

## Die Nervenendigungen in den Schmeck- bechern der Säuger.

Von

Prof. **C. Arnstein.**

Hierzu Tafel XIV.

Im Folgenden soll über Beobachtungen berichtet werden, die aus dem Jahre 1890 stammen, also bereits vor zwei Jahren angestellt, der Oeffentlichkeit aber nicht übergeben wurden, da eine systematische Untersuchung aller Nervenendigungen in der Zunge geplant war. Dabei kamen natürlich nächst den Geschmacksnerven vor Allem die Drüsennerven in Betracht. Aber gerade in dieser Beziehung kann ich auch gegenwärtig meine Angaben nicht genauer präcisiren, als es speciell für die Drüsennerven der Zunge durch Retzius<sup>1)</sup> und für die Schweissdrüsen durch mich<sup>2)</sup> bereits 1889 geschehen ist<sup>3)</sup>. Die nächste Veran-

1) Retzius: Ueber Drüsennerven. Verhandl. d. biolog. Vereins in Stockholm. Bd. I. Nr. 3.

2) Arnstein, Ueber die Nerven der Schweissdrüsen. Anatom. Anzeiger. Jahrg. IV. 1889.

3) Die seither bekannt gewordenen Arbeiten über Drüsen-  
nerven machen es wohl wahrscheinlich, dass ein periacinöses Ge-  
flecht feinsten varicöser Fäden allen Drüsen eigen ist. Doch sind  
noch folgende Punkte klar zu stellen. 1. Bilden die den acinus,  
resp. tubulus umspinnenden Fäden ein echtes Netz, oder ein Geflecht?  
2. Liegen diese Fäden epilemmal oder hypolemmal? 3. Liegen sie im  
letzteren Fall pericellulär oder dringen sie auch zwischen die Zellen ein,  
wie es Ramon y Cajal und Sala für das Pancreas behaupten?  
4. Hängen die terminalen Fäden mit den Secretionszellen zusammen?  
Ich habe diese Fragen speciell geprüft an den Zungendrüsen, am Pan-  
creas und an der Harder'schen Drüse des Kaninchens und muss  
gestehen, dass ein sicherer Entscheid an Methylenblaupräparaten sehr  
schwierig ist. Was die Lage dieser Fäden anlangt, so sprechen sich  
die Beobachter zu Gunsten der pericellulären Lagerung der Terminal-  
fäden aus, ohne jedoch zwingende Gründe beizubringen. An Chrom-  
silberpräparaten ist die membrana propria nicht zu sehen, sie ist voll-  
kommen durchsichtig und farblos und man hat absolut gar kein Ur-  
theil darüber, ob die dünnen schwarzen Fäden über oder unter der

lassung zur Veröffentlichung meiner mittelst der Methylenblau-  
methode erhaltenen Befunde, ist durch die Publication von Fu-  
sari und Panasci<sup>1)</sup> geboten, die mit Chromsilber arbeiteten und  
zu Resultaten gelangt sind, die den meinigen gerade im Kardinal-  
punkt widersprechen. Die genannten Forscher statuiren einen  
direkten Zusammenhang der Nervenfibrillen mit den axial ge-  
legenen Zellen der Schmeckbecher, während ich diesen Zusammen-  
hang auf das Entschiedenste verwerfe.

Ich werde zuerst eine genaue Beschreibung dessen liefern,  
was man an Präparaten sieht, die nach der Methode von Ehr-  
lich gefärbt und mittelst der von uns angegebenen Methoden  
fixirt wurden.

Infundirt man einem chloroformirten oder eben getödteten  
Kaninchen eine 4<sup>0</sup>/<sub>0</sub> Lösung von Methylenblau und wartet bis  
die intensiv blau gefärbte Zunge abgeblasst ist, was binnen 15—20  
Minuten geschehen ist, so findet man in den meisten Fällen die  
intraepithelialen Nervenfäden sowohl an Deckepithel, als an den  
Sinnesepithelien gefärbt. Die Anfertigung der Präparate geschieht  
folgender Weise. Es wird eine papilla foliata herausgeschnitten,  
in Hollundermark geklemmt und in feine Schnitte zerlegt und  
zwar so, dass die Leisten oder Blätter im Querschnitt erscheinen.  
Ist das Rasirmesser genügend scharf, so gelingt es bei einiger  
Uebung die Schnitte so fein herzurichten, dass sie mittelstarken  
Systemen zugänglich werden. Die auf den Objektträger gebrach-  
ten Schnitte werden mit Serum oder physiologischer Kochsalz-

---

Membran liegen. Andererseits können Schiefschnitte leicht falsche Vor-  
stellungen über die Lage der Fäden veranlassen; conf. Erik Müller  
(Archiv f. mikr. Anat. Bd. 40, pag. 390). An Methylenblaupräparaten  
stehen die Sachen nicht viel besser. Ausserdem färben sich hier mehr  
oder weniger auch die Drüsenzellen, wodurch das Bild an Schärfe sehr  
verliert. Man wird aber mit dieser Methode vielleicht weiter kommen,  
wenn man Zupfpräparate anfertigt. Vielleicht gelingt es dann die  
dünne Grenzhaut abzustreifen und die umspinnenden Fäden in Ver-  
bindung mit Drüsenzellenkomplexen zur Anschauung zu bringen. Ich  
habe solche Versuche an dem Pancreas und an der Harder'schen  
Drüse angestellt, ohne jedoch bis jetzt beweisende Bilder erhalten zu  
haben.

1) Les terminaisons des nerfs dans la muqueuse et dans les  
glandes sereuses de la langue des mammifères. Arch. italiennes de  
Biologie. Tome XIV. p. 240.



lösung angefeuchtet und mit schwachem System zunächst betrachtet. Die vollständige Färbung der intraepithelialen Fäden tritt an der Luft sehr bald, d. h. nach ein paar Minuten ein und man kann nun die mit picrinsaurem Ammoniak übergossenen Schnitte auf dem Objektträger fixiren, oder man wirft die Schnitte in ein Schälchen, das die fixirende Lösung enthält und lässt sie dort eine Stunde und länger. — Schliesst man sie nun in Glycerin ein, so bekommt man Präparate, die dünn und durchsichtig genug sind, um mit starken Systemen untersucht zu werden. — So instruktiv diese Präparate sind, so genügen sie doch nicht, um die Kardinalfrage zu lösen hinsichtlich des Zusammenhangs der axial gelegenen „Geschmackszellen“ mit den terminalen Fibrillen des Geschmacksnerven. Den principiell wichtigen Entscheid bringen erst die Isolationspräparate, und dass solche Präparate angefertigt werden können, ist ein nicht hoch genug anzuschlagender Vorzug dieser Methode, gegenüber der Chromsilbermethode, die, wie weiter unten auseinandergesetzt wird, zu Trugbildern führt. An gut gelungenen Isolationspräparaten können die näheren Beziehungen der „Geschmackszellen“ zu den terminalen Nervenfäden mit aller nur wünschenswerthen Präcision und Klarheit festgestellt werden. Um Isolationspräparate anzufertigen, verfähre ich folgendermaassen. Ich schneide eine pap. foliata in dünne Scheiben, entsprechend den Leisten, und setze sie eine Zeit lang der Luft aus, oder ich benutze die mit dem Rasirmesser angefertigten, aber zu dick ausgefallenen Schnitte. Diese Gewebstücke werden darauf mit picrinsaurem Ammoniak behandelt. Dieses Reagens ist ein vortreffliches Macerationsmittel, das wir seit Jahren zur Isolation von Epithelien benutzen. Im gegebenen Falle entfaltet es die gewünschte Doppelwirkung, es fixirt die Färbung der Nervenfibrillen und macerirt die Epithelien. Der Grad der Maceration muss aber genau abgepasst werden; lässt man die Stücke in der Macerationsflüssigkeit zu lange liegen, etwa 24 Stunden, so quellen die Zellen und verlieren ihre scharfen Contouren. Ich habe es daher vorgezogen die gesättigte Lösung von picrinsaurem Ammoniak mit einer Lösung von Picrocarmin zu versetzen. Das Picrocarmin fixirt ebenso gut die Färbung der Nervenfibrillen in braun-violetter Farbe und färbt gleichzeitig die Zellkerne roth, ohne das Gewebe zu maceriren. Man kann die Mischung beider Lösungen so abpassen, dass die

