

Über die Lymphgefäße der Fische und ihre mutmaßliche Rolle bei der Verdauung.

Von

Paul Mayer.

Mit Tafel 6—8 und 1 Figur im Text.

In den Jahren 1903 und 1904 beschäftigte ich mich von neuem mit den sogenannten Lymphgefäßen der Fische und zog außer den schon 1888 behandelten Selachiern die Knochenfische in den Kreis der Untersuchung hinein. Da meine Zeit aber anderweit viel in Anspruch genommen wurde, so konnte ich eine sehr wesentliche Lücke nicht ausfüllen, nahm daher von der Publikation der Ergebnisse damals Abstand. Jetzt, wo mir bei meinem vorgerückten Alter und den politischen Wirren, unter denen auch die Zool. Station in Neapel zu leiden hat, jegliche Aussicht auf weitere eigene Forschungen in dieser Richtung geschwunden zu sein scheint, sehe ich mich vor die Frage gestellt, ob ich jene einfach der Vergessenheit anheim fallen lassen oder sie doch den Fachgenossen zur Kenntnis und Kritik unterbreiten soll. Nach längerem Schwanken ist es mir richtig erschienen, letzteren Schritt zu tun, in der Hoffnung, daß dieser mein bescheidener Beitrag, der immerhin einige bisher unbekannte Tatsachen bringt, zur erneuten Beschäftigung mit dem zoo- und physiologisch gleich bedeutsamen Thema anregen möge.

Die folgenden Mitteilungen gliedere ich in vier Abschnitte. Das Manuskript zum 1. stammt vom November und Dezember 1904 und ist jetzt nur sehr wenig geändert worden; das zum 2. wurde schon im Dezember 1903 abgefaßt, hat aber nun manchen Zusatz erhalten; das zum 3. und 4. ist ganz neu. Die umfangreiche Literatur habe ich nach besten Kräften benutzt, leider geht aber der Zoologische Jahresbericht nur bis 1912, der Anatomische bis 1914, und so mag mir die allerneueste entgangen sein.

1. Über die Blut- und Lymphbahnen in der Haut der Pleuronectiden nach Beobachtungen am lebenden Tiere.

Um mir über das Vorkommen von Lymphbahnen in der Haut der Knochenfische durch eigene Anschauung ein Urteil zu bilden, habe ich vor allem die Plattfische untersucht, da sie sich zu Beobachtungen am lebenden Objekte ziemlich gut eignen. Die Literatur¹⁾ über diese Bahnen ist zwar an Umfang nur gering und steht mit Recht im umgekehrten Verhältnisse zu den Schwierigkeiten, die eine erfolgreiche Injektion just bei den genannten Fischen darbietet, aber wir verdanken wenigstens einem Autor (E. F. TROIS) ziemlich erschöpfende Nachrichten über die gröberen Züge des Lymphsystems von Rhombus, Pleuronectes, Arnoglossus und einigen anderen Gattungen, so gut es sich an den auf dem Marke von Venedig gekauften toten Fischen noch darstellen ließ. Auch hat sich vordem bereits SAPPEY nebenbei mit der „Sole“ beschäftigt. Von besonderem Interesse erscheinen mir jedoch die Angaben von JOURDAIN²⁾ an *Platessa vulgaris* und *flesus*, da sie auf Beobachtungen an lebenden jungen Tieren beruhen. Ich gebe daher auch hier sofort ihre Resultate genauer und lasse die beiden anderen Autoren unberücksichtigt, da sie uns hier nicht angehen.

JOURDAIN findet bei den genannten jungen, aber sehr durchsichtigen Fischen, wenn sie frisch gefangen sind, mit starken

1) Merkwürdig ist es, daß weder J. T. CUNNINGHAM (*A treatise on the common Sole [etc.]*. Plymouth 1890, 147 p., 6 Fig., 18 Taf.) noch auch F. J. COLE & J. JOHNSTONE (*Pleuronectes* in: *Mem. Liverpool Mar. Biol. Comm.*, No. 8, 1902, 252 p., 5 Fig., 11 Taf.) der Lymphgefäße auch nur mit Einem Wort gedenken, obwohl beide Autoren doch eine Art von Monographie über je einen Vertreter der Plattfische geliefert zu haben meinen. — O. G. COSTA, *Fauna del regno di Napoli, Pesci parte 1^a*, 1850, erwähnt auf p. 272 der Chylusgefäße von *Solea vulgaris* („linfatico che fiancheggia la grossa vena mesenterica“) und dreier Lymphdrüsen (s. dazu Taf. 44, Fig. 4), zeichnet auch auf Taf. 54 bis Fig. 6 den Kreislauf im Schwanz von Conger und auf Taf. 49 Fig. 2 u. 4 die Chylusgefäße am Darm.

2) JOURDAIN, S., *Sur l'existence d'une circulation lymphatique chez les Pleuronectes*. in: *Compt. rend. Acad. Sc. Paris* 1890, Tome 90, p. 1430—1432. Die ausführlichere Arbeit hierüber ist offenbar nicht erschienen. Dies gilt auch von zwei anderen Mitteilungen desselben sehr verdienstlichen Mannes, die von den Lymphgefäßen bei *Gadus morrhua* und Conger handeln (*Ann. Sc. N.* [5] Tome 8, 1867 p. 141—144 resp. Tome 10, 1868, p. 372—374).

Linse (Vergrößerung 250—300mal) zu beiden Seiten jedes Flossenstrahles je drei „vaisseaux épineux“. Eins davon enthält rotes, die beiden anderen weißes Blut. Von den beiden Gefäßen mit rotem Blut ist das eine die Arterie, das andere die Vene des Strahles; sie kommunizieren durch Anastomosen. Die vier anderen Gefäße jedes Strahles enthalten „un liquide hyalin charriant de nombreux globules lymphatiques“, die sich langsamer fortbewegen als die Erythrocyten. Je zwei von den vier gehen am freien Ende des Strahles ineinander über, leiten also entgegengesetzte Ströme und bilden so eine Lympharterie und eine Lymphvene. „Il existe donc dans les Pleuronectes, et probablement dans les Téléostéens en général, une circulation de la lymphe comparable à la circulation du sang.“ Auch in den Kiemen ist dies der Fall, so daß die Lymphe gleich dem Blute hier in Berührung mit dem Atemwasser gerät. Bei Jungen von 20—25 mm Länge bestehen die Anastomosen zwischen den Blutgefäßen zweier benachbarter Flossenstrahlen nur an der Basis der Flosse, dagegen auch mehr distal zwischen den Lymphgefäßen; diese reichen überhaupt weiter nach dem Flossenrande zu als die Blutgefäße. Bleibt ein Tier lange unter dem Mikroskope, so wird der Lauf der Lymphe träger. Junge Tiere werden schon einige Stunden nach dem Fange von einer „anémie lymphatique“ befallen. Die Lymphe zirkuliert nur durch die Bewegungen der Atemmuskeln.

Wie weit ich diese, falls richtig, sehr wichtigen Angaben JOURDAINS durch eigene Untersuchungen zu bestätigen habe, ergibt sich aus den folgenden Zeilen. Ich schicke voraus, daß ich mehrere Arten von Pleuronectiden sowohl bald nach dem Fange, als auch erst später, die meisten Exemplare aber an vielen Tagen hintereinander beobachtet habe, ohne in der ersten Zeit wesentliche Unterschiede zu finden; nur wenn ein Tier schon lange in meinen Aquarien oder Gläsern lebte, ohne zu fressen, so wurde die Zirkulation träger, und namentlich in den distaleren Teilen der Flossen traten dann leicht Stockungen des Kreislaufes ein, oder es kam zu Ansammlungen von Erythrocyten im Flossengewebe außerhalb der Gefäße. Es versteht sich von selbst, daß solche Tiere nicht mehr als normal anzusehen sind, obwohl sie in diesem Zustande noch sehr lange leben können.

Wenn es irgendwie anging, habe ich die Fesselung der Tiere durch Auflegen von Glasplatten oder Deckgläsern vermieden, auch von der Betäubung durch Chemikalien nur selten Gebrauch gemacht, da man ja von vorne herein nicht wissen kann,

ob und wie weit alle diese Mittel die normale Zirkulation beeinträchtigen. Natürlich wurde dafür meine Geduld oft sehr hart auf die Probe gestellt, denn manche Fische waren von einer steten Unruhe geplagt oder schoben in der ruhigen Lage die Flossenstrahlen so eng zusammen, daß nicht viel zu sehen war. Da nun außerdem das Atmen den ganzen Körper bis weit hinten hin in regelmäßige Schwingungen versetzt, und vorüberfahrende Lastwagen Erschütterungen des Mikroskopes und Wellenbildung im Wasser verursachen, so läßt sich leicht begreifen, daß die Verfolgung der Zirkulation mit starken Linsen nicht gerade zu den Annehmlichkeiten zählt. Von großem Vorteile waren mir aber dabei die beiden Immersionslinsen (D* und Planktensucher) der Firma Zeiss, da wenigstens ein Teil der erwähnten Schwierigkeiten dadurch in Wegfall kam.

Während sich ganz junge Tiere von etwa 1 cm Länge noch ohne besondere Vorkehrungen unter das Mikroskop bringen und, solange es ihnen gefällig war stille zu halten, beobachten ließen, fanden natürlich größere darauf entweder keinen Platz oder reagierten auf die steten Verschiebungen des Wassergefäßes mit erneuten Bewegungen. Ich habe daher den Tubus und Spiegel beweglich machen müssen, während das Gefäß mit dem Fisch seinen Platz beibehielt, und bin damit, obwohl nicht ohne Mühe, zu befriedigenden Resultaten gekommen¹⁾.

Zunächst möchte ich nun die Beobachtungen an ganz kleinen Tieren (vielleicht *Solea spec.?*), die bis auf das Pigment völlig

1) An einem alten großen Mikroskope, das außer Verwendung war, brachte ich auf dem horizontalen Tubusträger einen in der Horizontale drehbaren ziemlich langen Arm an, in dessen freies Ende die Tubushülse senkrecht eingeschraubt wurde. So konnte ich mich nach der groben Einstellung des Tubus aus freier Hand und nach Sicherung des Statives vor dem Umkippen durch einen Bleiklotz wie gewöhnlich der Mikrometerschraube bedienen. Die flache Schale mit dem Tiere ruhte auf einem besonderen Messingrahmen mit Füßen und empfing das Licht von unten durch einen überall hin verschiebbaren Spiegel. Das Seewasser in der Schale veränderte sich während der Beobachtung nicht merklich. Ich brauchte allerdings die Vorsicht, die Linse D*, so weit sie eintauchte, mit Paraffin zu umkleiden, da ihre Fassung vom Wasser angegriffen wird; beim Planktensucher war das unnötig, denn er stak in einem Glastubus, der unten durch ein aufge kittetes Deckglas geschlossen war und destilliertes Wasser enthielt, wie ich das schon früher (Über die Verwendung des Planktensuchers. in: Zeitschr. Wiss. Mikr., 21. Bd., 1904, p. 448) beschrieben habe.

durchsichtig waren, schildern. Die Tierchen, nur reichlich 1 cm lang, haben in der Schwanzflosse 20 Strahlen; die *Arteria caudalis* gabelt sich beim Eintritt in die Flosse, und die beiden Äste treten, umeinander geschlungen, zwischen Strahl 10 und 11 (der ventralste sei mit 1 bezeichnet) hinein, biegen sofort fast rechtwinklig um, der eine ventral-, der andere dorsalwärts, so daß beide zusammen einen der Flossenwurzel parallelen Bogen bilden, und versorgen von hier aus die Strahlen. Jeder von diesen erhält eine kleine Arterie, die bis ans Ende verläuft und dann als Vene zurückkehrt; letztere liegt vom Knorpel des Strahles durch die Arterie getrennt und ist etwas weiter als diese¹⁾; hier und da winden sich beide Gefäße umeinander herum. Ihre Innenwände scheinen einheitlich zu sein; jedenfalls enthalten sie von Strecke zu Strecke Öffnungen, und so brauchen die Blutkörperchen nicht alle den ganzen Weg zurückzulegen, sondern können schon vorher aus der arteriellen Bahn in die venöse umkehren. Dies tun sie immer, wenn die Zirkulation träge wird, also bei langem Verweilen unter dem Mikroskope in einem zu kleinen, flachen Gefäße. Im distalen Teile der Flosse sind keinerlei andere Gefäße vorhanden, und nur im proximalen Viertel durchbricht von mehreren Strahlarterien je ein Zweig den benachbarten Knorpel und verläuft ziemlich quer, aber in Windungen zentralwärts bis zum nächsten Strahle; hier trifft er mit dem Zweige dieses Strahles zusammen, usw.; so entsteht eine Querarkade, aus der in der Mitte, zwischen Strahl 10 und 11, die *Vena caudalis* hervorgeht. Diese liegt unter (ob immer?) der *Art. caudalis*, ist daher in der normalen Lage des Tieres nicht gut zu verfolgen. Außer der Arkade, deren Konkavität nach hinten schaut, besteht noch im Bereiche der Flosse, aber weiter vorn, eine andere venöse Bahn: sie beschreibt einen nach vorn konkaven Bogen, scheint mehr das Blut aus den Randstrahlen zu sammeln²⁾, biegt am dorsalen und am ventralen Rande der Flosse nach vorn um und verläuft im Schwanz unter- resp. oberhalb der Wirbelsäule. Beide Venen schimmern noch ziemlich weit vorn durch die Muskulatur durch, da ihr Inhalt ja lebhaft in

1) Da beide Gefäße jedes Strahles nach innen vom Knorpel verlaufen, so haben die beiden Mittelstrahlen ihre Gefäße einander zugewandt.

2) Die *Vena caudalis* scheint in der Flosse nur von der Arkade aus gespeist zu werden, sammelt also das Blut aus dem proximalen Bezirke der mehr zentralen Strahlen.

Bewegung ist; übrigens ist von ihnen die dorsale hinten mitunter stärker als die ventrale.

In der Dorsal- und Ventralflosse verhält es sich analog, nur ist der Blutlauf in den Strahlgefäßen sehr viel schwächer als in denen der Schwanzflosse, so daß die meisten Blutzellen nicht bis an das freie Ende der Flossen wandern, sondern schon vorher umkehren. Auch hier liegt jede Arterie dem Knorpel näher als die zugehörige Vene; beide verlaufen hinter ihm¹⁾. Das Blut, das in der Basalvene der Schwanzflosse zum Körper zurückströmt, passiert zum Teil die letzte Arterie der Dorsalflosse; auf der Ventralseite habe ich einen solchen Zustand nicht bemerkt. An der Basis jeder Flosse gibt es zwei Längsbahnen: eine weitere proximale venöse und eine engere distale arterielle²⁾. Mitunter gelangt aus dem Rumpfe eine Arterie nur bis zur Flossenbasis, biegt dann sofort im rechten Winkel um und kehrt zwei Strahlen weiter in den Rumpf zurück, ohne in die Flosse irgendeinen Zweig zu entsenden; höchstens macht sie eine kleine Schleife distalwärts. In dieser Beziehung scheinen viele Unregelmäßigkeiten obzuwalten; bei den erwachsenen Fischen habe ich ähnliches beobachtet. Von Gefäßen in der Flossenhaut ist noch keine Spur vorhanden, ebenso wie in der Schwanzflosse.

Das Blut dieser jungen Tiere besteht noch fast ganz aus Erythrocyten; man muß schon sehr lange zuschauen, ehe man einzelne runde kleine Leukocyten antrifft. Ebenso wenig sind bisher in den Flossen echte Lymphgefäße vorhanden: jeder Strahl empfängt sein Blut durch eine Arterie und gibt es sofort durch eine Vene wieder zurück. Ob im Rumpfe Lymphbahnen existieren, kann ich nicht sagen, wüßte auch nicht, wie man darüber Sicherheit erlangen könnte, denn eine Injektion ist bei so kleinen Tieren wohl ausgeschlossen, und diese sind nicht durchsichtig genug, um

1) An dieser Stelle habe ich 1904 im Manuskripte mit Bleistift hinzugefügt: nochmals an lebenden Tiere nachsehen!

2) Ein Exemplar, das ich vom 26. Oktober 1904 mit Unterbrechungen bis zum 8. November im Leben studierte, war zuletzt sehr matt geworden und wurde nun in Sublimatlösung fixiert, mit Hämalaun gefärbt und in Glycerin gebracht. Am 11. November schien es mir, wie aus meinen Notizen hervorgeht, an dem Präparate, als wenn die Längsgefäße an der Basis der beiden unpaaren Flossen sowohl oben als auch unten verliefen, so daß ihrer vier vorhanden wären, „aber jedenfalls nur ganz vereinzelt“. Leider habe ich dies damals nicht weiter verfolgt.

direkte Beobachtungen zu gestatten. Jedenfalls steht so viel fest, daß ziemlich große Bezirke aller Flossen, nämlich die Membranen zwischen den Strahlen, ohne jegliche Zirkulation auskommen: an einer mäßig ausgespannten Schwanzflosse z. B. messen die Membranen im Leben da, wo sie am breitesten sind, jede ungefähr $\frac{1}{10}$ mm in der Breite; in der Dorsal- und Ventralflosse eines in Glycerin konservierten Tieres beträgt das Maß etwa 75μ , mag also im Leben ebenfalls 100μ gewesen sein.

