

# UEBER DIE ENDIGUNG DER NERVEN IM ELEKTRISCHEN ORGAN VON RAJA CLAVATA UND RAJA RADIATA.

Taf. XIX—XXI.

Für die Lehre von der peripherischen Endigung der Nerven ist die Frage von der Endigungsweise der Nervenfasern im elektrischen Organ der elektrischen Fische von recht grosser Bedeutung. Bekanntlich ist dieses Thema schon lange von hervorragenden Histologen bearbeitet worden. In erster Linie suchte man dasselbe in dem betreffenden Organ von *Torpedo* zu eruiren, welches zu den höchst entwickelten Typen des elektrischen Organs gehört. Da die Geschichte der Untersuchungen dieses Organs schon mehrmals übersichtlich dargestellt worden ist, so werde ich mich darauf beschränken, auf die eingehende Litteratur-Uebersicht hinzuweisen, welche BALLOWITZ kürzlich in seiner Arbeit im 42. Bande des Archivs für mikroskop. Anatomie gegeben hat.

Im Ganzen wurde die Endigungsweise der Nerven bald als »netzförmig«, bald als »frei« aufgefasst und beschrieben. Der ersten Ansicht, von einem Terminalnetzte, wurde zuerst von v. KÖLLIKER, dann von MAX SCHULTZE, ferner von BOLL (anfangs), von CIACCIO und in letzter Zeit von BALLOWITZ und CREVATIN gehuldigt. Für eine freie Endigungsweise der Nerven traten v. A. BOLL (in späteren Arbeiten), RANVIER, W. KRAUSE und in letzter Zeit OGNEFF ein.

Da ich mich mit dem Organ von *Torpedo* — ebenso wie mit dem von *Gymnotus* und *Mormyrus* — noch nicht beschäftigt habe, werde ich auf die Frage von der Endigung der Nerven in demselben nicht näher eingehen; ich will nur hervorheben, dass die neuesten Forscher, welche mit der Golgischen Methode arbeiteten, zu verschiedenen Resultaten gelangt sind, indem BALLOWITZ und CREVATIN ein Nervenendnetz beschrieben haben, während OGNEFF eine freie Nervenendigung gefunden hat.

Das von JAMES STARK im Jahre 1844 und, von ihm unabhängig, von ROBIN im J. 1846 bei anderen Rochen entdeckte elektrische Schwanzorgan, welches lange als pseudoelektrisch angesehen wurde, bis SANDERSON und GOTCH seine wahre, obwohl nur schwach-elektrische Natur experimentel feststellten, ist auch von verschiedenen Forschern hinsichtlich der Endigungsweise der Nerven untersucht worden. Auch in Betreff dieses Organs kann ich auf die Litteratur-Uebersicht, welche BALLOWITZ in seiner im vorigen Jahre veröffentlichten Arbeit »Ueber den feineren Bau des elektrischen Organs des gewöhnlichen Rochen (*Raja clavata* L.)«<sup>1)</sup> gegeben hat, hinweisen. Ich werde deshalb nur einige wichtigere historische Data hervorheben. v. KÖLLIKER (1858), welcher bestimmt hervorhob, dass von der äusserst reichen Nervenverästelung »kein Nervenfädchen in den Schwammkörper selbst hineingeht«, äusserte in Betreff der Endigung der Nerven Folgendes: »In einigen Präparaten nun endeten dieselben hier, dicht am Schwammkörper, frei mit leichten knopfförmigen Anschwellungen, in anderen von frischen Thieren bildeten sie nach allem, was ich zu sehen vermochte, ein horizontal ausgebreitetes Netz, dessen Fasern und Maschen um ein ziemliches grösser waren, als im elektrischen Organe der Zitterrochen, und scheinen demzufolge ähnliche Verhältnisse hier obzuwalten, wie bei den Torpedines; doch wage ich bei der Schwierigkeit des Gegenstandes, indem die dicke Nervenplatte der

<sup>1)</sup> In MERKEL'S und BONNET'S Anatomischen Heften, 1897.

gewöhnlichen Rochen weder bei Flächen- noch bei Seitenansichten eine ganz klare Einsicht in ihre Verhältnisse gestattet, nicht, für die eine oder andere Anschauung mit Bestimmtheit mich zu entscheiden».

MAX SCHULTZE (1858), welcher die sog. vordere Rindenschicht entdeckte, betrachtete dieselbe als Nervenendigung, indem er zwei von einander unabhängige Nervennetze sah; er fasste sogar die ganze elektrische Platte als eine flächenhaft ausgebreitete Nervensubstanz, hervorgegangen aus einer Verschmelzung sämtlicher Nervenenden, auf. »Die Ansicht«, sagt er, »welche demnach über die Structur des Schwammkörpers gewonnen ist, ist die, dass die Intercellularsubstanz des Schwammkörpers eine direkte Fortsetzung der Nerven sei, welche vor ihrem Uebergange in erstere in Form feinsten Netze auftreten, die sich dann unter Wegfall der Maschen zu einer soliden Masse umwandeln. Diese solide Nervenmasse ist theils in Plättchen spaltbar als Wiederholung der schon in den Netzen ausgesprochenen Tendenz zur Plättchenbildung, theils feinkörnig solide».

Eine neue Auffassung vom elektrischen Organ im Ganzen wurde durch die Entdeckung BABUCHIN's (1870—76), dass sich dieses Organ zuerst als Muskelgewebe anlegt und während der Entwicklung aus quergestreiften Muskelfasern hervorgeht, angebahnt. Zwar hatte, wie BALLOWITZ hervorhebt, schon lange vorher (1854) STANNIUS die Verwandtschaft zwischen dem Schwanzorgan von Raja, welches er indessen nicht für elektrisch hält, und dem quergestreiften Muskel erkannt. Und auch v. KÖLLIKER hatte die grosse Aehnlichkeit des Schwammkörpergewebes mit dem Muskelgewebe hervorgehoben. Durch BABUCHIN's Untersuchungen wurde aber die Verwandtschaft der betreffenden Gewebe sicher erwiesen.

Dann zeigte EWART in vier Abhandlungen (1888—93), dass das elektrische Organ bei den schwach elektrischen Rochen in verschiedener Ausbildung vorkommt, indem es bei einigen auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe stehen bleibt, bei anderen sich höher entwickelt. Bei allen untersuchten Arten findet sich anfangs in den Embryonen an der Stelle des elektrischen Organs funktionsfähiges quergestreiftes Muskelgewebe, Muskelkegel, welche allmählig Napfform annehmen, indem das dicke Vorderende eine Einsenkung der Fläche zeigt; diese Form erhält sich bei einigen (*Raja radiata*, *circularis*, *fullonica*) mehr oder weniger distinct während des ganzen Lebens, während bei den meisten Arten (*Raja clavata*, *batis* etc.) das Organ die Gestalt der elektrischen Platte annimmt. Im Ganzen zeigt die *Raja radiata* die niedrigste und primitivste Beschaffenheit des elektrischen Organes, welches bei ihr auch von viel geringerer Grösse ist; die Binnensubstanz der Nöpfe, welche einen langen hinteren Ausläufer haben, ist schön quergestreift und enthält in sich noch zahlreiche zerstreute Kerne; jeder Napf ist auch von einer dünnen gekernten Membran umgeben, welche von dem Sarcolemma der gewöhnlichen Muskelfaser nur wenig zu differiren scheint.

Betreffs der Nervenendigungen im elektrischen Schwanzorgan der Raja-Arten sagt EWART, dass die während des Verlaufes durch die Bindegewebszellen haltende, gelatinöse Substanz sich dichotomisch theilenden Nervenfasern, nachdem sie ihre Markscheide abgegeben haben, noch Kerne besitzen. Die äusserst fein gewordenen marklosen Nervenfasern, welche während ihres Verlaufes an der Platte mit einander nie anastomosiren, sind in Betreff ihrer Endigungsweise sehr schwer zu eruiren. »What becomes of the axis cylinder, I have been unable to make out«, sagt EWART. »Recently Dr PURVIS, who has devoted much time to this question, states that in one series of preparations he found the nerves terminating in very minute enlargements on the surface of the electric layer. Whether the axes cylinders terminate abruptly in minute swellings, as is the case according to Fritsch in the Torpedo, or form a network so delicate that it escapes detection, I am not in a position to say. There seems no doubt, however, that, as pointed out in a former paper, the terminal twigs of the nerves form immediately in front of the electric layer a nearly regular series of loops. These loops, which are very characteristic, stand at nearly right angles to the surface of the disc; as the terminal twigs reach the nervous lamina, the protoplasm is, as it were, heaped up around the axes cylinders thus forming an almost continuous series of minute cones«. Die nervöse Lamelle, an welcher diese Terminalschlingen (terminal loops) endigen, zeigt ein gestreiftes Aussehen, was zwar wahrscheinlich von geringer Bedeutung ist, aber auf eine principiell ähnliche Zusammensetzung des elektrischen Organs bei den verschiedenen Rochenarten hindeutet. Die gekernte Lamelle der elektrischen Schicht besteht aus einer Lage von gekörntem Protoplasma, in welchem zahlreiche breite ovale Kerne in beinahe regelmässigen Abständen eingebettet liegen; in der nächsten Umgebung der Kerne scheint das Protoplasma nicht granulirt zu sein, indem es sich durch Goldchlorid etc. nicht färbt. »As to the origin of the nuclei«, sagt EWART, »it is difficult to determinate, but it is extremely probable that, as suggested by Dr BEARD, they are derived from nerve cells which found their way to the developing muscle during the formation of the nerves and the motor plate«.

Im vorigen Jahre veröffentlichte BALLOWITZ in MERKEL-BONNET's Anatomischen Heften seine wichtigen Untersuchungen »Ueber den feineren Bau des elektrischen Organs des gewöhnlichen Rochen (*Raja clavata* L.)«, wo er,

