Die Riechzellen des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis* L.).¹⁾

Von

Professor Dr. med. E. Ballowitz

an der Königlichen Universität Münster i. W.

Hierzu Tafel VI.

Die Riechschleimhaut und insbesondere die Riechzellen der Neunaugen sind des öfteren untersucht worden, aber mit einander sehr widersprechenden Resultaten.

In folgendem gebe ich einen kurzen historischen Überblick, indem ich an dieser Stelle nur die Literatur über die Riechschleimhaut der Cyclostomata berücksichtige.

Langerhans²⁾ ist der erste gewesen, welcher bei seinen Studien über diese niederen Fische auch ihr Geruchsorgan in den Kreis seiner Untersuchungen zog. Er fand, dass das eigentliche Riechepithel bei *Petromyzon Planeri* ein einschichtiges, hohes Zylinderepithel ist und sich aus zwei Zellenformen zusammensetzt. Die eine Zellenform stellt hohe, schmale, mehr zylindrische Zellen dar, welche mit leicht gezählelter Grundfläche dem Bindegewebe aufsitzen, an ihrer freien Oberfläche aber mit ziemlich langen Flimmerhaaren bedeckt sind. Die zweite Zellenart befindet sich zwischen der anderen, ist kleiner als diese und geht gegen das Bindegewebe hin in einen feinen Fortsatz aus, welcher oft kurz abbricht. „Nach oben zu wendet sich ein etwas stärkerer Fortsatz, erreicht die obere Grenze des Epithels, zeigt hier eine

¹⁾ Präparate der Riechzellen von *Petromyzon* wurden auf der 18. Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Jena demonstriert. Siehe die Verhandl. der anatomischen Gesellschaft auf der 18. Versammlung in Jena vom 18.—21. April 1904, Demonstrationsbericht S. 177. Vgl. auch die Diskussion zu dem Vortrag von Lubosch: Über den Bau und die Entwicklung des Geruchsorgans von *Petromyzon*. Dieselben Verhandlungen S. 75 und ff.

Siehe ferner meinen Bericht „Über den Bau des Geruchsorgans der Cyclostomata“. Sitzungsbericht der Königl. Preussischen Akademie der Wissensch. zu Berlin. Sitzung der physik.-mathem. Klasse vom 14. April 1904.

²⁾ P. Langerhans, Untersuchungen über *Petromyzon Planeri*. Bericht über die Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Breisgau. Bd. VI, 1876, Heft 3.

kleine Anschwellung und ist mit einigen kurzen, starren Haaren besetzt, welche sich durch ihre geringe Länge, ihre Starrheit und ihre geringe Anzahl von den Flimmerhaaren sehr prägnant unterscheiden.“¹⁾

Durch die Befunde von Langerhans erhielt auch für die niederen Fische aus der Klasse der Cyclostomata die Lehre von M. Schultze²⁾ eine Bestätigung, dass das Riechepithel der Vertebraten sich aus zwei wohl charakterisierten, differenten Zellenformen zusammensetzt, den epithelialen Stützzellen und den eigentlichen Riechzellen; allerdings konnte der direkte Zusammenhang der Riechnerven mit dem feinen Zellfortsatze der Riechzellen noch nicht nachgewiesen werden.

Im Gegensatz zu Langerhans vermochte Foettinger³⁾ bei *Petromyzon fluviatilis* und *Planeri* nur eine Art von Zellen, nämlich lange zylindrische, mit Flimmerhaaren versehene, aufzufinden; diese sollen allein das Epithel der Regio olfactoria zusammensetzen und sämtlich Riechzellen darstellen.

Auch Exner⁴⁾, welcher von vornherein der Lehre M. Schultzes entgegengetreten war, kam zu Ergebnissen, welche mit denen Foettingers übereinstimmen. Das Riechepithel von *Petromyzon fluviatilis* und *Ammocoetes* besteht nach Exner aus Zellen der allerverschiedensten Form, von denen manche sich im Aussehen den „Epithelzellen“, manche den „Riechzellen“ Max Schultzes nähern, von denen aber die meisten die den beiden Zellenarten zugesprochenen charakteristischen Eigenschaften nicht haben.“⁵⁾ Bei *Petromyzon marinus*, von welcher

¹⁾ L. c. pg. 54.

²⁾ M. Schultze. Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Struktur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbeltieren. Abhandl. der naturforsch. Gesellschaft zu Halle, Bd. VII, 1863.

³⁾ A. Foettinger. Recherches sur la structure de l'épidermes des Cyclostomes, et quelques mots sur les cellules olfactives de ces animaux. Bulletins de l'Académie Royale des sciences de Belgique. Quarante-cinquième année. 2. sér. T. 41. Bruxelles 1876, pg. 668.

⁴⁾ S. Exner. Fortgesetzte Studien über die Endigungsweise der Geruchsnerven. 3. Abhandlung. Sitzungsberichte der mathem.-naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien. 76. Bd., III. Abt., Jahrg. 1877 pg. 171.

⁵⁾ L. c. pg. 174.

Spezies Exner zwei Exemplare untersuchte, „kommt auch eine kontinuierliche Kette von Zellformen vor, aus dieser kann man aber wegen der Häufigkeit des Vorkommens zwei Formen besonders herausheben.“¹⁾)

Im Jahre 1880 erschienen sodann die wertvollen Studien von G. Retzius²⁾ über die Riechschleimhaut von Myxine und Petromyzon. Dieser Forscher untersuchte besonders die durch Einwirkung von Osmiumsäure isolierten Elemente der Riechschleimhaut und betont, dass nach Behandlung mit schwachen Lösungen von Kalium und Ammonium bichromicum oder Chromsäure die Zellen zwar ohne Schwierigkeit isoliert werden können, aber durch die letztere Behandlung oft sehr verunstaltet werden und keine genaue Vorstellung von ihrer wahren Gestalt mehr zu geben imstande sind. Dadurch erkläre sich, dass Exner³⁾, welcher mit derartigen Reagentien arbeitete und wahrscheinlich beide Zellenarten schon vor sich gehabt hat, in seinen Präparaten nur verunstaltete Elemente erhielt und kein klares Bild von ihrer normalen Form erlangen konnte.

