

Die Nervenendapparate in den Mundteilen der Vögel und die einheitliche Endigungsweise der peripheren Nerven bei den Wirbeltieren.

Von

Dr. Eugen Botezat.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Czernowitz.)

Mit Tafel XI—XV und einer Figur im Text.

Vorwort.

Seit mehreren Jahren mit dem Studium der Nervenendigungen in den Hautgebilden von Wirbeltieren beschäftigt, erweiterte sich mir der Einblick in diese nicht nur schon an und für sich überaus interessanten, sondern auch wegen der technischen Schwierigkeiten ihrer Untersuchung ganz besonders reizvollen Verhältnisse, wodurch sich mir immer mehr und mehr der Gedanke aufdrängte, daß die Art der Nervenendigungen überall dort, wo nicht Nervenzellen den Terminalapparat ausmachen, im Prinzip die gleiche sein müsse, wenn es sich auch an den einzelnen Arten der Nervenendapparate bei einer nicht vergleichenden Betrachtung derselben um scheinbar verschiedene Arten handelt. Diesen Gedanken verfolgend, hatte ich schon vor zwei Jahren auf dem 74. Kongresse deutscher Naturforscher und Ärzte in Karlsbad Gelegenheit, eine gewisse Gleichförmigkeit in den Innervationsverhältnissen aller Wirbeltierklassen zu betonen, welche ich in meinem dortselbst gehaltenen Vortrage als Stütze für die MAURERSche Lehre von der Abstammung der Säugetierhaare aus Hautsinnesorganen niederer Vertebraten verwertete. Auch habe ich zu jener Zeit noch die Anschauung von der Existenz intracellulärer Nervenendigungen neben den intercellulären vertreten, allein fortgesetzte Untersuchungen ließen mich, wie in dieser Schrift ausgeführt werden soll, zweifellos erkennen, daß es dergleichen Endigungen von Nerven überhaupt nicht gibt, wodurch in dieser Richtung die Frage

nach den Nervenendigungen definitiv erledigt erscheint. Es stellte sich vielmehr heraus, daß alle in dieser Schrift in Betracht kommenden Nerven mit Netzen von Neurofibrillen enden. Diese Tatsachen ergaben sich aus der vergleichenden Betrachtung des in der vorliegenden Arbeit in erster Linie behandelten Gegenstandes über die Nervenapparate in den Mundteilen der Vögel mit jenen der übrigen Wirbeltiere. Daher ist es mit Rücksicht auf den soeben angedeuteten Inhalt dieser Abhandlung leider nicht möglich gewesen, der Schrift einen kürzeren Titel zu geben oder andererseits etwa von »Untersuchungen über usw.« zu sprechen, so sehr dies auch angestrebt wurde, da sich dieselbe eigentlich mit drei Themen befaßt, welche allerdings in einem gewissen Zusammenhang stehen. Das eigentliche Hauptthema behandelt die Nervenapparate des Vogelschnabels, ihre vergleichende Betrachtung mit den gleichwertigen Bildungen der übrigen Wirbeltiere bildet gleichsam einen zweiten Teil, wenn auch beide gleichzeitig abgehandelt werden, und als dritter ergeben sich die aus dieser Vergleichung hervorgehenden allgemeinen Schlußfolgerungen.

Die Untersuchungen zu dieser Arbeit sind sämtlich in dem vom Herrn Professor DR. KARL ZELINKA verwalteten zoologischen Institute der h. o. Universität durchgeführt. Herr Professor ZELINKA ließ mir schon von je her in der bereitwilligsten und liebenswürdigsten Weise nicht nur alle notwendigen Hilfsmittel und Bequemlichkeiten, welche das Institut bieten kann, sondern auch nicht minder seinen persönlichen Einfluß durch Rat und Tat in jeder Weise zukommen. Ich hatte schon zu wiederholten Malen Gelegenheit, in den von mir veröffentlichten Arbeiten dem Herrn Professor ZELINKA meinen tiefempfundenen Dank auszusprechen. Jetzt aber, da ich durch die vorliegende Abhandlung insbesondere wegen der Resultate, welche wohl von allgemeinem Interesse und ebensolcher Bedeutung sein dürften, eine Arbeit von größerem Umfange veröffentlichen, glaube ich meinem aufrichtigen Danke gegenüber dem sehr verehrten Herrn Professor ZELINKA in keiner besseren Weise Ausdruck geben zu können, als dadurch, daß ich ihm diese Schrift widme.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	208
Material und Untersuchungsmethoden	209
Vorbemerkungen	214
Die Endapparate der Nerven	223
1) Die Nervenendapparate der Beinhaut	223
2) Die Nervenendapparate der Muskeln	225
3) Die Nervenendapparate der Blutgefäße	230
4) Die Nervenendapparate der Drüsen	236
5) Die Nervenendapparate der Haut (Hautsinnesorgane)	242
A. Nervenendapparate der Cutis	243
I. Freie Nervenendapparate (freie Tastapparate)	243
1) Dichte, baumartige Endnetze im Cutisstroma	244
2) Knäuelartige Terminalnetze in den Cutispapillen	249
3) Lockere Terminalnetze in den Cutispapillen	251
4) Baumartige Endnetze in den oberflächlichsten Cutis- schichten (Basalmembran)	253
II. Nervenendapparate mit Nebenorganen (zellige Tastapparate, Tastkörperchen)	259
a. MERKELSche Körperchen	261
1) Nicht eingekapselte, freie oder eigentliche MERKEL- sche Körperchen	261
α. Einfache MERKELSche Körperchen	271
β. Zusammengesetzte MERKELSche Körperchen Gruppenkörperchen	278
Säulenkörperchen	279
Doppelsäulenkörperchen	280
2) Einkapselte oder GRANDRYsche Körperchen	283
Einfache (einzellige) GRANDRYsche Körperchen	287
Gruppenkörperchen	289
Säulenkörperchen	290
b. Kolbenkörperchen (einfache und zusammengesetzte VATER-PACINische und HERBSTSche Körperchen)	294
Phylogenetischer Rückblick über die zelligen Tastapparate der Vögel	304
B. Nervenendapparate der Epidermis	316
1) Einfache Nervenendapparate	320
2) Pericelluläre Fibrillennetze	324
3) Geschmacksorgane	325
Rückblick	343
Allgemeine Ergebnisse	346
Literaturverzeichnis	348
Erklärung der Abbildungen	352

Einleitung.

Im Sommer des vorigen Jahres brachte ich im »Biologischen Centralblatt« eine vorläufige Mitteilung betitelt »Geschmacksorgane und andre nervöse Endapparate im Schnabel der Vögel« zur Veröffentlichung, da ich die fraglichen oder bezweifelten, ja sogar als nicht vorhanden erachteten Geschmacksorgane bei Vögeln entdeckt und außerdem in der Schleimhaut der Mundteile dieser Tiere auch noch andre Nervenapparate beobachtet hatte, welche zwar im allgemeinen nichts Unerwartetes oder gar Fremdes, im speziellen aber dennoch neue Verhältnisse darboten. Ich hatte schon längst den Gedanken gefaßt, die verschiedenen Nervenapparate aller Wirbeltierklassen vergleichend zu studieren, wobei ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Professor ZELINKA außerdem angeeifert wurde namentlich den phylogenetischen Zusammenhang der Hautsinnesorgane aller Wirbeltiere zu ergründen — ein Studium, welches unbedingt mehrere Jahre beansprucht — und war mit der Untersuchung von Nervenendigungen in den Hautgebilden von Fischen, Amphibien, Reptilien, Säugetieren und Vögeln beschäftigt. Bei den letzteren interessierten mich zunächst am meisten die von MERKEL untersuchten und beschriebenen, aber durch die Unzulänglichkeit seiner Methode in ihren wahren Bildungen nicht erkannten zusammengesetzten Tastkörperchen in der Zunge mancher dieser Tiere, welche seither nicht nachuntersucht worden sind, wenigstens nicht mit Hilfe der neueren Methoden, durch die bei andern Nervenapparaten ganz neue und ungeahnte Tatsachen zutage gefördert wurden. Selbstredend beschränkten sich diese meine Untersuchungen nicht bloß auf die Zunge, sondern es wurde ebenso der harte und weiche Gaumen, sowie auch der Rachen und die Schleimhaut des Unterschnabels in das Bereich derselben gezogen. Bei dieser Gelegenheit entdeckte ich die Existenz von Endknospen, nach welchen MERKEL vergebens gesucht hatte, mit denen nach der Analogie mit den übrigen Wirbeltieren, namentlich aber mit den Säugetieren, beziehungsweise dem Menschen die Funktion des Geschmackes geknüpft ist.

In der genannten vorläufigen Mitteilung habe ich mich natürlich damit begnügt, dasjenige mitzuteilen, was ich als neu gefunden, ohne mich in eine systematische Behandlung des Gegenstandes und noch weniger in anderweitige Auseinandersetzungen und allgemeine

Schlußfolgerungen einzulassen. Dies hatte wohl auch seinen guten Grund. Denn die Untersuchungen waren zu jener Zeit noch lange nicht abgeschlossen, und wenn ich auch vermutete, daß die Endigungen der Nerven keine prinzipiellen Verschiedenheiten bieten, so konnte ich dies dennoch nicht zum Ausdruck bringen, weil ich noch nicht das empirische Beweismaterial hierfür liefern konnte. Seither beschränkten sich meine Untersuchungen, deren Richtung ich oben angedeutet habe, zunächst auf das letztgenannte spezielle Gebiet; und da ich nun glaubte, in dieser Beziehung etwas mehr oder minder Abgeschlossenes bieten zu können, so entschloß ich mich zur Veröffentlichung dieser Schrift.

Die Behandlung des Gegenstandes glaube ich am besten derart durchzuführen, daß zunächst das zur Untersuchung verwendete Material und die Methoden besprochen, hierauf einige Worte dem morphologischen und anatomischen Aufbau der Vogelmundteile, sowie deren Nerven und ihren Ausbreitungen vor der Bildung der Terminalapparate gewidmet werden und schließlich das eigentliche Thema zur Besprechung kommt. Dieses erstreckt sich auf die Vorführung der Nervenendapparate, welche sich in den Mundteilen der Vögel vorfinden. Dieselben werden beschrieben und mit den gleichartigen Gebilden bei den übrigen Wirbeltieren, insofern solche zu finden oder bekannt sind, der Reihe nach verglichen. Zum Schluß sollen nun die hieraus gewonnenen Resultate von spezieller und allgemeiner Bedeutung besprochen werden.

Material und Untersuchungsmethoden.

Da sich die vorliegende Arbeit mit der speziellen Beschreibung der Nervenapparate in den Mundteilen der Vögel beschäftigt, so soll hier bloß das zur Untersuchung gelangte Vogelmaterial, nicht aber auch die übrigen Wirbeltiere, deren Nervenapparate zum Vergleich herangezogen wurden, besprochen werden. Denn die Vergleichung erstreckt sich zum größten Teil auf Resultate von Untersuchungen, welche von andern Autoren veröffentlicht wurden, sowie überhaupt auf alles, was auf diesem Gebiete in der Reihe der Wirbeltiere bekannt und stichhältig ist. Was die untersuchten Vögel betrifft, so wurden nicht nur möglichst viele Arten, sondern namentlich Repräsentanten von den verschiedenen Vogelgruppen insoweit herangezogen, als überhaupt nur erhalten werden konnten. Auch mußte hauptsächlich darauf Rücksicht genommen werden, daß, namentlich wegen

der Zunge, junge Vögel zur Untersuchung gelangten. Denn, wie bekannt, ist dieses Organ bei den Vögeln von einem Knochen durchsetzt, welcher die Anfertigung von Mikrotom- und noch mehr von Handschnitten so gut wie unmöglich macht. Bei jungen Vögeln ist er knorpelig, und die Zunge läßt sich dann sehr bequem schneiden. Ja dieser Knorpel bietet beim Anfertigen von Handschnitten gegenüber den durchaus weichen Zungen anderer Wirbeltiere geradezu einen Vorteil, weil er der Zunge einen festen Halt oder, besser gesagt, eine feste Beschaffenheit gibt. Die weichen Zungenteile alter Vögel lassen sich zwar auch in der besagten Weise untersuchen, allein es ist zu diesem Zwecke notwendig, den Knochen herauszuschneiden. Harte Zungen schneiden sich aber mit der Hand immer schlecht.

Es gelangten folgende Vögel zur Untersuchung: Gans (*Anser domesticus*), Ente (*Anas domestica*), Wasserralle (*Rallus aquaticus*), Huhn (*Gallus bankiva dom.*), Taube (*Columba domestica*), Wiedehopf (*Upupa epops*), Saatkrähe (*Corvus frugilegus*), Rabenkrähe (*Corvus corone*), Kohlmeise (*Parus major*), Haubenlerche (*Alauda cristata*), Hänfling (*Fringilla canabina*), Buchfink (*Fringilla coelebs*), Hausperling (*Passer domesticus*), Kleiber (*Sitta europaea*), Grünspecht (*Picus viridis*), Waldkauz (*Syrnium aluco*).

Nun möchte ich einiges über die zur Untersuchung verwendeten Methoden mitteilen. Anfangs wandte ich die Methode von GOLGI an, mit welcher ich sowohl die Geschmacksorgane entdeckte als auch an Nervenapparaten anderer Art neue Befunde feststellte. Später benutzte ich zur Kontrolle das Chlorgold als auch ganz besonders die Methylenblaumethode und nachträglich auch die Methode von RAMÓN Y CAJAL, deren Resultate jedoch hier nicht mehr mit Figuren belegt werden konnten.

Was die GOLGISCHE Chromsilbermethode betrifft, so wende ich dieselbe in einer recht einfachen Weise an. Erstlich einmal werden möglichst junge Tiere (Vögel) zur Untersuchung herangezogen, wie dies von RAMÓN Y CAJAL schon seit langer Zeit geübt wird. Ferner wird je ein möglichst kleines Gewebestück in ein 10—20 faches Volumen der Imprägnierungsflüssigkeit derart, daß ein fest verschlossenes Fläschchen von dieser vollständig ausgefüllt wird, hineingetan. Die Flüssigkeit besteht aus zwei Volumteilen einer 5%igen Kaliumbichromatlösung in destilliertem Wasser und einem Volumteil 1%iger Osmiumsäure. Die Fläschchen werden nun im Thermostat bei einer Temperatur von 30°—35° Celsius durch 6—10 Tage aufbewahrt.

Nach dieser Zeit werden die Stücke aus der genannten Flüssigkeit herausgenommen, einige Minuten lang in destilliertem Wasser abgespült, hierauf auf Filtrierpapier abgetrocknet und in eine 1%ige Lösung von Silbernitrat in destilliertem Wasser hineingegeben, woraus sie schon nach Ablauf eines Tages, oder sogar mehrerer Stunden (dies hängt von der betreffenden Gewebeart und wohl auch von den Größenverhältnissen der Stücke ab) weiter behandelt werden können. Sie können aber auch in der Höllensteinlösung mehrere Tage hindurch verbleiben, ohne Schaden zu leiden, ja letzteres ist sogar in manchen Fällen von Vorteil. Mittels eines Rasiermessers werden dann einige Probeschnitte gemacht, um sich zu überzeugen, ob die Nerven zur Darstellung gekommen sind. Zu diesem Zwecke werden die Schnitte in einem Tropfen Wasser auf einen Objektträger gelegt, mit einem Deckgläschen bedeckt und unter dem Mikroskop bei verschiedenen Vergrößerungen betrachtet. Auf diese Weise kann man sich über die Art der Imprägnierung der Nerven überzeugen. Sind diese Beobachtungen zufriedenstellend, dann werden die Stücke in destilliertem Wasser gewaschen, in successivem Alkohol entwässert und in nicht zu hartes Paraffin eingebettet. Die Schnitte können nun entweder aus freier Hand mit dem Rasiermesser oder mit dem Mikrotom hergestellt werden; dies richtet sich je nach dem Objekt, beziehungsweise nach dem Zweck, den man verfolgt, nämlich ob man sich über die gröbere Beschaffenheit oder über die feinsten Details orientieren will. Die Schnitte schließe ich in Dammarxylol ein. Präparate dieser Art halten sich gut. Nach einem Verlauf von 1½ Jahren habe ich an denselben noch gar keine merkliche Veränderung beobachtet.

Die Chlorgoldmethode wende ich in folgender Weise an: Die lebensfrischen, kleinen Gewebestücke werden in 20%ige Ameisensäure hineingegeben und verbleiben dortselbst so lange bis sie beinahe durchscheinend werden, was sehr bald eintritt. Hierauf werden sie in ein Gemisch von vier Teilen 1%ige Goldchloridlösung und einem Teil 20%ige Ameisensäure, welches vorher aufgeköcht und hierauf abgekühlt wurde, im Dunkeln für die Dauer von etwa einer Stunde hineingelegt. Nachher werden die Stücke aus dem Goldgemisch herausgenommen, in destilliertem Wasser flüchtig abgespült und für etwa 20 Stunden in 20%ige Ameisensäure hineingetan. Die Reduktion erfolgt im Lichte und auch wohl schon schneller als in der angegebenen Zeit, was man an der intensiven violetten Färbung der Stücke erkennt. Bei zarten Gewebeteilen wird eine schwächere Säure verwendet, weil sonst die Gewebe zu sehr maceriert werden.

Hierauf erfolgt die Auswaschung, Entwässerung in successivem Alkohol und Einbettung in Paraffin. Diese Methode habe ich jedoch nur wenig zur Anwendung gebracht, weil durch sie nicht reine Bilder erhalten und die Beschaffenheit der Nerven namentlich in ihrem Endverhalten nicht zuverlässig erkannt werden kann, ebenso das Verhalten der Nervenenden zu den jeweiligen Gewebeteilen.

Bei weitem die besten Dienste leistet die Methode der Nervenfärbung mit Methylenblau. Leider läßt sie sich nicht bei allen Gewebeteilen mit gleichem Vorteil anwenden; für Gewebeteile von kompakter Beschaffenheit ist sie aber von unschätzbarem Wert und überflügelt bei weitem die GOLGISCHE Methode. Ich wende sie in folgender Weise an: In die linke Kammer des pulsierenden Herzens wird dem mit einem Gemisch von Chloroform und Äther narkotisierten Tier (Vogel) je nach dessen Größe eine kleinere oder größere Menge einer 1—5 %igen Lösung von EHRLICH'SCHEM Methylenblau in physiologischer Kochsalzlösung, welche bis auf 35—37° C. erwärmt ist, injiziert. Als bald sieht man die ganze Mundhöhle und übrigens auch den ganzen Körper sich blau färben. Wird die Injektion mit einer kleinen Spritze bewirkt, so können die Einspritzungen, solange das Herz pulsiert, mehrmals nacheinander wiederholt werden, wodurch eine immer intensivere Blaufärbung in den Mundteilen sowie überhaupt im ganzen Körper auftritt, bis das Herz still steht, was unter allen Umständen sehr bald eintritt. Nun sind alle blau gefärbten Körperteile für die Untersuchung sehr wohl geeignet, doch ist es von größtem Vorteil, wenn man dieselben, solange sie noch die normale Körpertemperatur des Tieres besitzen, weiter behandelt. Man schneidet von jenem Gewebeteil, den man untersuchen will, ein kleines Stück, klemmt denselben, wenn er nicht sehr dünn ist, zwischen den Zeigefinger und den Daumen der linken Hand, hingegen zwischen zwei Kork- oder Holundermarkstücken, falls er gar zu dünn ist, und führt mit dem Rasiermesser nacheinander mehrere möglichst dünne Schnitte, welche auf einen warmen und in einer sehr dünnen Schicht mit einer etwa $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ %igen (schwach blauen) Methylenblaulösung bestrichenen Objektträger nebeneinander gelegt werden, derart, daß sie zwar im Methylenblau liegen, jedoch von dieser Flüssigkeit nicht überdeckt werden. Von oben werden die Schnitte mit dieser Flüssigkeit schwach befeuchtet. Nun werden die so aufbewahrten Schnitte mit einem Uhrschälchen überdeckt und das ganze in den auf Bluttemperatur erwärmten Thermostat hineingegeben. Während der nun folgenden Zeit können ebensolche Schnitte von

einer andern Körperstelle, welche aber noch warm ist, angefertigt und in gleicher Weise behandelt werden, wie die vorerwähnten, oder es können (zarte) dünne Hautstückchen in toto, d. i. ohne in Schnitte zerlegt zu werden, mit der ganzen Fläche auf den Objektträger zur Weiterfärbung gebracht werden. Bald nach dem Erkalten verblassen die früher blau gefärbten Körperteile des Tieres und nun werden sie nicht weiter benutzt. Unter dem Einflusse der Wärme im Thermostaten nehmen die Nerven in den Schnitten eine bei geringer Vergrößerung unter dem Mikroskop zu beobachtende bald eintretende distinkte und intensive Blaufärbung an. Sollte die Maximalfärbung noch nicht eingetreten, die Flüssigkeit jedoch stark verdunstet sein, wodurch die Schnitte in Gefahr kommen auszutrocknen, dann muß man geringe Mengen der schwachen Methylenblaulösung zugeben und den Objektträger mit den Schnitten wieder auf einige Minuten in den Thermostat hineintun. Der Erfolg wird nun kaum ausbleiben, oder, wenn doch, dann tritt er überhaupt nicht ein, und es können die Schnitte ruhig weggeworfen werden, was leider auch nicht gerade selten eintritt. Ist die Färbung der gröberen Nervengeflechte gelungen, so kann man die Schnitte nach Möglichkeit auch mit stärkeren Objektiven betrachten, um sich über die Färbung der Nervenenden zu orientieren. Die Färbung der letzteren kann man auch oft genug, namentlich wenn die Schnitte recht dünn ausgefallen sind, wenigstens beiläufig beobachten. Ist letzteres der Fall, dann werden die Schnitte ohne weiteres in eine 10%ige Lösung von molybdänsaurem Ammonium hineingegeben, in welcher Lösung sie bis zum nächsten Tag (etwa 12—15 Stunden) behufs Fixierung der Farbe verbleiben. Aus der Fixierflüssigkeit herausgenommen, werden die Schnitte in destilliertem Wasser etwa eine Stunde lang ausgewaschen und darauf in langsam steigendem Alkohol entwässert. Der Übergang vom schwächeren zum stärkeren Alkohol soll möglichst allmählich geschehen, weil dabei gewisse Elemente, mit denen Nervenenden in Beziehung treten, einschrumpfen. Aus dem Alkohol kommen die Schnitte durch Bergamottöl, welches auch ausgelassen werden kann, in Xylol. Hier werden sie längere Zeit belassen, wodurch sie eine festere Konsistenz erlangen. Nun lassen sich aus den etwa zu dicken Schnitten mit dem Rasiermesser noch mehrere, dünnere Schnitte herstellen, was oft von sehr großem Wert ist, oder man kann sie, beziehungsweise die in der Fläche ausgebreiteten Hautpartien einrollen, in Paraffin von niederem Schmelzpunkt einbetten und mit dem Mikrotom schneiden. Letzteres empfiehlt sich namentlich bei drüsenreichen, lockeren Ge-

webeteilen mit sehr dünner Haut, wie z. B. beim weichen Gaumen. Eingeschlossen werden die Schnitte in Dammarxylo. Sie halten sich gut.

Diese Methode ist zurzeit wohl die beste für Nervenuntersuchungen, denn durch sie lassen sich manche wichtige Einzelheiten in der Beschaffenheit der Nervenfasern unterscheiden; ferner kann man genau die Beziehungen zwischen den Nervenenden und den mit ihnen in Zusammenhang stehenden Geweben besser als mit Hilfe der andern Methoden studieren. Und was vor allem sehr wichtig ist, es können die Schnitte mit andern Tinktionsmitteln z. B. Pikrokarmine, Alaunkarmine, Alaunkochenille nachgefärbt werden. Ich verwende gewöhnlich das Pikrokarmine und erhalte hierdurch sehr distinkte Färbungen. Die Epithelien erscheinen gelb, die Bindsbstanz rot, während sich die blaugefärbten Nerven auf solchem Untergrund sehr deutlich abheben. Mit diesem Hilfsmittel glaube ich auch ganz einwandfrei die Natur der sogenannten Tastzellen sowohl an sich wie auch in ihren Beziehungen zu den Nerven erkannt zu haben. Auf dieses Thema werde ich in den betreffenden Kapiteln noch ausführlich zu sprechen kommen. Das Methylenblau färbt die Neurofibrillen intensiv, während die Perifibrillärsbstanz lichtblau erscheint, wodurch man in der Lage ist, die Verteilung und den Zusammenhang der Fibrillen untereinander sowie in ihren Beziehungen zu den Geweben genau zu studieren. Allerdings gestattet dies auch die neue Chromsilbermethode von RAMÓN Y CAJAL (61), allein die Bilder zeichnen sich doch wenigstens nicht durch so große Deutlichkeit des umgebenden Gewebes aus wie jene in den Methylenblaupräparaten.

Leider kann die Methylenblaumethode, wie ich schon erwähnt habe, nicht überall mit gleichem Erfolg zur Anwendung gebracht werden. Dann greift man in den meisten Fällen am besten zur GOLGIschen und RAMÓN Y CAJALSchen. Übrigens halte ich dafür, daß es am besten ist, bei allen Nervenuntersuchungen diese drei letzteren Methoden zur Anwendung zu bringen, weil sie sich gewissermaßen gegenseitig kontrollieren und ergänzen.

Vorbemerkungen.

Bevor ich auf die Betrachtung der Terminalapparate der Nerven eingehe, halte ich es für unerlässlich, einiges über den morphologischen und histologischen Bau der Mundteile der Vögel, sowie über die größeren Innervationsverhältnisse derselben voranzuschicken. Denn

die Nerven, beziehungsweise deren Endigungen, treten zu den Geweben jener in Beziehung. So wird eine leichtere Orientierung über die Lage der Nervenapparate und über die Bezeichnung der betreffenden Gewebeteile, zu denen die ersteren in Beziehung treten, möglich sein.

Den Mund der Vögel bildet der sogenannte Schnabel. Er besteht aus dem Ober- und Unterschnabel, entsprechend dem Ober- und Unterkiefer. Die Größe des Schnabels ist bekanntlich sehr verschieden, ebenso seine Form und Beschaffenheit. Er ist von einer Hornmasse überzogen, welche sich im allgemeinen nach der Gestalt der Zwischen- oder Unterkieferknochen richtet. Dieser Schnabelüberzug ist bald in seiner Totalität, bald nur teilweise verhornt, bald aber auch ganz weich. Übrigens kommen wie in bezug auf Form und Ausbildung des ganzen Schnabels so auch in diesem Überzug alle möglichen Übergänge als Anpassungen an die Lebensweise vor. Bei den Lamellirostres ist fast der ganze Überzug weich und nur an der Schnabelspitze findet sich eine nagelartige Verdickung vor. Viele Vögel besitzen an der Wurzel des Oberschnabels eine zwar verdickte, aber weiche und verschieden gefärbte Haut, welche Wachshaut genannt wird (Tauben, Papageien, Raubvögel). Bei den schon erwähnten Lamellirostres bildet der Hornüberzug an den Schnabelrändern eigentümliche, zahnartige Fortsätze. Außer den genannten Eigentümlichkeiten kommen noch verschiedene andre vor, z. B. beim Kernbeißer im Unterschnabel eine Verdickung zum Aufknacken harter Kerne usw. Zwischen der Beinhaut der Kieferknochen und der MALPIGHI-schen Schleimschicht der Schnabelhaut liegt meist nur eine dünne bindegewebige Coriumlage, in welcher zahlreiche Gefäße und die teilweise auch in die Hornhaut eindringenden sensiblen Nerven verlaufen.

Beide Teile, der Ober- und Unterschnabel, schließen die Mundhöhle ein, welche in der Regel sehr lang, stets aber weit gespalten ist, weil die beiden Schnabelhälften erst hinter dem Auge im Winkel zusammentreffen. An der oberen Mundhälfte kann man zwei Teile unterscheiden, einen vorderen oder äußeren, welcher dem harten Gaumen gleichkommt, und einen hinteren oder inneren, welcher dem weichen Gaumen entspricht. Der vordere Teil, von einem derben Epithelium bedeckt, erstreckt sich von der Schnabelspitze bis ungefähr zu den Choanen. Der hintere Teil beginnt mit der Choanenspalte und enthält auch die Grube mit den Mündungen der Eustachischen Röhren. Dieser Teil ist mit einer recht dünnen, weichen, sehr

drüsenreichen, deshalb auch ungemein schleimigen, und nervenreichen Haut bedeckt. Der vordere, harte Gaumen ist bei vielen Vögeln gegen die Schnabelspitze zu stark verhornt. Gewöhnlich aber ist er im ganzen bei den meisten Vögeln nur mit einer dünnen Schleimhaut überzogen, welche der Unterlage mehr oder weniger glatt aufliegt. Diese besitzt eine median verlaufende und beiderseits eine oder mehrere Längsfirsten von derberer Beschaffenheit. Bei den Schwimmvögeln finden sich zahlreiche leistenartige und buckelige Erhebungen sowohl im vorderen Teile des Oberschnabels wie auch in jenem des Unterschnabels.

Bei den Sumpfvögeln finden sich bloß im Oberschnabel die erwähnten Leisten. Die Hühner besitzen in den vorderen Gaumenpartien zahlreiche kegelförmige Papillen, welche nach hinten flacher werden und endlich ganz aufhören. Ähnliche buckelige Erhebungen trägt auch der harte Gaumen der Tauben. Bei den Passeres ist dieser Gaumenteil mehr oder weniger glatt. Ungefähr ebenso verhält es sich mit dem Gaumen der Tagraubvögel. Die Eulen hingegen zeichnen sich durch den Mangel jener medianen Firste aus, an deren Stelle eine Reihe median gestellter Höcker und statt der lateralen Längsfirsten ebenso gelegene Höcker von derber Beschaffenheit treten. Seitlich von der Choanenspalte befinden sich bei den meisten Vögeln zwei flache Polster, welche fast ganz aus einfachen Schleimdrüsen bestehen, deren Mündungen man nach Entfernung des Epithels auch mit freiem Auge sehen kann. Am hinteren Rande dieser Drüsenpolster trägt das dicke Epithel zahlreiche, meist in zwei Reihen angeordnete, nach rückwärts gerichtete, oft in weißer Farbe von der rötlichen Umgebung absteckende spitzkegelförmige Papillen, welche gewöhnlich den Namen »Hornzähne« führen. Diese sind von einem recht dicken und namentlich an der Spitze ziemlich stark verhornten Epithel bedeckt. Bei nicht wenigen Vögeln, wie den Enten, Hühnern, Singvögeln, Eulen, sind die Drüsenpolster im ganzen mit diesen oft reihenweise angeordneten Hornpapillen versehen.

Auch der Unterschnabel ist mitunter mit ähnlichen, jedoch viel schwächeren, buckeligen Erhebungen und Leisten bedeckt, jedoch nur an der Spitze, denn der zwischen den Unterkiefern liegende Teil der Mundhöhlenwand ist durchaus glatt, weich und schleimig, hängt mit der Zunge durch ein deutliches Frenulum zusammen und ist bei vielen Vögeln stark dehnbar.

Alle Teile der Vogelmundhöhle sind im allgemeinen sehr drüsenreich, nur verhältnismäßig wenige Vögel haben eine drüsenarme

Mundhöhle, so die meisten Wasservögel, welche bei ihrer Lebensweise Gelegenheit genug haben, ihre Mundhöhle durch diese Flüssigkeit hinlänglich feucht zu erhalten. Selbstredend ist deren Mundhöhle nicht vollkommen drüsenfrei. Die Drüsen sind aber meist auf die Rachenhöhle lokalisiert. Außer den schon erwähnten einfachen Schleimdrüsen neben der Choanenspalte kommen noch zahlreiche kleine einfache Drüsenfollikel zwischen der Zunge und der Kehle, sowie längs den Seiten der Zunge die Glandulae linguales von einfacher tubulöser Form vor. Diese fehlen bei solchen Vögeln, welche rückgebildete Zungen besitzen, aber auch bei andern, wie z. B. den Spechten. Hingegen sind bei den letzteren Vögeln die zusammengesetzten Glandulae sublinguales sehr groß, fehlen aber den Papageien, Passeres u. a. Sie liegen seitlich unter der Zunge oder an den Hörnern des Zungenbeins, und es mündet gewöhnlich jede derselben mit einem Ausführungsgang vor oder neben der Zunge. Ferner finden sich die Unterkieferdrüsen (Glandulae submaxillares), die ebenfalls zusammengesetzt sind und mit mehreren Ausführungsgängen im Zwischenraum der beiden Äste des Unterkiefers münden. Die ebenso zusammengesetzten Mundwinkeldrüsen (Glandulae parotides) liegen gewöhnlich hinter dem Jochbogen, jedoch seltener am Mundwinkel und münden zumeist mit einem bald kürzeren bald längeren Ausführungsgange im Mundwinkel. Auch diese Drüsen fehlen bei einigen Vögeln, so unter andern den Papageien und den Eulen. Alle die angeführten Drüsen sind fast ausschließlich Schleimdrüsen und lassen sich nur im allgemeinen mit den Speicheldrüsen der Säugetiere vergleichen. Und was ihren Aufbau betrifft, so ist dieser nur selten wirklich traubig, racemös. Gewöhnlich sind sie von beutelförmiger Form, deren Innenfläche durch zahlreiche häutige Falten vervielfältigt erscheint. Wahre Speichel secernierende Drüsen sind nur sehr wenige vorhanden.

Die Zunge der Vögel ist ein an Größe, Form und sonstiger Beschaffenheit sehr verschiedenartig entwickeltes Organ. In bezug auf die Größe kann dieselbe, wie bei den Ratiten, rudimentär oder wie bei *Pelecanus*, *Sula* und andern Ruderfüßern, sowie bei Ibis und *Platalea* sehr klein und unansehnlich sein. Es kommen aber auch umfangreiche Zungen vor, wie bei den Hühnervögeln, den Tagraubvögeln, bei den Lamellirostres und andern. Was ihre Form betrifft, so ist diese gewöhnlich dem Schnabelraume angepaßt. Nach vorn läuft sie für gewöhnlich spitz zu und verbreitert sich nach hinten, wo sie stets scharf abgesetzt erscheint. An dieser Stelle ist sie mit

zahlreichen Hornpapillen oder Hornzähnen, welche eine einfache oder mehrere Querreihen bilden. Ihrem Aussehen und der Beschaffenheit nach sind diese Hornzähne jenen des Gaumens gleich.

Bei den meisten Vögeln ist die Zunge arm an Muskeln, weshalb sie mehr als ganzes Organ als in ihren einzelnen Teilen beweglich erscheint. Mit dieser Eigenschaft steht übrigens noch der Umstand im Zusammenhang, daß sich im Zungenkörper Skeletteile hineinschieben, das Zungenbein. Am beweglichsten in den einzelnen Teilen ist sie wohl bei den Papageien, wo auch die Muskulatur entwickelter ist und teilweise bis in die vorderen Teile des Zungenkörpers in größeren Massen vordringt. Bei diesen letzteren Vögeln ist sie von einer weichen Schleimhaut bedeckt, welche sonst bei den Vögeln mit einer dicken, zur Verhornung neigenden Epithelschicht umgeben ist, die sich vielfach in verschiedenartige Fortsätze, Zahn- und Stachelbildungen erhebt, aber auch glatt sein kann. Namentlich ist die Zungenspitze für die verschiedenartigsten Hornbildungen besonders bevorzugt. So ist die sehr lange und weit vorstreckbare Zunge der Spechte nahe der scharfen Spitze mit hornigen Widerhaken versehen, bei den Pteroglossi ist die bandförmige Zunge am Rande gefasert, bei den Nectarinien und den Kolibris ist sie zweiteilig und röhrenförmig eingerollt. Bei manchen Singvögeln kommen an der Spitze zweiteilige Zungen vor (Meisen). Stacheln am Rande der großen, fleischigen Zunge kommen beim Flamingo und den Entenvögeln vor.

Der Zungenbeinapparat, welcher sich in Form eines Gerüstes in den Zungenkörper hineinschiebt, wodurch, wie schon erwähnt, bewirkt wird, daß die Zunge im allgemeinen nur als ganzes Organ beweglich erscheint, besteht aus vier Stücken. Das Basihyale ist ein unpaares Mittelstück, an dessen Hinterende ein ebenfalls unpaares Stück, das Urohyale folgt. Am vorderen Ende des Basihyale legt sich ein oft unpaares, jedoch ursprünglich paariges Stück, das Os entoglossum oder Glossohyale an. Diese seine Doppelnatur ist bei Papageien, Geiern, Kolibris und andern Vögeln zeitlebens erhalten, oder noch häufiger durch ein mittleres Loch angedeutet. Zu den Seiten des hinteren Teils des Basihyale legen sich die Zungenbeinhörner an, von denen ein jedes meist aus je zwei Stücken besteht.

Die Muskulatur der Mundteile wird von den Muskeln des Visceralskeletes gebildet, welche in drei Gruppen unterschieden werden: Muskeln, welche die oberflächliche Schicht der Seitenrumpfmuskulatur im Bereiche des Kopfes ersetzen, Muskeln des Zungengerüstes und Kaumuskeln.

Alle Teile der Mundhöhle werden von einem reichen Blutgefäßnetz durchdrungen. Durch zahlreiche Zerteilungen derselben entsteht ein kompliziertes Capillarnetz, welches die Skeletteile, die Muskulatur und die Drüsen umgibt, sich aber auch frei im Corium der Schleimhäute und namentlich längs der Basalmembran d. i. der Grenze zwischen Corium und der MALPIGHISCHEN Schleimschicht der Epidermis ausbreitet. Überall, wo die Lederhaut in die Epidermis hineinragende Papillen bildet, mögen diese nun weiter, oder aber auch noch so fein sein, wie in den meisten Vogelzungen, folgen diesen auch die Gefäßcapillaren und bilden hier oft sehr komplizierte Schlingen.

Mit den stärkeren Blutgefäßen verlaufen fast parallel auch die Nerven, deren es in den Vogelmundteilen überaus zahlreiche gibt. Sie entstammen teils gewissen Gehirnnerven, teils dem Kopfteil des Sympathicus. Die einzelnen, die eigentlichen Mundteile versorgenden Nerven sind folgende. Vom Ramus internus s. ethmoidalis des R. primus s. ophthalmicus des Trigeminus zweigen zwei Äste ab. 1) Der schwächere Ast innerviert den Gaumen und die Schnabelspitze, 2) der zweite stärkere Ast liefert eine große Anzahl feiner Nerven für die Wachshaut des Schnabels. Er ist bei den mit weicher Schnabelhaut versehenen Vögeln, wie bei den Schnepfen und den Lamellirostres, sehr stark entwickelt. Beide sind Sinnesnerven. Die Abkömmlinge des zweiten und dritten Astes N. Trigeminus sind gemischter Natur, d. h. sie enthalten sowohl sensible als auch motorische Fasern. Aus dem R. secundus s. maxillaris superior N. Trigeminus zweigen zwei Äste ab, von denen der eine 3) R. subcutaneus malae den Mundwinkel versorgt. Indem der R. secundus weiter verläuft, wird er zum N. alveolaris und gibt mehrere Äste, 4) R. palatini posteriores, welche den zahnigen Teil des weichen Gaumens versorgen, während sich der N. alveolaris bis zur Schnabelspitze hinzieht. Vom R. tertius s. maxillaris inferior versorgen ungefähr fünf Zweige, 5) die Kaumuskeln. Der Hauptstamm tritt, nach Abgabe eines 6) Zweiges für die Parotis, in den Unterkiefer. 7) Mehrere Äste dringen hier in die Haut und die Ränder des Unterkiefers. Der 8) Rest des Hauptstammes versorgt die Spitze des Unterschnabels. Vom N. glossopharyngeus zweigen mehrere Äste ab, welche 9) die Schleimhaut des oberen Schlundendes und die Papillen der hinteren Gaumengegend versorgen. Der R. lingualis geht mit einem Ast 10) über den Zungenknochen hinweg und versorgt die Zungenwurzel und die Papillen an der Oberfläche derselben. Ein anderer Ast

11) vereinigt sich zum Teil mit Abkömmlingen des N. vagus, streicht unterhalb des Zungenknochens und versorgt die Stimmritze und die benachbarten Teile der Zunge und des Larynx. 12) Der R. laryngolinguialis, der N. hypoglossus versorgt die bogenförmigen echten Zungenmuskeln. Dann setzt er sich an der Zungenunterseite fort, verbindet sich mit jenem der andern Seite und geht bis zur Spitze. Einige, wahrscheinlich sensible Fasern, erhält der Hypoglossus hier vermutlich aus 13) seiner zweiten Wurzel und 14) aus einem Beitrag vom ersten Cervicalnerven.

Außerdem werden die Mundteile noch von Nervenfasern versorgt, welche vom Kopfteil des sympathischen Nervensystems ihren Ursprung nehmen und öfters mit Zweigen der Kopfnerven zusammenlaufen.

Die vorgeführten Nerven bilden mit freiem Auge sichtbare Stämmchen, welche in den tiefen Schichten der Cutis gelegen einen im allgemeinen von hinten nach vorn gerichteten Verlauf zeigen. Auf diesem ihrem Verlaufe geben dieselben zahlreiche Seitenäste ab, welche aus der Ebene, in der die Stämmchen liegen, im allgemeinen nicht hinaustreten, sich zu andern Stämmchen begeben und sich mit ihnen vereinigen, wodurch ein recht weitmaschiges Grundgeflecht, in welchem aber die Hauptstämmchen deutlich zu erkennen sind, entsteht.

Dieses Grundgeflecht gibt nun unter den verschiedensten Winkeln sehr viele Äste von wechselnder Dicke und auch einzelne Fasern ab, von denen die meisten zu den oberflächlichsten Schichten der Cutis verlaufen. Andre Ästchen und Fasern, welche teils vom Grundgeflecht, teils von diesen in Rede stehenden Ästchen abstammen, geben zahlreiche Ästchen und Fasern zu allen Teilen der Cutis, wobei die Ästchen schließlich in Fasern zerfallen. Alle erwähnten Ästchen teilen sich wiederholt, anastomosieren miteinander in der verschiedensten Art und Weise und zerfallen schließlich in einzelne Fasern. Bei gut gelungener Nervenfärbung erscheinen diese an Flächenschnitten gleichsam in mehreren Schichten übereinander gelagerten Geflechte in der Daraufrsicht derart dicht, daß man den Eindruck gewinnt, es bestehe überhaupt alles bloß aus Nerven, und dies namentlich bei geringen Vergrößerungen. Diese Verhältnisse können zum Teil aus der Fig. 29 ersehen werden. Die Nervenästchen und Fasern zeigen immer einen verschiedenartig gewundenen Verlauf. Auch die Fasern teilen sich wiederholt sowohl innerhalb des Verlaufes in den Ästchen als auch außerhalb desselben. Diese Teilung geht am häufigsten an den RANVIERSchen Einschnürungen

vor sich. Die durch die Teilung entstandenen Fasern verlaufen teils selbständig teils begeben sie sich zu andern Fasern oder Ästchen, um mit diesen weiter zu ziehen. Durch diesen wiederholten Teilungsprozeß entsteht eine ungeheure Anzahl von Nervenfasern, in welche die Ästchen in den verschiedensten Schichten der Cutis aller Mundteile zerfallen, die sodann nach verschiedenen Richtungen verlaufen, wobei sie dem Verlaufe der gewundenen Bindegewebsfibrillen folgend sich vielfach winden und sich wiederholt in eine neue Anzahl von Fasern teilen. Auf diesem ganzen beschriebenen Verlauf behalten die markhaltigen Nervenfasern ihre Markscheide. Damit ist aber der Verlauf der Fasern noch nicht erschöpft. Denn die aus dem Zerfall der aufsteigenden Ästchen entstandenen Nervenfasern treten in den obersten Schichten der Cutis nach den verschiedensten Richtungen auseinander. Dies geht natürlich nicht in derselben Entfernung von der allgemeinen Grenze zwischen Cutis und Epidermis vor sich. Oft verlaufen Fasern bis ans Epithel, wenden sich dann um und ziehen zurück in gewundenem Verlauf nach den tieferen Cutisschichten, oft ziehen sie eine längere Strecke längs der Basalmembran hin (Fig. 13, 16, 63, 65, 66). Man kann auch beobachten, daß einige Fasern zunächst mehrere schlingenförmige Windungen bilden und erst dann die eine oder die andre Richtung einschlagen.

Aus dem über den cutanen Nervenverlauf Gesagten geht nun hervor, daß die Cutis von einem in den tieferen Schichten lockeren gegen die höheren zu immer dichter werdenden Geflecht von Bündeln, Ästchen und Fasern markhaltiger Nerven durchsetzt ist (Fig. 2a), welch letztere nach kürzerem oder längerem Verlauf ihrem Ende zustreben. Die Endigung derselben aber erfolgt mit besonderen Apparaten, welche teils frei, teils mit verschieden gestalteten Nebenapparaten versehen und in den verschiedenen Schichten der Cutis sowohl, wie auch im Epithel gelegen sind, derart, daß es wohl keine Cutis- und keine Epithelschicht ohne Nervenendapparate gibt. Die bisher beschriebenen Nervenfasern sind markhaltig (*nm*) und mit deutlichen RANVIERSchen Schnürringen (*Rr*) versehen.

