffen.

Arachnoidea heißt nicht nur die äußere Begrenzung des subarachnoidealen Gewebes der Säugetiere, die Franzosen rechnen auch den inneren Endothelbelag der Dura mater zur Arachnoidea. Fettgewebe (intermeningeales) der Fische hat auch schon oft den Namen Arachnoidea bekommen, wie auch das spärliche, intermeningeale (subdurale) Bindegewebe z. B. der Sauropsiden. Pia mater

heißt die einzige durch die Endomeninx hervorgebrachte Membran der Endomeninx; falls letztere 2 Membranen produziert, wird nur die innere Pia genannt.

Was ein Autor peridural nennt, bezeichnen andere Autoren intradural (2 Dura-Membranen also). Sinus wurden bisher nicht nur, wie beim Menschen, starrwandige Venen genannt; auch weite Venenlumina (?) in einer Umgebung von reichlichem intermeningealen Gewebe wurden Sinus zugerechnet; diese waren also gar nicht starrwandig.

Mit den in obigen Beispielen angeführten Namen ist somit, ohne weiteres, nichts anzufangen. Mit einem Namen werden verschiedene Meningen, Lagen (den Meningen gegenüber) und Venenformen angedeutet, während andererseits absolut gleiche Meningen, Lagen und Venenformen mit verschiedenen Namen belegt worden sind. Es sind nur sehr wenige Meningen- (usw.) Namen vorhanden, die nicht besonders geeignet sind, falsch verstanden zu werden. Schließlich gibt es auch noch einige Namen, denen wohl von niemandem eine scharf umschriebene Bedeutung beigemessen wird, in ontogenetischem oder in vergleichend anatomischem Sinn: Leptomeninx, Pachymeninx, harte Hirnhaut, Gefäßhaut u. a. Statt harte Hirnhaut kann man gleich gut: fibröse Membran sagen usw.

Es ist somit absolut unmöglich, der Mehrzahl der schon vorhandenen deskriptiv-anatomischen Meningennamen einen präzisen morphologischen Wert beizumessen. Da blieb mir nur eine Möglichkeit. Wie in der Lehre vom Kopfskelett nebeneinander eine anatomische Nomenklatur und eine ontogenetische, speziell den Knorpelschädel betreffende Nomenklatur gebraucht werden, so ist in der Lehre von den Meningen neben den zahlreichen deskriptiv anatomischen Namen, denen im allgemeinen nahezu jede morphologische Bedeutung abgeht, eine zweite, ontogenetisch-morphologische Nomenklatur nicht zu entbehren. Es bedarf wohl keiner besonderen Entschuldigung, daß ich zum Ausbau dieser morphologischen Nomenklatur einige neue Namen eingeführt habe. Vielleicht hätte ich sogar noch weniger schon vorhandene Namen mit hinübernehmen sollen. Das geschah allerdings nur nach genauer Umschreibung der diesen alten Namen ontogenetisch-morphologisch beizumessenden Bedeutung: vgl. in den beschreibenden Kapiteln sowie in dem zweitnächsten Kapitel: Die Fakta der Meningeentwicklung der Wirbeltiere.

Über die abzulehnende Sterzische Lehre.

Bisher gab es über die Phylogenie der Meningen 2 Ansichten, die *Gegenbaur'sche* und die *Sterzische*. Erstere Ansicht ist gewissermaßen nur die einer lehrbuchmäßigen Darstellung, der bisher der ontogenetische Beweis fehlte. Diesen Beweis habe ich nunmehr in den vorangehenden Kapiteln zu liefern versucht. Die Ansicht *Sterzis* will ontogenetisch begründet sein. Da ich die Arbeit *Sterzis* bisher nur in bezug auf den ontogenetischen Inhalt hier und da erwähnt habe, ist sie hier einer allgemeineren Besprechung und Kritik zu unterziehen, namentlich vom phylogenetischen Standpunkt.

In der Abb. 64 stellte ich die Lehren von *Gegenbaur* (und vom Verfasser) und von *Sterzi* einander gegenüber. In dem oberen Stammbaum stellte ich die Meninge phylogenie nach der Ansicht *Sterzis* dar; in dem unteren Stammbaum ist die Ansicht *Gegenbaur's* und des Verfassers angegeben. Beide Stammbäume gelten

nur von spinalen Meningen, da *Sterzi* sich über die Hirnhäute nie phyletisch ausgesprochen hat. In dem rechten Drittel der *Abb. 64* ist eingetragen, bei welchen Vertebraten die verschiedenen Stufen der phyletischen, spinalen Meningenentwicklung anzutreffen sind. Darin differieren die beiden Ansichten also im allgemeinen nicht. Details, z. B. die lophiusähnlichen Teleostier, sind nicht berücksichtigt.

Nach *Sterzi* sollen also aus perineuralem Gewebe heraus zuerst eine Endorhachis und eine *Meninx primitiva* entstanden sein. Ich verwende hier *Sterzis* Namen in der *Sterzischen*, von der meinigen oft abweichenden Bedeutung. Mit der Endorhachis soll weiter phyletisch nichts mehr geschehen. Die *Meninx primitiva* soll sich zuerst in eine *Dura mater* und eine *Meninx secundaria* (*Pia*

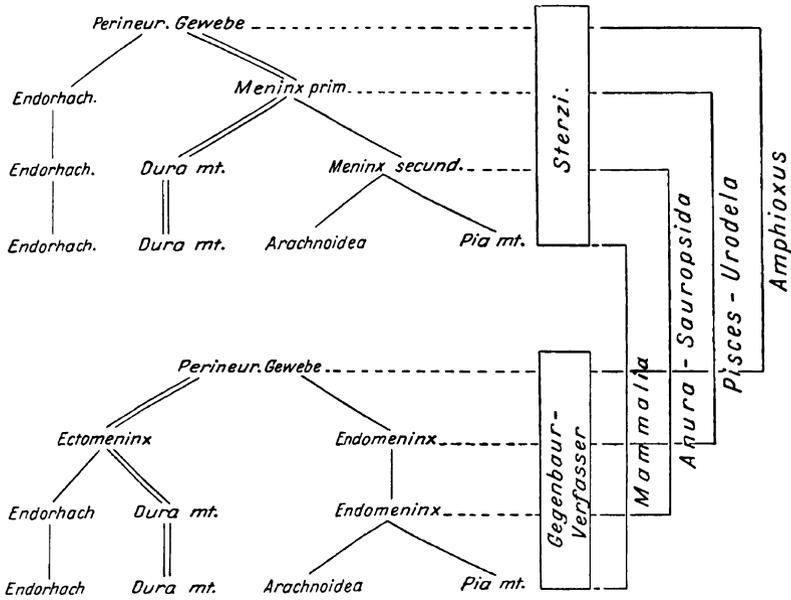


Abb. 64. *Sterzische* und *Gegenbauer(-Verfasser)sche* Lehren.

primitiva) gespalten haben; nachher soll die *Meninx secundaria* sich in eine *Pia mater (secundaria)* und eine *Arachnoidea* gespalten haben. Das will *Sterzi* nicht nur phyletisch, sondern auch ontogenetisch dargetan haben.

Nach *Gegenbauer*, dem sich der Verfasser anschließt, jedoch entstanden aus perineuralem Gewebe heraus zunächst (phyletisch) eine *Ektomeninx* und eine *Endomeninx*. Erstere soll sich bald (phyletisch) in eine *Endorhachis* und eine *Dura mater*, letztere soll sich später (phyletisch) in eine *Pia mater* und eine *Arachnoidea* gespalten haben. Der Unterschied betrifft also in erster Linie die phyletische Entwicklung der *Dura mater*, deren phyletischer Entwicklungsweg in beiden Stammbäumen mit doppelten Strichen angegeben ist. Nach dem Verfasser sind die Spaltungen nur phyletisch zu verstehen, ontogenetisch sind sie höchstens andeutungsweise vorhanden.

Die *Sterzische* Lehre betrifft nur die Rückenmarkshäute. Der 2. Teil der Arbeit *Sterzis* ist meines Wissens nie erschienen; dieser hätte wohl von den

cerebralen Meningen handeln sollen. Die *Sterzische* Phylogenie will ontogenetisch gestützt sein. Das ist jedoch nur in sehr geringem Grade der Fall. Die vergleichende (adulte) Anatomie war *Sterzi* die Hauptsache, der er anhangsweise einige spärliche ontogenetische Daten hinzufügte. Zu seiner, anatomisch vorgefaßten, phyletischen Ansicht hat er nachträglich eine genau wiederholende Ontogenie hinzugeschaffen. Die Meningeontogenie hat er an dem schwierigeren Objekt, den spinalen Meningen, studiert. Wegen des sehr beschränkten Raumes, in dem die spinale Meningeontogenie sich vollzieht, ist deren Studium schwieriger als das der cerebralen Meningeentwicklung, der namentlich anfänglich mehr Raum zur Verfügung steht. Was *Sterzi* ontogenetisch gesehen haben will, hat er nur von *Ovis aries* abgebildet. Zu diesen *Sterzischen* entwicklungsgeschichtlichen Abbildungen die Naturobjekte aufzufinden, ist mir nicht gelungen. Ich untersuchte eine sehr vollständige Reihe guterhaltener Embryonen von *Ovis aries* (vgl. dort), ich habe die *Sterzischen* Embryonenlängen nicht als absolute Maße aufgefaßt, jedoch, ich kann nicht umhin, zu erklären, *Sterzi* hat vom Schaf ontogenetische Abbildungen geliefert, die dem in Embryonen tatsächlich vorhandenen nicht entsprechen.

Zu seinen Kapiteln über Anamnioten und Sauropsiden hat *Sterzi* nur adult-anatomische Abbildungen geliefert; diese sind oft auch nicht gerade geeignet, Vertrauen in seine nichtillustrierten ontogenetischen Angaben einzuflößen.

So hat *Sterzi* bei Urodelen und Sauriern (z. B.) als *Dura mater* eine periphere Auffaserung der *Pia mater* (wohl durch Schrumpfung der *Medulla* und Zug des intermeningealen Gewebes entstanden) aller Wahrscheinlichkeit nach, angegeben; so hat er eine *Endorhachis* mit *Sinus endorhachidis* beschrieben, wo es sich um eine scharf lokal gespaltete *Ektomeninx* mit *Sinus ectomeningis* handelte. Die ontogenetischen Angaben *Sterzis* sind also nicht nur sehr fragmentarisch, sondern meines Erachtens auch unrichtig, wie schon früher bemerkt ist.

Schließlich denke man sich einmal, wie gewisse cerebrale Meningebeziehungen nach der *Sterzischen* Meningeontogenie etwa entstanden sein sollten.

Falls, was doch a priori wahrscheinlich (und meines Erachtens richtig) ist, die stärkeren intrakraniellen Venen der Urodelen z. B., dem Meningeverhalten nach, den *Sinus durae matris (secundariae)* der Säugetiere homolog sein sollten, so hätte man eine vollständige Abspaltung der *Dura* (aus der *Meninx primitiva*) und eine unvollständige (nur lokal unterbleibende) Verwachsung mit dem *Endocranium* bei den Urodelen schon zu vermuten. Dazu möchte ich mich wenigstens nicht gern entschließen. Die wenigen lokalen Aufspaltungen der *Ektomeninx* der Fische (nicht aller Fische) würden sogar eine ähnliche Entwicklung der cerebralen harten Hirnhaut der Fische erforderlich machen: also zunächst eine komplette Abspaltung der *Dura* von der *Meninx secundaria* im Schädel wäre auch bei Fischen anzunehmen; davon gibt es nach *Sterzi* jedoch spinal keine Spur. Die *Sterzische* Meningephylogenie entbehrt also vorläufig einer gut dokumentierten ontogenetischen Begründung, die ich der *Gegenbaurschen* Meningephylogenie zu geben mich bemüht habe.

Heutzutage hat eine, nur vergleichend-anatomisch begründete, phylogenetische Lehre nur einen sehr bedingten, provisorischen Wert. Darin wird wohl die Mehrzahl der Morphologen mit mir einverstanden sein. Die vergleichende

Ontogenie soll davor schützen, daß die anatomischen Übereinstimmungen, denen eine ontogenetische Übereinstimmung nicht entspricht, als Homologien statt als Analogien ohne phyletischen Wert betrachtet und verwertet werden.

