

DIE RIECHZELLEN DER OPHIDIER

IN DER RIECHSCHLEIMHAUT UND IM JACOBSON'SCHEN ORGAN.

(Taf. XXIII, Fig. 8.)

Seit den berühmten Untersuchungen MAX SCHULTZE's über den Bau der Riechschleimhaut weiss man, dass das Riechepithel der verschiedenen Wirbelthierclassen im Ganzen übereinstimmend gebaut ist, indem es aus zwei Arten von Elementen besteht, den bipolaren, wahrscheinlich mit den Olfactoriusfasern zusammenhängenden *Riechzellen* und den zwischen diesen eingelagerten *Stützzellen*. Diese zwar von anderer Seite bestrittenen Thatsachen wurden indessen v. A. durch die Golgi'sche Methode mit voller Sicherheit dargethan. Durch eine Reihe von Untersuchungen, unter denen die von GOLGI und RAMÓN Y CAJAL obenan stehen, denen sich aber bald die von PEDRO RAMÓN, VAN GEHUCHTEN und MARTIN, VON BRUNN, VON KÖLLIKER und *mir* anschlossen, wurde die genannte Thatsache festgestellt, aber zugleich auch nachgewiesen, dass die Olfactoriusfasern eigentlich die centralen Fortsätze der Riechzellen sind, die sich in den Glomeruli olfactorii verästeln, um dort mit freien Enden zu endigen.

Dass Olfactoriusfasern nicht nur in die eigentliche Riechschleimhaut, sondern auch in das eigenthümliche *Jacobson'sche Organ* eintreten, um dort zu endigen, hatte schon LEYDIG dargelegt; *wie* sie hier endigen, wurde jedoch erst durch die Golgi'sche Methode sichergestellt, indem es VON BRUNN und VON LENHOSSÉK gelang, nachzuweisen, dass sie auch hier, wie in der Riechschleimhaut, direkte centrale Fortsätze bipolarer Riechzellen sind.

Diese mittelst der Golgi'schen Methode ausgeführten Untersuchungen scheinen grösstentheils das Riechorgan der *Säugethiere* betroffen zu haben, nämlich die *Riechschleimhaut* der *Maus* (CAJAL), des *Kaninchens* (VAN GEHUCHTEN) des *Menschen* (VON BRUNN). Das *Jacobson'sche Organ* wurde beim *Schaf* (VON BRUNN) und *Kaninchen* (VON LENHOSSÉK) untersucht. Selbst habe ich indessen die Riechschleimhaut in dieser Hinsicht nicht nur bei Säugern (Maus und Kaninchen), sondern auch bei *Fischen* (*Myxine, Esox, Anguilla, Gasterosteus*) und *Amphibien* (*Rana, Salamandra*) untersucht und beschrieben.

Da indessen die *Reptilien*, was die Riechschleimhaut betrifft, mittelst der Golgi'schen Methode meines Wissens noch nicht untersucht, und auch früher nur wenig der Gegenstand hierauf bezüglicher Untersuchungen waren, da ferner ihr Jacobson'sches Organ in mehr als einer Hinsicht grosse Eigenthümlichkeiten darbietet, die von den Forschern sehr verschieden gedeutet worden sind, habe ich, als sich die Gelegenheit darbot, diese Fragen bei Embryonen von *Tropidonotus natrix* zu studiren, dem interessanten Gegenstand einige Nachforschungen gewidmet.

Bei Embryonen von 100—130 Mm. Länge bekam ich, sowohl an Frontal-, wie Sagittalschnitten des mit Golgi'scher Färbungs-Lösung behandelten Kopfes, eine Reihe schöner Präparate, welche nicht nur den Bau der eigentlichen Riechschleimhaut, sondern auch den des Jacobson'schen Organes erläutern. In der Fig. 8 der Taf. XXIII habe ich ein solches Präparat abgebildet, in welchem man sowohl ein Stück der eigentlichen Riechschleimhaut (oben) als auch eine Partie des Jacobson'schen Organes (unten) sieht und zugleich die zu beiden diesen Theilen gehenden Olfactorius-Faserbündel (*ol, ol'*) in schöner Ausbreitung vor sich hat.

