
II. Literaturübersicht

II.1. Aufbau der Meningen beim Menschen und Säuger

KEY und RETZIUS legten 1875 den Grundstein für eine genauere Beschreibung der Meningen beim Menschen und Säuger. Ihren Untersuchungen folgten verschiedenste experimentelle, makroskopische und lichtmikroskopische Arbeiten, die zum Ziel hatten, die feinere Struktur der Meningen zu klären und mögliche Abflusswege für den Liquor cerebrospinalis zu finden. Aus dieser Zeit stammen viele sich einander widersprechende Beschreibungen der Morphologie der Meningen, deren Interpretation aufgrund der unzureichenden verfügbaren Technik oft zu missverständlichen Definitionen oder heute als Artefakte zu wertenden Ergebnissen wie dem "Spatium subdurale" führten.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen haben die Kenntnisse über die Struktur der Meningen wesentlich erweitert: Sie haben Definitionen der Meningenanteile und Grundlagen für funktionelle Deutungen geschaffen. Die folgende Darstellung der Morphologie der Meningen berücksichtigt überwiegend diese Untersuchungen.

Bei den Meningen des Menschen und der Säuger werden eine dem Zentralnervensystem aufliegende Leptomeninx (weiche Hirnhaut) und eine darüber gelegene Pachymeninx (harte Hirnhaut) unterschieden. Die Leptomeninx enthält einen mit Liquor cerebrospinalis gefüllten Raum, der das Zentralnervensystem allseitig umgibt.

Die dem Gehirn resp. Rückenmark direkt anliegende Schicht der Leptomeninx ist die Pia mater. Sie führt die versorgenden Gefäße an das Nervengewebe heran und füllt alle Einsenkungen der Oberfläche aus. Die Pia mater besteht hirnseitig aus einer Schicht abgeflachter Bindegewebszellen, der Intima piae, gefolgt von einem locker gefügten kollagenfaserigen Bindegewebe, das Verbindung zu den perivaskulären Virchow-Robinschen Räumen des Gehirns hat (KRISCH et al. 1984) und flüssigkeitsreiche interzelluläre Spalträume aufweist, die KRISCH et al. (1984) und ANGELOV & VASILEV (1986) als "pialen Raum" beschreiben. Die Pia ist von der Membrana limitans gliae superficialis durch eine kontinuierliche Basalmembran getrennt, über der noch ein dünner, mit einzelnen Kollagenfasern angefüllter Spalt liegt. Dieser wird bei KRISCH et

al. (1984), ANGELOV & VASILEV (1986) und HAINES (1990) als "subpialer Raum" bezeichnet.

Auf die Pia mater folgt nach außen hin die Arachnoidea, die aus zwei Schichten besteht: einer äußeren arachnoidalen Barrierschicht und der zwischen Pia und Barrierschicht gelegenen Trabekulärschicht. Unterhalb der Barrierschicht und zwischen den Trabekeln befindet sich der Liquorraum, das Cavum subarachnoideale.

Die Grenzschicht zwischen Pia und Cavum subarachnoideale wird durch eine kontinuierliche Schicht aus Mesothelzellen gebildet, die sich, meist ohne die Ausbildung einer Basalmembran, aus Fibrozyten differenziert haben. Sie weisen gelegentlich Poren auf, über die ein Austausch zwischen Liquor cerebrospinalis und dem flüssigkeitsreichen leptomeningealen Gewebe denkbar ist. Diese Mesothelzellschicht ist morphologisch von dem Mesothel, das das übrige Cavum leptomeningicum auskleidet, nicht zu unterscheiden. Ob sie zur Pia mater zu rechnen ist (ANDRES 1967a) oder zur Arachnoidea (ANGELOV & VASILEV 1986) gehört, ist aus der Literatur nicht zu klären. Sie ist aber für die Benennung des angrenzenden Flüssigkeitsraumes von Bedeutung: Rechnet man sie zur Pia, so muss man von einem Cavum subarachnoideale sprechen, zählt sie zur Arachnoidea, ist der Begriff Cavum arachnoideale zutreffend. Da sowohl Pia als auch Arachnoidea Teile der Leptomeninx sind, soll hier der neutrale Begriff *Cavum leptomeningicum* verwendet werden (vgl. dazu auch FANKHAUSER 1962), obwohl die offizielle Nomenklatur den Begriff *Cavum subarachnoideale* verwendet.

Das Cavum leptomeningicum (Cavum subarachnoideale bei ANDRES resp. Cavum arachnoideale bei ANGELOV & VASILEV) ist – wie oben erwähnt - von zahlreichen verzweigten Trabekeln durchzogen, die ein Maschenwerk von der Pia zur Arachnoidea bilden und letzterer zugerechnet werden. Diese Trabekel sind vollständig von Mesothel überzogen, das sich aus Arachnoidalzellen gebildet hat und von retikulären Fasern und Mikrofilamenten gestützt wird. Auch hier ist eine Basalmembran nur gelegentlich ausgebildet. Größere Trabekel ermöglichen den Durchtritt von Blutgefäßen durch das Cavum leptomeningicum und die ansonsten gefäßfreie Arachnoidea. Diese arachnoidale Trabekulärschicht ist durch eine Basalmembran von der arachnoidalen Barrierschicht (HAINES 1990, VANDENABEELE et al. 1996) getrennt, aber auch mit gelegentlichen Desmosomen an ihr verankert. Die arachnoidale Barrierschicht ist eine flache Lage

zellreichen Bindegewebes, das die periphere Begrenzung des Cavum leptomeningicum bildet. Sie enthält nach VANDENABEELE et al. (1996) in der Regel kein Kollagen; ANGELOV & VASILEV (1986) fanden bei der Katze aber einige Kollagen enthaltende Bezirke. Die kompakten, interdigitierenden Zellen weisen einen großen Reichtum an Organellen und Zellverbindungen, vor allem tight junctions (HAINES 1990) auf, die für die Barrierefunktion hauptsächlich verantwortlich gemacht werden. Die Zellen lassen nur kleine Interzellularspalten zwischen sich frei (ANDRES 1967a, ANGELOV & VASILEV 1986), jedoch können an bestimmten Lokalisationen (Lamina cribrosa, Arachnoidalzotten und andere) Bezirke fast mesenchymalen Charakters mit langen Zellausläufern und großen Interzellularspalten auftreten (ANDRES 1967a).

Auf die Arachnoidea folgt ein schmaler Streifen elektronendichten Materials, der tierartlich unterschiedlich breit sein kann, jedoch selten breiter als 11 nm ist (ANDRES 1967a, ANGELOV & VASILEV 1986). Er bildet eine kontinuierliche Grenze zu einer Schicht flacher, langer Zellen, deren dünne Zytoplasmalamellen nur elektronenmikroskopisch aufzulösen sind. In ihren schmalen Interzellularräumen sind weder Basalmembranen noch Kollagenfibrillen zu finden, doch es sind reichlich Haftstrukturen in Form von Desmosomen und Nexus ausgebildet, die die Zellen untereinander und gelegentlich mit der arachnoidalen Barrierschicht verbinden.

Diese Zellschicht wird laut ANDRES (1967a) schon im Embryonalstadium als Duragrenzschicht angelegt und von ihm in Anlehnung an das perineurale Epithel peripherer Nerven als "subdurales Neurothel" bezeichnet. Bei ANGELOV & VASILEV (1986) findet sich die Bezeichnung "inner dural layer", bei VANDENABEELE et al. (1996) und HAINES (1990) "dural border cell layer".

Die Benennung dieser Schicht lässt erkennen, dass sie einige Autoren der Pachymeninx, andere (z.B. ANDRES 1967a) aufgrund ihrer Histogenese der Leptomeninx zurechnen. Das Neurothel ist gefäßfrei, doch wird ihm eine resorptive Funktion zugeschrieben, da es eine starke Membranvesikulation aufweist (ANDRES 1967a). Ein Subduralraum (Spatium subdurale) ist nicht existent (HAINES 1990).

Die Dura mater schließt sich an das Neurothel als Pachymeninx an. Sie ist eine derbe, fibröse Membran, die große venöse und sinuidale Blutleiter enthält. In der Schädelhöhle ist

sie mit dem Periost verschmolzen, im Rückenmark befindet sich ein mit Fettgewebe gefüllter Epiduralraum zwischen Dura und Periost des Wirbelkanals (Endorhachis).

ANGELOV & VASILEV (1986) unterscheiden aufgrund des höheren Anteils an Kollagenfibrillen und deren Anordnung bei der Katze eine äußere durale Schicht, die sich elektronenmikroskopisch von der mittleren duralen Schicht mit deutlich mehr Fibrozyten und Fibroblasten abgrenzen lässt.

II.2. Übergang der Hüllen des ZNS auf die Hüllen peripherer Spinalnerven

Im Zusammenhang mit den Hüllen des Zentralnervensystems beschrieben KEY und RETZIUS (1875) auch die Hüllen peripherer Nerven, die sie Endo-, Peri- und Epineurium benannten. Nach der Definition von STÖHR jr. (1928) ist das Epineurium die äußerste Hülle, enthält neben längsverlaufenden Kollagenfaserbündeln elastische Fasern und Fettzellen und führt die versorgenden Blutgefäße. Zur Oberfläche wird sein Gewebe lockerer, nach innen sendet es Septen, die die Sekundärbündel der Nervenfasern umfassen.

