AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT IN HALLE.

ÜBER
EPITHELKNOSPEN IN DER REGIO OLFACTORIA
DER
SÄUGER.

VON
J. DISSE
IN HALLE A. S.

Mit 6 Figuren auf Tafel II.

Im Jahre 1851 beschrieb Leydig (1) bei Fischen becherförmige Organe, die am Kopfe im Epithel des Integuments ihren Sitz haben, aus länglichen Epithelzellen zusammengesetzt sind, und wahrscheinlich Endorgane sensibler Nerven darstellen. Franz Eilhard Schulze (2) fand ganz gleiche Organe auch in der Mundhöhle der Fische und wies nach, dass sie hier den Zweigen des Nerv. glossopharyngeus entsprechend angeordnet sind; aus ihrem Bau schien ihm zu folgen, dass „die becherförmigen Organe eher für die Perzeption chemischer als mechanischer Einwirkungen geeignet seien“. Auch bei Amphibien fand F. E. Schulze becherförmige Organe; und Leydig konstatierte ihr Vorkommen auch bei Reptilien. Allgemeines Interesse gewannen die becherförmigen Organe, als sie durch Schwalbe (3) und Lovén (4) im Epithel der Papillae vallatae auf der Zunge von Säugern entdeckt wurden, es stellte sich eine Beziehung dieser Organe zu den Endigungen des Nerv. glossopharyngeus heraus, und sie traten damit in den Dienst des Geschmackssinnes. Nicht nur die Verbreitung, sondern auch die Zusammensetzung dieser „becherförmigen Organe“ oder „Epithelknospen“, und ganz besonders ihre Beziehungen zu den sensiblen Nerven sind vielfach und eingehend untersucht worden; vorwiegend sind die Untersuchungen an den Epithelknospen der Zunge angestellt, und es hat sich darüber eine ziemlich umfangreiche Reihe von Arbeiten angesammelt. Es ist weder unsere Aufgabe, noch liegt es in unserer Absicht, eine genaue Übersicht des Inhalts aller

Untersuchungen hier zu geben; wir wollen die Litteratur nur so weit heranziehen, als notwendig ist für die Beurteilung der wesentlichen Eigenschaften einer Epithelknospe, ihres Aufbaus und ihres Verhaltens zu den Nervenendigungen. Die Litteratur bis zum Jahre 1880 findet sich vollständig in dem Werk von F. Merkel (5); die neueren Arbeiten sind zusammengestellt durch Hermann (6), G. Retzius (7, 8) und v. Lenhossék (9).

Leydig (1) hatte festgestellt, dass die becherförmigen Organe aus langen, die ganze Dicke des Epithels durchsetzenden Cylinderzellen zusammengesetzt sind; deshalb heben sie sich in dem geschichteten Plattenepithel des Integuments gut hervor. Er hielt die Organe für hohle Gebilde, und nannte sie deshalb „Becher“. F. E. Schulze (2) erkannte, dass die genannten Organe solide sind; er entdeckte ihre Zusammensetzung aus zweierlei Zellarten. Zwischen den langen Cylinderzellen finden sich spindelförmige Zellen vor, die einen peripheren, glatten, und einen centralen, varikösen Fortsatz besitzen; sie gleichen ganz den von Max Schultze entdeckten Riechzellen. Auf dem peripheren Fortsatz dieser spindelförmigen Zellen fand F. E. Schulze (10) späterhin starre Härchen aufsitzend, die etwa 0,002 mm lang sind. Sie sind leicht konisch, endigen zugespitzt, und ragen frei über den freien Pol der Epithelknospe heraus. Diese spindelförmigen, auf dem peripheren Fortsatz ein Härchen tragenden Zellen sind die „Sinneszellen“ der Knospen. Die Knospe baut sich derart aus den beiden erwähnten Zellformen auf, dass die spindelförmigen Sinneszellen vorwiegend die Mitte, die cylindrischen „Deckzellen“ vorwiegend die Peripherie einnehmen; jede Cylinderzelle ist vermittelt mehrerer, dünner basaler Fortsätze an die Unterlage des Epithels befestigt.

Eine Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Arten von Zellen fanden Lovén sowohl als Schwalbe bei den Knospen im Epithel der Papillae vallatae, auf der Zunge der Säugetiere. Lovén (4) giebt an, dass die „Geschmacksknospen“ „aus wenig-

stens zwei verschiedenen Arten von Elementen bestehen, nämlich teils aus modifizierten Epithelzellen, teils aus eigentümlichen, stäbchenförmigen Organen, welche aller Wahrscheinlichkeit nach als Nervenendgebilde aufzufassen sind“. Auch Schwalbe (3) fand die zwei Arten von Zellen vor; er machte noch auf mehrere, in allgemeiner Beziehung wichtige Punkte aufmerksam.

Die Knospen durchsetzen die ganze Dicke des Epithels; sie bleiben bei Behandlung mit Osmiumsäure hell, während das umgebende Epithel dunkel wird; auf ihre oberste Spitze zu führt ein kurzer Gang, der mit einer rundlichen Öffnung zwischen den Zellen der obersten Lage des Epithels beginnt. Aus der Spitze der Knospe ragt ein Bündel feiner Stifte heraus; Schwalbe hielt dafür, dass diese Stifte den Deckzellen der Knospe, nicht den Sinneszellen, aufsitzen. Es hob Schwalbe ausdrücklich hervor, dass die Knospen solide Organe seien; nur schlug er den Namen „Schmeckbecher“ vor, um die Übereinstimmung derselben mit den „becherförmigen Organen“ von Leydig auszudrücken.

Man lernte in der Folgezeit noch bestimmte Eigentümlichkeiten der Sinneszellen in den Knospen kennen, wodurch deren Auffindung erleichtert wird. Werden Knospen mit Goldchlorid behandelt, so färben sich die Sinneszellen rötlich, während die ihnen aufsitzenden Stiften schwarz werden; in Osmiumsäure färbt sich das Stiften braun, die Sinneszelle bleibt etwas heller (F. Merkel, 5). Auch durch Färbungen kann man die Sinneszellen und ihre Stiften zur Ansicht bringen; Saffranin färbt die Stiften rot, Hämatoxylin bewirkt, nach Beizen in Kal. bichrom. eine schwarze Färbung.

Die Form der Knospen ist bei verschiedenen Klassen eine wechselnde, oft kommen auch bei einem Individuum verschiedene Formen von Knospen vor. Leydig (11) fand bei Fischen cylindrische, kegelförmige, kugelige Knospen; v. Lenhossék (12) beschreibt bei der Barbe elliptische und flaschenförmige Knospen. Immer

aber finden wir, dass eine Epithelknospe 1. solide ist, 2. nur aus Epithelzellen besteht, 3. die ganze Dicke des Epithels durchsetzt, 4. aus zweierlei Zellarten sich aufbaut, 5. gewöhnlich einer Kutispapille aufsitzt, 6. durch einen kurzen Kanal zugänglich ist, den Engelmann (13) als „Porus“ bezeichnet.

Wenn man den Versuch macht, eine Knospe durch Maceration zu isolieren, so bleibt sie länger mit der Unterlage in Verbindung als das umgebende Epithel; ihre Zellen sind auch fester miteinander verbunden, als die Epithelzellen, und die isolierte Knospe ist noch an ihrer Form zu erkennen (v. Wyss, 14).

Besonders genau sind von den Beobachtern die Zellformen in den Knospen beschrieben; es ist nicht zu verwundern, dass nicht nur die Benennungen für die Zellen, sondern auch die Beschreibung derselben vielfach von einander abweichen. F. E. Schulze bezeichnete die Zellen als „Cylinderzellen“ und als „Spindelzellen“; Lovén, ebenso Schwalbe, nannten die Cylinder „Deckzellen“ und hielten nur diese für Epithelien, während sie die zweite Zellart als nervöse Gebilde auffassten. Von späteren Beobachtern ist für diese Zellen vielfach der Name „Neuroepithelien“ gebraucht worden; die Neuroepithelzelle kommt im Integument der Wirbeltiere nach Merkel (5) als birnförmige oder als stäbchenförmige Zelle vor, trägt einen Kutikularaufsatz in Form eines Härchens, steht einzeln (*Amphioxus*) oder in besonderen, knospenförmigen Organen zu mehreren beisammen, und sie ist überall mit einer Nervenfasern organisch verbunden. Bei den Amnioten kommen nur stäbchenförmige Neuroepithelien vor; aber die Form der Stäbchenzellen ist nicht bei verschiedenen Species dieselbe, sondern variiert etwas, wenn auch der Charakter der „stäbchenförmigen“ Zelle dabei gewahrt bleibt.

Für die Neuroepithelien in den Knospen der *Papillae vallatae* auf der Kaninchenzunge hat Hermann (6) neuerdings eine genaue Beschreibung gegeben. Er bezeichnet sie als stäbchen-

förmig, schreibt aber, im Gegensatz zu früheren Beobachtern, jeder Stäbchenzelle ein langes Haar zu. Dieses ist in seiner ganzen Länge schwer zu erkennen, weil sich in Saffranin, Genthianaviolett oder Hämatoxylin nur die Basis färbt, und die ungefärbte Spitze leicht übersehen werden kann. Die Neuroepithelzellen liegen in der Achse der Knospen dicht beisammen; „sie drängen sich mit ihren Kernen in der unteren Hälfte der Knospe zwischen die Stützelemente hinein“; aber auch in der Peripherie der Knospen liegen Neuroepithelzellen, aber vereinzelt.