saturirte Kernfärbung ungefähr gleichzeitig mit dem nöthigen Macerationsgrad eintritt. Man erhält dann Präparate, in denen die isolirten gelblich gefärbten Zellen scharf contourirt sind und einen lebhaft roth gefärbten Kern zeigen, während die Nerven-fibrillen violett erscheinen (Fig. 6). Man kann auch beide Lösungen nacheinander anwenden; zuerst etwa das Picrocarmin und dann die saturirte Lösung des picrinsauren Ammoniaks, bis der nöthige Grad von Maceration eingetreten ist. Die Epitheldecke muss sich leicht von der bindegewebigen Unterlage lösen und ein leichter Druck auf das Deckgläschen muss genügen, um die Deck- und Sinneszellen isolirt zur Anschauung zu bringen. Das mechanische Isoliren mittelst Nadeln darf nur sehr schonend ausgeführt werden, um die den Zellen anhaftenden, gefärbten Nervenfasern nicht zu zerstören. Das zu Isolationszwecken hergerichtete Material kann ein paar Tage unbeschadet in einem Schälchen mit verdünntem Glycerin aufbewahrt und nach Bedarf verarbeitet werden. Eingeschlossen wird in Glycerin, dem etwas picrinsaures Ammoniak zugesetzt ist.

---

Betrachtet man einen Schnitt aus der papilla foliata bei günstiger Schnittrichtung, d. h. wenn die Schmeckbecher sich in ihrer ganzen Länge dem Beobachter präsentiren (Fig. 1), so sieht man schon bei schwacher Vergrößerung dort, wo man die Schmeckbecher zu suchen hat, eine eigenthümliche bogenförmige Anordnung der gefärbten intraepithelialen Nervenfasern. Man kann sie bei einer bestimmten Einstellung leicht von der Basis des Schmeckbechers bis an den Geschmacksporus verfolgen. Sie convergiren sehr stark in dem Maasse, als sie sich der Epitheloberfläche, da wo der Geschmacksporus liegt, nähern. Die Convergenz der bogenförmigen Fasern an der Basis des Schmeckbechers ist viel geringer und da diese charakteristische Anordnung der Fasern an den Epithelstreifen zwischen den Bechern fehlt, so tritt die Tonnenform der letzteren ziemlich scharf hervor, obgleich die Zellcontouren gar nicht oder nur schwach hervortreten. An den Stellen des Epithels, wo keine Schmeckbecher liegen, sind die intraepithelialen Fasern ganz anders angeordnet und bleiben häufig ungefärbt. — Diese bogenförmige Anordnung

der violetten Fäden tritt aber, wie erwähnt, nur bei einer bestimmten Einstellung hervor, d. h. bei einer Einstellung auf die Oberfläche des Bechers. Schraubt man nun den Tubus um ein Weniges tiefer, stellt man scharf auf den axialen Theil des Bechers ein, so bekommt man ein Gewirr von Nervenfäden zu Gesicht.

Ein Theil der Fäden verläuft ziemlich geradlinig von der Basis bis an den Porus des Bechers. Der grössere Theil der Fäden durchsetzt aber den von den Deckzellen eingeschlossenen Raum in schiefer, häufig wechselnder Richtung. Ueber die Beziehungen dieser Fäden zu den axialen Zellen bekommt man keinen sicheren Aufschluss, zum Theil, weil die Contouren der Zellen nicht scharf genug hervortreten, hauptsächlich aber wegen der sehr zahlreichen, in den verschiedensten Richtungen sich kreuzenden und schlängelnden Fäden (Fig. 3a).

Ganz ähnliche, aber viel klarere Bilder erhält man, wenn man mit einem scharfen Scalpell, das Epithel von der bindegewebigen Unterlage löst. Bei einem bestimmten Macerationsgrad, der bei Anwendung der saturirten Lösung nach 15—24 Stunden eintritt, lassen sich grössere Epithelfetzen ablösen, die man mittelst Nadeln nach Bedarf zerkleinern kann. Man findet dann im Präparat Gruppen von Schmeckbechern, die dem Beobachter in seltenen Fällen ihre Langseite zukehren oder schief gestellt sind. Häufig ist der Geschmacksporus dem Beobachter zugekehrt, oder sieht umgekehrt nach unten. Fixirt man nun eine Gruppe solcher Becher, so bekommt man sehr klare und durchsichtige Bilder, die aber sehr wechseln, je nach der Stellung der betreffenden Becher und der Einstellung der Schraube. Fig. 3 stellt solch ein Präparat dar. Man sieht 3 Becher von denen zwei (b u. c) den Porus zeigen, der dritte (a) ist so gelagert, dass der Porus nicht zu sehen ist. Ausserdem ist er bei tiefer Einstellung gezeichnet. Der Unterschied in der Gruppierung der Fäden tritt hier sehr deutlich hervor. Bei oberflächlicher Einstellung, wenn der nach oben gekehrte Porus scharf erscheint, laufen die Fäden radienartig gegen den Porus als Mittelpunkt. Man kann die Fäden, ohne die Stellschraube zu gebrauchen, bis an die grösste Peripherie des Bechers verfolgen. Will man ihnen aber weiter gegen die Basis des Bechers nachgehen, so muss man den Tubus etwas senken und überzeugt sich dann, dass die

am Rande des Porus frei endigenden Fäden gegen die Basis des Bechers bogenförmig verlaufen. Diese Bilder stimmen also vollkommen mit den oben beschriebenen Profilbildern an Schnittpräparaten überein. Es unterliegt also schon jetzt keinem Zweifel, dass die bogenförmigen oberflächlich gelegenen Fäden in ihrem Verlauf an die Deckzellen des Bechers gebunden sind. Will man nun die Beziehungen der Fäden zu den Deckzellen genauer feststellen, so gelingt es an unversehrten Bechern nur unvollkommen, und zwar deswegen, weil die Zellecontouren nicht scharf genug hervortreten. Doch sieht man, dass einige Fäden den Zellrändern anliegen, resp. zwischen zwei Deckzellen verlaufen. Einige Fäden halten diesen Verlauf in ihrer ganzen Länge ein, andere verlassen den einen Rand der Zelle, um über die Zellfläche hinweg gegen den anderen Rand zu verlaufen und hier den Weg zum Geschmacksporus zu verfolgen. Hier angelangt, endigen sie frei, ohne den Rand zu überragen, mit einer Varicosität oder einfach fadenförmig auslaufend. — Weitere Anschlüsse erhält man, wenn man einen leisen Druck auf das Deckgläschen ausübt (Fig. 4). Die Zellen fahren dann auseinander und ein Theil der Fäden erscheint vollkommen isolirt, ein anderer haftet noch den Rändern und Flächen der Deckzellen an. Einige Fäden laufen auf der ganzen Strecke ungetheilt, andere gehen Theilungen ein, wobei sie sich manchmal verfeinern. Die Theilungsäste schlagen häufig verschiedene Richtungen ein, schlagen sich wohl auch um den Rand der einen, oder anderen Zelle, um dann wieder geradlinig bis an das freie Zellende zu verlaufen.

Geht man nun in der Isolation der Zellen weiter, indem man vorsichtig Zuptpräparate anfertigt, oder fixirt man eine Deckzelle, die sich beim Druck auf das Deckgläschen vollkommen isolirt hat, so sieht man häufig an solchen Zellen variciöse violett gefärbte Fäden, von denen sie umspunnen werden (Fig. 5 b u. d, Fig. 6 b u. c.). War die Einwirkung des picrinsauren Ammoniaks eine zu energische, so erscheinen die Zellcontouren verschwommen und an vielen Zellen fehlt das umspinnende Netz, es hat sich eben abgelöst und man findet dann im Präparat isolirte, variciöse, violett gefärbte Fäden.