Da ich eine vergleichende Ontogenie schon geliefert habe, fragt es sich also, welchen Nutzen es noch haben kann, einige rein vergleichend-anatomische Argumente ins Feld zu führen und einige andere zu kritisieren. Es scheint mir deshalb angebracht, weil öfters versucht worden ist, die *Sterzische* Lehre einer rein anatomischen Stütze teilhaft zu machen, offenbar zur Ergänzung der doch auch von anderen Autoren wohl etwas angezweifelten, ontogenetischen Begründung dieser Lehre, hier noch einige nicht-ontogenetische Argumente zu erwähnen.

Die Lage etwa vorhandenen intrakraniellen oder intraspinalen Fettgewebes ist zugunsten der *Sterzischen* Lehre herangezogen worden.

Bei Säugetieren gibt es spinal peridurales Fettgewebe. Bei Fischen, namentlich bei Teleostiern, gibt es auch Fettgewebe, das unmittelbar außerhalb der Gefäßhaut (meiner Endomeninx) sich befindet. Dementsprechend sollte diese, dem Zentralnervensystem der Fische anliegende Gefäßhaut allen, bei Säugern hirn- (bzw. rückenmark-) wärts von dem Fettgewebe befindlichen Meningen zusammen entsprechen: also der Pia, der Arachnoidea und der Dura. Da wird also Fettgewebe, indifferentes Füllgewebe, als morphologische Konstante betrachtet; das hat doch seine berechtigten Bedenken, namentlich wenn die Meningenontogenie sich mit dem, mittels dieser Konstanten anzustrebenden, Resultat nicht verträgt. Ich könnte mich nicht dazu entschließen, etwa wie in der Lehre vom Cavum epiptericum (vgl. das einschlägige Kapitel) die Stammvene und das Trigeminusganglion, hier Fettgewebe als morphologisch verwertbare Konstante aufzufassen. Das Fettgewebe hat auch die Dura mater-Natur der endomeningealen Arachnoidea der lophiusähnlichen Teleostei beweisen müssen (*Sagemehl, Ariens Kappers*). Dabei stellte *Sagemehl* sich auf den *Gegenbaurschen* Standpunkt; *Ariens Kappers* vertrat den *Sterzischen*. *Sagemehl* dachte also an eine Abspaltung seiner Teleostierdura von der Endorhachis bzw. dem Endocranium, von der (dem) sich diese Dura mater also nachher recht weit hätte entfernen müssen, denn adult liegt sie der Gefäßhaut (Pia) näher. Das war unwahrscheinlich; es hat sich mir als unrichtig erwiesen. *Ariens Kappers* vermutete richtig die mit der Gefäßhaut gemeinschaftliche Entwicklung seiner Lophiusdura, also deren endomeningeale Herkunft. Damit sollte also der Name Dura mater für die mittlere Lophiusmembran ausscheiden. Da ich schon früher die *Gegenbaursche* Lehre der Meningenentwicklung im allgemeinen vertrat (Dura = Ektomeninxderivat), begreife ich nicht wie *Ariens Kappers*, der die vom Endost getrennte Entwicklung seiner Lophiusdura richtig vermutete, mit Hilfe meiner vorläufigen Artikel, diese seine Lophiusdura mit der menschlichen Dura mater hat homologisieren können, da letztere doch eine mit dem Endost gemeinschaftliche Entwicklung hat. Da mag ihm doch nur Analogie, nicht Homologie vorgeschwebt haben! Ein weiteres anatomisches Argument (ein histologisches) soll die Duranatur meiner Teleostierarachnoidea beweisen: diese Membran sei ziemlich fibrös, sei nicht ganz locker bindegewebig, als von einem Endomeninxderivat zu erwarten wäre.

Diesen, meines Erachtens gar nicht zwingenden, anatomischen „Beweisen“ der *Sterzischen* Ansicht, stehen andere jedenfalls bessere anatomische Hinweise im Sinn der Lehre von *Gegenbaur* und vom Verfasser gegenüber.

Die Teleostier-, „Dura“ senkt sich in die größeren Furchen der Gehirnoberfläche hinein. Das macht sonst nur die Dura der Vögel und Säugetiere; das ist deshalb ein schwerwiegendes Argument wider die Duranatur der „Teleostier“-Dura. Weiter wird die Trigeminofacialiskammer *Allis'* hirnwärts, wenn oder solange keine knöcherne Wand vorhanden ist, bei den Wirbeltieren (die eine haben) durch eine Dura mater-Abspaltung der Ektomeninx abgeschlossen. Bei (lophius-ähnlichen) Teleostiern gibt es auch transitorisch so eine lokale Duraabspaltung aus der Ektomeninx, neben der mittleren, 3. Membran (meine *Arachnoidea* = *Ariens Kappers'* Dura des Lophius), die sich an der Begrenzung der *Allis'schen* Trigeminofacialiskammer nicht beteiligt, also keine Dura mater ist.

Es gibt noch einige nebensächliche Argumente zugunsten der Lehre von *Gegenbaur* und vom Verfasser. Wirklich straff fibrös sind im allgemeinen nur Ektomeninx, Dura und Endocranium, Dura mater secundaria. Endomeninxderivate sind locker bindegewebig. Wie das Endocranium bzw. die Endorhachis, so zeigt die Dura mater auch oft eine skeletogene Potenz, und zwar auch an solchen Stellen, wo die Dura mater keineswegs als potentiell vorhandene Schädelwand (wie beim Cavum epiptericum) zu betrachten ist: Falx ossea, Tentorium osseum, mehrere gelegentliche Verknöcherungen in der Hypophysenregion. Vielleicht wären auch Skelettbildungen in der Sclera hierherzurechnen. Dagegen sind in den Endomeninxderivaten Skelettsubstanzbildungen (nicht nur Verkalkungen) sehr selten und wohl als direkt pathologisch zu betrachten.

Schließlich werde ich dem Leser eine schöne vergleichend anatomische Entwicklungsreihe vorführen, die, falls es gar keine ontogenetischen Daten gäbe, zweifelsohne ohne weiteres als anatomischer Beweis der *Gegenbaur*-Verfasserischen Ansicht dienen könnte; ich beschreibe nur Endstadien: die Ektomeninx der Cyclostomi und Elasmobranchi hat keine Aufspaltungen; die der Teleostomi hat eine bei der Hypophysis; diejenige der Urodelen hat mehrere andere lokale darüber hinaus; die der Anuren ist überall gespaltet. Und ich bemerke hinzu: das Hypophysendach ist nicht etwa eine sekundäre (hohle) Falte des Endocraniums, die sich von der Seite her über die Hypophysis usw. schiebt, sondern es ist eine primär vorhandene Duraabspaltung der Ektomeninx; das sind auch die multiplen lokalen Ektomeninxspaltungen der Urodela. Hier möge man sich die Schemen (adult-anatomisch) der Abb. 7 B (Fische), 16 C (Urodelen) und 21 C (Anuren) noch einmal miteinander vergleichen.

Neulich haben *Harvey* und *Burr* sozusagen einen experimentell-morphologischen Beweis der Ansicht *Gegenbauers* und des Verfassers geliefert. Sie transplantierten Teile der Anlage des Zentralnervensystems junger Amblystomalarven. Der Urodela *Amblystoma* hat eine Endo- (Lepto-) Meninx und eine teilweise in Dura und Endocranium gespaltete Ekto- (Pachy-) Meninx. Wurde mit einem Stückchen Zentralnervensystem Zellenmaterial der Crista neuralis mittransplantiert, in eine fremde Gegend implantiert, so bekamen *Harvey* und *Burr* daraus Gehirnteile mit Leptomeninx und Dura mater. Ein Implantat ohne Zellen der Crista neuralis lieferte Gehirnteile ohne Leptomeninx, doch mit Dura mater.

Das bedeutet also verschiedene Herkunft der Leptomeninx (Endomeninx) und der Dura: „definite histogenetic difference“ haben *Harvey* und *Burr* geschrieben. Das Ergebnis dieses Experiments wäre vom *Sterzischen* Standpunkt nie zu erwarten gewesen. Vom Standpunkt *Gegenbaurs* und des Verfassers hätte man es nicht anders erwarten mögen.

Die einzige Unannehmlichkeit von Bedeutung der *Gegenbaurschen* Lehre ist diese: ohne daß es eine ontogenetische Wiederholung gäbe, ist anzunehmen: die Hypophysis (bei den Teleostomi) und die Venen (bei den Urodelen) sind durch die Dura mater hindurchgegangen, bei der Duraabspaltung durch die Ektomeninx mit dem sie umgebenden intermeningealen Gewebe anektiert worden. Dem steht gegenüber, daß sonst der *Sterzischen* Lehre zuliebe phyletisch, ohne den geringsten ontogenetischen Beweis, zur Erklärung der lokalen Verdoppelungen der harten Hirnhaut anzunehmen wäre: bei Anuren keine Dura-Endocraniumverwachsung, bei Urodelen eine lokale ziemlich ausgedehnte Dura-Endocraniumverwachsung, bei Fischen eine nahezu vollständige Dura-Endocraniumverwachsung. Dazu wird sich doch wohl keiner entschließen mögen.

Der ontogenetisch-phylogenetische Parallelismus war bei *Sterzi* vollständig, großartig, d. h. in seiner Tabelle und in dem Text. In den Abbildungen *Sterzis* war der Parallelismus schon weniger auffällig.

Meine Meningentontogenie differiert von derjenigen *Sterzis*; meine Meningephylogenie ist von der *Sterzischen* auch verschieden: da könnte ein gewisser ontogenetisch-phylogenetischer Parallelismus bleiben.

Den phyletischen Meningenspaltungen (von denen zu reden wissenschaftlich erlaubt ist) entsprechen im allgemeinen nur sehr schwache Andeutungen von ontogenetischen Meningenspaltungen, oder gar keine solche. Ontogenetische Meningenspaltungen sollten also nur lehrbuchmäßig bestehen, nicht wissenschaftlich. Ich habe auch von Abspaltung, Aufspaltung usw. immer nur phyletisch, nie ontogenetisch geredet. (Deskriptiv anatomisch kann man natürlich ruhig sagen: die cerebrale Dura spaltet sich beim Trigeminusganglion usw.) Die ontogenetische Meningenspaltung wäre mittels Spitzfindigkeiten (absolute, oder falls diese nicht zu dem erwünschten Resultat verhelfen würde, relative Dickenzunahme von Meningenanlagen könnte man dazu ausnutzen) vielleicht zu retten gewesen, dazu hat es mich jedoch nicht gedrängt, die Sache schöner darzustellen als sie ist. Es gibt also nur einen sehr mäßigen ontogenetisch-phyletischen Entwicklungsparallelismus.

Meine Arbeit bedeutet also eine Bestätigung der *Gegenbaurschen* Idee. Sie ist zu einer solchen geworden. Denn als ich meine Studien anfang, war ich, unter dem Einfluß der bestechend einfachen *Sterzischen* Lehre von den spinalen Meningen, noch der Ansicht, ich hätte diese Lehre nur auf die cerebralen Verhältnisse auszudehnen; das hat sich jedoch im Laufe meiner Untersuchungen bald als völlig unmöglich erwiesen. Das hat auch diesen 4. Teil meiner Arbeit so sehr über den (geplanten) Umfang der bisherigen Einzelteile 1–3 heranwachsen lassen. Ich habe die *Gegenbaursche* Lehre, soweit angängig, ontogenetisch zu stützen versucht. Dabei hat die Lehre eine bedeutende detaillierte Ausarbeitung erfahren; und die Venen wurden, in deren Meningenrelation, berücksichtigt, was bisher noch nie, durch die ganze Vertebratenreihe hindurch geschehen sein dürfte. Neu-

lich hat *Ariens Kappers* die *Sterzische* Lehre über Bord geworfen, sich jedoch noch nicht zu der *Gegenbaurschen* (die ich vertrete) bekannt; er nimmt nunmehr sozusagen eine Mittelstellung ein. Diese neue „mittlere“ Lehre setzt ihn jedenfalls instand, an der Vergleichbarkeit seiner Lophiusdura mit der Dura (der echten, im Schädel der noch nicht verwachsenen) des Menschen festzuhalten und diese Gebilde als Homologa zu betrachten.

Ariens Kappers sieht also von der von ihm vermuteten und durch mich seitdem tatsächlich beobachteten Herkunft seiner Lophiusdura (meiner Lophiusarachnoidea) aus der *Meninx primitiva Sterzis* (meiner Endomeninx) ab; er lehnt diese ab.