Die eigentlichen Epithelzellen der Knospen, die Hermann „Stützzellen“ nennt, sind den Neuroepithelien ähnlicher, als bisher angegeben wurde; sie haben Pyramiden- oder Spindelform, so dass sie von der Kante gesehen, wie Stäbchen erscheinen können, und tragen soweit sie die Mantelschicht der Knospe bilden eine Art von Saum, der im Profil wie ein kurzer, konischer Kutikularaufsatz erscheint, bei Flächenansicht dagegen die Breite der Zelle ganz einnimmt, und durch Einkerbungen in viele, dicht aneinander gereihte Stäbchen oder Zähne zerfällt. Nur der lange Kutikularaufsatz also charakterisiert die Neuroepithelzellen; eine niedrige Cuticula kommt auch manchen Stützzellen zu.

Nach der Darstellung Hermanns würde das, was frühere Beobachter als „peripheren Fortsatz“ der Sinneszellen oder Neuroepithelzellen bezeichnet haben, ohne Grenze in den kernhaltigen Abschnitt der Zelle übergehen; das Härchen würde dem schmalen Leib der Zelle aufsitzen. Nach den Untersuchungen, die v. Lenhossék (9) neuerdings veröffentlicht hat, käme aber den „Sinneszellen“ wie im Anschluss an F. E. Schulze v. Lenhossék diese Gebilde wieder bezeichnet, ein vom Zellenleibe abgegrenzter peripherer Fortsatz zu. Es imprägnieren sich die Sinneszellen der Knospen mit dichromsaurem Silber, wenn man die Zunge nach der Methode von Golgi behandelt; man erkennt also die Zellformen an den ganz schwarzen Gebilden sehr gut, und kann feststellen, dass der Kern im basalen Drittel

der Zellen liegt, und dass der kernhaltige Abschnitt der Zelle am breitesten ist. Der lange periphere Fortsatz erscheint meistens kegelförmig, er ist in seiner Form durch die umgebenden Zellen beeinflusst, und erscheint an einigen Stellen komprimiert, an anderen verbreitert. Eine Ansicht von der schmälere Seite zeigt ihn deutlich varikös. Der basale Abschnitt der Sinneszellen ist ziemlich kurz, schmaler als der kernhaltige Zelleib.

Das Verhalten der Knospen, insbesondere ihrer Sinneszellen zu den Nerven hat von jeher das hervorragende Interesse der Beobachter beansprucht; die Lehre von der Endigung der sensiblen Nervenfasern stützte sich stets auch auf Befunde, die an Knospen gemacht waren, und die Deutung dieser Befunde wurde von Anfang an beeinflusst durch die Entdeckung von F. E. Schulze, dass die „Sinneszellen“ in den Knospen der Fische den von Max Schultze so genau untersuchten und geschilderten Riechzellen der Form nach sehr ähnlich seien. Max Schultze (15) hatte es in hohem Grade wahrscheinlich gemacht, dass jede Riechzelle mit einer Faser des Nerv. olfactorius zusammenhängt; er fasste die Riechzellen als Epithelien auf, die das direkte Ende einer Nervenfaser bilden. Es lag nun nahe, für die Sinneszellen der Knospen gleichfalls einen direkten Zusammenhang mit Nervenfasern zu vermuten, und vornehmlich Schwalbe (3) und Lovén (4) haben sich viele Mühe gegeben, die Richtigkeit dieser Vermutung zu erweisen. Sie fanden, dass Nervenfasern in die Geschmacksknospen eintreten, aber der Nachweis ihrer Endigung bot grosse Schwierigkeiten. Lovén konnte für die Geschmackszellen „den Zusammenhang mit Nerven nicht ganz unzweideutig konstatieren“; auch Schwalbe „war nicht so glücklich, die Verbindung von Sinneszellen und Nerven zu beobachten“. So lange man sich auf den Versuch beschränken musste, durch Maceration eine Nervenfaser im Zusammenhang mit einer Sinneszelle zu isolieren, erhielt man nur

negative Resultate; die Färbung der Nerven durch Goldchlorid erlaubte zwar, das Eintreten von Nerven in die Knospen zu konstatieren, aber gab keine eindeutigen Befunde über die Endigung derselben.

Die Untersuchungsmethoden auf Nervenenden waren eben unzulänglich. Erst die Verwendung des Methylenblaus für die Färbung der Nerven am lebenden Objekt durch Ehrlich (16) und die Imprägnierung der Nerven durch dichromsaures Silber nach der Methode von Golgi haben es ermöglicht, die wirklichen Nervenendigungen mit voller Klarheit zur Anschauung zu bringen; wir verdanken diesen Methoden auch den Nachweis der Nervenendigung in den Epithelknospen und Einsicht in das prinzipielle Verhalten der sensiblen Nerven bei ihrer Endigung. Für unsere Zwecke reicht es aus, die Resultate mitzuteilen, die mit Hilfe der genannten Methoden von G. Retzius (7, 8, 17) und M. von Lenhossék (9, 12) erzielt worden sind

Retzius untersuchte die Art der Nervenendigung in den Knospen an den Papillae vallatae der Katzenzunge und an der Papilla foliata der Zunge des Kaninchens; während bei diesen Objekten sowohl eine Färbung mit Methylenblau als auch mit dichromsaurem Silber erreicht wurde, konnten die Knospen in der Mundhöhle und im Integument bei Amphibien und Fischen nur nach der Methode von Golgi imprägniert werden. An den Geschmacksknospen der Säuger sieht man aus einem dichten Geflecht zahlreicher subepithelialer Nervenzweige viele Fasern in das Epithel eintreten; „ein Teil dieser Fasern steigt direkt in die Basen der Geschmacksknospen, ein anderer, nicht unbedeutender Teil derselben tritt in die zwischen ihnen befindlichen Epithelpartien hinein“. Sowohl innerhalb der Knospen selbst, als in dem zwischen ihnen gelegenen Epithel endigen die Nerven nach mehrfacher Teilung frei; die Nervenenden liegen in den Knospen überall, sowohl in der Nähe des Porus, als auch nahe der Basis der Knospen. Ein Zusammenhang der Sinneszellen

mit Nervenfasern besteht nicht; die Sinneszellen sind keineswegs Endzellen der Nervenfasern, sondern sie „stellen eine Art echter Epithelzellen dar, welche vielleicht, ungefähr wie die Haarzellen des Gehörorgans, die Rolle sekundärer Sinneszellen spielen.“

In die Knospen im Integument der Amphibienlarven treten sehr wenig Nervenfasern hinein und endigen frei zwischen den Zellen; in den Knospen der Mundhöhle mehrerer Teleostier-Gattungen, *Gobius*, *Gasterosteus*, *Anguilla*, *Salmo* und bei *Cyclostomen* fand Retzius gar keine Nervenfasern vor. Jede Knospe wurde von einem Geflecht feiner, sich verästelnder Nervenfasern umgeben, die sämtlich frei endigten. Nervenfreie Knospen fand v. Lenhossék auch bei der Barbe und für die *Papilla foliata* der Kaninchenzunge konnte er die Angaben von Retzius völlig bestätigen.

Die Sinneszellen der Epithelknospen stehen also niemals in direktem Zusammenhang mit Nervenfasern; die Nerven endigen frei in der Nachbarschaft, auch in direkter Berührung mit den Sinneszellen. Der Reichtum der Knospen an Nervenfasern wechselt; es giebt Knospen, die sehr reich an Nerven sind (Zunge der Säuger), neben Knospen, die wenige Nervenfasern aufweisen (Integument der Amphibienlarven). Endlich kommen bei Teleostiern und bei *Cyclostomen* Knospen vor, die gänzlich der Nerven entbehren. Für die Funktion dieser Gebilde scheint es also ausreichend zu sein, wenn in unmittelbarer Nähe derselben sich freie Nervenendigungen finden.

Wenn nun auch die „Sinneszellen“ der Knospen keine nervösen Zellen sind, so müssen wir ihnen doch die Fähigkeit zuschreiben, Reize aufzunehmen und auf die in ihrer Umgebung endigenden Nervenfasern zu übertragen; die ganzen Knospen stellen Aufnahmeapparate für adäquate Reize der in ihnen oder in ihrer Umgebung endigenden Nerven vor. Den Sinneszellen aber müssen wir, nicht ihrer Funktion, sondern ihres morphologischen Verhaltens wegen, die Riechzellen gegenüber stellen;

diese sind wirkliche, periphere Ganglienzellen, die sich nicht zu einem Ganglion vereinigt haben, sondern einzeln im Epithel des Integuments liegen geblieben sind. Van Gehuchten (18) hat vor einigen Jahren schon diesen „nervösen Charakter“ der Riechzellen energisch betont.

Bei den Säugern sind bisher Epithelknospen nur im Bereich der Mund- und Rachenhöhle gefunden worden; sie stehen auf der Zunge, an der vorderen Fläche des weichen Gaumens, auf der Epiglottis und den Plicae ary-epiglotticae. Überall findet sich um die Knospen herum ein geschichtetes Plattenepithel vor, in dem nur die Zellen der oberflächlichsten Lagen verhornen, während die Oberfläche beständig feucht erhalten wird; vielfach münden in unmittelbarer Nähe der Knospen Drüsen auf die Oberfläche der Schleimhaut. Die Nervenzweige, die an die Knospen und an das umgebende Epithel herantreten, gehören dem dritten Aste des N. trigeminus und dem N. glossopharyngeus an. Gegen das geschichtete Epithel der Umgebung grenzen sich die Knospen überall gut ab.

Kürzlich habe ich (19) über das Vorkommen von Epithelknospen in der Regio olfactoria einiger Säuger berichtet; ich fand eine weitgehende Übereinstimmung zwischen diesen Knospen und denen in der Mundhöhle, und war auch geneigt, eine freie Nervenendigung innerhalb der Knospen anzunehmen. Da ich nun über diesen wichtigsten Punkt Klarheit erhalten habe, so will ich in folgendem eine genauere Beschreibung der Knospen in der Regio olfactoria beim Kalbe geben; ich halte eine eingehende Schilderung der Verhältnisse bei einer Spezies für die Vorbedingung für eine vergleichende Untersuchung und hoffe, dass ich eine solche werde folgen lassen können.