Jedes einzelne Sekundärbündel wird vom Perineurium umschlossen, nach STÖHR (1928) eine "sehr feste bindegewebige Umhüllung, [die] neben den faserigen Bestandteilen auch eine Menge glatter Endothelzellen enthält." Dieses Endothel konnte bereits von KEY & RETZIUS (1875) gefunden werden, wurde eingehender von SHANTHAVEERAPPA & BOURNE (1962) untersucht und wird heute als Perineuralepithel bezeichnet. Innerhalb der Sekundärbündel finden sich feine Bindegewebszüge, das Endoneurium, das die einzelnen Nervenfasern mit der KEY-RETZIUSschen Fibrillenscheide umgibt und mehrere Fasern zu Primärbündeln zusammenfasst.

Das Endoneurium wird allgemein als Fortsetzung der Leptomeninx angesehen, wobei die Pia und die Arachnoidea die austretenden Nerven unter einer Mesotheldecke durch das Cavum leptomeningicum begleiten und dann als Endoneurium fortlaufen. Die Dura entspricht dem Perineurium und legt sich dem Endoneurium beim Austritt der Nerven aus dem meningealen Schlauch an.

Das Perineuralepithel mit seinen mesothelartigen, von Basalmembranen umgebenen Zellen konnte lange keiner entsprechenden Struktur der Meningen zugeordnet werden. SHANTHAVEERAPPA & BOURNE (1962) sehen in ihm eine Verlängerung der Leptomeninx und weisen nach, dass es sich sehr weit nach distal, bis an die Nervenendigungen heran, fortsetzt. ANDRES (1967a) stellt bei seiner Beschreibung des subduralen Neurothels fest, dass es kontinuierlich in das Perineuralepithel der Hüllen spinaler Nerven übergehe, an dessen Bildung sich allerdings auch Zellen der arachnoidalen Barrierschicht beteiligen könnten. McCABE & LOW (1968) stellen dies wieder in Frage, indem sie das Perineuralepithel der Spinalnerven als eine sich zwischen Dura und Arachnoidea nach zentral schiebende, allmählich auslaufende Zellschicht mit

Basalmembran beschreiben, doch trifft die Beschreibung dieser Zellen (bis auf die Basalmembran) recht gut die Neurothelzellen, die die Autoren nicht erwähnen. Sie vermuten eine Beteiligung der äußersten Arachnoidalschichten am Perineuralepithel. Demnach scheint die Frage nach dem Ursprung des Perineuralepithels nicht vollständig geklärt.

Sowohl ANDRES (1967a) als auch McCABE & LOW (1968) beschreiben das Cavum leptomeningicum im Austrittswinkel der Spinalnerven als blind endend, wobei die drei Autoren einen Flüssigkeitsaustausch zwischen Liquorraum und Interzellularraum des Endoneuriums aufgrund der Struktur des Mesothels für wahrscheinlich halten. MALLOY & LOW (1974) bestätigen dies durch rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen, bei denen sie die Arachnoidea in diesem Bereich als eine fenestrierte Schürze aus zahlreichen, miteinander verschmolzenen Trabekeln beschreiben. Sie berichten zudem von einer blindsackähnlichen Fortsetzung des Cavum leptomeningicum zwischen der dorsalen und ventralen Nervenwurzel, falls beide Wurzeln durch dieselbe durale Öffnung treten. Dieser Blindsack kann laut BRIERLEY & FIELDS (1948) bis an das Ganglion spinale reichen.

ANDERSON (1969) beschreibt eine Fortsetzung des Cavum leptomeningicum um den Nervus opticus herum. Diese sogenannte Opticus-Scheide tritt beim Menschen und Säuger gleichermaßen auf. Über die Morphologie des Endes des Cavum leptomeningicum am Austritt der Hirnnerven gibt es nach meiner Kenntnis noch keine elektronenmikroskopischen Untersuchungen. Die Modelle und Ergebnisse, die aufgrund experimenteller Untersuchungen entstanden sind und sich vor allem mit den Nervi olfactorii befassen, werden im Abschnitt II.4. besprochen.

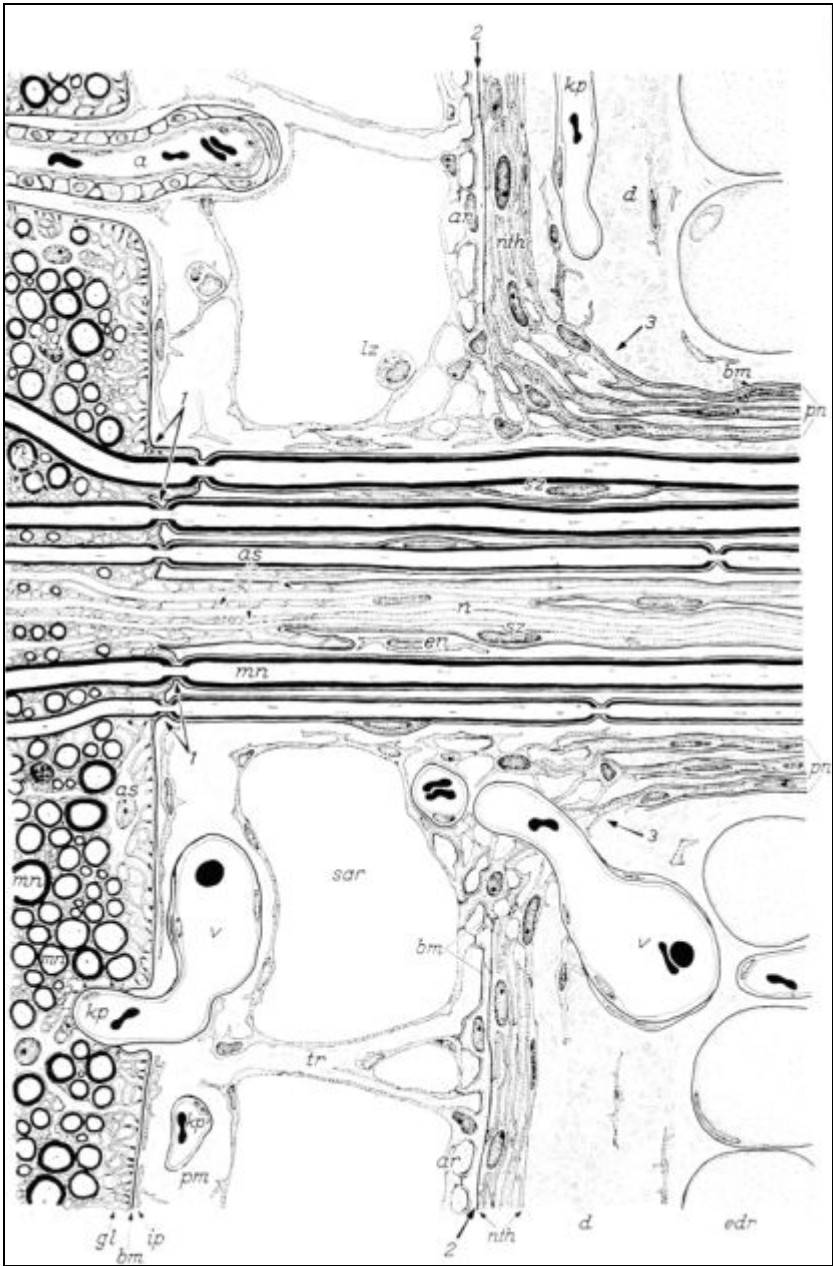


Abb. 1.: Halbschematische Darstellung der Rückenmarkshäute im Querschnitt (aus: ANDRES, K. H. (1967a): Über die Feinstruktur der Arachnoidea und Dura mater von Mammalia. *Z. Zellf.* 79: 272-295).