In der Cutis der Vogelmundteile sieht man aber auch Nerven anderer Art verlaufen. Zunächst unterscheidet man aufs deutlichste dünne Nervenfasern ohne Markscheiden, jedoch mit SCHWANN'Scher Scheide versehen. Diese letztere ist weder an den mit Chromsilber noch an jenen mit Methylenblau imprägnierten Nerven deutlich zu erkennen. Ihre Anwesenheit läßt sich bloß aus dem Vorhandensein der die Fasern begleitenden Kerne feststellen, und zwar an den mit

Methylenblau gefärbten Nervenfasern. An den GOLGI-Präparaten kann oft der Unterschied zwischen diesen zweierlei Fasern nicht gemacht werden, in der Regel ist es aber doch möglich (Fig. 5, 6, 7, 8, 16, 17, 18, 28, 30, 38, 39, 41, 42, 44, 45, 46, 47, 48a, 50, 51, 57 *ns*). Der Unterschied zwischen beiden Fasern tritt dort am deutlichsten hervor, wo es, wie namentlich im Entenschnabel, recht dicke markhaltige Nerven gibt, aber auch sonst kann man diese Fasern deutlich unterscheiden, insofern sie nur imprägniert sind, z. B. Fig. 17, 18, 38, 48 usw. Diese zweite Art von Nervenfasern ist schon seit längerer Zeit bekannt, was aber ihre physiologische Erklärung betrifft, so gehen hierüber die Meinungen der Forscher auseinander und zwar werden sie bald als sensible, bald als trophische Fasern erklärt. In der vorläufigen Mitteilung (13) der vorliegenden Arbeit habe ich mich für die trophische Natur dieser Nerven ausgesprochen. Ebenso ist auch SFAMENI (74) der Meinung, daß den eigentümlichen Endigungen dieser Nerven wahrscheinlich eine trophische Rolle zukommt. DOGIEL (29) glaubt aus der Tatsache, daß Fasern, welche von den pericellulären Endnetzen dieser Nerven abziehen, sich zum Epithel begeben, wo sie in einzelne Fäden zerfallen, schließen zu dürfen, daß diese Nerven den sensiblen Nerven zugezählt werden müssen. Nun begeben sich derartige Nerven auch direkt zum Epithel, wo sie ein die Epithelzellen umspinnendes feines Netz bilden. Daneben wird das Epithel auch ganz besonders von Achsenfasern markhaltiger Nerven versorgt, welche die gewöhnlichen intraepithelialen Endapparate bilden, von denen man aber bestimmt weiß, daß sie sensibel sind. Ebenso finden sich im Epithel Endausbreitungen von Nerven, welche von gewissen cutanen oder auch epidermalen Endapparaten abziehen und von markhaltigen dicken, also sensiblen Fasern stammen. Aus diesen Tatsachen, sowie außerdem noch aus gewissen andern, später ausführlicher zu besprechenden Gründen kann ich mich keiner der beiden Meinungen entschieden anschließen.

DOGIEL hat wahrgenommen, daß diese Nervenfasern markhaltig sind so lange sie in den Nervenstämmchen verlaufen. Ich habe diesem Verhalten zwar nicht viel Beachtung beigemessen, konnte aber ebenso unzweideutig feststellen, daß bei allen von mir untersuchten Vögeln in den Mundteilen diese zweite Art von Nervenfasern zu beobachten ist.

Außer den genannten Nerven kann man noch überall Geflechte sehr feiner varicöser Nervenfasern beobachten, welche dem sympathischen Typus angehören und überaus zierliche Geflechte bilden,

die zu den Blutgefäßen in Beziehung treten. Eingeschaltete Ganglien oder einzelne Ganglienzellen habe ich nicht beobachtet, ohne jedoch deswegen die von andern Forschern behauptete Anwesenheit solcher Gebilde in Abrede stellen zu wollen. Ich erkläre bloß, daß ich derlei Gebilde nicht beobachtet, aber auch, daß ich mich mit dieser Frage nicht weiter beschäftigt, sondern meine Aufmerksamkeit fast ausschließlich dem Endverhalten der Nerven gewidmet habe.

In dieser letzteren Beziehung habe ich mich bemüht alle möglichen Organsysteme zu beobachten, insofern dies in bequemer Weise parallel mit den Tastorganen, welchen hauptsächlich die Aufmerksamkeit gewidmet wurde, durchzuführen war. Nur das eigentliche Knochengewebe konnte keine Berücksichtigung finden.

Nach diesen vorausgeschickten Bemerkungen gehe ich zum eigentlichen Thema über, zur Besprechung der verschiedenen Endapparate der Nerven nach den einzelnen Organsystemen.

Die Endapparate der Nerven.

Es gibt wohl kein Organ im tierischen Körper, welches eine so große Mannigfaltigkeit von Formen aufweist, wie die Organe der Nervenendigungen. Alle möglichen Typen, die heterogensten Formen mit den verschiedensten Abänderungen und Übergängen sind da zu beobachten, namentlich, wenn man die ganze Reihe der Wirbeltiere überblickt. Und dennoch, glaube ich, wird es uns am Schlusse dieser Schrift möglich sein, alle diese verschiedenen Arten von Terminalgebilden auf einen einzigen prinzipiellen Typus zurückzuführen. Natürlich kann sich dies nur auf jene peripheren Nerven erstrecken, welche nicht wie die Geruchs-, Gehör- oder Gesichtsnerven mit Nervenzellen enden. Wie man sich in dieser Beziehung den Wirbellosen beziehungsweise dem *Amphioxus* gegenüber zu verhalten hat, dies ist freilich ein Umstand, der hier nicht weiter erörtert werden kann.

1. Die Nervenendapparate der Beinhaut.

(Fig. 3.)

Die Literatur über die Nerven der Knochen und des Periostes ist eine recht geringe. Namentlich war das letztere fast nur insofern Gegenstand einer diesbezüglichen Untersuchung, als man sich mit dem Aufsuchen von gewissen Tastkörperchen, wie Endkolben und PACINISCHEN Körperchen beschäftigte. Es mögen hier die Namen LUSCHKA (52), RÜDINGER (69) und RAUBER (64) genannt werden. Auf diese Körperchen, welche ich übrigens in der Haut des Zungen-

knochens nicht nachgewiesen habe, kann schon aus diesem Grunde hier nicht näher eingegangen werden.

In bezug auf die Verteilung der Nerven im Periost sei bemerkt, daß dasselbe sehr reich an Nerven ist, doch soll nach KÖLLIKER (44) der größere Teil derselben nicht diesem, sondern den Knochen angehören. Die Nerven der Knochenhaut liegen in derselben Schicht wie die Gefäße und ziehen bald längs der größeren Stämmchen, bald selbständig, wobei sie immer einen geschlängelten, mitunter wirt durcheinander gehenden, oft auf weite Strecken sich erstreckenden Verlauf nehmen, wobei sie den Eindruck einer spärlichen Verteilung machen. Diese Nerven enden nach KÖLLIKER »zum Teil scheinbar frei«, doch vermutet der Autor, daß »auch hier, wie an vielen andern Orten blasse Endfasern oder besondere Endorgane vorkommen«. Ich habe die Endigungsweise dieser Nerven an Chromsilberpräparaten verfolgt. Diesen Beobachtungen zufolge stellte es sich heraus, daß besondere Endorgane mit diesen Nerven nicht in Verbindung treten, daß vielmehr die Endigungsweise dieser Nerven jenem Typus zuzuzählen ist, welcher von andern Organen her, jedoch bisher nicht bei Vögeln, bekannt und der unter dem Namen Endbäumchen, wie man wohl annehmen darf, allgemein bekannt ist. Mit diesem Namen hat es jedoch schon, wie wir sehen werden, seine Bedenken. Man versteht nämlich unter Endbäumchen jene eigentümliche Nervenendigung, nach welcher eine Achsenfaser in sehr zahlreiche Fibrillen zerfällt, welche von stark varicöser Beschaffenheit sind und einen unregelmäßigen vielfach gewundenen Verlauf nehmen. Diese letzteren enden frei. So passen Tatsachen und Namen zueinander.

Ich habe nun feststellen können, daß von den erwähnten, in den oberflächlichen Schichten der Beinhaut verlaufenden Nerven marklose Achsenfasern in unregelmäßig verlaufenden Windungen den tieferen Schichten derselben zustreben und erst in der Nähe des Knochens beziehungsweise Knorpels die Endapparate bilden. Die zahlreichen durch wiederholte Teilungen der Achsenfasern entstandenen Fibrillen sind von stark varicöser Beschaffenheit, verlaufen in unregelmäßigen Windungen, geben nach kurzem Verlaufe weitere Fädchen ab, welche, wie auch die andern, mit benachbarten Fäden in inniger Verbindung stehen. So besteht der Endapparat dieser Nerven nicht aus frei endenden Fasern, welche ein Geflecht bilden, sondern, wie ich sehr deutlich erkannt habe, aus einem regelrechten, in seiner Endausbreitung recht engmaschigen Netz von Nervenfibrillen oder Fibrillenbündel, welches, wie erwähnt, in den tiefen Schichten der Beinhaut gelegen

ist (Fig. 3). Wollen wir diese Art der Nervenendigung kurz bezeichnen, so kann man sagen, daß die Nerven der Beinhaut mit einem Fibrillennetz enden, welches in den tiefen Schichten derselben gelegen ist. Eine andre Art von Nervenendigungen habe ich in der Beinhaut nicht beobachtet. Die beschriebene Art der Nervenendigung läßt sich mit der oben zuerst erwähnten Vermutung KÖLLIKERS ganz gut in Einklang bringen. Auch muß diese Art der Nervenendigung überall in der Knochenhaut und zwar nicht nur bei Vögeln, sondern bei allen Wirbeltieren wiedergefunden werden, natürlich insofern nicht gleichzeitig auch andre Endapparate vorhanden sind. Dies sollen aber weitere spezielle Untersuchungen feststellen.

2. Die Nervenendapparate der Muskeln.

(Fig. 4, 5, 6, 7, 8.)

Mit der Untersuchung dieser Art von Nervenendigungen habe ich mich ebenso wie mit den vorhin besprochenen nicht speziell befaßt, sondern gelegentlich der eigentlichen Untersuchungen auch diese in den Zungenmuskeln zur Darstellung gebracht. Da ich aber hierin gewisse Befunde gemacht habe, die nicht nur an und für sich schon mitteilenswert sind, sondern sich namentlich auf erwachsene Vögel beziehen, so will ich hier einiges hierüber berichten, nachdem seit KÜHNE (47) mit Hilfe der modernen Untersuchungsmethoden sich mit den Muskelnerven bei Vögeln niemand außer RETZIUS (66) befaßt, welcher mit der GOLGischen Methode beim Hühnchen einige Beobachtungen gemacht hat, die aber für unsre Zwecke ziemlich belanglos sind, da sie sich bloß auf einen jungen Embryo und auf die Nervenfasern beziehen. Letztere gehen gabelförmige Teilungen ein und begeben sich also zu den Muskelfasern, an denen sie hier und da scheibenförmige Verdickungen bilden. Uns interessieren im Zusammenhang mit der Frage nach der Endigungsweise jener Nerven, welche in dieser Schrift Berücksichtigung finden, gerade diese Endscheiben, auf deren feinere Beschaffenheit RETZIUS nicht hat eingehen können, da sie bei dem jungen Embryo wohl noch nicht vollständig entwickelt waren. Ich habe diese Endapparate an den Muskeln der Zungenbasis, welche bogenförmig in den Zungenkörper eindringen, nach der GOLGI-Methode beim Sperling und dem Wiedehopf und nach der Methode RAMÓN Y CAJALS bei der Taube zur Darstellung gebracht. Von diesen Apparaten habe ich in meiner vorläufigen Mitteilung (13) schon erwähnt, daß sie hinsichtlich ihrer Form zwischen den motorischen Endausbreitungen der Amphibien und jenen der Säugetiere ungefähr die Mitte halten.

Am nächsten stehen sie jenen der Reptilien, wie solche von DOGIEL (16) beschrieben und abgebildet wurden, mit welchen Angaben auch die Resultate von RETZIUS übereinstimmen. Abgesehen von den Befunden dieser und anderer Forscher kenne ich die fraglichen Organe sowohl von Amphibien, wo ich sie beim Laubfrosch an den Brustmuskeln mit Methylenblau, beim *Triton* an den Fußmuskeln mit Chromsilber dargestellt, als auch von Säugetieren her, wo ich die Endplatten an den Flughautmuskeln der Fledermaus mit Methylenblau ganz besonders schön zur Anschauung gebracht habe. Beim Frosch und beim Molch berühren die Endausbreitungen der Nerven die Muskelfaser auf weite Strecken und stellen Gebilde dar, welche sich nicht gerade direkt mit Platten vergleichen lassen; sie bilden vielmehr schlingenartige, ziemlich weitmaschige Netze, welche zumeist längs der Muskelfaser gestreckt sind. Bei den Säugetieren sind sie recht kompliziert gebaut. Die charakteristischen, wohlbekannten motorischen Endplatten von zumeist ovaler Form bestehen hier aus einem mehr oder minder dichten Gewirr von Neurofibrillen, welche von viel Perifibrillärsubstanz umgeben sind und den eigentümlichen Kernen. Was die Lage dieser Endplatten an den Muskelfasern betrifft, so ist dies, wie bekannt, eine alte Streitfrage, ob dieselben nach innen oder nach außen vom Sarcolemma liegen. Ich glaube von meinen Methylenblaupräparaten, speziell von jenen aus der Fledermausflughaut mit großer Deutlichkeit entnehmen zu müssen — namentlich aus einigen Endplatten, welche voluminöser oder dicker sind, d. h. weniger flächenhaft ausgebreitet erscheinen, sondern über die Muskeloberfläche hervorragend, ohne daß dabei etwa eine Verletzung des Sarcolemmas zu beobachten wäre —, dass dieselben eine epilemmale Lage haben und pflichte hierdurch der Anschauung von KÖLLIKER und KRAUSE bei im Gegensatz zu jener KÜHNES und mancher neuerer Bearbeiter des Gegenstandes, so namentlich GRABOWER (35) und KREBS (46), welche für eine hypolemmale Lage der Endplatten eintreten. Übrigens glaube ich diese oberflächliche Lage der Endplatten von den Vogelmuskeln auch an den GOLGI-Präparaten beobachten zu können.

Wie schon erwähnt, halten die Endapparate der Nerven an den Vogelmuskeln in bezug auf ihre Form ungefähr die Mitte zwischen jenen der Amphibien und der Säugetiere. Am meisten lassen sie sich mit jenen der Reptilien vergleichen, denn, wie schon KÜHNE gesagt hat, sind die Endplatten bei diesen auch sonst nahe stehenden Wirbeltiergruppen im allgemeinen recht einfach. Nach DOGIEL (16) teilt sich bei der Eidechse die dicke Nervenfasern am Ende

einige Male und endet in dickeren band- oder plattenförmigen Anschwellungen. Die Form der Endplatten ist meistens rundlich oder oval, seltener längs gestreckt. Wie bei den übrigen Wirbeltieren sind die Endplatten auch an den Vogelmuskeln im allgemeinen verschieden geformt, doch überwiegen die mehr oder minder rundlichen Formen, während bei den Amphibien hauptsächlich die gestreckten, lockeren Formen die Mehrzahl ausmachen, bei den Säugetieren aber fast durchweg rundliche dichte Formen vorkommen. Ein Beispiel der ersten Art sieht man in der Fig. 5 wiedergegeben. Die eine der dicken markhaltigen Nervenfasern (*nm*) zerfällt in mehrere Achsenfasern, welche ein in die Länge gestrecktes schlingenartiges lockeres Netz bilden, welches der Muskelfaser unmittelbar anliegt. Eine förmliche Endplatte ist durch diesen Apparat nicht gegeben. An einer und derselben Muskelfaser können auch bei Vögeln mehrere Endapparate liegen, welche entweder von ebensovielen besonderen markhaltigen Fasern gebildet werden, oder es kann eine Achsenfaser aus einem Apparat heraustreten, weiter ziehen und schließlich einen weiteren Apparat bilden. Ein für die Vogelmuskeln typischer Endapparat ist in Fig. 6 wiedergegeben. Leider sind die Elemente, welche die Platte zusammensetzen nicht vollständig imprägniert. Immerhin ist aus dem Präparat, welches durch diese Figur dargestellt ist, zu entnehmen, daß die dicke Faser (*nm*) einen Achsencylinder entsendet, welcher mehrfache Teilungen eingeht und so ein geflechtartiges Netz von abgeplatteten Elementen, welche sich durch zahlreiche Varicositäten auszeichnen, bildet. Die deutliche Netzstruktur dieser Nervenenden ist jedoch am besten aus der Fig. 4 zu erkennen. Man sieht da eine dicke Nervenfaser einen lateralen Achsencylinder entsenden, welcher alsbald in mehrere Neurofibrillenbündel zerfällt, die miteinander ein lockeres Netz bilden. Zweifellos ist die Endplatte nicht vollständig imprägniert, was insbesondere durch den unten liegenden solitären Punkt mit dem ihm anhaftenden dünnen Faden klar wird. Aus diesem Grunde ist das Netz kein vollständiges, sondern es macht den Anschein als ob diese letzten Abzweigungen der Fibrillenbündel frei endigen würden. Dieselben Umstände waren auch bisher immer die Ursache, weshalb man von freien oder blinden Endigungen sprach. Die Fibrillen des Netzes, aus dem sich die motorische Endplatte zusammensetzt, zeigen namentlich in den Knoten Verdickungen oder Varicositäten, welche wohl von der sich in denselben von allen Seiten her zusammenziehenden Perifibrillärschicht herrühren — eine Erscheinung, welche überall in den Endnetzen zu beobachten ist. —

Daß aber die mehr oder minder abgeplatteten Abzweigungen des Achsencylinders in den Endplatten, wie dies durch die Fig. 6 veranschaulicht werden kann, auch ihrerseits aus einem feinen Netz von Neurofibrillen bestehen, ist an Präparaten, welche nach der GOLGI-Methode ausgeführt sind, nicht deutlich zu erkennen. Letzteres ist aber ganz wohl an Methylenblaupräparaten, namentlich aber an solchen, die nach der neuen Methode von RAMÓN Y CAJAL hergestellt sind, welche Methode in einer Imprägnierung mit Silbernitrat und nachheriger Behandlung mit Formol-Pyrogallussäure besteht, zu beobachten. Diese Endigungsweise wurde von DOGIEL (29) vermutet, während sie von RAMÓN Y CAJAL (62) fast gleichzeitig nachgewiesen worden war¹. Was nun die Vogelmuskeln betrifft, so zeigt die Fig. 4 immerhin deutlich genug, daß die fraglichen Platten aus einem geschlossenen Netz von Neurofibrillen bestehen. Letzteres kann nun bald locker, bald aber auch ein dichtes sein.

An den motorischen Nervenplättchen kommen wie überall so auch bei den Muskeln der Vögel zahlreiche Kerne vor, welche jedoch an GOLGI-Präparaten in der Regel nur dann deutlich zu erkennen sind, wenn die Elemente der Plättchen nur schwach oder auch gar nicht imprägniert erscheinen. Einen derartigen Fall stellt uns die Fig. 7 (K) vor.

Nun hat DOGIEL (26) für die Sehnen beziehungsweise die Sehnen-spindeln im Bauchfell usw. des Menschen nachgewiesen, daß neben den gewöhnlichen dicken, markhaltigen, motorischen Nerven, welche die charakteristischen Plättchen bilden, an dieselben Muskeln (Sehnen) auch dünne marklose Fasern gelangen, welche hier ebenfalls Endorgane bilden. Solcher Endapparate hat er in der genannten Arbeit (26) mehrere abgebildet, woraus man deutlich erkennen kann, daß es sich bald um dichtere bald um lockerere Netze von Nerven-fibrillen handelt. Derartige Nerven sind auch an den Muskeln der Vögel zu finden. Sie sind im Verhältnis zu den dicken markhaltigen Fasern, welche die motorischen Endplatten bilden (*nm*), auffallend dünn (Fig. 5, 6, 7, 8 *ns*) und marklos. Ihre Endigungen treten oft mit den motorischen Endplatten zugleich auf, so daß sie in diesen aufzugehen scheinen (Fig. 5, 6, 7 *ns*). An einem Präparat aber habe ich an zwei Muskelfasern eine dicke Nerven-faser (*nm*) und eine dünne

¹ In neuester Zeit hat DOGIEL »Zur Frage über den fibrillären Bau der Sehnen-spindeln oder der GOLGischen Körperchen« (Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXVII, 1906) diesen fibrillären Bau an den Augenmuskeln des Rindes nach der Methode von RAMÓN Y CAJAL nachgewiesen.

(Fig. 8 *ns*) herantreten sehen. Die erstere Faser bildete keinen deutlich erkennbaren Terminalapparat, die letztere aber einen um so deutlicheren. Fig. 8 zeigt, wie aus der Faser (*ns*) drei Achsen-cylinder abzweigen, welche sich mit einem lockeren terminalen Netz von Neurofibrillen an eine der beiden Muskelfasern anlegen. Von einem Teil dieses Netzes sieht man eine dünne Faser abziehen, auf der zweiten Muskelfaser einen zweiten kleineren Terminalapparat bilden und hierauf sich wieder zur ersten Muskelfaser begeben. Daraus ist wohl zu ersehen, daß die zweite Art der Nervenfasern, die dünnen marklosen, sich in bezug auf ihre Endigung an den Muskeln prinzipiell ebenso verhalten, wie die motorischen. Eine und dieselbe Faser kann mehreren Endapparaten nacheinander die Entstehung geben, welche entweder an einer und derselben oder auch an verschiedenen Muskelfasern liegen können. Diese Endigungsweise der dünnen Nervenfasern hat die größte Ähnlichkeit mit gewissen der Kategorie der sogenannten Endbäumchen zuzuzählenden geflechtartigen Fibrillennetzen. Auch in dem Ansatz an die Muskelfaser spricht sich diese Ähnlichkeit aus.

Aber welcher Natur ist nun diese zweite Art der Nerven? Sind dieselben motorisch, sensibel oder trophisch? Wie wir weiter unten sehen werden, zeichnen sich verschiedene Organe durch eine doppelte Innervation aus. Die eine rührt von den dicken, markhaltigen, die andre von den dünnen, Kerne führenden Nervenfasern der zweiten Art her, welche ihre Markscheide noch während des Verlaufes in den Nervenstämmchen verlieren. Bei diesen sprechen nun gewisse Gründe für die sensible Natur derselben, andre wieder für die trophische. An den Muskeln sind ebenfalls diese zweierlei Nerven mit ihren Endapparaten beteiligt. Die einen, welche von den dicken Nerven stammen, werden schon seit jeher als motorische anerkannt und es wäre töricht ohne ein ausschlaggebendes Experiment an dieser Auffassung zu rütteln. Aber sensible Nervenenden müssen den Muskeln denn unbedingt zugedacht werden. Sensible Nervenapparate wurden an den Muskeln, beziehungsweise den Sehnen und dem intermuskulären Bindegewebe anderer Wirbeltiere von DOGIEL (26), RUFFINI (70) und TIMOFEJEV (79) beschrieben. Man unterscheidet eingekapselte, dem Typus der KRAUSEschen Endkolben und nicht eingekapselte dem Typus der baumartigen Endnetze (Endbäumchen) folgende Apparate. Diese stammen von markhaltigen Nervenfasern ab, welche ihre Markscheide unweit von der Bildung der Terminalapparate verlieren. Derartige Endapparate sind an meinen, allerdings wenigen, GOLGI-Präparaten

nicht zur Darstellung gelangt. Trotzdem spreche ich ihr Vorhandensein den Muskeln der Vögel nicht ab, bin vielmehr überzeugt, daß sie gegenwärtig sein müssen und hoffe dieselben in der nächsten Zeit mit Methylenblau zur Anschauung zu bringen. Was aber die beschriebenen dünnen Nerven der zweiten Art mit ihren Endapparaten anbelangt, so kann ich mich für diese aus weiter unten näher zu bezeichnenden Gründen nicht entscheiden, ob sie als sensible oder als trophische aufzufassen wären.

3. Die Nervenendapparate der Blutgefäße.

(Fig. 9, 10, 11, 12, 13, 19, 29.)

Die Frage nach den Nervenendigungen in den Blutgefäßen ist trotz der sehr reichhaltigen Literatur über diesen Gegenstand noch lange nicht erledigt. Es scheint an diesen Objekten eine ganze Reihe der verschiedensten Endapparate und von verschiedenen Fasern herstammend aufzutreten. Was die Literatur des näheren anbetrifft, so beschäftigen sich nur wenige Arbeiten ausschließlich mit den Nerven der Blutgefäße; die meisten enthalten, ebenso wie auch die vorliegende, Resultate, welche neben anderweitigen eingehenden Untersuchungen auch an den Blutgefäßen erzielt wurden. Die Ursache, weshalb man sich mit diesem Gegenstand verhältnismäßig wenig eingehend beschäftigt hat, dürfte vielleicht am meisten in der Schwierigkeit der Nervendarstellung sowohl wie nicht minder in der Beurteilung der Art und der Lage der Endapparate liegen. Wenn schon die Untersuchung der Nervenendigungen überhaupt nicht gerade zu den leichten histologischen Fragen gehört, so gibt es gerade in diesem Kapitel Fragen, worunter die Lage der motorischen Endplatten und namentlich die Beschaffenheit und Lage der Endapparate der Blutgefäße zu den am schwierigsten zu beurteilenden Fragen histologischer Forschung gehören. Übrigens beherrschen wir das Imprägnierungs- und Färbungsverfahren noch lange nicht so vollkommen, daß wir sicher sein können alle Apparate gefärbt zu haben. Es ist eine wohlbekannte Tatsache, daß sich sowohl mit Chromsilber nach den GOLGISchen Methoden, wie auch mit Methylenblau nicht alle Nerven an demselben Objekt färben, sondern daß vielmehr an dem einen Orte diese, an dem andern jene, an dem einen Objekte gewisse, an dem andern wieder andre Nervenenden darstellen lassen. Immerhin hat man oft genug Gelegenheit die nämlichen Apparate sowohl an GOLGI- als auch an Methylenblau- beziehungsweise Goldpräparaten zu beobachten. Meine Beobachtungen an den

Gefäßen der Vogelmundteile beziehen sich auf Präparate, die nach der GOLGISCHEN Methode behandelt sind und auf Methylenblaupräparate¹.

Ich kann nicht auf die Beschreibung derselben eingehen, bevor ich nicht wenigstens die neuere Literatur über den Gegenstand, namentlich schon wegen der vergleichenden Betrachtung zu Rate ziehe. An die Resultate der Arbeiten von HIS, KÖLLIKER, RAMÓN Y CAJAL und L. SALA anschließend, untersuchte DOGIEL (22) neben den Nerven des Herzens auch jene der Blutgefäße bei Säugetieren (Katze, Hund). Neben den bereits bekannten Nervenenden vasomotorischer Natur beschrieb DOGIEL auch markhaltige Nerven, von denen sensible Endorgane mit den Geweben der Blutgefäße in Beziehung treten. Wie alle bisherigen und nachherigen Forscher hat auch DOGIEL insbesondere die Arterien und die Capillaren berücksichtigt, während die Venen mehr vorübergehend behandelt werden. Letzteres steht zumeist mit der schweren Darstellbarkeit der Venen und deren spärlichen Nerven in Zusammenhang. Er beschreibt neben einem perivasculären Geflecht in den oberflächlichen Schichten der Adventitia, von welchem feine Fasern zur Muscularis ziehen und hier »sowohl auf der Oberfläche als auch zwischen den Muskelzellen sich ausbreitend, die letzteren umflechten«. Außerdem aber gelangen zu den Arterien noch dünne von markhaltigen Nerven herkommende Fasern, welche in den tiefen Lagen der Adventitia Endplättchen, etwa nach Art der motorischen Endplatten der Muskeln, bilden. Diese sind dendritisch verzweigt, und von einer Faser können mehrere solcher Apparate nacheinander gebildet werden. Sie liegen zerstreut auf der Gefäßwand. An den Venen und Capillaren liegen lockere Geflechte, an den letzteren von sternförmigen Zellen ausgehend. KREBS (46) beschreibt an den Gefäßen des Musculus stapedius des Frosches ein Nervennetz von »kleinen und kleinsten Ästchen«. Die Verbindung desselben mit den Geweben der Gefäße konnte jedoch nicht ermittelt werden. Am intensivsten hat sich in der neuesten Zeit mit den Nerven der Blutgefäße und zwar jener der Hundepfote LAPINSKY (49) beschäftigt. Leider hat dieser Forscher seiner Arbeit zwar viele, aber größtenteils wenig instruktive Bilder beigelegt. Auch der Text ist mitunter undeutlich, da man nicht ermitteln kann, ob es sich in manchen Fällen um Nerven oder um Nervenenden handelt. Ferner wird die Beziehung zu den Geweben nicht vollkommen klar gelegt. Auch fehlt mitunter in den Figuren die Bezeichnung auf die

¹ Während der Korrektur habe ich Gefäßnerven nach der Methode RAMÓN Y CAJALS im Gaumen der Taube dargestellt, an denen die fibrilläre Struktur ebenfalls ersichtlich ist.

in den Erklärungen, beziehungsweise im Text hingewiesen wird. LAPINSKY beschreibt eine große Anzahl verschiedener Nerven oder Nervenenden, welche im perivascularären Gewebe, in den oberflächlichen Schichten der Adventitia, in den tieferen Schichten derselben und in der Muscularis gelegen sind. Man vergleiche hierüber die Arbeit selbst.

Ich kenne die Nerven der Blutgefäße von Säugetieren bloß von jenen der Mesenterialarterien der Katze her. Diese verhalten sich ähnlich, wie sie von DOGIEL (22) beschrieben wurden; nur möchte ich hervorheben, daß aus meinen Präparaten ein auffallender Reichtum an Nerven in der Adventitia ersichtlich ist. Namentlich tritt ein sehr dichtes aus feinen Fibrillen bestehendes mehr oder minder circulär orientiertes Nervennetz in dieser Schicht zum Vorschein, so daß man den allgemeinen Eindruck erhält, daß die Nervennetze dieser Arterien einen circulären Verlauf zeigen. Entgegengesetzt diesem Verhalten erhält man an den größeren und den mikroskopischen Arterien aus den Mundteilen (namentlich dem Gaumen) der Vögel den Eindruck als ob der allgemeine Verlauf der Nervenenden ein longitudinaler wäre. In der Tat zeigt die Hauptmasse der Nervenenden diesen Verlauf. Man vergleiche die Fig. 9, 10, 11, 12. In dieser Auffassung werde ich noch durch den Umstand bestärkt, daß sowohl die GOLGISCHE als auch die Methylenblaupräparate den nämlichen Eindruck gewähren (Fig. 9 u. 10). Ich habe diese Nerven an den Arterien vom Sperling, Hänfling, Wiedehopf und der Taube dargestellt. Leider ist es mir nicht immer möglich gewesen mit Bestimmtheit festzustellen, von welchen beziehungsweise von welcher Art Nerven die einzelnen Endigungen herkommen. Ich gehe daher bloß auf die Beschreibung der Endigungen der Gefäßnerven ein. Von den Venen habe ich bereits erwähnt, daß sich dieselben nur selten deutlich vom umgebenden Gewebe abheben, und wenn dies auch der Fall ist, dann konnte ich nur ein einfaches lockeres Nervenendnetz bestätigen, womit jedoch nicht gesagt sein soll, daß es andre Endigungsarten etwa nicht gebe, ja geradezu im Gegenteil bin ich von der Anwesenheit solcher überzeugt, gestehe aber, daß ich solche gelegentlich der Untersuchung anderer Gebilde weder dargestellt, noch mir weiter bisher die Mühe nehmen konnte mich mit denselben näher zu befassen. Ich gehe hier eben bloß auf dasjenige ein, was ich den Präparaten, welche andern Zwecken bestimmt sind, in bezug auf die Gefäßinnervation entnehmen kann.

Im perivascularären Gewebe beziehungsweise den oberflächlichen Schichten der Adventitia breitet sich ein sehr lockeres Fibrillennetz aus

(Fig. 29 *bl*). Die Maschenräume dieses Netzes sind unter Umständen sehr weit, so daß man den Eindruck erhält als handle es sich gar nicht um eine Endausbreitung von Nerven. Ich glaube sogar, daß es nicht geringer Übung in der Beurteilung von Nervenendigungen bedarf, um dieses weitmaschige Netz als eine Nervenendigung anzusehen. Die Fibrillen des Netzes sind mit wenigen Varicositäten versehen und nur von einer geringen Menge Perifibrillärsubstanz umgeben.

In den tieferen und tiefsten Schichten der Adventitia sehe ich an Silber- und Methylenblaupräparaten eine zweite Art von Nervenendapparaten, welche von markhaltigen Fasern her stammt. Man sieht in den oberflächlichen Adventitiaschichten dicke, übrigens während des Verlaufes in dieser Hinsicht wechselnde Fasern (Fig. 10 links unten) der Länge der Gefäßwand entlang verlaufen, auf verschiedenen Höhen Seitenfasern abgebend und zwar in der Ein- und Mehrzahl, welche tiefer in die Adventitia eindringen und ihrerseits wieder zu wiederholten Malen diesen Verzweigungsprozeß durchführen. Die Verzweigungen sind ausgezeichnet durch zahlreiche bald kleine, öfters aber größere Knötchen, welche mit Methylenblau bald lichter bald aber auch intensiver als die Fibrillen, zu denen sie gehören und aus denen sie bestehen (Fig. 10), gefärbt sind. Daraus ist zu schließen, daß die Fibrillen dieses Verzweigungssystems von einer großen Menge Perifibrillärsubstanz umgeben werden. Daß die genannten Knötchen keine Kerne sind, davon glaube ich mich zur Genüge überzeugt zu haben. In der angegebenen Weise weiter schreitend kompliziert sich die Verzweigung der Fibrillen und Fibrillenbündel immer mehr und mehr und dieselben dringen nun bis in die tiefsten Schichten der Adventitia, bis knapp an die Muscularis vor. Die einzelnen Fibrillen dieses Verzweigungssystems aber endigen nicht etwa blind, sondern verschmelzen, wie uns namentlich die Fig. 10 und 11 zur Genüge belehren können, mit benachbarten Fibrillen derart, daß ein vollständig geschlossenes Netzwerk von Neurofibrillen bzw. Fibrillenbündel entsteht, dessen Elemente einen im allgemeinen longitudinal, d. i. parallel zur Längsachse der Arterie gerichteten Verlauf nehmen. Diesen longitudinalen Verlauf ersieht man wohl recht deutlich aus der Fig. 9. Gleichzeitig kann man in dieser Figur die Beobachtung machen, daß dieses Endnetz nicht an allen Stellen, also nicht gleichmäßig längs der ganzen Arterie imprägniert ist, eine Erscheinung, welche, wie bekannt, bei allen Nervenuntersuchungsmethoden und namentlich bei den GOLGISCHEN auftritt. Wenn ich nun dieses Netz von Neurofibrillen mit den Ergebnissen anderer Forscher vergleichen will, so finde ich einen

Anhaltspunkt bloß bei jenen von DOGIEL (22). Die Endplättchen in DOGIELS Fig. 10 und 11, welche von markhaltigen Nervenfasern herkommen, scheinen mir das einzige Äquivalent zu sein. Allerdings muß man zugeben, daß sie in den Figuren DOGIELS an gewissen Stellen der Arterien lokalisiert erscheinen, daß von einem Plättchen einzelne Fasern abgehen, welche an einer andern Stelle abermals ein solches Plättchen bilden u. s. f., daß ferner diese Plättchen als eine Art Endbäumchen gedeutet, ihrem Aussehen nach strauchartige Gebilde sind, während unsre Gebilde ein geschlossenes Netz darstellen, daß endlich die Elemente der Plättchen eine nicht ausgesprochene Richtung in ihrem Verlauf bevorzugen. Der letztere Umstand ist wohl belanglos. Ebenso steht es vielleicht auch mit der lokalen Verbreitung der Gebilde. Und, daß jene Plättchen baumartig erscheinen, ist ganz bestimmt auf eine unvollkommene Färbung zurückzuführen. Dies wird auch DOGIEL zugeben, welcher selbst (29) die Vermutung ausgesprochen hat, daß alle Nervenendigungen geschlossene Netze von Neurofibrillen darstellen müßten. An den Muskeln, der Beinhaut, sowie nunmehr auch an diesen Endnetzen der Arterien von Vögeln finden wir wohl den empirischen Beweis für jene Vermutung DOGIELS. Und wie wir aus dem Weiteren sehen werden, wird sich dasselbe auch von allen noch zu besprechenden Nervenapparaten behaupten lassen. Ich glaube also, daß dieses hier besprochene Fibrillennetz mit den Plättchen DOGIELS an den Arterien von Säugetieren äquivalent ist. DOGIEL hat nachgewiesen, daß jene Plättchen sensiblen Nerven angehören, und so glaube ich denn auf Grund der vergleichenden Betrachtung unsrer Gebilde, das beschriebene Fibrillennetz an den Vogelarterien als einen sensorischen Nervenendapparat erklären zu müssen. Von besonderem Interesse ist jedenfalls seine allgemeine, fast lückenlose, kontinuierliche Ausbreitung auf der Oberfläche der Muscularis beziehungsweise den tiefen Schichten der Adventitia. Daß irgend welche Fasern von diesem Netz in die Muscularis eindringen würden, habe ich nicht beobachtet (Fig. 11). Über die Lage dieses Netzes belehrt uns vollständig die Fig. 11, welche einen Längsschnitt durch eine Gaumenarterie vom Hänfling darstellt. Man sieht die Adventitia, die Muscularis und die Intima zugleich bei der nämlichen Einstellung.

Im oberflächlichen Nervenengeflecht des perivaskulären Gewebes sieht man auch Fasern, welche Kerne führen (Fig. 12 *n*).

Was die Nervenapparate der Muscularis betrifft, so stimmen die Angaben der oben genannten Forscher darin überein, daß vom perivaskulären Geflecht feine varicöse Fäden in die Muscularis eindringen,

wo sie in feine Fäserchen zerfallen, welche an der Oberfläche der Muskelfasern frei endigen. LAPINSKY (49) beschreibt in der Muscularis ein höher und ein tiefer gelegenes Nervengeflecht von ebensolchem Verhalten. Ich habe in der Muscularis der Gaumenarterien des Hänflings Nervenapparate mit Methylenblau zur Anschauung gebracht und konnte mit dem Immersionssystem zwei Arten derselben feststellen. Die eine breitet sich in allen Schichten der Muscularis aus. Es ist mir aber nicht gelungen den Zusammenhang dieses Apparates mit Nerven außerhalb der Gefäßwand in Zusammenhang zu sehen. Der Endapparat (Fig. 12 n_2) besteht aus einem sehr engmaschigen deutlichen Netz von feinsten Fibrillen. Die letzteren zeigen einen geschlungenen Verlauf und sind mit sehr zahlreichen kleinen aber deutlichen Knötchen besetzt. Diesen Knötchenbesatz beobachtete auch LAPINSKY. Hingegen hat sich noch niemand bis jetzt für eine deutliche Netzstruktur dieses Apparates ausgesprochen. Es ist evident, daß dieser Apparat auch bei den übrigen Wirbeltieren, wo er nur immer nachgewiesen wurde oder es erst werden wird, dieselbe Netzstruktur von Neurofibrillen aufweisen muß. Dieses Netz breitet sich zwischen den platten Muskelfasern der Media nach allen Richtungen aus. Ich halte diesen Apparat für einen sensorischen.

Schließlich habe ich in der Muskelschicht der Arterien desselben Vogels noch einen andern Endapparat mit dem Immersionssystem beobachten können. Aber einen Zusammenhang dieses Apparates mit Nervenfasern außerhalb des Gefäßes konnte ich ebenfalls nicht feststellen. Soweit ich die Literatur über den Gegenstand beherrsche, ist ein solches Endverhalten von Nerven nicht beschrieben worden. Es handelt sich nämlich um ein Netz von allerfeinsten Fibrillen, welches die einzelnen Muskelfasern, die zufolge ihrer Eigenschaft, daß sie sich mitunter mit Methylenblau schwach färben (Fig. 12 m) und so sich deutlich abheben, allseits umgibt. Die Elemente dieses Netzes (Fig. 12 n_3) sind von solcher Feinheit, daß sie sich in feine Punktreihen auflösen und dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit jenen allerfeinsten Nervengeflechten beziehungsweise Netzen aufweisen, welche sich in den Balken des cavernösen oder spongiösen Körpers der Tasthaare bei Säugetieren zeigen, wie solche von OSTROUMOW (58) und mir (12) beschrieben wurden und die als Vasomotoren gedeutet werden. Hierdurch will ich meiner Meinung Ausdruck geben, daß es sich auch bei diesem Fibrillennetz um die Endausbreitung von Vasomotoren handelt.

Auch an den Capillargefäßen habe ich mit der GOLGISCHEM Methode zu wiederholten Malen und in den verschiedensten Teilen der

Mundhöhlenschleimhaut Nerven nachgewiesen. Die Fig. 13 und 19 bringen solche zur Anschauung. In Fig. 13 sehen wir die Capillargefäße (*cap*), welche durch Chromsilber teilweise gebräunt sind, von einem feinen perivascularären Nervenetz umspinnen. Auch in der Fig. 19 erscheinen die schwach gebräunten Capillaren (*bl*) von einem derartigen Netz feiner Fibrillen umgeben. Der Zusammenhang dieser Netze mit Nerven der Cutis ist oft zu beobachten, doch ist man durch die GOLGI-Methode nicht ebenso leicht in den Stand gesetzt wie mittels der Methylenblaufärbung den Charakter der Nervenfasern festzustellen. Nach DOGIEL (16) sollen diese Nervenetze von sternförmigen Zellen stammen, welche unmittelbar der Capillargefäßwand anliegen. Solche Zellen sind an den Capillaren meiner Präparate niemals zum Vorschein gekommen, und ich stelle bloß diese Tatsache, von welcher ich übrigens annehme, daß es sich um eine mangelhafte Imprägnierung handelt, fest, ohne ihr eine sonstige Bedeutung beizumessen.

In der Intima der Gefäße meiner Präparate erscheinen keine Nerven. Solche sind aber von DOGIEL (16) erwähnt worden. Ich zweifle nicht, daß sie auch in der Intima der Vogelarterien vorhanden sein müssen und man könnte sie bei einer speziellen Untersuchung dieser Gefäße gewiß vorfinden.

Wenn ich nun zwar nicht alle Nervenapparate, die sich in den Blutgefäßen der Vögel voraussichtlich vorfinden müssen, wirklich dargestellt, so glaube ich durch dasjenige, was ich hier hierüber mitgeteilt habe, dennoch einen gewissen Beitrag zur Kenntnis der Innervationsverhältnisse der Blutgefäße im allgemeinen und jener der Vögel im besonderen geliefert zu haben, da meines Wissens diese Gruppe der Wirbeltiere, wie in andern Nervenfragen, so auch in der aktuellen bis jetzt stark vernachlässigt wurde, und es doch zum mindesten interessant, wenn nicht geradezu unerläßlich ist, zu wissen, ob denn in Wirklichkeit die bei den andern Wirbeltieren gemachten Beobachtungen sich auch für die Vögel bestätigen lassen, oder ob sich diese Tiere, wie in manch andrer Beziehung, anders, und falls doch, dann in welcher Weise abweichend verhalten.

4. Die Nervenendapparate der Drüsen.

(Fig. 2a, b, 14, 15, 70a, c.)

Die Literatur über die Nerven der Drüsen ist keine geringe zu nennen, da die Nerven aller möglichen Drüsen in derselben berücksichtigt sind. Hingegen ist die Literatur über die Munddrüsen eine recht beschränkte, dafür aber haben sich mit diesem Gegenstand

nebst wenigen andern Nervenforschern wie RETZIUS (65, 67), RAMÓN Y CAJAL (62), A. S. DOGIEL (19), FUSARI und PANASCI (32) und ARNSTEIN (2) beschäftigt. Ich werde es hier unterlassen, auf die Ergebnisse aller dieser Forscher einzugehen, da derartige Literaturübersichten schon von DOGIEL (19) und später von ARNSTEIN (2) gemacht wurden und verweise in dieser Beziehung auf die Arbeiten dieser beiden Forscher. Was aber die Drüsen der Vögel und namentlich die Schleimdrüsen betrifft, so wurden diese, soviel ich aus der Literatur entnehmen konnte, noch nicht berücksichtigt. Ich habe hauptsächlich die Schleimdrüsen der Mundhöhle mehrerer Vögel sowohl nach GOLGI wie auch mittels Methylenblaufärbung untersucht und bin zu Resultaten gelangt, welche auch abgesehen davon, daß diese bisher bei Vögeln nicht erzielt wurden, mit Rücksicht auf die divergenten Ergebnisse der zwei letztgenannten Forscher DOGIEL und ARNSTEIN von allgemeinem Interesse sein dürften.

