

von querdurchsetzenden Bindegewebsbalken ausgespannt, welches allgemein in den Duplikaturen der Krustazeen vorzukommen scheint. Kossmann beschreibt solche von den Duplikaturen der schmarotzenden Rankenfüßer und von *Conchoderma virgatum*“. Die Untersuchung des feineren Baues der Bindegewebsbalken lässt nun nach Braun erkennen, dass sie aus mehreren Fasern zusammengesetzt sind, „die meistens Kerne zwischen sich erkennen lassen und eine unmittelbare Fortsetzung der Chitinogenzellen zu sein scheinen<sup>1)</sup> . . . Jede solche Zelle zeigt an ihrer Endfläche eine sehr deutliche Längsstreifung, die sich bis fast an den elliptischen Kern erstreckt, ganz so wie an den Zellen der Muskelfasern. Wo die Grenze zwischen Bindegewebe und Epithel zu ziehen ist, muss für den Flusskrebis die Entwicklungsgeschichte zeigen; bei *Conchoderma virgatum* war es Kossmann wegen natürlicher Pigmentierung der Zellen möglich, diese Grenze zu sehen, bei den schmarotzenden Rankenfüßern vermutet er sie nur“.

Und ebenso, als „Fortsätze der beiden Hypodermisanlagen“, fasst Weismann diese Gebilde bei den Daphniden auf. Ferner gibt er an, dass „in einem engen, kanalartigen Sinus in der Mittellinie des Rückens“ die „Stützfasern“ fehlen.

Ich beschreibe zunächst die von mir entdeckte Zwischenwand<sup>2)</sup>, deren schon oben kurz gedacht wurde und werde dann noch einige weitere Angaben über die feineren Strukturverhältnisse der übrigen Matrixelemente machen.

Die Zwischenwand lässt sich schon bei schwächerer Vergrößerung hie und da wahrnehmen, wie dies in Fig. 1 angedeutet ist. Sie hält sich jedoch nicht immer genau in der Mitte zwischen den beiden Blättern der Matrix (vgl. Fig. 5 und 11) und kann deshalb erst bei stärkerer Vergrößerung mit befriedigender Deutlichkeit in ihrer ganzen Ausdehnung verfolgt werden. (Schluss folgt.)

---

## Geschmacksorgane und andere nervöse Endapparate im Schnabel der Vögel.

(Vorläufige Mitteilung aus dem zoolog. Inst. d. Univ. Czernowitz.)

Von Dr. Eugen Botezat.

Die als Endknospen bekannten Becherorgane, welche namentlich bei den Säugetieren auch die Bezeichnung Geschmacksorgane oder Geschmacksknospen führen, kommen bei den Fischen in den

---

1) Im Original nicht gesperrt.

2) Ihre Existenz scheint mir nicht ohne Bedeutung für die von Leydig behauptete Schalenatmung der Daphniden zu sein. Vgl. hierüber auch die Arbeit von Cunningham.

Schuppentaschen, an den Lippen, den Barteln und in allen Teilen der Mundhöhle, namentlich aber an der Zunge vor. Sie sind stets Kntispapillen aufgesetzt und erheben sich zugleich mit dem umgebenden Epithel in Form von kleinen Hügeln über die allgemeine Hautoberfläche, oder sie liegen derart in der Epidermis, dass die darüber liegende Hautoberfläche vollkommen eben erscheint. Letzteres ist dort der Fall, wo dieselben in grosser Zahl nebeneinander vorkommen, so namentlich in der Zunge, das Erstere namentlich an den Basaltheilen der Barteln, wo sie in geringerer Anzahl vertreten sind. Bei den Amphibien und Reptilien sind sie auf die Mundhöhle (Zunge, Gaumen) lokalisiert und kommen gruppenweise entweder in der glatten oder in der eigentümlich gefalteten Haut der betreffenden Mundteile vor. Bei den Säugetieren sind sie ebenfalls auf die Mundschleimhaut lokalisiert und befinden sich in der Epiglottis, im weichen Gaumen und in der Zunge, hier aber in bestimmten Teilen gewisser eigentümlich geformter Papillen und zwar in der Tiefe des inneren Walles der *p. circumvallatae*, in den Tiefen der Wälle der *p. foliatae* und in der Oberfläche der *p. fungiformes*. Bei den Vögeln hat man bis zum Erscheinen von Merkel's Hauptwerk derlei Gebilde nicht gekannt. Merkel selbst konnte sie trotz eifriger Bemühens, wie er in seinem Werke über „Die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere“ (Rostock 1880) am Schlusse des Kapitels „Endknospen der Reptilien“ mitteilt, nicht auffinden, weshalb er annahm, dass sie den Vögeln überhaupt abgehen. Seit Merkel sind eine ganze Reihe von Arbeiten über die Geschmacksendknospen beim Menschen, bei den verschiedensten Säugetieren, bei den Reptilien und Amphibien, sowie bei Fischen erschienen, unter denen hier an jene von Retzius, von Lenhossek, A. S. Dogiel, Arnstein, etc. erinnert werden mag, durch welche unser Wissen über die Beschaffenheit der fraglichen Organe und deren Innervierung in hohem Grade gefördert worden ist. Sie beschäftigen sich entweder mit den Endknospen spezieller Wirbeltierklassen, wobei die Vögel nicht behandelt sind, oder aber mit den Geschmacksorganen im allgemeinen, ohne jedoch auf jene der Vögel einzugehen. Es ist nicht unauffällig, dass die Vögel keine Berücksichtigung gefunden haben. Dies ist jedoch in mehrfacher Weise erklärlich: Entweder hat man derartige nervöse Terminalapparate bei Vögeln, wie Merkel, nicht vorgefunden beziehungsweise nicht zur Darstellung bringen können, oder man hat sich auf Grund der negativen Vermutung Merkel's nicht weiter um dieselben bekümmert, oder aber man war durch die Herbst'schen und Grandry'schen Körperchen der Schwimmvögel zu sehr von ihnen abgelenkt, was noch am wahrscheinlichsten zu sein scheint. Kurz, die neuere und neueste Literatur weiß uns über Geschmacksorgane bei den Vögeln

so gut wie nichts zu sagen — man betrachte auch die allgemeinen Werke, wie Kölliker's Handbuch, Claus' Lehrbuch (neue Ausgabe von Grobben), Bronn's „Klass. u. Ordn.“ u. a. —