Beim Kalbe liegt die Regio olfactoria, die durch ihre gelbbraune Färbung in frischem Zustande deutlich hervortritt, auf der medialen Wand des Siebbeinlabyrinths und auf dem ihm

gegenüberliegenden Bezirk der Nasenscheidewand. Die Schleimhaut verläuft an der Nasenscheidewand ganz glatt und eben; an der lateralen Wand der Nasenhöhle, dem Siebbein, liegt sie dem Knochen genau an und geht in die Furchen hinein, die das Siebbein in Muscheln abteilen. Diese Furchen stehen nahezu senkrecht auf der Ebene der Siebplatte und laufen dem Boden der Nasenhöhle annähernd parallel, das vordere Ende jeder Furche nähert sich aber dem harten Gaumen etwas. Gewöhnlich sind drei derartige Furchen vorhanden, durch welche die mediale Wand des Siebbeinlabyrinthes (oder die laterale Wand der Nasenhöhle) in vier Muscheln getrennt wird. Wir können die Muscheln vom Dach der Nasenhöhle anfangend als erste, zweite, dritte und vierte Muschel bezeichnen; die erste und zweite Muschel sind gross, die dritte und die vierte Muschel sind viel kleiner. Da die Furchen nicht bis an die Siebplatte sich erstrecken, so liegt dieser zunächst ein Streifen von Knochensubstanz an, der die hinteren Enden der Muscheln mit einander verbindet.

Dieser Streifen und der ihm zunächst liegende hintere Abschnitt einer jeden Muschel wird von der eigentlichen Riechschleimhaut bedeckt; auch die Furchen zwischen den Muscheln werden von ihr ausgekleidet. Die Knospen finden sich einmal im Riechepithel selbst, ferner werden sie in der näheren Umgebung des Riechepithels gefunden. Hauptsächlich kommen die Knospen innerhalb des Riechepithels auf der dritten und der vierten Siebbeinmuschel vor und sie stehen besonders dicht am hinteren, angewachsenen Ende derselben. Sie werden auf der medialen Fläche der Muscheln und in der Furche zwischen der dritten und vierten Muschel angetroffen. Besonders zahlreich fand ich die Knospen in den Wänden einer Schleimhautfalte die von vorn nach hinten ziehend über die dritte Muschel verläuft. Am Septum stehen die Knospen im Riechepithel spärlich. Die Epithelknospen im Riechepithel selbst sind gross und von kugelförmiger Form; dagegen kommen im flimmernden Cylinder-

epithel, das die vordere Hälfte der dritten Muschel überzieht, kleinere Knospen von Kolbenform vor.

Es ist notwendig, dass die Riechschleimhaut möglichst frisch, im Zusammenhang mit ihrer Unterlage fixiert wird; ich habe mich dazu mit bestem Erfolg der Flemmingschen Lösung bedient und die Präparate mindestens 24 Stunden darin belassen.

Nach der Fixierung wird die Schleimhaut vorsichtig von ihrer Unterlage abgezogen, ausgewaschen, in Alkohol von steigender Konzentration gehärtet und nach Einbettung in Celloidin geschnitten. Da die Epithelknospen heller bleiben als ihre Umgebung, sieht man dieselben schon ohne Färbung; es ist aber von Vorteil, die Schnitte in Saffranin oder in Hämatoxylin zu färben. Vorwiegend habe ich ein Verfahren der Hämatoxylinfärbung benutzt, das Benda vor einigen Jahren mündlich Herrn Professor Merkel mitgeteilt hat und das seitdem im anatomischen Institut zu Göttingen vielfach angewandt wird. Schnitte beliebig gehärteter Präparate werden wenigstens zwei Stunden lang in eine Mischung von 1 Vol. Liquor ferri sulfurici oxydati und 2 Vol. destillierten Wassers gebracht, in Wasser abgespült und auf längere Zeit, 15 Minuten bis eine Stunde, in folgende Hämatoxylinlösung gebracht: 1 g Hämatoxylin, 10 ccm Alkohol absolut., 90 ccm destilliertes Wasser, 1 ccm einer konzentrierten Lösung von Lithion carbon. Nach Abspülen in Wasser differenziert man die Schnitte in 30%iger Lösung von Essigsäure, dann folgt Auswaschen in Wasser, entwässern und Einschliessen in Balsam. Es färben sich nicht nur die Kerne, sondern auch bestimmte Protoplasmastrukturen; die peripheren Fortsätze der Sinneszellen in den Knospen werden ganz dunkelblau, die Stiften schwarz, während die peripheren Fortsätze der Riechzellen ebenso wie deren Protoplasma einen grauen Ton bekommen.

Zur Herstellung von Isolationspräparaten verwendete ich Müllersche oder auch Pacinische Flüssigkeit. Diese darf

nur 24 Stunden einwirken, in Müllerscher Lösung lässt man die Schleimhaut drei Tage liegen.

Zur Darstellung der Zellen und besonders der Nerven in den Epithelknospen ist eine zwei- bis dreimalige Wiederholung der Behandlung nach Golgi erforderlich. Ich habe die Mischung von Kal. bichrom. und Osmiumsäure alle 24 Stunden gewechselt; die ganze Imprägnation vollzog sich im Dunkeln und ausserdem in braunen Gläsern. Will man die Bildung von Silberniederschlägen im Epithel verhindern, so kann man die freie Fläche der Schleimhaut, nachdem das Stück drei Tage in der Mischung von Kali bichrom. und Osmiumsäure gelegen hat, mit einer Lage von Leim überstreichen; jedenfalls aber muss die Schleimhaut, bevor das Stück in die Silberlösung kommt, von ihrer Unterlage abgezogen werden, um das Eindringen der Silberlösung möglichst zu erleichtern. Man darf, nach Beendigung der Imprägnation, die Schleimhautstücke ohne Schaden in der Silberlösung mehrere Tage liegen lassen; dann kommen sie auf zwölf Stunden im Dunkeln in Alkohol absolut., ebensolange in dicke Celloidinlösung, und können dann zwischen zwei Celloidinplatten gelegt und geschnitten werden. Eine Schnittdicke von 30 bis 50 μ genügt.

Die Schnitte wurden nach der Methode von Kallius (20) mit Hydrochinon reduziert, entwässert und in Balsam unter dem Deckglas aufbewahrt; sie haben sich bis jetzt, zum Teil länger als 18 Monate, vortrefflich gehalten.

I. Die grossen Knospen im Riechepithel.

Durchmustert man dünne Schnitte durch das Riechepithel, die ohne Färbung in Balsam eingeschlossen sind, so erscheint an manchen Stellen die gleichmässig dicke, bräunlich gefärbte Epithellage durch rundliche hellere Partien unterbrochen. Diesen, die wie helle Flecke erscheinen, entspricht eine Einsenkung der Oberfläche des Epithels, die im Durchschnitt wie eine enge

Furche erscheint; die Zellen sind gegen diese Furche mit ihren freien Enden geneigt (Fig. 1 Furche). Im Gegensatz zu den benachbarten Zellen erscheinen sie nicht gerade, sondern über die Fläche gebogen, und sie bilden konzentrisch angeordnete Schichten, die man auf der Fig. 1 deutlich erkennt. Auf diese Weise entsteht eine kugelige Masse, die gegen das umgebende Epithel sich abgrenzt. Sie springt etwas über die untere Grenze des Epithels, gegen die Propria hin, vor, und drückt sich gewissermassen in ihre Unterlage ein; ihre Grenze wird hier durch eine scharfe, auch bei starker Vergrösserung einfach erscheinende Linie gebildet, während seitlich die Zellmasse weniger scharf begrenzt erscheint. Es ist mehr die hellere Färbung, welche die Zellmasse vom anstossenden Riechepithel zu unterscheiden erlaubt; denn die Grenze zwischen Riechepithel und der kugeligen Zellmasse wird durch leicht gebogene Zellen gebildet, die allmählich in die senkrecht zur Unterlage verlaufenden Riechzellenschichten übergehen. (Fig. 1, Riechepithel.)

Während der Mantel der beschriebenen, hellen Epithelmasse aus deutlich begrenzten, langen Zellen besteht, die der Furche zunächst homogen erscheinen, und in regelmässigen Lagen angeordnet sind, konzentrische Schichten bildend, wird das Centrum von ganz hellen Zellen eingenommen, deren Kerne gross und kugelig sind, und unregelmässig in Gruppen beisammen liegen. Die Gruppen sind durch hellere Zwischenräume getrennt (Fig. 1). Um manche Kerne herum sieht man Zellgrenzen angedeutet, um andere wieder nicht; über die Kerne hinweg; und auch zwischen ihnen verlaufen hie und da dunkle, stark lichtbrechende Streifen, die sämtlich auf die erwähnte Furche hin gerichtet sind. Es sind in Wirklichkeit fadenförmige Gebilde, wie Wechsel der Einstellung zu erkennen erlaubt. Manchmal kann man die dunklen Streifen mit ihren Enden in die Grube hineinragen sehen; dasselbe sieht wie ein kurzes Stäbchen oder Stiftchen aus.

Im benachbarten Riechepithel sieht man derartige Streifen

nicht; die peripheren Fortsätze der Riechzellen, denen die Streifen noch am meisten gleichen, sind viel weniger gefärbt, mehr hell und nicht so scharf begrenzt. Nur da, wo eine Anzahl von Zellen konzentrisch um eine enge Furche herum angeordnet erscheint, sieht man im Epithel die geschilderten Streifen, sonst nicht.

Innerhalb der Propria liegen, neben längs- und quergetroffenen Drüsenschläuchen, zahlreiche Nervenbündel (Fig. 1).