Bei Myxine sowohl wie bei Petromyzon stellte Retzius in der Riechschleimhaut zwei verschiedene Grundformen von Zellen fest, nämlich „indifferente“, eigentliche Epithelzellen (Stütz- oder Isolierzellen) und eine zweite Art von Zellen, die wahrscheinlich mit den Riechnervenendigungen verbunden sind und die wahren Riechzellen darstellen.

Bei Petromyzon sind die ersteren lang ausgezogene, stabförmige Gebilde, „welche die ganze Höhe des Riechepithels einnehmen und an ihrer freien Oberfläche einen Besatz von feinen, nicht besonders langen, im allgemeinen nicht starren, sondern etwas wellenförmig gebogenen Flimmerhaaren besitzen“; ihr unteres Ende sitzt mit einer fussartigen Verbreiterung der Bindegewebsschicht auf.

Die andere Zellenform, die der Riechzellen, ist dadurch ausgezeichnet, dass sie einen viel kürzeren, lang gestreckt birnförmigen Zellenleib aufweist, den Kern infolgedessen viel höher

¹⁾ L. c. pg. 180.

²⁾ G. Retzius. Das Riechepithel der Cyclostomen. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrgang 1880, pg. 9.

³⁾ Exner benutzte zur Isolierung Ammonium bichromicum.

trägt und dass sie nach unten hin in eine dünne, variköse Faser ausläuft. Ihr oberes, abgerundetes oder etwas zugespitztes Ende reicht bis zur Oberfläche des Epithels und präsentiert sich an den isolierten Zellen nackt ohne allen Anhang. Nur einmal fand Retzius einen bürstenartigen Besatz von vier kurzen, starren, ganz geraden, voneinander divergierenden Härchen, welche er in Fig. 11 seiner Tafel III abgebildet hat. Ob nun solche Bürsten normal sind, in der Regel aber bei der Präparation abfallen, lässt der Autor unentschieden, glaubt indessen Flimmerhaare diesen Zellen bestimmt absprechen zu können.

Der allerwichtigste Charakter dieser Riechzellen ist ihr unteres Ende, der feine variköse Ausläufer. Dieser reisst bei den Isolierungsversuchen fast immer in der Nähe des Zellenleibes ab, sodass man hier nur eine kurze Faser findet. Einen wirklichen Zusammenhang dieser Ausläufer mit Nervenfasern darzulegen, glückte nicht.

Am Schlusse seiner Abhandlung gesteht Retzius ein, dass er selbst sich auch ziemlich lange in Unsicherheit betreffs der wahren Riechzellen befunden habe, bis er bei ganz guter Erhärtung dann eine Menge überzeugender Bilder erhielt. „Im Allgemeinen scheinen (bei *Petromyzon*) doch“ — heisst es l. c. pg. 21 — „die eigentlichen Epithelzellen zu überwiegen; die Riechzellen liegen zwischen ihnen eingestreut, möglicherweise sind sie dabei stellenweise spärlich vorhanden. Infolge des reichlichen Flimmerbesatzes der Epithelzellen ist es sehr schwierig, durch eine Ansicht von der Oberfläche her eine Auffassung von der relativen Anzahl und der Anordnung der Riechzellen zu erhalten. Ebenfalls möchte ich zugeben, dass bei *Petromyzon* die Gestalt der beiden Zellenarten nicht so auffallend voneinander verschieden ist, wie bei den anderen Wirbeltieren und auch bei *Myxine*. Wirkliche Übergangsformen zwischen Riechzellen und den Epithelzellen finden sich aber meiner Meinung nach gewiss nicht.“

Bei *Myxine* entbehren nach Retzius die langen, schmalen, mit Auszackungen versehenen Stützzellen des Flimmerbesatzes; die Riechzellen sind feiner ausgezogene, mehr spindelförmige Gebilde, deren Oberfläche gleichfalls frei von Härchen ist; nur ein einziges Mal sah Retzius hier „einen kleinen, bürstenförmigen Anhang.“

In einer späteren Mitteilung¹⁾ beschreibt G. Retzius eine ausgedehnte Färbung der Elemente des Riechepithels von *Myxine glutinosa*, welche er mittelst der Golgi'schen Methode erhielt. In diesen Präparaten zogen die sehr feinen zentralen Fortsätze der an der freien Oberfläche glatten Riechzellen als feine variköse Fasern in das unterliegende Bindegewebe hinab, um als Nervenfasern den Weg nach dem Gehirn hin einzuschlagen.²⁾

Damit wurde auch für diesen auf niederer Stufe stehenden Fisch der direkte Zusammenhang der Riechzellen mit den Olfactoriusfasern erwiesen. Es ordnen sich also auch bei diesem Tier die Riechzellen der schon früher von van Gehuchten³⁾ und Retzius⁴⁾ geäußerten Ansicht unter, dass sie im Riechepithel gelagerte Nervenzellen darstellen, welche die Olfactoriusfasern als ihre centripetalwärts ziehenden Fortsätze gegen das Gehirn hin entsenden.

In der zitierten Abhandlung betont Retzius noch, dass bei den Cyclostomen in der Riechschleimhaut gar keine Art von „Knospenbildung“ nachgewiesen werden kann.

¹⁾ G. Retzius. Kleinere Mitteilungen von dem Gebiete der Nervenhistologie. III. Zur Kenntnis der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. In: Biologische Untersuchungen. Neue Folge, Bd. IV, No. 8. Stockholm, 1892, pg. 62, Fig. 1 auf Tafel XVIII.