Ich habe nun Endknospen, also Geschmacksorgane bei Vögeln, vor kurzem mit Hilfe einer modifizierten Golgi'schen Methode entdeckt und sie später auch an Methylenblaupräparaten beobachtet. Ich beabsichtigte hauptsächlich das Endverhalten der Nerven in den Merkel'schen Tastkörperchen, welche sich in den Kutispapillen und im Stroma der Zunge gewisser Vögel vorfinden, zu studieren, bei welcher Gelegenheit ich auch den Gaumen berücksichtigte. Da die Darstellung der Nerven — zuerst bei jungen Sperlingen — sehr gut gelungen war, konnte ich mich über das Verhalten der Nerven und ihrer Enden in sämtlichen Teilen der Zunge, von der Spitze angefangen bis zu ihrem Grunde zur Genüge belehren. Ähnlich stand es mit dem Gaumen, doch waren hier die Nerven namentlich in dessen hinterem, weichen Teil imprägniert. Später untersuchte ich neben Chromsilber auch mit Methylenblau die Zunge, die Gaumenhaut und Unterschnabelhaut von jungen Enten und Tauben. Da diese meine Untersuchungen jetzt in vollem Gang sind, so kann ich natürlich nicht einmal eine halbwegs abgeschlossene Arbeit liefern, weswegen ich mich darauf beschränke, ganz kurz das Wichtigste, was ich auf diesem Gebiete als neu gefunden habe, vorläufig mitzuteilen. Illustrationen werde ich später in einer größeren Arbeit der Öffentlichkeit übergeben.

Die Vogelzunge sowie nicht minder der Gaumen sind ungemein nervenreich, wie dies wenigstens von den Schwimmvögeln her, bei denen die charakteristischen Grandry'schen und Herbst'schen Körperchen in überaus großer Menge vorkommen, allgemein bekannt ist. Stellenweise, wo die Imprägnierung wohl gelungen ist, scheint es fast, als ob alles nur aus Nerven bestehen würde. Die Nerven verteilen sich nach allen Richtungen, bilden sehr zahlreiche, immer dichter werdende Geflechte und nähern sich so ihrem Ende.

Man unterscheidet Endigungen 1. an den Muskeln, 2. an den Arterien, 3. an der Haut des Zungenknorpels, 4. in verschiedenartigen Tastkörperchen, 5. an und in den Schleimdrüsen, 6. mit Endbäumchen an der Basalmembran, 7. mit einem schlingförmigen Geflecht in den Kutispapillen des vorderen Zungenteils, 8. mit schlingenförmigen Geflechten in den kegel- beziehungsweise kuppenförmigen über die allgemeine Hautoberfläche sich erhebenden Papillen der hinteren Zungenpartien und des weichen Gaumens, 9. im Epithel mit Köpfchen, 10. im Epithel mit Terminalnetzen, 11. mit Endbäumchen in der Kutis und 12. in den Geschmacksendknospen.

Ich gehe nun zur speziellen Darstellung der soeben aufgezählten Terminalorgane über.

Ad 1. An den quergestreiften Muskeln, welche bogenförmig in den Zungenkörper eindringen, habe ich Endapparate motorischer Fasern nach der Golgi'schen Methode zur Anschauung gebracht, welche ihrer näheren Beschaffenheit nach zwischen den motorischen Enden der Amphibien und jenen der Säugetiere ungefähr die Mitte halten. Es handelt sich hier um eine Art Endbäumchen, welche ohne Interfibrillärsubstanz zwischen den Verzweigungen dem Muskel aufsitzen, weshalb es nicht zur Ausbildung einer Endplatte kommt, wie sie an den Muskeln der Säugetiere zu beobachten ist, welche Organe ich an den Flughautmuskeln der Fledermaus in sehr gelungenen Form mit Methylenblau dargestellt habe. Die überaus varikösen Terminalfibrillen jener Apparate sind von nur kurzem Verlauf und bilden daher nicht so weitläufige, sich unregelmäßig hin und her schlängelnde Windungen, wie dies an den Muskeln von Amphibien zu beobachten ist, welche ich ebenfalls aus eigener Erfahrung von nach dem Golgi'schen Verfahren hergestellten Präparaten (*Triton*) und von Methylenblaupräparaten (*Hyla*) kenne. Die größte Ähnlichkeit haben diese Endapparate mit denjenigen, welche durch Dogiel von *Lucerta* her bekannt geworden sind.

Ad 2. Andere Nerven begeben sich zu den die Zunge und den Gaumen durchziehenden Arterien und bilden an diesen gewisse Endapparate.

Ich würde auf diese und die ersteren Nervenenden nicht eingehen, wenn ich nicht gewisse, wenn auch geringe, Abweichungen in ihrem Verhalten beobachtet hätte. Ohne mich hier auf eine Vergleichung der Gefäßnerven mit gleichen Gebilden an anderen Orten, welche ich aus selbstgemachten Methylenblaupräparaten von Mesenterialarterien der Katze und aus einer von Dogiel veröffentlichten Arbeit über die Arterien des menschlichen Herzens genau kenne, welche beiden Befunde wieder etwas, wenn auch im geringen Maße, voneinander abweichen, einzulassen, werde ich nur das Wesentliche im neuen Befund hervorheben. Die Nervenfasern, welche sich zu den Arterien begeben, umspinnen die Adventitia der Arterien nur in mäßigen und wenigen Touren und zeigen das Bestreben, einen mehr longitudinalen Verlauf zu nehmen. Ebenso verhält es sich mit ihren Abkömmlingen, den baumförmig verzweigten Endigungen, welche aus überaus zahlreichen varikösen Fibrillen bestehend sich dicht an die Arterienhülle anlegen und kurze variköse Ästchen in dieselbe hineinsenden. Die Elemente dieser Bäumchen zeigen das lebhafteste Bestreben, sich longitudinal, untereinander fast parallel auszubreiten, wobei sie natürlich zahlreiche Verschlingungen und Unregelmäßigkeiten bilden. Die Bäum-

chen sind sehr zahlreich, so dass die Oberfläche der Arterien fast durchweg von ihnen bedeckt erscheint.