Was für eine Art von epithelialen Bildungen haben wir in den kugeligen Massen konzentrisch angeordneter Zellen vor uns? Sind es Zellenlagen, die wegen einer Faltung der Schleimhaut anders gestellt erscheinen als ihre Nachbarzellen, sind die Epithelzellen um Drüsenmündungen herum besonders angeordnet, oder sind es Epithelknospen? Man kann an Schnittreihen feststellen, dass die Furchen im Epithel, denen die besondere Anordnung der Zellen entspricht, sich über eine Anzahl aufeinanderfolgender Schnitte ausdehnen, und dass die Furche etwas schräg gegen die Propria gestellt ist, so dass ein schräger Durchschnitt des Epithels die Furche fast der Länge nach trifft und sie ganz geschlossen erscheinen lässt (Fig. 1). Die obere Öffnung der Furche ist kein Kreis, sondern ein länglicher Schlitz, die ganze Einsenkung hat die Form eines Trichters, dessen Achse schräg zur Oberfläche des Epithels gerichtet ist. Faltungen der Schleimhaut liegen also nicht vor, sondern bestimmt geformte grubige Einsenkungen. Bestände nun das Epithel im Bereiche der Einsenkung gleichfalls aus Riechzellen, wie das Epithel in der Umgebung der Grube, so würde es sich nicht durch seine Färbung besonders hervorheben. Das Riechepithel wird in Osmiumgemischen bräunlich, und das Protoplasma der Riechzellen selbst ist oft wie ein dunkler Mantel um den Kern herum sichtbar; die Kerne im Riechepithel stehen in regelmässigen Reihen nebeneinander. Im Bereiche der Gruben wird nicht nur das Epithel heller; es ändert sich auch die Anordnung der Kerne, und das umgebende Protoplasma erscheint nicht dunkel, sondern ganz

hell. Ausserdem treten die nach der Grube zu konvergierenden welligen, dunklen Fäden auf. Es folgt schon aus dem Aussehen, dass das besonders angeordnete Epithel nicht aus Riechzellen und Stützzellen besteht.

Es wäre nun möglich, dass die trichterförmigen Grübchen in ihrem Grunde den Ausführungsgang einer Drüse aufnehmen, und dass in dessen Umgebung die Epithelzellen zu konzentrischen Lagen sich ordneten. Man kann sich auf Durchschnitten überzeugen, dass sehr oft unmittelbar neben den Grübchen Drüsengänge in das Epithel eintreten und auf der Oberfläche der Schleimhaut ausmünden; man sieht aber im Epithel den Drüsenausführungsgang gerade gegen die Oberfläche hin verlaufen, und erkennt, dass seine Wand aus langen, abgeplatteten hellen Zellen besteht. Die Ausführungsgänge der Drüsen liegen den konzentrisch gebauten Zellmassen aussen an, sie münden nicht in die Gruben selbst, sondern neben ihnen. Keineswegs darf man die Gruben für die erweiterten Enden der Drüsenausführungsgänge halten.

Es muss also untersucht werden, ob es sich nicht um Epithelknospen handelt, die in die Riechschleimhaut eingelassen sind, und im Grunde kleiner, grubenförmiger Einsenkungen der Oberfläche liegen. Haben wir wirklich Knospen vor uns, so werden wir den Nachweis zu führen haben, dass in ihnen zwei Zellarten vorhanden sind, Stützzellen und Sinneszellen, dass die Sinneszellen einen kutikularen Aufsatz in Form eines Stiftchens tragen, dass die Stiftchen in eine Öffnung am oberen Pol der Knospe, den Porus, hineinragen, und dass Nerven frei innerhalb oder wenigstens in unmittelbarer Umgebung der Knospen endigen.

1. Die Zellen in den Epithelknospen.

Wo Epithelknospen in geschichtetem Pflasterepithel gelegen sind, wie es in der Mund- und Rachenhöhle der Säuger der

Fall ist, kommt man durch Maceration des knospentragenden Epithels rasch über die Zellform in den Knospen ins klare. Man kann die isolierten Elemente der Knospen durch ihre Form von den Epithelzellen unterscheiden; man kann auch die Knospen im Ganzen isolieren und durch Druck in ihre Zellen zerlegen. Das fällt weg, wenn Knospen in einem aus Cylinderzellen bestehenden Epithel vorkommen, und besonders, wenn sie im Riechepithel liegen. In diesem haben wir zwei Zellarten, und schon dem ersten Beobachter der Sinneszellen in den Knospen ist die Ähnlichkeit aufgefallen, die diese mit den Riechzellen haben. Will man die Zellformen in den Knospen der Riechschleimhaut studieren, so kommt man durch Maceration der Riechschleimhaut nicht zum Ziel, weil man den isolierten Zellen nicht ansehen kann, ob sie Riechzellen und Stützzellen, oder ob sie Sinneszellen und Deckzellen sind. Beiderlei Elemente sehen sich zu sehr ähnlich. Wir müssen zunächst versuchen, wieviel über die Zellformen in den Knospen an Schnittpräparaten festzustellen ist, und wir können durch Färbung oder Imprägnation mit dichromsaurem Silber die Zellen an ihrem Standort selbst deutlich zu machen unternehmen.

a) Deckzellen.

Es ist schon bei der Schilderung eines Durchschnittees durch die Riechschleimhaut hervorgehoben, dass die Peripherie der Knospen durch der Fläche nach gebogene Zellen gebildet wird, die sich zu konzentrisch angeordneten Lagen vereinigen. Jede dieser Zellen lässt einen peripheren und einen centralen Abschnitt unterscheiden, zwischen denen der Kern der Zelle liegt. Der periphere Zellabschnitt reicht von der Grube im Epithel bis zum Kern; er erscheint homogen, ist überall gleich breit, gut gegen die Nachbarzellen abgegrenzt, von glatten Rändern eingefasst. Von der Fläche gesehen, ist der periphere Zellabschnitt polygonal, etwa wie eine Darmepithelzelle. Ein Besatz von Flimmerhärchen kommt diesen Zellen nicht zu. Während

dünne Durchschnitte den peripheren Zellabschnitt und den Kern gut zur Ansicht bringen, entzieht sich der centrale Zellabschnitt der Wahrnehmung.

Wenn man die Nerven der Epithelknospen nach der Methode von Golgi zu färben versucht, erhält man auch oft innerhalb der Knospen gefärbte Zellen, und es sind sowohl Stützzellen, als Sinneszellen hie und da durch Schwarzfärbung kenntlich gemacht. Mir ist es gelungen, in einzelnen Knospen durch das genannte Verfahren einzelne Zellen der peripheren Lagen zu imprägnieren, und ich gebe in Fig. 2a die Abbildung von drei Zellen aus diesen Lagen, von denen zwei von der Fläche, die dritte halb im Profil erscheint. Der Kern und die beiden, durch ihn getrennten Abschnitte sind deutlich zu unterscheiden; der periphere Abschnitt ist etwas schmaler als der Kern, aber von regelmässigem Umriss, während der centrale Abschnitt einem langen, etwas welligen Bande gleicht. Der centrale Fortsatz endigt wie abgerissen, und die Basis setzt sich in einige kurze Zacken fort. Auch in der Nähe des basalen Endes gehen hie und da kurze seitliche Ausläufer ab, als fasere sich die Zelle am Basalende auf. Zuweilen erscheint der periphere Zellabschnitt gegen den centralen torquiert, und man sieht den einen im Profil, den anderen von der Fläche. Diese Zellform müssen wir als „Stützzelle“ oder als „Deckzelle“ bezeichnen; jede Deckzelle ist so lang wie das Epithel dick ist, und reicht von dem Grübchen, das auf die Knospe hinführt, bis auf die Propria, ist dabei der Fläche nach gebogen, da sie ein Stück der Oberfläche einer Kugel bildet.

Den Kern der Deckzelle stellt man am besten durch Färbung dar; er ist elliptisch, und färbt sich in Hämatoxylin ganz dunkel, wobei keinerlei Kernkörperchen und keine chromatischen Fäden sichtbar werden. Der ganze Kern erscheint wie ein dunkler Fleck. Abgesehen davon, dass sie keinen Flimmer-

besatz tragen, gleichen die Deckzellen der Knospen den Stützzellen im Riechepithel.

b) Sinneszellen.

Hat man die Riechschleimhaut in Osmiumsäure oder im Flemmingschen Gemisch fixiert, so zeigen schon ungefärbte Schnitte im Innern der Knospen einzelne Haufen heller, grosser, stets rund erscheinender Kerne, um welche herum oftmals feine Zellgrenzen erscheinen. Durch ihre Grösse, ihre Kugelform, und durch den Besitz von meistens zwei runden, stark glänzenden Kernkörperchen unterscheiden sich diese Kerne hinlänglich von denen der Deckzellen; es gelingt zuweilen, in einem Schnitt ein Stück des Zellenleibes wahrzunehmen, dem ein derartiger grosser Kern angehört.

Im Grunde und in den Seitenwänden der Gruben, die zu den Knospen hinziehen, sind schon oben dunkle, glänzende Stiftchen beschrieben worden, die den dunklen Streifen, die die Knospen hie und da durchsetzen, aufsitzen. An ganz günstigen Schnitten erkennt man, dass diese Streifen Fortsätze der hellen, grosskernigen Zellen in den Knospen sind (Fig. 3). An zwei Zellen der Fig. 3 sieht man die stiftförmigen Enden der Streifen in die Grube hineinragen; eine der centralen Zellen ist vom Kern ab bis zur Oberfläche des Epithels vom Schnitt getroffen, und dieser Abschnitt der Zelle erscheint wie ein dunkler Streifen, der die Knospe durchsetzt. An einer andern Zelle derselben Knospe ist der helle, den Kern umgebende Zellabschnitt deutlich, und es läuft derselbe in einen dunklen, dünnen Fortsatz aus, der nach der Grube zu gerichtet ist, aber nicht mit seiner ganzen Länge in den Schnitt fällt (Fig. 3 Sinneszelle). Es kommt also den centralen Zellen der Knospen ein heller Protoplasmaleib und ein dünner peripherer Fortsatz zu, der mit einem Stiftchen endet.