Zieht man nun das Facit aus dem was man in Schnitt- und Isolationspräparaten in Bezug auf die Nervenfasern an den

Deckzellen sieht, so stellt es sich heraus, dass letzteren varicöse Nervenfibrillen anliegen, die von dem basalen Ende der Zelle bis an das entgegengesetzte, den Rand des Porus bildende Ende reichen und hier frei endigen. Auf diesem Wege geben diese bogenförmigen Fäden feine Reiser ab, die von dem einem zu dem anderen Rande der Zelle verlaufen, sich auf die innere concave Zellfläche schlagen, um hier andere Fäden zu krenzen, so dass jede Deckzelle von solchen Fäden umspunnen wird. Ob es dabei, abgesehen von den Ueberkreuzungen, auch zu Netzbildung kommt, ist zweifelhaft. Bilder wie Fig. 5 d sprechen allerdings dafür. In den meisten Fällen hat man es aber entschieden mit Ueberkreuzungen zu thun.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der Nervenfäden, die im Innenraum der Schmeckbecher liegen. Wir sind dieser Fäden schon ansichtig geworden bei der tiefen Einstellung sowohl an Schnittpräparaten, als an abgelösten, intakten Bechern (Fig. 3 a). Man sieht unter solchen Bedingungen ein Gewirr von äusserst feinen varicösen Fäden, die in verschiedener Richtung und verschiedenen Ebenen verlaufen, so dass man bei wechselnder Einstellung immer neue Fäden zu Gesicht bekommt. Man bekommt wohl den Eindruck, dass der Innenraum des Bechers von zahlreichen sich schlängelnden, varicösen Fäden durchsetzt wird, von den Beziehungen dieser Fäden zu einander und zu den axialen Zellen bekommt man jedoch keine klare Vorstellung. Man sieht wohl häufig feine Fäden den Geschmackszellen anliegen, man kann sie häufig auch bis zum äusseren, an den Porus heranreichenden, Zellende verfolgen. Man sieht aber noch eine Masse anderer Fäden, über deren Verbleib man nichts sicheres eruiren kann. Man überzeugt sich aber, dass diese Fäden nicht ausschliesslich in der Axe des Bechers liegen, sondern, dass sie den ganzen Innenraum einnehmen.

Uebt man nun einen vorsichtigen Druck auf das Deckgläschen aus, so fahren die Deckzellen auseinander. Die eine oder andere Deckzelle fällt wohl auch aus ihrer Lagerstätte heraus und man bekommt dann die mehr oder weniger verschobenen, aber doch frei liegenden Geschmackszellen zu Gesicht und zwar mit den zugehörigen Nervenfäden. In Fig. 4 bei a sieht man eine durch Druck stark verschobene axiale Zelle, an welcher die zugehörigen Fibrillen zum Theil noch haften. Die beiden axialen

Zellen in Fig. 5 e sind auf dieselbe Weise zur Anschauung gebracht worden. Die in der nächsten Nähe gelegenen Deckzellen sind in der Zeichnung nicht aufgenommen. Die eine von den Zellen wird ihrer ganzen Länge nach von Nervenfibrillen begleitet, die bis an das freie (äussere) Zellende zu verfolgen sind. Von der anderen Zelle sind die Fibrillen abgestreift, möglicher Weise jedoch vorhanden, aber nicht wahrnehmbar, weil ungefärbt. Ich komme darauf noch zurück.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Zupfpräparate über. Solche Präparate müssen mit der grössten Vorsicht angefertigt werden. Vor Allem darf das picrinsaure Ammoniak nicht zu lange einwirken, d. h. das Epithel darf nicht zu stark macerirt werden, sonst werden die, die Zellen umspinnenden, gefärbten Nervenfibrillen abgestreift, ausserdem werden die Zellcontouren verschwommen, weil die zarten Geschmackszellen stark quellen. Andererseits muss man bei der mechanischen Isolation zu viel Gewalt anthun, wenn das Epithel durch das picrinsaure Ammoniak ungenügend gelockert ist und man bekommt dann eine Masse Bruchstücke von Zellen und Nervenfibrillen. Sehr werthvoll erweist sich bei dieser Untersuchung das Hoyer'sche Picrocarmin. Es fixirt die Nervenfärbung, färbt distinct die Zellkerne, macerirt aber das Gewebe nicht. Man kann dann die Gewebstücke nachträglich in picrinsaurem Ammoniak maceriren, bis man sich durch Zupfversuche überzeugt hat, dass das Epithel genügend gelockert ist, was nach 24 Stunden gewöhnlich eintritt. Dann werden die Gewebstücke in verdünntes Glycerin übergeführt, dem etwas picrinsaures Ammoniak zugesetzt ist. Dieser Zusatz ist wünschenswerth, um die gelbe Färbung der Zellen zu erhalten, da das mit Wasser versetzte Glycerin das Picrin auszieht. Man erhält dann sehr elegante Präparate, in denen die Geschmackszellen scharf contourirt und strohgelb erscheinen, während die Kerne lebhaft roth und die Nervenfibrillen violett gefärbt sind. Betrachten wir nun solche isolirte Zellen und beginnen wir mit den best erhaltenen und daher charakteristischen Exemplaren, wie sie in Fig. 6 dargestellt sind. Bei a sieht man eine schlanke, strohgelbe, mit dünnen Fortsätzen versehene Geschmackszelle. — Ihre Contouren sind scharf begrenzt und ihr Kern lebhaft roth gefärbt. Sowohl ihr äusserer, als ihr innerer Fortsatz werden von äusserst dünnen, varicösen, violetten

Fäden umspinnen, die bis an das freie Zellende reichen. In der Gegend des Zellkerns weichen sie auseinander, theilen sich und umspinnen den Zellkörper. Von einem Eindringen der Fäden in die Zelle oder gar in den Kern ist nichts zu sehen. Die Fäden bleiben überall an der Oberfläche der Zelle, wovon man sich auf das bestimmteste überzeugen kann, wenn man die Einstellung wechselt. Neben dieser Zelle ist ein Büschel feinsten, baumförmig verästelter Fäden zu sehen, deren freie Enden in einer Richtung mit den die Nachbarzelle umspinnenden Fäden orientirt sind. Dieses Büschel feinsten Fäden gehört offenbar einer Geschmackszelle an, die in Folge der Präparation oder Maceration herausgefallen ist. In Fig. 5 e haben wir das entgegengesetzte Verhalten, d. h. zwei Zellen, von denen nur eine die umspinnenden Fäden zeigt, während von der anderen Zelle das pericelluläre Fadenwerk abgestreift ist. Fig. 4 a zeigt eine Geschmackszelle, die durch Druck stark dislocirt ist und deren zugehörige Fäden z. Th. abgestreift sind. Die Zelle c in Fig. 5 gehört in die Kategorie der Stabzellen (Schwalbe). Der dünnere Fortsatz ist der innere, ihm liegt nur eine sich stark schlängelnde Nervenfibrille an, die sich am Zellkörper in der Nähe des Zellkerns theilt und mehrere varicöse Fibrillen abgibt, die sich vielfach überkreuzen und die Zelle derart umspinnen, dass sie wie in einem Korbgeflecht liegt. An dem freien (äusseren) Ende des cylindrischen Zellfortsatzes sieht man die varicösen Fibrillen frei endigen. — Die Zelle b in Fig. 5 ist stark gequollen, und hat in Folge dessen ihre charakteristische Form eingebüsst, so dass man Zweifel hegen kann, ob eine Deckzelle oder eine Geschmackszelle vorliegt. An dem einen Zellende sind die gefärbten Nervenfibrillen körnig zerfallen, was auf Macerationswirkung zurückzuführen ist. Der entgegengesetzte Fortsatz, an dem drei wohlerhaltene Fibrillen zu sehen sind, erscheint jedenfalls breiter, als normal für eine Geschmackszelle. — Fig. 5 a stellt eine axiale Zelle dar mit tief sitzendem Kern. Darauf weist die bedeutende Länge des einen (wahrscheinlich peripherischen) Fortsatzes hin, der entgegengesetzte Fortsatz war so unscharf contourirt, dass er in der Zeichnung nicht einmal angedeutet werden konnte. Doch sieht man in seinem Bereiche Nervenfibrillen. An dem entgegengesetzten Zellende sind die Fibrillen körnig zerfallen. Solche Bilder sind von Wichtigkeit, da sie zu Trugschlüssen führen können. Wir kommen

bei der Beurtheilung der beschriebenen Bilder darauf zurück. Aus den mitgetheilten Thatsachen können wir aber schon jetzt den Schluss ziehen, dass sowohl die Deckzellen, als die axialen Zellen von varicösen Nervenfibrillen umspunnen werden, die an dem Geschmacksporus frei endigen.