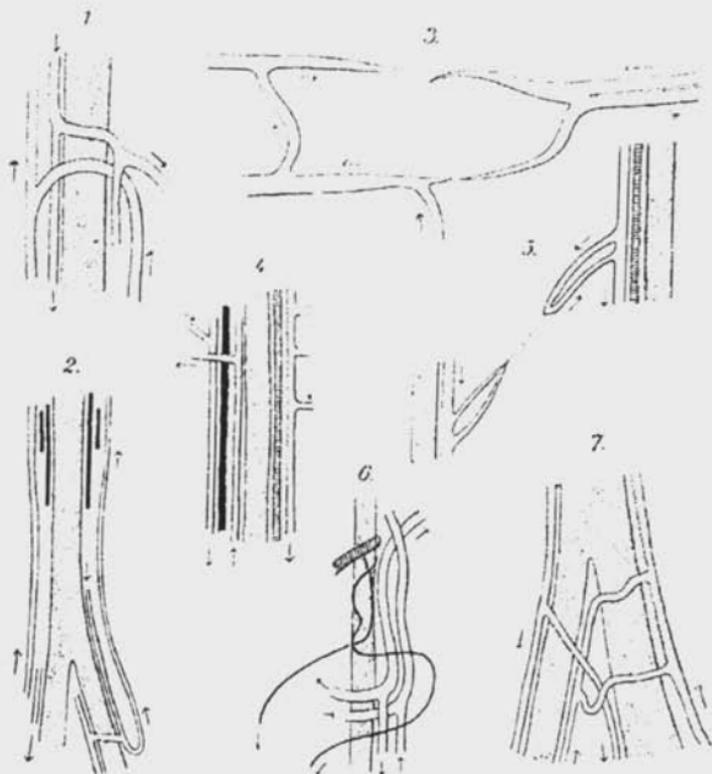
Einige wohl nicht unwichtige Daten kann ich über die Zirkulation in den Flossen von *Arnoglossus* (spec.?) beibringen. Allerdings haben diese Tiere viel Pigment und an den wichtigsten Stellen auch Schuppen, deren Lichtbrechung es sehr schwer macht, über die darunter verlaufenden Gefäße ins klare zu kommen; ferner haben selbst beim kleinsten Exemplare von nur 35 mm Länge, das mir zur Verfügung stand, die Flossenstrahlen an ihrer Basis eine beträchtliche Höhe, so daß die Gefäße unter einander verlaufen können, was natürlich die Beobachtung noch schwieriger macht.

Schon bei diesem Exemplare verhalten sich die Gefäße im distalen und im proximalen Teile jedes Flossensegmentes ganz verschieden. In der Schwanzflosse, die 17 Strahlen zählt, gibt es nur zwischen Strahl fünf und sechs (von der Dorsalseite aus gerechnet) in der Membran eine echte Querarterie, als solche an ihrem Inhalte und der starken Strömung leicht kenntlich. Ferner verlaufen proximal auf beiden Seiten jedes Knorpelstrahles zwei enge Blutgefäße: eine Arterie und eine Vene; sie liegen auf- (in Fig. 2 der Deutlichkeit halber neben-)einander und gehen mehr oder weniger bald ineinander über, also zirkuliert echtes Blut längs den Strahlen durchaus nicht bis zum freien Ende der Flosse, sondern kehrt schon früher zurück. Außerdem ist proximal an jedem Strahl eine viel weitere abführende Ader vorhanden, die bis ganz nach hinten reicht; die ihr entsprechende zuführende habe ich trotz aller Mühe nicht gefunden, muß es daher als möglich bezeichnen, daß die Flüssigkeit in der abführenden aus den Blutgefäßen stammt. Sicher ist jedenfalls im distalen Teile folgendes: zu beiden Seiten jedes Strahles gibt es nur je eine zuführende¹⁾ und eine abführende Bahn (Fig. 1); ist das Tier eben erst unter das Mikroskop gebracht, so enthalten sie viel

1) Diese näher beim Knorpel und meist auch etwas enger als jene. Während die roten Blutzellen sich gewöhnlich in der Mitte der Bahn halten und rasch vorwärts gelangen, rollen die weißen mehr am Rande entlang langsam weiter.

mehr rote als weiße Zellen, nach einiger Zeit hingegen umgekehrt, aber auch im ersteren Falle erscheinen die Bahnen, da sie relativ weit sind, heller als die echten Blutadern im proximalen Abschnitte. Ich bezeichne sie daher, freilich nicht ohne Bedenken, als Lymphgefäße.

In den Membranen zwischen den Strahlen verlaufen Kapillaren, die bald Leuko-, bald Erythrocyten enthalten; teils



Die Figuren sind nicht mit dem Zeichenapparate entworfen und zum Teil etwas schematisch gehalten. 1, 2, 5 von *Arnoglossus*, 3, 4 von *Rhomboidichthys*, 6, 7 von *Solea lutea*. Flossenstrahlen punktiert, Lymphbahnen hell, Venen schwarz, Arterien quergestreift, nur in Fig. 2 ebenfalls schwarz. Die punktierte Linie in Fig. 5 ist stark verkürzt worden.

gehen sie ziemlich direkt von Strahl zu Strahl, teils bilden sie nur kurze Schleifen und münden sofort wieder in die Lymphbahn, von der sie ausgingen, oder sie bilden Schlingen und gehen in die rückführende desselben Strahles über. Die beiden Schenkel einer solchen Schleife können einander ganz dicht anliegen; im benachbarten Strahl kann dies ebenfalls vorkommen, und dann zieht sich wohl auch zwischen den blinden Enden beider Schleifen ein hohler, unregelmäßig bald weiter, bald enger Strang (in Fig. 5

punktiert) hin: offenbar sind dies die Vorstadien zu Quer- oder Schrägverbindungen zwischen den Gefäßen zweier Strahlen.

Wo die Strahlen in der Schwanzflosse sich gabeln, da muß natürlich von jeder Gefäßart ein Zweig den Strahl durchsetzen, damit beide Zinken der Gabel in gleicher Weise versorgt werden können. Auch an anderen Stellen wird der Strahl von Gefäßen durchbohrt (Fig. 2), und nicht selten verlaufen dicht nebeneinander zwei solche Bahnen mit entgegengesetzter Richtung des Stromes. Je mehr proximal, desto weniger übersichtlich werden alle diese Verhältnisse, besonders da der Knorpel hier dick genug ist, um in verschiedener Höhe Gefäße durchzulassen. Ich habe es daher auch bald aufgegeben, mich in ihr Studium zu vertiefen.

In der Dorsalis und Ventralis lassen sich distal die Längsgefäße einigermaßen gut studieren. Mitunter verlaufen an einem Strahl dicht nebeneinander zwei Lympharterien, die eine Lymphvene zwischen sich fassen; oder es sind nur eine Arterie und eine Vene vorhanden, deren gegenseitige Lage neben dem Strahle wechselt; auch kann an jeder Seite des Strahles eine Vene auftreten — kurz, diese Gefäße sind durchaus regellos verteilt. Leider war es mir nicht möglich, ihren Verlauf mehr proximal zu verfolgen, dagegen ist mir einiges über die Lymph- und Blutbahnen an der Basis der Flossen deutlich geworden, obwohl das viele Pigment dort die Beobachtung sehr erschwerte. Auch hier herrscht, soweit ich sehen kann, absolut keine Konstanz in der relativen Lage dieser Bahnen und in der Richtung ihrer Ströme. Allermeist wird — ich habe hier speziell ein Exemplar von etwa 4 cm Länge im Auge — an der Basis zwischen je zwei Strahlen ein weiter, unregelmäßig begrenzter Lymphsinus sichtbar; in der Regel enthält er ziemlich viele Leukocyten neben weniger Erythrocyten, mitunter jedoch ist sein Inhalt rötlich, und wenn die Zirkulation im Tiere überhaupt träge wird, so kann man ihn bereits mit bloßem Auge als einen roten Streifen erkennen. In manchen Segmenten strömt diese Lymphe von vorn nach hinten, in anderen umgekehrt, auch wechselt die Schnelligkeit ihres Laufes sehr. Oft zieht über oder unter dem Sinus ein starkes Blutgefäß hin, das sich je nachdem als die Arterie oder Vene für den vorhergehenden oder folgenden Strahl kundgibt; oder beiderlei Gefäße verlaufen nebeneinander her und biegen dann in den Strahl resp. den Körper um. Häufig ziehen diese Bahnen mehr proximal dahin, lassen also den Lymphsinus frei. Von einer Lympharterie parallel zum Sinus habe ich keine Spur bemerkt.

Die Lymphgefäße in der Membran der Dorsalis und Ventralis habe ich nicht genauer studiert; sie schienen mir sich im wesentlichen ähnlich zu verhalten wie bei *Rhomboidichthys* (s. unten).

Lebende *Rhomboidichthys spec.* standen mir in mehreren Größen zur Verfügung, jedoch war der kleinste bereits 6 cm lang. Zwar werden die Schuppen der Beobachtung nur wenig hinderlich, wohl aber das Pigment, auch halten die Tiere die Caudalis meist so eng zusammengefaltet, daß sich nichts Genaueres daran sehen läßt. Ferner kann von zwei benachbarten Flossensegmenten eins eine starke Zirkulation aufweisen, das andere eine schwache oder gar keine.

In der Membran der Dorsalis und Ventralis sind, wenn sie gut ausgespannt daliegen und beim Atmen nicht zu stark mit bewegt werden, die Blut- und Lymphbahnen meist sehr deutlich. Indessen in vielen Fällen zeigt nur der Inhalt an, ob ein solches Gefäß zu der einen oder anderen Art gehört; auch reichen manche von ihnen nicht durch die ganze Membran hindurch, enthalten dann oft nur Plasma ohne Zellen und hören plötzlich auf oder schieben einen blinden Fortsatz vor, dem dann vom anderen Rande der Membran her ein gleicher entgegenkommen kann (Fig. 3), ähnlich wie oben p. 132 von *Arnoglossus* angegeben. Von den Blutbahnen, die einigermaßen quer zu den Strahlen, also ziemlich parallel zur Längsachse des Tieres verlaufen, können die einander entsprechenden in zwei benachbarten Flossensegmenten die entgegengesetzte Stromrichtung¹⁾ zeigen; manche gabeln sich in der Membran, so daß in den nächsten Strahl die doppelte Zahl von ihnen eintritt, oder sie bilden Schleifen und kehren in den Strahl, von dem sie ausgegangen waren, zurück. Jedenfalls ziehen in der Membran arterielle und venöse Kapillaren durchaus nicht dicht nebeneinander dahin, wohl aber gesellen sich zu nicht wenigen von ihnen Lymphkapillaren. In diesen sind zwar nicht immer Zellen in Bewegung sichtbar, wohl aber bemerkt man auch ohne sie zuweilen die Strömung der Flüssigkeit, da diese offenbar nicht ganz wasserklar zu sein braucht. Selbst am freien Rande der Flosse sind diese Bahnen vertreten. Sie sind strukturell von den Blutkapillaren kaum verschieden: meist etwas weiter und auch mit nicht so gleichmäßigen Grenzen; jedoch würde man lange nicht

1) Die Geschwindigkeit des Stromes wechselt ungemein, falls man auf sie aus der Menge der Erythrocyten schließen darf, die man zirkulieren sieht; mitunter stockt der Blutlauf auch wohl und kehrt dann um.

immer sagen können, ob man es mit Lymph- oder mit Blutkapillaren zu tun hat, wenn man nicht den Inhalt sähe. Weite und enge Strecken können in ein und demselben Rohre miteinander abwechseln. An einzelnen Stellen zieht eine solche Lymphbahn quer oder schräg durch die Membran hindurch von einem Strahl zum anderen, oder sie bildet nur eine Schleife und kehrt zurück. Eine Blutkapillare kann 1—3 Lymphkapillaren neben sich haben, und so ist im ganzen die Zahl der letzteren bedeutender als die der ersteren.

An ziemlich großen Exemplaren von reichlich 10 cm Länge bin ich auch einigermaßen über den Verlauf der Gefäße an den Strahlen und an der Basis der Flosse ins klare gekommen¹⁾. In der Dorsalis und Ventralis kann die Arterie vor, die Vene hinter dem Strahl verlaufen, aber auch umgekehrt; oder die Vene geht plötzlich schräg über den Strahl hinweg und zieht dann auf der anderen Seite weiter nach dem Rumpfe zu; dies kann auch mit der Arterie der Fall sein. Von Lymphvenen sind meist vor und hinter dem Strahl je eine vorhanden; gewöhnlich ist die eine weiter als die andere. Einmal glückte es mir ganz distal den Übergang nicht nur der Strahlarterie in die Strahlvene, sondern auch die Auflösung der Lympharterie in mehrere Kapillaren und ihren Zusammentritt zur Lymphvene zu verfolgen. Dieses Kapillarnetz erstreckte sich noch weiter dem Flossenrande zu, als das Netz der Blutkapillaren. Während der Beobachtung sah ich auch einmal einen dunklen Körper durch die Lympharterie distalwärts eilen und ganz kurz darauf durch die Lymphvene zurückkommen. Ich gebe von der Anordnung der Gefäße an dieser Stelle ein Schema (Fig. 4), bemerke aber ausdrücklich, daß an anderen Punkten der Flosse desselben Tieres ein solches Bild nicht zu finden war. Das Schema würde ziemlich gut zu den Angaben von JOURDAIN (s. oben p. 127) passen.

Der Lymphsinus an der Basis der Flossen ist in jedem Segment, wo das Pigment nicht hinderlich wird, leicht zu sehen. Dagegen hat es mich viel Mühe gekostet, den Austritt der Lympharterien aus dem Rumpfe in die Flosse zu konstatieren und aus der Richtung des Stromes die Sicherheit zu gewinnen, daß

1) Die hintersten Strahlen eignen sich, da sie ungemein pigmentarm sind, am besten zur Beobachtung, nur muß man darauf gefaßt sein, daß sie stark vibrieren oder vom Tier nicht ordentlich ausgespannt werden.

es wirklich Arterien sind¹⁾. Auch in dieser Beziehung verhalten sich die Segmente ganz verschieden, und es scheint mir sogar, daß nicht jedem eine Arterie zukommt, sondern daß hier und da zwei benachbarte Segmente von Einer Stelle des Rumpfes aus versorgt werden. Jedenfalls habe ich eine Gabelung des Rohres bei seinem Eintritte in die Flosse und den Verlauf der beiden Äste bis zu dem vorderen resp. hinteren Strahl gesehen. Am Strahl selber ließ sich aber die Arterie nie weiter verfolgen, sondern nur ganz distal wurden ihre Zweige sichtbar (s. oben). In vielen Segmenten zieht die Lympharterie an der Basis einfach längs dem Lymphsinus dahin; in einem Segmente sah ich zwei Rohre dicht nebeneinander aus dem Rumpfe kommen.

Auch *Solea lutea* hat mir manches gezeigt. Bei einem etwa 5 cm langen Exemplare hat jeder der 18 Strahlen der Schwanzflosse nur eine Arterie und eine Vene; die letzteren verlaufen näher dem Seitenrande der Flosse zu, die ersteren mehr medial, somit sind die Arterien der Strahlen 9 und 10²⁾ einander zugekehrt, während die zugehörigen Venen durch die beiden Strahlen voneinander getrennt sind. Strahl 1—4 (den ventralsten bezeichne ich als 1) und 15—18 sind einfach, die übrigen distal gegabelt; bei älteren Exemplaren können aber auch 4 und 15 gegabelt sein, ferner kommt es zu sekundären Gabelungen entweder in der Art, daß jeder Ast sich in zwei Zweige teilt, oder so, daß nur einer der beiden sich gabelt. Mithin zerfallen einige Strahlen distal in vier, andere nur in drei Zweige. Natürlich müssen auch diese mit je einer Arterie und einer Vene versorgt werden, und so verlaufen solche schwächeren Gefäßbahnen von da, wo sie sich von den primären Strahlgefäßen abzweigen, zunächst schräg über die Strahlknorpel hin (Fig. 7).

Ganz distal biegen alle arteriellen Zweige unter Bildung von Schleifen in die venösen um. Daher ist der Blutlauf relativ einfach und leicht verständlich. Dies gilt auch von dem in der Dorsalis und Ventralis. Hier hat ebenfalls jeder Strahl nur eine Arterie und eine Vene. In fast allen Strahlen verläuft die Vene vor dem Strahl, mitunter distal nicht dicht daran, sondern in einem großen Bogen oder gar in einer Schleife; aber es kommt auch

1) Am ehesten geht es noch von der Unterseite aus, falls das Tier in der ihm unbequemen Lage so lange ruhig bleibt, bis die Beobachtung zu Ende ist.

2) Zwischen diesen beiden Strahlen zieht sich die Verlängerung der Seitenlinie hin.

vor, daß ähnlich wie bei *Rhomboidichthys* eine Vene ziemlich proximal schräg durch die Membran hindurch zum nächsthinteren Strahl zieht und von da aus in den Rumpf eindringt; oder die Vene liegt distal neben der Arterie (also hinter dem Strahl) und erst mehr proximal auf oder vor dem Strahl. In den Membranen zwischen den Strahlen sind viele Blutkapillaren vorhanden, auch ziemlich dicht am freien Rande der Flosse, und stets diesem näher als die distalsten Lymphbahnen; immerhin sind die Fälle nicht selten, wo ein ganzes Sehfeld (Linse D* Okular 3, also etwa 0,5 mm Durchmesser) in dieser Gegend von nur einer oder zwei Kapillaren durchzogen wird.

Über die Lymphbahnen an der Basis der Flossen ließ sich nichts Genaueres ermitteln, weil dort zu viele Schuppen¹⁾ liegen. Die Strahlen zeigen da, wo sie sich zur Beobachtung eignen, viele Kapillaren, die quer oder schräg über sie hinlaufen, wie sie just Platz finden (Fig. 6): die engeren²⁾ führen in der Regel Erythrocyten, die weiteren meist Leukocyten, jedoch läßt sich ohne Kenntnis ihres Inhaltes nur selten mit Bestimmtheit angeben, zu welcher Art sie gehören. In der Caudalis verläuft an jedem Strahl neben der Arterie eine Lymphvene, liegt aber viel tiefer und ist daher meist recht undeutlich; auch in den beiden anderen Flossen verhält es sich so. Distal habe ich hier und da die Lympharterie unter oder neben ihrer Vene gesehen; sie ist enger als diese. In der Membran zwischen den Strahlen können die Blutbahnen von je einer oder zwei Lymphbahnen begleitet sein.