An Durchschnitten durch Knospen, die mit Hämatoxylin

gefärbt sind, ist der kernhaltige, helle Zellabschnitt und der periphere Fortsatz gut zu sehen (Fig. 2 b). Der kuglige Kern hat mehrere Kernkörperchen und ein ganz zartes Netz chromatischer Fäden, von dem nur die Netzknoten deutlich sind; der Kern sieht auch nach der Färbung hell aus. Der Zellenleib ist birnförmig, (Fig. 2 b, Fig. 3 Sinneszelle) und ganz hell; mit starken Vergrösserungen kann man ein weitmaschiges Netz feiner, körnig erscheinender Stränge erkennen, die das Protoplasma durchziehen. Der periphere Zellfortsatz ist ziemlich dünn, dabei von ungleichem Durchmesser, indem Varikositäten mit eingeschnürten Stellen abwechseln, und verläuft wellig, so dass man selten einen Fortsatz im Schnitt von Anfang bis zu Ende verfolgen kann. Dieser periphere Fortsatz wird in Hämatoxylin dunkelblau, das Stiftchen, mit dem er endet, erscheint schwarz gefärbt; wegen des welligen Verlaufes sieht man die Stiftchen oft scheinbar frei im Grunde und an der Seitenwand der Grübchen liegen. Die peripheren Fortsätze der Riechzellen lassen sich in Hämatoxylin nicht blau färben, wenn man nach der Vorschrift von Benda verfährt; das ist ein wertvolles Kennzeichen, was den Unterschied zwischen den Riechzellen und den centralen Zellen der Knospen erweist.

Ob einer derartigen Zelle auch ein centraler Fortsatz zukommt, kann an Schnittpräparaten nicht ausgemacht werden; aber an Knospen, die sich nach dreitägiger Maceration in Müllerscher Lösung isolieren liessen, und dann durch Druck in Zellen zerlegt werden konnten, ist es mir gelungen, einen dünnen, kurzen, centralen Fortsatz an den birnförmigen Knospenzellen zu sehen. Hingegen hat mich die Imprägnation nach Golgi im Stich gelassen; während die Riechzellen in grosser Anzahl gefärbt wurden, habe ich niemals eine imprägnierte Centralzelle in einer Knospe gesehen.

Wir dürfen wohl behaupten, dass die centralen Zellen der Epithelknospen in der Riechschleimhaut die wesentlichen Charak-

tere der Sinneszellen besitzen, die aus den Knospen der Mundhöhle z. B. stammen; ein Zelleib mit zwei Fortsätzen, deren peripherer einen stiftförmigen, kutikularen Aufsatz trägt. Der Aufsatz färbt sich besonders intensiv in Hämatoxylin, Saffranin, und bräunt sich in Osmium. Ob auf dem Stiftchen ein längeres, ungefärbtes Haar aufsitzt, wie es Hermann für die Sinneszellen der Geschmacksknospen angegeben hat, konnte ich nicht feststellen. Es ist leicht möglich, dass Härchen vorhanden sind und durch Einwirkung der Reagentien schwinden.

Wenn nun auch die Sinneszellen in den Knospen Ähnlichkeit mit Riechzellen haben, so kann man sie doch an gefärbten und an Golgi-Präparaten von den Riechzellen unterscheiden. Einmal haben sie einen hellen Protoplasmaleib, während der der Riechzellen dunkel wird; dann färbt sich bei den Sinneszellen der periphere Fortsatz und das Stiftchen, bei den Riechzellen aber nicht; endlich imprägnieren sich die Riechzellen leicht nach Golgi, die Sinneszellen der Knospen aber nicht.

Der Zusammenhang der Zellen, die zu einer Knospe verbunden sind, ist sehr fest, viel fester als die Verbindung einer Knospe mit dem umgebenden Epithel. Es kommt oft genug vor, dass bei geringer Schnittdicke (weniger als 0.01 mm) das Epithel beim Schneiden teilweise sich von der Unterlage löst; dabei findet man dann die Knospen selbst ganz intakt, von umgebendem Epithel isoliert und in Verbindung mit der Propria. An solchen Präparaten sieht man recht deutlich die Vertiefung der Propria, in der die Knospe sitzt. Bei Maceration der Riechschleimhaut bleiben die Knospen noch zusammen, wenn die Riechzellen sich bereits isolieren; es gelingt aber sehr selten, derartige Knospen so schonend weiter zu zerlegen, dass die Sinneszellen mit erhaltener Form zur Ansicht kommen. Meistens erhält man nur Bruchstücke.

Die grossen Knospen der Riechschleimhaut charakterisieren sich durch die Masse der Deckzellen; es bilden diese viele kon-

zentrische Lagen und deshalb erreicht eine Knospe wohl einen Durchmesser von 0,14 mm. Weniger zahlreich sind die Lagen der Deckzellen an Knospen, die nicht auf der freien Fläche der Muscheln, sondern in Furchen zwischen ihnen stehen. Das Riechepithel geht auch in diese Furchen hinein und die Stützzellen desselben tragen hier Flimmerhaare. An den Seitenwänden und im Grunde der Furchen stehen ebenfalls Knospen, deren eine in Fig. 3 abgebildet ist. Auf jede Knospe führt ein Grübchen, das bei der abgebildeten Knospe weniger eng erscheint, als man es gewöhnlich antrifft. Die Sinneszellen machen die Hauptmasse der Knospe aus und die Stützzellen zeigen einen Flimmerbesatz. Aber die Stiftchen auf den Fortsätzen der Sinneszellen sind viel stärker als die Flimmerhäarchen und können nicht mit diesen verwechselt werden. Auf einigen Stiftchen scheinen lange Haare erhalten zu sein; ich habe dieselben in Fig. 3 abgebildet, enthalte mich aber einer bestimmten Deutung des Befundes. Die Grenze dieser Knospe gegen die Propria scheint durch eine Lage platter Zellen gebildet zu werden.

2. Untersuchung der Knospen an Flächenschnitten des Epithels. Porus der Knospen.

Es ist durchaus nicht leicht, an Flächenschnitten der Riechschleimhaut die Epithelknospen zu erkennen. Nur da, wo diese aus Cylinderzellen bestehenden Organe im Plattenepithel gelegen sind, grenzen sie sich allseitig gut ab und treten auch auf Querschnitten deutlich hervor; im Cylinderepithel kennzeichnen sich die Knospen nicht mehr durch die besondere Form ihrer Zellen, sondern nur durch deren Anordnung. Diese ist nur in der Nähe des oberen Poles der Knospe, im Grunde der Grübchen klar zu erkennen, da die Zellen gegen den oberen Pol der Knospe konvergieren. In der Mitte der Knospe, ihrem Äquator entsprechend, sind die Zellen parallel gestellt, wie im umgebenden Epithel und es fehlt ein Merkmal, das die Knospenzellen von der Umgebung

zu unterscheiden erlaubt. Flächenschnitte, die den oberen Pol der Knospe enthalten, zeigen deutlich einen Porus (Fig. 4). Derselbe entspricht dem blinden Grunde des Grübchens, das auf die Knospe hin oder richtiger in die Knospe hinein führt; die Zellen der Knospe sind wie Radian um die central gelegene Öffnung angeordnet und erscheinen, ihres gebogenen Verlaufes wegen, bei der Ansicht von oben kürzer, als sie in Wirklichkeit sind. Im Porus selbst sieht man eine Anzahl stark glänzender, dunkler Stifftchen, viel stärker als Flimmerhaare und ziemlich regelmässig gestellt; es sind dies die Stifftchen auf den Sinneszellen (Fig. 4).

Beim Wechseln der Einstellung sieht man, dass diese Stifftchen mit ihren unteren Enden divergieren; sie ragen eben von den Seiten her in den Porus der Knospe hinein, wie das ja auch die Dickendurchschnitte erkennen lassen. Immer aber ist die Flächenansicht einer Knospe vom oberen Pol her charakterisiert durch die ausserordentlich regelmässige Stellung der Deckzellen um den centralen Porus herum; dem zufälligen Querschnitt durch eine Furche der Schleimhaut fehlt eben die regelmässige Anordnung der Epithelzellen um einen gemeinsamen Mittelpunkt.

Am meisten instruktiv ist die Ansicht einer Knospe schräg von oben her, wie in Fig. 4; man erhält solche Bilder öfters, da die Riechschleimhaut, die eine Muschel überzieht, eine gekrümmte Fläche darstellt und deshalb ein Flächenschnitt niemals genau parallel der Oberfläche verläuft. Die unteren Abschnitte der Knospen, in denen die Sinneszellen gruppenweise bei einander stehen, sind auf Querschnitten nicht gegen ihre Umgebung abgegrenzt, weil eine besondere Gruppierung der Zellen fehlt. Man erkennt aber die Sinneszellen selbst an Querschnitten und kann sie von Riechzellen unterscheiden. Die Sinneszellen haben ein auch in Osmiumsäure hell bleibendes Protoplasma, während die Riechzellen in diesem Reagenz dunkel werden und deutlich grau erscheinen; da das Protoplasma einer

Sinneszelle an Masse das einer Riechzelle bedeutend übertrifft, so kann eine Sinneszelle noch auf dem Querschnitt erkannt werden, wenn ihr Kern nicht in den Schnitt fällt. Die Sinneszelle erscheint dann wie ein helles, vier- oder fünfseitiges Feld, das zwischen kernhaltigen Zellen liegt. Vor einer Verwechselung solcher Gruppen von Sinneszellen mit Schleimzellen, die hie und da in der Riechschleimhaut vorkommen, schützt eine Färbung der Schnitte mit Hämatoxylin; die Schleimzellen färben sich dabei, die Sinneszellen nicht.

