

VOL. I

FASC. I

MÉMOIRES
DE L'ACADÉMIE POLONAISE
DES SCIENCES ET DES LETTRES

CLASSE DE MÉDECINE

CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1934

TABLE DES MATIÈRES

Fasc. 1

Page

H. HOYER. Das Lymphgefäßsystem der Wirbeltiere vom Stand- punkte der vergleichenden Anatomie	1
---	---

Le *«Bulletin International»* de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe de Médecine) ne contient que les communications dont l'étendue ne dépasse pas une limite strictement définie; les mémoires de plus vaste envergure sont réunis en un Recueil différent, les *«Mémoires»* de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe de Médecine).

Les abonnements relatifs au *«Bulletin International»* sont annuels et partent de Janvier. Les livraisons de ce Recueil se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à l'Académie ou à la Librairie *«Gebethner et Wolff»*
Rynek Gł., Cracovie (Pologne).

Int. 29.42628

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitende Bemerkungen über das Lymphgefäßsystem der Wirbeltiere	1
I. Cyclostomen	4
A. Petromyzonten	4
B. Myxinoiden	23
II. Selachier	30
III. Ganoiden	38
IV. Teleosteer	44
V. Amphibien	61
A. Gymnophionen	61
B. Urodelen	63
C. Anuren	83
VI. Reptilien	106
A. Saurier	106
B. Ophidier	121
C. Chelonier	140
D. Krokodilier	151
VII. Vögel	160
VIII. Säugetiere und der Mensch	179
Schlußbetrachtungen	196

MÉMOIRES
DE L'ACADÉMIE POLONAISE DES SCIENCES ET DES LETTRES
CLASSE DE MÉDECINE
1934

HENRYK HOYER m. l.

Układ naczyń limfatycznych kręgowców w świetle anatomji
porównawczej. — Das Lymphgefäßsystem der Wirbeltiere vom
Standpunkte der vergleichenden Anatomie.

Mémoire présenté dans la séance du 19 février 1934.

Einleitung.

Unsere Kenntnisse vom Lymphgefäßsystem der Wirbeltiere sind trotz gewisser großartig angelegter spezieller Arbeiten immer noch derartig unzureichend, daß von einer vergleichenden Anatomie des Systems wie etwa derjenigen des Arterien- oder Venensystems bisher nicht die Rede sein konnte. Der Grund hierfür ist ein mannigfacher.

1. Zunächst sind es technische Schwierigkeiten, die bei der Untersuchung der Lymphgefäße unvergleichlich größer sind und eine größere Erfahrung und Fertigkeit erfordern als auf anderen Gebieten. In erster Linie habe ich die Injektionsmethoden im Auge, welche trotz aller gegenteiligen Ansichten meiner Meinung nach hier am sichersten zum Ziele führen. Die Verfolgung von nicht injizierten Lymphgefäßen auf Serienschnitten und eventuell nachfolgender Rekonstruktion ist besonders bei Embryonen sehr mühsam und nur dann von Erfolg, wenn man über die spätere definitive Anordnung der Gefäße bereits gut orientiert ist.

2. Ein tieferer Grund liegt in dem Festhalten an der von großen Autoritäten verfochtenen Lehre von den offenen Enden der peripherischen Lymphgefäße und von der Entwicklung der Lymphgefäße überhaupt aus Gewebsspalten, was die Untersuchung des Systems fast aussichtslos machte.

3. Von großer Bedeutung für die Morphologie des Lymphgefäßsystems sind entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Selbst



Publié par l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, sous la direction
de M. S. Ciechanowski (Cracovie, rue Sławkowska 17, Académie Polonaise
des Sciences et des Lettres).

Cette publication est subventionnée par le Fonds Tyszkowski, administré
par l'Académie.

Nakładem Polskiej Akademji Umiejętności.
Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

als eine mächtige Anregung nach dieser Richtung hin von amerikanischen Forschern ausgegangen war, ist die entwicklungsgeschichtliche Erforschung des Lymphgefäßsystems verhältnismäßig wenig fortgeschritten, da eben die Kenntnisse über die Anordnung der Lymphgefäße bei erwachsenen Tieren zu wenig Anhaltspunkte für derartige Untersuchungen gaben.

4. Unsere Anschauungen über die Lymphgefäße haben von solchen Vertretern der Wirbeltiere ihren Ausgang genommen, nämlich vom Menschen und Frosche, welche sich zu irgendwelchen vergleichend-anatomischen Betrachtungen am allerwenigsten eigneten.

5. Schließlich haben irrtümliche Beobachtungen zu Anschauungen geführt, welche in das an sich dunkle Gebiet noch mehr Verwirrung brachten. Als eine besondere Art von Gefäßen wurden Weißadern und ferner die »blutleeren Gefäße« angeführt, die zwar eine Wand, aber keinen sichtbaren Inhalt hatten. Von anderen Forschern wurden noch venolymphatische Gefäße angenommen, weil dieselben bei lebenden Tieren oder unmittelbar nach deren Tode mit Blut gefüllt angetroffen wurden, aber zu Blutgefäßen nicht zu gehören schienen, oder es wurden »red lymphatics« und »white lymphatics« unterschieden¹⁾. Schließlich wären auch die neuerdings von Burne beschriebenen »fine« vessels hier anzuführen, die meiner Meinung nach keine besondere Art von Gefäßen bilden, sondern auf den Einfluß der die Gefäße stark kontrahierenden kaltflüssigen Gelatinmassen zurückzuführen sind.

¹⁾ Es kann nicht nachdrücklich genug betont werden, daß nicht alle mit Blut gefüllten Gefäße und Räume engere Beziehungen zu Blutgefäßen haben müssen. Sowohl bei Embryonen wie auch bei niederen Wirbeltieren ist ein Übertritt von Blut in Lymphgefäße häufig zu beobachten, solange aber die Herztätigkeit anhält, entfärben sich solche mit Blut gefüllte Gefäße nach einiger Zeit und bei völliger Ruhelage des Tieres. Durchaus zu verwerfen ist eine gewaltsame Behandlung der Tiere nach dem Tode behufs Entleerung des Blutes oder der Lymphe durch Streichen oder Quetschen, um der Injektionsmasse leichteren Eingang zu verschaffen. Auch dürfen die zu untersuchenden Tiere behufs besserer Unterscheidung der Blutgefäße im Kopfgebiete vor der Fixierung nicht am Schwanz aufgehängt werden, weil das Blut dann auch in die Lymphgefäße eindringt. In jedem Falle ist eine möglichst vorsichtige und schonende Behandlung der zu untersuchenden Objekte zu empfehlen. Schließlich darf bei Injektionen kein übermäßiger Druck angewandt werden, da unter solchen Umständen die Masse in Räume eindringen kann, die mit Lymphgefäßen nichts zu tun haben.

Nachdem ich bereits früher Studien über die Lymphgefäße der Fische und Amphibien zum Teil mit meinen Mitarbeitern veröffentlicht habe, dehnte ich jetzt meine Untersuchungen noch auf andere Vertreter der Wirbeltiere aus. Besonders wichtig erschienen mir in dieser Beziehung die Cyclostomen, welche als phylogenetisch sehr tief stehende Vertebratengruppe einen besseren Einblick in die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Blut- und Lymphgefäßen zu geben versprochen, was auch in der Tat der Fall war. Nicht minder notwendig erwies sich eine eingehendere Bearbeitung der Reptilien, die im allgemeinen recht vernachlässigt waren.

Ich habe meine Untersuchungen an folgenden Tieren angestellt: an *Lampetra fluviatilis* L. (erwachsen), *Acipenser ruthenus* (erwachsen), *Triturus cristatus* (erwachsen), Larven von Anuren verschiedener Arten, *Lacerta vivipara* und *L. agilis* (in embryonalen Stadien und bei Erwachsenen), *Ophisaurus apus* (erw.), *Tropidonotus natrix* (in embryonalen Stadien und bei Erwachsenen), *Pelias berus* (erwachsen), *Emys orbicularis*, *Testudo graeca*, *Chelydra serpentina* (erwachsen), *Alligator mississippiensis* 30 cm lang, *Gallus domesticus* vor dem Ausschlüpfen, *Passer domesticus* (neugeboren), *Sus scrofa* (Embryonen verschiedenen Alters). Vordem waren untersucht worden Embryonen von *Salmo fario*, *Scyllium canicula*, Frosch- und Salamanderlarven.

Zur Injektion benutzte ich den von mir beschriebenen Druckapparat oder meistens das ebenfalls beschriebene Glasmundstück und fein ausgezogene Glaskanülen und als Injektionsmassen: wasserlösliches Berlinerblau, chinesische Tusche oder eine Aufschwemmung von Chromgelb, bei erwachsenen Tieren Leim- und Schellackmassen. Die von Gerota beschriebene Ölmasse eignet sich besonders gut für erwachsene Säugetiere und den Menschen. Die injizierten Objekte wurden, selbst wenn dieselben auf Schnitten kontrolliert werden sollten, ausschließlich in Formalinlösungen verschiedener Konzentration (für Embryonen in 3–5%, für erwachsene Tiere bis zu 10%, Lösungen) fixiert. Formalin hat vor anderen Fixierungsmitteln den Vorzug, daß es die Gewebe schnell durchdringt und in einem gewissen Elastizitätszustande erhält, was die nachfolgende Präparation, die man am besten im Wasser vornimmt, sehr wesentlich erleichtert. Zur Durchleuchtung der Objekte ziehe ich Glycerin, das in steigender Konzentration zur

Anwendung kommt, allen anderen Medien vor, da sich die Präparate in Glycerin unverändert jahrelang erhalten, während Öle und Harze das Berlinerblau sehr bald abbleichen.

Auf die sich in den Körperorganen ausbreitenden Lymphgefäße habe ich nur insofern Rücksicht genommen, als dies in Hinblick auf ihre Einmündung in die Hauptstämme notwendig erschien. Völlig ausgeschlossen habe ich von den Untersuchungen die Beziehungen der Lymphgefäße zum Nervensystem und zu den Sinnesorganen, da ganz besondere Studien in dieser Richtung erforderlich sind.

Wenn ich mich bemüht habe, in der vorliegenden Arbeit einen Grundplan der Anordnung der Hauptlymphstämme zu entwerfen und die Homologie derselben bei den verschiedenen Wirbeltieren durchzuführen, so glaube ich dies Ziel erreicht zu haben, obwohl ich mir sehr wohl bewußt bin, daß noch viele Lücken zurückgeblieben sind, die erst durch fernere Untersuchungen an einem geeigneten Materiale ausgefüllt werden können.

Bezüglich der Bezeichnung der Hauptstämme, insbesondere der unter der Wirbelsäule verlaufenden, müßte statt der Bezeichnung Ductus thoracicus, die nur für die Säugetiere und den Menschen gilt, eine allgemeinere gewählt werden, wie dies bereits Kampmeier getan hat, nämlich Truncus subvertebralis. Die Bezeichnung der anderen Stämme ist unverändert geblieben.

I. Cyclostomen.

A. Petromyzonten.

Favaro, der das Gefäßsystem der Cyclostomen in dem Werke von Bronn bearbeitet hat, bemerkt, daß »die Frage nach dem Vorhandensein eines Lymphgefäßsystems bei den Cyclostomen noch sehr unentschieden« sei. Obwohl seitdem eine Reihe von Jahren verflossen ist und mehrere Spezialarbeiten, wie die von Mozejko und Tretjakoff erschienen sind, ist die Frage immer noch unentschieden geblieben, ja Tretjakoff (1926) meint: »Ein von den Venen abgesondertes Lymphgefäßsystem fehlt dem Neunauge absolut«. Gewisse Räume im Cyclostomenkörper werden zwar von verschiedenen Forschern als lymphatische beschrieben, aber ihre Beziehungen zum Venensystem nicht angegeben. Die meisten Forscher sprechen sich in dem Sinne aus, daß bei

Cyclostomen ein Hämolympsystem besteht, wobei aber nicht klar hervorgeht, wie sie sich dieses System vorstellen. Die Einführung des Begriffes eines Hämolympsystems läßt sich nur dadurch erklären, daß Blut in Gefäßen und Räumen gefunden worden ist, die sonst die Lage und das Aussehen von Lymphgefäßen besitzen, und ferner durch die Ergebnisse der Injektionen, die eine scharfe Trennung von Blut- und Lymphgefäßen nicht gestatteten.

Bezüglich der Anwesenheit von Blut in Gefäßen, die zum Lymphgefäßsystem gehören, habe ich bereits in der Einleitung hervorgehoben, daß der Übertritt von Blut, besonders bei jungen Tieren und ferner bei stammesgeschichtlich niedriger stehenden außerordentlich leicht vor sich geht. Die irrtümlichen Injektionsergebnisse sind teils auf technische Fehler, teils auf die noch immer sehr unzureichenden Kenntnisse des anatomischen Baues, speziell des Gefäßsystems der Cyclostomen zurückzuführen.

Öffnet man die Bauchhöhle eines frischen, durch Narkose getöteten Neunauges (*Lampetra fluviatilis* L.)¹⁾ und drängt vorsichtig die Eierstöcke oder Hoden von der Leibeswand ab, so sieht man in der Tiefe zwischen letzterer und den Gonaden einen mit klarer Flüssigkeit angefüllten Raum, durch welchen hindurch die eine der noch tiefer liegenden Venae cardinales posteriores sich bemerkbar macht. Sobald man nur einen etwas stärkeren Druck auf die Gonaden ausübt, sieht man plötzlich Blut in den Raum einströmen und der vorher mit klarer Flüssigkeit ausgefüllte Raum wird zu einem Blutraum. Eine in den Raum eingeführte gefärbte Injektionsmasse geht sogleich in die Venen über, die also die gleiche Farbe annehmen wie die in dem Raume eingeschlossene Injektionsflüssigkeit. Zwischen dem Raume und den Venen müssen also Kommunikationen bestehen, welche den Übertritt des Blutes und der Flüssigkeit leicht ermöglichen. Ich suchte dieselben anfangs in unmittelbarer Nähe des Herzens, aber vergebens. Auf dem von Favaro (1924) gegebenen Durchschnitt eines Neunauges sieht man eine breite Kommunikation zwischen den Kardinalvenen und dem »Sinus venosus abdominalis«.

¹⁾ Für die mir zugesandten Neunaugen spreche ich Herrn Professor Woldemar Miezis, dem Vorstande des Instituts für Fischerei am Ackerbauministerium in Riga, sowie Herrn Kollegen Spiczakow in Krakau, der den Transport vermittelt hat, meinen tiefgefühltesten Dank aus.

Favaro sieht beide als einen einheitlichen Raum an. Diese Auffassung steht jedoch zu meinen obigen Beobachtungen im Gegensatz, da der Sack unter normalen Bedingungen kein Blut enthält. Um über diese Verhältnisse ins klare zu kommen, fertigte ich Querschnitte durch den Körper von *Lampetra* an und erhielt anfangs die gleichen Bilder wie Favaro, hatte aber den Eindruck, als ob Zerreißen zwischen der Venenwand und der des Sackes stattgehabt hätten. Ich behandelte während der folgenden Untersuchungen die aus dem Körper ausgeschnittenen Stücke zunächst mit Zelloidin und schmolz dieselben dann erst in Paraffin ein. Die Schnitte ergaben eine vollständige Trennung des Abdominalsackes von den Kardinalvenen, da die Wände, die allerdings sehr dünn sind, erhalten blieben. Dagegen machten sich, wie Fig. 5 darstellt, mit Klappen versehene Verbindungsöffnungen in der den Sack von den Venen trennenden Scheidewand bemerkbar, wodurch der rätselhafte Übertritt des Inhalts dieser Räume aufgeklärt ist. Die im Abdominalsack befindliche Flüssigkeit, die ich nunmehr als Lymphe bezeichne, gelangt durch die Öffnungen leicht in die Venen. Das in letzteren kreisende Blut kann aber infolge der Klappen nicht in den Lymphsack eindringen, höchstens nur in dem Falle, wenn der Druck auf die Venen stärker wird; dann werden die Klappen in den Lymphsack hineingedrängt und mit ihnen das Blut, wobei es zur Verfärbung seines Inhaltes kommt. Damit werden auch die bei Injektionen erzielten falschen Resultate aufgeklärt. Doch ist hierbei noch ein anderer Umstand von wesentlicher Bedeutung. Wie bekannt, wird das Herz der *Petromyzonten* von einer knorpeligen Kapsel umschlossen, welche dem Herzen zwar genügenden Spielraum zur Pulsation gestattet, aber einen großen Zufluß von Blut unmöglich macht. Bei der Injektion der Venen genügt daher schon ein geringer Druck, um einen Teil der Injektionsmasse ins Herz, einen anderen Teil in die Lymphgefäße nach Durchstoßung der Klappen eintreten zu lassen.

Ich mußte diese Bemerkungen vorausschicken, um meine Ansichten von dem Getrenntsein des Blut- und Lymphgefäßsystems bei den *Petromyzonten* zu begründen.

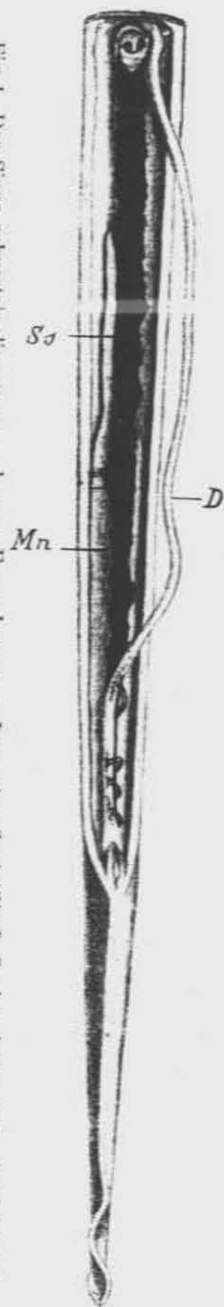
Der Sinus subvertebralis.

In der Bauchhöhle der *Petromyzonten* befindet sich ventral von der Aorta und den Kardinalvenen ein geräumiger Sack, der

zwar seit langem bekannt, aber in der verschiedensten Weise gedeutet worden ist. Am ausführlichsten ist derselbe von Rathke (1825) beschrieben worden. Nach seinen Angaben stellt derselbe einen sich längs der Bauchhöhle erstreckenden Behälter von schwammigem Gewebe dar, der nach dem Kopfe zu breiter ist als gegen den Schwanz. Bemerkenswert ist die weitere Beobachtung von Rathke, daß sich der Inhalt dieses Raumes durch kleine, longitudinal und in ziemlich gleich großen Entfernungen hintereinander angeordnete Öffnungen in die Kardinalvenen ergießt und von arteriellen und venösen Gefäßen durchbohrt wird.

Rathke beschreibt diesen Raum als Blutbehälter, welcher wahrscheinlich die Milz vertritt. Bei abgestorbenen Pricken fand er den Raum mit Blut gefüllt, aber bei solchen, welche quer durchschnitten wurden und dadurch ausgeblutet waren, »sieht man nichts weiter als eine weiße Haut, an welcher die Geschlechtsteile herabhängen«. Beim Querder (*Ammocoetes branchialis*) und *Petromyzon Planeri* hat Rathke (1826) den Blutbehälter nicht vorgefunden. Doch ist möglicherweise der von Rathke bei diesen als Fettkörper bezeichnete Körperteil dem Blutbehälter der Neunaugen gleichzusetzen. J. Müller (1845) hält den Behälter für einen Lymphraum und Duvernoy (1846) für ein die Genitalvene ersetzendes Gebilde. Julin (1887) findet statt des Behälters mehrere metamer angeordnete Räume. Klinkowström (1890) bezeichnet denselben als Genitalvenensinus, der von bindegewebigen Fasern in allen Richtungen durchkreuzt wird. Cori (1906) beschreibt bei sehr jungen Exemplaren an Stelle des Behälters ein Maschenwerk, an dessen Wandungen feine Granula angelagert sind. In ähnlicher Weise äußert sich darüber Hatta (1922) bei *Lampetra mitsukuri*. Nach den Angaben von Mozejko (1910) tritt die rechte vordere Partie des Sinus mittels zweier Ausführungsgänge mit der rechten V. cardinalis in Verbindung. Ferner soll die V. hepatica in den vorderen Abschnitt des Sinus münden. Favaro (1924) spricht von einer allgemeinen, sehr ausgedehnten und nur unvollständig in eine mediane und zwei laterale Abteilungen getrennte Höhle, deren Querschnitt von ihm abgebildet wird. Demnach würde der Behälter mit den beiden Kardinalvenen in unmittelbarer und offener Kommunikation stehen.

Fig. 1. Der Sinus subvertebralis von erwachsenen Exemplaren von *Lampetra fluviatilis* L. Ss. in seiner ganzen Ausdehnung injiziert. Die Hoden sind herausgenommen und der Darm D auf die linke Seite verschoben. Die Urniere Mn zu Seiten des Subvertebralsinus teilweise sichtbar. Vergl. 2/3.



Nach meinen Befunden hat der Behälter die von Rathke richtig beschriebene Ausdehnung (Fig. 1 Ss.), indem sich derselbe vom Herzen unter allmählicher Verschmälerung bis zum Ende der Leibeshöhle erstreckt.

Die Wand des Sackes ist verhältnismäßig sehr dünn und reißt selbst dort, wo dieselbe den Venen anliegt, wo also eine doppelte Wand besteht, sehr leicht ein. Bei der Anfertigung von Querschnitten müssen daher, wie bereits gesagt, ganz besondere Maßregeln beobachtet werden. Die Innenwand des Sackes hat bei erwachsenen Tieren infolge des Hervortretens eines feinen Balkenwerkes ein netzartiges Aussehen. Der mediale Innenraum ist einheitlich, aber in den lateralen Teilen macht sich das schwammige Gewebe deutlich bemerkbar. Auf Durchschnitten junger Exemplare von etwa 15 cm Länge besteht an Stelle des Sackes ein Balkenwerk.

Mitten durch den Sinus verlaufen von der Aorta zu den Gonaden Arterien, aber nicht in regelmäßigen metameren Abständen voneinander, sondern, wie dies Pensa (1905) und Favaro (1905) beschrieben haben, in verschiedenen langen Zwischenräumen. In ähnlicher Weise sollen sich nach Rathke auch die Venen verhalten, die aber nach seiner Ansicht nicht in die Kardinalvenen, sondern in den Blutbehälter münden.

In den Sinus ragen die Vor- und Urnieren mit ihren dorsalen Abschnitten tief hinein, nur durch eine dünne

Wand von demselben abgegrenzt. Medial von den Nieren ist der Sinus ebenfalls durch eine dünne Wand sowohl von den Geschlechtsorganen als auch von der Leibeshöhle getrennt, doch dringen zahlreiche Gefäße aus demselben sowohl in die Nieren wie auch besonders reichlich in die Geschlechtsorgane ein. Das Verhältnis des Sinus zu den Eierstöcken ist bereits auf dem Durchschnitte Fig. 5 zu erkennen, tritt aber noch deutlicher auf Fig. 2 zutage, in welcher ein Eierklumpen von der Seite gesehen mit injizierten

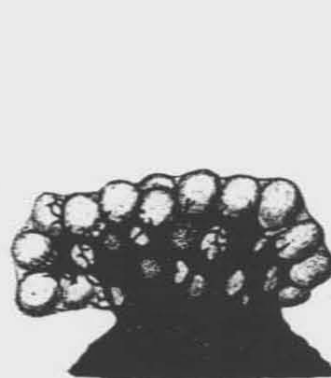


Fig. 2. Ein Eierklumpen des Eierstockes von *Lampetra* mit den sich auf denselben ausbreitenden Lymphgefäßen, die aus dem Sinus subvertebralis entspringen. Verg. 1:6.

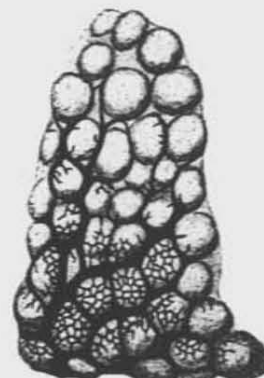


Fig. 3. Ein Eierklumpen des Eierstockes eines anderen Exemplares, in welchem die Blutgefäße injiziert waren. Verg. 1:6.

Lymphgefäßen dargestellt ist. Aus einem einheitlichen Raume gehen dicke miteinander sich verbindende Lymphgefäße hervor, die weiterhin in die Zwischenräume zwischen den einzelnen Eiern eindringen, aber sich auf ihrer Oberfläche, wie dies bereits Rathke richtig beschrieben hat, wenig verzweigen. Rathke hat dieselben mit Blut gefüllt gesehen und sie auch als Blutgefäße aufgefaßt. Um den Unterschied im Aussehen der Gefäße darzutun, ist in Fig. 3 ein Eierklumpen mit injizierten Blutgefäßen dargestellt. Die in den Zwischenräumen und auf der Oberfläche der Eier sich fein verzweigenden Blutgefäße kontrastieren deutlich mit den Lymphgefäßen der vorhergehenden Figur. Bei frisch getöteten Neunaugen sind die Lymphgefäße als solche wegen ihres farblosen Inhalts unsichtbar, dagegen treten die Blutgefäße

infolge ihrer Füllung mit rotem Blute ebensogut zutage wie in der nach einem Injektionspräparat angefertigten Fig. 3. In ähnlicher Weise verhalten sich die Hoden. In Fig. 4 sehen wir zu unterst den Rand der Muskelsegmente, dann den Rand der Urniere und weiter den einheitlichen Sinus, von welchem sich dicke und sich nur wenig verzweigende Lymphgefäße auf die einzelnen Läppchen des Hodens fortsetzen.

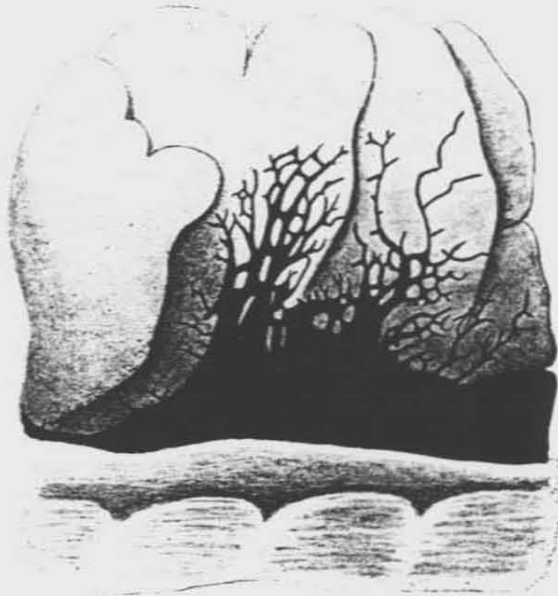


Fig. 4. Hodenläppchen von *Lampetra* mit auf denselben sich ausbreitenden Lymphgefäßen, die aus dem Sinus subvertebralis entspringen. Vergr. 1:9.

Der Darm liegt ohne Gekröse frei in der Bauchhöhle. Daher sind auch keine Chylusgefäße vorhanden, außer an seinem vorderen und hinteren Ende. An letzterem gelangt zum Darm die sich von der Aorta abzweigende *A. rectocloacalis*. Dasselbst verlaufen auch Äste der *V. intrainestinalis*, die in die Kardinalvenen münden. In meinen Injektionspräparaten habe ich mehrfach kleine die Blutgefäße beiderseits begleitende Lymphgefäße beobachtet, die bis auf die Darmwand verfolgt werden konnten. Ob sich dieselben noch auf weitere Teile des Darmes ausbreiten, habe ich

nicht ermittelt. Neuville (1901) leugnet die Existenz von Lymphgefäßen in der Darmwand. Ähnliche Beziehungen der Lymphgefäße zum Darm sind auch an seinem vorderen Ende, wo von der Aorta die *A. mesenterica* abzweigt, vor auszusetzen, doch konnte ich diese Voraussetzung an meinen Präparaten nicht bestätigen, da ich nur die Blutgefäße dieser Gegend injiziert hatte. Die in anatomischer Beziehung interessanteste Eigentümlichkeit stellen die bereits von Rathke beobachteten oben erwähnten Öffnungen des Sackes in die Kardinalvenen dar, welche in der Folgezeit vollkommen in Vergessenheit geraten sind. Bezüglich

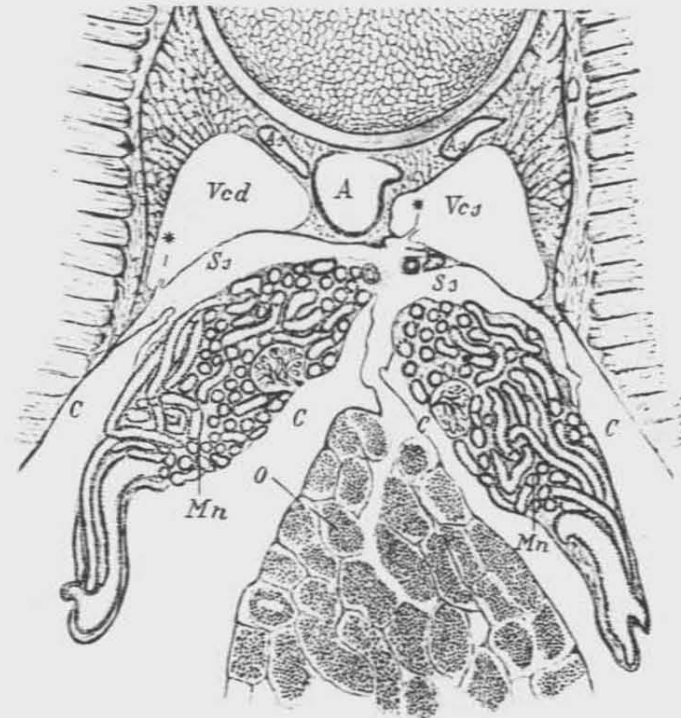


Fig. 5. Querschnitt durch eine weibliche *Lampetra* etwa in der Mitte der Körperlänge. A — Aorta, As, As — Segmentalarterien, C, C, C, C — Coelom, Mn, Mn, — Mesonephros, O — Ovarium, Ss, Ss — Sinus subvertebralis, Vcd — V. cardinalis dextra, Vcs — V. cardinalis sin. ** — die medialen und lateralen Klappen, welche sich an den Mündungsöffnungen des Sinus subvertebralis in die Kardinalvenen befinden.

ihrer Lage lassen sich, wie aus Fig. 5 ersichtlich ist, mediale und laterale unterscheiden, die mit in die Venen hineinragenden Klappen versehen sind. Die Lage der medialen entspricht den Aa. viscerales (renales et genitales) der Aorta. Da bei *Ammocoetes* nach Julin (1887) etwa 25 solcher Arterien vorhanden sind, so dürfte die Anzahl der medialen Öffnungen die gleiche sein. Doch ist ihre Anordnung zur Medianebene keine symmetrische, da beide niemals auf einem Querschnitte anzutreffen sind. Die Öffnungen liegen an der Stelle, wo die Kardinalvenen an die Aorta grenzen. Dasselbst befindet sich ein mit zelligem Bindegewebe angefüllter Raum, der von der Öffnung in schräger Richtung von der Mitte nach außen durchbrochen wird. Die Klappen ragen in der gleichen Richtung in die Vene hinein und bestehen aus zwei dünnen membranösen Falten, welche infolge ihrer Anordnung einen Rückfluß des Blutes aus den Kardinalvenen in den Sinus verhindern ¹⁾.

Die lateralen Öffnungen befinden sich dicht an der Leibeshaut in dem Abschnitt des Sinus, welcher einen deutlichen spongiösen Bau aufweist. Sie sind ebenfalls schräg, aber von außen nach innen angeordnet und ermöglichen den Übergang von Flüssigkeit aus dem in diesem Abschnitt nur spaltartigen Sinus in die Kardinalvenen. Auch diese lateralen Öffnungen sind weder symmetrisch zu den medialen Öffnungen noch zu der Medianebene angeordnet. Sie sind kleiner als die medialen, bestehen aber wie jene aus dünnen membranösen Falten ²⁾.

Der Abdominalsinus reicht, wie bereits erwähnt wurde, bis zum Ende der Bauchhöhle, und es wirft sich nunmehr die Frage auf, ob derselbe tatsächlich dort sein Ende erreicht und ob nicht noch Gefäße aus dem Schwanzabschnitt in denselben münden? Favaro (1905—06, 1924) behauptet zwar, keine Spur von Lymphgefäßen

¹⁾ Nach den Angaben von Rathke und Julin sollen sich in der Mittellinie die aus den Nieren und Geschlechtsorganen hervorgehenden Venen mit den Kardinalvenen in Verbindung setzen. Ob dieselben an der Mündung mit Klappen versehen sind, wird nicht angegeben, ist aber wahrscheinlich, da auch die Mündungen der Segmentalvenen mit Klappen versehen sind. Es wäre also nicht ausgeschlossen, daß unter den medialen Öffnungen sich auch mit Klappen versehene Venenmündungen befänden.

²⁾ Auf Fig. 5 habe ich die laterale Öffnung miteingezeichnet, obwohl dieselbe erst auf dem dritten Schnitte deutlich sichtbar war. Wäre der Durchschnitt etwas schräger ausgefallen, so wäre sowohl die mediale wie die laterale Öffnung auf einem Schnitte sichtbar gewesen.

im Schwanzabschnitt von *Petromyzon marinus* und *P. Plaueri* gefunden zu haben, doch glaube ich bestimmt solche gefunden zu haben, und zwar in Form von Stämmchen, welche beiderseits von der Aorta, zwischen ihr und der Chorda verlaufen. Ich habe dieselben nur an Querschnitten feststellen können an Exemplaren, bei denen die Blutgefäße injiziert waren. Während Arterien und Venen mit Injektionsmasse gefüllt waren, sind eben diese Stämmchen ungefüllt geblieben, woraus ich schließe, daß dieselben dem Lymphgefäßsystem zuzurechnen sind.

Anhangsweise sei hier bemerkt, daß der von Dohrn (1888) beschriebene und später von Mozejko (1912) als Dohrnscher Sinus bezeichnete Raum nach meinen Befunden nicht vorhanden ist. Zwischen den Muskelplatten hinter der Kloake befindet sich nur lockeres Bindegewebe und ein dichtes Geflecht von Venen, welche mit Gewalt getrennt einen Raum vortäuschen können.

Auf Grund der obigen Untersuchungen sehe ich den Abdominalsinus als einen Lymphraum an, der den Trunci subvertebrales anderer Wirbeltiere gleichzusetzen ist und entweder durch Verschmelzung der Subvertebralstämmchen, oder, was wahrscheinlicher ist, aus einer Vielheit von Anlagen entstanden ist. Derselbe sollte daher nicht als Abdominalsinus, sondern als Subvertebralsinus bezeichnet werden. In Form von nur unbedeutenden Stämmchen dürften sich die Trunci subvertebrales noch in dem Schwanzabschnitte erhalten haben. Von den übrigen Wirbeltieren würden sich die Petromyzonten noch insofern wesentlich unterscheiden, als der Sinus fast keine Beziehungen zu den Darmlymphgefäßen hat und ferner nicht im Gebiete der Ductus Cuvieri in die Venen mündet, sondern in seiner ganzen Ausdehnung mit den beiden hinteren Kardinalvenen in Kommunikation steht.

Irgendwelche Spuren von Trunci longitudinales laterales sind bei *Lampetra* nicht aufzuweisen, es sei denn in jungen Entwicklungsstadien, bei denen nach den Angaben von Dohrn (1888) ein Seitennerv bestehen soll. Ich habe nur ausgewachsene Exemplare untersucht, bei denen die Seitenstämmchen nicht nachzuweisen waren. Auch kann ich über die Lymphgefäße der Haut im Gebiete des Rumpfes und Schwanzes, die sonst zu den Seitenstämmchen in Beziehung stehen, einstweilen nichts aussagen.

Die Lymphgefäße des Kopfes und des Kiemenkorbes

Bezüglich der Lymphgefäße im vorderen praekardialen Körperabschnitte der Petromyzonten herrscht trotz der sehr ausführlichen von Mozejko (1910) und neuerdings von Tretjakoff (1926) ausgeführten Untersuchungen¹⁾ die gleiche Verwirrung wie bezüglich der postkardialen. Indessen ist es nicht schwer darzutun, daß in den Lymphräumen des Kopfes tatsächlich Lymphe und nicht eine mit Blut gemischte Flüssigkeit vorhanden ist. Schneidet man nämlich einer tief narkotisierten Lampetra die Haut am äußeren Rande der Mundöffnung durch, so fließt nebst vereinzelt roten Blutkörperchen, welche den durchschnittenen Blutgefäßen der Haut entstammen, ausschließlich eine klare Flüssigkeit heraus. In einem anderen Versuche führte ich an gleicher Stelle durch Einstich einige Tropfen von löslichem Berlinerblau in den Raum ein, aus welchem die klare Flüssigkeit herausgeflossen war, und untersuchte dann den Kopf nach Fixierung auf Querschnitten. Ich fand dabei die Partikel des Farbstoffes in Räumen, die von den Forschern bisher als venolymphatische angesehen wurden, die aber außer Spuren von Farbstoff sonst leer erschienen und kein Blut enthielten. Daraufhin führte ich von der gleichen Stelle am Mundrande Injektionen durch Einstich aus und erhielt schließlich solche Bilder, wie dieselben in den Fig. 6, 7, 8 dargestellt und zur nachfolgenden Beschreibung benutzt worden sind. Nebenbei sei noch bemerkt, daß ich an anderen Exemplaren die Blutgefäße gesondert injiziert habe. Ehe ich zu den weiter unten dargelegten Ergebnissen gelangte, war das Material von Neunaugen leider erschöpft, so daß ich gewisse Bezirke, die ich gerne noch einmal untersucht hätte, einstweilen ungeprüft lassen mußte.

In der den Mundrand umgebenden Haut sowie aus den daselbst befindlichen Barteln entspringen feine Lymphgefäße, welche sich zu einem feinen ringförmig angeordneten Netze vereinigen. Aus diesem gehen wiederum feine Gefäße hervor, die an Stärke schnell zunehmend dicht nebeneinander gelagert sind und, wie Fig. 6 L. 1 dartut, in dorso-lateraler Richtung konvergieren. Diese Gefäße sind von Mozejko (1910) gesehen und als Lymphgefäße

¹⁾ Beiläufig sei bemerkt, daß in der Arbeit von Tretjakoff die Hinweise auf die Abbildungen fehlerhaft sind, was die Orientierung noch mehr erschwert.

gedeutet worden. Schon vorher wurde von Robin (1846) bei *Petromyzon marinus* ein sinus périmaxillaire beschrieben, aber als

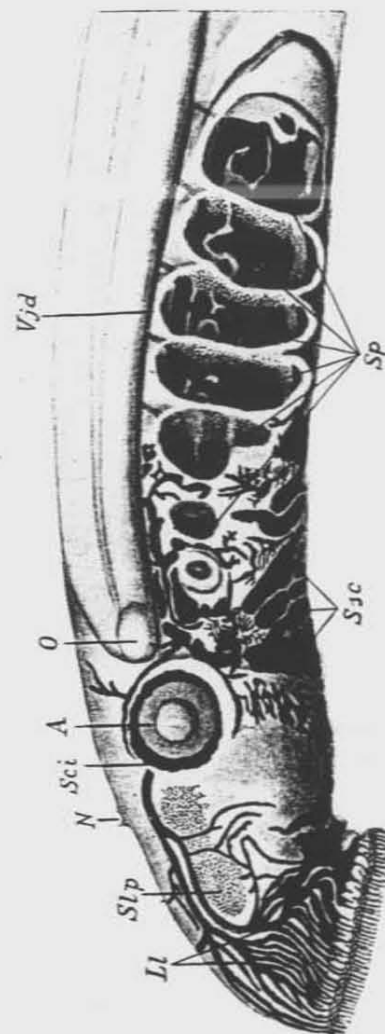


Fig. 6. Die oberflächlichen und tiefen Lymphgefäße im Kopf- und Kiemengebiet von Lampetra von der Seite gesehen. Die oberflächliche Hautschicht ist abgetragen. Die 2.-7. Kiementasche eröffnet und die Kiemen entfernt, ebenso die dorsale Rumpfmuskulatur. A — Auge, Ll — Lymphatica labialis, N — Nasenöffnung, O — Ohrblase, Sci — Sinus circularis oculi, Sp — Sinus peribranchialis, Slp — Sinus subcutaneus, Sjc — Sinus jugularis dorsalis, Vjd — Vena jugularis dorsalis.

zum Venensystem zugehörig angesehen worden. Auch Tretjakoff (1926) findet bei *P. fluviatilis* daselbst einen ringförmigen venösen Sinus, den er Sinus annularis labialis nennt.

Aus der Vereinigung der konvergierenden Vasa lymphatica labialia gehen jederseits zwei größere parallel verlaufende Gefäße her-

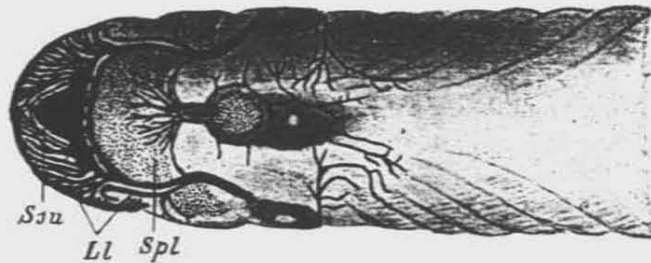


Fig. 7. Die oberflächlichen Lymphgefäße des Kopfes von Lampetra von der Dorsalseite. Die oberflächliche Hautschicht ist abgetragen. Ll — Lymphatica labialia, Spl — Sinus labialis profundus, Ssu — Sinus supralabialis.

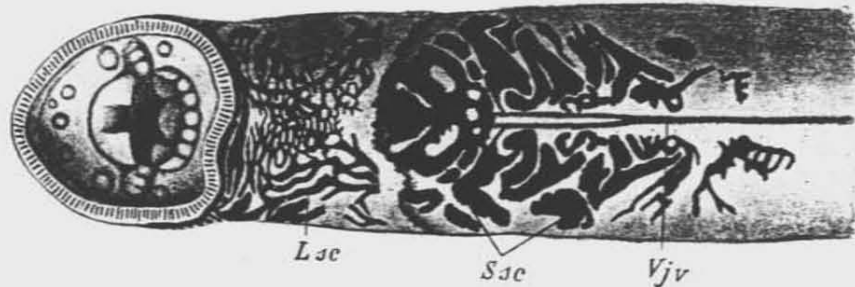


Fig. 8. Die oberflächlichen und tiefen Lymphgefäße der Haut von Lampetra von der Ventralseite. Die oberflächliche Hautschicht ist abgetragen. Lsc — Lymphatica subcutanea, Ssc — Sinus subcutanei, Vjv — Vena jugularis ventralis.

vor, zwischen denen sich eine Arterie befindet. Mozejko bezeichnet die parallelen Gefäße als V. facialis, Tretjakoff als Vv. labiales, die durch Zusammenfluß die V. facialis bilden. Kurz vor dem Orbitalrand vereinigen sich die parallelen Gefäße, die entschieden Lymphgefäße sind, zu einem einzigen, welches weiterhin in die Tiefe dringt.

Auf der Dorsalseite des Mundtrichters ergießen sich die vom Mundrand aufsteigenden Lymphgefäße in einen flachen, etwa dreieckigen Sinus, welchen Mozejko als sinus périmaxillaire superieur, Tretjakoff als supralabialen Teil des Ringsinus bezeichnet. Dieser Sinus steht kaudalwärts durch mehrere Gefäße

mit einem noch tiefer unter der vorderen Deckplatte liegenden Sinus in Verbindung, welcher fast bis zur Nasenöffnung reicht. Auf Querschnitten näher dem Mundrande (Fig. 9) machen sich

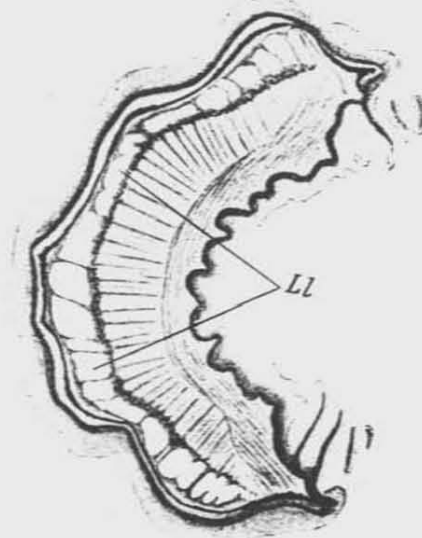


Fig. 9. Querschnitt durch die dorsale Partie des Mundtrichters nahe dem Mundrande von Lampetra. Ll — Lymphatica labialia.

nur die Septa zwischen den Lymphgefäßen (Lymphatica labialia) bemerkbar und in dem weiteren Querschnitt (Fig. 10) ist bereits der oberflächliche und das vordere Ende des tiefer liegenden Sinus (Sinus supralabialis) angeschnitten. Die Sinus sind auf den Schnitten blutleer und lassen den charakteristischen von Septen durchzogenen und schon von Robin beobachteten Bau von Lymphräumen deutlich erkennen.

Oberflächlich breiten sich noch Lymphgefäße in der Haut vor der Nasenöffnung aus, und umgeben diese, sowie den in der Tiefe liegenden Nasengang und auch die vom Gehirn und dem Parietalaugen eingenommene Partie.

Auf der Ventralseite der Mundöffnung münden die feinen Gefäße des Mundrandes direkt in einen größeren Sinus, welchen Mozejko und Tretjakoff als sinus soubial bezeichnet. Weiter kaudalwärts bilden die Lymphgefäße in den oberflächlicheren

Teilen der Haut Netze, aus denen weiterhin größere Gefäße hervorgehen. Dieselben dringen alsdann in die Tiefe, um sich mit den tiefen Sinus zu vereinigen. Die Ausbreitung aller dieser Gefäße ist so typisch und wiederholt sich in allen meinen Präparaten so regelmäßig, daß an ihrer Existenz nicht gezweifelt werden kann.

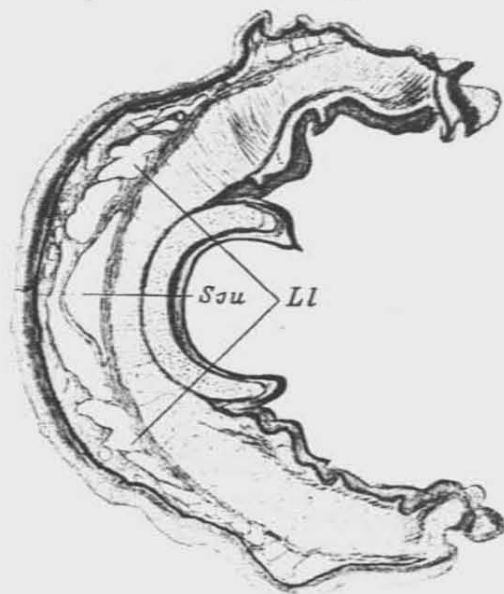


Fig. 10. Querschnitt durch die dorsale Partie des Mundtrichters etwas weiter kaudal vom Mundrande von *Lampetra*. Li — Lymphatica labialis, Su — Sinus supralabialis.

Dieselben sind auch, wie es scheint, von den genannten Forschern beobachtet, aber nicht alle als Lymphsinus gedeutet worden. Das eben genannte, die Lymphe aus den lateralen Teilen des Mundtrichters ableitende Lymphgefäß dringt, wie oben bereits erwähnt, in die Tiefe, und zwar am vorderen und oberen Orbitalrande. Dasselbst bildet es einen den Orbitalrand zirkulär umgebenden Sinus (perikornealen Ringsinus von Tretjakoff)¹⁾ und ferner

¹⁾ Ob der von Däcker (1924) beschriebene Subkonjunktivalsack, den er nur an Formalinpräparaten und nicht an Alkoholpräparaten beobachtet hat, existiert, kann ich nicht entscheiden. Derselbe ist jedenfalls von dem perikornealen Ringsinus ganz unabhängig.

einen im vorderen und oberen Abschnitte der Augenhöhle gelegenen großen Sinus, den Orbitalsinus. Erst aus diesem führt ein Gefäß, wie bereits Robin (1846) berichtet, durch den Boden der Orbita in schräger Richtung nach abwärts und hinten, welches jederseits in einen Raum mündet, welcher von den Forschern verschieden bezeichnet wird: von Robin-Sinus infrapharyngeus, von Mozejko S. infracapsularis und von Tretjakoff S. pharyngeus. Die gleichen Forscher behaupten, daß die Orbitalsinus sowie jener Raum mit Blut gefüllt sind. Däcker (1924) beschreibt vier Sinus, die er als Erweiterungen der Vene auffaßt, und Tretjakoff (1930) unterscheidet einen supraskleralen, submuskulären und supramuskulären Venensinus.

Der oben erwähnte Pharyngealraum steht in kaudaler Richtung mit den Peribranchialräumen in Verbindung, die sich in der Tiefe einer jeden Kiementasche befinden. Dieselben werden von J. Müller (1845) nur kurz erwähnt. Im Schlußsatze meint er: »Diese Schläuche sind wahrscheinlich Lymphbehälter für die Lymphe des Kopfes und der Brust«. Von Robin sind die Räume mit Blut gefüllt gesehen, aber im übrigen mit vollem Rechte als eine Eigentümlichkeit der Neunaugen hervorgehoben worden. Langerhans (1876), Schneider (1879), Vogt und Yung (1889—1894) haben diese Sinus wie J. Müller als Lymphräume aufgefaßt und dieselben mit denen der Amphibien verglichen. C. Ewart (1878) betrachtet sie als venolymphatische und Vialleton (1903) als interstitielle Räume. Nach Mozejko stehen die vordersten und hintersten Peribranchialräume miteinander in Kommunikation, die dazwischen liegenden wahrscheinlich nicht. Doch stehen sämtliche Räume mit einem oberflächlichen Venennetz in Verbindung. Tretjakoff (1927) findet in den Räumen regelmäßig Blut, bemerkt aber, daß das Blut in diesen Räumen wie in den orbitalen und anderen Kopfsinusen »ziemlich arm an Blutkörperchen ist«. Bei Injektion der Kopfsinus durch den labialen Ringsinus werden nach T. immer auch die peribranchialen Räume angefüllt, doch tritt die Injektionsmasse in dieselben durch Risse ein.

Nach meinen Beobachtungen füllten sich die Räume durch Injektion in allen Fällen, selbst in denen, in welchen nur einige Tropfen von Berlinerblau in die Lymphgefäße des Mundrandes eingeführt worden waren. Es kann also von keinen Zerreißen

die Rede sein. Wie Fig. 6 S. p. zeigt, bildet sich in jedem Kiemenfach ein flacher Lymphraum aus, der die innere Kiemenpalte umgibt und sich kaudalwärts mit dem gleichen Raume des nachfolgenden Kiemenfaches verbindet. Jeder dieser Peribranchialräume zieht sich in dorsokaudaler Richtung etwas in die Länge und geht in ein kurzes Gefäß über, welches schräg in die Vena jugularis s. cardinalis anterior¹⁾ mündet. Die Mündungen liegen in der ventralen Wand der Vene und sind durch eine dünne, häutige Klappe abgeschlossen, die den Übertritt von Blut in die Peribranchialräume verhindert.

Bereits J. Müller (1845) hat eine regelmäßige Reihe von »Kanälen« beobachtet, welche schief in die Vene führten, Robin spricht von 6—7 Mündungen, ich habe den Kiemenfächern entsprechend 7 Öffnungen gefunden. Daß die Peribranchialräume auch mit der V. jugularis ventralis in unmittelbarer Kommunikation stehen, wie dies Nestler (1890) angibt und auf seiner Fig. 9 darstellt, muß ich verneinen.

Mozejko (1910) und Tretjakoff (1927) haben in dem Kopfabschnitte sowohl vor den Peribranchialsinus als auch im Gebiete derselben noch zahlreiche kleinere Sinuse unterschieden, die sämtlich mit Blut angefüllt sein sollen. Ich finde dieselben blutleer. Bei Injektionen von den Mundlymphgefäßen aus füllen sie sich alle mit Injektionsmasse. Dieselben stehen somit in Verbindung miteinander und gehören meiner Meinung nach entschieden dem Lymphgefäßsystem an. Nach den genannten Autoren stehen diese Räume mit der V. jugularis ventralis im Zusammenhang. Über die Lage und Begrenzung dieser Räume und über ihren gegenseitigen Zusammenhang kann ich einstweilen noch kein Urteil abgeben. Ich behalte mir dies für später vor, erst wenn ich dies Gebiet an frischem Material und an der Hand von Rekonstruktionen, die hier unbedingt notwendig sind, durchgearbeitet habe.

¹⁾ Bezüglich der Bezeichnung der Vene als V. jugularis äußert bereits J. Müller (1845) und später auch Julin (1890) gewisse Bedenken aus dem Grunde, weil dieselbe oberhalb der fibrösen Schicht der skeletogenen Zone der Wirbelsäule liege und daher besser Vertebralvene zu benennen wäre. Da die Vene nach Cori (1905) in Begleitung des Ramus branchialis vagi verläuft, so entspricht sie einer Jugularvene und ihre Lage ist nur durch die eigentümliche Entwicklung des Kiemenkorbes bedingt.

Von den Lymphgefäßen des Kopfes erfordern eine gesonderte Betrachtung noch die oberflächlich gelegenen. Es wurde oben bereits erwähnt, daß sich am Mundrand feine Lymphgefäßnetze ausbreiten, die weiterhin in dickere Gefäße übergehen. Das Gleiche habe ich auch in der Haut des lateralen und ventralen Kopfabschnittes beobachtet. Nach Abtragung der oberflächlichen Hautschicht treten auch hier dickere netzartig angeordnete Gefäße auf, wie dies in Fig. 8 Lsc. unmittelbar hinter der Mundöffnung sichtbar ist. Aus dem Netze gehen rechter- und linkerseits mehrere größere Gefäße hervor, welche in die Tiefe dringen, um sich dort mit größeren Lymphräumen zu vereinigen.

Die in der tiefsten Schicht liegenden Lymphgefäße sind im hinteren Abschnitte der Fig. 8 Ssc. dargestellt. Sie bilden daselbst schmale, meist aber breite sinusartige Gefäße, welche trotz ihrer absonderlichen Formen auf beiden Seiten des Kiemenkorbes fast symmetrisch angeordnet sind. Diese sinusartigen Gefäße liegen teils zwischen den knorpeligen Kiemenspangen, teils über und unter denselben und münden mitsamt der mit ihnen im Zusammenhang stehenden feineren Gefäße der oberflächlicheren Schichten der Haut in die Vena jugularis ventralis, die in der Mittellinie der Innenfläche des Kiemenkorbes verläuft.

Eine Anordnung der Hautgefäße in drei Schichten hat bereits Mozejko (1910) beobachtet, vermochte aber nicht festzustellen, ob dieselben alle dem Lymphgefäßsystem angehören.

Aus der obigen Darstellung geht hervor, daß bei Petromyzonten ein von den Blutgefäßen getrenntes Lymphgefäßsystem besteht. Dasselbe hat jedoch bei Petromyzonten noch einen sehr primitiven Charakter insofern bewahrt, als es auf dem ganzen Verlaufsgebiete der Kardinalvenen mit diesen und auch noch mit der Vena jugularis ventralis in Verbindung tritt und nicht wie bei den meisten Wirbeltieren mit den nächst dem Herzen gelegenen Venen. Die Beziehungen der Lymphgefäße zu den Blutgefäßen sind also in der Gruppe der Petromyzonten viel inniger als bei anderen Tieren. Trotzdem kann hier nicht von venolymphatischen Gefäßen gesprochen werden, da die Lymphgefäße von den Venen getrennt sind.

Bezüglich des Bauchsinus wurde bereits erwähnt, daß derselbe den Trunci subvertebrales als homolog zu erachten ist. Als den Trunci lymphatici jugulares homologe Bildungen betrachte ich

die Peribranchialräume nebst ihren sich auf dem Kopf fortsetzen- den Lymphgefäßen. Die aus den tiefen Lymphräumen des Kopf- und Kiemengebietes stammende Lymphe sowie diejenige der ventralen Hautlymphgefäße fließt in die Vena jugularis ventralis ab. Dieses Gebiet sowie die ventrale Jugularvene selbst stellen eine Eigentümlichkeit der Körperorganisation der Cyclostomen dar.

Literatur.

Die mit * bezeichneten Arbeiten sind dem Verf. nur aus Referaten bekannt.

1. Cori C. Das Blutgefäßsystem des jungen Ammocoetes. Arbeiten aus dem Zool. Inst. Wien B. 16, 1905. — 2. Dohrn A. Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XIII Über Nerven und Gefäße bei Ammocoetes und Petromyzon Planeri. Mitteilungen aus der Zool. Station zu Neapel, Berlin B. 8, 1888. — 3. Dücker M. Über die Augen der Zyklostomen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. B. 60, 1924. — 4. *Duvernoy G. L. Note sur le sinus veineux genital des Lamproies et le reservoir analogue qui fait partie du système veineux abdominal des Raies. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 22, 1846. (L'Institut 16, 1846). — 5. *Ewart I. C. On vascular peribranchial spaces in the lamprey. Journ. of Anat. Physiol. V. 12, 1878. — 6. Favaro G. Contributi all'angiologia dei Petromizonti. Atti Accad. scient. veneto-trentino-istriana 1905. — 7. Favaro G. Ricerche intorno alla morfologia ed allo sviluppo dei vasi, seni e cuori caudali nei ciclostomi e nei pesci. Atti del R. Istituto Veneto di Science, T. 65, 1905—1906. — 8. Favaro G. Cyclostomi. Das Gefäßsystem. Bronns Klassen u. Ord. des Tierreiches, Leipzig, 1924. — 9. Hatta S. Über die Entwicklung des Gefäßsystems des Neunauges Lampetra mitsukuri. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont. B. 44, 1922. — 10. Julin Ch. Des origines de l'aorte et des carotides chez les poissons Cyclostomes. Anat. Anz. B. 2, 1887. — 11. Julin Ch. Recherches sur l'appareil vasculaire et le système nerveux périphérique de l'Ammocoetes (Petromyzon Planeri). Archives de Biologie, T. 7, 1887. — 12. Klinckowström A. Beiträge zur Kenntnis des Verlaufes der Darm- und Lebervenen bei Myxine glutinosa. Biol. Fören. Förh. B. 2, Stockholm, 1890. — 13. *Langerhans P. Untersuchungen über Petromyzon Planeri Ber. Verh. Naturf. Ges. Freiburg i. B. B. 6, 1876. — 14. Mozejko B. Etude sur le système circulatoire de la Lamproie (Petromyzon fluviatilis). Anat. Anz. B. 36, 1910. — 15. Mozejko B. Badania nad budową układu krwionośnego i limfatycznego Minoga rzeczno (Petromyzon fluviatilis). Sprawozd. z pos. Tow. Nauk. Warsz., R. 3, 1910. — 16. Mozejko B. Untersuchungen über das Vaskularsystem von Petromyzon fluviatilis. II. Anat. Anz. B. 40, 1911. — 17. Mozejko B. Untersuchung über das Vaskularsystem von Petromyzon fluviatilis. III. Anat. Anz. B. 40, 1912. — 18. Müller J. Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. IV. Über das Gefäßsystem. Abh. K. Akad. Wiss., Berlin, 1845. — 19. Nestler K. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Arch. f. Naturg. Jg. 56, 1890 u. Zool.

Anz. B. 13, 1890. — 20. Neuville H. Contribution à l'étude de la vascularisation intestinale chez les Cyclostomes et Sélaciens. Ann. Sc. Nat., T. 13, 1901. — 21. *Pensa A. Studio sulla morfologia e sullo sviluppo dell' Arteria intercostalis suprema e delle aa. intercostales. Ricerche lab. anat. norm. Roma ed altri lab. biol. V. 11, 1905. — 22. Rathke H. Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke oder des Petromyzon fluviatilis des Linneus. Danzig, 1825. — 23. Rathke H. Bemerkungen über den inneren Bau des Querders (Ammocoetes branchialis) und des kleinen Neunauges (Petromyzon Planeri). Neueste Schriften d. naturf. Ges. in Danzig B. 2, Halle, 1827. — 24. Robin Ch. Note sur quelques particularités du système veineux du Petromyzon marinus. Soc. Philom. Extr. Procès verb. 1846. L'Institut 14, 1846. Friepers Neu. Not. B. 38, 1846. — 25. *Schneider A. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin, 1879. — 26. Tretjakoff D. Die orbitalen Venensinusse der niederen Wirbeltiere. Morph. Jahrb. B. 56, 1926. — 27. Tretjakoff D. Das Gefäßsystem im Kiemengebiet des Neunauges. Morph. Jahrb. B. 58, 1927. — 28. Vialleton L. Etude sur le coeur des lamproies, Petromyzon marinus L., P. Planeri Bloch, Ammocoetes branchialis L., avec quelques remarques sur l'anatomie comparée du coeur des Cyclostomes. Arch. d'anat. micr. T. 6, 1903. — 29. Vogt C. et Yung E. Traité d'anatomie comparée pratique. Paris, 1888—1894.

B. Myxinoiden.

Hinsichtlich des Lymphgefäßsystems der Myxinoiden verfüge ich nicht über eigene Beobachtungen und beschränke mich daher nur auf die Wiedergabe der Beschreibungen der Forscher, denen ich auf Grund meiner Erfahrungen an anderen Tieren teilweise wenigstens eine andere Deutung geben muß.

J. Müller (1841) gibt in seiner vergleichenden Anatomie der Myxinoiden von ihren Lymphgefäßen folgende Beschreibung: „Über den Blutgefäßstämmen der Bauchhöhle unter der Chorda dorsalis liegt ein durch die ganze Bauchhöhle reichender weiter Lymphgang oder Lymphbehälter, der Stamm der lymphatischen Gefäße der Baueingeweide und der Bauchwände. Dieser Behälter setzt sich über die Kiemen fort und wird noch viel weiter. Er liegt über der Aorta und den Muskeln des Kiemenapparates unter der Wirbelsäule. Vorn teilt er sich gabelig in 2 Teile, welche von den Kiemen an sich an das Rückgrat anlegen und jederseits desselben, immer dünner werdend, bis zum Kopf verlaufen. Einen dieser Vertebralstämmen begleitet die meist nach einer Seite hinnei-

gende Arteria vertebralis. Aus diesen Stämmen gehen Zweige ab, welche den Ligamenta intermuscularia der Seitenmuskeln an deren inneren Seite folgen. Die Stelle des Zusammenhangs des Lymphsystems... mit dem Venensystem ist mir nicht bekannt geworden.

Klinkowström (1891—1892) vervollständigte die obige Beschreibung noch insofern, als er berichtet, daß die sich im Kopfe ausbreitenden Lymphgefäße mit subkutanen Lymphsäcken im Zusammenhang stehen. Von diesen werden 3 beschrieben. Im kaudalen Abschnitte des Körpers münden diese subkutanen Säcke durch Vermittelung der Flossengefäße in die von Retzius entdeckten Kaudalherzen.

Während Retzius (1890) und nach den Angaben von Cole (1925) auch Jackson (1901) bei *Bdellostoma* die subkutanen Säcke als lymphatische ansehen, ist Allen (1913) der Ansicht, daß sie bei *Bdellostoma* auch Blut führen und daß bei diesen überhaupt ein venolymphatisches System existiere. Der gleichen Ansicht ist auch Weidenreich (1933). Cole (1925) unterscheidet bei *Myxine* gesonderte Gebiete, die von »red and white lymphatics« eingenommen werden. Obwohl die Untersuchungen von Grodzinski (1933) sich nur auf gewisse Gefäßgebiete, die er als lymphatische betrachtet, erstrecken, geht aus denselben doch hervor, daß er für eine Trennung der Blut- von den Lymphgefäßen ist.

Bezüglich des Vorhandenseins von Blut besonders in den subkutanen Säcken gilt hier dasselbe, was schon vorher von dem Übertreten von Blut in Lymphgefäße und Räume gesagt worden ist. Bei der *Myxine*, die aus einer Meerestiefe von ungefähr 60 Faden, also etwa 120 cm an die Oberfläche gebracht wird, wo überdies die Konzentration der Salze eine höhere ist als an der Oberfläche, ist ein solcher Übertritt von Blut sehr gut zu erklären. Auch überleben die *Myxinen* nur wenige Tage in Aquarien, es sei denn, daß sie in speziellen Apparaten unter Druck und in entsprechend konzentriertem Seewasser gehalten werden. Wie Grodzinski berichtet, verschwindet das Blut aus den subkutanen Räumen selbst schon am zweiten Tage des Aufenthaltes in den Aquarien und wird nicht wieder ersetzt. Bei *Bdellostoma*, das in seichtem Wasser lebt, hat weder Jackson noch Allen Blut in den Säcken gefunden, letzterer nur bei Embryonen.

Der von Müller als Lymphbehälter bezeichnete und von Cole zu den weißen Lymphgefäßen gerechnete lateral chordal Sinus

verläuft in der Bauchhöhle unmittelbar unter der Chorda in Form von zwei Längsstämmen. Dieselben sind nicht röhrenförmig, sondern nach Grodzinski's Beschreibung an ihrer Außenseite mit kurzen fingerförmigen Ausbuchtungen versehen, die den Stämmen einen sehr primitiven Charakter verleihen. Beide Stämme sind durch Anastomosen, welche die Aorta dorsal und ventral überkreuzen, vielfach miteinander verbunden.

Am Ende der Leibeshöhle bildet sich ein größerer Lymphraum aus — von Cole mit Sinus rectalis bezeichnet — der von dem gleich zu besprechenden Truncus lymphaticus intestinalis gebildet wird und nach Cole nur mit dem linken, nach Grodzinski beiderseits mit den Hauptstämmen in Verbindung tritt. Kaudwärts von diesem Rektalsinus vereinigen sich beide Stämme auf einer kurzen Strecke, um sich dann wieder zu teilen, und zwar jeder von ihnen in zwei Äste. Der eine verläuft nach Cole bis zum Schwanzende, wo derselbe blind endigt, der andere zum Kaudalherzen derselben Seite, in welches er mit einer Klappe versehen mündet.

