

## ZUR KENNTNISS DER LORENZINISCHEN AMPULLEN DER SELACHIER.

Taf. XVIII.

Bei der Untersuchung der peripherischen Nervenendigungen mittelst der Ehrlichschen und der Golgischen Methode kam ich schon seit lange her immer mehr zu der Ueberzeugung, dass bei den Wirbelthieren eine periphere Endigung der Nerven durch einen *directen* Zusammenhang mit Sinneszellen im Ganzen sehr zweifelhaft ist. Ueberall, wo ich mittelst der erwähnten Methoden die Endigungsweise zu eruiren versuchte, war — mit Ausnahme der Riechschleimhaut — ein solcher Zusammenhang nicht zu finden, sondern im Gegentheil eine sog. *freie Verästelung zwischen den Zellen*, obwohl mit mehr oder weniger ausgeprägten Verdickungen, Knöpfchen oder Scheiben auftretend, zu sehen, welche sich den Zellen innig anschmiegen.

Zu den peripherischen Organen, in welchen man schon seit lange directe zelluläre Endigungen der Nerven beschrieben hatte, gehörten auch die eigenthümlichen Gebilde, welche nunmehr gewöhnlich als *Lorenzinische Ampullen* bezeichnet werden und die bei Haien und Rochen in recht grosser Zahl vorkommen. Im Sommer 1889 und dann im Sommer 1891 machte ich bei *Acanthias vulgaris* und *Raja clavata* eine Reihe von Injectionen von Methylenblau in das Gefässsystem, v. A. gerade um die Nervenendigungen in den Lorenzinischen Ampullen zu eruiren. Es gelang mir dabei oft, eine schöne Färbung der Nervenfasern zu bekommen. Nach Fixirung in pikrinsaurem Ammoniak konnte ich auch die Färbung der Nervenendigungen für einige Zeit conserviren.

Es zeigte sich bei diesen Untersuchungen, dass die Nervenfasern sich auf den Ampullentaschen stark verästeln und über die gewölbten Flächen derselben auslaufen, um mit gekörnten (varikösen) *freien Enden* zu endigen; ein Zusammenhang mit der in einfacher Schicht vorhandenen Zellenbekleidung der Ampullentaschen war *nie* zu sehen. Es war aber in dieser Untersuchung eine Lücke vorhanden. Ich konnte nämlich nie mit vollständiger Sicherheit das Verhalten der Nervenfasern auf der Strecke von der Abgabe der Myelinscheide bis zu der Verästelung auf den Taschen verfolgen. Ich sah hin und wieder gerade auf dieser Strecke des Verlaufes eigenthümliche Bildungen, spindelförmige Verdickungen der Fasern, welche je einen Kern einschlossen und gewissermassen als Zellen imponirten. Es blieb also die *Möglichkeit*, dass unter den Ampullen, nicht in dem bekleidenden Epithel, bipolare Sinneszellen vorkommen könnten. Die Präparate waren aber zu dick und zu dunkel, um hierüber ins Reine kommen zu können; Schnitte konnten nicht von dem in dieser Weise gefärbten und fixirten Material mit Vortheil gemacht werden.

In Folge dieser Sachlage liess ich die Befunde und die von den freien Endigungen angefertigten Abbildungen bis auf Weiteres liegen.

Im vorigen Jahre nahm ich nun die Frage von Neuem auf, weil sie prinzipiell wichtig ist. Es ist jedenfalls von Interesse, definitiv zu erfahren, ob in oder neben diesen peripherischen Organen echte nervöse Sinneszellen mit centralwärts verlaufendem Ausläufer vorkommen oder nicht. In Folge der Ergebnisse der letzteren Jahre, wodurch in dieser Hinsicht bei den Wirbelthieren die Olfactoriusendigung als echt zellulär immer mehr alleinstehend geworden ist, war es kaum anzunehmen, dass die Lorenzinischen Ampullen solcher Natur seien. Es musste aber



sicher dargelegt werden, wie es sich damit verhält, um so viel mehr, als für eine zelluläre Endigung solche Gewährsmänner wie BOLL und MERKEL, welche zwar die Sinneszellen in das Epithel der Ampullen verlegten, aufgetreten waren.

Durch die neue Fixirungsmethode von BETHE war es ja möglich, die mit Methylenblau gefärbten Ampullen stark aufzuklären und sogar in Schnitte zu zerlegen. Ich nahm deshalb im vorigen Sommer (1897) auf der Zoologischen Station Kristineberg die Untersuchung noch einmal auf, und es gelang mir bald, eine Anzahl schöner und belehrender Präparate zu bekommen, und zwar sowohl bei *Acanthias*, wie bei *Galeus* und *Raja*. Die besten Präparate bekam ich bei *Acanthias*. Um eine hinreichende Färbung zu erhalten, ist es vorthellhaft, nach der Injection, resp. der Imbibirung, die Ampullen frei zu präpariren und sie der Luft auszusetzen. Man untersucht den Färbungsgrad unter dem Mikroskope und fixirt sie, wenn sie gut gefärbt sind, nach BETHE.

Sowohl bei frischem, als bei fixirtem, in Canadabalsam eingelegtem Material konnte ich diesmal den *ganzen* Verlauf der Nervenfasern sicher überblicken und die Natur der oben erwähnten spindelförmigen Verdickungen derselben eruiren. Es zeigte sich nun, dass diese Verdickungen nur *kernführende Erweiterungen der* auf der fraglichen Strecke noch vorhandenen Schwannschen *Scheide* waren; es giebt hier keine in die Nervenfasern eingeschalteten Sinneszellen, sondern die Fasern theilen sich, nach der Abgabe der Scheiden, dichotomisch und endigen mit reichlich verästelten, feinen *freien* Enden.

Im October desselb. Jahres hielt ich hierüber im Biologischen Verein zu Stockholm einen Vortrag und legte dort die Präparatenserie und mehrere Abbildungen vor. Ich erwähne dies Alles nur, um hervorzuheben, dass meine betreffenden Untersuchungen selbstständig gewesen sind. Erst im Mai dieses Jahres erfuhr ich ganz gelegentlich durch einen Catalog von R. Friedländer & Sohn, dass ein Aufsatz über die Lorenzinischen Ampullen in einer amerikanischen Zeitschrift (*»Zoölogical Bulletin»*, Vol. I, December 1897, Nr. 4) veröffentlicht worden war. Durch die Güte der Herren Friedländer & Sohn erhielt ich dann den Aufsatz Ende Mai und fand zu meiner Ueberschung, dass der Verf. desselben, JAMES E. PEABODY, die Ampullen in derselben Absicht und mit der Methylenblaufärbung bei einem Haifisch (*Galeus canis*) untersucht hatte, wobei dieser Forscher zu Ergebnissen gelangt war, welche prinzipiell mit den meinigen übereinstimmen. Bevor ich aber hier auf seine Befunde näher eingehe, werde ich erst von den wichtigsten Untersuchungen einiger früherer Forscher eine kurze Zusammenstellung geben.