Wie verhalten sich nun die zelligen Gebilde der Schmeckbecher bei Infusionen von Methylenblau? Aus dem Mitgetheilten konnte der Leser schon ersehen, dass sowohl die Deckzellen, als die axialen Gebilde keine Farbe annehmen und dieser Umstand ermöglicht eben das detaillirte und präzise Erkennen des Verlaufs der einzelnen Fäden im Becherraum. Das Fadengewirr, das bei tiefer Einstellung auf den Becher hervortritt, besteht aus Fäden, die in ihrem Verlauf an die Form und an die Lagerung der axialen Zellen gebunden ist. Besäßen die axialen Zellen, namentlich die Stiftchenzellen, die Eigenschaft sich intensiv zu bläuen, so würde das Verfolgen der ihnen anliegenden feinsten Fäden illusorisch gemacht. Doch findet man häufig auch in den gelungensten Präparaten einzelne Geschmackszellen und Deckzellen diffus gefärbt. Die Färbung ist selten intensiv und man kann dann die anliegenden varicöser Fäden noch wahrnehmen, namentlich an den varicösen Verdickungen, wo die Färbung auch intensiver ist. In Fig. 2 und 3 sieht man sowohl in der Wand, als in dem Innenraum des Bechers zellige Gebilde gefärbt. In Fig. 2 sieht man von den zelligen Gebilden nur die gefärbten Deckzellen und eine axiale Zelle, der ein varicöser Faden anliegt. Der Becher erschien glashell durchsichtig. Die Grenzen der ungefärbten Zellen sind nicht zu sehen in Folge der aufhellenden Wirkung des picrinsauren Ammoniaks, die durch den Condensor noch gesteigert wurde. Der Rand des Geschmacksporus ist nur insoweit zu sehen, als die Deckzellen gefärbt sind. Der Verlauf der tief liegenden, intensiv gefärbten Fäden konnte daher leicht verfolgt werden. Einige Fäden schienen über den Rand des Porus hinauszugehen. Namentlich konnte ein Nervenfaden, der sich in seinem Verlauf genau an die gefärbte Geschmackszelle hielt, bis über den Rand des Porus verfolgt werden. Bei der schiefen Lage des Bechers und der Lockerung, die das ganze Gebilde durch das picrinsaure Ammoniak erfahren hat, sind jedoch gar keine Schlussfolgerungen in

Bezug auf das Hinausragen der freien Enden der Nervenfibrillen gestattet. An Schnittpräparaten, wenn die Becher ihre Langseite dem Beobachter präsentiren, sieht man niemals gefärbte Fäden hervorragen. In günstigen Fällen sieht man wohl die Stiftchen als feine ungefärbte Härchen über den Rand des Porus hinausragen und das gewöhnlich nur an frischen, blau gefärbten Präparaten. Nach Anwendung des piepinsauren Ammoniaks fehlen gewöhnlich diese Stiftchen. An isolirten Geschmackszellen fehlten sie selbst in den Fällen, wo die Nervenfibrillen sehr gut erhalten, scharf gefärbt, bis an das freie Zellende verfolgt werden konnten (Fig. 6 a, d). Ist der Porus dem Beobachter zugewendet, so sieht man seinen Rand von den freien Enden der Fibrillen, die die Deckzellen begleiten, umstellt. In der Oeffnung selbst sieht man weder Stiftchen noch Fäden. Erstere sind entweder stark gequollen und daher unsichtbar, oder sie sind abgefallen. — Letztere treten erst bei tieferer Einstellung scharf hervor. Ich habe es mir sehr angelegen sein lassen, das Verhalten der Stiftchen und freien Enden der Nervenfibrillen festzustellen und bin zur Ueberzeugung gekommen, dass die Stiftchen sich ebensowenig färben, wie die Geschmackszellen und dass die freien Enden der im Becherraum verlaufenden, den Geschmackszellen anliegenden Nervenfäden über den Rand des Porus nicht hinausragen. Da der Umstand, dass die s. g. Geschmackszellen sich *intra vitam* durch Methylenblau nicht färben, entscheidend war für den Erfolg der Untersuchung, so muss ich auf diesen Punkt näher eingehen, umso mehr, als die Stützzellen und die Sinnesepithelien der verschiedenen Sinnesorgane sich gegen Methylenblau verschieden verhalten. Bereits Ehrlich hat darüber Angaben gemacht, die sich auf die Geschmackspapillen und die *regio olfactoria* des Frosches beziehen. Es ist hier nicht der Ort, um das Verhalten der Epithelien an den Nervenendstellen in den verschiedenen Sinnesorganen ausführlich zu beschreiben. Es genüge vorläufig der Hinweis, dass die Sehzellen, sowohl Stäbchen als Zapfen ungefärbt bleiben, ebenso die Hörzellen im Corti'schen Organ, sowie die Tastzellen in den Grandry'schen Körperchen. Epithelien, die durch ihre abweichende, charakteristische Form oder Struktur, sich als s. g. Sinnesepithelien documentiren, bleiben gewöhnlich ungefärbt, während die Stützzellen, z. B. die

Flügelzellen an den Geschmackspapillen des Frosches, die Cylinderzellen in der regio olfactoria des Frosches und der Säuger und in den Ampullen des Gehörorgans bei Fischen, Farbe aufnehmen<sup>1)</sup>. Jedenfalls ist die Färbbarkeit einer „Sinneszelle“ (z. B. Riechzelle des Frosches) durch Methylenblau kein Beweis für ihren Zusammenhang mit Nervenfasern. Unter Färbbarkeit verstehe ich in diesem Falle die Fähigkeit der Zellen, die Farbe *intra vitam* aufzunehmen. Die Färbung ist dann immer eine granuläre, d. h. es färben sich in der Zelle die Granula, während die intergranuläre Substanz ungefärbt bleibt. Von der Zahl und Grösse dieser Granula hängt die Intensität der Färbung ab. Ganz verschieden von dieser Färbung ist die postmortale. Sie ist diffus, ist nicht an die Granula gebunden und in den meisten Fällen, wenig intensiv und immer verwaschen. Solche Färbungen kommen an den gelungensten Präparaten vor, aber immer nur an vereinzelt Zellen, sowohl Deckzellen als Sinneszellen. Ich glaube, dass solche Zellen in Folge prolongirter Färbung abgestorben waren, oder überhaupt zu den decrepiden Elementen gehörten. Das Letztere muss in den Fällen angenommen werden, wo die maximale Nervenfärbung rasch eingetreten war und rasch fixirt werden konnte. In den Fällen, wo man die distinkte Nervenfärbung versäumt, was bei Warmblütern leicht passirt, bekommt man gewöhnlich diffuse Färbung der Epithelien bei mangelhafter Nervenfärbung. Das Gesagte gilt nicht nur für die Geschmackszellen, sondern auch für die übrigen Sinneszellen<sup>2)</sup>.

---

1) Ausserdem färben sich sehr früh und intensiv im Epithel die Wanderzellen (Fig. 3). Die Infusionen von Methylenblau geben in Bezug auf Wanderzellen sehr demonstrative Präparate, worauf ich in meiner Arbeit über die Cornea (Arbeiten der naturforschenden Gesellschaft in Kasan, Bd. XX, 1889), sowie in meinem Artikel über den Glaskörper (Grundzüge der Mikroskop. Anatomie v. Owssiannikow und Ladowsky), hingewiesen habe.