Links Oberfläche der Medulla spinalis mit Querschnitten von markhaltigen (*mn*) und marklosen (*n*) Neuriten, Oligodendrogliazellen (*og*) und Astrozyten (*as*). Die Astrozyten bilden mit ihren Ausläufern das Stratum marginale gliae (*gl*), das sich gegen die Pia mater durch die Membrana limitans gliae (*bm*), d.h. durch eine Basalmembran abgrenzt. Die unmittelbar anschließende Intima piaie (*ip*) enthält reichlich abgeflachte Bindegewebszellen. In der Pia mater (*pm*) sind eine Arteriole (*a*), eine Vene (*v*) und Kapillaren (*kp*) dargestellt. Im Bereich des Austrittes einer Nervenwurzel geht die Membrana limitans gliae kontinuierlich in die Basalmembran der peripheren markhaltigen (*mn*) und marklosen (*n*) Nervenfasern über (siehe Pfeile 1). Pia mater (*pm*) und Arachnoidea (*ar*) bilden durch die Fasern der Trabekel (*tr*) eine einheitliche Bindegewebsformation, die auch direkt mit dem Endoneurium (*en*) der Nervenwurzel und damit auch dem Endoneurium des peripheren Nerven zusammenhängt. Der Subarachnoidalraum (*sar*) ist vollständig von Mesothel ausgekleidet; Liquorzelle (*lz*). Eine Basalmembran fehlt unter dem Mesothel. Der von Zellen umschlossene Bindegewebsraum der Arachnoidea ist nur nach außen zur Dura durch seine Basalmembran (*bm*) abgegrenzt. Zwischen Arachnoidea und Dura mater liegt das geschichtete subdurale Neurothel (*nth*). Ein kontrastreicher Interzellularspalt (Pfeil 2) trennt die arachnoidale von der subduralen Zellschicht. In der Randzone des Nervenwurzelaustrittes durch die Dura erfährt das subdurale Neurothel eine retikuläre Auflockerung. Hier bestehen direkte Verbindungen zum Neurothel der Perineuralscheide (*pn*) (Pfeile 3). Die Neurothelschichten der Perineuralscheide tragen Basalmembranen. Dura (*d*); Epiduralraum mit Fettzellen (*edr*); Schwannzellen (*sz*).

[Originallegende]

II.3. Die PACCHIONI'schen Granulationen beim Menschen und Säuger

Die Granulationen der Leptomeninx sind nach ihrem Erstbeschreiber (PACCHIONI 1705, eine Biographie findet der interessierte Leser bei BRUNORI et al. 1993) benannte, makroskopisch sichtbare Ausstülpungen der Arachnoidea in die Dura mater. Sie wurden zunächst nur in den Hirnhäuten des Menschen beschrieben, konnten dann aber auch bei Primaten, beim Pferd und mikroskopisch in kleinerer Form als sogenannte Villi arachnoidales bei anderen Säugetieren von verschiedenen Autoren nachgewiesen werden. So fand z.B. ANDRES (1967b) sie bei Hund und Katze, JAYATILAKA (1965) beim Schaf, HÄLLER (1961) und FANKHAUSER (1962) bei Pferd, Rind, Schaf, Hirsch, Hund und Dachs. Beim Pferd sollen sie mit 0,5-1 cm Durchmesser besonders groß sein (HÄLLER 1961, FANKHAUSER 1962). WELCH & POLLAY (1963) wiesen Arachnoidalzotten in den Rückenmarkshäuten zweier Affenarten nach, und zwar um die Spinalnervenwurzeln an der Einmündung spinaler Venen in den duralen Venenplexus. Ob das Vorkommen von Granulationen von der Hirngröße abhängt, ist aus der Literatur nicht zu klären. Die Hirnmasse an sich steht im Tierreich nach JERISON (1970) und HARVEY & KREBS (1990) in einem lockeren Zusammenhang zur Körpermasse. Die Hirnmasse (E) steigt in Abhängigkeit von der Körpermasse (P) nach der Formel $E = 0,12 P^{2/3}$. Dabei kann zwischen der so errechneten erwarteten Hirnmasse und der tatsächlichen Hirnmasse im Einzelfall ein erheblicher Unterschied bestehen, so dass HARVEY & KREBS (1990) den Einfluss anderer Faktoren auf die Hirnmasse für wichtiger halten als den der Körpermasse.

Villi arachnoidales oder Arachnoidalzotten und PACCHIONI'sche Granulationen unterscheiden sich nicht strukturell, sondern nur in der Größe; daher sollen hier alle entsprechenden Gebilde als PACCHIONI'sche Granulationen (im folgenden auch nur als Granulationen) bezeichnet werden.

Die Lokalisation der Granulationen ist bei Tier und Mensch grundsätzlich ähnlich. Es handelt sich um pilz- oder blumenkohlartige Bildungen der Arachnoidea, die sich in unterschiedlicher Zahl an den großen venösen Blutleitern der Dura mater befinden, vor allem am Sinus sagittalis superior, beim Menschen an den Lacunae laterales. COOPER (1958) stellt in ihrer Arbeit über menschliche Granulationen fest, dass sie hauptsächlich an Stellen liegen, wo größere intra- und extrakranielle Venen (Vv. diploicae) in den Sinus

sagittalis superior einmünden. Dies wird von allen Autoren, die sich mit Granulationen beim Tier befassen, bestätigt; FANKHAUSER (1962) und WELCH & POLLAY (1963) beschreiben aber auch Granulationen, die sich abseits von venösen Blutleitern befinden. GAILLOUD et al. (2001) untersuchten in einer humanmedizinischen angiographischen Studie die Einmündung der LABBÉschen Vene (V. anastomotica inferior) in den Sinus transversus und fanden dort bei 21,5 % der Patienten eine Granulation. Aufgrund der Abhängigkeit einer Ausbildung der Granulation von der Ausbildung der Vene halten sie eine induktive Wirkung afferenter Venen auf die Entwicklung von Granulationen im Allgemeinen für möglich.

Wie weit sich in den Granulationen die Leptomeninx den venösen Blutleitern der Dura annähert, ist strittig. COOPER (1958/60), SOLNITZKY (1961) und KRAHN & RICHTER (1976) beispielsweise finden sie beim Menschen immer von einer dünnen Duraschicht überzogen, FANKHAUSER (1962), ALKSNE & WHITE (1965), ANDRES (1967b) und andere Autoren finden sie beim Tier direkt bis an das Endothel der Sinus und Venen heranreichend; allerdings ist laut ANDRES (1967b) die Arachnoidea stets vom subduralen Neurothel überzogen. KIDA et al. (1988) beschreiben in einer immunhistochemischen Untersuchung menschlicher Granulationen, dass apikal ein Endothel fehlt und die Arachnoidalzellen direkt mit dem Blut in Kontakt kommen; sie ersetzen demnach quasi das Sinusendothel.

Beim Menschen scheinen Granulationen zahlreicher zu sein als beim Tier. Generell sollen sie im jugendlichen Alter noch nicht auftreten, in höherem Alter zahlreicher, faserreicher und größer werden. KOSHIKAWA et al. (2000) führten eine Magnet-Resonanz-Studie an 151 menschlichen Patienten durch und fanden bei 70,9 % mindestens eine Granulation. Sie konnten im Gegensatz zu vielen älteren Arbeiten keine statistisch signifikante Abhängigkeit von Alter, Geschlecht oder Hemisphäre bezüglich des Auftretens von PACCHIONIschen Granulationen feststellen. Auch Hinweise auf eine Altersabhängigkeit bezüglich Anzahl oder Größe der Granulationen fanden sie nicht. Degenerative Bezirke und "acervulusartige Ablagerungen" (KRAHN & RICHTER 1976) treten im Alter zunehmend auf. Sie werden von KISS & SATTLER (1956) als endokrine Organe gedeutet. ANDRES (1967b) fand bei jungen Hunden und Katzen noch keine Granulationen, aber "Neurothelprotrusionen", die er für Vorstufen von PACCHIONIschen Granulationen hält.

Die Granulationen bestehen hauptsächlich aus einem Kernstück ("Core"), das der äußeren Schicht der Arachnoidea entstammt und aus kollagenem Bindegewebe besteht. Auf dem Kernstück sitzt eine Schicht epitheloider Zellen. Dieser Bereich wird bei KRAHN & RICHTER (1976) "Cell Cap" (Zellkappe) genannt.

Das Core enthält ein weitmaschiges kollagenes Bindegewebe, dessen Zellen sich nach ALKSNE & WHITE (1964) morphologisch nicht von denen der Arachnoidea unterscheiden. Elastische Fasern sind sehr spärlich vorhanden (KRAHN & RICHTER 1976). Die Kollagenfasern des Cores sind laut KRAHN & RICHTER gewellt und ermöglichen starke Formveränderungen der PACCHIONIschen Granulationen, die von der Zellkappe mitgemacht werden. Das Core weist große, flüssigkeitsgefüllte Interzellularräume auf, die einzelne Mesothelzellen, viele Makrophagen und andere freie Zellen enthalten und dem Core eine schwammige Struktur verleihen. ANDRES (1967b) und KRAHN & RICHTER (1976) halten diese Interzellularräume nicht für Aussackungen des Cavum leptomeningicum, da sie eine geschlossene Mesotheldecke am Fuß der Granulationen fanden. Sie halten vielmehr einen intensiven Austausch zwischen Liquor und Interzellularflüssigkeit für wahrscheinlich. FANKHAUSER (1962) und KIDA et al. (1988) fanden dagegen nach präparationsbedingten Blutungen in den Liquorraum Erythrozyten im Core der Granulationen, ALKSNE & WHITE (1965) konnten Ferritin-Tracer im Core nachweisen, der in das Cavum leptomeningicum injiziert worden war. Diese Autoren unterstellen einen direkten Übergang vom Liquor in den Interzellularraum des Cores.