Flächenschnitte der Riechschleimhaut bestätigen also die an Durchschnitten gewonnene Auffassung, dass in der Riechschleimhaut Epithelknospen vorhanden sind, trotz der Schwierigkeiten, die der Nachweis von Knospen innerhalb cylindrischen Epithels hat. Aber mit voller Sicherheit kann die Knospennatur der fraglichen Organe erst durch die Untersuchung der Nervenendigung in ihnen erwiesen werden. Handelt es sich nur um protoplasmareiche, besonders gruppierte Riechzellen, so müssen aus diesen Nervenfasern herauswachsen, wie allerorten in der Riechschleimhaut; sind es aber Sinneszellen, die in den Knospen liegen, so müssen wir eine freie Endigung der Nerven nachweisen können, entweder innerhalb der Knospen selbst oder doch wenigstens in ihrer nächsten Umgebung.

3. Die Endigung der Nerven in den Knospen der Riechschleimhaut.

Da die Dicke der Riechschleimhaut und die leichte Zerstörbarkeit ihrer Elemente bei Säugern die Untersuchung der Nervenenden durch Methylenblau sehr erschwert, habe ich die Methode von Golgi ausschliesslich angewandt. Es verhält sich nun das Epithel der Riechschleimhaut gegenüber dieser Methode ganz anders als ein gewöhnliches Epithel. Die Zellen des Epithels der Zunge z. B. färben sich so gut wie niemals; nur die Epithelzellen in den Knospen imprägnieren sich und auch dann

nur in wenigen Exemplaren. Die Riechzellen sind nun keine Epithelzellen, sondern sie sind wirkliche nervöse Zellen, Ganglienzellen, aus denen die Fasern des N. olfactorius entspringen, und die Nervenzellen färben sich nach der Methode von Golgi zuerst und in grosser Anzahl. Seltener findet man in der Riechschleimhaut die Stützzellen imprägniert. Sehr selten sind die Knospen der Färbung durch das Silbersalz zugänglich, und schon daraus kann man entnehmen, dass sie keine wirklichen nervösen Elemente, keine Riechzellen enthalten. Will man überhaupt eine Imprägnation einzelner Knospen erreichen, so muss man die Behandlung nach Golgi zwei- bis dreimal wiederholen, und man findet im günstigsten Falle neben reichlich gefärbten Riechzellen einzelne Epithelknospen, in denen Zellen oder Nervenfasern geschwärzt sind. Es hat den Anschein, als ob in die Knospen selbst die Reagentien schwerer eindringen, als in das umgebende Riechepithel; die Deckzellen der Knospen findet man hie und da imprägniert, die Sinneszellen höchst selten und dann nicht vollständig gefärbt und ebenfalls sind sehr selten Färbungen der Nerven, die an die Knospen herantreten. Indessen ist es mir gelungen, an einer grösseren Anzahl von Knospen Nerven gefärbt zu erhalten und ihre Endigungsweise zu erkennen; ich kann als sicher hinstellen, dass die Nervenfasern, die in die grossen Knospen innerhalb des Riechepithels eintreten, sich in ihnen einigemal teilen und mit kleinen Knöpfchen frei zwischen den Sinneszellen endigen.

Die Endigungen, die ich beobachtete, lagen alle im basalen Abschnitt der Knospen, die letzten, feinsten Zweige der Nervenäste waren sehr kurz (Fig. 5). Einigemal sah ich ein aus zahlreichen feinen Stämmchen gebildetes nervöses Geflecht die Basis einer Knospe umfassend in der Propria liegen; es waren aber nur einige Nervenfasern, die aus diesem Geflecht in die Knospe selbst eintraten. Bei den meisten Knospen war ein derartiges Geflecht nicht wahrzunehmen, was aber auf unvollständiger Im-

pragnation beruhen kann. In der unmittelbaren Umgebung der Knospen sieht man gleichfalls Nervenfasern im Epithel freie endigen; diese verlaufen im Epithel aufwärts, nach der freien Oberfläche zu, teilen sich dann und endigen zwischen den Zellen des Riechepithels, nahe deren freiem Ende.

Auf die Basis einer Knospe zu laufen immer mehrere Bündel feiner Nervenfasern, die innerhalb der Propria die tubulösen Drüsen begleiten und mit ihnen zum Epithel gelangen. Jedes Bündel besteht aus mehreren Nervenfasern; nach dem Eintritt in die Knospe trennen sich die einzelnen Fasern von einander und biegen dabei gegen ihre ursprüngliche Richtung unter verschiedenen Winkeln um (Fig. 5). Einzelne Fasern ziehen nach dem Centrum der Knospen, andere verlaufen parallel der Oberfläche des Organs, alle Fasern zeigen einen welligen Verlauf und es ist nicht immer leicht, die abgehenden Zweige durch die Dicke des Schnittes hindurch zu verfolgen. Es gehören günstige Objekte dazu, zu konstatieren, dass jede Faser sich in mehrere kleinere Zweige auflöst, deren jeder mit einem Knöpfchen endigt. In Fig. 5 ist die Endigung von drei Fasern dargestellt; eine vierte konnte nicht bis zum Ende verfolgt werden. Die Endteilung stellt mit der Faser ein sehr einfaches Endbäumchen vor. Wenn man annehmen sollte, dass die Fasern nicht bis zu ihrem wirklichen Ende hin imprägniert seien und dass das Ende ein scheinbares wäre, so folgt aus den Präparaten mit voller Sicherheit, dass die einzelnen Nervenfasern sich innerhalb der Knospen teilen; die Teilung erlaubt, diese Nerven mit Sicherheit von den Fasern des Nervus olfactorius, also den centralen Fortsätzen der Riechzellen, zu unterscheiden, da man an diesen innerhalb des Epithels niemals Teilungen wahrnimmt. Fasern nervöser Natur, die sich innerhalb des Riechepithels verästeln, gehören den Riechnerven nicht an; sie müssen in der Bahn des Nervus trigeminus verlaufen, bevor sie in die Riechschleimhaut eintreten.

Nun kommen überdies an einzelnen Nervenfasern, die sich innerhalb der Knospen geteilt haben, Knöpfchen am freien Ende der Teilungsäste zur Beobachtung und dieses knopfartige Ende wird so vielfach an den Endverzweigungen sensibler Nerven gefunden, dass es schwerlich als ein zufällig entstandenes Produkt der Imprägnation aufgefasst werden kann. Wir sind berechtigt, da, wo wir einen Zweig einer Nervenfaser mit einem Knöpfchen aufhören sehen, dieses Knöpfchen für das wirkliche Ende des Zweiges zu halten und diejenigen Fasern, die ich innerhalb der Epithelknospen der Riechschleimhaut bis zu einem Knöpfchen hin gefärbt fand, fasse ich als freie Nervenenden in den Knospen auf.

Die Zahl der Nerven, die in die Knospen der Riechschleimhaut eintreten, ist sehr gering; viel geringer, als z. B. in den Knospen auf der Kaninchenzunge. Ich habe die Nervenzweige und ihre Verästelungen niemals auch nur entfernt so reichhaltig in den Knospen der *Regio olfactoria* gesehen, als v. Lenhossék sie in den Knospen der *Papilla foliata* fand. Ob wirklich die Knospen der Riechschleimhaut soviel ärmer an Nerven sind, als die Geschmacksknospen, oder ob die Nervenarmut nur eine scheinbare ist, weil sich die Nerven viel seltener imprägnieren, kann ich zur Zeit nicht entscheiden. Dass es neben nervenreichen, auch nervenarme Knospen giebt, ist bekannt, und es ist oben erwähnt, dass die Knospen im Integument der Amphibienlarven wenig Nerven besitzen. Bei Fischen kommen sogar nervenfreie Endknospen vor.

Mögen nun die Knospen der Riechschleimhaut arm an Nervenfasern sein, oder mögen sie viel Nerven besitzen: für ihre Beurteilung ist von Wichtigkeit, wie sich die darstellbaren Nerven zu den Sinneszellen verhalten. Und wir haben gesehen, dass die Nervenfasern keinerlei Zusammenhang mit den Zellen in den Knospen haben. Es sind die Knospen der Riechschleimhaut, auch nach dem Verhalten ihrer Nerven, wirkliche Epithelknospen.

Bei der Ausdehnung, die meine nach der Methode von Golgi

angestellten Untersuchungen genommen haben, kann ich behaupten, dass in den Knospen der Riechschleimhaut keine Riechzellen liegen. An Schleimhautstücken, in denen die Riechzellen in grosser Menge gefärbt waren, und wo sie in unmittelbarer Nähe der Knospen selbst deutlich hervortraten, hätten sie sich wenigstens ab und zu auch innerhalb der Knospen imprägnieren müssen, wenn wirklich hier Riechzellen vorkämen. Aber die Knospen haben nie eine Andeutung davon gegeben, als kämen Riechzellen in ihnen vor. Sie bleiben bei Imprägnation nach Golgi sehr hell, und fallen in der von gefärbten Zellen durchsetzten Umgebung sofort auf. Das zuführende Grübchen ist fast immer von einem Niederschlag ausgefüllt, und es ist mir nie gelungen, ein Stiftchen einer Sinneszelle gefärbt zu sehen. Von den Sinneszellen selbst habe ich einigemale unvollständige Imprägnationen bekommen; man sah den kernhaltigen Zellenleib und den peripheren, varikösen Fortsatz, konnte aber keine Andeutung eines centralen Fortsatzes entdecken. Wenn sich eine Riechzelle schwärzt, so ist der centrale Fortsatz stets deutlich imprägniert.