2) Die Sehzellen bleiben ungefärbt, wenn man das Methylenblau dem Blutgefässsystem einverleibt, färben sich aber regelmässig, wenn man die Färbung der Retina auf dem Objektglas vornimmt, und da die Nervenfasern auch intensiv gefärbt werden, so hat es den Anschein, als ob Sehzellen und subepitheliale Nervenfasern (äussere reticuläre Schicht) zusammenhängen, was de facto nicht der Fall ist. Man kann diese Procedur, die nach den Angaben

Für die uns beschäftigende Frage war es jedenfalls von ausschlaggebender Bedeutung, dass die in den Schmeckbecher eintretenden Nervenfibrillen in ihrem ganzen Verlauf im Becherraum genau verfolgt werden konnten. Es hat sich herausgestellt, dass die terminalen Fibrillen niemals in die centralen Fortsätze der axialen Geschmackszellen übergehen, sondern ihnen nur anliegen, um sich an ihnen emporzuranken, und in der Höhe des Geschmacksporus frei zu endigen. An gut conservirten Präparaten (Fig. 5c u. e; Fig. 6a u. d), konnte der centrale Fortsatz neben der gefärbten Nervenfibrille vollkommen scharf unterschieden werden. Man kann entweder nur eine etwas dickere Fibrille (Fibrillenbündel) unterscheiden, die am Zellkörper in der Gegend des Zellkerns in feinere Fäden zerfällt (Fig. 5c), oder es treten an den centralen Fortsatz zwei und mehr Fäden, die sich auf der Strecke bis zum entgegengesetzten Zellende theilen und verflechten (Fig. 6a u. b).

Nachdem ich mich von diesem Verhalten überzeugt hatte musste ich mir die Frage vorlegen, ob ich mit der von mir geübten Methode alle im Becher vorhandenen Nervenfibrillen zur Anschauung gebracht habe, oder ob vielleicht die spezifischen Geschmackfasern ungefärbt geblieben und dadurch der Beobachtung entgangen sind? Es war ja a priori möglich, ja wahrscheinlich, dass innerhalb des Epithelstratum zweierlei Nervenfasern vertreten seien, sensible Fasern vom Trigeminus und Geschmackfasern vom Glossopharyngeus. Dass hier einfache sensible Fasern eintreten, wird durch die interepithelialen Fäden bewiesen, die nicht nur an den Deckzellen des Bechers, sondern in dem ganzen Epithelstratum zu konstatiren sind. Diese interepithelialen (von Sertoli zuerst nachgewiesenen) Fäden sind in der Zeichnung (Fig. 1) nicht aufgenommen, man sieht sie jedoch (links) in den Epithelzapfen, der keine Becher enthält, eindringen<sup>1)</sup>. Für die

---

von Alexander Dogiel (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40, p. 34) 3—4 Stunden dauert, bedeutend abkürzen und vollständige Nervenfärbung binnen  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Stunde erhalten, wenn man einen heizbaren Objektisch benutzt. Dabei bleiben die Schzellen ungefärbt, nur ihre Kerne nehmen Farbe an, wie sich Dr. Tepliaschin in meinem Laboratorium überzeugt hat.

1) Abgesehen von diesen netzförmig angeordneten interepithe-

Voraussetzung, dass die geschmackspicipirenden Fibrillen ungefärbt geblieben sind, gibt es gar keine Anhaltspunkte. Es hat sich bereits Ehrlich überzeugt, dass nicht nur alle sensiblen Fasern, sondern auch die Geschmacks- und Geruchsendingungen durch Methylenblau gefärbt werden, und wir konnten diese Angaben für den Frosch bestätigen. Es hat sich im Verlauf unserer Studien an den Sinnesorganen der Wirbelthiere herausgestellt, dass durch Methylenblau die Terminalfasern aller Sinnesorgane gefärbt werden. — Am schwierigsten gelingt es an den terminalen Fasern in der Gehörsehnecke der Säuger, aber auch hier ist es dem Prosektor am hiesigen histologischen Laboratorium, Dr. Geberg, gelungen die gefärbten Fibrillen bis an die äusseren und inneren Hörzellen zu verfolgen. Letztere bleiben dabei ganz ungefärbt. Wir haben also gar keinen Grund voranzusetzen, dass die Geschmacksnerven sich gegen Methylenblau refractair verhalten und kommen zur Ueberzeugung, dass ein Theil der gefärbten Fäden zu den gustatorischen gehört, ein anderer Theil zu den einfach sensiblen, und zwar liegt es nahe, diejenigen Fibrillen, die sich an den axialen Zellen emporranken und in der Höhe des Geschmacksporus frei auslaufen, für die Enden des N. glossopharyngeus zu halten. Diese Fäden sind äusserst fein und die Varicositäten weniger ausgesprochen, als an den die Deckzellen und indifferenten Epithelien umspinnenden Fasern. Wenn auch

---

hialen Fäden färben sich durch Methylenblau sehr scharf die Nervenendigungen in den fadenförmigen Papillen. Löst man mit einem Scalpell die Epitheldecke der Zunge von Hund oder Katze und bringt, ohne zu zupfen, den Epithelfetzen unter das Mikroskop, so sieht man in den fadenförmigen Papillen Büschel von verhältnissmässig dicken, sich schlängelnden Nervenfäden, die mit oder ohne knopfförmige Verdickung frei endigen. Die vollkommen keratinisirte äusserste Spitze des Epithelzapfens enthält keine Nerven. Die Bilder entsprachen vollkommen den Schilderungen, die Rosenberg nach Chlorgoldpräparaten geliefert hat. (Wiener Sitzungsber. Bd. 93, Abth. III, 1886.) Gleichzeitig überzeugt man sich, dass die Eleidinkörner im stratum granulosum durch Methylenblau gefärbt werden. Das Epithel erscheint in einem bestimmten Niveau, wie bestäubt. In den Papillen fliessen die Eleidinkörner z. Th. zu grösseren Tropfen zusammen. Ebenso verhält sich gegen Methylenblau das Eleidin in der Oberhaut (Pliuschkow. Kasaner Dissert. 1890).

diese Unterschiede wenig auffällig sind, so sind sie doch beachtenswerth, weil auch die von den Fäden umspinnenen Zellen (Geschmackszellen und Deckzellen) durch ihre Form und Lagerung im Becher differiren.

Was den Verlauf dieser Fäden ausserhalb des Epithels anlangt, so konnte ich keine gesonderten Nervenbündel an die axialen Zellen herantreten sehen. Eine Sonderung der Geschmacksnerven in Bündel konnte unter dem Epithel nicht konstatiert werden. Die Nervenfasern treten in den Becher an der ganzen Breite seiner Basis. Ueber die von Drasch<sup>1)</sup> entdeckten subepithelialen Nervengeflechte gibt die von uns geübte Methode keine Aufschlüsse. Dazu ist eben die von Drasch angegebene Präparationsmethode unumgänglich. Doch ist die Beschreibung, die Drasch von dem subepithelialen Geflecht giebt, und sind auch seine Abbildungen nicht dazu angethan, um der Hoffnung Raum zu geben, man könnte gustatorische von anderen Fasern unterscheiden, falls solche in den subepithelialen Geflechten vorhanden wären. Sehr beachtenswerth ist jedenfalls die Angabe von Drasch, dass der grössere Theil der subepithelialen Nervenfasern im bindegewebigen Substrat ihr Ende findet, während der weit aus geringere Theil in das Epithel eindringt. An der Retina und an der regio olfactoria giebt es nämlich auch subepitheliale Geflechte, die mit dem Sinnesepithel direkt nichts zu thun haben.