In seiner Abhandlung *»Die Lorenzini'schen Ampullen der Selachier»* in M. SCHULTZE'S Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd IV, 1868, lieferte schon FRANZ BOLL eine Uebersicht der Geschichte unserer Kenntniss von diesen Organen; und im J. 1880 gab FR. MERKEL eine ähnliche Uebersicht; ich kann also von einer Erwähnung der früheren Arbeiten über diesen Gegenstand absehen. Nach BOLL'S eigenen Untersuchungen ist das die Ampullen bekleidende Epithel einschichtig, nicht plattgedrückt, sondern mit kugeligen, im optischen Querschnitte rundlich polygonal erscheinenden Zellen; *»was sie aber ganz besonders von den Zellen des Ausführungsganges auszeichnet»*, sagt BOLL, *»ist, dass sie alle auf der freien, dem Lumen der Ampulle zugekehrten Seite je einen hellen, das Licht ziemlich stark brechenden, stift- oder stachelförmigen Fortsatz tragen, dessen Länge dem Durchmesser der Zelle, von welcher er ausgeht, fast gleichkommt. Im Grunde der Ampulle, unterhalb der durch das Osmium sehr scharf gezogenen Demarcationslinie gegen den Ausführungsgang hin, habe ich diese Fortsätze an keiner Epithelzelle vermisst, wie überhaupt in den beiden so scharf geschiedenen Partien der Röhre die Epithelien unter sich eine hohe Gleichartigkeit zeigen»*. LEYDIG hatte diese *»lichten, stachelförmigen Fortsätze»* schon früher, bei *Hexanchus*, beschrieben. BOLL glaubte aber, dass sie ein constantes Vorkommniss in den Ampullen aller Selachier wären. Er hatte sie bei einer Haiart unbekannter Species und bei *Torpedo marmorata* angetroffen. Die Grenze zwischen den Stachelzellen und dem niedrigen Epithel des Ausführungsganges ist eine sehr scharfe. Was nun die Innervirung betrifft, so werden die Ampullen bei allen Plagiostomen vom Ramus buccalis trigemini versorgt. Die Nervenfasern steigen senkrecht innerhalb der hoch emporragenden Hervorragung des Bodens der Ampulle in die Höhe und lassen sich bis fast unmittelbar unter das Epithel als dicke Stränge verfolgen; sie geben die Myelinscheide ab und verlieren sich dann unter den kreuzenden Bindegebszügen, weshalb ihre weitere Verfolgung äusserst schwer ist. In zwei Präparaten war jedoch BOLL so glücklich, eine Zuspitzung der Nervenfaser und jenseits der Zuspitzung einen Zerfall des breiten fibrillären Axencylinders in mehrere stärkere und auch schwächere Fasern wahrzunehmen. *»Was den endlichen Verbleib der letzten feinsten Nervenfasern anbetrifft»*, sagt BOLL, *»so ist es mir zur hohen Wahrscheinlichkeit, ja zur Gewissheit geworden, dass dieselben mit den durch den Besitz der eigenthümlichen stachelförmigen Fortsätze schon ausgezeichneten Epithelien der Ampulle in Verbindung treten, dass letztere also ein reines Nervenepithel, ohne gleichzeitiges Vorhandensein indifferenten Epithelien, darstellen»*.



BOLL hob hervor, dass, seit M. SCHULTZE'S Untersuchungen über den Bau der Geruchschleimhaut, sich in Betreff der Cardinalfrage nach dem Zusammenhang der Nerven mit ihren Endapparaten ein mächtiger Umschwung vollzogen hat und, »an die Stelle des directen Augenzeugenbeweises der Indicienbeweis getreten und in unserer Wissenschaft heimisch geworden« ist. »Die weitaus überwiegende Majorität der Forscher erkennt ihn als ebenso zwingend an, wie den directen Beweis« etc. BOLL fügte aber dann hinzu: »Auch ich bin glücklicherweise in der Lage, nachdem ich die markhaltigen Nervenfasern bis zum Zerfall des Axencylinders in mehrere Fibrillen verfolgt habe, auch den zweiten Theil des Beweises liefern zu können«. Er erhielt nämlich bei *Torpedo marmorata* in grosser Menge Präparate, wo an das dem stachelartigen Fortsatz abgekehrte Ende an den vermitteltst Maceration isolirten Zellen eine zarte varicöse Faser herantrat; von solchen Zellen lieferte er drei Abbildungen

Im Jahre 1870 veröffentlichte TODARO seine Untersuchungen über die Ampullen der Selachier; da aber seine Beschreibung der feineren Bauverhältnisse keinen weiteren Fortschritt brachte und übrigens schwer verständlich ist, so verzichte ich auf eine eingehende Wiedergabe derselben.

FR. MERKEL widmete in seiner grossen Monographie »Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere« (1880) den »Nervenampullen der Selachier« eine besondere Abtheilung, in welcher er nach der Besprechung der Arbeiten früherer Forscher in Betreff der Nerven äusserte: »Es gelang mir auch ebensowenig wie BOLL und TODARO die Nerven bis an ihr Ende zu verfolgen, doch glaube ich, nach Analogie mit anderen Nervenendapparaten, dasselbe mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit angeben zu können. Es enden nämlich auch hier, wie in den Nervenbügeln und den Säckchen des Störes die Nerven in birnförmigen Sinneszellen, die einen Theil des Epithels bilden, welches die Säckchen auskleidet. Der directe Zusammenhang ist deshalb nicht zu sehen, weil die Nerven stets beim Durchtritt durch die Membran, welche den Epithelzellen als Unterlage dient, abreißen. Untersucht man den Inhalt der Säckchen, dann findet man in allen erwähnten Species zwei gänzlich von einander unterschiedene Zellarten. Die eine Sorte ist die erwähnte birnförmige, welche sich an der einen Seite ganz allmählig bis zu einer äusserst feinen Cilie verjüngt. Auf der anderen Seite geht von ihr ziemlich unvermittelt ein Faden ab, welcher im Ansehen ganz und gar den Nerven gleicht, die den beschriebenen Plexus auf der Wand der Säckchen bilden. Den grössten Theil der ganzen Zelle nimmt stets der grosse, blasse Kern ein, welcher nur oben und unten etwas mehr Platz für das regelmässig granulirte Protoplasma lässt. Der Faden, in welchen sich die Zelle verjüngt, ist sowohl an frischen Präparaten ohne Zusatz zu sehen, als auch besonders schön an Ampullen, welche mit einer mittelstarken (0,5 %) Osmiumsäurelösung behandelt sind. Er geht so unmerklich aus dem Protoplasma der Zelle hervor, dass man seine cuticulare Natur nur schwer zu erkennen vermag . . . Die andre Zellenart ist gewöhnlich in der Grundform einer niederen Pyramide ähnlich. Auch sie enthält Kerne von beträchtlicher Grösse, in denen man stets leicht ein Kernkörperchen erkennt . . . Sucht man nun diese beiden Zellarten in situ zur Beobachtung zu bringen, was sowohl an Querschnitten der Ampullen, als auch an Zerpupfungspräparaten sehr leicht gelingt, dann findet man, dass die in ein Haar ausgezogenen Zellen nebeneinander stehend eine Art niederen Cylinderepithels bilden, welches die Säckchen auskleidet, die Haare nach dem Lumen, den anderen, als Nervenfasern gedeuteten Fortsatz nach der Säckchenwand zugekehrt. Die Lücken, welche zwischen den Köpfen der Nervenendzellen bleiben, werden ausgefüllt von den Zellen der zweiten Art, deren pyramidenartige Gestalt sich ganz und gar diesen Lücken anpasst. Auf ihrer freien Fläche, welche sich gegen das Lumen des Säckchens hin wendet, befindet sich eine ganz zarte Cuticula. Die einzelnen Zellen verbinden sich mit ihrer Cuticula so fest, dass eine deutliche Limitans entsteht, welche die ganze Innenfläche der Säckchen auskleidet und nur Oeffnungen lässt für die sie überragenden Sinneshaare.«