wie früher bei Torpedo, bei der Erforschung dieses Organs — ausser einer Reihe anderer Methoden — zum ersten Mal auch die Golgische Methode geprüft hatte. Jedes Element besteht nach BALLOWITZ aus dem *elektrischen Gewebe* mit seinen *drei* Schichten (der *vorderen*, glatten *Rindenschicht*, der lamellären oder mäandrischen *Innensubstanz* und der *hinteren*, unregelmässig netzförmigen *Rindenschicht*) und der Nervenendausbreitung (dem Homologon der motorischen Nervenendplatte). Durch die Golgifärbung erhält man eine der vorderen Rindenschicht entsprechende, hellbraunroth tingierte, siebartig durchlöchernte Membran, welche bei starker Vergrösserung eine äusserst feine Zeichnung zeigt, die aus kleinsten, punktförmigen Kreisen und Hohlräumen besteht; in dünnen Partien sieht man feinste, äusserst zarte, braun gefärbte Fädchen, welche sich mit Aesten zu einem äusserst engmaschigen Netzgerüst verbinden. In den hellen Löchern erkennt man je einen ovalen Zellkern. »Die vordere Rindensubstanz wird also«, sagt BALLOWITZ, »gebildet von einer dünnen Platte aus einem filzartig dichten, feinfädigen, äusserst engmaschigen Netzgerüst und von zahlreichen, in besondere Lücken des Netzgerüsts eingelagerten Zellen. Das Netzgerüst ist als eine spezifische Zwischensubstanz aufzufassen, als deren Bildner die Zellen angesehen werden müssen«. Die Rindensubstanz wurde bisher als Protoplasma oder protoplasmatisch angesprochen. »Davon«, sagt BALLOWITZ, »kann aber keine Rede sein«. Es handelt sich um eine wesentlich modifizierte Zwischensubstanz. In den mit Sublimat gehärteten und mit Anilinfarben tingierten Präparaten konnte BALLOWITZ in der Rindenschicht feine Stäbchen, »elektrische Stäbchen«, die in ausserordentlich grosser Zahl den Netzbalken, und zwar nur ihrer Hinterfläche ansitzen, nachweisen. Die *Nerven* endigen nach BALLOWITZ in zweifacher Weise. In dem *einen* Falle gehen die Nervenendäste in relativ breite, durch die Golgimethode intensiv schwarz oder schwarzbraun gefärbte, abgeplattet cylindrische, glatte Streifen über, die sich nur eine kurze Strecke verfolgen lassen und keinen Stäbchenbesatz zeigen. In dem *zweiten* Falle treten die Aeste in nähere Beziehung zu dem Stäbchennetz. Die Nervenenden gehen unter Verschmälerung direct in die stäbchenführenden Netzstreifen über. Nach BALLOWITZ können aus seinen Befunden folgende Schlussfolgerungen kaum von der Hand gewiesen werden: Die Netze »bestehen aus einer Hülle und einem Inhalt. Dem hinteren, der vorderen Rindenschicht an- und eingedrückten Theil der Hülle sitzen die Stäbchen dicht gedrängt auf, der vordere Theil der Hülle ist von ihnen frei. Die Grenze zwischen dem stäbchenlosen und stäbchenträgenden Abschnitt der Hülle bezeichnet der Ansatz der Membran, welche die Netzstreifen trägt. Diese Membran entspricht dem Sarkolemm des Elektroblasten«. Demnach gehören die Stäbchen ursprünglich nicht der Netzausbreitung, sondern dem Sarkolemm an. Nach der Verschmelzung wird das Sarkolemm an der Vorderfläche zum Träger der Netzausbreitung. Mit der Hülle des Stäbchennetzes hängt die Scheide der letzten Nervenenden kontinuierlich zusammen. Ferner gehen die Achsenylinder der Nervenbranche direkt in den von der Hülle umgebenen Inhalt des Netzes über. »Nach meiner persönlichen Ueberzeugung, wie ich offen gestehe«, sagt BALLOWITZ, »handelt es sich auch hier um ein Nervenendnetz, das sich in seiner Anordnung vollständig mit dem deckt, was ich als 'Stäbchennetz' benannt habe«. Es ist also die den Stäbchenbesatz tragende Hülle von dem davon umschlossenen nervösen Inhalt des Netzes zu unterscheiden. In der lamellären *Innenschicht* fand BALLOWITZ auch feinste, sehr eigenthümliche Netze. Es schien ihm, dass diese Netze sich stets in der Mitte der hellen Lamellensubstanz befinden, also an der Stelle der ehemaligen Hensen'schen Mittelscheibe, d. h. mitten in der ehemaligen metabolen (anisotropen) Substanz. Bisweilen wollte es ihm scheinen, als ob die Körnchennetze, durch die Lamellensubstanz hindurch, mittelst senkrechter Fädchen miteinander in Verbindung treten; die Netze hängen ferner mit dem Netzgerüst der vorderen und hinteren Rindensubstanz zusammen. Die dunklen und hellen Lamellen der Innensubstanz alternieren in regelmässiger Folge. Die dunklen zeigen gewöhnlich eine Zusammensetzung aus einer mittleren dunklen, schmalen, nicht unterbrochenen Linie und, dicht vor und hinter ihr, aus je einer einfachen Reihe etwas unregelmässig gestalteter, ziemlich gleichgrosser Körnchen mit je einer äusserst schmalen Zone zwischen jeder Körnchenreihe und der Mittellinie. Es liegen hier die letzten Reste der Muskelfibrillen vor. In der Mitte der hellen Lamellen sah er auch nicht selten eine Reihe von unregelmässig tingierten Körnchen. Nach dem entsprechen wohl die Mittellinie der dunklen Lamellen der Krause'schen Linie (der Zwischenscheibe) und die beiden Körnchenreihen den Nebenscheiben, wogegen die dunkle Linie in der hellen Lamellenzone der Hensen'schen oder Mittelscheibe entsprechen würde. In der Innensubstanz sah BALLOWITZ zwischen den Lamellen spärliche Kerne. Nach seiner Ueberzeugung ist die Lamellensubstanz für die Physiologie des elektrischen Organs von gar keiner Bedeutung mehr. Er stellt zuletzt einen Vergleich der Befunde bei Raja und Torpedo an.

In seiner Arbeit »Ueber die Entwicklung des elektrischen Organes bei Torpedo« (His' Archiv f. Anat. und Physiol., Physiol. Abth., 1897) fügt OGNEFF in Betreff der Verhältnisse bei den schwach elektrischen Rochen Folgendes hinzu: »Ohne in die Einzelheiten einzugehen, will ich hier noch bemerken, dass ich auch bei diesen

Fischen nach jeder möglichen Behandlung der Präparate (Osmium, Gold, Silberimprägnation nach *Cajal*) freie Nervenendigung gefunden habe. Anfangs glaubte ich auch, dass die schwachen Organe sich von den starken nur hauptsächlich dadurch unterscheiden, dass in den ersten die embryonalen Verhältnisse der letzten für immer erhalten bleiben. Jetzt aber muss ich annehmen, dass die freie Nervenendigung überhaupt als allgemeine Regel für alle elektrischen Organe gelten muss».

Hinsichtlich meiner Studien über die peripherischen Nervenendigungen bei Wirbelthieren und Wirbellosen wünschte ich schon lange Gelegenheit zur Untersuchung des elektrischen Organes der Fische zu erhalten. Da meine Erfahrungen überall auf *freie*, nicht netzförmig anastomosirende Endigungen hinweisen, so war ich über die Ergebnisse der eingehenden und mit den neuesten Methoden ausgeführten Untersuchungen von *BALLOWITZ* erstaunt, indem dieser Forscher sich von der netzförmigen Endigungsweise der Nerven im elektrischen Organe sowohl bei *Torpedo*, wie bei *Raja* überzeugt hatte. Da ich über motorische Nervenendigungen recht ausgedehnte Erfahrungen gewonnen und ich in denselben immer nur plexusartige Verästelungen, aber keine Netze gefunden habe — falls Anastomosen hier vorkommen, wie einige Forscher meinen, sind sie jedenfalls höchst selten und secundär entstanden — so erschien es mir sehr merkwürdig, dass in dem mit Muskelgewebe so nahe verwandten elektrischen Organe die Nervenendigungen so intensiv netzförmig sein sollen. Die Befunde von *BALLOWITZ* waren v. A. mit der Golgischen Methode gewonnen. Diese Methode ist gewiss für die Erforschung motorischer Nervenendigungen sehr werthvoll; aber gerade am elektrischen Organe der Fische, wo die von *BALLOWITZ* beschriebenen eigenthümlichen, den Nervenendigungen so innig ansitzenden Fädchennetze durch die Golgische Färbung hervorgerufen werden, schien mir die fragliche Methode kaum geeignet, die Frage endgültig zu lösen.

Ich beabsichtigte deshalb, bei der Eruirung des fraglichen Organes die Ehrlichsche Methylenblau-Färbung zu prüfen. Zwar waren die Erfahrungen von *BALLOWITZ* betreffs dieser Methode nicht besonders ermuthigend. »Mit der Methylenblau-Methode nach *EHRLICH*«, sagt er, »hatte ich bei *Raja* wenig Glück»; »allerdings«, fügt er hinzu, »konnte ich noch nicht allzu viele Versuche damit anstellen».

Da ich mich recht viel mit dieser Methode beschäftigt habe, hoffte ich durch passende Modificationen derselben zum Ziele zu gelangen. Erst im vorigen Sommer (1897) fand ich Zeit und Gelegenheit, diese Untersuchung vorzunehmen, und zwar auf der schwedischen zoologischen Station bei *Kristineberg* in *Bohuslän*. Von *Raja clavata* stand mir reichlich frisches Material zu Gebote; auch von *Raja batis* erhielt ich Exemplare; von *Raja radiata* war aber an diesem Orte kein einziges Exemplar zu bekommen. Ich entschloss mich deshalb, die Untersuchungen auf *Raja clavata* zu beschränken, was um so viel mehr Sinn hatte, als *BALLOWITZ* seine Untersuchungen ebenfalls bei diesem Thiere ausgeführt hatte.

## 1. *Raja clavata*.

Nach mehreren vergeblichen Versuchen mit der Methylenblau-Methode, wobei ich bei noch lebenden oder eben getödteten Thieren die Farblösung bald ins Blutgefässsystem, bald mittelst Stichinjection interstitiell in das elektrische Organ einführte, gelang es mir in der That, sehr schöne Färbungen der Nervenendigungen in diesem Organe zu erhalten. Es zeigte sich dabei, dass die scharfe Färbung erst nach vorsichtiger Zerzupfung des Organs unter der Loupe und nach dem Zutritt der Luft zu dem Gewebe eintrat. In dieser Weise konnte ich nicht nur eine vollständige Färbung der zu den »elektrischen Elementen« gehörenden Nervenverästelungen, sondern auch der Nervenendigungen bekommen. Die vorsichtig isolirten vorderen Platten (die vordere Rindenschicht) der Organe boten in der Flächenansicht ein schönes Bild dar, indem sie von blauen Körnchen, zu welchen die ebenfalls blau gefärbten, dichotomisch getheilten Nervenfasern traten, ganz überstreut waren. Bei starker Vergrößerung erwiesen sich die gruppenweise angeordneten Körnchen als rundliche, ovale oder länglich ausgezogene Plättchen, welche eine auffallende Aehnlichkeit mit den motorischen Endigungen quergestreifter Muskelfasern darboten. In *Fig. 1* und *2* der *Taf. XX* habe ich zwei Partien solcher Flächenansichten wiedergegeben. Man sieht die äusserst feinen, dichotomisch verästelten Nervenfasern mit ihren Endausläufern in einer Reihe oder Gruppe von solchen

Plättchen endigen. Zwischen den einzelnen Plättchengruppen ist stets ein ungefärbter Zwischenraum. Nie sah ich die Gruppen mit einander anastomosiren. Ein »Netz« war nie vorhanden. Aber auch zwischen den Plättchen einer und derselben Gruppe kamen keine anderen Verbindungen vor, als durch die Nervenfasern selbst, indem, diese Fasern sich verzweigten, ausserdem an den Seiten oft von mehreren solchen Plättchen besetzt waren und weiter hinliefen, um zuletzt in einem Plättchen zu endigen. Die Plättchen sind übrigens von recht verschiedener Grösse und oft von unregelmässiger Gestalt mit eingebuchteten oder etwas gezackten Rändern. Hin und wieder hängen zwei oder drei Plättchen, gewissermassen an einander angereiht, zusammen (s. die Figuren). Es geht dies schon aus den citirten Figuren (1 und 2) hervor; noch deutlicher wird es aber bei sehr starker Vergrösserung (Zeiss 2 mm. Ap. 1,30), in welcher Fig. 3 eine kleine Partie einer solchen Flächenansicht wiedergibt. Ueberall waren indessen die Plättchen scharf begrenzt; nie sah ich einen directen Zusammenhang derselben mit dem umgebenden Gewebe, welches ganz ungefärbt blieb; nur mit den Nervenfäserchen hingen sie zusammen; ich betone diese Thatsache, weil die von BALLOWITZ mit der Golgischen Methode dargestellten Fasernetze bei Färbung mit Methylenblau nie hervortraten.

In der beschriebenen Weise wurden grosse Partien, oft sogar die ganze vordere Fläche, der vorderen Rindenschicht der elektrischen Elemente gefärbt, und zwar bis zum Aussenrande, wo die Plättchen ganz distinct aufhören. Auf der ganzen Vorderfläche der genannten Schicht sind also die Plättchen in ganz derselben Weise angeordnet.