²⁾ Herr Professor G. Retzius hatte die grosse Liebenswürdigkeit, mich nachträglich auf eine Angabe aufmerksam zu machen, welche er über die Nervenendigungen im Geruchsorgan von *Ammocoetes* in seiner Abhandlung: „Zur Frage von der Endigungsweise der peripherischen sensiblen Nerven“, Biologische Untersuchungen, Neue Folge, Bd. VIII, 1898, gemacht hat und welche mir entgangen war, da ich unter dem Titel keine Mitteilung über Riechzellen vermutete. Die betreffende Notiz über die Riechzellen von *Ammocoetes* lautet (l. c. pg. 116): „Diese Riechzellen zeigen die bei anderen Tieren gewöhnlichen Formen — das periphere Ende ist indessen in der Regel lang und nicht selten breit — und tragen an ihrer Oberfläche je ein Büschel körniger Fäden, die ich mit den Dendritenfortsätzen der Nervenzellen (a. a. O.) verglichen habe. In derselben Figur (Fig. 3 auf Tafel XXX) sind auch zwei Stützzellen als gefärbt wiedergegeben.“ Die betreffende Fig. 3 stellt einen Schnitt durch ein Golgi-Präparat von *Ammocoetes* dar, in welchem zehn Riechzellen mit ihren Nerven imprägniert sind und an ihrer freien Oberfläche 3—4 körnige Fäden zeigen.

³⁾ Van Gehuchten et Martin. Le bulbe olfactif chez quelques mammifères, La Cellule 1891. Zitiert nach Disse. Riechschleimhaut und Nerven bei den Wirbeltieren. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, XI. Bd., 1901, Wiesbaden 1902, pg. 411.

⁴⁾ G. Retzius. Die Endigungsweise der Riechnerven. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, Bd. III, No. 3, Stockholm 1892.

Schliesslich muss noch die Abhandlung von Pogojeff¹⁾ erwähnt werden, welcher *Petromyzon fluviatilis* nach Schnitt- und Zupfpräparaten untersuchte, der (1880) vorangegangenen Veröffentlichungen von G. Retzius aber mit keinem Worte gedenkt.

Aus den ziemlich unklaren Angaben Pogojeffs, denen nur sehr unvollkommene Abbildungen beigegeben sind, sei nur das Folgende hervorgehoben.

Pogojeff unterscheidet zwei verschiedene Arten von Geruchszellen, von denen die eine in der Mehrzahl vorkommende Art an ihrem freien Ende ein einzelnes „langes, glänzendes, oft gekrümmtes Härchen“ tragen soll. Dieses Härchen soll aus einer „ziemlich dicken Walze“ hervorkommen, die ihrerseits wieder „einer Art Kappe“ angehört, zu welcher das obere freie, vom Körper der Zelle etwas abgeschnürte Ende umgeformt ist, und welche sich nicht selten gänzlich von der Zelle ablöst. „Mittelst starker Vergrösserungen kann konstatiert werden, dass der Körper dieser Geruchszellen eine Längsstreifung aufweist.“ „An gelungenen Präparaten und besonders nach der Färbung mit Safranin konnte im Innern der Zelle ein feines, stäbchenförmiges Gebilde wahrgenommen werden, welches dem Aussehen nach grosse Ähnlichkeit mit den Geruchshärchen aufweist. Dieses Stäbchen oder Fädchen macht eine Biegung um den Kern und verlässt die Zelle an ihrem peripherischen Ende; die Länge des Stäbchens wechselt, zuweilen unterbricht es sogar seinen Verlauf, um darauf wieder in derselben Richtung zu erscheinen. Die vorliegenden Tatsachen lassen vermuten, dass dieses Gebilde nichts anderes als ein Nervenfädchen sei, welches in die Zelle eingedrungen, in derselben verläuft und sie darauf in der Form eines peripherischen Fortsatzes (des Härchens) verlässt.“ L. c. pg. 8.

„Die zweite Art der Geruchszellen wird beim Neunauge nur in sehr geringer Anzahl“ angetroffen und ist bedeutend kleiner als die erste. „Es sind gerade Zylinder, welche am Ende der Zelle wieder in eine Verengerung übergehen, woraus ein Nervenfortsatz entspringt.“ Es gelang nicht, den direkten Zusammenhang dieser Zellen mit den Geruchsnerven zu beobachten. L. c. pg. 9: „Am peripherischen Teil haben diese Zellen eine Einschnürung wie bei den Zellen der ersten Art und am äussersten

¹⁾ L. Pogojeff. Über die feinere Struktur des Geruchsorganes des Neunauges. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 31, 1888, pg. 1, Tafel I.

Ende der Zelle befindet sich ein ganzes Bündelchen kurzer, feiner Geruchshärchen.“ „Die Zellensubstanz zeigt auch eine längs verlaufende Streifung, welche in die peripherischen Härchen überzugehen scheint.“

Scharf ausgesprochene Übergangsformen zwischen diesen beiden Arten von Riechzellen sind Pogojeff nicht begegnet und hat dieser Autor daher „die feste Überzeugung“ gewonnen, dass es sich in ihnen um zwei ganz unabhängige Bildungen handelt.

Eigene Untersuchungen.

Das Material entnahm ich erwachsenen Exemplaren von *Petromyzon fluviatilis* L., welche ich lebend zum Teil direkt aus der Ostsee während eines Aufenthalts in Carlsbagen auf Usedom im August und September 1901 erhielt, zum Teil mir aus der Oder frisch gefangen schicken liess. Die meisten der unten mitgeteilten Tatsachen wurden von mir schon damals in Carlsbagen festgestellt.