In ihrem Verlaufe durch die Bauchhöhle nehmen die Stämme Lymphgefäße aus der Körperwand und dem Darm auf. Die Lymphgefäße der Körperwand verlaufen als segmental lymphatics zwischen den Muskelsegmenten, indem sie daselbst die Blutgefäße und Nerven begleiten. Jedes Segmentalgefäß besteht aus einem dorsalen Aste, welcher zur Chorda und zum Rückenmark aufsteigt (Grodzinski) und einem zweiten, der unter dem Peritoneum bis zum M. rectus abdominis verläuft. Dieser Ast tritt nach Angaben von Klinkowström, Cole und Grodzinski mit den subkutanen Säcken in Kommunikation, und zwar nach Grodzinski in der Weise, daß sich jeder dieser Segmentaläste am Ende wiederum in einen dorsalen und ventralen Ast teilt. Der erstere verbindet sich mit dem lateralen, der letztere mit dem ventralen Sacke.

Die vom Darm in die Stämme mündenden Gefäße sind Mesenteriallymphgefäße. Wie Cole und noch eingehender Grodzinski beschreiben, liegt auf der Oberfläche des Darmes unter der Serosa ein in sich geschlossenes Netz von Lymphgefäßen, in welches die aus der Schleimhaut aufsteigenden Lymphkapillaren münden. Alle Lymphgefäße des Netzes ergießen sich in den von Cole entdeckten Truncus lymphaticus intestinalis, welcher in der dorsalen

Mittellinie des Darmes links von der V. suprainestinalis längs des Darmes verläuft. Am rektalen Ende des Darmes bildet sich aus diesem Intestinalstamm der bereits oben erwähnte Rektalsinus. Auch verläuft der V. subintestinalis parallel ein Truncus lymphaticus subintestinalis, der in den T. intestinalis mündet.

Aus dem Intestinalstamm entspringen in dorsaler Richtung die mesenterialen Lymphgefäße, deren Anzahl, Anordnung und Verlauf den Aa. mesentericae entspricht. Während Cole gefunden hat, daß letztere in Einzahl jeder Arterie folgen und in den linken Längsstamm münden, beschreibt Grodziński zwei jede Arterie begleitende Lymphgefäße, welche sich an der Mündung vereinigen. Die Mündung erfolgt sowohl in den linken als auch in den rechten Längsstamm.

Im vorderen Körperabschnitt vereinigen sich die beiden Längsstämme zu einem größeren, in die Länge gestreckten Behälter, welcher als Sinus intestinalis bezeichnet wird. Derselbe ist nicht einheitlich, sondern wird von Blutgefäßen durchquert. Weiter nach vorn gehen aus dem Sinus wieder paarige, bis zur Ohrblase sich erstreckende Gefäße hervor, die nicht durch Anastomosen miteinander verbunden sind. Nach den Angaben von Klinkowström und Cole erweitern sich diese Kopfgefäße zu Sinus und treten in der Mund- und Nasengegend mit dem subkutanen Sacke des Kopfes in Verbindung.

Im Kiemengebiet bestehen außer den beschriebenen Gefäßen noch die zuerst von J. Müller (1836) erwähnten und von Klinkowström und Cole als peribranchiale Sinus bezeichneten Räume. Dieselben liegen beiderseits 6 an Zahl an der medialen Seite der Kiementaschen. Sie stehen in der Längsrichtung miteinander in Verbindung und ferner nach den Angaben von Cole vermittelt der »peribranchialen Anastomose« mit den oben genannten Längsstämmen. Der letztere oder sechste Peribranchialraum mündet mittels einer mit Klappen versehenen Öffnung »in die vordere Kardialvene oder vielmehr in die breite, venöse Anastomose, welche die beiden vorderen Kardialvenen verbindet« (Cole). Auch Klinkowström war es zweimal gelungen, diese Verbindung durch Injektion darzustellen.

Ferner werden von Cole im Kopf- und Kiemengebiet noch verschiedene Räume, wie der hypophysio-velar, der subhypophysial, der ventral, der dental und der suboesophageal Sinus unter-

schieden, die teils untereinander teils mit dem lingualen Sinus im Zusammenhange stehen. Dieser letztere mündet mittels einer mit einer Klappe versehenen Öffnung in die V. jugularis ventralis.

Von den subkutanen Säcken werden 3 beschrieben, nämlich zwei laterale und ein ventraler, welche sich am Kopfe miteinander vereinigen, am Körper durch die beiden Reihen der Schleimdrüsen geschieden sind. Sowohl die lateralen Säcke als auch der ventrale steht durch die Segmentalgefäße mit den Längsstämmen in Kommunikation. Im Schwanzabschnitt verbinden sich die Säcke mit den dort befindlichen lakunären Räumen.

Die Kaudalherzen werden von Retzius, Klinkowström, Favaro, Allen, Cole und Grodziński (1926) beschrieben. Es münden in dieselben die mit den subkutanen Säcken in Verbindung stehenden lakunären Räume des Schwanzes und mit diesen zugleich die Äste der kaudalen Ausläufer der Längsstämme. Das hintere Ende des Herzens ist lang gestreckt und wird als V. caudalis beschrieben. Die Mündung der Zuflüsse ist mit Klappen versehen und ebenso die Ausmündung des Herzens in die Kaudalvene. Während Retzius und Klinkowström nicht sicher waren, ob das Herz dem Blut- oder Lymphgefäßsystem zuzurechnen sei, teilt es Allen dem venolymphatischen System zu, Favaro und Cole dem venösen und Grodziński dem lymphatischen.

Aus der obigen Beschreibung ersehen wir, daß in dem Körper der Myxinoide unter der Chorda zwei Stämme vorhanden sind, die von Cole und Grodziński als Lymphgefäße angesehen werden. In diese Stämme münden Gefäße aus den Körperwandungen und dem Darm. In der Herzgegend vereinigen sich die beiden Stämme zu einem Sinus, von welchem sich wiederum zwei Gefäße bis zum Kopfe fortsetzen. Sowohl jene Stämme wie ihre Fortsetzungen im Kopfe stehen mit den subkutanen Säcken in Verbindung. Ferner existieren noch Peribranchialsinus, welche in die V. cardinalis anterior, und noch tiefer gelegene, die in die V. jugularis ventralis münden.

Grodziński hat bereits versucht, eine Homologie zwischen den Lymphgefäßen der Myxine und denen anderer Wirbeltiere durchzuführen. Es ist dies eine schwierige Aufgabe in Anbetracht der von den Forschern beobachteten Füllung der einen Gefäße und Räume mit Blut, der anderen mit Lymphe. Daher hat auch Cole die Gebiete dieser Gefäße in rote und weiße Lymphgefäße

getrennt. Doch läßt sich bei Berücksichtigung meiner Befunde bei Petromyzonten und anderen Wirbeltieren eine vollständige Scheidung zwischen Blut- und Lymphgefäßen durchführen, wenn man voraussetzt, daß die von Cole als rote betrachteten Gefäße nur vorübergehend Blut, unter normalen Bedingungen dagegen nur Lymphe enthalten.

Die beiden von Cole als subchordale Sinus bezeichneten Stämme entsprechen der Lage, dem Verlauf und den Beziehungen zu anderen Organen nach, wie schon Grodzinski dargelegt hat, den Ductus thoracici, besser den Trunci subvertebrales anderer Wirbeltiere. Dieselben sind aber auf einem sehr primitiven Entwicklungsstadium stehen geblieben. Ihre aus der Körperwand entspringenden Zuflüsse sind die gleichen, die bei Selachiern und Teleostern beschrieben worden sind. Die aus dem Darm hervorgehenden Zuflüsse entsprechen den Chylusgefäßen anderer Wirbeltiere. Nur das Sammelgefäß der Darmlymphgefäße, der Truncus intestinalis stellt eine Absonderheit der Myxinoiden dar.

Die vielfachen Verbindungen der Subvertebralstämme mit den hinteren Kardialvenen, wie dieselben bei *Lampetra* bestehen, existieren hier nicht. Die Subvertebralstämme ergießen ihren Inhalt nicht unmittelbar in die Venen, sondern durch Vermittelung des Sinus intestinalis, besser Sinus subvertebralis, ferner durch die peribranchiale Anastomose und durch den Peribranchialsinus in die Vena cardinalis anterior. Auch bei Schlangen entwickelt sich infolge des Längenwachstums des Körpers eine Asymmetrie der inneren Organe, die zur Ausbildung eines sich oral und dorsal vom Herzen ausbreitenden Sinus führt, der auf beiden Seiten des Herzens in die Vene mündet. Da also analoge Fälle in der Wirbeltierreihe vorkommen, so ist auch bei Myxinen die Verbindung der Subvertebralstämme mit der Vene oberhalb des Herzens nicht zu den Sonderfällen zu rechnen.

Als den Jugularlymphstämmen homologe Bildungen nehme ich wie bei Petromyzonten die Peribranchialsinus nebst ihren Fortsetzungen im Kopf an. Nur würde in diesem Gefäßgebiete zwischen Petromyzonten und Myxinoiden der Unterschied bestehen, daß bei ersteren die Peribranchialräume zwar miteinander verbunden sind, aber jeder gesondert sich in die Vena cardinalis anterior ergießt, während bei Myxinoiden, bei denen sich die Kiemengänge der 6 Kiementaschen zu einem Ausflußrohre vereinigen, auch

der Abfluß aus den Peribranchialräumen beiderseits in der Einzahl vorhanden ist.

Aus dem Lingualsinus und aus den mit ihm zusammenhängenden tieferen Lymphsinus ergießt sich die Lymphe in die Vena jugularis ventralis. Es ist dies auch der Fall bei *Lampetra*, bei der auch noch Verbindungen mit den ventralen Hautgefäßen bestehen. Bei Petromyzonten würde demnach das die hinteren und vorderen Kardialvenen und die ventrale Jugularis umfassende Venengebiet in seiner ganzen Ausbreitung mit dem Lymphgefäßsystem in Verbindung stehen, bei Myxinoiden dagegen nur am Ausgang der Peribranchialräume mit den Cardinales und am Ende des Sinus lingualis mit der V. jugularis ventralis.

Die subkutanen Lymphräume der Myxinoiden, die mit den tieferen in vielfacher Verbindung stehen, entsprechen teilweise den subkutanen Lymphräumen der Kopf- und Kiemengegend der Petromyzonten, können aber sehr wohl den Lymphsäcken der Anuren gleichgesetzt werden. Sie besitzen ihre Abflüsse wie diese, wenn auch nicht ausschließlich, in die Kaudalherzen. Diese letzteren treten bei Myxinoiden zum ersten Male in der Tierreihe als solche auf und haben die Aufgabe, die Lymphe in das Venensystem überzuführen und zugleich die Aktion des Blutherzens zu unterstützen.

Literatur.

1. Allen W. F. Studies on the development of the venolymphatics in the tail-region of *Polistotrema* (*Bdellostoma*) *stouti*. Quarterly Journ. Microsc. Sc. V. 59, 1913. — 2. Cole F. J. A monograph on the general morphology of the myxinoid fishes, based on a study of *Myxine*. P. VI. The morphology of the vascular system. Transact. R. Soc. of Edinburgh V. 54, 1925. — 3. Favaro G. Ricerche intorno alla morfologia ed allo sviluppo dei vasi, seni e cuori caudali nei Ciclostomi e nei pesci. Atti R. Istituto Veneto di Sc. et Arti T. 65, 1905–1906. — 4. Favaro G. Bronns Klassen u. Ordnungen des Tier-Reichs Gefäßsystem. B. 6, 1924. — 5. Grodzinski Z. Über das Blutgefäßsystem von *Myxine glutinosa* L. Bull. Ac. Pol. Sc. Let. Cl. Sc. mat.-nat. Sér. B. 1926. — 6. Grodzinski Z. Bemerkungen über das Lymphgefäßsystem der *Myxine glutinosa* L. Bull. Ac. Pol. Sc. Cl. mat.-nat. S. B. 1932. — 7. Jackson C. M. An investigation of the vascular system of *Bdellostoma dombeii*. Journ. Cincinnati Soc. Nat. Hist. V. 20. 1901. — 8. Klinkowström A. Über die blutführenden Lymphräume bei *Myxine glutinosa*. Biologiska Föreningens Föreläsningar, Stockholm B. 4. 1891–1892. — 9. Müller J. Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.

Über das Gefäßsystem. Abh. K. Akad. Wiss. Berlin 1841. — 10. Retzius G. Ein s. g. Caudalherz bei *Myxine glutinosa* Biol. Unters. Stockholm 1890. — 11. Weidenreich F. Lymphgefäßsystem. Handbuch d. vergl. Anatomie. B. 6 1933.

II. Selachier.

In meiner Arbeit über die Lymphgefäße der Selachier (1928) habe ich die Untersuchungsergebnisse der früheren Forscher ausführlich berücksichtigt und beschränke mich daher hier nur darauf ihre Namen anzuführen. Die Entdeckung der Lymphgefäße der Selachier wird Hewson (1769) und Monro (1787) zugeschrieben. In der Folgezeit sind noch weitere wertvolle Beiträge geliefert worden, und zwar von Fohmann (1827), Robin (1845 u. 1867), Stannius (1854), Sappey (1880), Mayer (1888), Neuville (1901), Vialleton (1902), Grynfeldt (1903), Favaro (1905—1906), Diamare (1913).

Während ich mich für die Existenz eines gesonderten Lymphgefäßsystems bei den Selachiern ausgesprochen habe, kommt Weidenreich (1933) und sein Schüler Glaser (1933) auf Grund ihrer Untersuchungen an verschiedenen Vertretern dieser Gruppe zu dem Ergebnis, daß die Elasmobranchier im allgemeinen keine selbständigen Lymphgefäße besitzen, »wenn auch hier schon der Beginn einer Sonderung sich anbahnt. Die Blutgefäße haben vielmehr bei ihnen noch den Charakter von Hämolympfgefäßen« (Weidenreich). Dieser Forscher führt als Beweis gegen ein gesondertes Lymphgefäßsystem bei Selachiern den Mangel eines Truncus lymphaticus lateralis an, der durch eine Vene ersetzt wird, und vor allem den Mangel an Lymphgefäßen im Darm und Mesenterium, da dieselben sich durch Injektion nicht darstellen lassen. Eine Ausnahme würden nur die Torpediniden bilden. Bei Rajiden konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob dieselben ein gleiches Lymphgefäßsystem in der Darmwand besitzen wie die Torpediniden. Da Weidenreich auch bei Cyclostomen die Existenz eines Hämolymphsystems annimmt, so glaubt er ein solches auch noch den Selachiern zuteilen zu können.

Was das Fehlen des lymphatischen Seitenstammes bei den Selachiern betrifft, so ist dies keine Eigentümlichkeit derselben, denn der Stamm fehlt auch den Petromyzonten und, wie wir später sehen werden, auch den Krokodilen.

Die Existenz von Lymphgefäßen im Darm und im Mesenterium ist mit dem Begriffe der Subvertebralstämme nicht unbedingt verknüpft, da das Chylussystem bei Petromyzonten, wenn überhaupt vorhanden, nur auf ganz kleine Gebiete beschränkt zu sein scheint und ein Mesenterium überhaupt nicht vorhanden ist. Überdies muß man sich noch die Frage vorlegen, ob die angebliche Nichtexistenz von Lymphgefäßen im Darm nicht doch vielleicht mit der Unzulänglichkeit der Injektionstechnik im Zusammenhang stehe¹⁾.

Nachdem meine Untersuchungen an *Lampetra fluviatilis* zu dem Ergebnis geführt haben, daß auch bei ihnen ein gesondertes Lymphgefäßsystem vorhanden ist, und dasselbe höchstwahrscheinlich auch für die Myxinoiden gilt, so wäre es sehr merkwürdig, wenn unter den Selachiern nur die Torpediniden ein solches besitzen sollten. Ich stehe also trotz der Bedenken und Einwände von Weidenreich und Glaser auf dem Standpunkte, den ich auch schon in meiner Arbeit vom J. 1928 vertreten habe, daß die Selachier ein Lymphgefäßsystem besitzen. Dasselbe ist jedoch noch nicht nach allen Richtungen hin genügend erforscht und scheint im Vergleiche mit den Cyclostomen und Teleosteen weit schwächer ausgebildet zu sein.

Die Trunci subvertebrales.

Die Trunci subvertebrales bilden bei *Scyllium canicula*, welches von mir in verschiedenen Altersstufen untersucht worden ist, die Hauptstämme des Körpers. Meckel (1821) hat von denselben die hinteren Abschnitte, Robin (1845) und Sappey (1880) die vorderen und Diamare (1913) dieselben bei *Torpedo* in ihrem ganzen Verlauf beobachtet. Die Subvertebralstämme nehmen bei *Scyllium* ihren Anfang im Schwanz, wo sie im Hämalkanal zu Seiten der Aorta und der Kaudalvene liegen. Die Vasa vasorum von Mayer (1888) und die Vasa intermedia von Favaro (1905/6),

¹⁾ Trotz der vielfachen Bemühungen durch Einstichinjektionen die Darmlymphgefäße sichtbar zu machen, war es weder Weidenreich, Glaser noch mir gelungen, etwas zu erreichen. Auch führte eine Injektion von den Längstämmen aus bei erwachsenen Exemplaren von *Scyllium* nicht zu dem gewünschten Ziele. Trotzdem glaube ich, daß dies doch möglich ist, und zwar bei jungen Exemplaren und nach Abbindung des vorderen Endes der Subvertebralstämme.

die bei einigen Arten in größerer Anzahl auftreten können, betrachte ich als Lymphgefäße.

Im Gebiete der Bauchhöhle haben die Stämme bereits eine ansehnliche Dicke von 1 mm und verlaufen, ohne sich miteinander durch Anastomosen zu verbinden, was auch Diamare (1913) bei *Torpedo* beobachtet hat, beiderseits von der Aorta zwischen ihr und den Kardinalvenen bis in das Kiemengebiet (Fig. 11).

In die beiden Stämme münden Lymphgefäße, welche in der Leibeshöhle dorsal von den Urnieren und auf dieser ganzen Strecke ein dichtes Netz bilden. Da dasselbe zu den Nieren in Beziehung steht, ist dasselbe von Diamare (1913) als *Pars renalis* des Lymphgefäßsystems bezeichnet worden. Am lateralen Raude jeder Niere gehen aus dem Netze Gefäße hervor, welche den Trunci parallel verlaufend Kollateralgefäße der Stämme bilden. Am vorderen Ende der Niere sind dieselben ebenso wie das Netz der *Pars renalis* nur sehr schwach entwickelt, dagegen werden sie im hinteren Abschnitt der Leibeshöhle stärker und treten mit den Lymphgefäßen der Kloake und denen der Bauchflosse in Verbindung (Fig. 11). In unmittelbarer Kommunikation mit den Kollateralgefäßen stehen noch subperitoneale Lymphgefäße, welche oberflächlich längs der Blutgefäße und Nerven in den Myosepten verlaufen und sich weiter zwischen den Muskelbündeln verästeln (Fig. 11).

Ferner münden in die Trunci Lymphgefäße, welche in dem zwischen Chorda und Rückenmark einerseits und den Rumpfmuskeln andererseits liegenden Bindegewebe und in den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Muskelmassen ihren Ursprung nehmen (Fig. 12). Diese tiefen Lymphgefäße sind segmental angeordnet und begleiten die ebenfalls dort verlaufenden segmentalen Blutgefäße.

Schließlich münden in die Trunci subvertebrales, wie dies Vialleton (1902), Diamare (1913), Weidenreich (1933) und Glaser (1933) bei *Torpediniden* dargetan haben, noch die Lymphgefäße der Speiseröhre, des Magens und des Darmkanals nebst seinen Anhangsorganen durch Vermittelung eines im Mesenterium sich ausbreitenden Plexus mesentericus. Diese Gefäße sind nach Ansicht von Weidenreich und Glaser bei *Rajiden* zweifelhaft und bei anderen *Selachiern* überhaupt nicht vorhanden, weil man sie durch Injektion nicht sichtbar machen und die

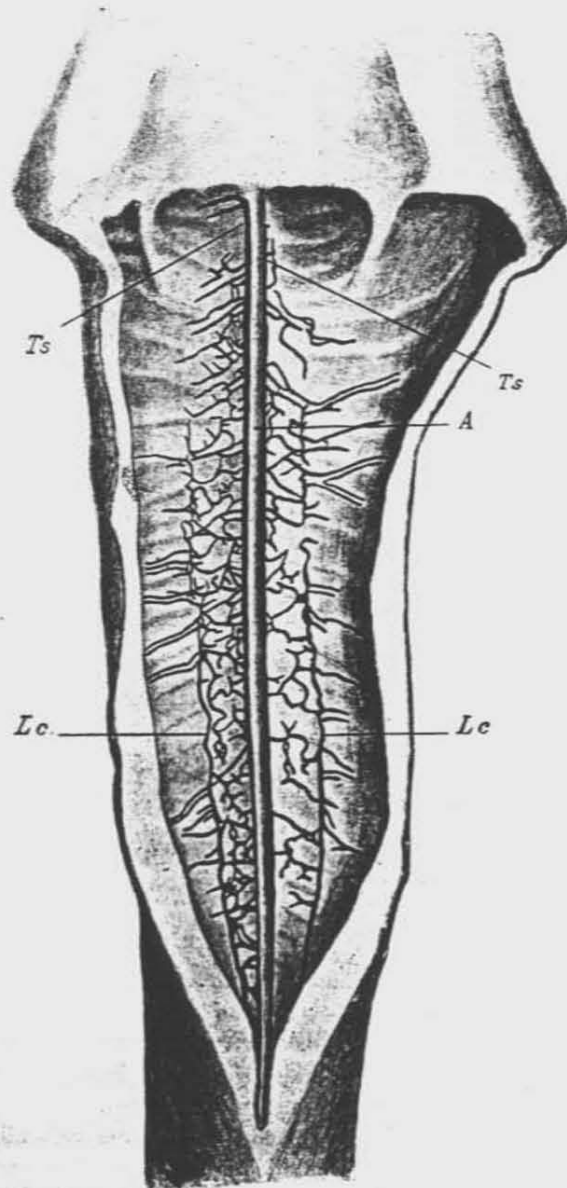


Fig. 11. Die Lymphgefäße der Bauchhöhle eines Embryo von *Scyllium cahulla* von 90 mm Länge nach Entfernung der Eingeweide, der Urnieren und der Kardinalvenen. A — Aorta, Ts — Trunci subvertebrales, Lc — Vasa lymphatica collateralia. Vergr. 1:12-5.

Befunde an Torpediniden nicht verallgemeinern könne. Ich bin, wie oben bereits dargetan wurde, anderer Meinung.

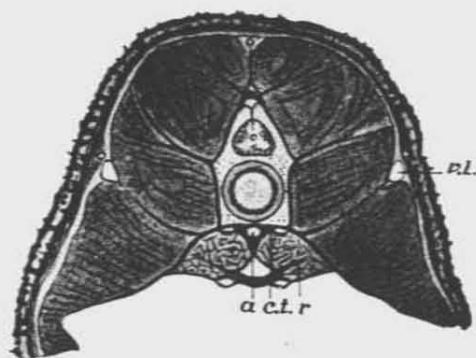


Fig. 12. Querschnitt durch einen Embryo von *Scyllium canicula* von 87 mm Länge. a — Aorta, c. t. Trunci subvertebrales, r — Urnieren, v. l. — Vena lateralis trunci. Vergr. 1:75.

Die Mündungen der Trunci subvertebrales in die Venen verhalten sich bei *Scyllium* sehr eigentümlich und werden bei anderen Selachierarten wahrscheinlich nicht wesentlich von diesem Typus abweichen. Die Mündungen liegen auf der Höhe der beiderseitigen Aa. subclaviae. Die beiden Arterien entspringen aus der Aorta unter spitzem, nach hinten offenem Winkel, dringen von der medialen Seite in den venösen Sinus cardinalis der betreffenden Seite und verlassen denselben wieder auf dessen dorsaler Seite (Fig. 13). Auf dem gleichen Wege verläuft der rechte, resp. linke Truncus subvertebralis, indem derselbe mit der Arterie zugleich in den Kardinalsinus eindringt, aber daselbst zwischen zwei halbmondförmigen Klappen mündet, welche sich in dem Winkel zwischen der A. subclavia und dem von ihr entspringenden und zum ersten Suprarenalkörper verlaufenden Ast ausspannen.

Die Trunci lymphatici laterales sind, wie eingangs bereits erwähnt wurde, bei Selachiern nicht vorhanden. Schon Hochstetter (1888) hatte behauptet, daß das in der Seitenlinie verlaufende Gefäß eine Vene sei, was ich durch meine Untersuchungen an *Scyllium* bestätigen konnte. Daniel und Edith Stoker (1927) haben die Vene bei *Squalus* und *Mustelus* und Grodzinski (1929) schon bei *Scyllium*embryonen nachgewiesen. Es ist dies in An-

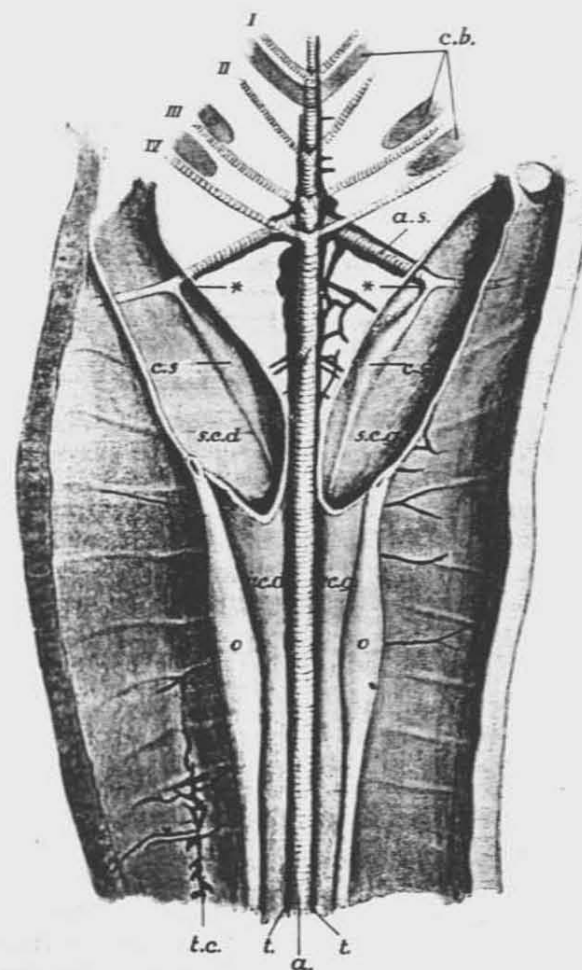


Fig. 13. Bauchhöhle eines Embryos von *Scyllium canicula* von 90 mm Länge nach Entfernung der Eingeweide und der Urnieren. Die Sinus cardinales sind eröffnet. a — Aorta, as — Arteria subclavia, vcd — Vena cardinalis dextra, vcg — Vena cardinalis sinistra, scd — Sinus cardinalis dexter, scg — Sinus cardinalis sinister, t — Trunci subvertebrales, tc — Vas lymph. collaterale, ob — Klemmenknorpel, o — Oviductus, cs — Suprarenalkörper, I, II, III, IV — Arteriae branchiales I–IV, ** — Mündungen der Trunci subvertebrales in die Sinus cardinales.

betracht des außerordentlichen Reichtums der Haut an Blutgefäßen bei Selachiern nicht weiter auffallend, doch bleibt dabei die Frage offen, ob die Haut auch noch Lymphgefäße enthalte. Abgesehen von den Irrtümern, in denen die älteren Forscher befangen waren, nimmt Mayer (1888) Lymphgefäße in der Haut an. Mir ist es zwar nicht gelungen, dieselben durch Einstichinjektionen festzustellen, doch kann ihre Existenz nicht bezweifelt werden, wenn man bedenkt, daß die unmittelbar unter der Haut liegenden Muskeln Lymphgefäße enthalten.

Die Verteilung der Lymphgefäße im Kopfabschnitte erfordert noch weitere Untersuchungen. Leider war es mir nicht möglich, während meines Aufenthaltes in der Station in Roscoff dieselben zum Abschluß zu bringen. Ich konnte nur so viel feststellen, daß die Subvertebraltämme sich noch neben der Aorta in das Kopfgebiet fortsetzen, aber nach vorne zu immer schwächer werden. Sie nehmen auf ihrem Verlaufe im Kiemengebiet noch zahlreiche Lymphgefäße aus den dort befindlichen Muskeln auf und schwinden dann allmählich. Zu beiden Seiten der Rumpfmuskeln des Kiemengebietes mündet ein Teil der Lymphgefäße der Muskeln in größere Stämme, welche daselbst längs der Vv. jugulares und der Nervenstämme verlaufen. Dieselben scheinen sich mit den längs der Aa. subclaviae verlaufenden Teilen der Subvertebraltämme zu vereinigen oder in die Kardinalvenen zu münden, doch konnte die Mündung nicht ermittelt werden, da diese Gegend durch unvorsichtige Präparation verletzt worden war. Die Kenntnis dieses Lymphgefäßgebietes ist also fragmentarisch, ebenso kann ich nichts über die Lymphgefäße des Kopfes, der Augenhöhlen und des Unterkiefers aussagen.

Bezüglich der Entwicklung der Lymphgefäße konnte ich bei Embryonen von *Scyllium* von 26–31 mm Länge, also in einem Stadium, welches dem Stadium Q von Balfour entspricht, feststellen, daß auf der Strecke, welche zwischen der Mündung der vierten Kiemarterie und dem Ursprung der A. lieno-gastrica liegt, ein von vielen kleinen Blutgefäßen durchsetztes spongiöses Gewebe besteht. Daß sich dieses Gewebe in voller Proliferation befindet, davon zeugen die zahlreichen in den Wänden der Gefäße vorhandenen Mitosen. Dieses spongiöse Gewebe halte ich für die erste Anlage des Lymphgefäßsystems. Wie sich dieselbe weiter gestaltet, wäre noch zu ermitteln; bei jüngeren Embryonen, wel-

che die Länge von 26 mm noch nicht erreicht haben, ist noch keine Spur einer solchen Proliferation nachzuweisen.

Aus der obigen Darstellung geht hervor, daß die Selachier bezüglich der Existenz eines gesonderten Lymphgefäßsystems keine Ausnahme unter den Wirbeltieren bilden. Als Hauptlymphstämme sind die Trunci subvertebrales zu bezeichnen, welche sich vom Schwanz durch die Bauchhöhle bis in das Kiemengebiet erstrecken. Dieselben nehmen Lymphgefäße aus dem Bereich der Urnieren auf, ferner subperitoneale, tiefe segmentale und höchstwahrscheinlich auch mesenteriale Lymphgefäße, welche bei Torpediniden sicher festgestellt worden sind. Auf der Höhe der Aa. subclaviae münden die Subvertebraltämme in die Sinus cardinales. Seitenstämme sind nicht vorhanden. Im Kiemengebiet verlaufen längs der Vv. jugulares mehrere Lymphstämme beiderseits, die der Lage nach den Trunci jugulares entsprechen. Ihre Mündung ist jedoch noch nicht näher bekannt. Im Vergleich mit den Cyclostomen einerseits und mit den Teleosteen andererseits ist das Lymphgefäßsystem der Selachier ziemlich schwach entwickelt.

Literatur.

1. Daniel I. F. The Elasmobranch Fishes. Berkeley, California, 1928. —
2. Daniel I. F. The lateral blood supply of primitive Elasmobranch Fishes. Univ. of California Publ. Zoolog. V. 29, 1926. —
3. Daniel I. F. and Edith Stoker. The relations and nature of the cutaneous vessels in Selachian Fishes. Univ. of California Publ. Zoolog. V. 31, 1927. —
4. Diamare V. Contributo all'anatomia comparata del sistema linfatico. I linfatici splanchnici in *Torpedo marmorata*. Intern. Monatschr. Anat. Phys. V. 30, 1913. —
5. Favaro G. Ricerche intorno alla morfologia ed allo sviluppo dei vasi, seni e cuori caudali nei ciclostomi e nei pesci. R. Ist. Venet. Sc. Lett. Arti. V. 65, 1905–1906. —
6. Fohmann V. Das Saugadersystem der Wirbeltiere. Heidelberg u. Leipzig, 1827. —
7. Glaser G. Beiträge zur Kenntnis des Lymphgefäßsystems der Fische. Zeitschr. Anat. u. Entwgesch. B. 100, 1933. —
8. Grodziński Z. Entwicklung der Blutgefäße bei *Scyllium canicula*. Bull. Ac. Pol. Sc., 1929. —
9. Grynfeldt E. Recherches anatomiques et histologiques sur les organes surrénaux des Plagiostomes. Bull. Scientif. de la France et de la Belgique. V. 37, 1903. —
10. Hewson W. An Account of the lymphatic system in fishes. Phil. Transact. V. 50, 1769. —
11. Hochstetter F. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Amphibien und der Fische. Morph. Jahrb. B. 13, 1888. —
12. Hoyer H. Recherches sur les vaisseaux lymphatiques des Sélaciens. Bull. Ac. Pol. Sc., 1928. —
13. Mayer P. Über Eigentümlichkeiten in den Kreislauforganen der Selachier. Mittell. zool. Station Neapel. B. 8, 1888. —

14. Mayer P. Über die Lymphgefäße der Fische und ihre mutmaßliche Rolle bei der Verdauung. Jenaische Zeitschr. Naturw. B. 25, 1917. —
15. Meckel I. F. System der vergleichenden Anatomie. Halle, 1821. —
16. Monro A. Vergleichung des Baues und der Physiologie der Fische mit dem Bau des Menschen und der übrigen Tiere. Leipzig, 1787. —
17. Neuville H. Contribution à l'étude de la vascularisation intestinale chez les Cyclostomes et les Sélaciens. Thèse. Paris, 1901. —
18. Robin Ch. Sur un appareil particulier de vaisseaux lymphatiques chez les Poissons. Revue zoologique, 1845. —
19. Robin Ch. Nouvelles études sur le système sanguin et lymphatique des Raies et des Squales. L'Institut, 1845. —
20. Robin Ch. Sur l'anatomie des lymphatiques des Torpilles comparée à celle des autres Plagiostomes. Journ. anat. et phys. V. 4, 1867. —
21. Sappey Ph. C. Etudes sur l'appareil mucipare et sur le système lymphatique des poissons. Paris, 1880. —
22. Stannius H. Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. II Aufl. Berlin, 1854. —
23. Vialleton L. Caractères lymphatiques de certaines veines chez quelques Squales. Compt. rend. Soc. Biol., 1902. —
24. Vialleton L. Les lymphatiques du tube digestif de la Torpille (*Torpedo marmorata* Risso). Arch. d'anat. microsc. V. 5, 1902. —
25. Weidenreich F. Lymphgefäßsystem. Handb. d. vergl. Anatomie. B. 6, 1933.

III. Ganoiden.

Über das Lymphgefäßsystem der Ganoiden liegen nur drei größere Arbeiten vor, und zwar eine von Hopkins (1893) und zwei von Allen (1907, 1908). Wie wir weiter unten sehen werden, ergänzen sich die Angaben der beiden Forscher, geben aber trotzdem noch keine vollkommene Übersicht über das System. Daß die Gefäße, welche von den beiden Forschern beschrieben worden sind, Lymphgefäße sind, unterliegt keinem Zweifel, da Hopkins den Lymphsinus des Kopfes mit klarer Flüssigkeit angefüllt sah, während die Venen voll Blut waren und das Herz noch schlug, und Allen beobachtet hatte, daß neben Arterien und Venen Gefäße verliefen, die eine klare Flüssigkeit führten. Nur die Gefäße im Kiemengebiet würden nach Allen eine Ausnahme bilden und Lymphe und Blut führen, doch müßten diese Verhältnisse noch eingehender geprüft werden. Auch wird von Hyrtl (1852) behauptet, daß bei *Lepidosteus* »sämtliche arteriellen Gefäße (nur den Aortenstamm ausgenommen) in dem Lumen der Lymphgefäße eingeschlossen liegen«. Von anderen Forschern, welche nur kurze Bemerkungen über gewisse Teile des Lymphgefäßsystems machen, wäre noch Hyrtl (1843, 1852), Favaro (1905, 1906), Mc Clure (1914, 1915)

und Tretjakoff (1926) zu nennen. Auch ich hatte die Möglichkeit einige Exemplare von *Acipenser ruthenus* zu untersuchen, doch ist es mir trotz aller Bemühungen nicht gelungen, einen tieferen Einblick in die Verteilung der Lymphgefäße zu gewinnen¹⁾.

Nach den Angaben von Hopkins bestehen bei *Amia calva* drei Lymphstämme, welche die Lymphe aus den abdominalen Organen aufnehmen und in die Venen überführen. Die Stämme werden von Hopkins nicht benannt, sondern nur als Sinus bezeichnet. Zwei von ihnen liegen zu beiden Seiten des Oesophagus, sich kaudal weiter fortsetzend. Der linke Sinus ist breiter als der rechte. In den hinteren Endabschnitt des ersteren ergießen sich zahlreiche Lymphgefäße, welche sich in den Wänden des Magens und der Schwimmblase verästeln und daselbst ein enges Netz bilden. Mit dem Ende des rechten Sinus verbindet sich ein die Blutgefäße der Darmwand begleitendes Lymphgefäß. Ein schräg auf der Dorsalreihe des Duodenums verlaufendes Gefäß verbindet die beiderseitigen Sinus miteinander.

Der dritte oben erwähnte Stamm ist von spindelförmiger Gestalt und verläuft rechterseits längs der Magenwand und der Schwimmblase. Dieser Sinus steht an seinem Ende mit einem der längs des Duodenums verlaufenden Lymphgefäße in Verbindung und nimmt auch solche vom Magen und von der Schwimmblase auf. Dieser dritte Sinus mündet vorne in den rechten den Oesophagus begleitenden Sinus, ohne daß die Mündungsöffnung mit einer Klappe verschlossen wäre.

Jeder der beiden zur Seite des Oesophagus verlaufenden Lymphstämme öffnet sich auf der entsprechenden Seite mit etwa drei Mündungen in die Ductus Cuvieri. Unter den subkutanen Lymphgefäßen unterscheidet Hopkins vier Stämme, und zwar je einen in der Seitenlinie und je einen in der dorsalen und ventralen

¹⁾ Die Möglichkeit, einige Exemplare von *A. ruthenus* zu erhalten, verdanke ich Herrn Direktor Dr. S. Michalski, dem Verwalter des Fundusz Kultury Narodowej. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle ihm meinen tiefgefühltesten Dank für die erteilte Unterstützung auszusprechen. Desgleichen danke ich auch herzlich Herrn Dozenten Dr. K. Wodzicki, der an Ort und Stelle die nötigen Schritte zur Erreichung des Materials getan hat. Die Untersuchung der Lymphgefäße bei dieser Spezies ist aus dem Grunde schwierig, weil die Tiere im Innern stark pigmentiert sind und sehr resistente Gewebe besitzen. Die Untersuchungen müssen an embryonalem Materiale eingeleitet und dann erst auf erwachsene Tiere übertragen werden.

Mittellinie. Die Seitenstämme entsprechen der Beschreibung nach den Seitenstämmen der Knochenfische und münden vorn in den Kopflymphsinus, der sich bis zur Orbita ausdehnt. In denselben mündet auch der mehr ventral gelegene Perikardialsinus, welcher die Lymphe auch aus dem an der Basis der Brustflosse gelegenen Pektoralisinus aufnimmt.

Der dorsale Längsstamm erstreckt sich in der Mittellinie des dorsalen Körperendes vom Körperende bis zum Schädel und nimmt auf seinem Verlaufe die Lymphgefäße der Dorsalflosse auf. Derselbe mündet direkt in den beschriebenen Kopfsinus.

Der ventrale Längsstamm beginnt als breites Gefäß längs des Ansatzes der Schwanzflossenstrahlen und verläuft auf der Bauchseite des Körpers bis zur Höhe des Herzens, wo er sich in zwei in die Tiefe dringende Zweige spaltet. Dieser Stamm nimmt die Lymphe aus der Analflosse und aus den Bauchflossen auf. Die beiden Endzweige münden in den Perikardialsinus.

Im Schwanzabschnitt verbindet eine Anastomose den am Ansatz der Schwanzflossenstrahlen gelegenen Bauchstamm jederseits mit dem Seitenstamme und eine zweite den Dorsalstamm mit dem Seitenstamm. Letzterer mündet, nachdem die Anastomosen sich mit ihm vereinigt haben, jederseits in einen kaudalen Lymphsinus, welcher lang gestreckt ist und dem nach oben gekrümmten Ende der Wirbelsäule ventral anliegt. Die beiderseitigen Sinus sind mindestens durch zwei Gefäße miteinander verbunden und münden an ihrem vorderen Ende in die Kaudalvene. Die Öffnungen sind durch Klappen verschlossen, welche den Rückfluß der Lymphe verhindern.

Allen (1907, 1908) hat die Lymphgefäße von *Polyodon spatula* und von verschiedenen Arten von *Lepidosteus*, vornehmlich *L. osseus*¹⁾ untersucht. Im Hämalkanal der Schwanzregion von *Lepidosteus* beschreibt Allen zwei lymphatische Längsstämme, welche zu Seiten der Arteria caudalis und über der Vene liegen. Dieselben stehen rechterseits mit den subkutanen Lateralstämmen in Verbindung. Bezüglich des vorderen Endes dieser Hämalkämme nimmt Allen an, daß sich dieselben in den Abdominalsinus fortsetzen, welcher entweder unter der Niere oder zwischen

¹⁾ Allen wendet stets die Bezeichnung *Lepisosteus* und nicht *Lepidosteus* an.

ihr und der Wirbelsäule liegt. Der weitere Verlauf des Sinus und seine Mündung in die Venen werden leider nicht beschrieben.

Von den subkutanen Lymphgefäßen erwähnt Allen die vier Längsstämme, welche von Hopkins bei *Amia* beschrieben worden sind, und zwar zwei Seitenstämme und je einen in der dorsalen und ventralen Mittellinie. Alle diese Stämme stehen miteinander in Verbindung durch Lymphgefäße, welche oberflächlich in den Myosepten verlaufen.

Im Schwanzabschnitte findet Allen ähnliche Verhältnisse, wie sie Hopkins bei *Amia* beschrieben hat, nämlich beiderseits einen Kaudalsinus, welcher ausdrücklich als ein nicht kontraktile Behälter bezeichnet wird und welcher nicht nur mit den vier erwähnten subkutanen Längsstämmen, sondern auch mit den Hämalkämmen durch Vermittelung des von Allen als Sinus *x* bezeichneten Gefäßes im Zusammenhang steht und in die Kaudalvene mündet.

Die Lymphgefäße des Kopfes.

Hopkins berichtet, daß sich an der Basis einer jeden Brustflosse ein großer Lymphsinus befindet, welcher sich mittels dorsal gerichteter Zweige einerseits mit dem Seitenstamm verbindet, andererseits mit dem schon erwähnten Perikardialsinus. Der Seitenstamm selbst verläuft unter dem Schultergürtel und mündet in den Kopfsinus, welcher sich am Schädel bis gegen die Orbita hinzieht. Dieser Sinus mündet mit einer Klappe versehen in die V. jugularis.

Bezüglich der Lymphgefäße des Kopfes macht Allen folgende Angaben. Medial von den Supraclavicularia und etwas unterhalb der Posttemporalia liegen bei *Polyodon* die Kopfsinuse symmetrisch angeordnet. In jeden derselben münden von der kaudalen Seite die Seitenlymphstämme und von vorne die Kopfstämme. Der Kopfsinus öffnet sich jederseits in die V. jugularis. Der Lage nach würden die Kopfsinuse von *Polyodon* denen von *Amia* entsprechen.

Bei *Lepidosteus* liegen die Kopfsinuse weiter vorn in der Gegend der Ohrkapsel und nehmen noch die Hyoperkular- und die Branchialsinuse auf, während bei *Polyodon* der Hyoperkularsinus in den Kopfstamm mündet. Der Branchialsinus von *Lepidosteus* würde dem Hyoperkularsinus von *Polyodon* entsprechen.

Bei Polyodon gibt es keinen Perikardialsinus, sondern nur Perikardiallymphgefäße, welche in den Kopfstamm münden. Dagegen ist bei Lepidosteus ein solcher vorhanden. Derselbe nimmt den ventralen Längsstamm, den Pektoral- und Occipitalsinus auf und steht mit dem Kopfsinus in Verbindung, der in die Jugularvene mündet. Der Unterschied in der Anordnung der Kopflymphgefäße beider Vertreter der Ganoiden besteht im wesentlichen darin, daß der Kopfsinus bei Polyodon kaudal stark verschoben ist und sich infolgedessen der Kopfstamm ausgebildet hat.

Allen (1907) betrachtet die Lymphgefäße von Polyodon und Lepidosteus gesondert, da dieselben gewisse Unterschiede aufweisen. Polyodon gehört zu den Knorpelganoiden, Lepidosteus zu den Knochenganoiden. Polyodon schließt sich nach der Ansicht von Allen der Verteilung der Lymphgefäße nach den Selachiern, Lepidosteus den Teleosteen an.

Wenn schon unter den ziemlich einheitlich organisierten Teleosteen in der Anordnung der Lymphgefäße Abweichungen auftreten, so ist es ganz natürlich, daß solche in noch höherem Maße in der Gruppe der Ganoiden sich geltend machen, welche Formen von verschiedenem Bau umfaßt. Ziehen wir die bisherigen Forschungsergebnisse in Betracht, so muß zunächst festgestellt werden, daß die Lage der Subvertebraltämme bei den Ganoiden durch die bisherigen Untersuchungen noch keineswegs aufgeklärt ist. Die von Hopkins beschriebenen zu beiden Seiten des Oesophagus bei *Amia* verlaufenden Stämme haben eine andere Lage als die Subvertebraltämme anderer Vertebraten. Ob jene den letzteren für homolog zu erachten sind, muß einstweilen dahingestellt bleiben, selbst wenn man berücksichtigt, daß dieselben Lymphgefäße aus dem Darmkanal aufnehmen.

Schon eher würden die Befunde Hyrtls (1852) bei *Polypterus* für eine Homologie mit den Subvertebraltämmen sprechen, da es ihm gelungen ist, bei dieser Spezies einen großen über dem Magen befindlichen Lymphraum mit Quecksilber zu füllen. Nach den Angaben von Allen liegen im Hämalkanal von *Lepidosteus* zwei lymphatische Längsstämme, welche zu Seiten der A. caudalis verlaufen und sich nach vorn in den zwischen Niere und Wirbelsäule liegenden Abdominalsinus fortsetzen. Bezüglich der Seitenstämme lauten die Angaben der Forscher übereinstimmend. Auch von Hyrtl (1843) sind dieselben bei *Acipenser ruthenus*

gesehen und als Lymphgefäße gedeutet worden. Auch mir ist es bei *A. ruthenus* gelungen, die Seitenstämme nebst ihren dorsalen und ventralen Segmentalgefäßen zu injizieren und bis zu ihrer Einmündung in die Venen zu verfolgen. Dagegen ist es mir nicht geglückt sowohl den in der Mittellinie verlaufenden dorsalen wie auch den ventralen Längsstamm, der von Hopkins und Allen beschrieben wurden, festzustellen.

Bezüglich der Kaudalsinus und ihrer Beziehungen zu den genannten Längsstämmen sind wir einstweilen nur auf die Angaben von Hopkins und Allen angewiesen. Zwar gibt Hyrtl (1843) an, daß er unter anderen auch *Acipenser* untersucht und bei allen angeführten Arten außer *Gadus lota* Kaudalsinus gefunden habe, doch geht aus seiner im übrigen sehr ausführlichen Beschreibung nicht hervor, daß er die Sinus bei *Acipenser* wirklich beobachtet hat. Favaro (1905—1906) leugnet bei *A. sturio* die Existenz der Kaudalsinus.

Auf Querschnitten durch den Schwanzabschnitt von *A. ruthenus* habe ich feststellen können, daß sich daselbst Räume von ungleicher Größe befinden, welche mit Taschenklappen versehen sind und sehr wohl als Lymphräume anzusprechen wären. Doch sind noch eingehendere Untersuchungen notwendig, um die Sachlage klar zu legen.

Besser unterrichtet sind wir über die Lymphgefäße des Kopfes, denn nach existieren dort die von den Forschern beschriebenen Kopfsinus, welche als Ausbuchtungen der Truncus jugulares aufgefaßt werden können, zumal dieselben in die Jugularvenen münden. Auch die sonst noch beschriebenen Lymphräume bilden mehr oder weniger größere Erweiterungen von Lymphgefäßen, wie dies auch von Mc Clure (1914, 1915) an verschiedenen Entwicklungsstadien von *Amia* und *Lepidosteus* beobachtet worden ist. Letzterer beschreibt bei den untersuchten Exemplaren »jugular lymphatics«, mediale und laterale »pharyngeal lymphatics« und von den letzteren ausgehende Gesichtsäste.

Eine gesonderte Besprechung erfordern noch die Orbitalsinus. Solche werden weder von Hopkins noch von Allen erwähnt. Mc Clure dagegen beschreibt einen subocularen Lymphsack, welcher sich unmittelbar aus der V. jugularis entwickelt, später aber sich von derselben absondert und zu keinem Lymphgefäß in Beziehung tritt. Tretjakoff (1926) findet bei *Acipenser*

stellatus, daß die von der kaudalen Seite in die Augenhöhle eintretende Jugularvene sich unter dem Angapfel zu einem umfangreichen Sinus erweitert, der als Sinus subocularis bezeichnet wird. Durch einen Fortsatz steht dieser Sinus mit dem den Sehnerven umgebenden S. suprascleralis in Verbindung. Demnach würden nach Tretjakoff bei Acipenser zwei, und zwar venöse Sinus in der Orbita auftreten. Meine in dieser Richtung vorgenommenen Untersuchungen haben keine entscheidende Resultate geliefert.

Aus der gegebenen Übersicht ergibt sich, daß behufs tieferer Einsicht in das Lymphgefäßsystem der Ganoiden noch zahlreiche Lücken ausgefüllt werden müssen.

Literatur.

1. Allen Wm. F. Distribution of the subcutaneous vessels in the head region of the Ganoids, Polyodon and Lepisosteus. Proceed. Washington Acad. Sc. V. 9, 1907. — 2. Allen Wm. F. Distribution of the subcutaneous vessels in the tail region of Lepisosteus. Amer. Journ. Anat. V. 8, 1908. — 3. Favaro G. Ricerche intorno alla morfologia ed allo sviluppo dei vasi, sensi e cuori caudali nei ciclostomi e nei pesci, Reale Ist. Venet. Sc. Lettr. ed Arti V. 65 1905—1906. — 4. Hopkins G. S. The lymphatics and enteric epithelium of *Amia Calva*. The Wilder Quater-Century Book. Ithaca 1893. — 5. Hyrtl J. Über Kaudal- und Kopfsinuse der Fische und das damit zusammenhängende Seitengefäßsystem. Müllers Arch. Anat. Phys. 1843. — 6. Hyrtl J. Über die Pori abdominales, die Kiemen-Arterien und die Glandula thyreoidea der Ganoiden. Sitzbr. mat.-nat. Cl. Ak. Wiss. Wien B. 8. 1852. — 7. Hyrtl J. Über das Arterien-System bei Lepidosteus. Sitzbr. mat.-nat. Cl. Ak. Wiss. Wien. B. 8. 1852. — 8. McClure C. F. W. The development of the lymphatic system in the trout. Anat. Rec. V. 8. 1914. — 9. McClure C. F. W. The development of the lymphatic system in fishes with especial reference to its development in the trout. Mem. Wistar Instit. 1915. — 10. Tretjakoff D. Die orbitalen Venensinuse der niederen Wirbeltiere. Morph. Jahrb. B. 56, 1926.

IV. Teleosteer.

In meiner gemeinsam mit Michalski veröffentlichten Arbeit über das Lymphgefäßsystem der Forellenembryonen wurde die einschlägige Literatur eingehend besprochen. Neuerdings haben Weidenreich (1933) und Glaser (1933) ebenfalls eine ausführliche Übersicht über früher erschienene Arbeiten gegeben und die bisherigen Ergebnisse der Forscher größtenteils bestätigt

und noch durch eigene Untersuchungen wesentlich erweitert. Bei der Besprechung der Literatur sagt Weidenreich: »Über die Lymphgefäße der Teleosteer existiert eine große, aber seltsamerweise nie recht gewürdigte Literatur. Nur so konnte es kommen, daß über die Existenz eines typischen Lymphgefäßsystems bei den Knochenfischen bis in die neueste Zeit Zweifel geäußert werden konnten«. Demnach »ist das Vorkommen eines Lymphgefäßsystems bei Knochenfischen eine gesicherte Tatsache. Die Lymphgefäße unterscheiden sich in ihrem Bau, ihrer prinzipiellen Anordnung und in ihren Beziehungen zum Blutgefäßsystem in keiner Weise von den Verhältnissen bei den höheren Wirbeltieren«. Auf Grund dieser Behauptungen kann ich hier von einer Diskussion der Literatur absehen und sogleich zur Beschreibung des Lymphgefäßsystems übergehen, wobei ich nur bemerken möchte, daß die Existenz eines gesonderten Lymphgefäßsystems von G. M. Jossifow (1929) den Teleosteen abgesprochen wird.

Die Trunci subvertebrales.

Die Hauptlymphstämme im Fischkörper bilden die Trunci subvertebrales. Dieselben beginnen im Schwanz und verlaufen weiterhin zu beiden Seiten der Aorta bis in die Kopfgegend. Paarige Stämme sind von Hewson (1769) beim Schellfisch, Kabeljau, der Scholle und Steinbutte, von Monro (1787) bei zwei Gadusarten, von Fohmann (1821) bei *Esox lucius* und bei *Muraena anguilla*, von Agassiz und Vogt (1845) bei den Salmoniden, von Jourdain bei *Conger* (1868), von Trois bei *Lophius* (1877/78) und bei *Motella* (1882), von Jossifow (1905) bei *Conger* und *Anguilla*, von Hoyer und Michalski (1920) bei *Salmo fario*, von Dunajewski (1930) und Florkowski (1930) bei *Anguilla anguilla*, von Weidenreich (1933) und ferner von Glaser (1933) bei *Anarrhichas lupus*, *Cottus scorpio*, *Gadus morrhua*, *G. pollachius*, *Labrus mixtus*, *Cyclopterus lumpus*, *Pleuronectes limanda*, *Zeugopterus megastoma* beobachtet worden.

Diese Stämme nehmen kleine, meist paarige an der inneren Bauchwand unter dem Peritoneum verlaufende von Trois und Allen als interkostale Äste bezeichnete Lymphgefäße auf. Dieselben sind auch von Dunajewski gesehen worden und werden von Weidenreich und Glaser erwähnt. Ferner münden in die Subvertebralstämme die Rami intersegmentales profundis, wel-

che zu beiden Seiten der Chorda in segmentaler Anordnung aufsteigen und von Jourdain, Trois, Favaro, Allen, Dunajewski, Weidenreich und Glaser beobachtet worden sind.

Die beiden Subvertebralstämme der Teleosteeer schließen sich also bezüglich ihres Verlaufes und der Aufnahme der seitlichen und segmentalen Äste einerseits an die Selachier, andererseits an höhere Wirbeltiere an und ich erachte sie denen der anderen Wirbeltiere für homolog. Bei Petromyzonten stehen dieselben noch in enger Beziehung zu den Gonaden und Nieren und bei Myxinoiden, sicher bei Torpediniden und bei höheren Wirbeltieren zum Darmkanal. Es erhebt sich nun die Frage, wie sich diese Beziehungen bei den Teleosteen gestalten?

Zunächst muß noch bemerkt werden, daß sich nach unseren und Dunajewski's Beobachtungen im Schwanzabschnitt noch ein unpaariger Truncus accessorius ausbildet, welcher auf der ventralen Seite der Vena caudalis verläuft und mit den Subvertebralstämmen durch metamere Anastomosen in Verbindung tritt. Derselbe steht auf seinem ganzen Verlauf mit den ventralen Flossengefäßen in Kommunikation und ist stärker als die Subvertebralstämme. Beim Eintritt in die Bauchhöhle gabelt er sich und vereinigt sich beiderseits mit den Subvertebralstämmen und ferner noch mit den zirkumanalen Lymphgefäßen. Glaser sieht den unpaarigen Stamm als Wurzel der beiden Subvertebralstämme an, womit ich mich nicht einverstanden erklären kann, da seine Lage und die Beziehungen zu den Seitenästen von denen der Subvertebralstämme abweichen.

Von wesentlicher Bedeutung ist dagegen die Auffindung und ausführliche Beschreibung der Vasa lymphatica pararenalia durch Glaser. Dieselben sind bereits von Jourdain (1867) und angeblich von Kilborne (1884) gesehen, aber nicht genügend gewürdigt worden. Die Pararenalgefäße sind paarig und verlaufen beiderseits in dem Winkel, den der ventrale und laterale Nierenrand mit der Körperwand bildet, d. h. dort, wo das Peritoneum von der Nierenoberfläche auf die laterale Wand der Abdominalhöhle übergeht (Fig. 14). An seinem hinteren Ende biegt jedes Vas lymphaticum pararenale entsprechend der Wölbung der Abdominalhöhle ventralwärts um und verbindet sich am Anus mit den oberflächlichen Hautgefäßen. Kranialwärts nehmen die Pararenalgefäße das Vas lymphaticum intestinale und

Lymphgefäße des Oesophagus auf. Infolgedessen kommt es hier zu sinnsartigen Erweiterungen der Gefäße, welche Glaser dem von Allen (1906) beschriebenen Abdominalsinus gleichstellt. In die Pararenalgefäße ergießen sich die Lymphgefäße der Harnblase,

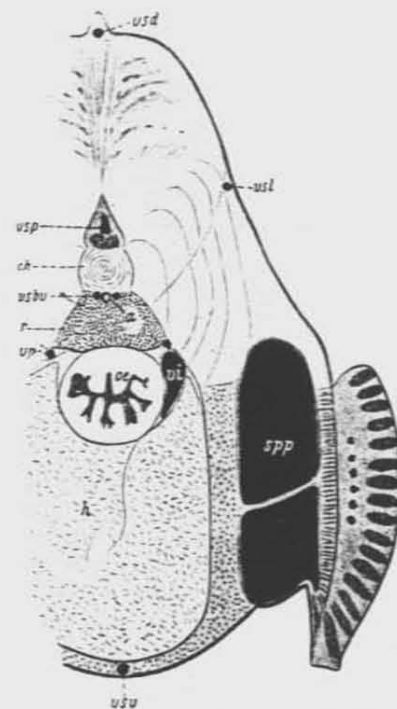


Fig. 14. Querschnitt durch den Rumpf von *Anarrhichas lupus* in der Höhe des Brustflossenansatzes nach Glaser. vsd — Vas lymphaticum superficiale dorsale, vsl — Vas lymph. superf. laterale = Truncus lateralis, vsv — Vas lymph. superficiale ventrale, vsp — Vas lymph. spinale, vsbv — Vas lymph. subvertebrale = Truncus subvertebralis, vi — Vas lymph. intestinale, vp — Vas lymph. pararenale, spp — Sinus pinnae pectoralis, a — Aorta, h — Leber, r — Niere, oe — Oesophagus, ch — Wirbelsäule. 4/5 nat. Größe.

diejenigen der Gonaden und der Schwimmblase, ferner die die Blutgefäße begleitenden Lymphgefäße der Bauchwand und durch Vermittelung des Vas lymphaticum intestinale die Chylusgefäße des Darmkanals. Kranialwärts stehen die sinusartigen Erweiterungen noch mit dem Perikardial- Pektoral- und Kopfsinus in Ver-

bindung. Demnach übernehmen die Pararenalgefäße bei Teleosteen die Funktionen, welche bei anderen Wirbeltieren die Subvertebraltämme erfüllen. Es ist dies auch ganz einleuchtend, wenn man den Bau des Fischkörpers berücksichtigt. Bei den meisten Teleosteen vereinigen sich die beiderseitigen Nieren in der Mittellinie derartig, daß die Subvertebraltämme von den Eingeweiden vollständig geschieden werden. Es bilden sich daher Sammelgefäße aus, welche die Lymphe aus den Abdominalorganen aufnehmen und dem Endsinus zuführen. Die ersten Anlagen dieser Pararenalgefäße habe ich zusammen mit Michalski bei Salmonidenembryonen beobachtet und dieselben als Kollateralstämme bezeichnet. Ähnliche Verhältnisse konnte ich auch bei *Scyllium* und ferner bei Froschlärven, wie wir später sehen werden, feststellen. Die Pararenalgefäße wären also den Teleosteen nicht ausschließlich eigentümlich, aber vielleicht bei ihnen am schärfsten ausgeprägt.

Bezüglich der Darmlymphgefäße und deren Verlauf im Mesenterium, welche von Glaser ausführlich bearbeitet worden sind, sei noch erwähnt, daß dieselben fast ausschließlich in das Vas lymphaticum mesentericum abfließen. Letzteres vereinigt sich in der Gegend der Kardia mit dem Vas lymphaticum coeliacum zum Vas lymphaticum intestinale, welches sich bei *Cottus* und *Gadus* zu einem geräumigen Sinus erweitern kann. Das Vas lymphaticum intestinale mündet in das rechte Vas lymphaticum pararenale.

Nach vorne zu setzen sich die Trunci subvertebrales bis in den Kopf fort, haben aber daselbst je nach der Spezies eine verschiedene Anordnung.

Wie Hoyer und Michalski festgestellt haben, setzen sich die Ausläufer derselben längs der Aorta bis auf den Circulus arteriosus allerdings unter sehr bedeutender Verschmälerung fort und münden mittels zahlreicher Anastomosen mit den später noch zu besprechenden Seitenstämmen und den Lymphstämmen des Kopfes verbunden jederseits in die Venae cardinales posteriores.

In ähnlicher Weise schildert die Verhältnisse Hewson und ferner Monro, der die Stämme an der Vereinigungsstelle der »unteren Hohlader« und der Drosselader münden läßt. Fohmann bildet bei *Muraena* und *Esox* die Mündung der Ductus in die Vena jugularis ab. Jourdain beschreibt bei *Gadus* in der Höhe des Schultergürtels einen Sinus communis, welcher sämtliche

Lymphgefäße des Kopfes und Rumpfes aufnimmt und dann selbst in die V. cardinalis ant. mündet. Bei *Conger* haben die von ihm ausführlich beschriebenen Subvertebraltämme ihren Abfluß in die Kopfsinus und diese münden in die Venae cardinales ant. In der gleichen Weise äußert sich Jossifow über die Stämme, die er Perivertebraltämme nennt. Allen beschreibt bei *Scorpaenichthys* einen unpaarigen abdominalen Sinus, den er mit den subvertebralen Stämmen anderer Autoren homologisiert und in einigen Fällen verdoppelt gefunden hat. Durch Vermittelung des Pericardialsinus mündet jener in die V. jugul. inf. Florkowski bezeichnet beim Aal die sich in den Kopf fortsetzenden Abschnitte der Subvertebraltämme als Trunci lymphatici jugulares, und zwar mediales und laterales. Überdies beschreibt er noch Rami collaterales ductus thoracici, welche auf einer kurzen Strecke zwischen Kopf und Rumpf den Subvertebraltämmen parallel verlaufen und in die Sinus cephalici münden. Sowohl die aus den Kopfsinus hervorgehenden lateralen Jugularstämme sowie die medialen münden weit vorne etwa in der Mitte der Strecke zwischen Auge und Ohrbläschen beiderseits in die V. cardinalis ant. Nach den Angaben von Glaser ergießen sich die Subvertebraltämme bei *Anarrhichas lupus* in den von den Vasa lymphatica pararenalia gebildeten Sinus, bei anderen Arten »mehr oder weniger direkt in den Kopfsinus«.

Die Trunci lymphatici longitudinales laterales.

Wie unsere entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen dargetan haben, stellen die Seitenstämme die Hauptstämme der Rumpfoberfläche dar. Sie beginnen am Schwanz jederseits über den letzten Myomeren mit einem Netzwerk von unregelmäßig angeordneten Gefäßen und verlaufen als einheitliche Gefäße in der Seitenlinie nach vorne. Auf diesem Wege nimmt jedes derselben die oberflächlichen intermyomeren und die in der Seitenlinie in die Tiefe dringenden segmentalen Zweige auf. Die ersteren treten im Bereiche der Flossen sowohl auf der Dorsal- wie auch Ventralseite mit den Lymphgefäßen der Flossen, aber auch mit dem dorsalen und ventralen Längsstamm zwischen den Flossen in Verbindung (Fig. 15).

Die Seitenstämme samt ihren Seitenästen gehören zu den am frühesten und am besten erkannten Lymphgefäßen des Fisch-

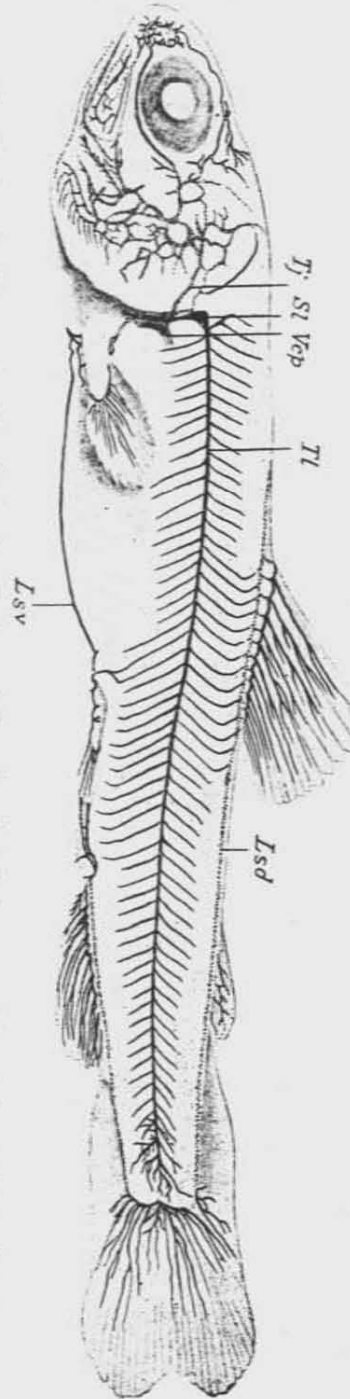


Fig. 15. Lymphgefäße an der Seitenfläche des Kopfes und Rumpfes eines Embryo von *Salmo fario* von 26 mm Länge. Tl — Truncus lateralis, Lsd — Vas lymph. superficiale dorsale, Lsv — Vas lymph. superficiale ventrale, Sl — Sinus lateralis, Vcp — Vena cardinalis posterior, Tj — Truncus jugularis. Vergl. 1:10.

körpers und sind von folgenden Forschern beschrieben worden: Hewson, Monro, Hyrtl, Robin, Agassiz und Vogt, Stannius, Milne-Edwards, Jourdain, Trois, Sappey, Nusbaum, Favaro, Jossifow, Allen, Hoyer und Michalski, Dunajewski, Weidenreich und Glaser. Hinsichtlich der Mündung des Stammes lauten die Ansichten der Forscher verschieden. So lassen Monro, Hyrtl, Stannius, Jourdain, Trois, Jossifow den Seitenstamm in den Kopfsinus übergehen, Robin, Agassiz und Vogt in den entsprechenden Ductus Cuvieri, Sappey in die V. jugularis, Hewson und Allen in einen Lymphstamm des Kopfes, Florowski in den Truncus lymphaticus jugularis lateralis. Hyrtl hatte bereits darauf hingewiesen, daß sich die Fische in dieser Hinsicht verschieden verhalten, indem der Seitenstamm bei vielen in den Kopfsinus, bei *Perca*, *Tinca* und *Cottus* sowohl in den Kopfsinus als auch in den Ductus Cuvieri und bei den Salmoniden unter Vermittelung des zu einem Sinus erweiterten vorderen Ende

des Seitenstammes direkt in den Ductus Cuvieri mündet, wie dies auch Hoyer und Michalski festgestellt haben. Nach Weidenreich mündet jeder Seitenstamm in den Sinus subscapularis und nach Glaser in den Kopfsinus.