Was nun das Verhalten des Riechepithels in der *eigentlichen Riechschleimhaut* (an der oberen Seite der Figur) betrifft, so stimmt es mit demjenigen bei den Fischen, Amphibien und Säugern vollständig überein, so dass eine Beschreibung desselben hier nicht nöthig ist. In der Figur habe ich keine Stützzellen wiedergegeben, aber eine Anzahl von Riechzellen; diese tragen ihren ovalen, kernführenden Körper bald an der inneren Grenze des Epithels, bald höher oben, in verschiedenen Niveaux, zuweilen sogar nicht weit von der Oberfläche. Nach innen hin läuft der feine centrale Fortsatz mehr oder weniger gerade, zuweilen recht gewunden in die Submucosa hinein, wo er sich einem Olfactoriusbündel anlegt, um in ihm selbständig und ungetheilt nach dem Bulbus olfactorius zu ziehen, dort in bekannter Weise in einen Glomerulus einzutreten und verästelt zu endigen. Der gewöhnlich etwas dickere peripherische Fortsatz geht beinahe senkrecht nach der Oberfläche (*o*) des Epithels, wo er von dem zwischen den Stützzellenenden belegenen Aussenende ein kleines Büschel feiner und kurzer Fortsätze (Fig. 8 *rh*) aussendet, die bei mehreren Thieren schon von MAX SCHULTZE als *Riechhärchen* beschrieben und dann von verschiedenen Forschern erwähnt und abgebildet worden sind. Zuweilen hat man dieses Gebilde nur einfach und stäbchenförmig dargestellt, während man in anderen Fällen die Zellen mit Wimpern besetzt gefunden hat. VAN GEUCHTEN hat eine Zelle wiedergegeben, die mit drei kleinen Haaren besetzt war. Von allen Abbildungen, die ich hiervon gesehen habe, stimmt mit dem Verhalten bei den Ophidiern diejenige am meisten überein, welche CAJAL von dem Riechorgan der Säugethiere in der Fig. 25 und 26 seiner Arbeit (*Les nouvelles idées de la structure du système nerveux*, 1894) gegeben hat. Wie die Fig. 8 meiner Taf. XXIII hier unten zeigt, scheint zwar die Anzahl der Riechhärchen etwas verschieden zu sein, indem man bald nur zwei, bald vier oder fünf zählen kann; eine geringere Zahl kann aber von einem Verkleben derselben herrühren. Ueber fünf konnte ich nie wahrnehmen. Sie scheinen immer ganz kurz und von ein wenig ungleicher Länge zu sein; oft sind sie etwas gebogen und endigen nicht selten mit einem Knötchen. Im Ganzen scheinen sie, wenn sie mittelst Chromsilber gefärbt sind, nicht »stäbchenförmig« zu sein, sondern eher protoplasmatisch-faserförmig. Ich konnte nicht umhin, an *Dendriten* von Nervenzellen zu denken, und in der That entsprechen sie auch den letzten verästelten Enden eines peripherischen Nervenzellenfortsatzes dendritischer Bedeutung.

Eine Membrana Limitans konnte ich nie nachweisen, sondern ich fasse VON BRUNN's Membran als die oberen Flächen der Stützzellen darstellend auf, wie man auch in anderen Sinnesorganen (Gehörorgan) eine derartige Differenzirung des Deckprotoplasmas der Epithelzellen nachweisen kann.

Was nun das *Jacobson'sche Organ* der Ophidier betrifft, so hat zuerst LEYDIG¹ dasselbe, und zwar vor 22 Jahren, eingehend beschrieben. Die die Hohlkugel des Organs auskleidende Haut besteht nach ihm 1. aus einem Fasersystem, 2. aus dazwischen liegenden zelligen Elementen, 3. aus einem nach innen abschliessenden Epithel. Die Hauptzüge der Fasern verlaufen strahlig, verbinden sich aber durch Seitenbalken; man wird sich geneigt fühlen, das Fasersystem als Endgeflecht nervöser Elemente von strahliger Gruppierung aufzufassen. »Bringen wir nun aber«, sagt LEYDIG, »stärkere Vergrößerungen in Anwendung, so schwindet die Sicherheit.« Die Fäserchen können allerdings die Fibrillen des Nerven sein, aber dann giebt es wieder andere, welche eher zum Bindegewebe zu gehören scheinen. Zwischen den Fasern ist eine kleinzellige Masse, und auch an dieser sind nervöse Zellen (Ganglienkügelchen) und Bindegewebszellen zu unterscheiden. Die die Lichtung der Höhle begrenzende Schicht ist ein Epithel aus Cylinderzellen, welche sich rückwärts zur Haut hin keineswegs scharf absetzen, sondern vielmehr mit den besprochenen Fäserchen zusammenhängen; das Epithel stuft sich in Schichten ab. Härchen oder Borsten auf diesen Zellen zu sehen, gelang LEYDIG nicht, sie konnten aber ihrer Zartheit wegen eingeschmolzen sein. Alles in Allem fasste LEYDIG das fragliche Organ als dem Jacobson'schen Organe der Säuger gleichwerthig und dem Geruche angehörig auf. Er führte es als »ein zweites Geruchsorgan« oder »Nebengeruchsorgan« auf.