Im Core von Schaf-Granulationen befinden sich nach JAYATILAKA (1965) mesothelausgekleidete Kanäle, die vom Cavum leptomeningicum direkt in die Blutleiter ziehen (vgl. auch WELCH & FRIEDMAN 1959/60) und damit eine offene Verbindung zwischen Liquor und Blut ermöglichen. ANDRES (1967b) und KRAHN & RICHTER (1976) fanden solche Kanäle nicht, wohl aber gangartige Interzellularräume und solide Zellstränge (KRAHN & RICHTER 1976). KIDA et al. (1988) postulieren derartige Kanäle, konnten sie aber nicht finden.

Die Zellkappe besteht aus mehreren Schichten epitheloider Zellen, die der äußeren Arachnoideaschicht (COOPER 1958/60, FANKHAUSER 1962, KRAHN & RICHTER 1976 u.a.) angehören bzw. laut ANDRES (1967b) von Arachnoidea und Neurothel gebildet

werden. Sie ist in ein feines Gitterfasernetz eingebunden, das mit den Kollagenfibrillen des Kernstückes in Verbindung steht (KRAHN & RICHTER 1976). Ihr fehlt der kontrastreiche Interzellularspalt, welcher eine Differenzierung von Arachnoidealgrenzschicht und Neurothel zulässt. Auf die Zellkappe folgt eine Basalmembran, die eine Abgrenzung entweder zum duralen Bindegewebe (s.o.) oder zum Sinusendothel der venösen Blutleiter schafft. ALKSNE & WHITE (1965) fanden, dass diese Basalmembran beim Hund auch unter Endotheldefekten und bei erhöhtem Druck kontinuierlich ausgebildet ist.

ANDRES (1967b) beschreibt bei Hund und Katze Endothelschläuche, die sich von den duralen Blutleitern über die Zellkappe bis in das Kernstück einsenken. KRAHN & RICHTER (1976) konnten solche Endotheleinsenkungen nur in einem Fall beobachten, andere Autoren erwähnen sie gar nicht.

Mit Gefäßen sind PACCHIONISCHE Granulationen nach FANKHAUSER (1962) nicht ausgestattet. COOPER (1958) zitiert WEED (1914), der häufig ein zentrales Gefäß in Granulationen der Katze fand, welches aus dem Cavum leptomeningicum in den Sinus sagittalis zog. COOPER (1958) selbst fand solche Gefäße nicht, und andere Autoren machen darüber keine Angaben.

Nerven sind in Granulationen nach KISS & SATTLER (1956) reichlich, nach den anderen Autoren nur sehr spärlich mit marklosen oder markhaltigen Fasern ohne besondere Endigungen enthalten (z.B. DÜRING & ANDRES 1991).

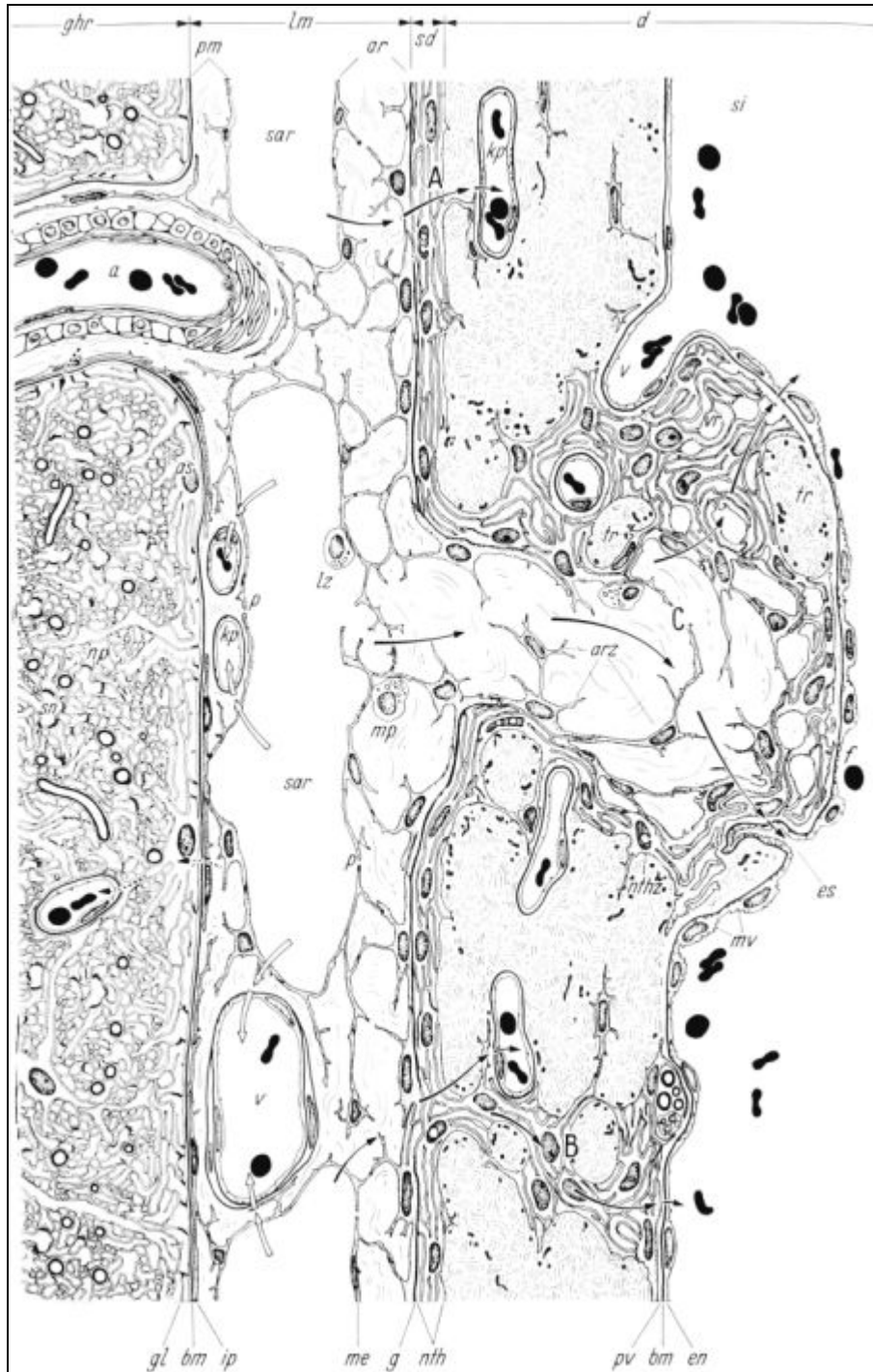


Abb. 2 (aus: ANDRES, K. H. (1967b): Zur Feinstruktur der Arachnoidalzotten bei Mammalia. *Z. Zellf.* 82, 92-109):

Halbschematische Darstellung der Arachnoidalzotten in der Dura mater encephali von Mammalia. Die Pfeile markieren die Drainage des leptomeningealen Bindegewebsraumes. Große weiße Pfeile: Resorption durch die Gefäße der Pia mater (Meninx vasculosa), „piale Resorption“; große schwarze Pfeile: Resorption für die Gefäße der Dura. Für die „durale Resorption“ sind Sonderformen der Arachnoidea und des subduralen Neurothels ausgebildet: A intradurale Neurothelprotrusion, B transdurale Neurothelprotrusion, C große Arachnoidalzotte (Granulum meningicum). Kleine gestrichelte Pfeile zeigen die Möglichkeit einer Resorption der marginalen Glia und die Ableitung in das intracerebrale Gefäßnetz an („cerebrale Resorption“). Links: Oberfläche einer Großhirnwindung (*ghr*) mit Neuropil (*np*) und Synapsen (*sn*) des Stratum moleculare; astrozytäre Elemente (*as*) bilden das Stratum marginale gliae (*gl*), das unmittelbar unter der Membrana limitans gliae (*bm*) (Basalmembran der Hirnoberfläche) liegt. Der piale Anteil (*pm*) der Leptomeninx (*lm*) enthält streckenweise eine Zelllage, die Intima piae (*ip*). Diese bildet jedoch keine geschlossene Zellschicht. In der Meninx vasculosa oder Pia mater (*pm*) liegen Arterien (*a*), Venen (*v*) und Kapillaren (*kp*). Der Subarachnoidalraum (*sar*) ist von einem geschlossenen Mesothel (*me*) begrenzt, das nur vereinzelt kleine Poren (*p*) aufweist. Liquorzellen (*lz*) unterscheiden sich nicht von Makrophagen (*mp*) des leptomeningealen Bindegewebes. Die Arachnoidea (*ar*) grenzt scharf an das Neurothel (*nth*), das das Spatium subdurale (*sd*) ausfüllt. Zwischen der äußeren Arachnoidalzellschicht und dem Neurothel besteht ein kontrastreicher Interzellularraum (*g*). Dieser fehlt im Bereich der Neurothelprotrusionen und der großen Arachnoidalzotte. Arachnoidalzellen (*arz*) und Neurothelzellen, z. T. mit „Kernkugeln“, (*nthz*) bilden in der Zottenrandzone dichte Zellhaufen mit einander vielfach verzahnten Zellausläufern und vakuolenartig erweiterten Interzellularspalten (*vr*). Vor dem endgültigen Übertritt in das Blut muss der Liquor immer den perivaskulären Bindegewebsraum (*pv*), die Basalmembran (*bm*) und das Endothel (*en*) passieren (markiert durch den letzten kurzen Pfeil). Membranvesikulation (*mv*), Endothelfensterung (*f*) und blind endigende Endothelschläuche (*es*) des Sinus longitudinalis (*si*) sind Formationen, die einer verstärkten Resorption dienen. Gefäße (*v*) und Bindegewebstrabekel (*tr*) der Dura (*d*) durchziehen die Zotten. Die elastischen Netze des Durabindegewebes (kontrastreiche Faserquerschnitte) sind in der Zottenumgebung verdichtet.