Zur Untersuchung des aus dem frisch getöteten Tiere herauspräparierten Geruchsorgans und seiner Riechschleimhaut kamen hauptsächlich drei Verfahren zur Anwendung:

1. Mazeration und Isolierung der Epithelelemente.
2. Fixierung durch Sublimat, Eisessig-Sublimat (5 Teile Acid. acet. glaciale auf 100 Teile in der Wärme gesättigte, wässrige Sublimatlösung), Alcohol absol. und Flemming'sche Lösung, Einbettung in Paraffin, Tinktion der vermittelst destillierten Wassers aufgeklebten Serienschnitte mit verschiedenen Farbstoffen, insbesondere Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain.
3. Imprägnation mit Silberchromat nach der von Ramón y Cajal modifizierten Golgi'schen Methode.

Alle drei Methoden ergaben sehr bemerkenswerte Resultate.

Die wichtigsten Ergebnisse erhielt ich durch Mazeration und Isolierung. In den Mazerationsflüssigkeiten dürfen die kleinen Stücke nicht zu lange liegen, nach 1 bis 2 Tagen Mazerationsdauer erhält man gewöhnlich die besten Präparate.

Zunächst kann ich das Hauptergebnis der Untersuchungen von G. Retzius aus dem Jahre 1880 durchaus bestätigen, dass nämlich das Epithel der Regio olfactoria von *Petromyzon* von zwei scharf charakterisierten Zellformen, den Stützzellen und den

Riechzellen, gebildet wird; auch ich habe zwischen beiden Zellformen keine eklatanten Übergänge finden können.

In Betreff der flimmernden Stützzellen vermag ich den Retzius'schen Angaben wesentliches nicht hinzuzufügen. An anderer Stelle werde ich auf diese Elemente noch einmal zurückkommen. Hier sei nur hervorgehoben, dass man an den isolierten Elementen die stäbchenartigen Fussstücke der Flimmerhaare gut erkennt, dass es mir aber nicht gelungen ist, diese Fussstücke in den Schnittpräparaten mit Eisenhämatoxylin spezifisch zu färben.

Die Riechzellen (siehe die Tafel VI) sind in ihrem Zellenleib wesentlich kürzer als die Stütz- resp. Isolierzellen und bestehen aus zwei differenten Teilen, einem peripherischen, kernhaltigen Protoplasmakörper und einem zentralen Nervenfortsatz.

Der letztere lässt sich auf längere Strecken im Zusammenhang mit seiner Zelle isolieren (Fig. 1—7). Er ist sehr fein, oft unregelmässig hin und her gebogen, flottierend und mit unregelmässig gestellten Varikositäten versehen. Das peripherische Ende des Nervenfortsatzes geht kontinuierlich aus einer kleinen kegelförmigen Spitze hervor, welche ich am zentralen Ende des Protoplasmakörpers stets vorfand. Die Lage dieses Konus am hinteren Ende des Protoplasmaleibes ist zentral, einige wenige Male fand ich sie aber auch exzentrisch, wie in Fig. 2 dargestellt. Nur in seltenen Fällen war der Konus länger ausgezogen. Der variköse Nervenfortsatz war oft recht lang und dann wohl in seinem ganzen intraepithelialen Verlaufe erhalten.

In guten Mazerationen, in denen die Elemente der Riechschleimhaut in dünner Lage noch mehr im Zusammenhang geblieben waren, konnte ich feststellen, dass die Nervenfortsätze der Riechzellen nicht direkt senkrecht durch das Epithel hindurch laufen, um nach Durchtritt durch die darunter gelegene, schon von G. Retzius gesehene punktierte Membran subepithelial weiter zu ziehen; vielmehr fand ich, dass die Nervenfortsätze oft zwischen den basalen, lockerer gestellten Teilen der Stützzellen umbiegen und grössere Strecken zwischen ihnen verlaufen, um erst dann subepithelial zu werden. Feine, lange, variköse Fasern im Zusammenhang mit den Riechzellen traf ich in solchen Präparaten daher oft in grösserer Zahl zwischen den

basalen Enden der Stützzellen an. Offenbar hatte hier der Übergang des Nervenfortsatzes der Riechzellen in die sogenannten Olfactoriusfasern selbst schon stattgefunden, sodass ich den direkten Zusammenhang beider Bildungen schon durch Mazeration nachweisen konnte.

Dieser Zusammenhang wird sehr eklatant in den Golgi-Präparaten (Fig. 11), die mir ganz ähnliche Bilder geben, wie sie G. Retzius für Myxine dargestellt hat. Der variköse Nervenfortsatz der Riechzelle geht hier unter leichten Schlingungen und Biegungen durch das Epithel, um dann, oft unter knieförmiger, fast rechtwinkliger Umbiegung in die Olfactoriusfaser überzutreten, welche letztere sich meist auf längere Strecken hin verfolgen liess; eine Verzweigung konnte an ihr nicht wahrgenommen werden. In den Golgi-Präparaten ist auch der Ursprungskonus des varikösen Fadens stets deutlich, und zeigt dasselbe Aussehen, wie in den Mazerationen.

Auch in den senkrecht zur Oberfläche geschnittenen Präparaten von mit Eisessigsublimat fixiertem und mit Eisenhämatoxylin gefärbtem Material ist der Nervenfortsatz der Riechzellen zu sehen, aber nur eine kurze Strecke und zwar ganz in der Nähe der Zellen selbst. In Fig. 10 sieht man den feinen Faden aus seinem Konus hervorkommen und eine Strecke weit, oft unter Schlingungen, nach unten ziehen.