Gegen die Auffassung der Lorenz. Ampullen als eigentliche Sinnesorgane trat G. FRITSCH (»Ueber Bau und Bedeutung der Kanalsysteme unter der Haut der Selachier«, Sitzungsber. der Berl. Akad. d. Wiss., 1888) mit aller Entschiedenheit auf. »Sinnesepithelien«, sagt er, »sind in den LORENZINI'Schen Ampullen nicht nachzuweisen; die noch lebenskräftigen Epithelien sind einschichtig und entweder von annähernd einheitlichem Charakter, oder die Zellen einer mittleren Hervorragung in der Ampulle, der sogenannten Centralplatte, überwiegen in ihrer Ausbildung enorm gegenüber den Zellen in den rings herum stehenden seitlichen Ausbuchtungen. Im letzteren Falle setzt sich die cuticulare Deckmembran der grossen Zellen ohne sichtbare Grenze in eine Deckschicht der Ausbuchtungen fort, welche aus rudimentären, endothelioid gewordenen Zellen besteht. Das Nervenstämmchen der Ampulle legt sich an die Basen der grossen Zellen an, wo solche vorhanden. In den zugehörigen Röhren, welche auf der Hautoberfläche münden, sind die auskleidenden Epithelien ganz niedrig. Die Ampullen sind bis tief in die Ausbuchtungen hinein prall erfüllt mit einem Secret, welches bei Schrumpfung fadenziehend ist; da es sich den Epithelien



allseitig fest anheftet, bleiben Secretfädchen häufig an der Grenzschicht hängen. Das Secret der Ampullen stammt ganz oder wenigstens grossentheils von Zellen der Epithelschicht ab.» Die Lorenzini'schen Ampullen haben sicher die Function von Sinnesorganen verloren »und sind zur secretorischen übergegangen«. Die Nervenfasern treten bei Scyllium zu der mittleren Centralplatte. »Nach den seitlichen Ausbuchtungen lassen sich keine deutlichen Nervenfasern verfolgen; wenn Nervenfädchen zu ihnen verlaufen, was ich nicht bestreiten will, so sind sie jedenfalls äusserst fein und spärlich, während die grossen Epithelzellen der Centralplatte, mit welchen die Endigungen der Axencylinder ersichtlich in Contact kommen, jedenfalls den Löwenantheil an der Innervation davotragen.»

Seit dem Erscheinen der Arbeiten von BOLL, MERKEL' und FRITSCH ist meines Wissens nichts über den feineren Bau der Lorenzinischen Ampullen veröffentlicht worden, bis die oben erwähnte vorläufige Mittheilung von PEABODY im December vorigen Jahres erschien. Dieser Forscher unterscheidet in den Ampullen auf Grund des Charakters der sie bekleidenden Zellen zwei Regionen, nämlich die centrale Partie mit einer einfachen Lage fast kubischer Zellen, deren Kerne oval und gross sind, und die das Centrum umgebenden Taschen mit zwei Zellschichten; die Zellen der oberen Schicht, welche des Lumen zunächst begrenzt, sind abgeflacht und von einem elliptischen Kern beinahe ausgefüllt. Unter dieser Schicht, deren Zellen offenbar den von MERKEL beschriebenen pyramidenförmigen entsprechen, liegt eine zweite Schicht kurzer cylindrischer Zellen mit an den oberen Enden befindlichen grossen sphärischen Kernen. Die abgeplatteten Zellen färben sich stärker als die cylindrischen. In Betreff der Innervation sagt PEABODY, dass zu jeder Ampulle fünf bis zehn markhaltige Nervenfasern ohne Theilung oder Anastomosirung bis unter die Centralplatte gehen, wo sie die Myelinscheide abgeben, sich dann dichotomisch theilen und Zweige in rechten Winkeln aussenden. Hierdurch wird ein Plexus gebildet, welcher fast die ganze Area der Centralmütze einnimmt. Von diesem Plexus gehen Bündel von Axencylindern in das Bindegewebe hinaus, das die Ampullentaschen trennt; hier angelangt, theilen sie sich und senden fibrilläre Aeste über die unteren Enden der Zellen der unteren Zellschicht, ohne jedoch zwischen die Zellen selbst einzutreten und dort aufzusteigen; sie enden zuweilen mit kleinen Verdickungen an den Zellen, treten aber nicht in ihr Protoplasma hinein und hängen mit ihnen nicht direct zusammen. In Betreff der alten Frage, ob die Ampullen als Sinnes- oder Secretionsorgane zu betrachten sind, sagt PEABODY: »There is no differentiation into sensory and supporting cells, sensory hairs are absent, and indeed specialized sensory cells seem to be altogether lacking. The nerve fibrils end freely on the lower surface of the cells of the deeper layer. The centrum has been regarded as the most important part of the ampulla, in which the nerves were supposed to end. As we have seen, this is not the case. The single layer of cubical cells covering the centrum cap seems to furnish no support for the suggestion made by FRITSCH, that the centrum represents a sense organ, which has lost its sensory function because of the pressure of the overlying mucus. It therefore seems improbable, that the ampullæ serve as organs for the reception of stimuli, which result in sensations of taste or audition . . . If the ampullæ prove to have sensory function, their structure (free nerve endings beneath an overlying epithelium) makes it more probable, that they are of the nature of tactile sense organs. Facts in support of the glandular theory are less easily attainable . . . I have never seen any indication of glandular activity in the cells, nor have any observations pointed to the fact that mucus is discharged from the cells».

Wie ich bereits oben erwähnt habe, nahm ich vor neun Jahren Untersuchungen der Lorenzinischen Ampullen mittels der vitalen Methylenfärbung vor und ich gelangte schon damals zu Resultaten, welche mit den eben referirten von PEABODY prinzipiell übereinstimmen. Meine im Sommer 1897 noch einmal ausgeführten Arbeiten führten zu denselben Befunden; ich hielt über sie im Oct. desselben Jahres einen Vortrag, der aber nicht gedruckt wurde, weil ich ihn in den VIII. Band meiner Biol. Untersuchungen aufzunehmen beabsichtigte. Der Druck dieses Bandes wurde aber wegen anderer Arbeiten ein ganzes Jahr verzögert. Obwohl mir nun PEABODY durch seine vorläufige Mittheilung zum Theil zugekommen ist, theile ich doch einen kurzen Bericht über meine Befunde mit, um so viel mehr, als ich in einigen nicht unwichtigen Beziehungen zu anderen Resultaten als er gekommen bin und meine Abbildungen in mehrerer Hinsicht übersichtlicher und mehr erläuternd sind. Ich kann nur beklagen, dass meine schönen Präparate nicht vollständig abgebildet werden können, weil sie in Folge ihrer perspectivischen Natur sehr schwer wiederzugeben sind.