Die mitgetheilten Untersuchungen haben folgendes ergeben:

Die Untersuchung der Riechschleimhaut an Durchschnitten und an Flächenschnitten, die Darstellung der Zellformen, die Imprägnation nach Golgi bestätigen die Auffassung, dass die Massen besonders angeordneter Zellen im Riechepithel wirkliche Epithelknospen sind. Diese Knospen liegen im Grunde einer Grube, die die Form eines flachen Trichters hat, sie bestehen aus Deckzellen und aus Sinneszellen, sind durch einen Porus zugänglich der im Grunde des Trichters liegt, und die stiftförmigen Aufsätze der Sinneszellen enthält. Die Nerven endigen innerhalb der Knospen frei.

Von den Riechzellen unterscheiden sich die Sinneszellen der Knospen durch den grösseren Gehalt an Protoplasma, durch das Verhalten dieses Protoplasma gegen Osmiumsäure, durch den

stärkeren, wellig verlaufenden peripheren Fortsatz, der ein Siftchen trägt, und durch das Verhalten dieses peripheren Fortsatzes gegenüber Färbemitteln. Die Riechzellen färben sich nach Golg sehr leicht, die Sinneszellen äusserst schwierig.

Die Knospen in der Riechschleimhaut stellen epitheliale Organe vor, welche die freien Enden sensibler Nerven umgeben.

II. Die kleinen Knospen in der Umgebung des Riechepithels.

Die grossen Knospen im Riechepithel selbst sind nicht die einzigen Organe dieser Art, die in der Nasenhöhle vorkommen. Schon eingangs wurde erwähnt, dass in dem flimmernden Cylinderepithel, von dem das Riechepithel umgeben wird, eine kleinere Form von Knospen gefunden wird. Diese Knospen stehen auf der dritten und auf der vierten Siebbeinmuschel, besonders zahlreich sind sie auf dem vorderen Abschnitt der dritten Muschel. Sie erscheinen auf Durchschnitten des Epithels, nach Fixierung in Osmiumsäure oder im Flemmingschen Gemisch, heller wie das umgebende Epithel, sind von ovalem Umriss, breiter am basalen als am freien Pol, und grenzen sich hinlänglich gegen das benachbarte Epithel ab (Fig. 6). Am freien Pol findet sich ein Grübchen, in das lange, stark glänzende dicke Härchen hineinragen; es ist der Porus der Knospe (Fig. 6). Nahe der Basis der Knospe liegen grosse, helle, runde Kerne in mehrfacher Lage übereinander; sie werden durch ganz helle Substanz voneinander getrennt. Die seitliche Begrenzung dieser Knospen erscheint wie ein Spalt, etwa vergleichbar dem „circumgemmalen Raum“, den v. Lenhossék (9) an den Knospen der Zunge annimmt.

Die grossen, hellen, runden Kerne gehören den Sinneszellen dieser Knospen an, und die Härchen, die den Porus der Knospe ausfüllen, sitzen den Sinneszellen auf. Die Deckzellen sind in äusserst geringer Anzahl vorhanden; sie haben, gleich den cylindrischen Flimmerzellen der Umgebung, elliptische Kerne.

Eine Darstellung der Nerven in diesen Knospen ist mir nicht gelungen, aber nach dem Aussehen halte ich mich für berechtigt, diese Organe gleichfalls für Epithelknospen zu erklären. Von den grossen Knospen in der Riechschleimhaut unterscheiden sich die kleinen Formen durch die geringe Anzahl der Deckzellen; die Deckzellen bilden an den Knospen im Riechepithel zahlreiche konzentrische Schichten, und machen die Hauptmasse der Knospe aus, während sie bei den kleineren Knospen nur eine dünne Hülle bilden.

Zur Beurteilung der Bedeutung, die den Knospen der Riechschleimhaut zukommt, und der Funktion, die ihnen obliegt, müssen wir davon ausgehen, dass die Knospen lediglich epitheliale Gebilde sind. Die Zellen in den Knospen sind besonders ausgebildete Epithelzellen; sie haben keinen direkten Zusammenhang mit Nervenfasern, sondern stehen mit den Nervenenden in Kontakt. Wenn die Sinneszellen die Aufgabe haben, Reize aufzunehmen und sie auf die Nervenenden zu übertragen, so gehören sie nur funktionell, nicht aber morphologisch zum Nervensystem.

Keineswegs ist die Annahme gestattet, dass die Sinneszellen in den Knospen den Ganglienzellen nahe stehen, und dass sie eventuell zu Ganglienzellen werden könnten. Die Zellen, von denen die Ganglienzellen abstammen, liegen zwar mit denjenigen Zellen, aus welchen die Epithelien des Integuments hervorgehen, räumlich im oberen Keimblatt beisammen; aber sie trennen sich von diesen, wenn das Nervenrohr und die Ganglienleisten sich bilden, und dann schlagen die Epithelzellen sowohl wie die nervösen Zellen ihren besonderen Entwicklungsgang ein. Innerhalb einer jeden Gewebsart werden die Zellen noch mehr ausgebildet in der Eigenart des betreffenden Gewebes; ein Übergang in einen anderen Gewebstypus ist dann aber ausgeschlossen. So kann aus einer Epithelzelle wohl eine besonders gebaute Epithelzelle, eine Sinneszelle z. B. hervorgehen; aber sie kann

nicht zu einer nervösen Zelle werden. Ebenso wenig wandelt sich eine Ganglienzelle in eine Epithelzelle um.

Die Auswanderung der nervösen Zellen aus dem Epithel des Integuments unterbleibt im Bereich der Riechgruben. Dieser Umstand berechtigt aber nicht dazu, die Riechzellen für modifizierte und weiter entwickelte Epithelzellen zu erklären. Die Riechzellen sind Ganglienzellen und charakterisieren sich als solche dadurch, dass sie einen nervösen Fortsatz, einen wahren Achsencylinder ausschicken, der im Bulbus olfactorius endigt.

Wir müssen darum eine Auffassung bekämpfen, die vor Jahren aufgestellt ist und die annimmt, dass die Riechzellen weiter entwickelte Sinneszellen seien; das Riechepithel sei zurückzuführen auf epitheliale Knospen, die im Bereich der Nasenhöhle vorkommen, ihre Sinneszellen zu Riechzellen umbilden, und schliesslich zu einem eigentümlichen Epithel zusammenfliessen. Auf Grund dieser Auffassung würde man die beschriebenen Knospen im Riechepithel für Bildungsstätten neuer Riechzellen halten dürfen, und darin ihre Aufgabe sehen, dem Riechepithel neue Elemente zuzuführen. Zu der erwähnten Theorie, dass das Riechepithel aus konfluerten Knospen entstanden zu denken sei, kam J. Blaue (21) auf Grund sorgfältiger Untersuchungen der Riechschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Bei vielen Gattungen von Teleostiern, (*Belone*, *Gadus*, *Exocoetus*, *Trigla*) liegen die Riechzellen in knospenförmigen Gebilden beisammen, den „Geruchsknospen“, die durch indifferentes Epithel von einander getrennt sind; in jede Knospe tritt ein Ast des Riechnerven hinein. Blaue machte die Annahme, die Riechzellen seien den Sinneszellen der anderswo vorkommenden Knospen gleichwertig; sie seien in den Dienst des Nervus olfactorius getreten, und für Perzeption adäquater Reize für diesen Nerven angepasst. Die „Riechknospe“ wäre nur eine besonders differenzierte Varietät einer Epithelknospe ähnlich

einer Geschmacksknospe; wie diese habe sie einen „Funktionswechsel“ durchgemacht. Wo sich nun, wie bei den Amnioten und vielen Amphibien, keine isolierten Geruchsknospen mehr auffinden lassen, sei ein Zusammenfließen der einzelnen Knospen zu einem zusammenhängenden Epithel anzunehmen.

In der Zeit, als Blaue seine Untersuchungen anstellte, war gegen seine Voraussetzung von der epithelialen Natur der Riechzellen wenig einzuwenden; jedermann hielt die Riechzellen für Epithelien, und fand bei der grossen Ähnlichkeit, die sie mit den Sinneszellen der Knospen des Integuments haben, einen Übergang von Sinneszellen in Riechzellen verständlich. Den Nerv. olfactorius hielt man für ganz und gar ähnlich dem Nerv. acusticus oder der sensiblen Wurzel des Nerv. trigeminus, oder eines Rückenmarksnerven. Für die sensiblen Nervenfasern aber nahm man einen Ursprung im Centralorgan selbst an und hielt dafür, dass die Enden der sensiblen Nerven in einem Epithel vielfach mit besonders geformten Epithelzellen direkt zusammenhängen.

Dass diese Voraussetzungen sämtlich unzutreffend sind, ist erst durch die Untersuchungen der letzten Jahre erwiesen worden. Es wurde gefunden, dass die sensiblen Nerven aus den Zellen der Ganglien hervowachsen, und frei sowohl im Centralorgan, als auch an der Peripherie endigen; es wurde der Nachweis erbracht, dass die Riechzellen diejenigen Ganglienzellen sind, aus denen die Fasern des Nerv. olfactorius entspringen. Endlich wurde erkannt, dass zwischen hoch differenzierten Epithelzellen, den Sinneszellen, und zwischen Ganglienzellen ein durchgreifender Unterschied besteht. Es kann also die Möglichkeit, dass eine sinneszellenhaltige Epithelknospe zu einer riechzellenhaltigen Knospe sich umbilde, nicht zugegeben werden.