DOGIEL (19) gelangte auf Grund seiner Untersuchungen, die er über die Nerven der Tränendrüsen beim Kaninchen und Meerschweinchen angestellt hat, zu Resultaten, nach welchen diese Drüsen fast ausschließlich von marklosen Nervenfasern versorgt werden. Letztere umflechten die Blutgefäße und die Ausführungsgänge und dringen dann in die Drüsenläppchen ein. Hier bilden die Nerven auf der Membrana propria ein Geflecht, von welchem feine Fasern durch dieselbe hindurchdringen und unter ihr in zahlreiche Fäserchen zerfallen, die sich vielfach zerteilend und durchkreuzend sich untereinander wieder vereinigen und also ein Überzellennetz bilden, das die Basen der Drüsenzellen umgibt. Von diesem Netz ziehen nun feine Fasern zum Drüsenepithel und bilden hier ein Interzellennetz, in dessen Maschen die einzelnen Zellen liegen.

Im Schlußwort seiner Arbeit spricht sich DOGIEL noch dahin aus, daß »das beschriebene Verhalten der Nerven zu den Drüsenzellen überhaupt bei allen serösen Drüsen und wahrscheinlich auch bei den Schleimdrüsen vorhanden, und daß man nach den Arbeiten von FUSARI und PANASCI, RAMÓN Y CAJAL, RETZIUS die Frage über das Verhalten der Nerven zu den Drüsenzellen als entschieden betrachten müsse, wenigstens in dem Sinne, daß die Nerven in eine sehr enge Berührung mit den Drüsenzellen treten; sie dringen nicht nur zwischen die Zellen ein, wie dieses RAMÓN Y CAJAL und RETZIUS behaupten, sondern sie umflechten auch jede einzelne Zelle, indem sie ein Interzellennetz bilden«.

Diesem Ausspruche DOGIELS tritt ARNSTEIN entgegen, indem er

sagt: »ALEXANDER DOGIEL betrachtet die Frage über das Verhalten der Nerven zu den Drüsenzellen als entschieden«, da es ihm gelungen ist, an Isolationspräparaten pericelluläre Fäden nachzuweisen. Ich glaube, daß dieser Ausspruch verfrüht ist und daß noch so manches Auge ermüden wird, bis die secretorischen Nervenendigungen in ihrer wahren Gestalt allgemein bekannt sein werden, hoffe jedoch, daß die vorstehenden Mitteilungen, wenn auch keinen Abschluß, so doch einen Fortschritt in unsrer Erkenntnis mit sich bringen.« Zu dieser Erkenntnis gelangte ARNSTEIN durch die Ergebnisse seiner Untersuchungen, welche er an der Parotisdrüse des Kaninchens, an der Unterkieferdrüse des Hundes, der Milch- und MEIBOMschen Drüse der Katze und der Schweißdrüse des Menschen angestellt hat. Danach bilden die Nerven unmittelbar auf der Membrana propria ein epilemmales Geflecht, woraus feine Fäden austreten, die Membrana durchbrechen, als pericelluläre Fäden in Kontakt mit den Drüsenzellen weiter verlaufen, aber unter der M. propria kein Geflecht und kein Netz bilden, sondern geteilt oder ungeteilt nach kurzem Verlauf in varicöse Endstücke übergehen. Die letzteren sind perlschnur-, trauben- oder maulbeerartig. Diese Formen können übrigens auch alle an einer und derselben Zelle vorkommen und durch Verbindungsfäden untereinander zusammenhängen. »Man hat es hier also weder mit einem Endnetz, noch mit freien Nervenendigungen zu tun, sondern mit einem eigentümlichen Endapparat, dessen Aufbau durch Sprossung und sekundäre Bindungen varicöser Fäden zustande kommt.«

Angesichts dieser sich widersprechenden Meinungen, namentlich aber der letztgenannten zwei so hervorragenden Nervenforscher DOGIEL und ARNSTEIN, ist es evident, daß es keine einfache Sache ist, in die komplizierten Innervationsverhältnisse, wie es insbesondere diejenigen der Drüsen sind, einen richtigen und klaren Einblick zu gewinnen (vgl. Fig. 2a u. b, 14, 70a, c). In richtiger Erkenntnis dieser Tatsachen haben DOGIEL und ARNSTEIN auch an Isolationspräparaten gearbeitet und sind schließlich trotzdem zu sich widersprechenden Ansichten gelangt. ARNSTEIN hat doch wohl das Gefühl gehabt, daß seine Ergebnisse noch keineswegs abschließende sein können, während DOGIEL seine Befunde an den serösen Drüsen auch auf die Schleimdrüsen direkt übertragen wissen möchte.

Ich habe Gelegenheit gehabt in den Mundteilen der Vögel hauptsächlich die Schleimdrüsen in bezug auf ihre Innervationsverhältnisse zu beobachten, weil gerade diese an diesem Orte das Hauptkontingent an Drüsen liefern, da sie in großer Zahl vertreten sind, wie dies

schon eingangs betont wurde. Schon aus dem Grunde, daß die Schleimdrüsen auf ihre Nerven hin bisher nicht untersucht wurden, dürften meine Befunde einen neuen Beitrag zur Kenntnis der Drüsenerven liefern und so, wie ich glaube, von allgemeinem Interesse sein. In Übereinstimmung mit DOGIEL habe ich an Methylenblaupräparaten beobachten können, daß sich hauptsächlich marklose Nerven zu den Drüsen begeben. Aber es gelangen dahin auch markhaltige Nervenfasern, welche in der Nähe der Membrana propria marklos werden. Diese letzteren, über deren Endverhalten sich DOGIEL nicht näher ausspricht, bilden ein lockeres Fibrillennetz an der bindegewebigen Grenzhaul, welches nicht mit ausgesprochener Deutlichkeit aus dem Gewirr des Grundgeflechtes der marklosen secretorischen Nerven an derselben Stelle unterschieden werden kann. In der Fig. 2a sieht man bei \times der Oberfläche einer Schleimdrüse eine netzartige Endverzweigung von Nerven, welche sich aus dem cutanen Grundgeflecht hierher begeben. Die Fig. 2b zeigt diese Verhältnisse bei stärkerer Vergrößerung. Man erkennt das periglanduläre Geflecht und bei \times ein feines, allerdings nicht vollständiges Endnetz, welches sich über der Oberfläche der Membrana propria ausbreitet. Der Zusammenhang dieses Endnetzes mit markhaltigen Fasern ist nicht festzustellen, da ja, wie bekannt, namentlich dünne markhaltige Fasern an GOLGIpräparaten nicht, oder wenigstens nicht mit absoluter Deutlichkeit erkannt werden können. Zudem ist es auch ungemein schwer, wenn nicht ganz unmöglich, in diesem Gewirr von Nerven, wie es das Drüsengeflecht ist, einzelne Fasern auf weitere Strecken hin zu verfolgen. Es bleibt mir daher vorläufig nichts übrig, als bloß zu vermuten, daß dieses epilemmale Fibrillennetz mit markhaltigen Nervenfasern in Zusammenhang steht. Sollte es sich erweisen, daß dies in der Tat der Fall ist, dann könnte man diese in Rede stehenden Endnetze (Endbäumchen) als sensible Nervenendigungen der Drüsen ansprechen.

Was nun die marklosen Nerven der Schleimdrüsen betrifft, so stimmen meine Befunde, hinsichtlich ihrer Verteilung und Ausbreitung beziehungsweise Verzweigung mit jenen von DOGIEL, ARNSTEIN und den andern obenerwähnten Autoren, welche ihre Beobachtungen an verschiedenen andern Drüsen gemacht haben, überein. Demnach verhalten sich die Schleimdrüsenerven ebenso wie auch die Nerven der übrigen Drüsen. Aber auch in ihrer Endigungsweise sind hier nicht neue Verhältnisse festzustellen. Hingegen wird es sich hier hauptsächlich darum handeln die sich widersprechenden Anschauungen DOGIELS und ARNSTEINS ins klare zu bringen. Aus

dem ungemein dichten periglandulären Geflecht, welches zum Teil auch zu den feinen Blutgefäßen der Drüsen in Beziehung tritt (Fig. 70 *c*, *bl*), treten zahlreiche Nervenfasern zwischen die einzelnen Drüsenläppchen ein (Fig. 70 *a*, *c*), wo sie ein ebensolches Geflecht bilden. Sie teilen sich wiederholt, durchbrechen die Grenzhaut und gehen so ihrer Endigung entgegen. DOGIEL meint, daß es hier zur Bildung eines »Überzellennetzes« kommt, wogegen ARNSTEIN sagt, daß die »pericellulären Fäden unter der Membrana propria keinen Plexus und kein Netz bilden, sondern gehen, nachdem sie sich geteilt haben, oder auch ungeteilt nach kurzem Verlauf in kurze, varicöse Endstücke über«, deren Verhalten oben angeführt wurde. Nach DOGIEL aber gehen »von dem Überzellennetz äußerst feine Fädchen ab, welche in das Drüsenepithel eindringen, wo sie ein Interzellennetz bilden, in dessen Maschen einzelne Zellen eingelagert sind«. Ich bekomme aus meinen Präparaten den Eindruck, daß es an der Innenseite der Membrana propria nicht zur Ausbildung eines besonderen Netzes kommt (Fig. 14, rechts), sondern, daß die Nervenfasern, welche sich hier durch einen ganz besonderen, ich möchte geradezu sagen, auffallenden Reichtum an Varicositäten auszeichnen, bei unausgesetzter, wiederholter Teilung an die einzelnen Drüsenzellen herantreten und so die secretorischen Endapparate bilden. Wie es sich aber mit diesen verhält, darüber kann uns, wie ich glaube, die Fig. 15 in einer allseits zufriedenstellenden Weise belehren. Diese Figur entstammt einer Serie von Mikrotomschnitten, an denen durch den ganzen Drüsenlappen nacheinander die gleichen Verhältnisse beobachtet werden können, daher man nicht einwenden kann, daß sich etwa die in dieser Figur dargestellten Nerven bloß den oberflächlichen Basen der Zellen anlegen, sondern daß tatsächlich die Nerven in allen Schichten des Drüsengewebes das gleiche Verhalten zeigen. Worin besteht aber dieses? Ist es ein Netz im Sinne DOGIELS, oder ein »durch Sprossung und sekundäre Bindungen varicöser Fäden« entstandener »eigentümlicher Endapparat« im Sinne ARNSTEINS? Um diese Fragen beantworten zu können, mußte ich meine Präparate mit den Figuren DOGIELS und ARNSTEINS vergleichen und nachsehen, ob und welche Übereinstimmungen oder Divergenzen festzustellen sind. Ich finde nun, daß die Fig. 14 mit den meisten Figuren in der Arbeit DOGIELS die größte Ähnlichkeit hat. Aber auch die Figuren in der Arbeit ARNSTEINS weichen nicht beträchtlich ab. Vergleiche ich die Fig. 15 mit jenen ARNSTEINS und DOGIELS, so ergibt sich, daß die Partie rechts jene Verhältnisse

wiedergibt, welche aus den Figuren DOGIELS ersichtlich sind, daß die Partien in der Mitte und links in der Fig. 15 aber mit den äußerst zahlreichen Varicositäten einerseits den von DOGIEL beschriebenen Verhältnissen, anderseits aber auch den Figuren ARNSTEINS gleichkommen. An und für sich belehrt uns die Fig. 15 über folgendes: Die Nervenfasern breiten sich zwischen den Drüsenzellen aus, verzweigen sich hier sehr reichlich und bilden bei gelungener (vollständiger) Färbung dichte pericelluläre Netze von Neurofibrillen. Es wird also danach eine jede Drüsenzelle von einem Neurofibrillennetz allseitig umgeben. Die Fibrillen sind äußerst dünn und erscheinen oft durch mangelhafte Färbung unterbrochen, derart, daß sie bald feinen bald größeren Punktreihen gleichen. An den Fibrillen bemerkt man überaus zahlreiche Varicositäten, d. i. bald größere bald kleinere Punkte und Flecken. Mitunter sieht man bloß diese Flecken, und das Bild macht den Eindruck wie die Bilder von ARNSTEIN. Diese überaus zahlreichen Varicositäten sind für die Drüsenerven sehr charakteristisch. Man nimmt wohl allgemein an, daß dieselben postmortale Erscheinungen sind und von der zusammengezogenen Perifibrillärsubstanz herrühren. Da diese Varicositäten an den Drüsenerven sehr zahlreich und recht groß sind, muß man von den Drüsenerven sagen, daß sie eine große Menge Perifibrillärsubstanz enthalten. Ich glaube also, daß DOGIEL die pericellulären Netze richtig erkannt, daß sie aber nichtsdestoweniger etwas mangelhaft oder, besser gesagt, nicht vollständig gefärbt waren. Er spricht übrigens selbst von einer mangelhaften Färbung, jedoch freilich in Hinblick auf die beobachteten blinden oder freien Nervenenden, welche auch an seinen Figuren nicht selten dargestellt sind. Es mag ferner bei der Tränendrüse, welche DOGIEL auf ihre Nerven hin untersucht hat, wirklich der Fall sein, daß diese pericellulären Netze sehr locker sind, dann behält DOGIEL in seiner Auffassung vollkommen Recht. Aus den Figuren ARNSTEINS sind derartige Netze ebenfalls zu erkennen (vgl. seine Fig. 1, 4, 12). Der allgemeine Eindruck aber, den man aus seinen Figuren gewinnt, ist der, daß die Varicositäten überaus zahlreich, die Neurofibrillen aber zwischen denselben nur mangelhaft, oder, wie in den meisten Fällen, gar nicht zur Darstellung gekommen sind. Man kann nicht etwa einwenden, daß dies nicht so konsequent möglich ist. Denn es sind aus der Literatur genug Fälle bekannt, wo sich der Nervenverlauf in Form von einfachen Punktreihen präsentiert. Ich erinnere z. B. an das zierliche (vasomotorische) Nervengeflecht im cavernösen oder spongiösen Körper der Tasthaare. Man

vgl. die Arbeiten von OSTROUMOW (58) und mir (12). Übrigens wird jeder, der sich mit Nervenfärbungen mittels Methylenblau beschäftigt hat, zugeben, daß man behufs richtiger und vollständiger Färbung der Nerven den Verlauf derselben im geeigneten Momente unterbreche, und daß die Resultate der Färbung verschieden sind, wenn man zu kurze oder zu lange Zeit das Methylenblau hat einwirken lassen. Ich erkläre mir daher die Resultate ARNSTEINS als durch zu kurz oder zu lang, eher aber durch zu lange andauernde Einwirkung des Methylenblau auf das Drüsengewebe. Ich glaube also, daß es sich an den Drüsen nicht um einen Nervenapparat besonderer Art, wie dies ARNSTEIN behauptet, handelt, sondern schließe mich der Behauptung DOGIELS an, wonach die Drüsenzellen von einem Nerven-netz umgeben werden. Von DOGIELS Auffassung weiche ich ab in der Annahme eines Überzellennetzes und noch hierin, daß das Interzellennetz, welches besser als pericelluläres Netz zu bezeichnen ist, gar nicht so locker ist, wie es in dessen Figuren dargestellt erscheint. Es sind Netze von Neurofibrillen, welche die Drüsenzellen allseits umgeben. Die Fibrillen zeigen überaus zahlreiche Varicositäten, welche von der relativ großen Menge von Perifibrillärsubstanz der Drüsenerven herrühren. Daß auch die Varicositäten Neurofibrillennetze sind, habe ich in neuester Zeit an Präparaten aus dem Gaumen der Taube, welche nach der neuen Silbermethode von RAMÓN Y CAJAL behandelt waren, beobachtet.

5. Die Nervenendapparate der Haut (Hautsinnesorgane).

Die Haut mit ihren verschiedenartigen Bildungen zeichnet sich bei den Wirbeltieren, namentlich aber bei den höheren und am meisten bei den höchstentwickelten, durch den Besitz einer großen Menge und einer außerordentlichen Mannigfaltigkeit von Nervenendapparaten aus, wie dies ganz besonders aus den neueren und neuesten Arbeiten auf diesem Gebiete infolge der Vervollkommnung der Untersuchungsmethoden hervorgeht. Diese Arbeiten erstrecken sich hauptsächlich auf die Hautgebilde der Säugetiere und des Menschen und nur verhältnismäßig wenige beschäftigen sich auch oder nur mit niederen Wirbeltieren. Die größeren Hand- und Lehrbücher schöpfen in dieser Beziehung ihre Angaben hauptsächlich aus dem großen Material, welches durch MERKEL (54) in seiner, ich möchte sagen, epochemachenden Monographie niedergelegt ist. Allein es hat sich erwiesen, daß sogar der prinzipielle Standpunkt MERKELS in der Beurteilung dieser Verhältnisse — ich erinnere z. B. an die Deutung

der Tastzellen als terminale Ganglienzellen — auf allen Gebieten, welche in neuerer Zeit nachuntersucht wurden, nicht mehr stichhaltig ist. Außerdem wurde noch eine ganze Reihe von Endapparaten aufgefunden, welche MERKEL zu jener Zeit mit den damals üblichen Methoden auch nicht hat finden können. Trotzdem hat dieses Werk MERKELS auch heute noch den größten Wert, da es das einzige ist, welches in systematischer Weise die einzelnen Wirbeltiergruppen nach den Nervenendigungen in ihrer Haut, insoweit die letzteren MERKEL bekannt werden konnten, behandelt. Es bildet gewissermaßen die beste Basis für alle Nachuntersuchungen.

Mit den Nervenapparaten der Vögel hat man sich seit MERKEL nur sehr wenig beschäftigt. Alles, was seit ihm auf diesem Gebiete getan wurde, erstreckt sich auf die Untersuchung der GRANDRYschen und HERBSTSchen Tastkörperchen im Schnabel der Entenvögel, an welchen Organen denn auch neue ganz besonders interessante Ergebnisse erzielt wurden. In jeder andern Beziehung hält man allgemein an den Ergebnissen MERKELS fest.

Von diesen Gesichtspunkten geleitet, untersuchte ich die Haut, namentlich aber die Schleimhaut der Mundteile der Vögel, hauptsächlich in der Absicht (13), mich über die Innervationsverhältnisse der in der Zunge mancher Vögel vorkommenden Tastkörperchen genau zu orientieren, da diese von MERKEL durchaus nicht klargelegt erscheinen, zumal es sich erwiesen hat, daß die Tastzellen MERKELS bei Säugetieren durchaus keine Ganglienzellen sind. Anlässlich dieser Untersuchungen berücksichtigte ich neben der Zunge auch die andern Hautgebilde und gelangte so zu einer Anzahl von Ergebnissen, welche teils bisher mitgeteilt, teils im weiteren ausgeführt werden sollen.

Die Nervenapparate der Haut kann man in zwei Gruppen scheiden, trotzdem mitunter beiderlei Apparate im Zusammenhang stehen, und zwar in cutane und epidermale.

A. Nervenendapparate der Cutis.

Diese lassen sich ihrerseits wieder in zwei Abteilungen bringen: Freie Endapparate und solche mit Nebenorganen.

I. Freie Nervenendapparate (freie Tastapparate).

Die Nervenendgebilde, welche ich in diese Kategorie einbeziehe, stellen Nervenendigungen vor, welche nicht zu besonders geformten

zelligen Elementen in Beziehung treten, sondern durchaus frei im bindegewebigen Stroma der Cutis liegen. Sie finden sich in allen Teilen dieser Hautschicht vor und sind auch je nach der Lage verschieden geformt. Danach lassen sie sich in solche der tiefen und tiefsten Cutisschichten, solche der Cutispapillen und solche an der Grenze zwischen Cutis und Epidermis, der sogenannten Basalmembran unterscheiden. Sie sind aber nicht nur nach der Lage, sondern auch ganz besonders nach ihrem histologischen Aufbau verschieden. Ich habe vier Arten feststellen können, welche zwar an sich nicht absolut neue Arten von Nervenendapparaten sind, da derartige Gebilde zum Teil schon seit längerer Zeit von den Säugetieren her bekannt sind, andernteils in neuester Zeit durch DOGIEL in der Haut des Menschen vorgefunden wurden. Man kann dichte, baumartige Nervenendnetze im papillenfrenen Stroma der Cutis, knäuelartige Endnetze in den Cutispapillen, lockere schlingenartige Endnetze in den oberflächlichen Partien der Cutispapillen und dichte baumartige Endnetze an der Oberfläche der papillösen wie auch papillenfrenen Cutis, der sogenannten Basalmembran unterscheiden.

1. Dichte baumartige Endnetze im Cutisstroma.

(Fig. 16 *nrt.*, 17, 18, 44 *nrt.*, 45 *nrt.*)

Diese Art von Nervenendapparaten habe ich in der Gaumenhaut vom Wiedehopf, Hänfling und Sperling und in der Schnabelhaut der Ente beobachtet, und es ist unzweifelhaft, daß sie sich in der Cutis aller Hautteile vorfindet. In den übrigen Wirbeltierklassen sind sie bisher bloß von den Säugetieren und dem Menschen her bekannt. Beim Menschen sind ähnliche, jedoch kompliziertere Bildungen als einfache und zusammengesetzte RUFFINISCHE Körperchen von RUFFINI (71, 72) und DOGIEL (27) in der Finger- und Sohlenhaut und außerdem von DOGIEL (28) im Nagelbett, an letzterem Orte als unsern Apparaten fast vollkommen gleichkommende Gebilde unter dem Namen »baumförmige Endverzweigungen« beschrieben worden. SFAMENI (75, 76) bestätigte die Befunde RUFFINIS in der menschlichen Haut, in der Finger- und Sohlenhaut des Affen, der Katze und des Hundes. Sonst sind derartige Apparate doch viel kleiner und von geringerer Ausdehnung nur von mir (12) im bindegewebigen Haarbalg der Tastaare von Säugetieren als »in der Nähe der Glashaut gelegene Endbäumchen« erwähnt und abgebildet worden (l. c., Fig. 13). An dieser Stelle entstammen sie dicken markhaltigen Nervenfasern, welche, aus der Tiefe kommend, an den Haarfollikel treten. Von

einer einzigen dicken markhaltigen Faser können nach Verlust der Markscheide durch Verzweigungen des Achsencylinders mehrere solcher Apparate gebildet werden. Sie sind jedoch an dieser Stelle klein und von geringer Ausdehnung.

Bei den Vögeln habe ich sie im Corium des Gaumens angetroffen und sowohl mit Chromsilber (Fig. 16*nr*t) als auch mit Methylenblau zur Anschauung gebracht und zwar sowohl in der Nähe als auch in ziemlicher Entfernung vom Epithel¹. Im weichen Gaumen sind sie mit Methylenblau nach der von mir geübten Methode sehr leicht darzustellen. Nach einer gelungenen Methylenblauinjektion in den während der Narkose pulsierenden Ventrikel, wobei sich die gesamte Schleimhaut der Mundhöhle wie überhaupt die ganze Körperhaut und übrigens auch alle inneren Organe intensiv blau färben, wird ein Stückchen vom weichen Gaumen wegpräpariert und auf einem mit Methylenblaulösung von himmelblauem Farbenton schwach bestrichenen Objektträger mit der Innenfläche nach oben ausgebreitet, mit einem dünnen Glasstab, der mit derselben Lösung bestrichen ist, geglättet und dabei gleichzeitig von dem anhaftenden Schleim und Blut gesäubert. Durch dieses Vorgehen wird die Oberfläche des Hautstückchens mit der schwachen Methylenblaulösung ein wenig benetzt, so zwar, daß dieselbe bloß feucht nicht aber naß erscheint. Hierauf wird das Stück mit einem Uhrglasschälchen bedeckt und auf einige Minuten in den auf Bluttemperatur regulierten Thermostaten gelegt. Am besten ist es, diese Färbung auf einem heizbaren Objektisch zu vollziehen, weil man dabei unmittelbar und unausgesetzt den Tinktionsverlauf der Nerven beobachten kann. Auf diese Weise ist man auch in den Stand gesetzt, den Höhepunkt der Färbung zu bemerken und so die Einwirkung des Farbstoffes im geeigneten Augenblick zu unterbrechen. Diese Methode ist für eine ganz spezielle Untersuchung die geeignetste. Man kann alsdann schon bei schwacher Vergrößerung beobachten, wie sich über die ganze Oberfläche neben den blau gewordenen Nerven ein bläulicher Niederschlag ausbreitet. Nach dem Fixieren usw. kann man dann in dem in Dammarxylole eingeschlossenen Präparat bei stärkerer oder starker Vergrößerung

¹ Im bindegewebigen Zungenstroma des Wiedehopfes habe ich außerdem in der Nähe des Epithels zum Teil in Papillen kleine Nervenendapparate von kugelig oder mehr oder minder ellipsoidischer Form gesehen, über deren Natur ich nicht vollkommen ins klare kommen konnte. Es mochte sich am ehesten um hierher gehörige Endorgane von Nerven, oder vielleicht um solche, die mit den knäuelartigen zu identifizieren wären, handeln.

sehen, daß jener Niederschlag nichts anderes als Endgebilde von Nervenfasern darstellt. Die einzelnen Apparate sind in allen Schichten der Cutis zu beobachten. Zum größten Teil sind sie in die Länge gestreckt und verlaufen in der Mehrzahl mehr oder minder parallel zur Längsachse des Gaumens. Dieser Verlauf kann aber an manchen Stellen auch mehr oder minder gewunden sein, oder aber die einzelnen Apparate zeigen keine ausgesprochene gemeinsame Richtung. An Schnitten kann man aber auch die Wahrnehmung machen, daß die Apparate parallel, schief, oder auch senkrecht zur Hautoberfläche orientiert sind, vorausgesetzt, daß in denselben eine gewisse Dimension bevorzugt erscheint. Die Form dieser Gebilde ist in ihrer Totalität eine unregelmäßig vieleckige. Seltener sind abgerundete Formen zu beobachten. Die Dimensionen derselben erstrecken sich nach allen Richtungen, jedoch erscheinen sie gewöhnlich noch dabei nach einer Richtung gestreckt. Am besten kann man sich hiervon eine Anschauung machen durch eine vergleichende Betrachtung der Figuren 16, 17, 18, 44, 45 *nrt*.

Im allgemeinen kann man von diesen Endapparaten zwei Varietäten unterscheiden, von denen beide dicken markhaltigen Fasern entstammen. Diese zweigen schon in den tiefen Cutisschichten von den Nervenbündeln ab, nehmen einen unregelmäßigen Verlauf nach allen möglichen Richtungen (Fig. 17 *nm*) und machen den Eindruck von blauen Bändern. Sie sind mit zahlreichen RANVIERSchen Schnürringen versehen (Fig. 17, 18), aus denen mitunter mehrere ebenfalls markhaltige Fasern abzweigen, die ebenso nach verschiedenen Richtungen verlaufen. Verfolgt man eine Einzelfaser, so sieht man wie sie die Markscheide verliert und in eine feine Achsenfaser übergeht. Diese teilt sich einmal oder zu wiederholten Malen nacheinander (Fig. 17 *nm*). Die durch die erwähnte Teilung entstandenen dünnen Achsenfasern geben entweder direkt oder nach abermaliger eventuell wiederholter Teilung den Endapparaten die Entstehung. Durch vielfache nacheinander erfolgende sekundäre, tertiäre usw. Teilungen, die dicht gedrängt nacheinander erfolgen, zerfällt die Achsenfaser in ein System von sehr feinen Fibrillen, welche sich durch den Besitz außerordentlich zahlreicher unregelmäßiger verschieden großer Varicositäten auszeichnen. Jede Varicosität bildet gewissermaßen einen neuen Teilungspunkt, oder besser gesagt, die Varicositäten treten hauptsächlich in den Teilungspunkten auf. Die durch wiederholte Teilung entstandenen Fibrillen treten miteinander wieder in unregelmäßiger Weise in Verbindung, wodurch ein mehr

oder minder dichtes Netzwerk von Neurofibrillen entsteht. Die denselben anhaftenden Varicositäten (Verdickungen), welche sich bald durch eine dunklere bald durch eine lichtere Farbnuance auszeichnen, sind die in diesen Punkten kontrahierte Perifibrillärschicht, vermutlich aber auch Fibrillennetze. Indem nun die Fibrillenelemente nach allen möglichen Richtungen in durchaus unregelmäßigem Verlauf ziehen, kommen den fraglichen Apparaten jene erwähnten Formen zu. Sie stellen also Fibrillennetze von räumlicher Ausdehnung vor, wobei sie doch im allgemeinen gewöhnlich nach einer Richtung gestreckt sind (Fig. 16, 17 *nrt*). Mitunter kann man beobachten, daß von einem solchen Fibrillennetz eine Faser abgeht, welche nach einem gewissen Verlauf abermals einen solchen Apparat bildet. Letzteres geschieht wieder durch wiederholte Teilung und nachfolgende Netzbildung der betreffenden Faser. Auf diese Weise können von einer einzigen markhaltigen Nervenfasern eine ganze Anzahl von Endnetzen entstehen (Fig. 17), welche frei im bindegewebigen Stroma der Cutis gelegen sind. Etwaige besonders ausgebildete bindegewebige Hüllen u. dgl., welche die Apparate umgeben, oder zu denen dieselben in Beziehung treten, habe ich nicht beobachtet. Dies ist übrigens auch schon auf Grund der bei Säugetieren und beim Menschen (vgl. oben) gemachten Erfahrungen nicht einmal vorauszusetzen. Die Wirkungsweise der Apparate müssen wir uns, wie anderwärts, durch einfachen Kontakt mit dem Bindegewebe vorstellen. Diese hier beschriebenen Terminalnetze sind aber im Vergleich zu den nun zu beschreibenden recht klein. Es mag dies mit ihrer Abstammung von einer einzigen Nervenfasern in Zusammenhang stehen, wie dies DOGIEL (28) von den ähnlichen Apparaten der menschlichen Haut annimmt.

Neben den soeben beschriebenen Apparaten finden sich in der Vogelhaut auch Fibrillennetze von großer Ausdehnung vor. Auch diese sind in die Länge gestreckt und ihre Längsachse ist im allgemeinen parallel zur Körperachse gerichtet. In bezug auf die allgemeine Hautoberfläche zeigen sie zwar in der Regel eine parallele Orientierung, können aber auch schief oder fast senkrecht zu ihr orientiert sein. Ihr Verlauf ist ebenso nicht immer ein gestreckter, denn man kann unter Umständen auch solche von mehr oder minder gewundenem Verlauf beobachten. Sie liegen aber im allgemeinen tiefer als die ersteren und lassen sich daher in dieser sowohl, wie auch in Beziehung auf ihre Form und Konstitution noch besser mit den erwähnten RUFFINISCHEN Körperchen gewissermaßen vergleichen als die kleinen. Sie entbehren ganz ebenso wie die ersteren etwaige

bindegewebigen Hüllen und verhalten sich auch hinsichtlich ihrer Beziehung zum Bindegewebe, in dem sie eingebettet sind, von den ersteren nicht abweichend. Sie entstammen dicken, wie Bänder aussehenden markhaltigen Fasern, welche mit zahlreichen RANVIERSchen Einschnürungen (Fig. 18 *nm*, *Rr*) versehen sind, die sich von den tiefliegenden Nervenbündeln absondern und sich durch einen unregelmäßigen nach allen möglichen Richtungen hinziehenden Verlauf auszeichnen. Nach Verlust der Markscheide geht eine derartige Nervenfasern in einen Achsencylinder über, welcher sich oft oder in der Regel, seltener nicht, fast in unmittelbarer Nähe der Myelinscheide in mehrere (2—3—4) Achsenfasern spaltet, welche ihrerseits einen divergenten Verlauf nehmen, sich jedoch an dem Aufbau eines und desselben Apparates betätigen, nicht aber, wie die vorhin beschriebenen einzeln zu den besonderen, kleinen Apparaten hinführen. Aus diesem Grunde schon, meine ich mit DOGIEL (l. c.), daß diese Apparate der zweiten Art in hohem Grade jene der ersteren an Mächtigkeit und Ausdehnung bei weitem überragen. Die erwähnten durch Teilung des Achsencylinders entstandenen Achsenfasern sind ebenso wie alle ihre ferneren Abkömmlinge mit großen Varicositäten ausgestattet, welche aus dichten Netzen von Neurofibrillen bestehen (Fig. 18). Ferner ziehen die Achsenfasern auch nach verschiedenen Richtungen des Raumes hin, wodurch bewirkt wird, daß die Apparate zunächst ein baumkronenartiges Aussehen haben. Letzteres läßt sich vielleicht am meisten mit der Krone einer Pinie vergleichen. Es handelt sich aber auch in diesem Falle nicht um eine echte baumartige Verzweigung, sondern um ein Netz von Neurofibrillen. Denn es teilt sich eine jede der genannten Achsenfasern wiederholt und fortgesetzt. Die abzweigenden Fibrillen nehmen einen verschiedenartig gewundenen, unregelmäßigen Verlauf und treten hierbei mit benachbarten Fibrillen in Verbindung. An diesen Verbindungspunkten sind gewöhnlich Varicositäten, d. i. die erwähnten Neurofibrillennetze, zu beobachten. Aber die Anschwellungen finden sich auch an den verschiedensten Stellen der einzelnen Fibrillen in unregelmäßiger Form und Größe vor. Durch ein derartiges Verhalten kommt schließlich ein Apparat zu stande, welcher einem verhältnismäßig voluminösen, mehr oder weniger stark in die Länge gestreckten Netz von Neurofibrillen entspricht. Von diesem Netz ziehen in der Regel einzelne Fasern ab und begeben sich zu andern Apparaten, oder aber bilden eventuell kleine Apparate. Letzteres ist wohl selten der Fall. Der erstere Fall ist augenscheinlich immer

zu beobachten. In dieser Weise wird zwischen den einzelnen Apparaten ein direkter Zusammenhang bewirkt (Fig. 18).

Neben den dicken markhaltigen Nervenfasern beobachtet man allenthalben im Corium auch zahlreiche dünne, marklose, jedoch in der Regel mit Kernen (der SCHWANNschen Scheide) versehene Fasern (Fig. 17, 18 *ns*), welche sich neben der Bildung gewisser anderer, weiter noch zu beschreibender Apparate, aller Wahrscheinlichkeit nach an dem Aufbau von den beschriebenen ähnlichen Nervennetzen beteiligen, welche jedoch aus sehr dünnen, fast nur aus Punktreihen bestehenden Fibrillen zusammengesetzt sind (Fig. 18 \times). Derartige zierliche Netze liegen teils abseits von den beschriebenen, teils aber scheinen sie unter Umständen mit den Hauptnetzen in Beziehung zu stehen, oder aber es handelt sich in diesem Falle um Vasomotoren. Letzteres ist jedoch nicht wahrscheinlich, da ja Vasomotorennetze nicht von derart voluminöser Form sein können, weil sie sich den Gefäßen anschmiegen.

2. Knäuelartige Terminalnetze in den Cutispapillen.

(Fig. 24, 25 *nk*.)

Knäuelartige Nervenendigungen wurden, und zwar sowohl eingekapselte wie nicht eingekapselte, freie, in der menschlichen Haut zu wiederholten Malen von DOGIEL (17, 18, 20, 26, 27, 28) in den Coriumpapillen beschrieben. Bei allen übrigen Wirbeltieren sind derartige Endapparate noch nicht gesehen worden. Mir ist es gelungen ähnliche Apparate auch bei Vögeln mittels der Methylenblaufärbung nachzuweisen. Bisher habe ich dieselben in den großen Cutispapillen, welche in die Hornzähne des Gaumens hineinragen, beobachtet, und es ist unzweifelhaft, daß sie an den nämlichen Orten auch bei allen andern Vögeln, sowie auch bei Säugetieren vorhanden sein müssen.

Vom cutanen Nervengrundgeflecht gelangen mehrere markhaltige (*nm*) sowie auch dünne marklose (*ns*) Fasern in die Hornpapillen. Einige dieser markhaltigen Fasern beteiligen sich an der Bildung von knäuelartigen Endapparaten. Nach einem gewissen Verlauf in der Papille verlieren diese Fasern die Markscheide und ziehen weiter in Form von verhältnismäßig dicken, mitunter mit großen elliptischen Varicositäten versehenen (Fig. 25 *nm*) Achsenfasern, welche zur Bildung der Endknäuel schreiten. In der Fig. 24 sind zwei solcher Gebilde bei geringer Vergrößerung zu sehen (*nk*). Das eine liegt tief an der Basis einer links seitlichen Erweiterung der Papille, das

andre mehr oder weniger im Scheitel der bindegewebigen Papille. Der letztere Terminalapparat ist in der Fig. 25 bei starker Vergrößerung mit dem Immersionssystem dargestellt. Unmittelbar nach der letzten großen Varicosität sieht man die plötzlich auffallend dünn gewordene Achsenfaser eine kurze Strecke weit nach oben, d. i. gegen die Papillenspitze ziehen und V-förmig in zwei Achsenfasern zerfallen. Die eine zerfällt nach einem längeren geschlungenen Verlauf ihrerseits in drei Äste, welche nicht weit voneinander entfernt nach verschiedenen Richtungen ziehen. Nach längerem oder kürzerem bogenförmigen Verlauf teilen sich auch diese wiederholt und vereinigen sich mit andern schleifenartigen Fibrillen derart, daß man ihre Zugehörigkeit zu dieser oder jener Faser nicht mehr feststellen kann. Die zweite aus der ersten Teilung der Achsenfaser hervorgegangene Fibrille begibt sich nach einem ebenfalls geschlungenen Verlauf zu den Teilungselementen der ersteren und teilt sich oder gibt nach verschiedenen Richtungen laterale Fibrillen ab, welche sich mit jenen der ersteren vereinigen. Durch diese wiederholte und fortgesetzte Teilung und Vereinigung der Fasern, und indem die Teilungselemente sich nicht weit voneinander entfernen, aber einen schleifenartig geschlungenen Verlauf zeigen, kommt die Bildung eines knäuelartigen Gebildes zustande, dessen Fibrillen durch die erwähnte fortgesetzte Vereinigung mit benachbarten Fibrillen ein geschlossenes Netz bilden. Man kann wohl deutlich erkennen wie die Fibrillen dieses knäuelartigen Netzes namentlich in jenen Teilen, wo sie weiter voneinander entfernt sind, dick sind, was auf den Besitz von reichlicher Perifibrillärsubstanz zurückzuführen ist oder sie sind Fibrillenbündel bzw. Neurofibrillennetze. Sonst sind die Fibrillen mit gewöhnlichen Varicositäten versehen. Wir werden weiter unten sehen wie Fibrillen zum Unterschiede von diesen ein lockeres Netz bildenden, an solchen Stellen (Tastscheiben und Tastkolben), wo sie sehr dicht angeordnet und in einer gemeinsamen Perifibrillärsubstanz eingebettet sind, eine außerordentlich dünne Beschaffenheit zeigen. Zum Unterschiede von den baumartigen macht diese Art von Nervenendigung den Eindruck eines knäuelartig entwickelten Fibrillennetzes. Im übrigen paßt für diese Terminalapparate fast genau die von DOGIEL gegebene Beschreibung in der Haut und im Nagelbett des Menschen (l. c.). Dieser Forscher erwähnt von dem Nervenknäuel des Menschen, daß von einer Achsenfaser auch mehrere Knäuel nacheinander gebildet werden können, oder daß von dem Knäuel mitunter Fasern abziehen, welche sich noch in den oberflächlichen Cutisschichten an der Bildung anderer

Apparate beteiligen, so der papillären Netze und Schleifen, u. ä. Während aber die Papillen der menschlichen Haut schlank sind und die Endknäuel vielleicht infolgedessen mehr oder weniger in die Länge gestreckt erscheinen, zeigen die in den weiten Hornpapillen der Vögel gelegenen einen eher kugeligen oder abgeflachten Bau (Fig. 24 und 25). Von dem unteren Knäuel der Fig. 24 sieht man Fasern wegziehen, welche sich an dem Aufbau der links unten in den oberflächlichen Cutisschichten gelegenen dichten Terminalnetze (*dtn*) beteiligen. Ebenso sieht man eine andre Faser nach oben ziehen und verschwinden. Es ist somit auch in diesem Punkte, wie in der ganzen Zusammensetzung, d. i. im Aufbau der Apparate eine gewisse Übereinstimmung mit jenen Nervenknäueln der menschlichen Haut, nur mit dem allgemeinen Unterschiede, daß die letzteren bei weitem komplizierter und dichter sind, zu beobachten und es ist, wie ich glaube, höchst interessant, daß sich die bisher nur aus der menschlichen Haut bekannten Gebilde auch in der Mundhaut der Vögel vorfinden. Es ist ferner evident, daß diese Terminalapparate sich überall bei den Säugetieren nicht wie bei den Vögeln nur an gewissen Stellen, sondern überall in der (nicht oder nur schwach behaarten) Haut vorkommenden Cutispapillen vorfinden müssen. Übrigens dürften sie an analogen Stellen auch bei den Reptilien und vielleicht auch bei den übrigen Vertebraten vorkommen.

3. Lockere Terminalnetze in den Cutispapillen.

(Fig. 12, 19, 20, 24, 26, 27, 28, 44, 47, 51, 64 *ltn*.)

Von den markhaltigen Nervenfasern, welche in der oberflächlichen papillenlosen Cutisschicht durch den Zerfall jener Nerven entstehen, welche dem Grundgeflecht entstammen, ziehen einige bald geradewegs bald in schräger Richtung, bald auch, nachdem sie vorerst eine Strecke weit längs der papillenfreien Cutisoberfläche verlaufen sind, gegen die in der Vogelhaut nicht häufigen, an gewissen Stellen jedoch geradezu sehr dichten (Fig. 26) Cutispapillen und dringen in dieselben ein. Auf dem Wege dahin teilen sie sich noch zuweilen. Indem sie nun ihre Markscheiden verlieren, werden sie zu Achsenfasern, welche ihrerseits wieder in eine Anzahl verschieden dicker varicöser Fäden zerfallen. Die letzteren teilen sich ebenfalls wiederholt, und, indem diese durch fortgesetzte Teilung hervorgegangenen Fibrillen von durchaus varicöser Beschaffenheit nach den verschiedensten Richtungen in gewundenem Verlaufe hinziehen, verbinden sie sich miteinander und bilden innerhalb der Papillen ein

verhältnismäßig lockeres geflechtartiges Netz, welches meistens in den oberflächlichen Cutisschichten der Papillen liegt (*ltn*). Bei der Betrachtung dieser Nervenendigungen mit dem Immersionssystem kann man sich überzeugen, daß es sich auch in diesem Falle nicht etwa um Überkreuzungen von Fibrillen, sondern um beträchtliche Verschmelzungen handelt. Am besten sieht man dies an den Methylenblaupräparaten. In den Kreuzungspunkten ist stets eine größere Menge Perifibrillärsubstanz angehäuft, weshalb an dieser Stelle fast immer die gewissen Varicositäten auftreten. Letztere finden sich jedoch auch sonst an den Fibrillen, beziehungsweise den Fibrillenbündeln vor. Von dieser Art Nervenendapparaten kann man sagen, daß dieselbe überall in den Cutispapillen zu finden ist; sie ist geradezu die gewöhnliche Innervation der Papillen. Oft ist außer dieser Nervenendigung in den Papillen überhaupt keine andre zu finden (Fig. 12, 26, 28, 64 *ltn*). Von diesem Nervenendapparat scheinen keine Fibrillen in das Epithel überzugehen, da man, — am deutlichsten in den schmalen — Cutispapillen, namentlich im Scheitel derselben die Fibrillen deutliche Schlingen bilden sieht (Fig. 26, 64 *ltn*). Einige Fäden dieses Netzes lagern sich an die Gefäßschlingen; es ist aber nicht leicht zu entscheiden, ob sie mit den Capillaren tatsächlich in Kontakt, d. h. in physiologische Beziehungen treten oder ob sie bloß in ihrem Verlauf den Capillarschlingen folgen. Manchmal sind tatsächlich auch lockere Netze von Gefäßnerven zu beobachten, es ist aber, wie gesagt, äußerst schwer zu entscheiden, ob sie von jenen Fasern herkommen oder von besonderen Nerven.

Aber nicht nur in den Mundteilen der Vögel, sondern auch allenthalben in den Cutispapillen der menschlichen und der Säugetierhaut finden sich diese Nervenapparate vor. Ich kenne sie von den Cutispapillen der Zungenoberfläche verschiedener Säugetiere her (9, Fig. 1, 2, 5), ebenso aus dem harten Gaumen (6, Fig. 2, 3) und der Hundennase (10)¹. Beim Menschen wurden sie von RUFFINI (71, 72) und von DOGIEL (27, 28) beschrieben und abgebildet. Bei den Vögeln habe ich sie in den Cutispapillen der Zunge und des Gaumens vorgefunden. In den Papillen der Zungenspitze dürften sie die einzige Art von sensiblen Nervenapparaten sein (Fig. 28 *ltn*). An dieser letzteren Stelle glaube ich denn doch neben den cutan gelegenen Schlingen, im Einklang mit DOGIEL (28), einzelne Fibrillen dieses Netzes ins Epithel verfolgen zu können (Fig. 28 *nie*).