Außer dem Seitenstamm können an den Seitenteilen des Fischkörpers noch weitere kollaterale Gefäße auftreten, welche an dem dorsalen und dem ventralen Abschnitte der Seitenrumpfmuskulatur dem Hauptstamme parallel laufen. So beschreibt Hyrtl bei *Silurus* zwei solche Kollateralgefäße und Stannius solche bei *Silurus* und *Cottus*. Auch Sappey scheint dieselben gesehen zu haben. Nach Angabe von Trois treten dieselben am deutlichsten bei *Uranoscopus scaber*, bei Pleuronectiden und Gadiden zu Tage. Allen hat solche akzessorische Gefäße am Rumpfe von *Scorpaenichthys* in der Nähe des Kopfes gesehen und Weidenreich bei *Anarrhichas*. Diese kollateralen Lymphgefäße bilden sich erst in späten Entwicklungsstadien aus, haben also eine nur nebensächliche Bedeutung.

Andere Längsgefäße des Rumpfes.

Außer den paarigen Seitenstämmen sind noch folgende unpaarige Längsgefäße vorhanden: das Vas lymphaticum superficiale dorsale, das Vas lymphaticum superficiale ventrale und das Vas lymphaticum spinale (neurale).

Das oberflächliche Dorsalgefäß, welches von zahlreichen Forschern und neuerdings von Weidenreich ausführlich beschrieben worden ist, beginnt am Schwanz und verläuft in der dorsalen Mittellinie bis zum Kopfe (Fig. 15). Am Schwanz geht es an der Basis der Schwanzflosse in das sogleich zu besprechende Ventralgefäß über. Auf seinem Verlaufe teilt es sich im Ansatzgebiete der Flossen in drei Äste, von denen zwei lateral die Basis der Flossen umgreifen und das dritte die Flossenstrahlen durchbohrt. Am vorderen Ende der Flossen vereinigen sich die Äste wieder zu einem Gefäße. »In der Okzipitalregion des Kopfes erschöpft sich das Gefäß in einem kleinen Ast, der mit den Gesichtsfäßen anastomosiert« (Weidenreich).

Das Dorsalgefäß verbindet sich durch metamer angeordnete Seitenäste mit denjenigen des Seitenstammes, vorwiegend jedoch nur im Bereiche der Flossenansätze. Außerdem dringen gleichfalls in metamerer Anordnung stärkere Äste in der Mittellinie in die

Tiefe, die mit den dorsalen Ästen des Spinalgefäßes in Verbindung treten (Weidenreich).

Dem Dorsalgefäß entsprechend verläuft in der ventralen Mittellinie das Vas lymphaticum ventrale (Fig. 15). Es beginnt an der Schwanzflosse, wo es mit dem dorsalen in Verbindung tritt, und erstreckt sich bis in die Gegend der Brustflossen, woselbst es nach Weidenreich mittels feiner Äste mit den Lymphgefäßen des Kopfes in Verbindung tritt und sich in die Tiefe senkt, um sich in den Perikardialsinus zu ergießen. Durch metamer angeordnete Äste steht dasselbe mit den entsprechenden Ästen des Seitenstammes in Verbindung, teilt sich am Ansatz der Flossen in der gleichen Weise wie auf der Dorsalseite und bildet um die Analöffnung ein Ringgefäß, welches, wie oben erwähnt wurde, mit dem Truncus accessorius der Subvertebraltämme in Verbindung tritt. Von den meisten Forschern wird das Ventralgefäß als ein einheitliches Gefäß beschrieben. (Hewson (1769), Monro (1787), Stannius (1854), Jourdain (1868), Trois (1877—1882), Favaro (1906), Allen (1906), Florkowski (1930), Dunajewski (1930)). Indessen haben die Untersuchungen von Hoyer und Michalski erwiesen, daß sich an demselben während der Entwicklung vier Abschnitte unterscheiden lassen, von denen sich die einen früher, die anderen später ausbilden, wie z. B. der zwischen Anus und Schultergürtel liegende Abschnitt, der sich erst nach der Rückbildung des Dottersackes entwickelt und paarig ist. Solche paarige Abschnitte sind auch von Sappey und Trois beobachtet worden. Nach Ansicht des Verfassers dürfte die Paarigkeit der Stämme zu der äußeren Gestalt der Fische in Beziehung stehen, indem bei schmalbäuchigen Formen die vorderen Abschnitte der Ventralstämme miteinander verschmelzen, bei breitbäuchigen dagegen wie z. B. bei *Lophius* die ursprünglichen Verhältnisse bestehen bleiben.

Sowohl das dorsale als auch das ventrale Längsgefäß nimmt die Lymphgefäße der Schwanzflosse und die sich in den Flossen ausbreitenden Lymphgefäße auf. Nach den Beobachtungen von Jourdain und Hoyer und Michalski verläuft ein Gefäß längs des vorderen, eines längs des hinteren Randes eines jeden Flossenstrahles und je eins an dessen Seitenrändern. Allen beschreibt bei *Scorpaenichthys* nur zwei Gefäße. Mayer (1917) gelangte zu keinen sicheren Ergebnissen und Weidenreich hat bei unpaar-

rigen Flossen vergeblich nach Lymphgefäßen gesucht, wohl aber solche in der Schwanzflosse und in den Brustflossen gefunden. An der Flossenbasis entstehen aus dem Zusammenfluß der Gefäße meistens sinusartige Räume (Allen), welche bei *Anarrhichas* nach Weidenreich recht umfangreich sind (Fig. 14 spp.).

Anhangsweise sei hier noch bemerkt, daß die Haut ein Netzwerk von Lymphgefäßen enthält, das nach Weidenreich bei Nacktfischen wie *Anarrhichas* gut darstellbar ist. Bei beschuppten Fischen ist jede Schuppe von Netzmaschen umgeben (Hyrtl 1843 und Trois 1877/78).

Was schließlich das Vas lymphaticum spinale anbetrifft, so ist dasselbe bereits Hewson, Hyrtl, Jourdain, Sappey, Allen bekannt gewesen. Dasselbe wird auch von Hoyer und Michalski und von Dunajewski kurz erwähnt, aber erst von Weidenreich und Glaser genauer beschrieben. Es ist insofern von praktischer Bedeutung, als es sich zur Injektion nicht nur der oberflächlichen sondern auch der tiefen Lymphgefäße, ja selbst der viszeralen besonders gut eignet. Es liegt innerhalb des Spinalkanals, dorsal vom Rückenmark und von diesem durch ein Querseptum getrennt. Das Gefäß beginnt am Schwanzende, wo es mit den oberflächlichen Lymphgefäßen in Verbindung tritt, und verläuft bis zum Kopfe, woselbst es sich in zwei die Wirbelsäule umfassende Äste gabelt, die in den Sinus occipitalis bzw. in den Sinus cephalicus münden. Auf seinem Verlaufe gibt das Gefäß in jedem Segment zwischen den Dornfortsätzen je einen unpaarigen dorsalen Ast ab und paarige ventrale. Die dorsalen Äste verlaufen nach oben und vereinigen sich mit dem dorsalen Längsgefäß, während die ventralen an den Seiten der Wirbelsäule abwärts verlaufen und in die segmentalen von den Subvertebraltämmen aufsteigenden Äste übergehen. Laterale Abzweigungen verbinden diese tiefen segmentalen Lymphgefäße mit dem Truncus longitudinalis lateralis. Wie Weidenreich mitteilt, fehlt das Spinalgefäß bei manchen Fischen und kann durch paarige Längsgefäße, die die Dornfortsätze umgreifen, ersetzt werden.

Die Lymphgefäße des Kopfes.

Die Lymphgefäße des Kopfes sind am ausführlichsten von Jourdain (1867), Allen (1906), McClure (1915), Hoyer u. Michalski (1920) und Weidenreich (1933) beschrieben worden.

Wie Weidenreich richtig hervorhebt, läßt sich in der Anordnung und Form der Lymphgefäße des Kopfes bei den einzelnen Fischarten eine große Mannigfaltigkeit beobachten, die auf die verschiedenen Formen und auf den Bau des Kopfes zurückzuführen ist. Während an der Oberfläche des Kopfes die Lymphgefäße röhrenförmig sind, finden sich in der Tiefe Plexus, größere Erweiterungen der Gefäße und vollkommen ausgebildete Sinus. Falls man sich bei der morphologischen Beurteilung der einzelnen Gefäßbildungen nur auf erwachsene Exemplare beschränken wollte, wäre es nicht leicht, die anderen Wirbeltieren homologen Gefäße oder Sinus ausfindig zu machen. In jugendlichen Stadien, wo die Verhältnisse einfacher liegen, ist dies sehr wohl möglich.

Es wurde bereits oben erwähnt, daß sich die Subvertebraltämme bei Teleosteen in ähnlicher Weise wie bei den Selachiern noch auf das Kopfgebiet fortsetzen, indem sie die Ausläufer und Äste der Aorta begleiten. Auf diesem Wege treten die beiderseitigen Lymphgefäße miteinander und mit anderen dort verlaufenden Lymphgefäßen in Verbindung. Außer diesen Gefäßen lassen sich noch bei Forellenembryonen in dem Kopfgebiet jederseits Lymphgefäße unterscheiden, von denen die einen eine mehr laterale, die andern eine mehr mediale Anordnung haben. Nach den Angaben von Mc Clure (1913 u. 1915) und den unserigen entwickelt sich das laterale Gefäß zeitiger als das mediale und steht auch mit dem subokularen Lymphsack in Verbindung (Haj 1926). Während des weiteren Wachstums und bei erwachsenen Fischen ist das mediale Gefäß, das der V. jugularis anliegt, zwar stärker, erschöpft sich aber nach kurzem Verlauf. Mc Clure hat diese Gefäße als Truncus lymph. pharyngeus lateralis resp. medialis bezeichnet. Obwohl das mediale Pharyngealgefäß, das sich nach unseren Beobachtungen auch verdoppeln kann, in allernächster Nachbarschaft der V. jugularis verläuft, sehe ich es nicht als den Hauptstamm des Kopfes an, sondern halte für den Hauptstamm das laterale, weil sich dasselbe weiter nach vorn erstreckt und zu dem Subokularsack in Beziehung steht. Ich bezeichne ihn daher nicht wie Weidenreich als Vas jugulare, sondern als Truncus lymphaticus jugularis. Dieser Stamm verläuft lateral von der V. jugularis an den Seiten des Schädels. Das distalste Ursprungsgebiet dieses Stammes befindet sich wahrscheinlich in der Umgebung der Nasengrube und am vorderen Mundrand.

Weiterhin verläuft derselbe zur Augenhöhle, wo er sich zu einem Sinus erweitert¹⁾.

Nach seinem Austritt aus der Augenhöhle nimmt der Jugularstamm verschiedene Äste auf, und zwar einen Ast, welcher längs des oberen Randes der Orbita verläuft, ferner Äste aus der Ohrgegend und der Schädelhöhle und den Gesichtsstamm (Vas lymphaticum faciale von Weidenreich). Letzterer umfaßt mit einem Ramus maxillaris den oberen und mit einem Ramus mandibularis den unteren Mundrand und verbindet sich ferner noch mit den zahlreichen an der Innenseite des Operculum und in der Branchiostegalmembran ausbreitenden Lymphgefäßen. Kurz vor seiner Mündung vereinigen sich mit dem Jugularstamm noch die Pharyngealgefäße. Der Truncus mündet mit einem Äste in das erweiterte vordere Ende des Seitenstammes, welches von uns Sinus lateralis, von Weidenreich als Sinus subscapularis bezeichnet worden ist, und mit einem zweiten größeren, wenigstens bei Salmoniden in die Vena cardinalis posterior, bei anderen Arten in die V. cardinalis ant.

Bei erwachsenen Teleosteen kann der Stamm einen plexusartigen Charakter annehmen oder sich zu umfangreichen Sinus

¹⁾ Dieser Lymphsack ist bereits J. Müller wohl bekannt gewesen, da er in seiner Arbeit vom J. 1841 denselben vom Hechte empfiehlt, wenn man eine größere Quantität Lymphe erhalten will. Auch Harman (1900) hat denselben beobachtet und behauptet, daß der Sack bei verschiedenen Fischen verschiedene Dimensionen hat, bei *Lophius piscatorius* klein, bei Salmoniden und *Lota vulgaris* größer und bei den Pleuronectiden am größten ist. Am eingehendsten hat sich mit demselben Mc Clure beschäftigt, der ihn ganz selbständig aus Lymphspalten entstehen und erst nachträglich mit dem Jugularstamm, welcher von ihm als Truncus pharyngeus lateralis bezeichnet wird, in Verbindung treten läßt. Hoyer und Michalski haben nur feststellen können, daß der Lymphsack bei frisch ausgeschlüpften Embryonen der Forelle vorhanden ist, nicht aber, in welcher Weise sich derselbe mit dem Lymphgefäß verbindet. Dies hat erst später Haj getan, indem er schon bei 8 mm langen, den Eiern entnommenen Embryonen die Verbindung des subokularen Lymphsackes mit dem Jugularstamm durch Injektion in unzweifelhafter Weise nachgewiesen hat. Trois findet bei verschiedenen Fischen einen ringförmigen Sinus. Weidenreich hat den Sinus bei *Gadus polachius* dargestellt und benennt denselben Orbitalsinus ebenso wie Tretjakoff (1926), der ihn bei *Atherina pontica* abbildet, aber zu den Blutsinus zählt, doch zum Schlusse die Bemerkung macht: »Das Blut im orbitalen Sinus der Teleostee zeichnet sich, wie bei anderen Fischen, durch seine Armut an roten Blutkörperchen aus«.

ausdehnen, die miteinander in Kommunikation stehen. Den wichtigsten Behälter, welcher die Lymphe aus den anderen aufnimmt und der Vene zuführt, bildet der Sinus cephalicus. Derselbe liegt zwischen dem Hyomandibulare und der lateralen Schädelwand im Raume zwischen der Orbita und den Kiemen. Mit dem Kopfsinus steht in Verbindung der Sinus occipitalis, der zwischen der Kopfniere, der hinteren Schädelwand und den Kiemen liegt. In den Okzipitalsinus mündet zu Seiten der Wirbelsäule das oben erwähnte Vas lymphaticum spinale. Nach Weidenreich steht der Okzipitalsinus auch mit dem Sinus subscapularis in Verbindung. Fehlt der Sinus occipitalis, dann wird derselbe vom Sinus cephalicus vertreten. Schließlich wäre noch der unpaarige, aber dreiteilige Sinus pericardialis (von Allen (1906) bei *Scorpaenichthys* beschrieben) zu erwähnen, welcher vor dem Herzen liegt und sich längs des Truncus arteriosus nach vorn erstreckt. Derselbe nimmt Lymphgefäße aus den Kiemen auf und steht mit dem Vas lymphaticum ventrale, dem Abdominalsinus und vor allem mit dem Sinus cephalicus in Verbindung. Höchst bemerkenswert ist die von Burne (1927) gemachte Beobachtung, daß bei *Lophius piscatorius* die Thyreoidea sich in einem Lymphsinus befindet, der nach seiner Meinung der vorderen Partie des ventralen Perikardialsinus von *Scorpaenichthys* entspricht. Die Drüsenbläschen ragen frei in den Lymphsinus hinein und werden von der Lymphe nur durch die den Sinus auskleidenden Endothelzellen abgegrenzt. Ähnlichen Verhältnissen werden wir später bei Eidechsen begegnen.

Auf der ventralen Seite des Unterkiefers breitet sich zwischen der äußeren Haut und der Schleimhaut des Mundes noch ein ziemlich enges Netz von Lymphgefäßen aus, welche in einem einheitlichen medialen ventral von der Copula liegenden und sich weiter hinten birnförmig erweiternden Gefäß zusammenfließen. Dasselbe wird von Jourdain (1867) und Allen (1906) bereits erwähnt und scheint für die Lymphgefäße dieser Gegend als Sammelgefäß zu dienen. Dieses Gefäß tritt kaudal mit den Lymphgefäßen der Branchiostegalmembran und also mittelbar auch mit den Gesichtsgefäßen in Verbindung. Aus der birnförmigen von uns Hyoidsinus benannten Erweiterung geht kaudal ein größeres Gefäß hervor, dessen Mündung von uns nicht ermittelt wurde. Möglicherweise mündet dasselbe in den Perikardialsinus.

Lymphherzen.

Nachdem die Lymphherzen von Marshall Hall im J. 1831 beim Aal entdeckt wurden, sind dieselben dann noch vielfach untersucht worden. Da Favaro in mehreren Arbeiten die Literatur sehr ausführlich besprochen hat, führe ich hier nur Hyrtl an, der die Kontraktion der Herzen nicht beobachtet hat und daher nur von Kaudalsinus spricht. Nach seinen Beobachtungen sind die Sinus paarig und symmetrisch angeordnet. Sie kommunizieren miteinander durch einen Querkanal und münden mittels eines gemeinsamen Gefäßes in die V. caudalis. In unseren an Forellenembryonen nur nebenbei angestellten Untersuchungen hatten wir uns der Ansicht von Hyrtl angeschlossen und die Paarigkeit oder besser Gleichwertigkeit der beiden Bläschen angenommen, die Entscheidung dieses Punktes aber fernerer speziellen Untersuchungen überlassen, obwohl Favaro schon früher (1905/6) und dann noch in einer späteren Arbeit (1923) zu anderen Ergebnissen gelangt ist. Nach seinen Beobachtungen existieren Lymphherzen bei fast allen Physostomen und bestehen aus zwei Hohlräumen, welche zu beiden Seiten der Medianebene und kaudal-ventral zum Körper der letzten Wirbel gelegen sind. Der eine Hohlraum entspricht einem Atrium, der andere einem Ventrikel. Ersteres nimmt am Vorderende die Lymphe aus den Subvertebral- und den Seitenstämmen auf, am Hinterende diejenige aus der Schwanzflosse resp. des dort befindlichen Lymphsinus. Die Zuflüsse sind mit Klappen versehen, welche den Rückfluß der Lymphe verhindern. Aus dem Atrium gelangt die Lymphe durch das ebenfalls mit einer Klappe versehene quere Verbindungsgefäß in den Ventrikel und aus diesem in die V. caudalis oder in die Erweiterung derselben, den Sinus caudalis venosus. Bei gewissen Arten der *Scopelini* liegt das Atrium vorwiegend auf der linken Seite, bei anderen wiederum auf der rechten. Falls es gelingen würde die Pulsation der beiden Bläschen an lebenden Exemplaren gleichzeitig zu beobachten, dann würde die Auffassung von Favaro eine wesentliche Stütze gewinnen.

Entwicklung des Lymphgefäßsystems.

Über die Entwicklung der Lymphgefäße bei Fischen liegen nur wenige Arbeiten vor. Bezüglich der Subvertebralstämme be-

haupte Hoyer und Michalski, daß sich bei Forellen die vorderen und hinteren Abschnitte derselben zwar gleichzeitig, aber unabhängig voneinander anlegen. Vom 10. bis etwa zum 40. Myomer entwickelt sich beiderseits der Aorta ein feines langgezogenes Netz von Lymphgefäßen, welches nach vorne zu unterbrochen ist. Erst nachträglich treten diese Netze mit den Lymphgefäßen in Kommunikation, die im Bereiche des Kopfes direkt aus den Vv. jugulares hervorgegangen sind. Bei nur wenig älteren Embryonen entwickeln sich aus dem Netze durch Schwund der Seitenäste und Ausbildung der größeren Stämme die einheitlichen Subvertebraltämme. Ebenso werden im hinteren Abschnitte des Körpers die großen Blutgefäße von einem Lymphgefäßnetz umgeben, aus dem seitlich die Subvertebraltämme und median der akzessorische Stamm hervorgehen.

Bevor noch alle anderen Längsgefäße des Körpers zutage treten, sind bereits die beiden Seitenstämme angelegt, die sich wahrscheinlich zu der gleichen Zeit wie die Subvertebraltämme entwickeln. Das ventrale Längsgefäß beginnt seine Entwicklung im hinteren Körperabschnitt. Auf den Bauch setzt es sich erst dann fort, wenn der Dottersack geschwunden ist.

Die Lymphgefäße der Schwanzflosse entwickeln sich erst nach dem Ausschlüpfen der Embryonen, und zwar von den Lymphherzen aus, die für diese Gefäße ein gesondertes Entwicklungszentrum bilden. Erst nachträglich treten die Lymphgefäße der Schwanzflosse mit den oberflächlichen Lymphgefäßen des Körpers in Verbindung.

Mc Clure (1915), der die Entwicklung der Kopflymphgefäße bei verschiedenen Arten von Forellenembryonen verfolgt hat, geht von der Voraussetzung aus, daß die Lymphgefäße aus Gewebespalten und durch Vereinigung der einzelnen Anlagen entstehen. Diese würden dann mit den Venen in Kommunikation treten. Doch schließt Mc Clure nicht aus, daß gewisse Bezirke, wie z. B. der Subokularsinus sich direkt durch Ausstülpung aus der Vene bilden, also ein venolymphatisches Gefäß darstellen könne. Wie oben erwähnt, ist es Haj (1926) gelungen, bei Embryonen von *Salmo irideus* von 8 mm Länge den Subokularsack und seinen Zusammenhang durch den Jugularstamm mit der Jugularvene festzustellen. Außerdem beschreibt Mc Clure noch die Entwicklung der pharyngealen Lymphgefäße aus Spalträumen des Gewebes.

Fassen wir das über die Lymphgefäße der Teleosteer gesagte zusammen, so ergibt sich, daß dieselben bereits eine typische Anordnung erreicht haben. Die Hauptgefäße des Körpers bilden die Subvertebraltämme. Dieselben nehmen zwar einen Teil der Muskellymphgefäße so wie auch bei anderen Wirbeltieren auf, werden aber im übrigen infolge der Lage der Nieren durch die beiden Pararenalgefäße abgelöst. Letztere nehmen die Lymphe aus den Organen des Bauches auf und führen sie den Subvertebraltämmen zu. Die zweiten Hauptstämme stellen die Seitenstämme nebst ihren oberflächlichen und tiefen Verästelungen dar. Überdies sind noch unpaarige dorsale, ventrale und spinale Längsgefäße vorhanden. Im Kopf bilden die Jugularstämme die Hauptabflußstämme der Lymphe. Dieselben stehen mit größeren und kleineren Lymphsinus, von denen der Sinus cephalicus und Sinus pericardialis die wichtigsten sind, im Zusammenhang. Sowohl die Subvertebraltämme wie auch die Jugularstämme münden entweder in die Vv. jugulares oder in die Vv. cardinales posteriores in der Nähe des Herzens. Im Schwanz befinden sich bei Physostomen Lymphherzen, die die Lymphe aus der Schwanzflosse in die Kaudalvene überführen.

Literatur.

1. Agassiz L. et Vogt C. Anatomie des Salmones. Mém. Soc. Sc. nat. Neuchâtel 3, 1845. — 2. Agassiz L. Über das Wassergefäßsystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. B 7, 1856. — 3. Allen W. F. Distribution of the lymphatics in the head, and in the dorsal, pectoral and ventral fins of *Scorpaenichthys marmoratus*. Proceed. Washington Ac. Sc. V. 8, 1906. — 4. Allen W. F. Distribution of the lymphatics in the tail region of *Scorpaenichthys marmoratus*. Am. Journ. Anat. V. 11, 1910. — 5. Burne R. H. A contribution to the anatomy of the ductless glands and lymphatic system of the Angler Fish (*Lophius piscatorius*). Philos. Transact. Ser. B. V. 215, London, 1927. — 6. Burne R. H. A system of «fine» vessels associated with the lymphatics in the Cod (*Gadus morrhua*). Philos. Transact. Ser. B. V. 217, London, 1929. — 7. Dunajewski A. Die Lymphgefäße im Rumpfe des Aales (*Anguilla anguilla* L.). Bull. Ac. Pol. Sc. et Let. Cl. sc. mat.-nat. B. 1930. — 8. Favaro G. Note fisiologiche intorno al cuore caudale dei Murénoidi (tipo *Anguilla vulgaris* Turt.). Archivio di Fisiol. V. 2, 1905. — 9. Favaro G. Il cuore ed i seni caudali dei Teleostei. Anat. Anz. B. 27, 1905. — 10. Favaro G. Ricerche intorno alla morfologia ed allo sviluppo dei vasi, seni e cuori caudali nei ciclostomi e nei pesci. Reale Ist. Venet. Sc. Lett. ed Arti V. 65, 1905—1906. — 11. Favaro G. Über die Arbeit von S. M. Jossifow. Sur les voies principales et les organes de propulsion

de la lymphe chez certains poissons. Anat. Anz. B. 28, 1906. — 12. Favaro G. Ricerche intorno al sistema circolatorio degli Scopelini (Müller). R. Istit. centr. Biol. Mar. in Messina. Mem. 108, 1913. — 13. Favaro G. Il cuore caudale degli Scopelini (Müller). Atti R. Ac. Peloritana V. 30, 1923. — 14. Florkowski W. Die Verteilung der Lymphgefäße im Kopfe des Aales (*Anguilla anguilla* L.). Bull. Ac. Polonaise Sc. et Lett. Cl. sc. mat.-nat. B. 1930. — 15. Fohmann V. Das Saugadersystem der Wirbeltiere. Heidelberg u. Leipzig, 1827. — 16. Glaser G. Beiträge zur Kenntnis des Lymphgefäßsystems der Fische. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklg. B. 100, 1933. — 17. Haj J. Untersuchungen über die Entwicklung des subokularen Lymphsackes bei Salmoniden. Bull. Ac. Pol. Sc. et Lett. Cl. mat.-nat. B. 1925. — 18. Hewson W. An Account of the lymphatic system in fish. Philos. Transact. V. 59, 1769. — 19. Hoyer H. und Michalski W. Das Lymphgefäßsystem der Forellenembryonen (*Salmo fario* L.). Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1915. — 20. Hoyer H. und Michalski W. Das Lymphgefäßsystem der Forellenembryonen nebst Bemerkungen über die Verteilung der Blutgefäße. Morphol. Jahrb. B. 51, 1920. — 21. Hyrtl J. Über Kaudal- und Kopfsinuse der Fische und das damit zusammenhängende Seitengefäßsystem. Müllers Arch. f. Anat. u. Phys. 1843. — 22. Jossifow G. Sur les voies principales et les organes de propulsion de la lymphe chez certains poissons osseux. Compt. rend. Soc. Biol. 1905. — 23. Jossifow G. Sur les voies principales et les organes de propulsion de la lymphe chez certains poissons. Arch. Anat. microsc. V. 8, 1906. — 24. Jossifow G. Ein vergleichend-anatomischer Abriss des Lymphgefäßsystems und seine phylogenetische Entwicklung. Anat. Anz. B. 71, 1931. — 25. Jossifow G. M. Zur Untersuchungsmethodik des Lymphgefäßsystems bei Fischen in: Arch. russ. Anat. Hist. Embr. B. 8, 1929. Referat in: Zool. Ber. B. 28, 1931/32. — 26. Jourdain S. Note sur le système lymphatique du *Gadus morrhua*. Annal. sc. nat. Zool. V. sér. T. 8, 1867. — 27. Jourdain S. Recherches sur le système lymphatique du Congre. C. r. Ac. Sc. Paris, T. 67, 1868. — 28. Jourdain S. Sur l'existence d'une circulation lymphatique chez les Pleuronectes. C. r. Ac. Sc. Paris, T. 90, 1880. — 29. Kilborne F. L. Preliminary note on the lymphatics of the common bullhead *Amiurus catus* L. Proc. amer. Assoc. Adv. Sci. V. 33, 1884 (unzugänglich). — 30. Langer C. Über Lymphgefäße des Darmes einiger Süßwasserfische. Sitzbr. Ak. Wiss. Wien, I. Abt. 1870. — 31. Mayer P. Über die Lymphgefäße der Fische und ihre mutmaßliche Rolle bei der Verdauung. Jen. Zeitschr. Naturw. B. 25, 1917. — 32. McClure C. F. W. The development of the lymphatic system in the trout. Proceed. Am. As. Anat. 1913. — 33. McClure C. F. W. The Development of the lymphatic System in Fishes with especial Reference to its Development in the Trout. Mem. Wistar. Inst. of Anat. and Embrol. V. 4, 1915. — 34. Mozejko B. Über das Lymphgefäßsystem der Fische. Anat. Anz. B. 45, 1913. — 35. Meckel I. F. System der vergleichenden Anatomie. Halle, 1821. — 36. Milne Edwards H. Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée. Paris, 1859. — 37. Monro A. Vergleichung des Baues und der Physiologie der Fische mit dem Baue des Menschen und der übrigen Tiere. Leipzig, 1787. — 38. Nusbaum J. Zur Morphologie des *Saccus lymphaticus paravertebralis* und einiger anderer

Lymphräume, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Pleuroperitonealhäute bei den Knochenfischen. Anat. Anz. B. 23, 1903. — 39. Robin Ch. Note sur un appareil particulier de vaisseaux lymphatiques chez les Poissons. Revue zool. V. 8, 1845. — 40. Sappey Ph. C. Etudes sur l'appareil mucipare et sur le système lymphatique des poissons. Paris, 1880. — 41. Staninus H. Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. II. Aufl. Berlin, 1854. — 42. Tretjakoff D. Die orbitalen Venensinuse der niederen Wirbeltiere. Morph. Jahrb. B. 56, 1926. — 43. Trois F. Nuovi fatti riguardanti la storia del sistema linfatico dei Teleostei. Atti R. Istit. Veneto. Ser. 5, V. 4, 1877—1878. — 44. Trois F. Contribuzione allo studio del sistema linfatico dei Teleostei. I. Ricerche sul sistema linfatico del *Lophius piscatorius*. Atti R. Istit. Veneto. Ser. 5, V. 4, 1877—1878. — 45. Trois F. Ricerche sul sistema linfatico del *Uranoscopus scaber*. Ibid. V. 6, 1879—1880. — 46. Trois F. Ricerche sul sistema linfatico dei Pleuronettidi. 1. *Rhombus maximus* e *Rhombus laevis*. 2. Psetini, Platessini, Pleuronectini e Solcidi. Ibid. V. 7, 1880—1881. — 47. Trois F. Contribuzione allo studio del sistema linfatico dei Gadoidei. Ibid. V. 8, 1882. — 48. Vogt C. Über die Schleimgänge der Fische. Amt. Bericht 20. Vers. Ges. deutscher Natf. u. Ärzte. Mainz, 1843. — 49. Vogt C. Über die Schleimkanäle der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool. 7, 1856. — 50. Weidenreich F. Lymphgefäßsystem. Handb. vergl. Anat. Berlin u. Wien 1933.

V. Amphibien.

Unter den Amphibien sind die Anuren hinsichtlich des Lymphgefäßsystems am ausführlichsten bearbeitet, während die Urodelen in dieser Beziehung im Rückstande geblieben sind. Die Urodelen stellen indessen, wie wir weiter unten sehen werden, ein für vergleichend anatomische Betrachtungen sehr wertvolles Material dar, dem sich auch die larvalen Stadien der Anuren gut anfügen, während die vollkommenen Formen weitgehenden sekundären Veränderungen unterliegen, welche die ursprüngliche Anordnung der Lymphgefäße völlig verwischen.

A. Gymnophiones.

Über die Lymphgefäße der Gymnophionen liegen nur die Untersuchungen von Marcus (1908, 1911) vor. Dieselben sind nur an Schnitten durchgeführt worden. Trotz der vielen noch bestehenden Lücken lassen sich in den Angaben von Marcus dennoch gewisse Tatsachen feststellen, welche für unsere vergleichende Betrachtungen von Wert sind.

Nach der Schilderung von Marcus besteht bei *Hypogeophis rostratus* ein die Aorta bald nur dorsal, bald seitlich umgeben-

der Sinus (periaortaler Lymphraum von Marcus), dessen Ausdehnung von Marcus zwar nicht angegeben wird, der aber unterhalb der Wirbelsäule vermutlich bis zum Schwanzende reicht und vorne in den von Marcus beschriebenen unpaarigen Sinus cephalicus übergeht. In diesen münden: 1. die vom Darm kommenden und im Mesenterium die Arterien als »periarterielle Räume« umgebenden Lymphgefäße, 2. paarige Lymphgefäße, welche zu Seiten der Wirbelsäule dorsalwärts aufsteigen und wie die betreffenden Arterien segmental angeordnet sind, und 3. Lymphgefäße, welche in jedem Segment die Lymphe »von der Tiefe in das Lymphherz leiten«. Die letzteren sieht Marcus als Vermittlungsgefäße zwischen Coelom und Lymphherz an, während ich dieselben als intersegmentale Lymphgefäße auffasse.

Nach dieser Beschreibung hätten wir es hier mit einem mehr oder weniger einheitlichen Subvertebraltamm nebst seinen mesenterialen und segmentalen Zuflüssen zu tun. Vorne mündet der Subvertebraltamm in den Kopfsinus, welcher höchstwahrscheinlich mit den Jugularvenen in Verbindung stehen dürfte. Ferner beschreibt Marcus in der Seitenlinie ein Längsgefäß, welches zu den Lymphherzen in Beziehung tritt. Ich sehe das Gefäß als den Seitenstamm (*Truncus lymphaticus longitudinalis lateralis*) an, der auch bei Urodelen die gleiche Lage einnimmt. Außerdem wird noch von Lymphgefäßen berichtet, welche die Lymphe von der Haut den Lymphherzen zuführen.

Die Lymphherzen finden sich nach Marcus außer am Kopfe am ganzen Rumpfe bis zum Schwanzende. Sie liegen intersegmental unter der Haut unter den primären Hautringeln symmetrisch zu beiden Seiten des Körpers. Ihre Anzahl entspricht der Anzahl der primären Ringeln und beträgt jederseits über 100. Es sind Bläschen von Stecknadelkopfgröße, deren Wand außer aus Endothelzellen aus quergestreiften Muskelfasern und radiär angeordneten elastischen Fasern besteht. Das in jedes Herz mündende Lymphgefäß sowie die Ausflußöffnung des Herzens in die Vene ist mit einer Klappe versehen.

Wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, besteht bei Gymnophionen der Subvertebraltamm und die beiden Seitenstämme, also eine ähnliche Anordnung der Hauptlymphgefäße des Körpers sowie der Lymphherzen, wie wir dieselben bei Urodelen noch kennen lernen werden. Verschiedene Einzelheiten und besonders

die Verteilung der Lymphgefäße im Kopfgebiet erfordern noch weiterer Untersuchungen.

Literatur.

1. Marcus H. Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. II Über intersegmentale Lymphherzen nebst Bemerkungen über das Lymphsystem. —
2. Marcus H. Über Beziehungen zwischen dem Lymph- und Blutgefäßsystem. Sitzber. Ges. Morph. Phys. München 1911.

B. Urodela.

Panizza (1833) war der erste, der eine allgemeine Übersicht über die Lymphgefäße des Salamanders gegeben hat. Später sind einzelne Abschnitte derselben noch von verschiedenen Forschern untersucht worden, wie Rusconi (1843, 1845, 1847), Meyer (1845), Stannius (1854), Calori (1864), Favaro (1896), Greil (1903), Tretjakoff (1930), Shimizu (1932). Einen weiteren Überblick über die Verteilung der Lymphgefäße bei Salamanderlarven haben Hoyer und Udziela (1912) und bei *Amblystoma mexicanum* in verschiedenen Altersstufen Grodzinski (1927) gegeben. Zur Kontrolle habe ich auch noch das Lymphgefäßsystem von erwachsenen Exemplaren von *Triturus cristatus* untersucht und konnte die an Salamanderlarven gemachten früheren Befunde bestätigen. Demnach würde sich das Lymphgefäßsystem der Urodelen folgendermaßen darstellen.

Die Trunci subvertebrales.

Die Subvertebraltämme verlaufen unterhalb der Wirbelsäule von der Schwanzspitze bis in den Thorax. Favaro (1906), der dieselben zuerst beobachtet hat, bezeichnet sie auf Grund ihrer Lage im Hämalkanal der Schwanzwirbel als hämale Lymphgefäße, welche bei Triton in Form eines einzelnen Gefäßes oder bei Salamandern zu mehreren vorhanden sind. Nach Hoyer und Udziela sind bei Salamanderlarven zwei Gefäße vorhanden und nach Grodzinski (1927) zwei Paare, auch selbst nach ihrem Eintritt in die Bauchhöhle.

In der Bauchhöhle wird von Panizza beim erwachsenen Salamander nur ein eiziges, aber dickes Gefäß angegeben und abgebildet, welches sogleich in die Cisterna lymphatica übergeht.

Rusconi (1845) stellt die gleichen Verhältnisse, nur etwas genauer dar. Meyer (1845) beruft sich zwar auf Panizza, hält aber wie überhaupt bei Amphibien und Reptilien den unter der Wirbelsäule liegenden Behälter für einen allseitig geschlossenen Sack. Nach Favaro treten die Subvertebraltämme als zwei gesonderte Gefäße in die Becken- und Bauchhöhle ein. Unterhalb der Zwischenwirbelknorpel bilden sich ebenso wie im Schwanzabschnitt bei Salamanderlarven (Hoyer und Udziela) Lymphgefäßnetze aus, welche beide Stämme miteinander verbinden.

Die beiden Stämme, die zu Seiten der Aorta zwischen den Urnieren nach vorn verlaufen, verschmelzen weiterhin und erweitern sich zu dem als *Cisterna lymphatica* von Panizza benannten Raum. Derselbe wird auch von Rusconi beim Salamander beschrieben und abgebildet. Die Cisterne wurde auch von Calori beim Salamander und Triton, von Hoyer und Udziela bei Salamanderlarven, von Hoyer bei *Triturus cristatus* und von Shimizu (1932) bei *Megalobatrachus maximus* festgestellt. Grodziński (1927) berichtet darüber bei 54 mm langen Larven von *Amblystoma* folgendes: »Die Cisterna lymphatica befindet sich in der Höhe des Pylorus, kranialwärts vom Mesonephros, wo sie in Form eines Sackes von der Wirbelsäule gegen den Magen herunterhängt«. In ihren kaudalen Abschnitt münden die Lymphgefäße des Magens und des Dünndarms, kranialwärts bildet die Cisterne eine große Ausstülpung, welche die Aorta von unten bedeckt. Nach vorn wird sie immer schmaler, bis sie auf der Höhe der kaudalen Leberspitze in die beiden Subvertebraltämme übergeht.

In der Höhe des Pylorus geht nach Panizza aus der Cisterne der einheitliche Ductus thoracicus hervor, der sich erst in der Höhe des Herzens in einen rechten und linken Ast gabelt. Diese Äste verbinden sich mit dem Plexus axillaris der betreffenden Seite. Mittels zwei oder drei Öffnungen münden die Plexus jederseits in die V. subclavia. Meyer sieht die Bifurkation des Ductus und die Plexus axillares für Kunstprodukte an und ist der Überzeugung, daß der Ductus in der Gegend des Herzens blind endige. Calori erwähnt, Panizza folgend, die Verbindung zwischen dem Ductus und dem axillaren Lymphplexus. Nach unseren Befunden gehen aus der Cisterna lymphatica bei Salamanderlarven und auch bei Triturus die beiden Subvertebraltämme nach dem Kopfe zu hervor. Dieselben verlaufen zu beiden

Seiten der Aorta und sind dorsal und ventral von derselben durch zahlreiche starke Anastomosen untereinander verbunden.

Kranialwärts von der Niere und in der Höhe des Plexus brachialis der Extremitätennerven zweigt sich von jedem Subvertebraltamm ein Ast (ausnahmsweise zwei kleine Äste) ab, der nicht in einen Gefäßplexus, wie dies Panizza behauptet, sondern in einen ziemlich umfangreichen Lymphsack, den Sinus axillaris s. jugularis, mündet.

Die Subvertebraltämme setzen sich noch weiter kranialwärts fort, indem sie die Aorta und deren beide Bögen begleiten, wie dies Panizza ganz richtig abgebildet hat. Auf ihrem Verlaufe an der Schädelbasis nehmen sie zahlreiche Zuflüsse aus diesem Gebiete, besonders von der Schleimhaut auf, trennen sich aber lateral von den Aortenbögen ab, um dann von vorne her in die axillaren Lymphsäcke der betreffenden Seite zu münden. Während Grodziński bei jungen Amblystomalarven noch von paarigen Subvertebraltämmen spricht, beschreibt er bei 140 mm langen Larven und bei metamorphosierte Exemplaren ein einziges mächtiges Gefäß (wie Panizza und Calori bei *Salamandra*), welches streckenweise noch eine Verdoppelung aufweist.

Auf dem ganzen Verlaufe der Subvertebraltämme sowohl im Schwanzabschnitt wie auch im Rumpfe münden bei Salamanderlarven und auch bei *Amblystoma* in dieselben zwischen zwei Wirbeln die intervertebralen Lymphgefäße. Dieselben verlaufen, der Chorda resp. der Wirbelsäule jederseits dicht anliegend, in den Myosepten dorsalwärts und vereinigen sich in der dorsalen Mittellinie mit dem dorsalen Längsgefäß. Im Schwanzabschnitt geben die Intervertebralgefäße auf der Strecke zwischen der Chorda und dem Rückenmark in jedem Intervertebralraum jederseits einen Ast ab, der sich in der Seitenlinie gabelt. Die Gabeläste verlaufen in den Myosepten als Segmental- oder oberflächliche Intervertebralgefäße dorsalwärts und ventralwärts und vereinigen sich mit dem dorsalen bzw. dem ventralen Längsgefäß des Körpers. Im Rumpfe, wo die Intervertebralgefäße ebenfalls vorhanden sind und mit dem dorsalen Längsgefäß in Verbindung treten, zweigt sich von denselben in jedem Myoseptum auf der Höhe der Seitenlinie noch ein Ast ab, der sich mit einem Zweige des Seitenstammes verbindet und dann in das dem Septum entsprechende Lymphherz mündet. Diese Anordnung der Gefäße unter-

scheidet sich bei *Amblystoma* nach Grodziński insofern, als hier die intervertebralen Gefäße in jedem Segment nicht einzeln, sondern zu mehreren verlaufen, die miteinander anastomosieren.

Durch Vereinigung der Intervertebralgefäße in der Höhe zwischen Chorda und Rückenmark in kranio-kaudaler Richtung kommen noch 2 symmetrisch gelagerte größere Lymphgefäße zu stande, die von uns als Paravertebralgefäße bezeichnet worden sind. Jedes derselben mündet in den Sinus axillaris der betreffenden Seite. Bei Salamanderlarven sind dieselben von uns nur im vorderen Abschnitt des Thorax beschrieben worden, haben aber sicher eine größere Ausdehnung, da Grodziński dieselben bei *Amblystoma* bis zur Schwanzspitze verfolgt hat. Bei erwachsenen *Amblystoma*larven und bei metamorphosierten Exemplaren sind die Paravertebralgefäße in ihren thorakalen Abschnitten einheitlich, im Schwanzabschnitt dagegen bleibt das ursprünglich dort angelegte Lymphgefäßnetz als solches bestehen, ja übernimmt sogar die Funktionen des allmählich schwindenden Vas lymphaticum longitudinale dorsale.

Außerdem beschreibt Grodziński noch mit den Paravertebraltämmen in Verbindung stehende Vasa lymphatica intersegmentalia medialis, welche in den Myosepten unmittelbar unter dem Peritoneum der Bauchwand verlaufen und mit den die jederseitige A. epigastrica begleitenden Längsgefäßen, welche er Trunci lymph. long. parepigastrii nennt, in Kommunikation stehen.

Die Trunci lymphatici longitudinales laterales.

Den Schwanzabschnitt der Seitenstämmen hat zuerst Favaro bei *Proteus*, *Salamandra*, *Salamandrina* und *Spelerpes* beschrieben, und zwar sind dieselben bei *Proteus* stark entwickelt, bei *Salamandra* dünnwandig und schwach oder auch bei anderen Urodelen unterbrochen und auf die Basalteile des Schwanzes beschränkt.

Hoyer und Udziela haben bei Salamanderlarven die Stämme in ihrer ganzen Ausdehnung beobachtet (Fig. 16). Dieselben erstrecken sich ungefähr vom Ansatz des Schwanzes in der Seitenlinie bis zur Scapula. Jeder dieser Stämme beschreibt in seinem Anfangsteil einen nach oben und vorn offenen Bogen, welcher zwischen dem 17. und 20. Körpersegment liegt. In denselben münden zahlreiche kleine Nebenäste, welche mit den dorsalen und ventralen Längsgefäßen in Kommunikation stehen. Zwischen

dem 17. und 18. Segment nimmt der Stamm einen geraden Verlauf und mündet in der Höhe des hinteren Scapularandes in den Sinus axillaris.

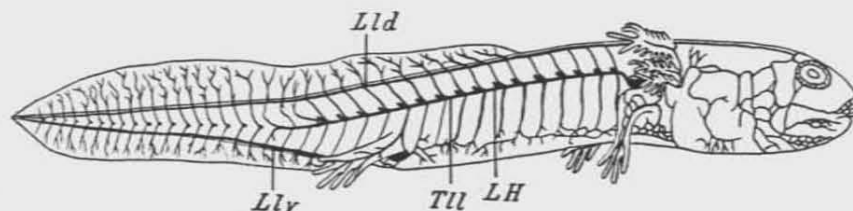


Fig. 16. Halbschematische Darstellung der subkutanen Lymphgefäße einer reifen Salamanderlarve. Tll — Truncus lymph. lateralis, Lld — Vas lymph. dorsale, Llv — Vas lymph. ventrale, LH — Lymphherzen. Vergr. 1:4.

In jeden Seitenstamm münden auf seinem Verlaufe längs des Rumpfes sämtliche in den Furchen zwischen je zwei Muskelsegmenten verlaufenden und vom Rücken und Bauch kommenden Lymphgefäße und ferner diejenigen von der Dorsalseite der Extremitäten. Sämtliche intersegmentalen Lymphgefäße der Dorsalseite nehmen zahlreiche von den Segmenten und der Haut kommende Äste auf. Die intersegmentalen Lymphgefäße der Ventralseite reichen nur bis an die Mm. recti.

Der Seitenstamm tritt zu den Lymphherzen in Beziehung und ferner noch, wie bereits erwähnt wurde, mit den subvertebralen Längsstämmen. Bei Axolotllarven verhalten sich die Seitenstämmen nach Grodziński ebenso wie bei Salamanderlarven. Ferner hat derselbe festgestellt, daß bei fast erwachsenen Larven von 150–200 mm Länge der Seitenstamm in der Seitenlinie lateral- und ventralwärts von der Vena cutanea magna liegt und den Metameren der Seitenrumpfmuskulatur entsprechend einen wellenartigen Verlauf hat. Seine Kontinuität ist an manchen Stellen unterbrochen. An diesen Stellen entwickelt sich aus dem subkutanen Lymphgefäßnetz ein Kollateralast, der oberhalb der Lymphherzen verläuft und die Funktionen des fehlenden Stückes des Hauptstammes übernimmt. Während der Durchmesser eines jeden Stammes bei jungen Larven von hinten nach vorn zunimmt, ist derselbe bei erwachsenen Larven ziemlich gleich stark. Nur in der Beckengegend kann er infolge der zahlreichen ihn erreichenden Zuflüsse dicker sein als in den vorderen Abschnitten.

Die dorsalen und ventralen lymphatischen Längsgefäße.

Das dorsale Längsgefäß ist von Kolliker (1846) und Rouget (1873) bei Tritonlarven gesehen und von Favaro (1906) bei *Salamandra atra* im Schwanzabschnitt beschrieben worden. Das dorsale Längsgefäß beginnt nach unseren Beobachtungen bei Salamanderlarven an der Schwanzspitze und setzt sich in der medianen Furche zwischen den Myomeren über den Schwanz und Rücken bis zur Mitte des Kopfes fort. In das Gefäß münden die im freien Flossensaum des Schwanzes sich ausbreitenden Endäste und ferner die Lymphgefäße, welche auf der medialen Seite der Muskelplatten und aus der Umgebung des Rückenmarkes entspringen. Die feinen Lymphgefäße des freien Flossensaumes sind nur in frühen Entwicklungsstadien wirkliche Endäste. In späteren Stadien treten die Endäste mittels Anastomosen miteinander in Verbindung. Außerdem treten mit dem dorsalen Längsgefäß noch sämtliche intersegmentalen Lymphgefäße in Verbindung.

Am Kopfe ändert sich der Verlauf und die Verästelung des dorsalen Längsgefäßes insofern, als dasselbe sich auf dem Scheitel in 2 Äste spaltet, von denen jeder einen Zweig nach vorn in die Gegend der Nasenöffnungen, einen zweiten nach dem Auge und einen dritten rückläufigen in der Richtung gegen die Kiemen entsendet. Alle genannten Zweige treten mit Lymphgefäßen bzw. Lymphgefäßnetzen in Verbindung, die sich von der Ventralseite des Kopfes auf dessen Seiten ausbreiten.

Bei Axolotllarven von 25 mm Länge verhält sich das dorsale Längsgefäß etwas anders, indem es auf seinem Verlauf von der Schwanzspitze zunächst nur die Intervertebralggefäße aufnimmt. Bei älteren Larven von 28 mm Länge breiten sich letztere netzartig an der Grenze des Rückenmarkes und der Wirbelsäule aus, den künftigen »Truncus lymphaticus longitudinalis paravertebralis« bildend. Bei Larven von 40 mm Länge sprossen aus den Intervertebralggefäßen die Intersegmentalgefäße aus, die dicht unter der Haut verlaufen und sich mit dem dorsalen Längsgefäß verbinden. Am Rumpfe tritt das Dorsalgefäß bereits bei Larven von 12 mm auf, aber als Fortsetzung eines der dorsalen Intersegmentalgefäße, und zwar häufiger auf der linken als rechten Seite und auf einer Strecke von 2–5 Segmenten vom Becken aus gerechnet. Im kranialen Abschnitt des Kopfes ist nur ein die beiderseitigen

Intersegmentalgefäße verbindendes Gefäßnetz, aber kein einheitlicher Stamm vorhanden. Bei älteren Larven von 60 mm aufwärts wird der Dorsalstamm von den Myomeren verdeckt und schwindet schließlich, da das sehr dichte Gefäßnetz, das sich vom Paravertebralggefäß über die Seitenmuskulatur bis zum Flossensaum ausbreitet, seine Funktion übernimmt. Bei metamorphosierten Exemplaren schwinden mit dem Flossensaum auch dessen Gefäße.

Das ventrale Längsgefäß, welches von Kolliker und Rouget ebenfalls beobachtet worden ist, ist im Schwanzabschnitte von Larven stets vorhanden. Dasselbe entspringt nach unseren Beobachtungen an der Schwanzspitze und läuft allmählich dicker werdend bis zur Kloake, woselbst es sich in 2 die Kloake umgebende Gefäße spaltet. Kranial von der Kloake bildet sich aus jedem Teilungsaste ein feines Gefäßgeflecht, welches sich jederseits in der Inguinalgegend zu einem Sinus erweitert. In den Ventralstamm münden feine Gefäße aus dem freien Flossensaum und von der Innenfläche der Muskelplatten. Ferner treten mit demselben die oben erwähnten Intersegmentalgefäße in Verbindung und an der Kloake Lymphgefäße aus der dieselbe bedeckenden Haut.

Die erwähnten Inguinalsinus, mit denen der Ventralstamm in Verbindung tritt, nehmen Lymphgefäße von der medialen Seite der Hinterextremität auf. Die beiderseitigen Sinus stehen miteinander durch einige feine Gefäße in der Tiefe in Verbindung.

Panizza hat einen Teil der Lymphgefäße in der Umgebung der Kloake gesehen, behauptet aber, daß dieselben in den Hals der Harnblase umgebenden Plexus vesicalis abfließen, was bei erwachsenen Exemplaren sehr wohl möglich ist.

Favaro beschreibt im Schwanzabschnitte ein ventrales Längsgefäß beim erwachsenen und larvalen *Triton cristatus*, *Salamandra maculosa*, *S. atra*, *Salamandrina perspicillata* und *Spelerpes fuscus*, nicht aber bei *Proteus anguineus*, wo die Seitenstämme die Rolle des Ventralstammes übernehmen sollen. Bei Axolotllarven verhält sich das Ventralgefäß nach Grodziński wie bei Salamanderlarven. In der Kloakengegend teilt es sich auch in 2 Stämme, welche die Kloake bei Larven von 30 mm Länge breit umgreifen, dann aber jederseits in die ventralen Intersegmentalgefäße übergehen, und zwar in diejenigen, welche in der ersten Intersegmentalfurche kaudalwärts vom Extremitätenansatz liegen.

Vom ventralen Längsgefäß nehmen im Schwanzabschnitt wie vom dorsalen die intervertebralen Gefäße ihren Ursprung. Dieselben verzweigen sich an der Basis der Wirbelkörper, wo sie einen netzförmigen Plexus bilden. Aus diesem Plexus gehen später die Subvertebraltämme hervor. Bei älteren Larven von 50 mm Länge hat Grodziński in der Kloakengegend eine Verbindung zwischen dem Ventralgefäß und den Subvertebraltämmen festgestellt. Dieselbe ist bereits stärker als die mit den Seitentämmen und hat folgenden Verlauf. Das ventrale Längsgefäß krümmt sich zwischen Enddarm und Urniere dorsalwärts und geht zwischen den Urnieren in den Subvertebraltamm über. Diese Verbindung bildet sich erst sekundär aus einem der oben beschriebenen metameren Intervertebralgefäße aus. Bei noch älteren Larven verläuft das ventrale Längsgefäß tief zwischen den Myomeren, bis es endlich ganz schwindet, indem das mit dem Subvertebraltamm in Zusammenhang stehende dichte Gefäßnetz seine Funktionen übernimmt.

Im Gebiete des Bauches existiert bei Axolotllarven anfangs ein unregelmäßiges Gefäßnetz, aus welchem sich erst später symmetrisch gelagerte Stämme entwickeln, die Grodziński als Trunci lymph. longit. parabdormales bezeichnet. Diese Stämme persistieren bei erwachsenen Larven und metamorphosierten Exemplaren und werden durch ein dichtes Gefäßnetz, welches die medianen muskellosen Partien der Bauchwand einnimmt, miteinander verbunden. Kranialwärts verbinden sie sich auf einer gewissen Strecke, weichen aber dann wieder auseinander und vereinigen sich mit den Lymphgefäßen der Vorderextremitäten der betreffenden Seite, mit denen sie zusammen in den Sinus axillaris bzw. in den Truncus jugularis münden.

Kaudalwärts bildet sich aus den beiden Gefäßen ebenfalls ein einheitliches Gefäß, das in der Mitte des Bauches nach hinten verläuft. In der Beckengegend gabelt sich dies Gefäß in 2 Äste, von denen jeder dicht am Ansatz der Extremität auf die rechte bzw. linke Seitenwand des Körpers gelangt und in den Seitentamm mündet. Höchstwahrscheinlich sind diese Verbindungsäste aus ursprünglichen ventralen Intersegmentalgefäßen entstanden. Außerdem tritt das einheitliche Parabdormalgefäß kaudalwärts noch mit 2 aus der Kloakengegend kommenden Lymphgefäßen in Verbindung, wodurch sich ähnliche Verhältnisse ausbilden,

wie sie Hoyer und Michalski bei Forellenembryonen beschrieben hatten.

Die Lymphgefäße der Haut.

Die Lymphgefäße der Haut stehen mit den Seitentämmen und dem dorsalen und ventralen Längsgefäß in engster Beziehung. Nach den Angaben von Frl. Gajewska (1933) sind bei *Amblystoma* 3 Schichten von Lymphgefäßen zu unterscheiden: in der Subcutis sehr weite Gefäßnetze mit großen Maschen und in der Cutis ein oberflächliches und ein tiefes Netz, von denen das erstere für gewöhnlich besser ausgebildet ist als das tiefe. Auch können beide Netze miteinander verschmelzen. Bei jungen Larven sind die Lymphgefäße in der Haut nach Angaben von Grodziński (1927) noch ganz unregelmäßig angeordnet. In späteren Entwicklungsstadien beeinflussen die sich entwickelnden Hautdrüsen die Anordnung der Lymphgefäße, was bei metamorphosierten Exemplaren, bei denen die Hautdrüsen funktionsfähig sind, am deutlichsten zum Ausdruck kommt. Jede Drüse wird im allgemeinen von einem oberen und unteren Lymphgefäßring umgeben, welche miteinander durch Anastomosen verbunden sind und Äste zur Hautoberfläche entsenden (Grodziński, Gajewska). In verschiedenen Gebieten des Tierkörpers, wie im Kopfe, Rumpfe und Schwanze machen sich nach Gajewska gewisse Unterschiede in der Anordnung der Lymphgefäße bemerkbar.

Die Lymphgefäße der Bauchorgane.

Die Lymphgefäße der Bauchorgane sind von Panizza, Rusconi und Calori beschrieben und dargestellt worden. Wir haben dieselben nicht eingehender verfolgt, wohl aber Grodziński, der auch über ihre Entwicklung am Darmkanal von *Amblystoma* Beobachtungen angestellt hat. Bei Larven von 15 mm Länge sind die Darmlymphgefäße als einzelne Äste sichtbar, die auf dem Wege des Mesenteriums in die Cisterna lymphatica münden. Allmählich breiten sich die Lymphgefäße über den ganzen Darmtraktus, und zwar in charakteristischer Anordnung für den Magen, Dünn- und Dickdarm aus. In dem Kardialgebiet des Magens sind die Lymphgefäße stärker und bilden ein Netz mit in der Längsachse ausgezogenen Maschen und Gefäßen, was auch Calori bei

Urodelen beschreibt. »Die Abfuhrgefäße münden, nachdem sie Lungenlymphgefäße aufgenommen haben, in den vordersten Abschnitt des Ductus thoracicus, was schon Panizza beobachtet hat. Die Gefäße des übrigen Dreiviertels des Magens, die Panizza nicht zu injizieren vermochte, bleiben viel dünner und die lang ausgezogenen Maschen stehen transversal zur Längsachse des Magens« (Grodzinski). Die Lymphgefäße dieses Magenabschnittes treten bei *Amblystoma* mittels zweier Gefäßpaare mit der Cisterna lymphatica in Verbindung, indem jedes Paar ein Blutgefäß begleitet. Nach Rusconi bestehen bei erwachsenen Salamandern nur 2 Gefäße, welche die Lymphe aus dem hinteren Abschnitt des Magens, der Milz und der Leber ableiten. Nach Grodzinski bildet sich am Magen unterhalb der Milz bei *Amblystomal*arven ein Sinus, der sich im späteren Alter in ein Gefäß umwandelt. Die Verteilung der Lymphgefäße in der Magenwand von *Megalobatrachus maximus* beschreibt eingehend Shimizu (1932) ebenso diejenige in dessen Pankreas. In der Wand des Dünndarms verlaufen nach Grodzinski 8–10 Längsgefäße genau parallel, welche durch zahlreiche Queranastomosen miteinander verbunden sind. Als Ableitungsgefäße dienen mehrere Paare von Lymphgefäßen, welche in den distalen Abschnitt der Cisterna münden.

In der Wand des Dickdarmes und der Harnblase bilden die Lymphgefäße ein sehr dichtes Gefäßnetz, aus dem 10 Paare von Gefäßen die Lymphe den subvertebralen Stämmen zuführen.

An den Lungen existieren anfangs durch Queranastomosen verbundene Längsgefäße, die bei älteren Larven und metamorphisierten Exemplaren schwinden und durch ein Lymphgefäßnetz ersetzt werden.

Die Lymphgefäße der Extremitäten.

Panizza gibt ganz zutreffende Beschreibungen und Abbildungen der Verteilung der Lymphgefäße sowohl von der vorderen sowie auch der hinteren Extremität. Noch eingehender sind dieselben von uns bei Salamanderlarven geschildert worden.

Die Lymphgefäße der Extremitäten beginnen mit feinen Gefäßen, von welchen je eins längs der Seitenfläche eines jeden Fingers verläuft. Indem sich die Gefäße von zwei sich berührenden Seitenflächen der Finger an deren Ansatz vereinigen, entsteht

daselbst ein kleiner Lymphsinus. Am fünfzehigen Fuß gibt es daher 4, und an der vierfingerigen Hand 3 solcher interdigitalen Sinus. Mittels kurzer Gefäße oder Geflechte stehen dieselben mit dem Lymphgefäßnetz in Verbindung, welches sich an der Innenfläche der Hand bzw. des Fußes befindet. Auf den ersten Blick glaubt man es dort mit einem einheitlichen großen Lymphsack zu tun zu haben, der die ganze Hand- bzw. Fußfläche einnimmt. Bei genauerer Betrachtung und besonders nach dem Abheben der Epidermis erkennt man daselbst ein äußerst dichtes Gefäßnetz mit sehr kleinen Maschen, welches sich fast vom Ansatz der Finger über die Innenfläche der Hand bzw. des Fußes bis zur Hälfte des Unterarms bzw. über die ganze Innenfläche des Unterschenkels bis zum Knie erstreckt. Auch beim *Megalobatrachus maximus* müssen ähnliche Verhältnisse im Fuß vorliegen, da Shimizu durch Einstich in die Hinterextremität die Cisterne und die Magenlymphgefäße füllen konnte. An der Vorderhälfte des Unterarms geht bei Salamanderembryonen das dichte Gefäßnetz in ein lockeres über, in welchem sich 2 größere Lymphgefäße unterscheiden lassen. Über dem Knie- bzw. Ellbogengelenk liegt ein kleiner Lymphsack, in welchem die Lymphgefäße des distalen Abschnittes der Extremität zur Vereinigung gelangen. Aus diesem gehen weiterhin an dem Oberschenkel 2, am Oberarm 3 untereinander durch vielfache Anastomosen verbundene größere Gefäße hervor, welche nach dem Körper zu verlaufen. An der Hinterextremität münden dieselben in die inguinalen Lymphsäcke, an der Vorderextremität wenden sich die zwei am meisten ventral gelegenen Gefäße vor dem Schultergelenk nach vorn und in die Tiefe und verbinden sich mit dem Axillarsack. Das am Oberarm am weitesten nach hinten und dorsal gelegene Lymphgefäß mündet von der kaudalen Seite gesondert in den Axillarsack. Die Lymphgefäße der beiderseitigen Vorderextremitäten gelangen in der Haut der Ventralseite des Schultergürtels mittels eines regelmäßig angeordneten weitmaschigen Netzes zur Vereinigung.

An der Außenfläche der Extremitäten ist die Anordnung der Lymphgefäße weniger regelmäßig. Aus den kleinen interdigitalen Sinus gehen Gefäße hervor, welche an der ganzen äußeren Oberfläche der Extremitäten ein großmaschiges Netz von feinen Gefäßen bilden. Wie bereits beschrieben, vereinigen sich dieselben

mit den dem Extremitätenansatz am nächsten liegenden intersegmentalen Lymphgefäßen des Körpers.

Die Lymphgefäße des Kopfes.

Auf die Dorsalseite des Kopfes setzt sich noch bei Salamanderlarven das dorsale Längsgefäß des Körpers fort. Dasselbst teilt es sich in zwei symmetrisch angeordnete Äste, die von vorne Lymphgefäße aus der Gegend der äußeren Nasenöffnungen und von den Seiten solche aus der Umgebung der Augen und der Kiemen aufnehmen. Im Bereiche der Augen, Ohren und Kiemen treten die Lymphgefäße der Dorsalseite des Kopfes mit denen der Ventralseite in Verbindung.

Bei *Amblystoma* reicht das dorsale Längsgefäß nach den Angaben von Grodziński nicht bis auf den Kopf, sondern wird dort durch laterale Äste der Trunci lymphatici jugulares ersetzt, die vom Halse auf die Seiten des Kopfes gelangen. Diese Gefäße bleiben auch bei erwachsenen Exemplaren bestehen und werden von Grodziński als Vasa lymphatica facialis bezeichnet.

Wie bereits erwähnt wurde, setzen sich die Subvertebralschäfte, die Aortenbögen begleitend, auch auf den Kopf fort. Sie nehmen daselbst mehrere symmetrisch angeordnete Äste auf, welche bis an den Oberkieferreand reichen und sich dort mit einem sehr dichten längs des Kieferreandes ausbreitenden Lymphgefäßnetz verbinden. Diese Verhältnisse hat Miyazaki (1933) bei *Diemyctylus pyrrhogaster* beschrieben und dargestellt. Bei *Megalobatrachus japonicus* scheinen nach den Angaben dieses Autors zwei Lymphgefäßnetze, ein feines oberflächliches und ein größeres tieferes statt der Lymphgefäße vorhanden zu sein.