[Originallegende]

Die Funktion der PACCHIONIschen Granulationen scheint trotz zahlreicher experimenteller und morphologischer Untersuchungen immer noch nicht geklärt. Die von KISS & SATTLER (1956) vermutete endokrine Funktion wird von anderen Autoren nicht aufgegriffen.

COOPER (1958/60) steht für eine kleine Gruppe von Autoren, die den Granulationen regulative Funktionen für den Blutfluss durch die venösen Blutleiter und damit einen Ausgleich zwischen Liquordruck und Venendruck zuschreiben.

Die meisten anderen Autoren (ALKSNE & WHITE 1965, ANDRES 1967b, JAYATILAKA 1965, KRAHN & RICHTER 1976, KIDA et al. 1988 u.a.) vermuten in den PACCHIONIschen Granulationen wie bereits KEY & RETZIUS (1875) Orte des Liquorabflusses in den Blutraum oder zumindest eines Stoffaustauschs zwischen Blut und Liquor. Dabei werden als morphologische Grundlagen entweder offene Kanäle (JAYATILAKA 1965, KIDA et al. 1988) oder starke Membranvesikulationen der Zellen der Zellkappe und des Endothels (z.B. ANDRES 1967b, KRAHN & RICHTER 1976) angegeben.

FANKHAUSER (1962) hält Liquorresorption und eine indirekte Blutdruckbeeinflussung durch die PACCHIONIschen Granulationen für möglich.

YAMASHIMA (1996) schreibt ihnen neben ihrer Rolle für den Liquorabfluss auch eine Bedeutung als Ausgangspunkt für Meningiome beim Menschen zu. MAWERA & ASALA (1996) kommen in einer Literaturübersicht für die Jahre 1913-1993 zu dem Schluss, dass noch keine ausreichenden Daten vorliegen, um die Funktion der Granulationen eindeutig zu klären.

GREITZ & HANNERZ (1996) halten aufgrund radiozisternographischer Untersuchungen die Granulationen nicht für Hauptresorptionsorte des Liquors, sondern vermuten eine Resorption über das Zentralnervensystem ins Blut.

Auch MAURIZI (1984) glaubt nicht an eine wesentliche Rolle PACCHIONIscher Granulationen bei der Liquorresorption, da sich bei Untersuchungen über die Liquorzirkulation beim Menschen hohe Durchflussraten nie im Bereich der Granulationen feststellen ließen.

II.4. Abflusswege für den Liquor cerebrospinalis beim Menschen und Säuger

Der Liquor cerebrospinalis (im folgenden CSF, CerebroSpinal Fluid) wird im wesentlichen in den Plexus choroidei der Hirnventrikel produziert, gelangt im letzten Hirnventrikel nach außen und füllt das Cavum leptomeningicum des Gehirns und Rückenmarks. Er fließt, wie McCOMB in seiner Literaturzusammenfassung von 1983 festhält, dabei unter anderem nach caudal bis zum Ende des Sakralmarks.

Für die Resorption der CSF werden verschiedene Wege diskutiert: Eine Rückresorption über die Plexus choroidei, die cerebralen und leptomeningealen Venen, die Granulationen oder entlang von Nervenbahnen in das Lymphsystem extracranieller Gewebe. Zahlreiche experimentelle Untersuchungen wurden zur Darstellung der Resorptionswege durchgeführt, bei denen Fremdsubstanzen verschiedenster Art in den Liquorraum injiziert wurden. Deren Schicksal wurde makroskopisch, licht- und elektronenmikroskopisch oder radiologisch verfolgt.

Bei diesen Untersuchungen haben sich im wesentlichen zwei mögliche Abflusswege für die CSF herauskristallisiert, nämlich

1. der Weg über die PACCHIONIschen Granulationen in die venösen Blutleiter und
2. ein Abfluss über die Gehirn- und Spinalnerven in extracranielle Lymphbahnen.

Dabei stellt der lymphatische Weg nach Auffassung der meisten Autoren eine Ergänzung zur Resorption über die PACCHIONIschen Granulationen dar.

Nach ANDRES (1967b) stellen dagegen die PACCHIONIschen Granulationen eine Ergänzung zur Resorption durch das Zentralnervensystem dar. Er spricht von „duraler“ und „pialer“ Liquorresorption. Eine Resorption über das Zentralnervensystem ins Blut halten auch GREITZ & HANNERZ (1996) für einen wichtigen Weg; die übrige Literatur misst dem nur untergeordnete Bedeutung bei.

Der Abfluss in die venösen Blutleiter

WEED führte 1914 an Katzen Untersuchungen mit Eisen-Ammonium-Citrat und einem Eisenzyanidsalz durch, das er am histologischen Präparat zu Berliner Blau ausfällen konnte. Ähnliche Experimente wurden auch von SCHOLZ & RALSTON (1939) an Hunden und Katzen durchgeführt. Beide kamen zu dem Ergebnis, dass die injizierten Substanzen sich vor allem in den PACCHIONIschen Granulationen wiederfanden und - offenbar von dort aus – in die Venen und Sinus der Dura gelangt waren. Ähnliche Ergebnisse erhielten auch spätere Autoren wie z.B. ALKSNE (1965). LEE et al. (1979) injizierten ¹²⁵I-markiertes Metrizamid in die Cisterna magna von Kaninchen und fanden den Marker in Tubuli und Interzellulärspalten der Granulationen. SCHOLZ & RALSTON (1939) beschreiben außerdem ein Eindringen der Marker in die muskellosen Venen des Cavum leptomeningicum, ohne dass Arterien oder perivaskuläre Räume besonders gefüllt gewesen seien. Sie vertreten zusammen mit den meisten Autoren, die sich dem Thema von der morphologischen Seite genähert haben (s. III.) den Standpunkt, dass die PACCHIONIschen Granulationen den überwiegenden Teil der Liquorresorption übernehmen.

Der Abfluss in extracranielle Lymphbahnen

Der Abfluss von CSF in Lymphbahnen des umliegenden Gewebes war Gegenstand zahlreicher Experimente, von denen hier nur einige genannt werden sollen. BRIERLEY & FIELD (1948) injizierten India-Tusche in die Cisterna magna und fanden die Tusche in Hals- und Lumballymphknoten, in reichlicher Menge auch in der Nasenschleimhaut und in den Duramanschetten der Spinalnerven bis zum Ganglion spinale. Sie halten einen passiven Transport, also Mitnahme der Partikel durch den Liquorstrom, für wahrscheinlich. ARNOLD et al. (1972) benutzten in ihrer Untersuchung ebenfalls Tusche als Tracer für die Lichtmikroskopie, aber auch Yoshida-Sarkomzellen und für die Elektronenmikroskopie Thoriumhydroxid. Sie injizierten die Tracer in die Cisterna magna und fanden sie bereits fünf Minuten post injectionem in den zervikalen Lymphknoten, nach einer bis fünf Minuten in den perilymphatischen Räumen des Innenohres, im Modiolus bzw. dem Nervus cochlearis und Ganglion cochleare, in der Schleimhaut des Mittelohres und den retroaurikulären Lymphknoten. Ferner trat ihnen gefärbte CSF aus dem angeschnittenen Canalis nervi facialis entgegen, sie konnten Tuschepartikel entlang des Nervus opticus bis zur TENNONSchen Kapsel verfolgen und stellten eine Füllung des Lymphnetzes der Nasenschleimhaut fest. Dieses räumliche und zeitliche Verteilungsmuster war bei Kaninchen, Ratten und Meerschweinchen gleich. Sie folgern aus ihren Ergebnissen, dass mehr CSF über den Lymphweg drainiert werden könnte als über die PACCHIONISchen Granulationen.

BÖTEL & BRINKER (1993) konnten Tusche nach Injektion in die Cisterna magna aus zervikalen Lymphbahnen gewinnen. Sie konnten außerdem durch gleichartige Injektion des Kontrastmittels Solutrast 300 eine zunehmende Kontrastierung der Nasenschleimhaut röntgenologisch darstellen.

BRADBURY & WESTROP (1983) verwendeten radio-iodiertes Serumalbumin (RISA) beim Kaninchen und konnten zeigen, dass nach Verstopfung der Siebbeinplatte mit Kaolin oder Cyanoacrylat die Eliminierungsrate aus der CSF drastisch abfiel.