Die gröbere Anordnung und die Gestalt der Ampullen sind schon so oft beschrieben worden, dass ich nicht näher darauf eingehen will. Bekanntlich wechseln die Verhältnisse bei den verschiedenen Selachiern in einer recht typischen Weise. Die feinere Structur ist aber wenigstens bei den untersuchten Formen prinzipiell dieselbe. Die erweiterten unteren Enden der dünnen cylindrischen Röhren zeigen rings um die mittlere, erhöhte oder eingebuchtete Partie eine je nach den Genera wechselnde Anzahl von kleineren Ausbuchtungen oder Taschen, deren Wand,



wie die der Röhren im Ganzen, aus einer verdichteten bindegewebigen Schicht besteht, die an der Innenseite mit einem einschichtigen Epithel bekleidet ist, und zwar in den eigentlichen Röhren mit einem etwas hügelig in das Lumen hervorragenden Plattenepithel, in den Ampullen mit einem höheren, sog. kubischen Epithel; letzteres ist in der Mittelpartie von ziemlich regelmässiger, in den Seitentaschen von unregelmässiger Gestalt. Ich habe es nie wirklich zweischichtig gefunden, und ich kann die von MERKEL und neulich von PEABODY beschriebene obere Schicht von Deckzellen nur als obere erweiterte Enden von Zellen anerkennen, welche meistens Nägeln ähneln oder auch eine Stundenglasform zeigen und die unter den dickbäuchigen Zellen eingestreut liegen. Herr Amanuens GÖSTA FORSELL, welcher unter der Leitung des Prof. ERIK MÜLLER in diesem Frühjahr ebenfalls die Lorenzinischen Ampullen untersucht hat, v. A. um die Secretionserscheinungen in den Zellen zu eruiren, hat ebenfalls nur ein einschichtiges Epithel gefunden, und zwar ein Epithel von alternirenden dickbäuchigen und schmalbäuchigen, in der Mitte eingekniffenen Zellen, deren untere Enden auch die Wand erreichen, deren obere erweiterte Enden aber, wenn sie vom Messer schief getroffen und abgeschnitten werden, als solche Deckzellen von platter, spindel- oder pyramidenförmiger Gestalt imponiren können, wie sie von MERKEL und PEABODY beschrieben und abgebildet worden sind.

Ich war in dieser Hinsicht bei meinen Untersuchungen schon seit Jahren stets zu ähnlichen Resultaten gelangt, wie FORSELL. In den mit Methylenblau behandelten Präparaten färbt sich oft, besonders nach intensiver Tingirung, nur die eine Art der Zellen, und dieses in sehr schöner Weise. Nach der Behandlung mit pikrinsaurem Ammoniak und dann mit molybdensaurem Ammoniak nach Bethe lassen sich die Ampullen ohne Entfärbung mikrotomiren, und die Gestalt und Anordnung der Zellen ist genau zu eruiren. In der Fig. 6 habe ich ein solches Präparat wiedergegeben. Man sieht hier die zuerst von MERKEL beschriebenen flaschenförmigen Zellen, welche in ziemlich regelmässiger Anordnung im Epithel gruppiert sind und mit ihrem unteren dicken Ende bis nahe an die Membranwand reichen, während sich das verjüngte obere Ende, als ein gewöhnlich ganz schmaler Hals, bis an das Lumen der Ampulle erstreckt; in dem dicken Zellenbauche, oft ziemlich hoch oben, liegt der gewöhnlich sphärische grosse Kern; bei der fraglichen Behandlung der Präparate sieht man am unteren dicken Ende gewöhnlich eine stark dunkelblau gefärbte Partie; auch ist dann der schmale Hals stets dunkelblau mit einem Stich ins Purpur; von dem Hals, welcher am freien Ende recht oft eine kleine Verdickung zeigt, geht in der Regel kein Stift oder Haar aus; in dieser Hinsicht bin ich mit PEABODY gegen MERKEL einverstanden. Einige Male sah ich zwar eine ganz kleine Hervorragung, aber so selten, dass ich sie eher als ein Anhängsel des im Lumen befindlichen Schleimes betrachte. Hier und da sah ich am oberen Ende eine kleine durchsichtige Blase sitzen; in den fraglichen Methylenblau-Präparaten reichte das obere Ende der Flaschenzellen nicht ganz bis an die Oberfläche des Epithels; die angrenzenden Zwischenzellen ragten nämlich gewöhnlich ein wenig höher empor und grenzten dadurch einen kurzen Kanal ab, in dem das obere Ende der Flaschenzellen von unten hineinragte. Manche Flaschenzellen schienen mit ihrem unteren bauchigen Ende die Membranwand nicht zu erreichen, sondern zeigten unter sich theils die erweiterten Füsse der Zwischenzellen, theils feine Nervenfasern und eigenthümliche Knötchen, welche sich in Methylen (Bethe) stark dunkel färben und an den Zellen enden, ihnen innig anhaftend. Diese Knötchen sind nervösen Endscheiben sehr ähnlich. Die Wechselungen in der Gestalt dieser Zellen geht aus der Fig. 6 hervor. In Fig. 8 habe ich eine dieser Zellen in noch stärkerer Vergrösserung wiedergegeben, und in Fig. 7 ist eine Partie solcher Zellen in ihrer natürlichen Lage von oben her dargestellt; die dunklen Punkte in der Mitte jeder Zelle entsprechen den dunklen oberen Enden der Zellen.

In den Methylenblau-Präparaten erscheinen die Zwischenräume der Flaschenzellen gewöhnlich hell, so dass man die Gestalt der zwischen den Flaschenzellen befindlichen Zellen nicht deutlich sieht. Zuweilen färben sich jedoch einzelne dieser Zellen hellblau, und man sieht dann sehr deutlich, dass sie von der Lumenfläche bis an die Membranwand reichen (Fig. 4); bald sind sie am Lumen breit, mit dreieckiger Ausbuchtung und ganz schmalen fadenförmigem oder eigentlich abgeplattetem Körper und etwas verbreitertem Fuss, welcher an der Aussenwand steht; bald sind sie nur in der Mitte eingekniffen und erweitern sich gegen beide Enden hin, was sogar das Gewöhnliche zu sein scheint; in einzelnen Fällen trifft man auch Zellen von etwa gleicher Breite in der Mitte und an den Enden, sog. cylindrische Zellen.

Ich habe auch mit anderen Methoden die Gestalt und Anordnung der Zellen controllirt und eruirt. Nach der Fixirung des lebenden Gewebes in Sublimat, in Formol, in Pikrin-Formol, in Pikrin-Salpetersäure etc. und Färbung in Hämatoxylin, Boraxkarmin und Anilinfarben gelingt es auch nach Paraffineinbettung und Mikrotomiren ohne Schwierigkeit, das Verhalten des Epithels zu erforschen. Man muss aber berücksichtigen, dass die Wandung der Ampullentaschen gewölbt ist und in Folge dessen die meisten Schnitte das Epithel nicht senkrecht treffen.