Die angeführten Ausläufer der Subvertebralschäfte sind jedenfalls von geringerer Bedeutung im Vergleich mit den lateral am Kopfe und Halse verlaufenden Schäften, die von uns bei Salamanderlarven als Trunci lymphatici jugulares bezeichnet worden sind. Dieselben sind bereits von Panizza beobachtet, von Grodziński bei *Amblystoma* und von Tretjakoff bei *Molge cristata* beschrieben worden und bilden die Hauptableitungswege der Lymphe aus dem Kopfe und in erster Linie aus dem Sinus orbitalis. Derselbe ist von Tretjakoff (1930) bei *Molge cristata* sehr eingehend beschrieben und als Lymphsinus bezeichnet wor-

den¹⁾. Miyazaki (1933) benennt den Sinus, Sinus basilaris. Ferner nehmen die Jugularschäfte noch die zahlreichen sich im Boden der Mundhöhle ausbreitenden Lymphgefäße auf, welche von mir bei *Triturus* in Fig. 17 und von Miyazaki bei *Diemyctylus* und *Megalobatrachus* dargestellt worden sind.

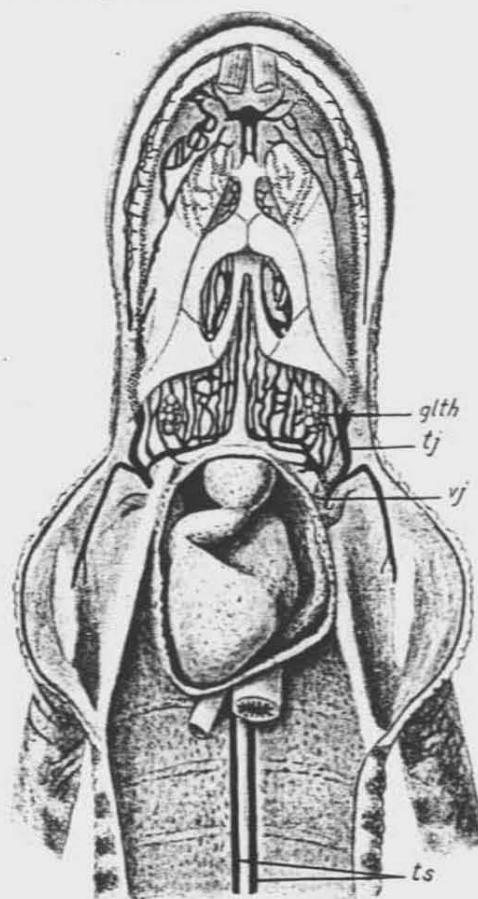


Fig. 17. Lymphgefäße eines erwachsenen *Triturus cristatus*. ts — Trunci subvertebrales, tj — Truncus jugularis, glth — Glandula thyroidea, vj — Vena jugularis. Vergr. 1:5.

¹⁾ Tretjakoff berichtet, daß durch Einstich in den Orbitalsinus am bequemsten eine Injektion der Lymphgefäße erreicht wird, was ich auch bestätigen kann.

Die beiden Jugularstämme verbinden sich miteinander durch eine Queranastomose, welche in der Mitte zwischen dem vorderen Unterkieferrand und dem Herz liegt, und ferner noch vermittels des von Greil (1903) als »zentrales Lymphherz« beschriebenen Sinus. Dieser Lymphraum liegt dem Truncus arteriosus dorsal an. In denselben münden von der oralen Seite mit Klappen versehene Zweige von den beiden Jugularstämmen ein und auf der aboralen Seite entspringen aus ihm 2 Venen, die ebenfalls durch Klappen abgeschlossen werden und Zweige der jederseitigen V. jugularis bilden. Die in den Raum einströmende Lymphe wird also direkt in Venen übergeführt. Da die Wände dieses Lymphraumes keine quergestreiften Muskelfasern wie die eigentlichen Lymphherzen enthalten, und demselben nur ein Bündel von glatten Muskelfasern in der dorsalen Mittellinie entlang zieht, kann der Raum nicht als Lymphherz, sondern nur als Lymphsinus, Sinus lymphaticus cordis, bezeichnet werden. Dieser Herzsinus stellt jedenfalls einen sowohl für die einheimischen Urodelen (Greil) als auch für *Amblystoma mexicanum* (Grodziński) charakteristischen Bestandteil der Kopflymphgefäße dar.

Bezüglich der Mündung der Trunci jugulares scheinen bei Urodelen je nach den Arten gewisse Abweichungen zu bestehen. Nach Panizza vereinigen sich die Stämme bei erwachsenen Exemplaren von Salamandern mit dem Plexus axillaris. Wir haben sie bei Larven von Salamandern zusammen mit dem Sinus axillaris in die Jugularvenen einmünden sehen. Bei *Amblystoma* vereinigen sich die Subvertebralstämme mit den Jugularstämmen und münden in die Vena jugularis der betreffenden Seite. Bei *Diemyctylus* und *Megalobatrachus* münden die Lymphgefäße des Kopfes in den Plexus axillaris. Bei *Triturus* münden die Trunci jugulares in die V. jugularis unmittelbar vor dem Eintritt derselben in den Perikardialsack (Fig. 17), nachdem sich mit derselben in der Tiefe die Gabeläste der Subvertebralstämme vereinigt haben.

Der von uns bei Salamanderlarven beschriebene Axillarsinus ist möglicherweise nur ein vorübergehendes Gebilde, das aber während des larvalen Lebens einen wichtigen Sammelbehälter für die Lymphe darstellt. Er stellt einen einheitlichen länglichen Sack dar, welcher zwischen der Thoraxwand und der Scapula gelegen ist. Über die Mitte seiner medialen und ventralen Wand verläuft der 3. und 4. Nerv des Plexus brachialis. In den Sinus

axillaris münden jederseits folgende Lymphgefäße: 1) der Truncus lymphaticus longitudinalis lateralis, und zwar unter dem M. latissimus dorsi am Hinterrande der Scapula, 2) das den Subvertebralstämmen parallel verlaufende Vas lymphaticum longitudinale paravertebrale, 3) der Truncus subvertebralis der betreffenden Seite, 4) ein oder zwei von dem kranialen Abschnitt des Magens und vom Oesophagus kommende Lymphgefäße, 5) eine die beiderseitigen Axillarsäcke verbindende Anastomose, welche in der ventralen zwischen dem Perikardialsack und dem Peritonealsack gebildeten Furche verläuft, 6) die vom Kopf kommenden Trunci jugulares, 7) Lymphgefäße, die aus den seitlichen Partien des Kopfes entspringen, 8) zwei von der Vorderextremität kommenden Lymphgefäße.

Die Lymphherzen.

Die Lymphherzen sind bei Urodelen zum ersten Male von J. Müller (1834) beobachtet worden, und zwar beschreibt er ein vorderes und ein hinteres Paar. Meyer (1845) fügt denselben noch zwei vordere unter der Scapula gelegene hinzu. Weliky (1884) fand bei Salamandern etwa 14 Paare, bei *Triton taeniatus* 10–13, beim Axolotl bis 20 und bei *Proteus* ebenfalls eine große Anzahl. Favaro (1906) gibt eine genaue Beschreibung der Lage und des Baues der Lymphherzen in der Schwanzgegend von verschiedenen Urodelen, insbesondere von *Triton cristatus*, *Proteus anguineus*, *Salamandra maculosa*, *Salamandrina perspicillata* und *Spelerpes fuscus*. Auch erwähnt Marcus (1908) segmental angeordnete Lymphherzen bei Salamanderlarven. Auf Serienschnitten untersucht und nach der Plattenmodelliermethode rekonstruiert wurden die Lymphherzen von Hoyer und Udziela (1912) (Fig. 18), was auch schon vorher von Favaro an einem Herzen von *Proteus* ausgeführt worden ist.

Wie Weliky, Favaro und Marcus angeben, liegen die Lymphherzen in der Seitenlinie zwischen dem M. dorsalis und dem M. abdominis externus und im Schwanzabschnitte zwischen der dorsalen und ventralen Partie der Schwanzmuskeln, und zwar im Thorax und im Schwanz in den Myosepten zwischen zwei Myomeren. Sie werden nach außen nur von einer Fascie und der Haut bedeckt. Daher lassen sich auch die auf die Haut übertragenen Herzbewegungen an lebenden Larven und auch bei er-

wachsenen Tieren bei Lupenvergrößerung und bei entsprechender seitlicher Beleuchtung unmittelbar beobachten. Das erste Herz der Reihe liegt zwischen dem 3. und 4. Myomer, das letzte zwischen dem 17. und 18., bei Larven im ganzen 15. Die letzten

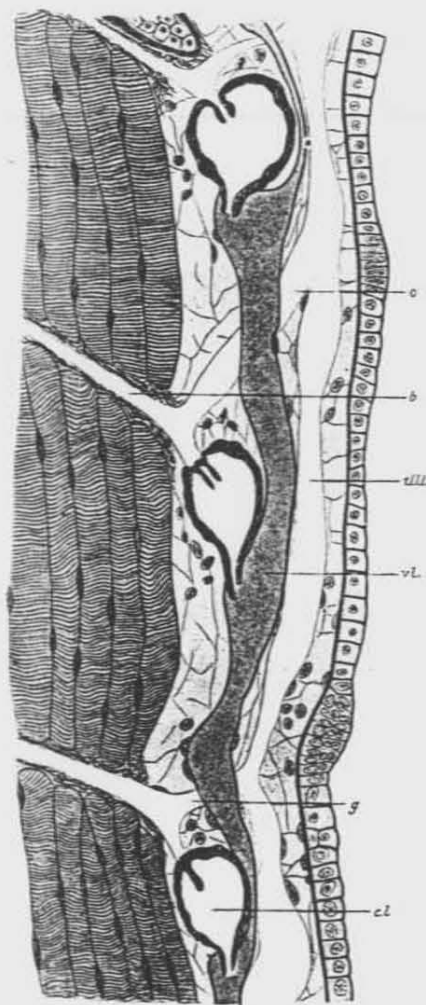


Fig. 18. Horizontalschnitt durch eine Larve von *Salamandra maculosa*. tll — Truncus lateralis, c und g — Seitenäste desselben, b — segmentales Lymphgefäß, l — Lymphherz, vl — Vena lateralis.

3 Lymphherzen liegen bereits im Schwanzabschnitte. Die dem Kopfe näher gelegenen Herzen besitzen eine mehr kugelförmige Gestalt, weiter nach hinten nehmen sie die Form einer abgeplatteten Birne an. Die beiden ersten Herzpaare und die in der Gegend des Beckengürtels gelegenen sind die größten, wie dies auch Weliky beim Axolotl festgestellt hat. Grodziński hat beim Axolotl kugelförmige und ovoide Lymphherzen beobachtet. Im Mittel haben die Herzen folgende Dimensionen: 90μ Dicke, 106μ Breite und 137μ Länge. Ein jedes Herz ist, wie Favaro richtig beschreibt, mit seiner Längsachse von vorn nach hinten und von innen nach außen gerichtet. Das Verhältnis der Lymphherzen zu den im Sulcus lateralis verlaufenden Gefäßen ist im allgemeinen so, wie es Favaro bei *Triton*, *Proteus* und *Salamandra* beschreibt. Unmittelbar unter der Haut liegt der Truncus lymph. long. lat., dann folgt nach innen parallel dem ersten die von Bethge als *V. cutanea magna* und von Weliky und Favaro als *V. lateralis* bezeichnete Vene. Am tiefsten den Muskeln unmittelbar aufliegend befinden sich in dem Myoseptum das Lymphherz. Bei *Triton cristatus* führt Favaro unter den zuführenden Lymphgefäßen die intersegmentalen und hämalen (subvertebralen) Lymphgefäße auf, bei *Proteus*, *Salamandra mac.*, *Salamandrina perspicillata* und *Spelerpes* auch noch die longitudinalen Seitenstämme. Die Mündungen liegen am kaudalen Pole des Herzens. Die Ausmündung der Herzen befinden sich bei *Triton* stets am kranialen Pole, bei *Salamandra mac.* bei besser entwickelten Herzen am kaudalen Pole. Das Vas efferens der weniger gut entwickelten Herzen steht entweder in Beziehung zu den venösen Gefäßen oder setzt sich in Lymphgefäße fort, welche mit den besser entwickelten Lymphherzen in Beziehung treten.

Hoyer und Udziela haben an Rekonstruktionen festgestellt, daß am vorderen Herzpol ein aus dem Zusammenfluß von 4 Lymphgefäßen gebildetes stärkeres Gefäß mündet. Ein Gefäß von den vieren kommt aus der Tiefe von den subvertebralen Stämmen resp. den paravertebralen Gefäßen, ein anderes aus dem Seitenstamm, aber aus dem Gebiete des vorhergehenden Myomers, das dritte ebenfalls aus dem Seitenstamm, jedoch aus demselben Segmente und endlich ein aus dem Zusammenfluß jedes dorsalen und ventralen intersegmentalen Astes hervorgehendes Gefäß. Grodziński hat beim erwachsenen Axolotl nur ein in das Herz ein-

mündendes Gefäß gefunden, welches aus dem subkutanen Gefäßnetz hervorgeht. Durch das in das Herz eindringende Zuflußgefäß wird nach unseren Befunden die Herzwand nach innen eingestülpt. Das Gefäß besitzt an seinem Ende eine röhrenförmige Klappe, welche aus glatten Muskelfasern mit einem Belag von Endothelzellen besteht. Kaudalwärts verschmälert sich das Herz und dringt mit seinem Ende in die Lateralvene ein. An der Mündung bildet sich ebenfalls eine Klappe aus, die einen gleichen Bau hat wie die vorhergehende. Der Bau der Lymphherzwand wird von den Forschern in übereinstimmender Weise beschrieben, und zwar innen eine Schicht von Endothelzellen und außen eine ziemlich ansehnliche Lage von quergestreiften Muskelfasern. Von dem die Herzen umgebenden Bindegewebe gehen zur Oberfläche des Herzens radiale Bindegewebsfasern (Weliky). Favaro fügt noch hinzu, daß bei *Proteus* das adventitielle Bindegewebe des Herzens kompakter und an elastischen Fasern reicher ist als beim *Triton* und daß bei *Salamandra* die Herzwand aus zwei teilweise selbständigen Muskelschichten besteht.

Bezüglich der Entwicklung der Lymphherzen bei *Molge vulgaris* bemerkt Zaćwilichowski (1917) und ebenso bei Amblystomalarven Grodziński, daß dieselben aus der Venenwand hervorgehen. Man kann während der Entwicklung ein schildförmiges, ein kappenförmiges, ein kugelförmiges und ein bläschenförmiges Stadium unterscheiden. Letzteres entsteht aus dem vorhergehenden durch Auseinanderweichen der Zellen. Zu bemerken wäre noch, daß nach Zaćwilichowski nicht alle Herzen einer Körperseite sich gleichzeitig entwickeln. Im allgemeinen legen sich die Herzen nacheinander von vorn nach hinten an. Die erste Anlage eines Lymphherzens befindet sich bei einer 4—5-tägigen Tritonlarve von 10 mm Länge in der Höhe des 5. Metamers. Es ist dies die Anlage des 2. Paares. Das erste Paar legt sich später an. Weiter hinten gelegene Herzen des 7., 8., 11. Paares entwickeln sich schneller als die in der Reihe vorhergehenden. Bei Amblystomalarven hat Grodziński festgestellt, daß der Entwicklungsgang der Lymphherzen derselbe ist wie bei Tritonen. Die ersten Herzanlagen treten bei Larven von etwa 20 mm Länge auf und bei 46—50 mm langen Larven sind schon alle Herzanlagen vorhanden, wobei aber das Entwicklungstempo sehr variabel ist und nicht einmal die beiderseitigen in einem Segment gelegenen Herzanlagen immer

gleich sind. Ferner hat Grodziński konstatiert, daß die Klappen zwischen Herz und Vene zuerst auftreten und erst später die zwischen Lymphgefäß und Herz.

Zusammenfassung.

Das Lymphgefäßsystem der Urodelen stellt sich auf Grund der obigen Beschreibung in Kürze folgendermaßen dar: Die Hauptstämme des Körpers bilden die Trunci subvertebrales und die Trunci longitudinales laterales. Die ersteren nehmen die Lymphe aus den Muskeln, dem Darmkanal und den anderen Organen der Bauchhöhle auf, die Seitenstämme im wesentlichen die Lymphe aus der Haut. Überdies gibt es noch ein unpaariges dorsales Längsgefäß (Vas lymph. longit. dorsale), das längs der dorsalen Mittellinie vom Schwanz bis zum Kopf verläuft und die Lymphgefäße des dorsalen Flossensaumes aufnimmt, und ein dem ersteren wenigstens im Schwanzabschnitt entsprechendes ventrales Längsgefäß (Vas lymphat. longit. ventrale). Letzteres reicht über die Kloake bis zu den Sinus inguinales und nimmt auf seinem Verlauf die Lymphgefäße des ventralen Flossensaumes auf.

Die Hauptlymphgefäße des Kopfes stellen die Trunci lymphatici jugulares dar, welche die Lymphe aus dem Orbitalsinus, von der Schädelbasis und von den Mundorganen aufnehmen. Sowohl die Jugularstämme als auch die Subvertebral- und Seitenstämme münden entweder unmittelbar in die Venae jugulares bei ihrem Eintritt in den Herzbeutel ein oder durch Vermittelung eines Plexus oder Sinus axillaris.

Eine Eigentümlichkeit der Urodelen bildet der Sinus lymphaticus cordis auf der Dorsalseite des Truncus arteriosus und ferner die Vielheit der Lymphherzen in der Seitenlinie.

Im Vergleich mit den Lymphgefäßsystem der Fische weisen die Urodelen bezüglich der Verteilung der Lymphgefäße des Körpers bis auf die zahlreichen Lymphherzen keine größeren Unterschiede auf, wohl aber im Gebiete des Kopfes. Die bei Cyclostomen, Ganoiden und Teleosteen bestehenden zahlreichen Lymphräume sind bei Urodelen geschwunden und haben röhrenförmigen Lymphgefäßen Platz gemacht. Leider fehlen uns jegliche Beobachtungen an Dipnoern, welche möglicher Weise eine vermittelnde Stellung zwischen dem Lymphgefäßsystem der Fische und dem der Amphibien einnehmen könnten.

Literatur.

1. Bethge E. Blutgefäßsystem von *Salamandra macul.*, *Triton taen.* und *Spelerpes fuscus*. Zeitschr. wiss. Zool. B. 63, 1898. — 2. Calori L. Sul sistema linfatico delle Rane e delle Salamandre. Mem. Ac. sc. ist. Bologna Ser. II. T. 3, 1864. — 3. Favaro G. Ricerche anatomo-embriologiche intorno alla circolazione caudale ed ai cuori linfatici posteriori degli Anfibi con particolare riguardo agli Urodeli. Atti Ac. venet.-trentino-istriane. Cl. I Anno 3. Padova, 1906. — 4. Gajewska H. Die Lymphgefäße der Haut des Axolotls (*Amblystoma mexicanum*). Bull. Ac. Pol. Sc. et L. Ser. B. 1933. — 5. Greil A. Über die Entwicklung des Truncus arteriosus der Anamnier. Verh. anat. Ges., Heidelberg, 1903. — 6. Grodzinski Z. Über das Lymphgefäßsystem des jungen und erwachsenen *Amblystoma mexicanum* (Cope). Bull. Ac. Pol. Sc. et L. Ser. B. 1927. — 7. Hoyer H. und Udziela S. Untersuchungen über das Lymphgefäßsystem von Salamanderlarven. Morph. Jahrb. B. 44, 1912. — 8. v. Kolliker A. Note sur le développement des tissus chez les Batraciens. Ann. sc. nat. III Sér. T. 6, 1846. — 9. Marcus H. Über intersegmentale Lymphherzen nebst Bemerkungen über das Lymphsystem. Morphol. Jahrb. B. 38, 1908. — 10. Meyer J. Systema amphibiorum lymphaticum disquisitionibus novis examinatum. Diss. inaug. Berolini, 1845. — 11. Miyazaki H. Lymphgefäße des Kopftheiles der Amphibien, eine vergleichende Studie. Folia Anat. Jap. B. 11, 1933. — 12. Müller J. Über die Existenz von vier getrennten, regelmäßig pulsierenden Herzen, die mit dem lymphatischen System in Verbindung stehen, bei einigen Amphibien. Arch. Anat. u. Phys., 1834. — 13. Panizza B. Sopra il sistema linfatico dei rettili. Pavia, 1833. — 14. Panizza B. Sul rapporto fra i vasi linfatici e sanguigni nei rettili. Milano, 1844. — 15. Rouget Ch. Mémoire sur le développement, la structure et les propriétés physiologiques des capillaires sanguins et lymphatiques. Arch. phys. norm. et pathol. T. 5, 1873. — 16. Rusconi M. Über die Lymphgefäße der Amphibien. Müllers Arch., 1843. — 17. Rusconi M. Einige historische Notizen, die Lymphgefäße der Amphibien betreffend. Müllers Arch., 1843. — 18. Rusconi M. Riflessioni sopra il sistema linfatico dei Rettili. Pavia, 1845. — 19. Shimizu S. Die Lymphgefäße der Magenwand des japanischen Riesensalamanders. Folia Anat. Japon. B. 10, 1932. — 20. Shimizu S. Minute Distribution of the Lymphatics in the Pancreas of the Japanese Giant Salamander. Folia Anat. Japon. B. 10, 1932. — 21. Stannius H. Handbuch der Zootomie. Wirbeltiere. Berlin, 1854. — 22. Tretjakoff D. Die orbitalen Sinus bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln. Morphol. Jahrb. B. 64, 1930. — 23*. Weliky W. Einige Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie der Lymphherzen. Referat in Hoffmann-Schwalbes Jahrb. f. Physiol., 1884. — 24. Weliky W. Über vielzählige Lymphherzen bei *Salamandra maculosa* und *Siredon pisciformis*. Zool. Anz. B. 7, 1884. — 25. Weliky W. Über die Lymphherzen bei *Triton taeniatus*. Zool. Anz. B. 10, 1887. — 26*. Weliky W. Weitere Untersuchungen über die Lymphherzen und Lymphgefäße einiger Amphibien. Referat in Hoffmann-Schwalbes Jahresber., 1889. — 27. Zaczilichowski J. Die Entwicklung der Lymphherzen beim Molch (*Molge vulgaris* L.). Bull. Ac. Sc. Cracovie, Sér. B, 1917.

C. Anuren.

Kampmeier (1919) bezeichnet die Lymphsäcke der Anuren als einen verhältnismäßig späten Erwerb und nach Weidenreich (1933) nimmt das Lymphgefäßsystem der Anuren »durch die zweifellose Spezialdifferenzierung der Lymphsäcke eine Sonderstellung ein«, und kann daher, »vergleichend anatomisch nicht ohne weiteres ausgewertet« werden. Ich stimme beiden Forschern vollkommen bei. Die Lymphsäcke der Anuren sind als sekundäre Gebilde anzusehen, die in Anpassung an gewisse Lebensbedingungen entstanden, aber für morphologische Betrachtungen kaum zu verwenden sind. Wohl aber ist dies der Fall bei Anurenlarven, obwohl auch bei ihnen infolge der starken Verkürzung des Körpers und durch die Anwesenheit eines nur zeitweise funktionierenden Ruderschwanzes gewisse Veränderungen im Körperbau geschaffen sind, welche auch auf das Lymphgefäßsystem rückgewirkt haben. Trotzdem soll im folgenden der Versuch gemacht werden, eine Homologie zwischen den Hauptlymphstämmen der Anurenlarven und denen anderer Wirbeltiere durchzuführen. Die Literatur berücksichtige ich bei der Beschreibung der einzelnen Gefäße.

Die Trunci subvertebrales.

In meiner ersten Mitteilung vom Jahre 1905 habe ich die auf den Myomeren des Rumpfes verlaufenden Lymphstämme für die Ductus thoracici angesehen, was ich dann entschieden als unrichtig erkannt habe. Daher wurden die Stämme in meiner zweiten Mitteilung vom J. 1908 als Trunci laterales bezeichnet. Inwiefern diese Bezeichnung zutreffend ist, soll weiter unten auseinander gesetzt werden.

In der gleichen Mitteilung (1908) habe ich noch bemerkt, daß möglicherweise die neben den hinteren Kardinalvenen verlaufenden Lymphgefäße als Ductus thoracici anzusprechen wären, was jedoch durch weitere eingehendere Untersuchungen sicher gestellt werden mußte. Unterdessen hat Kampmeier (1922) diesen Zweifel behoben und ich habe durch weitere Untersuchungen an Injektionspräparaten seine Befunde nicht nur bestätigen, sondern noch erweitern können. Demnach gibt es bei Anurenlarven Trunci subvertebrales, die in axialer Richtung nach vorn verlaufen

und paarig sind¹⁾. Wenn ich diese Stämme zu den hinteren Kardinalvenen in Beziehung setzte, so galt das nur für ihre kaudalen Abschnitte. Vorne verlaufen sie längs der lateralen Ränder der Aortenbögen und stehen wie überhaupt bei allen Wirbeltieren zur Aorta in engeren Beziehungen als zu den Venen (Fig. 19). Dort, wo die beiden Aortenbögen sich zu einem einzigen Stamme vereinigen, tritt zwischen den Subvertebralsstämmen ein kleines Gefäßnetz auf, welches die beiderseitigen Lymphstämme miteinander verbindet. In das gleiche Netz münden die vom Darm kommenden und im Mesenterium verlaufenden Chylusgefäße, die ebenso spiralig angeordnet sind, wie die betreffenden Blutgefäße, was an den großen Pelobateslarven sehr gut sichtbar ist.

Während Kampmeier (1922) die Subvertebralsstämmen bei Larven von *Bufo vulgaris* von 15 mm Länge sowohl auf der Höhe der 9. als auch 11. Spinalganglien nur als paarige längs der Aorta verlaufende Stämme beschreibt und auf Querschnitten abbildet, habe ich an Injektionspräparaten von *R. temporaria* und *Pelobates fuscus* noch folgende weitere Befunde gemacht. An den medialen Rändern der Urnieren befinden sich zu Seiten der Aorta die von Kampmeier beschriebenen Stämme, aber außer diesen noch ein dünneres nach hinten stärker werdendes Längsgefäß jederseits an den lateralen Rändern der Urnieren. Zwischen diesen beiden Längsgefäßen breitet sich auf der Dorsalseite der Urnieren ein überaus dichtes Lymphgefäßnetz aus (Fig. 19), welches also mitsamt den Längsgefäßen eine ähnliche Lage und Anordnung hat, wie ich dies bei Selachiern beobachtet habe.

Am kaudalen Ende der Urnieren soll sich nach Kampmeier jeder Subvertebralsstamm nach außen wenden und mit dem Seitenstamme jederseits in Verbindung treten. In der Mittellinie sollen sich die Subvertebralsstämmen vereinigen und das ventrale Schwanzgefäß bilden. Kampmeier hat seine Untersuchungen an Bufo-larven, ich dagegen an solchen von *R. temporaria* und *Pelobates* angestellt. Es ist wohl möglich, daß Unterschiede in der Anordnung der Lymphgefäße bei den verschiedenen Spezies und auch vielleicht in verschiedenem Alter der Larven bestehen. An meinen Präparaten habe ich insofern andere Verhältnisse vorgefunden, als

¹⁾ Lymphgefäße, welche die Aorta umgeben, hat bereits Jourdain (1883) bei Froschlarven beobachtet. Doch ist es fraglich, ob derselbe die Subvertebralsstämmen gesehen hat.

die Subvertebralsstämmen sowie die seitlichen Kollateralgefäße der Niere am kaudalen Ende der Urnieren sich in ein feines Lymphgefäßnetz auflösen, welches, wie dies Fig. 19 dartut, in der Mit-

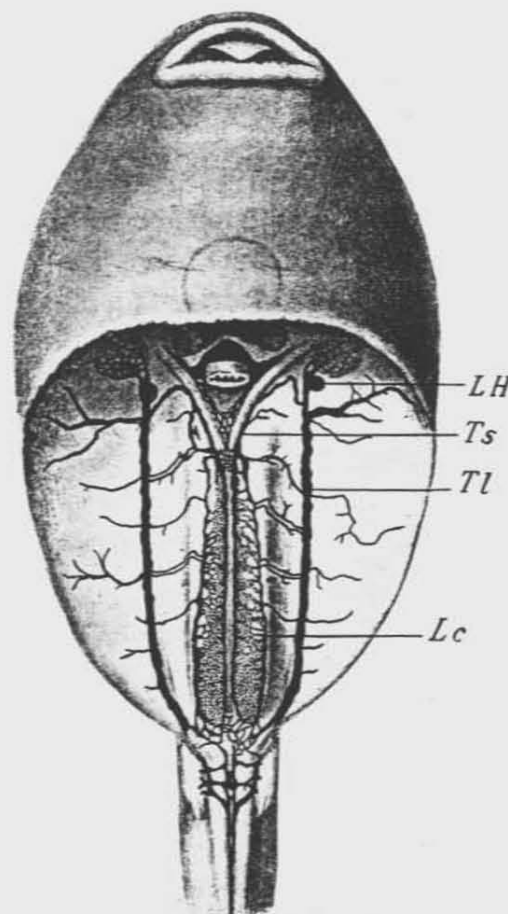


Fig. 19. Lymphgefäße im Abdomen einer Larve von *Rana temporaria* von 25 mm Länge. Ts — Truncus subvertebralis, Tl — Truncus lateralis, Lc — Vas lymph. collaterale, LH — vorderes Lymphherz. Vergr. 1:12.

tellinie mit dem ventralen Lymphgefäß des Schwanzes und lateral mit den Seitenstämmen in Verbindung tritt. Bei Injektionen von dem Ventralgefäß des Schwanzes aus füllen sich zuerst immer

die Seitenstämme, die also die unmittelbare Fortsetzung jener bilden, und erst später, und zwar im allgemeinen selten und sekundär die Subvertebralstämme. Bei den von mir untersuchten Anurenlarven stehen demnach die Subvertebralstämme mit dem Ventralgefäß des Schwanzes und mit den Seitenstämmen nur mittelbar durch das feine Gefäßnetz in Verbindung. Ferner habe ich beobachtet, daß die kollateralen Lymphgefäße der Urnieren und kranialwärts von letzteren die Subvertebralstämme seitlich noch durch segmental angeordnete Lymphgefäße mit den Seitenstämmen in Verbindung treten, wie dies auf Fig. 19 dargestellt ist.

Kranialwärts begleiten die beiden Subvertebralstämme die Aortenbögen nur auf kurzer Strecke, wenden sich dann lateralwärts und münden, wie dies Kampmeier richtig beschreibt, jederseits in den Seitenstamm unmittelbar vor dessen Einmündung in das vordere Lymphherz.

Die Subvertebralstämme würden demnach von den vorderen Lymphherzen unter starker Erweiterung ihres Gebietes über den Urnieren bis zur Analgegend reichen. Berücksichtigt man die Beziehungen derselben 1) zur Aorta, 2) zu den Urnieren und 3) zum Mesenterium und Darm, so entsprechen dieselben denen anderer Wirbeltiere. Nur der Umstand, daß die Stämme nicht unmittelbar in die vorderen Lymphherzen münden, könnte einiges Bedenken erwecken. Wenn man aber berücksichtigt, daß die Seitenstämme sich sehr frühzeitig entwickeln und bei Larven zeitweise die Hauptsammelgefäße der Lymphe für den Rumpf und Schwanz bilden und der Darm und seine Gefäße erst später zu funktionieren beginnt, so findet diese Eigentümlichkeit ihre Erklärung.

Die Trunci lymphatici longitudinales laterales.

Im Vorhergehenden sind die seitlich am Rumpfe verlaufenden Stämme bereits als Seitenstämme aufgefaßt worden. Diese Bezeichnung habe ich denselben in J. 1908 gegeben und dieselbe ist dann von Knower (1908) und Kampmeier (1922) angenommen worden. Neuerdings bildet die Stämme auch Ando ab. Sie verlaufen bogenförmig von den vorderen Lymphherzen, in welche sie jederseits münden, bis zum Schwanzansatz in der Furche, welche die Ausbuchtung des Bauches mit den Rumpfmymomeren bildet (Fig. 20 u. 21). In diese Stämme münden zahl-

reiche aus der Bauchwand und aus den Hautpartien entspringende Lymphgefäße sowie die bereits oben erwähnten segmental angeordneten Gefäße von den Myosepten. Ferner mündet in die Seitenstämme noch das dorsale und ventrale Längsgefäß des Schwanzes, welche beide weiter unten noch besprochen werden sollen.

Verteilung der Lymphgefäße im Larvenstadium von *Rana temporaria*.

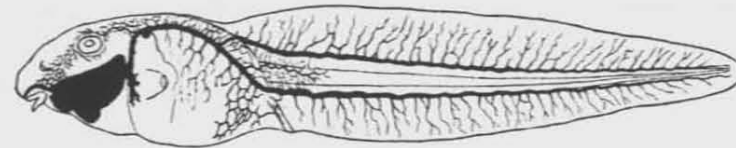


Fig. 20. von der lateralen Seite.



Fig. 21. von der dorsalen Seite.

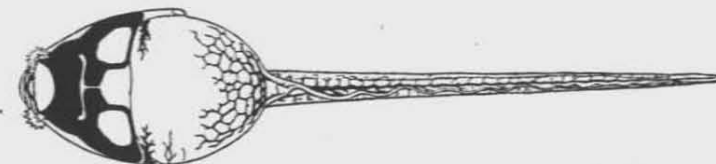


Fig. 22. von der ventralen Seite.

Es fragt sich nun, ob die genannten Lymphgefäßstämme tatsächlich als die Seitenstämme anzusprechen und mit denen anderer Wirbeltiere zu homologisieren sind? Für eine solche Auffassung spricht 1) ihre Lage auf der Rumpfmuskulatur, 2) ihr Verlauf längs des Lateralnerven, worauf schon Knower (1908) hingewiesen hat, 3) die segmentale Anordnung der in den Myosepten der Rumpfmuskulatur verlaufenden Seitenzweige, 4) ihre Mündung in das vordere Lymphherz, welches bei anderen Tieren durch

einen Sinus ersetzt sein kann. Darauf fußend glaube ich berechtigt zu sein, die beiden Stämme der Anurenlarven als *Trunci lymphatici longitudinales laterales* aufzufassen.

Die *Vasa lymphatica longitudinalia*.

Die beiden Längsgefäße verlaufen mit feinen Ausläufern vom Ende des Schwanzes bis zu seinem Ansatz in der von den beiden Muskelplatten gebildeten Furche, wie dies zuerst von v. Kolliker (1846), dann von Langer (1868) beschrieben und später von mir, Favaro (1906), Dziurzyński (1911), Kutsuna und Enomoto (1931) angegeben wurde (Fig. 20, 21 u. 22). In frühen Entwicklungsstadien reicht das dorsale Längsgefäß bis zum vorderen Lymphherzen, später nur etwas über den Schwanzansatz, wo es sich gabelt und mit dem Seitenstamm verbindet.

Das ventrale Längsgefäß teilt sich unmittelbar über dem Kloakenrohr und verbindet sich ebenfalls mit dem Seitenstamm. Im Vergleich mit dem dorsalen Längsgefäß liegt das ventrale oberflächlicher, und zwar unmittelbar unter der Kaudalvene, ja manchmal im Flossensaum selbst.

Wie ich im Verlaufe meiner Untersuchungen (1908) festgestellt habe, sind an Querschnitten durch frühe Larvenstadien zwischen den Muskelplatten sowohl auf der Dorsal- als auch auf der Ventralseite des Schwanzes Querschnitte von zwei nebeneinander liegenden Lymphgefäßen sichtbar. Es verlaufen also ursprünglich zwei Lymphgefäße auf der Dorsal- und der Ventralseite des Schwanzes parallel nebeneinander. Weiterhin vereinigen sich dieselben zu einem Gefäß, doch kann man häufig besonders am Schwanzansatz noch zwei nebeneinander verlaufende Gefäße beobachten (Fig. 19) oder auch einen einzelnen stark geschlängelten Stamm, in welchen hier und dort einzelne Maschen eingeschaltet sind.

In die beiden Gefäße des Schwanzes münden sowohl die Lymphgefäße des freien Flossensaumes als auch die auf den Muskelplatten sich ausbreitenden Lymphgefäße.

Die Lymphgefäße des freien Flossensaumes.

Die Lymphgefäße des Flossensaumes sind ebenso wie die Längsgefäße von v. Kolliker (1846 u. 1885) entdeckt und als

Lymphgefäße angesprochen worden¹⁾. In der Folgezeit sind dieselben noch vielfach beschrieben worden, so von Remak (1850), v. Recklinghausen (1862), His (1863 u. 1871), Stricker (1865), Langer (1868), Golubew (1869), Rouget (1873), Tarchanow (1874), Goette (1875), E. R. Clark (1909), Dziurzyński (1911), Kutsuna und Enomoto (1931). Von Hensen (1868) und S. Mayer (1885) sind diese Gefäße als blutleere bezeichnet worden, von Ranvier werden sie als Lymphgefäße bezweifelt und von Leydig (1857), Teichmann (1861), Wysotzky (1875) ist ihre Existenz im Flossensaum gänzlich in Abrede gestellt worden. Bei jüngeren Larven stellen sich dieselben als vielfach verzweigte Endäste dar, die in der Ebene des freien Flossensaumes liegen und je nach der Art durch Anastomosen verbunden sein können. Sie besitzen das von v. Kolliker treffend geschilderte dornige Aussehen und laufen distal in lang ausgezogene Spitzen aus. Noch ausführlichere Angaben macht E. R. Clark (1909). Sowohl an lebenden als auch injizierten Larven von *R. sylvatica*, *R. palustris*, und *R. catesbiana* konnte Clark feststellen, daß, sobald der Flossensaum infolge des Schwundes der Dottermassen durchscheinend geworden ist, die Lymphgefäße unabhängig von den Blutgefäßen auftreten. Die ersten Lymphgefäße sind teils verzweigte, teils unverzweigte Sprossen, welche öfters miteinander anastomosieren. Sie sind von verschiedener Länge und entsprechen nur unvollständig den Myomeren. Ihre geschlossenen und zugespitzten Enden bleiben anfangs weit hinter dem Ausbreitungsbezirk der Blutgefäße zurück, so daß man 3 Zonen im freien Flossensaum unterscheiden kann: eine distale Zone ohne Blut- und Lymphgefäße, eine mittlere mit Blutgefäßen, aber ohne Lymphgefäße und schließlich eine proximale, in welcher sich Blut- und Lymphgefäße ausbreiten. Beim weiteren Wachstum der Larven dringen die Lymphgefäße in die mittlere, nur Blutgefäße führende Zone ein und dann wachsen die Blutgefäße zusammen mit den Lymphgefäßen in die distale gefäßlose Zone bis zum Rande des Flossensaumes ein. Die primären Anastomosen zwischen den Lymphgefäßästen schwinden zum Teil und werden sukzessiv durch sekundäre ersetzt. In der gleichen Arbeit wie in den folgenden hat Clark

¹⁾ Kampmeier (1925) macht darauf aufmerksam, daß dieselben bereits von Schwann (1839) gesehen worden sind. Doch beschreibt Schwann die Gefäße nicht als Lymphgefäße, sondern als sich entwickelnde Blutgefäße.

ferner experimentell dargetan, daß die Gefäßfortsätze beweglich sind, d. h. vorgestreckt und eingezogen werden.

Bei den großen Larven von *Pelobates*, bei denen das Gallertgewebe des Flossensaumes eine ansehnliche Dicke annimmt, finden sich, wie dies Langer wahrscheinlich schon gesehen, aber erst Dziurzyński klar dargelegt hat, etwas abweichende Verhältnisse insofern, als die Lymphgefäße im Flossensaum nicht in einer, sondern in 3 Schichten angeordnet sind. Die mittlere Schicht entspricht derjenigen der jüngeren Larven, die beiden anderen bilden sich sekundär aus, indem sich von dem Längsgefäß des Schwanzes lateralwärts noch weitere Gefäße abzweigen, die in der Richtung der Oberfläche des Flossensaumes verlaufen. Dicht unter der Haut verzweigen sich diese Seitenäste noch weiter und bilden, dort mit entsprechenden Nachbarästen Verbindungen eingehend, feine subkutane Netze. So angeordnete Gefäßschichten finden sich sowohl im dorsalen wie auch im ventralen Flossensaum.

Die Lymphgefäße der Muskelplatten.

An den Muskelplatten breiten sich die Lymphgefäße an deren Außen- und Innenseite aus, entwickeln sich aber nicht gleichzeitig mit denen des Flossensaumes, sondern erst später, wenn die Larven eine gewisse Größe erreicht haben, und zwar zuerst am Schwanzansatz. Später breiten sie sich noch weiter auf die distalen Abschnitte der Muskelplatten aus. Dieselben münden sowohl in das dorsale und ventrale Längsgefäß des Schwanzes sowie in die Seitenstämme.

Die äußeren Lymphgefäße der Muskelplatten hat bereits Langer (1868) gesehen und als ein feines Netz beschrieben. In kleineren Larven ist dasselbe nach Ansicht dieses Forschers locker, »bei größeren Tieren ist das Netz enger und besteht aus größeren Reifen, die sich bei der Injektion früher füllen lassen und kleinere Maschen einschließen, von denen aber viele nicht zum Abschluß kommen, weil die aus dem größeren Gefäßreife abgehenden Zweigchen manchmal blind endigen«. Diese blind endigenden Zweigchen oder Fortsätze der Maschen sind nach meinen Beobachtungen häufiger, als dies Langer annimmt, und außerordentlich charakteristisch. Sie liegen entweder in der Ebene des Netzes oder sie treten aus der Ebene in die Haut oder gegen die Muskelplatten heraus. Ich betrachte diese blinden Fortsätze als die Enden

der Lymphgefäße analog den Lymphgefäßästen des freien Flossensaumes. Das Lymphgefäßnetz auf den Muskelplatten tritt erst auf, wenn sich die hinteren Lymphherzen entwickelt haben. Wie ich 1905 u. 1908 beschrieben habe, bildet sich aus diesem Netze am Schwanzansatz ein stärkeres Gefäß heraus, welches dem horizontalen Teile der Vertebralvene parallel verläuft und sich über 5—7 Myomeren erstreckt. Ich hatte dieses Gefäß als Vas l. caudale laterale bezeichnet. Dasselbe mündet jederseits in den Seitenstamm.

Entsprechend den an der Außenfläche der Muskelplatten befindlichen Lymphgefäßen bzw. Lymphgefäßnetzen sind solche auch an den Innenflächen derselben zu finden. Dieselben sind von mir bei *Rana temporaria* und von Dziurzyński bei *Pelobates fuscus* beobachtet worden. Sowohl das dorsale wie das ventrale Längsgefäß des Schwanzes gibt in den von den beiden Muskelplatten begrenzten Raum eine Reihe von Ästen ab, welche sich in Netze auflösen. Dorsal reichen diese Netze bis zum Rückenmark, ventral bis zur Chorda. Die Gefäße und Netze entziehen sich leicht der Beobachtung, da sie durch die wenig durchscheinenden Muskelplatten verdeckt werden.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die beiden Längsgefäße des Schwanzes mit denjenigen der anderen Wirbeltiere homologisiert werden können? Der Lage nach entsprechen dieselben zwar dem Vas longitudinale dorsale resp. ventrale der Teleostier und Urodelen, münden aber in die Seitenstämme, während dieselben bei jenen eine größere Selbständigkeit aufweisen und bis in die Kopfgegend reichen. Ich bin daher geneigt, die Längsgefäße des Aurenlarvenschwanzes als Gefäße sui generis anzusehen, die in Anpassung an den vergänglichen Ruderschwanz der Larven entstanden sind und denen der anderen Wirbeltiere als funktionell analog, nicht aber als morphologisch homolog aufzufassen sind.

Die Lymphgefäße des Kopfes.

Wie ich bereits in meiner Arbeit von Jahre 1905 dargetan habe, setzen sich die Seitenstämme über den vorderen Lymphherzen scheinbar direkt nach vorne auf die Ventralseite des Kopfes fort. Tatsächlich findet jedoch an den vorderen Lymphherzen eine Unterbrechung des Lymphstromes statt, indem die aus dem hinteren Abschnitt des Körpers stammende Lymphe nur bis zu den vorderen Lymphherzen und die vom Kopfe sich sam-

melnde Lymphe durch die Kopfgefäße in entgegengesetzter Richtung den Lymphherzen zugeführt wird. Ich habe damals die Kopfgefäße einstweilen Ductus cephalici genannt, doch schon 1908 für dieselben die Bezeichnung Trunci jugulares passender gefunden. Diese Bezeichnung ist auch von Kampmeier (1922) angenommen worden, da das Gefäß zu der V. jugularis in Beziehung steht. Nach meinen damaligen Befunden, welche sich auf die Rekonstruktion (Fig. 23) stützen, verläuft der aus dem großen

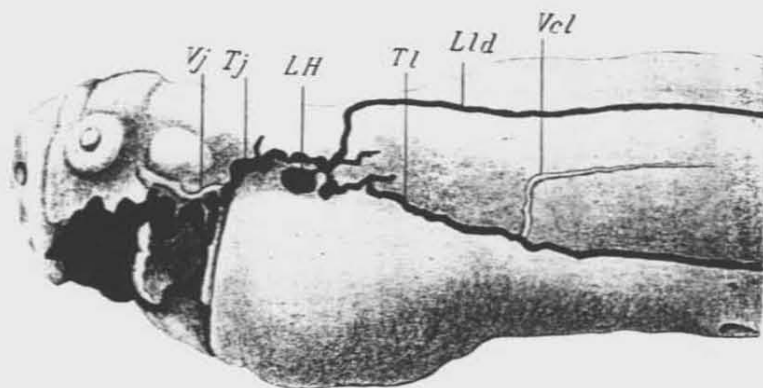


Fig. 23. Rekonstruktion einer Larve von *Rana temporaria* von 10 mm Länge. Tl — Truncus lateralis, Lld — Vas lymphaticum dorsale, LH — vorderes Lymphherz, Tj — Truncus jugularis, Vj — Vena jugularis, Vcl — Vena caudalis lateralis.

ventralen Sinus des Kopfes hervorgehende Truncus jugularis medial von der Vena jugularis und dann weiter in einem Bogen kaudalwärts bis zum vorderen Lymphherzen, in welches derselbe zugleich mit dem Seitenstamm und mit dem dorsalen Längsgefäß mündet.

Diese Verhältnisse hat Kampmeier an Larven von *Bufo vulgaris* durch sehr eingehende Untersuchungen wesentlich erweitert. Bei 7 mm langen Larven findet sich an der Ventralseite des Kopfes ein Lymphgefäßnetz. Durch fortschreitende Erweiterung der miteinander anastomosierenden Gefäße des Netzes und durch Schwund des zwischen ihnen liegenden Gewebes werden in kurzer Zeit die Gefäße in Sinus umgestaltet, welche sämtlich miteinander in Kommunikation stehen. Er unterscheidet den ven-

tral in der Mitte liegenden Sinus mandibularis, vorn den S. circumoralis, medial- und kaudalwärts den S. pericardialis und lateralwärts den S. temporalis. Diese Befunde stimmen mit denen Jourdain (1883) überein, welcher bereits einen Sinus gulaire (den S. mandibularis) und, was ich besonders hervorheben möchte, den S. circumoralis beobachtet und für die Turgeszenz der Lippen als wichtig erachtet hat. Neuerdings werden die Lymphsinus des Kopfes außer dem S. circumoralis bei Larven von *Rana nigromaculata* von Ando abgebildet und besprochen. Die Grundform der Kopfsinus scheint bei allen Species der Anurenlarven die gleiche zu sein und nur geringe artliche Abweichungen aufzuweisen. Tretjakoff (1930) beschreibt bei Froschlarven einen Lymphsinus in der Orbita, welcher unter dem Labyrinth in ein Lymphgefäß übergeht und sich schließlich mit einem subkutanen Längsgefäß verbindet. Beim erwachsenen Frosch entstehen daraus 3 Sinus.

Außer diesen Sinus existieren im Kopfe der Larven noch Lymphgefäße in Form von Netzen (Fig. 20 u. 21), wie dies bereits Jourdain (1883) beobachtet zu haben scheint und wie ich dies 1905 und Ando beschrieben haben. Demnach breitet sich auf der Dorsalseite des Kopfes ein feines Lymphgefäßnetz aus, welches einerseits mit einem solchen des Rückens und nach vorne zu mit Lymphgefäßnetzen in Zusammenhang steht, welche die Ränder der Augenhöhlen umgeben und sich bis zum Munde fortsetzen. In den Augenhöhlen selbst scheinen sich Lymphsinus bereits frühzeitig auszubilden. Auch kann man beobachten, daß aus den Sinus temporales feine Gefäße aussprossen, welche sich seitlich am Kopfe zum Teil netzartig ausbreiten. Ein Teil dieser Netze bleibt auch nach der Metamorphose bestehen. So beschreibt Miyazaki (1933) bei erwachsenen Fröschen feine Lymphgefäßnetze in der Nasenhöhle am Mundrand, am Gaumen und im Trommelfell.

Die Lymphherzen.

Die vorderen Lymphherzen sind bei Anurenlarven von Goette (1875) und von Field (1901) zwar gesehen, aber nicht als Lymphherzen bezeichnet worden. Die vorderen Lymphherzen entwickeln sich nicht, wie Jourdain (1883) angibt, erst, wenn der Schultergürtel auftritt, sondern wie dies zuerst Knower (1903) dargelegt hat, schon bei 6 mm langen Larven von *Rana palustris*, *R. virescens*

und *R. sylvatica*, und zwar nach seiner Meinung als die ersten Lymphgefäße des Körpers. Ich habe die Anlage des Herzens bei 4,5–5 mm langen Larven von *Bufo viridis* und Kampmeier dieselbe bei Larven von *B. vulgaris* von 5–6 mm Länge beobachtet. In den ersten Stadien, in welchen sich das Lymphherz als kleines Bläschen darstellt, sind noch keine Bewegungen desselben wahrzunehmen, obwohl quergestreifte Muskelfibrillen bereits bei 6 mm langen Larven auftreten. Deutliche rhythmische Kontraktionen der Herzen werden erst sichtbar bei Larven, bei denen die äußeren Kiemen zu schwinden beginnen.

Wie ich schon früher (1905) bemerkt hatte und dies Kampmeier (1922) noch ausführlicher darstellt, haben die Lymphherzen der Anurenlarven in frühen Entwicklungsstadien nur ein Zufluß- und ein Abflußgefäß, die beide mit Klappen versehen sind. In späteren Entwicklungsstadien und während der Metamorphose vergrößert sich die Zahl der in das Herz mündenden und mit Klappen versehenen Zuflüsse nach Kampmeier auf über 12, indem die benachbarten Lymphgefäße sich in die Herzwand hineinstülpen und auf der Kuppe der Einstülpung ein Riß entsteht. Das Gefäß erhält dadurch eine Kommunikation mit dem Herzzinneren und zugleich einen klappenförmigen Verschuß¹⁾.

Die hinteren Lymphherzen.

Jourdain war der erste, der darauf aufmerksam machte, daß die hinteren Lymphherzen erst dann auftreten, wenn sich bei Larven die hinteren Extremitäten zu entwickeln beginnen,

¹⁾ Kampmeier steht auf dem Standpunkte, daß Lymphgefäße und Lymphherzen unabhängig voneinander aus Venen bzw. venolymphatischen Gefäßen entstehen. Doch kann man sich auch vorstellen, daß die um das Herz herumliegenden Lymphgefäße sich nicht in das Herz einstülpen, sondern sich aus demselben ausstülpen. Während der Metamorphose und kurz vorher gehen sehr tiefgreifende Umgestaltungen im Larvenkörper vor, die zu einer gewaltigen Neubildung von Lymphgefäßen führen, daher eine neue Aussprossungsphase von Lymphgefäßen aus dem Herzen in Erwägung gezogen werden muß. Ich halte an der schon früher ausgesprochenen Ansicht fest, daß die vorderen Lymphherzen die Aussprossungszentren für die Lymphgefäße des Larvenkörpers bilden. Erst nach der Entwicklung der hinteren Lymphherzen tritt am Schwanzansatz ein neues Sprossungszentrum hinzu, welches sich nur auf die Lymphgefäßnetze auf den Myomeren des Schwanzes beschränkt, aber mit den primären Lymphgefäßen in Verbindung tritt.

was von Hoyer, Barański (1911) und Fedorowicz (1913) bestätigt worden ist. Dieselben haben zugleich dargetan, daß sich die hinteren Lymphherzen, wie dies schon Goette (1875) angibt, im Anschluß an die V. vertebralis posterior (V. caudalis lateralis Favaro) entwickeln und nicht aus lokalen Erweiterungen des lateralen Lymphgefäßes des Schwanzes, wie dies Weliky (1888) und Jossifow (1905) behaupten. Barański und Fedorowicz haben ausführlich beschrieben, daß sich die Lymphherzen aus der Wand der Vene, und zwar jederseits aus mehreren Anlagen entwickeln, aus denen wie bei *Bombinator* ein Lymphherz hervorgeht oder mehrere von verschiedener Größe. Überdies beschreibt Fedorowicz aus der Herzwand auswachsende Zellstränge, welche die erste Anlage des auf den Muskelplatten sich ausbreitenden Lymphgefäßnetzes bilden.

Jedes der Herzen (es sind im ganzen 4–5 auf jeder Seite beobachtet worden) mündet gesondert mit einer mit Klappen versehenen Öffnung in die Vene.

Anzahl der Lymphherzen bei Anuren.

Die Anzahl der vorderen Lymphherzen wird von den Forschern mit Ausnahme von Weliky (1905) übereinstimmend angegeben. Es ist nur ein Paar vorhanden. Nur Weliky spricht bei *Rana esculenta* noch von 3 Paaren Nebenherzen im Gebiete der vorderen Lymphherzen, was bisher von anderen nicht bestätigt worden ist. Die Anzahl der hinteren Lymphherzen schwankt je nach den Arten zwischen 1–5 Paaren. Kampmeier (1925) gibt von denselben folgende Zusammenstellung:

Art	Anzahl der hinteren Lymphherzen auf einer Seite	beschrieben von
<i>Bombinator</i>	1	Goette, Jourdain, Hoyer, Barański
<i>Bufo viridis</i>	1	Hoyer
<i>vulgaris</i>	1	Kampmeier
<i>lentiginosus</i> . . .	1	Kampmeier
<i>Ceratophrys dorsata</i>	2	Leydig
<i>Pelobates fuscus</i> . .	4–5 bei Larven	Weliky
<i>Rana temporaria</i> . .	4–5 bei Larven 2–3 bei Erw.	Weliky
<i>esculenta</i>	4–5 „ 2–4 „	Weliky, Hoyer
<i>piptiens</i>	2–3 „ und Erw.	Kampmeier
<i>guppyi</i>	1 durch ein Septum in 2 Kamm. get.	Beddard
<i>Hemiscus guttatus</i> .	1	Beddard
<i>Xenopus laevis</i> . .	1–3	Bles, Beddard
<i>Breviceps verrucosus</i>	1 großes, 10–11 mm langes Herz	Beddard

Kampmeier bemerkt hierzu, daß die Anzahl der hinteren Lymphherzen nicht nur bei verschiedenen Spezies variiert, sondern auch bei Exemplaren derselben Spezies und selbst zwischen den beiden Seiten einer Spezies (*Rana pipiens*). Weliky (1888) behauptet, daß bei erwachsenen Anuren die am meisten kaudal liegenden Herzen atrophieren, und Jossifow (1904), daß sie sowohl atrophieren als auch miteinander verschmelzen. Für letzteren Prozeß würde die von Beddard (1908) beschriebene das hintere Lymphherz von *Rana guppyi* in zwei Kammern teilende Scheidewand sprechen und ferner der von Kampmeier bei *Rana pipiens* gemachte Befund der Vereinigung des dritten Herzens mit dem zweiten auf der linken Seite, während dies auf der rechten nicht der Fall war. Kampmeier schließt daraus, daß die Anuren, welche eine größere Anzahl von hinteren Lymphherzen besitzen, primitiver organisiert sind als diejenigen, welche nur ein hinteres Lymphherz jederseits besitzen.

Die Entwicklung der Lymphsäcke.

Auf Grund seiner Untersuchungen der Lymphgefäße von Säugetierembryonen hat Ranvier (1896) bezüglich der Entwicklung der Lymphsäcke der Frösche die Behauptung aufgestellt, daß die ursprünglichen einfachen Lymphgefäße sich durch Knospung und Bildung von Ampullen ausbreiten, sich mittels Anastomosen miteinander vereinigen und sich schließlich erweitern, bis alle Scheidewände zwischen den Gefäßen geschwunden sind. Die Lymphsäcke würden nach der Ansicht Ranviers erweiterte und miteinander verschmolzene Kapillaren darstellen. Diese rein theoretische Behauptung ist in der Folgezeit durch positive Befunde bestätigt worden. In meiner Arbeit vom J. 1905 hatte ich bereits kurz erwähnt, daß die Lymphräume an der Ventralseite des Kopfes von Anurenlarven sich aus breiten Gefäßen entwickeln. Diese Verhältnisse sind später ausführlich von Kampmeier beschrieben worden, welcher behauptet, daß die Gefäße an der Ventralseite des Kopfes sich sehr schnell auf Kosten des zwischen ihnen liegenden Gewebes ausweiten und schließlich zur Bildung der dort liegenden Lymphsinus führen.

Ferner hat meine Schülerin Fräul. Goldfinger (1907) die Bildung der Lymphsäcke an wachsenden und regenerierenden Hinterextremitäten der Froschlarven verfolgt und folgende Befunde

gemacht. Die ersten Lymphgefäße lassen sich in den Extremitätenanlagen erst dann nachweisen, wenn dieselben sich an ihrem Ende abzuplatten und die Zehen sich zu differenzieren beginnen. In diesem Stadium tritt am Ansatz der Extremität zunächst ein einzelnes Gefäß auf, welches eine Abzweigung des ihm zunächst liegenden abdominalen Lymphgefäßes ist. Dasselbe verästelt sich alsbald und bildet anfangs ein großmaschiges und später ein engmaschiges Netz, aus welchem schließlich durch Schwund der Maschen ein einheitlicher Sack hervorgeht. Dieser Vorgang schreitet von den proximalen Abschnitten der Extremität zu den distalen fort. Die Netz- und Sackbildung erfährt stellenweise, besonders an den Gelenken eine Hemmung, indem nur vereinzelte Gefäße weiter verlaufen. An diesen Stellen finden sich bei erwachsenen Anuren die Septa intersaccularia, in welchen sich nur feine, die Kommunikation der Säcke vermittelnde Öffnungen befinden. An regenerierenden Extremitäten verlief der Prozeß der Lymphsackbildung im allgemeinen in der gleichen Weise. Höchstwahrscheinlich entwickeln sich die Lymphsäcke in den Vorderextremitäten ebenso.

Wir sehen also, daß sowohl auf der Ventralseite des Kopfes wie auch in den Extremitäten das Stadium der Bildung von röhrenartigen Lymphgefäßen, das für die Larvalperiode charakteristisch ist, sehr stark abgekürzt ist und es schon bei Larven in den genannten Körperteilen zur Bildung von Lymphsäcken kommt. Anders verhält es sich mit den Lymphsäcken des Rumpfes und der Bauchhöhle, welche erst zur Zeit der Metamorphose entstehen und, wie an folgendem Beispiele gezeigt werden soll, als neu hinzukommende Bildungen aufgefaßt werden müssen.

Es handelt sich um 3 Larven von *Bombina variegata* (*Bombinator pachypus*) von über 30 mm Länge, bei denen die Hinterextremitäten bei den beiden ersten bereits angelegt und bei der dritten gut ausgebildet waren. An denselben ist selbst ohne Injektion ein trüber Streifen zu bemerken, der sich in der dorsalen Wand des Abdomens zwischen den Hinter- und Vorderextremitäten jederseits hinzieht. An Injektionspräparaten treten die Beziehungen dieses Streifens zur Umgebung deutlicher hervor. Wenn wir uns aus der früheren Beschreibung vergegenwärtigen, daß am kranio-lateralen Rande der Bauchhöhle ein ansehnlicher Lymphgefäßast verläuft, der sich mit dem Seitenstamm

(Tr.L.L.L.) vereinigt, und in den hinteren Partien der Bauchwand die Lymphgefäße netzartig angeordnet waren, so liegt der trübe Streifen zwischen jenem Ast und dem Gefäßnetz. Im frühesten Stadium beobachtet man dort ein einzelnes Gefäß, welches unter schwacher Verästelung längs des Abdomens verläuft und erst an den Enden stärkere Zweige aufweist (Fig. 24). Bei Larven von 33 mm Länge ist aus dem einzelnen Gefäß bereits ein ziemlich breiter Plexus entstanden, dessen Enden fast einheitlich und verdickt sind (Fig. 25). Bei nur wenig älteren Larven, bei denen die Vorderextremitäten zum Vorschein kommen und die Hinterextremität bereits gut ausgebildet ist, sind die Maschen des Geflechtes schon fast gänzlich geschwunden und dieses selbst durch einen breiten sackartigen Gefäß ersetzt, dessen ausgefranzte Ränder in feinere zu Netzen sich vereinigende Lymphgefäße übergehen (Fig. 26). Die Netzbildungen sind besonders reichlich in der seitlichen Abdominalwand und diese unterliegen während der weiteren Entwicklung dem gleichen Schicksal wie das Stammgefäß, d. h. dieselben werden unter Erweiterung der Gefäße und Einschmelzung des Zwischengewebes in den sich entwickelnden Lymphsack mit hineingezogen. So entsteht der als *Saccus lateralis trunci* bezeichnete Lymphsack.

Nebenbei sei bemerkt, daß Jourdain (1883) bereits beschreibt, daß, wenn die Vorderfüße sich ausgebildet, aber noch nicht freigemacht haben, das subkutane Bindegewebe und die Lymphge-

Drei Entwicklungsstadien des *Saccus lateralis trunci* bei Larven von *Bombina variegata* kurz vor der Metamorphose.



Fig. 24. Anlage der Sackes in Form eines Gefäßes. -

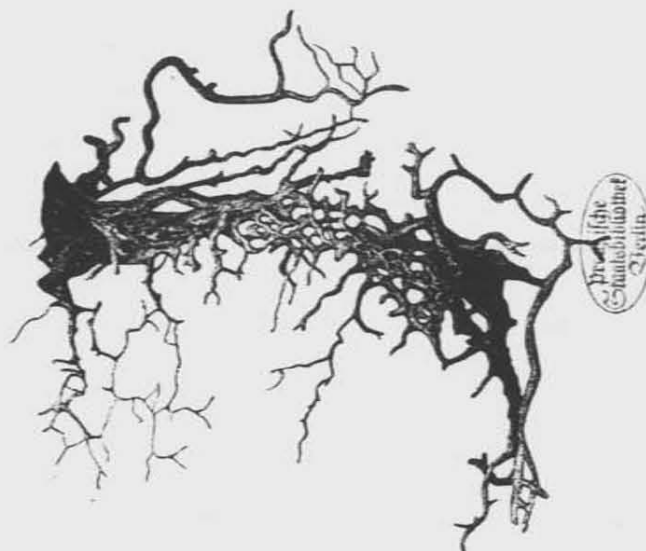


Fig. 25. Anlage der Sackes in Form eines Geflechtes.

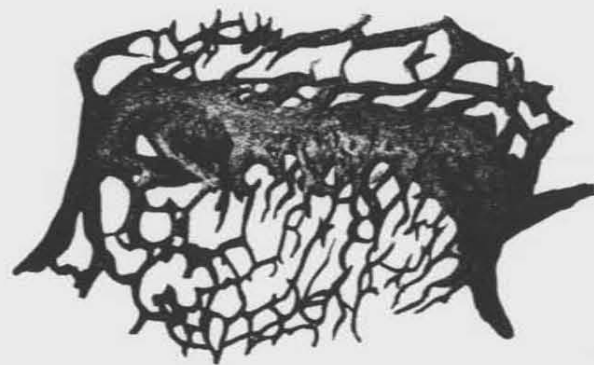


Fig. 26. Anlage der Sackes in Form eines Sinus.

fäßnetze schwinden und sich an den Flanken der thorakolaterale Lymphsack entwickelt, dem dann der Abdominalsack folgt.

Die Entwicklung dieses Lymphsackes habe ich auch an Larven von *R. temporaria* und *Pelobates fuscus* verfolgt und bei allen die gleichen Verhältnisse angetroffen. Ich habe oben bemerkt, daß ich zu diesem Zwecke Injektionspräparate benutzt habe. Doch

muß ich hier ausdrücklich hervorheben, daß die beschriebenen Bilder der Gefäße nicht durch direkte Injektion der betreffenden Gefäße erreicht worden sind, sondern durch Autoinjektion. Der Farbstoff wurde bei Rückenlage der betäubten Tiere in den Sinus mandibularis eingeführt, von welchem sich der Farbstoff über entferntere Gefäßgebiete ausbreitete und auch in den sich entwickelnden Saccus lateralis gelangte. Derselbe ist also keinesfalls durch Druck erweitert, sondern hat in allen seinen Entwicklungsstufen seine natürlichen Grenzen bewahrt.

Im Vergleich mit der üppigen Entwicklung des letzteren macht der Seitenstamm den Eindruck der Verkümmern, indem derselbe sich als dünnes Gefäß darstellt, das seine Bedeutung eingebüßt hat und später vollständig schwindet.

Zwar habe ich nur die Entwicklung dieses einen Lymphsackes genauer verfolgt, aber es ist wohl als sicher anzunehmen, daß auch alle übrigen Lymphgefäßsäcke während und selbst nach der Metamorphose nicht direkt aus vorgebildeten Lymphgefäßen entstehen, sondern neu gebildet werden. Inwiefern die Angaben von Ando, der eine Arbeit in japanischer Sprache über die Entwicklung der subkutanen Lymphsäcke des Frosches veröffentlicht hat, mit meinen Befunden übereinstimmen, kann ich nicht beurteilen. Daß bei Anuren noch nach der Metamorphose gewisse Veränderungen an den Lymphsäcken und den Mündungen in die Lymphherzen vorkommen, dafür spricht eine Beobachtung von Kampmeier (1922), der am vorderen Lymphherz eines jungen *Bufo lentiginosus*, der kurz nach der Metamorphose war, 5 mit Klappen versehene Mündungen von Lymphgefäßen gezählt hat. Radwańska (1906) hat bei *R. esculenta* im ganzen 13 solcher Mündungen beobachtet, welche die Lymphe aus dem in zahlreiche Abteilungen sich gliedernden Sinus pericardialis dem Herzen zuführen. Auch Hoyer (1904) hatte zuvor an den hinteren Lymphherzen von *R. esculenta* im ganzen 15 mit Klappen versehene Mündungen beobachtet, und zwar am ersten Herzen 6, am zweiten 5, am dritten 3, am vierten 1. Auch berichtet Barański (1911), daß am hinteren Lymphherzen von *Bombinator* anfangs nur 2 mit Klappen versehene zuführende Lymphgefäße zu finden sind, später mehr, aber in nicht konstanter Anzahl.