OROSZ et al. (1956) stellten Ergebnisse von Untersuchungen vor, bei denen sie Ratten und Kaninchen Radioisotope unter die Nasenschleimhaut injizierten. Sie konnten Radioaktivität der CSF und des Gehirns, insbesondere des Bulbus olfactorius und des Hypothalamus, nachweisen. Auch CZERNIAWSKA (1970) gelang der Nachweis von radioaktivem Gold (^{198}Au) in der CSF nach Injektion in die Nasenhöhle.

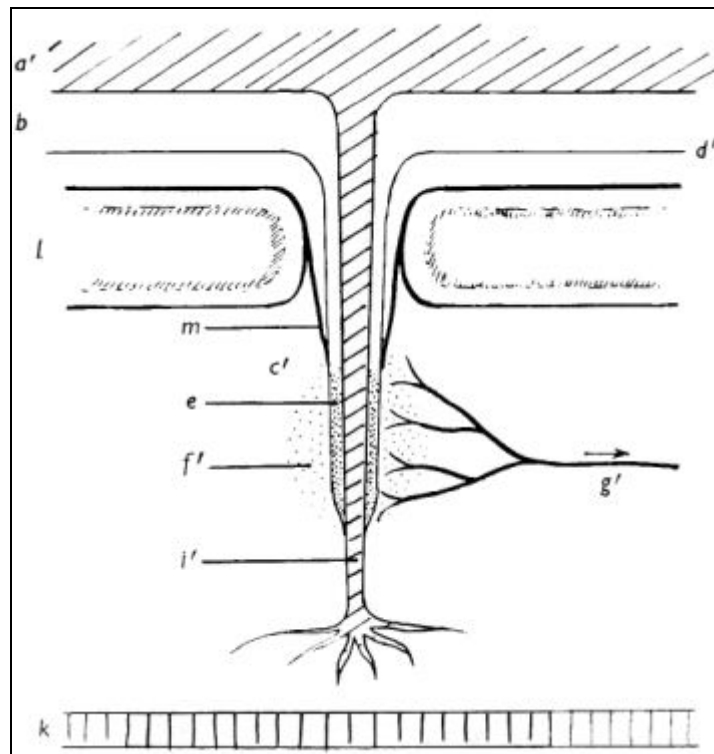


Abb. 3: Schema eines Nervus olfactorius und seiner mit Tusche angefüllten arachnoidalen Hüllen (Kaninchen) (aus: BRIERLEY, J. B., und E. J. FIELD (1948): The Connexions of the Spinal Sub-arachnoid Space with the Lymphatic System. *J. Anat.* 82: 153-166).

a' Bulbus olfactorius, *b* Subarachnoidalraum, *c'* Submucosa der Riechschleimhaut, *d'* Arachnoidea, *e* Tuschepartikel im subarachnoidalen Blindsack, *f'* Tuschepartikel in der Submucosa, *g'* feines, die Nasenschleimhaut drainierendes Lymphgefäß, *i'* Nervus olfactorius, *k* Riechepithel, *l* Lamina cribrosa, *m* Dura mater.

[Originallegende, aus dem Englischen übersetzt]

GOMEZ et al. brachten 1985 Meerrettichperoxidase (im folgenden HRP, **HorseRadishPeroxidase**) in die Cisterna magna von Kaninchen ein und konnten den Marker licht- und elektronenmikroskopisch zwischen Epi- und Perineurium der Riechnerven, im Riechepithel, in den Lymphgefäßen und mukösen Drüsen der Riechschleimhaut, deren Ausführungsgängen und in Venulen darstellen.

Alle diese Arbeiten zeigen, dass ein Übertritt von CSF in die Lymphbahnen der näheren Umgebung des ZNS möglich ist, doch bieten sie keine Erkenntnisse über Feinstruktur oder Morphologie der Übergangzone. YOFFEY (1958) stellt in einer Vortragszusammenfassung Überlegungen an, wie die morphologischen Grundlagen für einen solchen Abflussweg an den Riechnerven aussehen könnten. Er kommt zu dem Schluss, dass Dura und Arachnoidea an der Lamina cribrosa einen gemeinsamen Schlauch bilden, der eine Verlängerung des Cavum leptomeningicum um die Riechnerven herum bis in "Perineuralräume" ermöglicht. Von diesen Perineuralräumen glaubt er, dass sie offen in der Mukosa der Nase enden und die CSF an Lymphbahnen der Nasenschleimhaut abgeben. Die von ihm modifizierte Skizze nach BIERLEY & FIELD (1948) zeigt die am meisten verbreitete Vorstellung der morphologischen Verhältnisse in diesem Bereich, bietet aber keine Details (Abb. 3).

PETTERSON (1993) beschreibt in fluoreszenz- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen, dass sich Evan's-Blau-Albumin und Lanthan nach Injektion in das Cavum leptomeningicum von Ratten in den Hüllen von spinalen Nervenwurzeln, dem Ganglion spinale und im Endoneurium der Nerven selbst nachweisen lassen, und zwar bis in den Nervus medianus.

ERLICH et al. (1986) und ERLICH (1989) beschreiben beim Kaninchen Injektionsversuche mit Ferritin/Berliner Blau, das sich in der Opticus-Scheide (Verlängerung des Cavum leptomeningicum um den Nervus opticus) bis zur Sklera nachweisen ließ und dort in gewundenen, offenen Kanälen zum Bindegewebe versickert (ERLICH 1989) bzw. über die Hüllen der Riechnerven in die Nasenschleimhaut gelangt (ERLICH et al. 1986). Im Bereich der Siebbeinplatte setzt sich nach ERLICH et al. (1986) das Cavum leptomeningicum als perineurale Scheide der Riechnerven fort und endet offen in der Riechschleimhaut ("At no point does the subarachnoid space appear to end blindly."). Die Arachnoidea geht demnach in das Perineurium über, die Perineuralscheide der Nerven wird allmählich dünner und verliert sich kurz vor Erreichen des Riechepithels ganz.

ERLICH et al. (1986) folgen damit der Ansicht von YOFFEY (1958). BERENS VON RAUTENFELD et al. (1993) vermuten nach zisternographischen Untersuchungen und intracisternaler Injektion von Berliner Blau bei Katzen, Krokodilen und Hühnern eine „semipermeable, leptomeningeale Filterbarriere“ zwischen Liquor- und Lymphraum, beschreiben diese aber nicht näher. Weitere Modelle werden von JACKSON et al. (1979) in einer Literaturübersicht zu diesem Thema vorgestellt. Sie erwähnen das "open-cuff-Modell" und das "closed-cuff-Modell" und beziehen sich dabei auf Untersuchungen von THOMAS & OLSSON (1975). Sie konnten aber in der Literatur über elektronenmikroskopische Untersuchungen am Nervus olfactorius keine Unterstützung für solche Modelle finden.

Ein lymphatischer Resorptionsweg steht nach Auffassung der meisten Autoren jedoch nur einem Teil der CSF offen. Die Frage nach dem Anteil lymphatischer Liquorresorption an der Gesamtmenge lässt sich aus der Literatur nur ungenügend beantworten. Er soll druckabhängig sein, aber Angaben über Liquormengen, physiologische Druckwerte oder die Auswirkungen erhöhten Druckes auf das Gewebe sind in der Literatur selten. BUTLER

et al. (1983) geben den physiologischen Liquordruck bei der Katze mit $51 \pm 7,3$ mm H₂O an; in ihren Versuchen erhöhten sie die Drücke auf durchschnittlich $140 \pm 8,3$ bzw. 532 ± 31 mm H₂O und fanden heraus, dass bei mehr als 300 mm H₂O [ca. 3 kPa] deutliche Erweiterungen der Interzellularspalten und erste Zerreiungen in der Arachnoidea auftraten. BERENS VON RAUTENFELD et al. (1993) erreichten bei ihren Versuchen Hirndrücke bei der Katze zwischen 30 und 60 mm Hg [ca. 4-8 kPa]. Sie ermittelten je 50% Resorptionsanteil für den Blutweg und den lymphatischen Weg.

McCOMB (1983) gibt in seiner ausführlichen Literaturübersicht die Gesamtmenge des produzierten Liquors beim Menschen mit ca. 500 ml pro Tag an; da im ZNS eines Menschen etwa 150 ml CSF enthalten sind, würde dies einer rund dreimaligen Erneuerung pro Tag entsprechen. McCOMB beruft sich auf COURTICE & SIMMONDS (1951), die etwa 26 % Lymphdrainage für den Liquor ermittelt haben, und BRADBURY & COLE (1980), die dafür 15-30 % angeben.

BÖTEL & BRINKER (1993) stellen die Vermutung an, dass überhaupt nur Partikel mit einem Molekulargewicht über 5 kD über die Lymphe drainiert werden, während der Rest über die venösen Blutleiter resorbiert wird. Darin stimmen sie mit BRADBURY & WESTROP (1983) überein.

Der Anteil der Riechschleimhaut an der Liquorresorption soll nach ERLICH (1989) deutlich größer sein als der des Nervus opticus. Auch die meisten anderen Autoren (vgl. McCOMB 1983, BERENS VON RAUTENFELD et al. 1993) halten die Nervi olfactorii für die wichtigste Drainagestelle für den lymphatischen Liquorabfluss – sie sollen bis zu 90 % dieses Weges ausmachen.