Dann wurde dieses Organ etwa gleichzeitig, im Jahre 1883, von RAMSAY WRIGHT, zusammen mit seinem Schüler MACALLUM, und von BORN bearbeitet und beschrieben. Nach BORN² ist die kleinzellige Masse zwischen den radiären Fasern nicht nervöser Natur, sondern sie stellt die zellige Ausfüllungsmasse einfacher Drüsen von birnenförmiger Configuration dar, die, dicht an einander gedrängt, die ganze Schleimhaut durchsetzen; an Frontalschnitten

¹ FR. LEYDIG, Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd 8, 1872.

² G. BORN, Die Nasenhöhlen und der Tränenangang der amnioten Wirbelthiere. Morpholog. Jahrb., Bd 8, 1883.

³ RAMSAY WRIGHT, On the Organ of Jacobson in Ophidia. Zoologischer Anzeiger, 6. Jahrg., 1883, N:o 144.

der inneren Partien dieses Organs sieht man diese birnenförmigen Schläuche quer durchschnitten und im Inneren des polygonalen Querschnittes entdeckt man bisweilen ein deutliches Lumen; die Zellbekleidung ist mehrfach geschichtet.

RAMSAY WRIGHT¹ schloss sich mehr LEYDIG's Ansichten an. Er verneint das Vorkommen von Drüsen im Jacobson'schen Organ der Ophidier (*Eutænia sirtalis*). Elemente der Mucosa setzen sich gegen das Lumen des Organs zwischen seine zelligen Säulen fort, die also durch pigmentirtes Bindegewebe und Capillaren von einander getrennt werden; die Capillaren bilden an der unteren Fläche des Neuroepitheliums ein Netz mit polygonalen Maschen, welche von den inneren Enden der Zellsäulen eingenommen werden. In den unteren Partien der Säulen giebt es eine Anzahl spindelförmiger Zellen, welche das Lumen nicht erreichen; sonst sind die Säulen aus Zellen zusammengesetzt, die sich denen der Kernschicht des Riechepithels der Nasenschleimhaut ganz ähnlich erweisen, d. h. aus runden Kernen mit wenig Protoplasma bestehen, das an beiden Enden in Fortsätze ausläuft. Am Boden des Jacobson'schen Organes findet sich ein gewöhnliches Cylinderepithel.

Der oben erwähnte Schüler von RAMSAY WRIGHT, MACALLUM,² gab in demselben Jahre eine mit Abbildungen versehene ausführlichere Darstellung seiner zusammen mit WRIGHT ausgeführten und dann weiter fortgesetzten Untersuchungen heraus. Aus derselben geht zwar nicht ganz deutlich hervor, wie die beiden Forscher die eigentliche Zusammensetzung des Neuroepitheliums der Säulen des Organes aufgefasst haben. Sie unterscheiden erstens eine *mucöse* Schicht, zweitens eine *sensorielle* Schicht die aus 8—10 kleinen bipolaren Zellen besteht, deren feiner centraler Fortsatz in vielen Fällen mit Nervenfasern zusammenhängt und deren peripherer an der Oberfläche in ein schmäleres Riechhärchen ausläuft. An der Oberfläche (gegen das Lumen hin) findet sich auch ein Cylinderepithel, welches die *dritte* Schicht, die Oberflächenschicht, darstellt und dessen centrale Enden zwischen den peripheren Enden der bipolaren Zellen verschwinden. Man ersieht aus dieser Beschreibung nicht, ob MACALLUM und WRIGHT sich die sensorielle Zellen *sämmtlich* als mit den Nervenfasern zusammenhängend und auch bis an die Oberfläche reichend gedacht haben; dies geht auch aus der Abbildung nicht hervor. Das untere Ende der Cylinderzellen blieb ihnen ebenfalls dunkel.

Spätere Untersuchungen über diesen Gegenstand sind mir in der Literatur nicht bekannt.