Durch die fragliche Behandlung schrumpft auch gewöhnlich das Epithel etwas mehr als durch die Bethe'sche Methode, weshalb die Zellen etwas kürzer erscheinen und sich auch etwas von einander trennen; das letztere ist aber gewissermassen ein Vortheil, weil dadurch die Gestalt der Zellen deutlicher hervortritt. In Fig. 9 ist ein Verticalschnitt durch eine in Pikrinsäure-Formol fixirte und mit Toluidin gefärbte Ampulle dargestellt. Man sieht hier die beiden beschriebenen Zellenarten in ihrer Gestalt und Anordnung und mit scharfer Kernfärbung. In Fig. 10 ist eine kleine Partie des Epithels bei noch stärkerer Vergrößerung abgebildet. Man sieht dort die mit sphärischem Kern versehenen Flaschenzellen mit ihrem zugespitzten oberen Ende die Oberfläche erreichen und zwischen ihnen die meistens weinglasförmigen Zwischenzellen mit ihrem oberen, von der Seite gesehen, einen in der Regel dreieckig erscheinenden Kern beherbergenden, breiten Ende an der Oberfläche liegen und mit dem schmalen, oft sogar fadenförmigen unteren Ausläufer zwischen den Flaschenzellen bis an die Membran reichen. Man kann leicht verstehen, wie MERKEL zu seiner Auffassung von der Zusammensetzung des Epithels gekommen ist; in der That ist auch die Darstellung dieses Forschers die genaueste von den bisher veröffentlichten. BOLL sah nur eine Art von Zellen, welche er übrigens unrichtig wiedergab. MERKEL beschrieb die Flaschenzellen naturgemäss; nur ist sein freier, stiftförmiger Fortsatz in einer anderen Weise zu deuten. Von den Zwischenzellen sah er nur den oberen dickeren, pyramidenförmigen, kernführenden Theil, nicht den unteren fadenförmigen Fuss, der oft äusserst dünn ist und an nicht gefärbtem Material sich leicht der Aufmerksamkeit entzieht, wodurch eine Art von zweischichtigem Epithel vorgetäuscht wird; in den zahlreichen schiefen Schnitten durch das Epithel ist dieser feine Fortsatz auch oft weggeschnitten, wodurch die Zellen nur aus dem oberen Theil zu bestehen scheinen. Jedenfalls ist die Darstellung von MERKEL vom J. 1880 viel richtiger als diejenige von PEABODY von 1897, in welcher die Beschreibung und die Abbildungen des Epithels der Ampullentaschen fast in jeder Hinsicht unrichtig sind, indem PEABODY hier zwei Zellenschichten, eine obere platte und eine untere kurz cylindrische, geschildert hat.

Ich habe auch das Ampullenepithel versilbert und dadurch (Fig. 5) eine Mosaik polygonaler Felder (obere Enden von Zwischenzellen) bekommen; in den Ecken dieser Felder nimmt man hier und da die punktförmigen oberen Enden der Flaschenzellen wahr.

Der eigenthümliche schleimige Inhalt, welcher schon im lebenden Zustand der Thiere eine gelatinöse Natur hat und sich in der Gestalt langer, hell durchsichtiger Pfröpfe herauspressen lässt, füllt die Röhren und Ampullen vollständig aus und liegt der Oberfläche des Epithels dicht an. Durch verschiedene Erhärtungsmethoden zieht er sich aber hier und da zurück, wobei artificielle Vacuolenräume in grösserer oder geringerer Anzahl in seiner Masse entstehen. Wie oben erwähnt wurde, hat sich im letzten Winter Herr Kand. FORSELL mit der Untersuchung des Entstehens dieser Masse beschäftigt. In den Epithelzellen fand er zwar keine Erscheinungen, welche auf die gewöhnliche Art der Schleimabsonderung, wie sie in den eigentlichen Schleimdrüsen (Submaxillaris etc.) stattfindet, hindeuteten. Dagegen sah er von den Epithelzellen der Röhren je einen Strang der Substanz ausgehen, was auf eine spezifische Differenzierung von Seiten dieser Zellen hinweist.

Bei meinen in dieser Hinsicht neulich vorgenommenen Untersuchungen fand ich Verhältnisse, welche diese Befunde FORSELLS vollständig bestätigen.

Durch einige Präparationsmethoden, Pikrinsäure-Formol und v. A. Pikrin-Salpetersäure, wurde nämlich diese eigenthümliche Schleimsubstanz in ihrer natürlichen Anordnung gut fixirt. In Biondi'scher Mischung färbt sie sich in den genannten Präparaten hellgrün, in Toluidin und in Hämatoxylin blau, resp. blauviolett. Besonders durch die letztgenannte Färbung erhielt ich interessante Aufschlüsse über ihre Zusammensetzung, und zwar v. A. in den Ausführungsröhren. Fast überall sah ich nämlich, wie FORSELL, von jeder hügelartig hervorragenden Epithelzelle der Wandung einen langen Pfeiler oder Strang von Schleim in das Lumen hineinschiessen. Ich fand aber auch jeden Schleimpfeiler der Quere nach gestreift. Hier und da hatten sich Pfeiler von den Zellen abgelöst; man sah dann das untere ausgehöhlte Ende des Pfeilers, welches an der Zelle befestigt gewesen war; die erwähnten Streifen scheinen Schichten in der Schleimmasse zu sein. Hier und da erkennt man sogar deutlich, dass die Pfeiler aus einer Masse von an einander gereihten, etwa pflzuthähnlichen dünnen Schichten bestehen, die in einander stecken. Alles weist darauf hin, dass der Schleim von den Zellen schichtenweise gebildet wird, wodurch von jeder Zelle, und zwar von ihrer Mittelpartie, ein Schleimpfeiler entsteht. Zwischen den Pfeilern sind leere, mit Flüssigkeit gefüllte Zwischenräume vorhanden; erst eine Strecke von der Epitheloberfläche legen sich die verschiedenen Pfeiler zusammen und verschmelzen mehr zu einer Masse; doch habe ich an manchen gut gefärbten Stellen noch in der Mitte des Rohres die Pfeileranordnung sehen können, und zwar sowohl an Längsschnitten, wie an Querschnitten (Fig. 14). Die Schleimpfeiler machen gewissermassen den Eindruck von Rauchpfeilern, welche aus dicht



an einander stehenden Schornsteinen sich gerade in die Luft erheben, wonach sie höher oben mehr zusammenlaufen und verschwimmen. Diese Anordnung ist schwer abzubilden. In Fig. 13 versuchte ich jedoch, dieselbe wiederzugeben. In den eigentlichen Ampullentaschen gelang es mir indessen nur ausnahmsweise, die Pfeileranordnung nachzuweisen. Dass die Absonderung des Schleimes noch bei dem erwachsenen Thier stattfindet, ist durch diese Befunde nicht sicher dargethan; die geschichtete Anordnung spricht zwar dafür, doch kann sie möglicherweise auch von früheren Entwicklungsstufen herrühren. Jedenfalls differirt die Natur der Absonderung dieses Schleimes sehr von der Absonderung in den gewöhnlichen Schleimdrüsen.