Die betreffenden Präparate liessen sich zuweilen sowohl durch pikrinsaures, als durch molybdensaures Ammoniak fixiren. Die citirten Figuren sind nach den in der letztgenannten Weise fixirten Präparaten gezeichnet. In solchen Präparaten erscheinen die Plättchen nicht homogen, sondern scheckig gekörnt mit einzelnen eingestreuten grösseren und stärker gefärbten Körnchen.

Andere Theile als die eben beschriebenen färbten sich mit Methylenblau in den elektrischen Elementen nicht.

Ich ging dann zu der Golgifärbung über, um nachher die mit dieser Färbung erhaltenen Bilder mit den Methylenblau-Präparaten zu vergleichen.

Es gelang mir bald, eine Menge von gefärbten Partien zu erhalten, welche mit den Methylenblau-Bildern genau übereinstimmten. Zwar färbten sich nicht so grosse Partien wie bei Anwendung der Ehrlichschen Methode, sondern im Allgemeinen nur kleine Stellen; hin und wieder bekam ich aber auch grössere Stücke der Fläche gefärbt. In Fig. 2 der Taf. XXI habe ich eine in dieser Weise gefärbte Partie in der Flächenansicht wiedergegeben. Offenbar liegen hier dieselben Gewebstheilchen, wie die eben beschriebenen blaugefärbten der Ehrlichschen Präparate, in schwarzer Färbung vor. Die feinen Nervenfasern treten hier mit ausserordentlicher Schärfe hervor und lassen sich in ihrem Verlaufe und ihren Theilungen sehr genau verfolgen. Ihre Endverästelungen endigen mit schwarz gefärbten Plättchen von ganz denselben Formen und derselben Anordnungsweise, wie die blauen Plättchen der Methylenblaupräparate. In Fig. 4 der Taf. XXI habe ich eine kleine Partie eines solchen Golgischen Präparates in der starken Zeiss'schen Vergrösserung wiedergegeben; diese Figur entspricht ja dem blauen Bilde der Fig. 3 der Taf. XX. In den Golgi-Bildern erscheinen indessen die Ränder der Plättchen etwas mehr gezackt, als in den Ehrlichschen Präparaten.

In Längsschnitten erhielt ich oft die in dieser Weise gefärbten Partien in Seitenansicht. In Fig. 1 und 3 der Taf. XXI sind zwei solche Stellen, die letztere in der starken Zeiss'schen Vergrösserung, wiedergegeben. Man sieht hier die stark gefärbten Nervenfasern sich nach dichotomischer Theilung mit ihren Endästen zu der vorderen Fläche der vorderen Rindenschicht begeben und dort mit schwarz gefärbten Plättchen endigen, welche, von der Seite gesehen, ungefähr wie Füsse (oder Schuhe) aussehen; sie sind gegen die Rindenschicht mit scharfer Grenze abgesetzt.

Wenn man nun diese Bilder mit den von BALLOWITZ gelieferten vergleicht, so findet man auf seiner Taf. XXVI—XXVII in den Fig. 23—28 mehrere, welche offenbar mit den oben beschriebenen übereinstimmen. Die Fig. 23 ist eine Seitenansicht, in welcher man die Endigung der verästelten Nervenfäserchen in schwarzen Plättchen sieht; in Fig. 28 erkennt man drei in stärkerer Vergrösserung wiedergegebene solche Endplättchen, in welchen die Nervenfäserchen enden. In den Fig. 24—27 sind einige Bruchstücke der Plättchengruppen von der Fläche her dargestellt, in welchen indessen ein paar Anastomosen zu sehen sind. Nach diesen Figuren zu urtheilen sieht es aus, als ob BALLOWITZ nur kleine Bruchstücke von solchen Plättchengruppen, und diese auch nicht besonders schön und erläuternd, gefärbt bekommen. In meinen Präparaten erhielt ich oft viel reichere und ausgedehntere Färbungen der Plättchengruppen. Es ist daher nicht zu verwundern, dass BALLOWITZ seine Bilder, da.

er diese gefärbte Plättchen oft mit dem von ihm beschriebenen Fasernetze in engem Zusammenhang erhielt und an ihrer unteren Fläche auch seine Stäbchen sah, in der oben angegebenen Weise deutete.

Wie sind nun die durch Golgifärbung darstellbaren Plättchen zu erklären?

Nachdem ich, wie oben beschrieben wurde, stets an der Vorderfläche der vorderen Rindenschicht die Anordnung der mit den Nervenenden zusammenhängenden, äusserst zahlreichen Plättchen in reiner, distincter Form durch Methylenblau hervorgerufen habe und die von mir ebenfalls in reichlicher Zahl durch die Golgifärbung dargestellten Bilder auf das genaueste mit den Methylenblaubildern übereinstimmen, so betrachte ich es als sicher gestellt, dass wir in diesen nicht anastomosirenden Plättchen die wahren Nervenendigungen zu erblicken haben. Hinsichtlich ihrer Form und Anordnung stimmen sie auch mit ihren Verwandten, den motorischen Nervenendigungen, genau überein. Der Typus ist ganz derselbe.

Wie sind aber dann die Anschauungen und Bilder von BALLOWITZ zu erklären?

In meinen Präparaten habe ich oft und in grosser Zahl die von diesem Forscher beschriebenen Netze gefärbt bekommen. Diese Bildungen sehen in der That sehr eigenthümlich aus und sind nicht leicht zu deuten. Sie liegen aber, wie auch BALLOWITZ angiebt, immer unter, d. h. nach hinten von den beschriebenen Nervenendplättchen, welche stets auf der vorderen Fläche der vorderen Rindenschicht in rein flächenhafter Ausbreitung sitzen, aber dieser Schicht nicht angehören, sondern von ihr etwas hervorragen; die Plättchen sitzen der Rindenschichtfläche gewissermassen wie auswendig angeklebt an. Dicht unter, oder richtiger, hinter ihnen entsteht durch die Golgifärbung in der Rindenschicht die eigenthümliche, gewöhnlich hellbraun gefärbte Netzbildung, gewissermassen als ein die Plättchen mit der Rindensubstanz verbindendes Element. Die Rindensubstanz färbt sich selbst oft dunkelbraun mit hellen ovalen Lücken und breiteren Maschen, wie die Fig. 6 und 10 von BALLOWITZ es zeigen. Dass die hellen Lücken kernführenden Zellen entsprechen, hat BALLOWITZ dargelegt. Da ich zu seiner Beschreibung nichts Besonderes hinzu zu fügen habe und ich übrigens in Betreff der Deutung der fraglichen Bilder noch zu keinen sicheren Schlüssen gelangt bin, so werde ich auf dieselbe nicht näher eingehen. Mein Ziel bei dieser Untersuchung bei diesem Thiere war eigentlich das Studium der Nervenendigungen. Deshalb werde ich hier auch die Structur der lamellären Substanz und der hinteren Rindenschicht, welche von BALLOWITZ schon eine so eingehende Besprechung erfahren haben, nicht berühren. Ich komme aber vielleicht ein anderes Mal, wenn ich Gelegenheit gefunden haben werde, auch frisches Material von Torpedo zu erhalten, darauf zurück.

## 2. *Raja radiata*.

Dagegen war es diesmal mein Ziel, die bis jetzt bekannte niedrigste Form der elektrischen Organe genauer zu studiren. In Folge dessen habe ich diesen Sommer zwei Plätze unserer Westküste besucht, wo ich die *Raja radiata* zu finden hoffte, nämlich *Arilds läge* und *Varberg*. An diesen beiden Orten gelang es mir in der That, einige, im Ganzen aber nur fünf, Exemplare von diesem Fische in frischem Zustande zu bekommen. Sowohl mit der Ehrlichschen, wie mit der Golgischen Methode gelang es mir auch, schöne Färbungen der Nervenfaserbüschel und der Nervenendigungen in den elektrischen Elementen zu erhalten. Das übrige Material wurde in Sublimatlösung, in der Flemmingschen Mischung und in Kromkali-Formolmischung gehärtet.

Die Anordnung und die Gestalt der »elektrischen Elemente«, die ich, um einen Terminus technicus zu erhalten, *Elektrotheken* (vom griech.  $\Theta\eta\kappa\eta$ , Fach, abgeschlossenes Stück<sup>1)</sup>) nennen will, ist schon bei *Raja radiata* von EWART eingehend geschildert worden, weshalb ich von ihrer ausführlichen Darstellung absehen kann. Hier sei nur hervorgehoben, dass das ganze Organ bei dieser Art viel kleiner, sowohl relativ kürzer, als schmaler, als bei den anderen Rochen ist. Es bildet jederseits einen schmalen, ungefähr cylindrischen, an beiden Enden zugespitzten Strang, welcher vom hintersten Schwanzende etwa bis an die Mitte des Schwanzes reicht. Das ganze Organ besteht aus an einander gereihten, dicht gedrängten Elementen, welche jedoch ohne Schwierigkeit mit Nadeln von einander getrennt werden können, indem das sie verbindende, losere, Blutgefässe und Nervenbündel enthaltende Bindegewebe eine solche Trennung nicht verhindert. Jedes Element, jede Elektrotheke, für sich stellt ein abgeson-

<sup>1)</sup> Ich möchte sie am liebsten *Elektromeren* benennen; diese Benennung könnte aber durch Vergleichung mit den *Myomeren* zu Missverständnissen führen. *Elektrosomen* würde nicht gut passen, weil das Wort »Somen« schon für die kleinsten Partikelchen (Centrosomen etc.) im Protoplasma gebraucht worden ist. Das Wort »Elektrocisten« scheint mir zu viel auf die umgebende Kapsel hinzuweisen. Der Name »Elektroblast« passt nur für die frühen Entwicklungszustände, nicht für die schon ausgebildeten Elemente.

deres Stück, ein kleines selbstständiges Organ dar. Die Gestalt der einzelnen Elektrotheken wechselt zwar etwas; im Ganzen stellt aber die von EWART beschriebene konische, Rüben- oder Napfform mit lang ausgezogenem, fadigem hinterem Ausläufer, welche dem früheren Entwicklungsstadium dieser Theile bei anderen Rochen entspricht, die typische Form dar. Durch den Druck der angrenzenden Elektrotheken, Muskeln und Nervenbündel wird aber die Gestalt der einzelnen Organe mehr oder weniger verändert und unregelmässig. Der hintere Ausläufer, welcher sich zwischen die nach hinten hin befindlichen Elektrotheken windet, kann verschieden lang sein. In der Fig. 4 der Taf. XX habe ich ein Exemplar abgebildet, welches einen nur ganz kurzen Ausläufer hat. Sowohl am Ausläufer selbst, als noch mehr an dem Halse des Organs, von welchem der eigentliche Ausläufer ausgeht, sieht man fast an jeder Elektrothek Ausbuchtungen und zwischen ihnen Einschnürungen, die nicht früher beschrieben zu sein scheinen. Nach vorn von diesem sich stark verschmälernden Theile ist die Oberfläche des bauchig verdickten Organs glatt, ohne Einschnürungen. Am vorderen Ende verschmälert es sich wieder etwas und senkt sich beim erwachsenen Thiere, wie EWART nachgewiesen hat, schalenförmig ein, so dass die vordere Fläche mehr oder weniger vertieft und von einer hervorragenden Kante umgeben ist. Beim jüngeren Thier — ich erhielt nur ein einziges solches, welches eine Körperlänge von etwa 10 Cm. (bis zur Schwanzwurzel) hatte — sah ich die noch vorhandene convexe Erhebung oder niedrige Kuppelform der vorderen Fläche.