¹ Auch die Nervenendausbreitungen in der Haarpapille dürften in diese Kategorie von Endapparaten einzubeziehen sein (11, 12).

4. Baumartige Endnetze in den oberflächlichsten Cutisschichten (Basalmembran).

(Fig. 19, 20, 21, 22, 23 *tn*, 24, 27, 44, 61 *b*, *dtn*, 63 *a*, *tn*, 64 *dtn*, 66 *tn*.)

Diese Nervenapparate sollten eigentlich den unter 1 beschriebenen dichten baumartigen zur Seite gestellt werden, da sie ja so gut wie dieselben Endausbreitungen von Nerven bilden und ebenfalls in der Cutis liegen. Nichtsdestoweniger halte ich es für angemessener, dieselben aus mehreren Gründen nicht nur separat zu beschreiben, sondern auch geradezu als besondere Endapparate zu erachten. Zu dieser Auffassung bestimmt mich namentlich der Umstand, daß diese Apparate nicht ausschließlich cutan sind, sondern, daß sie auch zum Epithel in gewisse Beziehungen treten. Aber auch ihre Lage und Lagerungsweise, sowie ihre Ausbreitung sprechen, meiner Meinung nach, dafür, daß es sich in diesem Falle zwar nicht um prinzipiell verschiedene, aber sich dennoch hinlänglich voneinander distinguierende Endapparate handelt. Zudem kommt noch hinzu, daß sich die Äquivalente derselben bei Säugetieren, wie man wohl vermuten darf, bereits einer allgemeinen Bekanntschaft erfreuen. Sie gehen in der Literatur gewöhnlich unter dem Namen »Endbäumchen« oder auch »Endbäumchen an der Basalmembran«. Der erste, welcher derartige Nervenapparate beschrieben hat, ist, soweit ich die Literatur beherrsche, SZYMONOWICZ (77). Unter der letzterwähnten Bezeichnung beschrieb SZYMONOWICZ an der Grenze zwischen der Cutis und der Epidermis des Schweinerüssels einen geflechtartigen Nervenendapparat, der aus einer oder auch aus mehreren markhaltigen Fasern hervorgeht und von dichter Beschaffenheit ist. Nie beobachtete er, daß von diesem Geflecht Fasern ins Epithel übergingen. Dieses Nervenendgebilde stellte er in Parallele zu jenem, welches er gleichzeitig sowohl an der Glashaut der Schweinetasthaare, als auch jener der weißen Maus beschrieb. Er sprach auch die Vermutung aus, daß diese Nervenapparate vielleicht mit jenen zu identifizieren wären, welche RANVIER (63) als »terminaisons hederiformes« beschrieben hatte. Wäre dies tatsächlich der Fall — RANVIER drückt sich über die fraglichen Gebilde nicht sehr genau aus —, dann müßte er als der Entdecker und erste Beschreiber derartiger Apparate gelten. Sonst wurden derartige Gebilde von SMIRNOW und DOGIEL (22, 27, 28) im Herzen des Menschen, in der Haut der Fingerbeere und des Nagelbettes, von ARNSTEIN-PLOSCHKO (3) in der Epiglottis des Hundes und von mir (5, 6, 9, 10, 11, 12) im harten Gaumen, an der Unter-

seite der Zunge, in der Hundenase, an der Basis der pufferförmigen Epitheleinsenkungen des Maulwurfrüssels beschrieben und auch abgebildet. Bei den niederen Wirbeltieren sind Nervenapparate dieser Art wie auch noch viele andre überhaupt noch nicht dargestellt und somit auch nicht nachgewiesen worden. Was die Vögel betrifft, so ist mir in bezug auf diese Art von Nervenendigungen nur eine einzige kurze Erwähnung von SZYMONOWICZ (78) bekannt, welche über diese Art von Nervenendgebilden handelt. Im Kapitel »C. Freie Nervenendigungen« sagt nämlich SZYMONOWICZ (S. 351) folgendes: »Neben diesen freien Nervenendigungen innerhalb der Epidermis bemerkte ich an Gold-, sowie an Methylenblaupräparaten baumförmige Verzweigungen im oberen Teile der Cutis unmittelbar unter der Epidermis. Dieselben enden frei an der Grenze von Epidermis und Cutis und entsprechen vollständig den Endigungen, welche ich in der Schweineschnauze beschrieben habe.« Danach erscheint SZYMONOWICZ als der Entdecker dieser Nervenendigungen bei den Vögeln und zwar speziell bei der Ente. Leider hat dieser Forscher seine Arbeit in dieser Hinsicht nicht auch wenigstens mit den entsprechenden Illustrationen versehen und sich überhaupt nicht auf eine, wenn auch noch so kurze Beschreibung eingelassen. Heute sind wir wohl auf dem Standpunkt angelangt, zu sehen, daß diese Art von Nervenendigung nicht nur in der Haut des Menschen, sondern auch ganz allgemein bei den Säugetieren, und zwar bei den letzteren an nackten Hautstellen — wie dies übrigens auch mit vielen andern Arten von Nervenendapparaten der Fall ist — eine sehr hervorragende Rolle spielt.

Da sie nun auch bei den Vögeln tatsächlich vorkommt, konnte sie mir auch nicht entgehen. Ich habe vielmehr festgestellt, daß diese Nervenapparate auch in dieser Tiergruppe eine recht allgemeine Verbreitung genießen. Ich habe sie sowohl mit Chromsilberimprägnierung als auch mittels der Methylenblaufärbung dargestellt und an der Grenze zwischen Cutis und Epidermis der verschiedensten nackten Hautstellen beobachtet: Im weichen Rand des Ober- und Unterschnabels (Ente), im Gaumen (Sperling, Wiedehopf, Huhn, Wasserralle), in der Zunge und zwar sowohl an der glatten Fläche der Ober- und Unterseite, als auch ganz besonders entwickelt in den Cutispapillen der Zunge (Sperling, Fig. 27 *dtu*). Am deutlichsten und schönsten imprägniert fand ich diese Gebilde in den Cutispapillen der Hornzähne des Gaumens (Fig. 24 *dtu*) und der Zunge (Fig. 20, 21). Auch an der Schleimbaut des Rachens sind diese Apparate zu finden (Fig. 19 rechts oben *tn*). In der Fig. 16 ist rechts oben ein freies cutanes

Endnetz (*net*) zu sehen, welches nicht nur bis ans Epithel hinanreicht, sondern hier direkt längs der Epithelgrenze verläuft und auf diese Weise ein dichtes Terminalnetz an der Basalmembran bildet.

Die markhaltigen Nervenfasern, welche die in Rede stehenden Terminalapparate hervorgehen lassen, entstehen aus dem oberflächlicheren cutanen Grundgeflecht markhaltiger mit sehr zahlreichen RANVIERSchen Einschnürungen versehener Fasern, welche aus den tief liegenden, nach den verschiedensten Richtungen bald einzeln, bald in kleineren Stämmchen verlaufenden, durch wiederholte Verzweigungen in den RANVIERSchen Schnürringen hervorgegangenen markhaltigen Nerven gebildet werden. Eine derartige Teilung dritten oder vierten Grades ist in Fig. 30 zu sehen, jedoch handelt es sich in diesem Falle um Nerven, welche Terminalapparate anderer Art bilden (MERKELSche Körperchen).

Die Myelinfasern des Grundgeflechtes verteilen sich nach den verschiedensten Richtungen und begeben sich zu den diversen Endapparaten. Einige zerfallen nach baldigem Verlust der Myelinscheide in eine Anzahl von Achsenfasern, welche nach allen Seiten auseinander treten, sich vielfach wiederholt teilen und dadurch in immer mehr varicösere Achsenfibrillen zerfallen, welche sich vielfach miteinander vereinigen, wodurch ein recht kompliziertes Netzwerk von varicösen Achsenfibrillen gebildet wird. Oft genug sieht man, daß sich an der Bildung eines solchen Netzwerkes auch zwei oder mehrere markhaltige Nervenfasern von verschiedenen Seiten her beteiligen (Fig. 23). Die Fibrillennetze der einzelnen Fasern vereinigen sich dann zu einem kontinuierlichen Apparat, welcher sich auf weite Strecken hinzieht und dabei den verschiedenen Unebenheiten der Cutisoberfläche beziehungsweise der Epithelbasis folgt. Dieses Verlaufes hat schon SZYMONOWICZ (77) Erwähnung getan. Ich habe aus den vergleichenden Betrachtungen von Präparaten der verschiedenen miteinander in Zusammenhang stehenden Hautgebilde den Eindruck gewonnen, daß sich diese Art von Nervenendapparaten überall in der Haut vorfindet und daß alle diese Terminalapparate miteinander in Zusammenhang stehen. Es kommen noch jene an der Basalmembran der Cutispapillen hinzu. Durch dieses Verhalten wird es klar, daß die gesamte Oberfläche der Cutis mit einem kontinuierlichen Netz von Neurofibrillen, hervorgegangen aus markhaltigen Nervenfasern, versehen ist. Ohne Zweifel handelt es sich in diesem Falle um einen sensiblen Apparat. Dieses Verhalten der Nerven kann man übrigens nicht nur in den Mundteilen, sondern auch sonst

überall an den nackten Hautstellen beobachten. Wie gesagt, sind die Netze bald dichter, bald weniger dicht; dies scheint hauptsächlich vom Grade der Nervenfärbung abhängig zu sein, so zwar, daß bei gelungener Färbung die Netze reichlicher, bei weniger gut gelungener jedoch spärlicher erscheinen. Ich habe den Eindruck gewonnen, daß an mehr exponierten Stellen die Netze reichhaltiger, an weniger exponierten, so z. B. in den Vertiefungen zwischen den Hornzähnen oder zwischen den Gaumenhöckern bei Vögeln und den Gaumenleisten bei Säugetieren, auch entsprechend lockerer sind. Diesen Netzen gesellen sich wohl noch solche hinzu, welche zu den Capillaren in Beziehung treten (Fig. 19 *bl*, rechts). An Quer- oder Längsschnitten kann man beobachten, daß dieses Netz stellenweise oder bei gut gelungener Färbung eine gewisse, mitunter auch recht ansehnliche Mächtigkeit hat. Es handelt sich also durchaus nicht etwa um eine flächenhafte Nervenendausbreitung allein. Die Endapparate dieser Art lassen sich somit in dieser Beziehung ebenso wie jene unter 1 beschriebenen, wie ich glaube, am besten noch mit der Krone einer Pinie vergleichen, jedoch mit der ausdrücklichen Bemerkung, daß es sich dem Aussehen nach um eine baumartige Endausbreitung handelt, wobei aber die Fibrillen miteinander in Verbindung treten und so ein geschlossenes Netz bilden. Oft genug habe ich ferner, wie auch andre Forscher (DOGIEL, ARNSTEIN-PLOSCHKO) Gelegenheit gehabt, die Beobachtung zu machen, daß einzelne Fibrillen dieses Netzes in das Epithel, jedoch niemals tief in dasselbe eindringen und hier ein förmliches pericelluläres Netz bilden (Fig. 22, 23). In dieser letzteren Beziehung haben die Meinungen der Untersucher gewechselt. SZYMONOWICZ glaubt, daß von diesem Endapparat niemals Fasern ins Epithel eindringen. Ähnlicher Meinung war auch ich anfangs, bis mich die fortgesetzte Beschäftigung mit diesem Gegenstande belehrte, daß diese Auffassung auf einer unvollständigen Färbung der Fasern beruht. Ebenso war SZYMONOWICZ und nach ihm andre der Meinung, daß es sich um einen baumartig verzweigten, mit freien Endästchen versehenen Apparat (Geflecht) handelt. Die Beobachtung dieses Endgebildes mit scharfen Immersionssystemen belehrte mich aber nicht nur bei den Vögeln, sondern auch an den Tasthaaren und andern Hautgebilden von Säugetieren, daß die einzelnen varicösen Fasern in organische Verbindung miteinander treten, wodurch ein vollkommen geschlossenes Netz von Neurofibrillen bzw. von Neurofibrillenbündeln entsteht.

Von geradezu klassischer Ausbildung fand ich dieses Terminal-

netz in einer Hornzahnpapille der Sperlingszunge (Fig. 20 und 21). Beide Figuren stammen aus Schnitten derselben Serie durch einen Zungenhornzahn. Im bindegewebigen Stroma des in Fig. 20 abgebildeten längsdurchschnittenen Zungenhornzahns sieht man einige Capillaren (*bl*) emporziehen. Mit diesen verlaufen auch zahlreiche Nerven (*nm*), welche ein Geflecht bilden. Von diesem Geflecht entstehen lockere Terminalnetze (*ltm*) und rechts unten ein außerordentlich dichtes baumartiges aus ungemein zahlreichen, stark varicösen Fibrillen bestehendes Endnetz (*tm*). Man ersieht aus der Figur, daß dieses Netz eine gewisse Mächtigkeit hat, daß es sich in den oberflächlichsten Schichten der Cutis ausbreitet, an die Epidermis heranreicht und auch, wenn nur einzelne, ebenfalls genetzte Fibrillen in die untersten Epithelschichten entsendet. An einem nächsten optischen Schnitt der Serie (Fig. 21) sieht man den nämlichen Endapparat von der Fläche. Man sieht wie reichlich sich die markhaltigen Fasern (*nm*) verzweigen, wie die durch vielfach sich wiederholende Teilung hervorgehenden stark varicösen Fibrillenbündel und einzelnen Neurofibrillen miteinander in Verbindung treten und ein außerordentlich kompliziertes Netz bilden. Aus dem Vergleich der einzelnen Schnitte der Serie geht hervor, daß auch hier diese Terminalapparate nicht etwa Gebilde von beschränkter Verbreitung oder Größe darstellen, sondern daß es sich hier um kontinuierlich miteinander in Zusammenhang stehende Apparate, hervorgegangen aus mehreren Nervenfasern, handelt. Wie kompliziert diese Apparate sind, davon kann uns ein einziger Blick auf die beiden Figuren besser belehren, als jede noch so eingehende Beschreibung. Ich bemerke noch, daß die beiden Figuren — und übrigens alle auf den dieser Schrift beigefügten Tafeln befindlichen Figuren — bei verschiedenen Fokaldistanzen oder Einstellungen gezeichnet sind.

Schließlich möchte ich noch einige Erwägungen über die Funktion dieser Nervenendorgane vorbringen. Allgemein ist man der Meinung, daß die fraglichen Gebilde (Endbäumchen) Endapparate sensibler Nerven sind, ohne dies in irgend welcher Weise weiter zu begründen. Nun kommen aber diese Apparate neben andern vor, von denen man mit bei weitem größerem Recht dasselbe aussagen kann und dies auch wirklich tut. Zu diesen letzteren zählen namentlich die insbesondere bei den höchsten Wirbeltieren überaus verschiedenartigen Gefühlskörperchen. Auf Grund dieser Erfahrungen könnte man mit demselben Recht den baumartigen Nervenendnetzen auch eine andre physiologische Deutung geben. Hier kommt nun

ein Umstand in Erwägung, auf den hin man unsern Apparaten nur die Deutung als sensible Nervenendorgane geben kann.

Schon MERKEL hat in seiner monographischen Arbeit (54) im Kapitel über die »Tastzellen und Tastkörperchen bei Vögeln«, in dem Passus über die Ordnung der Sumpfvögel, aus welcher Gruppe er den Wasserläufer (*Totanus stagnalis*), den Strandläufer (*Tringa cinerea*) und die Kronschnepfe (*Scolopax arcuata*) zur Untersuchung verwendete, erwähnt: »Die Untersuchung der Zungen der genannten Vögel hat nur negative Resultate ergeben, so daß ich glauben muß, daß die Tastzellen hier ebenso, wie schon bei *Sterna* vollkommen fehlen.« Hinsichtlich des Vorkommens anderer Gefühlkörperchen (Kolbenkörperchen) geht er im betreffenden Kapitel, was die Anwesenheit von derartigen Körperchen in der Zunge betrifft, über diese Vogelgruppe hinweg, wohl das beredteste Zeugnis hierfür, daß er sie hier ebenso wie die vorher erwähnten nicht vorgefunden hat. Wenn sich nun zwar auch voraussetzen läßt, daß sich dieses Organ bei diesen Vögeln durch eine geringe Empfindlichkeit auszeichnet, so kann man ihm eine gewisse Empfindlichkeit doch nicht absprechen. Daß aber die Empfindlichkeit der Sumpfvogelzunge nur im Epithel, wo die intraepithelialen »einfachen Nervenenden« MERKELS wohl zu finden waren, und nicht auch im bindegewebigen Stroma der Zunge vorhanden wäre, ist unter keinen Umständen vor auszusetzen. Nach den Ergebnissen von MERKELS Untersuchungen aber muß man eigentlich diese Voraussetzung machen, was als Widerspruch ohne weiteres einleuchtet.

Ich habe aus der Ordnung der Sumpfvögel die Wasserralle (*Rallus aquaticus*) in bezug auf die Innervation des Gaumens, des Unterschnabels und der Zunge mit Methylenblau untersucht, wobei ich zufriedenstellende Resultate erhielt. Die Ergebnisse dieser Untersuchung stimmten mit jenen MERKELS bis auf ein gewisses Plus, zu welchem MERKEL mit seiner Methode nicht hat gelangen können, überein. Auch hinsichtlich der negativen Befunde in bezug auf etwaige Gefühlkörperchen in der Zunge stimmen meine Beobachtungen mit jenen MERKELS überein. Es zeigte sich, daß die mit einer dicken Epithellage versehene Zunge von *Rallus* im Vergleich mit den Zungen anderer von mir untersuchten Vögel von nur verhältnismäßig wenigen Nerven versorgt wird. Ich habe nur dünne Stämmchen markhaltiger Fasern beobachtet, welche den Gefäßen entlang verlaufen, sich in dünnere Stämmchen und einzelne Fasern zerteilen und den Capillaren folgend einesteils an diesen selbst mit Netzen endigen, wie dies schon

oben beschrieben wurde, andernteils die gewissen stromalen baumartigen Endnetze, sowie namentlich jene an der Basalmembran bilden, welche jedoch nur von geringer Ausdehnung und recht lockerer Beschaffenheit sind. Außerdem dringen wenige Fasern ins Epithel und bilden hier die später zu besprechenden intraepithelialen Endverzweigungen. Gefühlkörperchen irgendwelcher Art, sowie knäuel- und schlingenartige intrapapilläre Endnetze habe ich, wie dies auch ohne weiteres zu ersehen ist, schon wegen des Mangels an Cutispapillen, durchaus vermißt. Ich fand aber, daß neben den sensiblen Endnetzen der Capillargefäße im bindegewebigen Zungenkörper und den baumartigen Terminalnetzen keine andern Endorgane vorkommen. Auf Grund dieser Tatsache, sowie in Erwägung des Umstandes, daß es in diesem Zungenteil wie auch anderwärts in der Cutis sensible Apparate geben muß, ergibt sich die zwingende Notwendigkeit, daß diese baumartigen Terminalnetze sensible Nervenendapparate sind. Dieser auf Umwegen, also indirekt, gewonnene Beweis muß wohl für alle nach der topographischen Lage und dem histologischen Aufbau analogen Gebilde in den andern Körperteilen eben dieselbe Geltung haben. Daher glaube ich hierdurch den Nachweis erbracht zu haben, daß die baumartigen Nervenendapparate sensible Organe sind. Sie kommen, wie bei den Sumpfvögeln, bei *Sterna* unter den Schwimvögeln und den Raben, übrigens vielleicht auch noch bei andern als ausschließliche sensible Endapparate in wenig empfindlichen Organen (Zungen) allein, oder in empfindlichen zusammen mit besonderen Gefühlorganen vor. Auf diese Tatsache hat schon SZYMONOWICZ (77) hingewiesen, indem er von seinen »baumartigen Endverzweigungen an der Basalmembran« sagt, daß sie hauptsächlich dort vorkommen (Schweineschnauze), wo nur verhältnismäßig wenige Tastzellen zu finden sind. Hinsichtlich ihrer Tastfunktion dürften sie mehr oder weniger diffuser, die gewissen Gefühlkörperchen mehr spezifischer Natur sein.

II. Nervenendapparate mit Nebenorganen (zellige Tastapparate, Tastkörperchen).

Unter diesen Apparaten verstehe ich alle jene, welche auch von den Vögeln her in der Literatur unter verschiedenen Namen ganz wohl bekannt sind, von denen man nur wenige auch mit den neuen Methoden untersucht hat, wodurch man aber in die Lage gekommen ist, sie in allen Teilen ihrer wahren Bildung nach zu kennen. Über andre herrscht in der Literatur trotz der Kenntnis ihrer Existenz, namentlich in dem Endverhalten der zutretenden Nerven, noch immer-

fort so gut wie vollständiges Dunkel. Die Apparate dieser Kategorie sind Endigungen sensibler Nervenfasern, welche nicht frei im bindegewebigen Stroma der Cutis liegen und so mit diesen bindegewebigen Elementen in Kontakt treten, sondern die in Beziehung zu zelligen Gebilden stehen. Diese letzteren Gebilde sind entweder ein-, zwei- oder auch mehrzellig. Die zwei- und mehrzelligen zeigen entweder ein unregelmäßiges gruppenartiges Aneinandertreten von Zellen oder aber stellen ein einheitliches Gebilde von regelmäßigem zelligen Aufbau dar. Und diese letzteren hinwieder sind es meist, welche ihrerseits von besonders geformten bindegewebigen Gebilden umgeben werden. So kommt es zur Bildung von einfachen und auch recht komplizierten Körperchen, zu deren zelligen Elementen die Endausbreitungen gewisser sensibler Nerven in intime Beziehungen treten. Nerven anderer Art treten in ihren Endigungen mit dem zelligen Körperchen als solchem in Kontakt, und es kommt auf solche Weise zur Ausbildung von zuweilen sehr komplizierten Gebilden. Unter diesen Endapparaten unterscheidet man also sehr verschiedene, von durchaus einfachen einzelligen bis zu kompliziert gebauten vielzelligen. Man könnte daher verschiedene Arten derselben unterscheiden. Dies ist jedoch aus verschiedenen und namentlich schon aus dem Grunde nicht tunlich, weil erstlich einmal zwischen den einzelnen verschiedenen Apparaten Übergänge vorzufinden sind und zweitens diese verschiedenartigen Gebilde auch unmittelbar nebeneinander zu finden sind. Immerhin muß man aber zunächst zwei Hauptgruppen unterscheiden: MERKELSche Körperchen und Kolbenkörperchen. Die MERKELSchen Körperchen zeichnen sich durch den Besitz von ausgesprochenen sogenannten Tastscheiben als Nervenendgebilde, die Kolbenkörperchen hingegen haben den charakteristischen Aufbau aus einer Doppelsäule von gegeneinandergekehrten wurstförmigen Zellen, welche einen Hohlraum einschließen, durch welchen die kolbige Achsenfaser des zutretenden Nerven hinaufzieht. In der Reihe der MERKELSchen Körperchen können wieder einzellige oder einfache und mehrzellige oder zusammengesetzte unterschieden werden. Zwischen den einen und den andern gibt es organisch zusammengehörige zweizellige und mehr oder minder locker miteinander verbundene Gruppen einzelliger Übergangsformen. Diese sind entweder frei oder mit besonderen bindegewebigen Hüllen umgeben, und danach können sie in Gruppenkörperchen mit einer besonderen Modifikation von charakteristischem zelligem Aufbau, den Zungentastkörperchen mancher Vögel im engeren Sinne und in GRANDRYsche Körperchen unterschieden

werden, welche ebenfalls durch Übergangsformen mit den einfachen MERKELschen Körperchen in verwandtschaftlicher Verbindung stehen.

Die Kolbenkörperchen kann man ganz unabhängig von den verschiedenen Formen derselben, welche von älteren Autoren (KRAUSE [43], MERKEL [54], AXEL KEY und RETZIUS [42]) unterschieden werden, auf zwei schon nach dem äußeren Habitus deutlich geschiedene Formen reduzieren: VATER-PACINISCHE und HERBSTSche Körperchen. Die ersteren haben eine langgestreckte, zuweilen etwas geschlängelte Form und nur wenige Bindegewebshüllen, die letzteren zeigen im ganzen eine gedrungene Gestalt mit einer mächtigen Lage von bindegewebigen Hüllen.

a. Merkelsche Körperchen.

Diese identifizieren sich mit jenen Gebilden, welche von MERKEL selbst (54) als »Tastzellen und Tastkörperchen« beschrieben wurden, und in der Literatur seither unter dem Namen Tastzellen, Tastkörperchen und GRANDRYsche Körperchen verzeichnet sind.

Diese Körperchen kann man in zwei Hauptgruppen scheiden: 1) Freie oder eigentliche MERKELsche Körperchen und 2) eingekapselte oder GRANDRYsche Körperchen. Die ersteren sind ein-, zwei- oder mehrzellig und liegen frei im bindegewebigen Stroma, die letzteren sind ebenfalls ein-, zwei- oder mehrzellig und liegen nicht frei im Bindegewebe, sondern sind von besonders ausgebildeten bindegewebigen Hüllen umgeben. Die ersteren stellen ursprünglichere, die letzteren höher entwickelte Formen dar. Diese letzteren finden sich in einer recht einfachen Form bei den Nachtraubvögeln, in bedeutend entwickelteren (charakteristischen) Gestalten jedoch bei den Leistenschnäblern (Lamellirostres) unter den Schwimmvögeln.

1. Nicht eingekapselte, freie oder eigentliche Merkelsche Körperchen.

(Fig. 29 *et*, 30, 31, 32, 33, 35, 36, 37, 38, 39, 47, 48, 49, 50, 51.)

Wie erwähnt, bestehen diese Körperchen aus ein- oder mehrzelligen Gebilden, zu denen die Endigungen gewisser Nerven in innige Beziehungen treten. Sie stellen unter den zelligen Tastkörperchen die einfachsten Bildungen dar. Ihre zelligen Elemente sind phylogenetisch epidermoidalen Ursprungs, worauf weiter unten ausführlich eingegangen werden wird. Es lassen sich mehrere Formen unterscheiden, welche sich auf den ursprünglichen Typus der einfachen einzelligen zurückführen lassen. Die zusammengesetzten

Formen bilden einerseits bloß einfache lokale Anhäufungen von Zellen, die miteinander in keinem Zusammenhang stehen, wenn sie auch unter Umständen in recht dichter Anordnung nebeneinander gefügt erscheinen. Diese Gruppen können bald aus nur wenigen bald aus recht vielen Zellen bestehen. Sie kommen oft neben isolierten einzelligen Körperchen in demselben Organ bei dem nämlichen Tier vor. Am deutlichsten und häufigsten ist dieses Vorkommen im Gaumen der Hühnervögel zu beobachten (Fig. 38 oben, 39). Gleichzeitig mit diesen, aber auch durchaus unabhängig davon, kommen bei denselben, sowie auch bei andern Vogelgruppen teils unvollkommen (Fig. 38 unten), teils auch vollkommen zweizellige Körperchen vor. Diese letzteren sind organisch zu einem Körperchen verbunden. Die Verbindung wird durch den zutretenden Hauptnerven, welcher für beide Zellen eine und dieselbe Tastscheibe bildet, hergestellt. Der in Fig. 38 dargestellte Fall bildet zu diesen eigentlichen, jedoch im allgemeinen nicht sehr oft zu beobachtenden Zwillingkörperchen einen sehr interessanten Übergang. Die eigentlichen Zwillingkörperchen sind mit einer durchaus gemeinsamen Tastscheibe oder dem Tastmeniscus (*mt*) versehen. Während nun die Zellen der einfachen Körperchen eine ellipsoidische Gestalt haben, verändert sich diese, sobald zwei oder mehrere Zellen nahe aneinandertreten; sie bekommen dann eine brotlaibartige Form (Fig. 38, 39). Letztere ist bei den mehrfach zusammengesetzten Formen noch deutlicher ausgeprägt. Die Aneinanderfügung der Zellen kann auch durch drei, vier und auch fünf Zellen derart bewirkt werden, daß dieselben eine einfache Säule darstellen (Fig. 37). Dieser letztere Fall stellt wohl einen höheren Entwicklungszustand dar, so daß man, wie auch schon von den Zwillingkörperchen, von Tastkörperchen im eigentlichen Sinne sprechen kann, während sich das gleiche von den unregelmäßigen Gruppenkörperchen (Fig. 38 oben, 39) nicht immer sagen läßt. Nichtsdestoweniger kommen diese verschiedenartigen Bildungsstufen oft bei demselben Tier und auch sogar in dem nämlichen Organ nebeneinander vor.

Die höchste Ausbildungsstufe erlangen jene Körperchen von komplizierterem zelligen Aufbau, welche sich in den Zungenpapillen, aber auch in andern Mundteilen gewisser Vögel (eigentliche Sänger) vorfinden und die nebst andern Gebilden von MERKEL mit dem Namen Tastkörperchen versehen wurden. Sie bestehen eigentlich aus einer Doppelsäule von Zellen, welche ganz eng aneinandergerückt, an den beiden Polen mit je einer Terminalzelle abschließen. Diese sollen hier separat betrachtet werden, da sie nicht wie die andern zusammen-

gesetzten Körperchen in verschiedenster Art und auch gleichzeitig mit den einzelligen nebeneinander vorkommen, sondern bei den betreffenden Vögeln das Hauptkontingent an zelligen Tastkörperchen bildend, für dieselben charakteristisch sind. Dies gilt aber durchaus nicht etwa als absolute Tatsache, da sich, wenn auch untergeordnet, wenigstens im Gaumen und namentlich in der Spitze des Unterschnabels der genannten Vögel, neben denselben auch isolierte einzellige Körperchen vorfinden.

Was die Größe, Form und strukturelle Beschaffenheit dieser Zellen betrifft, so sind gewisse Unterschiede wahrzunehmen, welche aber sekundärer Natur und somit von untergeordneter Bedeutung sind. Die isolierten Einzelzellen entsprechen in ihrer Größe ungefähr den Epidermiszellen des betreffenden Tieres oder übertreffen diese um ein Geringes (Fig. 36 *cm*). Ihre Form ist aber natürlich nicht polygonal, sondern ellipsoidisch, mitunter auch fast kugelig, da sie ja frei im Bindegewebe schweben. Auch die Struktur des Protoplasmas läßt gegenüber den Epithelzellen keine, wenigstens keine auffallenden Unterschiede wahrnehmen. Der Kern ist ebenso wie jener der Epidermiszellen verhältnismäßig groß und ebenfalls ellipsoidisch (Fig. 31 *K*, 36 *K*). Eine dicke, geriffte Zellwand, wie sie den Epidermiszellen eigen ist (Fig. 36 *ep*), war weder voranzusetzen noch zu beobachten. Auf die Entwicklungsgeschichte und das chemische Verhalten dieser Zellen soll erst am Schlusse dieses Kapitels eingegangen werden, da es sich in dieser Beziehung um ein gemeinsames, gleichartiges Verhalten handelt. Daß aber diese Zellen der einfachen, der zusammengesetzten, sowie der GRANDRYSchen und nicht minder der Kolbenkörperchen, wie MERKEL der Meinung war, terminale Ganglienzellen wären, ist durchaus nicht der Fall.

Betreffend das Vorkommen und die Verteilung der MERKELSchen Körperchen bei den einzelnen Vogelgruppen bzw. Arten kann ich mich den ausführlichen, gewissenhaften und tunlichst weitgehenden Studien MERKELS (54) anschließen. Leider konnte ich nicht alle wünschenswerten Vogelgruppen in das Bereich meiner Untersuchungen ziehen, wie sehr ich dies auch angestrebt habe. Immerhin habe ich aber Repräsentanten der wichtigsten Ordnungen oder Familien gewählt, so daß ich, zumal auf der von MERKEL geschaffenen Basis weiter schreitend, auch gleichzeitig eine genügende Übersicht der Vögel hinsichtlich ihrer Tastorgane erlangen konnte. In manchen Gruppen konnte ich andre Arten als MERKEL untersuchen und auf diese Weise seine Ergebnisse erweitern.

Aus der Ordnung der Schwimmvögel untersuchte ich die Mundteile der Hausente und der Gans hinsichtlich ihrer Innervation, da mir dies namentlich mit Rücksicht auf die Verbreitung und Beschaffenheit der MERKELSchen- und Kolbenkörperchen bei den Schwimmvögeln ausreichend zu sein schien. MERKEL (54) untersuchte auch die Mundteile der Seeschwalbe in dieser Richtung und kam zu von den Lamellirostres abweichenden Resultaten. Die gewissen Tastzellen fand er bei diesem Vogel nur im Gaumen. Es wäre aber nicht nur lohnend, sondern auch geradezu wünschenswert, Vertreter aller Schwimmvogelgruppen in dieser Richtung zu untersuchen; es würden sich jedenfalls sehr interessante Befunde ergeben.

Von den Sumpfvögeln untersuchte ich nur die Wasserralle und kann die Ergebnisse, zu denen MERKEL bei andern Sumpfvögeln gelangte, auch an diesem Vertreter vollauf bestätigen. Die MERKELSchen Körperchen finden sich in nicht gerade besonders großer Zahl im Gaumen und in der Schleimhaut des Unterschnabels. Zusammengesetzte Körperchen, welche aus sehr dicht aneinander gedrängten Tastzellen und gemeinsamen Tastscheiben bestehen, finden sich nicht vor. MERKEL sagt, daß »Zwillinge die höchste Entwicklung der Körperchen darzustellen scheinen«. Ich kann nun zwar für die Schnepfenvögel nicht einstehen, aber bei *Rallus* habe ich nicht einmal diese einfachste Gruppierung zu eigentlichen Tastkörperchen beobachten können. Für die zusammengesetzten MERKELSchen Körperchen bzw. die Tastkörperchen sind die sehr dichte Aneinanderlagerung der Zellen und die gemeinsamen Tastscheiben von wesentlicher Bedeutung, und solche Verhältnisse habe ich bei *Rallus* in keinem Falle beobachtet.

Hingegen stimmen die Angaben MERKELS über die Tastapparate der Zunge dieser Vögel mit meinen Befunden bei *Rallus* überein, wonach in diesem Organ keine MERKELSche Körperchen zu finden sind. Ebenso habe ich auch keine Kolbenkörperchen beobachtet. Die Nerven in der Zunge dieses Vogels sind nicht sehr zahlreich, und was ihre Endapparate betrifft, so treten diese größtenteils zu den größeren und feinen Blutgefäßen in Beziehung. Ein anderer Teil bildet baumartige Terminalfibrillennetze an der Grenze zwischen Cutis und Epidermis, und es scheint, daß auch hier einzelne Fibrillen dieses Netzes auch in das Epithel eindringen. Andre Nerven begeben sich direkt ins Epithel und zeigen ein Verhalten, wie dies weiter unten ausführlich beschrieben werden wird. Nach den Angaben MERKELS müßte die Zunge der untersuchten Sumpfvögel

eigentlich frei von Tastorganen sein, was doch unter keinen Umständen anzunehmen ist. Wenn man nun dem Organ keine besondere Tastfunktion zuschreiben kann, so stellt es sich doch heraus, daß es einen gewissen Grad von Empfindlichkeit besitzt, welcher durch die Terminalnetze an der Basalmembran und die intraepithelialen Nerven bedingt wird. Der Grad der Empfindlichkeit der Oberseite der Zunge dieser Vögel dürfte ungefähr jenem an der Unterseite unsrer Zunge, wo ebenfalls nur diese hier erwähnten Nervenendigungen vorkommen, entsprechen.

Die Untersuchung der Mundteile des Huhnes bestätigte die Angaben MERKELS. Die Anzahl der MERKELSchen Körperchen ist bei diesem Vogel im harten Gaumen und im Unterschnabel namentlich gegen die Spitze zu eine sehr bedeutende. Auch die Zunge des Huhnes enthält, jedoch nur wenige, MERKELSche Körperchen. Zwillingkörperchen (Fig. 38) und Gruppen dichtgedrängter einfacher Körperchen sind, und zwar namentlich die letzteren, für das Huhn sehr charakteristisch. Von dieser letzteren Tatsache kann man sich nach jeder Methode, insbesondere nach der Gold- und Methylenblau-methode, an jedem Schnitt durch den Gaumen sehr leicht überzeugen. MERKEL sagt in bezug auf das Huhn, daß »auch die einfachen Tastzellen häufig zu »Nestern« vereinigt sind, was auf einen Anfang der Tastkörperchenbildung hindeutet«. Daß aber die einzelnen Körperchen oder auch die zu Gruppen vereinigten von einer besonderen bindegewebigen Kapsel etwa nach Art der GRANDRYschen Körperchen umschlossen werden, wie MERKEL der Meinung ist, kann ich nicht behaupten. Wohl ist es auffallend, daß sich das Bindegewebe nicht nur an den Zellen der Körperchen, sondern auch längs der dicken, markhaltigen Nervenfasern in einer sich vom umgebenden Gewebe distingrierenden, dichten Weise anlagert, aber nichtsdestoweniger kommt es nicht zur Ausbildung einer eigentlichen Bindegewebskapsel. Ich glaube, daß man den Fall bloß als eine Tendenz zur Bildung einer Kapsel bzw. als eine beginnende Kapselbildung ansehen kann.

Bei der Haustaube ist das Vorkommen der MERKELSchen Körperchen jenem des Huhnes ziemlich gleich kommend, worin meine Beobachtungen mit jenen MERKELS übereinstimmen. Hingegen möchte ich diesem Forscher in bezug auf die Beschaffenheit und die Verteilung oder richtiger das Nebeneinandervorkommen widersprechen. Denn jene gewisse Protoplasmastreifung, welche für die Tastzellen der GRANDRYschen Körperchen bei den Leistenschnäblern so charakte-

ristisch ist und sich teilweise auch an den Tastzellen der MERKELschen Körperchen beim Huhn beobachten läßt, habe ich an den Tastzellen der Taube nicht wahrgenommen. Auch geht den letzteren die charakteristische, allerdings durch die Nebeneinanderlagerung bedingte brotlaibartige Form, wie sie für die GRANDRYschen Körperchen der Ente von SZYMONOWICZ (42) gedeutet wird, ab. Dies geschieht aus dem Grunde, weil die Taube hauptsächlich zerstreute, d. i. nicht unmittelbar aneinander liegende, wenn auch massenhaft auftretende (Fig. 29 *ct*, 32 *cm*, 33 *ct*) Körperchen besitzt. Deshalb ist auch die Form der Körperchen bei der Taube zumeist eine ellipsoidische und unter Umständen sogar auch eine fast kugelige (Fig. 31, 33, 35, 36). Wenn aber trotzdem an den Zellen dieser Körperchen eine bedeutende Verflachung zu beobachten ist, dann glaube ich dieselbe auf eine Schrumpfung infolge einer nicht entsprechenden Behandlung des Präparates zurückführen zu müssen. In derartigen Fällen schrumpft manchmal nur das Protoplasma ein (Fig. 31 *Pr*), andre Male die ganze Zelle oder das Körperchen (Fig. 32).

Immerhin findet man aber auch bei der Taube brotlaibartig abgeplattete Zellen der Körperchen vor; dies ist jedoch dann der Fall, wenn dieselben sich übereinander lagern und so Gruppen oder Säulen bilden. Unter diesen sind am seltensten zweizellige, häufiger drei-, vier- oder sogar fünfzellige Körperchen zu beobachten (Fig. 37), nach Art der zusammengesetzten GRANDRYschen (Fig. 42). Die auf diese Weise säulenartig übereinander gelagerten Zellen bilden dann im Verein mit den gemeinsamen Tastscheiben zusammengesetzte MERKELsche Körperchen.

MERKEL (54, S. 126) sagt noch von den Zellen der in Rede stehenden Körperchen beim Huhn und der Taube, daß sie eine Hülle besitzen, daß dieselbe sogar »eine sehr kräftige ist«. »Färbungen lassen erkennen, daß entweder nur an einer oder auch an beiden Breitseiten der Zelle ein platter Kern in die Hülle eingeschlossen ist, welche denn auch an dieser Stelle eine ganz besondere Mächtigkeit erreicht.« Derartiger Kerne und Hüllen tut MERKEL übrigens auch an den Tastzellen anderer Vögel Erwähnung. Ich habe an meinen Präparaten etwas Derartiges nicht beobachten können, ja nicht einmal Bindegewebshüllen in Form einer Kapsel, wie sie an den typischen GRANDRYschen Körperchen der Ente ebenfalls an meinen Präparaten, welche nach der gleichen Methode und unter gleichen Verhältnissen hergestellt sind, zu beobachten sind (Fig. 34, 42, 43, 44, 45), konnte ich jemals wahrnehmen. Ich muß daher die An-

wesenheit derartiger speziell entwickelter Bindegewebshüllen für die eigentlichen MERKELschen Körperchen der Vögel in Abrede stellen. Hingegen ist MERKEL über das Endverhalten der an die Zellen herantretenden Nerven unaufgeklärt geblieben, und ich glaube, daß er durch mit Osmium undeutlich dargestellte Nerventeile an den Zellen zur Annahme jener Hüllen beziehungsweise Kerne veranlaßt worden sein mag.

Das hier über die Tastzellen Mitgeteilte findet auch auf jene der andern schon betrachteten und noch zu betrachtenden Vogelgruppen, gleichviel ob es sich um einfache oder um zusammengesetzte MERKELsche Körperchen handelt, sinngemäße Anwendung.

Die Passeres verhalten sich in bezug auf die MERKELschen Körperchen sehr verschieden, wie dies auch von MERKEL sehr richtig betont wurde.

Bei den Raben sind diese Gebilde zwar vorhanden, aber sehr klein und spärlich vertreten, weshalb sie leicht übersehen werden können. Sie sind namentlich im Gaumen und in der Schleimhaut der Schnabelspitzen zu finden. In der Zunge wurden sie weder von MERKEL noch von mir vorgefunden.

Bei den Schwalben, welche ich nicht untersucht habe, sind sie von MERKEL in großer Menge an den Schnabelspitzen vorgefunden worden. Die Zunge aber entbehrt ihrer.

Ebenso verhalten sich nach demselben Gewährsmann die Meisen, wiewohl MERKEL bei der Blaumeise die Zellen bereits zu den charakteristischen Tastkörperchen vereint gesehen zu haben glaubt, welche sich bei den eigentlichen Sängern vorfinden.

In der Zunge desselben Vogels hat MERKEL zwar Nervenfasern bis in die Spitze verfolgt, doch ist er über das Endverhalten derselben im Dunkeln geblieben. Ich habe die Zunge der Kohlmeise untersucht und wegen der ungünstigen Beschaffenheit derselben zwecks Untersuchung ihrer Nerven zwar nur wenig brauchbare Präparate erzielt, aber immerhin konnte ich aus denselben entnehmen, daß ihr Nervenreichtum ein verhältnismäßig geringer ist, und daß diese Nerven ebensolche Endigungen bilden, wie dies oben von den Nerven in der Zunge der Wasserralle bereits gesagt wurde.

Beim Wiedehopf, dessen Mundteile ich nach der GOLGischen Methode untersucht, habe ich von MERKELschen Körperchen nichts Bestimmtes vorfinden können. Allerdings erhielt ich nur von der Zunge und dem Schlund brauchbare Präparate, während die Untersuchung des Gaumens negativ ausgefallen ist. In der Zunge dieses

Vogels habe ich an einer Stelle zwei nebeneinander stehende Gebilde von ellipsoidischer Form wahrgenommen, welche dicht von verschiedenartig gewundenen, doch im allgemeinen circular verlaufenden, verzweigten, netzartigen Fasern eingenommen waren. In einem dieser Gebilde konnte ich im Nervenverlauf eingeschaltete wie imprägnierte Zellen aussehende Flecken wahrnehmen. Ob aber diese letzteren wirklich Zellen oder nur ganz besonders große Varicositäten waren, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, glaube aber dieselben eher für Zellen halten zu müssen. Hauptsächlich aus diesem Grunde kann ich mich über den Befund nicht näher aussprechen, ob es sich nämlich um knäuelartige Nervenendorgane (siehe oben die Fußnote), oder um nicht eingekapselte Nervenkörperchen nach Art der GOLGI-MAZZONISCHEN, oder aber um zellige Tastkörperchen, etwa sehr unvollkommenen MEISSNER'SCHEN gleichkommenden Körperchen handelt.

Ähnliche, jedoch mehr in die Länge gestreckte Gebilde habe ich auch in der Zunge des Sperlings, und zwar sowohl oberhalb als auch unterhalb des Zungenknochens gesehen. Diese letzteren hatten eine auffallende Ähnlichkeit mit den für die zu besprechenden, namentlich in den charakteristischen Cutispapillen der Zunge der eigentlichen Sänger eigentümlichen zusammengesetzten MERKEL'SCHEN Tastkörperchen, welche nach der GOLGI-Methode behandelt nur sehr undeutlich die Zellenstruktur hervortreten lassen, wie dies durch die Fig. 50 zur Anschauung gebracht wird.