Die Lophiusdura soll sich nunmehr selbständig, wie die echte Dura mater des Menschen (der Amnioten) aus einer mittleren Schicht perineuralen Gewebes herausdifferenziert haben, also: keine von den beiden soll weder mit der Endomeninx (der meinigen) noch mit der Ektomeninx ontogenetisch etwas zu schaffen haben; dieser Behauptung liegen immer nur (vergleichend-) anatomische Daten zugrunde.

Ich hoffe jedoch beides, die endomeningeale Herkunft der Lophiusarachnoidea (mih) und die ektomeningeale Herkunft der menschlichen (Amnioten-) Dura in überzeugender Weise ontogenetisch dargetan zu haben; der geänderten zweiten Ansicht *Ariens Kappers'* stehe ich dementsprechend in phyletischem wie in ontogenetischem Sinn ablehnend gegenüber.

Die Fakta der Meningenentwicklung der Wirbeltiere.

In diesem Kapitel beabsichtige ich eine Gesamtübersicht über die Morphologie der Hirn- und Rückenmarkshäute und über die Morphologie der Venen in deren Verhalten zu den Meningen zu liefern. Dazu werde ich im folgenden der Reihe nach jeden transitorischen oder definitiven Bestandteil des Meningensystems der Vertebraten, sowie die verschiedenen (dem Verhalten zu den Meningen nach) Venen bzw. Sinus, durch die ganze Wirbeltierreihe hindurch verfolgen. Ich werde dabei jedesmal zuerst über die Entstehung, dann über etwaige Umbildung (Differenzierung) und schließlich über das Fortbestehen der in Betracht kommenden Gebilde berichten. Als Illustrierung dieser Zusammenfassung wären die den beschreibenden ontogenetischen Kapiteln beigegebenen Schemen zu betrachten.

Mesenchyma perineurale.

Als perineurales Mesenchym ist das embryonale Bindegewebe, das die Anlage des Zentralnervensystems umgibt, und bis an das Ektoderm (die Haut) reicht, soweit nicht Auge, Ohr, Muskeln, Chorda oder deren Anlagen eine periphere Grenze bilden, zu bezeichnen. Alle Vertebraten haben anfangs nur solches Mesenchyma perineurale, in dem zunächst noch keine der künftigen (stärkeren) Venen (im Schädel der „neurokranialen Venen“) vorhanden sind. Später jedoch sind in dem perineuralen Mesenchym schon Vv. perineurales anzutreffen (beim *Amphioxus* „Gehirn“ nur segmentale Venchen). Nur *Amphioxus* behält immer das perineurale Mesenchym mit den perineuralen Venchen. Sämtliche Kraniota haben das perineurale Mesenchym nur als erste, transitorische Meningenanlage, sie haben die perineuralen Venen nur als jüngste Anlage der nachher (stärkeren)

neurokraniellen und entsprechenden spinalen Venen bzw. Sinus. Obiges gilt, wie auch unten, wenn nichts besonders hinzubemerkt worden ist, cerebral und spinal.

Meninx primitiva; Vv. meningis primitivae.

Sobald eine Skelettanlage entstanden ist, kann man das innerhalb dieser befindliche homogene embryonale Bindegewebe, die gemeinschaftliche Anlage der Meningen, einschließlich der Periost- bzw. Perichondriumauskleidung des Schädels bzw. der Wirbelsäule, als Meninx primitiva bezeichnen. Solange die Skelettanlagen noch klein sind, ist außerhalb der Gebiete dieser noch perineurales Mesenchym vorhanden. Mit der Vergrößerung der Skelettanlagen wächst auch das Gebiet der Meninx primitiva, wird dasjenige des perineuralen Mesenchyms eingeschränkt. Aus den Vv. perineurales sind Vv. meningis primitivae geworden. Die inzwischen neuentstandenen Venen sind von vornherein Vv. meningis primitivae. Es hat dieses eine ganz allgemeine Geltung: falls nachher neue Venen zu älteren hinzukommen, haben diese stets dieselbe Meningealrelation, welche die älteren Venen bis dahin bekommen haben, von vornherein. Da während der Ontogenie auch Venen verschwinden, könnten in adulten Vertebraten nur noch jüngere Venen, die die ersten Stadien der Meningealentwicklung nicht mitgemacht haben, die z. B. nie Vv. meningis primitivae waren, vorhanden sein. Von dem Stadium der ersten perineuralen Venen an sind jedoch stets einige, nicht immer dieselben, Venen vorhanden, welche die Meningealentwicklung völlig oder doch wenigstens zu einem bedeutenden Teil mitmachen (dieses gilt namentlich cerebral). Alle Kraniota bekommen eine Meninx primitiva mit Vv. meningis primitivae. Kein einziger Kraniote bleibt dabei; stets folgt eine weitere Differenzierung der Meninx primitiva; da bekommen die Venen auch eine andere Meningealrelation.

Endomeninx.

Als Endomeninx ist zu bezeichnen die innere Schicht der Meningealanlage, die dem Gehirn bzw. der Medulla also näher liegt als dem Schädel bzw. den Wirbeln. Die innerste, dem Zentralnervensystem unmittelbar anliegende Membrananlage (oder Membran) ist insbesondere Endomeninx zu nennen, während der Rest der Endomeninx (der dem Zentralnervensystem nicht sofort an-, sondern nur näher liegt) als endo-(inter)meningeales Zwischengewebe zu bezeichnen ist. So eine Endomeninx bekommen alle Kranioten. „Neurokranielle“ bzw. stärkere, entsprechende spinale Venen enthält die Endomeninx nicht. Recht viele Kranioten behalten die oben beschriebene Endomeninx definitiv bei: Endomeninxmembran (sog. Pia-Gefäßhaut) und endomeningeales, in älteren Stadien richtiger intermeningeales, Zwischengewebe, das der Endomeninxmembran außen anliegt. Hier sind nur die Ausnahmen besonders zu nennen: Teleostei (die lophiusähnlichen) und Mammalia.

Arachnoidea.

Eine Arachnoidea ist ein Derivat der Endomeninx, das sich entweder, in schon ziemlich alten Entwicklungsstadien, aus der obenerwähnten Endomeninxmembran abspaltet oder sich aus der peripheren (der Ektomeninx nahen) Zone der Endomeninx (des Endomeninxzwischenwebes) herausdifferenziert (auch spät-

embryonal). Ersteres ist der Fall bei Teleostiern (den lophiusähnlichen), letzteres ereignet sich bei den Mammalia. Im allgemeinen ist die Arachnoidea, eine periphere endomeningeale Membran, ein ziemlich seltenes Gebilde. Einmal vorhanden, bleibt eine Arachnoidea auch fortbestehen. Was nach der Abspaltung bzw. Herausbildung der Arachnoidea von der Endomeninx übrig bleibt, ist unten zu beschreiben. Außerhalb der Arachnoidea der Teleostei liegt intermeningeales Zwischengewebe, bei Säugetieren befindet sich dort (der Subduralraum und) die Dura mater (vgl. unten).

Pia mater.

Die innerste Membran der Endomeninx, die nach der Abspaltung oder der Herausbildung der Arachnoidea dem Zentralnervensystem noch immer unmittelbar (als Gefäßhaut) anliegt, ist Pia mater zu nennen. Das zwischen der Pia und der etwaigen Arachnoidea (im deutsch-englischen Sinn) liegende Endomeninxgewebe soll subarachnoideales Gewebe heißen. Eine echte Pia mater bekommen also nur die (lophiusähnlichen) Teleostei und die Mammalia. Sie wird stets beibehalten. Die sonstigen Kraniota besitzen als Gefäßhaut also nicht eine Pia mater, sondern eine ungeteilte Endomeninx, darin sind Pia und Arachnoidea zusammen potentiell vorhanden. Da für die Meningealrelation der venösen Gefäße nur die Ausbildung der Ektomeninx bedeutungsvoll ist, werden hier bei den Endomeninxderivaten die stets peripher von diesen befindlichen Venen nicht erwähnt.

Ektomeninx.

Als Ektomeninx ist zu bezeichnen die äußere Schicht der Meningenanlage, die dem Schädel bzw. den Wirbeln also näher als dem Gehirn bzw. dem Rückenmark liegt. Alle Kraniota bekommen eine Ektomeninx, die jedoch bei allen, auch transitorisch, nicht genau dasselbe Aussehen hat. Die Ektomeninx der Fische ist im allgemeinen eine Membran, die den Schädel und die Wirbelsäule auskleidet. Die Ektomeninx der Urodelen ist die mit lokalen Verbreiterungen ausgestattete äußere Schicht der Meningenanlage. Das gilt auch von der spinalen Ektomeninx der Sauria, Ophidia und Chelonia. Sonst (spinal und cerebral bei Anuren, Krokodilen, Vögeln, Säugetieren; nur cerebral bei Sauria usw.) ist die Ektomeninx eine überall breite periphere Schicht der Meningenanlage. Nur bei Fischen erhält sich eine im allgemeinen ungeteilte Ektomeninxmembran (die zugleich inneres Perichondrium bzw. Periost ist), der nach innen intermeningeales Gewebe, mit intermeningealen Venen darin, anliegt. Sonst treten innerhalb der Ektomeninx besondere Differenzierungen auf oder bleibt eine Ektomeninx als solche sogar nicht bestehen. Von den Urodelen an sind die venösen Gefäße in der Ektomeninx enthalten (vgl. unten). Die Ektomeninx der Urodelen sowie die spinale Ektomeninx der Sauria, Chelonia, Ophidia ist im erwachsenen Tier eine den Schädel bzw. die Wirbelsäule auskleidende Membran, die, den früheren Verbreiterungen entsprechend, mehrere lokale Aufspaltungen (im Schädel geräumiger als spinal) aufweist: lokale Aufteilung der Ektomeninx in Dura mater und Endocranium bzw. Endorhachis. Die Ektomeninx der Anuren, Krokodile, Vögel und Säugetiere, sowie die cerebrale Ektomeninx der Sauria usw. ist nur ein transitorisches Gebilde, aus dem Dura mater und Endocranium bzw. Endo-

rhachis entstehen. Zu dem in diesem Alinea Mitgeteilten ist noch zu bemerken, daß eine einzige Ektomeninxaufteilung bei der Hypophysis usw. schon bei Teleostomiern vorhanden ist, und daß im (transitorischen) Fall einer interkranialen Trigemino-facialiskammer, solange diese hirnwärts noch nicht knöchern abgeschlossen ist, eine prootische, von dem Endocranium freie, Dura mater den knöchernen Abschluß ersetzt (viele Teleosti, *Amia*, *Lepidosteus*).

Dura mater.

Eine Dura mater ist immer ein Derivat der Ektomeninx, das sich entweder (nur selten: *Anura*, *spinal*) aus der Ektomeninxauskleidung des Skeletts abspaltet oder (sonst stets) sich aus der zentralen Zone der Ektomeninx (die der Endomeninx am nächsten liegt) herausdifferenziert. Anatomisch ist die Dura mater stets eine Ektomeninxmembran, die nicht zugleich Endost bzw. Endocranium ist. Eine Dura mater bekommen: *Anuren*, Krokodile, Vögel, Säugetiere sowie nur cerebral auch die *Sauria* usw. Die Dura mater erhält sich als solche nur bei den *Anuren* sowie spinal bei Krokodilen, Vögeln und Säugetieren; sonst verbindet sie sich nachher mit der anderen, zweiten, nunmehr zu erwähnenden Ektomeninxmembran, dem Endocranium bzw. der Endorhachis.

Endocranium, Endorhachis.

Die äußerste Membran der Ektomeninx, die nach der Abspaltung bzw. der Herausbildung der Dura mater den Schädel bzw. den Spinalkanal auskleidet als inneres Periost oder Perichondrium, ist cerebral Endocranium, spinal Endorhachis zu bezeichnen. Eine Endorhachis oder ein Endocranium ist anzutreffen (zum Teil transitorisch) bei *Anuren*, Krokodilen, Vögeln, Säugetieren sowie nur im Schädel der *Sauria* usw. Die Endorhachis erhält sich sowie das Endocranium nur bei den *Anuren* sowie nur in der Wirbelsäule der Krokodile, Vögel und Säugetiere. Lokal (das gilt auch von der Dura) erhält sie (es) sich in der Hypophysenregion stets und bei den Säugetieren auch beim Cavum epiptericum (*Gaupp*). Das zwischen der Dura mater und dem Endocranium (der Endorhachis) befindliche Gewebe ist peridurales Gewebe. Es bleibt nur bestehen, falls und wo Dura mater und Endocranium bzw. Endorhachis selbständig (unvereinigt) fortbestehen, und es enthält, wo und solange vorhanden, die Venen (Vv. peridurales).