Ad 3. An der Grenze zwischen dem Zungenknorpel und dem Zungenkörper selbst breitet sich ein terminales, dichtes Nervengeflecht aus, welches nicht dem Verhalten von Endbäumchen gleichzustellen ist, sondern sich ungefähr so verhält, wie die gewissen Nervenendgeflechte oder Netze, die von den Papillen der Säugtierzungen her bekannt sind. Übrigens bin ich über diese Art der Nervenendigung noch nicht vollständig orientiert.

Ad 4. Die Tastkörperchen in den Mundteilen der Vögel sind je nach ihrer Beschaffenheit und den Vogelgruppen recht verschiedener Art; doch lassen sich im allgemeinen zwei Haupttypen unterscheiden: kapsellose ohne Bindegewebshüllen und eingekapselte mit nur wenigen bis zu überaus zahlreichen bindegewebigen Umhüllungen. Die ersteren können wieder in ein-, zwei- und vielzellige, die letzteren in zwei- oder mehrzellige vom Typus der Grandry'schen, und in mehrzellige vom Typus der Herbst'schen Körperchen aus den Mundteilen der Lamelliostres unterschieden werden.

Die Körperchen der ersteren Art sind von Merkel als „Tastzellen“, „Zwillingtastzellen“ und „Tastzellengruppen“ bei den verschiedensten Vögeln gefunden und beschrieben worden. Merkel hat auch in den meisten Fällen die zutretende Nervenfasern beobachtet, doch ist ihm das Verhältnis dieser zu den Tastzellen verborgen geblieben, wodurch er sich mit veranlasst sah, die letzteren als terminale Ganglienzellen anzusehen. Neueren Untersuchungen zufolge stellte es sich bei den eingekapselten Grandry'schen und Herbst'schen Körperchen heraus, dass der Nerv eine Endscheibe beziehungsweise ein kolbiges Ende bildet, umgeben von den fraglichen Zellen, respektive den Zellen des Innenkolbens. Und was die isolierten „Tastzellen“ betrifft, so sind sie nur bei den Säugetieren mit Hilfe der neueren Methoden untersucht worden (Ranvier, Kölliker, Szymonowicz, Ostroumow, ich u. a.), bei denen man eine Tastscheibe oder einen sogenannten Tastmeniskus der Nervenfasern fand, welcher sich innig an die betreffende Zelle anlegt, wobei ich als erster nachwies, dass diese Zellen als Riffzellen echte Epidermiszellen sind. Dogiel entdeckte die merkwürdige Innervation der Herbst'schen und Grandry'schen Körperchen. Sowohl die Tastscheibe als auch die kolbige Nerventerminale der in den Innenkolben der Herbst'schen Körperchen eindringenden Nervenfasern lassen aus sich feine, mit Knöpfchen endende Terminalfäserchen hervorgehen, welche zu den umgebenden Zellen in nähere Beziehung treten (wahrscheinlich intrazellulär endigen). Eine zweite, gewöhnlich dünnere, Nervenfasern tritt nun ebenfalls an das Körperchen heran und bildet, indem sie sich oft

wiederholt teilt, ein eigentümliches, nicht selten aus spiralartigen Gängen bestehendes variköses Geflecht, welches die Tastzellen mit samt der Tastscheibe umgibt, jedoch nach innen von den Bindegewebshüllen liegt. Ebenso dringt auch in die Herbst'schen Körperchen eine zweite Faser ein und bildet hier ein jenem der Grandry'schen analoges Geflecht, welches den zelligen Innkolben umgibt. Diese doppelte Innervation von Terminalkörperchen wurde übrigens von Mitrofanow an den Wollustorganen, von Sala an den Pacini'schen, in jüngster Zeit von Dogiel an den Meißner'schen, Krause'schen, Ruffini'schen etc. Körperchen der menschlichen Haut vorgefunden. An den „Tastzellen“ der Säuger habe ich als erster die zweite Innervation beschrieben und abgebildet. Diese letzteren, welche auch unter dem Namen „Merkel'sche Körperchen“ gehen, liegen bei den Vögeln immer in der Kutis nahe der Epithelgrenze, zu Gruppen vereinigt. Über deren Innervationsverhältnisse ist nun, wie gesagt, nichts bekannt, da Merkel wegen der Unzulänglichkeit seiner Methode nicht viel erzielen konnte und man sich seit ihm mit diesem Gegenstande, soweit mir die Literatur geläufig ist, nicht befasst hat. Ich sehe in einem Methylenblaupräparat aus dem Schnabel der Ente neben den überaus zahlreichen Herbst'schen und den Grandry'schen Körperchen auch zwei in der Nähe der Epidermis gelegene isolierte Merkel'sche „Tastzellen“, welche eine ebensolche Scheibeninnervation aufweisen, wie die nämlichen, jedoch in der Regel epidermoidal gelegenen, Körperchen der Säugetierhaut. Wir haben es hier also mit den nämlichen Organen zu tun, wie in der nackten Haut der Säugetiere. In der letzteren kommen die Körperchen bald zu größeren, bald zu kleineren Gruppen vereinigt vor. Dasselbe ist nun auch im Vogelschnabel der Fall, die Gruppierung ist aber hier eine dichtere, so dass es zur Ausbildung von zelligen Körperchen kommt. Diese finden sich in solchen Schnäbeln vor, wo nur wenige Herbst'sche Körperchen vorhanden sind. Am zahlreichsten sind sie in der Zunge, wo sie in den langen Kutispapillen sehr zahlreich auftreten, weniger im Zungenstroma. Die Darstellung ihrer Innervation ist mir bis jetzt nur in jenen des Zungenstromas nach der Golgi'schen Methode gelungen. Es lässt sich an ihnen eine doppelte Innervierung feststellen. Eine dicke Nervenfasern gelangt zum Körperchen und windet sich zwischen den Zellen desselben durch. Eine zweite dünnere Nervenfasern gelangt ebenfalls zum Körperchen, zerfällt in mehrere Äste, welche dann das zellige Gebilde von außen in zahlreichen unregelmäßigen Touren umflechten. Das ganze stellt sich ungefähr so dar, wie etwa die von Dogiel in der menschlichen Haut beschriebenen nichteingekapselten modifizierten Meißner'schen Körperchen. Einige dieser Körperchen fand ich an der Unterseite der Sperlingszunge im Verlaufe eines dicken Nerven