Solea impar, *monochir* und *spec.* sowie eine *Plagusia* habe ich ebenfalls lebend untersucht, aber ohne sonderlichen Erfolg, da Schuppen und Pigment allzusehr hinderten. Ich begnüge mich also mit der bloßen Erwähnung dieser Spezies. Eine Larve von *Congromuraena balearica*, ein ganz junger *Mugil spec.* und ein junger *Uranoscopus* zeigten mir nur wenig. Als ich eine betäubte, aber noch lebende *Solea spec.* am Anfange der Schwanzflosse quer durchschnitt, kam aus der Lateralvene der Bauchseite viel Blut hervor.

So weit reichen meine damaligen Beobachtungen. Sie bringen im wesentlichen eine Bestätigung der Angaben *JOURDAINS*, gehen in vielen Einzelheiten weiter als sie, was aber kein Wunder nehmen

1) In den Schuppen habe ich zwar Blutkapillaren stets sehr reichlich vorgefunden, nie jedoch Lymphkapillaren.

2) Mitunter sind sie so eng, daß die Erythrocyten sich förmlich hindurchzwängen müssen.

darf, da JOURDAIN ja nur eine vorläufige Mitteilung lieferte, und bleiben insofern dahinter zurück, als sie die Frage nach den Gefäßen in den Kiemen nicht berühren. Diese waren mir an lebenden Tiere eben nicht zugänglich, und ich weiß auch nicht, wie JOURDAIN zu seinen Angaben gekommen ist, zweifle sie indessen durchaus nicht an.

Zum Schluß möchte ich kurz auf einige frühere Arbeiten hinweisen, die sonst vielleicht übersehen werden, wenn sich wieder jemand mit unserem Thema beschäftigt. In seiner *Histoire naturelle des Poissons de la France*, Tome 1, Paris 1881, sagt E. MOREAU auf p. 152 im Einklange mit ROBIN, er habe in den Unterhautgefäßen „parfaitement constaté la présence du sang chez un Merlus (*Merlucius vulgaris*), sortant de la mer; j'ai aussi vu le vaisseau médian [inférieur] rempli de sang chez une Rousette“; auf p. 153 läßt er auch im Kaudalherz von *Anguilla* Blut vorhanden sein und redet deswegen vom „système vasculaire sous-cutané“, nicht von Lymphgefäßen. — BRÜNINGS¹⁾ schildert den Kreislauf von *Leuciscus dobula* wesentlich vom Standpunkt des Physiologen, hat aber, da er das Tier fesselte und auf die Schwanzflosse ein Deckglas legte, offenbar nicht ganz normale Bedingungen geschaffen. Die Wand der größeren Venen läßt er ein „dünnes, kaum sichtbares Häutchen“ sein und in den kleineren sogar fehlen, so daß „man hier fast von lakunären Bahnen reden möchte“ (p. 606). Als Kapillaren spricht er (p. 607) die ganz feinen Querbahnen an, ein Kapillarnetz gebe es nicht, und von Lymphgefäßen ist überhaupt keine Rede, auch nicht von Leukocyten.

Viel mehr für unser Thema bringt CUÉNOT²⁾, dessen hierher gehörige Beobachtungen sich auf *Carassius auratus* beziehen und von BRÜNINGS nicht erwähnt werden. Er läßt auf p. 8 ff. die feinen Lymphgefäße im Schwanz ganz voll gelber, stark brechender Körnchen sein, die im umliegenden Bindegewebe fehlen; die Gefäße haben ein Endothel und verzweigen sich oft baumförmig oder bilden ein Netz, sind aber stets an den freien Enden geschlossen. Von einer Zirkulation in ihnen wird nichts gesagt. Die Körnchen sind vielleicht „identiques aux granules de ferment albuminogène que l'on trouve dans les globules blancs ordinaires“.

1) BRÜNINGS, W., Zur Physiologie des Kreislaufes der Fische. in: Arch. Gesamte Phys., 75. Bd., 1899, p. 599—642, 5 Fig.

2) CUÉNOT, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale (Première partie: Vertébrés). in: Arch. Z. Expér. (2), Tome 7, 1889, p. 1—89, Fig., Taf. 1—4.

Auf einige wichtige neuere Veröffentlichungen über die Lymphbahnen der Knochenfische komme ich erst am Ende meiner Arbeit zu sprechen.

2. Weiteres über das sogenannte Lymphgefäßsystem bei den Haifischen.

Seitdem ich im Jahre 1888 die Resultate meiner Untersuchungen über das sogenannte Lymphgefäßsystem der Selachier¹⁾ veröffentlicht habe, sind bis jetzt nur zwei größere Arbeiten erschienen, die sich mit demselben Thema entweder ausschließlich oder nebenbei beschäftigen: sie rühren von NEUVILLE und VIALLETON her.

Ersterer²⁾ beschreibt ausführlich die Arterien und Venen am Darm und an der Leber mehrerer Squaliden (*Galeus*, *Acanthias*, *Scyllium*, *Zygaena*, *Centrophorus*, *Pristiurus*) und Rajiden (*Raja*), während er dem „Système dit chylifère superficiel“ nur wenige Seiten widmet. Auf Grund seiner Beobachtungen an *Acanthias*, wo er vom „Sinus stomacal“ oder von den „Sinus ovariens“ aus das oberflächliche Gefäßnetz am Ösophagus und Darm injiziert hat, und im Anschlusse an meine Angaben über die Beschaffenheit des Blutes bei den Rochen gelangt er zu demselben Ergebnisse wie ich, d. h. er leugnet die Existenz echter Chylusbahnen und möchte deren Rolle den „lacunes veineuses qui dépendent des veines intestinales“ zuschreiben (p. 96). Die Gefäße in der Scheide um die großen Arterien und Venen am Darmkanal faßt er als *Vasa vasorum* auf und bildet einen Schnitt von *Acanthias* ab, der mit Taf. 17 Fig. 20 meiner damaligen Arbeit ziemlich übereinstimmt, nur daß auf dieser auch die Sphinkteren gezeichnet sind, die bei A. fehlen.

Anders VIALLETON³⁾, der ausschließlich *Torpedo marmorata* untersucht hat und eigens hervorhebt, daß seine Schlüsse sich nur auf diese Spezies beziehen. Ihm ist es durch Injektion

1) MAYER, P., Über Eigentümlichkeiten in den Kreislaufsorganen der Selachier. in: Mitt. Z. Stat. Neapel, 8. Bd., 1888, p. 307—373, Taf. 16—18.

2) NEUVILLE, H., Contribution à l'étude de la vascularisation intestinale chez les Cyclostomes et les Sélaciens. in: Ann. Sc. N. (8), Tome 13, 1901, p. 1—116, 22 Fig., Taf. 1. Die sehr ausführliche Literaturliste ist leider arg mit Druckfehlern gesegnet.

3) VIALLETON, L., Les lymphatiques du tube digestif de la Torpille (*Torpedo marmorata* Risso). in: Arch. Anat. Micr. Paris, Tome 5, 1902, p. 378—456, Taf. 13, 14.

mit Berlinerblau gelungen, das bereits 1867 von ROBIN und teilweise auch von mir¹⁾ dargestellte Lymphgefäßsystem in den oberflächlichen Schichten des Darmkanals vom Mesenterium aus zu füllen. Und während er bei Besprechung der Literatur die von SAPPEY als Lymphgefäße beschriebenen Bahnen in der Haut ziemlich unverblümt als Venen betrachtet, also in diesem Punkte mir Recht gibt, läßt er am Darm von Torpedo „tous les vaisseaux intestinaux superficiels“ zum Lymphsystem gehören (p. 450). Dieses System von Gefäßen kommuniziert nach ihm mit dem der echten Arterien und Venen am Darm nirgend, vielmehr „tous les lymphatiques du tube digestif aboutissent au plexus mésentérique“ (p. 406), dessen zahlreiche, miteinander verbundene Gefäße „s'ordonnent en couches distinctes sur toutes les parois du mésentère gastrique“ (p. 409). Von da aus fließt die Lymphe nach vorn in die weiten Gefäße an Magen und Ösophagus und erst von dort aus in die Kardinalvenen. — Die Lymphbahnen schließen sich zwar an manchen Punkten den Blutbahnen eng an und bilden dann die perivaskulären Scheiden, sind dagegen an anderen Stellen ganz unabhängig davon und dann besonders reich entwickelt (p. 407). Nie dringen sie weit in den Darmkanal hinein: stets bleibt die Mucosa frei von ihnen, denn die „oberflächlichen“ verlaufen unmittelbar unter dem Peritoneum und die „tiefen“ zwischen den Längsmuskeln der Mucosa, finden sich aber nie in den „plis qui revêtent la surface de la muqueuse intestinale“ (p. 452). Die tiefen mögen zur Not Chylusgefäße²⁾ vorstellen, während die oberflächlichen den Lymphgefäßen der Serosa entsprechen, und da gerade diese die Hauptmenge ausmachen, so zieht VIALLETON für das gesamte System den Ausdruck Lymphgefäßsystem vor. Gewöhnlich ist der Inhalt dieser Bahnen so gut wie farblos, also gewiß kein Chylus. Die Milz hat fast gar keine Lymphgefäße, während in ihrer Umgebung daran kein Mangel herrscht; nur ganz feine Bahnen verlaufen mit den Blutgefäßen der Milzkapsel und sind vielleicht als die „origines du système lymphatique“ zu betrachten, die indessen nicht etwa offen im Gewebe entstehen,

1) Weiter unten (p. 150) gehe ich auf meine Angaben von 1888 genauer ein.

2) S. 434 heißt es von ihnen: sie „paraissent surtout destinés à recueillir des matériaux empruntés au sang lui-même“, während die oberflächlichen „ont probablement un rôle important dans la régulation de la quantité du liquide épanché dans cette cavité“ [péritonéale], von der sie ja nur durch die dünne Serosa getrennt sind.

sondern „apparaissent ici come ailleurs sous forme de tubes clos anastomosés entre eux“ (p. 429). Klappen fehlen den Lymphgefäßen durchaus; ihre Wand besteht nur aus dem Endothel, und sie sind in das Bindegewebe gewissermaßen eingegraben (p. 437); histologisch sind sie von den Venen nicht unterscheidbar¹⁾, jedoch allgemein viel weiter als die Blutkapillaren (50 gegen 20 μ).

Der Vollständigkeit halber erwähne ich hier noch einige andere Schriften. Zunächst von früheren die bekannte Arbeit von HOCHSTETTER²⁾. In ihr ist von Lymphgefäßen bei den Selachiern nicht die Rede, vielmehr wird bei *Acanthias* das oberflächliche Netz am Oesophagus ohne weiteres als venös bezeichnet; desgleichen das Netz im Mesenterium (p. 126). S. auch meine Kritik auf p. 327 der Arbeit von 1888.

Ferner das bekannte Riesenwerk von OPPEL³⁾, das zwar im wesentlichen kompilatorisch sein will und ist, aber auch neue Beobachtungen enthält. OPPEL geht freilich in den beiden hierher gehörigen Bänden nicht auf das Gefäßsystem ein, äußert daher seine eigene Ansicht darüber nicht, bringt aber die Angaben über das sogenannte Lymphgefäßsystem der Selachier bis 1888 ausführlich, soweit sie den Darmkanal berühren.

Trotz ihrem Titel, und obwohl sie von den großen Lebervenensinus (sinus sus-hépatiques) einiger Selachier handelt, findet sich in der Arbeit von LAFITE-DUPONT⁴⁾ Nichts, was auf unsere Angelegenheit Bezug hätte. Dagegen bringt eine mir damals unbekannt gebliebene Arbeit von JOURDAIN⁵⁾ viel Brauchbares.

1) Dies habe ich schon 1888 gegen SAPPEY nachgewiesen.

2) HOCHSTETTER, F., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. in: Morph. Jahrb., 13. Bd., 1887, p. 119—172, 7 Fig., Taf. 2—4. Von den schematischen Figuren im Texte bezieht sich Nr. 3 nicht, wie darüber steht, auf *Raja*, sondern auf *Torpedo*, und Fig. 4 nicht auf *Torpedo*, sondern auf *Raja*. Bei weitem bessere Abbildungen von *Raja* finden sich schon bei SAPPEY, den HOCHSTETTER nicht gekannt hat.

3) OPPEL, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. 1. Teil: Der Magen. Jena 1896, 543 p., 375 Fig., 5 Taf. — 2. Teil: Schlund und Darm. Jena 1897, 682 p., 343 Fig., 4 Taf.

4) LAFITE DUPONT [Vorname unbekannt], Note sur le système veineux des Sélaciens. in: Trav. Lab. Stat. Z. Arcachon Année 1898, Paris 1899, p. 86—93. [Berücksichtigt die neuere Literatur nicht.]

5) JOURDAIN, S., Coup-d'oeil sur le système veineux et lymphatique de la Raie bouclée. in: Ann. Acad. La Rochelle Sect. Sc. N. N. 8, 1868, p. 21—34. Die Tafel dazu ist sehr schlecht.

Ich gebe die wesentlichen Resultate hier an, da das Original nicht leicht zugänglich ist. Auf p. 24 ff. läßt Verf. in den Sinus Cuvieri jederseits sechs Gefäße münden, davon zwei mit Klappen an der Mündung: 1. den Sinus sus-hépatique. 2. die Vena jug. ant. oder hyoid., 3. das Vaisseau sous-péritonéal von ROBIN, 4. das Seitengefäß mit „double repli valvulaire, qui peut le clore hermétiquement“ (seine Zweige, varikös und plexiform, liegen unter der Unterhautaponeurose, und die Zweiglein „rampent entre cette apon. et la face profonde du derme“), 5. die V. card. post., 6. die V. jug. post. oder card. ant. mit „repli valvulaire faisant l'office de clapet“. Vom Seitengefäße heißt es auf p. 33, es vertrete das Lymphgefäßsystem „des parties dérivant du feuillet séreux de l'embryon“. Ferner p. 30: bei den Knochenfischen, speziell *Gadus morrhua* („voir le Résumé de nos recherches sur le système lymph. de la Morue, dans le Bull. Assoc. scient. du 15 déc. 1867“) mündet die Lateralvene zusammen mit dem „vaisseau médian abdominal (qui existe chez les Squalos)“ in die Räume um den Ösophagus, die auch den „tronc commun des chylières“ aufnehmen und mit jeder der beiden Vv. card. ant. durch eine sehr enge Öffnung in Verbindung stehen, die durch eine doppelte Klappe dicht verschlossen werden kann. Diese Räume oder das Seitengefäß führen bei *Gadus* kein Blut (ebenso nicht, p. 31, das Schwanzherz von *Anguilla*). Und p. 31: Fische auf dem Marke haben oft venöses Blut in den „dépendances du système lymphatique“. Auch die „valvule bilabée“ an der Mündung des Seitengefäßes von *Raja* spricht für dessen Deutung als eines lymphatischen, denn (p. 32) Klappen kommen bei den Knochenfischen nur an der Mündung des Lymph- in das Venensystem vor. Vielleicht führt die V. card. ant. ein Gemisch von Lymphe und Blut.

Wiederum anders verhalten sich in unserer Frage drei jüngere Autoren: BRINKMANN¹⁾ ist es „trotz aller Mühe“ bei *Trygon* „nicht gelungen, irgendwelche Spur von einem Lymphgefäßsystem ausfindig zu machen“; PETERSEN²⁾ spricht die Sinus im Leydigischen Organe des Ösophagus, da er stets Blutzellen in

1) BRINKMANN, A., Histologie, Histogenese und Bedeutung der Mucosa uteri einiger viviparer Haie und Rochen. in: Mitt. Z. Stat. Neapel, 16. Bd., 1903, p. 365—408, Taf. 12—14. Zitat auf p. 396.

2) PETERSEN, H., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes. in: Jena. Zeitschr. Naturw., 43. Bd., 1907, p. 619—652, 4 Fig., Taf. 20—22; 44. Bd., 1909, p. 123 bis 148, 18 Fig., Taf. 4—6. Zitat auf p. 640.

ihnen fand, für Venensinus oder „ausgeweitete Kapillaren“ anhat sie auch von der Pfortader aus zu injizieren vermocht; JACOBSHAGEN¹⁾ gibt zwar gute Bilder von Schnitten durch den Spiraldarm von *Heptanchus*, *Trygon*, *Carcharias* und *Scyllium*, erwähnt auch das „starke Lymphzelleninfiltrat“ bei II., geht aber auf die Natur der Darmgefäße gar nicht ein.

Zuletzt muß ich noch der Schrift von DIAMARE²⁾ gedenken, der sich gleich VIALLETON ganz auf *Torpedo* beschränkt und die Ergebnisse seines Vorgängers bestätigt und erweitert. Durch zufällige Injektion von einem der beiden Gefäße neben der *Arteria caudalis* aus, die ich 1888 (p. 326) mit Zweifel als *Vasa vasorum* ansprach, nach vorn hin erhielt er das ganze Lymphgefäßnetz an den Eingeweiden gefüllt, ging dieser Erscheinung nach und stellte den Zusammenhang des Netzes mit den „*più grandi vie longitudinali (latero-aortiche) e craniali, sinora non note come tali (linfatici epibranchiali), e inoltre genito-cloacali in dietro*“ (p. 38) fest. Der *Plexus mesentericus* sei „essenzialmente una rete chilifera“ (p. 41), und die gesamten von DIAMARE näher beschriebenen Bahnen bilden ein „sistema di vie reveenti che segue il sistema aortico, indipendentemente dal sistema portale e dal cardinale, salvo il fatto che in quest' ultimo ha il suo sbocco“.

Von all diesen Arbeiten kommt in erster Linie die von VIALLETON in Betracht, und sie hat mich auch zur Wiederaufnahme des Themas veranlaßt. Bei *Torpedo* habe ich hauptsächlich VIALLETONS Angaben geprüft, bei *Raja* nochmals die Verbreitung der Sphinkteren nicht nur in den Eingeweiden, son-

1) JACOBSHAGEN, E., Zur Morphologie des Spiraldarms, in: *Anat. Anz.*, 48. Bd., 1915, p. 188—201, 220—235, 241—254, 16 Fig.