Mittelst der Golgi'schen Methode ist es mir nun gelungen, in den prinzipiellen Fragen betreffs des feineren Baues des Jacobson'schen Organes zu sicheren Resultaten zu kommen, und zwar bei 100—140 Cm. langen Embryonen von *Tropidonotus*, die der Zeit des Ausschlüpfens aus dem Ei nahe waren.

Was die allgemeine Configuration des Organes betrifft, so ist sie durch LEYDIG's, BORN's und MACALLUM's Darstellungen schon genau bekannt. Ich gehe deshalb sogleich zur Beschreibung meiner Befunde betreffs des feineren Baues über. In der Fig 8 (unten) auf der Taf. XXIII ist eine Partie vom Dache des Jacobson'schen Organes wiedergegeben. Man sieht ein dickes Bündel feiner Nervenfasern (*ol'*) sich von dem zur eigentlichen Schleimhaut ziehenden Bündel (*ol*) des Olfactorius abtrennen, welche Fasern am Umfang des fraglichen Organs auseinandervahren, um entweder direkt, oder zuerst nach der Seite hin umbiegend, in dasselbe einzutreten und in feinwelligem Verlauf in fast senkrechter Richtung nach der Oberfläche (dem Lumen) des Organes (*o'*) hin zu ziehen.

Das, was bei einem Vergleich solcher Präparate mit der eigentlichen Riechschleimhaut zuerst in die Augen fällt, ist die verschiedene Dicke der beiden Oberflächenschichten und namentlich die complicirtere Beschaffenheit derjenigen des Jacobson'schen Organes. Diese ist im Allgemeinen doppelt so dick als die andere und zeigt die schon von LEYDIG und dann auch von BORN und WRIGHT & MACALLUM beschriebene Zusammensetzung aus radiirenden Säulen. Diese Säulenordnung findet sich aber nicht in der gegen das Lumen gekehrten Zone, sondern nur in dem übrigen Theil des Organes, der etwa $\frac{2}{3}$ der ganzen Dicke desselben ausmacht. Bei genauer Untersuchung erkennt man, dass Säulenfächer von Bindegewebshäutchen gebildet werden, welche mit der Submucosa zusammenhängen, wie v. A. WRIGHT und MACALLUM dies richtig aufgefasst haben. In diesen Bindegewebshäutchen verlaufen auch die von diesen Forschern beschriebenen Blutgefäße, indem von dem in der Submucosa befindlichen Plexus (*bg*) gerade Gefäße meist capillarer Natur emporsteigen und etwa zwei Drittel der Dicke des Organes durchlaufen, um sich sodann tangential umzubiegen und in dieser Höhe einen die Säulen umspinnenden Gefäßplexus (*bg*¹) zu constituiren. Durch das Chromsilber färben sich diese Gefäße oft, worauf sie sich in ihrer Ausbreitung leicht verfolgen lassen; die Fig. 8 zeigt einige solche Partien des Plexus.

¹ RAMSAY WRIGHT, On the Organ of Jacobson in Ophidia. Zoologischer Anzeiger. 6 Jahrg., 1883. No 144.

² A. B. MACALLUM, The nasal Region in Eutænia. Proceedings of the Canadian Institute, Toronto. Vol. 1, 5, 1883.

In den in dieser Weise gebildeten Fächern, die in dem Tangentialsehnitt quer durchgeschnitten sind und dann polygonal erscheinen, liegt nun »die kleinzellige Masse« LEYDIG's, welche BORN als tubuläre Drüseneinstülpungen auffasste, in welchen er zuweilen sogar Lumina nachweisen konnte. LEYDIG erkannte mit gewohntem Scharfblick aber schon, dass hier ein Sinnesorgan, ein »Nebengeruchsorgan« vorlag, und er sah in der kleinzelligen Masse, zu welcher er die Olfactoriusfasern verfolgen konnte, nervöse Elemente, Ganglienkügelchen. WRIGHT und MACALLUM fanden den Bau dieser Masse dem des Riehepithels ähnlich.