eingeschaltet. Im Gaumen der Eule fand ich mit Methylenblau die von Merkel als Vater'sche Körperchen beschriebenen modifizierten Herbst'schen Körperchen, deren Modifikation wohl nur darin besteht, dass sie verhältnismäßig weniger Bindegewebshüllen besitzen und stark in die Länge gestreckt sind. Ihre Innervation ist aber die nämliche, wie sie durch Dogiel von den Herbst'schen Körperchen her bekannt ist.

Ad 5. Im hintern Zungenteil und im weichen Gaumen liegen dicht gedrängt eine Anzahl von bald größeren, bald kleineren Schleimdrüsen, welche an die Oberfläche der genannten Organe ausmünden. Auch die Nerven dieser Drüsen habe ich und zwar nach der Golgi'schen Methode zur Darstellung gebracht, und ich gehe namentlich deshalb auf diese ein, weil mir keine Arbeit bekannt ist, welche sich mit der Innervation von Schleimdrüsen befasst hätte. Hingegen wurden andere Drüsen schon des öfteren von bedeutenden Forschern wie Dogiel, Retzius, Arnstein u. a. untersucht. Unsere Schleimdrüsen zeigen keine von jener der Speicheldrüsen verschiedene Innervation, weshalb ich mich hier damit begnüge, bloß die Arten der Nervenendigungen zu erwähnen. Man unterscheidet eine zweifache Endigungsweise. Die überaus zahlreichen Nerven, welche sich zu den Drüsen begeben, zerfallen in ein dichtes Geflecht von feinen Fasern, welches überall dieselben umgibt. Dieses zerfällt in ein noch dichteres Geflecht variköser Fasern, welches in die innigste Kontaktbeziehung zum Drüsenkörper tritt. Die zweite Endigungsart besteht darin, dass sehr feine variköse Fäserchen in das Innere der Drüsen eindringen, hier zwischen den Zellen verlaufen und dieselben umspinnen. Hier sind sie überaus varikös, wie dies von Arnstein an den Speichel- und von Dogiel an den Tränendrüsen beschrieben und abgebildet worden ist. Sie sind also perizellulär.

Ad 6. Eine Endigungsart, welche bisher bei den Vögeln noch nicht beobachtet wurde, ist die mit Endbäumchen. Bei Säugetieren ist sie schon oft beschrieben worden (Arnstein, Szymonowicz, Ploschko). Ich habe dieselbe schon zu wiederholten Malen beobachtet (im harten Gaumen, in der Unterseite der Zunge, in der Schnauze des Hundes, des Maulwurfs, des Igels etc.). Dogiel fand Endbäumchen beim Menschen und zwar sowohl an der Basalmembran als auch in den tieferen Kutislagen. Ich habe nun diese Art Nervenendigung sowohl mit Methylenblau als auch mit Chromsilber in den Mundteilen der Ente, Eule und des Sperlings bis jetzt dargestellt. Die Schnäbel anderer Vögel sind eben in der Behandlung. Von diesen Endapparaten kann man wohl sagen, dass sie an allen Stellen der Zunge, des harten und weichen Gaumens und der Haut des Unterschnabels an der Grenze zwischen der Kutis und dem Epithel vorkommen. Im speziellen möchte ich hervorheben,

dass ich sie gefunden habe in den langen Kutispapillen der Vorderzunge, in der glatten, drüsigen und äußerlich papillösen Hinterzunge, sowie an der Unterseite der Zunge. Im Gaumen kommen sie sowohl im glatten als auch im papillösen Teil vor. Am schönsten habe ich diese Endorgane an Golgipräparaten in den kegelförmigen Zungen- und Gaumenpapillen, den sogenannten Zähnchen gesehen. An diesen Stellen erscheinen sie als einseitig gleichmäßig ausgebildete, ungemein dichte und überaus variköse Verzweigungen sehr dünner Achsenfasern, welche stellenweise einzelne Fäserchen in das Epithel entsenden. Sie gehen aus einem subbasilaren Geflecht feiner variköser Fasern hervor, welche ihrerseits wieder aus den zahlreichen, die genannten Hautgebilde durchsetzenden, in vielfachen Windungen verlaufenden und ebenso vielfach, wiederholt sich teilenden und stellenweise sich wieder vereinigenden Nervenfasern ihren Ursprung nehmen. An anderen Stellen, so namentlich an der Unterseite der Zunge sind sie nicht so zahlreich vertreten und auch nicht so überaus kompliziert gebaut, sondern sie sind nur von geringerer Ausdehnung und zeigen nur sehr wenige Verzweigungen. Vielleicht hängt dies mit einer mangelhaften Imprägnierung zusammen, doch scheint mir dies nicht sehr wahrscheinlich. Auch diese letzteren Endbäumchen gehen aus einem allerdings in gleichem Verhältnisse nur gering entwickelten, lockerem subbasalen Geflecht hervor.