2) DIAMARE, V., Contributo all' anatomia comparata del sistema linfatico. I linfatici splanenici in *Torpedo marmorata*, in: *Internat. Monatschr. Anat. Phys.*, 30. Bd., 1913, p. 21—42, Taf. 2. Die Zahl der Druckfehler darin geht schon über das erlaubte Maß hinaus, und es sind ihrer nicht wenige recht grobe.

Eine vorläufige Mitteilung „über das Lymphgefäßsystem der Fische“ hat unlängst B. MOŽEJKO im *Anat. Anz.* (45. Bd., 1913, p. 102—104) veröffentlicht. Den Selachiern spricht er ein gesondertes Chylusgefäßsystem ab; zwar hat er bei *Torpedo* dieselben Netze wie VIALL. und DIAM. gefunden, aber festgestellt, daß sie „mit den Darmvenen sehr schön kommunizieren und daß die lymphatische Funktion diesen Gefäßen nicht in größerem Maße als den übrigen, wenn überhaupt, zugeschrieben werden kann“ (p. 103). Man wird die ausführlichen Beweise abzuwarten haben.

dern auch in den Flossen untersucht, teils an meinen alten, teils an zahlreichen neuen Präparaten.

VIALLETON benutzt zur Injektion der Lymphgefäße gleich mir vorzugsweise lösliches Berlinerblau, nur für die größeren Gefäße, aus denen jenes beim Anschneiden leicht ausläuft, nach dem Vorgange von T. J. PARKER Gips mit einem geringen Zusatz von Berlinerblau oder reines Quecksilber. Gips dient ihm auch zur Füllung der Venen von der Leberpfortader aus, da er gefunden hat, daß bei solcher Injektion das Berlinerblau in alle Kapillaren hineindringt und so die Präparate weniger übersichtlich gestaltet. Doppelinjektionen zur Demonstration der Venen und Lymphgefäße macht er, indem er eine Kanüle in die Pfortader einführt, um diese herum zugleich mit der Vene das benachbarte Mesenterium („le méso gastro-entéro-hépatique“) festbindet, dann zunächst durch Einstich in eine andere Stelle des Mesenteriums die Lymphgefäße mit Berlinerblau füllt und gleich darauf in die Vene unter schwachem Druck eine Lösung von Silbernitrat (1 auf 300 destilliertes Wasser) fließen läßt. Wenn dann nur die Darmgefäße untersucht werden sollen, so macht er am Rectum und Pylorus je eine Ligatur, füllt den Darm mit 80%igem Alkohol, legt ihn auf 24—48 Stunden in Alkohol und fertigt zum Schlusse Balsampräparate von Stücken der Darmwand an. Zu histologischen Zwecken fixiert er den Darm nach der Doppelinjektion in analoger Weise durch das „formole picrique“ von Bouin und färbt die Paraffinschnitte mit Pikrokarmine oder anderen Färbmitteln.

Im wesentlichen habe ich mich an die Methoden von VIALLETON gehalten, soweit sie etwas Neues boten. Gips habe ich nicht versucht. Quecksilber gab mir keine besonders guten Resultate, ebensowenig Milch, die neuerdings B. FISCHER¹⁾ in recht

1) FISCHER, B., Ein neues Injektionsverfahren zur Darstellung der Kapillaren. in: Zentralbl. Allg. Path., 13. Bd., 1902, p. 977—979. Die Gefäße werden mit einer 8%igen Lösung von Natriumsulfat oder -nitrat ausgespült, dann mit Milch injiziert und zugebunden; das Organ wird in einem Gemisch von 15 Teilen Essigsäure, 75 Teilen Formol und 1000 Teilen Wasser wenigstens 24 Stunden lang erhärtet, wobei zugleich die Milch gerinnt. Zuletzt färbt man das MilCHFett und dadurch die Gefäße in den mit dem Gefriermikrotom gemachten Schnitten mit Sudan III oder Scharlach R. — Die Milch dringt, wie ich finde, auch ohne die Durchspülung sehr gut in die Gefäße ein, ist bekanntlich durch Zusatz von ein ganz wenig Formol unbegrenzt lange haltbar, wäre also eine sehr bequeme Injektionsflüssigkeit. Aber die

schlauer Art verwandte. Das lösliche Berlinerblau erschien mir, so gut es sich auch für die Injektion von gröberen Gefäßen aus bewährt, für die Lymphgefäße, die durch Einstich gefüllt werden müssen, nicht recht geeignet, weil es ja mit salzhaltigen Flüssigkeiten ausfällt und daher in der Regel diese zarten Bahnen nur unvollkommen durchläuft. Nun war in der Zool. Station bereits mit gutem Erfolge TANDLERS Gemisch von kaltflüssiger Gelatine und Berlinerblau¹⁾ zur Verwendung gekommen, und als ich dieses probierte, da zeigte es sich gegen Verdünnung mit Seewasser und ähnlich stark salzhaltigen Flüssigkeiten unempfindlich, also für meinen Zweck besonders geeignet. In der Tat dringt es erstaunlich leicht ein, kehrt aber leider ebenso leicht aus den Kapillaren in die gröberen Gefäße zurück; man muß daher reichlich injizieren und die Einstichöffnung gut schließen, sonst bleibt das feine Netz oft nicht deutlich genug, namentlich wenn man hinterher den Darmkanal durch Injektion des Fixiergemisches aufbläht und seine Wände dehnt. — Außer dem Silbernitrat habe ich das von REGAUD & DUBREUIL²⁾ empfohlene Protargol verwandt. Es soll mit Chlorsalzen keine Fällung geben, aber das ist nicht ganz richtig, und hinterher schwärzt es sich sehr viel lang-

Färbung mit Sudan fällt mir nicht kräftig genug aus, und so bin ich wieder von dem Versuch abgekommen.

1) TANDLER, JUL., Mikroskopische Injektionen mit kaltflüssiger Gelatine. in: Zeitschr. Wiss. Mikr., 18. Bd., 1901, p. 22—24. Von feiner Gelatine werden 5 g in 100 ccm destillierten Wassers unter Erwärmen gelöst; dann wird Berlinerblau ad libitum zugesetzt und in dieser blauen Masse Jodkalium aufgelöst. Nach TANDLER genügen von letzterem 5—6 g, um die Masse noch bei 17° flüssig zu halten. Indessen hat bereits PEARL 8—10 g als nötig angegeben, und meine Erfahrungen bestätigen dies. Zur Fixierung der injizierten Organe dient Formol, worin auch die Gelatine hart wird, aber man kommt, wie ich finde, mit Chromsäure in dieser Beziehung ebensoweit und kann, wenn man sie nach meiner früheren Vorschrift mit Essigsäure kombiniert (80 Maßteile Essigsäure, 150 Chromsäure von 1%, 750 Wasser — oder ähnlich), nachher die Wand des Darmkanals leicht in Schichten zerlegen, während das Formol dies kaum noch zuläßt. — Über den Ersatz des teuren Jodkaliums durch Kalziumnitrat oder Chloralhydrat s. LEE & MAYER, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 4. Aufl. Berlin 1910, p. 250; über Natriumsalzylyat zum gleichen Zwecke MOZEJKO in: Zeitschr. Wiss. Mikr., 27. Bd., 1910, p. 377.

2) REGAUD, CL. & G. DUBREUIL, Sur un nouveau procédé d'argentation des épithéliums au moyen du protargol. in: C. R. Als. Anat., 5. Sess., 1903, p. 121—123. — Die Lösung des Protargols hält sich nicht lange, muß daher jedesmal frisch angefertigt werden.

samer als das Silbernitrat, hat mir also keinen Vorteil geboten. Da nun bei der Verwendung aller Silbersalze zum Injizieren eine Fixierung in Chromsäure ausgeschlossen ist — was VIALLETON richtig hervorhebt —, so habe ich mich zur Füllung der Venen lieber einer Karmingelatine bedient, die ich ebenfalls durch Zusatz von Jodkalium etwas schwerer gelatinierbar mache. Ihre Anwendung schließt den Gebrauch von Karmalaun zum Färben der Gewebe (speziell bei Raja der Sphinkteren) nicht aus, denn das feurige Rot des Karmins sticht gegen das Violett des Karmalauns stark genug ab, noch mehr natürlich gegen das Berlinerblau.

So viel über die Methoden, die ja in dieser ganzen Frage eine bedeutende Rolle spielen, und nun zu den Resultaten!

Seinerzeit habe ich die große Arbeit von SAPPEY sehr scharf kritisiert. Es erschien mir daher angemessen, seine Behauptungen und meine Einwände dagegen von neuem zu prüfen. Gern gestehe ich, daß seine Angaben über den Verlauf der großen Blutgefäße genau sind und viel mehr ins einzelne gehen, als die von HOCHSTETTER. Damals hatte ich keine Veranlassung dazu, diese gute Seite bei meinem Gegner eigens anzuerkennen, hebe sie aber jetzt um so lieber hervor, als ich im übrigen bei meiner Kritik beharren muß. Denn so vorzüglich SAPPEY als Anatom gewesen zu sein scheint, ebensowenig hat er offenbar als Histologe geleistet, und so ist denn auch alles, was er von den sogenannten Wurzeln der vermeintlichen Lymphgefäße in der Haut der Selachier bringt, absolut unhaltbar. Wie ich schon damals¹⁾ schrieb, ist SAPPEY zu der falschen Auffassung der großen venösen Gefäßbahnen in der Haut der Selachier dadurch gekommen, daß er bei Raja clavata die Sphinkteren auffand, sie sofort als Charakteristikum der Lymphgefäße ansah und nun per analogiam auch bei anderen Selachiern die entsprechenden Gefäße ebenso deutete, obwohl er dort die Sphinkteren vermißte. Wie weit diese seine Täuschung geht, zeigt eine Stelle auf p. 28 seines Buches: er findet bei Raja auf dem Herzen „Lymphgefäße“, die sich leicht mit Quecksilber injizieren lassen und schon mit bloßem Auge sichtbar sind; Sphinkteren führen sie nicht, aber das liegt nicht etwa daran, daß keine vorhanden sind, sondern es fehlt nur das geeignete chemische Reagens²⁾, um sie deutlich zu machen! Ich

1) 1888, p. 350.

2) Um sich über SAPPEYS Methoden zu orientieren, versäume man nicht, meine frühere Kritik (1888, p. 342—344) zu lesen. S. auch unten p. 149 Anm. 3.

brauche daher jetzt nicht weiter auf diese verfehlte Spekulation von SAPPEY einzugehen, um so weniger als VIALLETON, allerdings für meinen Geschmack zu milde, sie ebenfalls verurteilt¹⁾. Dagegen möchte ich noch einige Notizen über die Sphinkteren beibringen.

Außer den früher (1888, p. 350) erwähnten Fundorten ist zu nennen *Trygon violacea*, wo sie schon LEYDIG gesehen hatte (ibid., p. 345). Hier sind sie im Magen zahlreich, ebenso kommen viele, geradezu riesige im Mesenterium am Darm vor, vereinzelt auch am Darm selber, wo das Mesenterium auf ihn ausstrahlt; in der Gallenblase gar keine. In den Flossen habe ich nur sehr wenige gesehen, konnte aber das Unterhautbindegewebe bei weitem nicht so leicht von der Haut und den Muskeln trennen wie sonst bei den Rochen, und mag daher wohl lange nicht alle gefunden haben. — Sie sind ferner, obwohl ziemlich selten, im Lymphorgan des Ösophagus von *Raja asterias* vertreten, sehr zahlreich dagegen in dem von *R. marginata*; von *R. clavata* gibt dies übrigens bereits SAPPEY (p. 42) an; ein Exemplar von *R. miraletus* zeigte in der Gallenblase keine; bei einer *marginata* waren manche so groß, daß sie fast die ganze Darmwand in der Quere einnahmen.

Bei der Durchsicht meiner alten und auch neuer Präparate habe ich mich jetzt (im Gegensatze zu früher, s. 1888, p. 366 Anm.) mit Sicherheit davon überzeugt, daß es Sphinkteren ohne Gefäße im Inneren gibt. Zwar sind sie nicht gerade häufig, denn meist wird man bei Anwendung starker Linsen die mitunter sehr zarten Wände der Kapillare entdecken, aber sie kommen vor. Und das ist auch nicht merkwürdig: beim Wachstum des Tieres müssen sich neue Gefäßbahnen bilden, also werden auch neue Sphinkteren nötig; es fragt sich nur, ob beide zugleich entstehen, oder ob in einen bereits fertigen Sphinkter die Kapillare nachträglich hineinwächst. Auf letzteren Modus deuten meine Funde hin, aber Genaueres kann ich darüber nicht sagen.

1) Er gibt auf p. 392 einen kurzen Überblick über SAPPEY'S Resultate und betont dabei, daß die so zahlreichen Verbindungen der lymphatischen Gefäße in der Haut mit echten Venen sowie das häufige Vorkommen von Blut in den „rameaux d'origine de ces prétendus lymphatiques cutanés“ dafür sprechen, daß „bien des rameaux décrits par SAPPEY sont sans doute veineux“. Jedenfalls nehme man bei anderen Vertebraten keine so zahlreichen Verbindungen mit dem Venensystem an.

Auf die absolute Regellosigkeit in ihrer Verteilung über die Gefäßbezirke hin, wo sie überhaupt vorhanden sind — sie fehlen bekanntlich am ganz oberflächlichen Kapillarnetze der Haut, sind auch an den oberflächlichen Gefäßen der Wand des Darmkanals nicht vertreten — haben SAPPÉY und noch mehr ich selber früher aufmerksam gemacht. Ich wagte damals (1888, p. 367) eine Annahme von der Funktion der Muskeln an den Venen und der Sphinkteren, indem ich es als möglich hinstellte, daß zur besseren Verflüssigung der Körnchen in den Leukocyten, die LEYDIG zuerst als Körnchenzellen beschrieben hat, kleine Gefäßbezirke in der Haut zeitweilig von der Zirkulation abgesperrt würden, während zugleich in anderen Bahnen das Blut zu respiratorischen Zwecken kreisen könnte¹⁾. Diese Vermutung erscheint mir auch jetzt noch berechtigt — sie soll unten p. 171 nochmals erörtert werden —, leider aber kann ich sie nicht zur Gewißheit erheben. Um so erfreulicher ist es mir, daß WEINLAND, den ich auf die Existenz der Sphinkteren im Darmkanal der Rajiden aufmerksam machte, bei seinen Untersuchungen²⁾ über die Verdauung zu Resultaten gekommen ist, die meiner Annahme zur Stütze dienen. Während nämlich der Magensaft bei Scyllium und Torpedo stets sauer reagiert, ist er bei Raja mitunter alkalisch; letztere Reaktion läßt sich künstlich hervorrufen, wenn man die Tiere mit Extrakt von Secale cornutum vergiftet, und in diesem Falle sind die Sphinkteren am Magen ganz oder beinahe kontrahiert, während sie sonst weit offen gefunden werden. WEINLAND schließt daraus, daß die Sphinkteren das Blut in der Magenwand aufgestaut und dadurch indirekt die Ausscheidung eines alkalischen Sekretes bewirkt haben, während bei offenen Sphinkteren das Blut ungehindert kreist, und das Sekret sauer ist.

In der Gefäßscheide am Darm, also in dem Teil der großen Blutgefäße, die durch das Cölom hindurch an den Darm herantreten, finde ich glatte Muskeln ähnlich denen, die NEUVILLE³⁾

1) Hierin unterscheide ich mich also wesentlich von SAPPÉY; trotzdem zitiert auf p. 628 seiner Arbeit (s. oben p. 138) BRÜNINGS uns beide in Einem Atem, als wenn wir dieselbe Meinung von der Aufgabe der Sphinkteren hätten!

2) WEINLAND, E., Zur Magenverdauung der Haifische in: Zeitschr. Biol. (2), 23. Bd., 1901, p. 35—68, Taf. 1.

3) l. p. 139 c. p. 103 Fig. 21. Übrigens erwähnt bereits LEYDIG (Lehrb. der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt 1857, p. 325) im Mesenterium von Mustelus, Squatina, Scyllium usw.

von der Scheide um die Art. coeliaca von *Acanthias* beschreibt. Diese Scheide hat bei *Trygon* dicht unter dem Cölomepithel eine mächtige Schicht elastischer Fasern; auch die Arterie und etwas weniger die Vene sind mit solchen Fasern reichlich versehen, außerdem durchsetzen den ganzen übrigen Raum, worin die Lymphgefäße verlaufen, Bündel von ihnen. Zwischen den Lymphgefäßen nun und ganz unabhängig von deren Sphinkteren ziehen in der Längsrichtung der Scheide Stränge von glatten Muskelfasern, oft mehrere Zentimeter lang; sie sind in meinen Präparaten, und noch stärker in der Abbildung (Fig. 22) von NEUVILLE, in Serpentinaen gelegt und dienen ohne Zweifel als Antagonisten der elastischen Fasern¹⁾ bei den starken Veränderungen in der Lage der Gefäßscheide je nach dem Grade der Füllung des Magens und Darmes, die bekanntlich in sehr weiten Grenzen²⁾ schwanken kann.

Ich gelange nun zur Erörterung des wichtigsten Punktes, nämlich, ob den Selachiern ein Lymphgefäßsystem zukommt oder nicht. Auf die ganz alten Angaben darüber, also MONROS, FOHMANNS usw., brauchen wir uns nicht einzulassen. Dann hat ROBIN eingehend dargetan, daß es ein solches System höchstens im Bereich der Leibeshöhle gibt; ihm habe ich mich angeschlossen, die inzwischen erschienenen gegenteiligen Angaben von SAPPEY³⁾ widerlegt und bin in Übereinstimmung mit ROBIN und PARKER zu dem Schlusse gelangt, daß in der Körperhaut konstante Lymphbahnen nicht vorkommen. Die Existenz von Lymph- oder Chylusbahnen an den Eingeweiden, besonders am Darmkanal, habe ich zwar durchaus nicht bestritten, aber auch

„bedeutende, mit freiem Auge sichtbare Züge“ von ihnen, und bei MUST. auch sehr zahlreiche und dicke elastische Fasern im Mesenterium zwischen dem Magen und seinen Gefäßen, dagegen zwischen Magen und Milz nur spärliche.