Auch in der Zunge der Ente habe ich an einem Methylenblaupräparat neben HERBST'SCHEN und zahlreichen GRANDRY'SCHEN Körperchen einen ähnlichen Befund gemacht. An diesem letzteren Orte sah ich an das fast kugelige Gebilde eine dicke markhaltige Nervenfasern herantreten und sich in ein spiralartiges Netz von Fibrillen auflösen.

Wenn man nun gegen die Anwesenheit solcher Körperchen im Zungenstroma des Sperlings und des Wiedehopfes nichts einwenden sollte, so muß mich dieser Befund in der Entenzunge wundern, zumal dieses Organ schon so oft untersucht wurde und man nie Derartiges gefunden hat. Auch ich bin, wie gesagt, nur einmal einem solchen Gebilde begegnet. Es kann sich durchaus nicht etwa um ein zusammengesetztes GRANDRY'SCHES Körperchen mit undeutlichen Tastzellen handeln, da das Gebilde die benachbarten meistens zusammengesetzten GRANDRY'SCHEN Körperchen an Größe bedeutend überragt.

Die Erwähnung dieser Gebilde führt uns hinüber zur Betrachtung der eigentlichen Sänger unter den Sperlingsvögeln, von denen ich

den Haussperling, den Hänfling und die Haubenlerche untersucht habe. Beim letzteren Vogel habe ich nur dürftige Resultate erhalten, hingegen konnte ich die verschiedensten Nervenendgebilde bei den untersuchten Sperlingen und Hänflingen feststellen.

Die Zunge dieser Vögel hat eine charakteristische Form; sie ist vorn fast löffelartig oder nach MERKEL wie schief abgeschnitten und auf der Oberseite mit einer mächtigen Epidermisschicht versehen. In diese dringen nach JOBERT (41) am Rande der Zunge einfache, fadenförmige, spitze, in der Mitte derselben zusammengesetzte keulenförmige Papillen der Lederhaut ein (Fig. 27, 47, 54, 56).

Die MERKELSchen Körperchen finden sich in diesen Papillen zu besonders ausgebildeten eigentlichen Tastkörperchen vereinigt vor. Über ihren zelligen Aufbau berichtet MERKEL, daß »die Tastzellen klein und einander sehr nahe gerückt sind, so daß die Körperchen ein sehr eng quergestreiftes Aussehen haben«. Dieser Aufbau wurde von den beiden Vorgängern MERKELS, JOBERT, welcher diese Körperchen mit den von VATER, LÜDDEN, KRAUSE und IHLDER beschriebenen identifiziert und von IHLDER (39), welcher der eigentliche Entdecker derselben ist, »mit den PACINISchen Körperchen zusammengeworfen«, wie MERKEL sagt. Diese Tastkörperchen sind insbesondere für die Zungenpapillen der eigentlichen Sänger charakteristisch. Die vorher erwähnten fraglichen Gebilde im Zungenstroma der Ente, des Wiedehopfes und des Sperlings mögen eine Abart dieser Körperchen darstellen. Denn in der Tat sind bei den eigentlichen Sängern die fraglichen Körperchen auch im Gaumen, wenn auch sehr spärlich, zu finden. Für die Ente ist dieser Befund allerdings sehr überraschend. Neben diesen Körperchen kommen aber bei den Sängern, jedoch an andern Orten, wie im Gaumen und den Schnabelspitzen auch einfache Körperchen vor, doch ist ihre Zahl keine bedeutende.

Diese Zungentastkörperchen zeigen einen merkwürdigen Aufbau aus einer Doppelsäule von Tastzellen, welche an den Polen meist von je einer Terminalzelle abgeschlossen wird. MERKEL ist der Meinung, daß »die einzelnen Tastzellen durch bindegewebige Scheidewände voneinander getrennt sind, welche mit auf dem Durchschnitt dreieckig aussehenden Verbreiterungen von der gemeinsamen Hülle entspringen«. Ich für meinen Teil muß gestehen, daß ich sowohl an GOLGI- als auch an Methylenblaupräparaten derartige Hüllen nie beobachten konnte, vielmehr habe ich stets den Eindruck erhalten, daß sie einfach im Bindegewebe liegen, ohne daß das letztere eine Hülle besonderer Art um die Körperchen bilden würde. Wenn ich auch

zugeben soll, daß die GOLGI-Methode für die Darstellung solcher Bindegewebskapseln nicht gerade sehr geeignet ist, so kann man das Gleiche nicht auch von der Methylenblaumethode behaupten. Ich stelle daher die Anwesenheit solcher Hüllen bei den fraglichen Körperchen in Abrede und glaube, daß MERKEL durch unvollkommen mit Chlorgold oder Osmiumsäure imprägnierte Nervelemente getäuscht wurde. Die MERKEL als Kerne erscheinenden Gebilde könnten ganz gut als Varicositäten dieser Nerven gedeutet werden.

Was die Form dieser Körperchen betrifft, so ist sie gewöhnlich eine ellipsoidische, doch kommen auch verschiedene Varianten derselben namentlich in den hinteren Zungenpartien und in den Schnabelspitzen vor, worauf hier nicht näher eingegangen werden soll, da diese Verhältnisse hinlänglich eingehend von MERKEL (S. 128) beleuchtet wurden.

Von den Klettervögeln konnte ich leider, wenigstens beim Specht, keine brauchbaren Resultate erzielen und einen Papagei zu untersuchen hatte ich keine Gelegenheit. Von den letzteren aber behauptet MERKEL, daß er weder im Schnabel noch in der Zunge »Tastzellen« vorgefunden habe, weswegen er auch glaubt, daß diesen Tieren die fraglichen Körperchen vollkommen abgehen. Und dennoch haben diese Vögel ein ausgesprochen gutes Gefühlsvermögen in ihren Mundteilen. Die Gefühlsapparate dieser Vögel sind nach MERKEL ausschließlich PACINISCHE Körperchen, welcher hierdurch die von ihm gemachten Befunde GOUJONS (34) bestätigt.

Schließlich muß ich noch der Raubvögel gedenken. Bei den Tagraubvögeln hat MERKEL die Körperchen zwar nicht vorgefunden, glaubt aber diesem negativen Befund keine besondere Bedeutung beizumessen, vielmehr ist er der Meinung, »daß die Tastzellen bei diesen Vögeln nicht häufig sein können und sich wahrscheinlich, wenn sie vorhanden sind, auf die Spitzen beider Schnäbel beschränken«. Ich habe keinen Tagraubvogel nach dieser Richtung hin untersucht. Hingegen habe ich eine junge Eule zu untersuchen Gelegenheit gehabt und die überaus zahlreichen Körperchen im Gaumen und in der Spitze des Unterschnabels neben den PACINISCHEN Körperchen vorgefunden. Über die ersteren sagt MERKEL: »Sie erinnern hier fast an die Zellen bei den Lamelliostres, sowohl was ihre Größe, als was ihre Zusammensetzung zu Tastkörperchen betrifft«. In dem letzteren Punkte kann ich MERKEL vollkommen beipflichten, jedoch mit dem Zusatze, daß diese Körperchen auch ziemlich deutliche, wenn auch nicht ebenso vollkommene Bindegewebskapseln wie die

GRANDRYSchen Körperchen der Leistenschnäbler aufweisen, weshalb ich sie mit jenen zusammenstelle (Fig. 40a, b). Hingegen kann ich mich in bezug auf die Größe der Körperchen mit der Anschauung MERKELS nicht identifizieren, wenigstens nicht bei dem von mir untersuchten Exemplar. Ich finde die Körperchen der Eule viel kleiner als jene der Entenvögel, doch dies ist nicht von wesentlicher Bedeutung.

Die Standorte dieser Körperchen sind die nämlichen wie bei den übrigen Vögeln. Sehr zahlreich sind sie in den eigentümlichen Höckern des Gaumens (Fig. 40a). MERKEL bemerkt, daß sie einzeln, zu Gruppen und zu Tastkörperchen vereinigt vorkommen. Ich finde die einzelnen und die eigentlichen Gruppen sehr selten, hingegen die Zwillinge und Drillinge geradezu in der Regel (Fig. 40a, b).

Ich schreite nun zum wichtigsten Punkt, zur Betrachtung der Innervation der MERKELSchen Körperchen. Diese soll nun für die einzelnen Arten gesondert geschildert werden.

α. Einfache Merkelsche Körperchen.

Zu diesen rechne ich, wie schon oben erwähnt wurde, jene Körperchen, welche aus einer einzigen Zelle bestehen. Unter dem Körperchen aber ist nicht etwa die Tastzelle allein, sondern die Zelle mit den zugehörigen Nervenendigungen zu verstehen. Die Innervationsverhältnisse der einfachen Körperchen sind überall die gleichen, weshalb ich dieselben auch ganz allgemein für alle Vögel, bei denen sie vorkommen, betrachten will.

Jedes MERKELSche Körperchen wird von beiden Arten der Cutisnervenfasern versorgt, welche bereits in den Vorbemerkungen erwähnt wurden. Es sind dies dicke markhaltige und dünne, mit Kernen versehene, marklose Fasern, welche aber während ihres Verlaufes in den Nervenbündeln von einer Markscheide umgeben sind und die letztere erst dann verlieren, wenn sie die Nervenbündel verlassen, um als einzelne Fasern in geschlungenem Verlauf nach allen möglichen Richtungen in der Cutis zu ziehen und sich so ihrem Ende zu nähern. Die dicken Fasern aber verlieren die Markhülle gewöhnlich erst fast unmittelbar vor der Bildung des Endapparates.

Im folgenden sollen diese zwei Arten von Nervenfasern als dicke und dünne Fasern bezeichnet werden.

Die dicken Nervenfasern haben gewöhnlich eine mächtige Markscheide und lassen an Methylenblaupräparaten sehr deutlich die zahlreichen RANVIERSchen Schnürringe erkennen. Man kann sehr oft

beobachten, wie eine Faser in einzelnen dieser Einschnürungen gewöhnlich in zwei, manchmal auch in drei Sekundärfasern zerfallen, welche ihrerseits wieder Schnürringe aufweisen, nach verschiedenen Richtungen abziehen und abermals in neue Fasern zerfallen. Diese letzteren sind nun gleichfalls markhaltig und können den Prozeß wiederholen, oder es verliert eine Abzweigung die Markscheide und schickt sich als nackte Achsenfaser zur Bildung des Endapparates an, während die andre oder die andern, falls ihrer mehr als zwei abzweigten, als markhaltige Fasern weiterziehen, um erst später die Scheiden zu verlieren und zur Bildung der Endapparate zu schreiten (Fig. 30 links unten *Rr*, links oben *Rr*). Übrigens können diese Fasern auch ohne sich derartig zu verzweigen, sich direkt zu den Körperchen begeben (Fig. 30 rechts, 44, 47, 54 u. a., *nm*), oder es begibt sich die eine oder alle Sekundärfasern zu den Körperchen oder aber die letzten Abzweigungen, welche die Markhülle verloren haben, bilden alsbald die Terminalapparate (Fig. 38 *nm*). Die markhaltigen Fasern laufen gewöhnlich mehr oder minder parallel zum Verlauf der Bindegewebsfibrillen der Cutis. Manchmal kann man auch beobachten, wie die Bindegewebsfibrillen fast eine förmliche Scheide um die Nerven herumbilden. Sehr deutlich, beinahe auffallend habe ich dies im Gaumen des Huhns beobachtet (Fig. 38 *nm*). Dieses Verhalten der zu den Tastkörperchen tretenden Nerven ist somit ebenso wie dies von den markhaltigen Nervenfasern gesagt wurde, welche frei in der Cutis liegende Endapparate bilden. Dasselbe läßt sich auch von jenen dicken Fasern sagen, welche sich direkt ins Epithel begeben und dort Endapparate bilden, welche weiter unten beschrieben werden sollen. Das gleiche Verhalten zeigen auch die entsprechenden Nerven in der Haut der Säugetiere und nach DOGIEL (27, 28) auch jene der menschlichen Haut. Die nämlichen Verhältnisse lassen sich übrigens auch bei den niederen Wirbeltieren feststellen und ich glaube, daß auch der *Amphioxus* in dieser Beziehung keine Ausnahme macht — wenigstens scheint dies, namentlich aus den der einschlägigen Arbeit von DOGIEL (25) beigegebenen Figuren hervorzugehen.

In der Nähe einer Tastzelle verliert die dicke Nervenfasern bald unmittelbar vor der Zelle, bald schon auf einer gewissen Entfernung von dieser in der angedeuteten Weise die Markhülle und begibt sich als nackte Achsenfaser zur Zelle. Die Achsenfaser kann sich auch, und zwar unter Umständen sogar wiederholt teilen und die einzelnen Teilfasern begeben sich zu verschiedenen Zellen. Jede Achsenfaser

bildet nun unmittelbar vor der Zelle plötzlich eine Verbreiterung, welche sich in Form eines schüsselartigen Gebildes (Meniscus) dicht an die Zelle anlegt (Fig. 30 *mt*). Dieser Tastmeniscus bildet den Endapparat des Nerven. Nicht selten, ja ich möchte geradezu sagen in der Regel und zwar dort, wo die Tastzellen in großer Zahl und dichter Anordnung nebeneinander liegen, geht vom Tastmeniscus des einen Körperchens eine dünne varicöse Faser ab, welche sich zu einer benachbarten Zelle begibt und an dieser ebenfalls einen Tastmeniscus bildet (Fig. 32, 33). Von hier aus kann sich derselbe Vorgang noch wiederholen (Fig. 33). Man kann auch Körperchen beobachten, an denen vom Tastmeniscus eine dünne Faser abzieht und an derselben Zelle jedoch an entgegengesetzter Stelle einen zweiten Meniscus bildet (Fig. 32, 33). Diese Tastmenisci legen sich den Zellen gewöhnlich von unten an, man kann sie aber auch von einer Seite oder auch von oben den Zellen anliegen sehen. Sind ihrer zwei vorhanden, dann liegt, wenigstens in den von mir beobachteten Fällen einer von unten, der andre von oben der Zelle an. Mitunter kann man beobachten, daß eine Faser von einem Tastmeniscus abgeht und sich ins Epithel begibt, wo sie sich genau so verhält wie die weiter unten zu besprechenden intraepithelialen Nerven (Fig. 35).

Betrachtet man diese Nervenendapparate von der Fläche, so machen sie den Eindruck einer öfter elliptischen als kreisrunden Scheibe, welche sich an Methylenblaupräparaten durch die intensive Blaufärbung sehr gut vom umgebenden, nur schwach oder gar nicht gefärbten Gewebe abhebt. Die Zellen bleiben wie das Gewebe farblos oder färben sich auch, aber nie so stark wie die Tastmenisci, was man namentlich bei der Betrachtung der Körperchen von der Seite sehen kann. An solchen Schnitten kann man die Tastmenisci sehr gut von den Zellen unterscheiden (Fig. 30, 32, 33). Die Kerne der Zellen färben sich mit dem Methylenblau gewöhnlich nicht oder wenigstens nicht distinkt. Nur selten habe ich auch intensiv gefärbte Kerne, welche eine längliche Form haben, beobachtet (Fig. 31*k*). Diese Fig. 31 stellt übrigens noch einen Fall dar, in welchem der Kern und das schwach gefärbte Zellplasma (*Pr*) eingeschrumpft sind und das letztere sich von der Zellhaut entfernt hat, so daß man den licht gebliebenen Zellraum mit den Nerven an der Peripherie, das schwach gefärbte Protoplasma und den intensiver gefärbten Kern deutlich unterscheidet. Ein solches Präparat sollte geeignet sein, möchte ich meinen, Plasmastrukturen besonderer Art, wie etwa jene in den Zellen der GRANDRYschen Körperchen, falls solche vorhanden wären, zur Darstellung zu

bringen. Aber nichts dergleichen. Auch andre Färbungen ließen diese Tastzellen ebenso erscheinen wie die gewöhnlichen Epidermiszellen, weswegen ich annehmen muß, daß sich dieselben von den Epidermiszellen durch keine besondern Strukturen unterscheiden. Die von der Fläche betrachteten Tastmenisci erscheinen an Methylenblaupräparaten nicht homogen blau gefärbt, sondern lassen eine stark gekörnelt Struktur, wie man dies übrigens auch an den Achsenfasern beobachten kann, erkennen. Sie sind also scheiben- oder meniscusartig ausgebreitete Achsenfasern. Bei günstigen Färbungsverhältnissen aber kann man sich zumal mit starken Immersionssystemen sehr leicht davon überzeugen, daß sie einen fibrillären Bau aufweisen. Auch die Achsenfaser, aus der die Tastscheibe entsteht, zeigt einen solchen Bau. Die Fibrillen der Achsenfaser, welche von der lichter gefärbten Perifibrillärsubstanz umgeben werden, fahren auseinander und verzweigen sich alsbald sehr reichlich. Die Zweigfibrillen vereinigen sich mit andern, dann verzweigen sie sich wieder u. s. f. Auf diese Weise wird ein außerordentlich feines und dichtes Netz von Neurofibrillen hergestellt. Die Fibrillen selbst sind von der lichter gefärbten Perifibrillärsubstanz umgeben, welche auch die allerdings sehr kleinen Maschenräume des Fibrillennetzes ausfüllt. So stellt sich der Tastmeniscus als eine flach ausgebreitete Perifibrillärsubstanz dar, in welcher das dichte und sehr feine Neurofibrillennetz, welches vollkommen geschlossen ist, liegt. Die Fibrillen erscheinen selten fadenglatt, sondern weisen stets Varicositäten auf, namentlich aber in den Knotenpunkten. Diese Verhältnisse verdeutlicht das eine Körperchen in der Fig. 30 zur Genüge. Im Falle einer ungünstigen Färbung erscheinen bloß diese Knotenpunkte des Netzes intensiver gefärbt und so ergibt sich die erwähnte gekörnelt Struktur. Es stellen sich somit auch die Tastmenisci bzw. Tastscheiben der MERKELschen Körperchen, wie alle bisher betrachteten Nervenendapparate des Vogelschnabels, sowie auch die entsprechenden andrer Wirbeltiere als flächenartig ausgebreitete sehr feine und engmaschige geschlossene Netze von Neurofibrillen heraus.

Damit ist aber die Innervation der MERKELschen Körperchen noch nicht abgetan. Denn zu den Körperchen begeben sich eine oder auch mehrere dünne Nervenfasern der zweiten Art, welche in der Nähe der MERKELschen Zellen nicht mehr mit Kernen versehen erscheinen, woraus hervorgeht, daß sie die SCHWANNsche Scheide verlieren und als varicöse Achsenfasern sich den Zellen nähern. Hier zerfallen sie alsbald, zumeist nacheinander, in Sekundärfasern und Fibrillen, diese

wieder in andre Fibrillen u. s. f. Diese abgezweigten Fibrillen vereinigen sich untereinander, verzweigen sich wieder und wiederholen überhaupt diesen Prozeß mehrmals nacheinander, wodurch wieder ein Netz von Fibrillen entsteht. Die Fibrillen sind von Perifibrillärsubstanz umgeben und zeigen gewöhnlich große Varicositäten, welche als Anhäufungen von Perifibrillärsubstanz mit Neurofibrillennetzen zu deuten ist. Sie zeigen einen mehr oder minder spiraligen Verlauf um die Zelle herum. Das ganze Fibrillennetz ist verhältnismäßig sehr locker, d. i. mit weiten Maschenräumen versehen und vollkommen geschlossen. Es liegt nach außen von der Tastscheibe. Wir sehen also, daß die dünnen Nervenfasern der Cutis um die mit Tastscheiben versehenen MERKELSchen Zellen ein geschlossenes, lockeres, pericelluläres Netz von Neurofibrillen bzw. Neurofibrillenbündeln bildet (Fig. 30, 32, 38, 39 *ns*). Es ist gewöhnlich keine leichte Sache, die beiden Arten der Nervenendapparate an den Körperchen zu unterscheiden, namentlich bei seitlicher Ansicht der Tastmenisci und wenn die zuführenden Nerven nicht deutlich auftreten. Manchmal findet man beide Arten zugleich (Fig. 30, 38), manchmal nur die eine, d. i. entweder das Tastscheibennetz oder das pericelluläre Netz (Fig. 32, 33, 35, 38 *mt*, 39 *ns*). In manchen Fällen läßt es sich aber nicht feststellen, um welche Art es sich gerade handelt (Fig. 36), dies namentlich bei mangelhafter Färbung.

Von dem pericellulären Fibrillennetz gehen oft eine oder mehr Fasern ab, welche sich zu benachbarten Körperchen begeben, wo sie ebenfalls pericelluläre Netze bilden. Wenn die Färbung eine günstige ist, dann sieht man, zumal bei dichter Anordnung der Körperchen, derlei Fasern nach allen möglichen Richtungen verlaufen, wodurch ein förmliches Geflecht entsteht. Ich habe dergleichen namentlich im Gaumen des Huhns und der Ralle, aber auch bei der Ente beobachtet. Nicht selten sieht man vom pericellulären Netz dünne Fasern abgehen, welche sich ins Epithel begeben. Das Verhalten derselben im Epithel ist jedoch ein andres, als dies von den Abkömmlingen der Tastscheibefasern, welche sich zum Epithel begeben, was allerdings seltener zu beobachten ist, gesagt wurde. Sie bilden nämlich auch im Epithel, wenn auch sehr lockere, pericelluläre Netze.

Es besteht somit ein jedes einfache MERKELSches Körperchen aus einer ellipsoidischen, dünnwandigen Zelle, aus einem in Form einer Scheibe ihr anliegenden, dichten Neurofibrillennetz abstammend von den dicken Cutisnerven und einem lockeren pericellulären Neurofibrillennetz, welches aus den dünnen Cutisnerven entsteht.

Diese Beschaffenheit der MERKELSchen Körperchen war ihrem Entdecker und ausführlichen Beschreiber MERKEL nicht bekannt. Er sah die Zellen als das Ende der Nervenfasern an und bezeichnete dieselben als terminale Ganglienzellen. Durch die vorliegenden Untersuchungen hat es sich nun herausgestellt, wie dies übrigens auch bei ähnlichen Verhältnissen anderer Tiere (Säugetiere, Mensch) schon seit längerer Zeit der Fall und was auch für die Vögel a priori zu erwarten war, daß die fraglichen Zellen keine Ganglienzellen sind, und daß die Nervenendigung an den Zellen als ein dichtes, geschlossenes Neurofibrillennetz in Form einer Tastscheibe und als ein lockeres, geschlossenes Neurofibrillennetz in Form eines pericellulären Korbes erscheint.

Infolge dieser Beschaffenheit haben die MERKELSchen Körperchen der Vögel den innigsten Bezug zu den Körperchen gleichen Namens bei den Säugetieren und beim Menschen. In bezug auf die topographische Lage aber gehen sie im allgemeinen auseinander. Denn während sie bei den Vögeln in den obersten Partien der Cutis liegen und oft bis an die Grenze dieser Hautschicht und des Epithels rücken, liegen jene der Säugetiere im Epithel selbst, und zwar in den untersten Partien der in Form von Zapfen in die Cutis hineinragenden Epithelpartien. Doch sind schon durch MERKEL Fälle bekannt geworden, daß einzelne Körperchen dicht unter dem Epithel lagen, und zwar von der Fingerhaut des Menschen her, welche Fälle von MERKEL auch abgebildet wurden, was darauf hindeuten soll, daß in bezug auf die Lage dieser Körperchen die Unterscheidung derselben nicht von durchgreifender oder prinzipieller, sondern von nur unwesentlicher Bedeutung ist. Man kann sich dies so erklären, daß durch die Bildung der Epithelzapfen in der Haut der Säugetiere ein Tieferrücken der fraglichen Zellen ebenso veranlaßt wurde, wie bei der mangelnden oder mangelhaften Epithelzapfenbildung in der Vogelhaut durch das Hinabrücken der Zellen in die Cutis. Was aber die zu erwähnenden zusammengesetzten MERKELSchen Körperchen der Vögel, welche sich mit ähnlichen Tastkörperchen der Säugetiere vergleichen lassen, betrifft, so liegen diese in beiden Tiergruppen in den Cutispapillen. Ein weiteres Merkmal, welches äußerlich geeignet wäre, die Körperchen der beiden Tiergruppen voneinander zu unterscheiden, mag in der Beschaffenheit der Zellmembran liegen. Diese ist nämlich bei den Vogelkörperchen dünn und homogen, während sie bei den Körperchen der Säugetierhaut, wie ich (7, 8) nachgewiesen habe, genau ebenso beschaffen ist wie die Membran der gewöhnlichen Epithel-

zellen. Die epithelialen Tastzellen der Säugerhaut sind ebensolche Riffzellen, wie alle gewöhnlichen Zellen der Epidermis, und es besteht in dieser Richtung zwischen ihnen und den Epidermiszellen kein Unterschied. Hingegen weichen die ersteren von den letzteren teilweise durch ihre ellipsoidische Form, oft auch durch eine beträchtlichere Größe und auch zum Teil durch die Form des Kernes ab, wie dies namentlich von TRETJAKOFF (80) betont wurde. Diese Körperchen sind bei den Säugetieren an den verschiedensten Stellen der nackten Haut, ganz besonders aber in der Schnauze und im Gaumen, sowie in der Wurzelscheide der Tast- oder Sinushaare noch von MERKEL vorgefunden und waren seither schon oft der Gegenstand sehr eingehender Untersuchungen, namentlich mit Hilfe der neuen Nervenuntersuchungsmethoden. In der Haut des Menschen sind sie in neuerer Zeit insbesondere von DOGIEL (an den Fingern) (27, 28) beschrieben worden. PINKUS (59, 60) fand diese Gebilde auch in den tiefsten Schichten jener Epithelzapfen, welche unter den von diesem Forscher entdeckten und als »Haarscheiben« beschriebenen Hautbildungen, die sich allenthalben an der menschlichen Haut den Haaren benachbart vorfinden, liegen.

Auch diese Säugetierkörperchen werden von den zweierlei Nerven innerviert, ganz ebenso wie die Körperchen der Vögel. Was aber die Struktur der Tastmenisci anbetrifft, so ist OSTROUMOW (58) der erste, welcher beobachtet hat, daß dieselben bei der stärksten Vergrößerung eine fädige, netzartige Struktur besitzen, der aber dieser Erscheinung keine weitere Bedeutung beigemessen hat. Diese Struktur habe auch ich beobachtet und diese meine Beobachtung zuerst in der Arbeit über die Innervation des harten Gaumens (6) angedeutet, später in einer in romanischer Sprache verfaßten speziellen Arbeit über die Struktur der Tastmenisken (7) ausführlich behandelt. Es heißt dortselbst, daß die Tastmenisken netzartige Scheiben, Schalen oder Geflechte bilden (»discuri, străchinuțe sau țesetură reticulare«). Die Arbeit ist mit entsprechenden Figuren aus dem Gaumen und den Tasthaaren der Katze versehen. Auch in andern Arbeiten, die ebenfalls mit den zugehörigen Figuren aus der Schnauze und dem Gaumen des Maulwurfs versehen sind (11, 12) habe ich dieser Tatsache Ausdruck gegeben. Freilich war ich zu jener Zeit noch nicht in der Lage, die beiden Nervenapparate der Körperchen deutlich zu scheiden, obzwar ich sie eigentlich beide dargestellt und gesehen habe, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil es mir nicht gelungen war, beiderlei Nervenfasern zugleich an ein und dasselbe

Körperchen gelangen und die entsprechenden Apparate bilden zu sehen, wie dies z. B. die Fig. 30 und 38 dieser Schrift veranschaulichen.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, kommen die MERKELSchen Körperchen nur selten vereinzelt, wie z. B. bei den Rabenvögeln, vor; in der Regel treten sie bald mehr, bald weniger dicht aneinander, namentlich in der Nähe der Epidermis (Fig. 29 *ct*, 30, 32, 33, 36) auf. Mitunter kann man 2—3—4 u. s. f. fast unmittelbar nebeneinander liegen sehen und in solchen Fällen insbesondere auch die Wahrnehmung machen, daß die einzelnen Körperchen ihre Tastscheiben von einer und derselben dicken Faser erhalten, wie dies übrigens auch bei zerstreut liegenden mitunter zu beobachten ist. In solchen Fällen tritt an die Körperchen eine Markfaser heran, welche auf ihrem ganzen Verlaufe, d. i. vom Verlassen des Nervenstämmchens bis zum Verlust der Markhülle, ungeteilt bleibt. Durch das sehr enge Zusammentreten der einzelnen Körperchen wird die Entstehung jener Gebilde gleichsam eingeleitet, welche ich unter dem Namen der zusammengesetzten MERKELSchen Körperchen zusammenfassen möchte, während die soeben skizzierten nebeneinander liegenden bloß Anhäufungen von einfachen Körperchen oder, falls die Anordnung eine recht innige ist, Gruppenkörperchen bilden. Diese Anhäufungen und darauf die Gruppenkörperchen vermitteln den Übergang von den einfachen zu den zusammengesetzten MERKELSchen Körperchen.

β. Zusammengesetzte Merkelsche Körperchen.

(Fig. 37, 38.)

Die zusammengesetzten Körperchen können je nach der Aneinanderordnung der sie zusammensetzenden Tastzellen in Gruppenkörperchen und Säulenkörperchen geschieden werden; die letzteren wieder in einfache- und Doppelsäulenkörperchen.

Die Bildung der zusammengesetzten Körperchen wird durch das Zusammenschmelzen der an zwei aneinander stoßenden Körperchen liegenden Tastscheiben eingeleitet. Daß es sich so verhält, scheint mir aus dem Befund hervorzugehen, welcher durch einen Teil der Fig. 38 wiedergegeben ist. Man sieht in dieser Figur eine Gruppe von einfachen Körperchen, deren Zellen infolge des nahen Aneinandertretens eine flache, brotlaibartige Gestalt erhalten haben. Unterhalb dieser Gruppe kann man von derselben durch Bindegewebe isoliert zwei ebenso beschaffene Tastzellen beobachten, welche übereinander liegen. An diese beiden Zellen sieht man von unten her die zwei Nervenfasern (*nm* und *ns*) herantreten. Die dünne Faser

schreitet zur Bildung eines pericellulären oder pericorpusculären Netzes, die dicke jedoch verliert die Myelinscheide und zerfällt in zwei Achsenfasern, von denen die eine nach links abzieht, während die andre alsbald zur Bildung des Endapparates schreitet. Dieser ist eine für die eine Hälfte der beiden Tastzellen gemeinsame, für die andre (rechte) Hälfte jedoch gesonderte Tastscheibe. Ich glaube, daß dieser Fall sehr geeignet ist, uns die Art und Weise zu demonstrieren, wie es im phylogenetischen Entwicklungsgang der aus den einfachen entstandenen zusammengesetzten Taskörperchen zur Bildung von zweien Zellen gemeinsamen Tastscheiben gekommen sein mag.

Die Gruppenkörperchen bestehen aus unregelmäßig aneinander liegenden Tastzellen, welche mit gemeinsamen Tastscheiben versehen sind. Die Tastscheiben liegen zwischen je zwei Tastzellen und können miteinander derart verschmelzen, daß es den Eindruck macht, als ob eine einzige sich zwischen den Zellen windende Tastscheibe vorhanden wäre, welche übrigens nicht nur von einer, sondern auch von zwei dicken Nervenfasern, die an das Körperchen herantreten, gebildet wird. Die dünne Faser bildet ein gemeinsames pericorpusculäres Netz, welches ebenfalls auch von mehreren zutretenden Fasern entstehen kann.

Unter den Säulenkörperchen stellen die Zwillingkörperchen den einfachsten Fall vor. Darunter sind die sogenannten »Zwillingstastzellen« MERKELS gemeint. Sie bestehen aus zwei unmittelbar übereinander gelagerten MERKELSchen Zellen, welche infolgedessen ihre ellipsoidische Gestalt verändern, so zwar, daß sie an den zwei Berührungsstellen abgeflacht und nur an den äußeren Teilen abgerundet erscheinen. Demzufolge haben sie eine schon bei den Gruppenkörperchen erwähnte brotlaibartige Form. Die Innervierung der beiden Zellen geschieht durch eine beiden gemeinsame Tastscheibe, welche zwischen den Flachseiten der beiden Zellen gelegen, von einer dicken Nervenfasern her stammt. Es ist wohl über allen Zweifel erhaben, daß die Tastscheibe auch in diesem Falle, sowie in allen übrigen noch zu erwähnenden, gleich jener der einfachen Körperchen nichts andres ist als ein flächenartig ausgebreitetes, dichtes, geschlossenes Netz von Neurofibrillen, welche von Perifibrillärsubstanz umgeben sind, derart, daß das Gebilde förmlich eine Scheibe aus Perifibrillärsubstanz darstellt, in welcher das besagte Neurofibrillennetz eingebettet ist.

Es kann nicht unerwähnt gelassen werden, daß sich diese Ver-

hältnisse schon an den einfachen, aber um vieles mehr an den zusammengesetzten Körperchen namentlich schon wegen der Kleinheit der Gebilde nur schwer darstellen, beobachten und beurteilen lassen. Es müßten denn sehr günstige Färbungen und Lagen der Scheiben vorliegen, wie dies z. B. in dem einen der Körperchen (Fig. 30) der Fall ist. Die zweite dünne Faser bildet gleich wie bei den einfachen auch bei den Zwillingskörperchen ein lockeres, stark varicöses pericorpusculäres Neurofibrillennetz, welches somit beide Zellen zugleich, d. i. das ganze Körperchen, umgibt. Diese Zwillingskörperchen sind bei den Tauben, Hühnern und Sumpfvögeln nicht gerade selten anzutreffen.

Die drei und mehrzelligen Säulenkörperchen sind schon seltener zu beobachten. Sie bestehen aus drei und mehr übereinander gelagerten Zellen, von denen die obere und die untere Polzelle an der Außenseite konvex, während deren Innenseite, sowie alle übrigen Zellen des Körperchens beiderseits abgeplattet erscheinen. Zwischen den Flachseiten derselben breiten sich die Tastscheiben der in der Ein- oder Zweizahl (vielleicht auch Mehrzahl) hinzutretenden dicken Nervenfasern aus. Die dünnen Fasern kann man in der bereits erwähnten Art die Körperchen umgeben sehen. Es können bei der Bildung der Tastscheiben auch Unregelmäßigkeiten eintreten, so daß zwischen je zwei anstoßenden Zellen keine Tastscheibe zu finden ist, wie man einen solchen Fall in Fig. 37 zwischen der zweiten und dritten Zelle von oben sehen kann. Im übrigen kann zu dieser Figur noch bemerkt werden, daß alle drei zwischen den fünf Zellen gelegenen Tastscheiben von einer einzigen Achsenfaser (n) gebildet werden, welche noch außerdem einen Ausläufer vom Körperchen weg nach oben entsendet. Besondere Bindegewebshüllen entbehren diese Körperchen ebenso wie alle bisher genannten.

Eine besondere Stellung und Wichtigkeit nehmen unter den zusammengesetzten MERKELschen Körperchen die durch ihr Vorkommen, Lage, Anordnung und Beschaffenheit des zelligen Aufbaues merkwürdigen und in der Literatur noch am besten bekannten

Doppelsäulenkörperchen

ein. Ich meine die Tastkörperchen der eigentlichen Sänger unter den Sperlingsvögeln. Über das Vorkommen der Körperchen bei diesen Vögeln wurde bereits oben mit Anlehnung an MERKEL berichtet, welcher letzterer erwähnt, daß bei diesen Vögeln »die Tastzellen fast stets zu Tastkörperchen verbunden sind«. Die Struktur dieser Körperchen

hat MERKEL sowohl an Quer- als auch an Längsschnitten studiert und gefunden, daß die Körperchen »ein sehr eng quergestreiftes Aussehen haben«, da »die Tastzellen in denselben klein und einander sehr nahe gerückt sind«. »Bei stärkerer Vergrößerung gelingt es, wahrzunehmen, daß die Tastkörperchen meistens aus zwei Tastzellensäulen bestehen, zwischen welchen die eintretende Nervenfasern aufsteigt. Die einzelnen Tastzellen sind durch bindegewebige Scheidewände voneinander getrennt, welche mit auf dem Durchschnitt dreieckig aussehenden Verbreiterungen von der gemeinsamen Hülle entspringen. Daß die Körperchen eine Doppelreihe von Tastzellen enthalten, ergibt auch ein Blick auf den Querschnitt, wo man zwei nebeneinander gelagerte Zellen erkennt. Zur Erkennung einer Struktur im Innern der Zellen sind dieselben zu klein. In der Scheide, und zwar sowohl in der Hülle, wie in den Zwischenwänden kommen zahlreiche Kerne vor, welche sich an gefärbten Präparaten deutlich durch ihr dunkleres Aussehen von den helleren, nervösen Kernen der Tastzellen abheben.« Ich habe diese Befunde MERKELS mit Absicht wörtlich zitiert, damit man aus denselben genau erkenne, welchen Standpunkt dieser Forscher gegenüber den fraglichen Körperchen einnimmt. Er hat ganz richtig erkannt und nachgewiesen, daß die Zellen der Körperchen eine Doppelreihe bilden — ich nenne sie lieber Doppelsäule, weil die Zellen nicht neben-, sondern übereinander gelagert sind —. Es mag bemerkt werden, daß diese Anordnung der Zellen nur im allgemeinen zutrifft (Fig. 47 oben, 48a, b), denn in der Regel treten verschiedenartige Unregelmäßigkeiten in der Lagerung derselben ein (Fig. 47 unten, 48a oben, 49, 51). Nichtsdestoweniger zeigt die Übereinanderreihung der einzelnen Zellen trotz der Unregelmäßigkeiten ein charakteristisches Verhalten, welches zur genannten Deutung der Körperchen als eine Doppelsäule berechtigt. Ich habe bereits erwähnt, daß diese zwei Zellensäulen oben und unten durch unpaare Zellen abgeschlossen werden (siehe die Figuren). Man kann diese die Körperchen abschließenden, nach oben bzw. unten konvexen Elemente als Polzellen bezeichnen. Die übrigen Zellen sind flach und nur an den Außenseiten konvex. Mit den Innenseiten, welche mitunter keilartig zugespitzt erscheinen, sind die Zellen der einen Säule zwischen jene der andern, aber nur teilweise d. i. sehr wenig und übrigens auch nicht unbedingt oder nicht oft eingefügt. Gewisse bindegewebige Hüllen, welche nach MERKEL die einzelnen Zellen und auch die ganzen Körperchen umgeben sollen, habe ich nicht beobachten können, auch dann nicht, wenn, wie z. B.

in Fig. 51 unterhalb der bewußten Körperchen PACINISCHE Körperchen liegen, deren Bindegewebshüllen aufs deutlichste vom umgebenden Bindegewebe zu unterscheiden sind. In solchen Fällen dürften etwaige Hüllen der Doppelsäulenkörperchen doch ganz gewiß ebenso zur Darstellung gekommen sein, wie jene der PACINISCHEN; wenigstens ist kein Grund einzusehen, weshalb dies nicht eintreten sollte. Ich muß daher der Annahme MERKELS, daß diese Körperchen von besonderen Hüllen eingeschlossen werden, ebenso widersprechen, wie ich dies schon für die einfachen und die andern Körperchen oben getan habe. Ich glaube, daß dasjenige, was MERKEL als Hüllen sah, nichts andres als die nach seiner Methode nicht gehörig zur Darstellung gebrachten Nerven der Körperchen waren. Was aber seine Annahme, daß die Zellen der Körperchen Nervenzellen wären, betrifft, darüber habe ich mich bereits ausgesprochen.

Die Größe dieser Körperchen ist vielen Schwankungen unterworfen. In den mittleren Teilen der keulenförmigen Zungenpapillen sind sie wohl am größten, in den Scheiteln der Papillen bedeutend kleiner und auch zahlreicher (Fig. 48, 51); es steht somit ihre Anzahl in den einzelnen Papillen zumeist mit ihrer Größe in einem verkehrten Zusammenhangsverhältnis. Auch scheinen sie in jenen Papillen klein zu sein, in denen (Fig. 51) unterhalb derselben mehrere PACINISCHE Körperchen liegen, über deren Vorkommen an dieser Stelle weiter unten noch die Rede sein wird. Auch ihre Form ist eine wechselnde, wiewohl wenigstens die größeren Körperchen eine ellipsoidische Gestalt zeigen. Sie können langgestreckt oder auch abgeplattet oder wie MERKEL sagt, kuchenartig sein, insbesondere in den Schnabelspitzen. Ihr Vorkommen ist, wie schon erwähnt, charakteristisch für die Papillen der Zunge, aber man findet sie auch in den beiden Schnabelspitzen und vereinzelt auch im Gaumen.

Auch an diesen Körperchen ist wohl der wichtigste Bestandteil die Endausbreitung der Nerven. An ein jedes Körperchen gelangt, soviel ich beobachten konnte, eine dicke Nervenfasern, indem sie sich von einem Nervenstämmchen des Zungenstroma ablöst. Teilungen, wie bei andern Fasern habe ich an diesen nicht beobachtet. Dies läßt sich wohl auch leicht erklären, da eine solche Faser eine ganze Anzahl von Zellen, aus denen das Körperchen zusammengesetzt ist, zu versorgen hat. Denn ein großes Körperchen kann auch über 20 Zellen enthalten. In unmittelbarer Nähe des Körperchens sieht man die Faser ihre Myelinscheide verlieren (Fig. 47, 48 *nm*) und als nackte Achsenfaser zwischen den beiden Zellsäulen des Körperchens

emporsteigen. An günstigen Präparaten kann man bemerken, wie diese Achsenfaser seitliche Ausläufer entsendet, welche zwischen je zwei Zellen einer jeden Säule eine Tastscheibe bilden. Diese Tastscheiben erscheinen an Längsschnitten, wie auch bei andern Körperchen, als bald feine, bald dickere Striche (Fig. 47, 48, 49, 51). Die Beschaffenheit der Zellen und die Beziehungen der Tastscheiben zu denselben ersieht man wohl deutlich genug aus der Fig. 49. An ein jedes Körperchen gelangt aber auch noch eine dünne, marklose Faser (*ns*) der zweiten Art — es scheinen mitunter auch mehrere Fasern dieser Art mit einem und demselben Körperchen in Beziehung zu treten. Diese letzteren Fasern verzweigen sich alsbald sehr reichlich und bilden ein geschlossenes, lockeres Netz von Neurofibrillenbündeln um das Körperchen als solches (Fig. 47, 48 *a, b, ns*, 50). Es ist merkwürdig, daß ich an Präparaten, welche nach der GOLGISCHEN Methode hergestellt waren, immer nur die Nervenendapparate dieser dünnen Fasern dargestellt fand, wie dies auch die Fig. 50 veranschaulicht. Mittels Methylenblau aber lassen sich die dicken Fasern und ihre Tastscheiben leicht zur Anschauung bringen. Schwieriger und seltener gelingt die Imprägnierung des pericellulären Endnetzes der dünnen Nervenfasern.

Aus dem Gesagten ersieht man, daß alle MERKELSCHEN Körperchen der Vögel, die einfachen sowohl, wie auch alle zusammengesetzten, die doppelte Innervation aufweisen, d. i. Tastscheiben als Endapparate (Fibrillennetze) der dicken und pericelluläre Fibrillennetze der dünnen Nervenfasern. In beiden Fällen wird aber der Endapparat, wie wir dies auch anderwärts beobachtet haben, durch ein geschlossenes Netz von Neurofibrillen hergestellt. Ob nun das Netz locker oder dicht, flach ausgebreitet oder pericellulär oder auch, wie an den baumartigen Endausbreitungen, nach allen Richtungen des Raumes ausgedehnt ist, erscheint durchaus nebensächlich.

2. Einkapselte oder Grandryische Körperchen.

(Fig. 34, 40 *a, b*, 41, 42, 43, 44, 45, 46.)

Diese Art der MERKELSCHEN Körperchen gehen in der Literatur unter dem Namen der GRANDRYISCHEN Körperchen und sind auch unter diesem Namen allgemein bekannt. Sie kommen, wie ich schon oben bei der Besprechung der Verbreitung der MERKELSCHEN Körperchen hervorgehoben habe, soweit es bisher bekannt ist, nur bei den Nachtraubvögeln, worüber man aber wohl nicht allgemein orientiert ist, und bei den Lamellirostres unter den Schwimmvögeln vor. Von dieser

letzteren Vogelgruppe her sind sie allgemein bekannt und deshalb scheint man auch allgemein der Meinung zu sein, daß sie überhaupt nur diesen Tieren zukommen. Freilich kann nicht verschwiegen werden, daß die Körperchen der Nachtraubvögel nicht in allen Punkten den typischen GRANDRYSCHEN Körperchen gleichen, sondern daß sie gewissermaßen einen Übergang von den gewöhnlichen MERKEL-SCHEN Körperchen zu den eigentlichen GRANDRYSCHEN bilden. In den wesentlichen Bestandteilen aber stimmen beiderlei Körperchen überein, und dies ist auch der Grund, weshalb beide Arten in einem und demselben Kapitel besprochen werden sollen.