Ich kann nicht umhin, die Aufmerksamkeit der Forscher auf diese Art nervöser Endorgane schon hier ganz besonders zu lenken. Denn je mehr unsere Untersuchungsmethoden vervollständigt werden und je eingehender man die Nervenenden in den verschiedensten Hautgebilden studiert, desto mehr ist man in der Lage, die Terminalgebilde der Endbäumchen zu konstatieren. Bei Säugetieren und beim Menschen sind sie schon von den verschiedensten Stellen her bekannt und nun habe ich sie auch bei den Vögeln und zwar überall in den Schleimhäuten des Schnabels einschließlich der Zunge gefunden. Ich bin überzeugt, dass man sie auch bei den übrigen Wirbeltieren vorfinden wird. Übrigens sind sie an einem speziellen Orte, nämlich den Endknospen der Fische, Amphibien und Reptilien schon dargestellt worden (Retzius, v. Lenhossek, Dogiel). Denn ich habe schon in zwei meiner Arbeiten die Kupula der Endknospen mit den Endbäumchen an der Basalmembran verglichen. Beide scheinen mir eben gleichwertig zu sein. Die Elemente des Kupulageflechtes umschlingen die unregelmäßigen basalen Ausläufer der Sinnes- und Deckzellen in den Endknospen, die Elemente der Endbäumchen wieder die Frausen der basalen Zellschicht des Epithels. Jedenfalls handelt es sich um Organe, welche schon wegen ihrer allgemeinen Verbreitung die vollste Aufmerksamkeit verdienen.

Ad 7. So einfach und glatt die Oberseite der Vorderzunge an der Oberfläche ist, so unregelmäßig erscheint sie im Innern, wo sehr zahlreiche dichtgedrängte Kutispapillen die mächtige Epidermis oft bis nahe an die Oberfläche durchsetzen. Natürlich wird dann dadurch die Entstehung ebenso vieler fadenförmiger Epithelzapfen veranlasst. Unterhalb dieses Stratum papillare breitet sich ein sehr reichhaltiges, subpapilläres Nervengeflecht aus, welches Nervenbündel in die fraglichen langen Kutispapillen entsendet. Die Elemente dieser lockeren Nervenbündel teilen sich wiederholt und, indem ihre varikösen Abkömmlinge sich voneinander entfernen, in zahlreichen unregelmäßigen Touren sich hin und her winden, sich auch wohl überkreuzen, geben sie einem eigentümlichen Geflecht die Entstehung, welches die Papillen ihrer ganzen Länge nach durchsetzend, sich in der Nähe des Epithels ausbreitet. Stellenweise bekommt man auch wohl den Eindruck, als ob es sich um mehr oder minder spiralig entwickelte, unregelmäßige Verschlingungen, welche unter Umständen auch überaus dicht sind, namentlich in den distalen Enden der Papillen, handle. Diese Verschlingungen sind nicht etwa mit Nervenknäueln zu verwechseln, welche mehr oder minder solide Anhäufungen von Nervenfasern darstellen. Andere Terminalschlingen umgeben noch Kapilargefäßschlingen, deren Nerven sich an Chromsilberpräparaten schon wegen ihrer totalen Schwärzung mitunter nur schwach abheben. Auch nicht-eingekapselte Tastkörperchen liegen nach Innen von den in Rede stehenden Terminalschlingen. Schon die Regelmäßigkeit des Vorkommens dieser Art von Nervenausbreitung mahnt zur Annahme, dass es sich um ein vielfach verschlungenes terminales Nervengeflecht handelt. Ob aber diese Schlingen sensorischer oder vielleicht trophischer Natur sind, ist allerdings nicht ebenso leicht zu entscheiden. Mich will es jedoch dünken, dass sich diese Nervenendapparate, welche nach innen Tastkörperchen umschließen, nach außen hingegen von den schon erwähnten, allerdings nicht immer deutlich zum Vorschein tretenden Endbäumchen, wenigstens nicht in diesen langen Zungenpapillen, umgeben werden, in Parallele mit dem perigeminalen Nervengeflecht an den Endknospen, mit den perizellulären Geflecht der Grandry'schen, Herbst'schen, Merkel'schen Genital-, Pacini'schen, Meißner'schen u. a. Körperchen bringen lassen. Von diesen letzteren aber glaube ich denn doch, dass sie trophischer Natur sind.

Ad 8. Die hintere, weiche Partie der Vogelzunge, sowie der weiche Gaumen ist bekanntlich mit zahlreichen kegelförmigen Papillen versehen, welche sich weit über die allgemeine Oberfläche erheben und mit ihren spitzen, recht derben Enden nach innen, d. i. gegen den Schlund gerichtet sind. Die derbe Beschaffenheit der Spitzen rührt von einem nicht unansehnlichen

Stratum corneum her, welches diese Papillen namentlich gegen ihre Scheitel zu umgibt. Im Innern werden sie von bindegewebigen Kutisfortsetzungen ausgefüllt.

Neben diesen finden sich und zwar insbesondere am Gaumen histologisch ebenso beschaffene, jedoch in ihrer äußeren Form anders geartete Papillen vor. Sie stellen bald kuppenförmige, bald faltenartige Erhebungen über der Zungen- beziehungsweise Gaumenoberfläche vor.