Dura mater secundaria.

Die Dura mater secundaria ist ein Ektomeninxderivat. Eine Dura mater secundaria entsteht durch die Verklebung und Verwachsung der Dura mater mit dem Endocranium (nie mit der Endorhachis); dabei verschwindet das peridurale Gewebe, und die darin enthaltenen Venen werden zu starrwandigen Sinus durae secundariae. Eine Dura mater secundaria entsteht nur im Schädel der Amnioten, bei diesen jedoch stets. Nur an wenigen Stellen kommen Dura und Endocranium nicht zur Verklebung und Verwachsung: stets (bei allen Amnioten) in der Hypophysengegend, sonst bei den Säugetieren in der Regio prootica, wo Dura und Endocranium das Cavum epiptericum zwischen sich fassen. (Ausnahme: bleiben basal im Schädel der Cetacea und Sirenia Dura und Endocranium

auch getrennt.) Eine einmal zur Ausbildung gelangte *Dura mater secundaria* persistiert stets; sie ist als das höchstentwickelte, bei Vertebraten anzutreffende Ektomeninxprodukt aufzufassen.

Septa durae matris.

Septa durae matris (Duraduplikaturen) sind in das Schädelinnere sich hinein erstreckende, der parietalen *Dura mater secundaria* angeheftete Fortsätze der Ektomeninx, die sich embryonal als gewissermaßen hohle „Falten“ nur der *Dura mater* (durch peridurales Gewebe ausgefüllt), an deren Aufbau sich das Endocranium nicht beteiligt (letzteres zieht über die Basis der Duplikaturen glatt hinweg), erweisen. Die Durasepten sind nur bei Vögeln und namentlich bei Säugetieren anzutreffen, sie können gelegentlich verknöchern. Die Heraufdifferenzierung der Duraduplikaturen ist derjenigen der parietalen *Dura mater* gegenüber nur wenig verspätet. Es wird also nicht etwa die fertig ausgebildete *Dura* als wirkliche Falte nachher in das Schädelinnere ontogenetisch hineingetrieben. Einmal vorhandene Duraduplikaturen, sie beeinträchtigen den Sinuscharakter der Venen nicht im geringsten, persistieren stets. Adultanatomisch teilen sie sich an ihrer Basis in 2 Membranen auf, deren jede sich nach einer Seite in die innere (echtdurale) Schicht der parietalen *Dura mater secundaria* weiter fortsetzt. In diesen Duplikaturenbasen befinden sich Sinus *durae secundariae*.

Mesenchyma intermeningeum.

Als (endo-)intermeningeales Bindegewebe bzw. Mesenchymist zu bezeichnen das zwischen von vornherein einheitlichen Endo- und Ektomeninxanlagen befindliche Mesenchym der Fische (im allgemeinen) und Urodelen (sowie der Sauria usw.: spinal). Weiter ist also zu benennen das zwischen der inneren Ektomeninxmembran (*Dura mater*) bzw. (im adulten Amniotenschädel) der *Dura secundaria* und der einzigen Endomeninxmembran (Gefäßhaut) befindliche Gewebe (älter embryonal und erwachsen) der Anuren, Krokodile und Vögel sowie das cerebrale der Sauria usw. Dieses intermeningeale Gewebe ist jungembryonal, als noch keine Endomeninxmembran (Gefäßhaut) vorhanden war, zur damals homogenen Endomeninx gerechnet worden. Schließlich ist auch das zwischen der äußeren Endomeninxmembran (Arachnoidea) der (lophiusähnlichen) Teleostei und der einheitlichen Ektomeninx dieser Fische gelagerte Gewebe intermeningeal. Nur die Säugetiere, deren innere Ektomeninxmembran (*Dura mater*, im Schädel die *Dura secundaria*) der äußeren Endomeninxmembran (Arachnoidea) unmittelbar anliegt, haben kein intermeningeales Gewebe. Intermeningeale Venen führt nur das intermeningeale Gewebe der Fische. Wo einmal intermeningeales Mesenchym vorhanden ist, bleibt immer intermeningeales Bindegewebe dauernd erhalten.

Vv. intermeningeeae.

Als Vv. intermeningeeae sind zu bezeichnen die stärkeren, im Schädel neurokranialen Venen, die sich in intermeningealem Mesenchym bzw. Bindegewebe befinden. Solche gibt es nur bei Fischen, denen sie dauernd erhalten bleiben. Kein Vertebrate außerhalb der Fischklasse hat oder hatte je intermeningeale

Venen. Jedoch gibt es transitorisch bei gewissen Fischen auch Venen mit anderer Meningealrelation (Vv. peridurales: vgl. unten). Es gibt also recht häufig intermeningeales Gewebe, in dem keine Vv. intermeningeae anzutreffen sind.

Vv. ectomeningis.

Als Vv. ectomeningis sind die in der überall breiten, in der lokal ziemlich geräumig verbreiterten oder in der lokal, scharf begrenzt, verbreiterten Ektomeninx befindlichen Venen zu benennen. Solche gibt es in gewissen embryonalen Stadien, spinal und cerebral, bei sämtlichen Tetrapoden. Je nach der weiteren Ausbildung der Ektomeninx oder nach deren weiteren Differenzierung bzw. Aufspaltung bleiben Vv. ectomeningis als solche erhalten, bekommen sie Sinuscharakter (Sinus ectomeningis) oder sind sie später ganz anders zu bezeichnen wegen anderer Meningealrelation. Venae ectomeningis, d. h. Venen mit von der Ektomeninx (deren lokalen beiden Membranen) unabhängiger, eigener Venenwand, in geräumigen lokalen Ektomeninxaufspaltungen befindlich, behalten nur die Urodelen im Schädel. Diese Vv. ectomeningis sind also peridural in bezug auf die nur lokal vorhandene Dura mater. (Ähnliches gilt auch von der, wenigstens transitorisch, solange es noch keine knöcherne mediale Wand der Trigemino-facialiskammer *Allis'* gibt, periduralen, ektomeningealen, prootischen Stammvene vieler Teleosti, der *Amia* und des *Lepidosteus*, die später nicht mehr intrakraniell, ohne Meningealrelation ist.) Cervical behalten auch die *Chelonia*, neben Sinus ectomeningis, Vv. ectomeningis.

Sinus ectomeningis.

Sinus ectomeningis sind älterembryonale und adultanatomische, starrwandige Venen, die in gerade zu deren Aufnahme ausreichenden scharf lokalisierten Ektomeninxaufspaltungen gelagert sind. In jüngeren Entwicklungsstadien, in denen die Meningealanlagen noch keine straffen Membranen waren, waren die Sinus ectomeningis nur Venen in den, zu deren Aufnahme gerade ausreichenden, Verbreiterungen der damals noch homogenen Ektomeninx befindlich. Sinus ectomeningis haben, nur spinal: Urodela, Sauria, *Chelonia*, *Ophidia*, und, einmal vorhanden, persistieren diese Sinus auch stets. Besonders zu bemerken bleibt nur, daß die Sinus ectomeningis nicht etwa aus adultanatomischen oder spätembryonalen Venen (Vv. ectomeningis) durch Einengung der lokalen Ektomeninxaufspaltungen hervorgehen. Phyletisch hat man sich sogar das Umgekehrte vorzustellen.

Vv. peridurales.

Von Vv. peridurales ist die Rede, sobald Venen zwischen voneinander überall getrennten Dura-mater- und Endocranium- bzw. Endorhachismembranen gelagert sind, in periduralem Gewebe. Venae peridurales waren also vorher immer Vv. ectomeningis (einer überall breiten Ektomeninx). Vv. peridurales begegnet man bei Anuren, Krokodilen, Vögeln und Säugetieren sowie nur cerebral bei Sauriern usw. Einmal vorhandene Vv. peridurales persistieren nicht stets als solche; sie bleiben endgültig beibehalten überall, wo sie spinal in die Erscheinung treten, sonst nur im Schädel der Anuren. Vena periduralis bleibt auch bei Säuge-

tieren der Trigeminiabschnitt der Stammvene (bzw. dessen Repräsentant): der Sinus cavernosus, innerhalb einer geräumigen Nichtvereinigung der Dura cerebialis mit dem Endocranium beim Cavum epiptericum (*Gaupp*). Falls Venen innerhalb lokaler Ektomeninxaufspaltungen liegen, nicht innerhalb lokaler Nichtverwachsungen von Dura und Endocranium, sollte man diese nur Vv. ectomeningis (nicht Vv. peridurales) nennen. Peridural sei nur dasjenige, was sich außerhalb einer völlig vom Endocranium (von der Endorhachis) freien oder wenigstens transitorisch frei gewesenen Dura mater befindet. Diejenigen cerebralen Vv. peridurales, die nicht als solche erhalten bleiben, werden stets zu

Sinus durae matris secundariae.

Sinus durae secundariae sind starrwandige venöse Gefäße, deren Wand sozusagen durch die scharf lokal, zur Einschließung dieser Sinus, nicht verwachsenen Dura-mater- und Endocraniummembranen gebildet wird. Alle Sinus durae matris secundariae (man könnte sie auch Sinus peridurales nennen) waren vorher Vv. peridurales. Von Sinus durae secundariae ist nur zu reden, falls wirklich eine Dura mater secundaria, durch Verwachsung entstanden, vorliegt. Starrwandige Venen innerhalb einer nie weiter als nur scharf lokal aufgeteilten (aufgeteilt gewesenen) Ektomeninx sind nur Sinus ectomeningis, keine Sinus (peridurales) durae secundariae; sie waren nie Vv. peridurales. Sinus durae matris secundariae sind nur im Schädel der (aller) Amniota anzutreffen. Einmal ausgebildete Sinus durae secundariae bestehen immer ungeändert weiter fort. Sie sind, vom Standpunkt der Meninge-Relation, als die höchstentwickelten, bei irgendwelchen Vertebraten anzutreffenden „neurokraniellen Venen“ aufzufassen.

Nebensächliches.

Die Sacci endolymphatici haben stets den Meninge-Relation gegenüber dieselbe Lage, die auch die Venen (Sinus) haben, wenn vorhanden, auch spinal. Dasselbe gilt von den Luftsäckchen der Vögel. Die Hypophysis (und etwaige Sacci vasculosi) verhalten sich wie die Venen zu den Meninge-Relation; liegen ektomeningeal-peridural. Allein, das ist für die Hypophysis auch schon bei den Teleostomi der Fall (für die Venen nicht). Fast stets (Anura und niedere Fische ausgenommen) sind die spinalen Meninge-Relation und Venen bzw. Sinus die primitiveren. Nie ereignet sich das Umgekehrte. Die Meninge-Entwicklung an denjenigen Stellen, wo eine periphere Skelettgrenze vorläufig oder dauernd fehlt, ist von der sonstigen nicht grundsätzlich verschieden. Der geringe Unterschied berührt die Venen (Sinus) nicht, ist adult nicht mehr vorhanden. In der Orbita (Orbitalgegend) sind den cerebralen Verhältnissen vergleichbare Zustände anzutreffen. Mechanische Anforderungen und Raumverhältnisse allein sind nicht imstande, die verschiedenen Unterschiede in der cerebralen und spinalen Meninge-Organisation verschiedener Wirbeltiere zu erklären. Meninge-Unterschiede in der Regio prootica, nur die Ektomeninx betreffend, sind schädelmorphologisch bedingt. Hier, wie in dem angiologischen Teil meiner Sinusarbeit sind nur diejenigen Venen behandelt, die angiologisch und meningologisch den cerebralen Sinus durae matris (B.N.A.) des Menschen und der Säugetiere vergleichbar sind.

Zusammenfassung des Ganzen.

Zum Schluß möchte ich hier noch ganz kurz das Gesamtergebnis meiner Studien zur Morphologie der Sinus durae matris zusammenfassen und dabei die angiologische und meningologische Seite dieser Morphologie zugleich betrachten.

In dem letzten Kapitel des angiologischen 3. Teils findet man alles über die Venen Wissenswerte zusammengestellt mit voller, detaillierter Genauigkeit. In dem nächstvorangehenden Kapitel dieses 4. (meningologischen) Teils ist alles Tatsächliche über die Meningen (auch über die spinalen) und über das Verhalten der Venen (Sinus) zu diesen, auch vollgenau zusammengestellt. In beiden Kapiteln wurde die Phylogenie, der jedesmal schon ein besonderes Kapitel gewidmet worden war, nicht, oder fast nicht, berücksichtigt. Es ist meine Absicht, im folgenden namentlich die kombinierte Venen- und Meningenphylogenie darzustellen. Um Details werde ich mich hier nicht kümmern, die sind an den oben erwähnten Stellen aufzufinden.