Auf dieser Fläche ruht ein gelatinöses, sehr durchsichtiges Bindegewebe, durch welches die Nervenverästelungen verlaufen. Eine dicke markhaltige Nervenfasern, welche sich vom angrenzenden Nervenbündel abzweigt, zieht bis zu einem Punkt, der ungefähr mitten über (nach vorn von) der vorderen Fläche liegt; hier theilt er sich mit kleinen Zwischenräumen mehrmals dichotomisch, zuweilen auch trichotomisch (Fig. 4, 5, 10 der Taf. XX), stets aber mit Ranvier'schen Einschnürungen. Oft ist der eine dieser Theiläste schmaler als der andere. Gewöhnlich erhalten alle diese Aeste jenseits der Einschnürung die Markscheide wieder; es kommt aber auch vor, dass einzelne von ihnen keine Markscheide mehr bekommen. Sie biegen sich nun in schön kuppelförmiger Gesamtanordnung nach der vorderen Fläche der Elektrothek hin, sich wiederholt dichotomisch theilend, wobei sie bald alle die Markscheide abgeben und als marklose, feine Fasern bogenförmig nach der genannten Fläche ziehen. Die von EWART hiervon gelieferten Abbildungen (The electric Organ of Raia radiata, Phil. Transactions Vol. 179 (1888), Pl. 79 u. 80) sind gar zu schematisch und nicht naturgetreu, weshalb ich in meinen Figuren 4, 5 und 10 der Taf. XX und Fig. 1—5 der Taf. XIX das Verhalten der Nervenfasern möglichst genau nach den Präparaten wiedergebe. Die Nervenfasern anastomosiren während des ganzen Verlaufes nicht mit einander und tragen hier und da, wie EWART richtig angegeben hat, ihnen seitlich anliegende Kerne. Diese Kerne gehören offenbar der noch vorhandenen, aber äusserst dünnen und eng anschmiegenden Schwannschen Scheide an; an den schmalen marklosen Fasern liegen diese Kerne nicht selten an den Theilungsstellen oder in ihrer unmittelbaren Nähe (Fig. 5, 8 und 9 der Taf. XX). Zuweilen biegen sich die Aeste eine Strecke bogenförmig oder guirlandenartig nach der Seite hin um und geben dabei hier und da feine Aeste ab, welche mehr oder weniger vertical gegen die vordere Fläche der Elektrothek ziehen (Fig. 4, 8 und 10 der Taf. XX; Fig. 1, 3 und 4 der Taf. XIX). Von der Seite gesehen bekommt in dieser Weise die feinste Nervenverästelung das Aussehen, welches in Fig. 4 der Taf. XIX (Golgi-Präparat) wiedergegeben ist. Die Art der Verästelung habe ich übrigens in den Fig. 3 und 5 ders. Taf. genau nach Golgi-Präparaten abgebildet. In der Nähe der Vorderfläche der Elektrothek sieht man hier, von der Seite betrachtet, ein dichtes Büschel von feinen Aestchen, welche in mehr oder weniger senkrechter Richtung bis an die genannte Fläche ziehen. V. A. in guten Golgi-Präparaten lassen sich die Aestchen mit ausserordentlicher Schärfe verfolgen. Sie sind hier und da etwas knotig und körnig, erreichen die Oberfläche, ohne zu anastomosiren, und bilden *nie* solche Schlingen, wie sie EWART beschrieben und abgebildet hat — es rühren seine Abbildungen vollständig von Trugbildern her — sondern biegen an der Oberfläche der vorderen Rindensubstanz um und laufen mit ihren Endigungen an derselben vorüber. Diese Endigungen lassen sich v. A. in Flächenansichten oder schiefen Ansichten der Rindensubstanz in schönster Weise cruiren, und zwar sowohl an den Golgischen, wie an den Ehrlich'schen Präparaten.

Bei dem jungen Thier erhielt ich mittelst der Golgischen Methode eine Menge vorzüglicher Bilder dieser Endigungen; an den hier noch kuppelförmig (convex) gestalteten Vorderenden der Elektrotheken liessen sich die Nerven sehr deutlich bis in ihre Endigungen hinein verfolgen. In Fig. 1—3 der Taf. XIX habe ich einige solche Bilder wiedergegeben. Man erkennt hier ganz den Typus der motorischen Nervenendigungen, und zwar in noch reinerer Weise, als bei der *Raja clavata*. Die Nervenfasern endigen, indem sie sich verästeln, mit kleinen Plättchen von etwas wechselnder Gestalt und Grösse, und zwar in der Weise, dass jedes Aestchen mit einigen Plättchen versehen ist, die mit einander nie netzförmig verbunden sind. Es sind also, wie man sagt, *freie*

Endigungen, welche wie die Ansicht von der Seite her deutlich lehrt, alle in einer Fläche neben einander liegen (Fig. 4 der Taf. XIX). Beim älteren Thier, wo sich die vordere Fläche der Elektrothek, wie EWART nachgewiesen hat, schalenförmig einsenkt, ist die Form und Anordnung der Nervenendigungen ganz wie beim jungen Thier (Fig. 3 der Taf. XIX, nach einem Golgi-Präparat).

Die Ehrlichsche Methode giebt nun mit den beschriebenen vollständig übereinstimmende Bilder. In Fig. 5 der Taf. XX liegt das schalenförmige Vorderende einer Elektrothek vor, wo man die starke markhaltige Nervenfasern in ihren Verästelungen bis in die Endplättchen hinein verfolgen kann, und Fig. 8 stellt ein Präparat dar, wo das Vorderende der Elektrothek noch etwas convex war; man sieht hier schief von der Seite her die Anordnung der Plättchen sehr schön.

Hin und wieder gelingt es bei vorsichtiger Zerzupfung, die ganze vordere Rindenplatte von der Elektrothek abzulösen. In solchen vorher mit Methylenblau gefärbten Präparaten lässt sich die Anordnung der Endplättchen und der in ihnen endigenden Nervenfasern oft mit vorzüglicher Schärfe eruiren; in Fig. 10 der Taf. XX ist ein solches Präparat, eine schalenförmige Rindenplatte, wiedergegeben; an der unteren Fläche dieser Platte sieht man ein paar ihr anhängende Kerne der Rindensubstanz.

Um das Verhalten der Nervenästchen zu den Endplättchen noch genauer darzulegen, habe ich in den Fig. 6, 7 und 9 der Taf. XX einige Partien mit möglicher Genauigkeit und bei etwas stärkerer Vergrößerung wiedergegeben; zwei von diesen Aestchen (Fig. 7 und 9) sind weit, bis in die Nähe der Endigung, mit einer Markscheide versehen; gewöhnlich geben die Aestchen die Markscheide früher ab. Man sieht hier die Nervenenden, gerade wie an den quergestreiften Muskelfasern, in Endplättchen übergehen; bald sitzen ihnen solche Plättchen seitlich an, bald durchlaufen sie gewissermassen die Plättchen, indem die Faser sich an der äusseren Seite fortsetzt, um in dem folgenden Plättchen zu endigen; Anastomosen kommen sonst bei den Plättchen nicht vor. Die Endigungsweise ist *frei, nicht netzförmig*.

Alle diese Plättchen der Nervenenden liegen nun zerstreut, in schöner Anordnung, auf der vorderen Fläche der vorderen Rindenschicht; zwischen ihnen finden sich mehr oder weniger breite Zwischenräume, welche mit Methylenblau nicht gefärbt werden; auch bei der Golgischen Färbung bleiben diese Zwischenräume gewöhnlich ungefärbt. Die Endplättchen finden sich in derselben Anordnung bis an den Aussenrand der vorderen Rindenschicht und hören dort mit bestimmter Grenze auf (s. z. B. Fig. 5, 8 und 10 der Taf. XX).

Wie verhalten sich nun die Endplättchen zu der vorderen Rindenschicht? Dieses lässt sich an Längsschnitten der Elektrotheken gut eruiren. In den Fig. 6—9 der Taf. XIX habe ich einige solche Präparate abgebildet. Man sieht hier die verästelten Nervenenden mit ihren knöpfchenförmigen Endplättchen, gerade wie bei *Raja clavata*, auf der Vorderfläche der Rindenschicht endigen, ohne in dieselbe einzudringen; sie sitzen dieser Schicht offenbar nur angeklebt an. Bei *Raja radiata* habe ich hier durch die Golgi-Färbung nie die eigenthümlichen, von BALLOWITZ bei *Raja clavata* beschriebenen Fasernetze bekommen und auch nie etwas erhalten, was mit den elektrischen Stäbchen dieses Forschers indentificirt werden konnte. Dagegen lassen sich in der vorderen Rindenschicht einige Strukturen nachweisen, welche denen anderer Rochen homolog sind.

Schon in Methylenblau-Präparaten, welche etwas länger — eine Stunde oder mehr — gelegen haben, und in denen die Nervenendigungen in der Regel entfärbt sind, treten die von EWART bei *Raja radiata* beschriebenen zahlreichen Kerne gefärbt hervor. Fig. 4 und 5 der Taf. XX geben ihre Anordnung wieder. Man sieht sie, wie bei *Raja clavata*, in zerstreuter Anordnung, zahlreich in der vorderen Rindensubstanz, und auch an der ganzen Oberfläche der Elektrothek bis in die hinterste Spitze des Ausläufers hinein. Im optischen Durchschnitte und an Schnitten eingebetteter und mikrotomirter Präparate sieht man sie überall auch in der Innensubstanz der Elektrothek eingestreut. Nicht selten sind sie der Länge nach reihenartig angeordnet (Fig. 4 der Taf. XX). Sie liegen alle nach innen von der dünnen Scheidenmembran, dem Elektrolemm der Elektrothek, sind rundlich-oval oder etwas mehr länglich ausgezogen und mit einer kleinen, sie umschliessenden Zone von Körnchen versehen, die gewöhnlich an den Enden des Kerns liegen.

In den Golgi-Präparaten treten diese Kerne nur selten und auch nur undeutlich hervor; zuweilen sind sie jedoch bräunlich gefärbt und gut sichtbar. Nicht selten färbt sich aber die vordere Rindenschicht bräunlich; dann erkennt man in ihr helle ovale Räume, in welchen je ein länglicher Kern durch die Kernfärbungsmittel nachgewiesen werden kann. In Fig. 10 der Taf. XIX ist eine kleine Partie eines solchen Golgi-Präparates in der Flächenansicht wiedergegeben; zwischen den hellen Räumen sieht die Substanz der vorderen Rindenschicht gekörnt aus. In Fig. 11 ders. Taf. ist eine andere solche Partie abgebildet, wo die Kerne nicht sichtbar sind. Die hellen Räume entspre-

chen, wie bei der *Raja clavata*, ovalen Zellen, deren Protoplasma ungefärbt geblieben ist. Zuweilen kommt es indessen vor, dass sich die äussere Umgebung der einzelnen Zellen gefärbt hat (Fig. 12 der Taf. XIX) und nur die Innenzone hell geblieben ist. Es ist nun in der That nicht leicht in solchen Präparaten zu entscheiden, wo sich die Zellengrenzen finden und wie sich die zwischen den Zellen befindliche Substanz verhält. In Längsschnitten von Golgi-Präparaten gelang es mir jedoch, hier und da Stellen zu finden, wo sich einzelne Partien der vorderen Rindenschicht gefärbt hatten. Es zeigte sich dann, dass eigenthümliche körnige Fäserchen tingirt waren, welche senkrecht durch die Substanz der Rindenschicht zogen. In Fig. 6 und 7 der Taf. XIX sind einzelne Fäserchen dieser Art wiedergegeben; und in Fig. 8 und 9 ders. Taf. sind dickere Partien von ihnen zu sehen. Man sieht hier, dass die perlenschnurartig körnigen Fäserchen, welche überall etwa dieselbe Gestalt darbieten und nie verzweigt zu sein scheinen, dicht neben einander und mit einander parallel die ganze Dicke der Rindenschicht durchlaufen, indem sie mit wenig scharf abgesetzter Grenze gegen die Innensubstanz stehen und bis an die obere (vordere) Fläche der Rindenschicht reichen. Die meisten Fäserchen sind senkrecht gegen die Oberfläche angeordnet; hier und da trifft man aber auch einzelne Fäserchen oder Gruppen von ihnen, die schief gerichtet oder gebogen und geknickt sind (Fig. 6 und 7). Zuweilen findet man grössere Gruppen von Fäserchen gefärbt (Fig. 8 und 9), und es hat dann den Anschein, als ob eine Zelle in jeder Gruppe läge; solche Gruppen scheinen den in Fig. 12 in schiefer Ansicht der Schicht abgebildeten Zellkörpern zu entsprechen; in den senkrechten Schnitten sieht man aber deutlich die Anordnung der gekörnten Fäserchen, welche oft in der Peripherie der Gruppe etwas nach der Seite gerichtet sind; in der unteren (hinteren) Partie der Gruppe ist die Faseranordnung undeutlich, wird aber nach der Oberfläche hin deutlich ausgeprägt.