Der periphere Protoplasmakörper der Riechzellen ist meist langgestreckt und endet unten mit einer bauchigen Erweiterung, welche stets den grossen, ovalen oder ellipsoiden, mit gewöhnlich einem grossen, kugelförmigen Kernkörperchen versehenen Kern beherbergt. (In den Fig. 1—7, welche nach Mazerationspräparaten gezeichnet wurden, ist das Kerngerüst nicht angegeben, um den Kern als hellen Fleck deutlicher als er im Präparat erscheint, hervortreten zu lassen.) Der Kern wird seitlich und unten gewöhnlich nur von einer dünnen Protoplasmlage bedeckt, die unterhalb des Kernes in den oben erwähnten, den Nervenfortsatz tragenden Konus ausläuft. Eine zweite nicht so starke bauchige Anschwellung findet sich dann meist noch oberhalb in einiger Entfernung von dem freien Zellende; die beiden Anschwellungen werden durch eine schwache Einschnürung getrennt (Fig. 1, 2, 5—7). Nicht selten fehlen aber auch die obere Anschwellung und die Einschnürung oder sind nur eben

angedeutet, sodass der oberhalb des Kernes gelegene Zellteil mehr zylindrisch oder stiftartig aussieht (Fig. 3 und 4).

Mit Bezug auf die Körperform der Riechzellen ergaben alle drei Methoden die gleichen Bilder, wie ein Vergleich der Mazerationen (Fig. 1—7) mit dem Schnittbild (Fig. 10) und dem Golgi-Präparat (Fig. 11) zeigt.

Besonders instruktiv waren die mit Eisessigsublimat fixierten, mittels Eisenhämatoxylin tingierten Präparate (Fig. 10). Wenn man vorsichtig entfärbt, so erhält man konstant eine ganz spezifische prachtvolle Sonderfärbung der Riechzellen, welche letzteren als intensiv blauschwarze Gebilde sehr deutlich hervortreten, wenigstens mit ihrem Protoplasmakörper; der Nervenfortsatz ist, wie oben schon hervorgehoben, nur in seinem peripherischen Abschnitt erkennbar. Die Färbung ist so bestimmt, dass sie fast mit der Golgi-Färbung konkurrieren kann (vgl. Fig. 10 und 11), bietet vor der letzteren aber den grossen Vorteil, dass bei richtiger Anwendung die sämtlichen Riechzellen gefärbt werden. In der Fig. 10 sind übrigens vier Riechzellen nicht ganz in den Schnitt gefallen; in drei angeschnittenen Zellen ist der untere Zellbauch, in der vierten das peripherische Ende nicht mehr mitgekommen.

Auf dem Querschnitt erscheinen die Protoplasmakörper der Zellen nicht rundlich, sondern unregelmässig eckig, wie Fig. 9 demonstriert. Diese Figur stellt einen sehr flachen Schrägschnitt durch die peripherische Schicht des Riechepithels von einem mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparate dar. Rechts ist die tiefere Stelle des Schnittes, an welcher schon die kernführenden bauchigen Anschwellungen von drei kürzeren Riechzellen getroffen sind. Man erkennt bei der etwas ungleich ausgefallenen spezifischen Färbung der Riechzellen eine Mosaik von unregelmässig vier- bis sechseckigen dunklen Feldern, von denen ein jedes den Querschnitt durch eine Riechzelle repräsentiert. Auch an dem ganz frischen, nicht gefärbten Präparat ist bei Flächenansicht diese Felderung zu sehen.

Die Länge der Zellkörper variiert, wie ein Blick auf die Fig. 1—7, 8, 10 und 11 sofort zeigt. Nur einmal fiel mir eine isolierte Riechzelle auf, welche abnorm lang war und wahrscheinlich die ganze Dicke des Riechepithels durchsetzt hatte.

Infolgedessen lag der Ursprungskonus des Nervenfortsatzes auch nicht an ihrem unteren Ende, sondern ganz seitlich unten, und der Nervenfortsatz ging seitlich davon ab. Gewöhnlich aber überschreitet das untere Ende des Riechzellenkörpers die Mitte der Epitheldicke nur wenig oder bleibt auch dahinter zurück. Nicht selten sind besonders kurze Elemente (vgl. Fig. 4 und 11), deren dann nur einfache bauchige Anschwellung dicker als gewöhnlich erscheinen kann, als hätte sich das Protoplasma mehr gegen die Peripherie hin konzentriert.

Das periphere, frei die Oberfläche der Schleimhaut erreichende Zellenende war in den Mazerationspräparaten gewöhnlich leicht köpfchenartig verdickt und setzte sich auch oft durch eine schwache halsartige Einschnürung von dem übrigen Zellkörper ab. Die Oberfläche dieses Köpfchens war meist gewölbt oder auch leicht kegelartig vorspringend, sie sah aus, wie etwas hervorgequollen. Viel seltener war die Oberfläche eben, es wurde aber beobachtet. Erwähnt muss auch werden, dass die Protoplasmastruktur dieses kopfartigen Teiles nicht so grobkörnig erscheint, wie im übrigen Zellkörper; auch ist das ganze Köpfchen stärker lichtbrechend.

Die köpfchenartige Verdickung war auch in den gut fixierten Schnittpräparaten von Sublimatmaterial stets festzustellen (vgl. Fig. 10). Sie überragt hier abgerundet das noch zu schildernde Schlussleistensystem. Diese Köpfchen machten in den Schnittpräparaten anfangs den Eindruck auf mich, als seien sie infolge der Behandlung hervorgequollene Protoplasmapfröpfe. In der Tat kann hier das Protoplasma sowohl der Riechzellen, wie auch der Stützzellen bei ungeeigneter Behandlung leicht hervorquellen: bei schlechter Fixierung habe ich oft gesehen, dass langgestielte Pfröpfe und Blasen hervorgequollen waren und eine sehr unregelmässige Oberfläche erzeugt hatten. Trotzdem sind diese kleinen Köpfchen keine Kunstprodukte, da ich sie auch an der lebenden, noch flimmernden Schleimhaut bei Untersuchung in physiologischer Kochsalzlösung gesehen habe; aber auch hier quillt das Protoplasma bald oft blasenartig hervor, sodass die Köpfe unnatürlich vergrössert werden, wenn die Untersuchung sich zu lange ausdehnt und die Kochsalzlösung einige Zeit einwirkt. Es scheint, dass die freie Oberfläche der Riechzellen ihre gegen Reagentien empfindlichste Stelle ist.