Durch die Golgi'schen Methode wird nun dieses Problem gelöst. Mit Drüsen hat man es hier nicht zu thun, sondern es liegt in der That ein Organ von derselben Einrichtung wie die Riechschleimhaut, ein »Nebengeruchsorgan« vor, was ja auch, im Vergleich mit den Verhältnissen bei anderen Wirbelthierklassen, von vornherein anzunehmen war. Nur sind bei diesen Reptilien einige Eigenthümlichkeiten vorhanden, nämlich die oben beschriebene Fächereinteilung und die Dicke der Schicht, wodurch die Elemente ihres Riehepithels ausserordentlich viel verlängert werden. Durch die Chromsilberfärbung bekommt man also die Gestalt und die Anordnung dieser Elemente zur Ansicht. Hier, wie im übrigen Riehepithel, finden sich zwei Arten von zelligen Elementen, nämlich *Stützzellen* und *Sinnesnervenzellen*. Von den ersteren habe ich nur eine in der Figur abgebildet (*s*); sie reichen von der Oberfläche (Lumen) bis zum unteren Umfang und laufen also durch die ganzen Fächerräume; den Kern scheinen sie gewöhnlich im oberen Drittel zu tragen; der Zellenkörper ist in seiner ganzen Länge zaekig, höckerig. Die *Sinnesnervenzellen* (*r*¹), die, wie in der eigentlichen Riechschleimhaut, auch hier mit Recht *Riechzellen* genannt werden können, stehen mit den oben beschriebenen Olfactoriusfasern in direktem Zusammenhang, d. h. die letzteren sind die centralen Fortsätze der Zellen, tragen ihren rundlichen, von einem dünnen Protoplasma-mantel umgebenen Kern in verschiedener Höhe des Organs, bald in der Nähe des oberflächlicheren Gefässplexus (zuweilen sogar dem Lumen etwas näher), in der Regel aber tiefer hinab, sogar ganz nahe des unteren Umfangs. Sie ähneln vollständig den Riechzellen des eigentlichen Riehepithels und sind nur noch mehr in die Länge gezogen. Der nach dem Lumen hin gerichtete Fortsatz ist ein wenig stärker und entsendet von seiner Oberfläche, nicht einen stabförmigen Fortsatz, oder ein Haar, wie MACALLUM beschreibt, sondern, in derselben Weise wie die Riechzellen der eigentlichen Riechschleimhaut, einen kleinen Büschel von Fasern oder Aesten, die in das Lumen des Organs frei hineinragen; diese Büschel und ihre einzelnen Fortsätze sind aber kleiner, d. h. kürzer wie bei den »eigentlichen« Riechzellen.

Die Epithelbekleidung am halbkugelförmigen (kuppelförmigen) Dache des Jacobson'schen Organes ist also durch und durch ein echtes Sinnesepithel derselben Natur wie das eigentliche Riehepithel, und es verhält sich zum Bulbus olfactorius wahrscheinlich auch in derselben Weise wie dieses, obwohl es mir nicht gelungen ist, die Faserbündel des Jacobson'schen Organes bis zu ihrer Endigung im Bulbus gesondert zu verfolgen.

Andere Zellen als die beschriebenen beiden Arten konnte ich in der Epithelauskleidung des Daches des Jacobson'schen Organes nicht nachweisen.

Dagegen ist der gewölbte Boden des Organs, wie v. A. WRIGHT und MACALLUM genauer hervorgehoben haben, mit einem gewöhnlichen Cylinderepithel ausgekleidet.

Frei endigende (sensible) Nervenfasern (von Brunn'sche Fasern) sah ich in dem Sinnesepithel der eigentlichen *Riechschleimhaut* und des Jacobson'schen Organes der Tropicidonotus-Embryonen nicht, obwohl ich gewiss nicht an ihrem Vorkommen zweifle, da ich bei Amphibien und Säugern solche Faserendigungen in sehr reichlicher Anzahl angetroffen habe.



Tafel XXIII.

Die Endigungsweise des Gehörnerven und des Riechnerven bei den Reptilien.

Fig. 1—5. Vertikalschnitte der Maculae acusticae von 110 Mm. langen Embryonen des *Tropidonotus natrix*.

- n* — Nervenfasern,
- hz* — Haarzellen,
- hf* — Hörhaar einer gefärbten Haarzelle,
- ot* — Otolithencristalle.

Fig. 6 und 7. Vertikalschnitte der Cristae der Ampullen von Embryonen des *Tropidonotus natrix*; — *Fig. 6*, Schiefer Querschnitt einer Ampulle eines 65 Mm. langen Embryos; — *Fig. 7*, Querschnitt der Ampulle eines 110 Mm. langen Embryos.

- n* — Nervenfasern der Crista acustica,
- n*¹ — Nervenfasern der Plana semilunata,
- hh* — drei gefärbte Haarzellen mit Hörhaaren,
- fz* — gefärbte Fadenzellen,
- cu* — Cupula terminalis.

Fig. 8. Vertikalschnitt einer Partie des Riechorgans und des Jacobson'schen Organs von einem 110 Mm. langen Embryo des *Tropidonotus natrix*.