Dies alles würde für weitgehende Umgestaltungen im Lymphgefäßsystem sprechen, die im Einzelnen noch nicht genauer be-

kannt sind. Ist doch erst in neuester Zeit die Lage und Ausbreitung der Lymphsäcke und ihre Beziehungen zueinander und zu den Lymphherzen bei Frosch und Kröte durch die schönen Untersuchungen von Kihara und Nosé (1931) und Nosé (1931 u. 1932) klargelegt worden, durch die wir einen Einblick in die Zirkulationsverhältnisse der Lymphe erhalten haben.

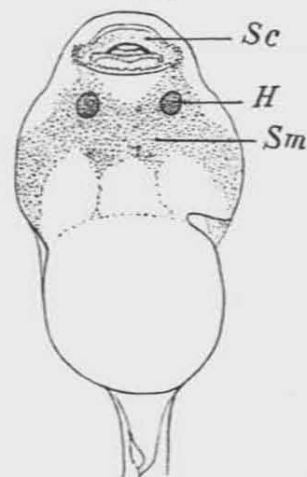


Fig. 27. Verhältnis der Kopflymphsinus zu den Haftscheiben bei einer Larve von *Rana temporaria*. Sc — Sinus circumoralis, Sm — Sinus mandibularis, H — Haftscheibe.

Anhangsweise sei hier noch erwähnt, daß die Lymphräume sowohl bei Larven als auch bei erwachsenen Fröschen für ihre Anheftung an fremde Gegenstände von wesentlicher Bedeutung sind. Bei jungen Larven liegen die beiden Haftscheiben den ventralen Kopflymphsäcken unmittelbar an (Fig. 27) und der Sinus circumoralis umgibt die Mundöffnung. Bei erwachsenen Tieren ist bei der Anheftung des Bauches an eine Glasscheibe der Sinus abdominalis beteiligt und vor allem die Lymphräume an den Fingern der Extremitäten. Dieselben sind bei *Hyla alborea* von Schuberg (1891), Mikulski (1928) und bei dem javanischen Flugfrosch *Polypedates reinwardti* von Siedlecki (1910) nachgewiesen worden. Die Ansaugung wird meiner Meinung nach dadurch möglich, daß die Lymphe aus den betreffenden Teilen leicht und schnell verdrängt werden kann.

Zusammenfassung.

Das Lymphgefäßsystem der Anurenlarven besitzt eine Anordnung, welche derjenigen der anderen Wirbeltiere entspricht. Die Trunci subvertebrales werden durch zwei beiderseits der Aorta verlaufende Stämme dargestellt, welche mit den vorderen Lymphherzen und durch diese mit dem Venensystem in Verbindung stehen. Auf ihrem Verlaufe zwischen den Nieren stehen die Stämme in engster Kommunikation mit dem dorsal über den Nieren sich ausbreitenden Lymphgefäßnetze sowie mit den lateral von den Nieren liegenden Lymphgefäßen, welche den kollateralen Gefäßen der Selachier und den pararenalen Gefäßen der Teleosteer entsprechen. Die Subvertebralstämme nehmen Lymphgefäße aus der Rumpfmuskulatur, aus dem Darmkanal und aus anderen Organen der Bauchhöhle auf.

Die Trunci longitudinales laterales sind vom Beginne der Entwicklung an stärker entwickelt als jene und verlaufen vom Schwanzansatz längs der Rumpfmuskulatur bis zum vorderen Lymphherzen.

Überdies sind noch unpaarige dorsale und ventrale Längsgefäße vorhanden, die zwar der Lage nach denjenigen der Teleosteer und Urodelen entsprechen, sich aber nur auf den Schwanzabschnitt beschränken.

Am Kopfe entwickeln sich schon frühzeitig die die Jugularvenen begleitenden Trunci lymphatici jugulares, die aus der Plexusform sich sehr bald in Sinus verwandeln und in die vorderen Lymphherzen münden.

Bei allen untersuchten Anuren sind vordere und hintere Lymphherzen vorhanden. Während das vordere Lymphherzenpaar konstant ist, variiert die Anzahl der hinteren Paare zwischen 1—5. Im Vergleich mit der ununterbrochenen Reihe der Lymphherzen der Gymnophionen und Urodelen scheinen bei Anuren die mittleren Herzen der Reihe ausgefallen zu sein.

Lymph-Sinus oder -Säcke sind bei Larven nur im Kopf und an den Extremitäten vorhanden. Während und auch noch nach der Metamorphose findet eine Neubildung der Lymphsäcke statt. Die sich dabei abspielenden Vorgänge sind dieselben wie bei jungen Larven: die erste Anlage bildet ein einzelnes Lymphgefäß, durch Sprossung der Seitenäste entwickelt sich daraus ein Ge-

flecht und durch Einschmelzung der Wände schließlich ein einheitlicher Sack. Die Lymphsäcke der erwachsenen Anuren sind also sekundäre Gebilde, welche die ursprüngliche Anordnung der Lymphgefäße vollständig verwischen.

Gewisse Lymphräume spielen infolge der leichten Verdrängungsmöglichkeit der Lymphe aus denselben eine wichtige Rolle bei der Anheftung der Tiere an fremde Gegenstände.

Literatur.

1. Ando S. Entwicklung der subkutanen Lymphsäcke des Frosches. (Separatabdruck ohne Angabe der Zeitschrift und der Jahreszahl). — 2. Barański J. Die Entwicklung der hinteren Lymphherzen bei der Unke. (Bombinator). Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1911. — 3. Beddard F. E. On the musculature and other points in the anatomy of englystomatid frog *Breviceps verrucosus*. Proc. Zool. Soc. London, 1908. — 4. Beddard F. E. Some notes on the muscular and visceral anatomy of the batrachian Genus *Hemisus*, with notes on the lymph-hearts of this other genera. Proc. Zool. Soc. London, 1908. — 5. *Bles E. J. The live-history of *Xenopus laevis*. Trans. R. Soc. Edinburgh, V. 51, 1905. — 6. Calori L. Sul sistema linfatico delle Rane e delle Salamandre. Mem. Ac. sc. istit. di Bologna. Ser. 2, t. 3, 1864. — 7. Clark E. R. Observations on living growing lymphatics in the tail of the frog larva. Anat. Record. V. 3, 1900. — 8. Clark E. R. Reactions of experimentally isolated lymphatic capillaries in the tails of amphibian larvae. Anat. Record. V. 24, 1922. — 9. Dziurzyński A. Untersuchungen über die Regeneration der Blut- und Lymphgefäße im Schwanz von Froschlärven. Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1911. — 10. Favaro G. Ricerche anatomo-embriologiche intorno alla circolazione caudale ed ai cuori linfatici posteriori degli Anfibi, con particolare riguardo agli Urodeli. Atti dell' Ac. sc. veneto-trentino-istriana, Padova, 1906. — 11. Fedorowicz S. Untersuchungen über die Entwicklung der Lymphgefäße bei Anurenlarven. Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1913. — 12. Field H. H. The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College 21, 1891. — 13. Goette A. Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1874. — 14. Goldfinger G. Über die Entwicklung der Lymphsäcke in den hinteren Extremitäten des Frosches. Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1907. — 15. Golubew A. Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklungsgeschichte der Capillargefäße des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. B. 5, 1869. — 16. Hensen V. Über die Nerven im Schwanz der Froschlärven. Arch. f. mikr. Anat. B. 4, 1868. — 17. Hensen V. Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanz der Froschlärve. Virchows Arch. B. 31. — 18. His W. Über die Wurzeln der Lymphgefäße in den Häuten des Körpers und über die Theorien der Lymphbildung. Zeitschr. f. wiss. Zool. B. 12, 1863. — 19. His W. Über das Epithel der Lymphgefäßwurzeln und über die von Recklinghausenschen Saftkanälchen. Zeitschr. f. wiss. Zool. B. 13, 1863. — 20. Hoyer H. Über die Lymphherzen der Frösche. Bull. Ac. Sc. Cracovie,

1904. — 21. Hoyer H. Untersuchungen über das Lymphgefäßsystem der Froschlärven. I T. Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1905. — 22. Hoyer H. Über das Lymphgefäßsystem der Froschlärven. Verh. anat. Ges. in Genf. 1905. — 23. Hoyer H. Untersuchungen über das Lymphgefäßsystem der Froschlärven. II T. Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1908. — 24. Jossifow G. Sur le système lymphatique du têtard, de la grenouille et du lézard (russisch). Mémoires Ac. imp. sc. St. Petersbourg. Sér. VIII*, V. 15, 1904. — 25. Jossifow G. M. Das Lymphgefäßsystem des Menschen. G. Fischer, Jena, 1930. — 26. Jossifow G. M. Ein vergleichend-anatomischer Abriss des Lymphgefäßsystems und seine phylogenetische Entwicklung. Anat. Anz. B. 71, 1931. — 27. Jourdain S. Sur les sacs sous-cutanés et les sinus lymphatiques de la région cephalique de la Rana temporaria. C. R. Ac. Sc. Paris. T. 93, 1881. — 28. Jourdain S. Recherches sur le système lymphatique de la Rana temporaria L. Revue d. Sc. nat. de Montpellier, 1881 et 1882. — 29. Jourdain S. Sur le système lymphatique des Têtards des Grenouilles. C. R. Ac. Sc. Paris. T. 96, 1883. — 30. Kampmeier O. On the Origin of Lymphatics in Bufo. Am. Journ. Anat. V. 17, 1915. — 31. Kampmeier O. A Summary of a Monograph on the Morphology of the Lymphatic System in the Anuran Amphibia with especial Reference to its Origin and Development. Anat. Record. V. 16, 1919. — 32. Kampmeier O. The Changes of the Systemic Venous Plan during Development and Relation of the Lymph Hearts to them in Anura. Anat. Record. V. 19, 1920. — 33. Kampmeier O. The Development of the Anterior Lymphatics and Lymph Hearts in Anuran Embryos. Am. Journ. Anat. V. 30, 1922. — 34. Kampmeier O. The Development of the Trunk and Tail-Lymphatics and Posterior Lymph Hearts in Anuran Embryos. Journ. Morph. and Phys. 41, 1925. — 35. Kampmeier O. The Formation of the Anterior Lymph Hearts and Neighboring Lymph Channels in Bufo. Anat. Record. Proceed. Am. Ass. Anat. V. 11, 1927. — 36. Kichara T. und Nosé Z. Muskulöse Trichterklappen an den Ostien der Froschlymphsäcke. Folia Anatom. Japonica, B. 9, 1931. — 37. Knower H. Mc E. Effects of early removal of the heart and arrest of the circulation on the Development of Frog Embryos. Anat. Record. V. 1, 1907. — 38. Knower H. Mc E. The origin and Development of the Anterior Lymph Hearts and the Subcutaneous Lymph Sacs in the Frog. Anat. Record. V. 2, 1908. — 39. Knower H. Mc E. A comparative study of the embryonic blood vessels and lymphatics in Amphibia. Anat. Record. V. 8, 1914. — 40. v. Kölliker A. Note sur le développement des tissus chez les Batraciens. Annales d. sc. nat. sér. III, t. 6, 1846. — 41. v. Kölliker A. Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. B. 43, 1885. — 42. Kutsuna M. and Enomoto H. On the Lymph Vessels in the Normal and the Regenerated Tail of Frog Larvae. Acta Scholae med. Univ. Kioto, V. 13, 1931. — 43. Langer C. Über das Lymphgefäßsystem des Frosches. Sitzber. Ak. Wiss. Wien B. 53, 1866. — 44. Langer C. Über das Lymphgefäßsystem des Frosches. Sitzber. Ak. Wiss. Wien B. 55, 1867. — 45. Langer C. Die Lymphgefäße im Schwanz der Batrachier-Larven. Sitzber. Ak. Wiss. Wien B. 58, 1868. — 46. Leydig F. Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin, 1854. —

47. Leydig F. Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. B. 12, 1876. — 48. Mayer S. Über die blutleeren Gefäße im Schwanz der Batrachierlarven. Sitzber. Ak. Wiss. Wien B. 91, 1885. — 49. Mikulski J. Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Haftballen des Laubfrosches (Hyla arborea L.). Bull. Ac. Pol., 1928. — 50. Miyazaki H. Lymphgefäße des Kopftheiles der Amphibien, eine vergleichende Studie. Folia Anat. Jap. B. 11, 1933. — 51. Nosé Z. Studium über das tiefe Lymphgefäßsystem der Froscharten. Folia Anat. Jap. B. 9, 1931. — 52. Nosé Z. Das Lymphgefäßsystem der Kröte, insbesondere seine Zirkulationsanordnung. Folia Anat. Jap. B. 9, 1931. — 53. Nosé Z. Über die Verbreitung der kraterförmigen Stigmata bei der Kröte. Folia Anat. Jap. B. 10, 1932. — 54. Oehl E. Sui cuori linfatici posteriori della rana. Milano, 1892. — 55. Panizza B. Sopra il sistema linfatico dei rettili. Pavia, 1833. — 56. Radwanska M. Die vorderen Lymphherzen des Frosches. Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1906. — 57. Ranvier L. Développement des vaisseaux lymphatiques. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 121, 1895. — 58. *Ranvier L. Les coeurs lymphatiques, leçons faites au Collège de France. Journ. de microgr. T. 2, 1878. — 59. Ranvier L. La théorie de la confluence des lymphatiques et la morphologie du système lymphatique de la grenouille. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 123, 1896. — 60. v. Recklinghausen F. Die Lymphgefäße und ihre Beziehung zum Bindegewebe. Berlin, 1862. — 61. v. Recklinghausen F. Das Lymphgefäßsystem. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben. B. 1, Leipzig, 1871. — 62. Remak R. Über blutleere Gefäße (Lymphgefäße) im Schwanz der Froschlärve. Müllers Archiv, 1850. — 63. Remak R. Nachträgliche Bemerkungen zu dem Aufsatz: Über die blutleeren Gefäße (Lymphgefäße) in dem Schwanz der Froschlärve. Müllers Archiv, 1850. — 64. Robin Ch. Note sur lymphatiques des viscères abdominaux des Grenouilles et sur leurs réservoirs. L'Institute, t. 19, 1846. — 65. Rouget Ch. Mémoire sur le développement, la structure et les propriétés physiologiques des capillaires sanguins et lymphatiques. Arch. de physiol. T. 5, 1873. — 66. Rusconi M. Riflessioni sopra il sistema linfatico dei rettili. Pavia, 1845. — 67. Schwann Th. Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin, 1839. — 68. Siedlecki M. Die Haftballen des javanischen Flugfrosches (Polypedates reinwardti). Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1910. — 69. Stricker S. Untersuchungen über die capillaren Blutgefäße in der Nickhaut des Frosches. Sitzber. Ak. Wiss. Wien B. 51, 1865. — 70. Tarchanoff J. Beobachtungen über contractile Elemente in den Blut- und Lymphgefäßcapillaren. Pflügers Arch. B. 9, 1874. — 71. Tarchanoff J. Des prétendus canaux qui feraient communiquer les vaisseaux sanguins et lymphatiques. Arch. de physiol., 1875. — 72. Teichmann L. Das Saugadersystem. Leipzig, 1861. — 73. Tretjakoff D. Die orbitalen Venensinusse der niederen Wirbeltiere. Morph. Jahrb. B. 56, 1926. — 74. Tretjakoff D. Die orbitalen Sinus bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln. Morph. Jahrb. B. 64, 1930. — 75. Waldeyer W. Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Lymphherzen der Frösche. Zeitschr. ration. Med. B. 21, 1864. — 76. Weidenreich F. Lymphgefäßsystem. Handb. d. vergl.

Anat. B. 6, 1933. — 77. Weiner P. Über die Lymphbahnen des Froschdarmes. Anat. Anz. B. 73, 1931/32. — 78. *Weliky W. Einige Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie der Lymphherzen. St. Petersburg, 1884 (russisch). Referat in Hofm.-Schw. Jahresber. für Physiol. 1884, S. 58. — 79. Weliky W. Über die Anwesenheit vielzähliger Lymphherzen bei den Froschlurven. Zool. Anz. B. 9, 1886. — 80. *Weliky W. Weitere Untersuchungen über die Lymphherzen und Lymphgefäße einiger Amphibien. Suppl. zum 59. Bande der k. Ak. Wiss. Petersburg 1888 (russisch). Ausf. Referat in Hofm.-Schw. Jahresb. B. 18, 1890. — 81. Weliky W. (Veliki V. N.) Über die Vielheit der Lymphherzen bei *Rana esculenta*. Mém. Soc. Natural. Kiev. B. 19, 1905 (russisch). Referat in Schw. Jahresb. N. F. B. 11, 1907. — 82. *Wysotzky N. T. Materialien zur embryonalen Entwicklungsgeschichte der Gefäße. Journ. f. norm. u. path. Histol. St. Petersburg, 1875. Ausf. Referat in Hofm.-Schw. Jahresb., 1875.

VI. Reptilien.

Während die erwachsenen Amphibien zwei verschiedene Typen der Lymphgefäßgestaltung (Gefäße und Sinus) aufweisen, sind die Reptilien in dieser Beziehung einheitlicher, indem sich bei ihnen vorwiegend nur der Gefäßtypus geltend macht. Zwar treten auch bei gewissen Reptilienordnungen Abweichungen auf, doch sind dieselben hauptsächlich durch die verschiedene Körpergestalt der Vertreter der einzelnen Ordnungen bedingt.

Das Grundprinzip der Anordnung tritt am deutlichsten in der Ordnung der Saurier zutage. Dasselbe verwischt sich bei Ophiidiern insofern, als durch die Längsausdehnung ihres Körpers in der Anordnung der Lymphstämme Asymmetrien auftreten, wie dies auch an ihrem Blutgefäßsystem der Fall ist. Bei Cheloniern wird der Grundplan durch die Ausbildung des Carapax und des Plastron beeinflusst. Die Krokodilier wiederum weichen von den übrigen Reptilien durch den Ausfall der Seitenstämme ab, was einerseits auf eine primitivere Entwicklungsstufe des Lymphgefäßsystems schließen läßt, andererseits wohl mit der gesonderten Stellung der Krokodilier im System und ihrer Phylogenese im Zusammenhang stehen dürfte.

A. Sauria.

Über die Verteilung der Lymphgefäße bei *Lacerta viridis* hat Panizza (1833), bei *Uromastix spinipes* Calori (1863) und bei *Lacerta vivipara* und *L. agilis* Hoyer (1931) die ausführlichsten

Untersuchungen angestellt. Andere Forscher, wie Rusconi (1845), Meyer (1845), Jossifow (1904), Siedlecki (1905), Bruner (1907), Huntington (1911), Kozicka (1913), Tretjakow (1930), haben nur Beiträge zur Kenntnis gewisser Gebiete des Lymphgefäßsystems geliefert. Die Autoren, welche sich speziell mit den Lymphherzen beschäftigt haben, sollen in dem die Herzen betreffenden Abschnitt angeführt werden.

Auf Grund der bisherigen Untersuchungsergebnisse läßt sich trotz der noch bestehenden Lücken feststellen, daß die Saurier ein verhältnismäßig sehr einfaches Lymphgefäßsystem besitzen, das gewissermaßen als Muster für dasjenige anderer Ordnungen gelten könnte.

Die Trunci subvertebrales.

Bei jungen Embryonen von *Lacerta vivipara* sind die Subvertebralstämme im thorakalen Abschnitte des Körpers nach meinen Befunden paarig. Wie es sich mit denselben im Schwanzabschnitte verhält, habe ich durch Injektion nicht feststellen können. Doch scheint es nicht ausgeschlossen zu sein, daß auch hier ursprünglich paarige Stämme vorhanden sind. Bei anderen Vertretern der Saurier, wie bei *Anguis fragilis*, habe ich auf Querschnitten durch den Schwanzabschnitt beiderseits von den Blutgefäßen Querschnitte der Lymphstämme angetroffen. Auch auf den Abbildungen, welche Cligny (1899) von *Anguis* gibt, sind Querschnitte der Stämme sichtbar, werden aber von Cligny irrtümlich als »cavité générale« bezeichnet. Hyrtl (1850) hat bei *Pseudopus Pallasii* (*Ophisaurus apus*) ebenfalls zwei Gefäße im Schwanz beobachtet, was auch an dem von uns untersuchten Exemplar bestätigt werden konnte.

Bei erwachsenen Lacertiliern ist, wie dies aus der Figur 28 zu ersehen ist, nur ein Stamm im Schwanzabschnitte vorhanden. Derselbe gabelt sich im Bereich des Beckens in zwei Stämme, welche sich beim Eintritt in die Bauchhöhle wieder zu einem Stamm vereinigen. Auf seinem Verlaufe durch das Becken erhalten die geteilten Stämme Zuflüsse von den Hinterextremitäten und treten daselbst auch mit den Seitenstämmen in Verbindung. Nach ihrer Vereinigung zum einheitlichen Stamme weitet sich derselbe alsbald zu der Cisterna lymphatica aus, welche, wenn sie durch Injektion nicht übermäßig ausgedehnt worden ist, nur

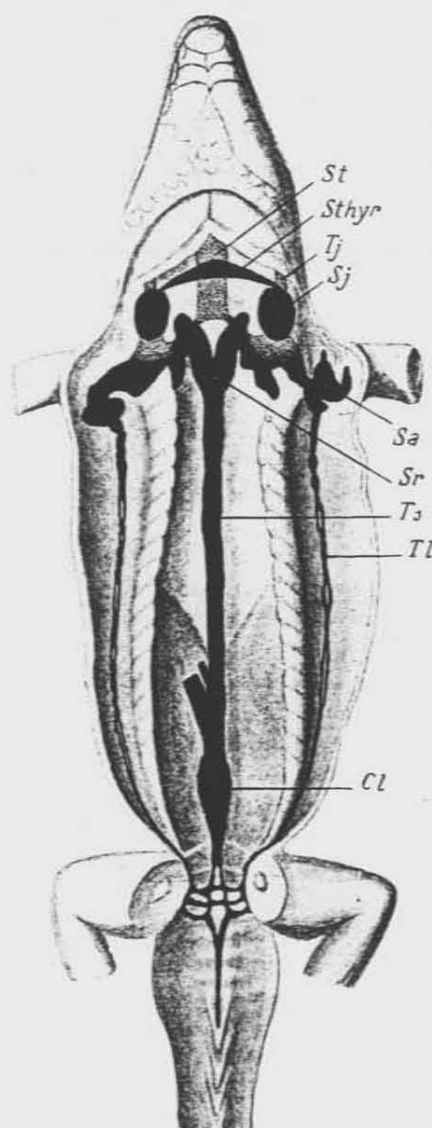


Fig. 28. Verteilung der Lymphgefäße im Körper einer erwachsenen *Lacerta agilis*. Ts — Truncus subvertebralis, Tl — Truncus lateralis, Cl — Cisterna lymphatica, Sa — Sinus axillaris, Sr — Sinus retrocardialis, Sj — Sinus jugularis, St — Sinus trachealis, Sthyr — Sinus thyroideus, Tj — Truncus jugularis.

von geringem Umfange ist, wie dies bereits Rusconi beschrieben hat. Jedenfalls ist sie nicht so groß, wie sie von Panizza bei *L. viridis* und von Calori bei *Uromastix* in der Abbildung dargestellt wird¹⁾. Panizza beschreibt, daß die Cisterne kaudalwärts blind endige («la cisterna comincia posteriormente con fondo cieco a punta conica»), daß sie sich aber nach vorne in den Ductus thoracicus fortsetze. Meyer (1845) nimmt statt der Cisterne einen allseitig geschlossenen Raum an und Jossifow (1904) behauptet, indem er seine an Eidechsen gemachten Befunde mit denen des Frosches vergleicht, daß bei Eidechsen ein die Aorta umgebender, retroperitonealer Lymphsack bestehe, in welchen die Lymphgefäße des Darmes münden. Den Aortenbögen entsprechend teile sich der Lymphsack und ende mit eiförmigen Erweiterungen, welche die vorderen Lymphherzen ersetzen sollen. Erst aus diesen Lymphsäckchen würde sich die Lymphe durch mit Klappen versehene Mündungen in die Venen ergießen.

Nach Panizza münden in den kaudalen Teil der Cisterne Lymphgefäße von der Kloake, ferner 3—6 vom Darm und einige vom Magen. Bei *L. agilis* habe ich festgestellt, daß nur zwei dicke Lymphgefäße, welche im Mesenterium verlaufen, in den vorderen Abschnitt der Cisterne münden.

Aus der Cisterne geht nach vorn der bei erwachsenen Exemplaren einheitliche Subvertebralstamm hervor, der von ansehnlicher Dicke ist und die Aorta allseitig umgibt (Fig. 28)²⁾. Es ist dies für *L. viridis* schon von Panizza und Jossifow, für *Chamaeleon africanus* von Rusconi (1845) und für *Agama colonorum* Daud., *Monitor terrestris* Cuv. und *Uromastix spinipes* von Calori angegeben worden. Auch Hyrtl beschreibt bei *Pseudopus Pallasii* einen mächtigen Sinus, welcher sich der Wirbelsäule entlang erstreckt und die Aorta umschließt. Auf seinem Verlaufe nimmt der Subvertebralstamm Lymphgefäße aus den Interkostalräumen und nach Panizza auch vom Rückmark auf

¹⁾ Während Panizza ihre Größe bei der grünen Eidechse mit einem Taubenei vergleicht, macht Rusconi hierzu die Bemerkung, daß sie auf der Abbildung von Panizza einem Dudelsack ähnlich sehe.

²⁾ Auf der Abbildung 8 meiner Arbeit über das Lymphgefäßsystem der Eidechsen (1931) ist der vordere Abschnitt des Subvertebralstammes scheinbar paarig, weil die duchscheinende Aorta eingezeichnet worden ist.

sowie Äste von der Bauchwand, und zwar nach Panizza zwei bei *L. viridis* und nach Calori einen bei *Uromastix*.

Nach vorne zu teilt sich der Subvertebraltamm den beiden Aortenbögen entsprechend, wie dies bereits Panizza richtig beobachtet hat. Gleichzeitig dehnen sich die geteilten Äste zu kleinen Sinus aus, die ich als retrokardiale bezeichnet habe, da sie hinter resp. über dem Herzen liegen. Diese Sinus (Fig. 28) entwickeln sich erst später, da dieselben bei jungen Embryonen noch nicht angelegt sind. Aus den retrocardialen Sinus führt ein breites Gefäß beiderseits lateral in die Sinus thoracales, welche sich bereits frühzeitig entwickeln und als kleine dreieckige Räume im vorderen Abschnitte des Thorax liegen. Diese Sinus thoracales stehen ferner beiderseits mit den kranialwärts gelegenen Sinus jugulares und lateral mit den Sinus axillares in Verbindung. Zwar bilden alle angeführten Sinus nur Erweiterungen der proximalen Enden der Lymphstämme, welche in dieser Gegend zur Vereinigung kommen, doch zeichnen sich die Sinus jugulares vor den anderen dadurch aus, daß dieselben mit allen andern Sinus und mittelbar auch mit den Hauptlymphstämmen in Verbindung stehen und in die Kardinalvenen münden. Höchstwahrscheinlich hat Jossifow diese Sinus, welche er als eiförmig bezeichnet und in die Venen münden läßt, als Lymphräume aufgefaßt, die den vorderen Lymphherzen der Anuren entsprechen sollen. Huntington (1911) hat diese Sinus Sinus jugulares benannt und den jugularen Lymphsäcken der Säugetierembryonen gleichgesetzt. Von den anderen Sinus wird von Calori nur der Axillarsinus sowohl bei *L. viridis* als auch bei *Uromastix* beschrieben. Wir werden auf denselben weiter unten noch zurückkommen.

Die Trunci lymphatici laterales.

Die Seitenstämme waren bisher bei Lacertiliern unbekannt. Selbst Calori (1863), der dieselben bei *L. viridis* und *Varanus elegans* gesucht hatte, hat sie nicht auffinden können. Er ist daher geneigt anzunehmen, daß die Seitenstämme für die Gattung *Uromastix*, bei der sie gut entwickelt sind, eigentümlich seien. Sie erstrecken sich bei *Uromastix* vom Schwanzansatz längs des unteren Randes des großen Rückenmuskels bis zur Achsel. Der Stamm ist bandförmig, etwa ein Zentimeter breit und nimmt aus

der Haut zahlreiche Äste auf. In der Achselhöhle mündet derselbe in den Axillarsinus.

Wie ich an Embryonen von *L. vivipara* dargetan habe, entwickeln sich die Seitenstämme bereits sehr frühzeitig, vielleicht früher als andere, zum mindesten aber gleichzeitig mit den Subvertebraltämmen. Sie erstrecken sich beiderseits vom Ansatz der Hinterextremitäten bis zur Vorderextremität, wo dieselben in die Sinus thoracales münden. In späteren Stadien weitet sich ihr in der Achselhöhle liegende Abschnitt zu dem Sinus axillaris aus. Am kaudalen Ende des Seitenstammes zweigt sich von ihm am vorderen Rande des Ansatzes der Hinterextremität ein größerer Ast ab, der in die Tiefe bis zu den Umbilikalgefäßen dringt und dieselben noch bis zum Dottersack begleitet. Ein zweiter kleinerer Ast, der in der Verlängerung des Truncus gelegen ist, verläuft bis zum kaudalen Rande des Ansatzes der Hinterextremität, wo er sich in feine das Lymphherz umgebende Zweige auflöst.

Im Schwanze von Embryonen sowie von erwachsenen Eidechsen sind unter der Haut in der Furche, welche die dorsale Muskulatur von der ventralen scheidet, ebenfalls Seitenstämme vorhanden. Dieselben erstrecken sich von der Schwanzspitze bis zum Lymphherz. Dasselbst lösen sie sich in ein Netz auf, das sowohl mit den Lymphherzen als auch durch feine Äste mit den Seitenstämmen in Verbindung treten.

Bei erwachsenen Exemplaren von *L. agilis* verlaufen die Seitenstämme in der gleichen Weise wie bei Embryonen und wie dies auch Calori für *Uromastix* angibt. An ihrem kaudalen Ende vereinigen sie sich in der Beckengegend, wie bereits erwähnt, mit den Subvertebraltämmen (Fig. 28). In ihrem weiteren Verlaufe machen sich langgestreckte Maschen bemerkbar, in denen die Vena lateralis durchscheint. Während bei Embryonen der Seitenstamm an der medialen Seite der Vene verläuft, umgibt derselbe bei erwachsenen Eidechsen die Vene netzförmig, wobei die Maschen lang ausgezogen werden. Kranialwärts mündet der Stamm in den Axillarsinus.

Bezüglich des Vorkommens der Seitenstämme bei anderen Vertretern der Saurier sei hier noch bemerkt, daß es mir gelungen ist, dieselben durch Injektion bei *Ophisaurus apus* darzustellen und an Querschnitten durch den Schwanz von *Anguis fragilis*, bei welchem die Blutgefäße injiziert waren, zu beobachten. Höchst-

wahrscheinlich ist auch das von Smalian (1885) in der Seitenlinie von Amphisbaeniden beobachtete und als Lymphgefäß beschriebene Gefäß als Seitenstamm zu deuten.

Die in die Seitenstämme mündenden Hautäste sind bei jungen Embryonen von Eidechsen noch sehr spärlich, in späteren Stadien reichlicher, aber erst bei erwachsenen Exemplaren vollkommen entwickelt. Sie sind bei *L. agilis* den Schuppenreihen entsprechend parallel zueinander und senkrecht zum Seitenstamm angeordnet. Die einzelnen Reihengefäße sind durch zahlreiche Anastomosen miteinander verbunden. Nach der Beschreibung von Siedlecki (1915) verhalten sich die Lymphgefäße in der Haut von *Draco colans* und *D. fimbriatus* in ähnlicher Weise, dagegen weicht ihre Anordnung in der Flughaut insofern ab, als bei *Draco* die Maschen des Lymphgefäßnetzes größer und in der Richtung der Achsellöhle angeordnet sind, und ferner, daß in der durch die Flughaut gebildeten Hautduplikatur zwei Netze, ein dorsales weiteres und ein ventrales engeres vorhanden sind. Am Rand der Flughaut bilden sich größere Sammelgefäße aus. »Das äußere Randgefäß steht mit dem hinteren Lymphherzen im Zusammenhang; das innere Randgefäß durchbricht die Körperwand und verbindet sich mit den großen im Rumpfe gelegenen Lymphstämmen, welche auch die interkostalen Lymphgefäße aufnehmen«.

Die Lymphgefäße der Extremitäten.

Bezüglich der Lymphgefäße der Extremitäten sind wir fast ausschließlich auf die Angaben von Calori angewiesen, da es Panizza nicht gelungen ist, die Lymphgefäße in den Extremitäten darzustellen und meine Beobachtungen nur fragmentarisch sind.

Calori behauptet, daß an den Fingern der Vorderextremität jede Sehne der Flexorenmuskeln von einem Lymphgefäß bedeckt wird. Alle fünf Fingerlymphgefäße fließen an der Innenfläche der Hand zu einem breiten Gefäß zusammen, welches weiterhin zum Vorderarm verläuft. Am Carpus mündet in dasselbe ein transversales Lymphgefäß, welches mehrere Gefäßäste von der Dorsalseite der Hand und des Vorderarmes aufnimmt. Am Oberarm verläuft das Gefäß auf dessen Innenseite, indem es die gro-

ßen Blutgefäßstämme umgibt, und mündet schließlich in den Sinus axillaris.

Beiläufig sei bemerkt, daß in den Haftlappen von Geckoniden, *Gecko verticillatus* und *Ptychozoon homalocephalum* außer Blutlakunen auch große Lymphräume und quer angeordnete Lymphgefäße existieren, welche bei der Anheftung der Pfoten von Wichtigkeit sind, wie dies Frl. Kozicka (1913) beschrieben hat.

Von den Lymphgefäßen der Hinterextremitäten behauptet Calori nur, daß dieselben nicht so gut ausgebildet seien als in den vorderen. Sie münden in den »sacco ischiadico«, d. i. in das Lymphherz. Die aus den hinteren Extremitäten kommenden Zuflüsse des Subvertebralstammes, welche ich oben bei *L. agilis* beschrieben habe, hat Calori nicht beobachtet.

Im Anschluß an die Lymphgefäße der Hinterextremitäten ist noch die Anordnung der Lymphgefäße der Kloakengegend zu berücksichtigen, welche von Calori bei *Uromastix* genau untersucht worden ist. Die Kloakenöffnung wird von einem ringförmigen Lymphgefäß umgeben. Nach vorne zu erweitert sich dasselbe zu einem in der Mitte getelten Sinus, welcher Lymphgefäße von den Bauchmuskeln aufnimmt und seitlich durch Anastomosen mit den Seitenstämmen in Verbindung tritt. Noch weiter kranialwärts findet sich ein weiterer Ast des Seitenstammes, der sich mit dem vorhergehenden und ferner noch mit dem gegenseitigen verbindet. Aus dieser queren Anastomose entspringt dann in der Mittellinie ein Lymphgefäß, welches die V. abdominalis begleitet und auf diesem Wege die daselbst liegenden Fettläppchen umgibt.

Ganz ähnliche Verhältnisse habe ich bei Eidechsen angetroffen, bei denen sich auf der Ventralseite des Beckens bei Injektionen der Seitenstämme größere Lymphräume angefüllt hatten. Von diesen gingen Lymphgefäße lateral auf die Extremitäten über und medial und nach vorne Gefäße, welche bei Embryonen die in die Bauchhöhle eingezogenen Reste des Dottersackes und bei erwachsenen Tieren dort abgelagerte Fettmassen umgaben.

Mit dem die Kloake umfassenden Ringgefäß verbinden sich nach den Angaben von Calori noch die Lymphgefäße der Kloakenwand und die des Beckens und ferner von der kaudalen Seite oberflächliche und tiefe Lymphgefäße des Schwanzes und der Clitoris, die zum Teile wenigstens auch schon von Panizza beobachtet worden waren.

Die Lymphgefäße des Kopfes und Halses.

Die Lymphgefäße des Kopfes und Halses scheidet Calori in oberflächliche und tiefe. Zu den ersteren zählt er den den äußeren Gehörgang umgebenden ringförmigen Sinus, in welchen Lymphgefäße aus der Gegend des Oberkiefers, der Schläfe und des Hinterhauptes münden. Die letzteren erhalten noch einen Zufluß aus der Gegend der tiefen dorsalen Muskeln des Halses. Der ringförmige Sinus des Ohres steht durch ein starkes Gefäß mit dem Sinus axillaris in Verbindung. Von diesen bei Erdagamen beobachteten Verhältnissen weichen meine sowohl bei Embryonen als auch bei erwachsenen Eidechsen gemachten Befunde insofern ab, als in der Ohrgegend beginnend sich über die lateralen und ventralen Seiten des Halses ein Netzwerk von groben Lymphgefäßen mit kleinen Maschen ausbreitet, welches unter den Halsbandschuppen in einen einheitlichen Lymphraum übergeht (Fig. 29). Aus letzterem und dem Gefäßnetz geht ein dickes Gefäß hervor, welches hinter der Achselhöhle in die Tiefe dringt und in den Axillarsinus mündet. Dieses Gefäß entspricht dem Verlauf nach dem Seitenstamm. Daher bezeichne ich dasselbe als Truncus lymphaticus lateralis colli. Von dem beschriebenen Netzwerk zweigen sich Lymphgefäße zur Umgebung des Ohres ab und ferner zum Orbitalrande, von welchem sie in die Augenlider eindringen. Für das untere Augenlid ist dies nach der Beschreibung von Bruner (1907), welcher auch den ringförmigen Lymphraum am Ohr gesehen hat, unzweifelhaft. Bezüglich der im oberen Lide sich ausbreitenden Lymphgefäße spricht er sich nicht so bestimmt aus, indem er angibt, daß die Lymphgefäße desselben mit dem Sinus superciliaris in Verbindung stehen, welcher zwischen dem Orbitalmuskel und den Supraorbitalknochen liegt. Ähnliche Verhältnisse sollen übrigens nach Bruner auch im unteren Augenlide außer der Verbindung mit dem Ohrsinus vorliegen. Tretjakoff (1930) beschreibt bei *L. ocellata* einen lymphatischen Randsinus in beiden Augenlidern. Das von Calori beschriebene am Rande des Oberkiefers verlaufende Lymphgefäß habe ich nicht verfolgt, doch ist es sehr wahrscheinlich, daß ein solches existiert. Ein demselben entsprechendes längs des inneren Randes des Unterkiefers verlaufende Lymphgefäß ist von Calori in seinen Abbildungen dargestellt und ist auch von mir beobachtet worden.

(Fig. 29). Dasselbe verbindet sich mit dem an der ventralen Seite des Halses sich ausbreitenden Lymphgefäßnetz.

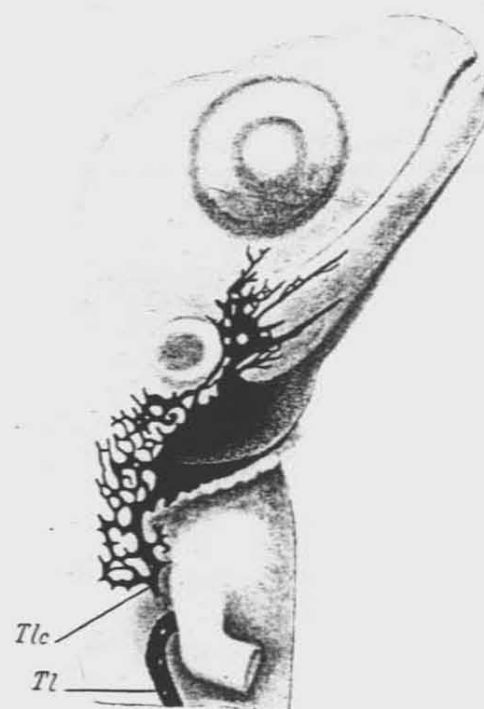


Fig. 29. Kopf und Hals eines fast reifen Embryos von *Lacerta vivipara* in Seitenansicht. Tl — Truncus lateralis, Tlc — Truncus lateralis colli. Vergr. 1:20.

Die tiefen Lymphgefäße umfassen, soweit dieselben bisher bekannt sind, diejenigen der Orbita, des Unterkiefers, des Hyoids, der Trachea, der Thyreoidea und die Truncus jugulares.

In der Orbita beschreibt Tretjakoff (1930) außer venösen Sinus noch einen großen supraokularen lymphatischen Sinus, der unter dem Dache der Augenhöhle liegt und mit dem Randsinus des oberen Augenlides in Verbindung steht, und einen ventralen (subokularen) Lymphsinus, der sich unterhalb des M. depressor palpebrae inferioris ausbreitet und vor und hinter dem Sehnerven mit dem dorsalen in Zusammenhang steht. Aus dem ventra-

len Sinus dringen Lymphgefäße in das untere Augenlid und münden in den Randsinus desselben. Die Abflußwege der lymphatischen Orbitalsinus sind nicht angegeben.

Am inneren Rande des Unterkiefers verlaufen nach meinen Beobachtungen Lymphgefäße, die Rami lymphatici mandibulares (Fig. 30), welche beiderseits in der Tiefe in die Truncus jugulares münden. Nach den bei anderen Tieren bestehenden Verhältnissen zu urteilen, nehmen die Mandibulargefäße die Lymphe aus den seitlichen Teilen der Schleimhaut der Mund- und Rachenhöhle auf.

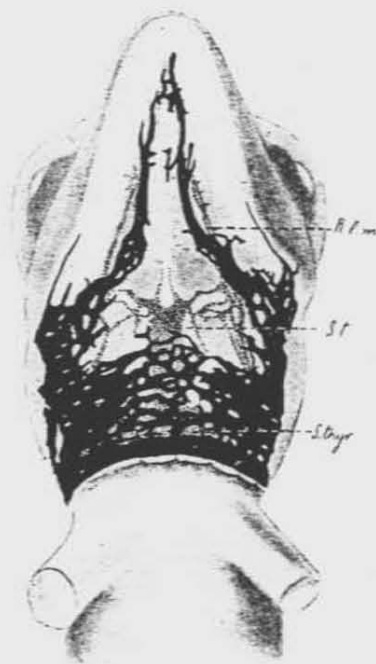


Fig. 30. Kopf und Hals eines fast reifen Embryos von *Lacerta vivipara* in Ventralansicht. Rlm — Ramus lymphaticus mandibularis, St — Sinus trachealis, S. thy — Sinus thyroideus. Vegr. 1:20.

Ferner breiten sich Lymphgefäße am Zungenbeinkörper und seinen Hörnern aus (Fig. 30). Dieselben stehen bei *Lacerta* mit einem größeren medianen, unpaarigen, die Trachea ventral bedeckenden Sinus im Zusammenhang. Dieser Sinus (Sinus trache-

alis) setzt sich längs der Trachea bis etwa zur Höhe der Atrien fort und vereinigt sich mittels kurzer lateral in die Tiefe dringender Äste mit den vorderen Enden des Truncus subvertebralis. Sowohl Panizza als auch Calori stellen statt des einheitlichen Sinus paarige die Trachea seitlich begleitende Gefäße dar. Der Trachealsinus bzw. die paarigen Gefäße der Trachea stehen ferner noch mit dem Sinus thyroideus in Verbindung. Zu der Beschreibung desselben von Calori, welche sehr treffend ist, kann ich kaum noch etwas hinzufügen. Auch bei Eidechsen ist derselbe quer zur Trachea gelegen und schließt die Thyreoidea vollständig ein. Letztere ist in dem Sinus mittels feiner Fäden gleichsam aufgehängt. Es läßt dies vermuten, daß der Sinus aus einem Gefäßgeflecht durch Einschmelzung der Gefäßwände hervorgegangen sei. Panizza beschreibt denselben bei *L. viridis* tatsächlich als einen Plexus. An seinen seitlichen Enden verbindet sich der Sinus thyroideus mit den oben erwähnten Sinus jugulares.

Die Trunci jugulares bilden die Hauptsammelgefäße für die tiefen Lymphgefäße des Kopfes und Halses. Sie verlaufen längs der Blutgefäße des Halses und münden beiderseits in die Sinus jugulares, die ihrerseits in die Kardinalvenen münden. Mit den Sinus jugulares, welche die Verbindung der Lymphgefäße mit den Venen vermitteln, würde also der Sinus thyroideus, mittelbar durch den Sinus thoracalis der Subvertebralstamm und durch die Sinus axillares und thoracales die oberflächlichen Lymphgefäße des Kopfes und Halses sowie die Seitenstämme im Zusammenhang stehen.

Die Lymphherzen.

J. Müller (1833) war der erste, der die Lymphherzen bei Eidechsen entdeckt und auch so benannt hat. Gleichzeitig und unabhängig von ihm hat Panizza dieselben beobachtet, aber nicht als Lymphherzen sondern als Säckchen (borse) bezeichnet. Bei Lacertilien sind dieselben später noch von Jossifow (1904), Janicki (1926) und Spanner (1929) beschrieben worden. Die Lymphherzen von anderen Sauriern sind bei *Pseudopus Pallasii* von Hyrtl (1850) und Leydig (1886), bei *Uromastix spinipes* von Calori (1863), bei Amphisbaeniden von Smalian (1885), bei *Anguis fragilis* von Cligny (1899) und ihre Lage bei Amphisbaeniden von Sale (1881), bei den fossilen Sauriern, *Apatosurus excelsus*, *A. Louisae* und *Diplodocus Carnegiei* von Grodzinski (1929) untersucht worden.

Die ausführlichsten Angaben über die Lage, Größe und den Bau der Herzen nicht nur bei *L. agilis*, sondern auch bei *L. vivipara* sowie *Draco volans*, *D. fimbriatus*, *Ptychozoon homalocephalum* und *Colotes jubatus* hat Janicki gemacht, dessen Beschreibung der Herzen ich im folgenden wiedergebe.

Die Lage der Herzen ist selbst bei lebenden Tieren leicht zu ermitteln. Wenn man die Randlinie der die Kloakenöffnung bedeckenden Schuppen bis auf den Rücken des Tieres (senkrecht zur Achse) verlängert, so kreuzt eine solche Linie die Lymphherzen, welche sich durch rhythmische Hebung und Senkung von 2—3 Schuppen bemerkbar machen. Von den Halsbandschuppen aus berechnet liegen bei *L. agilis* die Herzen in der 86. dorsalen und in der 34. ventralen Schuppenreihe. Die Zahl der Pulsschläge beträgt 60—70 in der Minute. Nach vorsichtiger Abhebung der Haut erkennt man das Herz als ein kleines Bläschen, welches zwischen dem hinteren, oberen Rande der Beckenknochen und dem Querfortsatze des ersten Schwanzwirbels und noch etwas über diesen hinaus liegt. Die das Herz umgebenden Muskeln sind folgende: kranial der *M. ileo-costalis*, kaudal der *M. ileo-caudalis* und ventral der *M. caudali-ileo-femoralis*. Während bei bei fußlosen Sauriern (bei Anguiden und Amphisbaeniden) die Lymphherzen zwischen den sich gabelnden Querfortsätzen (Lymphapophysen) des Sakralwirbels liegen, sind bei Eidechsen die distalen Enden der Querfortsätze zur Aufnahme der Lymphherzen ausgehöhlt. Ähnliche Verhältnisse bestehen nach den Angaben von Hyrtl (1880) auch bei *Pseudopus Pallasii*.

Die Gestalt des Herzens ist eiförmig, wobei das Herz mit seinem breiten Ende kaudalwärts orientiert ist. Außen ist das Herz von Bindegewebe umgeben. Seine Wand ist aus miteinander verflochtenen quergestreiften Muskelfasern aufgebaut und im Innern mit Endothel ausgekleidet. Die durchschnittlichen Längen- und Breitenmaße sind folgende:

	Länge in μ	Breite in μ
<i>L. agilis</i>	750	450—600
<i>L. vivipara</i>	800—880	420—500
<i>Draco volans</i>	1000	800
<i>D. fimbriatus</i>	2200	1350
<i>Ptychozoon homalocephalum</i>	2000	1050
<i>Colotes jubatus</i>	1300	

Von Grodzinski (1929) ist das Volumen des Lymphherzens von *Apathosaurus* schätzungsweise auf 8000 cbcm und das des *Diplodocus Carnegiei* auf 20000 cbcm bestimmt worden.

Die Lymphherzen von *Anguis fragilis* haben nach Cligny zwei Abteilungen, von denen die vordere eine Herzkammer, die hintere eine Art Vorhof darstellen soll. Zwar verfügen wir nicht über eigene Beobachtungen, doch wäre es sehr wohl möglich, daß die Einschnürung der Herzen durch die Lymphapophysen hervorgerufen ist.

Nach Janicki steht jedes Lymphherz sowohl mit dem Subvertebraltamm als auch mit dem Seitenstamm in Verbindung. Die einmündenden Lymphgefäße sind mit paarigen Klappen versehen, welche den Rückfluß der Lymphe verhindern. Ebenso besitzt das Ausflußgefäß eine solche Klappe. Nach den Angaben von Spanner (1926) münden die Lymphherzen bei *L. agilis* und *L. vivipara* in die V. ischiadica und haben hier wie überhaupt bei Reptilien die Aufgabe, »das Blut der Nierenpfortader unter Druck zu setzen und es so in die Kapillaren zu treiben«.

Bezüglich der Entwicklung der Lymphherzen sei noch erwähnt, daß dieselben sich als selbständige Zentra der Lymphgefäße des hinteren Körperabschnittes schon frühzeitig entwickeln. Sie machen sich schon zu einer Zeit bemerkbar, wenn die Subvertebral- und Seitenstämme sich eben erst angelegt haben. Auch scheinen sie sich schon frühzeitig mit Ästen der großen Stämme in Verbindung zu setzen, da dieselben bei Injektionen vom Seitenstamme aus als kleine punktförmige Bläschen sichtbar werden.

Zusammenfassung.

In frühen Entwicklungsstadien bestehen zwei Trunci subvertebrales, welche sich später zu einem einheitlichen Stamme vereinigen. Durch Vermittelung des Sinus jugularis mündet der Subvertebraltamm beiderseits in die Venae cardinales. In der Seitenlinie des Körpers und Schwanzes verlaufen die Trunci laterales, die sich kranial durch die Axillarsinus mit dem Sinus jugularis und kaudal mit den Lymphherzen in Verbindung setzen. Vom Kopfe und Halse leiten die Trunci jugulares und die Trunci laterales colli die Lymphe in die Sinus jugulares über. Bemerkenswert sind die sich unter der Haut des Halses ausbreitenden

Lymphgefäßnetze und Sinus sowie der die Thyreoidea vollständig einschließende Sinus thyroideus.

Die Lymphherzen nehmen die Lymphe hauptsächlich aus dem Schwanz und den Hinterextremitäten auf und leiten dieselbe in die Venae ischiadicae über, wodurch sie den Blutkreislauf im Bereiche der Nieren fördern.

Wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, bieten die Saurier, wenigstens in frühen Entwicklungsstadien ein Bild einer sehr einfachen, symmetrischen Anordnung der Lymphgefäßstämme dar. Es gibt zwei in der Tiefe verlaufende Stämme im hinteren und vorderen Körperabschnitt, d. i. die Trunci subvertebrales und die Trunci jugulares. Diesen entsprechen die oberflächlich verlaufenden Trunci laterales und die Trunci laterales colli. Alle Stämme münden durch Vermittelung von Sinus auf der Höhe des Blutherzens in die Venen. In späteren Entwicklungsstadien und bei Erwachsenen wird diese symmetrische Anordnung durch Verschmelzung der Subvertebralstämme gestört. Das in der Beckengegend ebenfalls symmetrisch angeordnete Lymphherzenpaar bildet eine zweite Verbindung zwischen dem Lymph- und Blutgefäßsystem.

Literatur.

1. Bazin A. Recherches zootomiques sur le système lymphatique des reptiles. Annales d'Anatomie 1839 (referiert auf 39 Seiten das Werk von Panizza: Sopra il sistema linfatico dei Rettili). — 2. Bruner H. L. On the cephalic veins and sinuses of reptiles with description of a mechanism for raising the venous blood-pressure in the head. Amer. Journ. of Anat. V. 7, 1907. — 3. Calori L. Sulla splancnologia e sui vasi sanguiferi che le appartengono non che sul sistema linfatico dell' Uromastix spinipes Merr. Mem. Ac. Sc. Instit. Bologna Ser. II, t. 2. 1863. — 4. Cligny A. Vertèbres et coeurs lymphatiques des Ophidiens. Thèse. Lille 1899. — 5. Grodzinski Z. Über die Lymphherzen von fossilen Reptilien. Bull. Ac. Sc. Pol. Cracovie 1929. — 6. Hoyer H. Über das Lymphgefäßsystem der Eidechsen. Anat. Anz. B. 73. 1931. — 7. Huntington G. S. The development of the lymphatic system in the Reptiles. Anat. Rec. V. 5. 1911. — 8. Hyrtl J. Beiträge zur vergleichenden Angiologie III. Über die Lymphherzen des Scheltopusik (Pseudopus Pallasii). Denkschr. Ak. Wiss. Wien B. 1. 1850. — 9. Janicki S. Untersuchungen über den Bau der Lymphherzen bei Eidechsen. Bull. Ac. Sc. Pol. Cracovie. 1926. — 10. Jossifow G. Sur le système lymphatique du têtard de la grenouille et du lézard. Mém. Ac. St. Pétersbourg. Sér. 8-e, t. 15. 1904. — 11. Kozicka J. Über den Bau und die Entwicklung der Haftballen bei Geckoniden. Bull. Ac. Sc. Cracovie. 1913. —

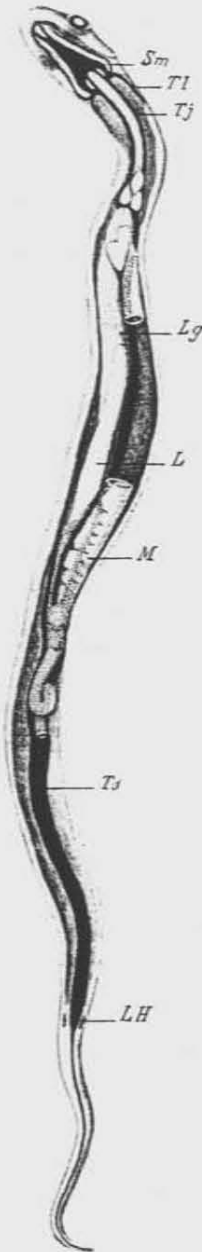
12. Leydig F. Muthmaßliche Lymphherzen bei Pseudopus. Zool. Anz. B. 9 1886. — 13. Meyer J. Systema amphibiorum lymphaticum. Diss. inaug. Berolini 1845. — 14. Müller J. On the existence of four distinct Hearts, having regular pulsations connected with the Lymphatic System in certain Amphibious Animals. Philosoph. Transact. 1833 dasselbe deutsch in Arch. f. Anat. u. Phys. 1834. — 15. Panizza B. Sopra il sistema linfatico dei rettili. Pavia 1833. — 16. Rusconi M. Riflessioni sopra il sistema linfatico dei rettili. Pavia 1845. — 17. Salle O. Untersuchungen über die Lymphapophysen der Schlangen und schlangenähnlichen Saurier. Inaug. Diss. Göttingen 1881. — 18. Siedlecki M. Über die lymphatischen Gefäße in den Flughäuten der fliegenden Drachen. Bull. Ac. Sc. Cracovie 1915. — 19. Smalian C. Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. B. 41. 1885. — 20. Spanner R. Beiträge zur Kenntnis des Venensystems der Reptilien. Verh. Anat. Ges. Freiburg i/B. 1926. — 21. Spanner R. Über die Wurzelgebiete der Nieren-, Nebennieren- und Leberpförder bei Reptilien. Morph. Jahrb. B. 63. 1929. — 22. Tretjakoff D. Die orbitalen Sinusse bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln. Morph. Jahrb. B. 64. 1930.

B. Ophidia.

Eine Beschreibung des Lymphgefäßsystems der Schlangen hat nur Panizza (1833) geliefert. Von allen übrigen Forschern, die sich mit den Lymphgefäßen der Schlangen beschäftigt haben, sind, wie wir weiter unten sehen werden, nur kleine Beiträge geliefert worden. Von diesen Arbeiten sei hier nur diejenige Jourdain (1880) genannt, welcher als erster die Existenz des Seitenstammes bei Schlangen hervorgehoben hat. Nur in mittelbarer Beziehung zu unserem Thema steht die Arbeit von Salle (1881), welcher die eigentümliche Gabelung der letzten Rippe und der Querfortsätze der Sakralwirbel bei Schlangen beschreibt und dieselbe zu den Lymphherzen in Beziehung setzt.

Meine Beobachtungen sind an injizierten Exemplaren von *Tropidonotus natrix*, und zwar an Embryonen von 70 mm Länge an aufwärts bis zu ausgeschlüpften und ferner an erwachsenen Tieren, auch an einer erwachsenen Kreuzotter (*Pelias berus*) ausgeführt worden. Demnach stellt sich der Verlauf der Hauptstämme folgendermaßen dar: In der Bauchhöhle verläuft ein mächtiger Stamm, den ich seiner Lage und seinen Beziehungen zu den Organen der Bauchhöhle nach in seiner ganzen Ausdehnung als Truncus subvertebralis (Fig. 31) bezeichne. Panizza hat den vorderen vom Magen bis zum Herzen reichenden Abschnitt als

Fig. 31. Embryo von *Tropidonotus natrix* von 180 mm Länge. Der vordere und hintere Teil des Darmkanals sowie die Gonaden sind entfernt. Lg—Länge, L—Leber, M—Magen, Sm—Sinus mesenterialis, Tj—Truncus jugularis, Ts—Truncus subvertebralis, LH—Lymphherz. Vergr. 1:1.



Ductus thoracicus bezeichnet, den hinten vom After zum Magen sich erstreckenden als Cisterna.

Der Stamm entspringt als schwaches Gefäß an der Schwanzspitze, verläuft die A. caudalis umschließend unterhalb der Wirbelkörper und gelangt unter allmählicher Größenzunahme bis zur Analgegend, woselbst er in die Bauchhöhle eintritt und direkt in den starken Subvertebralstamm (nach Panizza in die Cisterna) übergeht. Nach E. Weber (1835) sollen bei *Python tigris* auf der Höhe der Lymphherzen 2 von einer fibrösen Membran bedeckte Lymphstämme der Wirbelsäule anliegen, welche in die Cisterna chyli münden. Wie schon Panizza richtig beobachtet hat, nimmt das vom Schwanz herkommende Gefäß in der Analgegend zahlreiche Lymphgefäße aus der Umgebung der Kloake auf, und zwar aus dem dichten die Corpora cavernosa penis umspinnenden Netze, aus der Wand der Kloake und aus dem zu Seiten der letzteren liegenden Plexus, der nach meinen Beobachtungen mit dem später noch zu besprechenden Seitenstamme in enger Verbindung steht.

Nach dem Eintritt in die Bauchhöhle nimmt der Subvertebralstamm bedeutend an Umfang zu und verläuft unterhalb der Wirbelsäule, zwischen dieser und dem Darm in gerader Richtung nach vorne (Fig. 31). Daß dieser Abschnitt des Stammes aus 3 bis 4 Lymphgefäßen hervorgehen soll, die die Lymphe aus dem Rückenmark und dem Penis aufnehmen, wie dies Pa-

nizza beschreibt, kann ich nicht bestätigen. In der Gegend des Mitteldarmes, wo derselbe eine Schlinge bildet, wendet sich der Stamm etwas nach rechts und dann über dem Endabschnitte der Leber nach links zum unteren Abschnitte des Magens. Auf dieser Strecke verbreitert sich der Stamm noch beträchtlich, so daß man diesen Abschnitt sehr wohl als Cisterna bezeichnen könnte. Wie Panizza richtig angibt, nimmt der Stamm auf dieser Strecke Lymphgefäße aus den Nieren, Hoden, dem Darm und Magen auf.

Auf der dorsalen Seite des unteren Magenabschnittes zweigt sich vom Hauptstamme ein ziemlich starkes Gefäß ab, welches auf der Magenwand eine Strecke nach vorne verläuft und sich dann wieder mit dem Stamme vereinigt, aber auch schon vorher auf seinem kurzen Verlaufe durch kurze Anastomosen mit dem Hauptstamme in Verbindung tritt (siehe Fig. 31). Da ich diese Abzweigung an verschiedenen Präparaten beobachtet habe, so darf dieselbe als eine ständige angesehen werden. Das abgezweigte Lymphgefäß begleitet nach meinen Befunden ein Blutgefäß, und zwar die A. gastroduodenalis (Gadow), die sich weiterhin in feine Gefäße auflöst, während das sie begleitende Lymphgefäß nach kurzem Verlaufe sein Ende erreicht und sich wieder mit dem Hauptstamme verbindet¹⁾.

¹⁾ Nach Panizza endet die Cisterne in jener Gegend auf der linken Seite («verso il principio dello stomaco al lato sinistro del cavo abdominale») mit einem blinden Ende. Meiner Meinung nach hat sich Panizza durch die übermäßige Dehnung der Cisterne durch das Quecksilber irreleiten lassen, da ich ein solches blindes Ende nicht beobachtet habe. Weiterhin behauptet er, daß fast am Ende der Cisterne auf ihrer rechten Seite 4 und mehr Lymphgefäße entspringen, welche zu einem Stamme vereinigt den linken Ductus thoracicus bilden. Der Stamm verläuft nach seiner Beschreibung in der Weise weiter, wie ich dies oben geschildert habe.

Die Beschreibung Panizza ist nicht klar, doch glaube ich aus derselben entnehmen zu können, daß er die von mir oben beschriebene Abzweigung beobachtet und diese als den Anfang des linken Ductus bezeichnet hat, da er behauptet, daß der Stamm in seinem Anfangsabschnitte mittels 2–3 Lymphgefäßen mit dem rechten Ductus kommuniziert. Nach Panizza beginnt der rechte Ductus («anteriore, inferiore... comunque, si voglia chiamare») mit einem blinden Ende hinter dem Pankreas und der Milz. Nachdem er einige Äste aus der Cisterne erhalten hat, nimmt er bedeutend an Umfang zu. Mittels einiger Äste steht derselbe mit dem linken Ductus in Verbindung. Auf seinem weiteren Verlaufe umgibt er die Leber und weiter die V. cava und endet blind an der Stelle, wo die letztere durch das Perikard hindurchgeht. Die Lymphe soll aus diesem Stamme durch Ver-

Weiter kranialwärts verläuft der Truncus subvertebralis auf der dorsalen Wand des Oesophagus, da derselbe infolge der auf der rechten Seite gelegenen Leber und Lunge von der Mittellinie etwas nach links abgedrängt ist. Erst auf der Höhe der Herzspitze spaltet sich der Stamm den beiden Ästen der Aorta entsprechend in einen linken und rechten, dabei behält der linke, der die Fortsetzung des eigentlichen Stammes bildet, die Dimensionen des letzteren bei, während der rechte wesentlich dünner ist und daher von Panizza nur als Abzweigung vom Hauptstamme angesehen wird (Fig. 32). Rusconi (1845) hat diese Verhältnisse bei *Coluber flavescens* so dargestellt, wie ich dies oben geschildert habe. Dieser Beschreibung ist dann auch Stannius (1854) gefolgt. Wie Panizza beschreibt, umkreist der linke Ductus das Herz, tritt mit dem Sinus thyreoideus in Verbindung und mündet in die V. cava anterior (Panizza meint wahrscheinlich die V. jug. sin.), und zwar liegt die Mündung an der Stelle, wo die Vene die linke Aorta kreuzt. Der vom Stamme mitsamt der rechten Aorta sich abzweigende rechte Ast verläuft dorsal vom Herzen und geht mit dem Sinus ebenfalls eine Verbindung ein. Panizza gibt nur an, daß dieser rechte Stamm zur Bildung des Plexus thyreoideus beiträgt.

Auf seinem ganzen Verlaufe umhüllt der Lymphstamm die arteriellen Stämme, und zwar auf der Strecke von der Schwanzspitze bis zur Leibeshöhle die A. caudalis und von dort bis zum Herzen die Aorta. Letzteres hat schon Fohmann (1827) gesehen. Er schreibt nämlich: »Der Milchbrustgang der Schlangen umfaßt die Aorta scheidenartig und die ihn zusammensetzenden Äste bekleiden auf dieselbe Weise die von der Aorta abgehenden Stämmchen und Zweige zu den verschiedenen Organen, in die

mittelung der Lungenlymphgefäße zu dem über dem Herzen liegenden Plexus gelangen.

Eine einheitliche Umhüllung der Leber durch die Injektionsmasse habe ich mehrmals beobachtet, doch ist dies sicher ein durch übermäßigen Druck hervorgerufenes Kunstprodukt, denn in der Mehrzahl der Fälle ließen sich Lymphgefäße nur bis zur Leber verfolgen. Somit dürfte die Annahme eines rechten blind endigenden Ductus auf einem Irrtum von Seiten Panizzas beruhen. Er hat die Wendung des Ductus nach rechts als Anfang seines rechten Ductus genommen und die Abzweigung als den linken. Auf dieser Angabe fussend spricht auch Stannius (1846) von 2 Ductus bei Schlangen.

sie sich auflösen«. Überdies hat Fohmann bei einem Schlangembryo beobachtet, daß ein »Zusammenhang zwischen der Nabelscheide und dem Milchbrustgang« besteht. In der Tat lassen sich im Nabel Lymphgefäße feststellen, die bis zum Subvertebralstamm führen.

Die Einscheidung der Aorta durch den Subvertebralstamm wird außer von Fohmann ausdrücklich von E. Weber, Panizza und Calori (1863, p. 593) hervorgehoben. Überdies bemerkt Weber, daß die Lymphgefäße bei Schlangen im Durchmesser größer sind als die Arterien und Venen und stellenweise die Weite des Darmkanales erreichen. Weber stellt die Einscheidung bei *Python* und Rusconi bei *Coluber flavescens* dar und weist derselben eine ganz besondere Bedeutung zu.