Diese perlenschnurartigen Fäserchen, welche gewissen Protoplasmafäserchen sehr ähnlich sind, reichen in vollständiger Färbung bis an den Ansatz der Nervenendplättchen (Taf. XIX, Fig. 7, 8, und 9), stehen aber offenbar mit ihnen in keinem directen Zusammenhang. Mit den von BALLOWITZ bei der *Raja clavata* beschriebenen elektrischen Stäbchen scheinen sie auch nicht indentificirbar zu sein.

Erwähnenswerth ist es, dass sich die fibrilläre Structur, obwohl nur undeutlich, auch an den ungefärbten Stellen der vorderen Rindenschicht nachweisen lässt, indem dieselben in senkrechter Richtung schwach gestreift erscheint.

Andere Structures, als die oben beschriebenen, lassen sich mittelst der Golgimethode in der vorderen Rindenschicht nicht darlegen.

Durch die erwähnten Methoden tingirt sich aber auch sowohl die *Innensubstanz*, als die *hintere* und *laterale Rindenschicht*. Die letztere erweist sich oft als eine dicke Schicht von körnigem Aussehen und enthält die oben erwähnten, kernführenden Zellen; diese Schicht steigt an den Elektrotheken nicht selten hoch empor; sie verdünnt sich aber stark an dem dicksten Theil derselben bis zum Uebergang in die vordere Rindenschicht. An den dünnen Stellen der seitlichen Rindenschicht liegen deshalb die Kerne der Aussenmembran dicht an; an den dicken Partien befinden sie sich dagegen gewöhnlich etwas von der Membran entfernt, indem sie von der Substanz der dickeren lateralen Rindenschicht umgeben sind. In den ausgebuchteten Stellen der lateralen-hinteren Partien der Elektrotheken findet man fast immer Kerne eingestreut.

Diese laterale Rindenschicht färbt sich nun hier und da durch die Golgi-Methode; es lässt sich in ihrer Substanz ebenfalls eine derjenigen der vorderen Schicht ähnliche Zusammensetzung aus gekörnten, mehr oder weniger senkrechten, dicht gedrängten Fäserchen nachweisen, eine Thatsache, welche von besonderem Interesse ist.

In der Innensubstanz tritt schon ohne Golgi-Färbung in der seitlichen Ansicht eine sehr scharfe Querstreifung von alternirenden, helleren und dunkleren (scharf lichtbrechenden, glänzenden) Linien, d. h. Lamellen hervor. Diese Querstreifung zeigt sich bei solcher Färbung noch mehr ausgesprochen, indem die dunkleren Lamellen bräunlich gefärbt werden und als punktirte Linien hervortreten. Diese Pünktchen liegen in gewissen Abständen angeordnet (Taf. XIX, Fig. 14). Die punktirten Linien, welche Durchschnitten von Lamellen entsprechen, liegen in verschiedener Entfernung von einander, bald sehr dicht, bald in etwas grösseren Abständen (Fig. 11 und 14 der Taf. XIX). Oft erkennt man dann auch diese Linien überquerende andere Linien, welche in gewissen Abständen von einander die Innensubstanz der Elektrotheken in der Längenrichtung durchspinnen. In der Fig. 11 der Taf. XIX sieht man solchergestalt von der in schiefer Lage befindlichen zellenführenden vorderen Rindensubstanz solche Längsstreifen ausstrahlen, welche die Querlinien überqueren; und in Fig. 13 derselben Tafel erkennt man diese Längsstreifen, welche auch etwas gekörnt erscheinen, noch besser.

Die Natur der Längsstreifen lernt man aber an Querschnitten der Innensubstanz besser verstehen. In Fig. 15—18 der Taf. XIX sind Partien solcher Querschnitte wiedergegeben. Man sieht hier, mehr oder weniger

scharf ausgesprochen, ein Netzwerk von dreieckigen oder polygonalen Maschen, welche sich stellenweise zu dickeren Zwischenwänden sammeln. Das Aussehen dieser Fachwerke, welche den Längsstreifen des Längsschnittes entsprechen, erinnert in hohem Grade an dasjenige der Cohnheim'schen Felder der Muskelfasern. Offenbar hat man es hier mit einem ähnlichen Structurverhältniss zu thun. Es ist hier eine Substanz vorhanden, welche dem Sarcoplasma der Muskelfasern entspricht; durch dieselbe ist die quergestreifte Innensubstanz der Elektrotheken in Säulchen getheilt, welche den Kölliker'schen Säulchen der Muskelfasern entsprechen. Wie bei diesen, ist auch das »Sarcoplasma« hier und da zu stärkeren Zügen angesammelt, dieses namentlich aber dort, wo Zellenkerne liegen (Fig. 13). Es stellt die Reste des nicht zu quergestreifter Substanz umgewandelten, nicht differenzirten Protoplasmas der ursprünglichen Elektroblasten dar.

In den Maschenräumen der Querschnitte erkennt man die Körnchen, welche den Querlinien des Längsschnittes angehören (Taf. XIX, Fig. 15—18). Dagegen nimmt man hier nie eine fernere Theilung der Felder wahr, welche einer Zusammensetzung der Säulchen aus Fibrillen entsprechen würde. In Längsschnitten der Elektrotheken erkennt man auch nie in diesen Präparaten eine Zusammensetzung aus longitudinalen Fibrillen. Die Substanz spaltet sich auch nicht der Länge nach, wie die der quergestreiften Muskelfasern, in Fibrillen, wohl aber hier und da in Säulchen, und zwar nach den beschriebenen Längsstreifen.

Um die Natur der Innensubstanz und der Rindenschicht der Elektrotheken eingehender zu eruiren, als mittelst der Golgischen Methode möglich war, habe ich das mit conc. Sublimatlösung, mit Flemmingscher Mischung, mit  $\frac{1}{2}$  % Chromsäurelösung und mit Kali-Bichromat-Formolmischung behandelte Material untersucht und mit verschiedenen Färbungsmitteln (Hämatoxylin, Saffranin, Toluidin, Säurefuchsin, Biondiflüssigkeit etc.) tingirt. Im Ganzen bin ich zu Ergebnissen gekommen, welche mit denen durch die Golgi-Färbung erhaltenen genau übereinstimmen, über dieselben aber eigentlich nicht hinaus gehen. Ich werde deshalb die Beschreibung dieser Untersuchungen nur ganz kurz besprechen.

Durch die Härtung der Elektrotheken in Chromsäure und in Flemmingscher Lösung hoffte ich, eine fibrilläre Structur ihrer Innensubstanz darlegen zu können. Dies gelang aber keineswegs. Während die in den Präparaten herumliegenden quergestreiften Muskelfasern in schönster und ausgeprägteste Weise ihre fibrilläre Structur zeigten, war in den Elektrotheken keine Fibrillenstructur nachzuweisen; sie zeigten sich nie in Fibrillen, sondern nur hier und da in Säulchen gespalten.

Durch die Behandlung mit Goldchlorid erlangte ich erstens keine Färbung der Nervenenden, die sich in Betreff der Schärfe mit der Chromkali-Silber- und der Methylenblau-Färbung vergleichen liesse. In der Rinden- und der Innensubstanz traten dagegen die Kerne sehr schön hervor, und um dieselben zeigte sich die bei anderen Färbungsmethoden hell erscheinende Zone, das die Kerne umgebende Zellenprotoplasma, dunkelroth gefärbt, aber ohne scharfe Grenze nach aussen hin. In der lamellären Innensubstanz traten durch die Goldfärbung in den dunklen Querlinien ganz ähnliche Körnchenreihen wie bei der Golgifärbung hervor. Auf dem Querschnitte trat die Anordnung in Säulchen (die »Cohnheimschen« Felder) ebenso schön wie in Golgipräparaten hervor.

Die schönsten Färbungen erhielt ich mit combinirter Toluidin- und Säurefuchsinfärbung oder mit Säurefuchsin alleine, und zwar v. A. bei dem in Flemmingscher Mischung gehärteten Material; gute Präparate bekam ich auch von dem in derselben Weise gefärbten, in Sublimat gehärteten Gewebe.

Von dem in der ersten Weise behandelten (in Flem.- Misch. gehärt.) Materiale gebe ich auf der Taf. XXI einige Abbildungen (Fig. 5—11).

Die Fig. 5 stellt einen Längsschnitt durch eine ganze Elektrothek, sowohl den Körper, als den Schwanz derselben dar. Man sieht hier die oben beschriebene Vertheilung der Rindenschicht, nämlich die *vordere*, gleichmässig dicke Schicht mit den in ihrem unteren (hinteren) Theil eingelagerten Kernen, dann die *laterale* Schicht, welche vorn sehr dünn ist, weshalb die äussersten Kerne hier dem Elektrolemm dichter anliegen, hinten aber immer dicker wird und in Folge dessen die Kerne weiter von dem Elektrolemm getrennt sind, und endlich die entsprechende Schicht des schwanzförmigen *hinteren* Ausläufers, welcher zum grössten Theil aus der Rindenschicht besteht und in ihrem Axentheile eine Reihe von Kernen enthält. Ausserdem sieht man in der quergestreiften Innensubstanz die zerstreuten Kerne mit den sie umgebenden hellen Zellenzonen. In dem Schwanzausläufer nimmt man nur selten eine wirkliche Querstreifung wahr; die lamelläre Innensubstanz senkt sich selten in den Ausläufer hinab, obwohl in dickeren Exemplaren in ihm Andeutungen von solchen Streifen vorkommen können. Dagegen bemerkt man in der Axe fast immer eigenthümliche, sich in Anilinfarben stark tingirende Fäden, welche einzeln oder in Gruppen liegen. Ich sehe hier und da an diesen Fäden Querstreifen. Sie haben auf mich den

Eindruck gemacht, als ob sie mit quergestreiften Muskelfibrillen verwandt seien, was wenn es sich bestätigen sollte, gewiss von Interesse ist.

Die Fig. 6 stellt die hintere Partie einer Elektrothek dar. Man sieht hier in stärkerer Vergrößerung die schon in Fig. 5 dargestellten Gebilde im Ausläufer: die Rindenschicht, in welcher hier und da, besonders in der Aussenzone, eine senkrechte Streifung sichtbar ist, die von hellen Zonen umgebenen Kerne und die eigenthümlichen, dunkel tingirten Fäden in der Längsaxe der Ausläufers.