---

Ich hätte mich mit der Mittheilung meiner Beobachtungen und der von mir benutzten Methode begnügen können und die Prüfung meiner Angaben getrost den Fachgenossen, die sich für diese einschneidende Frage der Histologie interessiren, überlassen können, doch fürchte ich eine Unterlassungssünde zu begehen, wenn ich mich einer Kritik entschlage, die durch die Verhältnisse geboten ist und die vielleicht zur Klärung des faktischen Sachverhalts führen wird.

Verfolgt man in der Litteratur die Entwicklung der Lehre

---

1) Drasch, Histologische und physiologische Studien über das Geschmacksorgan. Wiener Sitzungsber. Bd. 88, III. Abth. 1883 und Untersuchungen über die papillae foliatae etc. Abhandlungen der königlich-sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften Bd. XIV, No. 5, 1887.

von dem Zusammenhang der Geschmackszellen mit den Nervenfasern des Glossopharyngeus, so ersieht man, dass die Entdecker der Schmeckbecher, Schwalbe und Lovén, diesen Zusammenhang nur als wahrscheinlich hingestellt haben. Die Durchschneidungsversuche von Vintschgau<sup>1)</sup> und Honichschmied beweisen wohl die Zusammengehörigkeit des N. glossopharyngeus und der Schmeckbecher, d. h. die Abhängigkeit letzterer in ihrer Ernährung von dem besagten Nerven. Der Zusammenhang der terminalen Nervenfasern mit den Stiftchen- und Stabzellen wird jedoch durch die Atrophie der Schmeckbecher keineswegs bewiesen. Ausserdem ist zu berücksichtigen, dass dabei nicht nur gustatorische, sondern auch secretorische und vasomotorische Fasern durchschnitten werden (conf. Drasch l. c.). Die späteren Beobachter sprechen sich aber entschieden zu Gunsten dieses Zusammenhanges aus. Ranvier<sup>2)</sup> will sich an Chlorgoldpräparaten davon überzeugt haben. Drasch sagt in seiner ersten Arbeit, p. 43: „Einen direkten Zusammenhang der Fasern des N. glossopharyngeus mit den Sinneszellen der Geschmacksknospen habe ich so wenig gefunden, als irgend Jemand vor mir. Nichtsdestoweniger aber stehe ich nicht an, einen Theil der Endigungen der Nervenfasern des Glossopharyngeus in die Geschmacksknospen zu verlegen, muss jedoch den Ausspruch thun, dass die Mehrzahl derselben im Blattstroma endigen.“ Auf p. 45 derselben Arbeit heisst es: „Ich habe beide Arten von Zellen (Stab- und Stiftchenzellen) in den Knospen in spärlicher Menge (2—5) immer finden können und zweifle keinen Augenblick daran, dass sie die Fortsetzungen der Nervenfasern sind, welche in die Knospen eintreten.“ Ebenso wenig zweifelt Lawdowsky<sup>3)</sup> an einem Zusammenhang der Geschmackszellen mit den Nervenfasern. Hingegen ist W. Krause<sup>4)</sup> der Meinung, dass der postulierte Zusammenhang zwischen Sinneszellen und Nervenfasern nicht erwiesen ist und spricht den Präparaten, bei welchen dünne Chromsäure- oder Osmiumsäurelösungen, sowie Goldchlorid in Anwendung kamen, jede Beweiskraft ab, und hält es,

1) Pflüger's Archiv Bd. 14 u. 23.

2) Traité technique d'Histologie p. 948.

3) Grundzüge der mikroskopischen Anatomie, redigirt von Lawdowsky und Owssiannikow 1888, p. 543.

4) Allgemeine und mikroskopische Anatomie 1876, p. 536.

nach Analogie, für wahrscheinlich, dass die Terminalfibrillen an den Sinnesorganen wie in dem Epithel der Cornea frei zwischen den Zellen endigen. — Abgesehen von den zuletzt genannten Autoren, die entschieden Partei für die eine oder andere Ansicht nehmen, haben sich über die uns beschäftigende Frage eine Reihe von Histologen in Handbüchern oder in speziellen Arbeiten ausgesprochen, ohne einen bestimmten Entscheid zu treffen. Die überwiegende Majorität aller Autoren hält den Zusammenhang der Geschmackszellen mit den Nervenfibrillen nicht für erwiesen, aber für wahrscheinlich.

Wir wollen nun sehen, wie die Gründe beschaffen sind, die von den Beobachtern zur Stütze ihrer Ansicht angeführt werden. Abgesehen von physiologischen Gründen, die nicht ausschlaggebend sind und die keineswegs den Zusammenhang der Geschmackszellen mit den Nervenfibrillen postulieren, da man sich recht wohl die Geschmackspception bei freier Nervenendigung erklären kann, — waren es hauptsächlich die fadenförmigen, varicösen Fortsätze an den isolirten Stiftchenzellen, die den Uebergang der Nervenfibrille in die Geschmackszelle wahrscheinlich machten, oder, wie ich jetzt behaupten kann, — simulirten.

Es unterliegt meiner Meinung nach keinem Zweifel, dass die von den Autoren beschriebenen Varicositäten an den centralen Fortsätzen der isolirten „Geschmackszellen“ terminalen Nervenfibrillen angehören. Meine Isolationsversuche haben gezeigt, dass die axialen Zellen sich verhältnissmässig leicht in Verbindung mit den ihnen anhaftenden Nervenfibrillen isoliren lassen. Während nun die durch Methylenblau gefärbten Nervenfibrillen als solche leicht erkannt und bis an das entgegengesetzte Zellende verfolgt werden können, ist das höchst schwierig, ja vielleicht unmöglich an Isolationspräparaten (aus Chromsäure- oder Osmiumlösungen), an denen Zelle und Fibrille ungefärbt sind. Man sieht dann wohl die varicöse Nervenfibrille, die dem centralen, häufig fadenförmigen Zellfortsatze anliegt, letzterer entzieht sich aber der Beobachtung, d. h. fliesst in dem Bilde mit der Fibrille in eins zusammen und man erhält den Eindruck, als ob eine Nervenfibrille in den Zellkörper überginge. Ein distinktes Bild, d. h. gesonderte Gesichtseindrücke von dem Zellfortsatze und der Nervenfibrille würde man nur in dem Falle erhalten,

wenn die Nervenfibrille auf einer Strecke von dem Zellfortsatze abstände, was aber gewöhnlich nicht der Fall ist, wie meine Präparate lehren<sup>1)</sup>. Vorkommenden Falles würde man aber den Eindruck bekommen, als ob der Zellfortsatz sich gabelförmig theilte, eine Angabe, der man bei den Autoren vielfach begegnet.

Ich will jedoch hiermit keineswegs behaupten, dass alle Angaben von dem Vorkommen von „Gabelzellen in Schmeckbechern (Engelmann, Ditlevsen, Krause) in der von mir angegebenen Weise zu deuten sind, obgleich ich beim Kaninchen Gabelzellen, d. h. Zellen mit getheilten Fortsätzen nicht gesehen habe. — Andererseits beschreibt Lovén und bildet in der Fig. 3 seiner Arbeit (Arch. f. mikr. An. Bd. 4) Geschmackszellen ab, deren centrale Fortsätze, seitliche, gegen die Peripherie gerichtete Zweige besitzen. Das sind eben dünne Fibrillenbündel, die sich auffasern, um die Geschmackszelle zu unspinnen, conf. meine Fig. 6 a. — Es fragt sich nur, warum die varicösen Fibrillen, die von allen Beobachtern gesehen und mit den centralen Fortsätzen der Geschmackszellen identificirt wurden, nicht weiter verfolgt werden konnten. Zum Theil wohl aus denselben Gründen, die dem Auseinanderhalten der Fibrillen und der centralen Fortsätze im Wege standen, d. h. aus Mangel an optischer Differencirung zwischen Zellkörper und Fibrille, und da im gemeinsamen Bilde der Zellkörper dominirte, so übersah man die Fibrille. Zum Theil wohl auch deshalb, weil man sich begnügte, die Fibrille bis an den Zellkörper verfolgt zu haben. Hiermit war ja der erwünschte Nachweise des Zusammenhangs zwischen Zelle und Nervenfibrille erbracht.