1) Solche findet JACOBSHAGEN (s. oben p. 143) in der Wand aller Blutgefäße und bei *Trygon* außerdem zwischen den Bündeln der Ring- und Längsmuskeln des Spiraldarmes.

2) S. meine kleine Arbeit über den Spiraldarm (in: Mitt. Z. Stat. Neapel, 12. Bd., 1897, p. 749 ff.). NEUVILLE hat sie nicht gekannt.

3) Nicht viel später als ich ist CUVENOT (s. oben p. 138) ebenfalls gegen seinen Landsmann aufgetreten; er sagt z. B. von SAPPEYS Reagentien auf p. 14: „on ne peut guère avoir confiance en eux pour les fines investigations zoologiques“. Eigene Untersuchungen hat er aber an Selachiern nicht angestellt.

nicht als sicher betrachtet¹⁾. Hier nun setzt VIALLETON ein, und indem auch er auf den Schultern ROBINS steht — was er selber auf p. 438 betont — liefert er durch seine genaue Untersuchung den Beweis dafür, daß bei Torpedo den Organen in der Leibeshöhle ein eigenes Lymphgefäßsystem zuzuschreiben ist. Wenn er zu diesem Systeme „tous les vaisseaux intestinaux superficiels“ gehören läßt, so ist das natürlich mit der Einschränkung zu verstehen, daß in den oberflächlichen Schichten auch Arterien und Venen verlaufen. In der Tat zeichnet er (Taf. 14 Fig. 2) ein weitmaschiges venöses und ein engmaschiges lymphatisches Netz in der Wand des Darmes, die sich zu durchflechten scheinen. In der Submucosa sind ebenfalls beide Arten vertreten (Taf. 13 Fig. 2), dagegen in der Mucosa (von Scyllium) nur die Blutgefäße (Taf. 14 Fig. 5). Jedenfalls aber sind für VIALLETON die allermeisten Gefäße am Darmkanal von Torpedo Lymph- oder Chylusgefäße. Sie stehen — und dies ist die Hauptsache — innerhalb der Wände des Darmes nirgend mit unzweifelhaften Venen in Verbindung, sondern bilden Plexus oder Netze, die keine Verzweigung erkennen lassen wie bei den Blutgefäßen und sich hierdurch von den Venen sowie durch ihre beträchtlicheren Dimensionen von den Blutkapillaren unterscheiden. In diesen Netzen läuft die Lymphe in keiner bestimmten Richtung, sondern je nach dem Drucke, der in den ausführenden Gefäßen herrscht. Die tiefere Schicht der Netze mag vielleicht mit der Resorption der assimilierten Nahrung zu tun haben und könnte danach dem Chylusgefäßsystem entsprechen, die oberflächlichere führt aber nur Lymphe, die wahrscheinlich aus der Leibeshöhle stammt, da ja diese nur durch die ganz dünne Serosa von den Gefäßen getrennt ist.

Wie man hieraus ersieht, ist VIALLETON in dieser schwierigen Materie auf den ersten Blick nicht gar viel weiter vorgegangen, als ich schon 1888 gekommen war. Denn ich sage wörtlich folgendes (p. 360): Bei Injektion unter ganz schwachem Drucke in die Scheide um die großen Blutgefäße „füllen sich nicht nur sämtliche Chylusräume in ihr, während die Blutgefäße davon unberührt bleiben, sondern es zeigen sich am Spiraldarme selber beträchtliche, ganz oberflächliche Gefäße injiziert, die je eins parallel zu den Arterienzweigen verlaufen und sich teils in der

1) „Die Gefäße an den Eingeweiden, speziell am Tractus speichern zu Zeiten den Chylus auf, während sie zu anderen Verdauungsperioden Blut führen. Gesonderte Chylusgefäße sind bisher noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden“ (p. 369).

Muskulatur, teils im Bindegewebe verzweigen. Es ist mir aber nicht gelungen, nun auch zu ermitteln, ob sie bis in die Zotten der Schleimhaut vordringen . . . auf Schnitten habe ich gleichfalls in den Zotten der Schleimhaut nie zwei getrennte Gefäßsysteme gesehen“ usw. Und in einer Anmerkung sage ich: „Es ist ja immerhin möglich, daß die Chylusgefäße auch schon innerhalb der Darmwand mit Venen in Verbindung stehen.“ Letzteres leugnet VIALLETON energisch und möchte zur Erklärung solcher anscheinenden Kommunikationen Extravasate bei der Injektion annehmen (p. 425). Diese Vermutung erkenne ich jetzt auf Grund besserer Methoden¹⁾ als berechtigt an und pflichte auch für Raja, die er leider nicht untersucht hat, seinen nur für Torpedo gültigen Angaben bei, sehe also sein Hauptverdienst in der Begründung des Satzes: die Gefäße am gesamten Darmkanale und seinen Annexen ergießen, so weit sie nicht Blut führen, ihren Inhalt nur an Einer Stelle in die Blutbahn, wie das bereits JOURDAIN (s. oben p. 142) seinen „tronc commun des chylifères“ tun läßt. Ob dieser Inhalt freilich, wie VIALLETON sagt, echte Lymphe ist, das soll erst weiter unten (p. 170) von mir erörtert werden, einstweilen mag er unter diesem Namen gehen.

Mit dem nämlichen Vorbehalte darf ich ferner, durch den Augenschein vom Vorkommen eigener kein echtes Blut führender Bahnen in der Haut von Knochenfischen überzeugt, die Möglichkeit ähnlicher Einrichtungen, also eines Lymphkreislaufs in der Haut der Selachier nicht länger von der Hand weisen. Nur sind hier wohl diese Bahnen von der echten Blutbahn noch weniger scharf getrennt, d. h. münden wohl an noch zahlreicheren Stellen peripher in sie ein, als bei den Teleostiern. Doch wäre dies erst durch genauere Untersuchungen, nicht nur durch Injektionen, festzustellen. Daß ich mich 1888 so bestimmt gegen die Existenz von Lymphgefäßen in der Haut aussprach, hatte seine guten Gründe, die auch noch heute zu Recht bestehen. Denn weder histologisch noch durch ihren Inhalt sind, wie ich damals darlegte (1888, p. 354 ff.), diese fraglichen Bahnen von echten

1) Man muß — so sagt VIALLETON auf p. 441 richtig — gegen den Lymphstrom injizieren und dabei recht weit von dem Organe ausgehen, das man studieren will. Daher ist der Plexus mesentericus so günstig, denn die interstitielle Injektion in ihn wird schon bald („à partir du cordon coeliaque“) zu einer echten in die Lymphbahn. Dagegen bleibt die Injektion, wie ich sie von der Scheide um die großen Gefäße ausführte, immer trügerisch (p. 443).

Venen oder Kapillaren unterscheidbar. Wenn speziell SAPPÉY die Sphinkteren als gute Kennzeichen der Lymphgefäße ansieht, so ist dagegen außer den schon früher mitgeteilten Einwänden der neue anzuführen, daß just das ganze oberflächliche Kapillarnetz in der Haut der Rochen solche Sphinkteren nicht trägt, obwohl doch gerade dieses, nicht aber das tiefere mit seinen Sphinkteren, den Lymphbahnen in der Haut der Plattfische topographisch entsprechen würde. Bis auf weiteres glaube ich nicht, daß sich am lebenden Tiere dieses System von Lymphbahnen irgendwie mit Sicherheit darstellen läßt, und verweise in dieser Beziehung auf meine früheren Darlegungen (1888, p. 365 ff.).

3. Einiges von der Verdauung bei den Selachiern.

Über die feineren Vorgänge im Darms der Haifische liegt meines Wissens bisher nur eine einzige Arbeit vor, und diese bringt gar wenig Neues. Sie stammt von P. MINGAZZINI und hat zum Objekte *Scyllium stellare*; ich habe mich unten p. 157 mit ihr näher zu befassen. Meine eigenen Beobachtungen erstrecken sich zwar nur über wenige Spezies, betreffen aber zahlreiche Individuen in allen Stadien der Verdauung, zum Teil nach Fütterung mit Fett und anderen geeigneten Stoffen. Sie rühren aus den Jahren 1887—1890 her; ich trug mich damals mit der Hoffnung, es werde sich aus ihnen ein klares Bild gewinnen lassen, sah mich aber getäuscht, da die Verhältnisse doch arg verwickelt sind, und so gut wie alle physiologisch-chemischen Vorarbeiten auf diesem Gebiete fehlen. Daher verschob ich die Ausarbeitung bis zu geeigneterer Zeit und ließ es bei der Sammlung vieler Notizen verwenden, die sich teils auf das Studium des Darmes im überlebenden Zustande teils auf die Durchmusterung zahlreicher Schnittserien beziehen. Die mikroskopischen Präparate habe ich bei meinem Weggang von Neapel (1913) allermeist vernichtet, da sich gerade die feinsten Färbungen, z. B. die des Fettes in den Zellen mit Osmium, nicht gehalten hatten, und so bringe ich jetzt kaum mehr als eine Blumenlese aus den Aufzeichnungen der damaligen Periode, gebe ihr auch keine Abbildungen bei, da sie zum Verständnisse nicht unerläßlich sind. Immerhin wird sie das leisten, was ich beabsichtige: zu zeigen, welche Punkte noch der erneuten, gründlicheren Untersuchung harren, und zu einer solchen nachdrücklich aufzufordern. Gesondert zu besprechen sind die Speiseröhre, namentlich das lymphoide Organ

in ihrer Wand, ferner Magen und Spiraldarm; die Analdrüse lasse ich absichtlich außer Betracht.

a) Die Speiseröhre.

Ihren gröberen Bau kennt man zur Genüge, besonders durch PETERSEN, aber wirklich anständige Abbildungen von ihr fehlen noch. Ich gebe daher einige brauchbarere, die einem jungen, leider viel zu früh gestorbenen Zeichner der Zool. Station, M. HEINZE, zu verdanken sind und besonders gut die Lage des sogenannten Lymphorgans zeigen (Taf. 8 Fig. 3—5). Muskulatur und Epithel hat PETERSEN (s. oben p. 142) gut beschrieben; es sei daher nur hinzugefügt, daß ich ab und zu die Cilien des Flimmerepithels an frisch zerzupften Stückchen in Tätigkeit gesehen habe: so bei jungen *Squatina* und *Scyllium canicula*.

Ungleich wichtiger erscheint für unser Thema das Lymphorgan, dessen schon LEYDIG (1852) gedenkt. Es liegt, wie DRZEWINA¹⁾ und PETERSEN richtig angeben, dorsal und ventral, läßt hingegen die Seitenwände des Ösophagus frei. Ich betone dies, weil einige Jahre später KULTSCHITZKY²⁾ die beiden Hälften des Organs rechts und links gelegen sein läßt. Den feineren Bau hat besonders PETERSEN eingehend erörtert, ist auch zu einer bestimmten Auffassung der Funktion und des

1) DRZEWINA, A., Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. in: Arch. Z. Expér. (4), Tome 3, 1905, p. 145—338, 9 Fig., Taf. 7. Auf p. 224—262 wird der Darmkanal behandelt. Von Selachieren haben der Verf.in gedient *Squatina*, *Galeus canis*, *Trygon*, *Raja clavata* und *Torpedo*. Meine Arbeit von 1888 berücksichtigt sie nicht, obwohl sie OPPELS bekanntes Lehrbuch zitiert, worin diese ja vorkommt. Den nämlichen Vorwurf muß ich in stärkerem Maße PETERSEN machen, denn er sagt (p. 624), er habe im Vertrauen auf OPPELS Auszüge daraus „es nicht für nötig befunden“, die Literatur im Original einzusehen. Das ist doch ein gar bequemes Vorgehen! Und dabei waren die Mitt. Z. Stat. Neapel, worin meine Arbeit erschienen ist, in Jena ohne irgendwelche Mühe zu haben. Daher ist ihm auch die von mir damals ausführlich behandelte Arbeit von PHISALIX entgangen.

2) KULTSCHITZKY, N., Über das adenoïde Organ in der Speiseröhre der Selachier. in: Arch. Mikr. Anat., 78. Bd., 1. Abt., 1911, p. 232—244, Taf. 8, 9. Auf diese literarisch ganz sorglose Arbeit habe ich bereits 1911 im Zoologischen Anzeiger (38. Bd., p. 560) warnend hingewiesen und füge jetzt hinzu, daß die Abbildung des Situs viscerum (Taf. 8 Fig. 2) geradezu kläglich ist. KULTSCHITZKY verweist auf eine frühere Arbeit von sich, die russisch geschrieben sei, gibt aber nicht einmal ihren Titel an.

morphologischen Wertes gelangt. Auf p. 641 meint er: „wir haben es mit einem Organ zu tun, das die Stelle der Lymphdrüsen der höheren Wirbeltiere einnimmt“, und auf p. 643, die Lage im Ösophagus sei deshalb günstig, weil dessen Muskeln bei den Selachiern als sehr gefräßigen Raubtieren in ständiger Aktion seien, also das ganze lymphatische Gewebe „gewissermaßen durchkneten“ und so die „Abfuhr der Zellen in die Venensinus und die Zirkulation in diesen begünstigen“. Das Organ sei „ein abgegliederter Teil der längs der Wirbelsäule an der Ansatzstelle des Mesenteriums befindlichen lymphatischen Gewebemassen“ (p. 642). Diese Ansichten mögen, da es sich bei dem gegenwärtigen Zustande unserer Kenntnisse doch wohl nur um Vermutungen handelt, hier nicht näher besprochen werden, nur gebe ich zu erwägen, daß sehr viele Knochenfische gewiß keine zahmeren oder genügsameren Wesen sind als die Haifische, ohne doch im Ösophagus ein besonderes Lymphorgan zu besitzen. Die Hauptsache nun in diesem Organe — der Sphinkteren¹⁾ darin gedenkt er nicht, obgleich er auch *Raja clavata* untersuchte, wo sie häufig genug sind, um nicht so leicht überschen zu werden — sind ihrer Masse und Bedeutung wegen die Körnchenzellen, die PETERSEN als Typus I der Leukocyten bezeichnet. Ich behalte den ehrwürdigen LEYDIGSchen Namen bei, da er ungemein charakteristisch für sie ist, und gehe jetzt näher auf sie ein.

Meine früheren Angaben über die Körnchenzellen (1888 p. 364) lauten: „Die eigentlichen Leukocyten zeigen im Leben die prächtigsten amöboiden Bewegungen, die K. dagegen nicht. Bei den Arten von *Raja* ist der Inhalt der letzteren verhältnismäßig grobkörnig, so daß sie einigermassen das Ansehen einer Brombeere haben (Taf. 18, Fig. 7); der Kern liegt fast immer dicht am Rande und sticht an Pikrokarmenpräparaten als rotes Gebilde scharf von den lebhaft gelben Körnchen ab. (Bei *Scyllium*, *Mustelus* und *Torpedo* sind letztere viel feiner, manchmal staubartig fein und infolge davon lange nicht so charakteristisch.) Man sieht aber außer den prall mit Körnchen erfüllten Zellen alle Übergangsstadien bis zu ganz leeren Leukocyten, so daß in der Tat kein Zweifel darüber bestehen kann, daß der dritte Bestandteil des Blutes aus dem zweiten, den „weißen Blutzellen“ hervorgeht und

1) Diese sind von KULTSCHITZKY auf Taf. 9 mikrophotographisch nicht übel abgebildet worden, aber die ganze teure Tafel hätte rubig fehlen dürfen, da ja die besseren Figuren von SAPPEY und mir vorlagen.

sich auch wohl wieder in ihn zurückverwandeln kann. Im Einklange hiernit habe ich denn auch gleich PHISALIX an den halbvollen „Körnchenzellen“ noch amöboide Bewegungen beobachtet. Diesen kurzen Daten, die unbekannt geblieben sind, haben die späteren Autoren¹⁾ DRZEWINA, SIAWCILLO, SIMON, RAWITZ und PETERSEN nicht viel hinzuzufügen vermocht, nur unterscheidet DRZEWINA bei *Galeus* und noch deutlicher bei *Raja* zwei Arten solcher Zellen: acidophile und neutrophile; die groben Körner nehmen besonders das Orange an, die feinen aus dem Triacid das Rot. PETERSEN zeichnet eine Körnchenzelle von *Acanthias* mit amöboidem Umrisse und läßt (p. 637) bei *Raja* die frischen Körner sich nicht mit Osmiumsäure schwärzen und intensiv mit Methylenblau, nicht aber mit Neutralrot färben. Die Körner seien unregelmäßig gestaltet, oft abgeflacht, wie kleine runde Scheiben. Hiermit bin ich zum Teil einverstanden, finde jedoch, daß bei *Raja* die groben Körnchen mitunter das Osmium stark annehmen, namentlich bei Erwärmung, während das Plasma hell bleibt. Aus Fett bestehen sie deswegen aber nicht, lösen sich auch unter dem Deckglase in kalter Kalilauge nicht auf, dagegen leicht in Essigsäure, selbst noch in Paraffinschnitten; doppelbrechend sind sie nicht, Jod speichern sie nur wenig, die Xanthoproteinreaktion geben sie deutlich. Für Eosin sind sie wenig empfänglich, um so lebhafter für Orange G oder Säurefuchsin, so daß man dann selbst mit schwachen Linsen eine einzige Körnchenzelle im ganzen Sehfeld sofort bemerkt. Dies gilt freilich nur von denen mit groben Körnern, während die feinkörnige Art weniger hervortritt. Im Lymphorgane liegen übrigens beide Arten oft dicht und

1) DRZEWINA stellt sich wesentlich auf den Standpunkt der Hämatologen und zitiert dabei kurz eine Angabe von SIAWCILLO (Ann. Inst. Pasteur, Tome 9, 1895, p. 289), die ich nicht im Original habe einsehen können. Ebenfalls rein hämatologisch geht B. RAWITZ (Über die Blutkörperchen einiger Fische. in: Arch. Mikr. Anat., 54. Bd., 1899, p. 481—513, Taf. 26) bei der Beschreibung des Blutes von *Scyllium* vor, ohne meiner Angaben zu gedenken; da er fast nur Trockenpräparate studierte, so hatte er stark verzerrte Leukocyten vor sich, was die Abbildungen deutlich zeigen. Mehr als Kuriosum erwähne ich hier die Arbeit von A. Mosso (Il sangue nello stato embrionale e la mancanza dei leucociti. in: Atti Accad. Lincei Rend. (4), Vol. 4, Sem. 2, 1888, p. 434—442), der bei den Embryonen von *Sc.* und *Mustelus* an Stelle der Leukocyten die Körnchenzellen sehr zahlreich antrifft und als nekrobiotische Erythrocyten betrachtet! — Gute Abbildungen der Körnchenzellen liefern DRZEWINA, PETERSEN und KULTSCHITZKY.

aus dessen Mesodermmzellen. Die ganz feinen Körnchen nehmen aus dem BRONDISCHEN Triacidgemisch das Rot auf, die groben, stäbchenförmigen das Orange G. Ein 37 mm langer Embryo zeigt bereits fünf Arten Leukocyten, und so „un rapprochement entre cet organe lymphoïde embryonnaire et la moelle osseuse est des plus légitimes“ (p. 6).

b) Der Magen.