Bei der Aufstellung (im 3. Teil) der Phylogenie der neurokraniellen Venen habe ich das Schädelwandverhalten in der Regio prootica mitberücksichtigt. Glücklicherweise ordnete es sich der reinen Phylogenie der neurokraniellen Venen völlig unter. Bei der Aufstellung (in diesem 4. Teil) der Meningenphylogenie habe ich die schädelmorphologischen Komplikationen nicht von neuem berücksichtigt. Das wäre für die beabsichtigte Kombinierung der Venen- und Meningenphylogenie überflüssig gewesen. Für die Kombinierung der Venenphylogenie mit der Meningenphylogenie hat es sich als sehr angenehm erwiesen, daß sich der weit detaillierteren, verwickelteren Venenphylogenie die weniger detaillierte, weniger verwickelte Meningenphylogenie ganz unterordnete. Wegen der Meningenorganisation wurden nie Seitenäste der phyletischen Entwicklung nötig, die nicht schon wegen der Venenorganisation nötig gewesen wären. Dagegen wären mehrere venenphyletische Seitenäste vom Meningenstandpunkt nicht nötig gewesen. Es wird dem Leser wohl nicht entgangen sein, daß ich mich gelegentlich der Venenphylogenie mit fast absoluten ontogenetischen Beweisen (Wiederholungen) aufgehalten habe, daß ich mich bei der Meningenphylogenie jedoch mit viel geringeren ontogenetischen Wiederholungen (Hinweisen) begnügt habe (habe begnügen müssen). Damit ist die nachherige Kombinierung der auf so verschiedene Weisen angestrebten, phyletischen Resultate doch nicht abzulehnen. Sonst wäre ja jeder phyletische Überblick, der sich nicht nur mit einem einzigen Organ oder System beschäftigt, auch außerhalb des Gebietes der Sinusmorphologie, zur Ablehnung geeignet wegen der verschiedenen Grade der, bei der Betrachtung der zu kombinierenden Einzelorgane, geforderten ontogenetischen „Beweise“.

Die nunmehr folgende vergleichend anatomisch-phyletische Zusammenfassung will nicht etwa eine lehrbuchmäßige Darstellung sein. Definitionen sind hier nicht zu geben, sind an anderen Stellen nachzulesen. Falls unten von Entwicklung, Verlust und ähnlichem die Rede ist, so ist das im allgemeinen phyletisch gemeint. Spinale Meningen sind sowie alles andere nicht unmittelbar zur „Morphologie der Sinus durae matris“ Gehörige fast oder gar nicht berücksichtigt. Von den zahlreichen Details, namentlich der Venenphylogenie, und den vielen durch diese nötig gewordenen, venenphyletischen Seitenästen werde ich hier nur recht wenige berücksichtigen, die wichtigsten. Vollständigkeit ist nicht beab-

sichtigt, von hypothetischen Formen ist gar nicht die Rede. Mit Spezialisierung ist in Folgendem jedesmal dasjenige gemeint, das für die Phylogenie der höheren Vertebraten keine Bedeutung hat, das sich also bei diesen nicht wiederfindet.

Der *Amphioxus* hat nur eine Stammvene der besondere Seitenäste abgehen. Sein Zentralnervensystem ist nur durch perineurales Bindegewebe umgeben, darin liegen sehr feine metamere Gefäße, also auch perineurale Venen.

Die Cyclostomi haben zur Stammvene einen Seitenast, die *V. cerebralis posterior*, hinzubekommen. Die Fische in engerem Sinn erhielten eine weitere *V. cerebralis anterior*. Das Zentralnervensystem der Cyclostomen und Fische ist umgeben von einer Endomeninx, intermeningealem Gewebe und einer einheitlichen Ektomeninx. Die mit besonderen Namen belegten intrakraniellen Venen gehören als *Vv. intermeningeeae* dem intermeningealen Gewebe an. Spezialisierungen betreffen: die detaillierte Zusammensetzung der Stammvene, den etwaigen Schwund der *V. cerebralis anterior*, das Hinzukommen einer *V. cerebralis media*, das Schädelverhalten in den *Regiones otica* und *prootica*, die Hypophysenaufspaltung der Ektomeninx, die seltene Ausbildung einer (endomeningealen) *Arachnoidea*. Nicht stets handelt es sich um Spezialisierungen, ein einziges Mal liegen auch für die weitere Phylogenie wichtige Organisationen bzw. Ereignisse vor.

Die Amphibien bekamen einen 3. Stammvenenast: *V. cerebralis media* und in Verbindung mit dieser eine *V. anastomotica anterior* und eine *V. longitudinalis prosencephali*. Sie verloren einen Teil der *V. cerebralis anterior*. Die Ektomeninx spaltete sich entweder lokal oder überall. Dadurch wurden die besonders benannten intrakraniellen Venen bei Urodelen *Vv. ectomeningis*, bei Anuren *Vv. peridurales*. Spezialisierungen betreffen: die genaue Zusammensetzung der Stammvene, die Obliteration der *Vv. cerebrales anterior* (teilweise) und *posterior*, die Ausbildung einer *V. anastomotica posterior*, die bisweilen unterdrückte Ausbildung distinkter intrakranieller Venenstämme, das Schädelverhalten, die vollständige spinale Ektomeninxspaltung der Anuren: wegen mehrerer Spezialisierungen sind besonders die Anuren nicht als direkte Vorfahren der Säugetiere zu betrachten.

Die Reptilien bekamen eine kontinuierliche *V. longitudinalis* (auch mes- und rhombencephali), eine *V. anastomotica posterior*; sie wurden der *V. cerebralis anterior* verlustig. Die beiden Ektomeninxmembranen, *Dura* und *Endocranium*, verwachsen nachher zur *Dura mater secundaria*. Auf diese Weise wurden die besonders benannten intrakraniellen Venen, die bisher *Vv. peridurales* waren, *Sinus durae matris (secundariae)*. Das wird spinal nie erreicht. Spezialisierungen betreffen: die Zusammensetzung und den etwaigen Schwund der Stammvene, die Obliteration der *Vv. cerebrales media* und *posterior*, die Ausbildung der *Vv. cerebralis media spuria* und *occipitalis*, das Verhalten der Schädelwand in der *Regio prootica*, die spinalen Meningealverhältnisse.

Wenn auch nicht alle die angedeuteten Unterschiede sofort als Spezialisierungen zu erkennen sind, so sind die Reptilien (mit den Vögeln) doch, der Venenorganisation wegen, nicht als direkte Aszendenten der Säugetiere zu betrachten. Den Meningeal und dem Venenverhalten (zu diesen) nach stehen sie auf der direkten Linie, an deren oberem Ende die Säuger stehen.

Die Vögel bekamen eine sekundäre Stammvene, eine subbasale Queranastomose und mediane Vene, Vv. occipitales und eine V. emissaria occipitalis. Sie wurden der (primären) Stammvene zum größten Teil verlustig, so auch der Vv. cerebrales anterior, media und posterior. Sie haben die kontinuierliche V. longitudinalis von den Reptilien her mit hinübergenommen, bekamen eine V. anastomotica anterior zu der Posterior hinzu. Die Meningeorganisation wurde von den Reptilien ungeändert ererbt. Allein es entstanden Durasepten hinzu. Das hat den Sinuscharakter der Sinus durae matris secundariae nicht geändert. Spezialisierungen betreffen: die etwaige Rückbildung der V. emissaria occipitalis, die genaueren Mündungsverhältnisse der Occipitalvenen, das Verhalten des Schädels in der Regio prootica. Wegen vieler Spezialisierungen in angiologischem Gebiet sind die Vögel mit den Reptilien nicht als direkte Vorfahren der Säugetiere zu betrachten. Das könnten sie den Meningen nach wohl sein, auch bei Mitberücksichtigung der spinalen Verhältnisse (Vv. peridurales).

Die Säugetiere bekamen nur eine V. longitudinalis prosencephali, wurden der Stammvene verlustig sowie der V. cerebialis media und (zum Teil) der V. cerebialis anterior. Sie haben eine V. anastomotica posterior und eine Anterior. Sie bekamen den Sinus petrosus (und cavernosus) sowie ein Emissarium in der Ohrgegend. Die Endomeninx teilte sich in Pia und Arachnoidea, das beeinflusste die Sinus durae secundariae (peridurales) sowie die spinalen Vv. peridurales gar nicht. Kleinere Unterschiede (oft Spezialisierungen) betreffen: unvollständige Stammvenenpersistenz, das Erhaltenbleiben der V. cerebialis media, die Natur und das etwaige Fehlen der V. emissaria in der Ohrgegend, die Rückbildung der V. cerebialis posterior, die Entwicklung der V. occipitalis, die Ausbildung einer V. cerebialis media spuria, die Entstehung (selten!) einer V. longitudinalis rhombencephali (Sinus occipitalis der Anthropotomie).

Die Säugetierorganisation, die man sich, den Meningen nach, aus derjenigen der Vögel heraus entstanden zu denken hat, ist jedoch vom Venenstandpunkt (auch vom schädelmorphologischen Standpunkt, soweit hierher gehörig) weder aus derjenigen der adulten Vögel noch aus derjenigen der erwachsenen oder älterembryonalen Reptilien herzuleiten: da hat man schon auf recht niedere Formen, die nur wenig über *Ceratodus* stehen, zurückzugreifen.

Alles in allem, die Venen des Neurocraniums, soweit intrakraniell, die wir in dem angiologischen Teil meiner Arbeit als Homologa haben betrachten müssen, haben sich in diesem Meningenteil, auch im Verhalten zu den Meningen als Homologa erwiesen. In dieser Hinsicht hat die Meningemorphologie also eine neue Stütze zur angiologischen Venenmorphologie ergeben. Umgekehrt können nunmehr gewissermaßen auch die (stärkeren) intrakraniellen Venen als morphologische Konstanten bei der Identifikation und Homologisierung der Meningen benutzt werden. Auf diese Weise liefert die angiologische Venenmorphologie eine weitere Begründung der Meningemorphologie. Die Teile 1—3 (Angiologie) und 4 (Meningologie) meiner „Morphologie der Sinus durae matris“ stützen und ergänzen sich gegenseitig zu einem Ganzen.

Abgeschlossen den 15. August 1925.

Literaturverzeichnis.