Wie aus der Beschreibung der Forscher und aus meinen eigenen Beobachtungen hervorgeht, ist bei Ophidiern nur ein Stamm vorhanden, der die Lymphe sowohl aus dem Schwanzabschnitt als auch weiterhin aus den Bauchorganen aufnimmt. Derselbe teilt sich erst unmittelbar am Herzen den beiden Aorten entsprechend in zwei Stämme (Fig. 32), welche die Aorten weiter kopfwärts begleiten und schließlich in einen großen Sinus münden. Dieser Sinus, welcher auch die Kopf- und Halsstämme aufnimmt, entspricht den bei Eidechsen an der gleichen Stelle liegenden Sinus retrocardialis, thoracici und jugulares. Derselbe mündet beiderseits in die Jugularvenen, jedoch ist die rechtsseitige Mündung, wie ein von einem meiner Schüler ausgeführtes Plattenmodell dartut, groß und mit einer zweiteiligen Klappe versehen, während die linke Mündung unscheinbar und nur mit einer einfachen Klappe versehen ist. Durch die Sternchen in der Fig. 33 ist die Lage der Mündungen bestimmt, die sich also beiderseits auf gleicher Höhe befinden, und zwar rechts an der Vereinigung der V. vertebralis mit der V. jugularis dextra (Fig. 33**).

Aus der Anordnung der Gefäße darf man wohl schließen, daß die erste Anlage der Trunci subvertebrales eine paarige gewesen ist und die Paarigkeit sich noch an ihrem Endabschnitte, nämlich an den die beiden Aorten umhüllenden Lymphgefäßästen offenbart, daß aber im übrigen schon frühzeitig eine Verschmelzung zu einem einheitlichen Stamme erfolgt ist.

In der bisherigen Beschreibung wurde vermerkt, daß der Subvertebralstamm samt der Cisterne die Lymphe nur von den in



Fig. 32. Die großen Lymphstämme der Herzgegend eines Embryos von *Tropidonotus natrix* von 130 mm Länge. Tsd—Truncus subvertebralis dexter, Tss—Truncus subvertebralis sinister, Tjd—Truncus jugularis dexter, Tjs—Truncus jugularis sinister, Lv—Vas lymphaticum vertebrale, Thyr—Thyreioidea, Th—Thymus, Vc—Vena cardialis.

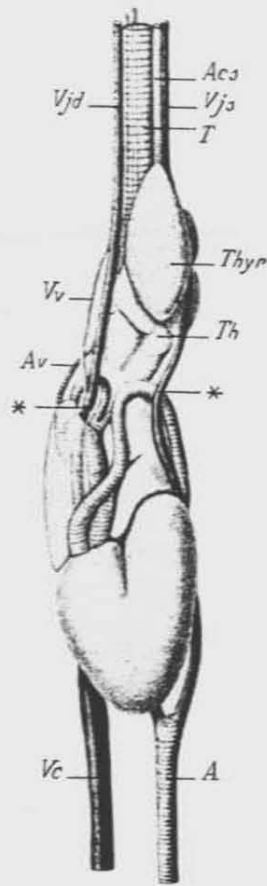


Fig. 33. Die Blutgefäßstämme der Herzgegend eines Embryos von *Tropidonotus natrix* von 130 mm Länge. A—Aorta, Acs—Arteria carotis sinistra, Av—Arteria vertebralis, Vc—Vena cardinalis, Vjd—Vena jugularis dextra, Vjs—Vena jugularis sinistra, Vv—Vena vertebralis, T—Trachea, Thyr—Thyreioidea, Th—Thymus, **—Lage der Mündungen des Lymphgefäßsystems in die Jugularvenen.

der Bauchhöhle liegenden Organen aufnimmt. Indessen konnte ich bei meinen Untersuchungen noch ein anderes System von Lymphgefäßen nachweisen, das in engster Beziehung zu den Wirbeln und Rippen steht und sich mit dem Truncus verbindet. Dasselbe scheint für die Ophidier charakteristisch zu sein. Ich habe diese Gefäße sowohl bei Embryonen der Ringelnatter beobachtet als auch bei erwachsenen Exemplaren der Natter und Kreuzotter. Panizza scheint etwas von diesem System gesehen zu haben, da er behauptet, daß der Ductus thor. sin. bei *Boa amethystina* 12–14 Lymphgefäße von Rückenmark erhält und daß derselbe bei *Coluber flavescens* die Lymphe direkt aus dem Rückenmark aufnimmt. Jedoch verhalten sich diese Gefäße nicht so einfach, wie Panizza es darstellt. Es liegen viel kompliziertere Verhältnisse vor, wie aus der folgenden Beschreibung hervorgeht.

Um sich die Lage und den Verlauf der Lymphgefäße zu vergegenwärtigen, ist es notwendig, einen Blick auf die arteriellen Gefäße zu werfen. Wie oben bereits bemerkt wurde, verläuft die Aorta vom Herzen unterhalb der Wirbelsäule bis zum Ende der Bauchhöhle und weiterhin am Schwanz als A. caudalis. Sowohl die Aorta wie auch die A. caudalis entsendet auf der Höhe eines jeden Wirbels eine unpaarige Arterie in dorsaler Richtung, welche Rückenmark, Muskeln und Haut versorgt und nach Grodziński (1928) als A. segmentalis dorsalis zu bezeichnen ist. Auf der Strecke zwischen dem Herzen und Kopfe verläuft unterhalb der Wirbelsäule die unpaarige A. vertebralis (Cuvier, Panizza, Rathke s. A. collaris (Schlemm)), die aus der rechten Aorta hervorgeht und die rechte Carotis ersetzt. Schon Rathke (1839) hatte kurz angegeben, daß von der A. vertebralis Äste entspringen, welche zu den Zwischenrippenmuskeln, dem Rückenmark, den Rückenmuskeln und zu der Haut verlaufen. Grodziński hat diese Arterien als paarige neuerdings genauer beschrieben und sie ebenfalls Aa. segmentales dorsales benannt.

Die A. vertebralis wird von dem später noch zu besprechenden Vas lymphaticum vertebrale umgeben und ebenso von Lymphgefäßen die von der A. vertebralis entspringenden Segmentalarterien sowie auch sämtliche übrigen Segmentalarterien, die aus der Aorta und A. caudalis hervorgehen. Den Arterien entsprechend bezeichne ich dieselben als Vasa lymphatica segmentalia. Diese Lymphgefäße stellen Verbindungsglieder zwischen den großen

Lymphstämmen einerseits und dem sich auf den Wirbeln und Rippen ausbreitenden Lymphgefäßsystem andererseits dar. Wie aus Fig. 34 ersichtlich ist, verbindet sich ein jedes der in der Mittellinie liegenden segmentalen die betreffende Arterie umgebenden

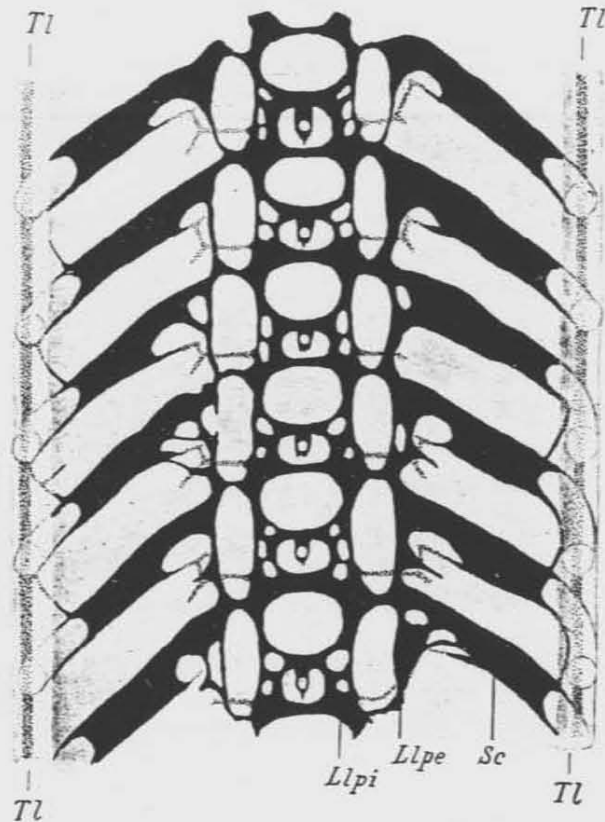


Fig. 34. Die Lymphgefäße der Wirbelsäule und Rippen eines Embryos von *Tropidonotus natrix* von 110 mm Länge von der Ventralseite. Llpi — Vas lymphaticum paravertebrale internum, Llpe — Vas lymphaticum paravertebrale externum, Sc — Sinus costalis, Tl — Truncus lateralis.

Lymphgefäße mit einem Lymphgefäß, welches am Hinterrande eines jeden Wirbelkörpers quer verläuft und lateral in zu Seiten der Wirbelkörper in der Längsrichtung verlaufende Lymphgefäße übergeht. Ein zweites darartiges Quergefäß, das aber zu den

Segmentalgefäßen keine direkte Beziehung hat, liegt am Vorderrande eines jeden Wirbelkörpers. Infolgedessen sieht man median eine Reihe von abwechselnd großen und kleinen Räumen, von denen die ersteren der Mitte der Wirbelkörper, die kleinen dem Zwischenwirbelräume entsprechen (Fig. 34). Inmitten der seitlichen Längsgefäße, die ich als innere paravertebrale bezeichne (Vas l. longitudinale paravertebrale int.), machen sich auf der Höhe der Zwischenwirbelräume 2—3 kleine Löcher jederseits bemerkbar, welche die Lage der Segmentalvenen, Venae segmentales, bezeichnen. Weiter lateral bildet sich ein äußeres Längsgefäß (Vas l. longitudinale paravertebrale ext.) aus, welches durch Queranastomosen mit dem inneren Längsgefäß und den Quergefäßen am Vorderrande eines jeden Wirbelkörpers zusammenhängt. Dieses äußere Längsgefäß macht keinen so einheitlichen Eindruck wie das innere, da dasselbe aus dünneren und dickeren Abschnitten besteht. Lateralwärts gehen die äußeren Längsgefäße Verbindungen mit den Lymphgefäßen der Rippen ein.

Auf der Innenseite einer jeden Rippe befindet sich ein breites Lymphgefäß, das infolge seiner Ausdehnung eher als Rippensinus (Sinus costalis) zu bezeichnen wäre. Jeder dieser Rippensinus verbindet sich unmittelbar mit dem äußeren paravertebralen Längsgefäß und ferner noch mit dem inneren vermittelt Lymphgefäße, welche vom hinteren Rippenrande ausgehen und in der Tiefe zum inneren Längsgefäß verlaufen. Vom vorderen Rande eines jeden Rippensinus geht distal ein Gefäßast ab, der sich mit einem lang ausgezogenen Aste des vorausgehenden Rippensinus in Verbindung setzt (Fig. 34 u. 35). Infolgedessen stehen die Lymphsinus der Rippen nicht nur proximal, sondern auch distal miteinander in Kommunikation. Die Rippensinus treten ferner noch mit dem Truncus lymph. lateralis in Beziehung, wie dies noch weiter unten genauer geschildert werden soll.

Das sich an der Wirbelsäule und an den Rippen ausbreitende Lymphgefäßsystem ist so kompliziert und eigenartig, wie wir es bei keiner anderen Ordnung der untersuchten Reptilien finden. Es ist dies vielleicht dadurch zu erklären, daß in keiner anderen Tiergruppe bei der Überwältigung und bei dem Verschlingen der Beutetiere das Blut- und Lymphgefäßsystem so starken und andauernden Pressungen ausgesetzt ist wie bei Schlangen. Daher bilden sich zahlreiche Nebenwege aus, damit das Blut und die

Lympe keine allzugroßen Stauungen erfährt. Nebenbei sei erwähnt, daß das beschriebene Lymphgefäßsystem durch Injektion leicht darzustellen ist, wenn an den Körper zwei Ligaturen angelegt werden und dann die Injektion von dem Seitenstamme auf der zwischen den Ligaturen liegenden Strecke vorgenommen wird.

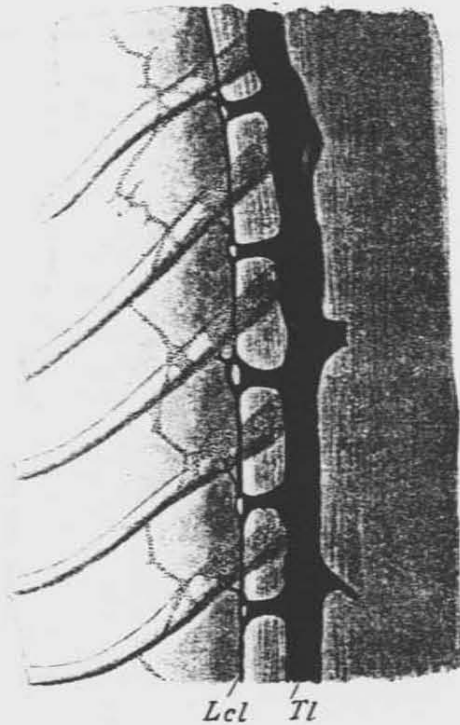


Fig. 35. Die Lymphgefäße der rechten Seite eines Embryos von *Tropidonotus natrix* von 110 mm Länge. Tl—Truncus lateralis, Lcl—Vas collaterale laterale.

Der Seitenstamm und die Lymphgefäße der Haut.

In der Literatur finden sich nur vereinzelte Bemerkungen über den Seitenstamm und über die Hautlymphgefäße. Der Seitenstamm wird zuerst von Jacobson (1848) angeführt, aber nicht genauer beschrieben. Leydig (1873) macht über die Lymph-

gefäße der Haut folgende Bemerkung: »Unter der Haut der Schlangen... verbreiten sich zwischen der äußeren Bedeckung und der Muskulatur des Stammes Lymphräume, die sich gerne zu einer lymphdrüsenartigen Substanz umgestalten«. Ferner finden sich in der Arbeit von Zenneck (1894) Beobachtungen an lebenden Embryonen von *Tropidonotus*, die sich auf den vorliegenden Gegenstand beziehen, aber anders gedeutet werden müssen, als dies der Verfasser tut. Jourdain (1880) hat die Seitenstämme bei *Python* gesehen und mit denjenigen der Fische verglichen. Cligny (1899) nennt bei Besprechung der Lymphherzen den Seitenstamm Sinus lymphatique lateral. Schon auf Grund der obigen Literaturangaben darf man annehmen, daß in der Haut der Schlangen Lymphgefäße vorhanden sind. Wenn Zenneck dieselben nicht erwähnt, so hat er sich durch die Füllung derselben mit roten Blutkörperchen und die dadurch bedingte Rötung der Gefäße irreleiten lassen¹⁾.

¹⁾ Zenneck spricht in seiner Arbeit nur von Arterien und Venen. Daß auch Lymphgefäße vorhanden sein können, hatte er nicht vermutet. Seine Beobachtungen an frischen Embryonen sind im allgemeinen richtig, nur hat er die Lymphgefäße mit Blutgefäßen verwechselt. Sein Längsstreifen III ist, wie dies bereits von Grodziński berichtet worden ist, der Truncus longitudinalis lateralis, welcher von ihm als V. epigastrica bezeichnet wird. Die Vene, welche hinter dem Auge der V. epigastrica entspricht, ist seiner Meinung nach die Vena jugularis selbst. Es ist wohl möglich, daß Zenneck die dort verlaufende Vene (nach Grodziński die V. capitis lateralis) gesehen hat, doch wäre es auch möglich, daß er das dort verlaufende mit Blut gefüllte Lymphgefäß gesehen hat. Für die Fortsetzung der V. epigastrica auf den Schwanz schlägt Z. den Namen V. epurica vor, doch ist diese letztere nicht eine Vene, sondern die Fortsetzung des Truncus longitudinalis auf den Schwanzabschnitt. Infolgedessen muß auch die von Z. angenommene Verbindung der V. epigastrica mit der V. cardinalis durch ein Quergefäß, wie dies Z. in der schematischen Fig. 9 darstellt, als nicht existierend angenommen werden. Was die Bezeichnung V. epigastrica selbst anbetrifft, so beruft sich Z. zwar auf Rathke, der dieselben jedoch nur als kurze und vergängliche Gefäße schildert, führt aber weiter die Beschreibung der Venen von Hoffmann an. Nach Angabe des letzteren soll die V. epigastrica in der Höhe der Chorda verlaufen, was offenbar auch ein Irrtum ist, da die V. epigastrica, wie dies Rathke richtig angegeben hat, stets in der Bauchwand verläuft. Außerdem bezieht sich die Beschreibung von Hoffmann im wesentlichen auf Eidechsen, da er von Stadien spricht, bei denen die Extremitätenanlagen entweder noch nicht vorhanden oder schon sichtbar sind.

Ich weiß aus eigener Erfahrung, daß bei Natterembryonen Blutkörperchen sehr leicht aus den Blutgefäßen in Lymphgefäße übergehen. Es ist dies selbst bei der vorsichtigsten Behandlung der Embryonen nicht zu vermeiden und es ist dann schwierig, zu entscheiden, was Blut- und was Lymphgefäß ist. Doch ist erstens durch die Untersuchungen von Grodziński festgestellt worden, daß in der Haut auf der Höhe der Chorda keine venösen Längsstämme vorhanden sind und ferner ist es mir gelungen, durch die Injektion des Längsstammes nach vorheriger Abbindung gewisser Strecken des Schlangenkörpers die Injektionsmasse bis in den Truncus subvertebralis zu treiben, ohne daß irgend ein Blutgefäß gefüllt worden wäre. Somit kann an der Existenz des von Jacobson, Jourdain und Cligny beschriebenen Seitenstammes kein Zweifel bestehen und demselben würde der von Zenneck mit Blut gefüllte Seitenstreifen III entsprechen.

Diese Stämme sind schon bei Embryonen von 70 mm Länge recht gut entwickelt und erreichen bei erwachsenen Exemplaren eine bedeutende Dicke. Sie erstrecken sich vom Schwanzende, allmählich dicker werdend, bis fast zum Kopfe, wo sie medialwärts in die Tiefe dringen und sich mit den Jugularstämmen verbinden (Fig. 31 u. 37). Außerdem stehen die Seitenstämme durch segmentale Seitenäste mit den oben erwähnten Rippensinus im Zusammenhang. Doch ist diese Verbindung nicht unmittelbar, sondern wird durch Lymphgefäße vermittelt, welche folgende Anordnung haben. Jedes der von den Rippen kommenden Lymphgefäße vereinigt sich zunächst mit einem segmental angeordneten Lymphgefäß, das die Äste der Arteria und Vena musculocutanea prima (Grodziński) umgibt, und dann erst vermittelt dieser mit dem Seitenstamm in Verbindung tritt (Fig. 35). Überdies findet sich bei gelungener Injektion noch ein seitliches Längsgefäß, das am Rande der dorsalen Längsmuskulatur gelegen sämtliche segmentalen Lymphgefäße miteinander verbindet. Dieses

Alle anderen von Zenneck beobachteten Streifen sind auf Blutgefäße zurückzuführen. Der Streifen I entspricht der V. longitudinalis dorsalis (Grodziński). Der Streifen II wird nach Zenneck „gänzlich oder wenigstens eine Strecke weit ersetzt durch einzelne gleich weit voneinander entfernte rote Punkte“ und stellt die Enden der segmental angeordneten Hautmuskelgefäße dar. Der Streifen IV entspricht den eigentlichen epigastischen Gefäßen.

Gefäß ist stets viel schwächer als der Hauptstamm und stellt eine Nebenleitung des Hauptstromes dar. Ich bezeichne denselben als kollaterales Seitengefäß.

Auf der Höhe der Kloakenmündung geht der seitliche Hauptstamm zahlreiche Verbindungen mit den um die Kloakenöffnung reichlich und netzartig ausgebreiteten Lymphgefäßen ein. Diese letzteren sind auch schon von Panizza gesehen und dargestellt worden. Zu Seiten der Kloake sollen sich nach ihm wohl ausgebildete Plexus befinden. Weiterhin im Schwanzabschnitte verläuft der Truncus lateralis wieder als einheitlicher Stamm bis zur Schwanzspitze. Es ist dies das Gefäß, welches Zenneck irrtümlich als V. epurica bezeichnet hat. Der Truncus lateralis wendet sich nach Aufnahme der Lymphgefäße des Kopfes unmittelbar am Kopfe medialwärts und in die Tiefe und mündet jederseits in den Truncus jugularis. Von diesen Verbindungen abgesehen liegt die Bedeutung des Seitenstammes darin, daß derselbe sämtliche Lymphgefäße der Haut, des Rumpfes und des Schwanzes aufnimmt.

Nachdem Rathke beobachtet hatte, daß die Hautvenen anfangs ein unregelmäßiges Netz bilden, das sich erst später in ein regelmäßiges umwandelt, hat Grodziński diese Verhältnisse genauer untersucht und bei älteren Embryonen feststellen können, daß in den regelmäßig angeordneten Netzen neben Arterien auch Venen verlaufen. Auf Grund der Lymphgefäßinjektionen kann ich zu diesen Befunden noch hinzufügen, daß die Blutgefäße von Lymphgefäßen begleitet werden, die demnach die gleiche Anordnung wie jene aufweisen, wie dies Fig. 36 dartut. Wir sehen in dieser Abbildung den Seitenstamm in der Tiefe verlaufen und in denselben münden Lymphgefäße von den dorsalen und ventralen Partien der Haut ein. Die Lymphgefäße bilden ein regelmäßiges Netz, dessen Knotenpunkte unter einer jeden Schuppe liegen. Anders ausgedrückt, gehen von jedem Knotenpunkte Lymphgefäße nach vier Richtungen aus, welche sich mit den unter den benachbarten Schuppen liegenden Knotenpunkten verbinden und so fort. Dabei ist es außerordentlich charakteristisch, daß 2, meistens 3 Lymphgefäße zwischen zwei benachbarten Knotenpunkten verlaufen. Es sind das eben die Lymphgefäße, welche die nebeneinanderliegenden Arterien und Venen begleiten. Die Figur 36 stellt also gewissermaßen das Negativ zu den po-

sitiven Abbildungen der Blutgefäße von Grodzinski dar. Dasselbe gilt auch von den Lymphgefäßen der Bauchschuppen, nur daß hier das den Rumpfschuppen entsprechende kleinmaschige Lymphgefäßnetz infolge der Breitenausdehnung der Bauchschuppen in die Quere ausgezogen und durch Maschen, die von einer Körperseite zur anderen reichen, ersetzt wird. Doch auch hier sind 2–3 die Blutgefäße begleitende Lymphgefäße vorhanden.

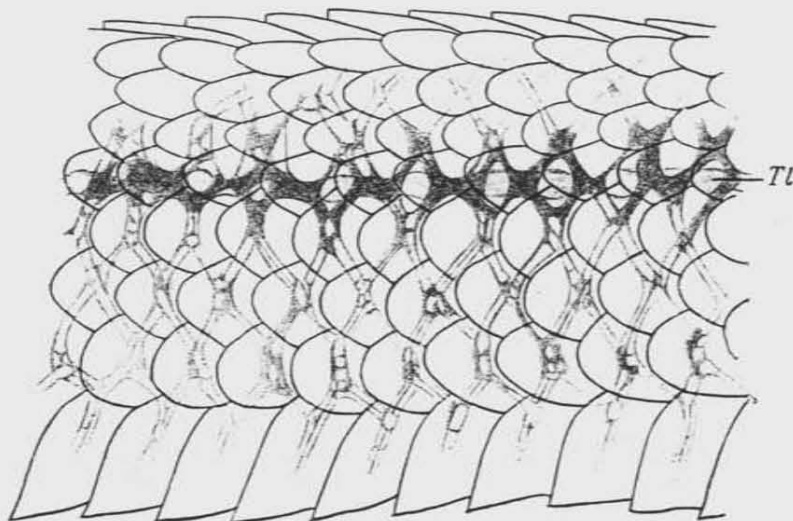


Fig. 36. Seitenansicht der Körperoberfläche eines Embryos von *Tropidonotus* von 140 mm Länge. Das Verhältnis des subkutanen Lymphgefäßnetzes zu den Schuppen. Tl — Truncus lateralis.

Nur in der Gegend der Kloake sind, wie bereits erwähnt, die Hautlymphgefäße etwas abweichend angeordnet und reichlicher, und zwar sowohl ventral als auch lateral, was wohl mit der Blutversorgung daselbst im Zusammenhang stehen dürfte. Eine lymphdrüsenartige Substanz, in die sich nach Leydig die Lymphgefäße der Haut umgestalten sollen, habe ich nicht feststellen können. Leydig's Bemerkung bezieht sich wahrscheinlich auf Fettansammlungen, die unter Umständen, wie z. B. bei der Kreuzotter recht beträchtlich sein können.

Die Lymphgefäße des Kopfes.

Am Kopfe sind oberflächliche und tiefe Lymphgefäße zu unterscheiden. Zu den ersteren gehören die Lymphgefäße, welche oberhalb und unterhalb des Auges verlaufen und sich dann hinter dem Auge vereinigen. Zenneck scheint dieselben bei lebenden Embryonen der Ringelnatter beobachtet zu haben, deutet dieselben aber als Blutgefäße. Zwar besitze ich in meinem Material Injektionen dieser Gegend des Kopfes, doch sind dieselben zu unvollkommen, als daß sie zur Reproduktion geeignet wären. In der Augenhöhle von *T. tessellatus* hat Tretjakoff (1930) nur Venensinus, aber keine Lymphsinus angetroffen, wohl aber solche »unter der Haut gerade vor und hinter der Augenhöhle«. Diese oberflächlichen Gefäße des Kopfes verbinden sich mit dem Truncus lateralis. Alle übrigen Lymphgefäße, die hier beschrieben werden sollen, rechne ich zu den tiefen. Wie Fig. 37 dartut, verlaufen am Unterkiefer starke Lymphgefäße zwischen der äußeren Haut und der Schleimhaut längs der Kiefernänder von ihrem vorderen Ende nach hinten. Auf der Höhe der Kiefergelenke nehmen dieselben noch die Lymphgefäße des Oberkiefers und Gaumens auf und vereinigen sich lateral mit den Trunci laterales und medial mit den Lymphgefäßen, welche die Zunge umgeben. Diese letzteren sind sehr stark entwickelt und stellen sich in Form eines größeren Sinus dar (ich bezeichne denselben als Sinus mandibularis), wie ein solcher an gleicher Stelle auch bei Amphibien zu beobachten ist. Dieser Sinus ist in der Mitte des Unterkiefers einheitlich. Nach vorne entsendet derselbe jederseits einen Ausläufer bis zum Kiefernrande, nach hinten teilt er sich in 4 Äste, von denen die beiden medialen schmaler und unregelmäßig geformt, die beiden äußeren dagegen sehr stark sind. Auf der Höhe des Überganges des Kopfes in den Rumpf vereinigen sich die vier Äste wieder miteinander, verbinden sich lateral mit den Seitenstämmen, gehen aber vorwiegend in die medial liegenden jugularen Hauptstämmen über. Letztere verlaufen zur Seite der Trachea und dem ventral auf ihr liegenden Musculus retractor s. hyoglossus, der bis zur Mitte des Unterkiefers reicht. Im Anfangsabschnitt des Rumpfes sind bei Schlangen im ganzen 3 Gefäße zu verzeichnen, nämlich der Truncus jugularis sinister und dexter und das Vas lymph. vertebrale. Dieselben haben eine symmetrische Anordnung,

indem die beiden Jugularstämme zu Seiten der Trachea verlaufen, das dritte Gefäß auf der Dorsalseite derselben. Auch von Panizza werden 3 Stämme beschrieben und abgebildet, doch insofern irrtümlich, als der unpaarige Stamm auf der ventralen Seite der Trachea statt auf der dorsalen zu liegen kommt.

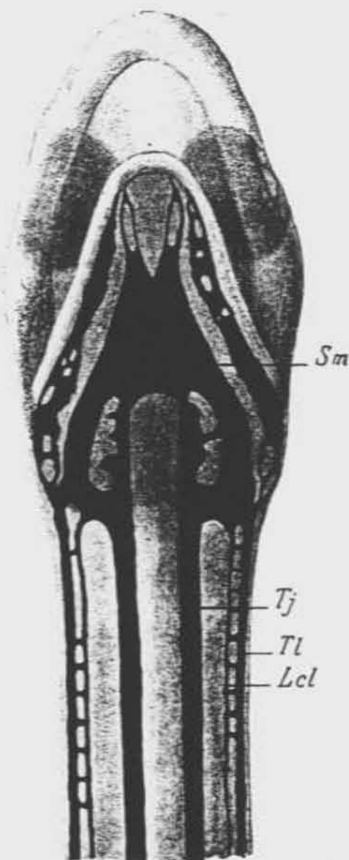


Fig. 37. Lymphgefäße der Ventralseite des Kopfes und Halses eines Embryos von *Tropidonotus natrix* von 100 mm Länge. Sm — Sinus mandibularis, Tj — Truncus jugularis, Tl — Truncus lateralis, Lcl — Vas collaterale laterale.

Streng genommen ist nur der linke Jugularstamm demjenigen anderer Tiere homolog, da derselbe in der gleichen Beziehung zur A. carotis sin. und zur V. jugularis sin. steht, wie bei jenen,

und nur insofern abweicht, als derselbe beide Blutgefäßstämme umschließt. Der rechte jugulare Lymphstamm umgibt nur die V. jugularis dextra (was bereits Calori (1863) angibt), da die rechte A. carotis geschwunden ist und durch die A. vertebralis zum Teil ersetzt wird. Es besteht also auf der rechten Seite eine im Verhältnis zu anderen Tieren nur inkomplete Homologie, wie Gegenbaur solche Verhältnisse bezeichnet.

Das dritte Gefäß ist ebenso wie die A. vertebralis, die dasselbe einschneidet, ein durch die sich ausbildende Asymmetrie bedingter Neuerwerb der Schlangen. Dieses Vas lymph. vertebrale tritt durch die segmentalen Lymphgefäße, wie dies oben geschildert wurde, zu dem Lymphgefäßsystem der Wirbel und Rippen in die gleichen Beziehungen, wie der Truncus subvertebralis zu den kaudal vom Herzen liegenden Wirbeln.

Alle drei Stämme verlaufen in der Richtung zum Herzen. Bevor sie dasselbe erreichen, treten sie zu den auf ihrem Wege liegenden endokrinen Drüsen, der Thyreoidea und Thymus in Beziehung. Die Thyreoidea liegt ventral von der Trachea mehr kranial, während die Thymuslappchen zu Seiten der Thyreoidea und kaudal angeordnet sind. Doch kommt es auch vor, daß ein Abschnitt der Thyreoidea die beschriebene normale Lage einnimmt und zwischen den Lappchen der Thymus sich noch eine kleine abgesonderte Thyreoidea befindet. So weit ich feststellen konnte, vereinigen sich die 3 Lymphstämme auf der dorsalen Seite der Drüsen miteinander und bilden einen Sinus, in welchen die Drüsenlappchen eingebettet sind. Ob der Sinus auch auf die ventrale Seite der Drüsen übergeht, oder ob sich daselbst nur weite plexusartige Lymphgefäße befinden, habe ich mit Bestimmtheit nicht konstatieren können, da die Gefäßwandungen zart sind und durch Druck leicht ausgedehnt werden. Der Sinus reicht bis an das Pericard des Herzens. Panizza spricht bei erwachsenen Schlangen von einem dort liegenden Plexus, aber weder von der Thyreoidea noch Thymus. Wie es scheint, ist das ganze Drüsenpaket von dem injizierten Quecksilber umschlossen worden, wie ich dies auch bei meinen Injektionen beobachtet habe. Bei Schlangen bestehen jedenfalls ähnliche Verhältnisse, wie ich dies auch bei anderen Reptilien beobachtet habe, nämlich sinuöse oder plexusartige Lymphgefäße, welche in innigster Beziehung zur Thyreoidea und Thymus stehen. Wenn man ferner noch berücksichtigt,

daß der Truncus subvertebralis mit dem Sinus oder Plexus in Verbindung tritt, so muß man zugeben, daß derselbe auch hier bei Schlangen als größerer Lymphbehälter eine wesentliche Rolle spielt.

Lymphherzen.

Bezüglich der Lage und des Baues der Lymphherzen haben die Arbeiten von Panizza (1833), E. Weber (1835), Valentin (1839) und in neuerer Zeit von Salle (1881), Cligny (1899), Paleolog (1926) und Spanner (1926, 1929) bei verschiedenen Arten von Schlangen genügende Aufklärung geliefert. Demnach stellen die Lymphherzen lang ausgezogene Bläschen dar, die mit ihrer Längsachse der Wirbelsäule parallel zu Seiten und etwas kaudal von der Kloakenöffnung liegen. Jedes Herz nimmt einen Raum ein, welcher durch die Gabelung der letzten Rippe und die der Querfortsätze von mehreren nachfolgenden Wirbeln gebildet wird. Weber nennt diesen Raum Nebenthorax, eine Bezeichnung, die besser zu vermeiden ist, da der Raum zum Thorax außer durch Lymphgefäße keinerlei Beziehungen hat.

Die Wand der Lymphherzen bildet Bindegewebe, quergestreifte Muskelfasern, die sich in verschiedenen Richtungen durchflechten, und innen Endothel. Häufig sind Muskelbündel vorhanden (Trabeculae carnosae), welche durchs Herzinnere von einer Wand zur andern ziehen. Am hinteren Ende der Herzen befindet sich oft noch ein kleiner Anhang (Weber, Cligny, Paleolog), der ohne Klappen versehen, mit der Lichtung der Herzen in unmittelbarem Zusammenhange steht. Paleolog führt das Auftreten desselben auf entwicklungsgeschichtliche Ursachen zurück. Nach Spanner ist das rechte Herz stets kürzer als das linke und Paleolog hat bei der Ringelnatter den Anhang immer nur auf der rechten Seite gefunden. Die Anzahl der in die Lymphherzen mündenden Lymphgefäße ist noch nicht genau festgestellt. Nach Weber münden auf der dorsalen Seite der Herzen 3 von dem jederseits unter der Wirbelsäule liegenden Lymphstamm, nach Paleolog verbinden sich bei *Tropidonotus natrix* mit jedem Herzen 3 von der lateralen Körperseite kommende Lymphgefäße. Die Mündungen, zwei an Zahl, sollen sich nach Weber auf der ventralen Seite des Herzens befinden. Die die Lymphe aufnehmende Vene ist bei *Python* die Vene des Extremitätenrudimentes. Nach

Spanner verbinden sich die Herzen bei *Tropidonotus natrix* durch einen kurzen Ast mit der Nierenportader.

Zusammenfassung.

Das Lymphgefäßsystem der Schlangen entspricht im allgemeinen demjenigen der Eidechsen, zeichnet sich aber vor diesem durch die Mächtigkeit der Stämme und durch reichlichere Verbindungen zwischen denselben aus. Die Subvertebraltämme sind wie dort zu einem einheitlichen Gefäß verschmolzen, das sich nur in der Nähe des Herzens gabelt. Die beiden Gabeläste münden in einen großen kranial vom Herzen liegenden Sinus, in welchen auch die beiden Jugularstämme und das für die Schlangen charakteristische Vertebralfäß mündet. Der Sinus steht in engster Beziehung zur Thyreoidea und Thymus und mündet beiderseits in die Venae jugulares. Die beiden Seitenstämme sind sehr stark und nehmen die reichlich in der Haut sich ausbreitenden und die Blutgefäße begleitenden Lymphgefäße auf. Überdies sind an der ventralen Seite der Wirbelkörper und der Rippen ungemein reichliche Lymphgefäße entwickelt, welche mit den Hauptstämmen in Verbindung stehen.

Die länglichen Lymphherzen liegen beiderseits zwischen den Lymphapophysen der Wirbel der Sakralgegend.

Literatur.

1. Calori L. Sulla splancologia e sui vasi sanguiferi che le appartengono non che sul sistema linfatico dell'*Uromastix spinipes* Merc. Mem. Ac. Sc. Istit. Bologna, S. 2. T. 2, 1863. — 2. Cligny A. Vertèbres et coeurs lymphatiques des Ophidiens. Thèse Lille, 1899. — 3. Cuvier G. Leçons d'anatomie comparée. Paris, 1799—1805. — 4. Fohmann V. Anatomische Untersuchungen über die Verbindungen der Saugadern mit den Venen. Heidelberg, 1821. — 5. Grodzinski Z. Die Blutgefäßentwicklung bei der Natter, *Tropidonotus natrix* L. Mémoires de l'Ac. Pol. Sc., Ser. B, 1928. — 6. Hoffmann C. K. Schlangen. Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches. 6, 1890. — 7. *Jacobson L. L. Über das Lymphsystem der Amphibien und Fische. Kon. Dansk Selsk. naturvid Afhandl. 1828 u. Isis. 1848. (unzugänglich). — 8. Jourdain S. Sur les lymphatiques sous-cutanés du Python de Séba C. R. Ac. Sc. Paris, t. 91, 1880. — 9. Leydig F. Über die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. B. 9, 1873. — 10. Paleolog K. Untersuchungen über Lymphherzen der Schlangen. Bull. d'Ac. Pol. Sc. Ser. B. 1926. — 11. Panizza B. Sopra il sistema linfatico dei rettili. Pavia, 1833. — 12. Rathke H. Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg, 1839. — 13. Rusconi M. Rifflessioni sopra il sistema linfatico dei Rettili. Pavia, 1845. — 14. Salle O. Untersuchungen über die Lymphapophysen der Schlangen und schlangenähnlichen

Saurier. Inaug. Diss. Göttingen, 1881. — 15. Spanner R. Beiträge zur Kenntnis des Venensystems der Reptilien. Verh. Anat. Ges. Freiburg i/B. 1926. — 16. Spanner R. Über die Wurzelgebiete der Nieren-, Nebennieren- und Leberpfortader bei Reptilien. Morph. Jahrb. B. 63, 1929. — 17. Stan-
 nius H. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin, 1846. — 18. Stan-
 nius H. Handbuch der Zootomie. Berlin, 1854. — 19. Tretjakoff D. Die
 orbitalen Sinus bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln. Morph. Jahrb.
 B. 64, 1930. — 20. Valentin G. Bemerkungen über die Struktur der Lymph-
 herzen und der Lymphgefäße. Müllers Archiv, 1839. — 21. Weber E. Über
 die Lymphherzen einer Riesenschlange. Müllers Archiv, 1835. — 22. Zen-
 neck J. Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei
 Ringelnatterembryonen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1894.

C. Chelonia.

Durch die Arbeiten von Bojanus (1819/20) und Panizza (1833) sind wir über das Lymphgefäßsystem der Schildkröten besser unterrichtet als über das der Eidechsen und Schlangen. Trotzdem ist eine Reihe von Einzelheiten noch dunkel geblieben. Auch hebt schon Rusconi (1845) hervor, daß in den Beschreibungen von Bojanus und Panizza gewisse Unterschiede bestehen, die möglicherweise der Verschiedenheit des untersuchten Materials (Land- und Seeschildkröten) zuzuschreiben sind. Die verschiedenen Mißerfolge der Untersuchungen der Forscher sind sicher auf Rechnung des Baues der Schildkröten zu setzen, sagt doch Panizza, daß er sich mit kleinen Landschildkröten vergebens abgemüht und erst mit großen Seeschildkröten gewisse Erfolge erreicht hatte. Außer den angeführten Forschern haben sich noch verschiedene andere mit den Lymphgefäßen der Schildkröten beschäftigt, ohne jedoch unsere Kenntnisse derselben wesentlich erweitert zu haben.

Hewson (1769) war der erste, der über die Lymphgefäße der Schildkröten berichtet hat¹⁾. Seine Schilderung der Lage und

¹⁾ Monro macht zwar Ansprüche darauf, daß er die Lymphgefäße bei Seeschildkröten früher gesehen und dargestellt habe als Hewson, doch weist letzterer (Experimental Inquiry 1771) nach, daß Monro die erste briefliche Mitteilung darüber am 19. Januar 1769 an die Royal Society eingesandt und eine kurze Beschreibung derselben in der Arbeit »State of Facts 1770« gegeben hat. Hewson's Untersuchungen (An Account...) waren dagegen am 8. Dezember 1768 der Royal Society vorgelegt und im Jahre 1769 gedruckt worden. Für diese Arbeit hat Hewson die goldene Medaille erhalten.

des Verlaufes der Lymphgefäße und Lymphstämme ist wenig übersichtlich, doch geht aus derselben hervor, daß er schon »lacteals and lymphatics and their common trunks, or the thoracic ducts« unterscheidet. Die ersteren begleiten die Blutgefäße des Mesenteriums, an dessen Wurzel sie anastomosieren und ein Netzwerk bilden, welches sich bis zum Anus verfolgen läßt. Ferner beschreibt er ein Receptaculum, aus welchem die Ductus thoracici hervorgehen. Am Nacken beschreibt er ein mit dem betreffenden Ductus in Verbindung stehendes sehr starkes Netzwerk, von welchem ein Ast auf der rechten Seite bis zu dem von der V. jugularis und V. subclavia gebildeten Winkel verläuft. Doch war es ihm nicht gelungen, die Mündung des Astes in die Vene zu finden, wohl aber linkerseits, wo im übrigen die gleichen Gefäßbeziehungen bestanden.

Monro (1785) hat nur die Lymphgefäße im Mesenterium von Schildkröten injiziert und Cruishank (1786) ihren Verlauf im Mesenterium und die Existenz von Klappen in denselben beschrieben.

Nach Bojanus entspringt der Ductus thoracicus aus Geflech-
 ten, welche die A. iliaca und A. hypogastrica umgeben. Dieselben vereinigen sich im Bereiche der Nieren zu dem einheitlichen Plexus renalis, der sich weiter nach vorn in die geräumige Cisterna chyli fortsetzt. Rechterseits erweitert sich die Cisterne zum Receptaculum chyli s. Recessus lateralis, in welchen die Milchgefäße des Darmes und der Milz münden. Kranial gehen aus der Cisterne der rechte und der linke Ductus thoracicus hervor, welche durch die schon im Bereiche des Halses gelegene »Cisterna jugularis« ihr Ende erreichen. In den linken Ductus münden Lymphgefäße, die die A. coeliaca begleiten und in der Leber und im Pankreas entspringen, ferner die Lymphgefäße, welche die A. gastro-epiploica umgeben, und schließlich solche aus der Rücken- und Halsgegend. Am vorderen Ende des linken Ductus soll sich ein Anhang (Appendix ductus thoracici dorsalis) darstellen lassen, welcher hinter dem Anfang der Lungen und dem M. retrahens capitis et colli nach dem Halse zu aufsteigt.

Die erwähnte Cisterna jugularis umschließt die Thyreidea (von Bojanus irrtümlich als Thymus bezeichnet) und ferner die Aortenbögen und andere kleinere Gefäße. Sie nimmt außer den Ductus die Lymphgefäße des Halses, der Vorderextremitäten und

der Lungen auf. Die Cisterne mündet mit einer trichterförmigen Öffnung beiderseits in die Vena subclavia.

Panizza ist im allgemeinen zu den gleichen Ergebnissen gelangt wie Bojanus, obwohl er dessen Werk, wie er in einer Schrift vom J. 1844 darlegt, nicht gekannt hat. Er hat seine Untersuchungen an Seeschildkröten der Art *Testudo caouana* Bonn. angestellt. Nach seiner Beschreibung beginnt der Ductus thoracicus bzw. die Cisterne mit dem Sakralplexus (plesso sacrale o mediano), welcher aus der Vereinigung der Lymphgefäße des Rektums, der Kloake und des seitlichen Beckenplexus (plesso pelviano laterale) der rechten und linken Seite entsteht und die Lymphgefäße der Hinterextremität aufnimmt. Die Cisterne ist außerordentlich geräumig und bildet den Sammelraum für die Lymphgefäße der Baueingeweide. Die größten sind die Chylusgefäße, welche entweder gemeinsam von der linken Seite in die Cisterne unmittelbar vor ihrer Bifurkation münden oder auch vereinzelt in die Cisterne und in das Anfangsstück des linken Ductus thoracicus. Die von Bojanus als Receptaculum bezeichnete Erweiterung wird von Panizza nicht erwähnt.

Die aus der Cisterne hervorgehenden Ductus thoracici verlaufen divergierend bis zum Halse. An der Stelle, wo die V. subclavia sich mit der V. jugularis profunda vereinigt, münden die Ductus beiderseits mittels 2—3 mit Klappen versehenen Öffnungen in die Venen. In den Ductus der entsprechenden Seite münden die zu einem Plexus subclavius vereinigten Lymphgefäße der vorderen Extremitäten und in den Plexus noch die Lymphgefäße des Fettkörpers. Die beiderseitigen Plexus werden durch quer verlaufende Gefäße, welche Lymphgefäße vom Kopfe und Halse aufnehmen, miteinander vereinigt. Dieselben würden der von Bojanus beschriebenen Cisterna jugularis entsprechen. Die Beziehungen der Lymphgefäße zu der Thyreoidea werden von Panizza weder erwähnt noch abgebildet. Der erwähnte Fettkörper, der in der Gegend der Nieren liegt, soll an Lymphgefäßen sehr reich sein. Die aus demselben hervorgehenden Lymphgefäße verlaufen in den lateralen Teilen des Carapax und vereinigen sich dann mit dem Plexus subclavius.

Rusconi (1845) hat auf Grund eigener Untersuchungen die Ergebnisse Panizza's einen scharfen Kritik unterzogen, indem er jenem hauptsächlich die unnatürliche Ausdehnung der Gefäße

durch das Quecksilber als Kunstprodukt vorwirft. Die von Rusconi an der Landschildkröte (*Testudo europaea*) ausgeführten Untersuchungen des Lymphgefäßsystems stimmen im allgemeinen mit der von Bojanus gegebenen Beschreibung überein. Nur bestehen Unterschiede bezüglich des von Bojanus beschriebenen Receptaculum. Während letzterer dasselbe auf die rechte Seite der Cisterne verlegt, behauptet Rusconi, daß eine kleine die A. mesenterica umschließende Cisterne, die die Chylusgefäße des Darmes aufnimmt, auf der linken Seite gelegen ist. Die Existenz der von Bojanus beschriebenen Cisterna jugularis wird von Rusconi bestätigt.

Meyer (1845) hat bei Schildkröten die Existenz einer Cisterna abdominalis festgestellt, doch ist dieselbe wie auch die aus ihr hervorgehenden Ductus thoracici und auch die Cisterna jugularis vollständig abgeschlossen. Die bei Schildkröten vorhandenen Lymphgefäße stehen seiner Meinung nach nur vermittle der Lymphherzen mit den Venen in Verbindung.

Bezüglich der Entwicklung des Lymphgefäßsystems bei Schildkröten sei hier nur kurz erwähnt, daß Huntington (1911) die Jugularlymphsäcke, welche er mit denen der Säugetiere vergleicht, sich in ähnlicher Weise entwickeln läßt wie die Lymphherzen, und daß Stromsten (1912) als Vorstufen der Entwicklung der Subvertebraltämme Lücken im Mesenchym und dann Plexus beschreibt.

Ich habe die Angaben der Forscher an 4 erwachsenen Exemplaren von *Emys orbicularis* und an einem noch jungen Exemplar von *Chelydra serpentina* nachgeprüft und dieselben in den meisten Punkten für richtig befunden. Diesen Ergebnissen kann ich noch einige neue Befunde hinzufügen, welche im folgenden Berücksichtigung finden sollen. Um einen vollkommeneren Einblick in die Verteilung der Lymphgefäße der Schildkröten zu erlangen, sind weitere Untersuchungen an embryonalem Materiale unbedingt notwendig.

Die Trunci subvertebrales.

Auf Querschnitten durch den Schwanz kann man neben der A. caudalis beiderseits Gefäße wahrnehmen, welche als die Anfänge der Subvertebraltämme anzusehen sind. Ihre Verbindung mit den Lymphgefäßen des Beckens konnte leider nicht ermittelt werden.

In der Kloaken- und Sakralgegend machen sich zahlreiche zu Geflechten vereinigte Lymphgefäße bemerkbar, wie dies von Bojanus und Panizza beschrieben worden ist. Die tiefsten Lymphgefäße dieser Geflechte haben die Anordnung, wie dies

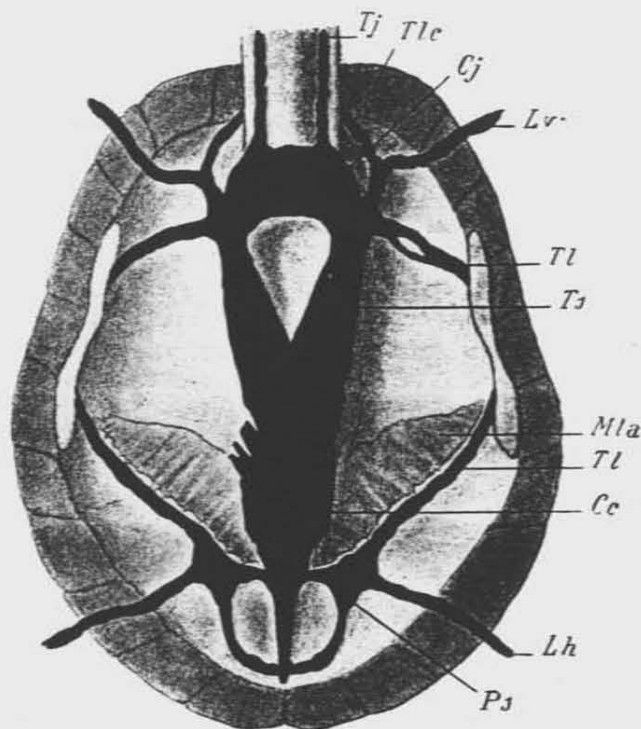


Fig. 38. Lymphgefäße im Rückenschild von *Emys orbicularis*. Cc—Cisterna chyli, Cj—Cisterna jugularis, Lv—Lymphgefäß der Vorderextremität, Lh—Lymphgefäß der Hinterextremität, Mta—Musculus transversus abdominis, Ps—Plexus sacralis, Tj—Truncus jugularis, Tl, Tl—Truncus lateralis, Tlc—Truncus lateralis colli, Ts—Truncus subvertebralis.

Fig. 38 dartut. In der Mittellinie verläuft ein einheitlicher, aber verhältnismäßig noch schmaler Stamm, der von den Seiten zwei Zuflüsse erhält und sich nach vorne zu sehr stark zu der von den Autoren beschriebenen Cisterna chyli erweitert. Letztere nimmt von der rechten Seite die Chylusgefäße auf, wie dies be-

reits Bojanus richtig beobachtet hat. Das von ihm angenommene Receptaculum chyli habe ich nicht feststellen können.

Weiter kranial gehen aus der Cisterne zwei mächtige Subvertebralstämme hervor, welche divergierend bis zur Halsgegend reichen. Dasselbst gelangen sie durch einen großen querliegenden Sinus, die Cisterna jugularis von Bojanus und Rusconi, zur Vereinigung. Wie Stromsten (1912) festgestellt hat, entwickeln sich die Subvertebralstämme durch Verschmelzung von Lymphgefäßgeflechten, welche die Aorta umgeben. Die Cisterna schließt ebenso wie bei Eidechsen die Thyreoidea ein, darf aber mit dem Sinus thyroideus nicht homologisiert werden, da derselbe nicht nur die Schilddrüse wie bei jenen umfaßt, sondern noch die Subvertebralstämme und die vom Kopfe und Halse kommenden Lymphgefäße aufnimmt. Ich behalte die Bezeichnung Cisterna jugularis bei, um dieselbe von dem bei Eidechsen bestehenden Sinus jugularis zu unterscheiden. Dieselbe kann, wie dies Panizza bei Seeschildkröten beobachtet hat, durch transversal verlaufende Geflechte ersetzt sein.

Die Trunci laterales.

Das spärliche Material, das mir zu den Untersuchungen zu Gebote stand, gestattete mir nicht, die Frage nach der Existenz von Seitenstämmen definitiv zu entscheiden. Eine sichere Auskunft darüber würden Injektionen von Lymphgefäßen bei Embryonen geben. Trotzdem bin ich auf Grund meiner Befunde geneigt, auch bei Schildkröten das Vorhandensein der Seitenstämmen anzunehmen. Auf Querschnitten durch den Schwanz lassen sich beiderseits unter der Haut in dem Bindegewebe, welches die dorsale Muskulatur von der ventralen scheidet, neben der Vene noch Querschnitte von einem oder zwei großen Lymphgefäßen feststellen, die der Lage nach einem Seitenstamm entsprechen. Weiter kopfwärts verbindet sich dieses Seitengefäß entweder mit dem Sakralplexus oder mit dem Lymphherzen, was erst durch weitere Untersuchungen entschieden werden kann. Im Körper und dem Rückenschild dicht anliegend existiert ferner ein Lymphgefäß von beträchtlicher Stärke, welches einen großen, nach außen konvexen Bogen (Fig. 38 Tl) bildet. Dasselbe beginnt am Sakralplexus an der Stelle, wo derselbe das Lymphgefäß der Hinterextremität aufnimmt, verläuft dann über dem Ansatz des Bauch-

schildes und wendet sich dann der Mittellinie zu, woselbst es seitlich in die Cisterna jugularis mündet. Neben dem Stamm und von demselben teilweise umflochten verläuft eine Vene. Beide Gefäße sind in reichliches Fettgewebe eingebettet und werden im hinteren Körperabschnitt vom Musculus transversus abdominis, im vorderen von dem von Bojanus als M. diaphragmaticus bezeichneten Muskel bedeckt.

Von diesem Stamm wird von Panizza nur der vordere sich mit dem Plexus subclavius vereinigende Teil beschrieben und abgebildet, welcher aus dem dort vorhandenen Fettkörper entspringen soll.

Nach Angaben von Rathke (1848) sollen bei *Trionyx ferox* der M. transversus sowie auch die Körperhöhle eine dem Schildrand parallele Abgrenzung haben. Infolgedessen würde auch der Lymphstamm und die Vene, welche bei dieser Spezies sicherlich auch vorhanden sind, die gleiche dem Schildrand parallele Anordnung haben und sich somit den bei Eidechsen und Schlangen bestehenden Verhältnissen bezüglich der Seitenstämme nähern.

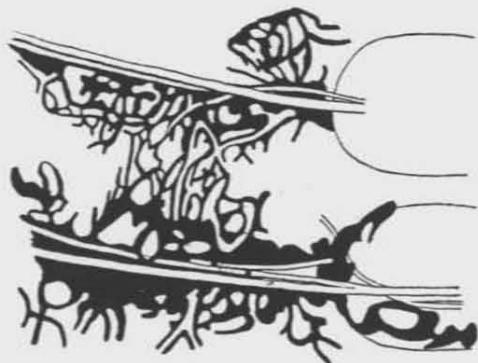


Fig. 39. Subperitoneale Lymphgefäße von *Chelydra serpentina*.

Schließlich sei hier noch eine Beobachtung von Huntington (1911) angeführt, welche er bei seinen Untersuchungen der Entwicklung der Lymphgefäße gemacht hat. Er spricht nämlich von einem »extensive subcutaneous lymphatic plexus along the course of the lateral somatic vein and its tributaries in chelonian embryos«.

Wenn auch noch weitere Untersuchungen besonders an embryonalem Materiale notwendig sind, um diese Frage aufzuklären,

so bin ich doch schon jetzt davon überzeugt, daß der oben beschriebene Lymphstamm den Truncus lymph. lateralis darstellt.

Im Anschluß an die Seitenstämme sei noch erwähnt, daß mit demselben trotz ihrer abweichenden Lage bei Schildkröten erstens subperitoneal sich ausbreitende Lymphgefäße und ferner diejenigen der Haut, welche sich zwischen Carapax und Plastron ausspannt, in Verbindung zu stehen scheinen. Die subperitonealen Lymphgefäße bilden bei *Chelydra serpentina*, wie dies Fig. 39 dartut, recht dichte Netze, welche sich vorwiegend längs der Blutgefäße und Nerven ausbreiten, aber auch die Zwischenräume zwischen denselben ausfüllen, was bisher noch nicht beobachtet worden ist. Desgleichen ist die Haut mit Lymphgefäßen, die dichte Netze bilden, außerordentlich reichlich versehen, wie wir dies auf Fig. 40 sehen.



Fig. 40. Lymphgefäßnetze in der Haut von *Chelydra serpentina*.

Die Lymphgefäße des Kopfes und Halses.

Von den Lymphgefäßen des Kopfes sind nur die in der Augenhöhle liegenden Lymphräume bekannt. Tretjakoff (1930) berichtet darüber bei *Emys orbicularis* folgendes. Während die ganze proximale Seite des Augapfels von dem septalen Venensinus eingenommen wird, befinden sich die großen Lymphsinus

in der distalen Hälfte der Augenhöhle, und zwar ein dorsaler Lymphsinus unter der knöchernen Decke derselben und ein ventraler an deren Boden. Von beiden Lymphräumen erstrecken sich Lymphgefäße in die Augenlider, welche sich daselbst zu kleinen Sinus erweitern. Bemerkenswert ist noch die Beobachtung von Tretjakoff, daß sich in der Konjunktivalplatte des Unterlides zwei längliche Lymphfollikel befinden. Die Abflußgefäße der Lymphe aus diesen Räumen werden nicht angegeben, doch stehen dieselben wohl in ähnlicher Weise wie bei anderen Tieren mit den Jugularstämmen in Verbindung.

Die aus dem Bereich des Kopfes, und zwar von der Schädelbasis und der Mundhöhle kommenden Lymphgefäße vereinigen sich zu größeren Stämmen, welche die Venae jugulares begleiten und in die Cisterna jugularis (Bojanus) beziehungsweise bei Seeschildkröten nach Panizza in den transversalen Plexus münden. Es sind dies die Trunci jugulares. Außerdem gibt es am Halse noch andere Lymphgefäße von beträchtlicher Stärke, welche oberflächlich auf der Dorsalseite des Halses und dann weiter zwischen dem Hals und dem Rückenschild verlaufen. Dieselben vereinigen sich jederseits mit dem von der Vorderextremität kommenden Lymphgefäß beziehungsweise mit dem daselbst die Blutgefäße umgebenden Plexus (Plexus subclavius) und münden etwas oberhalb des Truncus lateralis ebenfalls in die Cisterna jugularis (Fig. 38 Tlc). Bei eingezogenem Halse wölben sich diese Gefäße dorsalwärts in Form von Schlingen beträchtlich vor und haben vielleicht Hewson Anlaß zur Annahme eines dort liegenden Lymphgefäßnetzes und Bojanus Anlaß zur Beschreibung eines Appendix ductus thoracici gegeben. Bei Streckung des Halses verschwinden die Schlingen der Gefäße vollständig, die in gerader Richtung verlaufen und zahlreiche Äste von der Haut aufnehmen. Ich halte die Gefäße den lateralen Längsgefäßen des Halses der Eidechsen für homolog.

Die Cisterna jugularis bildet bei Landschildkröten einen großen Lymphbehälter, in welchen die Subvertebralstämmen, die Jugularstämmen, die oberflächlichen Längsstämme des Halses und die Lymphgefäße der Vorderextremitäten münden. Derselbe verhält sich ähnlich wie der bei Schlangen vor dem Herzen liegende Sinus, entspricht aber nicht dem Sinus jugularis der Eidechsen, sondern der Gesamtheit der bei letzteren in dieser Gegend lie-

genden Lymphräumen. Die Cisterna jugularis mündet beiderseits in die Venen in dem Winkel, welchen die V. jugularis mit der V. subclavia bildet. Zwar gelang es Hewson nicht, die Mündungsstelle auf der rechten Seite aufzufinden, doch nimmt er eine solche an (seems to open). Nach Bojanus mündet die Cisterna mit einer trichterförmigen Öffnung (Emissarium) jederseits in die V. subclavia, nach Rusconi mittelst 1—2 Emissarien und nach Panizza mittelst 2—3 mit Klappen versehenen Öffnungen am Zusammenfluß der V. jugularis profunda und V. subclavia.

Die Lymphherzen.

Die Lymphherzen sind von J. Müller (1839) bei *Emys europaea* und *Chelonia mydas* entdeckt und ihre Lage und Form ausführlich beschrieben worden. Dieselben sind auch von Rusconi (1845) bei *Emys* gesehen worden. Fritsch (1871) berichtet, daß dieselben bei *Testudo elephantina* eine Länge von 38 mm und eine Breite von 15—20 mm besitzen, besonders in ihrem hinteren Abschnitt Trabekeln enthalten und in die V. ischiadica münden. Stromsten (1910) macht einige kurze Angaben über die Lage und Mündung der Lymphherzen bei *Chrysemys marginata* und beschreibt dann die Entwicklung derselben bei *Thalassochelys caretta*. In der zweiten Woche der Entwicklung nimmt das unmittelbar hinter der Anlage der Hinterextremität gelegene Mesenchymgewebe durch Vakuolisierung ein spongiöses Aussehen an und wird dann von Kapillaren der drei ersten Äste der postkardinalen Venen durchsetzt. Durch Vereinigung der Kanäle und durch Verdichtung des Mesenchymgewebes entsteht schließlich ein einheitlicher von Muskelfasern begrenzter Raum, der das Lymphherz darstellt. In seiner zweiten Arbeit (1911) bestätigt Stromsten seine Befunde und legt noch ein besonderes Gewicht auf die Lockerung des Mesenchymgewebes im ersten Stadium der Entwicklung der Lymphherzen, was für die Entstehung der Lymphgefäße aus Interzellularräumen sprechen soll.

Zusammenfassung.

Die Schildkröten besitzen trotz ihres von andern Reptilien abweichenden Körperbaues ein Lymphgefäßsystem, welches bezüglich der Anordnung der Hauptstämmen von dem der anderen

Wirbeltiere nur wenig abweicht. Sehr charakteristisch ist die starke Ausdehnung gewisser Abschnitte des Systems.

Die Subvertebraltämme sind im Schwanz paarig, weiter nach vorn vereinigen sie sich zu einem einheitlichem Stamm, welcher in der Cisterna chyli seine größte Mächtigkeit erreicht. Aus derselben gehen zwei dicke Stämme hervor, welche in die Cisterna jugularis münden. Ferner bestehen unter dem Rückenschild zwei symmetrisch angeordnete bogenförmig verlaufende Gefäße, welche ich den Trunci laterales für homolog erachte.

Längs des Halses verlaufen die Trunci jugulares und ferner oberflächlich die Trunci laterales colli, welche denen der Eidechsen entsprechen. Sämtliche angeführten Stämme münden in die Cisterna jugularis, die zugleich auch die Thyreoidea einschließt. Die Cisterna öffnet sich beiderseits in die Vena subclavia.

Die Lymphherzen bilden längliche Bläschen, welche zu Seiten des Schwanzansatzes liegen und in die V. ischiadica münden.

Literatur.

1. Bojanus L. H. Anatomie testudinis europaeae. Vilnae 1819/1821. — 2. *Cruishank W. The anatomy of the absorbing vessels of the human body. London, 1786. — 3. *Fritsch A. Zur Anatomie der Elefantenschildkröte. Abh. K. böhm. Ges. Wiss. Prag, 1871. — 4. Hewson W. An account of the lymphatic system in amphibious animals. Philos. Transact. V. 59, 1769. — 5. Huntington G. The development of the lymphatic system in the Reptiles. Anat. Rec. V. 5, 1911. — 6. Meyer J. Systema Amphibiorum lymphaticum. Diss. Inaug. Berlin, 1845. — 7. Monro A. The structure and physiology of fishes. Explained and compared with those of man and other animals. Edinburgh, 1785. Dasselbe deutsch. Leipzig, 1787. — 8. Müller J. Über die Lymphherzen der Schildkröten. Abh. K. Ak. Wiss. Berlin, 1839. — 9. Panizza B. Sopra il sistema linfatico dei rettili. Pavia, 1833. — 10. Panizza B. Sul rapporto tra i vasi linfatici e sanguigni nei rettili. Milano, 1844. — 11. Rathke H. Über die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig, 1848. — 12. Rusconi M. Riflessioni sopra il sistema linfatico dei rettili. Pavia, 1845. — 13. *Stromsten F. A. The development of the posterior lymph hearts of the loggerhead turtle. Proc. Iowa Ac. Sc. V. 17, 1910. — 14. Stromsten F. A. A contribution to the anatomy and development of the posterior lymph hearts of the turtles. Publ. No. 137 of the Carnegie Institution Washington, 1910. — 15. Stromsten F. A. On the relations between the mesenchymal spaces and the development of the posterior lymph hearts of turtles. Anat. Rec. V. 5, 1911. — 16. *Stromsten F. A. The development of lymph channels in turtles by the fusion of mesenchymal spaces. Proc. Iowa Ac. Sc. V. 18, 1911. — 17. Stromsten F. A. On the development of the prevertebral (thoracic) duct in turtles

as indicated by a study of injected and uninjected embryos. Anat. Rec. V. 6, 1912. — 18. Tretjakoff D. Die orbitalen Sinus bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln. Morph. Jahrb. B. 64, 1930.

D. Crocodilia.

Das Lymphgefäßsystem der Krokodilier ist bisher nur von Panizza (1833) untersucht worden. Außer der Beschreibung der Lymphgefäße berücksichtigt er noch ausführlich die Lage der Eingeweide und den Verlauf der Blutgefäße. Obwohl ihm nur ein Exemplar eines *Crocodilus lucius* von 1.87 m Länge zur Verfügung stand, ist es erstaunlich, wie viel und wie gut er alles beobachtet hatte.

Ich habe meine Untersuchungen an zwei jungen 32 cm langen Exemplaren von *Alligator mississippiensis* angestellt und kann Panizza's Befunde im allgemeinen bestätigen und noch durch einige neue Beobachtungen erweitern.

Die Trunci subvertebrales.