Eine für die Riechzellen bedeutsame Struktureigentümlichkeit findet sich an der freien Oberfläche ihres Köpfchens: das ist ein dichter Besatz von langen, feinen Cilien (Fig. 1—7). Ich zählte deutlich zehn bis zwölf Härchen an einem Köpfchen; es ist sehr wohl möglich, dass noch mehr vorhanden sind. Diese Härchen machen nun in den Mazerationspräparaten durchaus nicht den Eindruck von starren Gebilden und unterscheiden sich nur wenig von den Cilien der Stützzellen. Wie diese, sind sie in den Mazerationen oft hin und her gebogen, bisweilen in einer Richtung (Fig. 2), und flottieren, ferner sehen sie glatt und gleichförmig aus, ohne Körncheneinlagerung. Dagegen erreichen sie nicht die Länge der Flimmerhaare der Stützzellen, bleiben aber, soweit sich das bestimmen lässt, nicht viel hinter deren Länge zurück. Alles in allem machen sie in den Mazerationen den Eindruck von gewöhnlichen Flimmerhaaren, und ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie im Leben in der Tat flimmern, was mit Bezug auf die jetzt herrschende Auffassung, wonach die Riechzellen periphere Ganglienzellen sind, gewiss von Interesse und Bedeutung wäre. Ich habe mich indessen durch Untersuchung des lebenden Objekts bis jetzt vergeblich bemüht, diese Frage zu entscheiden. Die Schwierigkeit liegt darin, dass die Stützzellen lebhaft flimmern. Ist die Flimmerung der Schleimhautoberfläche in vollem Gange, so sieht man nur einen einzigen Flimmerstrom, der keine Entscheidung zulässt. Nimmt die Flimmerung ab und erlischt sie allmählich, so wirkt für die Untersuchung der Umstand günstig mit, dass die hervorragenden Köpfchen die Riechzellen markieren und ihre Härchen bei starker Vergrößerung erkennen und unterscheiden lassen. Ich habe dann sehr oft die Härchen in vollkommener Ruhe gesehen; sie ragten dabei häufig zwischen die nur noch matt schlagenden Flimmerhaare der benachbarten Stützzellen divergierend hinein. Die Härchen waren an dem lebenden Objekt weniger gebogen, mehr gerade gestreckt, als in den Mazerationen, sahen aber sonst genau ebenso aus, wie in den Mazerationen. Des öfteren schienen mir aber auch die Härchen der Riechzellen in Bewegung zu sein, wobei indessen bei der Dicke des lebend untersuchten Objektes und bei dem nahen Beisammenstehen von Riech- und Stützzellen nicht auszuschliessen war, dass diese Bewegung eine passive, durch den Cilienschlag der benachbarten Stützzellen

bedingte gewesen sein konnte. Ich vermag daher diese Frage vorläufig noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Die Stellen, an welchen ein jedes Härchen am Köpfchen der Riechzelle eingepflanzt ist, tritt als dunkles, stark lichtbrechendes Pünktchen hervor. Fallen die Härchen ab, so bleiben die Pünktchen wohl meist erhalten und bezeichnen am Köpfchen die Stellen, wo je ein Härchen sass. Die Figuren 5—7 zeigen die Fusspünktchen am Kopf bei nur noch wenigen erhaltenen Cilien. Ich glaube nun, dass es sich hier um kleine „Fussstücke“ der Härchen handelt, deren jedem ein Härchen aufsitzt, ganz ebenso wie das einzelne Flimmerhaar von einem basalen Fussstück getragen wird. Die Fussstücke der eigentlichen Flimmerhaare der Stützzellen sind aber wesentlich länger, deutlicher und mehr stäbchenartig. Auch in den Eisenhämatoxylin-Präparaten (Fig. 9 und 10) treten die Fusspünktchen der Riechhaare bei einem bestimmten Grade der Entfärbung gut hervor. In Fig. 10 sieht man sie an den meisten helleren Köpfchen, während die Härchen selbst nicht mehr erkennbar sind. Auch bei Flächenansicht der Köpfchen treten sie in die Erscheinung, wie auf der linken Seite des Flächenschnittes der Fig. 9 an drei Stellen zu sehen ist.

Die Härchen der Riechzellen sind nun sehr zart und gehen leicht verloren. In guten frischen Mazerationen vermisst man sie kaum an einer einzigen Riechzelle. Besonders empfindlich und zart scheinen die peripherischen Enden zu sein, während die basalen Teile einen ein wenig resistenteren Eindruck machen. Die letzteren trifft man daher nicht selten als kürzere, mehr gerade, anscheinend steifere, borsten- oder stiftartige Gebilde an den Köpfchen an. Ihre Zahl ist dabei auch reduziert, jedenfalls, weil eine mehr oder weniger grosse Zahl der Härchen an den Fusspünktchen schon abgebrochen ist, wie die sitzen gebliebenen Fusspünktchen beweisen. Die Figuren 5—7 liefern hierfür Beläge. In Fig. 5 und 7 ist die Zahl und Länge der Härchen reduziert, in Fig. 7 ist nur noch ein einziges kurzes Stiftchen stehen geblieben. In Fig. 6 hat sich zwar die ursprüngliche Länge der Cilien noch ziemlich erhalten, ihre Zahl ist aber bis auf zwei reduziert. Alle drei Köpfchen zeigen zwischen den erhaltenen Cilien zahlreiche Fusspünktchen, die Ansatzstellen der abgefallenen übrigen Härchen. Solche schon verletzten Präparate

hat offenbar Langerhans vor sich gehabt, indem er von „einigen kurzen, starren Haaren“ spricht, „welche sich durch hier geringe Länge, ihre Starrheit und ihre geringe Anzahl von den Flimmerhaaren sehr prägnant unterscheiden.“ Schliesslich können sämtliche Härchen verloren gehen. Der Grad der Konservierung hängt von der Güte und der Dauer der Mazeration ab. Je älter die Mazerationen werden, je schlechter sie sind, um so häufiger stösst man auf die geschilderte Reduktion des Härchenbesatzes, bis man schliesslich fast nur noch ganz nackte Köpfchen vorfindet.