- ol* — Bündel von Olfactoriusfasern, die zur Riechschleimhaut ziehen,
- r* — Riechzellen des eigentlichen Riechorgans,
- rh* — Riechhaarbüschel der Riechzellen,
- o* — Oberfläche des Riechepithels,
- ol*¹ — Bündel von Olfactoriusfasern, die zum Jacobson'schen Organ ziehen,
- r*¹ — Riechzellen des Jacobson'schen Organs,
- rh*¹ — Riechhaare der Riechzellen desselben,
- o*¹ — Oberfläche des Riechepithels desselben,
- s* — Stützfaser des Riechepithels desselben,
- j* — bindegewebige Septa der Einstülpungen desselben,
- bg* — Blutgefäßplexus,
- bg*¹ — Blutgefäße, die in den Septa verlaufen.

Sämtliche Figuren der Tafel sind nach Golgi'schen Präparaten bei Ver. Obj. 6 und Ocul. 3 (eingeschob. Tubus) gezeichnet.

Fig. 2.

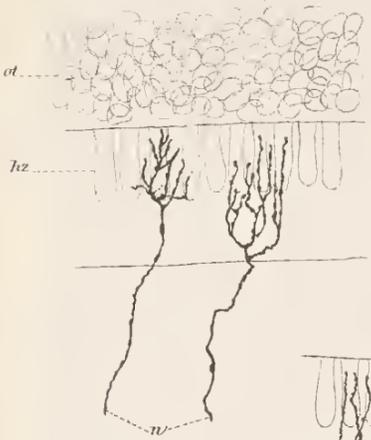


Fig. 1.

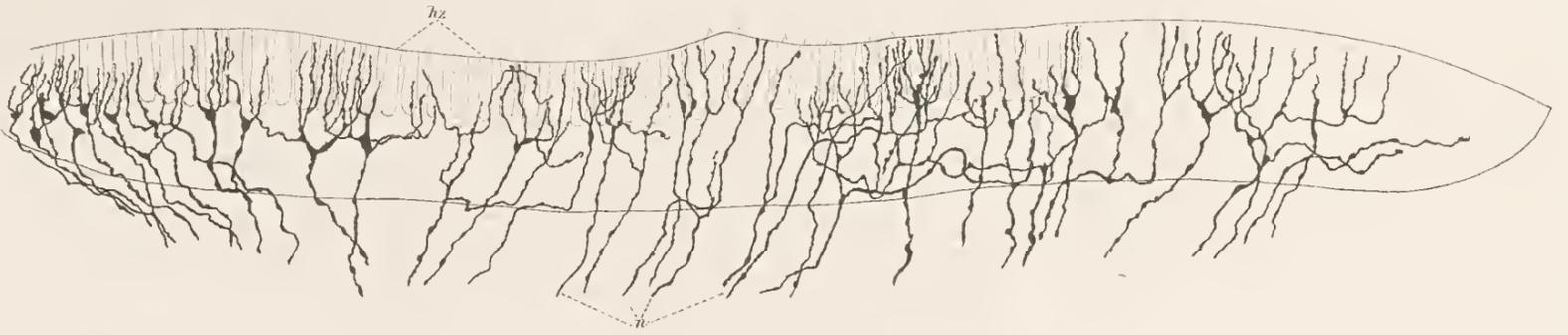


Fig. 3.

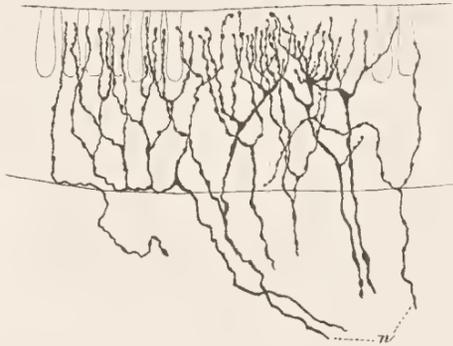


Fig. 7.