Fig. 7 giebt eine kleine Partie von dem senkrechten Durchschnitt der vorderen Rindenschicht wieder. Man sieht hier die tief liegenden Kerne, die senkrechte Streifung, in welcher einige Streifen stärker hervortreten, die oben (vorn) ansitzenden hellen, in eine dunkel tingirte Schicht eingebetteten Nervenendplättchen und die unten (hinten) anstossende quergestreifte Innensubstanz.

Die Fig. 8 und 10 stellen kleine Partien der Innensubstanz dar, in welcher man die Querstreifung (die Lamellen) und die Andeutungen der Längsstreifen erkennt. In den dunkel gefärbten Querstreifen sieht man die Körnelung deutlich, während in den hellen eine zerstreute Körnelung nur äusserst schwach hervortritt. Bei sehr starker Vergrößerung und guter Färbung nimmt man zwar auch in der Innensubstanz einzelne zerstreute Körner wahr (Fig. 10); fast nie sind sie aber zu wirklichen Querlinien angeordnet, weshalb ich sie kaum als ein eigentlich differenzirtes Structurelement ansehen kann.

Zuweilen hat es den Anschein, als ob, wie es *BALLOWITZ* in den Lamellen der Elektrotheken bei *Raja clavata* beschrieben hat, jeder Querstreifen aus einer mittleren Linie und zwei ihr vorn und hinten dicht anliegenden Körnerreihen bestände. An dünnen Präparaten sieht man in scharfem Bilde aber keine distincte solche Linie, sondern nur eine discrete Körner in einfacher Schicht enthaltende Lamelle. Die durch helle Zwischenräume getrennten, reihenweise angeordneten Körnchen geben gewissermassen den Anschein einer Längsstreifung der Substanz, die sich aber im Inneren der Säulchen in keiner anderen Weise demonstrieren liess.

In der Fig. 9 sieht man ein Stück der Innensubstanz, welches sich der Länge nach in Säulchen gespaltet hat.

Fig. 11 stellt in starker Vergrößerung eine kleine Partie einer dunklen Lamelle dar, in welcher man die ziemlich schwach ausgesprochene Zusammensetzung derselben aus Körnchen wahrnimmt.

Es bestätigen also die mittelst der erwähnten Härtungs- und Färbungsmethoden erhaltenen Befunde die durch die Goltgische Methode gewonnenen Ergebnisse, obwohl diese in verschiedener Hinsicht noch schärfer hervortreten. Was die Nervenendigungen betrifft, so geben die anderen Methoden keine nennenswerthen Aufschlüsse. In dieser Hinsicht sind die durch die Goltgische und die Ehrlichsche Färbungsmethode gewonnenen Ergebnisse von so ausserordentlich überlegener Beweiskraft, dass sich diejenigen der anderen Methoden in keiner Weise mit ihnen vergleichen lassen.

Was die Natur der Innensubstanz der Elektrotheken der *Raja radiata* betrifft, so steht diese Substanz, wie schon früher hervorgehoben worden ist, dem quergestreiften Muskelgewebe nahe, ist aber von ihm auch nicht unwesentlich differenzirt. Es wäre deshalb von grossem Interesse zu erfahren, ob sie noch kontraktile ist, ebenso ob das Organ Elektrizität zu erzeugen vermag. Auch wäre es von Interesse zu eruiren, ob die Innensubstanz doppeltbrechende Elemente enthält, oder nicht. Ich besitze für solche Untersuchungen leider kein passendes (in Alkohol gehärtetes) Material.



## Tafel XIX.

### Das elektrische Organ von *Raja radiata*.

Alle Figuren dieser Tafel sind nach Präparaten gezeichnet, welche nach der Golgischen Methode behandelt worden sind.

**Fig. 1.** Zwei von der Seite gesehene, an einander liegende Elektrotheken (bei der links befindlichen ist die Spitze des Fortsatzes nicht gezeichnet), an deren breitem, proximalem Ende die sich verästelnden, schwarz gefärbten und in Endscheiben endenden Nervenfasern (*n*) sichtbar sind; *vr* bezeichnet die vordere Rindenschicht, an welcher die Nervenendscheiben liegen. Von einem jungen Thiere. Gez. bei Vér. Obj. 6 u. Ocul. 3 (eingeschob. Tubus).

**Fig. 2.** Eine schief von oben (vorn) gesehene Elektrotheke mit der Verästelung und der Endigung der Nerven (*n*). Von einem jungen Thiere. Gez. bei Vér. Obj. 6 u. Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).

**Fig. 3.** Das obere (vordere), etwas eingesenkte Ende einer von der Seite gesehenen Elektrotheke. Man nimmt die Verästelung und die Endigung der Nerven (*n*) wahr. Von einem älteren Thiere. Gez. bei Vér. Obj. 6 u. Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).

**Fig. 4.** Die Verästelung und die Endigung der Nerven einer Elektrotheke, deren Nervenendscheiben in einer Ebene liegen und gerade von der Seite gesehen sind. Gez. bei Vér. Obj. 6 u. Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).

**Fig. 5.** Einige schief von der Seite gesehene Nervenfasern aus einer Verästelung an einer Elektrotheke. Gez. bei Vér. Obj. 6 u. Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).

**Fig. 6—9.** Senkrechte Durchschnitte der vorderen Rindenschicht in seitlicher Ansicht; *n* Nervenfasern, welche mit Endscheiben endigen, die dicht auf der Rindenschicht liegen. In der Rindenschicht selbst (*vr*) erkennt man schwarz gefärbte, moniliforme Fädchen, welche grösstentheils senkrecht stehen, zuweilen aber auch schief gerichtet sind und sich bald einzeln, bald in dichten Gruppen gefärbt zeigen. Gez. bei Vér. Obj. 7 u. Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).

**Fig. 10.** Partie der vorderen Rindenschicht, von der Oberfläche gesehen. Man erkennt in der gekörnten Substanz helle ovale Räume, von denen jeder einen ovalen oder rundlichen Kern enthält. Gez. bei Vér. Obj. 7 u. Ocul. 3 (eingesch. Tubus).

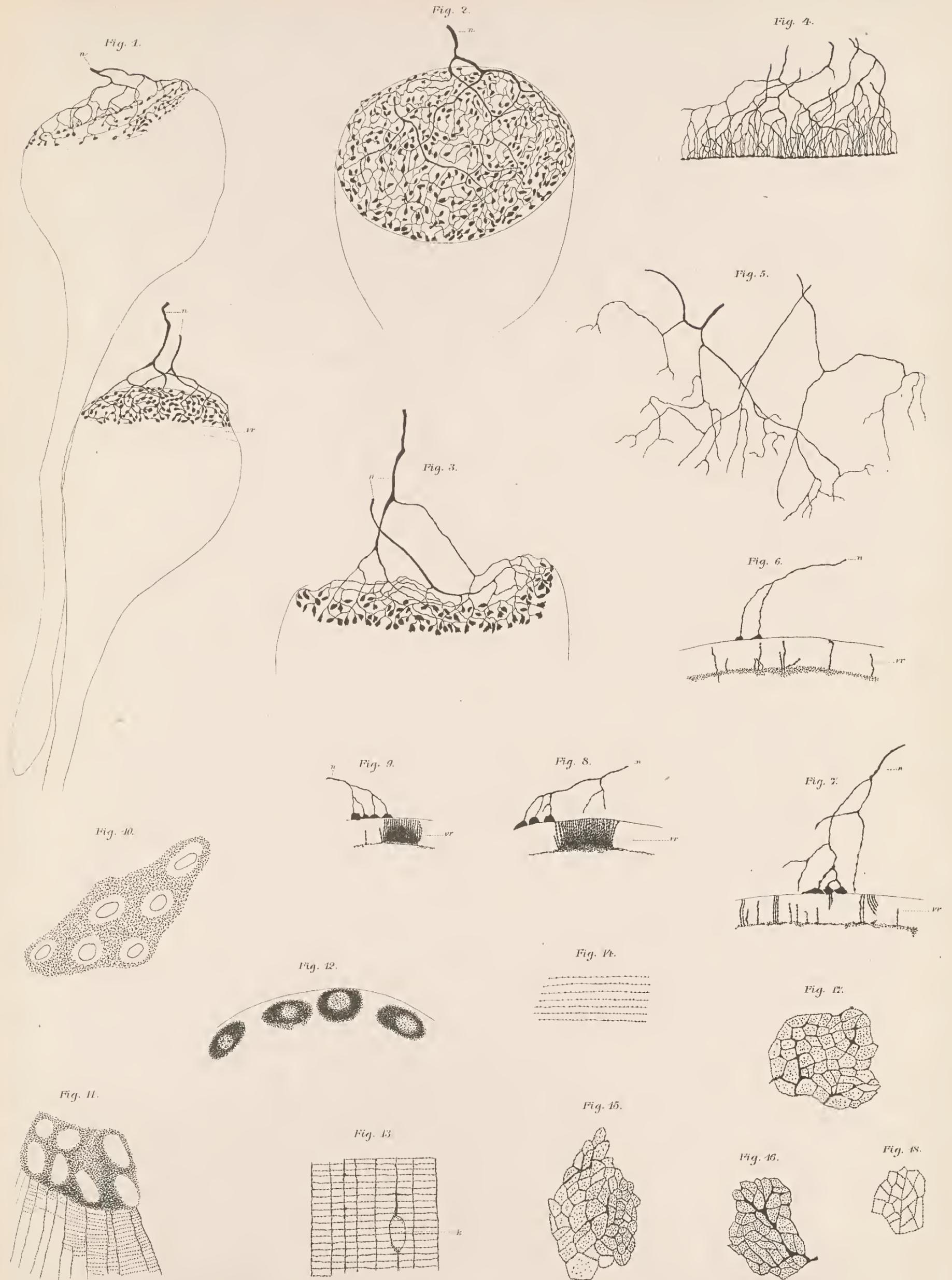
**Fig. 11.** Partie der vorderen Rindensubstanz (mit den hellen ovalen Räumen), schief von oben und von der Seite gesehen. Unten setzt sich diese Rindensubstanz in die Innensubstanz der Elektrotheke fort; man erkennt in ihr die gröberen Längsstreifen und die feinen dichten Querstreifen. Gez. bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).

**Fig. 12.** Partie der vorderen Rindenschicht einer Elektrotheke mit vier dunkel gefärbten Haufen, in deren Mitte je ein heller Raum sichtbar ist. Gez. bei Vér. Obj. 6 u. Ocul. 3 (eingeschob. Tubus).

**Fig. 13.** Partie der Innensubstanz einer Elektrotheke, von der Seite gesehen. Man erkennt die Längs- und Querstreifen; *k* ein eingeschlossener Kern. Gez. bei Vér. Obj. 7 u. Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).

**Fig. 14.** Partie der Innensubstanz, von der Seite gesehen. Man nimmt nur die gekörnten Querstreifen wahr. Gez. bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).

**Fig. 15—18.** Partien von Querschnitten der Innensubstanz der Elektrotheken, in welchen man die den Cohnheimschen Feldern entsprechenden polygonalen Maschen und die in denselben sichtbaren Körnchen wahrnimmt. Gez. bei Vér. Obj. 7 u. Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).







## Tafel XX.

### Die Nervenendigung im elektrischen Organ von *Raja clavata* und *Raja radiata*.

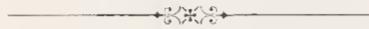
#### Sinnesnervenzellen in der Haut von *Clepsine*.

Methylenblau-Färbung.