Nach den obigen Befunden in den Mazerationen ist mir zweifellos, dass der dichte Besatz mit langen Cilien an den Riechzellen von *Petromyzon* die Regel ist und dass sich die Variationen in Zahl und Länge der Cilien in der angegebenen Weise erklären. Dass diese meine Erklärung zutrifft, beweisen wohl mit Sicherheit die nach Verlust der Härchen stehen bleibenden Fusspünktchen. Damit soll aber nicht in Abrede gestellt werden, dass die Zahl der Härchen an den einzelnen Zellen innerhalb geringer Grenzen normalerweise schwanken kann.

Die Darstellung des Härchenbesatzes der Riechzellen ist mir auch in den Golgi-Präparaten oft gelungen (Fig. 11). Die Härchen sind auch hier fast immer in der Mehrzahl, bis ca. zehn Stück auf einer Zelle, imprägniert. Zu erwähnen ist, dass die Imprägnation der Riechhärchen weit häufiger und regelmässiger eintrat, als diejenige der Flimmerhaare der Stützzellen; obwohl die Stützzellen sehr oft imprägniert waren, war die Färbung ihrer Flimmerhaare nur sehr ausnahmsweise erfolgt. Im Verhältnis zu der grossen Zahl der sich färbenden Riechzellen gelang die Darstellung ihrer Härchen aber nur an relativ sehr wenigen Zellen, da sich die Imprägnation der Riechzellen meist in Zusammenhang mit Niederschlägen an der Oberfläche der Schleimhaut setzte, wodurch die Erkennung der Härchen unmöglich wurde.

In den mit Sublimat und Eisessigsublimat fixierten Schnitten waren die Riechhärchen nur höchst selten und dann auch nur in Andeutungen zu erkennen, mit dieser Methode wäre ihr sicherer Nachweis wohl schwerlich möglich. Auch die Flimmerhaare der Stützzellen, die in Fig. 10 ein wenig schematisiert eingetragen sind, hatten sich in den Sublimatpräparaten meist

schlecht erhalten, waren verklebt und oft undeutlich. Dass dagegen die Fusspünktchen der Riechhaare bei Eisenhämatoxylinfärbung meist gut erkennbar waren (Fig. 9 und 10), ist oben schon hervorgehoben worden.

Nach meinen Befunden ist mithin die Angabe von Pogojeff, dass zwei Arten von Riechzellen existieren, irrig (siehe oben den Literatur-Überblick). Wahrscheinlich sind seine zweite Art von Riechzellen gar keine Riechzellen, sondern mit dünnerem Fuss versehene Flimmerzellen gewesen. Völlig zu verwerfen ist ferner seine Ansicht, dass die Nervenfasern in die Riechzelle eintreten, diese durchziehen und am peripheren Ende als einzelnes Riechhaar wieder herauskommen soll. Ein „feines, stäbchenförmiges Gebilde“ im Innern der Riechzelle habe ich niemals gesehen, wie ich glaube, ist es durch eine stärkere hervortretende Kante der Riechzelle vorgetäuscht worden.

Sein einzelnes Riechhaar ist zweifellos der letzte Rest des dichten, von mir nachgewiesenen Härchenbesatzes an durch Reagentien verunstalteten Riechzellenköpfchen. Auch ein so unvermittelter Ursprung des Nervenfortsatzes am unteren Ende der Riechzellen, wie Pogojeff ihn zeichnet, kommt nicht vor.

Liess mich die Methode der Schnittfärbung mit Eisenhämatoxylin für den Nachweis der Riechhaare im Stich, so gab sie dafür ganz ausgezeichnete Resultate hinsichtlich der Feststellung der Zahl und Anordnung der Riechzellen im Riechepithel. Oben habe ich schon hervorgehoben, dass die Eisenhämatoxylinfärbung bei richtiger Anwendung eine spezifische Tinktion aller Riechzellen ermöglicht.¹⁾ Dadurch erhielt ich ganz prächtige Übersichtsbilder von der Verteilung der Riechzellen in der Schleimhaut.

Fig. 8 zeigt den 10 μ dicken Querschnitt durch eine Riechkrypte bei schwacher Vergrösserung. Man erkennt die intensiv dunkel gefärbten Protoplasmakörper der Riechzellen, welche parallel nebeneinander und senkrecht zu der Schleimhautoberfläche im Epithel stecken; nur die laterale (in der Figur linke) Wand der Krypte ist frei von ihnen.

¹⁾ Auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Jena wurden mehrere nach dieser Methode behandelte mikroskopische Präparate der Riechschleimhaut von mir demonstriert. Vgl. den Demonstrationsbericht in den oben zitierten Verhandlungen.

Näheren Aufschluss über ihre Anordnung geben mit Eisenhämatoxylin gefärbte Flächenschnitte durch das Riechepithel. Der flache Schrägschnitt durch das Riechepithel in Fig. 9 zeigt die Querschnitte der Riech- und Stützzellen. Die ersteren sind mehr oder weniger gefärbt, während die Stützzellen entfärbt sind. Man stellt in dieser Mosaik fest, dass die Riechzellen sich niemals mit den Flächen breit berühren, sondern stets durch eine, nicht selten auch durch zwei Stützzellen voneinander isoliert werden. Höchstens stossen sie bisweilen mit den Kanten aneinander. Diese Art der Verteilung lassen auch die senkrecht zur Oberfläche geführten Schnitte (vgl. Fig. 10), wenn auch nicht so übersichtlich, erkennen.