Die *Innervation* der Ampullen, die Art der Nervenendigung, deren Erforschung eigentlich von Anfang an das Ziel meiner Untersuchungen gewesen ist, besteht nun darin, dass das Bündel breiter Myelinfasern bis unter die hoch emporgehobene Mittelpartie der Ampullen zieht (Fig. 1) und hier etwa in demselben Niveau die Myelinscheiden abgibt (Fig. 1 und 2), worauf die scheinbar nackten Axencylinder weiter nach oben und aussen laufen, von einander nach allen Seiten ausstrahlend. Früher oder später erkennt man an diesen durch das Methylenblau gefärbten Fasern je eine spindelförmige Verdickung (Fig. 1, 2 und 3), welche einen länglich ovalen Kern einschliesst. Bald danach theilt sich die Faser dichotomisch (Fig. 1, 2 und 3), und diese Theilung wiederholt sich hier und da in ihrem weiteren Verlaufe. Zuerst liegen nun diese Fasern hauptsächlich in den Thälern zwischen den Ausbuchtungen oder Taschen; die sich immer mehr theilenden und dadurch verfeinernden Aeste schmiegen sich aber der Oberfläche der Ausbuchtungen an und breiten sich über sie in schöner Weise aus (Fig. 1, 2 und 3). Sie bilden dabei ein dichtes Geflecht über die ganze äussere Fläche der Ampullentaschen. Diese feinen Fasern sind körnig varicos und ziehen oft weite Strecken, um nach reichlicher dichotomischer Verästelung und Kreuzung mit freien Enden auszulaufen. Man sieht *nie* einen *directen* Zusammenhang dieser Fasern mit den Epithelzellen, sondern nur ein dichtes Anschmiegen derselben an die Basalflächen und zwar v. A. an die der Flaschenzellen. Auch in den Fällen, wo einzelne dieser Zellen gefärbt waren, konnte ich nie einen *directen* Zusammenhang der Fasern mit ihnen von der Art, wie ihn BOLL und MERKEL beschrieben haben, constatiren. Hier und da kann man in den fraglichen Präparaten, sowohl an den durchgeschnittenen Ampullentaschen wie auch sonst am optischen Durchschnitt, das Epithel von der Seite sehen, und man findet dann, dass die blaugefärbten Nervenfasern die basalen Zellenenden dicht umschmiegen (Fig. 4) und zuweilen zwischen ihnen emporsteigen. Nie sah ich Fasern bis an die Oberfläche des Epithels, d. h. bis an das Lumen ziehen. In dieser wichtigen Thatsache stimmen also die Ergebnisse der Untersuchungen von mir und PEABODY überein. Die von PEABODY abgebildeten Nervenendigungen (s. s. eine Fig. 9) sehen zwar sehr sonderbar aus; so dicke, gleichmässige Stränge kommen wohl nicht vor; was aber die von ihm erwähnten Knöpfe betrifft, so liegt hier doch wahrscheinlich eine richtige Beobachtung vor. Wie ich oben bei der Beschreibung der Flaschenzellen erwähnt habe, sah ich in fixirten Methylenblaupräparaten in der Regel am unteren Ende dieser Zellen dunkel gefärbte Scheiben und Knötchen, welche auf eine Art von Endscheiben hindeuten. In meinen Figuren sind zahlreiche solche Bildungen in starker Vergrösserung wiedergegeben. Die zu den unteren Enden dieser Zellen herantretenden feinen, varicosen Nervenfäserchen endigen aller Wahrscheinlichkeit nach in diesen Scheiben und Knötchen. In der Mittelpartie der Ampullen, wo das Epithel mehr cubisch ist und sich nur eine geringe Verschiedenheit in den Zellenformen zeigt, sind nur sehr wenig Nervenfasern zu entdecken; und an den Ausführungsröhren ist dasselbe der Fall.

Aus dieser Darstellung des Verlaufes und der Endigung der Nervenfasern an den Ampullen geht also hervor, dass die Myelinfasern nach Abgabe ihrer Myelinscheide in der Regel noch eine kerntragende, spindelförmige Verdickung zeigen, welche offenbar der noch vorhandenen Schwannschen Scheide angehört, und dann, wiederholt dichotomisch getheilt, die Aussenseite der Ampullen mit äusserst dichten und feinen Geflechten umspinnen, um schliesslich frei auslaufend zu endigen. *Echte* nervöse, sensorische Zellen von der Art der Riechzellen und der sensiblen Zellen der Evertebraten sind hier nicht vorhanden; ein *directer* Zusammenhang der Nervenfasern mit den Epithelzellen lässt sich keineswegs constatiren, obwohl sich die Nervenfasern den Zellen offenbar dicht anlegen, resp. mit Endknöpfchen an ihnen endigen. Es fällt also auch dieses Beispiel peripherischer Sinneszellen s. s. weg. Die Flaschenzellen können ihrer Form, Beschaffenheit und Anordnung nach sehr gut als sekundäre Sinneszellen aufgefasst werden.

Hiermit ist aber das Räthsel der Lorenzinischen Ampullen noch nicht gelöst. Die Nervenvertheilung ähnelt im Ganzen nicht unbedeutend der Endigungsweise der Nerven an gewissen Drüsen. Die Flaschenzellen sind aber Drüsenzellen nicht ähnlich und auch die Zwischenzellen nicht. Die Nerven können wohl als im Dienste der Sensibilität stehend betrachtet werden. Oder möglicherweise giebt es sowohl sensible als sekretorische. Hier-

über giebt die histologische Untersuchung noch keine sicheren Aufschlüsse. Vielleicht wird das physiologische Experiment in die räthselhafte Frage Licht bringen. Für beide Auffassungen giebt es Möglichkeiten. Gegen die nur secretorische Function der Ampullen spricht aber u. A. die eigenthümliche Beschaffenheit des Secretes, welche mehr gelatinöser, als schleimiger Art ist, und dann noch die Beschaffenheit des Epithels. Die Flaschenzellen des Ampullenepithels sind mehr Sinneszellen, als Drüsenzellen ähnlich und daher wohl bis auf Weiteres als sensible resp. sensorische Zellen aufzufassen, für welche Auffassung auch das oben beschriebene Verhalten des Schleimes zu dem Wandepithel der Ausführungsröhren spricht.

Man hat es aber hier augenscheinlich mit einer Art von nervösen Organen zu thun, welche den Selachiern gewissermassen eigenthümlich und deshalb recht schwer zu deuten und zu verstehen sind.





## Tafel XVIII.

### Die Lorenzinischen Ampullen der Selachier.

(*Acanthias vulgaris*.)

**Fig. 1.** Eine Ampulle schief von unten gesehen. Methylenblau-Färbung. Der Nervenast (*n*) tritt schief von unten her an die eingesenkte Basis der Ampulle; die blau gefärbten Nervenfasern biegen sich seitlich um und verbreiten sich, fein dichotomisch verästelt, an den Ampullentaschen. Man sieht hier nicht die Myelinscheiden und den Ort der Abgabe derselben; dagegen nimmt man einige bipolare, kernführende Verdickungen der Fasern wahr. Gez. bei Vér. Obj. 2 und Ocul. 3 (eingeschob. Tubus).