Von Schnittpräparaten versprochen nur die mit Goldchlorid behandelten einigen Erfolg. Doch auch mit dieser Methode konnten sich die meisten Beobachter (Sertoli, Honigschmied<sup>2)</sup>, Merkel<sup>3)</sup>) höchstens davon überzeugen, dass einige Nerven-

1) Die Nervenfibrillen scheinen nämlich mit der Zelle verkittet zu sein. Dieser Kitt löst sich aber bei weiter gehender Maceration (s. ob.) und man sieht dann Zellen und Fibrillen vollkommen isolirt; Fig. 4 und 6 a, Fig. 5 e.

2) Honigschmied, Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der Geschmackorgane. Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Bd. 23.

3) Fr. Merkel, Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. 1880, p. 89.

fibrillen in den Schmeckbecher eintreten. Ueber den Verbleib dieser Fäden und ihre Beziehungen zu den axialen Zellen konnte nichts Sicheres ermittelt werden. Aus eigenen Erfahrungen können wir nur den allgemein anerkannten Satz bestätigen, dass das Chlorgold hier, wie überall, wo es sich um die Beziehungen der Sinneszellen zu den terminalen Nervenfibrillen handelt, im Stiche lässt. Entweder sind die axialen Zellen zu dunkel gefärbt, oder die Nervenfibrillen treten nicht scharf genug hervor. — In seltenen Fällen gelingt es allerdings, eine Nervenfibrille in der Axe des Bechers bis zum Porus zu verfolgen; das genügt aber nicht, um den Connex der Geschmackszellen mit den Nervenfibrillen auszuschliessen.

Wenn nun die bisher besprochenen Methoden die Entscheidung in Bezug auf den Zusammenhang zwischen Sinneszelle und Nervenfibrille nicht bringen konnten, so glauben Fusari und Panasei den Beweis für den Zusammenhang mittelst der Golgi'schen Methode erbracht zu haben. Diese Autoren zweifeln keinen Augenblick an der vollen Beweiskraft der Chromsilberbilder. Ich will den betreffenden Passus wörtlich citiren, da er mir vielfache Anhaltspunkte für die Kritik gibt. Auf Seite 243 der Eingangs citirten Arbeit liest man: „Les filaments les plus robustes vont se mettre en rapport, ou se continuent avec l'extrémité profonde des cellules gustatives, dont on remarque, tant les formes à pointe, que les formes en baton (Stiftchen et Stabzellen de Schwalbe). Souvent l'extrémité profonde des cellules mentionnées présente des divisions laterales qui vont se continuer avec d'autres filaments du plexus nerveux.“ — Die herangezogene Fig. 13q entspricht vollkommen dieser Beschreibung. Man sieht dickere schwarze Fäden, die continuirlich in die Geschmackszellen übergehen. Man sieht auch vermeintliche Theilungen der centralen Fortsätze der Sinneszellen; diese Theilungsäste gehen continuirlich in den subepithelialen Plexus über. Man sieht aber auch in der Abbildung links unten eine axiale Zelle, deren centraler Fortsatz einen nach aussen gerichteten Seitenzweig abgibt, wie in der oben citirten Zeichnung (3) von Lovén. Für dieses Verhalten geben die italienischen Autoren im Text keine Erklärung. Das ist, wie die Methylenblaupräparate lehren, ein Fibrillenbündel, das sich in einzelne umspinnende Fäden auflöst, conf. meine Figuren 5 u. 6, — „Les filaments les

plus robustes“ sind eben Fibrillenbündel, die durch das Chromsilber zu homogenen, schwarzen, dickeren Fäden zusammengebacken sind, weil das Chromsilber sich nicht nur auf und in die varicösen Fäden, sondern auch zwischen ihnen niedergeschlagen hat. In die Schwärzung ist auch der centrale Fortsatz der Sinneszelle mit einbezogen. Hat sich die Schwärzung (was häufig vorkommt) auf die ganze Zelle verbreitet, so wird die Illusion vollständig. Man hat dann eine Stifftenzelle vor sich, die in einen schwarzen Faden ausläuft, der bis in das subepitheliale Gewebe zu verfolgen ist. Mit dieser Deutung wird sich wohl ein Jeder einverstanden erklären, der die Lagerung der Nervenfasern an dem centralen Fortsatz und an dem Zellkörper der Sinnesepithelien an Methylenblaupräparaten gesehen hat. Andererseits ist es eine Erfahrung, die man an Chromsilberpräparaten täglich machen kann, dass ein dünnes Nervenbündel streckenweise als homogenes, schwarzes Band oder Cylinder erscheint, während in dem weiteren Verlauf des Bündels die ihm constituirenden Nervenfasern sehr distinct und scharf hervortreten, weil hier zwischen den Fibrillen zufällig keine Schwärzung stattgefunden hat. Die Chromsilbermethode ist eben ein Imprägnationsverfahren, aber keine Tinctionsmethode. Das beweisen ja schon die prägnanten, schwarzen Ausgüsse von Drüsenkanälen, Gallencapillaren und dgl. Dass sich pericelluläre und perifibrilläre Räume bei der Golgi'schen Methode imprägniren und in Folge dessen schwärzen, ist schon vielfach urgirt, aber auch bestritten worden; letzteres mit Unrecht. Die mittelst der Golgi'schen Methode erhaltenen Bilder, die den Zusammenhang der Geschmackszellen mit den terminalen Fibrillen des *N. glossopharyngeus* demonstrieren sollen, sind somit Trugbilder, bedingt durch gleichmässige Schwärzung der Zelle und der ihr anliegenden Nervenfasern. Solche Trugbilder können natürlich jedes Mal eintreten, wenn Sinneszelle und Terminalfibrille gleichmässig gefärbt werden, gleichgiltig durch welchen Farbstoff, unter anderem auch bei Anwendung von Methylenblau. In dieser Hinsicht muss ich auf die Angabe von Ehrlich<sup>1)</sup> hinweisen, der an der Riechschleim-

---

1) Deutsche medizinische Wochenschrift 1886, No. 4.

haut des Frosches intensiv gefärbte Sinneszellen ohne jede scharfe Grenze in varicöse Nervenfasern übergehen sah, und ich bestätigte dieses Verhalten in meiner ersten Mittheilung im Anatom. Anzeiger (Bd. II. p. 130). Ich ging noch weiter und statuirte für die Geschmackspapillen des Frosches zweierlei Nervenendigungen, 1. feinste Fasern, die ziemlich gerade zwischen den Epithelzellen verlaufen und in einem Niveau mit ihnen frei endigen und 2. Nervenfasern, die mit den Axel Key'schen Geschmackszellen zusammenhängen. Bei Säugern habe ich die erste Kategorie von Nervenendigungen in den Schmeckbechern wiedergefunden. Die zweite muss ich aber für die Säuger in Abrede stellen, da ich einen Uebergang der centralen Fortsätze der Geschmackszellen in Nervenfasern niemals gesehen habe. Ich habe den Frosch in der letzten Zeit nach dieser Richtung hin nicht untersucht und konnte meine früheren Angaben, die aus dem Jahre 1886 stammen, nicht revidiren. Die Folge wird lehren, ob meine Angaben in Bezug auf die Geschmackszellen des Frosches auf einer falschen Deutung der Methylenblaupräparate beruhen, oder ob sie dem faktischen Sachverhalte entsprechen. Ehrlich stellt den Zusammenhang der Geschmackszellen mit Nervenfasern in Abrede. Das würde also mit dem stimmen, was ich bei Säugern gesehen habe.

K a s a n, im November 1892.