Über die Körperchen der Nachtraubvögel sagt MERKEL (54, S. 154): »Sie erinnern hier fast an die Zellen bei den Lamellirotres, sowohl was ihre Größe, als was ihre Zusammensetzung zu Tastkörperchen betrifft.« In bezug auf ihre erstere Eigenschaft, nämlich, daß sie auch an Größe den GRANDRYSCHEN Körperchen der Entenvögel gleichen, muß ich MERKEL auf Grund meiner Präparate widersprechen. Ich finde sie, gleichviel ob sie ein-, zwei- oder auch mehrzellig sind, bedeutend kleiner als jene des Entenschnabels, aus welchem Grunde man auch nicht leicht in die Lage kommt, irgend eine Struktur im Innern der Zellen unterscheiden zu können. Weiter sagt MERKEL über diese Körperchen, »daß die Scheide meist sehr derb und mit vielen Kernen ausgestattet ist, so daß sie darin am nächsten mit derjenigen der Taubentastzellen zu vergleichen ist«. Diese Ähnlichkeit mit den Körperchen der Tauben möchte ich nicht gerade wörtlich nehmen, hingegen muß man MERKEL beipflichten in bezug auf die »derbe Scheide«. Die Körperchen besitzen nämlich in der Tat eine recht dicke Kapsel aus konzentrisch angeordneten bindegewebigen Hüllen versehen mit vielen und deutlichen Kernen. Diese Verhältnisse lassen sich leicht an Methylenblaupräparaten, namentlich dann, wenn auch das Bindegewebe eine schwache Blaufärbung angenommen hat, was gar nicht selten an den Präparaten zu beobachten ist, erkennen. Denn es ist eine charakteristische Erscheinung, daß die bindegewebigen Kapseln der Tastkörperchen, gleichviel welcher, an Methylenblaupräparaten gegen das umgebende Bindegewebe stets licht und mitunter sogar fast schimmernd erscheinen, so daß sie sich deutlich von der Umgebung abheben. Oft erkennt man die Anwesenheit der eingekapselten Körperchen schon bei geringer Vergrößerung gerade an diesen sehr lichten Flecken.

Im Gaumen der Eule, wo diese Körperchen unter den Höckern in großer Menge angehäuft fast unmittelbar unter dem Epithel liegen,

sind nur selten einfache, d. i. einzellige Körperchen zu sehen; die meisten sind Zwillinge oder Drillinge, es kommen aber auch mehrfach zusammengesetzte oft vor (Fig. 40 a). Sie bilden Säulehen, welche aber, wie MERKEL insbesondere für den Unterschnabel bemerkt, wurstförmig gewunden sind. Diese werden von der gemeinsamen Bindegewebkapsel umgeben (Fig. 40 b).

Die Innervation dieser Körperchen anlangend, so ist zu bemerken, daß sie sich von jener der uneingekapselten Körperchen gar nicht unterscheidet. Tastscheiben, welche sich mit Methylenblau leicht darstellen lassen, und pericelluläre bzw. pericorpusculäre lockere Fibrillen-netze, welche bedeutend schwieriger zur Anschauung zu bringen sind, sind hier ebenso beschaffen wie dort.

Zu den schon angeführten gemeinsamen Eigenschaften mit den typischen GRANDRYSchen Körperchen könnten noch die fast kugelförmigen Kerne der wie bei den GRANDRYSchen abgeplatteten Zellen angeführt werden, welche ich bei stärkeren Vergrößerungen wenigstens an manchen Körperchen recht deutlich erkannt habe (Fig. 40 b).

So gelangen wir zur Besprechung der echten oder typischen GRANDRYSchen Körperchen der Leistenschnäbler. Diese aber brauche ich durchaus nicht weitläufig zu behandeln, da dieselben schon durch mehrere nach den neuen Untersuchungsmethoden ausgeführte Untersuchungen recht eingehend studiert und beschrieben worden sind. Die neuere Literatur über diese Körperchen ist eine recht reichhaltige. Ich werde mich aber bloß auf die drei neuesten Arbeiten von SZYMONOWICZ (78), DOGIEL und WILLANEN (24) und von DOGIEL (29) beschränken und bloß der wichtigsten hierin niedergelegten Resultate Erwähnung tun. SZYMONOWICZ hat eingehend die Form, Beschaffenheit und die Struktur der Tastzellen, sowie die netzartige fibrilläre Beschaffenheit der Tastscheiben betont. Auf seine entwicklungsgeschichtlichen Resultate wird erst später eingegangen werden. DOGIEL und WILLANEN fanden, »daß die Tastscheiben der Autoren nicht als Endapparate angesehen werden können; von jeder Scheibe sondert sich eine Menge Nervenfibrillen ab, die in das Protoplasma der Tastzellen eindringen«. An den beigefügten Figuren ist eine Netzstruktur der Tastscheiben ersichtlich gemacht. Die dünnen Nervenfasern »endigen in pericellulären Netzen auf der Oberfläche der Zellen«. Auch die Struktur der Zellen der GRANDRYSchen Körperchen wird von diesen Forschern eingehend besprochen. Es genügt hier, auf diese Arbeiten bloß hinzuweisen. In der neuesten Zeit hat DOGIEL (29) die GRANDRYSchen Körperchen wieder zum Gegenstand seiner Unter-

suchungen gemacht, und zwar galten sie für diesmal bloß dem Endverhalten der an die Körperchen gelangenden Nerven, welches mit Hilfe der neuen Silberimprägnierungsmethode von RAMÓN Y CAJAL studiert wurde. Mit Hilfe dieser Methode fand DOGIEL, »daß der Achsencylinder zunächst vor der Bildung der Scheibe aus einer nicht großen Zahl von beträchtlich dicken Neurofibrillen, zwischen welchen eine recht geringe Menge pericellulärer Substanz angeordnet ist, besteht«. Die sich in der Nähe der Scheibe teilenden und fächerförmig ausbreitenden Fibrillen bilden den Anfangsteil der Tastscheibe. Diese Teilung wiederholt sich. In der Nähe des Scheibenrandes vereinigen sich diese Fibrillen zu einem dichten, geschlossenen Netz. Auch die pericellulären bzw. pericorpusculären Fibrillennetze als Endapparate der dünnen Nervenfasern konnte DOGIEL mit der neuen Methode beobachten und auch zugleich sehen, daß Abkömmlinge dieses Netzes nicht nur zu benachbarten Körperchen sich begeben, um hier abermals Netze zu bilden, sondern auch ins Epithel eindringen, wo sie »in einzelne Fäden zerfallen«, aus welchem Verhalten DOGIEL den Schluß zu ziehen vermeinte, daß diese Nerven der zweiten Art »den sensiblen Nerven zugezählt werden müssen«. Zu der letzteren Meinungsäußerung wurde DOGIEL durch die Ansicht SFAMENIS veranlaßt, welcher mit der Chlorgoldmethode die Nerven der GRANDRYSchen Körperchen (74) untersucht und festgestellt hat, daß dünne, marklose Nervenfasern zusammen mit den dicken Fasern in die Körperchen eindringen, wo sie in viele Fäden zerfallen, welche in der Hülle der Körperchen ein Nervenetz bilden. Von diesem Netz, welches nach DOGIEL zweifellos mit dem von ihm und WILLANEN entdeckten pericellulären Netz identisch ist, vermutet SFAMENI, daß ihm eine trophische Rolle zukomme.

Da nun verschiedene Gründe bald für die eine, bald für die andre Auffassung sprechen, wonach diese zweite Art von Nervenfasern (die dünnen, marklosen) trophische oder sensible seien, so glaube ich, daß die Frage noch nicht so weit spruchreif geworden ist, daß man diese Nerven mit Sicherheit als trophische oder als sensible erklären könnte. Ich verhalte mich daher dieser Frage gegenüber so gut wie indifferent, obgleich es mir doch wahrscheinlicher zu sein scheint, daß ihnen eine sensible Natur zukommt.

Was nun aber die Methode RAMÓN Y CAJALS in ihrer Bedeutung für die Erforschung des fibrillären Baues der Tastscheiben und ähnlicher Endgebilde anbetrifft, wie dies von DOGIEL in der allerneuesten Zeit berichtet wird (30), in welcher Arbeit die

verschiedensten Endorgane besprochen werden, worunter auch die Tastscheiben (Menisken) in den Fußsohlen der Katze und die PACINISCHEN Körperchen dieses Tieres, so glaube ich, daß dieselbe zur Kontrolle nicht nur brauchbar, sondern geradezu unerlässlich ist, daß man aber dieselben Ergebnisse auch mit dem Methylenblau und vielleicht unter Umständen noch besser, reiner und verlässlicher erzielen kann, wie die neueren, schon erwähnten Methylenblauarbeiten, in welchen die Netzstruktur der Scheiben schon seit sehr langer Zeit als erkannt feststeht, welche jedoch nicht hinlänglich gewürdigt wurde und wie dies aus meinen Präparaten hervorgeht. Was speziell die Tastmenisci der Säugetiere betrifft, so habe ich schon oben erwähnt, daß ich noch im Jahre 1901 (7) in einer in romanischer Sprache veröffentlichten Arbeit über die Struktur der Tastmenisken das Fibrillennetz derselben nicht nur erwähnt, sondern auch mit entsprechenden figürlichen Belegen versehen habe, hingegen tat dies OSTROUMOW (58) nicht, welcher für die Menisci der Tasthaare dieselbe Struktur erwähnt, jedoch durch keine Figur ersichtlich macht. Dasselbe gilt für SZYMONOWICZ (78). Daß ich diese fibrilläre Netzstruktur nicht in derselben Weise verwertet oder gewürdigt habe, wie dies übrigens DOGIEL (24) selbst nach mir getan hat, ist eine andre Sache.

Die eingekapselten GRANDRYSCHEN Körperchen lassen sich ebenso wie auch die nichteingekapselten MERKELSCHE Körperchen je nach ihrem zelligen Aufbau und den Beziehungen der Tastscheiben zu den Zellen in einfache Körperchen, in Körperchengruppen, Gruppenkörperchen und Säulenkörperchen unterscheiden.

α. Die einfachen GRANDRYSCHEN Körperchen

sind, wie schon SZYMONOWICZ (78) hervorhob, recht selten, was übrigens auch MERKEL betont hat, und zwar der letztere nicht nur für die Entenvögel, sondern auch für die Eulen. Ich kann diese Ansichten nur vollauf bestätigen. Hingegen möchte ich darauf hinweisen, daß sich die einfachen Körperchen in überwiegender Mehrzahl dort vorfinden, wo man a priori ein verhältnismäßig schlechteres Gefühl voraussetzen möchte, wie z. B. bei den Tauben gegenüber den Entenvögeln, bei welchen letzteren und übrigens auch bei den Raubvögeln sich hauptsächlich Säulenkörperchen vorfinden. Übrigens besitzen bei den letzteren Vogelgruppen die Körperchen besondere bindegewebige Hüllen, welcher Erscheinung eine ganz besondere Bedeutung für ein erhöhtes Gefühlsvermögen zugesprochen werden muß. Es ist evident, daß die

einfachen Körperchen eine tiefere Entwicklungsstufe, eine primitive Erscheinung beweisen.

Ein derartiges einfaches GRANDRYSCHE Körperchen ist in Fig. 34 wiedergegeben, und man erkennt an demselben das Fibrillennetz, welches die Tastscheibe oder eigentlich den Tastmeniscus zusammensetzt. Auch die dünne zutretende Faser (*ns*) ist zu sehen. Die Bindegewebskapsel ist nicht sehr deutlich zu beobachten, aber dennoch vorhanden. Hingegen konnte ich an der zweizelligen Gruppe in Fig. 44 *ct* bindegewebige Kapseln kaum unterscheiden. Es ist wohl nicht ausgeschlossen, daß die Bindegewebscheiden an den einfachen Körperchen nicht zur Ausbildung gelangen. Auch an den zusammengesetzten Körperchen kann man manchmal Ähnliches beobachten. Als Regel aber bleibt immerhin, daß dort, wo einmal GRANDRYSCHE Körperchen vorkommen, wenigstens die überwiegende Mehrzahl derselben mit besonderen Bindegewebshüllen versehen ist. Ich habe bereits erwähnt, daß diese Körperchen zwar schon von MERKEL gesehen, daß sie aber von SZYMONOWICZ (78) eingehender besprochen und gewürdigt wurden. Letzterer Forscher sagt über diese Körperchen, daß sie »merkwürdigerweise nur aus einer Tastzelle bestehen«, daß sie selten vorkommen, und daß sie im allgemeinen kleiner sind als jene der gewöhnlichen GRANDRYSCHE Körperchen. Ferner erwähnt er: »Wir sehen dieselbe, wiewohl oft weniger ausgeprägte Streifung, dieselbe Bindegewebshülle, dasselbe Verhältnis zwischen der Zelle und der Tastscheibe, welche letztere immer von unten an die Zelle grenzt. Dieser Umstand erinnert wohl an das Verhalten der Nervenendigung gegenüber der Tastzelle im MERKELschen Tastkörperchen.«

Mit dem letzten Worte sind die MERKELschen Körperchen der Säugetierhaut, welche sich, wie schon gesagt wurde, nur ausnahmsweise im Corium, sonst in den tiefen Lagen der Epithelzapfen befinden, gemeint. Diesem letzteren Ausspruche SZYMONOWICZS möchte ich für das Verständnis des phylogenetischen Zusammenhanges der zelligen Tastkörperchen bei allen Wirbeltieren geradezu sehr viel Bedeutung beimessen, während SZYMONOWICZ (S. 346) meint, daß es schwer sei, zu entscheiden, wie diese einzelligen Körperchen des Entenschnabels zu deuten seien. Freilich tut SZYMONOWICZ dies mit Rücksicht auf seine entwicklungsgeschichtlichen Befunde, nach welchen irgend eine Vereinigung der MERKELschen Körperchen der Säugetiere und der GRANDRYSCHE Körperchen, seiner Ansicht nach, ausgeschlossen ist. Darüber soll später ausführlicher die Rede sein.

Eine gruppenweise Anordnung einzelliger GRANDRYscher Körperchen ist wohl eine seltenere Erscheinung.

β. Zusammengesetzte GRANDRYsche Körperchen.

Dagegen finden sich Gruppenkörperchen recht häufig vor und sind solche schon MERKEL bei allen untersuchten Lamellirostres aufgefallen, weshalb er derlei Bildungen auch abgegebildet hat. Auch die andern Forscher wissen davon manches zu berichten. Ein solches Gruppenkörperchen besteht aus mehreren, zumeist vier Zellen, die in unregelmäßiger Weise aneinander treten und von einer gemeinsamen Bindegewebskapsel umgeben werden. Sie werden meistens von zwei dicken Nervenfasern versorgt, welche miteinander in Verbindung stehende, immer je zwei Zellen gemeinsame Tastscheiben bilden. Will man aber die Sache anders deuten, dann kann man sagen, daß sich alle Tastscheiben derart vereinigen, daß förmlich eine einzige verzweigte Tastscheibe die vereinigten Zellen innerviert. Ich halte es für genügend, in dieser Hinsicht hier auf die Figuren 5, 17, 26 in der Arbeit von SZYMONOWICZ (78) zu verweisen.

Unter den Säulenkörperchen kommen, wenigstens bei den von mir untersuchten Vögeln (Eule, Ente) die zweizelligen Zwillingskörperchen fast seltener vor als mehrzellige. Die Zwillingskörperchen bestehen aus zwei übereinander gelagerten Zellen, welche von der gemeinsamen Hülle umgeben werden. Zwischen den beiden Zellen breitet sich die Tastscheibe aus. Man kann nicht selten die Beobachtung machen, daß von der einen Tastscheibe eine Achsenfaser abzieht, sich an ein benachbartes Körperchen begibt und hier abermals zwischen den Tastzellen eine Scheibe bildet (Fig. 46 *nm*). Auch die Nervenfasern der zweiten Art können, wie dies schon anderwärts hervorgehoben wurde, zwei oder auch mehrere Körperchen versorgen, und außerdem kann man noch die Wahrnehmung machen, daß einzelne Fasern als Abkömmlinge der pericorpusculären Endausbreitungen dieser Nervenfasern sich zum Epithel begeben, was auch schon DOGIEL gesehen und abgebildet hat (29) und worauf bereits oben hingedeutet wurde. Von der Fläche gesehen haben die Körperchen eine fast kreisrunde oder elliptische oder auch etwas unregelmäßige Gestalt; es überwiegen aber die ellipsoidischen Formen. Ebenso verhält es sich mit der Tastscheibe. Daß die letztere aus einem Netz von Neurofibrillen besteht, kann man an gelungenen Methylenblaupräparaten sehr gut beobachten (Fig. 43). Auch

die fibrilläre Beschaffenheit der zutretenden Achsenfaser kann man oft an mittels Methylenblau gefärbten Präparaten beobachten.

Die mehrzelligen Säulenkörperchen sind jene, welche aus mehr als zwei übereinander gelagerten Zellen bestehen. Am häufigsten kommen unter diesen die dreizelligen vor. Man trifft aber auch vier- und fünfzellige an (Fig. 40 *a, b*, 42, 44, 45). In bezug auf die Vielzelligkeit der Körperchen sagt SZYMONOWICZ (78), daß sich am häufigsten die zweizelligen, seltener die aus drei Zellen bestehenden Körperchen vorfinden, und daß die vier- und fünfzelligen nur ausnahmsweise vorkommen. Nach meinen Beobachtungen und Erfahrungen möchte ich das, was nach SZYMONOWICZ auf die vier- und fünfzelligen Körperchen bezug hat, bloß für die letzteren behaupten. Die dreizelligen Körperchen werden gewöhnlich von einer einzigen dicken Nervenfasern mit Tastscheiben versorgt, während an die mehr als dreizelligen gewöhnlich zwei solcher Fasern herantreten. Die Tastscheiben der dreizelligen Körperchen entstehen entweder zugleich aus einem Punkte der Achsenfaser durch einfache Teilung derselben (Fig. 45), oder es bildet die Achsenfaser eine Tastscheibe, von welcher eine Verbindungsfaser abgeht, um alsbald eine zweite Tastscheibe zu bilden. Die mehrzelligen Körperchen erhalten, wie erwähnt, ihre Tastscheiben gewöhnlich von zwei Nerven (Fig. 42 *nm*), und es können hier um so mehr alle möglichen Variationen eintreten (vgl. die Fig. 14, 15, 16, 26 bei SZYMONOWICZ [78]). Hinsichtlich der Endapparate der an die Körperchen tretenden dünnen Fasern gilt hier ganz das Nämliche, was schon für die andern gesagt wurde; sie bilden pericorpusculäre, lockere Netze von varicösen Neurofibrillen (Fig. 42 *ns*, 45 *ns*).

In bezug auf das chemische Verhalten der Tast- oder Deckzellen der GRANDRYschen Körperchen wird weiter unten bei der Besprechung der phylogenetischen Verhältnisse der zelligen Tastkörperchen die Rede sein. Hier mag bloß erwähnt werden, daß dieselben sich ebenso verhalten wie die Zellen der nicht eingekapselten MERKELschen Körperchen, und ebenso wie jene MERKELschen Körperchen im Epithel der Säugetierhaut.

Wollen wir die MERKELschen Körperchen der Vögel mit ähnlichen Gebilden bei den übrigen Wirbeltieren vergleichen, so ist dies in bezug auf jene, welche sich bei den Säugetieren in den tiefen Lagen der Epithelzapfen, sowie auf jene allerdings vereinzelt Fälle, welche sich in der Cutis des Menschen in Form von Zwillingkörper-

chen vorfinden, schon oben geschehen, weshalb hier nur darauf hingewiesen sein mag. Weshalb aber die Körperchen bei Säugetieren im Epithel verbleiben, mag vielleicht mit der mächtigen Epidermis sowie mit der starken Papillenbildung derselben in Zusammenhang stehen. Andererseits finden sich bei Säugetieren Tastkörperchen, welche in Cutispapillen liegen, von denen doch wenigstens manche den eingekapselten Gruppenkörperchen zur Seite gestellt werden können¹.

In der Gruppe der Reptilien stehen wir schon auf unsicherem Boden. Hier müssen wir uns fast nur auf die Untersuchungen MERKEL'S beschränken. Bei diesen Tieren existieren, und zwar ausschließlich in der Cutis, wie bei den Vögeln, zweierlei Arten von zelligen Tastorganen. Auf der äußeren Haut des Kopfes der Ringelnatter findet sich die eine Art vor. Sie liegen meist in dünnen Cutispapillen und bestehen aus einer Gruppe von Tastzellen, die zu Säulchen übereinander gelagert sind. Die Zellen sind abgeplattet. Auch glaubt MERKEL, daß diese Körperchen eingekapselt seien, denn er sagt: »An den Seiten der kleinen Organe aber erscheint fast immer ein Kontur, welcher sich nur als eine membranöse Scheide deuten läßt, die die einzelnen Tastzellen umkleidet und sie zu einem gemeinsamen Ganzen verbindet.« Ob es sich im vorliegenden Falle wirklich um eine förmliche Kapsel oder um nicht gehörig zur Darstellung gekommene Nerven handelt, kann ich nicht entscheiden. Es ist dies aber schließlich auch mehr gleichgültig. Von Wichtigkeit bleibt die Bildung von zelligen Säulchen, welche mit Nerven in Verbindung stehen und so einen Vergleich mit den Säulenkörperchen der Vögel gestatten.

Die zweite Art von Tastorganen findet sich in der Mundhöhlenhaut der Ringelnatter sowie in der Körperhaut der Blindschleiche (*Anguis*) und der Eidechse. Sie bestehen aus zumeist kegelförmig gruppierten sehr flachen Zellen, welche durch bindegewebige Leisten getrennt sind. Diese Tastflecken liegen oft in schwachen ebenso geformten Cutispapillen. Über die Endausbreitung der an sie herantretenden Nerven ist natürlich MERKEL der Meinung, daß diese mit

¹ Was im speziellen die Tastkörperchen des Menschen betrifft, so sagt DOGIEL (27) zwar nichts über etwaige Zellen in den verschiedenen MEISSNER'schen Tastkörperchen, aber ich glaube denn doch, daß wenigstens jene dieser von ihm beschriebenen Körperchen einen zelligen Aufbau nach dem Typus der Gruppen- oder einem Zwischenglied zwischen Gruppen- und Säulenkörperchen aufweisen dürften, in denen die Nervenfasern charakteristische fibrilläre Platten oder Scheiben bilden (siehe DOGIEL'S Abbildungen). In seiner neueren Arbeit erwähnt er, daß sich weder Zellen noch Kerne in diesen Körperchen nach der Methode von RAMÓN Y CAJAL bestätigen lassen.

den Zellen identisch sind. Es ist zweifellos, daß die Endapparate der Nerven an diesen Organen vollkommen dieselben sind, wie wir dies bei den Säugetier- und Vogelkörperchen gesehen haben: epicelluläre Tastscheiben und pericelluläre Nervenkörbe. Dasselbe gilt natürlich für die vorher erwähnten Körperchen von der Kopfhaut der Ringelnatter, sowie für die noch im weiteren zu erwähnenden Organe. Ähnliche Organe (Tastflecken) sind auch vom Alligator bekannt (60, 61).

Schließlich will MERKEL in den tiefen Epidermisschichten der von ihm untersuchten Reptilien »rundliche, blasenförmige, helle Zellen, welche den isolierten Tastzellen der Säuger gleichen«, gesehen haben, über deren Natur er sich wegen des vielen Pigments kein abschließendes Urteil machen konnte, da er an dieselben tretende Nerven nicht gesehen hat. Es ist aber durchaus nicht ausgeschlossen, daß es sich hier tatsächlich um Organe handelt, wie sie von MERKEL vermutet werden.

Wäre die letztere Tatsache erwiesen, dann könnte man ganz wohl den Reptilien eine vermittelnde Stellung zwischen den Vögeln und Säugetieren einräumen, was um so wahrscheinlicher zu sein scheint, als in neuerer Zeit bei *Hatteria* Organe bekannt geworden sind, welche vollkommen geeignet sind eine solche Stellung einzunehmen und außerdem noch gleichsam ein Fingerzeig dafür sind, daß die in der Cutis gelegenen Tastzellen vom Epithel herkommen, worauf ich weiter unten noch näher eingehen will. Über die Beschaffenheit dieses Organs bei *Hatteria punctata* berichtet PINKUS (59): »Die unterste Epithellage besteht aus einer Scheibe scharf differenzierter, breiter und hoher Zellen, denen die (in der Umgebung sehr deutlichen) basalen Ausläufer fehlen. Die Innervierung dieser Organe ist in einer Schnittserie festzustellen. Das Organ sitzt am hinteren Ende der Schuppe, und der Nerv läuft, wenigstens an den von mir untersuchten Lokalitäten, der Epidermis parallel, zu der Sinnesleiste hin.« Es ist zum mindesten bezeichnend, daß die Tastzellen bei dieser alten Form gerade an der Grenze zwischen Cutis und eigentlicher Epidermis liegen und, daß jene Teile derselben, welche der Cutis zugekehrt sind, der Riffe oder Stacheln entbehren, wie dies bei den vollkommen cutan gelegenen Tastzellen an der gesamten Membran der Fall ist, worauf ich schon oben bei den Vogeltastzellen hingewiesen habe.

Unter den Amphibien sind zellige Tastkörperchen von MERKEL nur bei den Anuren gefunden worden. Beim Laubfrosch aber und

bei den Urodelen konnte er nichts vorfinden, »was als Tastzellen oder Tastflecken hätte gedeutet werden dürfen«. Gewisse zellige Gebilde, welche nach LEYDIG (51) und W. KRAUSE (43) sich im Daumenballen des männlichen Frosches vorfinden sollen, konnte MERKEL als solche nicht bestätigen und ist der Meinung, daß sie nichts mit Tastkörperchen gemein hätten. Hingegen fand MERKEL allenthalben in der Haut des Frosches und der Kröte mit Ausnahme der Bauchhaut und anderer Stellen gewisse Organe, welche ihre Anwesenheit schon äußerlich durch eine besondere Pigmentierung und oft auch durch eine kegelförmige Erhebung der Haut verraten. Die Gebilde liegen in der Cutis gleich unter dem Epithel und sind entweder »discusartig gestaltet und führen dann keine Niveauveränderung der Cutis herbei, oder sie zeigen die Form eines mehr oder weniger flachen Kugelsegments, in welchem Falle die Cutis als flache Papille vorgewölbt wird. Die einzelnen Zellen sind platte, verhältnismäßig dicke Scheiben, welche alle so liegen, daß ihre Breitseiten der Ebene der Haut parallel stehen«. Sie sind durch Bindegewebe voneinander getrennt und von keiner Hülle umgeben. Die Zellhäufen werden von markhaltigen Nerven versorgt, welche nach Verlust der Myelinscheide sich in mehrere Äste teilen, welche mit den Zellen in Zusammenhang treten. Die Zellen selbst hält MERKEL, wie auch anderwärts, für Nervenzellen. Es ist evident, daß es sich auch in diesem Falle um ebendieselben Innervationsverhältnisse handelt wie bei den Vogelkörperchen. Ferner ist es auch klar, daß diese Tastflecken der Batrachier mit jenen der Reptilien identisch sind und sich anderseits mit den zu Gruppen vereinigten einfachen MERKELschen Körperchen bei den Vögeln vergleichen lassen.

Die Form der einzelnen Zellen der Tastflecken wird von MERKEL als »auf dem Durchschnitt stets regelmäßig elliptisch« bezeichnet.

Von Wichtigkeit scheint mir schließlich noch das zu sein, was MERKEL über die »Größe« der Tastflecken sagt, wonach die kleinsten Tastflecke nur einige wenige Zellen enthalten. Wir sehen also, daß auch bei diesen Tieren neben den vielzelligen auch wenigzellige Körperchen — und wahrscheinlich auch einzellige — wie bei allen betrachteten Wirbeltieren vorkommen.

Was nun schließlich die Klasse der Fische betrifft, so ist nach den bisherigen Kenntnissen bei diesen Tieren nichts bekannt, was mit den MERKELschen Körperchen Bezug haben könnte.

Eine übersichtliche Betrachtung dieser Organe bei den erwähnten Wirbeltieren zwingt, wie ich glaube und später noch näher

begründen will, zur Annahme eines unbedingten phylogenetischen Zusammenhangs derselben. Hierbei spielen gerade die ein- oder wenigzelligen Körperchen wohl eine nicht unwichtige, wenn nicht gerade bestimmende Rolle. Und ich glaube, daß auch die nun zu betrachtenden Kolbenkörperchen in die nämliche Entwicklungskategorie einzubeziehen wären.

b. Kolbenkörperchen (einfache und zusammengesetzte Vater-Pacinische und Herbstsche Körperchen).

(Fig. 29, 40, 41, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60.)

Für die hierher gehörigen Körperchen wähle ich die Bezeichnung, welche auch MERKEL für dieselben gebraucht. In der Literatur werden aber diese Körperchen mit den verschiedensten Namen versehen, und man kann getrost sagen, daß sogar eine gewisse Verwirrung in dieser Beziehung eingetreten ist. Die gewöhnlich gebrauchten Namen sind: Endkolben, KRAUSESche Endkolben, VATERsche, PACINISChe, VATER-PACINISChe, HERBSTSche Körperchen. Zu den KRAUSESchen Endkolben werden nicht selten verschiedenartige Körperchen gerechnet, welche mit einem Kolben nichts zu tun haben, so z. B. eingekapselte Knäuelapparate u. ä. Im Prinzip bestehen die Kolbenkörperchen aus einem sogenannten Innenkolben und aus verschiedenartig entwickelten, oft überaus mächtigen Lagen von bindegewebigen Hüllensystemen. Die Innenkolben sind entweder langgestreckt, dabei oft wurstförmig gewunden, und einfach, oder verzweigt, oder aber von mehr oder minder gedrungenem Bau und dabei wieder einfach oder auch verzweigt. Die ersteren haben gewöhnlich verhältnismäßig wenige gleichartige Bindegewebshüllen, die letzteren sehr zahlreiche und in zweierlei Lagen verteilte Hüllen.

Was ihr Vorkommen bei den einzelnen Wirbeltiergruppen betrifft, so sind sie bei den Fischen und den Amphibien bis nun nicht nachgewiesen worden. Bei den Reptilien sind sie zwar von primitiver Form und Ausbildung, aber allgemein über den ganzen Körper, besonders jedoch in den Lippenrändern verbreitet. Am allereinfachsten sind sie nach MERKEL bei der Eidechse und der Blindschleiche. Sie besitzen bei diesen Tieren eine zwar sehr einfache, aber kräftige Hülle mit wenigen Kernen. Diese Hülle schließt den Innenkolben ein, welchen MERKEL nicht deutlich als von zelligem Aufbau erkennen konnte und nur wolkenartige Trübungen sah, welche manchmal regelmäßig entwickelt, Kernen nicht unähnlich waren. Es ist auch wirklich mit MERKEL gar nicht daran zu zweifeln, daß der Innen-

kolben der Körperchen dieser Tiere ebenso wie in allen andern Fällen aus Zellen zusammengesetzt ist. Dasselbe muß auch vom Verhalten der Nerven zum Innenkolben gesagt werden, wiewohl diese Gebilde bislang mit den neuen Methoden nicht untersucht worden sind. Eine derartige Untersuchung wird aber ganz bestimmt dieselben Verhältnisse ergeben, wie sie im weiteren beschrieben werden sollen. Die Ringelnatter nimmt wie in bezug auf die MERKELSchen Körperchen, so auch hinsichtlich der Kolbenkörperchen, wie schon MERKEL ausdrücklich hervorhebt, eine vermittelnde Stellung ein: »Während die Saurier Kolbenkörperchen von ganz indifferenter Gestalt zeigen, bilden die Ophidier auch hier, wie in so vielen Einzelheiten ihres Körperbaues, die Brücke zu der Klasse der Vögel.« Bei den letzteren Tieren sind die Körperchen bedeutend entwickelter. Die Hülle besteht aus zwei Membranen mit Kernen im äußeren und inneren Blatt. Der Innenkolben besteht deutlich aus einer »Doppelreihe von Zellen, welche ganz analog ist der bei Vögeln vorkommenden«. Im Innenkolben liegt die Nervenfasern. Eine weitere Ähnlichkeit mit den Kolbenkörperchen der Vögel wird auch durch die mehr gedrungene Beschaffenheit jener der Ophidier herbeigeführt, während dieselben bei den Sauriern auffallend lang gestreckt sind.

Bei den Vögeln sind diese Körperchen in hohem Grade entwickelt, namentlich bei solchen mit gutem Gefühlsvermögen (Lamellirostres).

Bei den Säugetieren gibt es nun sowohl denkbar einfache Kolbenkörperchen, welche mit jenen der Reptilien die größte Ähnlichkeit haben (es mag hier bloß an die ganz allgemein bekannten Kolben aus der *Conjunctiva* des Kalbes usw. erinnert werden), als auch sehr hoch entwickelte, wie z. B. die ebenso allbekannten PACINischen Körperchen aus dem Mesenterium der Katze.

Es ist sehr bezeichnend, daß sich bei Säugetieren ebenso wie dies schon für die MERKELSchen Körperchen hervorgehoben wurde (Zwillingsstanzellen in der *Cutis* unmittelbar unter dem Epithel der Menschenhaut), auch hinsichtlich der Kolbenkörperchen direkte Anklänge, also primitive Zustände neben sehr hoch entwickelten vorfinden.

Überall liegen die Kolbenkörperchen in den tieferen Cutisschichten (Fig. 29, 51) und steigen wohl nie bis in die unmittelbare Nähe der Epidermis empor, hingegen steigen sie so sehr in die Tiefe, daß sie sich überall im Bindegewebe der Organe vorfinden (Sehnen, Periost, Mesenterium). Ich halte dies und ebenso den Umstand, daß sie mit

einem wohlentwickelten Kapselsystem bindegewebiger Elemente in Verbindung stehen, für ein Anzeichen, daß es sich um Organe epithelialen Ursprungs, die aber schon seit sehr langer Zeit in die Cutis hintbergewandert, im Vergleich mit den MERKELschen Körperchen ältere Bildungen darstellen. Ihre Entstehungsweise aus Epithelzellen läßt sich ganz gut von der epithelialen zur cutanen Tastzelle über ein einfaches und hierauf ein Doppelsäulenkörperchen mit gleichzeitiger fortschreitender Entwicklung des bindegewebigen Lamellensystems und durch Rücken in die Tiefe erklären. Zu dieser Auffassung veranlaßt mich insbesondere die epitheliale Natur der Kolbenzellen, welche weiter unten zugleich mit jener der MERKELschen Körperchen eingehend behandelt werden soll.

Ich wende mich nun der Besprechung der Kolbenkörperchen bei den Vögeln zu. Es ist eine sehr wohl bekannte Tatsache, daß diese Körperchen bei den Vögeln überall in der Haut zu finden sind, in der nackten sowohl als auch in der befiederten, ja an den Follikeln der sogenannten Tastfedern sind sie sogar massenhaft verteilt, wie die Untersuchungen von KÜSTER (48) gezeigt haben. Ebenso massenhaft, oder unter Umständen noch zahlreicher kommen sie bei manchen Vögeln in den Mundteilen (Zunge der Papageien u. a., Schnabelspitzen, Gaumen) vor (man vergleiche hierüber MERKELs Werk).

Das, was uns hier am meisten interessiert, ist die Beschaffenheit der Kolbenkörperchen. Der sogenannte Innenkolben derselben besteht aus einer Doppelsäule von halbmondförmig gebogenen, mit den konkaven Seiten gegeneinander gekehrten und mit den Enden zusammenstoßenden Zellen, so daß zwischen den beiden Säulen ein axialer Hohlraum entsteht, der einen elliptischen Durchschnitt zeigt. Am Ende ist dieser Hohlraum durch keilartig nebeneinander gefügte Zellen abgeschlossen. Im Innern, und zwar in der Mitte einer jeden dieser Zellen liegt ein mittelgroßer kugliger Kern. Irgendwelche besondere Struktur lassen diese Zellen nicht erkennen. Man unterscheidet daher am Innenkolben zwei Ansichten, eine von der Fläche und eine von der Seite. Von der Fläche betrachtet, sieht man eine einfache Zellensäule und in deren Mitte eine ebensolche Kernsäule. Der Hohlraum schimmert als ein breiter Streifen durch. Von der Seite betrachtet sieht man die axiale, mediane Grenze der Zellenpaare und längs der äußeren Ränder dieser Zellenpaare je eine Kernsäule. Der Hohlraum schimmert als schmaler Streifen durch. Der zellige Innenkolben ist entweder langgestreckt, d. i. aus sehr vielen Zellen bestehend und dabei einfach (Fig. 52, 54, 55, 57) oder aber auch

verzweigt (Fig. 51, 53 *a, b*, 58), oder er ist verhältnismäßig kurz und wieder einfach (Fig. 41, 44, 59) oder verzweigt. Die Körperchen mit verzweigtem Innenkolben stellen wohl höhere Entwicklungsformen dar und können, wie dies DOGIEL für die HERBSTSchen Körperchen tat, als zusammengesetzte Körperchen bezeichnet werden. Beide Arten kommen nebeneinander vor.

Beiderlei Innenkolben werden von einem aus konzentrisch angeordneten bindegewebigen Elementen bestehenden Lamellensystem umgeben. Die Anzahl dieser Lamellen kann eine verhältnismäßig geringe sein (Fig. 52, 54), wobei alle Lamellen eine so ziemlich gleiche Beschaffenheit zeigen, oder die Innenkolben werden von einer übergroßen Menge solcher Lamellen umhüllt. An den Körperchen der letzteren Art unterscheidet man auch zwischen einem inneren und einem äußeren Lamellensystem. Das innere Lamellensystem besteht aus longitudinal verlaufenden Bindegewebsfibrillen und aus solchen, welche zwischen diesen einen circulären Verlauf zeigen, weshalb die ersteren an Längsschnitten als Linien, die letzteren als Punkte erscheinen (Fig. 41, 44, 59), während umgekehrt an Querschnitten durch die Körperchen die longitudinalen als Punkte und die circulären als Linien erscheinen (siehe auch die Abbildungen bei DOGIEL [23]). Das äußere Lamellensystem besteht nur aus longitudinalen Bindegewebsfibrillen, welche auch nicht so dicht angeordnet sind wie jene der inneren Lamellen.

Ich halte es für zweckmäßig, die langgestreckten Körperchen der ersten Art mit einem relativ einfachen, wenn auch freilich in den centralen Lagen etwas anders als in den peripherischen aussehenden (Fig. 54) Hüllensystem mit dem allbekannten Namen »VATER-PACINISCHE Körperchen« zu bezeichnen, während sich für jene der zweiten Art von gedrungener Form, mit sehr vielen Bindegewebslamellen, welche deutlich eine innere und äußere Lage erkennen lassen und speziell bei den Lamellirostres zu finden sind, sich der Name »HERBSTSche Körperchen« so sehr eingebürgert hat, daß er auch schon aus diesem Grunde weiter verbleiben kann. Die VATER-PACINISCHEN Körperchen können in einfache mit einfachem und zusammengesetzte mit verzweigtem Innenkolben unterschieden werden. Das gleiche gilt auch für die HERBSTSchen Körperchen, welche nach diesem Gesichtspunkte hin ebenfalls in einfache und zusammengesetzte geschieden werden können.

Was die Innervationsverhältnisse dieser Körperchen betrifft, so sind dieselben bei allen diesen Körperchen vollkommen gleichartig.

Die VATER-PACINISCHEN Körperchen wurden in dieser Richtung mit den modernen Nervenuntersuchungsmethoden nicht untersucht, hingegen waren die HERBSTSCHEN Körperchen schon zu wiederholten Malen der Gegenstand eines intensiven Studiums. Hier mögen bloß die neuen Arbeiten von DOGIEL (23, 29) erwähnt werden. Die Ergebnisse seiner Untersuchungen faßt DOGIEL in der Schrift über die HERBSTSCHEN Körperchen folgendermaßen zusammen: »eine dicke Faser, die im Achsenteil des Innenkolbens gelegen ist und eine Menge kurzer und dünner Seitenäste abgibt, welche ihrerseits zwischen die Zellen des Kolbens eindringen und aller Wahrscheinlichkeit nach im Plasma der Zellen selber endigen. Die andre Faser erscheint dünner als die erstere, tritt in den inneren Kolben ein und zerfällt in eine bedeutende Anzahl dünner Fädchen, die alle Zellen des Innenkolbens umflechten«. Die zitierte Vermutung, nach welcher die Seitenäste der Achsenfaser des dicken Nerven im Plasma der Kolbenzellen endigen sollen, wird von DOGIEL in seiner neuesten diesbezüglichen Arbeit (29) nicht mehr aufrecht erhalten, da dieser Forscher mit Hilfe der neuen Methode von RAMÓN Y CAJAL beobachten konnte, daß die axiale Faser aus sich wiederholt teilenden und sich überkreuzenden Neurofibrillen bestehe, welche in Seitenäste zerfallen, die ebenfalls aus einigen Neurofibrillen bestehen, zwischen die Kolbenzellen eindringen und hier offenbar in Netzen endigen. In der neuesten Arbeit weist DOGIEL (30) für die PACINISCHEN Körperchen im Mesenterium der Katze die letztere Vermutung tatsächlich nach. Die am Ende der Axialfaser sehr oft sichtbare kolbige Anschwellung erwies sich nun ebenfalls als ein geschlossenes Netz von Neurofibrillen. Das gleiche Verhalten gilt auch für die Kolbenkörperchen (GOLGI-MAZZONISCHEN) aus der Fußsohle der Katze. Hingegen war DOGIEL nicht in der Lage, mit Hilfe der RAMÓN Y CAJALSCHEN Methode die Endapparate der zweiten, dünnen Faser nachzuweisen. Übrigens gelingt das letztere auch mit der Methylenblaumethode durchaus nicht so leicht (Fig. 41, 57), hingegen erachte ich die Methylenblaumethode bei günstigen Färbungsverhältnissen als durchaus geeignet, um sowohl den fibrillären Bau der axialen Faser mit ihren erwähnten Ausläufern, als auch der Endigung dieser letzteren wie auch der kolbigen Anschwellung zur Anschauung zu bringen.

Ich habe die soeben erwähnte Innervation nicht nur an den HERBSTSCHEN Körperchen, sondern auch für die VATER-PACINISCHEN nachgewiesen und will nun meine diesbezüglichen Befunde, welche ich an mittels Methylenblau gefärbten Präparaten noch vor zwei Jahren,

also vor dem Erscheinen der letzten Arbeiten DOGIELS, unabhängig von diesem Forscher gemacht habe, für alle Kolbenkörperchen vorführen. Ich tue, wie bereits oben erwähnt wurde, das letztere vorzüglich aus dem Grunde, weil es sich, wie ich für die VATER-PACINISCHEN Körperchen nachweisen konnte, in beiden Fällen um ganz genau dieselbe Art der Innervation handelt¹.