Unterhalb dieser Papillenpartie breitet sich nun ebenfalls ein ansehnliches subpapilläres Nervengeflecht aus, welches neben den schon erwähnten Endbäumchen auch noch anderen Endapparaten den Ursprung gibt. Es sind dies namentlich ebensolche schlingenartige Terminalgeflechte, wie diese sub 7 soeben beschrieben wurden. Es ist aber dennoch ein gewisser Unterschied wahrzunehmen, weswegen ich eben die beiden voneinander getrennt betrachte. Dieser Unterschied ist namentlich ein quantitativer. Denn während die Nervenschlingen in den langen Papillen der Vorderzunge ungemein dichte Geflechte bilden, stellen sie in den sich über die Oberfläche erhebenden Papillen der hinteren Partien nur verhältnismäßig lockere Verschlingungen dar. Dagegen findet man hier ganz besonders stark die Endbäumchen an der Basalmembran entwickelt. Es fehlen jedoch die intrapapillären Tastkörperchen Merkel's — wenigstens habe ich bis nun solche nicht beobachtet —, welche sich in den langen Zungenpapillen zahlreich vorfinden. Diese Quantitätsunterschiede könnten vielleicht als Einwand gegen die trophische Natur der bewussten Nervenendschlingen vorgeführt werden. Auch diese Schlingengeflechte breiten sich korbartig in der Nähe der Basalmembran aus und gehen aus unregelmäßigen Bündeln des subpapillären Geflechtes hervor, welche auch Nerven zur Versorgung der eingeschlossenen Kapillargefäßschlingen abgeben.

Ad 9. Von diesen Nervenendschlingen gehen, ebenso wie von den bereits beschriebenen Endbäumchen einzelne verhältnismäßig kurze variköse Fäserchen ab, welche sich in das Epithel begeben und hier nach einem unregelmäßig sich hin und her windenden Verlauf aufhören. In den Ecken, welche durch den gewundenen Verlauf entstehen, sind Knöpfchen zu sehen, welche kurze Lateralfibrillen, umgeben von Interfibrillärsubstanz, darstellen, wie ich solche auf Grund von Methylenblaupräparaten schon von anderen Stellen her zu wiederholten Malen beschrieben habe (Hundenase, Maulwurfschnauze, Gaumen etc.).

Andere Nervenfasern des kutanen Geflechtes begeben sich und zwar an allen möglichen Stellen der Zunge und des Gaumens, indem sie sich reichlich zerfasern, direkt in die Epidermis, wo sie entweder weiter verlaufen und sich unterwegs wiederholt verzweigen, oder aber dies alsbald nach dem Eindringen ins Epithel tun. Diese

eigentlichen einfachen intraepithelialen Nerven haben einen den vorher beschriebenen ganz gleichen, also vielfach gewundenen Verlauf, wobei ihnen noch eine wiederholte Verästelung zukommt. Auch sie sind von variköser Beschaffenheit und bilden in den Ecken Knöpfchen, welche mit den schon genannten ein vollkommen gleiches Verhalten zeigen. Sie reichen bis in das Stratum corneum hinein, und es ist offenbar, dass ihre distalen Enden zugleich mit den verhornenden Zellen obliterieren. Sie verhalten sich auch in dieser Beziehung so wie die einfachen intraepithelialen Nerven der Säugtierhaut. Hingegen bin ich nicht ebenso wie bei Säugetieren in der Lage, aus den Präparaten eine intrazelluläre Endigung der Knöpfchen zu beobachten. Was schließlich die Quantität dieser Art Nervenendigungen betrifft, so habe ich bisher den Eindruck bekommen, dass sie bei den Vögeln in bedeutend geringerer Menge vorhanden sind, als an den analogen Stellen bei Säugetieren.

Ad 10. Aus dem kutanen Nervengeflecht gehen noch andere Nervenfasern hervor, welche sich zur Epidermis begeben, sich wiederholt verästeln und innerhalb derselben durch fortgesetzte Teilungen und Verzweigungen ein recht dichtes intraepitheliales Netz entwickeln, welches zwischen den Epidermiszellen derart gelegen ist, dass die letzteren von den Nervenelementen gleichsam wie umspinnen erscheinen. Allerdings muss ich zugestehen, dass sich dieser Nervenendapparat nur sehr schwer darstellen lässt. Man bekommt gewöhnlich, wenn überhaupt, nur beiläufige Spuren davon zu sehen. Mit ausgesprochenster Deutlichkeit habe ich dieses netzartige Terminalgeflecht allerdings nur an einer einzigen Stelle beobachtet.

Derartige Nervenetze sind auch in der Säugtierhaut vorhanden, jedoch allem Anschein nach sehr schwer zur Darstellung zu bringen. Ich kenne sie nur von der Schnauze des Maulwurfs her, wo mir ihre Darstellung mit Methylenblau gelungen ist. Dogiel hat derartige Nervenetze in der Haut der äußeren Geschlechtsorgane des Menschen nachgewiesen und aus derselben auch abgebildet. Auch von diesen Nerven glaube ich, dass sie trophischer Natur seien.

Ad 11. In allen Teilen der bindegewebigen Kutis der Zunge und des Gaumens bekommt man nicht gar selten Niederschläge zu sehen, welche allem Anscheine nach von eigentümlichen Nervenenden herrühren. Sie sind im allgemeinen Nervenverlauf eingeschaltet und können nicht mit Tastkörperchen verwechselt werden, an denen man die zellige Struktur und den geschlungenen Verlauf der Nervenfasern wohl unterscheidet. Man sieht vielmehr, dass die eine oder die andere Nervenfaser sich wiederholt teilt, in unregelmäßige Körnchenreihen zerfällt und alle diese Abkömmlinge bleiben recht dicht beieinander, so dass man schließlich den Ein-

druck wie von Endbäumchen gewinnt. Ich glaube nicht, dass es sich im gegebenen Falle um unvollständige Nervenfärbungen, sei es mit Silber oder mit Methylenblau, handeln kann. Übrigens erschien nach diesen meinen Befunden, welche ich im Mai d. J. gemacht habe, die neueste Arbeit Dogiel's über die Nervenendigungen im Nagelbett des Menschen (Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch.), in welcher Endbäumchen von bedeutender Ausdehnung sogar in den tieferen Kutislagen beschrieben und abgebildet sind. Es darf uns also ein ebensolcher Befund in den Mundteilen der hohen Wirbeltierklasse der Vögel nicht sehr befremden. Nichtsdestoweniger kann ich auf Grund meiner bis nun gemachten Beobachtungen und Erfahrungen die Anwesenheit von Endbäumchen in der Kutis der Mundteile von Vögeln nicht absolut behaupten. Ich glaube doch ganz wohl, dass es hier solche Gebilde gibt, und dass ich sie an neuen Präparaten werde zur Anschauung bringen können.