Eigenes habe ich nicht zu bringen. PETERSEN behandelt ihn in einer uns nicht bekümmernenden Richtung, und was KOLSTER¹⁾ von acidophilen „Becherzellen“ eines Embryos von *Centrophorus* zu sagen weiß, gehört gleichfalls nicht hierher. Dagegen berichtet in der soeben angeführten Arbeit DRZEWINA von Körnchenzellen „à grosses granulations acidophiles“, die zwar auch im Epithel des Ösophagus, besonders aber sehr zahlreich in dem des Magens von *Torpedo* auftreten, „en profusion“ sogar in den Magendrüsen, „faisant saillie dans la lumière du tube“. Abbildungen hierzu liefert sie keine und bemerkt nur, Herkunft und Funktion dieser „cellules granuleuses ... m'échappent pour le moment“. Ob es sich also dabei um echte Körnchenzellen handelt, wäre wohl noch zu ermitteln, ähnlich wie bei dem weiter unten (p. 170) zu erwähnenden Funde HELLYS im Magen und Darne von *Torpedo*.

c) Der Spiraldarm.

Wie beim Magen brauche ich auf PETERSEN nicht einzugehen. Auch DRZEWINA (s. oben p. 153) hat nicht viel zu melden. Es heißt bei ihr auf p. 246 nur: „Dans l'oesophage, ce sont des leucocytes granuleux qui forment l'élément de beaucoup prédominant; dans l'intestin, la prédominance appartient aux lymphocytes“. — Selbst MINGAZZINI²⁾ beschäftigt sich mit dem Darne von *Scyllium* nur nebenbei und in apodiktischer Weise, ohne die Methoden anzugeben, die ihm zu seinen eigentümlichen Ergebnissen verholfen haben. Er läßt die Resorption sich nur an der Spitze der Schleimhautfalten vollziehen, wo die Stäbchen fehlen

1) KOLSTER, R., Über die Magenschleimhaut von *Centrophorus granulosus*. in: Anat. Hefte, 1. Abt., 33. Bd., 1907, p. 491—511, Taf. 38, 39.

2) MINGAZZINI, P., La secrezione interna nell' assorbimento intestinale. in: Ric. Labor. Anat. Roma, Vol. 8, 1901, p. 115—130, 2 Fig., Taf. 9.

oder kleiner sind als sonst. Aber dafür wird kein Beweis geliefert und in den beiden schematischen Textfiguren — die Tafel bezieht sich auf den Darm von Säugetieren¹⁾ — nicht etwa die resorbierte Substanz abgebildet, sondern nur in der einen im Epithel einige Leukocyten. — Endlich JACOBSHAGEN: er liefert in seiner wesentlich morphologischen Schrift gute Bilder nach Querschnitten (Fig. 4, 5 und 12 von *Heptanchus*, 6 von *Trygon*, 9 von *Carcharias*, 10 von *Scyllium*), geht aber im Text auf unser Thema gar nicht ein. Ungemein viele „Lymphzellen“ sind in der Submucosa, manche auch im Epithel von T. und C. zu sehen; darüber wird einiges auf p. 227 gesagt.

Was ich selber vorführen kann, ist leider viel lückenhafter, als mir lieb ist. Zwar habe ich es am Studium leerer oder voller Därme von mehreren Spezies nicht fehlen lassen, auch manche Fütterungen mit Fleisch, Fett, Dotter usw., die mitunter vorher gefärbt wurden, angestellt, aber die Ergebnisse reichen lange nicht so weit wie der Aufwand an Zeit und Mühe, den ich machen mußte. Zunächst gebe ich zwei naturgetreue Abbildungen (Taf. 6 u. 7 Fig. 1 u. 2) von Stücken des Darmes eines *Scyllium* stellare, um die Anordnung der Falten besser und weniger schematisch zu zeigen, als die bisherigen es tun. Ob die weiten Täler mitten in Fig. 1 auf die Bandwürmer zurückzuführen sind, von denen man links noch einige wahrnimmt, bleibe dahingestellt; es sind diese Parasiten ja in oft unglaublich großen

1) Hier (und in einer früheren Arbeit bei Gallus) sollen die Zellgrenzen des Epithels während der Verdauung schwinden, so daß es mit dem Stroma der Zotte zusammenfließe. In der Zelle resorbiere der apikale Abschnitt, sezerniere der basale; die Grenze zwischen beiden zeige der Kern an, dessen Lage daher je nach der Phase der Zell-tätigkeit wechsele. Übrigens hat bereits A. ARCANGELI (*I cambiamenti nell'epitelio intestinale del Box salpa L. durante l'assorbimento*. in: *Arch. Ital. Anat. Embr. Firenze*, Vol. 5, 1906, p. 150—176, 4 Fig.) gegen seinen Landsmann Front gemacht: man müsse seine Angaben wohl „con riserva“ aufnehmen. Die Leukocyten (er nennt sie Amöbocyten) im Epithel schaffen vielleicht Enzyme für die Verdauung ins Lumen. Irgendwelcher körniger Zellen in der Blutbahn oder gar im Epithel gedenkt er nicht, hat freilich nur nicht von ihm selbst fixiertes Material in Händen gehabt. Ähnliches gilt von der sehr wortreichen Schrift von A. CORTI (*Studi sulla minuta struttura della mucosa intestinale di Vertebrati [etc.]*. *ibid.*, Vol. 11, 1913, p. 1—189, Taf. 1—9), die sich auf p. 43—63 mit *Box* und *Tinca* beschäftigt.

Mengen vorhanden. Ferner berichte ich über die Aufnahme von Fetten in die Darmzellen. Zwei kleinen *R. punctata* wurde eine Emulsion von Olivenöl in den Magen gebracht; die Sektion 24 Stunden später zeigte den Darm durch Galle stark aufgebläht, die Stäbchenmembran der Zellen ganz hell und das Fett deutlich in den Zellen vorhanden; nach Fixierung in Osmiumgemischen befand dieses sich in den Paraffinschnitten als schwarze Tröpfchen in den Zellen sowohl proximal als auch distal vom Kerne; dabei war der Stäbchensaum gut erhalten geblieben. Nicht so klar sind die Befunde an einer größeren *R. punctata*, die zwangweise mit hart gekochtem Gänseei gefüttert und nach 2 Tagen getötet wurde: Lymphorgan im Ösophagus mit ungemein vielen Körnchenzellen, ganz weiß; im Magen noch viel Eiweiß mit Dotterbrocken; Darm voll Galle, sein Epithel undurchsichtig und nach der Fixierung tiefschwarz, aber das Fett in den Zellen nicht als Tröpfchen sichtbar. — Ähnlich bei einer jungen *Raja spec.* noch mit innerem Dottersack, die aber im Magen schon Steinchen und anderes Material sowie im Darm Bandwürmer enthielt: nach Fixierung mit Sublimat im Lymphorgane bereits Zellen mit groben und feinen Körnern, viele jedoch noch leer¹⁾; im Darm die feinen Enden der Leisten oft blasig geschwollen, und hier das Plasma der Zellen voll Vakuolen und kleinen Partikeln vielleicht von Dotter, die sich indessen färberisch nicht recht von ihrer Umgebung abheben ließen. Dagegen zeigte eine eben erst geborene *Myliobatis aquila*, die am Schwanzstachel an der Spitze noch den Hautknopf trug und Reste vom äußeren Dottersack aufwies, den Darm vom Dotter unglaublich stark gebläht; im Ösophagus schien mir das Epithel keine Cilien zu tragen, das Lymphorgan hatte die meisten Zellen noch körnerfrei; im Darm (Fixierung in Sublimat) enthielten auf den Schnitten die dem Darmlumen benachbarten Zellen nur selten basal, sehr oft dagegen apikal Dotterteile, mitunter geradezu riesige; im Lumen lag der Dotter homogen oder in Körnern zwischen den Epithelleisten, ohne daß aber amöboide Fortsätze²⁾ von den Zellen

1) Dies war auch bei einer anderen *Raja* mit sehr großem Dottersack der Fall.

2) Ich betone dies im Hinblick auf eine frühere Angabe von *R. WIEDERSHEIM*, habe auch sonst stets bei der Untersuchung frischen Darmepithels auf solche Erscheinungen geachtet, sie aber nie gesehen. In seinem Lehrbuche der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (2. Aufl., Jena 1886, p. 571) läßt nämlich *WIEDERSHEIM* bei Fischen

zu ihm hinführten. Von einem fast ganz reifen Embryo von *Mustelus laevis* habe ich mir folgendes angemerkt: das Epithel im Ösophagus flimmert und enthält riesige Schleimpfröpfe; im Blut aus der Schwanzaorta scheinen die Körnchenzellen noch zu fehlen; Magen leer, Darm frisch voll Öltropfen und grünem Detritus, also wohl Galle, seine Zellen mit grünen Tröpfchen und farblosem Stäbchensaume; auf Schnitten durch osmierte Stücke sieht man das Fett im Epithel liegen, zuweilen auch basalwärts vom Kern, aber ganz unregelmäßig: bald mehrere Zellen nebeneinander voll Fett, dann wieder viele nicht; von einer Beteiligung der Leukocyten dabei kann keine Rede sein. Ebenso hatte eine *Squatina spec.* mit sehr großem innerem Dottersack im mittleren Abschnitte des Spiraldarmes frisch manche Leisten diffus gelb, andere farblos, und die Zellen schienen Tröpfchen zu enthalten. Der Dotter wird übrigens wohl nur teilweise verdaut, denn der Darm war hinten voll einer gelben, zähen Masse, aus der ich durch Ausziehen mit Äther und Reinigen mit Chloroform usw. sehr schöne Kristalle einer fettigen Substanz gewann, deren nähere Untersuchung sich gewiß lohnen würde.

Nach diesen ziemlich lückenhaften Angaben komme ich nun zu dem, was mich für unser Thema am wichtigsten dünkt, nämlich

und Amphibien das Plasma dieser Zellen „kontraktile Ausläufer gegen das Darmlumen hinein strecken, welche ganz analog den Pseudopodien die Nahrungsstoffe aufnehmen“. Er verweist dabei auf seine Fig. 441, wo derartiges abgebildet ist, ebenso Lymphzellen im Darmlumen, die amöboid Nahrung aufnehmen. Auch hiervon habe ich nie etwas erblickt und halte es gleichfalls für nicht sehr wahrscheinlich. In den späteren Auflagen des Lehrbuches oder des Grundrisses der vergleichenden Anatomie ist die sehr flott gezeichnete Figur nicht mehr vorhanden, und die „kontraktilen Ausläufer“ sind auf die Larve von *Proteus* beschränkt.

Ein Embryo von *Scyllium canicula* mit noch ziemlich großem innerem Dottersacke zeigte auf den Schnitten durch den Darm zwar im Lumen viele Dotterplättchen, aber keine Spur von amöboider Verdauung. — Bei einer *R. punctata* habe ich mir notiert, daß „viele Lymphkerne distal von den Epithelkernen und mit den merkwürdigsten Ausläufern“ vorhanden waren. Die Schnitte besitze ich leider nicht mehr. Ferner von einer anderen kleinen *punctata*: „Epithelzellen oft mit riesigen terminalen Vakuolen; äußerer Kontur oft wie amöboid; die Vakuolen aber nur in den Zellen, welche der Außenwand des Darms benachbart sind (Folge des langsamen Eindringens des Sublimats?).“ Auch diese Beobachtungen kann ich jetzt nicht mehr prüfen.

der wahrscheinlichen Beteiligung der Körnchenzellen an der Verdauung. Von dieser hat bisher nur SIMON¹⁾ geredet, während DRZEWINA sich noch mit dem oben zitierten Satze von den Lymphocyten begnügt, obgleich ja die so auffälligen Körnchenzellen in den vielen Gefäßen der Spiralklappe nicht leicht übersehen werden konnten. Aber ich finde sie nicht nur dort, sondern bei Raja auch in den Kapillaren der Leisten sowie an der Basis des Epithels, dicht an der Basalmembran; hier liegen sie bestimmt im Epithel, nicht etwa im Bindegewebe: wenn dieses bei der Fixierung und weiteren Behandlung des Materials etwas geschrumpft ist, so daß es sich vom Epithel zurückgezogen hat, so sind die Körnchenzellen allemal im letzteren verblieben. Sie treten mitunter ordentlich in Reihen auf, allerdings nicht so zahlreich wie die Epithelzellen, da diese viel schmaler sind, werden aber bei Doppelfärbung mit einem Karmingemische und Pikrinsäure oder noch besser mit Orange G²⁾ ungemein deutlich, namentlich wenn sie so grobkörnig sind, wie sie bei Raja werden können. Genau wie die gleichen Zellen im Lymphorgan des Ösophagus oder in den so zahlreichen Gefäßen des Spiraldarms sind sie oft auch feinkörnig³⁾. Ihr Kern liegt lange nicht immer exzentrisch. Meist finden sie sich am Grunde der Epithelleisten vor, jedoch

1) SIMON, L. G., Sur les éosinophiles de l'intestin. in: C. R. Soc. Biol. Paris, Tome 55, 1903, p. 955—956. Die ausführliche Arbeit scheint nicht erschienen zu sein, und die vorläufige Mitteilung ist nicht sonderlich klar abgefaßt. Es heißt darin, die eosinophilen Zellen finden sich bei vielen Säugern, Gallus, Rana, „tortue, raie, oursin, holothurie“. Sie stecken immer im „derme de la muqueuse, . . . ils ne pénétrèrent jamais dans les follicules clos mais forment souvent à leur périphérie une couronne assez régulièrement disposée“, also wie ich es bei Raja finde. Sie können auch durchs Epithel in das Darmlumen wandern und dabei intakt bleiben, aber „souvent ils essaient leurs granulations“. Wahrscheinlich „ils activent la sécrétion glandulaire“. Speziell von Raja heißt es (p. 956 Anm. 1): „chez la raie, les animaux inférieurs, les éosinophiles de l'intestin présentent, comme ceux de la circulation générale, des granulations plus grosses que celles des mammifères“. Zweifellos sind das die Körnchenzellen.

2) In den wenigen Präparaten, die ich noch aufbewahre, ist die Pikrinsäure meist in den Balsam diffundiert, so daß die Körnchen ziemlich blaß geworden sind, dagegen hat sich das Orange G in den Schnitten von 1888 unverändert stark erhalten.

3) Bei der ersten oben p. 150 Anm. 1 erwähnten *R. punctata* waren sie sogar feinkörniger als die im Blute.

auch an der Spitze; besonders häufig sind sie nahe dem freien Rande der Spiralfalte. Wie sie ins Epithel gelangen, ist mir unklar geblieben, auch habe ich keine sichere Beziehung zwischen ihrem Auftreten (oder Fehlen) darin und dem sonstigen Zustande des Darmes — ob voll oder leer — gefunden, wohl jedoch ist es mir erschienen, als ob in der Regel, wenn sie zahlreich im Epithel lagen, die Gefäße in den Leisten keine enthielten, und umgekehrt. Indessen müßte das noch genauer untersucht werden, besonders da ich mir bei einer *R. clavata* (?) eigens angemerkt habe: „in der Falte (am freien Rande) kolossale Einwanderung von Lymphzellen aus dem Lymphknoten ins Epithel; dort auch Menge feiner Körnchenzellen im Epithel und auch im Lymphknoten“; und bei einer *Laeviraja oxyrrhynchus*: „in Submucosa riesig viele Körnchenzellen, aber meist feinkörnige, genau wie im Epithel“; an einer anderen Stelle des Darmes „wesentlich ebenso, aber in Submucosa auch große Zellen mit homogenem Inhalt“. Daß es aber echte Körnchenzellen, nicht etwa die körnigen Vorstufen des Schleims in den Becherzellen sind, unterliegt für mich keinem Zweifel¹⁾, und man könnte höchstens glauben, es handle sich bei ihrem Erscheinen im Epithel um etwas Krankhaftes oder Abnormes, etwa um den Ausdruck gestörter Verdauung. Dagegen spricht aber, daß ich sie auch im Darne solcher Tiere auffand, die von den Fischern ohne besonderen Zeitverlust in meine Hand kamen und fast sofort getötet wurden. Ferner halte ich ihr Vorkommen im Epithel auch deswegen für normal, weil sie 1. bei ganz jungen Rochen, wo sie im Ösophagusorgan und Blute gleichfalls selten sind, im Darmepithel noch kaum angetroffen werden, und 2. dann sowie in anderen Fällen zuweilen dafür an den entsprechenden Stellen runde Zellen auftreten, die gar nicht oder nur undeutlich körnig sind, also wohl die Vorstufen der echten Körnchenzellen bilden. Das ist mir besonders bei einer *R. miraletus* aufgefallen, wo mitunter eine Epithelleiste ganz voll von ihnen war, die benachbarte hingegen leer. Wie es sich mit ihnen bei *Scyllium* usw. verhält, wo ja meist die Körnchen sehr fein sind, also nicht so leicht sichtbar werden, muß ich ebenfalls dahingestellt sein lassen. Über den mutmaßlichen Nutzen der ganzen Einrichtung für das

1) Färberisch verhalten sie sich in den Schnitten immer genau so wie die gleichen Zellen im Ösophagus, frisch habe ich sie damals nicht untersucht. Das wäre also nachzuholen. Bei einer *Raja spec.* traf ich einmal eine Körnchenzelle ganz nahe beim Darmlumen, bei einer *R. marginata* sogar öfter.