An Querschnitten durch den Schwanz habe ich feststellen können, daß im Hämalkanal paarige Subvertebraltämme vorhanden sind, welche zu Seiten der A. und V. caudalis verlaufen. Panizza spricht von 3—4 miteinander anastomosierenden Lymphgefäßen, die der V. caudalis folgen. Weiterhin sollen sich nach seinen Angaben die Lymphgefäße des Schwanzes in zwei seitliche und einen medialen Beckenplexus fortsetzen. Den letzteren bezeichnet Panizza als Sakralplexus und als Sammelgefäß für sämtliche Lymphgefäße des Beckens und zum Teil der Nieren und Bauchwände (*il centro massimo dei linfatici dei due plessi laterali e quindi di tutti quelli della coda, degli arti posteriori e dei dintorni della pelvi, non che d'una parte di quelli della cloaca, retto intestino, dei reni e delle pareti addominali*). Nach meinen Befunden sind die Lymphgefäße in der Tat außerordentlich reichlich und stark, begleiten die Arterien, Venen und Nerven und gehen die von Panizza aufgeführten Verbindungen ein, besitzen aber nicht den von ihm geschilderten plexusartigen Charakter. Möglicherweise bildet sich derselbe erst bei älteren Exemplaren aus, doch bin ich mehr geneigt, das plexusartige

Aussehen der Gefäße auf Rechnung der Quecksilberinjektion zu setzen, durch welche selbst kleine unscheinbare Gefäße in unförmlicher Weise verändert werden. Wie Fig. 41 dartut, sind die

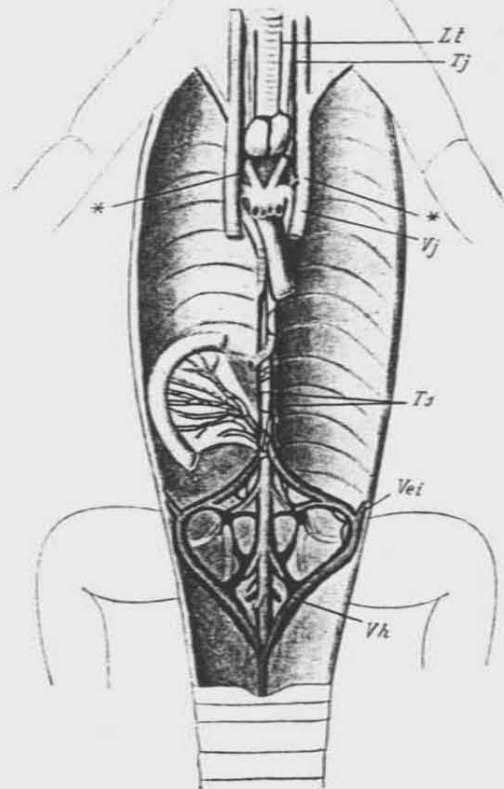


Fig. 41. Die Lymphgefäße des Rumpfes von Alligator. Ts—Trunci subvertebrales, Tj—Truncus jugularis, Lt—Vas lymph. tracheale, Vei—Vena epigastrica int., Vh—V. hypogastrica, Vj—V. jugularis. **—Mündung der Lymphstämme in die Vv. jugulares.

Lymphgefäße im Becken sehr regelmäßig verteilt. Die Subvertebralstämme sind paarig und begleiten die Aorta auf ihrem Verlaufe bis in die Leibeshöhle. Die Kaudalvene spaltet sich beim Eintritte in das Becken nach den Angaben von Rathke (1866) in zwei divergierende Äste (die Vv. hypogastricae), welche jederseits nach Aufnahme der V. cruralis nach vorne verlaufen und

sich in die V. epigastrica interna und die V. renalis advehens teilen. Alle diese Venen werden von paarigen Lymphgefäßen begleitet, die durch regelmäßig angeordnete Anastomosen mit den Subvertebralstämmen in Verbindung treten.

In ihrem weiteren Verlaufe durch die Leibeshöhle stellen die Subvertebralstämme nach Einmündung der Seitenäste ansehnliche Gefäße dar, welche die Aorta zu beiden Seiten begleiten. Durch quer und schräg verlaufende Anastomosen treten beide Stämme auf dieser Strecke in engere Beziehungen zueinander und nehmen noch die vom Darm kommenden zahlreichen Mesenterialgefäße auf. Es ist daher ganz gerechtfertigt, wenn Panizza diesen Abschnitt als großen Aortenplexus bezeichnet. Derselbe würde der bei anderen Tieren dort befindlichen Cisterna chyli entsprechen.

Auf der Strecke, wo die rechte und linke Aorta nebeneinander verlaufen, habe ich drei mehrfach miteinander durch Anastomosen verbundene Stämme aus dem Aortenplexus hervorgehen gesehen. Panizza spricht bei der Beschreibung dieser Gegend von vieren, aber in der Tafelerklärung nur von zweien, indem er bei der Zahl 46 der Fig. 1 sagt: »Plesso aortico che si divide poi nei due dotti thoracici«. Im weiteren Verlaufe treten in der Tat nur zwei Stämme auf. Von diesen verläuft der rechte lateral und dorsal von der rechten Aorta und mündet in der Höhe der Bifurkation der Trachea von der medio-dorsalen Seite in die V. jugularis dextra (V. subclavia dextra (Panizza), V. cava anterior dextra nach Rathke). Der linke Stamm wendet sich von der linken Aorta auf den Oesophagus, verläuft zwischen diesem und dem Herzen weiter nach vorn und mündet auf der gleichen Höhe wie der andere von der medio-dorsalen Seite in die V. jugularis (V. subclavia sin. (Panizza), V. cava anterior sin. (Rathke)) ein. Die Beschreibung der Mündungen wird weiter unten folgen.

Außer Muskelzweigen nehmen die Subvertebralstämme noch Lymphgefäße aus sämtlichen Organen der Leibeshöhle auf, wie dies Panizza sehr schön zur Darstellung gebracht hat. Besonders reich an Lymphgefäßen ist die Kloake, das Rectum und der Dünndarm.

Die Trunci laterales.

Seitenstämme, die denen anderer Reptilien an der seitlichen Thoraxwand entsprechen würden, habe ich nicht feststellen können. Ebenso wenig ist eine Seitenlinie vorhanden. Indessen soll bei

jungen Embryonen nach den Angaben von Broman (1921) nicht nur eine mittlere, sondern noch eine dorsale und ventrale Seitenlinie vorhanden sein. Von diesen Seitenlinien ist nach Broman die mittlere bezüglich der Ableitung der Milchleiste der Säugetiere am wichtigsten und besitzt bei Embryonen von Alligatoren von 13 mm Länge fast dasselbe Aussehen und dieselbe Lage wie die Milchleiste eines 11 mm langen menschlichen Embryos (oder eines 10 mm langen Affenembryos). Später bildet sich die Seitenlinie wenigstens in ihren mittleren Partien zurück und erhält sich nur in den Endpartien in der Nähe der Extremitäten. Ähnliche Verhältnisse werden wir noch bei Vögeln und Säugern kennen lernen. Es ist daher keineswegs ausgeschlossen, daß auch bei Alligatoren ursprünglich in der Seitenlinie Lymphgefäße bestehen, die aber dann mit dem Schwunde der Seitenlinie wieder rückgebildet werden.

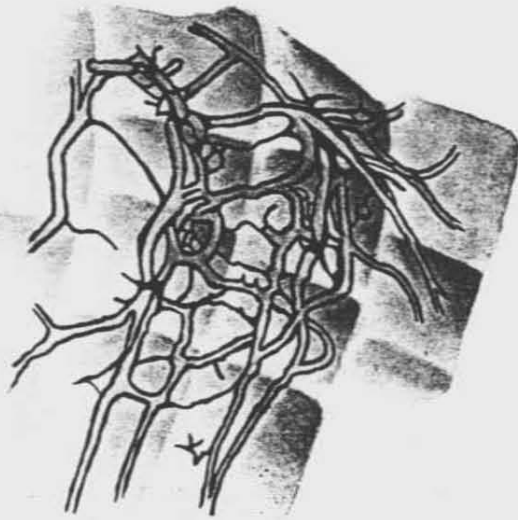


Fig. 42. Die Lymphgefäße auf der Innenseite der Haut von Alligator.

Anders verhält sich der Schwanzabschnitt. An demselben ist es mir gelungen, einen zwischen der dorsalen und ventralen Muskulatur verlaufenden Seitenstamm durch Injektion zur Anschauung zu bringen, von welchem aus sich auch einige Lymphgefäße der

Haut und der Muskeln gefüllt hatten. Höchstwahrscheinlich mündet derselbe entweder in den Sakralplexus oder in das noch zu besprechende Lymphherz. Leider habe ich den Endabschnitt des Seitenstammes nicht beobachten können, da derselbe durch unvorsichtige Präparation verletzt worden ist. Indem die Seitenstämme des Schwanzes die Lymphe aus der Haut und den seitlichen Teilen der Muskeln aufnehmen, verhalten sie sich so wie die Seitenstämme des Rumpfes.

An der seitlichen Rumpfwand habe ich, wie gesagt, keine Seitenstämme feststellen können. Indessen sind in der Rumpfhaut, wie Fig. 42 dartut, reichliche Lymphgefäße vorhanden, welche den Blutgefäßen und Nerven entsprechend vorwiegend in der Quere verlaufen und dieselben zu beiden Seiten begleiten. Die Lymphgefäße der benachbarten Schilder treten miteinander vielfach in Verbindung und verlaufen ebenso wie die Blutgefäße nach der ventralen Seite, um sich mit tief liegenden Lymphgefäßen zu vereinigen, welche folgenden Verlauf haben. Auf der Innenseite der Brustwand verläuft die V. mammaria interna, welche aus dem Zusammenfluß eines auf- und absteigenden Venenastes entsteht. Der absteigende Ast tritt weiter hinten schon im Gebiete der Bauchwand mit der V. epigastrica int. von Rathke (V. abdominalis von Panizza, V. épigastrique ou musculo-cutanée von Jacquet), welche in die V. hypogastrica mündet, in Verbindung. Auf der ganzen Strecke werden die Venen von einem Lymphgefäßgeflecht dicht umgeben (Fig. 43). Dieser Plexus nimmt Lymphgefäßäste aus den Muskeln und aus der Haut auf und mündet vorn in den Truncus jugularis und hinten in den Plexus sacralis lateralis, der die V. hypogastrica umgibt. Der die Venen umspinn-



Fig. 43. Der die Vena mammaria int. und die Vena epigastrica interna umgebende Lymphgefäßplexus. Tj — Truncus jugularis, Vei — V. epigastrica int., Vh — V. hypogastrica, Vj — V. jugularis, Vmi — V. mammaria int.

ende Lymphgefäßplexus bildet also gewissermaßen einen Ersatz für den am Rumpf fehlenden Truncus lateralis.

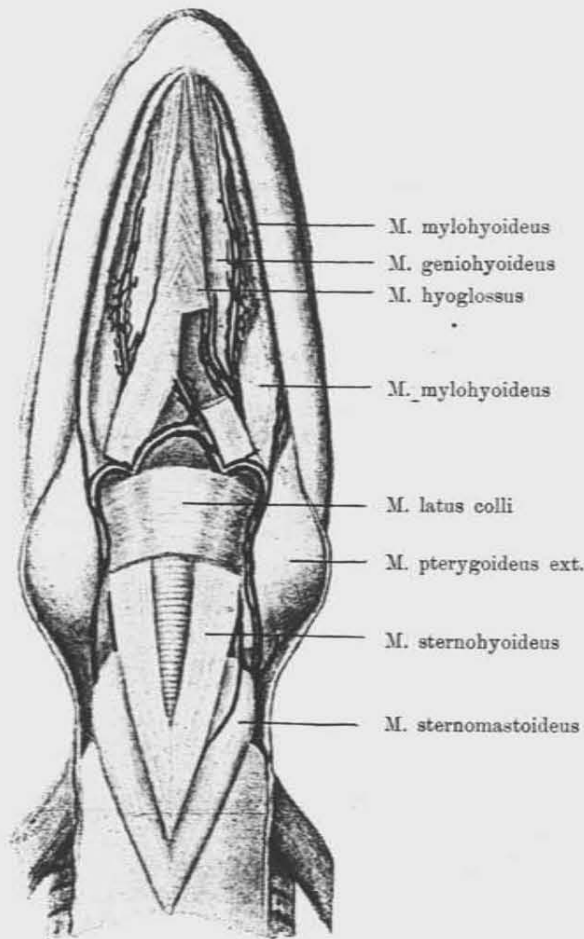


Fig. 44. Die Lymphgefäße auf der ventralen Seite des Kopfes von Alligator.

Die Lymphgefäße des Kopfes und Halses.

Die Lymphgefäße des Kopfes und Halses von Alligatoren sind zwar gut entwickelt, aber nicht so stark ausgedehnt, wie wir dies bei den Schlangen und Schildkröten gesehen haben.

Panizza hat die Gefäße nur unvollständig beschrieben. Wie aus der Fig. 44 ersichtlich ist, verlaufen mehrere Lymphgefäße vom M. mylohyoideus bedeckt vom vorderen Ende des Unterkiefers längs seiner inneren Ränder nach hinten, wo sie sich mit anderen zwischen dem M. geniohyoideus und M. hyoglossus verlaufenden Lymphgefäßbündeln vereinigen. Alle diese Lymphgefäße begleiten die in gleicher Weise verlaufenden Blutgefäße und Nerven und münden in der Tiefe in die Trunci jugulares. Außer den genannten Lymphgefäßen sind noch andere, symmetrisch angeordnete Lymphgefäße vorhanden, welche zwischen dem M. latus colli und weiter kaudal zwischen dem M. sternohyoideus und dem M. pterygoideus ext. nach hinten verlaufen und sich am Rande des M. sternomastoideus in die Tiefe senken.

Von den sich am Schädel ausbreitenden Lymphgefäßen gelang es mir nur, diejenigen der Gaumenschleimhaut darzustellen, in welcher sie ein dichtes Netz mit engen Maschen bilden. Die Gefäße des Netzes konvergieren jederseits in kaudaler Richtung nach den Seiten, wo sie sich mit den Jugularstämmen vereinigen. Im Gegensatz zu anderen Vertretern der Reptilien hat Tretjakoff (1930) in der Augenhöhle von Krokodilen verhältnismäßig nur wenige Lymphgefäße angetroffen. Nur unterhalb des unteren Augenlides beschreibt er einen größeren Lymphsinus.

Über die Anordnung der Lymphgefäße des Halses gibt uns die Fig. 45 eine Vorstellung. Die Hauptstämme bilden die Trunci jugulares, welche jederseits neben der A. carotis, der V. jugularis und dem N. vagus verlaufen. Indem sie sich oft teilen, umspinnen sie sowohl die Arterie wie den Nerven. Von den Muskeln und der Haut nehmen dieselben seitlich noch verschiedene Äste auf. Außer den Jugularstämmen verlaufen noch beiderseits von der Trachea Lymphgefäße, welche ich als Vasa lymph. trachealia bezeichne. Panizza hat nur diese Gefäße gesehen und betrachtet dieselben als die Hauptgefäße des Halses. In der Umgebung der Thyreoidea gelangen die Trachealgefäße durch Anastomosen zur Vereinigung, und zwar sowohl auf der kranialen als auch auf der kaudalen Seite der Drüse. Die Beziehungen der Lymphgefäße zur Schilddrüse sind hier also nicht so eng wie bei Eidechsen und Schildkröten, obwohl die Anwesenheit der Trachealgefäße an die bei Eidechsen bestehenden Verhältnisse erinnert. Dagegen wird die zu Seiten der Thyreoidea liegende Thymus besonders

von der Dorsalseite von einem dichten Lymphgefäßnetz umgeben, was wiederum an die diesbezüglichen Verhältnisse bei Schlangen erinnert. Aus den die Thyreoidea und die Thymus umgebenden Lymphgefäßen sondert sich ein Gefäß ab, welches sich jederseits mit den betreffenden Trunci jugulares vereinigt (Fig. 41). In der gleichen Höhe verbinden sich auch die von den Vorderextremitäten kommenden Lymphgefäße mit den Jugularstämmen.

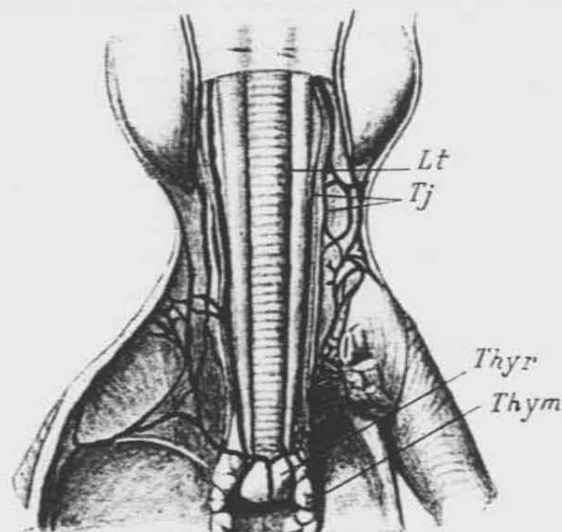


Fig. 45. Die Lymphgefäße des Halses von Alligator, Lt—Vas lymph. tracheale, Tj—Truncus jugularis, Thyr—Thyreoidea, Thym—Thymus.

Die Mündungen liegen auf der Höhe des Truncus arteriosus der Herzens unmittelbar über der Mündung der Subvertebralschläuche (Fig. 41**). Sie stellen, wie dies die Fig. 46 darstellt, schlitzförmige übereinanderliegende Öffnungen dar, welche in schräger Richtung von der medialen Seite in die Lichte der Vene hineinragen und durch Aneinanderlegen der beiden Blätter das Eindringen des Blutes in die Lymphgefäßstämme hindern. Panizza hat drei spaltförmige Öffnungen in der Venenwand gefunden, gibt aber nicht an, welches Lymphgefäß durch die dritte Öffnung in die Vene mündet.

Die Lymphherzen.

Panizza beschreibt zwar die Lage der Lymphherzen ziemlich genau, bezeichnet dieselben aber nur als »börse« und vergleicht sie mit den sakralen Lymphbläschen der Vögel. Erst J. Müller (1839) hat diese als Lymphherzen erkannt. Wie aus der Fig. 47 zu ersehen ist, stellt sich das Lymphherz als ein



Fig. 46. Die Mündungen der Truncus jugularis und subvertebralis in die rechte V. jugularis von Alligator Vergr. 1:60.

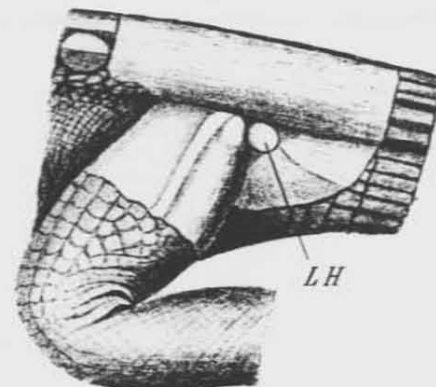


Fig. 47. Das linke Lymphherz von Alligator LH—Lymphherz.

kleines nur wenig vorgewölbtes Bläschen von eiförmiger Gestalt dar, das in einem dreieckigen Raume zwischen dem großen Rumpfmuskel einerseits und dem M. ileocaudalis, M. ischiocaudalis und M. ileofemoralis anderseits gelegen ist. Am vorderen Pole des Bläschens befindet sich unter dem Ileum die Mündung in eine der Beckenvenen. Die in das Herz mündenden Lymphgefäße konnten leider nicht ermittelt werden.

Zusammenfassung.

Das Lymphgefäßsystem der Krokodilier ist, wie bereits bemerkt wurde, im allgemeinen dadurch charakterisiert, daß es einen reinen Gefäßtypus aufweist. Sinus sind bei ihnen nicht vorhanden. Infolgedessen weicht ihr Lymphgefäßsystem von dem anderer

Reptilien nicht unwesentlich ab. Zieht man noch das Fehlen des Seitenstammes im Rumpfabchnitt in Betracht, so ähnelt das Lymphgefäßsystem der Krokodiler am meisten dem der Selachier, bei denen ebenfalls der Gefäßtypus besteht und die Seitenstämme vollständig fehlen. Im übrigen sind die Hauptlymphstämme in derselben Weise angeordnet wie bei anderen Wirbeltieren. Es existieren zwei Subvertebralstämme und zwei Jugularstämme, welche in die Vv. jugulares münden. Die Lymphgefäße der Haut und der Rumpfmuskeln münden in ein Gefäßgeflecht, welches die tief liegenden Vv. mammae und epigastricae umgibt. Nur im Schwanzabschnitte bestehen Seitenstämme. Die Lymphherzen sind gut ausgebildet und liegen zwischen den Muskeln kaudal vom Ileum.

Literatur.

1. Broman J. Weitere Argumente für die Abstammung der Milchleiste aus der Seitenlinie. Verh. anat. Ges. Marburg, 1921. — 2. Müller J. Über die Lymphherzen der Schildkröten. Abh. K. Ak. Wiss. Berlin, 1839. — 3. Panizza B. Sopra il sistema linfatico dei rettili. Pavia, 1833. — 4. Rathke H. Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig, 1866. — 5. Tretjakoff D. Die orbitalen Sinus bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln. Morph. Jahrb. B. 64, 1930.

VII. Vögel.

Das Lymphgefäßsystem der Vögel stimmt in seiner Anordnung mit dem der tiefer stehenden Wirbeltiere im allgemeinen gut überein, unterscheidet sich jedoch von demselben in gewissen Beziehungen. So fehlen, wie ich das unten noch eingehender erörtern werde, bei erwachsenen Vögeln die Seitenstämme. Die Lymphherzen werden zwar angelegt, bleiben aber nur bei gewissen Arten bestehen, und als neuer Erwerb treten bei Vögeln Lymphknoten auf. Im Vergleich mit anderen Wirbeltieren und insbesondere mit den Säugetieren zeichnet sich das Lymphgefäßsystem der Vögel überhaupt durch seine Spärlichkeit aus, was wohl mit der nur geringen Entwicklung des Bindegewebes bei Vögeln im Zusammenhang stehen dürfte. Nur an den Körperstellen, an denen sich mehr Bindegewebe befindet, sind, wie ich dies unten noch ausführen werde, die Lymphgefäße reichlicher vorhanden.

Über die Verteilung der Lymphgefäße beim Huhn sind wir durch die gründliche und ausführliche Arbeit von Baum (1930) sehr gut unterrichtet. Der Darstellung von Baum ist dann auch Trautmann (1933) in dem Handbuch der vergleichenden Anatomie gefolgt. Gleichzeitig mit Baum, aber ganz unabhängig von ihm hat J. M. Jossifoff (1930) eine Arbeit über das Lymphgefäßsystem der Hühner und Tauben veröffentlicht, deren Ergebnisse sich zwar mit denen von Baum im allgemeinen decken, aber im einzelnen bei weitem nicht so gründlich durchgearbeitet sind, wie dies Baum getan hat.

Den genannten Forschern war es hauptsächlich daran gelegen, eine genaue anatomische Beschreibung der Lage und des Verlaufes der Lymphgefäße zu geben. Auch haben sie eine erschöpfende Übersicht über die diesbezügliche Literatur geliefert. In Rücksicht auf die vergleichende Anatomie des Lymphgefäßsystems sollen im folgenden auch die über die Lymphgefäße angestellten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen angeführt werden, die von den genannten Forschern übergangen worden sind.

Ich habe meine Untersuchungen an verschiedenen Vogelarten ausgeführt und gefunden, daß sich hierzu am besten junge eben ausgeschlüpfte Vögel, und zwar aus der Gruppe der Nesthocker, wie z. B. der Sperlinge besonders gut eignen, weil man an dem nackten Körper die Ergebnisse der Injektion leichter verfolgen kann als an befiederten Exemplaren¹⁾.

Die Trunci subvertebrales.

Magendie (1821) ist der einzige Forscher, welcher weder Chylusgefäße noch die Subvertebralstämme bei Vögeln aufgefunden hat. Alle anderen Forscher äußern sich über die Lymphgefäßstämme in folgender Weise. Lauth (1824) behauptet, daß zwei Lymphgefäße die Arteria sacralis media begleiten. Auch Sala (1900) bildet die beiden Lymphgefäße in seiner Fig. 16 ab und Pensa (1907) erwähnt dieselben nebenbei. Nach Jossifoff wird die Schwanzarterie von zwei Stämmen begleitet, die aber an ihren Enden ein »Kaudalnetz von Lymphstämmen« bilden sollen. Baum

¹⁾ Das nötige Material an jungen Sperlingen hat mir Herr I. Marchlewski, von anderen Nesthockern Herr Dozent Dr. Wodziecki verschafft. Beiden Herren spreche ich für ihre Hilfe meinen besten Dank aus.

(1930) beschreibt in der Beckengegend vom Huhn zwei Lymphgefäße, welche er als *Vasa lymphacea lumbalia* bezeichnet. Dieselben nehmen unter anderen Lymphgefäßen auch diejenigen der Schwanzwirbel auf. Diese Lymphgefäße, die ich beim Sperling erst vom Hinterrande der Nieren weiter nach vorn verfolgen konnte, da sich ihre distalen Abschnitte bei der Injektion nicht gefüllt hatten, sind sicher als die kaudalen Enden der paarigen Subvertebraltämme anzusehen.

Auf der Ventralseite der Nieren liegt in der Mittellinie nach Lauth (1824) ein Plexus von Lymphgefäßen, welcher von Panizza (1832) als *Plexus cruciatus* bezeichnet worden ist. Derselbe ist auch von Sala und später noch von Müller (1908) gesehen worden. Fürther (1913), Jossifoff (1930) und Baum (1930) beschreiben daselbst zwei Stämme. Letzterer bezeichnet dieselben als *Pars lumbalis* der *Ductus thoracici* oder *Ductus thoracici lumbales* und setzt diese Abschnitte der Lendenzisterne der Säugetiere gleich. Dieselben reichen nach ihm von der Abzweigung der beiden *Aa. ischiadicae* bis zum kranialen Ende der Nieren. Die beiden Stämme sind auf ihrem Verlaufe »in der Regel« durch mehrere Quer- und Schrägäste miteinander verbunden. Offenbar können sich daselbst bei anderen Spezies, wie dies Panizza und Müller angeben und wie ich dies bei einer jungen Taube beobachtet habe, Plexus bilden. Wie Baum berichtet, ist der rechte Stamm oft stärker als der linke, welcher manchmal sogar ganz fehlen kann.

Paarige *Ductus thoracici*, welche die Fortsetzung der beiden Stämme nach vorne zu bilden, sind bereits Hewson (1768) und Monro (1770) bekannt gewesen. Auch Fohmann (1821) spricht von zwei Milchbrustgängen, welche er bei verschiedenen Vögeln injiziert hatte. Lauth (1824) hat zwei *Ductus* bei Truthahn, Huhn, Reiher, Storch, der großen Seemöve, der wilden und zahmen Gans und der Ente gefunden. Nach den Angaben von Budge (1887) sollen bei Hühnerembryonen die *Ductus thoracici* im unteren Teile der Aorta paarig, im oberen einfach sein. Sala (1900) beschreibt dagegen bei Hühnerembryonen zwei *Ductus*, deren Entwicklung ausführlich geschildert wird. Müller (1908) gibt an, daß bei der Ente der *Ductus* rechterseits manchmal fehlt, dafür aber der linke entsprechend stärker ist, der sich überdies noch teilen kann. Pensa (1907) hat die gleiche Beobachtung an der

Gans gemacht. Nach Fürther (1913) gehen bei der Gans zwei *Ductus* aus dem die *A. coeliaca* umgebenden Plexus hervor. Jossifoff (1930) beschreibt bei Huhn und Taube zwei *Ductus* und Baum (1930) ebenfalls zwei, die er *Ductus thoracici thoracales* nennt. Dieselben liegen jederseits am dorsolateralen Rande der Aorta. Doch kommen auch Abweichungen vor, indem sich nur ein *Ductus* ausbildet, der aber auf seinem Verlaufe mehrere große Maschen umfaßt. Auch ich habe bei jungen Tauben und Sperlingen zwei Stämme beobachtet (Fig. 48).



Fig. 48. Lymphgefäße eines neugeborenen *Passer domesticus*. — Ts Truncus subvertebralis, Tj — Truncus jugularis, LH — Lymphherz. 1:4.

Sofern paarige Stämme vorhanden sind, münden dieselben auch beiderseits in die Venen, welche schon Hewson als *Vv. jugulares* bezeichnet. Auch behauptet er, daß die *Ductus* nicht wie beim Menschen in dem Winkel zwischen der *V. jugularis* und *V. subclavia* münden, sondern nach innen von dem Winkel, und ferner daß die *Ductus* mit den Lymphgefäßen des Nackens und wahrscheinlich auch mit denen der Flügel in Verbindung stehen. Lauth berichtet ebenfalls, daß die *Ductus* jederseits in

die Vv. jugulares münden, und zwar mit einer oder mehreren Öffnungen. Dabei soll der linke Ductus noch vor seiner Mündung den Halslymphstamm aufnehmen, nicht aber der rechte, der nur mittels einer Anastomose mit jenem verbunden sein soll. Nach Sala gibt der Ductus auf jeder Seite noch einen Seitenast ab, der von dem Ductus gesondert in die V. cava superior mündet. Fürther behauptet, daß die Ductus beiderseits mit einer oder mehreren Öffnungen entweder gesondert oder nach der Vereinigung mit den Flügellymphgefäßen oder dem Vas efferens der Lymphknoten des Halses in die Venen münden. Nach Jossifoff vereinigen sich die Ductus mit den Venen in dem von der V. jugularis und der V. subclavia gebildeten Winkel und nach Baum jederseits mit der V. cava cranialis, welche aus der Vereinigung der V. axillaris und V. jugularis entstanden ist.

Bezüglich der in die beiden Subvertebralstämme mündenden Lymphgefäße lauten die Angaben der Forscher übereinstimmend. Die Stämme nehmen die Lymphgefäße aus den Schwanzwirbeln, den Beckenorganen, ferner die die A. und V. ischiadica begleitenden Lymphgefäße, welche die Lymphe aus den Beckengliedmaßen sammeln, auf und schließlich die Lymphgefäße aus sämtlichen Organen der Brust- und Bauchhöhle.

Im Anschluß an die Beschreibung der Subvertebralstämme und ihrer Zuflüsse sei hier noch die auf anatomischen und physiologischen Untersuchungen basierte Behauptung von Müller (1908) und Liebe (1915) erwähnt, daß die Erektion des Penis bei Enterischen durch den Zufluß von Lymphe durch Vermittelung des Tannenbergschen Körpers in den Penis geschieht.

Hinsichtlich der Entwicklung der Subvertebralstämme haben Sala (1900), Miller (1913) und Kutsuna (1933) die eingehendsten Studien gemacht.

Ich habe die Angaben der Forscher über den Verlauf der Subvertebralstämme aus dem Grunde so ausführlich angeführt, um darzutun, daß dieselben bei Vögeln durchgängig als paarige Stämme auftreten und nur ausnahmsweise in der Einzahl. Die Paarigkeit würde für die engen Beziehungen der Vögel zu den Reptilien sprechen und die Unpaarigkeit und die mit derselben verbundene Asymmetrie des Verlaufes zu den bei Säugetieren bestehenden Verhältnissen hinüberleiten.

Die Trunci longitudinales laterales.

Die bei Fischen, Amphibien und Reptilien zu beiden Seiten des Körpers verlaufenden Seitenstämme sind bei erwachsenen Vögeln nicht vorhanden. Dieselben werden aber während der Entwicklung angelegt und bestehen bei Hühnerembryonen, wie dies Mierzejewski (1909) dargetan hat, vom 8.—12. Bebrütungstage als ein dickerer vielfach geschlängelt verlaufender Stamm inmitten eines sehr feinen subkutanen Lymphgefäßnetzes. Nach dem 12. Bebrütungstage verschwindet dieser Stamm zwischen den sich mittlerweile zu einem stärkeren Netze ausbreitenden Lymphgefäßen. Auch Eleanor L. Clark (1915) bezeichnet in den Abbildungen ihrer Arbeit ein an den Seiten des Körpers von Hühnerembryonen verlaufendes Gefäß als »lateral lymph duct«, welches sich auch verdoppeln kann. In demselben bewegt sich die Lymphe anfänglich teils nach vorne, teils nach hinten zum Lymphherzen. In den späteren Stadien ausschließlich nach vorne, zugleich verschwindet aber der Stamm als einheitliches Gefäß. Die Existenz des Seitenstammes hat auch Kutsuna (1933) an einem 13½-tägigen Hühnerembryo und an 14-tägigen Entenembryonen bestätigen können. Auf Grund dieser Beobachtungen kann man wohl mit vollem Rechte behaupten, daß die Seitenstämme bei Vögeln zwar angelegt werden, aber nur von kurzem Bestande sind und bald wieder schwinden.

Bei den niederen Wirbeltieren bilden die Seitenstämme die Hauptsammelgefäße für die Lymphe der Haut des Rumpfes und Schwanzes. Bei Vögeln ist dies auch noch während des Bestandes der Seitenstämme bei Embryonen der Fall, bei denen die Lymphgefäße in der Haut noch reichlich vorhanden sind. Während des weiteren Wachstums scheinen keine neuen Lymphgefäße gebildet zu werden, so daß die Haut des erwachsenen Huhnes nach den Angaben von Baum an Lymphgefäßen arm ist. Derselbe behauptet, daß schließlich in der Haut 6—8 umgemein feine Lymphgefäße vorhanden sind.

Die Lymphgefäße der Extremitäten.

Die Lymphgefäße der Hinterextremitäten sind bereits von Lauth in ihrem Verlaufe eingehend beschrieben worden. Bei der Gans und Ente fand er Lymphgefäße zu beiden Seiten der Zehen, in der Schwimnhaut mehrfache Arkaden von Lymphgefäßen und

am Metatarsus einen Plexus. In ähnlicher Weise beschreibt den Verlauf der Lymphgefäße Fürther und Baum, doch erst vom Metatarsus an, obwohl die Injektionen von der Haut der Zehen ausgeführt worden war. Ich war daher sehr überrascht, als ich



Fig. 49. Lymphgefäße des linken Fußes vom neugeborenen *Passer domesticus*.

bei einem neugeborenen Sperling nach Einstich der Kanüle in die Zehenhaut eine so vollkommene Injektion erhielt, wie dies in der Fig. 49 dargestellt ist. Daß es sich hierbei tatsächlich um Lymphgefäße und nicht um Blutgefäße handelt, ersieht man daraus, daß die Injektionsmasse weiterhin an den Füßen nur in den Lymphgefäßen anzutreffen war, und ferner daraus, daß die Lymphgefäße an den Zehen und auch weiter am Metatarsus zu Seiten der mit Blut gefüllten Venen verliefen. Vor allem ist die Reichhaltigkeit der Haut an zahllosen feinen Lymphgefäßen, die zu Netzen angeordnet sind, bemerkenswert. Es steht dies ohne Zweifel mit der stärkeren Anhäufung des Bindegewebes an den Füßen im Zusammenhang. Bei erwachsenen Vögeln werden die sich an den Zehen ausbreitenden Lymphgefäßnetze wahrscheinlich lockerer sein, aber im übrigen den gleichen Charakter bewahren und dadurch den reichlichen Lymphgefäßen der Reptilienschuppen am nächsten kommen.

Weiterhin verlaufen die Lymphgefäße längs der V. tibialis, erhalten am Kniegelenk, wo sich vielfach Geflechte ausbilden, weitere Zuflüsse und münden die V. ischiadica begleitend schließlich in die Subvertebraltämme.

An den Vorderextremitäten sind die Lymphgefäße von den oben genannten Autoren vornehmlich in deren proximalen Abschnitten verfolgt worden, während die distalen Abschnitte unberücksichtigt geblieben sind. Indessen haben meine am neugeborenen Sperling ausgeführten Untersuchungen gezeigt, daß auch hier ein überaus reichhaltiges Netz von Lymphgefäßen vorhanden ist, wie dies die Figuren 50 und 51 zur Anschauung bringen. Sehr feine Gefäßnetze umspinnen korbartig die Anlagen der Armschwingen und sammeln sich an deren Basen zu größeren die Blutgefäße begleitenden Lymphgefäßen, welche besonders zahlreich auf der Innenseite des Vorderarmes auftreten und dort die V. ulnaris und dann die V. brachialis begleiten. Weiterhin verlaufen sie längs der V. axillaris und münden meistens selbständig in die V. cava superior beziehungsweise in die V. axillaris dicht an ihrer Mündung in die V. cava.

Die Trunci lymphatici jugulares.

Die Jugularstämme der Vögel sind seit langem bekannt und sind von einer Reihe von Forschern, wie von Hewson, Magendie, Lauth, Fohmann, Fürther, Jossifoff, Baum

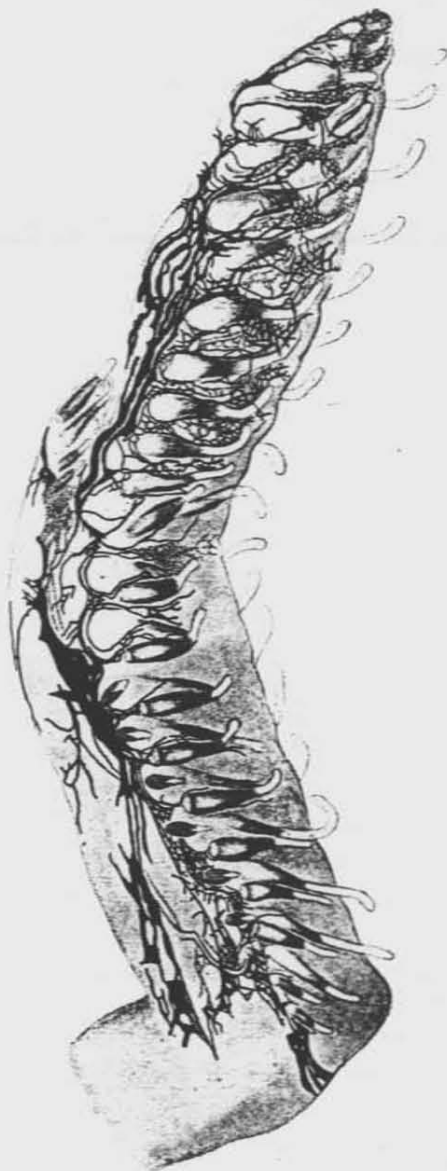


Fig. 50. Lymphgefäße auf der Außenseite der rechten Vorderextremität eines neugeborenen *Passer domesticus*.



Fig. 51. Lymphgefäße auf der Innenseite der rechten Vorderextremität eines neugeborenen *Passer domesticus*.

und neuerdings von Kihara und Naito (1933) beschrieben worden. Sie beginnen am Kopfe und verlaufen längs des Halses bis in die Nähe des Herzens. Nach Baum zeigen die Vasa lymphacea jugularia zahlreiche Varietäten, und zwar ist nur selten ein einziger Truncus jugularis jederseits vorhanden, meistens zwei, welche die V. jugularis begleiten und sich miteinander vereinigen können. Der linke Truncus ist nach Kihara und Naito stärker als der rechte, während die Venen sich umgekehrt verhalten, die rechte stärker ist als die linke. Nach den Angaben von Baum nehmen die Jugularstämme noch ein Vas lymphaceum caroticum, welches die A. carotis communis begleitet, auf und ferner ein mit der V. vertebralis verlaufendes Vas lymphaceum vertebrale. Beim Huhn münden die Jugularstämme jederseits in die V. jugularis direkt vor ihrer Vereinigung mit der V. axillaris. Bei Vögeln, welche deutliche Lymphknoten besitzen, münden sie in dieselben und an deren unterem Ende in der Regel gemeinsam mit den Subvertebraltstämmen in die vordere Hohlvene (Fürther). Nebenbei sei bemerkt, daß Baum an der Oberfläche der Lungen und auf der Innenseite des Thorax Lymphgefäße beobachtet hat, welche ohne sich mit anderen Stämmen zu verbinden, direkt in die V. axillaris oder auch in die V. jugularis mündeten.

Bezüglich der Lymphgefäße des Kopfes bemerkt bereits Fürther, daß dieselben sowie die Jugularstämme am leichtesten von der Wachshaut des Schnabels zu injizieren sind. Ich habe mich von der Richtigkeit dieser Angabe beim neugeborenen Sperling überzeugen können. Bei demselben bilden die Lymphgefäße in der Haut des Schnabels ein dichtes in der Tiefe liegendes Netz, aus welchem nach der Oberfläche und gegen den Schnabelrand feine Endäste aussprießen (Fig. 48 und 52). Die Ableitungsgefäße verlaufen längs des Außenrandes der Kiefer und vereinigen sich in der Pharyngealgegend mit den Jugularstämmen.

Nach den Angaben von Baum gehen aus der Nasenhöhle, von der Zunge und vom Gaumen Lymphgefäße hervor, welche am Übergange des Kopfes zum Halse ein grobes ausgedehntes Netzwerk bilden. Dasselbe soll die beiderseitigen Jugularstämme dort miteinander in Verbindung setzen. Eine solche Verbindung mittels ein oder zwei Gefäßen hatte bereits vorher Fürther beobachtet. Diese Angabe Fürther's habe ich sowohl bei neugeborenen Sperlingen (Fig. 52) als auch bei erwachsenen bestäti-

gen können. Die aus der Nasenhöhle und vom Gaumen kommenden Lymphgefäße bilden ein Netz, welches sich mit den beiden den Querast der V. jugularis dextra begleitenden und ebenfalls quer verlaufenden Lymphgefäßen vereinigt. Baum führt noch an,

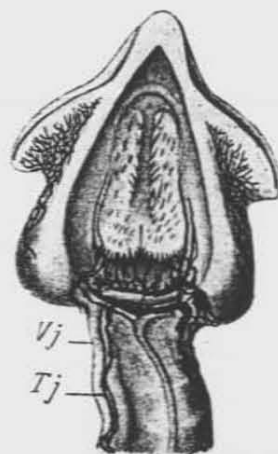


Fig. 52. Lymphgefäße auf der Ventralseite des Kopfes eines neugeborenen *Passer domesticus*. Vj — Vena jugularis, Tj — Truncus jugularis.

daß es ihm gelungen sei, in der Haut des Kopfes zwei feine Lymphgefäße zur Darstellung zu bringen, welche am Anfang des Halses in die Jugularstämme münden, und Kihara und Naito (1933) berichten, daß sie von den Augenlidern die Jugularstämme gut injizieren konnten. In der Augenhöhle der Taube hat Tretjakoff (1930) weder Blut- noch Lymphsinus auffinden können.

Die Entwicklung der Trunci jugulares.

Die Angaben der Forscher über die Entwicklung der Trunci jugulares sind nicht übereinstimmend. Miller (1912), welcher die Entwicklung derselben bei Hühnerembryonen an Schnitten und durch Rekonstruktion untersucht hatte, behauptet, daß im Mesenchym venöse Inseln und Kanäle auftreten, von denen sich nur wenige in die Kardinalvenen öffnen. Durch Ausbuchtung und Neubildung entsteht dann aus den Blutinseln ein Plexus und schließlich ein einheitlicher Sack (»prelymphatic sac«), welcher sekundär mit dem Venensystem in Verbindung tritt. Kutsuna

(1933) hat zwar beobachtet, daß aus den Venen Gefäße aussprossen, welche sich später in Lymphgefäße umwandeln, nimmt aber auch eine Beteiligung von mesenchymalen Räumen an der Bildung der Lymphgefäße an. Diesen Auffassungen gegenüber stehen die Ansichten von Mierzejewski (1909) und Eleanor L. Clark (1912), denen auch ich mich anschließe, nach welchen die Jugularstämme ebenso, wie wir dies später bei der Entwicklung der Lymphherzen sehen werden, rein venösen Ursprungs sind. Mierzejewski behauptet, daß gleichzeitig mit der Entwicklung der Lymphherzen auch die der Lymphplexus am Halse beginnt, indem dort, wo die Venen subclavia, vertebralis und jugularis in die Vena cava sup. münden, die genannten Venen nach allen Richtungen zahlreiche feine Äste in Form von gewundenen Kanälchen aussenden, welche sich am Anfange des 8. Tages in ein schwammiges Gebilde umgestalten. Später geht aus demselben außer den Lymphgefäßen der Haut noch der Truncus jugularis hervor. E. L. Clark hat durch Injektion von Embryonen der gleichen Stadien, die Miller ohne Injektion untersucht hatte, nachgewiesen, daß Miller sich in der Deutung der Präparate geirrt hat. Die von ihm beschriebenen Blutinseln sind nicht vorhanden, sondern von vornherein ein Gefäßplexus, der aus den Jugularvenen durch Sprossung entstanden ist und mit denselben dauernd im Zusammenhang bleibt. Der Plexus wandelt sich nicht in einen Sack um, sondern der im Plexus entstehende größere Raum bildet einen Abschnitt des Truncus jugularis. Nach meinem Dafürhalten beteiligen sich die am weitesten kaudal liegenden Gefäße des Plexus auch an der Bildung der Subvertebraltämme.

Die Lymphknoten.

Die Lymphknoten sind bei Vögeln bereits von Hewson beobachtet worden; später sind dieselben von Lauth, Panizza (1830), Vialleton und Fleury (1901), Fleury (1903), Pensa (1907), Jolly (1909 u. 1910), Retterer (1902), Fürther (1913), Manabe (1930) und Kihara und Naito (1933) beschrieben worden.

Die Lymphknoten waren bisher nur bei Vertretern der Ordnung Anseriformes und bei *Fulica atra* und *Larus argentatus* bekannt, und zwar ein Paar im vorderen und ein Paar im hinteren Körperteile. Die Lymphoglandula cervico-thoracalis befindet

sich jederseits am proximalen Ende des Truncus jugularis und die Lymphoglandula lumbalis zu beiden Seiten der Bauchorta in den Wänden der Subvertebraltämme.

Neuerdings hat Manabe (1930) Lymphknoten bei anderen Vögeln festgestellt, und zwar bei Vertretern der Passeriformes, Coraciformes, Cuculiformes, Charadriiformes und Galliformes. Außer den schon bekannten zwei Paaren von Lymphknoten hat er noch vier weitere Paare gefunden, von denen das erste in der Höhe des ersten Halswirbels, das zweite in den Subvertebraltämmen in der Höhe der A. mesenterica superior, das dritte in den proximalen Enden der Lymphgefäße des Femur und das vierte zu Seiten der A. sacralis media gelegen ist. Alle diese Lymphknoten sind klein und machen sich nur als geringe Ausbuchtungen der Lymphgefäße bemerkbar, zeigen aber im übrigen im mikroskopischen Bilde den typischen Bau der Vögellymphknoten, nämlich einen mittleren freien Raum, durch den die Lymphe passiert, und lateral zahlreiche Lymphstränge, Follikel und Randsinus. Die Untersuchungen von Manabe haben dann noch Kihara und Naito (1933) an erwachsenen Exemplaren der Hausente wesentlich erweitert. Durch methodische Untersuchung der Hals-, Flügel- und Beinlymphgefäße ist es diesen Forschern gelungen, in der Wand dieser Gefäße noch zahlreiche Lymphknotenbildungen festzustellen. Auf Grund dieser Befunde müssen unsere bisherigen Kenntnisse insofern geändert werden, als wir jetzt wissen, daß die Lymphknoten bei Vögeln weit verbreitet und zahlreich sind, aber nur in der Gruppe der Anseriformes in Form der Lymphoglandulae cervico-thoracales und lumbales makroskopisch deutlich sichtbar zutage treten.

Die Lymphherzen.

Die Lymphherzen sind bei der Gans zuerst von Panizza (1830) beobachtet und beschrieben worden. Eingehender hat sich mit denselben Stannius (1843) beschäftigt und festgestellt, daß dieselben beim Storch, Straus, indischen Kasuar, bei der Gans, beim Schwan, bei *Colymbus* und *Alca* an der Schicht von quer-gestreiften Muskelfasern erkennbar sind. Nicht aufgefunden hatte er die Herzen bei hühnerartigen Vögeln und der Pute, was auch Budge (1882) für erwachsene Hühner später bestätigt hat. In die Herzen münden nach Stannius Lymphgefäße und aus ihnen

geht eine Vene hervor. Eine Pulsation hat er an den Lymphherzen vom Schwan und der Gans im Gegensatz zu Panizza nicht feststellen können. Fürther (1913) beschreibt die Lymphherzen bei der Gans als zarte Bläschen, welche am Ausgange des Beckens dicht unter den beiden lateralen Vv. hypogastricae liegen. »Aus jedem Lymphherzen geht ein Lymphgefäß hervor, das in das hintere Ende des Lumballymphknotens übergeht und unterwegs wenige Lymphstämmchen aus dem Becken und den Beckengliedmaßen aufnimmt«. Müller (1908), welcher vorwiegend die physiologischen Verhältnisse berücksichtigt hatte, behauptet, daß die Herzen keine regelmäßige Pulsation aufweisen, daß aber die Füllung der Herzen mit Lymphe reflektorisch ihre Kontraktion auslöse.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht sind die Lymphherzen und besonders diejenigen des Huhns von vielen Forschern untersucht worden. Die Ergebnisse dieser Arbeiten ergänzen die obige Darstellung nicht unwesentlich.

Die Lymphherzen sind bei Hühnerembryonen zum ersten Male von Budge (1882) gesehen, ihre Entwicklung aber erst von Sala (1900) in folgender Weise beschrieben worden. An den Enden der lateralen Äste der ersten fünf Venae coccygeae bilden sich kleine blasenartige Ausbuchtungen, die sich beständig vergrößern und am 7. Bebrütungstage eine Reihe von segmental aufeinander folgenden Spalten im embryonalen Bindegewebe bilden. Durch Größenzunahme und Annäherung dieser Anlagen kommt es zu ihrer Vereinigung. Das Lymphherz nimmt dann die Gestalt eines länglichen, schwammigen Körpers an mit zahlreichen Aushöhlungen, welche rote Blutkörperchen enthalten. Mierzejewski (1910) findet, daß die Anlage des Herzens schon in der Mitte des 6. Tages beginnt und am 7. aus demselben zahlreiche Lymphgefäße in Gestalt eines Strauches zur Haut auswachsen, woselbst sie ein dichtes über dem Herzen liegendes Lymphgefäßnetz bilden. Die ersten Muskelfasern treten am 9. Tage auf (Sala, Mierzejewski). Auf 8–10 Kontraktionen des Blutherzens entfällt eine des Lymphherzens. In ähnlicher Weise schildert Kutsuna (1933) die Entwicklung der Lymphherzen bei der Ente. Dieselbe beginnt bei 6-tägigen Embryonen. Am 8. Tage bilden die einzelnen Anlagen einen größeren Raum, in dessen Lumen zahlreiche Balken aus der Wand hervorragten. Während der Ent-

wicklung des Körpers der Entenembryonen vergrößern sich auch die Lymphherzen, und zwar nimmt nach den Beobachtungen von Kutsuna in den früheren Stadien ihr dorso-ventraler Durchmesser, in den späteren dagegen ihr kranio-kaudaler und latero-medialer Durchmesser zu.

Während die bisher angeführten Forscher ihre Beobachtungen vorwiegend an fixierten Embryonen, welche entweder in toto oder auf Serienschnitten untersucht wurden, angestellt hatten, haben Eleanor und Eliot R. Clark die Entwicklung der Lymphherzen bei lebenden Hühnerembryonen in eigens zu diesem Zwecke konstruierten Wärmekästen verfolgt. Diese schönen Untersuchungen ergänzen in anschaulicher Weise jene Beobachtungen. Obwohl bereits bei Embryonen vom 4.–5. Bebrütungstage Lymphgefäße nachweisbar sind, so ist die Pulsation der Lymphherzen erst während des 6.–6½. Bebrütungstages zu sehen, und zwar wenn das Herz sich in dem Stadium eines Gefäßplexus befindet. Dieser Plexus steht einerseits medial mit den fünf ersten Vv. coccygeae in Verbindung, andererseits ventral mit einem aus dieser plexusartigen Anlage aussprossenden oberflächlichen Hautplexus.

Diese Plexus bestehen aus sehr unregelmäßig geformten Gefäßen, welche von Blutkapillaren durchflochten sind. Während das Blut in diesen Kapillaren sehr schnell fließt, ist es in den Plexusgefäßen in den Anfangsstadien angestaut und unbeweglich. Eine Strömung macht sich erst später bemerkbar. Nach Einführung von geringen Mengen von chinesischer Tusche in die Plexusgefäße konnte festgestellt werden, daß die Partikel derselben in die Vv. coccygeae und weiter in die Kaudalvenen gelangten. Andererseits konnten auch die Blutgefäße für sich gesondert gefüllt werden, während die Gefäße des Plexus ungefüllt blieben. Aus diesen Untersuchungen geht klar hervor, daß die Gefäße des Plexus nur mit den Vv. coccygeae zusammenhängen, im übrigen aber von den ihn umgebenden Blutgefäßen völlig unabhängig sind. Übrigens macht sich der selbständige Charakter des Plexus noch dadurch deutlich geltend, daß seine Gefäße von Endothelzellen begrenzt werden, deren Kerne sich von den anliegenden Bindegewebszellen durch gewisse Merkmale bedeutend unterscheiden, was auch von Kampmeier bei Froschlärven beobachtet und nachdrücklich hervorgehoben worden ist. Ich bin auf diese Untersuchungen aus dem Grunde so ausführlich eingegangen, weil

durch dieselben unzweifelhaft festgestellt wurde, daß die Lymphherzen und die aus ihnen hervorgehenden Lymphgefäße aus venösen Gefäßen durch Sprossung entstehen und nicht aus mesenchymalen Räumen, welche sich zu Plexus und Lymphherzen umbilden und erst sekundär mit den Venen in Verbindung treten, wie dies West (1914) an Hühnerembryonen darzutun suchte. Neuerdings behauptet Kutsuna, daß die Lymphherzen nur aus Sprossen der Venen entstehen.

Bezüglich der Lage und des Baues der Lymphherzen stimmen die Angaben der Forscher (Stannius, Budge, Sala, Mierzejewski, Fürther, Clark, West, Wodzicki, Kutsuna) ziemlich überein. Wie Stannius und Wodzicki festgestellt haben, ist ihre Lage durch die Gestaltung des Beckens und der Steißbeinmuskeln bedingt. Sie liegen als kleine Bläschen zwischen den Becken- und Steißbeinknochen, sie sind dorsal zum Teil vom *M. coccygeus* bedeckt und grenzen lateral an den *M. pubococcygeus*. Da sie von Fett umgeben sind, sind sie nicht leicht aufzufinden. Wodzicki beschreibt, daß die Herzwand bei Sperlingvögeln dünn, bei Entenvögeln und Stelzenvögeln dick ist und die Hühner eine Mittelstellung einnehmen. Ferner berichtet er, daß die in die Herzen mündenden Lymphgefäße mit Klappen versehen sind, die entweder aus einem Blatte oder aus zwei Blättern bestehen. Die Klappe an der Ausflußöffnung in die Vene ist zweiblättrig. Solche Verhältnisse hat Wodzicki noch bei Hühnern von 10. Tagen nach dem Ausschlüpfen beobachtet. Dann tritt eine Rückbildung der Herzen ein, so daß dieselben bei erwachsenen Hühnern nicht mehr zu finden sind. Das Gleiche scheint auch bei Sperlingen der Fall zu sein. Bei Neugeborenen sind, wie Fig. 48 zeigt, die Lymphherzen noch deutlich als querliegende kleine Bläschen zu erkennen, bei erwachsenen Sperlingen stellen sie sich, wie eine meiner Schülerinnen an Serienschritten dargetan hat, als Bläschen von unregelmäßiger Gestalt dar, die in ihrer Wand zwar noch Muskelfasern erkennen lassen, aber zu Kontraktionen nicht mehr fähig zu sein scheinen.

Zusammenfassung.

Die Vögel besitzen wie andere Wirbeltiere zwei Trunci subvertebrales und zwei Trunci jugulares, welche in die Venae jugulares oder Vv. axillares oder Vv. cavae superiores münden. Auch

können nach den Angaben von Baum noch Lymphgefäße von der inneren Thoraxwand und von den Lungen sich in die genannten Venen öffnen. Die Trunci laterales treten nur vorübergehend bei Embryonen auf. Die Lymphgefäße der Haut sind sehr spärlich und nur in der Wachshaut des Schnabels und an den Enden der Extremitäten, wo auch mehr Bindegewebe angehäuft ist, besonders bei jungen Vögeln sehr reichlich vorhanden.

Die Lymphherzen werden wohl bei allen Arten angelegt, bleiben aber bei erwachsenen Vögeln nur im gewissen Ordnungen bestehen. Ihre Entwicklung geht von den Venen aus.

Ein neuer Erwerb sind die Lymphknoten, die bei allen Vögeln vorzukommen scheinen, aber nur bei Vertretern der Anseriformes makroskopisch sichtbar sind. Bei den übrigen Vögeln stellen dieselben Verdickungen der Lymphgefäßwände dar, die nur an mikroskopischen Schnitten nachweisbar sind.

Literatur.

1. Baum H. Das Lymphgefäßsystem des Huhnes. Zeitschr. f. ges. Anat. I Abt. B. 93, 1930. — 2. Budge A. Über das dem zweiten Blutkreislaufe entsprechende Lymphgefäßsystem bei Hühnerembryonen. Centralbl. med. Wiss. Jg. 19, 1881. — 3. Budge A. Über die Lymphherzen bei Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1882. — 4. Budge A. Über ein Kanalsystem im Mesoderm von Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1882. — 5. Budge A. Untersuchungen über die Entwicklung des Lymphsystems beim Hühnerembryo. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1887. — 6. Clark E. L. Injection and Reconstruction of the Jugular Lymph «Sac» in the Chick. Anat. Rec. V. 6, 1912. — 7. Clark E. L. Observations on Early Superficial Lymphatics in Living Chick Embryos. Anat. Rec. V. 6, 1912. — 8. Clark E. R. and Clark E. L. Observations on the Development of the Earliest Lymphatics in the Region of the Posterior Lymph Heart in Living Chick Embryos. Anat. Rec. V. 6, 1912. — 9. Clark E. L. and Clark E. R. On the Early Pulsations of the Posterior Lymph Hearts in Chick Embryos. Their Relation to the Body Movements. Journ. Exper. Zool. V. 17, 1914. — 10. Clark E. R. Observations of the Lymph-Flow and the Associated Morphological Changes in the Early Superficial Lymphatics of Chick Embryos. Am. Journ. Anat. V. 18, 1915. — 11. Clark E. R. and Clark E. L. On the Origin and Early Development of the Lymphatic System of the Chick. Contributions to Embryology. Washington N° 45, 1920. — 12. Fleury S. Recherches sur la structure des ganglions lymphatiques de l'Oie. Arch. d'Anat. micr. T. 5, 1902. — 13. Fohmann V. Anatomische Untersuchungen über die Verbindung der Saugadern mit den Venen. Heidelberg, 1821. — 14. Fürther H. Beiträge zur Kenntnis der Vogellymphknoten. Jen. Zeitschr. Nat. B. 50 (N. F. B. 43), 1913. — 15. Hewson W. An Account of the Lymphatic System in Birds. Philos. Transact. V. 58,

1768. — 16. Jolly I. Sur le développement des ganglions lymphatiques du canard. C. R. Soc. biol. T. 67, 1909. — 17. Jolly I. Recherches sur les ganglions lymphatiques des oiseaux. Arch. d'anat. microsc. T. 11, 1910. — 18. Jossifow I. M. Das Lymphgefäßsystem der Hühner und Tauben. Anat. Anz. B. 69, 1930. — 19. Kihara T. und Naito E. Über den Einlagerungs- und Verbreitungsmodus des lymphatischen Gewebes im Lymphgefäßsystem der Ente. Folia Anat. Jap. B. 11, 1933. — 20. Kutsuna M. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Lymphgefäßsystems der Vögel. Acta Sch. med. univ. Kioto V. 16, 1933. — 21. Lauth E. A. Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des oiseaux et sur la manière de les préparer. Annales Sc. nat. T. 3, 1824. — 22. Magendie F. Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des oiseaux. Journ. phys. expér. path. T. 1, 1821. — 23. Manabe S. Über den Bau der Vogellymphgefäße. — 24. Manabe S. Lymphgefäßsystem der Ente. — 25. Manabe S. Histologie und Entwicklung der Entenlymphdrüse. — 26. Manabe S. Lymphdrüsen bei verschiedenen Vogelarten. Die Arbeiten von Manabe sind in Kyoto in japanischer Sprache 1930 erschienen und sind von Kihara und Naito in ihrer Arbeit referiert. — 27. Mierzejewski L. Beitrag zur Entwicklung des Lymphgefäßsystems der Vögel. Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1909. — 28. Miller A. M. The development of the jugular lymph sac in birds. Amer. Journ. Anat. V. 12, 1912. — 29. Miller A. M. Histogenesis and morphogenesis of the Thoracic Duct in the chick; development of blood cells and their passage to the blood stream via the Thoracic Duct. Amer. Journ. Anat. V. 15, 1913. — 30. Monro A. State of facts concerning the paracentesis of the thorax, on account of air diffused and lymphatic vessels in oviparous animals. Edinbourg, 1770. — 31. Müller R. Über den Tannenberg'schen Körper. Ein Beitrag zur Lehre von der Lymphbildung. Arch. ges. Phys. B. 122, 1908. — 32. *Panizza B. Osservazioni antropo-zootomico-fisiologiche. Pavia, 1830. — 33. Pensa A. Della struttura e dello sviluppo dei gangli linfatici degli uccelli (Anser domesticus). Ric. f. n. Lab. d'Anat. norm. R. Univ. Roma. V. 12, 1907. — 34. *Retterer E. Parallèle des ganglions lymphatiques des mammifères et des oiseaux. C. R. Assoc. Anat. Montpellier, 1902. — 35. Retterer E. Structure et fonctions des ganglions lymphatiques des oiseaux. C. R. Soc. biol. Paris, T. 54, 1902. — 36. Sala L. Sullo sviluppo dei cuori linfatici e dei dotti thoracici nell'embrione di pollo. Monit. Zool. V. 10, 1899. — 37. Sala L. Sullo sviluppo dei cuori linfatici e dei dotti thoracici nell'embrione di pollo. Ric. f. n. Lab. d'Anat. norm. R. Univ. Roma, V. 7, 1900. — 38. Stannius H. Über die Lymphherzen der Vögel. Arch. f. Anat. Phys. Jg. 1854. — 39. Stannius H. Handbuch der Zoologie II Teil. Wirbeltiere. II Aufl. Berlin, 1854. — 40. Trautmann A. Vögel. Handbuch der vergleichenden Anatomie. B. 6, Berlin, 1933. — 41. Tretjakoff D. Die orbitalen Sinus bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln. Morph. Jahrb. B. 64, 1930. — 42. Vialleton L. et Fleury S. Structure des ganglions lymphatiques de l'Oie. C. R. Ac. Sciences, Paris, 1901. — 43. West R. The Origin and Early development of the Posterior Lymph Heart in the Chick. Anat. Record. V. 8, 1914. — 44. Wodzicki C. Recherches sur les coeurs lymphatiques des oiseaux. Bull. Ac. Sc. Pol. Cracovie, 1924.

VIII. Säugetiere und der Mensch.

Das Lymphgefäßsystem des Menschen ist bereits von früheren Forschern und in der neueren Zeit von Bartels (1909), G. M. Jossifow (1930) und Rouvière (1932) sehr ausführlich bearbeitet worden, wobei aus praktischen Gründen ein besonderes Gewicht auf die Lage der Lymphknoten und ihre Lymphgefäßverbindungen mit den verschiedenen Organen des Körpers gelegt worden ist. In der gleichen systematischen Weise hat Baum (1912, 1918, 1928) das Lymphgefäßsystem des Rindes, Hundes und Pferdes bearbeitet und in prächtiger Ausstattung veröffentlicht. Ferner ist das Lymphgefäßsystem des Schweines von Postma (1928) und das des Kaninchens von I. M. Jossifow (1931) untersucht worden. Schließlich hat Trautmann (1933) in dem Handbuch der vergleichenden Anatomie eine zusammenfassende Übersicht über das Lymphgefäßsystem der Säugetiere gegeben. Alle diese Arbeiten haben unsere Kenntnisse von der Verteilung der Lymphgefäße beim Menschen und bei den Säugetieren sehr wesentlich vertieft, aber nur wenige Anknüpfungspunkte an die bei den übrigen Wirbeltieren bestehenden Verhältnisse geliefert. Von dem sonstigen anatomischen und embryologischen Schrifttum ist im folgenden nur das berücksichtigt und in dem beigefügten Verzeichnis angeführt worden, was für die vergleichend anatomische Betrachtung von Wichtigkeit ist. Im übrigen verweise ich auf die oben erwähnten größeren Werke und Arbeiten, welche umfangreiche Literaturverzeichnisse enthalten.

Im Vergleich mit den übrigen Wirbeltieren ist das Lymphgefäßsystem der Säugetiere und des Menschen außerordentlich reich entwickelt, und zwar sowohl bezüglich der Lymphgefäße selbst als auch der Lymphknoten. Diese letzteren treten im Gegensatz zu den meisten Vögeln hier schon als gesonderte, räumlich begrenzte Organe auf und verwischen infolge ihrer vielfachen Verbindungen die ursprüngliche Anordnung der einzelnen Gefäße bzw. Stämme. Von den bei anderen Wirbeltieren vorhandenen Hauptstämmen würden nach unseren bisherigen Kenntnissen nur die Cisterna chyli und der Ductus thoracicus erhalten bleiben. Ob eine solche Auffassung berechtigt ist, soll im folgenden eingehender besprochen werden.

Die Trunci subvertebrales.

Die umfangreichsten Untersuchungen über gewisse Abschnitte des Hauptstammes, d. i. über die Cisterna chyli und den Ductus thoracicus, hat Pensa (1908) bei Säugetieren und vergleichsweise auch bei Menschen ausgeführt. Denselben schließen sich die an Haustieren angestellten Untersuchungen an, nämlich die von Wergilessow (1907¹⁾, Huber (1909), I. M. Jossifow, Baum und Trautmann. Eine Übersicht über die beim Menschen bestehenden Verhältnisse geben außer den Lehrbüchern der Anatomie die oben erwähnten Werke von Bartels, Jossifow und Rouvière.