**Fig. 1—3.** Partien von Nervenendigungen an der Vorderfläche der vorderen Rindenschicht von Elektrotheken des elektrischen Organs von *Raja clavata*, in flächenhafter Ausbreitung und von der Fläche (von vorn) gesehen; — *n* Nervenfasern, welche sich verästeln und mit Endscheiben endigen. Fig. 1 und 2 bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus), Fig. 3 bei Zeiss' Apochr. Hom. Imm. 2 Mm. Ap. 1.30 gezeichnet.

**Fig. 4—10.** Elektrotheken mit Nervenendigungen von erwachsenen Exemplaren der *Raja radiata*; — *Fig. 4* eine ganze Elektrothek mit kurzem hinterem Fortsatz von der Seite gesehen, bei Vér. Obj. 2 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus) gezeichnet; — *Fig. 5* obere (vordere) Partie einer Elektrothek mit schalenförmig eingesenkter vorderer Rindenschichtscheibe, an welcher die verästelte Nervenfasern in Endscheiben endigt. Gez. bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (eingeschob. Tubus); — *Fig. 6, 7 und 9* kleinere Partien von Nervenendigungen, gez. bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus); — *Fig. 8* die ganze Nervenendlamelle einer Elektrothek, schief von der Seite gesehen und bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus) gezeichnet; — *Fig. 10* eine ganze, von der Elektrothek abgelöste Nervenendlamelle mit der Nervenverästelung, schief von der Seite gesehen und bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (eingeschob. Tubus) gezeichnet.

**Fig. a, b und c.** Sinnesnervenzellen von *Clepsine*; — *a* vom Kopfbende, *b* und *c* von der Mitte des Körpers (Längsschnitte des Thieres durch die Falten). Gez. bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus).



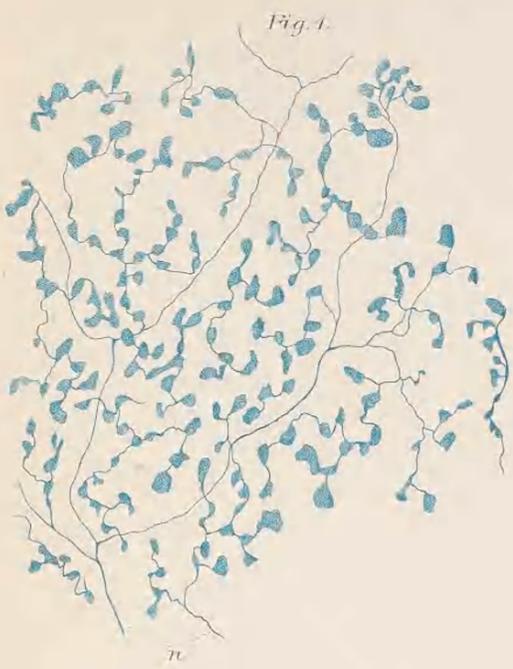


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

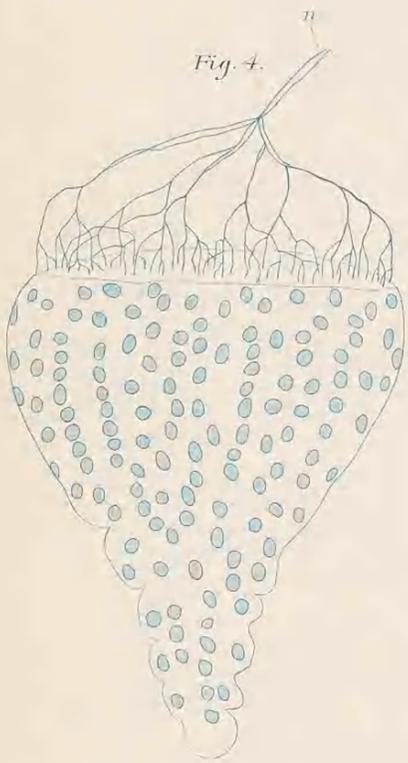


Fig. 4.

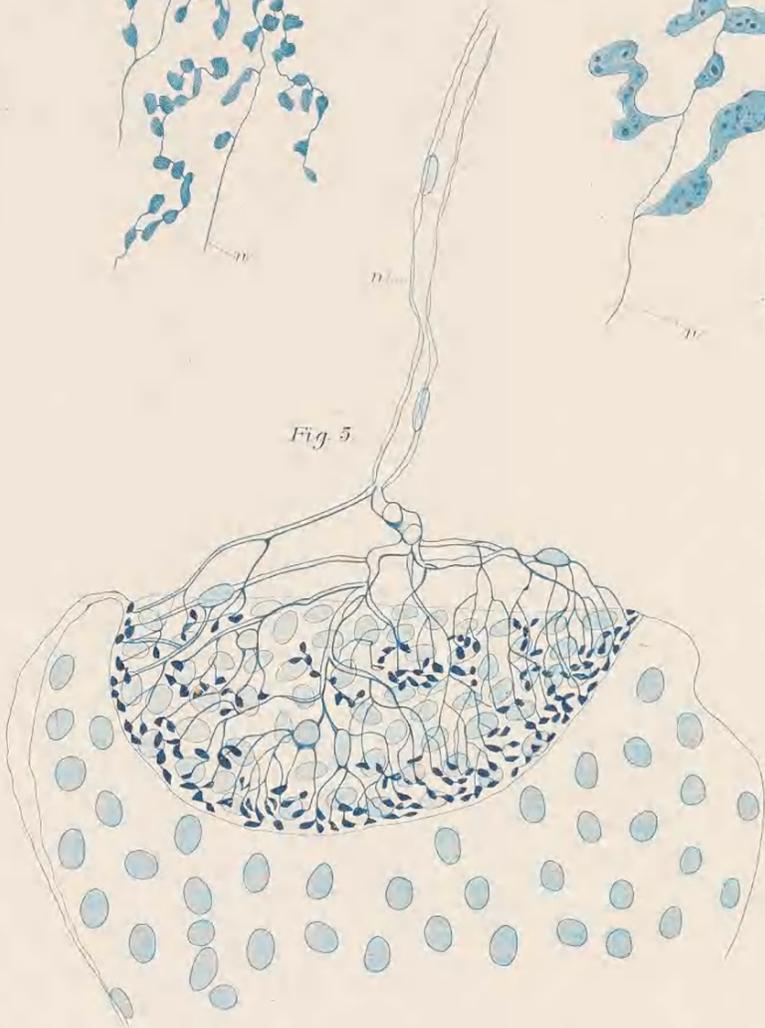


Fig. 5.

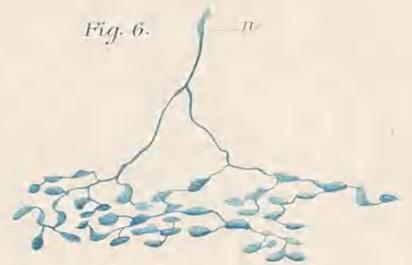


Fig. 6.

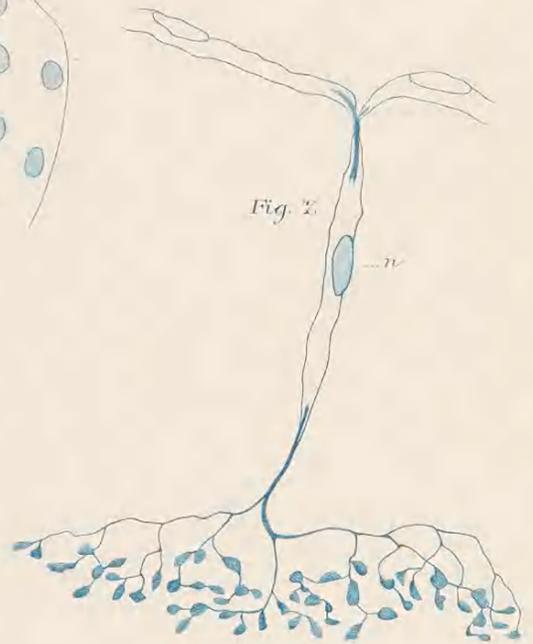


Fig. 7.

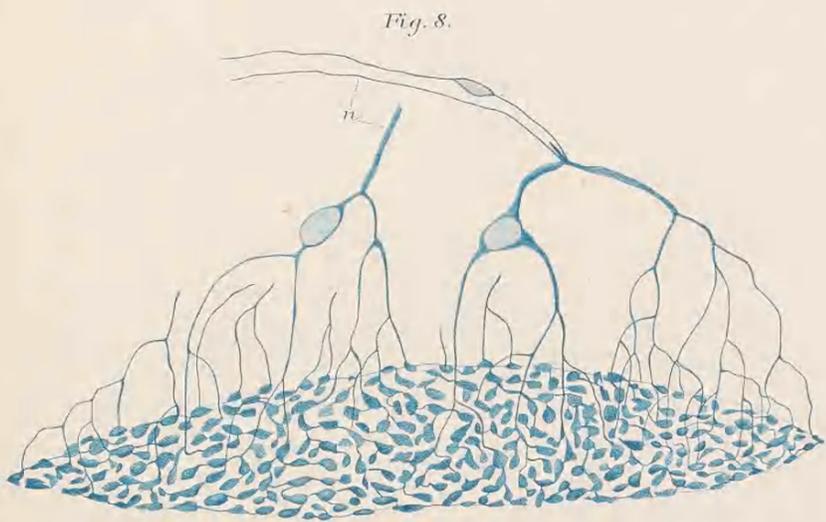


Fig. 8.



Fig. 9.

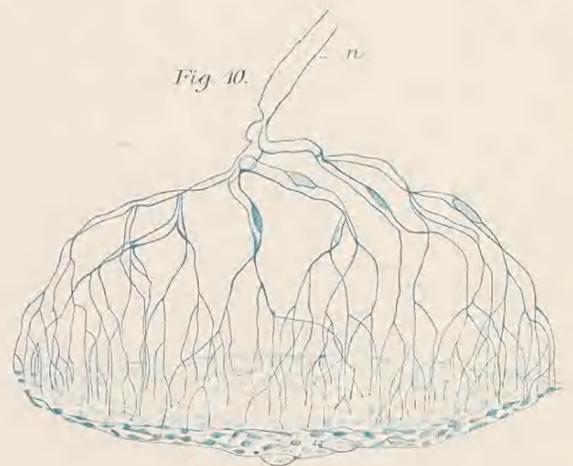


Fig. 10.

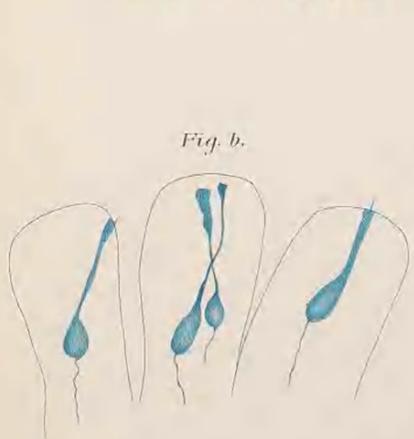


Fig. b.

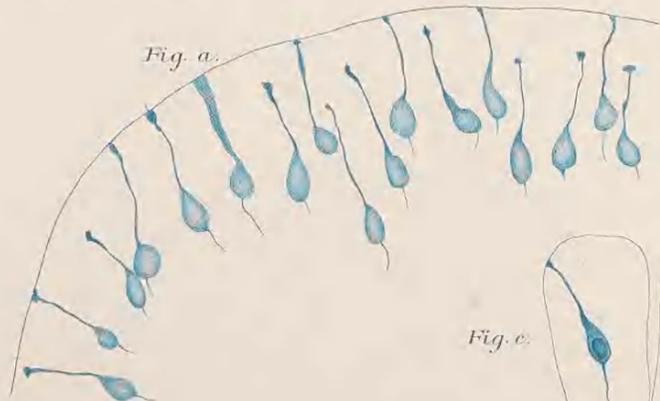


Fig. a.