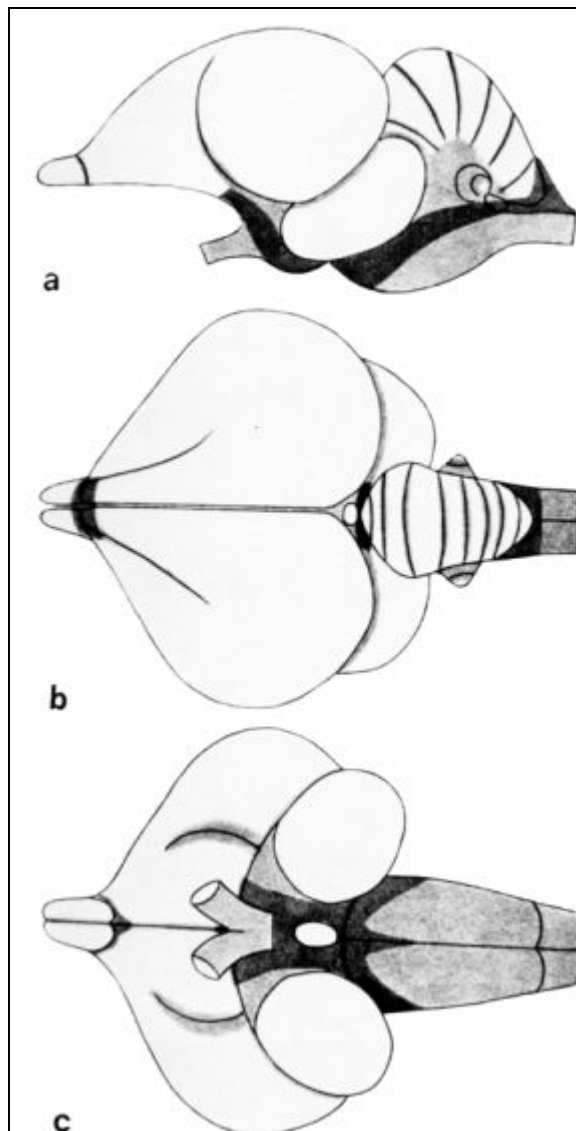


Abb. 4 (aus: BÖHME, G. (1973): Lichtmikroskopische Untersuchungen über die Struktur der Leptomeninx encephali bei *Gallus domesticus*. *Z Anat Entwickl.-Gesch* 140: 215-230). Schematische Darstellung der Subarachnoidalräume (fein punktiert) in der Leptomeninx des Huhnes in a) lateraler, b) dorsaler, c) ventraler Aufsicht des Gehirns. Es sind die regelmäßig anzutreffenden Räume eingezeichnet, deren Ausdehnung etwas variieren kann. [...] Abschnittsweise ist das Cavum subarachnoidale erweitert, so dass den Säugern vergleichbare zisternenartige Räume (grob punktiert) entstehen. [...] [Originallegende, gekürzt]

II.5. Die Verhältnisse beim Vogel

II.5.1. Meningen und Sinus durae matris

Nach den Untersuchungen von BÖHME (1973) und WOLFF (2002) haben die Meningen beim Huhn grundsätzlich den gleichen Aufbau wie beim Säuger: Eine nervenhaltige und gefäßreiche Pia mater, eine Arachnoidea, der eigene Gefäße fehlen, sowie ein nerven- und gefäßfreies Neurothel als Bestandteile der Leptomeninx, und eine fibröse, Nerven und Gefäße enthaltende Dura mater als Pachymeninx.

KLIKA (1967) beschreibt für das Huhn eine Dura mater und eine Pia-Arachnoidea. WOLFF (2002) fand beim Huhn am hirnseitigen Rand der Pia mater eine Intima piae, die aus überlappenden, flachen Fibrozyten besteht. Ein Cavum leptomeningicum existiert auch beim Vogel (KLIKA 1967, BÖHME 1973, WOLFF 2002), ist aber beim Huhn erheblich geringer ausgeprägt als beim Säuger, nämlich vor allem "basal, in Fissuren und um große Gefäßstämme herum" (BÖHME 1973, Abb. 4), während es auf den konvexen Flächen des Gehirns fehlt. Ist kein Cavum leptomeningicum vorhanden, so ist die Pia lamellär und gehirnoberflächenparallel.

Auch beim Huhn ist das Cavum leptomeningicum vollständig mit mesothelähnlichen Fibrozyten ausgekleidet (WOLFF 2002). Sein Trabekelwerk wird aufgrund der zellulären Strukturen von BÖHME (1973) zur Pia mater, von WOLFF (2002) zur Arachnoidea gezählt. WOLFF (2002) stellte auch fest, dass das Trabekelwerk beim Huhn feinmaschiger ist als beim Säuger und eher an ein lymphoretikuläres Gewebe erinnert.

Die Arachnoidea ist beim Huhn eine konstante Schicht, die aus einem retikulären Teil und, unvollständig von einer unterbrochenen Basalmembran getrennt, der Arachnoideagrenzschicht besteht, einem epithelartigen Verband großer runder oder polygonaler Zellen. Einzelne Retikulinfasern können in der Grenzschicht auftreten, Kollagen oder elastische Fasern fehlen dort (BÖHME 1973, WOLFF 2002). Durch Kontrastierung der Interzellularräume mit Lanthannitrat konnte WOLFF (2002) die Barriereigenschaften der Arachnoidea auch für das Huhn bestätigen. Sie wies in der äußeren Schicht eine hohe Dichte an tight junctions nach.

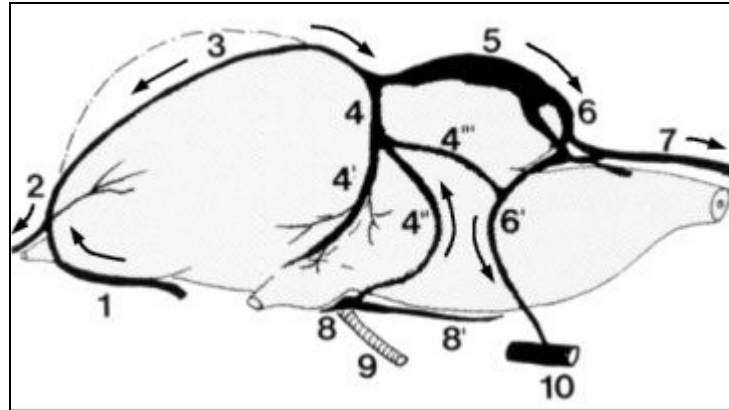


Abb. 5: Schematische Darstellung der großen Sinus durae matris des Huhnes (modifiziert nach: NICKEL, R., A. SCHUMMER und E. SEIFERLE (1992): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd. V: Anatomie der Vögel. Berlin: Parey).

1 Sinus sagittalis olfactorius, 2 Sinus olfactorius, 3 Sinus sagittalis dorsalis, 4 Sinus transversus, 4' Sinus sphenotemporalis, 4'' Sinus petrosus rostralis, 4''' Sinus petrosus caudalis, 5 Sinus occipitalis, 6 Sinus foraminis magni, 6' V. occipitalis interna, 7 Sinus vertebralis internus, 8 Sinus cavernosus, 8' Basilarvenen, 9 A. carotis cerebralis, 10 V. jugularis, Pfeile Blutflussrichtung.

In der Pia-Arachnoidea findet sich laut KLIKA (1959) durawärts eine Schicht dunkler, flacher Zellen mit einem feingranulären Grenzstreifen etwa in der Mitte der Schicht. BÖHME (1973) beschreibt ein bis zwei Schichten flacher, dicht gelagerter Zellen, die stets zwischen Dura und Arachnoidea liegen und durch eine feine Grenzlinie von der Arachnoidea getrennt sind. Er setzt diese Zellen dem Neurothel der Säuger gleich. Auch WOLFF (2002) fand diesen Grenzstreifen aus amorphem elektronendichten Material und beschreibt zwei bis vier Lagen von Neurothelzellen beim Huhn. Lokal, z.B. vor dem Chiasma opticum, kann ein mehrschichtiges Polster aus Neurothelzellen ausgebildet sein (BÖHME 1973). Die flach-kubischen Zellen des Neurothels besitzen als Zellhaftstrukturen vor allem Desmosomen und gap junctions. Aufgrund seiner Untersuchungen über die Entwicklung der Hirnhäute beim Huhn zählt BÖHME (1973) das Neurothel zur Leptomeninx.

Die Dura mater, zwischen deren Blättern sich die venösen Sinus, aber auch einige Arterien befinden, besteht überwiegend aus kollagenen Faserbündeln in senkrecht aufeinander stehenden Faserverläufen. Die vereinzelt Fibrozyten synthetisieren nur wenige elastische Fasern.