Ich gehe nun zum letzten der zu besprechenden Punkte über.

Ad 12. Wenn nun die Frage nach den Geschmacksorganen der Vögel entschieden werden soll, so ist es wohl geboten, zur allgemeinen Orientierung auf diejenigen Organe einzugehen, von denen es erwiesen ist, dass sie Geschmacksempfindungen vermitteln. Bei den Vögeln sind aber derartige Organe bisher nicht nachgewiesen. Wohl ist im Lehrbuche der vergleichenden Anatomie von Vogt und Jung eine kurze Bemerkung enthalten, welche für Geschmacksorgane bei Vögeln spricht, allein damit ist doch nicht viel gesagt, oder es handelt sich vielmehr um eine bloße Vermutung. Die Bemerkung besagt, dass sich an den Rändern der Zunge Geschmackswärzchen finden sollen. Dass aber daraus nichts zu entnehmen ist, ist offenbar von vornherein einleuchtend. Allgemein gilt die Vogelzunge wegen ihrer mächtigen Epithellage beziehungsweise wegen der dicken Hornschicht als wenig geeignet zur Perception von Geschmacksempfindungen, wogegen ich für die vordere Zungenpartie nichts einzuwenden habe. Aber schon das Experiment beweist, dass Vögel ganz wohl einen durchaus nicht unentwickelten Geschmackssinn besitzen. Man versuche nur, verschiedenen Vögeln diverse Nahrungsstoffe zu verabfolgen und man wird beobachten können, dass sie eine Auswahl treffen. Ein Huhn oder ein Sperling wird auch ihm nicht zusagende Stoffe aufnehmen, jedoch sobald es zum Verschlucken derselben kommt, wieder von sich geben. Daraus lässt sich schon entnehmen, dass sie einen Geschmackssinn besitzen und dass die Organe desselben in den hinteren Zungenpartien, in deren seitlichen Flügeln, um den Schlund herum und im weichen Gaumen zu finden sein müssen. Viele Vögel nehmen harte und trockene Nahrungsstoffe auf. Um diese leicht verschlucken zu können, müssen sie befeuchtet werden, was durch den Schleim

der zahlreichen Drüsen, welche in allen die Rachenhöhle bildenden Teilen enthalten sind, bewirkt wird. In diesem befeuchteten Zustande lösen sich, wie man wohl annehmen darf, zum Teil die aufgenommenen Stoffe, welche Lösungen dann auf die in den erwähnten Partien der Mundhöhle enthaltenen Geschmacksorgane einwirken. Wie sollte man sich anders erklären können, dass Vögel manche Stoffe erfahrungsgemäß nicht aufnehmen wollen, andere ihnen unbekannte Stoffe zwar aufnehmen und vor dem Verschlucken wieder von sich geben?

Als die die Perzeption des Geschmacks vermittelnden Organe werden beim Menschen und den Säugetieren jene Gebilde gedeutet, welche sich an den Papillae circumvallatae, fungiformes und foliatae, aber auch in der Schleimhaut des weichen Gaumens und in der Epiglottis vorfinden und unter dem Namen Geschmacksknospen, Endknospen, Geschmacksbecher allgemein bekannt sind. Da nun derartige Organe auch bei Reptilien, Amphibien und Fischen sich in der Mundhöhle vorfinden, so wird auch diesen Tieren schon wegen des Besitzes der fraglichen Organe eine Geschmacksempfindung beigegeben werden können. Bei den Fischen sind derartige Organe auch an den Lippen, Barteln, der Kopfhaut und wohl auch an der ganzen Körperhaut, wenn hier auch spärlich, entwickelt. In den Schleimkanälen des Lateralorgans der Fische, sowie in den Lateralorganen von Amphibienlarven sind modifizierte Organe dieser Kategorie unter dem Namen Endhügel, Organe eines sechsten Sinnes (Leydig) allgemein bekannt. Sie treten in der äußeren Haut bei solchen Tieren auf, welche in feuchten Medien leben. Schon daraus ist ersichtlich, dass sie zur Prüfung der chemischen Beschaffenheit der mit ihnen in Berührung kommenden Flüssigkeit dienen.

Die Endknospen der Mundhöhle liegen entweder in der ungefalteten Haut oder sie sind an gewisse Papillen gebunden. Letzteres ist bei Säugetieren in der Zunge der Fall. In jedem Falle liegen sie mit ihrer Basis bindegewebigen Kutispapillen auf und reichen mit dem entgegengesetzten Pol bis zur Hautoberfläche, wo sie den bekannten Porus, welcher übrigens nicht immer entwickelt ist, bilden. Sie haben in der Regel eine tonnenförmige Gestalt und bestehen aus den bekannten schlanken fadenartigen, mit großen Kernen versehenen Axialzellen, welche auch als Sinneszellen bezeichnet werden. Diese Zellen bilden an der Basis mehrere bald kürzere, bald längere unregelmäßige Ausläufer und tragen an ihren distalen Enden je ein Wimperhaar. Nach außen liegen die Stütz- oder Deckzellen, welche eine mehr oder minder fassdaubenartige Form haben, ebenfalls große Kerne bergen und die Axialzellen allseitig einschließen. Auch diese besitzen unregelmäßig zerfranste Basalteile, tragen aber am distalen Pol keine Wimpern.