Tier will ich unten p. 170 einiges äußern und hier nur noch eines anderen, mir ganz rätselhaften Vorkommens gedenken.

Bei Raja und noch mehr bei Scyllium sind mir in den Darmleisten größerer Exemplare eigentümliche kleine Gebilde, fast immer zu vieren — ich nenne sie daher einstweilen Vierlinge — aufgefallen, die in der gleichen Zone des Epithels wie die Körnchenkugeln oder sogar apikal liegen, oft auch in den Blutkapillaren der Leisten oder direkt im Bindegewebe. Je vier zusammen sind etwa so groß wie eine Körnchenzelle; sie bestehen aus einer feinen Hülle und einem fast strukturlosen Inhalte, nehmen Pikrinsäure nur ganz wenig an, Jod gar nicht, färben sich auch sonst nicht, schrumpfen in kalter Schwefelsäure ziemlich stark, ebenso in kalter Kalilauge und quellen in heißer wieder auf. Ich weiß sie nirgend hinzubringen, falls es nicht etwa die Keimkörper von Parasiten oder zugrunde gehende Erythrocyten sind. Bei einem *Sc. canicula* habe ich sie auch im Darmlumen angetroffen.

4. Über die Lymphgefäße der Fische im allgemeinen.

So weit ich sehen kann, ist bisher den Knochenfischen und Ganoiden von sämtlichen Forschern ein echtes Lymphsystem zugesprochen worden, und nur über die Selachier gehen die Meinungen auseinander. Es genügt wohl, hier einiger neuerer Autoren zu gedenken. In der jüngsten seiner sorgfältigen Arbeiten auf diesem Gebiete kommt ALLEN¹⁾ zu dem Schlusse, den er gleich FAVARO²⁾ ähnlich schon früher geäußert hatte, die „lymphatics of fishes have evolved from veins, the evidence of course being

1) ALLEN, WM. F., Distribution of the lymphatics in the tail region of *Scorpaenichthys marmoratus*. in: Amer. Journ. Anat., Vol. 11, 1910, p. 1—53, 12 Fig. Zitat auf p. 40. Diese und seine früheren Arbeiten gründen sich in erster Linie auf Injektionen, daneben auf Schnitten durch kleinere Tiere oder Embryonen. Auf p. 53 zeichnet er in Fig 11 die Arterien und Venen im Schwanz eines lebenden Embryos von *Phanerodon* „as seen in a watch glass of sea water under the microscope“ und erwähnt dabei des Kapillarnetzes in der Flossenhaut, nicht jedoch der Lymphbahnen, die offenbar in diesem Alter noch nicht von den Blutbahnen gesondert waren (s. oben p. 130 über dieselbe Erscheinung bei den jungen Plattfischen).

2) FAVARO, G., Ricerche intorno alla morfologia ed allo sviluppo dei vasi, seni e cuori caudali nei Ciclostomi e nei Pesci. in: Atti Ist. Veneto Sc., Tomo 65, 1906, 279 p., 158 Fig. Leider ist FAVARO, der seit 1908 die Herausgabe der Fische im BRONN übernommen hat, noch lange nicht bei diesem Kapitel angelangt. So weit mir die gebräuchlichen Lehrbücher bekannt sind, enthalten sie nichts Eigenes.

derived solely from a study of comparative anatomy“. Bei den Selachiern seien die sechs weiten Längsbahnen (vier in der Haut, zwei tiefe) noch Venen, da sie mit den echten Venen an vielen Stellen des Körpers in Verbindung stehen, bei den Teleostiern dagegen sicher Lymphgefäße; die Ganoiden bilden den Übergang, indem sich unter ihnen *Polyodon* mehr jenen, *Lepidosteus* mehr diesen anschließt. Auf beide erwähnten Autoren verläßt sich HUNTINGTON¹⁾, wenn er in einer kritischen Zusammenfassung der Literatur auf p. 397 sagt: „Bahnen, welche unter Umständen venöses Blut zum Herzen befördern, können unter anderen metabolischen Verhältnissen als lymphatische Gefäße dienen und die Rückfuhr der Lymphe von den Gewebsspalten besorgen“. Nicht viel anders drückt sich VIALLETON (s. oben p. 139) aus, indem er auf Grund von Beobachtungen an *Torpedo* und *Scyllium* meint, bei den Selachiern, wo das Lymphgefäßsystem wohl zuerst aufgetreten sei, „certains des bourgeons primitifs devinssent des veines dans quelques espèces, des lymphatiques dans d'autres (p. 450).

Ohne jeden Zweifel besteht indessen wenigstens bei den Knochenfischen ein noch dazu recht verzwicktes System von Bahnen, die von den echten Blutbahnen verschieden sind. Wie es sich damit nach Beobachtungen am lebenden Fische verhält, haben JOURDAIN und oben p. 128 ff. ich gezeigt: wir treffen überall an der Peripherie nur geschlossene Bahnen, keine Gewebsspalten an. Dasselbe habe ich bereits 1888 von den Hautgefäßen der Selachier ausgesprochen und mich dabei in scharfen Gegensatz zu SAPPEY gestellt, der als zünftiger Anatom natürlich von der Gegenwart solcher Spalten auch bei den Fischen überzeugt war und sie unter allen Umständen finden wollte²⁾. Es fragt sich daher, dürfen

1) HUNTINGTON, C. S., Die Entwicklung des lymphatischen Systems der Vertebraten vom Standpunkte der Phylogenese des Gefäßsystems. in: *Anat. Anz.*, 39. Bd., 1911, p. 385—406. Der Titel verspricht zu viel, denn die Arbeit handelt fast nur von den Amphibien und Annioten. Für die Fische wird der Leser auf MC CLURE hingewiesen, der die Entwicklung der venösen und lymphatischen Bahnen bei den Selachiern usw. noch studiere. Inzwischen sind, wie ich dem Anatomischen Jahresberichte für 1913 (Jena, 1915, 3. Teil, p. 276) entnehme, von Letzterem zwei vorläufige Mitteilungen erschienen, die für unser Thema nichts von Belang zu bieten scheinen. — Was ich in Anm. 2 von CUÉNOT zu bringen habe, kennt HUNTINGTON natürlich nicht.

2) Auch CUÉNOT tritt auf p. 7 entschieden dafür ein, daß die Lymphkapillaren nirgend mit den Bindegewebzellen offen in Verbindung stehen.

wir diese Bahnen als Lymphgefäße betrachten? Ich glaube nicht und will diesen Zweifel sofort begründen. Da wäre zunächst einmal festzustellen, was man bei den Vertebraten, besonders den höheren, als Lymphgefäße bezeichnet. Daß HUNTINGTON sie die „Rückfuhr der Lymphe von den Gewebsspalten besorgen“ läßt, wurde soeben erwähnt. Nicht viel anders hat sich erst vor 2 Jahren MAURER¹⁾ ausgedrückt: der aus den Blutkapillaren in die Gewebsspalten diffundierende Saft – die „zellenärmste Lymphe“ – gelangt aus diesen in die Lymphgefäße, deren Anfänge allenthalben mit jenen in offener Verbindung stehen. „Alle Organe besitzen solche Saftspalten, welche in kleine Lymphgefäße übergehen“; von diesen gerät die Lymphe durch die „Saugwirkung des Herzens“ in die weiteren Gefäße, usw. Die Definition des Wortes ist also zugleich morpho- und physiologisch. In dieser Form war sie lange Zeit Gemeingut, ist es aber jetzt nicht mehr, denn schon RANVIER²⁾ sagt ganz bestimmt von den Lymphkapillaren im Ohre der weißen Ratte, die er nach Injektion von Berlinerblau studierte, sie seien stets am freien Ende geschlossen. „On ne voit jamais rien des prétendus canaux plasmatiques, canaux de suc ou canalicules qui, d'après certaines conceptions purement théoriques, serviraient d'origine au système lymphatique. Je ne crois même plus à la manière de voir que j'avais adoptée jadis, à savoir qu'à l'état normal les mailles du tissu conjonctif communiquent avec les lymphatiques“ (p. 71). Diese Ansicht dehnen PRENANT & BOUIN³⁾ und VIALLETON⁴⁾ auf alle Wirbeltiere aus. Nach Letzterem bildet das Lymphsystem keinen „cercle formé de vaisseaux comme le système vasculaire sanguin, mais un arbre immense ramifié à l'infini, dont les branches se réunissent entre elles et se terminent toutes par des extrémités aveugles“. Die Lymphe „ne le parcourt qu'une seule fois et ne repasse jamais par les canaux qu'elle a déjà

1) MAURER, F., Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre. Leipzig 1915, 486 p., 232 Fig. Zitat auf p. 311. Auf p. 312 werden in Fig. 178 auch „granulierte Zellen“ aus dem Blute von *Amiurus* abgebildet.

2) RANVIER, L., Morphologie et développement des vaisseaux lymphatiques chez les Mammifères. in: Arch. Anat. Micr. Paris, Tome 1, 1897, p. 68—81, Fig. Taf. 3, 4.

3) PRENANT, A. & P. BOUIN, Traité d'histologie. Tome 2, Paris 1911. Zitat auf p. 128.

4) VIALLETON, L., Eléments de morphologie des Vertébrés. Paris 1911, 790 p., 304 Fig. Zitate auf p. 512. – Fig. 256 gibt ein Schema des „Syst. lymph. d'un Squalé“.

traversés“. Das Endothel fehlt den Kapillaren nirgend. Ähnlich äußern sich PRENANT & BOUIN: „on admet aujourd' hui unanimement en France et de plus en plus à l'étranger, que les lymphatiques n'ont aucune communication permanente, ou même temporaire, avec les espaces du tissu conjonctif, que leur paroi endothéliale est continue.“ Auch EBNER¹⁾ läßt das Lymphgefäßsystem „mit blind geschlossenen von Endothel ausgekleideten Lymphkapillaren seinen Anfang nehmen“ (p. 682), „der Saftstrom geht überall durch die Gewebe . . . , von regelmäßigen selbständigen Saftbahnen kann daher keine Rede sein“ (p. 686), und „die zahlreichen Spalten im Unterhautzellgewebe hängen auf keinen Fall direkt mit Lymphgefäßen zusammen“ (p. 689). ASHER²⁾ unterscheidet die Lymphe im engeren Sinne von der Gewebflüssigkeit, denn die „Trennung zwischen Lymphspalten und Gewebspalten findet durch eine äußerst dünne Membran statt, die aus ganz flachen Endothelzellen einfachster Struktur besteht“ (p. 523). SABIN³⁾ endlich bezeichnet im Schlußsatze ihres Referates, das sonst für uns nichts enthält, die Lymphgefäße als „endothelbegrenzte Röhren; sie leiten sich von dem Endothel der Venen ab, und sie haben dieselben Beziehungen zu den Gewebspalten wie die Blutkapillaren“.

Sind sich also gegenwärtig die Histologen im Bau der Lymphkapillaren nicht einmal bei den Säugetieren einig, so stimmen doch die Physiologen darin überein, daß die Lymphe immer nur in Einer Richtung (von außen nach innen) fließt. Wie sich in dieser Beziehung die Sauropsiden und Amphibien verhalten, ist einstweilen nicht herauszubekommen. In seiner mustergültigen Bearbeitung der Anatomie des Frosches von ECKER & WIEDERSHEIM (2. Abt., 2. Auflage, 1899) äußert GAUPP auf p. 437 nur, die Lymphkapillaren sammeln „innerhalb der verschiedenen Organe die Lymphe“ und münden in die Lymphräume, fügt aber auf p. 438 hinzu, auf diesem Gebiete sei noch vieles unklar. Eigene Forschungen scheint er nicht angestellt zu haben. Und die genauen Beobachtungen von CLARK⁴⁾ an lebenden Larven von

1) A. KOELLIKERS Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig, 6. Aufl., 3. Bd., 1902. Von V. v. EBNER.

2) Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena, 6. Bd., 1912, p. 522—534, Fig. L. ASHER, Artikel Lymphe.

3) SABIN, F. R., Der Ursprung und die Entwicklung des Lymphgefäßsystems. in: Anat. Hefte, 2. Abt., 21. Bd., 1913, p. 1—98, 19 Fig.

4) Von ELIOT B. CLARK liegen drei sehr tüchtige Arbeiten in dieser Richtung vor: Observations on living growing lymphatics in

Rana und *Hyla* ergeben zwar zweifellos, daß im Schwanzsaume, der mit starken Linsen durchmustert wurde, die vom Bereiche der Wirbelsäule auswachsenden Lymphbahnen peripher immer geschlossen sind und nirgend in Gewebsspalten auslaufen, leider aber hat CLARK die Entwicklung nicht weiter verfolgt, so daß er von der Zirkulation in ihnen nichts beibringt.

Aber sprechen wir selbst den Amphibien echte Lymphgefäße im Sinne der menschlichen Anatomie und Physiologie zu, den Fischen gehen sie besimmt ab. Zwar meint VIALLETON (s. oben p. 139) von *Torpedo*, sie entstehen hier wie bei den höheren Wirbeltieren „par des vaisseaux finissant en culs-de-sac à une de leurs extrémités, ou plutôt par des réseaux fermés de

the tail of the Frog larva (in: Anat. Record Philadelphia, Vol. 3, 1909, p. 183—198, 7 Fig.); ferner: An Examination of methods used in the study of the development of the lymphatic system (ibid., Vol. 5, 1911, p. 395—414, 7 Fig.) und: Further observations on living growing lymphatics: their relation to the mesenchyme cells (in: Amer. Journ. Anat., Vol. 13, 1912, p. 351—379, 18 Fig.). In der zweiten zeigt er, wie sehr die Studien am lebenden Embryo und sorgfältige Injektionen, die allerdings nicht leicht fallen, den Rekonstruktionen aus Schnittserien überlegen sind, wie deren namentlich HUNTINGTON und Genossen ihren zahlreichen Arbeiten über die Entwicklung des Lymphsystems der höheren Wirbeltiere zugrunde gelegt haben; in der ersten und noch mehr der dritten gelingt es ihm, an jungen Larven mehrere Wochen hindurch täglich viele Stunden ein und dieselbe Stelle des Flossensaumes am Schwanz genau zu studieren, so daß sich Zelle für Zelle im Mesenchym oder in auswachsenden Lymphkapillaren verfolgen läßt. Obwohl die Larven jedesmal wieder mit Chloreton betäubt wurden, lebten und wuchsen sie normal weiter. Ich setze die uns berührenden Stellen her. In der ersten Arbeit heißt es auf p. 198: „The evidence here adduced favors a closed system of tubes, without direct openings into tissue-space or blood-vessel capable, however, of taking through its wall solid bodies of the size of red blood-cells“; in der zweiten auf p. 413: „new lymphatic endothelium is derived wholly from preëxisting lymphatic endothelium and not from transformed blood vessels nor from transformed mesenchyme cells“, und dies gelte höchst wahrscheinlich nicht nur von den Amphibien, sondern sogar von den Säugetieren. In der dritten endlich wird ebenfalls die Unabhängigkeit der Lymphwege schon bei ihrem ersten Auftreten von den Blutbahnen und dem Mesoderm im Schwanz dargelegt und auf p. 379 betont: „throughout its growth, the endothelial wall of the lymphatic capillary is closed, there are no open communications between the lumen of the lymphatic capillary and mesenchyme spaces“. Während bei *Rana* im Flossensaum die Blutkapillaren früher vorhanden sind als die Lymphbahnen, ist es bei *Hyla* umgekehrt.

canaux plus ou moins déliés auxquels aboutissent quelques tubes clos terminés en pointe à leur bout libre“ (p. 427), und dies sei besonders deutlich an den Subperitonealgefäßen zwischen Pankreas und Milz. Jedoch muß er auf p. 429 zugeben, daß selbst „ces origines apparaissent ici comme ailleurs sous forme de tubes clos anastomosés entre eux“. Mithin hat auch er keine Saftspalten nachzuweisen vermocht, und wenn er die in Rede stehenden Bahnen teils aus dem Blute, teils aus der Leibeshöhle Säfte aufnehmen und weiterführen läßt (s. oben p. 140), so ist das natürlich eine Annahme auf der Basis von Analogien, nicht von Tatsachen. Auch ALLEN bringt uns hier nicht viel weiter: er läßt bei *Scorpaenichthys* die Lymphe aus dem Schwanze nach vorn in die Jugularvene wohl hauptsächlich durch die Bewegungen beim Schwimmen getrieben werden, indem der Druck „against the great wall of water presses the lymphatic trunks against the muscles and the bones“ (p. 36). In den unpaaren und paaren Flossen zeichnet er auf Taf. 1 Fig. 1 ebenfalls ein System von Lymphbahnen, die nur von der Peripherie zentralwärts führen, das also wahrscheinlich auf unvollkommenen Injektionen beruht. Offenbar kann auch er sich nicht von den Anschauungen losmachen, die ihm von den Lehrbüchern oder Lehrmeistern beigebracht wurden. Das gleiche gilt von CUÉNOT, dessen Beobachtungen an lebenden *Carassius* ich bereits auf p. 138 wiedergegeben habe, und von JOSSIFOV¹⁾. Und doch kann oder darf nach den Funden an Plattfischen nicht länger mehr wiederholt werden, daß die schlechtweg als Lymphgefäße betrachteten Bahnen der Fische dem Organismus ausschließlich das zu leisten hätten, was sie bei den Säugetieren der Definition nach tun, d. h. lediglich dem Herzen den Gewebesaft zuführen, anders gesagt: die Kanäle darstellen, aus denen das Herz sich diesen Saft selber ansaugt. Vielmehr bilden sie ein System mit einem Kreislaufe für sich, der

1) JOSSIFOV, S. M., Sur les voies principales et les organes de propulsion de la lymphe chez certains Poissons. in: Arch. Anat. Micr. Paris, Tome 8, 1906, p. 398—423, Fig. Taf. 12. Verf. meint, die Lymphgefäße entstehen in den Muskeln des Thorax und Schwanzes. Er hat also die Haut gar nicht berücksichtigt! Die beiden Kopfsinus „facilitent l'écoulement de la lymphe dans les veines“ (p. 415), aber rein passiv nur durch die Atembewegungen des Kopfes, und das Kaudalherz hat nicht viel zu bedeuten, da nach ROBIN ein Aal ohne das Schwanzende rubig weiter lebt. „L'écoulement de la lymphe s'effectue sous l'influence de forces indépendantes de la vis a tergo“ (p. 421).

nicht nur von der Peripherie zum Zentrum — dem Herzen — sondern auch umgekehrt von innen nach außen geht und, soweit ihm nicht besondere Lymphherzen eingeschaltet sind, offenbar vom Herzen aus getrieben wird¹⁾. So erhalten sie auch ohne weiteres eine andere Funktion zugewiesen, die wir allerdings einstweilen nur mutmaßen können. Ehe ich darauf näher eingehe, sei dem Gesagten dadurch ein kurzer Ausdruck verliehen, daß ich bei den Fischen die in Frage stehenden Bahnen nicht länger als Lymph-, sondern vorsichtig als Nichtblutbahnen, auch wohl im Gegensatze zu den die Erythrocyten führenden Rotadern als Weißadern bezeichne. Was also haben die Nichtblutbahnen im Haushalte der Fische zu vollführen?