**Fig. 2.** Seitliche Partie einer Ampulle, an welcher die Vorderpartie abgetragen worden ist. *n* Nervenast mit angegebenen Myelinscheiden an den Nervenfasern; höher oben sieht man den Ort der Abgabe der Myelinscheiden unter der Mitte des Bodens der Ampulle; nach oben davon sieht man die Nervenfasern sich seitwärts umbiegen, hier und da spindelförmige, kernführende Verdickungen zeigen und, sich wiederholt dichotomisch verästelnd, die Ampullentaschen umspinnen. Methylenblau-Färbung. Fixation nach Bethe. Gez. bei Vér. Obj. 2 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).

**Fig. 3.** Kleine Partie einer mit Methylenblau gefärbten und nach Bethe fixirten Ampulle in stärkerer Vergröss. (Vér. Obj. 6 und Ocul. 3, eingeschob. Tubus). Man sieht hier fünf Nervenfasern (*n*) die Myelinscheide abgeben, je eine spindelförmige, kernführende Verdickung zeigen und sich, fein verästelt, über zwei Ampullentaschen verbreiten, um hier und da mit frei auslaufenden, knotigen Enden zu endigen.

**Fig. 4.** Senkrechter Schnitt durch die Wand einer Ampullentasche. Methylenblau-Färbung; Fixation nach Bethe; *f* die Flaschenzellen; *z* die Zwischenzellen; *n* die Nervenfasern. Gez. bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).

**Fig. 5.** Ansicht des Epithels einer Ampullentasche von oben her; die durch Versilberung dargestellten Grenzen der Zwischenzellen und die in ihren Ecken angedeuteten oberen Enden der Flaschenzellen sind in der Fig. mit blauer Farbe wiedergegeben. Gez. bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 3 (eingeschob. Tubus).

**Fig. 6.** Senkrechter Schnitt durch die Wand einer Ampullentasche mit blaugefärbten Flaschenzellen in ihrer natürl. Lage. Methylenblau-Färbung. Gez. bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgez. Tubus).

**Fig. 7.** Ansicht des Epithels einer Ampullentasche von oben her. Die blaugefärbten Flaschenzellen mit ihren dunkleren oberen Enden in situ von oben gesehen. Gez. bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgez. Tubus).

**Fig. 8.** Eine blau gefärbte Flaschenzelle isolirt bei Winkels Obj.  $\frac{1}{24}$  (homog. Imm.) und Ocul. 3 (eingeschob. Tubus) gezeichnet.

**Fig. 9.** Senkrechter Schnitt durch die Wand einer Ampullentasche; *z* Zwischenzellen und *f* Flaschenzellen, durch die Präparation als von einander etwas getrennt dargestellt; oben ist der Uebergang in die Wand der Ausmündungsröhre zu sehen. Sublimat-Formolhärtung, Färbung mit Toluidin. Gez. bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgez. Tubus).

**Fig. 10.** Senkrechter Schnitt durch die Wand einer Ampullentasche mit Flaschenzellen (*f*) und Zwischenzellen (*z*). Beh. wie in Fig. 9. Gez. bei Winkels Obj.  $\frac{1}{24}$  (hom. Imm.) und Ocul. 3 (ausgez. Tubus).

**Fig. 11.** Senkrechter Schnitt durch die Wand einer Ampullentasche. Methylenblau-Färbung. Fixation nach Bethe. *f* Flaschenzellen, *z* Zwischenzellen, *n* Nervenfasern. Gez. bei Winkels Obj.  $\frac{1}{24}$  (hom. Imm.) Ocul. 3 (ausgez. Tubus).

**Fig. 12.** Vier Flaschenzellen, in situ von der Seite gesehen, *n* Nervenfasern. Methylenblau-Färbung, Fixation nach Bethe. Gez. bei Zeiss' homog. Imm. 2 Mm. ap. 1.30.

**Fig. 13.** Senkrechter Querschnitt durch die Wand der Ausmündungsröhre einer Ampulle. — *e* das Epithel; von jeder Zelle sieht man einen blau gefärbten, quergestreiften Strang oder Pfeiler der Schleimsubstanz in das Lumen der Röhre hinausragen; von zwei Zellen haben sich die Stränge zurückgezogen. Beh. mit Pikrinsalpetersäure und Delafields Hämatoxylin. Gez. bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).

**Fig. 14.** Querschnitt der Schleimstränge im Inneren der Ausmündungsröhren. Pikrinsalpetersäure, Hämatoxylin. Gez. bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (eingeschob. Tubus).



Fig. 1.

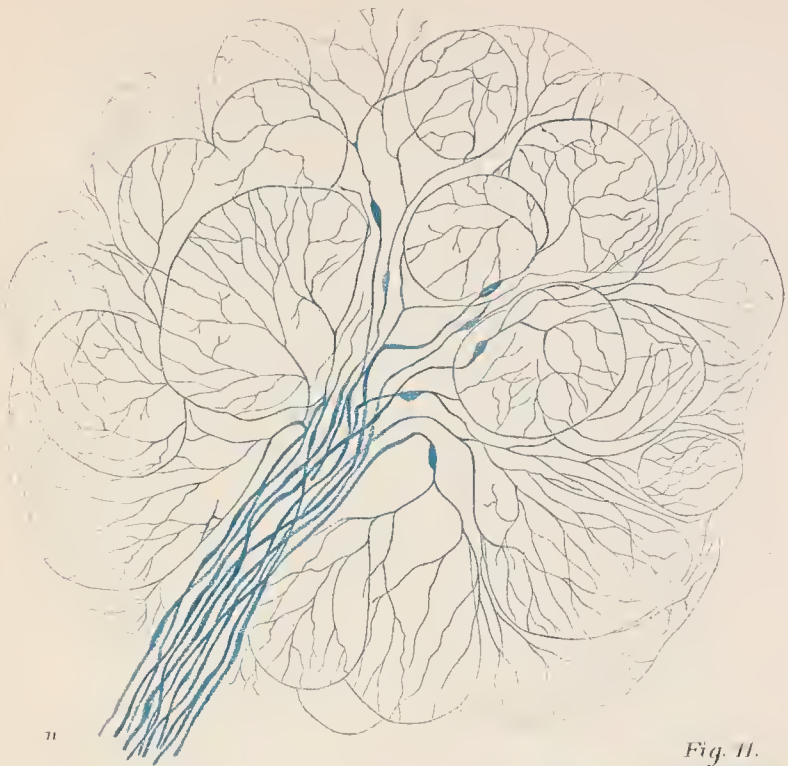


Fig. 2.