- ¹⁾ *Adamkiewicz, A.*, Die Blutgefäße des menschlichen Rückenmarks. 2. T. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. 3. Abt. **85**. 1882. — ²⁾ *Allen, W. F.*, Studies on the spinal cord and medulla of Cyclostomes, with special reference etc. Journ. of comp. neurol. **26**. 1916. — ³⁾ *Allen, W. F.*, Studies on the spinal cord and medulla of Cyclostomes with special reference etc. Thesis Minnesota 1916. — ⁴⁾ *Allis jun., E. Ph.*, The cranial Muscles and cranial and first spinal Nerves in *Amia calva*. Journ. of morphol. **12**. 1897. — ⁵⁾ *Allis jun., E. Ph.*, The Myodome and Trigemino-facialis-chamber of Fishes and the corresponding Cavities in higher Vertebrates. Journ. of morphol. **32**. 1919. — ⁶⁾ *Allis jun., E. Ph.*, The cranial Anatomy of *Polypterus* with special reference to *Polypterus bichir*. Journ. of anat. **56**. 1922. — ⁷⁾ *Ariens Kappers, C. U.*, The Structure of the Teleostean and Selachian Brain. Journ. of comp. neurol. a. psychol. **16**. 1906. — ⁸⁾ *Ariens Kappers, C. U.*, Untersuchungen über das Gehirn der Ganoiden *Amia calva* und *Lepidosteus osseus*. Abh. d. Senckenberg. Ges. **30**. 1907. — ⁹⁾ *Ariens Kappers, C. U.*, Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. 1. Abschn. Haarlem 1920. — ¹⁰⁾ *Ariens Kappers, C. U.*, The lumbosacral sinus in the spinal cord of birds and its histological constituents. Psychiatr. en neurol. bladen (Haarlem) 1924. — ¹¹⁾ *Ariens Kappers, C. U.*, The Meninges in Cyclostomes, Selachians and Teleosts, compared with those in Man. Proc. of the roy. acad. Amsterdam **28**. 1925. — ¹²⁾ *Ariens Kappers, C. U.*, Comparative Anatomy of the Meninges. Arch. of Neur. and Psych. (im Druck). — ¹³⁾ *Ariens Kappers, C. U.*, und *Carpenter, F. W.*, Das Gehirn von *Chimaera monstrosa*. Folia neurobiol. **5**. 1911. — ¹⁴⁾ *Ariens Kappers, C. U.*, und *Hammer, E.*, Das Zentralnervensystem des Ochsenfrosches (*Rana catesbyana*). Psychiatr. en neurol. bladen 1918. — ¹⁵⁾ *Ayers, H.*, and *Jackson, C. M.*, Morphology of the Myxinoidei. 1. Skeleton and Musculature. Journ. of morphol. **17**. 1901. — ¹⁶⁾ *Baer, M.*, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge bei den Vögeln. Tübinger zool. Arb. **2**. 1896. — ¹⁷⁾ *Berger, E.*, Über ein eigentümliches Rückenmarksband einiger Reptilien und Amphibien. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Naturwiss. Kl. Abt. **3**, **77**. 1878. — ¹⁸⁾ *Bertelli, D.*, Rapporti della pia madre con i solchi del midollo spinale umano. Memor. Soc. Tosc. di Sc. Natur. **12**. 1893. — ¹⁹⁾ *Boehm, R.*, Experimentelle Studien über die Dura mater des Menschen und der Säugetiere. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. **47**. 1869. — ²⁰⁾ *Boeke, J.*, Das Infundibularorgan im Gehirn des Amphioxus. Anat. Anz. **32**. 1908. — ²¹⁾ *Bojanus, L. H.*, Anatomie Testudinis europaeae. Vilnae 1821. — ²²⁾ *Boll, F.*, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Gewebe. 2. Abt. Arch. f. mikroskop. Anat. **8**. 1872. — ²³⁾ *Borchert, M.*, Zur Kenntnis des Zentralnervensystems von Torpedo. Morphol. Jahrb. **36**. 1907. — ²⁴⁾ *Brachet, A.*, Sur l'origine des Ganglions du Trijumeau chez *Chrysemys marginata*. Annales Soc. Roy. Zool. et Malacol. de Belgique **48**. 1914. — ²⁵⁾ *Brauer, A.*, Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere **12**. 1899. — ²⁶⁾ *Brohmer, P.*, Der Kopf eines Embryo von *Chlamydoselachus* und die Segmentierung des Selachierschädels. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **44**. 1908. — ²⁷⁾ *Burckhardt, R.*, Untersuchungen am Gehirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool. **52**. 1891. — ²⁸⁾ *Burckhardt, R.*, Das Zentralnervensystem von *Protopterus annectens*. Berlin 1892. — ²⁹⁾ *Burckhardt, R.*, Das Zentralnervensystem der Selachier als Grundlage für eine Phylogenie des Vertebratenhirns I. Nova Acta. Abhandl. Kais. Leop. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher **73**. 1907. — ³⁰⁾ *Burckhardt, R.*, Das Zentralnervensystem der Selachier als Grundlage für eine Phylogenie des Vertebratenhirns II. Nova Acta. Abh. Kais. Leop. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher **94**. 1911. — ³¹⁾ *Burkard, O.*, Über die Perorbita der Wirbeltiere und ihre muskulösen Elemente. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Suppl.-Bd. 1902. — ³²⁾ *Burlet, H. M. de*, Das Primordialcranium eines Embryos von *Balaenoptera rostrata*. Morphol. Jahrb. **49**. 1914. — ³³⁾ *Burr, H. S.*, and *Robinson, G. B.*, An anatomical study of the Gasserian Ganglion with particular reference to the nature and extent of Meckel's Cave. Anat. record **29**. 1925. — ³⁴⁾ *Bütschli, O.*, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig 1912. — ³⁵⁾ *Butzengeiger, O.*, Vergleichende Untersuchung über die Dura des Menschen und der Säugetiere. Zentralbl. f. Physiol. **26**. 1912. — ³⁶⁾ *Campana*, Physiologie de la Respiration chez les oiseaux. Anat. de l'appareil pneumatique etc. Paris 1875. — ³⁷⁾ *Carus, C. G.*, Traité élémentaire d'Anatomie comparée. Bruxelles 1837. — ³⁸⁾ *Chandler, A. C.*, On a lym-

phoid structure lying over the Myelencephalon of *Lepisosteus*. Univ. of Calif. Public. in Zool. **9**. 1911. — ³⁹⁾ *Clermont, D.*, Sur le développement de la tente du cervelet chez la Taupe. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **83**. 1920. — ⁴⁰⁾ *Clermont, D.*, Développement des Méninges chez la Taupe. Arch. de biol. **32**. 1922. — ⁴¹⁾ *Coggi, A.*, I sacchetti calcari ganglionari e l'acquedotto del vestibulo nelle rane. Atti d. reale accad. d. Lincei. Memor. Cl. di Sc. fis. mat.-natur. **6**. 1889. — ⁴²⁾ *Cole, F. J.*, A monograph on the general Morphology of the Myxinoïd Fishes. I. The Anatomy of the Skeleton. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. **46**. 1909. — ⁴³⁾ *Coupin, F.*, Note préliminaire sur les toiles choroïdiennes des Ganoïdes. Arch. de zool. exp. et gén. **61**. 1922. — ⁴⁴⁾ *Coupin, F.*, Les formations choroïdiennes des poissons. Archives de Morph. génér. et expér. Fasc. **20**. 1924. — ⁴⁵⁾ *Cushing, H.*, and *Weed, L. H.*, Calcareous and osseous deposits in the Arachnoidea. Bull. of the Johns Hopkins hosp. **26**. 1915. — ⁴⁶⁾ *Dean, Bashford*, Chimaeroid Fishes and their Development. Carnegie Institution, Washington 1906. — ⁴⁷⁾ *Dendy, A.*, The intracranial vascular System of *Sphenodon*. Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B. **200**. 1909. — ⁴⁸⁾ *Dexler, H.*, Das Hirn von *Halicore dugong* Erxl. Morphol. Jahrb. **45**. 1912. — ⁴⁹⁾ *Duval, M.*, Recherches sur le Sinus rhomboïdal des oiseaux, sur son développement etc. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1877. — ⁵⁰⁾ *Edinger, L.*, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. 7./8. Aufl. Leipzig 1908, 1911. — ⁵¹⁾ *Ellenberger, W.*, und *Baum, H.*, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 15. Aufl. Berlin 1921. — ⁵²⁾ *Elliot Smith, G.*, The central nervous System. Cunningham's Textbook of Anatomy. 4. Ed. Revised. Edingburgh 1917. — ⁵³⁾ *Farrar*, The Embryonic pia. Americ. Journ. of Insanity. **63**. 1906. — ⁵⁴⁾ *Fernandez, M.*, und *Marcinowski, K.*, Die Entwicklung der Mulita (*Tatusia hybrida* Desm.). La Plata 1915. — ⁵⁵⁾ *Franz, V.*, Sehorgan in Oppels Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. 7. Teil. Jena 1913. — ⁵⁶⁾ *Franz, V.*, Mikroskopische Anatomie der Hilfstteile des Sehorgans der Wirbeltiere. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. **25**. 1924. — ⁵⁷⁾ *Freud, S.*, Über Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, 3. Abt., **78**. 1878. — ⁵⁸⁾ *Fuchs, H.*, Über das Pterygoid, Palatinum und Parasphenoid der Quadrupeden, insbesondere der Reptilien und Säugetiere. Anat. Anz. **36**. 1910. — ⁵⁹⁾ *Fulliquet, G.*, Recherches sur le cerveau du Protopterus annectens. Inaug.-Diss. Genève 1886. — ⁶⁰⁾ *Gadow, H.*, Vögel, in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 6, Abt. 4. Leipzig 1890. — ⁶¹⁾ *Gaupp, E.*, Eekers und Wiedersheims Anatomie des Frosches. Braunschweig 1899. — ⁶²⁾ *Gaupp, E.*, Über die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel. Anat. Hefte **19**. 1902. — ⁶³⁾ *Gaupp, E.*, Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata*. Semons zool. Forschungsreisen **3**. Jena 1908. — ⁶⁴⁾ *Gegenbaur, C.*, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. 1. Leipzig 1898. — ⁶⁵⁾ *Gelderen, Chr. van*, De ontwikkeling der sinus durae matris bij den Mensch. Nederlandsch Tijdschr. v. genesesk. **68**. 1924. — ⁶⁶⁾ *Gelderen, Chr. van*, Zur vergleichenden Anatomie der Sinus durae matris (vorl. Mitt.). Anat. Anz. **58**. 1924. — ⁶⁷⁾ *Gelderen, Chr. van*, Über die Entwicklung der Hirnhäute bei Teleostiern. Anat. Anz. **60**. 1925. — ⁶⁸⁾ *Gelderen, Chr. van*, Vergleichendes, Ergänzendes, Phyletisches und Zusammenfassendes über die neurokraniellen Venen der Vertebraten. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **75**. 1925. — ⁶⁹⁾ *Giebel, C. G.*, Säugetiere in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 6, Abt. 5. Leipzig 1874–1900. — ⁷⁰⁾ *Gierse, A. F.*, Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von *Cyclothone acclinidens*. Inaug.-Diss. Leipzig 1904. — ⁷¹⁾ *Gierse, A. F.*, Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von *Cyclothone acclinidens*. Morphol. Jahrb. **32**. 1904. — ⁷²⁾ *Girgensohn, O. L. G.*, Anatomie und Physiologie des Fischnervensystems. Mém. Acad. Impér. d. Sciences de St. Pétersbourg **5**. 1846. — ⁷³⁾ *Gisi, J.*, Das Gehirn von *Hatteria punctata*. Inaug.-Diss. Basel 1907. — ⁷⁴⁾ *Gisi, J.*, Das Gehirn von *Hatteria punctata*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. **25**. 1907. — ⁷⁵⁾ *Goette, A.*, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875. — ⁷⁶⁾ *Goette, A.*, Zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere II. Arch. f. mikroskop. Anat. **15**. 1878. — ⁷⁷⁾ *Gouillot, N.*, Mémoire sur l'appareil de la respiration dans les oiseaux. Annales d. Sc. Natur., Sér. 3, **5**. 1846. — ⁷⁸⁾ *Graham Kerr, J.*, The Development of *Polypterus senegalus* Cuvier. Vol. of Scientific Papers publ. at Univ. Press. Cambridge 1907. — ⁷⁹⁾ *Greil, A.*, Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blut-