Wohl aber bleibt die Möglichkeit bestehen, dass diejenigen Ganglienzellen, die im Epithel der Riechgruben liegen, zu Gruppen zusammentreten und im Verein mit epithelialen Stützzellen knos-

penförmige Organe bilden, aus deren jedem dann ein Bündel des Riechnerven hervorstößt. Die tatsächlichen Befunde von Blaue will ich durchaus nicht angreifen, aber seinen Folgerungen daraus kann ich nicht beitreten, da ich die Voraussetzungen, von denen Blaue ausgeht, für hinfällig halte. Sehr deutlich hat sich jüngst auch G. Retzius (22) gegen die Schlüsse ausgesprochen, die Blaue aus seinen Untersuchungen gezogen hat. Er sagt: „Es erweist sich die Blauesche Theorie über die sogenannten Geruchsknospen als vom Grunde aus verfrüht und irrig. Sie lehnt sich nämlich an die bisherige Auffassung vom Bau der Endknospen der Mundschleimhaut und der Haut an. Nachdem aber von Zimmermann, v. Lenhossék und mir übereinstimmend dargelegt worden ist, dass die Endknospen der Mundschleimhaut und der Haut, und von mir, dass die Geschmacksknospen der höheren Tiere nach einem vollständig verschiedenen Sinnesorgan-Typus eingerichtet sind, so ist es klar, dass diese Organe mit der Riechschleimhaut morphologisch nichts gemein haben können. Die Riechschleimhaut enthält in sich selbst in Gestalt von Riechzellen die Sinnesnervenzellen; die Endknospen und die Geschmacksknospen enthalten keine Sinnesnervenzellen, höchstens „sekundäre Sinneszellen“, indem in diesen letzteren Organen die Sinnesnerven mit freien Enden intercellulär endigen.“

Es haben also die Knospen in der *Regio olfactoria* nichts mit dem Riechepithel zu thun; die Sinneszellen dieser Knospen sind keine Riechzellen und können auch nicht zu Riechzellen werden.

Was haben nun die Knospen in der Riechschleimhaut für eine Funktion? Denn eine bestimmte Aufgabe muss man so gut entwickelten Organen doch zuschreiben.

Ein Versuch, diese Frage direkt auf Grund von Experimenten zu beantworten, ist deshalb so gut wie ausgeschlossen, weil es nicht angeht, die Knospen zu reizen, ohne dass das um-

gebende Riechepithel gleichfalls erregt würde und umgekehrt. Nun wissen wir, dass hauptsächlich gasförmige Stoffe erregend auf die Riechschleimbaut wirken; andere Reize, besonders durch fein verteilte feste Körper, sind bei der Lage der Riechschleimbaut nicht ganz ausgeschlossen, können aber wohl nur selten eintreten. Alle Reize, die die Riechschleimbaut treffen, können auch auf deren Knospen einwirken; es wäre möglich, dass durch die Knospen eine bestimmte Qualität von Empfindungen vermittelt würde, die wir als „Geruchsempfindungen“ mit auf-führen, obwohl sie nicht von Reizung der Riechzellen herrühren.

Dass die Nase vielfach bei der Perzeption von „Geschmacks-empfindungen“ mitwirkt, ist bekannt; es giebt auch bestimmte Geschmacksqualitäten, die wir durch das Geruchsorgan bestimmen und riechbaren Gegenständen zuschreiben. So die Geschmacksqualitäten „sauer“ und „süss“. Sie können sowohl durch Vermittelung der Zunge, als durch Vermittelung des Geruchsorganes hervorgerufen werden und wir haben in beiden Fällen dieselbe Empfindung. Die Geschmacksempfindungen von der Mundhöhle aus werden nun durch Epithelknospen vermittelt; darauf gründe ich die Annahme, dass die ganz ähnlich gebauten Knospen in der Nasenhöhle gleichfalls im Dienste des Geschmackssinnes stehen und dass sie die Geschmacksempfindungen von der Nase aus erregen, speziell die „sauren“ und die „süssen“.

In welchen Bahnen verlaufen nun die Nerven, die in den Epithelknospen der Riechschleimbaut endigen? Es können Fasern sein, die im Ganglion Gasseri entspringen und im zweiten Trigeminusast liegen; sie können aber auch aus dem hauptsächlichsten Geschmacksnerven, dem Nervus glossopharyngeus, kommen, aus den Zellen des Ganglion petrosum entspringen und vom Nervus tympanicus aus (der Jacobsonschen Anastomose) in den Nervus petrosus superficialis major übertreten und mit diesem zum Ganglion nasale (sphenopalatinum) und durch dasselbe hindurch zur Nasenschleimbaut ziehen. Dass aus dem

Ganglion geniculi Fasern in den Nervus petrosus superficialis major eintreten, scheint nach den Beobachtungen von v. Lenhossék (23) ausgeschlossen.

Auf anatomischem Wege aber dürfte die Herkunft der Nervenfasern, die zu den Knospen im Riechepithel gelangen, wohl schwerlich zu ermitteln sein.

Nur Paulsen (24) hat das Vorkommen von knospenförmigen Organen im Riechepithel von Säugern erwähnt, ohne eine Beschreibung zu geben. Er sagt: „Ferner fiel mir im Riechepithel an Osmiumpräparaten des Pferdes, Schweines und Meerschweines auf, dass an einzelnen Stellen die Elemente desselben derartig angeordnet sind, dass knospenförmige Gebilde entstehen. Ob diese Knospen zu den Geruchsknospen, die Blaue als Endapparate des Geruchsnerven bei einer Anzahl von Fischen und Amphibien auffand, in irgend welcher Beziehung stehen, kann ich nicht entscheiden und will nur auf derartige, in die Augen fallende Anordnung des Riechepithels hingewiesen haben.“

Ich selbst habe Knospen ausser beim Kalbe auch noch bei der Ratte und beim Kaninchen gefunden; mit der vorstehenden Schilderung der Befunde bei einer Spezies halte ich die Untersuchung durchaus nicht für abgeschlossen, sondern sehe sie als eine Grundlage für ein vergleichendes Studium der Knospen in der Riechschleimhaut an. Ich hoffe, die Untersuchung weiterzuführen und sie auf alle Wirbeltierklassen auszudehnen; erst dadurch werden wir in den Stand gesetzt, die Bedeutung der fraglichen Organe beurteilen zu können.

Litteratur.

1. Leydig, F., Über die Haut einiger Süßwasserfische. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, III. Bd., 1851.
2. Schulze, Franz Eilhard, Über die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, XII. Bd., 1863.
3. Schwalbe, G., Über die Geschmacksorgane der Säugetiere und des Menschen. Archiv für mikroskopische Anatomie, IV. Bd. 1868.
4. Lovén, Chr., Beiträge zur Kenntnis vom Bau der Geschmackswärzchen der Zunge. Archiv für mikroskopische Anatomie, IV. Bd., 1868.
5. Merkel, F., Die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880.
6. Hermann, F., Studien über den feineren Bau der Geschmacksorgane. Münchener Sitzungsberichte 1888, pag. 277—318.
7. Retzius, G., Die Nervenendigungen in den Geschmacksorganen der Säugetiere und Amphibien. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, IV. Bd., 1892.
8. Retzius, G., Die Nervenendigungen in den Endknospen, resp. Nervenbügeln der Fische und Amphibien. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, IV. Bd., 1892.
9. v. Lenhossék, Die Geschmacksknospen in den blattförmigen Papillen der Kaninchenzunge. Verhandlungen der Physikalisch-medizinischen Gesellschaft in Würzburg, Neue Folge, XXVII. Bd., Nr. 5, 1893.
10. Schulze, Franz Eilhard, Über Epithel- und Drüsenzellen. Archiv für mikroskopische Anatomie, III. Bd., 1867.
11. Leydig, Neue Beiträge zur Kenntnis der Hautdecke der Fische. Festschrift der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, 1879.
12. v. Lenhossék, Die Endknospen der Barbe und des Aales. Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesapparate, 1894.
13. Engelmann, Th. W., Die Geschmacksorgane. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben, II. Bd.
14. v. Wyss, Die becherförmigen Organe der Zunge. Archiv für mikro-

15. Schultze, Max, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, VII. Bd., 1862.
 16. Ehrlich, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche medizinische Wochenschrift, 1886.
 17. Retzius, G., Über Geschmacksknospen bei Petromyzon. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, V. Bd., 1893.
 18. van Gehuchten, Le bulbe olfactif chez quelques mammifères. La Cellule, Tome VII, 1891.
 19. Disse, J., Über Epithelknospen in der Regio olfactoria der Säuger. Nachrichten der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, 1894. Nr. 1.
 20. Kallius, E., Ein einfaches Verfahren, um Golgische Präparate für die Dauer zu fixieren. Anatomische Hefte, II. Bd., pag. 271, 1893.
 21. Blaue, J., Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentlich über Endknospen als Endapparate des Nervus olfactorius Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1884.
 22. Retzius, G., Zur Kenntnis der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, IV. Bd., pag. 62—64, 1892.
 23. v. Lenhossék, Das Ganglion geniculi nervi facialis und seine Verbindungen. Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1894.
 24. Paulsen, Untersuchungen über die Drüsen der Nasenschleimhaut. Archiv f. mikr. Anatomie, XXVI. Bd., 1886.
-

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II.

- Fig. 1. Grosse Knospe im Riechepithel des Kalbes. $\frac{35}{1}0$. Erklärung im Text. Der Schnitt ist etwas schräg geführt.
- Fig. 2. Einzelne Zellen aus grossen Knospen im Riechepithel. a drei Deckzellen, mit dichromsaurem Silber imprägniert. $\frac{35}{1}0$. b eine Sinneszelle mit Zellenleib peripherem Fortsatz und Stift, $\frac{100}{1}0$.
- Fig. 3. Knospe aus einer Furche im Riechepithel; einige Sinneszellen der Länge nach getroffen. Achsenschnitt. $\frac{50}{1}0$.
- Fig. 4. Flächenschnitt der Riechschleimhaut; Ansicht einer Knospe von oben Porus. $\frac{35}{1}0$.
- Fig. 5. Knospe der Riechschleimhaut, nach Golgi behandelt, mit zutretenden Nerven und deren freier Endigung innerhalb der Knospe. $\frac{30}{1}0$.
- Fig. 6. Kleine Knospe aus der Umgebung des Riechepithels. $\frac{35}{1}0$.
-