Die Nerven, welche an das Organ treten, bilden, wie bis jetzt bekannt ist, eine dreifache Endigungsart. Die einen bilden Endbäumchen, welche geflechtartig die basalen Ausläufer der Deck- und Axialzellen umgeben und ein subgemmales Gebilde liefern, welches zuerst von v. Lenhossek bei Fischen entdeckt und als Kupula bezeichnet worden ist. Später wurde dieses Gebilde auch bei Säugetieren gefunden (Arnstein-Ploschko und ich), bei Ganoiden von Dogiel, beim Frosch von Feyerstein etc. In letzter Zeit habe ich diese Gebilde in den Endknospen der Zunge und der Barteln des Karpfens vorgefunden und beobachtet, dass es sich bei Fischen sehr leicht mit Chromsilber darstellen lässt. Die andern Nerven umspinnen das ganze Organ in zahlreichen unregelmäßigen Touren, welche Art Nervendigung als perigemmales Geflecht bekannt ist. Schließlich kennt man noch Nerven, welche in das Innere des Organs eindringen und hier sowohl mit den axialen als auch mit den Deckzellen in Kontakt treten, indem sie diese in unregelmäßigen Touren umspinnen und solchergestalt bis zum Porus emporsteigen. An den Endknospen aus der Zunge des Karpfens habe ich beobachtet, dass einzelne Fasern in gerader Richtung das Organ durchsetzen, wodurch ich mich veranlasst sehe, zu glauben, dass möglicherweise auch noch eine vierte Art von Nervenfasern in den Endknospen zu finden sind, nämlich solche, die, ohne mit den Zellen in Kontakt zu treten, sich direkt zum Porus begeben, ohne jedoch schon jetzt die Richtigkeit dieser Meinung behaupten zu können.

Derartige Endknospen sind nun in den Schleimhäuten der Mundteile von Vögeln in großer Menge vorhanden. Ihr Sitz ist hauptsächlich die Rachengegend. An gewisse Papillen sind sie nicht gebunden, sondern finden sich in der ungefalteten weichen Haut der hinteren Zungenpartien, auf der Oberseite, dem Rande und der Unterseite der beiden hinteren Zungenflügel, ferner um den Schlund herum und im weichen Gaumen. Es lassen sich zwei verschiedene Arten unterscheiden, von denen eine in bezug auf Größenverhältnisse wieder zwei Unterarten aufweist. Zu der einen Art gehören solche, welche den bei den übrigen Vertebraten vorkommenden Endknospen in bezug auf ihre Beschaffenheit gleichen, in Hinsicht ihrer Form dagegen ungefähr die Mitte zwischen jenen der Säugetiere und jenen der Fische halten. Während nämlich die Endknospen der Fische eine mehr oder minder birnförmige Form besitzen, deren verdeckter Teil die Basis derselben ausmacht, jene der Säuger eine annähernd kugelige Form haben, zeigen die Geschmacksknospen der Vögel einen schlanken, spindelförmigen Bau. Am nächsten stehen sie in dieser Beziehung den Endknospen der Reptilien (*Lacerta*, *Anguis*).

Die zweite Art bilden Endknospen, welche als spezifisch für die

Vögel anzusehen sind. Es sind dies in bezug auf ihre Zusammensetzung den gewöhnlichen gleichwertige Endknospen, aber sie stellen nicht wie jene solide Gebilde dar, sondern die sie zusammensetzenden Elemente werden in der Achse des Organs dilatirt oder durchbrochen durch den Durchtritt des Ausmündungsganges der kleinen und auch großen Schleimdrüsen, welche in den erwähnten Häuten in überaus großer Menge vorkommen. An gelungenen Präparaten sieht man aufs deutlichste, wie die mit Chromsilber imprägnierten Knospenzellen die zahlreichen Ausführungsgänge der Schleimdrüsen umstellen. An Präparaten, in denen diese Zellen nicht imprägnirt wurden, sieht man wohl nur die Nerven der Endknospen, welche man von Drüsennerven wohl unterscheiden kann. Diese durchbrochenen Endknospen sind nun in bezug auf ihre Größe den erwähnten gewöhnlichen gleich, oder aber sie sind um ein Bedeutendes kleiner. Letzteres ist insbesondere an der Unterseite der lateralen Zungenflügel der Fall, woselbst auch die Drüsen, deren Ausführungsgänge die fraglichen Knospen durchbrechen, um an deren Pole nach außen zu münden, von auffallender Kleinheit sind. Sonstige Verschiedenheiten habe ich bis nun nicht beobachtet.

Was die Innervierung der Geschmacksknospen bei Vögeln anbetrifft, so stellt sich dieselbe im Verhältnis zu jener der Endknospen überhaupt nicht verschieden. Ich konnte aufs deutlichste ein perigemmales Nervengeflecht unterscheiden, welches die Endknospe in ihrer Totalität äußerlich umspinnt und intragemmale Nerven, welche die Elemente d. i. die Zellen der Knospe umspinnen. Ein subgemmales Kupulageflecht, welches die Basis der die Endknospe aufbauenden Deck- und Axialzellen umgeben soll, habe ich bisher mit Bestimmtheit nicht festgestellt, zweifle aber an der Existenz eines solchen nicht und glaube, dass der bisherige Mangel auf eine unvollständige Imprägnierung zurückzuführen ist. Merkwürdig ist, dass sich an den Endknospen der Fische mit Chromsilber gerade diese Kupula am leichtesten, bei höheren Wirbeltieren am schwersten darstellen lässt.

Hiermit wäre in allgemeinen Zügen alles erschöpft, was ich bisher in der Mundhöhle der Vögel an Nervenendapparaten habe feststellen können.

Czernowitz, 27. Juni 1904.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Botezat Eugen

Artikel/Article: [Geschmacksorgane und andere nervöse Endapparate im Schnabel der Vögel. 722-736](#)