Trotz dieser im übrigen sehr gewissenhaften Bearbeitungen des Lymphgefäßsystems ist der Schwanzabschnitt der Säugetiere vollständig unberücksichtigt geblieben, und doch ist derselbe für unsere Betrachtungen sehr wichtig, da derselbe als Fortsetzung des Achsenskelettes die Wirbel und die Stammesmuskulatur umfaßt. Nach verschiedenen vergeblichen Versuchen gelang es mir im Schwanz von Embryonen vom Schwein die Lymphgefäße darzustellen. Wie aus der Figur 54 hervorgeht, ist die Lage der Gefäße folgende: auf der Ventralseite des Schwanzes verläuft in der Mittellinie die A. caudalis und zu ihren Seiten je eine V caudalis. Diese Venen werden lateral von Lymphgefäßen begleitet, welche von der Spitze des Schwanzes weiter bis zum Becken und zur Lendengegend verlaufen. Ebendiese weiteren Abschnitte, welche nach den Angaben von Baum beim Rind viele Variationen aufweisen, sind von ihm als Truncus lumbalis bezeichnet worden. Nach Trautmann (1933) ist derselbe »sehr oft« doppelt, ja sogar dreifach und nimmt die Lymphgefäße des Beckens, der Beckenorgane, der Hintergliedmaßen und auch der Bauchwand auf. Silvester (1912), welcher Untersuchungen an Affen der neuen Welt angestellt hatte, beschreibt bei ihnen paarige Lumbalstämme. Da die Lage der beschriebenen Lymphgefäße des Schwanzes bezüglich der Blutgefäße und der Wirbelsäule den Subvertebralstämmen anderer Wirbeltiere entspricht und sich die-

¹⁾ Die Arbeit von Wergilessow war mir im Original nicht zugänglich und das Referat in den Ergebnissen ist zu kurz, als daß man sich von dem Inhalt der Arbeit ein genügend klares Bild machen könnte. Auch erwähnt G. M. Jossifow nichts von Wergilessow, obwohl letzterer seine Arbeit unter Jossifow's Leitung ausgeführt hatte.

selben in die Trunci lumbales unmittelbar fortsetzen, sehe ich dieselben als die Anfänge der Trunci subvertebrales an, die also bei Säugetieren im Schwanzabschnitt paarig sein würden.

Diese Stämme setzen sich kranialwärts in einen Abschnitt fort, welcher als Cisterna chyli bezeichnet wird. Die Cisterne ist als ein umgrenzter und sichtbarer Behälter bei vielen Säugetieren und bei dem Menschen entweder überhaupt nicht vorhanden oder tritt in Gestalt eines Plexus auf, in welchen ebenso wie in die Cisterne verschiedene Lymphgefäße vornehmlich vom Darm münden. Falls die Cisterne als deutlicher Behälter vorhanden ist, ist dieselbe bei weitem nicht so umfangreich wie bei niederen Wirbeltieren. Nach den Untersuchungen von Pensa (1908) findet sich unter den Vertretern der gleichen Spezies, welche eine einfache Cisterne besitzen, immer ein gewisser Prozentsatz von Tieren mit paarigen Cisternen, und bei gewissen Spezies ist die Paarigkeit beständig. So ist die Cisterne bei *Arctomys marmota* und *Myoxus glis* mit zwei Erweiterungen versehen. Bei *Erinaceus europaeus*, *Talpa europaea*, *Mustela foina* hat er einfache und paarige Cisternen beobachtet, bei *Sciurus vulgaris* ist die Cisterne gewöhnlich spindelförmig und paarig und bei *Meles taxus* bestehen zwei und mehr miteinander durch transversale Anastomosen verbundene Erweiterungen.

Bei Haustieren kommen nach den übereinstimmenden Angaben von Huber (1909), Baum und Trautmann keine paarigen Cisternen vor, im übrigen zeigt dieselbe, falls sie vorhanden ist, große Verschiedenheiten nach Ausdehnung, Weite und Form.

Bezüglich des Menschen behauptet schon Breschet (1836): »Il est bien peu d'organes, dans le corps humain, qui offrent un plus grand nombre de variétés, sous le rapport de la forme, que le réservoir de Pecquet«. Nach den Angaben von Pensa beginnt der Ductus thoracicus beim Menschen in relativ seltenen Fällen mit einer einfachen ampullenartigen Erweiterung, aber »con una certa frequenza la cisterna è duplice«. Bartels gibt eine Abbildung der Cisterne in natürlicher Größe und behauptet, daß eine solche in dem Falle bestehe, wenn der Ductus thoracicus eine tiefe Entstehung am 1.—2. Lendenwirbel hat, bei hoher Entstehung am 11.—12. Brustwirbel kämen außer breitmaschigen und schmalmaschigen Netzen »zwei gleichmäßig oder ampullenartig erweiterte Stämme« vor, welche zum D. thoracicus zusammenfließen.

Ich habe das Gebiet der Cisterne einer gesonderten Besprechung unterzogen, weil dasselbe nicht nur anatomisch beachtenswert ist, sondern auch in entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen berücksichtigt worden ist.

Frl. Sabin (1901—02) hatte in ihrer ersten Arbeit über die Entwicklung der Lymphgefäße behauptet, daß es außer den zwei vorderen Entwicklungszentren der Lymphgefäße noch zwei hintere gebe, ohne daß sie für deren Vorkommen sichere Beweise geben konnte. Lewis (1906) hat dann dargetan, daß sich bei Kaninchenembryonen ventral von der großen Vene, welche die beiden Urnieren verbindet, ein Lymphsack entwickelt. Die Entwicklung dieses retroperitonealen Lymphsackes wurde dann von Baetjer (1908) bei Embryonen vom Schwein untersucht, wobei sich ergab, daß derselbe aus Kapillaren der Vene hervorgehe. Indem sich diese Kapillaren von der Vene trennen und miteinander vereinigen, bildet sich ein Sack, der an der Wurzel des Mesenteriums gelegen ist und nach den Untersuchungen von Heuer (1909) den Ausgangsort für die mesenterialen Lymphgefäße bilde. Der Sack breitet sich weiter nach vorn aus und tritt, sich zur Cisterne erweiternd, mit dem Ductus thoracicus in Verbindung. Kaudalwärts reicht derselbe bis zum Rectum. Sabin (1909 u. 1911) hat dann die Existenz einer Cisterne auch bei menschlichen Embryonen nachgewiesen und zugleich gefunden, daß sich dieselbe (ebenso wie der später noch zu erwähnende Jugularsack) früher entwickelt als der Ductus thoracicus. Obwohl Kampmeier (1912 u. 1931) die Lymphstämme und die Cisterne aus sich miteinander vereinigenden mesenchymalen Räumen hervorgehen läßt, stellt er die Existenz der Cisterne fest und beschreibt ihre Entwicklung sowohl bei Embryonen vom Schwein von 21—23 mm Länge und solchen vom Menschen von 29·2 mm Länge.

Aus den angeführten Arbeiten geht jedenfalls hervor, daß der die Cisterne umfassende Abschnitt sich bei gewissen Tieren und beim Menschen in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung etwas anders verhält als andere Abschnitte der Subvertebraltämme, was auch durch die anatomischen Untersuchungen von Silvester (1912) bestätigt wird. Derselbe hat durch Injektion von regionären Lymphknoten an 25 Vertretern von südamerikanischen Affenarten, welche 7 Gattungen angehörten, Lymphgefäße dargestellt, welche weder in die Cisterne noch in den Ductus mündeten, son-

dern direkt in die V. cava inf. und in die V. renalis sinistra. Es ist dies umso bemerkenswerter, als Untersuchungen, welche Silvester an 16 verschiedenen Affenspezies der alten Welt ausgeführt hatte, keinerlei Spuren einer solchen direkten Einmündung in Venen zeigten. Auch Huntington (1910) hat bei *Macropus rufus* eine solche direkte Einmündung von Lymphgefäßen im Gebiet der V. cava inf. beobachtet. Silvester nimmt bereits an, daß die bei neuweltlichen Affen bestehenden direkten Kommunikationen der Lymphgefäße mit den Venen auf frühe entwicklungsgeschichtliche Zustände zurückzuführen seien. Es wäre nur noch zu entscheiden, ob diese Verbindungen primär durch Aussprossung der Gefäße aus den Venen, oder sekundär durch Vereinigung von mesenchymalen Räumen mit den Venen entstanden sind. Meiner Meinung nach ist der primäre Sprossungsprozeß der wahrscheinlichere, doch läßt sich nichts Bestimmtes darüber aussagen, solange diese Gegend an einer größeren Anzahl von Embryonen verschiedener Säugetiere nicht untersucht worden ist. Nebenbei sei erwähnt, daß eine direkte Mündung von Lymphgefäßen in die untere Hohlvene von verschiedenen Forschern bei Tieren und dem Menschen beobachtet worden ist.

Aus der Cisterne geht der Ductus thoracicus hervor, welcher bei Säugetieren am ausführlichsten von Pensa bearbeitet worden ist. In der Mehrzahl der Fälle verläuft der Ductus als einfacher Stamm von der rechten Seite auf die linke und mündet auch linkerseits in die Vene. Außerdem fand Pensa bei der weißen Ratte, *Sciurus vulgaris*, *Myoxus glis*, *Lepus cuniculus*, *Erinaceus europaeus*, *Talpa europaea*, *Canis familiaris*, *C. vulpes*, *Felis domestica*, *Meles taxus*, *Lutra vulgaris*, *Macacus sinicus*, *Cercopithecus sabaeus* den Ductus auf größere und kleinere Strecken verdoppelt, aber mit einer gemeinsamen Mündung in die linke Vena anonyma. Eine gleiche Anordnung weist nach dem Berichte von Milne Edwards (1859) von den Marsupialiern *Macropus parryi* auf. Ausnahmsweise kommt nach Tandler (siehe Hoyer (1905)) ein bilateral-symmetrischer Ductus bei *Talpa europaea* vor. Als einen besonderen Fall beschreibt Pensa bei einem zweiten Exemplare von *Cercopithecus sabaeus* einen in seinem ganzen Verlaufe paarigen Ductus thoracicus, der auch jederseits gesondert in die Venen mündete.

Bei Haustieren haben sowohl französische als auch deutsche Forscher die gleichen Verhältnisse wie Pensa beobachtet, also einen einheitlichen Stamm, welcher in die linke Vene mündet und einen paarigen, welcher sich in seinem Endabschnitt vereinigt und ebenfalls in die linke Vene mündet.

Als eine weitere Varietät, welche wir bei Fledermäusen der Spezies *Vespertilio murinus* beobachtet haben, wäre eine gabelförmige Teilung des in seinem Anfange einheitlichen Ductus in einen rechten und linken Ast anzuführen, die auch jederseits gesondert in die Venen münden.

Embryologisch sind bilateral symmetrische Anlagen des Ductus von Sabin (1902) und Kampmeier (1912) bei Schweineembryonen und von Huntington (1910) bei Katzenembryonen nachgewiesen worden. Lewis (1905) beschreibt bei Embryonen von Kaninchen und Grodziński (1922) bei solchen vom Schwein ein die Aorta umflechtendes Netz von Lymphgefäßen, von welchem bei älteren Embryonen nach Grodziński zwei Stämme zurückbleiben.

Die Literatur über den Ductus thoracicus des Menschen ist sehr umfangreich. Aus den mir zugänglichen Zusammenstellungen ist jedoch zu ersehen, daß alle oben für die Säugetiere angeführten Varietäten auch beim Menschen vorkommen und überdies als eine neue noch ein rechter Ductus thoracicus mit rechteitiger Mündung bei teilweise bestehenden linken oder vollständigen Mangel des linken Ductus. Schon Pensa rechnet die Fälle von vollständiger Verdoppelung des Ductus zu den interessantesten. Dieselben sind nicht häufig, denn unter 60 von Pensa untersuchten Fällen von Menschen ist ihm nur einmal bei einem fünfmonatlichen Kinde eine solche Verdoppelung begegnet. Trotz dieser geringen Anzahl sieht er die Duplicität der Ductus für die Ausgangsform der verschiedenen Varietäten an und findet eine Begründung seiner Ansicht in der Existenz von paarigen Ductus bei Vögeln. Andere Forscher, wie Silvester (1912), Davis (1915) und Rouvière (1932) führen die Verdoppelung, welche auch sie für die ursprüngliche hatten, auf eine Entwicklungshemmung zurück. Daß die ursprüngliche Anlage des Ductus eine paarige und symmetrische ist, hat Huntington (1910) bei Katzenembryonen zwischen 11–16 mm Länge und Kampmeier (1931) bei menschlichen Embryonen von 29.2 mm nachgewiesen.

Erst in den späteren Entwicklungsstadien findet eine Rückbildung einzelner Abschnitte statt, während andere sich vervollkommen. Normalerweise geht aus diesen Veränderungen ein einheitlicher unsymmetrisch verlaufender und in die linke Vene mündender Ductus hervor. Treten irgend welche geringe Hemmungen in der Entwicklung ein, so kommt es zu einer der verschiedenen Varietäten, sind aber die Hemmungen stärker, so bleiben die ursprünglich angelegten paarigen Ductus bestehen. Wenn auch die ontogenetischen Befunde noch nicht zahlreich sind, so sprechen doch die phylogenetischen sehr deutlich für die Paarigkeit der Ductus oder besser der Subvertebraltämme, die zur Grundlage der Erklärung der vielen Varietäten des Ductus genommen werden sollten.

Anhangsweise sei noch erwähnt, daß Nosé (1933) 15 Tage nach Unterbindung des Ductus thoracicus an seiner Mündung und des Truncus jugularis sinister beim Hunde festgestellt hat, daß sich der Lymphstrom durch die mediastinalen Lymphknoten einen Weg auf die rechte Seite gebahnt hatte und auch dort in die Vene mündete. Er empfiehlt eine Unterbindung des Ductus nach dessen Verletzung auch beim Menschen. Ein solches Vorgehen ist auch ganz gerechtfertigt, wenn man berücksichtigt, daß Teichmann (1887) beim Menschen nicht eine Mündung des Ductus thoracicus festgestellt hat, sondern links 8 und rechts 5.

Die Lymphgefäße der Gliedmaßen.

Bezüglich der Anordnung der Lymphgefäße in den Gliedmaßen verweise ich auf die Arbeit von Pensa (1909), welcher dieselben bei einer größeren Anzahl von verschiedenen Säugetieren und dem Menschen untersucht hat und unter denselben oberflächliche und tiefe unterscheidet, sowie auf die Monographien der Lymphgefäße der Haustiere von Baum und auf Werke von Bartels, Jossifow und Rouvière über die Lymphgefäße des Menschen.

Die Trunci laterales.

Die bei den niederen Wirbeltieren so charakteristischen Seitentämme sind bei erwachsenen Säugetieren und beim Menschen am Thorax nicht vorhanden. Doch können dieselben bei Embryonen ebenso wie bei Vögeln als vorübergehende Bildungen auftreten.

So beschreibt Polinski (1910) bei Embryonen vom Rinde von 37 mm Länge ein Gefäß, welches von dem vorderen (jugularen) Lymphsacke sein Ursprung nimmt und sich dorsal von der Scapula in der Tiefe in kaudaler Richtung erstreckt. Dasselbe wird von ihm als *Truncus suprascapularis* bezeichnet. Bei älteren Embryonen von 46–53 mm Länge sind schon oberflächliche Lymphkapillaren ausgebildet, welche sich im subkutanen Bindegewebe ausbreiten und durch Sprossung ebenfalls aus dem jugularen Lymphsack entstanden sind. In gleicher Weise haben sich in der hinteren Rumpfwand subkutane Lymphkapillaren aus dem Plexus lymphaticus subiliacus ausgebildet. Beide Kapillargebiete vereinigen sich durch Ausläufer miteinander zu einem Netze. Ganz unabhängig von diesem oberflächlichen Gefäßnetze setzt sich ein Ast des *Truncus suprascapularis* in Form eines langen, dünnen und gewundenen Gefäßes kaudalwärts fort und geht nach kurzem Verlauf in ein dickeres Gefäß über, welches dem Plexus subiliacus zustrebt. Dieses Gefäß bezeichnet Polinski als *Truncus lateralis*. Derselbe ist jedoch nur von kurzem Bestande, denn bei 60 mm langen Embryonen ist der Seitenstamm bereits verkümmert und schwindet in dem Maße, wie sich die oberflächlichen Lymphkapillaren in der Haut ausbreiten und sich der Ductus thoracicus entwickelt, schließlich vollständig. Bei Schweineembryonen, die von Polinski vergleichsweise untersucht wurden, konnte er nur einen rudimentären *Truncus suprascapularis*, nicht aber einen *Truncus lateralis* feststellen. Weitere in dieser Richtung ausgeführten Untersuchungen an Embryonen von Säugetieren und des Menschen wären noch erforderlich, um der Beobachtung von Polinski eine größere Unterlage zu geben.

Unter Umständen kann sich jedoch ein *Truncus lateralis* auch bei erwachsenen Individuen erhalten, wie dies der von Clark (1915) veröffentlichte Sektionsbefund einer weiblichen Negerleiche dartut. Bei derselben war, abgesehen von anderen Anomalien, wie einem doppelten Ureter, einer anormalen Anastomose zwischen der V. azygos und V. hemiazygos und der Existenz von nur vier Lendenwirbeln, der Ductus thoracicus unterbrochen. Derselbe nahm zwar im Thorax seine normale Lage ein, reichte aber nur bis zum 9. Wirbel, wo er in Form eines feinen Lymphgefäßes im 9. Interkostalraum sein Ende erreichte. Kaudalwärts davon und durch einen Zwischenraum getrennt hatte sich ein Lymph-

gefäßplexus ausgebildet, der die Lymphgefäße der Abdominalorgane aufnahm und nach unten in ein breites Gefäß auslief, welches unter dem linken Lig. inguinale und unter der linken V. saphena magna lateralwärts verlief und an den Seiten des Thorax bis zur linken V. subclavia aufstieg, um in dieselbe zu münden. Bei der Besprechung dieses Falles macht Clark einerseits auf die Analogie seines Befundes mit denen von Mierzejewski bei Hühnerembryonen und von Polinski bei Rinderembryonen beschrieben aufmerksam und andererseits auf die von Sabin (1912) diskutierte Möglichkeit, daß nämlich die Anlage des Ductus thoracicus gesondert von den jugularen Lymphsäcken und von dem Gebiete der zwischen den Urnieren gelegenen Venen ausgehen könnte.

Unter normalen Umständen käme es zu einer Vereinigung der aus diesen Anlagen hervorgehenden Lymphgefäße und zur Bildung eines einheitlichen Ductus thoracicus. In Ausnahmefällen, wie in dem von ihm beschriebenen, sei es infolge gewisser Entwicklungsstörungen nicht zur Vereinigung der Lymphgefäßanlagen der vorderen Körperhälfte mit denen der hinteren gekommen und gleichzeitig hätte sich der Seitenstamm wenigstens auf einer Seite ausgebildet und wäre dadurch zum Hauptstamm geworden. Demnach würde bei Säugetieren und dem Menschen der Seitenstamm im Gebiete des Thorax in der Regel schwinden und nur ausnahmsweise bei Diskontinuität des Ductus thoracicus bestehen bleiben.

Der Seitenstamm beschränkt sich jedoch nicht nur auf das Gebiet des Rumpfes, sondern auch noch auf den Schwanzabschnitt, wie dies in den vorhergehenden Kapiteln bei verschiedenen Wirbeltieren beschrieben worden ist. Das Gleiche ist auch bei Säugetieren der Fall. Die Muskulatur des Schwanzes stellt auch hier ebenso wie bei anderen Wirbeltieren eine Fortsetzung der Stammesmuskulatur dar, in welcher sich im allgemeinen eine Trennung in dorsale und ventrale Muskeln und Sehnen durchführen läßt. Es ist daher auch anzunehmen, daß in der Anordnung der Blut- und Lymphgefäße bei Säugetieren ähnliche Verhältnisse bestehen wie bei anderen Wirbeltieren. In der Tat verläuft an den Seiten des Schwanzes in der Trennungslinie zwischen der dorsalen und ventralen Muskulatur jederseits eine Vene, welche, wie Fig. 54 zeigt, von zwei miteinander vielfach anastomosierenden Lymph-

gefäßen begleitet wird, welche oft ein förmliches Geflecht um jede Vene bilden. Dieselben erhalten zahlreiche Zuflüsse von der Haut, welche an der Schwanzspitze fast parallel verlaufen. Kra-

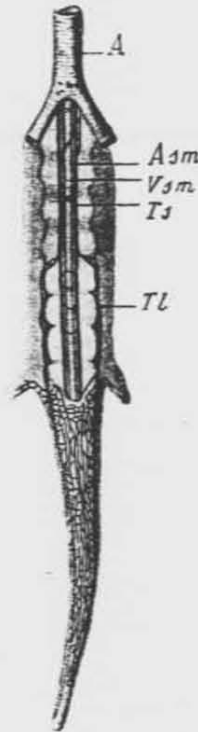


Fig. 53. Ventralansicht der Wirbelsäule und des Schwanzes eines Schweineembryos von 115 mm Länge mit injizierten Lymphgefäßen. A — Aorta, Asm — A. sacralis med., Tl — Truncus lateralis, Ts — Truncus subvertebralis.

nialwärts nehmen die Gefäße an Dicke zu, verlaufen bis zum Schwanzansatz und noch ein wenig über diesen hinaus und wenden sich dann in die Tiefe, so daß sie von der dorsalen Seite nicht mehr sichtbar sind. Durch Präparation von der ventralen Seite läßt sich dann feststellen, daß sich die Gefäße in der Höhe des Sacrum jederseits mit den die A. und V. sacralis media begleitenden Lymphgefäßen, d. i. mit den oben beschriebenen Subvertebralstämmen verbinden (Fig. 53). Auf Grund ihrer Lage und

ihren Beziehungen zu den Muskeln sehe ich diese Gefäße als die Trunci laterales an, die sich im Schwanzabschnitt der Säugetiere in ihrer ganzen Ausdehnung erhalten haben.

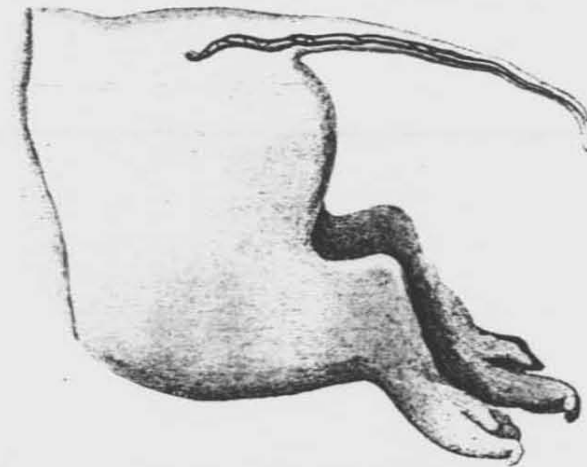


Fig. 54. Embryo vom Schwein von 115 mm Länge mit injiziertem Truncus lateralis.

Die Lymphgefäße der Haut.

Während bei niederen Wirbeltieren die Seitenstämmen zu den Lymphgefäßen der Haut als Sammelgefäße in engster Beziehung stehen, tritt bei Säugetieren bis auf den Schwanzabschnitt, wo die ursprünglichen Verhältnisse noch bestehen bleiben, mit der Rückbildung des Seitenstammes im Rumpfbereich eine vollständige Umlagerung der Hautlymphgefäße ein. Wie aus den ausführlichen Untersuchungen von Baum beim Rinde (1912, beim Hunde (1917 u. 1918) und beim Pferde (1928) sowie aus den zahlreichen Untersuchungen über die regionären Lymphknoten beim Menschen hervorgeht, strahlen bei erwachsenen Individuen von gewissen Zentren, wo Lymphknoten liegen, große Lymphgefäße radiär in allen Richtungen aus. Die Anzahl der so angeordneten Lymphgefäße ist, wenn man nur nach den Abbildungen urteilen wollte, verhältnismäßig gering. In Wirklichkeit ist dieselbe sicherlich unvergleichlich größer, da in den Abbildungen nur die größeren Gefäße ohne ihre durch Klappen abgeschlossenen Verzweigungen

zur Darstellung gelangt sind. Spezialarbeiten über die Lymphgefäße der Haut gewisser Körperregionen besonders bei neugeborenen Kindern lassen schon eine weit reichere Gefäßversorgung der Haut erkennen. In noch höherem Maße ist dies der Fall bei Embryonen, bei denen oft von einem Einstichpunkte die Hautlymphgefäße einer ganzen Körperseite mit Injektionsmasse gefüllt werden können. Die Lymphgefäße bilden bei Embryonen ein noch fast gleichmäßig über den ganzen Körper ausgebreitetes Netz von engen Maschen, wie dies von Sabin (1904) bei Embryonen vom Schwein und von Poliški (1910) bei Rinderembryonen sehr gut dargestellt worden ist. Beide Forscher geben auch an, wie sich die Lymphgefäße allmählich während der Entwicklung in der Haut ausbreiten. Bei 25 mm langen Embryonen vom Schwein und bei 37 mm langen vom Rind sind Lymphgefäße nur in der Halsgegend zu beobachten, bei 43 mm langen vom Schwein und 42 mm langen vom Rind außer jenen auch solche, welche aus der seitlichen Inguinalgegend aussprossen und bei Embryonen vom Schwein von 55 mm Länge und solchen vom Rind von 71 mm Länge ist bereits die Haut der ganzen Körperoberfläche mit einem Netze versehen. Dabei macht sich etwa in der Mitte zwischen der Vorder- und Hinterextremität ein Zone von feineren und weniger regelmäßig angeordneten Gefäßen bemerkbar, in welchem die Lymphgefäßnetze des vorderen und hinteren Entwicklungszentrums aufeinanderstoßen und sich verbinden. Im allgemeinen beschränken sich die aus den beiden Entwicklungszentren hervorgehenden Lymphgefäße auf eine Körperseite, doch kann man auch beobachten, daß dieselben in der Rücken- oder Bauchgegend über die Medianebene auf die andere Seite übergreifen, wodurch die von Baum bei erwachsenen Tieren mehrfach beschriebenen Fälle von Lymphgefäßen, welche die Medianebene des Körpers überschreiten, ihre Erklärung finden.

Eben diese Beobachtung der allmählichen Ausbreitung der Lymphgefäße über den ganzen Körper haben Sabin zu der Annahme, welcher auch ich mich anschließe, veranlaßt, daß die Lymphgefäße von gewissen Stellen, nämlich ihren späteren Mündungen in die Venen, zentrifugal auswachsen.

Die Trunci jugulares.

Während bei den meisten niederen Wirbeltieren die Trunci jugulares als gesonderte Stämme beiderseits vom Kopfe längs des

Halses verlaufen, gehört eine solche Anordnung bei Säugetieren und dem Menschen zu den Ausnahmefällen. Die Lymphgefäße des Halses und der Vorderextremitäten münden nach den übereinstimmenden Angaben der Forscher in der Gegend des Zusammenflusses der großen Venen in dieselben ein, und zwar linkerseits zusammen mit dem Ductus thoracicus oder gesondert mit einer Öffnung oder auch mit mehreren, und ebenso rechterseits, wo der Ductus in der Regel nicht vorhanden ist; im übrigen zeigen sie aber eine große Variabilität in ihrer Anordnung. Einen entschiedenen Einfluß auf dieselbe haben die Lymphknoten, welche in den Verlauf der Stämme eingeschaltet sind und welche durch ihre zahlreiche Verbindungen mit benachbarten Lymphknoten und Organen den Lymphstrom von der geraden Richtung ablenken. Sehr frühe Entwicklungsstadien sind für die Existenz der Stämme noch nicht maßgebend, da am Zusammenfluß der großen Venen die jugularen Lymphsäcke entstehen, die für die Ausgestaltung der Lymphstämme von großer Bedeutung sind. Nach der Beschreibung von A. H. Clark (1912) sind die Jugularsäcke bei Schweineembryonen von 18 mm Länge schon vorhanden, erreichen aber ihre größte Ausdehnung bei Embryonen von 30–50 mm Länge. Dann erst beginnt ihre Umgestaltung, indem sich in denselben zwei Lymphknoten und verschiedene Lymphgefäße entwickeln. Nur der Stil des Sackes bleibt unverändert und bildet sich zu dem tief gelegenen jugularen Lymphstamme aus, der in die Vene mündet.

Durch weitere Lymphknotenbildung und durch die die Knoten verbindenden Lymphgefäße treten noch weitere Komplikationen in der Anordnung auf. Trotzdem war es Poliški möglich, in dem Raume zwischen der Trachea und A. carotis bei Rinderembryonen einen Lymphgefäßplexus festzustellen, welcher den Jugularstämmen entsprechen würde. Baum findet bei Haustieren in jener Gegend jederseits einen größeren Stamm, welchen er Truncus trachealis nennt. Derselbe zeigt beim Hunde verschiedene Abweichungen von seinem normalen Verlauf. In noch höherem Maße soll dies beim Pferde der Fall sein, wo der Stamm auch hinter dem Oesophagus liegen oder in zwei oder drei Gefäße zerfallen kann. Während Bartels die Jugularstämmen beim Menschen nicht erwähnt, werden dieselben von Jossifow abgebildet und als Plexus jugulares bezeichnet. Rouvière, welcher selbst

Untersuchungen über die Lymphgefäße der Halsgegend beim Menschen angestellt hat, ebenso wie seine Schüler, Rodrigues und Sousa Pereira (1930), sprechen ausdrücklich von »truncs jugulaires«, welche der an der V. jugularis int. gelegenen Lymphknotenkette (»chaîne jugulaire interne«) folgen und rechterseits in das kurze lymphatische Endgefäß, die »grande veine lymphatique« und linkerseits in den Ductus thoracicus oder direkt in die Venen münden.

Es bestehen also auch bei Säugetieren und beim Menschen in der Halsgegend Lymphgefäße, welche den Jugularstämmen der anderen Wirbeltiere entsprechen, nur sind dieselben hier nicht so einheitlich wie bei letzteren, da sie zu mehreren oder in Form von Plexus auftreten und überdies durch Lymphknoten in ihren Kontinuität unterbrochen werden. Um der obigen Behauptung eine festere Unterlage zu geben, wären Untersuchungen an Embryonen verschiedenen Alters und an verschiedenen Tierspezies erforderlich.

Bezüglich der Mündungsvarietäten der Halslymphgefäße und der Lage der Lymphknoten dieser Gegend haben Mc Clure und Silvester (1909) umfangreiche Untersuchungen an Säugetieren verschiedener Ordnungen und Huntington und Mc Clure (1910) an der Hauskatze ausgeführt.

Auf die zahlreichen Arbeiten über die Entwicklung der Jugularsäcke und die damit im Zusammenhang stehende Frage der Entwicklung des Ductus thoracicus gehe ich hier nicht ein, da eine Diskussion wegen der noch bestehenden Meinungsdivergenzen zu weit führen würde und der Gegenstand mehr in das Gebiet der Embryologie als der vergleichenden Anatomie gehört. Hier sei nur so viel bemerkt, daß nach der übereinstimmenden Ansicht aller Forscher die erste Anregung zur Bildung der Jugularsäcke durch Sprossen von den Venen ausgeht. Während aber die einen (Lewis (1906), Huntington (1906—1908, 1911), Mc Clure (1908), Huntington und Mc Clure (1910), Tilney (1912), Kampmeier (1912, 1931), Higgins (1925), Reagan (1928)) behaupten, daß diese Anlagen sich von den Venen abtrennen und durch mesenchymatische Elemente, welche sekundär mit den Venen in Verbindung treten, ersetzt werden, nehmen andere Forscher (Sabin (1901—1902, 1908, 1909), Polinski (1910), A. H. Clark (1912), Schwarz-Karsten (1928)) eine direkte Umwandlung

der Venenanlagen in den Jugularsack an und lassen die Lymphgefäße aus demselben aussprossen. Nach der Ansicht der ersteren würde das die Lymphgefäße auskleidende Endothel aus Mesenchymzellen neu gebildet sein, nach der Ansicht der letzteren aber von Anfang an mit dem Endothel der Venen in Kontinuität bleiben.

Die Lymphknoten.

Die Lymphknoten erreichen bei Säugetieren und beim Menschen ihre größte Entwicklung. Baum schätzt ihre Anzahl beim Hund auf 60, beim Rind auf 300, beim Menschen auf 465 und beim Pferd auf 8000. Dieselben sind vielfach zu größeren Gruppen angehäuft; daher hat auch Baum vorgeschlagen, diese Gruppen aus praktischen Gründen als Lymphozentren zu bezeichnen. Da vereinzelte Lymphknoten oder ganze Gruppen derselben in den Verlauf der Lymphgefäße eingeschaltet sind, machen sich oft, wie z. B. am Halse, Abweichungen von dem normalen Verlauf der Gefäße geltend, wodurch die Übersicht über ihre Anordnung sehr erschwert wird.

Die Lymphknoten entwickeln sich nach Ansicht der Forscher stets im Anschluß an schon vorhandene Lymphgefäße, was mit den einfachen bei Vögeln bestehenden Verhältnissen in gutem Einklang stehen würde.

Zusammenfassung.

Auf Grund der obigen Betrachtungen fügen sich die Säugetiere und der Mensch bezüglich der Anordnung der Lymphgefäße den bei niederen Wirbeltieren bestehenden Verhältnissen an. Sowohl entwicklungsgeschichtliche als auch anatomische Befunde berechtigen uns zur Annahme von Trunci subvertebrales, welche vom Schwanz bzw. vom Becken bis zu ihrer Mündung in die großen Venen am Herzen verlaufen und paarig sind. Die Trunci laterales treten am Rumpf nur während der Entwicklung als vorübergehende Gefäße auf, bestehen aber ständig im Schwanzabschnitte, wo sie die Lymphgefäße der Haut aufnehmen. Die Trunci jugulares sind als einheitlichere und symmetrisch angeordnete Stämme ebenfalls nur während der embryonalen Entwicklung vorhanden und werden später durch mehrere Gefäße oder auch Plexus ersetzt, in welche Lymphknoten eingeschaltet sind. Die

Lymphknoten, die bei Säugetieren und beim Menschen in großer Anzahl vorhanden sind, bilden ein charakteristisches Merkmal derselben und sind für den Verlauf der Gefäße und Stämme von großem Einfluß.

Literatur.

1. Baetjer W. A. On the Origin of the mesenteric sac and Thoracic Duct in the embryo of Pig. Amer. Journ. Anat. V. 8, 1908. — 2. Bartels P. Das Lymphgefäßsystem. Handbuch d. Anatomie des Menschen. 1909 (Ausführliches Literaturverzeichnis bis zum J. 1909). — 3. Baum H. Können Lymphgefäße direkt in Venen einmünden? Anat. Anz. B. 39, 1911. — 4. Baum H. Das Lymphgefäßsystem des Rindes. Hirschwald, Berlin, 1912. — 5. Baum H. Können Lymphgefäße direkt in das Venensystem einmünden? Anat. Anz. B. 49, 1916. — 6. Baum H. Die Lymphgefäße der Haut des Hundes. Anat. Anz. B. 50, 1917. — 7. Baum H. Das Lymphgefäßsystem des Hundes. Hirschwald, Berlin, 1918. — 8. Baum H. Das Lymphgefäßsystem des Pferdes. Springer, Berlin, 1928. — 9. Baum H. Über die Einmündung von Lymphgefäßen in der Leber in das Pfortadersystem. Verh. anat. Ges. Erlangen, 1912. — 10. Breschet G. Le système lymphatique. Paris, 1836. — 11. Clark A. H. On the fate of the jugular Lymph Sacs and the Development of the Lymph channels in the neck of the pig. Amer. Journ. Anat. V. 14, 1912. — 12. Clark E. R. An anomaly of the thoracic duct with a bearing on the embryology of the lymphatic system. Contrib. to Embryology N° 3 Publ. Carnegie Inst. Washington, V. 222, 1915. — 13. *Davis H. K. A statistical study of the thoracic duct in man. Amer. Journ. Anat. V. 17, 1915. — 14. Grodziński Z. Zur Entwicklung des Ductus thoracicus bei Schweineembryonen. Bull. Ac. Sc. Polon. 1922. — 15. Heuer G. The development of the lymphatics in the small intestine of the pig. Amer. Journ. Anat. V. 9, 1909. — 16. *Higgins G. M. The jugular lymph sac in the albino mouse. Amer. Journ. Anat. V. 37, 1926. — 17. *Higgins G. On the lymphatic system of the newborn rat. Anat. Rec. V. 30, 1925. — 18. Hodgkin zitiert in Milne Edwards. Leçons sur la phys. et l'anat. Paris, 1859. — 19. Huber Fr. Der Ductus thoracicus vom Pferd, Rind, Hund und Schwein. Inaug.-Diss. Leipzig—Dresden, 1909. — 20. Huntington G. S. and McClure C. F. W. The development of the main lymph channels of the cat in their relations to the venous system. Anat. Record. V. 1, 1906—1908. — 21. Huntington G. S. and McClure C. F. W. The anatomy and development of the jugular lymph sacs in the domestic cat. Anat. Record. V. 2, 1908, Amer. Journ. Anat. V. 10, 1910. — 22. Huntington G. S. The genetic interpretation of the development of the mammalian lymphatic system. Anat. Record. V. 2, 1908. — 23. Huntington G. S. The phylogenetic relations of the lymphatic and blood vascular systems in vertebrates p. 1. The genetic principles of the development of the systemic lymphatic vessels in the mammalian embryo. Anat. Record. V. 4, 1910. — 24. Huntington G. S. Über die Histogenese des lymphatischen Systems

- beim Säugerembryo. Verh. anat. Gesell. Brüssel, 1910. — 25. Huntington G. S. and McClure C. F. W. The anatomy and development of the jugular lymph sacs in the domestic cat (*Felis domestica*). Amer. Journ. Anat. V. 10, 1910. — 26. Huntington G. S. The anatomy and development of the systemic lymphatic vessels in the domestic cat. Mem. Wistar Inst. Anat. Biol. N° 1, 1911. — 27. Huntington G. S. Die Entwicklung des lymphatischen Systems der Vertebraten vom Standpunkt der Phylogenie des Gefäßsystems. Anat. Anz. B. 39, 1911. — 28. Huntington G. S. The genetic relations of lymphatic and haemal vascular channels in the embryos of Amniotes. Proceed. Amer. Ass. Anat. Anat. Record. V. 8, 1914. — 29. Huntington G. S. The development of the mammalian jugular lymph sac, of the tributary primitive ulnar lymphatic and of the thoracic ducts from the view point of recent investigations of vertebrate lymphatic ontogeny, together with a consideration of the genetic relations of lymphatic and haemal vascular channels in the embryos of amniotes. Amer. Journ. Anat. V. 16, 1914. — 30. Jossifow G. M. Das Lymphgefäßsystem des Menschen. Jena, 1930. — 31. Jossifow I. M. Das Lymphgefäßsystem des Kaninchens. Anat. Anz. B. 71, 1931. — 32. Kampmeier O. F. The development of the thoracic duct in the pig. Amer. Journ. Anat. V. 13, 1912. — 33. Kampmeier O. F. Ursprung und Entwicklungsgeschichte des Ductus thoracicus nebst Saccus lymphaticus jugularis und Cisterna chyli beim Menschen. Morph. Jahrb. B. 67, 1931. — 34. Lewis F. T. The development of the lymphatic system in rabbits. Amer. Journ. Anat. V. 5, 1905. — 35. McClure C. F. W. and Silvester C. F. A comparative study of the lymphatico-venous communications in adult mammals. Anat. Rec. V. 3, 1909. — 36. McClure C. F. W. The extra-intimal theory and the development of the mesenteric lymphatics in the domestic cat (*Felis domestica*). Verh. anat. Ges. Brüssel, 1910. — 37. McClure C. F. W. The endothelial problem. Anat. Rec. V. 22, 1921. — 38. Milne Edwards H. Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. Paris, V. 4, 1859. — 39. *Nosé Z. Komplette Unterbrechung des Abflusses des Ductus thoracicus und des Truncus jugularis sinister in das Venensystem und die darauf folgende Veränderung der Zirkulationsverhältnisse im Lymphgefäßsystem. Arch. Jap. Chir. B. 9, 1932. — 40. Pensa A. Studio sulla morfologia e sulla topografia della cisterna chyli e del ductus thoracicus. Ricerche fatte nel Laboratorio di Anatomia di Roma. V. 14, 1908. — 41. Pensa A. Osservazioni sulla morfologia dei vasi linfatici degli arti nei mammiferi. Anat. Anz. B. 34, 1909. — 42. *Postma C. Das Lymphgefäßsystem des Schweines. Zeitschr. Fleisch- u. Milchhygiene. B. 38, 1928. — 43. *Reagan F. P. A possible clue to the origin of anterior lymphatics. Anat. Rec. V. 38, 1928. — 44. Rodrigues A. et Sousa Pereira. Sur les gros troncs lymphatiques de la base du cou. C. R. de la Soc. anat. Paris et Ann. d'anat. path. et d'anat. norm. t. 7, 1930. — 45. Rouvière H. Anatomie des lymphatiques de l'homme. Paris, 1932. — 46. Sabin F. R. On the origin of the lymphatic system from the veins and the development of the lymph hearts and thoracic duct in the pig. Amer. Journ. Anat. V. 1, 1902. — 47. Sabin F. R. On the development of the superficial lymphatics in the skin of the pig. Amer. Journ. Anat. V. 3, 1904. — 48. Sabin F. R.

The development of the lymphatic nodes in the pig and their relation to the lymph hearts. Amer. Journ. Anat. V. 4, 1905. — 49. Sabin F. R. Further evidence on the origin of the lymphatic endothelium of the blood vascular system. Anat. Rec. V. 2, 1908. — 50. Sabin F. R. The lymphatic system in human embryos. Amer. Journ. Anat. V. 9, 1909. — 51. Sabin F. R. Die Entwicklung des Lymphgefäßsystems. Handb. d. Entwicklungsgeschichte des Menschen von Keibel u. Mall. Leipzig, 1911. — 52. Sabin F. R. A critical study of the evidence presented in several recent articles on the development of the lymphatic system. Anat. Rec. V. 5, 1911. — 53. Sabin F. R. On the origin of the abdominal lymphatics in mammals from the vena cava and the renal veins. Anat. Rec. V. 6, 1912. — 54. Sabin F. R. Der Ursprung und die Entwicklung des Lymphgefäßsystems. Ergebnisse Anat. u. Entwicklungsgesch. B. 21, 1913. — 55. Schwarz-Karsten H. Über die Entwicklung des Lymphgefäßsystems bei *Cavia cobaya*. Zeitschr. Anat. Entw. B. 87, 1928. — 56. Silvester C. F. On the presence of permanent communications between the lymphatic and the venous system at the level of the renal veins in adult south american monkeys. Verh. anat. Gesell. Brüssel 1910 und Amer. Journ. Anat. V. 12, 1912. — 57. Teichmann L. Über die Ausmündung der Lymphgefäße in die Venen beim Menschen. Anzeiger Ak. Wiss. Krakau, 1887. — 58. Tilney F. The development of the axial veins and lymphatics in *Tragulus meminna* Erxleben. Amer. Journ. Anat. V. 13, 1912. — 59. Trautmann A. Lymphgefäßsystem. Säugetiere. Handb. d. vergl. Anatom. B. 6, 1933. — 60. *Wergilessow W. Zur Morphologie des Ductus thoracicus bei Säugetieren. Tomsk, 1907 referiert in: Ergebnisse Anat. Entw. B. 20, 1911. — 61. *Wood G. N. The lymphatics of the opossum. Anat. Rec. V. 27, 1924.

Schlußbetrachtungen.

Das Lymphgefäßsystem der Wirbeltiere weist, wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, in der allgemeinen Anordnung und in dem Verlauf der Hauptstämme sehr viel Gemeinsames auf und läßt sich auf einen einfachen Grundplan zurückführen. Der selbe läßt sich an die bekannten für die Venen geltenden Schemata sehr leicht anfügen und bringt die bilateral symmetrische Anordnung der Stämme deutlich zur Anschauung (Fig. 55). Dieser Grundplan stellt sich folgendermaßen dar. Im Inneren des Körpers treten zwei hintere Stämme, die Trunci subvertebrales auf, welche die Lymphe aus dem hinteren Körperabschnitte (Schwanz, Thorax, hintere Gliedmaßen und Abdominalorgane) sammeln und den großen Venen des Herzens zuführen, und zwei vordere Stämme, welche die Lymphe aus dem vorderen Körperabschnitte (Kopf, Hals, vordere Gliedmaßen) aufnehmen und ebenfalls den großen

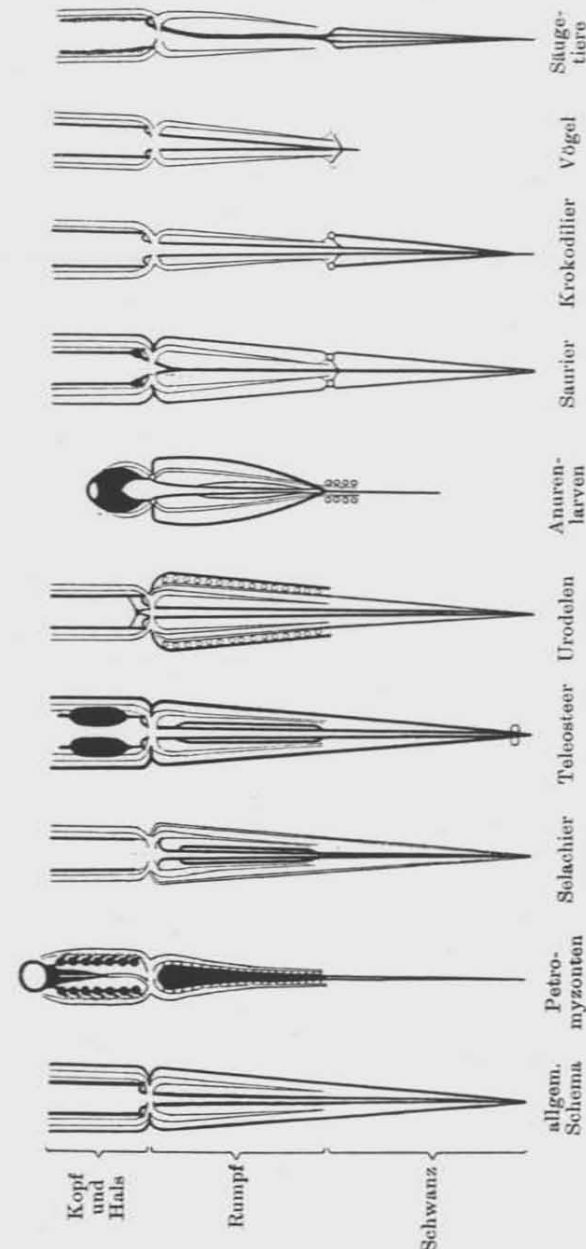


Fig. 55. Schemata zur Veranschaulichung der Anordnung der Hauptlymphstämme und ihres Verhältnisses zu den Venen. Die doppelt konturierten Linien sind die Venen. Die schwarzen Linien bzw. Felder bezeichnen die Lymphstämme bzw. Lymphknoten. Die kleinen Kreise stellen die Lymphherzen dar.

Herzvenen zuleiten. Diesen tiefen Stämmen entsprechen oberflächliche, welche an den Seiten des Körpers verlaufen. Dieselben nehmen die Lymphe aus der Haut und aus den Muskeln auf, und zwar im hinteren Körperabschnitt als *Trunci longitudinales laterales* vom Schwanz und Rumpf und im vorderen als *Trunci laterales colli* vom Kopfe und Halse. Auch diese oberflächlichen Stämme vereinigen sich mit den genannten Venen. Die Lymphherzen, durch deren Vermittelung die Lymphgefäße mit den Venen ferner noch in Verbindung treten, sollen weiter unten Berücksichtigung finden.

Die oben geschilderte Anordnung der Hauptlymphstämme besitzen in ihrer idealsten Form nur Lacertilier in frühen Entwicklungsstadien. Bei erwachsenen Sauriern und allen übrigen Wirbeltieren sind schon kleinere oder größere Abweichungen von diesem Schema zu verzeichnen. Demselben nähern sich noch am meisten die Urodelen, bei denen zwar alle genannten Stämme vorhanden sind, aber die *Trunci laterales* jederseits durch eine Reihe von Lymphherzen mit der Seitenvene im Zusammenhang stehen und ferner noch der eigentümliche *Sinus lymphaticus cordis* vorhanden ist. An die Urodelen schließen sich die Anurenlarven an. Doch werden bei denselben die *Trunci jugulares* schon frühzeitig durch *Sinus* ersetzt und die Subvertebralschäfte seitlich von Kollateralgefäßen begleitet. Das Gleiche ist auch bei Teleosteiern (und wahrscheinlich auch bei Ganoiden) der Fall.

Bei anderen Vertebraten machen sich größere Veränderungen bemerkbar, indem die Subvertebralschäfte im Bereiche des Thorax schon frühzeitig zu einem Stamme verschmelzen, der nur noch an seinem kranialen Ende eine Gabelung und Mündung in die rechte und linke Vene aufweist. Derartige Verhältnisse zeigen die erwachsenen Saurier, die Ophidier und Chelonier. Bei Säugetieren geht aus dem ursprünglich paarigen Subvertebralschafte, der sich als solcher noch im Schwanzabschnitt bemerkbar macht, in den meisten Fällen ebenfalls ein einzelner Stamm hervor, jedoch in der Weise, daß von den beiden angelegten und durch Anastomosen miteinander vereinigten Stämmen gewisse Abschnitte bestehen bleiben, während andere (wie der kraniale Abschnitt des rechten Stammes) in den meisten Fällen der Rückbildung unterliegt. Aus diesen Veränderungen geht ein einzelner, aber asymme-

trisch verlaufender Stamm, der *Ductus thoracicus*, hervor, der auf der linken Körperseite in die Vene mündet.

Andere Abweichungen betreffen den *Truncus lateralis*. Derselbe ist in seiner ganzen Ausdehnung gut entwickelt bei Ganoiden, Teleosteiern, Urodelen, Anurenlarven, Sauriern, Ophidiern und Chelonien und in frühen Entwicklungsstadien auch bei Krokodiliern, Vögeln und Säugetieren. In späteren Stadien ist er bei Krokodiliern und Säugetieren nur im Schwanzabschnitt vorhanden. Der Seitenstamm fehlt vollständig bei Petromyzonten und Selachiern.

Die *Trunci jugulares* sind im allgemeinen beständiger als die anderen Stämme, doch können sich dieselben, wie bei Petromyzonten, Teleosteiern und Anurenlarven zu größeren *Sinus* erweitern oder auch durch Einschaltung von Lymphknoten von ihrem ursprünglichen Verlauf abgelenkt werden, wie dies bei Säugetieren und dem Menschen der Fall ist.

Während bei den meisten Tiergruppen der röhrenartige Typus der Lymphgefäße vorherrscht und nur gewisse Abschnitte derselben sich zu größeren Lymphräumen erweitern, treten bei Petromyzonten im Kopf und Rumpf, bei Myxinoideen am Rumpf, bei Ganoiden und Teleosteiern im Kopf und bei Anuren im ganzen Körper zahlreiche *Sinus* auf, welche die ursprüngliche Anordnung der Lymphgefäßstämme zum Schwinden bringen. Wie unsere Untersuchungen dargetan haben, sind die *Sinus* bei Anuren als sekundäre Bildungen anzusehen.

Die Lymphknoten gelangen bei Säugetieren und beim Menschen zu ihrer größten Entwicklungsstufe. Bei Vögeln sind dieselben an die Lymphgefäßstämme der Hals- und Beckengegend angeschlossen und bei Entenvögeln deutlich sichtbar. Außerdem finden sich dieselben als mikroskopische Gebilde in größerer Zahl noch im Inneren von kleineren Lymphgefäßen. Ob Lymphknoten bei niederen Wirbeltieren vorkommen, ist noch fraglich.

Die Lymphherzen kommen bei fast allen Wirbeltierklassen vor. Sie fehlen nur den Petromyzonten, Selachiern und Säugetieren. Bei Ganoiden ist ihre Existenz noch fraglich. Bei Teleosteiern liegen sie im Schwanz, bei Urodelen und Gymnophobien in größerer Anzahl längs der Seitenlinie und bei Anuren existiert ein vorderes und 1—5 hintere Lymphherzen. Die Reptilien besitzen nur hintere Lymphherzen und bei Vögeln entwickeln sich dieselben, bleiben aber nur bei wenigen Gruppen bestehen. Wo

Lymphherzen vorhanden sind, werden durch dieselben außer den in der Nähe des Blutherzens bestehenden Mündungen neue Verbindungen des Lymphgefäßsystems mit dem Venensystem geschaffen. Die Lymphherzen entwickeln sich (außer den vorderen bei Anurenlarven) erst dann, wenn die Hauptlymphstämme schon angelegt sind und bleiben, wie E. R. und E. L. Clark an Hühnerembryonen experimentell nachgewiesen und ich und Fedorowicz bei Anurenlarven beobachtet haben, Zentren, von denen neue Lymphgefäße ausstrahlen.

In der obigen Übersicht ist das Lymphgefäßsystem der Petromyzonten nur gelegentlich erwähnt worden, doch muß dasselbe hier noch eingehender besprochen werden, da es trotz seiner Eigenartigkeit über das System der übrigen Tiere gewissen Aufschluß gibt. Der Subvertebralsinus der Petromyzonten unterscheidet sich von den Subvertebraltämmen anderer Tiere dadurch, daß derselbe groß und einheitlich ist, und zweitens dadurch, daß derselbe nicht wie bei jenen in die dem Herzen zunächst liegenden Venen, sondern in seiner ganzen Ausdehnung durch zahlreiche Öffnungen, welche mit Klappen versehen sind, mit den Kardinalvenen im Zusammenhang steht.

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen der Jugularsäcke und des Ductus thoracicus anderer Wirbeltiere haben zu dem Ergebnis geführt, daß die erste Anlage derselben durch Sprossung von den großen Körpervenen erfolgt. Inwiefern bei der weiteren Entwicklung derselben mesenchymale Räume oder nur venöse Gefäße beteiligt sind, kommt hier nicht in Betracht. Das Endresultat ist ein lymphatischer Raum oder Stamm, der mit den Venen durch eine oder mehrere Öffnungen im Zusammenhang steht. Zwar liegen noch keine embryologischen Untersuchungen in dieser Richtung bei Petromyzonten vor, doch ist anzunehmen, daß die Entwicklung des Subvertebralsinus hier in ähnlicher Weise vor sich geht, worauf auch der spongiöse Bau des Sinus hinweist, daß sich aber die Sprossung über das ganze Gebiet der Kardinalvenen erstreckt. Die Einheitlichkeit des Sinus bei erwachsenen Neunaugen halte ich für eine sekundäre Erscheinung. Bei Larven dürfte sich eine den zahlreichen Aa. viscerales entsprechende mittlere Scheidewand auffinden lassen, welche die ursprünglichen paarigen Anlagen der Subvertebraltämme trennt. Falls sich meine Annahmen bestätigen sollten, würde sich auch

der Subvertebralsinus der Petromyzonten in den Grundplan der Anordnung einfügen.

Die Petromyzonten nehmen infolge des primitiven Baues ihrer Organe und des ganzen Körpers die niedrigste Entwicklungsstufe in der Reihe der Kranioten ein. Diese primitive Organisation findet ihren Ausdruck auch in den innigeren Beziehungen zwischen dem Lymph- und Blutgefäßsystem. Zeugnis davon geben die zahlreichen Kommunikationen, wie diese besonders deutlich zwischen dem Subvertebralsinus und den Kardinalvenen zutage treten. Bei anderen Wirbeltieren werden die vielen Mündungen bis auf wenige reduziert, doch kann bei ihnen potentiell die Möglichkeit bestehen bleiben, daß Lymphgefäße auch noch an anderen Stellen wie gewöhnlich in die Venen, und zwar auf dem ganzen von den Kardinalvenen eingenommenen Gebiete münden. In dieser Weise finden die von zahlreichen Forschern, darunter auch die oben erwähnten von Silvester beschriebenen Fälle einer abnormen Einmündung von Lymphgefäßen in Venen ihre Erklärung.

Auf Grund der obigen Betrachtungen kann auch die von verschiedenen Forschern vertretene Ansicht, daß bei den niederen Wirbeltieren venolymphatische Gefäße als ein primitives und phylogenetisch ältestes System bestehe, nicht als zutreffend anerkannt werden. Zwar wird gelegentlich Blut in Lymphgefäßen angetroffen, doch berechtigen solche Befunde noch nicht dazu, von blutführenden Gefäßen zu sprechen, zumal da bereits bei Neunaugen die Blutgefäße von den Lymphgefäßen geschieden sind und letztere klare und blutfreie Lymphe enthalten. Noch weniger aktuell sind diejenigen Ansichten, welche den niederen Wirbeltieren Lymphgefäße überhaupt absprechen.

Die Lymphgefäße entwickeln sich, wie bereits mehrfach hervorgehoben wurde, im engsten Anschluß an das schon bestehende Blutgefäßsystem, welches also im Verhältnis zum Lymphgefäßsystem das primäre ist. Wie bereits Weidenreich (1933) bemerkt, liegen zur Annahme der entgegengesetzten Ansicht, daß nämlich das Lymphgefäßsystem das primäre sein sollte, wie dies von Marcus (1911 u. 1926) sowie von Huntington (1911) behauptet wird, nicht genügend zahlreiche Tatsachen vor.

Von mehreren Forschern ist der Versuch unternommen worden, das Lymphgefäßsystem der Wirbeltiere in seinen ersten Anfängen bei wirbellosen Tieren aufzufinden. So hat Kowalew-

sky (1895) bei Insekten gewisse Zellen in der Umgebung des Herzens als Lymphorgane aufgefaßt. Kulwiec (1900 u. 1901) hat bei *Periplaneta orientalis* und bei verschiedenen Arten von Krustaceen Anhäufungen von Zellen längs des Herzens gefunden, welchen er lymphatische Funktionen zuschreibt. Creighton (1899) hatte bei Gehäuse- und Nacktschnecken beobachtet, daß die Gefäße nebst ihren Verzweigungen von Scheiden umgeben sind, welche aus glykogenhaltigen Zellen gebildet werden. Da diese Scheiden bezüglich der Blutgefäße der Schnecken die gleichen anatomischen Beziehungen haben, wie die Lymphgefäße zu den Blutgefäßen der Wirbeltiere, hält er sie für den Prototypus der Lymphgefäße. Alle diese Beobachtungen sind nur als geistreiche Versuche anzusehen, die Vorstufen eines Lymphgefäßsystems bei Wirbellosen zu ermitteln.

Zum Schlusse sei noch auf die verschiedenartigen Aufgaben verwiesen, welche dem Lymphgefäßsystem in der Tierreihe zu fallen. Die Hauptaufgabe der Lymphgefäße besteht zweifellos in der Aufsaugung und Ableitung der Gewebssäfte, wie dies schon seit alters her angenommen wird. Eine solche Gewebsdrainage war auch angesichts der Lehre von den offenen Enden der peripheren Lymphkapillaren durchaus folgerichtig und einleuchtend. Erst nachdem Ranvier (1895) und Mac Callum (1902) unzweifelhafte Beweise dafür beigebracht haben, daß die Lymphkapillaren an ihren Enden geschlossen sind, stellten sich größere Schwierigkeiten in der Erklärung des Eindringens der Durchtränkungsflüssigkeit in die Lymphgefäße ein, die bis jetzt noch nicht gehoben werden konnten. Trotzdem müssen wir an dem Geschlossenensein des Lymphgefäßsystems festhalten, zumal da auch die neueren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen für dasselbe sprechen¹⁾.

Eine fernere Aufgabe des Lymphgefäßsystems besteht, wie Weidenreich (1933) richtig bemerkt, an gewissen Körper-

¹⁾ Nebenbei sei bemerkt, daß die Chylusgefäße keineswegs die ersten aufsaugenden Gefäße sind, wie dies von verschiedenen Seite behauptet wird. Bei Larven von niederen Wirbeltieren sind andere Lymphgefäße und auch Lymphstämme schon gut entwickelt, ehe Darmlymphgefäße nachzuweisen sind, und *Lampetra* besitzt überhaupt kein Mesenterium, so daß Lymphgefäße nur am Anfang und Ende des Darmes vorhanden sind.

stellen darin, »den für die Bewegung nötigen Platz freizuhalten und die Verschiebbarkeit zu erhöhen«. Als Beispiel führt er den Lymphraum an, welcher sich am Ansatz der Brustflossen befindet. Sofern Lymphsinus in der Augenhöhle vorkommen, erfüllen dieselben dort die gleiche Aufgabe. Etwas anders funktionieren die Ringsinus, welche die Mundöffnung bei Neunaugen und Anurenlarven umgeben. Hier handelt es sich darum, die in den Sinus befindliche Lymphe schnell zu verdrängen, um das Ansaugen der Tiere an fremde Gegenstände zu ermöglichen. Dasselbe Prinzip liegt auch den Haftscheiben an den Füßen der Hyliden und Geckoniden zu Grunde. Eine dem entgegengesetzte Erscheinung, d. i. eine Anstauung von Lymphe, soll bei der Erektion des Penis bei männlichen Entenvögeln auftreten. Ferner sei noch darauf hingewiesen, daß bei gewissen Fischen, Sauriern und Chelonieren die Thyreoidea von einem Lymphsinus vollständig umschlossen und bei anderen Wirbeltieren von zahlreichen Lymphgefäßen umgeben ist. Es ist daher der Schluß naheliegend, daß das Lymphgefäßsystem an der Ableitung der Sekretionsprodukte zum mindesten einen gleichen, wenn nicht noch größeren Anteil nimmt als das Blutgefäßsystem. Eine Aufklärung würden spezielle in dieser Richtung angestellte Untersuchungen bringen. Möglicherweise dürften auch andere endokrine Drüsen engere Beziehungen zum Lymphgefäßsystem haben.

Schließlich wäre noch in Erwägung zu ziehen, ab der Reichtum an Lymphgefäßen, wie sich ein solcher bei Amphibien und Reptilien offenbart, nicht vielleicht mit dem Winterschlaf der Tiere im Zusammenhang stehe. Diese Frage hatte sich bereits Panizza (1833) und unabhängig von ihm Creighton (1899) vorgelegt und zu begründen versucht. Es ist nämlich ganz auffallend, wie stark die Lymphgefäße bei überwinterten Tieren, wie z. B. bei der Ringelnatter mit Lymphe angefüllt sind. Wie es scheint, wird bei den Tieren während des Winterschlafes der Blutkreislauf von dem Übermaß an Flüssigkeit dadurch entlastet, daß letztere in die Lymphgefäße übergeführt und dort angestaut wird, wodurch die Tätigkeit des Blutherzens auf ein Minimum herabgesetzt werden kann. Auch die Lymphherzen werden wohl bei niedrigen Temperaturen seltenere Kontraktionen ausführen. Nach dem Erwachen aus der Winterstarre tritt dann wieder eine Regulation in dem Flüssigkeitsgehalt des Blutes auf. Nach Haan

(1927), der diesbezügliche Untersuchungen an Fröschen angestellt hat, ist die Quantität des Blutplasmas im Sommer um 50% größer als im Winter. Bei Säugetieren, die in einen Winterschlaf verfallen, ist der Gehalt der Lymphgefäße an Lymphe bisher nicht untersucht worden.

Die Aufgabe, welche die Lymphherzen erfüllen, ist erst neuerdings wenigstens bei gewissen Tieren aufgeklärt worden. Bei Betrachtung der großen Schwanzabschnitte, welche Eidechsen, Schlangen und Krokodile besitzen, könnte man meinen, daß die Lymphherzen derselben ausschließlich dazu bestimmt sind, die Lymphe eben aus diesen Schwanzabschnitten in die Venen überzuführen. Indessen sind bei erwachsenen Anuren, bei denen der Schwanz nicht vorhanden ist, sogar mehrere hintere Herzen jederseits vorhanden und bei Urodelen in der Beckengegend zwar auch noch Lymphherzen, aber außerdem noch eine Reihe derselben in der Seitenlinie. Bei Fischen liegen die Lymphherzen am distalen Schwanzende, wo die Anzahl der Lymphgefäße verhältnismäßig gering ist. Demnach kann die Aufgabe der Lymphherzen nicht allein darin liegen, die Lymphe aus gewissen Körperabschnitten in die Venen überzuführen, sondern, wie Spanner dargetan hat, darin, einen gewissen Druck auf den Blutstrom in den Venen auszuüben. Dadurch wird der durch den Nierenkreislauf bei Reptilien erschwerte Blutumlauf unter Druck gesetzt und die Tätigkeit des Blutherzens sehr wesentlich a tergo unterstützt.

Literatur.

1. Creighton Ch. Glycogen of snails and slugs in morphological and physiological correspondence with the lymph system of Vertebrates. Lond. 1899. — 2. Haan T. de. Schwankungen in Blut- und Gewebeflüssigkeit bei Sommer- und Winterfröschen. *Biologia gen.* B. 3, 1927. — 3. Huntington G. S. The phylogenetic relations of the lymphatic and blood-vascular systems in Vertebrates. *Anat. Rec.* V. 4, 1910. — 4. Huntington G. S. Die Entwicklung des lymphatischen Systems der Vertebraten vom Standpunkte der Phylogenese des Gefäßsystems. *Anat. Anz.* B. 39, 1911. — 5. Kowalevsky A. Etudes sur le système lymphatique des Insectes et Myriopodes. *Bull. Ac. St. Pétersbourg*, 1895. — 6. Kulwiec K. Beitrag zur Kenntnis des Lymphgefäßsystems bei Krustaceen und Periplaneta (polnisch). *Wszechswiat*, 1900 u. 1901. — 7. Mac Callum W. G. Die Beziehung der Lymphgefäße zum Bindegewebe. *Arch. Anat. u. Phys. Anat.* Abt. 1902. — 8. Marcus H. Über Beziehungen zwischen dem Lymph- und Blutgefäßsystem. *Sitzbr. Ges. Morph. u. Phys. München*, 1914. — 9. Marcus H. Über

- die Entwicklung von Blut und Gefäßen bei *Hypogeophis* und *Torpedo*. *Zeitschr. Anat. Entw. B.* 80, 1926. — 10. Panizza B. *Sopra il sistema linfatico dei rettili*. Pavia, 1833. — 11. Ranvier L. *Développement des vaisseaux lymphatiques*. C. R. Ac. Paris, T. 121, 1895. — 12. Spanner R. Beiträge zur Kenntnis des Venensystems der Reptilien. *Verh. Anat. Ges. Freiburg i/B*, 1926. — 13. Spanner R. Über die Wurzelgebiete der Nieren-, Nebennieren- und Leberpfortader bei Reptilien. *Morph. Jahrb. B.* 63, 1929. — 14. Weidenreich F. *Lymphgefäßsystem*. Handbuch d. vergl. Anat. B. 6, 1933.