In dem Flächenschnitt der Fig. 9 ist schliesslich noch auf das sehr ausgeprägte System von dicken Schlussleisten hinzuweisen, welches bei der Eisenhämatoxylinfärbung in den Schnitten leicht zur Darstellung kommt. Die Schlussleisten umgeben die peripherischen Enden der Stütz- und Riechzellen, die darin wie in einem derben Gitterwerk stecken; die Köpfchen der Riechzellen überragen dabei die Leisten gegen die freie Schleimhautfläche hin. Ganz links in dem Schnitt der Fig. 9 sind drei vorragende Köpfchen mit den gefärbten Fusspünktchen der Riechhaare gewissermaßen abgekappt, dann folgt nach rechts das Oberflächenbild der Schlussleisten, an welches sich dann noch weiter rechts im Schrägschnitt die tieferen Schichten, wie oben schon beschrieben, anschliessen. Auch in den Schnitten senkrecht zur Schleimhautoberfläche sind die Kittleisten als dunkle Striche resp. Punkte in jedem Präparat stets sehr deutlich (vgl. Fig. 10 bei SL.).

Andeutungen und letzte Reste der Schlussleisten glaube ich auch noch an den isolierten Riechzellen in den Mazerationspräparaten erkannt zu haben. Nicht an allen Köpfchen, aber doch sehr oft, sah ich nämlich an ihrem unteren Teile, genau dort, wo sich im Schnittbilde die Schlussleisten befinden (vgl. die isolierten Zellen der Fig. 1, 4, 5 und 7 mit dem Schnittbild der Fig. 10), am Rande je ein dunkles Pünktchen; bei Gebrauch der Mikrometerschraube liessen sich diese Pünktchen an der Oberfläche des Köpfchens ringsherum zur Vereinigung bringen. Wenn auch die punktförmigen Ansatzstellen der Riechhärchen bis zu dieser Stelle herunterreichen können, so glaube ich doch

dass es sich hier um sitzengebliebene Reste der Schlussleisten handelt, woraus gefolgert werden könnte, dass die Schlussleisten von einer besonderen Substanz, resp. von einer Modifikation der sonst sehr zarten Zellmembran gebildet werden.

Erklärung der Tafel VI.

- Fig. 1—7. Isolierte Riechzellen; in Fig. 2 entspringt der Nervenfortsatz abnorm seitlich. In Fig. 1—4 ist das Köpfchen mit zahlreichen, feinen, glatten, unregelmässig hin und her gebogenen, cilienartigen Härchen besetzt. In Fig. 5 und 7 ist das periphere Ende der Härchen bis auf die steiferen zentralen Teile verschwunden; gleichzeitig ist die Zahl der Härchen durch Abfallen der übrigen in Fig. 5 auf sechs, in Fig. 7 auf eines reduziert. In Fig. 6 hat sich die Länge der Härchen zwar noch ziemlich erhalten, ihre Zahl ist aber auch hier durch Abfallen der übrigen bis auf zwei reduziert. Die Ansatzpünktchen der abgefallenen Härchen sind am Kopfe sitzen geblieben. Zeiss homogene Immersion Apochromat 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensationsocular No. 12.
- Fig. 8. Querschnitt durch eine Riechkrypte. Eisessigsublimat, Eisenhämatoxylin. Spezifische Färbung der Riechzellen, deren Protoplasma-körper als schwarze, senkrecht zur Schleimhautoberfläche gestellte Kolben im Riechepithel sichtbar sind. Dem Epithel der lateralen Wand der Riechkrypte (in der Figur links) fehlen die Riechzellen. Der Flimmerhaarbesatz ist bei der schwachen Vergrößerung nicht angegeben. Im Bindegewebe der Mukosa zahlreiche Pigmentzellen. Zeiss A. Ocul. 3.
- Fig. 9. Sehr flacher Schrägschnitt durch die oberflächlichste Schicht des Riechepithels. Eisessigsublimat, Eisenhämatoxylin. Die Querschnitte der Riechzellen mehr oder weniger dunkel gefärbt. Mosaik der Riech- und Epithelzellen. Am linken Rande des Schnittes drei abgeschnittene Köpfchen von Riechzellen mit den dunkel gefärbten Ansatzpünktchen der Riechhärchen. Dann folgt nach rechts das Niveau des Schlussleistennetzes. Am rechten Rande des Schnittes sind schon die kernhaltigen Anschwellungen dreier kürzerer Riechzellen getroffen. Zeiss homogene Immersion Apochromat 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensationsocular No. 12.
- Fig. 10. Senkrecht zur Oberfläche ausgeführter Schnitt durch das Riechepithel. Eisessigsublimat, Eisenhämatoxylin. Spezifische Färbung der Riechzellen. Vier Riechzellen sind nur angeschnitten, die übrigen der Länge nach getroffen. Im linken Teil des Schnittes ist eine etwas stärkere Entfärbung eingetreten. *SL* = Schlussleisten-

system, überragt von den Köpfchen der Riechzellen. *AF* = faserige Ansatzfüsschen der Stützzellen, deren Kerne bis auf die grossen, intensiv gefärbten Kernkörperchen entfärbt sind. *M* = subepitheliale Membran. *B* = Wandung der subepithelialen Bluträume. Zeiss homogene Immersion Apochromat 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensationsocular No. 12.

Fig. 11. Imprägnation von Riechzellen mit ihrem Nervenfortsatz im Zusammenhang mit den zugehörigen Olfactoriusfasern nach der Golgi'schen Methode; in einer Riechzelle ist die Kerngegend hell geblieben. Teilweise Imprägnation der Härchen an der freien Oberfläche der Riechzellen. Zeiss homogene Immersion Apochromat 2,0 mm, Apert. 1,40, Compensationsocular No. 12.