Daß die Erythrocyten der Atmung dienen, bedarf keines Beweises, und weil auch bei den Fischen außer ihnen in den Rotadern²⁾ nur verhältnismäßig wenige Leukocyten kreisen, so ist für die Blutkapillaren die Funktion sichergestellt. Immerhin sei hier nochmals darauf hingewiesen, daß (s. oben p. 131 u. 137) in

1) Daß JOURDAIN für die Bewegung der Lymphe die Atemmuskeln in Anspruch nimmt, habe ich oben p. 127 angegeben, aber offenbar genügt diese Erklärung nicht ganz.

2) Da bei den Haifischen das Blut, wenn man es vor Berührung mit den Körpersäften schützt, eher fault als gerinnt, so kann man es bequem in engen, hohen Gefäßen auffangen und sedimentieren lassen. Nun habe ich 1888 ein großes Weibchen von *Scyllium stellare* nach Betäubung mit Chloroform aus der Schwanzarterie, in die eine saubere Glaskanüle geschoben war, entblutet. Am folgenden Morgen war im graduierten Glasrohre die unterste Schicht — lauter rote, nur vereinzelte weiße Zellen — 45 Strich hoch, gleich darüber die der Leukocyten nur zwei, ganz oben das reine Plasma noch 89. Bei einem andern ♀ nahmen von im ganzen 72 Strichen die Erythrocyten die untersten 18 ein, doch war bei der Operation viel Blut verloren gegangen.

Kleine *Sc. canicula* eignen sich gut zur Lebendfärbung: man hält sie in geräumigen Gläsern mit Luftzirkulation, setzt dem Seewasser die Farbstoffe in geringen Mengen zu und tötet die Tiere nach 1—2 Tagen. Ich erwähne hier nur die Befunde am Blut: Methylenblau wurde nicht nur von den Leuko-, sondern auch von den Erythrocyten aufgenommen, Bismarckbraun fand ich dagegen nur in letzteren als Pünktchen und Stäbchen wieder, die sich darin langsam hin und her bewegten; die Körnchen in den Leukocyten waren diffus gelb geworden, der Kern natürlich nicht. Nach Einspritzung von Indigo oder Karmin in Pulverform unter die Haut an der Basis der Brustflossen waren im Blut die feinen blauen oder roten Teilchen nur von den Leukocyten gespeichert.

den dünnen Rändern der Flossen das Kapillarnetz nicht besonders dicht ist. Sollte da etwa ein direkter Verkehr der Hautzellen mit dem Seewasser stattfinden, und wäre vielleicht dieser einstweilen noch vereinzelt Befund auf sämtliche Fische auszudehnen? Wenn wir uns nun das Netz von feinen Weißadern in der Haut der Plattfische vergegenwärtigen, das dem anderen an Zahl und Enge der Maschen überlegen ist, so kann es gewiß nicht lediglich zur Aufnahme der Gewebesäfte bestimmt sein, besonders da dann nicht einzusehen wäre, warum diese Lymphe, statt sofort nach dem Körperinnern zu wandern, erst noch an die Peripherie getrieben wird. Daher bleibt, wie mir scheint, nur die eine Annahme übrig: es handelt sich hier in erster Linie um Nährbahnen, in denen entweder die Flüssigkeit selber oder die in ihr suspendierten Zellen den Geweben die Nährstoffe gewissermaßen direkt vor die Tür bringen. Daß nebenbei ein Säfteaustausch zwischen ihnen und den um sie herumliegenden Zellen durch das Endothel stattfindet, ist ja nicht ausgeschlossen, aber die Hauptfunktion wird wohl jene sein. Was zur Stütze dieser Annahme, die ich für die Haifische schon 1888 zu äußern¹⁾ wagte, anzugeben ist, führt uns auf die Leukocyten, speziell die Körnchenzellen zurück. Diese sind ja besonders auffällig, können uns also hier gewissermaßen als Wegweiser dienen. Sieht man sie nicht nur in den peripheren Hautgefäßen, sondern auch in den Blut- und sogenannten Lymphbahnen der Eingeweide, ferner im Lymphorgan des Ösophagus und bei den Rochen sowie anderen Fischen gar im Darmepithel²⁾ liegen, so kann man sich schwer

1) In etwas anderer Form, aber immerhin so, daß ich auf p. 367 von der „Verflüssigung“ der Körnchen und ihrem allmählichen Übergange ins Blut redete. All dies sollte in den Hautgefäßen geschehen, sobald sie teilweise oder ganz von der allgemeinen Zirkulation abgeschlossen würden, was entweder die Muskeln an den Venen oder noch vollkommener die Sphinkteren zu besorgen hätten. Dabei „blieben immer doch für die Fortbewegung des übrigen Blutes zu respiratorischen Zwecken noch Bahnen genug offen“. Ich bezeichnete dabei den Inhalt dieser Bahnen einfach als Chylus. Mit leichten Abänderungen läßt sich das alles auch jetzt noch aufrecht erhalten.

2) K. HELLY (Arch. Mikr. Anat., Bd. 66, 1905, p. 434—439, Taf. 29) beschreibt „acidophil gekörnte Becherzellen“ von *Torpedo*. Sie ähneln den PANETHSchen Zellen und entleeren die Körnchen ins Darmlumen. Nach den Abbildungen sind diese aber sehr grob, während die in den echten Körnchenzellen ja fein sind. Wahrscheinlich handelt es sich also um eine andere Zellart.

Auf SIMONS Angaben habe ich schon oben p. 161 hingewiesen.

der Mutmaßung verschließen, daß die Körnchen in ihnen etwas mit der Verdauung zu tun haben. Fragt sich nur, was! Ist es Nahrung, die von den Darmzellen zunächst in die Leukocyten aufgenommen und hier als Körnchen aufgespeichert wird, um dann im ganzen Körper umhergeführt und besonders an der Peripherie — unter zeitweiligem Abschluß der Bahnen von der allgemeinen Zirkulation — wieder verflüssigt zu werden? Dies war damals mein Gedankengang, freilich nur im Bereiche der Haifische, aber je mehr ich mich jetzt wieder damit beschäftige, desto eher bin ich zur Ausdehnung der Hypothese auf die Fische überhaupt geneigt. Zwar habe ich in den Weißadern der lebenden Plattfische keine Körnchenzellen gesehen, aber nicht besonders darauf geachtet; und daß Knochenfischen solche acidophile Leukocyten zukommen, geht aus den rein hämatologischen Arbeiten von RAWITZ u. a. m. zur Genüge hervor. Das Organ im Ösophagus würde dann nur als Vorratsraum für die Körnchenzellen dienen, von wo aus sie entweder durch die Blutbahnen oder die Weißadern an die Stellen des Bedarfs geschafft würden. Und da möchte ich die physiologischen Chemiker, die ja hier die Entscheidung zu bringen haben, just auf dieses Organ hinweisen. Bei großen *Mustelus* oder *Scyllium* ist es so umfangreich und so leicht im frischen Zustande freilegbar, daß man ohne Mühe viel Material bekäme; auch dürfte es nicht gar schwer sein, die Körnchenzellen rein mechanisch daraus zu gewinnen und dann durch geeignete Mazeration mit Salzlösungen die Körnchen¹⁾ von dem wenigen Zellplasma und den Kernen zu trennen.

Nach ihm „les éosinophiles activent la sécrétion glandulaire“. — Nur auf Knochenfische (*Crenilabrus* und *Labrus*) bezieht sich, was DRZEWINA (Sur les éosinophiles de l'intestin de certains Téléostéens. in: C. R. Soc. Biol. Paris, Tome 68, 1910, p. 1012—1013) in einer vorläufigen Notiz bringt. Sie hat solche Zellen, die wohl denen im Blute gleichen, wo sie ebenfalls sehr häufig seien, auch im Darmgewebe — nie im Lumen — angetroffen: „on les voyait souvent former à la base des cellules épithéliales une assise presque ininterrompue“, also genau so, wie ich es von *Raja* beschreibe. Gewöhnlich fehlen sie dafür in der Submucosa, und umgekehrt, was vielleicht vom „état fonctionnel de l'intestin“ abhänge. Ein Hungertier hatte keine im Darm, die Kontrolliere hingegen sehr zahlreiche. In der Submucosa eines *C. pavo* waren ihrer „plusieurs milliers par millimètre carré“, jedoch bildeten sie keine eigentlichen Lymphknötchen.

1) Was ich „mikrochemisch“ von ihnen weiß, ist oben p. 155 angegeben. Auf Glykogen habe ich sie damals nicht geprüft, glaube

Am Ende könnte man noch einen Schritt weiter aufwärts tun und versuchen, auch für die höheren Wirbeltiere den Weißadern eine ähnliche Rolle zuzuweisen. Denn selbst hier scheinen Körnchenzellen in Darmepithel vorzukommen. Die Literatur über die sogenannten PANETH'schen Zellen ist zwar so weit-schichtig geworden, daß man sie nicht recht mehr übersehen kann, auch werden höchstwahrscheinlich als solche allerlei Zellarten beschrieben, die wohl nicht zusammen gehören. So sagt KULL¹⁾ ganz richtig, sie bilden einen „Sammelnamen für verschiedene Zellen, welche nur darin Ähnlichkeit haben, daß sie mehr oder weniger große Körnchen enthalten und hauptsächlich in den LIEBERKÜHNSCHEN Drüsen des Dünndarms liegen“. Nach TRAUTMANN und OPPEL²⁾ liefern sie ein Sekret ins Darmlumen, und nach KLEIN³⁾ ist das „probably an enzyme which is of use in digestion“ (p. 329). Dagegen haben bereits HARDY & WESBROOK⁴⁾ angegeben, daß bei Rana, Triton und Anguis die oxyphilen Zellen, d. h. Zellen mit oxyphilen Körnchen, des Darmes „agree in every particular, in the size of the cell, in the nuclear characters, and in the size, highly refringent nature, and staining reactions of the granules with those found generally in the blood, lymph, and connective tissues of the body“ (p. 494). Gerade auf diesen Satz darf man Gewicht legen. Ferner stecken sie bei Rana oft in

auch nicht, daß sie daraus bestehen. Wohl aber hatte ich FRANZ HOFMEISTER in Prag für die Untersuchung zu gewinnen gedacht und ihm Material in Kochsalzlösung und schwachem Alkohol übersandt. Leider erfolglos.

1) KULL, H., Über die Entstehung der PANETH'schen Zellen. in: Arch. Mikr. Anat., 77. Bd., 1. Abt., 1911, p. 541—556, 5 Fig., Taf. 21.

2) TRAUTMANN, A., Zur Kenntnis der PANETH'schen Körnchenzellen bei den Säugetieren. in: Arch. Mikr. Anat., 76. Bd., 1910, p. 208—304, Taf. 14. — OPPEL, A., Über eine zweite Zellart in den BRUNNERSCHEN Drüsen des Menschen. *ibid.* 1911, p. 525—542, Taf. 18.

3) KLEIN, S., On the nature of the granule cells of PANETH in the intestinal glands of Mammals. in: Amer. Journ. Anat., Vol. 5, 1906, p. 315—330, 5 Fig. — BENSLEY, R. B., Professor PRENANT's Theory of the Nature of the Granule Cells of PANETH. in: Anat. Record Philadelphia, Vol. 2, 1908, p. 92—95. Die Angaben KLEIN's werden hierin gegen PRENANT bestätigt.

4) HARDY, W. B., & WESBROOK, F. F., The wanderings cells of the alimentary canal. in: Journ. Phys. Cambridge, Vol. 18, 1895, p. 490—524, Taf. 5.

großer Zahl „either in the epithelium or so closely attached to the base of the cells that they remain adherent to the epithelium when that structure is torn away from the subjacent connective tissue“ (p. 507). Ihre Rolle im Epithel oder Darmlumen sei noch unbekannt; bei R. haben die des Darms und der Leibeshöhle „a common origin“ im Bindegewebe „which accompanies the hepato-pancreatic duct“ (p. 518). Endlich sei hier noch Du Bois¹⁾ erwähnt: er sieht bei Sus im Darne allerlei Körnchenzellen, besonders acidophile, die Eosin und Orange G stark aufnehmen. Diese seien zwar färberisch denen im Blute gleich, aber nicht identisch damit. Sie „may play some rôle in the process of absorption, possibly as stored metabolic products of some sort“ p. 14), vielleicht Peptone. Man sieht, daß hier Du Bois eine Ansicht äußert, die der meinigen, schon 1888 angedeuteten nahekommt. Es dürfte sich daher empfehlen, diese ganze Materie von neuem, diesmal aber von meinem Standpunkte aus, zu prüfen, wäre es auch nur, um meine Anschauung zu widerlegen.

Wie gezeigt, stehen wir in betreff der Körnchenzellen und der ihnen funktionell verwandten Gebilde bei den höheren Wirbeltieren noch vor einem Rätsel, zu dessen Lösung der Physiolo-Chemiker berufen ist. Ein anderes, nicht weniger schwieriges, aber zunächst auf die Fische beschränktes möchte ich für den Zoologen so fassen: wo und wie trennen sich auf ihrem Wege vom Herzen zur Peripherie die Erythrocyten und Leukocyten in der Art, daß jene fast ausschließlich in den Rotadern, diese ebenso vorwiegend in den Weißadern zu den Orten ihrer Wirksamkeit gelangen? Auch hierüber hatte ich mir schon 1888 Gedanken gemacht. Denn bei den Rochen fand ich in den Hautgefäßen „außer den relativ spärlichen Blutscheiben viele Leukocyten und Körnchenzellen, mithin ein Gemisch, das sich dem Inhalte der Darmgefäße annähert, falls es nicht geradezu identisch ist Aber auch die größeren Venen haben denselben Inhalt, nur beginnt hier die Anzahl der Blutscheiben zu überwiegen Unter Berücksichtigung aller dieser Momente wage ich nun die Annahme, daß bei normaler Zirkulation die roten Blutscheiben in ihrem Verlaufe von den Arterien durch die Kapillaren in die Venen rascher fortgetrieben werden, als die umfangreicheren

1) Du Bois, C. C., Granule Cells in the Mucosa of the Pig's Intestine. in: Anat. Anz., 25. Bd., 1904, p. 6—16. Eine ausführlichere Arbeit scheint nicht erschienen zu sein.

Körnchenzellen, welche sich auch wohl vermittels amöboider Fortsätze an die Wandung der Kapillaren anheften und so in ihnen anhäufen mögen“ (p. 366—367). Dieser Annahme kann ich nun für die Plattfische die Beobachtung an die Seite stellen, daß sich die Erythrocyten gewöhnlich in der Mitte der Bahn halten und rasch vorwärts gelangen, während die Leukocyten mehr am Rande entlang langsam weiterrollen¹⁾. Das würde vielleicht zu einer Anhäufung der letzteren an gewissen Stellen der Blutbahn führen, so daß sie von da auch ohne eigentliche Filtration in besondere Gefäße — die Weißadern — eintreten könnten. Aber von solcher reichlich vagen Vermutung bis zum Nachweise der wirklichen Vorgänge ist noch ein weiter Schritt, und diesen bald zu tun, dazu möchte ich meine jüngeren Fachgenossen hiermit aufgefordert haben.

1) S. oben p. 127 und 134. Vielleicht liegen auch an *Rana* und anderen geeigneten Tieren schon längst solche Funde vor.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 6—8.

Fig. 1 und 2 stellen kleine Stücke des Spiraldarmes von *Scyllium stellare*, in Pikrinsäure fixiert, dar. Vergr. etwa 12- resp. 10fach.

Fig. 3. Querschnitt durch den Anfang des Magens einer anderen *R. clavata*, deren Darmkanal durch Füllung mit der Chromsäure stark gedehnt wurde. Dorsal und ventral sind zwischen Muskel- und Schleimhaut die Enden des Lymphorgans sichtbar. Vergr. 5fach.

Fig. 4. Längsschnitt durch Speiseröhre und Anfang des Magens einer jungen, mit $\frac{1}{2}\%$ iger Chromsäure fixierten *Raja clavata*. Vergr. 5fach.

Fig. 5. Querschnitt durch die nicht gedehnte Speiseröhre desselben Tieres. Vergr. 7fach.

Jena, im März 1917.