An ein jedes VATER-PACINISCHE und HERBSTSCHE Körperchen gelangt, soviel ich wahrnehmen konnte, nur je eine einzige dicke Nervenfasern der einen Art (Fig. 41, 44, 52, 53, 54, 57, 58 *nm*), welche ohne in den RANVIERSCHEN Einschnürungen Teilungen einzugehen, sich direkt zu dem einen Pol des Körperchens begibt. Hier dringt sie durch die bindegewebigen Lamellen des Körperchens zum Innenkolben empor und verliert an diesem angelangt oder noch etwas vor demselben die Markscheide. Es ist auffallend, daß die Nerven, welche zu den Kolbenkörperchen aber auch zu den GRANDRYSCHEN gelangen, besonders dick sind, namentlich aber jene der ersteren. Die entstandene Achsenfaser dringt in den erwähnten Hohlraum des Innenkolbens empor und nimmt hierbei dessen Form an. Infolge der beschriebenen eigentümlichen Beschaffenheit und Anordnung der Kolbenzellen kann man an dieser bandartigen Achsenfaser eine schmale Seiten- und eine breite Flächenansicht unterscheiden. Bei der Ansicht des Innenkolbens von der Seite erscheinen rechts und links von der Achsenfaser die zwei Säulen von Kolbenzellen, in denen in der Regel auch die kugeligten Kerne zu erkennen sind (Fig. 41, 54, 57, 58 *v*), hingegen erscheint die Achsenfaser bei der Ansicht von der Fläche recht breit und man kann die Zellen nicht so deutlich, die Kerne aber, weil sie über und unter der Nervenfasern liegen, so gut wie niemals unterscheiden (Fig. 55). Was nun die Struktur dieser axialen Faser betrifft, so habe ich an Methylenblaupräparaten von VATER-PACINISCHEN Körperchen ganz ebenso wie DOGIEL an den HERBSTSCHEN nach der RAMÓN Y CAJALSCHEN Methode erkannt, daß dieselbe einen fibrillären Bau zeigt. Oft sieht man in der Achse der Faser eine starke Fibrille, welche sich gegen den jenseitigen Pol hin verzweigt und in ein breites Netz von Fibrillen auflöst, welche die schon längst bekannte kolbige Anschwellung ausmachen (Fig. 57, 58, 59). Bei gut gelungenen Methylenblaufärbung aber gelingt es, die Wahrnehmung zu

¹ In neuester Zeit habe ich dieses Verhalten der Achsenfasern, d. i. die Bildung von Neurofibrillennetzen in den VATER-PACINISCHEN Körperchen aus dem Gaumen der Taube an Präparaten nach der Silberimprägnierung von RAMÓN Y CAJAL beobachtet.

machen, daß die Achsenfaser nicht aus einer einzigen Fibrille besteht, sondern selbst eigentlich schon ein in seiner Totalität bandartig erscheinendes Fibrillennetz darstellt. Freilich kann man die Netzstruktur nur selten beobachten, da die einzelnen Fibrillen, wenn sie zur Darstellung kommen, gewöhnlich untereinander mehr oder minder parallel verlaufen. Diese Erscheinung möchte ich auf eine mangelhafte Färbung zurückführen, wiewohl zugegeben werden muß, daß die Fibrillen doch im allgemeinen einen mehr longitudinalen Verlauf nehmen und hierbei sich unterwegs vielfach zerteilen, welche Teilungsästchen sich miteinander vereinigen, dann teilen sich diese Äste wieder u. s. f., wodurch das besagte Netz hervorgerufen wird. Die Fibrillen werden von der mit Methylenblau weniger intensiv gefärbten Perifibrillärs substanz umgeben. Diese eigentümliche Struktur des Axialnerven kann man an der möglichst naturgetreu wiedergegebenen Fig. 55 erkennen, welche den oberen Teil eines VATER-PACINischen Körperchens aus dem Gaumen des Haushuhns darstellt. An dem Präparat sind die Bindegewebslamellen (*l*) und teilweise auch die zellige Beschaffenheit des Innenkolbens (*z*) zu erkennen. Was aber an dem Präparat das Wichtigste ist, so sieht man an demselben mit dem Immersionssystem und bei starker Vergrößerung, daß die breite Achsenfaser, welche an diesem Präparat einem zickzackartigen Band gleicht, aus einem recht dichten Netz von im allgemeinen longitudinal verlaufenden Neurofibrillen besteht. Am deutlichsten ist dieser Verlauf im schaufelartig verbreiterten Endteil der Faser zu beobachten. Das Präparat ist aber auch sehr gut dazu geartet, ersichtlich zu machen, daß das sogenannte »kolbig angeschwollene Ende« der Achsenfaser sich eigentlich als eine flache Verbreiterung entpuppt. Übrigens ist diese Verbreiterung nicht immer deutlich ausgeprägt (Fig. 57). Daß sie aber, wenn vorhanden, ein geschlossenes Neurofibrillennetz ist, davon belehren uns aufs deutlichste auch die Figuren 57, 58, 59, 60. Aus diesen Betrachtungen ersieht man, daß die Achsenfaser anfangs aus wenigen parallel verlaufenden Fibrillen besteht, welche durch wiederholte Teilungen gegen den apicalen Pol hin immer zahlreicher werden und gleichzeitig durch Vereinigungen ein Netz bilden. Diese so beschaffene Achsenfaser ist aber noch nicht das letzte Ende des das Körperchen versorgenden dicken Nerven. Denn man beobachtet an gelungenen Präparaten, daß von der axialen fibrillären Faser einzelne Fibrillen und Fibrillenbündel in seitlicher Richtung die Faser verlassen und sich zwischen die Kolbenzellen begeben (Fig. 54, 55, 57, 58). Hier verlaufen sie nicht

etwa als einfache Fasern, sondern man kann an guten Präparaten die Beobachtung machen, daß sich diese Seitenästchen ebenfalls teilen (Fig. 54, 55, 57) und sich auch miteinander vereinigen, wobei lockere Fibrillennetze von geringer Ausdehnung entstehen (Fig. 55, 56), welche den Kolbenzellen anliegen. In der Fig. 56, welche einen Querschnitt durch ein Kolbenkörperchen darstellt, sieht man von der axial verlaufenden breiten Faser drei Ausläufer, von denen der eine ein lockeres Fibrillennetz von nur geringer Ausdehnung und ein kleines Neurofibrillennetzscheibchen bildet. Dieses Netz liegt zwischen zwei übereinander gelegenen Kolbenzellen. Aber auch vom Fibrillennetz des verbreiterten Endes der Axialfaser sieht man derartige Seitenfäserchen abgehen (Fig. 55, 57, 59, 60), welche sich ebenfalls wiederholt teilen und sich daher ganz ebenso verhalten wie die vorher genannten. In Fig. 60 sieht man diese Lateralfäserchen in zahlreichen Windungen sogar recht weit zwischen die Kolbenzellen vordringen, wo sie sich verzweigen, um offenbar Fibrillennetze zu bilden¹.

Auf Grund der vorstehend erwähnten Tatsachen gelangen wir hinsichtlich der Innervation der Kolbenkörperchen durch die dicken, markhaltigen Nerven zu folgendem Schlußresultat: Die dicke Nervenfasern bildet im Hohlraum des Innenkolbens ein Band, bestehend aus einem Neurofibrillennetz, welches den inneren Flächen der Kolbenzellen gemeinsam anliegt. Seitliche Ausläufer (Neurofibrillenbündel) von diesem Band bilden zwischen den übereinander liegenden Kolbenzellen eine Art Tastscheibchen bestehend aus einem dichten Fibrillennetz, welche diesen Zellen von unten bzw. oben anliegen. Es wird somit eine jede Kolbenzelle durch die erwähnten Neurofibrillennetze der dicken Nervenfasern von drei Seiten innerviert, ihre Außenseiten hingegen bleiben von diesem Nervenapparat frei.

An die Kolbenkörperchen gelangt aber auch je eine dünne Nervenfasern der Cutis, welche marklos, aber mit der SCHWANN'Schen Scheide versehen ist, was man an den einzelnen Kernen, welche der Faser dicht anliegen, in den Methylenblaupräparaten erkennt (Fig. 41 *ns, k*, 57 *ns, k*). An den Innenkolben angelangt, verliert die Faser die SCHWANN'Sche Scheide und tritt zu den oberflächlichen

¹ Ich werde in einer bald zu veröffentlichenden Arbeit auf diese Verhältnisse zurückkommen und durch Figuren nachweisen, daß die seitlichen Fasern bzw. Fibrillenbündel zwischen den Kolbenzellen eine Art Tastscheibchen, bestehend aus einem Neurofibrillennetz, bilden (VATER-PACINISCHE Körperchen aus der Zunge des Sperlings).

Außenteilen der Kolbenzellen in intime Beziehungen. Bald nach dem Erreichen des Innenkolbens zerfällt die dünne Faser in mehrere dünne und varicöse Fäden, die offenbar aus einem Netz von Neurofibrillen bestehen, welche sich an der Außenseite des Innenkolbens verteilen. Diese Sekundärfäden teilen sich abermals usw. in feine Fibrillen, welche einen im allgemeinen spiraligen Verlauf nehmen. Sie sind recht varicös. Die Teilungsfibrillen verbinden sich wieder miteinander, und so kommt es zur Bildung eines korbartig den ganzen Innenkolben von außen umspinnenden Netzes (Fig. 41 *npc*, 54 *p*, 57 *p*). Ich muß gestehen, daß sich diese pericorpusculären Neurofibrillennetze der Kolbenkörperchen im Verhältnis zu jenen der MERKELSchen Körperchen bei weitem schwerer färben, und daß meine Präparate in dieser Hinsicht mangelhaft erscheinen. Freilich habe ich auch nicht Anstrengungen gemacht, diesen Nervenapparat vollständig zur Darstellung zu bringen, sondern begnügte mich mit stärkeren (Fig. 41 *npc*) und schwächeren (Fig. 54 *p*, 57 *p*) Andeutungen desselben, da es mir bloß darum zu tun war, die Anwesenheit desselben auch für die VATER-PACINischen Körperchen festzustellen; für die HERBSTSchen Körperchen ist dies von DOGIEL (23) in so ausreichendem Maße geschehen, daß ich in der festen Meinung, nicht mehr als DOGIEL hierüber zu eruieren, mich mit dem Gesagten begnügen konnte. DOGIEL wirft in bezug auf diese Nervenapparate noch eine Frage durch folgende Äußerung auf: »Die Existenz irgend welchen unmittelbaren Zusammenhanges der Endverzweigungen beider Arten von Fasern ist mir zu beobachten nicht gelungen.« Diese Frage berührt DOGIEL in seinen neueren Arbeiten nicht mehr. Es ist mir sowohl aus meinen Präparaten, als auch insbesondere aus den Ergebnissen, welche an den PACINischen-, den Genital- und MEISSNERSchen Körperchen erzielt wurden (SALA [73], TIMOFFEEV [79], DOGIEL [27]) klar geworden, daß zwischen den beiden Nervenendapparaten absolut keine organische Zusammengehörigkeit besteht.

Auf eine ausführliche Beschreibung dieses zweiten pericellulären, pericorpusculären oder perigemmalen Nervenendapparates brauche ich mich keineswegs näher einzulassen, weil dies in ausführlicher Weise schon für die MERKELSchen Körperchen und von den zuletzt erwähnten, sowie auch von andern Autoren für die genannten Körperchen bereits geschehen ist. Es genügt, hier darauf hinzuweisen, daß es sich bei den VATER-PACINischen Körperchen der Vögel um den gleichen Apparat handelt, welcher aus einem korbartig den Innenkolben umspinnenden mehr oder minder lockeren Netz von Neurofibrillen bzw. Fibrillenbündeln besteht.

So kommen wir auf Grund der anatomischen Befunde zur bemerkenswerten Erkenntnis, daß die Kolbenkörperchen ganz emittente Tastapparate sind; ihre überaus reiche, bisher nicht vollständig bekannte Innervation spricht erstlich einmal dafür: von drei Seiten werden die Kolbenzellen von den Fibrillennetzen des dicken Nerven, von der vierten äußeren Seite jedoch von dem gemeinsamen perigemmalen Fibrillennetz des dünnen Nerven umgeben. In zweiter Linie spricht die dicht gedrängte Anordnung, die große Anzahl der Kolbenzellen und schließlich, wie man wohl gewöhnlich annimmt, auch die Bindegewebskapseln für die besondere Eignung der Körperchen zu Tastorganen.

Diese Eigenschaften werden aber noch vermehrt durch das Auftreten der zusammengesetzten Kolbenkörperchen. Man kann zusammengesetzte VATER-PACINISCHE und ebensolche HERBSTSCHE unterscheiden, wie dies auch bei den analogen PACINISCHEN vom reinen und modifizierten Typus bei den Säugetieren der Fall ist. Bei den Reptilien scheinen nur einfache Kolbenkörperchen vorzukommen.

Die zusammengesetzten Kolbenkörperchen entstehen in unwesentlich verschiedener, prinzipiell aber in derselben Weise. Bald nach dem Eintritt in den Innenkolben oder unmittelbar vor demselben teilt sich die Achsenfaser gabelig in zwei Äste, welche gleich oder ungleich (Fig. 58) lang sind und in divergierende Richtungen verlaufen. Ihnen folgen natürlich die Kolbenzellen, so daß jede der beiden Fasern zweien durch Teilung entstandenen Innenkolben angehören. Auch die Bindegewebslamellen folgen diesem Verhalten und bewirken eine von der ellipsoidischen der einfachen Körperchen abweichende unregelmäßige oder regelmäßige Herzform. Der Innenkolben und die Nervenfasern können aber auch weiter oben in der Mitte oder auch in der Nähe des apicalen Pols zur Teilung schreiten und ebenso in zwei gleiche oder ungleich lange sich oft vielfach windende Äste zerfallen, wodurch ebenfalls so unregelmäßige Totalformen der Körperchen entstehen. In bezug auf diese zusammengesetzten Kolbenkörperchen habe ich speziell im Gaumen des Huhns merkwürdige Beobachtungen machen können. Diese sind oft mehrfach zusammengesetzt. Man kann Formen sehen, bei denen der Innenkolben und die Achsenfaser gabelig auseinander gehen, wobei beide Äste in einer Ebene liegen, dann teilt sich die eine Zweigfaser auf einer gewissen Entfernung, und der eine Gabelzweig verläuft in derselben Ebene weiter, während der andre aus ihr heraustritt und nach einer andern Richtung zieht (Fig. 53 a). Die Gabelungen können auch fortgesetzt stattfinden, und

es bleiben alle Äste in derselben Ebene (Fig. 53*b*). Oft bemerkt man auch, daß der Innenkolben und dementsprechend auch die Achsenfaser einen vielfach gewundenen Verlauf nehmen (Fig. 53*b*). Kurz, man kann alle möglichen Variationen und Komplikationen beobachten. Es ist evident, daß durch diese Erscheinungen die Anzahl der Kolbenzellen und der Terminalnetze in hohem Grade vermehrt wird, wodurch ein um so empfindlicheres Tastorgan an der betreffenden Stelle entsteht.

Ein ähnliches Verhalten ist auch von den HERBSTSchen und allen übrigen hierher gehörigen Körperchen bekannt.

Phylogenetischer Rückblick über die zelligen Tastapparate der Vögel.

Die hier zur Sprache kommenden Erwägungen über den phylogenetischen Zusammenhang der zelligen Tastorgane könnten oder sollten sich vielmehr auch auf die entsprechenden Organe bei den Säugertieren und den übrigen Wirbeltieren erstrecken, allein dies ist schon aus dem Grunde nicht möglich, weil namentlich die Apparate der Säuger in dieser Schrift nicht so eingehend betrachtet werden konnten, als dies zu einer phylogenetischen Erklärung derselben notwendig gewesen wäre. Dies geschah hauptsächlich deswegen, weil ein solches Unternehmen nicht im Rahmen dieser Schrift gelegen ist. Es bleibt somit diese Frage für andre Untersuchungen erspart. Was aber die zelligen Tastorgane der Vögel betrifft, so glaube ich auf Grundlage der zu besprechenden Erwägungen MERKELS u. a., sowie der entwicklungsgeschichtlichen diesbezüglichen Untersuchungen von SZYMONOWICZ, deren Ergebnisse mit jenen MERKELS in Widerspruch stehen, schon deswegen auf dieses Thema eingehen zu müssen.

Die Frage nach der phylogenetischen Deutung der genannten Organe kann natürlich nur vom Standpunkte der entwicklungsgeschichtlichen und der morphologischen Verhältnisse behandelt werden.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen liegen uns in einem sehr unzureichenden Maße vor und erstrecken sich auf die Entwicklung der GRANDRYschen bzw. HERBSTSchen Körperchen der Ente. MERKELS Untersuchungen ergaben bis zum 20. Bebrütungstage »keine Spur der Organe, weder im Schnabel, noch in der Zunge«, während bei neugeborenen Tieren ausgebildete Tastorgane zu beobachten waren. Hingegen fand MERKEL an den harten Papillen des Zungenrandes der neugeborenen Ente in den tieferen Epithelschichten helle, blasig aufgetriebene Zellen, welche den Tastzellen in den Epithelzapfen der Säugetiere durchaus ähnlich waren. »Die am

höchsten gelegenen waren durch mehrere Epidermiszellenschichten getrennt, während die am tiefsten stehenden in der Cutis selbst lagen. In denselben Papillen einer älteren Entenzunge konnte MERKEL niemals derartige Zellen im Epithel vorfinden, weshalb er die Tastzellen der Cutis als durch Wanderung in diese Hautschicht entstandene Abkömmlinge des Epithels ansah. Es beginnen die Zellen die Umwandlung in Tastzellen bereits im Epithel. In dieser letzteren Auffassung weicht MERKEL von IZQUIERDO (40) ab, welcher nur die Tatsache betonte, daß die cutanen Tastzellen in den weichen Zungenpapillen vom Epithel herkommen. Anders verhält es sich mit den Ergebnissen, zu denen die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von SZYMONOWICZ (78) geführt haben. Dieselben hat dieser Forscher in drei Punkte zusammengefaßt: »1) Die Tastzellen der GRANDRYschen und HERBSTschen Nervenkörperchen sind bindegewebigen Ursprungs. 2) Die Differenzierung der Bindegewebszellen zu Tastzellen der GRANDRYschen und HERBSTschen Körperchen erfolgt unter dem Einfluß der Nervenfasern. 3) Auf Grund unserer Betrachtungen müssen wir entschieden den großen Unterschied der MERKELschen« (hier sind die MERKELschen Körperchen der Säugetiere gemeint) »Körperchen gegenüber den GRANDRYschen betonen und das Unterbringen dieser heterogenen Gebilde in eine Gruppe als unzulässig erklären.« Zunächst muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß SZYMONOWICZ seine Untersuchungen an den Schnäbeln vorgenommen hat, wo auch MERKEL, wie oben erwähnt wurde, nichts beobachten konnte, was im Epithel mit Tastzellen hätte verglichen werden können. Hingegen hat SZYMONOWICZ jene Stellen, an denen MERKEL seine interessanten Befunde gemacht hat, nicht untersucht. Ich für meinen Teil muß zugestehen, daß ich den Angaben MERKELs das größte Zutrauen entgegenbringe, weil ich durch die besprochenen Untersuchungen der Tastzellen bei den verschiedensten Vogelgruppen Gelegenheit gehabt habe, zu beurteilen, wie exakt und zuverlässig die Beobachtungen MERKELs in bezug auf die Tastzellen sind. Daher glaube ich nicht, daß sich MERKEL durch gewisse Bildungen irgendwelcher Art hätte täuschen lassen können, so daß er diese für Tastzellen angesehen hätte. Was aber die Ansicht von SZYMONOWICZ bezüglich der bindegewebigen Abstammung der Schnabeltastzellen betrifft, so ist etwa die Annahme nicht ausgeschlossen, daß nur wenige oder einzelne Epithelzellen in die Cutis treten, sich zwischen den Bindegewebszellen verlieren, wiederholt teilen und erst dann an Volumen zunehmen, wobei sie den Kern kugelig gestalten, welcher

der zunehmenden Protoplasmamenge gegenüber zurückbleibt. Hierauf folgt die spezifische Differenzierung des Protoplasmas. Daß aber sowohl von MERKEL wie auch von SZYMONOWICZ einzelne aus dem Epithel in die Cutis hinüberwandernde Zellen leicht übersehen werden konnten, ist, wie ich glaube, einleuchtend genug. Dieser Entwicklungsvorgang dürfte übrigens schon infolge seines hohen Alters auch gar sehr abgekürzt werden — ein weiterer Umstand, durch welchen Täuschungen leicht veranlaßt werden können. Genau das Gleiche meine ich auch über die Kolbenzellen der HERBSTSchen bzw. VATER-PACINISchen, sowie aller Kolbenkörperchen überhaupt.

Die sich bildenden Tastzellen sind nach SZYMONOWICZ anfangs den bindegewebigen Zellen gleich; erst später, etwa vom 21. bis zum 23. Tage der Bebrütung tritt in gewissen Zellen eine Differenzierung, welche in »quantitativen und qualitativen Veränderungen des Zellplasmas« besteht, auf. Diese Differenzierung geschieht nun nach SZYMONOWICZ unter dem Einfluß der heranwachsenden Nervenfasern, welche in der angegebenen Zeit feinste Endverzweigungen bilden, denen »die Aufgabe obliegt, mit den Bindegewebszellen auf einer möglichst großen Fläche in unmittelbarem Kontakt zu treten und in denselben durch einen besonderen nervösen Reiz eine Veränderung der Form und Struktur zustande zu bringen, welche die Zellen befähigt, die Funktion der Tastzellen zu übernehmen«. Ich glaube, es ist nicht so ohne weiteres einleuchtend, wie eine Nervenfaser Endverzweigungen bildet, welche die Eigenschaften der mit ihnen in Verbindung stehenden Zellen verändernd beeinflussen, dann verschwinden, worauf die restierende Nervenfaser einen Funktionswechsel erleidet: sie wird sensibel. Diese Umstände bringt SZYMONOWICZ auch noch mit den intraepithelialen Nerven in Kombination und meint, daß es so klar werde, »weshalb die die Cutis einfach durchquerenden, daselbst aber nie Endverzweigungen bildenden intraepithelialen Nervenfasern auf die Bindegewebszellen keinen zur Differenzierung führenden Einfluß auszuüben im Stande sind«. Ich möchte hierzu bemerken, daß man auch an den Epithelnerven bei Embryonen und ganz jungen Tieren solche dichte Endverzweigungen beobachten kann — freilich im Epithel —, welche später verschwinden, d. h. bei erwachsenen Tieren nicht zu beobachten sind — man vergleiche die intraepithelialen Endverzweigungen junger Schweinchen an den Abbildungen in der Arbeit von SZYMONOWICZ (77) über die Nervenenden und deren Entwicklung im Schweinertüffel —. Auf die Epithelzellen üben nun diese Endverzweigungen keinen differenzierenden

Einfluß aus. Dann müßte den Endverzweigungen bloß die Befähigung zukommen, lediglich auf die Bindegewebszellen differenzierend einzuwirken. Ich glaube, es müßten dann alle die oben behandelten Arten cutaner Endverzweigungen, wie baum-, knäuel- usw. -artigen Endnetze, welche mit dem Bindegewebe in direkten Kontakt treten und die SZYMONOWICZ allerdings nicht gekannt hat, auf die Bindegewebszellen ebenfalls einen Einfluß ausüben, was doch nicht der Fall ist. Daher glaube ich, daß man eine solche Eigenschaft den wachsenden Nervenfasern schlechthin absprechen muß. Es mag noch bemerkt werden, daß die Annahme sehr naheliegend ist, wonach die im embryonalen Leben dichten Endverzweigungen der Nerven beim Wachstum auseinander treten, lockerer werden und schon aus diesem Grunde zu verschwinden scheinen. Allerdings muß man zugeben, daß mit der wachsenden Haut auch die Nerven sich verzweigen und sich so vermehren, allein man ist wohl darüber einig, daß dieselben, so wie andre Gebilde bei jungen, kleinen Individuen relativ gedrängter sind als bei ausgewachsenen. Aus diesen Erwägungen glaube ich den diesbezüglichen Ausführungen von SZYMONOWICZ keine entscheidende Bedeutung einräumen zu sollen.

Schließlich erklärt SZYMONOWICZ die Unterbringung der GRANDRYschen und MERKELschen Körperchen in eine Gruppe als unzulässig, wobei er offenbar an die epithelialen MERKELschen Körperchen der Säuger denkt, welche aus dem Epithel stammen und im Epithel verbleiben. Hinsichtlich der so zahlreich vertretenen MERKELschen Körperchen (»Tastzellen«) der Vögel, welche ganz allgemein in der Cutis gelegen sind, erwähnt er nichts. Hingegen nimmt er schon für die einzelligen Körperchen der Ente, welche wir als zu den GRANDRYschen gehörig oben betrachtet haben, einen zweifelhaften Standpunkt ein, indem er sagt: »Es ist schwer zu entscheiden, wie diese Körperchen zu deuten sind. Ob dieselben in der Bildung begriffene oder aufgehaltene oder im Gegenteil in Degeneration befindliche oder schließlich vollkommene Gebilde sind, welche den zwei- oder mehrzelligen Körperchen ganz gleich stehen, darauf läßt sich eine auf sicheren Grundlagen basierende Antwort nicht geben.« Ich glaube, daß die angeführten drei Thesen, welche SZYMONOWICZ auf Grund seiner entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen in so positiver Weise ausgesprochen hat, aus den schon erwähnten und andern noch zu erwähnenden Gründen, auf ebenso unsicheren Grundlagen ruhen. So kommen wir leider zum wenig erfreulichen Resultat, daß die bisherigen, allerdings sehr dürftigen entwicklungs-

geschichtlichen Untersuchungen zu einer einwandfreien Erklärung der Abstammung und des Zusammenhanges der zelligen Tastkörperchen für die Vögel und um so mehr für alle Wirbeltiere, bei denen sie verbreitet sind, nicht ausreichend sind.

Daher müssen wir uns hauptsächlich auf die anatomischen und vergleichend-anatomischen Befunde stützen. Wollen wir dies zunächst mit den einzelligen Körperchen der Entenvögel tun, so möchte ich darüber hier das anführen, was SZYMONOWICZ von denselben sagt: »Diese Zellen sind im allgemeinen kleiner, als die der gewöhnlichen GRANDRYschen Körperchen. Wir sehen dieselbe, wie-wohl oft weniger ausgeprägte Streifung, dieselbe Bindegewebshülle, dasselbe Verhältnis zwischen der Zelle und der Tastscheibe, welche letztere immer von unten an die Zelle grenzt. Dieser Umstand erinnert wohl an das Verhalten der Nervenendigung »gegenüber der Tastzelle im MERKELschen Tastkörperchen«. Wiewohl man in dem letzteren Punkte, daß nämlich die Tastmenisken immer von unten an die Zellen treten, nach den oberen Ausführungen, sowie für jene der Säugetiere auf Grund der in dieser Schrift bereits zitierten Arbeiten von mir, DOGIEL, TRETJAKOW, widersprechen soll, besteht doch der Ausspruch von SZYMONOWICZ, daß das Verhalten der Tastscheibe zur Zelle an die MERKELschen Körperchen erinnert, zu Recht. Die weniger ausgeprägte Streifung und die geringere Größe dieser einzelligen Entenkörperchen bilden anderseits weitere Momente der Zusammengehörigkeit derselben mit den MERKELschen Körperchen (der Säugetiere und um so mehr jener der übrigen Vögel). Daher glaube ich diesen einzelligen GRANDRYschen Körperchen die Bedeutung von Übergangsformen zusprechen zu müssen. Für diese letztere mag auch das relativ seltene Vorkommen derselben bei den Entenvögeln, sowie auch die jedenfalls nicht ebenso stark entwickelten Bindegewebshüllen wie bei den echten mehrzelligen GRANDRYschen Körperchen sprechen. Es ist wohl klar, daß die mehrzelligen Körperchen sowohl unter den GRANDRYschen, als auch unter den MERKELschen höhere Entwicklungsformen und somit vollkommener Gebilde darstellen als die einzelligen. Diese höheren Ausbildungsstufen werden durch gruppenweises Auftreten einzelliger Körperchen eingeleitet. Durch unregelmäßiges, inniges Aneinandertreten von einzelligen kommt es zur Bildung von Körperchengruppen; und dies gilt ebenso für die kapselfreien MERKELschen, wie für die eingekapselten GRANDRYschen Körperchen.

Eine andre Gruppenbildung wird durch regelmäßiges Über-

einanderlagern von zwei- und mehreren einfachen Körperchen bewirkt, wodurch die Zwillings- und die Säulenkörperchen entstehen. Eine weitere Entwicklungsstufe stellen die für die Säger charakteristischen Doppelsäulenkörperchen vor. Und ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich für die Kolbenkörperchen dieselbe Entstehungsweise annehme, wonach deren Innenkolben eigentlich eine Doppelsäule von dicht gedrängten, in ihrer Form sekundär umgeänderten Tastzellen darstellen. Bei den einfachen Formen der Reptilien und Säuger (siehe oben) sind diese Doppelsäulen mit nur wenigen, bei den höheren VATER-PACINISCHEN und HERBSTSCHEN Körperchen mit zahlreichen und sehr vielen Bindegewebslamellen ausgestattet, wodurch eine quantitativ höhere Funktion erzielt werden dürfte.

Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der MERKELSCHEN Körperchen der Vögel mit jenen der Reptilien wurde das Wichtigste mitgeteilt. Es wurden schon durch MERKEL zwei Arten von Körperchen unterschieden: säulenförmige Tastkörperchen in den Cutispapillen der Kopfhaut der Ringelnatter, welche sogar mit einer bindegewebigen Hülle umgeben sein sollen, wodurch die Zusammengehörigkeit derselben mit den ähnlichen zu Säulchen angeordneten Tastzellen in den zusammengesetzten GRANDRYSCHEN Körperchen der Enten- und Nachtraubvögel angebahnt wird, und Tastflecke, die bei allen untersuchten Reptilien angetroffen wurden, die aber sich nach ihrer Anordnung direkt mit den entsprechenden Gebilden der Amphibien, weniger gut mit den MERKELSCHEN Vogelkörperchen vergleichen lassen. Diese letzteren wurden außer von MERKEL auch noch von LEYDIG (51), CARTIER (15), HOFFMANN (37), OPPENHEIMER (56), MAURER (53) und PINKUS (60, 61) namentlich bei den Krokodilen untersucht. Diese Untersuchungen bestätigen wohl bloß die Befunde, welche MERKEL gemacht hat.

Was die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Vogel- und Reptilienkörperchen betrifft, so wären für eine epitheliale Ableitung derselben jene Organe der Reptilien von großer Wichtigkeit, die ich (S. 292) bereits erwähnt habe und die MERKEL für »rundliche, blasenförmige, helle Zellen, welche den isolierten Tastzellen der Säuger gleichen«, hielt. Sollten sich diese Gebilde tatsächlich als echte Tastzellen, also als MERKELSCHEN Körperchen herausstellen, dann würden diese als alte Formen und vermöge ihrer geringen Anzahl auf die Ableitung der cutanen Körperchen von epithelialen Tastzellen hinweisen. Aus den Ausführungen MERKELS geht hervor, daß diese Körperchen neben den charakteristischen, eigentlichen zelligen Tast-

organen der Reptilien nur eine sehr untergeordnete Bedeutung haben können, wodurch ebenfalls ihre primitive Natur, meiner Meinung nach, so gut wie erwiesen sein dürfte.

Eine weitere Entwicklungsstufe verraten wohl die Tastflecke der *Hatteria punctata*, welche von OSAWA (57) und PINKUS (60, 61) untersucht wurden und von denen ich wörtlich aus PINKUS (60) zitiert habe (S. 292), daß sie die unterste Epithellage bilden und derart ausgebildet sind, daß ihre Zellhaut die den Epithelzellen eigentümliche Riffung zeigt, aber die basale Seite derselben, welche direkt mit der Cutis in Berührung steht, von dieser strukturellen Beschaffenheit frei bleibt (s. Textfigur *btx*). Auch habe ich schon oben hervorgehoben, daß es sehr bezeichnend ist, wenn diese Organe bei der auch in manch anderer Beziehung interessanten alten *Hatteria* gerade die Basis des Epithels bilden und namentlich, daß ihre der Cutis zugekehrten Seiten der für die Epithelzellen charakteristischen Stacheln entbehren, während die geriffte Beschaffenheit an allen dem Epithel zugewendeten Seiten erhalten ist. Diese Tatsachen wurden bereits von GEGENBAUR (33) für stammesgeschichtliche Erwägungen verwertet, welcher hierüber (S. 869) sagt: »Im untersten Stadium sind die betreffenden Zellen solche der basalen Epidermisschicht, welche mit Nerven zusammenhängen, die gleichfalls basal sich auflösen (*Sphenodon*, *Chamaeleo*). Weiterhin werden die Körperchen aus mehrfachen Zellen zusammengesetzt, die aber noch in der Epidermis verharren (Lacertilier, Schlangen), bis sie endlich zu einer subepidermoidalen Lage gelangen (Krokodile).«

Stehen nun diese Reptilienorgane miteinander in phylogenetischem und andererseits mit jenen der Vögel in verwandtschaftlichem Zusammenhang, wie ich dies auf Grund der Ausführungen MERKELS erwiesen zu haben glaube, so folgt daraus unmittelbar, daß auch die MERKELSchen und GRANDRYschen Körperchen der Vögel von diesem phylogenetischen Zusammenhang nicht entfernt sein werden, woraus weiter gefolgert werden darf, daß die Vogelkörperchen nicht cutanen (bindegewebigen), sondern epithelialen Ursprungs und somit epidermoidale Bildungen sind, ebenso wie die im Epithel verbliebenen MERKELSchen Körperchen der Säugetiere und des Menschen. Es führen uns die vergleichend anatomischen Betrachtungen, entgegengesetzt der Meinung von SZYMONOWICZ (78) und W. KRAUSE (43), welche für den bindegewebigen Ursprung der Vogeltastkörperchen speziell der GRANDRYschen und HERBSTschen Körperchen eintreten, mit MERKEL zur unbedingten Annahme des epidermoidalen Ursprungs

nicht nur der Vogel-, sondern auch der Reptilien- und wohl auch Amphibienkörperchen. Es sind somit alle zelligen Tastkörperchen der Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere epithelialen Ursprungs und stehen untereinander in stammesgeschichtlicher Verwandtschaft.

Nun komme ich hinsichtlich der zelligen Tastkörperchen bei den Vögeln auf einen, wie ich glaube, sehr wichtigen Punkt zu sprechen. Derselbe betrifft das Verhalten der Tastzellen aller Arten von MERKELSchen und VATER-PACINischen Körperchen zum RANVIERSchen Pikrokarmen als Tinktionsmittel der mittels Methylenblau gefärbten Nervenpräparate.

Das Verwenden von Alaunkarmen als Färbemittel für die Methylenblaupräparate, welches von BETHE (4) in die histologische Technik eingeführt wurde, ist wohl allgemein bekannt. Der Effekt einer solchen Nachfärbung besteht darin, daß sich das Bindegewebe der Cutis und die Epithelzellen durch ihre rote Farbe von den blau gefärbten Nervenfasern sehr gut unterscheiden. Es färben sich aber namentlich auch die Zellkerne damit sehr gut, so daß man sich an solchen Präparaten über das Verhältnis von Zelle, Kern und Nervenfasern sehr gut orientieren kann. Gelegentlich der Untersuchungen über die MERKELSchen Körperchen der Tastaare und der Epidermis der Säugetiere habe ich diese von BETHE eingeführte Färbung durch das Pikrokarmen ersetzt, um mich über das Verhalten der Tastzellen zu diesem Farbstoff zu belehren. Es handelte sich hauptsächlich um die Frage nach der (gangliösen) Natur der Tastzellen. Ich fand, daß sich dieselben ganz ebenso verhalten wie alle übrigen gewöhnlichen Epidermiszellen; sie nahmen alle eine deutliche Gelbfärbung an, während das Karmen des Tinktionsmittels bloß das Bindegewebe rot oder rosa färbte. Außerdem sah ich an den Tastzellen die charakteristischen Riffen der Zellmembran und behauptete darauf hin, daß diese Zellen gewöhnliche Epidermiszellen seien, zu denen die Nerven in besondere Beziehung treten. In bezug auf ihr sonstiges Verhalten den gewöhnlichen Epithelzellen gegenüber stellte es sich heraus, daß sie voluminöser und von ellipsoidischer Form seien. Die Biskuitform des Zellkerns, welche von TRETJAKOW (80) beschrieben wird, scheint eine Schrumpfungerscheinung zu sein.

Eingedenk der Streitfrage über den Ursprung der in der Cutis gelegenen Tastzellen der Vögel, welche ich vom entwicklungs- geschichtlichen und vergleichend anatomischen Standpunkt aus hier bereits erörtert habe, sowie auch auf Grundlage der soeben erwähnten

mit dem Pikrokarmine gemachten Erfahrungen glaubte ich in diesem Farbstoff ein Mittel gefunden zu haben, welches geeignet sei, uns über die Natur und den Ursprung der in der Cutis gelegenen, sowohl in den MERKELschen als auch in den Kolbenkörperchen vorkommenden Tastzellen in befriedigender Weise zu belehren. Ich verwendete daher das Pikrokarmine in wässriger Lösung zur Nachfärbung der Methylenblaupräparate sowohl unmittelbar nach Fixierung derselben in Ammoniummolybdänat, als auch auf dem Objektträger vor dem Einschließen derselben in Dammarxylol in der bekannten Weise. Im ersten Falle sind die Färbungseffekte bessere, im letzteren aber leiden die Nervenfärbungen, namentlich in ihrem Endverhalten, und büßen einiges an Intensität ein, da die Präparate zweimal den Weg durch den successiven Alkohol durchmachen müssen und der Alkohol trotz der Fixation auf das Methylenblau doch einen in gewissem Grade auflösenden Einfluß ausübt. An Präparaten, welche durch ein derartiges Färbungsverfahren erzielt werden, kann man eine überaus distinkte Färbung beobachten. Das ganze Bindegewebe erscheint rot, die Epidermis und deren Bildungen gelb gefärbt. Auf diese Weise kann man auch die feinsten Cutispapillen in das Epithel verfolgen und sich über deren Form besser belehren als durch irgend ein andres Färbungsverfahren (ich meine nämlich an Methylenblaupräparaten). Auf dem roten bindegewebigen und auf dem gelben epidermalen Feld bemerkt man nun die blau gefärbten Nerven überaus deutlich. Nun beobachtete ich die in der rot gefärbten Cutis gelegenen zelligen Tastkörperchen und fand, daß die Tastzellen derselben eine Gelbfärbung annahmen (Fig. 36, 48, 49, 51, 58). An den Körperchen mit besonderen bindegewebigen Hüllen kann man genau sehen, daß sich diese Hüllen durch eine rote, die Tastzellen aber bzw. an den Kolbenkörperchen die Kolbenzellen durch eine gelbe Farbe auszeichnen (Fig. 46, 57, 58, 59). Diese Gelbfärbung der Tast- bzw. Kolbenzellen gelingt namentlich an dünnen Schnitten überaus leicht, an dicken Schnitten jedoch und bei kurzer Einwirkung des Pikrokarmins bleibt die Gelbfärbung der Tastzellen aus oder besser gesagt, sie wird von dem darüber lagernden roten Bindegewebe derart überdeckt, daß man die Gelbfärbung der Tastzellen nicht genau erkennt. An den Kolbenkörperchen treten dem Eindringen der Pikrinsäure zu den Kolbenzellen die zahlreichen Bindegewebshüllen oft hinderlich entgegen, wenn aber dieses Hüllensystem teilweise durchschnitten erscheint, dann gelingt die Gelbfärbung der Kolbenzellen sehr gut¹.

¹ Präparate dieser Art von GRANDRYSchen, MERKELschen und Kolben-

Wären nun die genannten Zellen wirklich bindegewebigen Ursprungs, wie SZYMONOWICZ annehmen zu müssen glaubt, dann würden sie ganz wohl ihre Form und strukturelle Beschaffenheit aber doch nicht das chemische Verhalten derart ändern, daß sie sich der Pikrinsäure gegenüber, diesem, man muß sagen typischen Reagenz für Epithelgewebe, vollkommen genau so verhalten wie ausnahmslos alle epidermalen Zellen. Auf Grund dieser Beobachtungen muß ich daher für die epidermoidale Natur der Tast- und Kolbenzellen der zelligen Tastkörperchen im Bindegewebe eintreten.

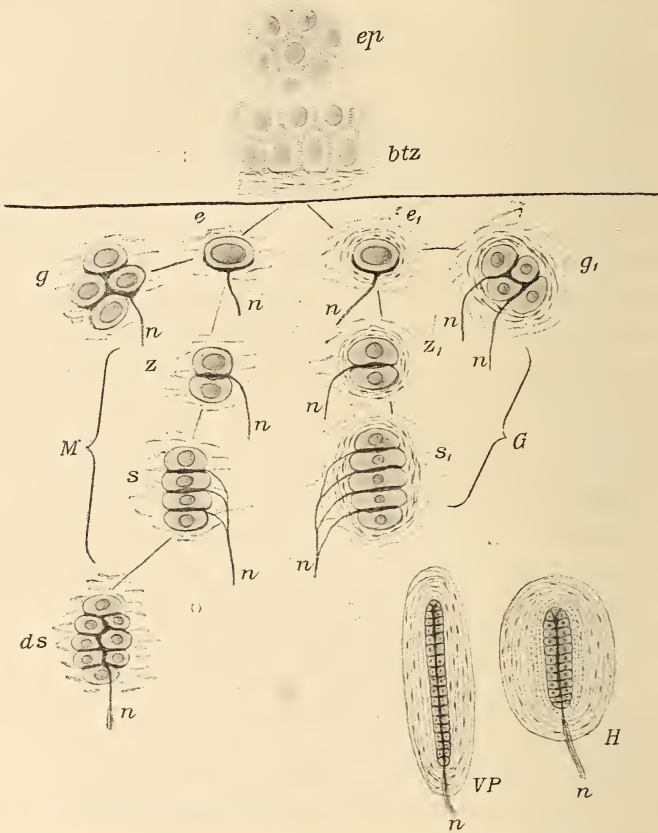
Was nun die Tastzellen bei den Reptilien und den Amphibien anbelangt, so glaube ich für dieselben ganz dasselbe, was für jene der Vögel und Säugetiere behaupten zu müssen, und ich habe die vollständige Überzeugung, daß hierüber angestellte Untersuchungen zu diesem Resultat führen werden. Daher glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich die für die Tast- und Kolbenzellen der Vögel und Säugetiere ausgesprochene Behauptung auch auf die Zellen der Reptilien und Amphibien ausdehne.

So führen unsre hier über die Tast- und Kolbenzellen gemachten morphologischen und vergleichend-anatomischen Betrachtungen, sowie deren chemisches Verhalten zur positiven Annahme, daß die Tastzellen der MERKELSchen und Kolbenkörperchen bei den Säugetieren, Vögeln, Reptilien und Amphibien epidermoidalen Ursprungs sind, gleichviel ob die Körperchen im Epithel oder im Bindegewebe liegen.

Die vorstehenden phylogenetischen Betrachtungen machen es wenigstens sehr wahrscheinlich, daß sich die stammesgeschichtliche Entwicklung und der verwandtschaftliche Zusammenhang der zelligen Tastkörperchen derart gestaltet, wie dies in der Textfigur ersichtlich gemacht ist. Danach haben wir uns die Tastzellen aus gewöhnlichen Epithelzellen auf einem Weg entstanden zu denken, dessen Anfang durch die Tastzellen bei *Hatteria* angedeutet sein mag. Charakteristisch ist das Rücken der Zellen in die Tiefe. Dies wurde bei den Amphibien durch das Hinabwandern in die Cutis, wo sie aber der Epithelgrenze dicht anliegen, erreicht. Bei den Reptilien ist schon eine zweifache Divergenz zu beobachten und zwar finden wir zunächst bei der *Hatteria* die Zellen an der Grenze zwischen Epithel

körperchen mit, wie die gewöhnlichen Epithelzellen gelb gefärbten Tast- bzw. Kolbenzellen im rot gefärbten Bindegewebe, habe ich anlässlich meines oben erwähnten Vortrags auf der 77. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Meran im September 1905 neben andern Präparaten demonstriert.

und Cutis, bei den übrigen sind sie schon alle in die Cutis gerückt. Die eine Gruppe verhält sich so wie die Tastflecke der Amphibien, die andre bildet Säulchen in den Cutispapillen ähnlich jenen der Vögel, die aber nicht in Papillen liegen, anderseits aber eine Ver-



Schema des phylogenetischen Zusammenhangs der zelligen Tastkörperchen der Vögel. *ep* = gewöhnliche Epithelzellen, *btz* = basale Tastzellen von *Hatteria*, *M* = MERKELSche Körperchen: *e* = einfaches, *g* = Gruppenkörperchen, *z* = Zwillingskörperchen, *s* = Säulenkörperchen, *ds*, Doppelsäulenkörperchen. *G* = GRANDRYsche Körperchen: *e*₁ = einfaches, *g*₁ = Gruppenkörperchen, *z*₁ = Zwillings-, *s*₁ = Säulenkörperchen. *VP* = VATER-PACINISches, *H* = HERBSTSches Körperchen. *n* = Nerv. Die Tastscheiben der einzelnen Körperchen sind dunkel dargestellt. Die zweite, dünne Nervenfasern sind nicht eingezeichnet.

bindung zu den in Cutispapillen liegenden Tastkörperchen der Säugetiere herstellen, und schließlich finden wir die einfachsten Kolbenkörperchen in Form einer Tastzellendoppelsäule mit wenigen Hüllen, wie solche sich auch bei Säugetieren vorfinden. Bei den Vögeln ist dieselbe divergente Entwicklung der Tastkörperchen zu beobachten,

welche jedoch viel weiter fortgeschritten, die diversen MERKELSchen und Kolbenkörperchen entstehen ließ. Auch bei den Säugetieren finden wir die bei den Reptilien begonnene Divergenz weiter entwickelt, wozu noch als diesen Tieren eigentümlich das durch die Bildung der Epithelzapfen veranlaßte Verbleiben einer Gruppe von Tastzellen im Epithel kommt. In bezug auf die MERKELSchen Körperchen im Epithel der Säugetiere haben die entwicklungsge-
 schichtlichen Untersuchungen von SZYMONOWICZ (77) am Schweinerüssel gezeigt, daß die sich zu Tastzellen heranbildenden Epithelzellen ungefähr eine ähnliche Scheibe an der Grenze bilden, wie dies bei *Hatteria* die definitiv ausgestalteten Tastflecke zeigen. Durch die nun erst erfolgende Zapfenbildung des Epithels rücken auch die Tastzellen in die Tiefe dieser Epithelzapfen, wo sie definitiv verbleiben, wodurch ein Eindringen derselben in die Cutis wohl überflüssig wird.