gefäßsystems von *Ceratodus Forsteri* I und II. Semons zool. Forschungsreisen 1. Jena 1908, 1913. — ⁸⁰⁾ *Grobben, K.*, Claus' Lehrbuch der Zoologie. 9. Aufl. Marburg 1917. — ⁸¹⁾ *Gruby*, Recherches anatomiques sur le système veineux de la Grenouille. Annales d. Sc. natur., 2. Sér. 17. 1842. — ⁸²⁾ *Guldberg, G. A.*, Über das Zentralnervensystem der Bartenwale. Christiania 1885. — ⁸³⁾ *Hanson-Pruss, O. C.*, Meninges of Birds with a consideration of the Sinus rhomboidalis. Journ. of comp. Neurol. 36. 1923. — ⁸⁴⁾ *Harvey, S. C.*, and *Burr, H. S.*, An experimental study of the Origin of the Meninges. Proc. of the soc. f. exp. biol. a. med. 22. 1924. — ⁸⁵⁾ *Hasse, C.*, Die Lymphbahnen des inneren Ohres der Wirbeltiere. Hasses Anatom. Studien 1. 1873. — ⁸⁶⁾ *Hatschek, B.*, Studien über die Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien 1882. — ⁸⁷⁾ *Herter, K.*, Ein Beitrag zum Kalksackproblem der Frösche. Anat. Anz. 55. 1922. — ⁸⁸⁾ *Hesser, C.*, Der Bindegewebsapparat und die glatte Muskulatur der Orbita beim Menschen in normalem Zustande. Anat. Hefte 49. 1913. — ⁸⁹⁾ *Hill, J. P.*, and *Fraser, E. A.*, The Development of the Thymus, epithelial bodies and Thyroid in the Marsupialia. Part. I. Philos. Trans. Roy. Soc., London, Ser. B. 207. 1915. — ⁹⁰⁾ *His, W.*, Die Häute und Höhlen des Körpers. Basel 1865. — ⁹¹⁾ *His, W.*, Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. Abh. Königl. Sächs. Ges. d. Wissensch., Math.-Naturw. Kl. 22. 1886. — ⁹²⁾ *His, W.*, Die Häute und Höhlen des Körpers. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1903. — ⁹³⁾ *Hochstetter, F.*, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Monotremen. Semons zool. Forschungsreisen 2. Jena 1896. — ⁹⁴⁾ *Hochstetter, F.*, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der europäischen Sumpfschildkröte (*Emys lutaria Marsili*). Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl. 84. 1908. — ⁹⁵⁾ *Hoffmann, C. K.*, Reptilien in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 6. Abt. 3. Leipzig 1890. — ⁹⁶⁾ *Hofmann, M.*, Die Befestigung der Dura mater im Wirbelkanal. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1898. — ⁹⁷⁾ *Hofmann, M.*, Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksvenen der Vertebraten. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 3. 1901. — ⁹⁸⁾ *Holmgren, N.*, and *Horst, C. J. van der*, Contribution to the Morphology of the Brain of *Ceratodus*. Acta zoologica 6. 1925. — ⁹⁹⁾ *Horst, C. J. van der*, De Myelencephalonkliever van Polyodon, *Acipenser* en *Amia*. Verslag. Koninkl. Akad. v. Wetensch., Afd. Natuurk. 34. 1925. — ¹⁰⁰⁾ *Hoskins, E. R.*, On the Vascularisation of the spinal cord of the pig. Anat. record 8. 1914. — ¹⁰¹⁾ *Howes, G. B.*, and *Swinnerton, H. H.*, On the Development of the Skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus* etc. Transact. Zool. Soc. London 16. 1901. — ¹⁰²⁾ *Hughson, W.*, Meningeal Relations of Hypophysis cerebri. Proceed. Americ. Assoc. of Anatom., Anat. record 23. 1922. — ¹⁰³⁾ *Hultén, O.*, Über die Entwicklung der Falx cerebri und des Tentorium cerebelli im Anschluß an einen Fall von Mißbildung derselben. Upsala läkareförenings förhandl. Ny följd. 26. 1901. — ¹⁰⁴⁾ *Imhof, G.*, Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Lumbalmarkes bei den Vögeln. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. 65. 1905. — ¹⁰⁵⁾ *Jacquet, M.*, Poissons. Traité d'Anatomie comparée pratique par C. Vogt et E. Yung. 2. Paris 1894. — ¹⁰⁶⁾ *Jacquet, M.*, Oiseaux. Traité d'Anatomie comparée pratique par C. Vogt et E. Yung 2. Paris 1894. — ¹⁰⁷⁾ *Jolyet, F.*, and *Blanchard, R.*, Über das Vorkommen eigentümlicher Bänder am Rückenmark der Schlangen. Zool. Anz. 2. 1879. — ¹⁰⁸⁾ *Julin, Ch.*, Recherches sur l'appareil vasculaire et le système nerveux périphérique de l'Ammonoetes. Arch. de biol. 7. 1890. — ¹⁰⁹⁾ *Kadyi, H.*, Über die Blutgefäße des menschlichen Rückenmarks. Lemberg 1889. — ¹¹⁰⁾ *Key, A.*, und *Retzius, G.*, Studier i Nervsystemets Anatomi. Nord. Medic. Arkiv 4. 1872. — ¹¹¹⁾ *Key, A.*, und *Retzius, G.*, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm 1875, 1876. — ¹¹²⁾ *Koller, R.*, Zur vergleichenden Anatomie der Hypophysenumgebung. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 65. 1922. — ¹¹³⁾ *Kölliker, A.*, Vorläufige Mitteilung über den Bau des Rückenmarks bei den niederen Wirbeltieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 9. 1858. — ¹¹⁴⁾ *Kolmer, W.*, Zur Kenntnis des Rückenmarks des Ammonoetes. Anat. Hefte 29. 1905. — ¹¹⁵⁾ *Koltzoff, N. K.*, Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon Planeri*. Bullet. Soc. Impér. d. Natural. d. Moscou, Nouv. Sér. 15. 1902. — ¹¹⁶⁾ *Krause, R.*, Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen I—IV. Berlin und Leipzig 1921—1923. — ¹¹⁷⁾ *Kükenthal, W.*, Vergleichend anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. I. Teil. Denkschr. Mediz. Naturw. Ges., Jena 3. 1889. — ¹¹⁸⁾ *Kupffer, C. von*, Studien zur Entwicklung der Cranioten. 3. Heft. Die Entwicklung der Kopfnerven von *Petromyzon Planeri*. München 1895. —

- ¹¹⁹) *Luchi, P.*, Alcune particolarità anatomiche del rigonfiamento sacrale nel midollo degli uccelli. Memor. Soc. Toscan. di Sc. natur. **10**. 1889. — ¹²⁰) *Lange, S. J. de*, Das Hinterhirn, das Nachhirn und das Rückenmark der Reptilien. Folia neurobiol. **10**. 1917. — ¹²¹) *Lehn, Ch.*, Beitrag zur Kenntnis des Primordialschädels von *Polypterus*. Zeitschr. f. angew. Anat. u. Konstitutionslehre **2**. 1918. — ¹²²) *Lenhossék, M. von*, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Arch. f. mikroskop. Anat. **26**. 1886. — ¹²³) *Lesbre, F. X.*, Précis d'Anatomie comparée des Animaux domestiques. Paris 1923. — ¹²⁴) *Leydig, F.*, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857. — ¹²⁵) *Lönnberg, E.*, Leptocardii. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs Bd. 6, Abt. 1. Leipzig 1901. — ¹²⁶) *Löwe, K.*, Zur Kenntnis des Bindegewebes. III. Teil. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1878. — ¹²⁷) *Marcus, H.*, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Gymnophionen. Morphol. Jahrb. **40**. 1910. — ¹²⁸) *Mattauschek*, Beiträge zur Kenntnis der Arachnoidea spinalis. Arb. a. d. Neurol. Institut der Univ. Wien **17**. 1908. — ¹²⁹) *Mayer, P.*, Über Eigentümlichkeiten in den Kreislauforganen der Selachier. Mitteil. Zool. Station Neapel **8**. 1888. — ¹³⁰) *Melnikow-Raswedenkow, N.*, Histologische Untersuchungen über den normalen Bau der Dura mater usw. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. **28**. 1900. — ¹³¹) *Motta Coco*, Sul potere osteogenetico della dura madre. Contrib. a. istolog. d. dura madre i. alcuni vertebrati inferiori. Anat. Anz. **22**. 1903. — ¹³²) *Müller, J.*, Vergleichende Neurologie der Myxinoiden. Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss. Berlin 1838. — ¹³³) *Munson, J. P.*, Chelonian Brain membranes, brainbladder, metapore and metaplexus. Anat. record **7**. 1913. — ¹³⁴) *Nose, S.*, Zur Struktur der Dura mater cerebri des Menschen. Arb. a. d. Neurol. Institut d. Univ. Wien 1902. — ¹³⁵) *Nußbaum, J.*, Das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei den Cyprinoiden. Zool. Anz. 1881. — ¹³⁶) *Nußbaum, J.*, und *Sidorjak, S.*, Das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei dem Schleimbeißer (*Cobitis fossilis*). Anat. Anz. **16**. 1899. — ¹³⁷) *O'Neil, H. M.*, Hirn- und Rückenmarkshüllen bei Amphibien. Morphol. Arbeiten **8**. 1898. — ¹³⁸) *Oordt, G. J. van*, Early Developmental Stages of *Manis javanica* Desm. Verhandl. Koninkl. Akad. Amsterdam **21**. 1921. — ¹³⁹) *Osawa, G.*, Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. **51**. 1898. — ¹⁴⁰) *Osawa, G.*, Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders (*Cryptobranchus japonicus*). Mitt. a. d. med. Fak. d. Kais. Univ. Tokyo **5**. 1904. — ¹⁴¹) *Ostroumoff, A.*, Zur Entwicklungsgeschichte des Sterletts (*Acipenser ruthenus*). IV. Das Gefäßsystem des Kopfes. Zool. Anz. **32**. 1908. — ¹⁴²) *Parker, T. J.*, Observations on the Anatomy and Development of *Apteryx*. Philos. Trans. Roy. Soc. London **183**. 1892. — ¹⁴³) *Penfield, W. G.*, The cranial subdural space. Anat. record **28**. 1924. — ¹⁴⁴) *Peter, K.*, Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*. Morphol. Jahrb. **25**. 1898. — ¹⁴⁵) *Platè, L.*, Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. I. Teil. Jena 1922. — ¹⁴⁶) *Popa, G. T.*, Structure fonctionnelle de la dure-mère crânienne, avec considérations etc. Annales Scientif. de l'Univers. de Jassy **13**. 1924. — ¹⁴⁷) *Prenant, A.*, Développement du Système nerveux. Poirier-Charpy-Nicolas, Traité d'Anatomie humaine. 3. Ed. **3**. Paris 1921. — ¹⁴⁸) *Rabl-Rückhard*, Das Zentralnervensystem des Alligators. Zeitschr. f. wiss. Zool. **30**. 1878. — ¹⁴⁹) *Rez, H.*, Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Elasmobranchier. Morphol. Jahrb. **17**. 1891. — ¹⁵⁰) *Rez, H.*, Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Amphibien. Morphol. Jahrb. **19**. 1893. — ¹⁵¹) *Roche, G.*, Contribution à l'Etude de l'Anatomie comparée des réservoirs aériens d'origine pulmonaire. Annales des Sc. natur., 7. Sér. **9**. 1891. — ¹⁵²) *Sagemehl, M.*, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische II. Einige Bemerkungen über die Gehirnhäute der Knochenfische. Morphol. Jahrb. **9**. 1884. — ¹⁵³) *Sagemehl, M.*, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characiniden usw. Morphol. Jahrb. **10**. 1885. — ¹⁵⁴) *Salensky, W.*, Développement du Sterlet. Arch. de biol. **2**. 1881. — ¹⁵⁵) *Salvi, G.*, Sopra le sviluppo delle meningi cerebrali. Atti Soc. Toscan. d. Sc. naturali **15**. 1897. — ¹⁵⁶) *Salvi, G.*, Sopra il tentorium osseum in alcuni mammiferi. Monit. Zool. Ital. **9**. 1898. — ¹⁵⁷) *Salvi, G.*, L'istogenesi e la struttura delle meningi. Atti Soc. Toscan. d. Sc. naturali **16**. 1898. — ¹⁵⁸) *Sarasin, P.*, und *Sarasin, F.*, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—1886. Wiesbaden 1887, 1890. — ¹⁵⁹) *Schäfer, E. A.*, and *Symington, J.*, Neurology. Part. I: Quain's Elements of Anatomy **3**, II. Edit. London 1909. — ¹⁶⁰) *Schaffer, J.*, Lehrbuch der Histologie und Histogenese. 2. Aufl. Leipzig 1922. — ¹⁶¹) *Schauinsland, H.*,

Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Sphenodon. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. **56**. 1900. — ¹⁶²) *Schauinsland, H.*, Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre **3**. 1904. — ¹⁶³) *Schlesinger, H.*, Über ein bisher nicht beschriebenes fibröses Rückenmarksband der Säugetiere. Arb. a. d. Institut f. Anat. u. Physiol. d. Zentralnervensyst. a. d. Wiener Univers. 1894. — ¹⁶⁴) *Schmalhausen, J. J.*, Über die Autostylie der Dipnoi und der Tetrapoda. Anat. Anz. **56**. 1923. — ¹⁶⁵) *Schmalhausen, J. J.*, Der Suspensorialapparat der Fische und das Problem der Gehörknöchelchen. Anat. Anz. **56**. 1923. — ¹⁶⁶) *Schöbl, J.*, Über die Blutgefäße des cerebrospinalen Nervensystems der Urodelen. Arch. f. mikroskop. Anat. **20**. 1882. — ¹⁶⁷) *Schreiner, K. E.*, Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung der Occipitalregion von *Amia* und *Lepistosteus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. **72**. 1902. — ¹⁶⁸) *Schwalbe, G.*, Der Arachnoidealraum, ein Lymphraum und sein Zusammenhang mit dem Perichorioidealraum. Zentrabl. f. d. Mediz. Wissensch. 1869. — ¹⁶⁹) *Selenka, E.*, Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. IV. Heft. Das Opossum. Wiesbaden 1887. — ¹⁷⁰) *Seters, W. H. van*, Le développement du chondrocrâne d'*Alytes* obstetricans avant la métamorphose. Arch. de biol. **32**. 1922. — ¹⁷¹) *Sewertzoff, A. N.*, Die Entwicklung des Selachierschädels. C. v. Kupfer-Festschrift. Jena 1899. — ¹⁷²) *Shimada, K.*, Untersuchungen über das Rückenmark und seine Hüllen des *Cryptobranchus japonicus*. Kyoto Igoko Zaisi. Organ d. Med. Ges. Kyoto 8. 1910. — ¹⁷³) *Shimada, K.*, Über die Wirbelsäule und die Hüllen des Rückenmarks von *Cryptobranchus japonicus*. Anat. Hefte **44**. 1911. — ¹⁷⁴) *Shimada, K.*, Über die Segmentierung des eigentümlichen Rückenmarksbandes und die Hoffmannschen Kerne des Rückenmarkes von einigen Schlangen. Anat. Anz. **42**. 1912. — ¹⁷⁵) *Shimada, K.*, Über das Ligamentum denticulatum der Vögel (*Passer Montana*, *Gallus domesticus*). Folia anat. japon. **1**. 1922. — ¹⁷⁶) *Soulié, A.*, Enveloppes des centres nerveux ou méninges par A. Charpy. In Poirier-Charpy-Nicolas. Traité d'anat. humaine. 3. Ed. **3**. Paris 1921. — ¹⁷⁷) *Stannius, H.*, Siebolds und Stannius' Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 2. Teil. Wirbeltiere. Berlin 1846. — ¹⁷⁸) *Stendell, W.*, Die Hypophysis cerebri. Oppels Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie **8**. Jena 1914. — ¹⁷⁹) *Sterzi, G.*, Die Rückenmarkshüllen der schwanzlosen Amphibien. Ein Beitrag zur Phylogenese. Verhandl. Anat. Ges. (Tübingen) **13**. 1899. — ¹⁸⁰) *Sterzi, G.*, Die Rückenmarkshüllen der schwanzlosen Amphibien. Anat. Anz. **16**. 1899. — ¹⁸¹) *Sterzi, G.*, Le meningi spinali dei Pesci. Contributo alla filogenesi delle meningi spinali. Monit. Zool. Ital. **10**. 1899. — ¹⁸²) *Sterzi, G.*, Gli Spazii linfatici delle meningi spinali ed loro significato. Monit. Zool. Ital. **12**. 1901. — ¹⁸³) *Sterzi, G.*, Ricerche intorno all'Anatomia comparata ed all'ontogenesi delle meningi. Atti Reale Istit. Veneto di Sc. Lett. e Arti **60**. 1901. — ¹⁸⁴) *Sterzi, G.*, Recherches sur l'anatomie comparée et sur l'ontogénèse des Méninges. I. Partie. Méninges médullaires. Arch. ital. di biol. **37**. 1902. — ¹⁸⁵) *Sterzi, G.*, Intorno alla divisione della dura madre dall'endocranio. Monit. Zool. Ital. **13**. 1902. — ¹⁸⁶) *Sterzi, G.*, Sviluppo delle meningi midollari dei Mammiferi. Arch. ital. di anat. e di embriol. **1**. 1902. — ¹⁸⁷) *Sterzi, G.*, Die Blutgefäße des Rückenmarks. Untersuchungen über ihre vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Anat. Hefte **24**. 1904. — ¹⁸⁸) *Sterzi, G.*, Intorno alla struttura dell'ipofisi ne vertebrati. Atti Acad. Venet. Trent. Istriana Cl. d. Sc. nat. **1**. 1904. — ¹⁸⁹) *Sterzi, G.*, Il sacco endolinfatico. Ricerche anatomiche ed embriologiche. Morphol. Jahrb. **39**. 1909. — ¹⁹⁰) *Sterzi, G.*, Intorno alle meningi midollari ed al legamento denticolato degli ofidi. Anat. Anz. **43**. 1913. — ¹⁹¹) *Stieda, L.*, Studien über das zentrale Nervensystem der Vögel und Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. **19**. 1869. — ¹⁹²) *Stieda, L.*, Studien über den *Amphioxus lanceolatus*. Mém. Acad. Impér. de Sc. de St. Pétersbourg, Sér. 7, **19**. 1873. — ¹⁹³) *Stieda, L.*, Studien über das Zentralnervensystem der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. **20**. 1870. — ¹⁹⁴) *Stieda, L.*, Über den Bau des Rückenmarks der Rochen und Haie. Zeitschr. f. wiss. Zool. **23**. 1873. — ¹⁹⁵) *Stieda, L.*, Über den Bau des zentralen Nervensystems des Axolotl. Zeitschr. f. wiss. Zool. **25**. 1875. — ¹⁹⁶) *Stieda, L.*, Über den Bau des zentralen Nervensystems der Schildkröte. Zeitschr. f. wiss. Zool. **25**. 1875. — ¹⁹⁷) *Stöhr, Ph.*, Beobachtungen über die Innervation der Pia mater des Rückenmarkes und der Telae chorioideae beim Menschen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **64**. 1922. — ¹⁹⁸) *Strasser, H.*, Über die Hüllen des Gehirns und des Rückenmarks, ihre Funktionen und ihre Entwicklung. Cpt. rend. assoc. d. Anatomistes (Lyon) **3**. 1901. — ¹⁹⁹) *Streeter, G. L.*, The Structure of the spinal cord of the Ostrich.

Americ. Journ. of anat. **3**. 1904. — ²⁰⁰) *Streeter, G. L.*, Die Entwicklung des Nervensystems. Keibel und Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Bd. 2. Leipzig 1911. — ²⁰¹) *Studnicka, F. K.*, Die Parietalorgane. Oppels Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 5. Jena 1905. — ²⁰²) *Trautmann, A.*, Die makroskopischen Verhältnisse der Hypophyse der Haussäugetiere. Arch. f. prakt. Tierheilk. 1909. — ²⁰³) *Trolard, P.*, Recherches sur l'Anatomie des Méninges spinales, des nerfs sacrés etc. Arch. de physiol. norm. et pathol. Sér. 4, **2**. 1880. — ²⁰⁴) *Trolard, P.*, De quelques particularités de la dure mère. IV. Un cas de double dure-mère. Journ. de l'anat. et de la physiol. **26**. 1896. — ²⁰⁵) *Valenti, G.*, Sullo sviluppo dei prolungamenti della pia madre nelle scissure cerebrali. Monit. Zool. Ital. **2**. 1891. — ²⁰⁶) *Valenti, G.*, Sulle sviluppo dei prolungamenti della pia madre nelle scissure cerebrali. Atti Soc. Toscan. di Sc. Natur. Pisa **12**. 1893. — ²⁰⁷) *Valenti, G.*, Sur le développement des prolongements de la pie mère dans les scissures cérébrales. Arch. ital. de biol. **20**. 1894. — ²⁰⁸) *Vignolo*, Sulla funzione osteogenetica della dura madre. Monit. Zool. Ital. **4**. 1893. — ²⁰⁹) *Voeltzkow, A.*, Biologie und Entwicklung usw. von *Crocodylus madagascariensis* Grand. Abh. d. Senckenberg. Ges. **26**. 1889. — ²¹⁰) *Voit, M.*, Die Abducensbrücke, ein Rest der primären Schädelwand. Anat. Anz. **52**. 1919. — ²¹¹) *Walddeyer, W.*, Beiträge zur Kenntnis der Lymphbahnen des Zentralnervensystems. Arch. f. mikroskop. Anat. **17**. 1880. — ²¹²) *Weed, L. H.*, The formation of the cranial subarachnoid spaces. Anat. record **10**. 1916. — ²¹³) *Weed, L. H.*, The Development of the cerebrospinal spaces in pig and man. Contrib. to Embryol. Carneg. Instit. Washington **5**. 1917. — ²¹⁴) *Weed, L. H.*, The absorption of cerebrospinal fluid into the venous system. Americ. Journ. of anat. **31**. 1923. — ²¹⁵) *Weismann*, Über die Hüllen des Gehirns und des Rückenmarks. Cpt. rend. assoc. des Anatomistes **3**. Lyon 1901. — ²¹⁶) *Whiteside, B.*, The Development of the Saccus endolymphaticus in *Rana temporaria* Linné. Americ. Journ. of anat. **30**. 1922. — ²¹⁷) *Wiedersheim, R.*, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879. — ²¹⁸) *Wiedersheim, R.*, Das zentrale Nervensystem. Eckers und Wiedersheims Anatomie des Frosches. Braunschweig 1887. — ²¹⁹) *Wiedersheim, R.*, Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 4. Aufl. Jena 1898. — ²²⁰) *Wijhe, J. W. van*, Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. Niederl. Arch. f. Zool. **5**. 1882. — ²²¹) *Wiley, A.*, The later larval Development of Amphioxus. Quart. Journ. of microscop. science **32**. 1891. — ²²²) *Woerdeman, M. W.*, Vergleichende Ontogenie der Hypophysis. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. **86**. 1914. — ²²³) *Woerdeman, M. W.*, Over een weinig bekend gedeelte der Hypophyse. Nederlandsch Tijdschr. v. genesesk. 1918. — ²²⁴) *Woollard, H. H.*, Vital Staining of the Leptomeninges. Journ. of anat. **58**. 1924. — ²²⁵) *Wright, R. R.*, On the nervous System and sense Organs of *Amiurus*. Proceed. Canad. Instit. **2**. 1884. — ²²⁶) *Zander, R.*, Beiträge zur Morphologie der Dura mater und zur Knochenentwicklung. Festschr. C. v. Kupffer. Jena 1899. — ²²⁷) *Ziehen, Th.*, Nervensystem I. Teil. In Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen. Bd. 4. Jena 1899. — ²²⁸) *Zuckerkandl, E.*, Zur Anatomie von *Chiromys madagascariensis*. Denkschr. Kais. Akad. Wien, mathem.-naturw. Klasse **68**. 1899.

Literaturnachträge.

²²⁹) *Kolmer, W.*, Das Endothel der Dura mater. Anat. Anz. **60**. 1925. — ²³⁰) *Loechi, R.*, Ossificacoes tentoriaes peritrigeminaes e suprapetrosas no cranco humano. Inaug.-Diss. S. Paulo 1925. — ²³¹) *Verga, P.*, Di una particolarita morfologica della dura madre spinale. Monit. Zool. Italiano **35**. 1924.

Berichtigung.

In der Abb. 21 B (Anura) hat der Verfasser die beiden Ektomeninxgrenzschichten gar zu undeutlich gezeichnet. Sie sollten etwa wie in der Abb. 24 A (Sauria) zur Darstellung gelangt sein.

STELLINGEN

I

Het oxychromatine der nucleolen verdwijnt niet in het begin der karyokinese en wordt niet aan het einde ervan opnieuw gevormd.

II

De vv. laterales der Selachi zijn met de vv. abdominales der lagere Tetrapoden en ten deele met de Vv. umbilicales der vogels en zoogdieren homoloog.

III

De leer van de costale herkomst van het borstbeen der Amnioten is onjuist.

IV

Men heeft niet het recht aan de normale milt behalve een phagocyttaire functie ook een haemolytische toe te kennen.

V

Het is niet waarschijnlijk, dat het kippensarcoom van ROUS door een virus wordt veroorzaakt.

VI

Diabetes insipidus kan voorkomen bij personen, wier hypophysis cerebri intact is.

VII

De strijd, welke gevoerd werd om den zetel van het hormoon, dat den bronstcyclus veroorzaakt, is beslist ten gunste van het follikelvocht.

VIII

Nieuwere anatomische onderzoekingen maken waarschijnlijk, dat de stierhoornvormige maag der röntgenologie niet bestaat.

IX

Bij vrouwen komen velerlei woekeringen voor, die morphologisch en functioneel met het normale endometrium overeenstemmen.

X

Onderzoekingen over de pneumatisatie van het skelet wijzen uit, dat niet elk dik neusholteslijmvlies als ontstoken mag worden beschouwd.

XI

Het bewijs, dat van paraffineprothesen deeltjes door phagocytose worden weggevoerd, is niet geleverd.

XII

Het is niet bewezen, dat coloboom bij het konijn geïnduceerd kan worden en evenmin, dat een „geïnduceerd” coloboom erfelijk zou zijn.

XIII

Voor een juist inzicht in de morphologie der sinus durae matris is eenige kennis van de morphologie van de trigeminofacialiskamer en van het cavum epiptericum onmisbaar.