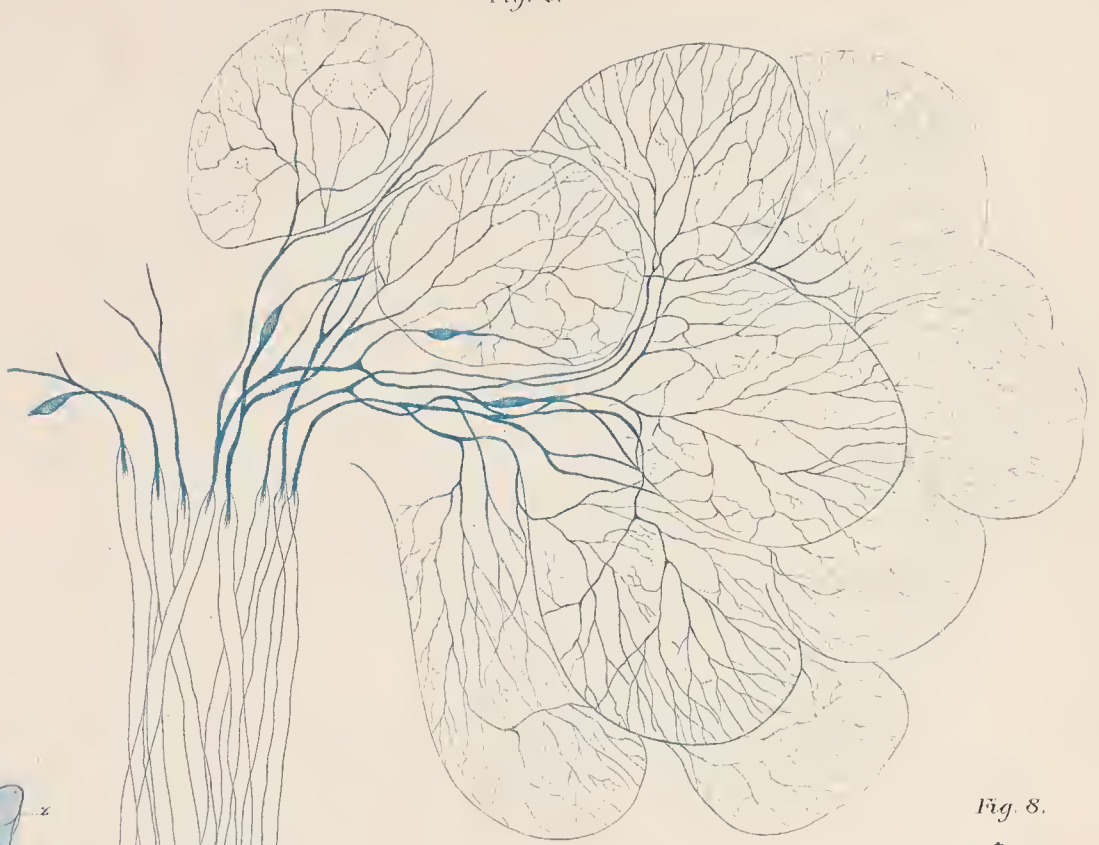


Fig. 11.

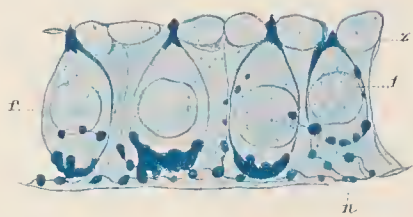


Fig. 8.



Fig. 6.

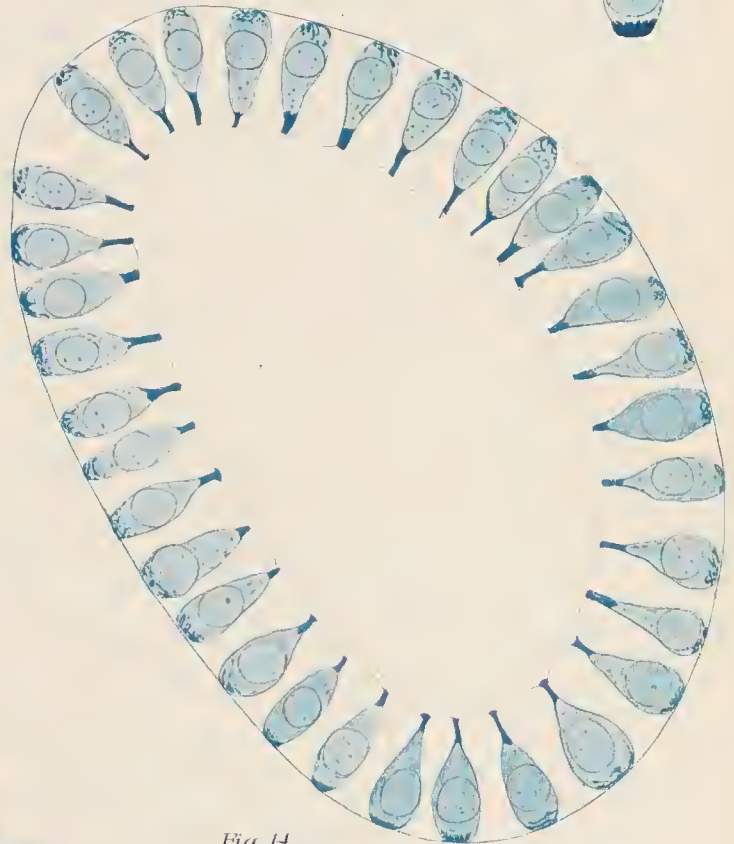


Fig. 3.



Fig. 5.

Fig. 7.

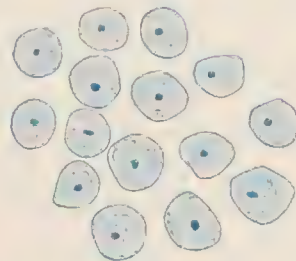


Fig. 4.

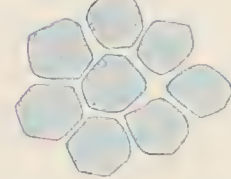


Fig. 14.

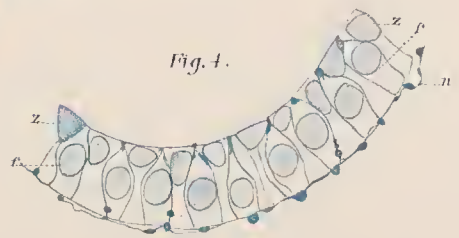


Fig. 9.

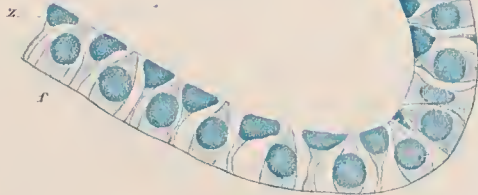


Fig. 12.

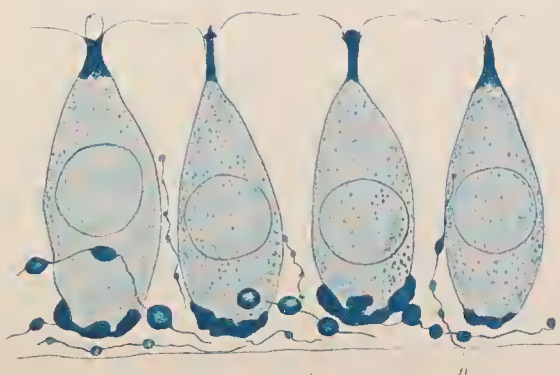


Fig. 10.



Fig. 13.





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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologische Untersuchungen](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [NF\\_8](#)

Autor(en)/Author(s): Retzius Gustaf Magnus

Artikel/Article: [Zur Kenntniss der Lorenzinischen Ampullen der Selachier 75-82](#)