---

#### Nachschrift.

Die vorliegende Abhandlung war bereits seit einigen Wochen in Händen der Redaktion, als mir durch die Güte des Herrn Dr. Niernack die Separatabdrücke zweier Abhandlungen aus den Merkel-Bonnet'schen anatomischen Heften zuzugingen, von denen die eine die maculae und cristae acusticae behandelt, die andere den nervösen Apparat in den Endscheiben der Froschlunge. Da der geschätzte Autor auf meine Angaben im Anatomischen Anzeiger (II. p. 125) vielfach Bezug nimmt und ich auch in der gegenwärtigen Abhandlung meine früheren auf die Ge-

schmaeksscheibe des Frosches sich beziehenden Angaben zur Diskussion gestellt habe, so benutzte ich die Gelegenheit, um die Ansicht mitzuthellen, die ich mir nach der Beschreibung und den Abbildungen Niemack's gebildet habe. Vor Allem muss eingestanden werden, dass das in Rede stehende Objekt ein sehr ungünstiges ist für die prinzipielle Entscheidung über den Zusammenhang von Nerv und Sinneszelle, weil eben die verschiedensten Zellen gefärbt werden und zwar ist die Zahl und die Form der gefärbten Zellen in den einzelnen Versuchen verschieden. Es ist somit sehr erklärlich, dass hier Verwechslungen von Stützzellen und Sinneszellen vorkommen können. Doch kann ich Niemack nicht zugeben, ich hätte Zellen, wie er sie in Fig. 7 a zeichnet, mit Nerven in Verbindung gebracht. Die Zelle a ist eine gewöhnliche Flimmerzelle, die wahrscheinlich abgestorben und sich daher durch Methylenblau diffus, aber wenig intensiv gefärbt hat. Die von mir beschriebenen Keulenzellen besaßen keine Cilien und entsprachen, in Bezug auf die Form, der Zelle f in Fig. 7. Diese Zellen stehen den spezifischen Stäbchenzellen viel näher, färben sich auch ebenso intensiv wie diese, besitzen auch keine Cilien. Dagegen hat Niemack wohl Recht, wenn er auch diesen Zellen eine Continuität mit Nerven abspricht und ich habe mich wahrscheinlich durch gleichmässige Färbung der anliegenden Nervenfibrillen und des centralen Zellfortsatzes täuschen lassen. Was nun die Beziehungen der spezifischen „Stäbchenzellen“ zu den Nervenfäden anlangt, so hat Niemack letztere bis an den Zellkörper verfolgt, glaubt aber eine Continuität ausschliessen zu müssen, da an Macerationpräparaten der Zusammenhang zwischen Nerv und Zelle so gelockert wird, dass „die freien Zellen ohne irgend gefärbtes Anhängsel, die Nerven als ein leeres Maschenwerk mit Ausläufern und varicösen Fädchen erscheinen“. (Conf. meine Beschreibung der Macerationspräparate und meine Fig. 6 u. 7.) Ob die Nervenfäden am Zellkörper ihr Ende finden, oder der Zelle entlang verlaufen (wie es bei Säugern der Fall ist), könnte beim Frosch nicht entschieden werden wegen der intensiven Färbung der Stäbchenzellen. Jedenfalls constatirt Niemack beim Frosch, wie ich beim Kaninchen, zweierlei Nervenendigungen: 1. freie Endigungen zwischen den Stützzellen resp. Deckzellen und 2. feinste Nervenfibrillen, die mit den Sinneszellen in Contact treten. Die identischen, auf den Frosch sich

beziehenden Angaben von Ehrlich habe ich bereits oben im Text berücksichtigt.

Auch in Bezug auf das Gehörsorgan befinden wir uns, was die Beziehungen der terminalen Nervenfasern zu den Sinneszellen anlangt, in erfreulicher Uebereinstimmung mit Dr. Niernack, wie aus einer kurzen Mittheilung von Dr. Geberg im Anatomischen Anzeiger (VIII. p. 20) zu ersehen ist. Diese Uebereinstimmung gilt aber nur für das Verhalten der Nervenendigungen beim Frosch. Hier beschreibt Niernack feinste varicöse Fibrillen, die den Haarzellen anliegen, ohne mit ihnen zu verschmelzen. Geberg constatirt ein ähnliches Verhalten der Nervenfasern zu den äusseren und inneren Haarzellen in der Gehörsschnecke der Säugethiere. Auch Retzius konnte sich an Präparaten, die er nach der Methode von Golgi angefertigt hatte, überzeugen, dass die Nervenfasern den Haarzellen nur anliegen. Nervenendigungen gibt es hier also nicht. Was hingegen die „Endkehle“ an der crista acustica anlangt, so sind ihre Beziehungen zu den an sie herantretenden Nervenfasern durch Kaiser und Niernack nicht vollkommen aufgeklärt und ist es vorläufig noch unmöglich, sich eine klare Vorstellung von dem in Rede stehenden Verhalten zu machen.

---

#### Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIV.

---

- Fig. 1. Schnitt aus der *pap. foliata* des Kaninchens. Man sieht die gefärbten Nervenfasern den Deckzellen entlang von der Basis der Becher bis an den Geschmacksporus verlaufen. Unten eine Wanderzelle. Links Nervenfasern, die in das indifferente Epithel eintreten. Hartn. S. 7, Oc. 3.
- Fig. 2. Ein isolirter Schmeckebecher, in welchem man 3 diffus gefärbte Deckzellen sieht, von denen eine gefaltet ist. In der Tiefe sieht man eine diffus gefärbte Stiftchenzelle, der eine varicöse Fibrille anliegt. Das ganze Gebilde stark gequollen. Die Grenzen der ungefärbten Zellen nicht zu sehen. Einige Fibrillen überragen scheinbar den Rand des Porus; bei a eine Wanderzelle. Einige von den Fibrillen liegen oberflächlich, andere in der Tiefe. Zeiss F. Oc. 3. Condensor.

- Fig. 3. Drei zusammenhängende Becher aus einem abgelösten Epithelfetzen. Im Becher a sind zwei axiale Zellen und eine Deckzelle schwach gefärbt. Tiefe Einstellung. Man sieht die im Becherraum sich schlängelnden und verflechtenden, varicösen Fäden. Der Porus nicht zu sehen. In den Bechern b und c tritt der nach oben gekehrte Porus bei oberflächlicher Einstellung scharf hervor. Im Becher b sind zwei Zellen, eine Deckzelle und eine axiale Zelle gefärbt. Die in b und c gezeichneten Fäden gehörten grössten Theils den Deckzellen. Der Unterschied in der Lagerung der Fäden bei oberflächlicher (c) und tiefer (a) Einstellung ist sehr auffallend. Reichert 8a Oc. 3.
- Fig. 4. Ein Becher, dessen Wandzellen durch Druck z. Th. dislocirt sind. Den Deckzellen entlang verlaufen varicöse Fäden, von denen sich einige theilen und frei endigen; bei a sieht man eine stark dislocirte und gequollene Geschmackszelle, an deren äusserem Fortsatze die zugehörigen Fibrillen noch haften. Von dem stark luxirten inneren Fortsatze sind letztere abgestreift; b aus der Becherwand herausgefallene Deckzelle. Zeiss, F. Oc. 3.
- Fig. 5. Isolirte Zellen der Schmeckbecher; d Deckzelle mit umspinnenden Fäden. Die übrigen Zellen sind axiale Gebilde; b stark gequollene Geschmackszelle, an deren Spitze die gefärbten Nervenfasern körnig zerfallen sind; a Zelle mit tief sitzendem Kern, der kurze centrale Fortsatz nur angedeutet; c Stabzelle, der dickere Fortsatz ist der äussere; e zwei axiale Zellen gut erhalten; von der einen sind die Fasern abgestreift. Zeiss F. Oc. 3 mit Ausnahme von e, die bei Reichert 8a, Oc. 3, ausgezogenem Tubus, gezeichnet ist.
- Fig. 6. Isolirte Zellen. Die Nervenfärbung fixirt mit Picrocarmin. Die Zellen gelb, die Kerne roth, die Nervenfasern violett; die Zellcontouren sehr scharf; a eine Stützzelle von sehr feinen, varicösen Fasern umspunnen, nebenbei sieht man ein Bündel feinsten Fasern von einer Zelle abgestreift; d Stützzelle, nebenbei eine Deckzelle; e—b wahrscheinlich eine Deckzelle in halbem Profil. Reichert 8a, Oc. 3.