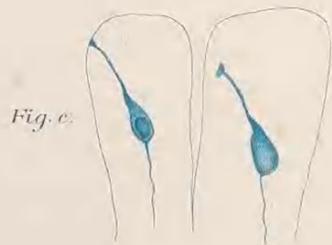


Fig. c.





## Tafel XXI.

### Das elektrische Organ von *Raja clavata* und *Raja radiata*.

Fig. 1—4. Nervenfasern (*n*) mit ihren Endplättchen, aus dem elektrischen Organ von *Raja clavata*. Golgische Färbung. — Fig. 1 und 3 aus einem Längsschnitt des Organs; man sieht hier die verästelten Nervenfasern (*n*) an die senkrecht getroffene vordere Rindenschicht (*vr*) treten und sich an ihr mit fussähnlichen Endplättchen befestigen; in Fig. 1 ist die Rindenschicht links umgebogen und ihre Fläche mit den Endplättchen in perspektivischer Verkürzung zu sehen; in Fig. 3 sind die Kerne von drei in der Rindenschicht eingeschlossenen Zellen sichtbar; in dieser Figur findet sich in horizontaler Richtung eine Streifung, welche nicht natürlich ist; an der unteren (hinteren) Fläche der Schicht sieht man in beiden Figuren die anstossenden Lamellen der Innensubstanz. — Fig. 2 und 4 stellen Partien von Endplättchen mit den in ihnen endigenden Nervenfasern (*n*) in flächenhafter Ausbreitung dar. Die Fig. 1 und 2 sind bei Vér. Obj. 6 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus), die Fig. 3 und 4 bei Zeiss' Apochr. Hom. Imm. 2 mm., 1.30 Ap. gezeichnet.

Fig. 5—11. Aus dem elektrischen Organ von *Raja radiata*. — Fig. 5. Längsschnitt durch eine Elektrothek, *vr* vordere und *sr* seitliche Rindenschicht, *f* hinterer Fortsatz; im Inneren erkennt man die Innensubstanz. Beh. mit Flemmingscher Mischung, Toluidin und Säurefuchsin. Gez. bei Vér. Obj. 2 und Ocul. 3. — Fig. 6 die untere (hintere) Partie einer Elektrothek mit dem Fortsatz (*f*), *sr* seitliche Rindenschicht; in dem Fortsatz sieht man, wie in Fig. 5, eigenthümliche kurze Stränge und kernführende helle Zellen. Beh. wie in Fig. 5; gez. bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus). — Fig. 7 senkrechter Schnitt durch die vordere Rindenschicht (*vr*), in welcher drei helle, kernführende Zellen und mehrere senkrechte Streifen zu sehen sind; vorn stösst eine Schicht an, in welcher helle Scheiben (Nervenendscheiben) hervortreten, hinten finden sich die vier ersten Lamellen der Innensubstanz. Beh. mit conc. Sublimat und Biondischer Mischung; gez. bei Winkels Obj.  $\frac{1}{24}$  (homog. Imm.) und Ocul. 3 (halb ausgezog. Tubus).

Fig. 8 und 10 kleine Partien der Innensubstanz (Längsschnitt), deren gekörnte Lamellen zu sehen sind. — Fig. 9 einige von einander getrennte Säulchen der Innensubstanz. — Fig. 11 kleine Partie einer gekörnten Lamelle in der Flächenansicht. Die Fig. 8—11 sind nach Präparaten gezeichnet, welche mit Flemmingscher Mischung, Toluidin und Säurefuchsin behandelt worden sind, und zwar Fig. 8 und 9 bei Vér. Obj. 7 und Ocul. 3 (ausgezog. Tubus), Fig. 10 und 11 bei Winkels homog. Imm.  $\frac{1}{24}$  und Ocul. 3.

Fig. 1.

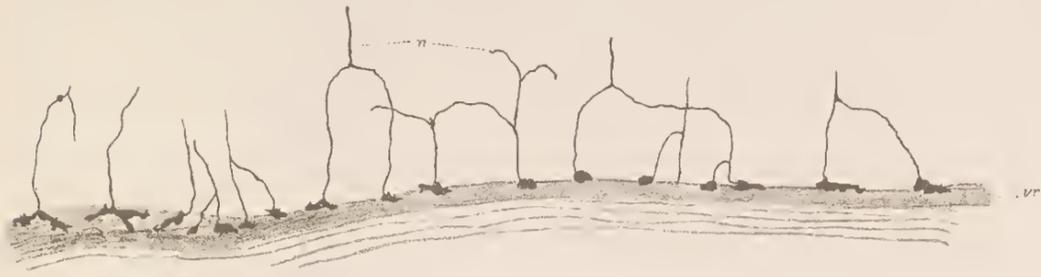


Fig. 2.

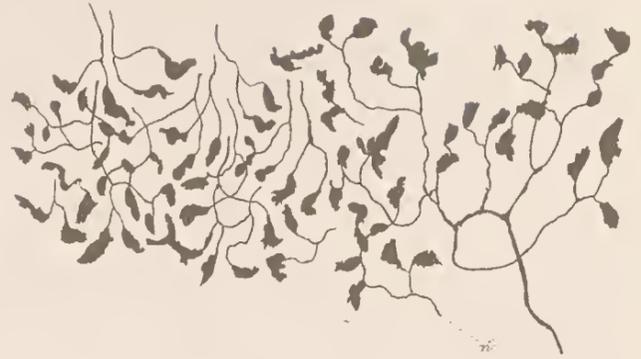


Fig. 3.

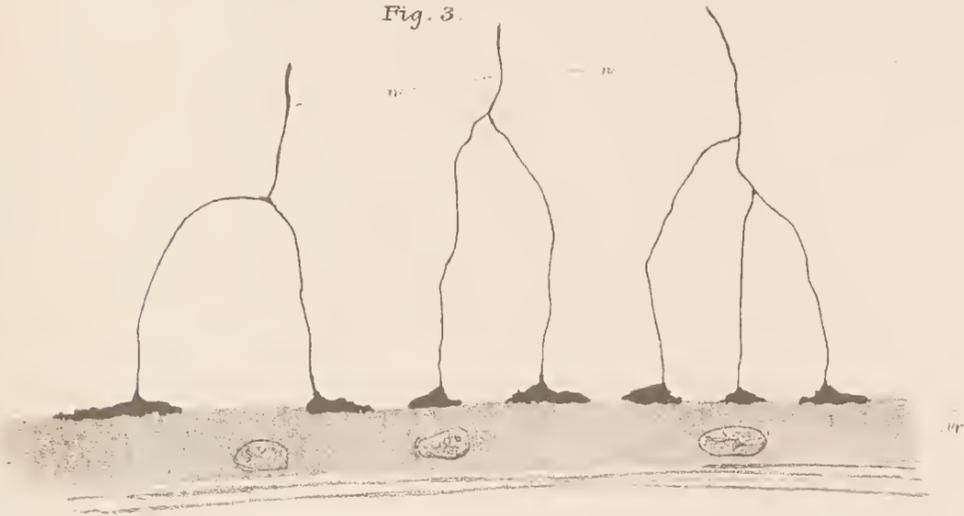


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

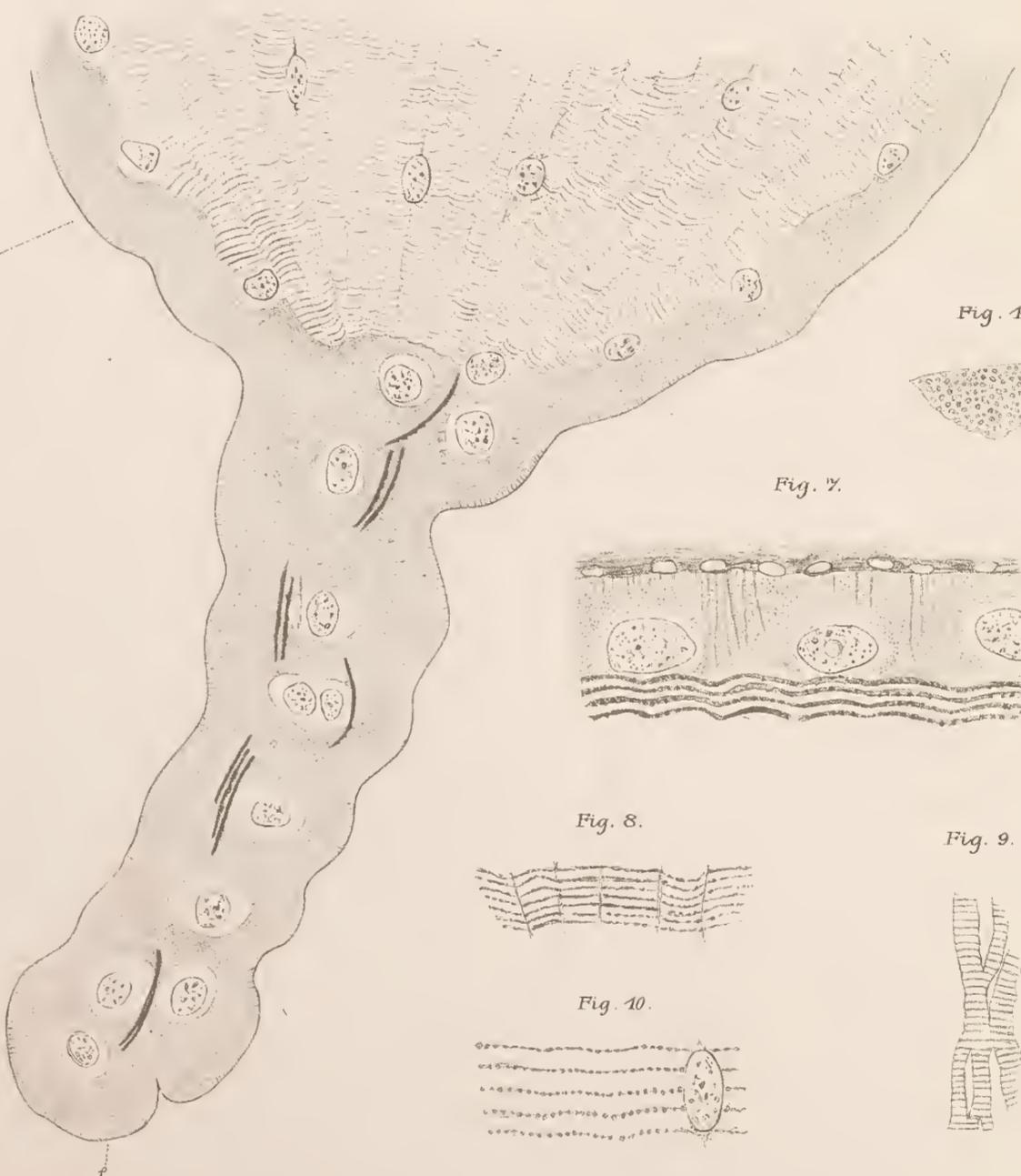


Fig. 11.



Fig. 7.

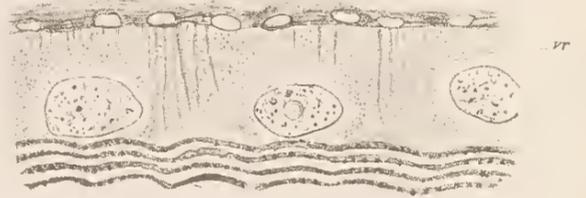


Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



# 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: [Ueber die Endigung der Nerven im elektrischen Organ von Raja Clavata und Raja Radiata 83-93](#)