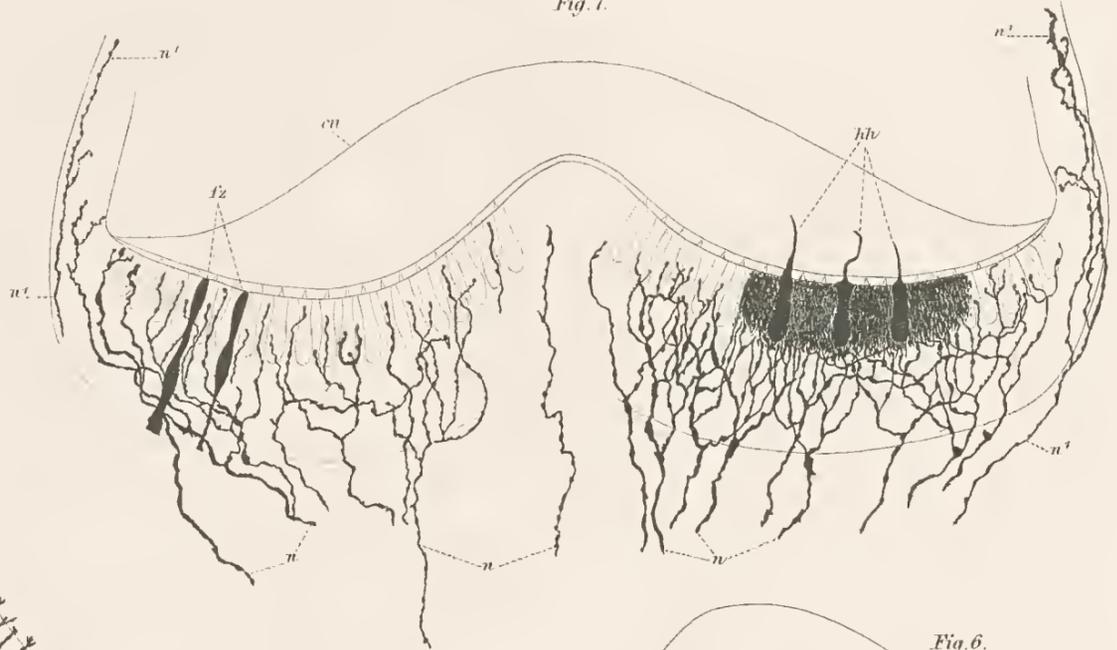


Fig. 6.

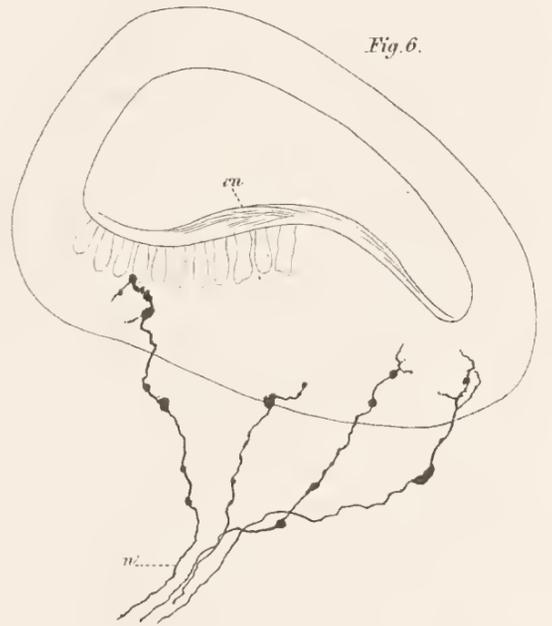


Fig. 4.

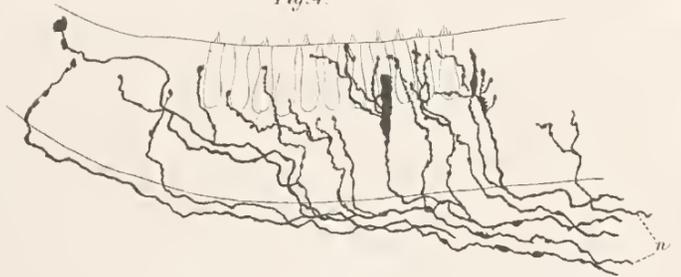


Fig. 5.