Die venösen Blutleiter der Dura mater sind beim Vogel grundsätzlich ähnlich ausgeprägt wie beim Menschen und Säuger, jedoch sind einzelne Gefäße in Verlauf oder Benennung verschieden (s. Abb. 5).

Bei WOLFF (2002) findet sich eine Beschreibung der dorsalen Sinus durae matris des Huhns. Der Sinus sagittalis dorsalis liegt in der Medianen und zieht vom Bulbus olfactorius bis zum Kleinhirn. Der paarige Sinus transversus mündet dorsal der Epiphyse im Confluens sinuum in den Sinus sagittalis. Von dort aus setzt sich nach caudal der Sinus occipitalis fort. Ventral des Bulbus olfactorius findet sich der Sinus sagittalis olfactorius, der durch den ringförmigen Sinus olfactorius an der Basis des Bulbus olfactorius mit dem Sinus sagittalis dorsalis verbunden wird. An gleicher Stelle mündet auch die paarige Vena cerebialis dorsorostralis in den Sinus sagittalis dorsalis.

KRASNIKOV (1988) stellte fest, dass unterschiedliche Lebensweisen wie Flug- oder Tauchverhalten Unterschiede in Form und Ausprägung der Sinus verschiedener Vogelspezies bedingen können. Er unterscheidet vier Gruppen:

in geschlossenen Landschaften lebende Arten mit eher ruhigem Flugverhalten, Nachtraubvögel, Wassergeflügel und solche, die ein lebhaftes Flugverhalten zeigen (z.B. Tauchjäger, Tagraubvögel). Sie zeigen Unterschiede vor allem im Sinus sagittalis dorsalis, aber z.B. auch in der Ausprägung des Sinus occipitalis. Seine Zeichnungen machen deutlich, dass die dorsalen Sinus die wichtigsten für die Drainage des Hirns und der Epiphyse sind und dass verschiedene Vogelgruppen unterschiedliche Sinus für die Hauptdrainage nutzen.

II.5.2. PACCHIONISCHE Granulationen

PACCHIONISCHE Granulationen sind beim Huhn 1974 von BÖHME beschrieben und von WOLFF (2002) ultrastrukturell untersucht worden. Es handelt sich dabei um makroskopisch sichtbare, 0,5-1 mm große Ausstülpungen der Leptomeninge in die venösen Blutleiter der Dura mater. Sie sind beim Huhn regelmäßig anzutreffen und befinden sich vor allem über dem Bulbus olfactorius bzw. an der Mündung der Venae cerebrales dorsorostrales, im Sinus sagittalis und über dem Kleinhirn. Die Form der Granulationen beim Huhn ist verschieden (s. Abb. 6). BÖHME (1974) fand zwei strukturelle Grundtypen, die sich vor allem im Gehalt an faserreichem Bindegewebe unterscheiden. WOLFF (2002) unterscheidet zungenförmige Granulationen, die überwiegend aus Zellen der Arachnoidealgrenzschicht bestehen, und pilzförmige, bei denen der Anteil des Cavum subarachnoideale überwiegt.

Auch beim Huhn besteht der Grundstock der Granulationen aus lockerem Bindegewebe, das dem Trabekelwerk des Cavum leptomeningicum entspricht. Sofern sich die Granulation über das Niveau der Sinuswand erhebt, sind die Arachnoidealgrenzschicht und das Neurothel an der Bildung beteiligt (BÖHME 1974). Eine Unterscheidung der Zellen von Arachnoidealgrenzschicht und Neurothel ist schwer möglich, da die Schichten teilweise sehr dünn werden und der elektronendichte Streifen zwischen diesen beiden Schichten in der Granulation fehlt.

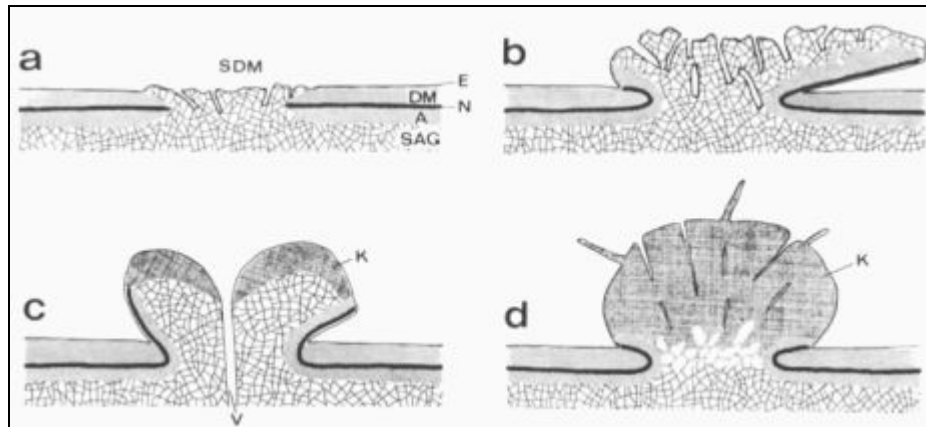


Abb. 6 (aus: BÖHME, G. (1974): Untersuchungen an den Meningen des Huhnes (Granulationes leptomeningicae). *Anat. Histol. Embryol.* 3: 233-242).

a-d Typen der Granulationes leptomeningicae beim Huhn. Die graphischen Symbole sind in allen 4 Skizzen gleichbedeutend. A Arachnoidea; DM Dura mater; E Endothel (in b und c der Übersicht wegen in einigem Abstand vom Neurothel gezeichnet); k kollagenfaseriges dichtes Gewebe; [SAG Subarachnoidales Gewebe], SDM Sinus durae matrix (in b, c und d die Granulationen umgebend); V Vene.

[Originallegende]

Zum Sinus hin fand BÖHME (1974) die Granulation immer von einem Endothel bedeckt. Auch wenn teilweise eine starke Verdünnung der Zellschichten zwischen Liquorraum und Blutraum besteht, konnte er niemals offene Verbindungen beobachten. WOLFF (2002) entdeckte bei rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen erweiterte Interzellulargaps in der geschlossenen Endotheldecke und konnte intrazelluläre Endothelöffnungen nachweisen, die das darunterliegende Maschenwerk des Cavum subarachnoideales erahnen ließen. Sie fand in der Granulationsoberfläche eine Vielzahl intrazytoplasmatischer Vesikel und unter dem Sinusendothel eine starke Auflockerung des Zellverbandes zu Gunsten des liquorgefüllten Hohlraumes. Das Endothel kann über den Granulationen eine starke Auffaltung zeigen, die ein Vordringen von Erythrozyten tief in diese endothelbedeckten Spalten erlaubt (WOLFF 2002).

Einige Granulationen können so groß werden, dass sie den Durasinus komplett verlegen; in einem Fall konnte WOLFF (2002) eine Anheftung einer Granulation an die gegenüberliegende Sinuswand beobachten.

Gefäßstrukturen sind entweder als Venen, die aus dem Cavum leptomeningicum über die Granulationen in den Sinus ziehen (vgl. WEED 1914, COOPER 1958), oder als Endotheleinstülpungen (vgl. ANDRES 1967b) zu finden.

Nerven sind laut BÖHME (1974) in den Granulationen des Huhnes spärlich vorhanden. Beim Huhn treten Granulationen bei sieben Tage alten Küken auf.

Altersbedingte Veränderungen, wie sie beim Säuger, vor allem beim Menschen, beschrieben werden, konnten BÖHME (1974) und WOLFF (2002) nicht feststellen. BÖHME (1974) schlägt als genauere Bezeichnung für die PACCHIONISchen Granulationen den Begriff "Granulationes leptomeningicae" vor, da er das Trabekelwerk des Cavum leptomeningicum zur Pia zählt und damit alle Schichten der Leptomeninx (Pia, Arachnoidea, Neurothel) in den Granulationen fand. WOLFF (2002) ordnet die Granulationen lediglich der Arachnoidea und dem Neurothel zu; das feinmaschige Trabekelwerk gehört bei ihr zur Arachnoidea.

Morphologische Untersuchungen über die Fortsetzung der Leptomeninx in die Nervenscheiden der Nervi olfactorii liegen noch nicht vor. Mit möglichen Abflusswegen für die CSF beim Huhn beschäftigen sich Untersuchungen von KELKENBERG (1999)

und BERENS VON RAUTENFELD et al. (1993). Letztere schreiben dem lymphatischen Abflussweg einen Anteil von 10% an der Gesamtlíquorresorption zu; sie ermittelten einen durchschnittlichen Hirndruck von 8 mm Hg, den sie durch intracisternale Injektion auf 30 mm Hg steigerten. KELKENBERG (1999) konnte Arachnoidalzotten am Ende der Opticus-Scheide nachweisen, bei denen ein transendothelialer Transport von Berliner Blau stattfindet, diskutiert aber den Einfluss des angewendeten erhöhten intracraniellen Drucks auf die Ergebnisse. Auch sie hält beim Huhn einen lymphatischen Abfluss über Hirnnerven für möglich, spricht ihm aber (vor allem bei den Nervi olfactorii) ebenfalls einen deutlich geringeren Stellenwert zu als über die Arachnoidalzotten.