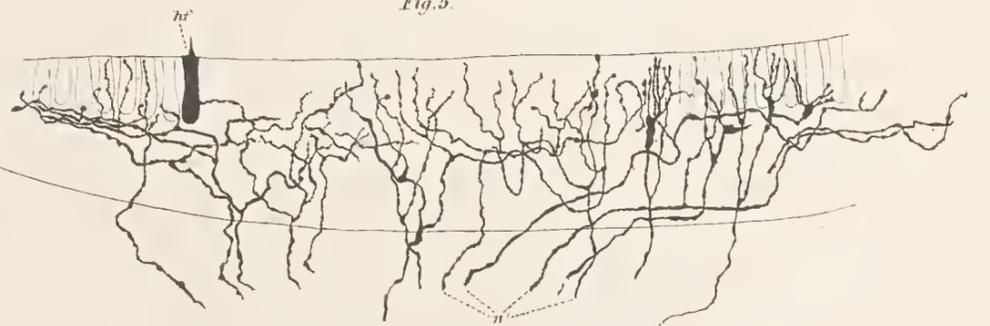
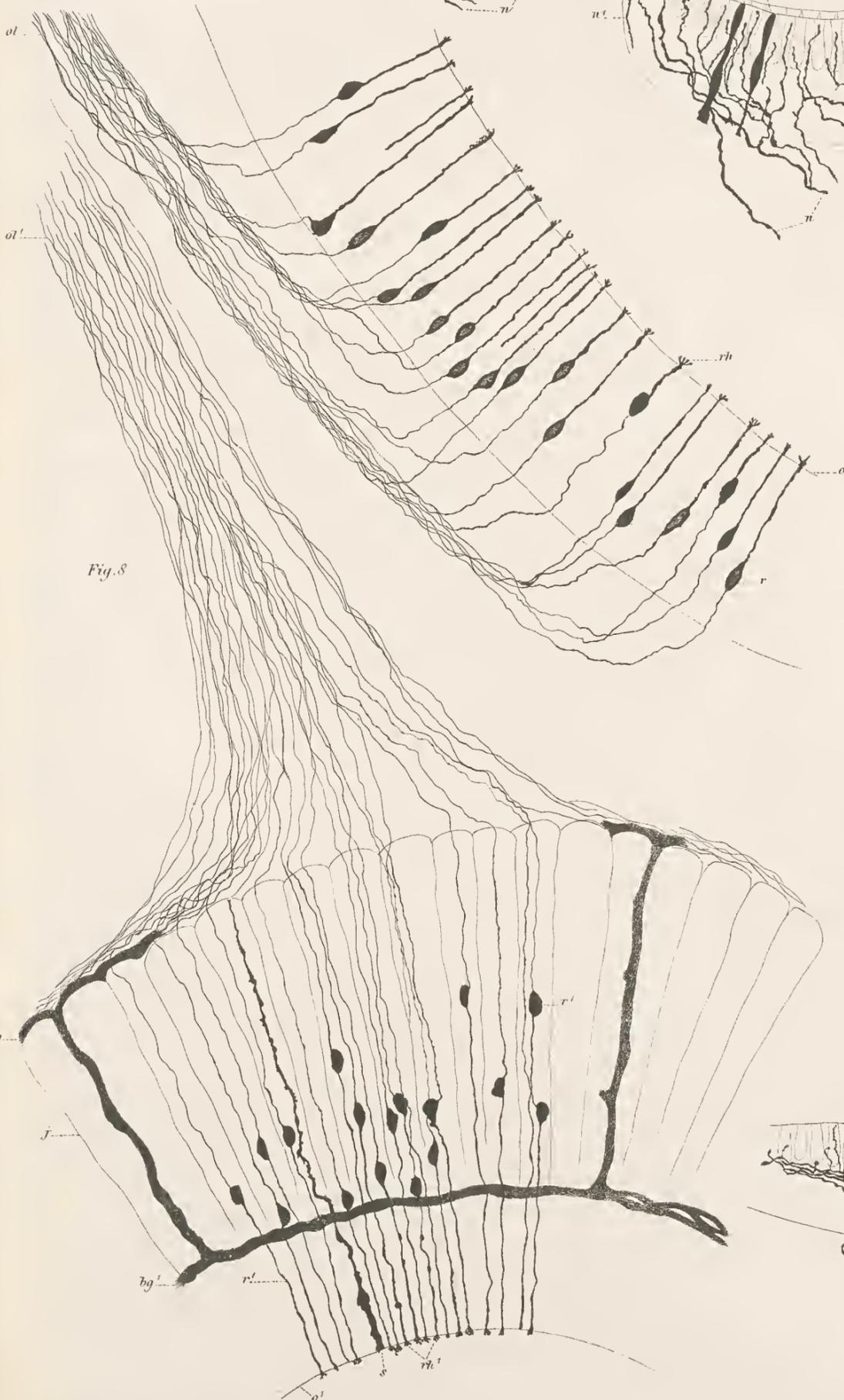


Fig. 8.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologische Untersuchungen](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [NF_6](#)

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

Artikel/Article: [Die Riechzellen der Ophidier in der Riehschleimhaut und im Jacobson'schen Organ 48-51](#)