Im speziellen beobachten wir bei den Vögeln zwei parallele Reihen von MERKELSchen Körperchen (s. Textfigur). Die eine umfaßt die freien, die zweite die eingekapselten Körperchen. In der ersten Reihe finden sich einfache einzellige Körperchen, von denen durch Teilung einerseits die Gruppenkörperchen, andererseits die zwei- und mehrzelligen Säulenkörperchen entstehen. Diese finden sich alle nebeneinander vor, wiewohl die einen mehr, andre nur in geringer Zahl zu finden sind. Eine besondere Abart und zugleich die höchste Entwicklung darstellend, bilden die Doppelsäulenkörperchen der Säger (Textfigur linke Seite unten). Ebenso verhält es sich auch mit den eingekapselten Körperchen, welche wir als GRANDRYsche Körperchen unterschieden haben. Da unterscheidet man auch einfache, welche selten vorkommen, von denen man sich in divergenter Entwicklung einerseits die Gruppenkörperchen, andererseits die zwei- und mehrzelligen Säulenkörperchen entstanden denken kann (Textfigur rechts). Durch eine Doppelsäule von regelmäßig übereinander gelagerten Tastzellen läßt sich der Innenkolben der Kolbenkörperchen den Säulenkörperchen an die Seite stellen, ohne daß etwa damit gesagt sein soll, daß man sich denselben aus GRANDRYschen Körperchen entstanden zu denken habe, sondern es soll hier bloß die morphologische Ähnlichkeit mit den Säulchen und andererseits mit den freien Doppelsäulchen betont werden, wodurch aber angedeutet sein mag, auf welchem Wege oder in welcher Weise man sich diese wohl älteren Tastkörperchen als die MERKELSchen aus den Epithelzellen hervorgegangen zu denken habe. Unter diesen unterscheiden wir

nun zwei Hauptarten, die VATER-PACINISCHEN und die HERBSTSCHEN Kolbenkörperchen (Textfigur rechts unten).

B. Nervenendapparate der Epidermis.

Die Epidermis der Vögel zeichnet sich, soweit ich mich bei meinen Untersuchungen hierüber orientieren konnte, überall durch einen großen Nervenreichtum aus. Am größten ist dieser letztere an den federlosen, nackten Hautstellen. An den Zehen und den Fußsohlen kann man leicht diese Beobachtung machen. Vor allem aber ist die Schleimhaut der Mundhöhle mit Nerven ganz besonders reich ausgestattet. Freilich muß man zugeben, daß sich die Epithelialnerven schwerer darstellen lassen als etwa jene, die zu den zelligen Tastkörperchen der Cutis führen, wie dies auch von den Säugetieren her bekannt ist. Dies ist wohl der Hauptgrund, weshalb diese überall verbreiteten Nerven der Vogelhaut bis auf SZYMONOWICZ (78) eigentlich so gut wie unbekannt waren. MERKEL (54) konnte sie bloß in der Cornea und der Nickhaut zur Anschauung bringen, wo sie »frei mit Endknöpfchen« enden. Für die übrige Haut sagt MERKEL aber selbst: »An andern Stellen des Vogelkörpers gelang es mir bis jetzt nicht, frei in der Epidermis endende Fäserchen wahrzunehmen.« Ich führe diese Äußerung MERKELS wörtlich an, weil aus ihr offenbar hervorgeht, daß sich MERKEL bemüht hat, diese Nerven überall in der Haut zu suchen; leider ohne Erfolg.

In bezug auf die Intraepithelialnerven der andern Wirbeltiere haben die Ergebnisse, zu denen MERKELS Untersuchungen gelangt sind, einen ebenso dürftigen Erfolg zu verzeichnen wie für die Vögel. Dies gilt fast wörtlich auch für die Säugetiere, bei welcher Tiergruppe MERKELS Erkenntnis noch am weitesten gekommen ist, was übrigens auch für die seit MERKEL gemachten Untersuchungen über die Nerven der Epidermis gilt.

Beim *Amphioxus* sind durch DOGIEL (25) in der neuesten Zeit zwei Arten von Intraepithelialnerven bekannt geworden. Die einen folgen dem Typus der peripherischen Nervenzellen, wie solche von den Wirbellosen her bekannt sind, die andern stellen feine varicöse Fädchen vor, »welche in die Zwischenräume zwischen die Epithelzellen eindringen, dabei feinste Seitenfädchen abgeben, die Epithelzellen umflechten und zwischen ihnen endigen«. Nach den Zeichnungen DOGIELS zu schließen, gleichen diese Fädchen wenigstens teilweise den gewöhnlichen Intraepithelialnerven, wie solche von den Säugetieren her allbekannt sind.

Bei den Fischen sind, abgesehen von den längst als Endhügel und Endknospen bekannten zelligen Epidermoidalapparaten und außer den freien Intraepithelialfasern der Cornea namentlich durch die Arbeiten von LENHOSSÉK (50) und DOGIEL (21) in der freien Epidermis Intraepithelialnerven, welche sich ebenfalls mit den entsprechenden Gebilden der Säugetierhaut vergleichen lassen, bekannt geworden. Ohne mich hier auf eine überflüssige nähere Beschreibung dieser Nerven bei den Fischen einzulassen, gehe ich zur Betrachtung der Amphibien über, bei denen schon MERKEL neben den Lateralorganen und den »Endscheiben« in der Zunge, in der Haut zwei Arten von intraepithelialen Nerven unterscheiden konnte. Nach der Beschreibung MERKELS entspricht die eine Art ungefähr den intraepithelialen Säugetiernerven, während die andre bis zur Oberfläche reichende und hier abgeplattet endigende Fasern darstellen soll. Die Haut dieser Tiere wurde schon öfters mit Hilfe der neueren Methoden untersucht und zwar sowohl bei Anuren als auch bei Urodelen. Es mag hier auf RETZIUS, FEYERSTEIN (31) und BETHE (4) hingewiesen werden. Die Resultate erstrecken sich auf mitunter vielfach verzweigte Nerven, welche mit verschiedenartigen Verdickungen an den Zellen oder auch sogar an der Oberfläche der Haut zwischen den Zellen enden. Diese Angaben erachte ich zum Teil als sich auf unvollkommene Imprägnierungen beziehend, denn ich habe selbst auch Intraepithelialnerven namentlich nach der GOLGI-Methode bei Fröschen und Tritonen dargestellt und glaube auf Grund der Präparate berechtigt zu sein, dieselben den Intraepithelialnerven der Säugetiere an die Seite zu stellen.

Bei den Säugetieren sind die Intraepithelialnerven am meisten und besten studiert und schon sehr oft nach allen möglichen Methoden untersucht worden. Die Resultate dieser Untersuchungen haben mitunter zur Unterscheidung von mehreren heterogenen Arten geführt. Außer den schon oben oft erwähnten MERKELschen Körperchen und den End- oder Geschmacksknospen können die bisher bekannten freien, das ist nicht mit besonders gestalteten Zellen in Verbindung stehenden Intraepithelialnerven in vier Arten unterschieden werden, und zwar die bekannten einfachen Nerven mit Endknöpfchen, intraepitheliale Netze, welche von DOGIEL (18) in der Haut der Geschlechtsorgane des Menschen und von ARNSTEIN-PLOSCHKO (3) als pericelluläre Fasern in der Epiglottis des Hundes, welche von den Autoren mit secretorischen Nerven identifiziert werden, beschrieben wurden, ferner von TRETJAKOW (80) in der Haut des Schweinerüssels beschriebene

büschelartig durch die Cutispapillen ins Epithel eindringende mit moosartigen (Anhängen) Netzen an den Epithelzellen endigenden Nerven, mit denen die von ROSENBERG (68) beschriebenen, ebenfalls durch die Cutispapillen der nackten Pferdehaut ins Epithel gelangenden sehr dichten Verzweigungen, wie ich glaube, identifiziert werden könnten, und schließlich intraepitheliale Büschel, welche von ARNSTEIN-PLOSCHKO (3) im Epithel der Hundeepiglottis vorgefunden und beschrieben wurden.

Außerdem sind noch gewisse besondere Arten von intraepithelialen Nerven ausbreitungen im Rüssel der Spitzmaus, des Maulwurfs und im Flotzmaul des Rindes, bei welchem letzterem Tier, sowie auch beim Walfisch und im Schnabel des Schnabeltieres es sich eigentlich mehr um epidermoidale Bildungen besonderer Art als um die Nerven handelt, beschrieben worden, diese aber lassen sich, wenn man besser zusieht, auf die einfachen intraepithelialen Nerven zurückführen.

Schließlich können hier noch gewisse Nervenfasern angeführt werden, welche nicht streng zu den eigentlichen intraepithelialen zu rechnen sind, weil sie nur Abkömmlinge von Nerven sind, welche bereits an gewissen Terminalapparaten beteiligt waren. Ich habe schon zu wiederholten Malen darauf hingewiesen und dies auch mit entsprechenden Figuren belegt, daß von den Menisken der MERKELschen Körperchen einzelne Fasern selbständig ins Epithel ziehen, sich zwischen den Epithelzellen winden und mit Terminalknöpfchen¹ zwischen bzw. an den Epithelzellen endigen und zwar habe ich dies sowohl im gewöhnlichen Epithel der Haut als auch in der äußeren Wurzel-

¹ Diesen meinen Befund anzuführen sah sich DOGIEL in seiner neuesten Arbeit (30) veranlaßt, indem er sagt: »BOTEZAT beobachtete außerdem, daß einige von den Scheiben abgehende Ästchen keine neuen Scheiben bilden, sondern zwischen den Epithelzellen in ‚Terminalkörperchen‘ endigen.« Das Wort Terminalkörperchen erscheint von DOGIEL unter Anführungszeichen gestellt, wohl in der Absicht, um auf den Unterschied zwischen Terminalkörperchen und Terminalknöpfchen hinzuweisen. Ich sehe mich nun veranlaßt, diese Bemerkung DOGIELS richtig zu stellen, indem ich auf den Text meiner Arbeit über die Nerven des Gaumens (6) hinweise, wo ich auf S. 437 sage: »... daß sich einzelne Fibrillen in das Epithelgewebe verlaufen und hier zwischen, bzw. an den Zellen frei (mit Terminalknöpfchen) enden«. Das gleiche wiederholte ich auf der S. 438 im Kapitel »Ad II. 1). Die Fasern dieser Art dringen etwas tiefer in das Epithel ein, verzweigen sich wohl auch und endigen schließlich mit Terminalknöpfchen (Fig. 4 *tk*) zwischen, bzw. an den Epithelzellen«. Weshalb DOGIEL von »Terminalkörperchen« spricht, weiß ich nicht! Dasselbe erwähnt in seinem neu erschienenen »Lehrbuch der systematischen Anatomie des Menschen für Studierende und Ärzte« Dr. KARL V. BARDELEBEN (Verlag Urban u. Schwarzenberg, Wien u. Berlin 1906) auf S. 875, welcher offenbar auf dem Citat DOGIELS basiert.

scheide der Tasthaare gesehen. In neuerer Zeit hat DOGIEL ähnliche Beobachtungen gemacht. Er sah von gewissen Nervenendapparaten in den Cutispapillen der menschlichen Haut Fasern in das Epithel treten und hier pericelluläre Endigungen bilden (siehe 27, Fig. 48). Auch vom pericellulären Netz der GRANDRYschen Körperchen sah DOGIEL (29) Fasern ins Epithel übergehen und sich hier zwischen den Zellen verlieren, worauf in dieser Schrift schon oben hingewiesen worden ist.

Ebenso gibt es noch Nervenfasern im Epithel, welche von den an der Basalmembran befindlichen baumartigen Terminalnetzen ihren Ursprung nehmen (siehe oben), was auch für die Säugetiere nachgewiesen ist. Daß meinen diesbezüglichen Beobachtungen von TRETJAKOW (80) widersprochen wird, kann auf Grund der soeben vorgeführten Tatsachen wohl bedeutungslos erscheinen.

Diese intraepithelialen Nerven der Säugetiere erscheinen als ein ausgezeichneter Anknüpfungspunkt für das Verständnis der Apparate bei den Vögeln, wie sie im weiteren speziell ausgeführt werden sollen, wodurch ich die hier vielleicht etwas zu weitläufig betrachteten Verhältnisse über die intraepithelialen Nerven der Säugetiere rechtfertigen möchte.

Ich gehe nun zur speziellen Betrachtung der intraepithelialen Nerven bei den Vögeln über. Dieselben lassen sich, wie auch bei den Säugetieren, in solche unterscheiden, welche Abkömmlinge von Endapparaten in der Cutis sind und somit nicht die eigentliche Hauptmasse der Intraepithelialnerven darstellen, und in solche, die speziell dem Epithel angehören, ohne vorher in der Cutis Endapparate gebildet zu haben.

Auf die Nerven der ersten Art wurde bereits in den betreffenden Kapiteln hingewiesen, und wir haben gesehen, daß von den verschiedenen cutanen Nervennetzen einzelne Fasern sich ins Epithel begeben, wo sie nicht weit verfolgt werden können, welche vielmehr zwischen den ersten Reihen der Epidermiszellen verlaufen, daselbst sich auch verzweigen und auf diese Weise förmliche pericelluläre Endapparate bilden oder auch bloß als einfache, jedoch varicöse und gewundene Fibrillen oder Fibrillenbündel an den Epithelzellen aufhören (Fig. 19, 22, 23, 26, 27, 28 *nie*). Dasselbe gilt auch von jenen Nervenfasern, welche den pericellulären Netzen der zelligen Tastkörperchen in der Cutis entstammen, auf die ebenfalls bereits des öfters hier hingewiesen wurde (Fig. 35, 46 *nie*). Ob diese letzteren Fasern lediglich nur den pericellulären Netzen und nicht auch den Tastscheiben entstammen, konnte ich bisher leider nicht

mit unzweifelhafter Bestimmtheit ergründen. Denn die Nervenflechte sind in diesen Cutisteilen gewöhnlich so verworren und überkreuzen und verdecken einander, daß es sehr schwer fällt, sich immer gut zurecht zu finden. Auch der in Fig. 35 dargestellte Fall läßt nicht sicher schließen, ob die ins Epithel ziehende Nervenfasern (*nie*) dem Tastmeniscus oder dem pericellulären Netz entstammt. Ja, der Fall ist sogar eher danach angetan, die Faser (*nie*) als aus dem Tastmeniscus hervorgegangen anzusehen.

Die eigentlichen intraepithelialen Nervenendapparate lassen sich bei den Vögeln, soviel ich aus meinen Präparaten entnehmen kann, in drei Arten unterscheiden: 1) einfache Nervenenden mit Terminalknöpfchen (scheibchen- oder knopfartigen Fibrillennetzen), 2) Nervenenden mit lockeren pericellulären Netzen und 3) Nervenendapparate der Geschmacksendknospen.

1. Einfache Nervenendapparate.

(Fig. 61 *a, b*, 62, 63 *nie*, 64 *nie*, 65 *b, nie*, 67 *nie*, 71 *nie*.)

Außer den erwähnten Angaben MERKELS über die Nerven der Cornea und der Nickhaut der Vögel beschäftigen sich andre Arbeiten über die Nerven in der Vogelohrhaut mit intraepithelialen Nerven nicht, mit Ausnahme des von DOGIEL erwähnten Falles und den kurzen Aufzeichnungen von SZYMONOWICZ (78). Die Angaben dieses letzteren Forschers erstrecken sich auf die hier in Rede stehenden Nerven, welche er als »freie, sogenannte intraepitheliale Nervenendigungen« bezeichnet. Sie gehen aus myelinhaltigen Cutisfasern hervor, welche, indem sie die Markscheiden verlieren, in die Epidermis eindringen, hier gewöhnlich zickzackförmig verlaufen, sich hier und da verästeln und im Stratum granulosum oder noch unterhalb desselben am Ende oft mit einer knopfförmigen Verdickung enden. »Im ganzen Verlaufe innerhalb der Epidermis sieht man konstant Varicositäten, manchmal sogar in ziemlich regelmäßigen Abständen.« Diese Beschreibung von SZYMONOWICZ nähert sich in hohem Grade den wahren Verhältnissen. SZYMONOWICZ hat seine Studien in dieser Hinsicht hauptsächlich an Goldpräparaten gemacht und konnte nach der Methylenblaumethode nur selten »brauchbare Präparate« erzielen. Ich finde hingegen, daß unter den modernen Methoden die Behandlung der Nerven mit dem Methylenblau geradezu die besten Präparate liefert. Die Methode von RAMÓN Y CAJAL habe ich mit fast ebenso gutem Erfolg angewendet, namentlich zur Darstellung der Endknöpfchenstruktur. Sonst habe ich diese Nerven nach der GOLGISchen Methode und

mittels Methylenblaufärbung studiert. Die Resultate ergänzen sich in gewissem Maße. Die erstere liefert namentlich in bezug auf den Verlauf der Achsenfasern im Epithel recht gute Resultate.

An den Methylenblaupräparaten kann man leicht in der Cutis markhaltige Nervenfasern beobachten, was nach der Methode RAMÓN Y CAJALS nicht gelingt, welche aus dem cutanen Grundgeflecht hervorgehen und bei einem mehrfach gewundenen Verlauf im allgemeinen direkt dem Epithel zustreben. An demselben angelangt, verlieren die Fasern ihre Markhülle und begeben sich als nackte Achsenfasern in die Epidermis. Manchmal verlieren diese markhaltigen Fasern noch vor dem Erreichen der Epidermisgrenze die Hüllen, ja man kann mitunter sogar beobachten, daß dies noch eine sehr beträchtliche Strecke vor dem Epithel geschieht (Fig. 62 *nm*). Es kann nun auch der Fall eintreten, daß sich die so entstandene Achsenfaser fast unmittelbar nach dem Verlust der Markscheide teilt, wie dies in Fig. 62 zu sehen ist, wobei beide Fasern parallel dem Epithel zustreben. In derselben Figur sehen wir die eine dieser Teilfasern sich an der Epithelgrenze wieder teilen. Diese Teilungen sind auch im Epithel selbst und zwar in einem um so höheren Maße zu gewärtigen, je mehr sich die Fasern der Hautoberfläche nähern (Fig. 61 *a*, *nie*). Manchmal kann man, namentlich bei sehr jungen Tieren, diese Fasern in den oberflächlicheren Epidermislagen fast baumartige Verzweigungen bilden sehen. Der Verlauf der Fasern und der Verzweigungen folgt einem und demselben Prinzip, das durch die Form und Anordnung der Epidermiszellen gegeben ist, und welcher nun geschildert werden soll. Anfangs ziehen die Achsenfasern in schwach geschlängeltem Verlauf fast geradeaus gegen die Hautoberfläche (Fig. 62). Dies ist der Fall zwischen den ersten Reihen der Epithelzellen, wo diese Gebilde von schlanker Form sind. Zwischen den höheren Reihen der mehr kubischen Zellen verändert sich auch der Verlauf der Nerven, welche sich wiederholt teilend einen weniger geschlängelten und mehr zickzackförmigen Verlauf nehmen (Fig. 61 *a*, 63 *a*, *nie*, 65 *b*, *nie*). In den obersten Lagen der MALPIGHISCHEN Schicht bis zum Stratum corneum hin nehmen die Fasern einen ausgesprochen zickzackförmigen Verlauf (Fig. 61 *b*, *nie*, 67 *nie*, 71 *nie*). Auch dieser wird durch die Form der Zellen, welche gegen das Stratum granulosum hin sich immer mehr und mehr abplatten, bedingt. In dieser Hautschicht winden sich die Fasern wohl auch vielfach hin und her, so daß man eine und dieselbe Faser bei sehr ausgiebigem Gebrauch der Mikrometerschraube im Präparat verfolgen kann. So beschaffen sind z. B. auch die beiden in Fig. 61 *b*

gezeichneten Fasern (*nie*), welche in der Figur auf eine Ebene projiziert durchaus nicht den natürlichen Verlauf wiedergeben, was aber unsre Betrachtungen nicht weiter beeinträchtigen kann. Im Stratum corneum sind diese Fasern nun ebenfalls zu verfolgen, aber sie lösen sich hier zugleich mit den hinsterbenden Zellen in Komplexe von Punkten oder in Punktreihen auf. Die geschilderten Fasern sind auf ihrem ganzen Verlauf durch das Epithel mit zahlreichen und, wie schon SZYMONOWICZ (78) erwähnt, »in regelmäßigen Abständen« stehenden Varicositäten versehen. Sieht man besser zu, dann findet man, daß diese Varicositäten, insbesondere aber die in regelmäßigen Abständen stehenden, jene knöpfchenartigen Verdickungen sind, welche die einfachen intraepithelialen Nerven auch bei den Säugtieren ganz besonders charakterisieren. Sie liegen den Fasern dicht an. Man kann diese Knöpfchen auch ganz kurzen lateralen Fäserchen aufgesetzt beobachten, d. i. sie bilden gleichsam verdickte Enden der lateralen Fäserchen. Mitunter sind diese Fäserchen etwas länger; dies ist jedoch verhältnismäßig selten zu beobachten. In der Regel aber, namentlich in den mittleren und oberflächlicheren Lagen des Stratum Malpighii, sieht man diese Knöpfchen den Ecken der ausgesprochen zickzackförmig verlaufenden Fasern unmittelbar aufsitzen (Fig. 61 *b*, 67 *nie*, 71 *nie*). An geeigneten, gut gelungenen Methylenblaupräparaten und ebenso an Präparaten nach der Methode RAMÓN Y CAJALS, welche ersteren wohl zu den größeren Seltenheiten gehören, kann man die Beobachtung machen, daß diese den Fasern unmittelbar oder durch Vermittlung von Lateralfäserchen aufsitzenden Knöpfchen eigentlich keine Knöpfchen sind, sondern kleine Scheibchen von Perifibrillärsubstanz, in welcher ein aus nur wenigen kurzen Fibrillen bestehendes Neurofibrillennetz eingebettet ist (Fig. 61 *b*, *nie*). Gewöhnlich erscheint dieses Netz an den Präparaten nicht vollständig gefärbt, sondern in Form von sich überkreuzenden Pünktchenreihen. Es ist zweifellos, daß es sich hier um kleine Scheibchen, bestehend aus einem lockeren, in der Perifibrillärsubstanz suspendierten Neurofibrillennetz, handelt. Diese Scheibchen liegen, wie man sich mit dem Immersionssystem bei sorgfältigster Betrachtung doch überzeugen kann, den Epithelzellen dicht an. Wir können daher von den einfachen Intraepithelialnerven sagen, daß sie mit kleinen Terminalscheibchen, bestehend aus einem Netz von Neurofibrillen, das in der Perifibrillärsubstanz eingebettet ist, endigen. So entpuppen sich die Terminalknöpfchen dieser Nerven als kleine, gleichsam primitive epicelluläre Scheibchen. Diese Idee ist keine

neue. Denn ich selbst habe zunächst einmal in meiner Arbeit über die Nerven der Hundeschnauze (10) die Tatsache festgestellt und mit Figuren ersichtlich gemacht, daß sich die Knöpfchen in günstigen Fällen als aus Fibrillen bestehend erkennen lassen. Freilich war ich der Meinung, daß sie intracellulär liegen, wozu ich mich durch verschiedene Momente veranlaßt fand. Fortgesetzte Beobachtungen und Erwägungen, insbesondere in der Schnauze des Maulwurfs, brachten mich aber endgültig zur Überzeugung, daß es sich im vorliegenden Falle niemals um intracelluläre Endigungen handeln kann. Ich habe einsehen gelernt, daß bei der Beurteilung dieser Frage alle möglichen Täuschungen möglich sind. So erachte ich nun diese Frage als endgültig erledigt und behaupte, daß die einfachen Intraepithelialnerven nicht nur bei den Vögeln, sondern in der ganzen Wirbeltierreihe mit Terminalknöpfchen endigen, welche aus einem dichten Scheibennetz von Neurofibrillen und der Perifibrillärsubstanz bestehen. In der Fig. 4 meiner Arbeit über die Nerven der Hundeschnauze sind diese Verhältnisse deutlich zu sehen. Dieses Netz von Neurofibrillen habe ich in meiner Arbeit über die Tastapparate im Maulwurfsrüßel (11, 12) auf der Seite 741 als »feinste unregelmäßige Büschelchen« erklärt und dies ebenfalls durch Figuren ersichtlich gemacht¹.

Anhangsweise kann ich einen, ich möchte sagen, merkwürdigen Befund nicht verschweigen. Ich habe nämlich mehrmals am Gaumen von Vögeln die Wahrnehmung gemacht, daß stellenweise recht schlanke Cutispapillen in das Epithel emporsteigen, wodurch zwischen diesen förmliche epitheliale Zapfen entstehen (Fig. 64). In diesen sieht man abweichend geformte Zellen, welche von der Cutis an bis in das Stratum corneum hinein eine schlanke Gestalt aufweisen und indem sich die Anzahl der so gebildeten Zellen gegen die Hornschicht hin verringert, entsteht ein umgekehrt birnförmiges Gebilde aus konvergierend angeordneten Zellen. In dieses Gebilde, welches an der Basis, wie überall die Grenzmembran baumartige Terminalnetze (*dtn*) aufweist, gelangen von der Cutis aus markhaltige Nerven, welche vor dem zelligen Gebilde die Myelinscheide verlieren, als Achsenfasern. Diese teilen sich alsbald büschelförmig und begeben sich in longitudinalem Verlauf gegen die Hautoberfläche hin. Der

¹ In neuester Zeit habe ich nach der Methode von RAMÓN Y CAJAL die Fibrillarstruktur dieser Nerven im Maulwurfsrüßel bestätigt. Die Beobachtung wird nebst andern bald veröffentlicht werden.

Verlauf der einzelnen Teilfasern ist etwas geschlängelt oder zickzackförmig, ganz nach Art der einfachen Intraepithelialnerven, und in den Ecken sind die charakteristischen Knöpfchen zu sehen (Fig. 64 *nie*). Diese Art der Nervenverteilung hat mit jenen Nervenbüscheln die größte Ähnlichkeit, welche ARNSTEIN-PLOSCHKO (3) in der Epiglottishaut des Hundes beschrieben und abgebildet haben. Was aber den zelligen Aufbau des Epithelzapfens betrifft, so zeigt er eine gewisse Ähnlichkeit mit jenen, die durch HUSS (38) aus dem Rüssel der Spitzmaus abgebildet wurden.

2. Pericelluläre Fibrillennetze.

(Fig. 63 *a, b, rpe.*)

Neben den soeben beschriebenen einfachen Intraepithelialnerven, welche mit Scheibchennetzen an den Zellen endigen, findet man in der Epidermis der Vogelhaut (Gaumen, Zunge) noch eine zweite Art von Endapparaten der Intraepithelialnerven. Dieselben entstammen den dünnen Nervenfasern der Cutis, was ich bestimmt beobachtet zu haben glaube. Die Nerven gelangen nach vielfach geschlängeltem Verlauf in der Cutis in die Basalpartien des Epithels, verzweigen sich hier reichlich und zeigen bei ihrer dünnen Beschaffenheit viele Varicositäten, welche wohl kleine Fibrillennetze sind. Von den Verzweigungen entstehen neue Verzweigungen, welche in Form von lockeren Netzen die Epithelzellen korbartig umflechten (Fig. 63 *a, rpe, 63 b, rpe*). Die Fasern dieser Art zeigen im Epithel nicht jenen charakteristisch zickzackförmigen Verlauf wie die einfachen, sondern verlaufen unregelmäßig, sich zwischen den Epithelzellen schlängelnd. Manchmal kann man auch Fasern beobachten, welche, wie in Fig. 63 *b*, von der Cutis aus in schräger Richtung ins Epithel gelangen, in demselben in ebensolcher Richtung emporsteigen, dann allmählich in eine zur allgemeinen Hautoberfläche parallele Richtung übergehen und diese eine weite Strecke hin einhalten. Auf diesem Verlauf entstehen nun die Collateralen in der geschilderten Weise, welche dann die pericellulären Netze bilden. Nervenetze im Epithel, welche die Zellen dieser Hautschicht korbartig umflechten, sind schon von DOGIEL (18) in den Geschlechtsorganen des Menschen beschrieben worden. Diese pericellulären Epithelialnetze haben eine gewisse Ähnlichkeit mit jenen, welche wir an den Drüsenzellen kennen gelernt haben. Ob aber diese Nerven sensibel oder trophisch sind, darüber habe ich bereits oben meinen unentschiedenen Standpunkt klar gelegt, da Gründe existieren, welche für und gegen die eine und die andre Auffassung sprechen.

3. Geschmacksorgane.

(Fig. 1, 65—72.)

Es wird allgemein angenommen, daß der Geschmackssinn der Säugetiere an die becherartigen Organe geknüpft ist, welche in der Literatur auch unter den Namen: Endknospen, Geschmacksendknospen und Geschmacksorgane gehen. Sie sind bei diesen Tieren namentlich an die Papillae fungiformes, circumvallatae und foliatae gebunden. Solche Organe sind auch von andern Wirbeltieren her bekannt. Bei den Reptilien sind sie aber nicht an bestimmte Papillen gebunden, sondern kommen gruppenweise entweder in der glatten oder in der eigentümlich gefalteten Haut der betreffenden Mundteile vor (Zunge, Gaumen). Das gleiche gilt für die Amphibien, bei welchen Tieren diese Organe jedoch in der Zunge im morphologischen Aufbau spezifisch abgeändert erscheinen (Tastscheiben!). Bei den eigentlichen wasserbewohnenden Wirbeltieren aber, den Fischen, kommen diese, stets eine feuchte Haut voraussetzenden Gebilde in den Schuppentaschen, an den Lippen, den Barteln und in allen Teilen der Mundhöhle, namentlich an der Zunge, vor. Bei diesen Tieren also haben sie die allgemeinste Verbreitung, während sie bei den höheren Vertebraten fast nur oder ausschließlich auf das Innere der Mundhöhle lokalisiert sind. Bei den Säugetieren findet man sie außer an den erwähnten Zungenpapillen auch noch frei im weichen Gaumen und an der äußeren sowohl als auch auf der Kehlkopfseite der Epiglottis. Sie sind überall stets Cutispapillen aufgesetzt und erheben sich zugleich mit dem umgebenden Epithel in Form von kleinen Hügeln über die allgemeine Hautoberfläche (Fische), oder sie liegen derart in der Epidermis, daß die darüber liegende Hautoberfläche vollkommen eben erscheint. Was die physiologische Funktion dieser Organe betrifft, so werden die Endknospen der Fische, Amphibien und Reptilien, da sie frei liegen oder unter Umständen sogar zugleich mit den benachbarten Hautpartien als förmliche Hügel emporsteigen, von MERKEL (54) als Tastorgane erachtet, wobei sie offenbar auch oder hauptsächlich für die Perception von chemischen Reizen veranlaßt durch die Lösungen im umgebenden feuchten Medium geeignet sind, während jene der Säugetiere als dem Geschmack dienend erklärt werden. Das letztere erklärt MERKEL durch einen Funktionswechsel, indem er folgendes sagt: »Wenn nun auch die Knospen bei den Säugetieren ganz ebenso gestaltet sind wie bei den übrigen Vertebraten, so ist doch eine Verschiedenheit in der topographischen Lage vorhanden. Während man überall das Bestreben der End-

knospen findet, die Epitheloberfläche zu erreichen, ja selbst zu überragen, ist bei den Säugern die Tendenz derselben zu bemerken, sich in die Tiefe zurückzuziehen. Entweder befinden sie sich in den tiefen Falten der Pap. vallatae und foliatae, oder sie sind nur durch eine epitheliale Röhre zugänglich, wenn sie auf so exponierten Stellen stehen, wie es der Gipfel der Pap. fungiformes ist. Wenn nichts anderes, so deutet schon diese Tatsache darauf hin, daß eine Veränderung der Funktion der Knospen vor sich gegangen sein muß. Jetzt können nur noch Flüssigkeitsströme die empfindenden Zellstäbchen erreichen, und es ist eine Berührung mit festen Substanzen so gut wie vollständig ausgeschlossen.« Auch hinsichtlich der Knospen an der Kehlkopfseite der Epiglottis ist MERKEL der Meinung, daß »rein mechanische Reize wohl nicht als die adäquaten angesehen werden dürfen«. Auf die nähere Beschaffenheit dieser wohlbekannten Organe einzugehen, halte ich für überflüssig, zumal im folgenden verschiedene Anknüpfungspunkte werden hervorgehoben werden müssen.

In der Gruppe der Vögel sind aber derartige Organe bisher nicht bekannt gewesen. Ich will in dieser Beziehung wegen der Wichtigkeit der Sache als solcher, aber auch wegen der verschiedenen Erklärungsgründe für den Mangel der Endknospen bei den Vögeln, sowie auch schließlich wegen der verschiedenen Standpunkte gegenüber dieser Frage, die, wie ich glaube, von der allgemeinsten Bedeutung ist, die wichtigsten diesbezüglichen Literaturangaben hier anführen. MERKEL berichtet am Schlusse des Kapitels über die Endknospen der Reptilien folgendes: »In der Klasse der Vögel habe ich vollkommen vergeblich nach Endknospen gesucht. Auch bei solchen Arten, wo weiche Zungen vorkommen, wie bei den Schwimmvögeln, gelang es nicht die kleinen Organe zu finden. Ich muß daher glauben, daß in dieser Wirbeltierklasse die Endknospen überhaupt fehlen.« Dieser Ausspruch MERKELS, dieses so gewissenhaften und genauen Forschers auf unserm Gebiete, hatte zur Folge, daß sich seit ihm niemand mehr mit dem Gegenstand beschäftigt hat. Es basiert daher fast alles, was man über den Gegenstand in den Handbüchern zu lesen bekommt, entweder schlechthin auf dem negativen Befund MERKELS, oder man schwankt zwischen durchaus unsicheren Vermutungen hin und her. GROBBEN (36) sagt auf Seite 129 im neubearbeiteten Lehrbuch der Zoologie von CLAUDIUS: »Was die Wirbeltiere betrifft, so finden sich von den Fischen bis zu den Säugern (die Vögel ausgenommen) in der Mundhöhle den Endknospen in der Haut der Fische gleichende Geschmacksknospen (Schmeckbecher).« Im

zweiten Teil desselben heißt es im Kapitel »Vögel« auf S. 826 außer Zweifel auf Grund meiner vorläufigen Mitteilung (13) über diese Organe: »Der Geschmack knüpft an die Endknospen des Gaumens und der weichen papillenreichen Basis der Zunge.« Im Handbuche KÖLLIKERS (III. Bd.) (45) sagt der Autor, indem er ebenso wie GROBEN offenbar auf MERKEL basiert, im Kapitel über die Geschmacksorgane: »Bildungen vom Baue der Geschmacksknospen sind in der Wirbeltierreihe — mit Ausnahme der Vögel — weit verbreitet. GEGENBAUR (33) sagt (S. 874) nach andern einschlägigen Erwägungen: »Bei bedeutender Verhornung im Epithel der Mundhöhle und an der Zunge ist das Zurücktreten der eine »feuchte« Schleimhaut voraussetzenden Organe sehr begreiflich, und das würde speziell auf die Vögel zu beziehen sein.« In BRONNS Handbuch (19) kann man (S. 480) lesen: »Eigentliche Geschmackszellen, Endknospen, Schmeckbecher, wie bei den Säugetieren, scheinen den Vögeln ganz zu fehlen. Was für Geschmacksempfindungen die Vögel haben, ob sie überhaupt dergleichen besitzen, wissen wir nicht, obgleich die häufige Vorliebe für gewisse Leckerbissen und Zucker einen Geschmackssinn wahrscheinlich machen.« Noch weitergehend ist die einschlägige Bemerkung in NAUMANN'S Naturgeschichte der Vögel (55), wo es im I. Band auf S. 40 heißt: »Geschmacksorgane, wie sie in Form von Epithelknospen oder ‚Schmeckbecher‘ bei allen andern Wirbeltieren vorkommen, fehlen den Vögeln. Da die Funktion solcher Gebilde an eine feuchte Schleimhaut gebunden ist, kann ihr Mangel bei der bedeutenden Verhornung im Epithel der Mundhöhle und an der Zunge, wie sie den Vögeln eigen ist, begreiflich erscheinen; anderseits darf nach dem Benehmen vieler Vögel der dargebotenen Nahrung gegenüber ihnen ein subjektives Unterscheidungsvermögen nicht abgesprochen werden. Ob die an den Stellen, wo man sonst Geschmacksknospen antrifft, bei Vögeln ausgebildeten PACINISCHEN Körperchen in irgend einer Weise Ersatz leisten können, entzieht sich unsrer Beurteilung.« In andern allgemeinen Lehr- und Handbüchern werden die Vögel in dieser Beziehung überhaupt nicht berührt oder stillschweigend übergangen, so z. B. in der Vergleichenden Anatomie WIEDERSHEIMS oder im Lehrbuch der Zoologie von HERTWIG. Aus den soeben vorggeführten Zitaten ersieht man zur Genüge die allgemeine Meinung, welche in dieser Beziehung gegenüber den Vögeln herrscht. Die einen Autoren sprechen diesen Tieren eine Geschmackswahrnehmung zu, andre nicht, wieder andre suchen die die Vögel hinsichtlich des Geschmackssinns stiefmütterlich behandelnde Natur gleichsam zu ent-

schuldigen, andre hinwiederum verhalten sich skeptisch, basieren auf den Angaben MERKELS, oder aber sie sprechen den Vögeln ganz wohl, wenn auch einen mangelhaften, Geschmackssinn zu, indem sie für denselben Organe subsumieren, welchen entweder eine derartige Funktion nicht beigemessen werden kann (PACINISCHE Körperchen) oder durch die überhaupt nichts Bestimmtes gesagt wird. So kann man in der Vergleichenden Anatomie von VOGT und YUNG (81, S. 777) die Bemerkung lesen: »Meist ist die Zunge mit einem Epithelium bedeckt, das zur Vermittlung von Geschmacksempfindungen wenig geeignet erscheint; doch hat man bei einigen Arten seitlich an der Zunge besondere Geschmackswärzchen nachgewiesen.« Daß aber damit offenbar nichts gesagt sein kann, ist von vornherein ohne weiteres einleuchtend. Denn es sind die gewissen Arten nicht genannt, bei denen »Geschmackswärzchen« vorgefunden worden sein sollen. Und was man unter »Geschmackswärzchen« zu verstehen habe, das ist auch nicht gesagt — wahrscheinlich dürfte es sich um gewisse, den seitlichen Rändern der weichen Vogelzungen anhängende unregelmäßige Epithelfransen handeln —. Daß aber derartige Bildungen, welche sich z. B. auch an der Katzenszunge, nur daß sie hier langgestreckt sind, vorfinden, mit den Geschmacksendknospen nichts zu tun haben, dürfte von den Säugetieren her allgemein bekannt sein, zumal die Literatur über die Geschmacksorgane der Säugetiere eine sehr bedeutende genannt werden kann. Schließlich kann ich von meinem Standpunkte aus sagen, daß sich seitlich an der Zunge der Vögel keine Organe vorfinden, welche mit der Geschmacksfunktion in Einklang gebracht werden könnten.

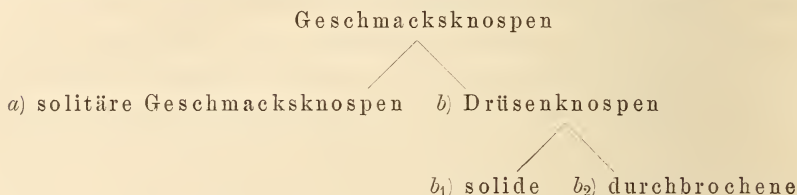
Ich habe nun im Frühjahr des vorigen Jahres (1904) zuerst im Gaumen des Sperlings mit der GOLGISCHEN Methode becherartige Organe im Epithel entdeckt, an denen ich sofort die Ähnlichkeit mit den als Geschmacksorgane bei den Säugetieren und als Endknospen bei den Reptilien, Amphibien und Fischen genannten Bildungen erkannte. Später wandte ich zum Teil meine Hauptaufmerksamkeit auch diesen Organen zu und bestrebte mich, dieselben auch in andern Organen der Mundhöhle, sowie auch bei andern Vögeln zu bestätigen, was mir denn auch gelang. Denn ich konnte bald konstatieren, daß dieselben auch an Methylenblaupräparaten zur Anschauung kommen. So konnte ich mich an der Hand von nach diesen zwei Methoden gemachten Präparaten sowohl über die Verteilung als auch über die Form und Zusammensetzung dieser kleinen Gebilde orientieren, wenigstens insoweit mir die Sache momentan durchaus notwendig

erschien. Auch die Innervation dieser Organe konnte ich mit hinlänglicher Klarheit zum Zwecke einer richtigen Auffassung studieren. Gewiß muß ich einräumen, daß manche histologische Details nicht vollständig aufgeklärt werden konnten — es wären hierzu spezielle Untersuchungen notwendig gewesen, was ich jedoch unterlassen habe, weil es mir hauptsächlich um die Innervation dieser Gebilde zu tun war —, immerhin konnte die Morphologie der Organe so weit erkannt werden, als dies behufs Vergleichung mit den entsprechenden Gebilden bei den andern Wirbeltieren notwendig war. Was nun das Vorkommen der Endknospen bei den untersuchten Vögeln betrifft, so konnten dieselben fast bei allen diesen bestätigt werden. Ich konnte feststellen, daß sie in keinem Teil der vorderen Zungenpartien, ebenso wie im vorderen harten Gaumen zu finden sind. Erst auf der Oberseite der weichen, hinteren Zungenpartie, dort wo bei manchen Vögeln die seitlichen nach hinten sich zuspitzenden Zungenflügel vom eigentlichen Zungenkörper abzweigen, konnte ich vereinzelte Endknospen vorfinden (Fig. 1a, *gk*, 1b). Von dieser Stelle angefangen, wird die Epidermis sehr weich und schleimig, letzteres namentlich durch die Anwesenheit der zahlreichen Schleimdrüsen, und da sind auch Geschmacksknospen teils einzeln, teils in kleineren Gruppen bald frei im Epithel, bald aber — und für die drüsigen Epithelien ist dies geradezu Regel — den Ausführungsgängen der Schleimdrüsen dicht anliegend zu sehen, wo sie bis in den Eingang zum Oesophagus hineinreichen, so daß die ganze Basis der Mundhöhle von dem Absatz am Grunde der Zunge bis in die Speiseröhre hinein mit ihnen versehen erscheint. Ob diese Organe auch im oberflächlichen Epithel der erwähnten Zungenflügel vorkommen, ist mir bisher nachzuweisen nicht gelungen, ich glaube aber, daß sie vielleicht sehr vereinzelt auch an dieser Stelle vorkommen dürften. Ich habe mich über die Verbreitung der Knospen an diesen Stellen der Mundhöhle an der Hand von Serienschritten durch nach der GOLGISCHEN Methode behandelte Gewebeteile orientiert. Ganz ebenso tat ich es mit dem Dach der Mundhöhle. Da zeigte es sich, daß die Endknospen auch in den hinteren, aber noch drüsenfreien Partien des harten Gaumens, bei weitem zahlreicher jedoch im drüsenreichen schleimigen hinteren Teil desselben bis hinab zum Eingang in die Speiseröhre teils einzeln, teils zu mehreren beisammen förmliche Gruppen bildend verteilt sind. Im drüsenreichen Gaumen und in der Gegend des Schlundes sind sie fast ausschließlich an die Drüsenmündungen gebunden. Späterhin untersuchte ich die erwähnten Stellen,

an denen die Geschmacksknospen vorkommen, auch mit Methylenblau. Es ist aber sehr schwer durch diese dünnen und überaus schleimigen Häute hinlänglich dünne Schnitte aus freier Hand zu gewinnen, um diese nach der von mir geübten vorherigen Injektion des narkotisierten Vogels mit einer stärkeren Methylenblaulösung auf dem Objektträger mit der schwachen Methylenblaulösung im Thermostaten zu behandeln. Es lassen sich aber in anderer Weise doch noch brauchbare Präparate gewinnen. Nach der vorangegangenen Injektion werden aus den betreffenden Partien der schleimigen Mundhöhle Hautstreifen abgetragen, vom anhaftenden Schleim befreit und auf dem Objektträger mit schwachen Lösungen von Methylenblau behandelt, worauf die Nervenfärbung beobachtet wird. Nach dem Fixieren der so gefärbten Hautstreifen werden dieselben entwässert, in Xylol übertragen und in Paraffin geschnitten. Freilich erscheinen an solchen Präparaten die Nerven nur recht unvollkommen gefärbt, aber man kann immerhin auch so mitunter brauchbare Präparate erhalten. Geeigneter für die Untersuchung der Geschmacksknospen ist wohl die GOLGISCHE Methode. Ich habe denn auch hauptsächlich an solchen Präparaten meine Beobachtungen über diese Organe bei den Vögeln gemacht. So finden sich die Geschmacksknospen bei den Vögeln hauptsächlich in der Rachenhöhle zerstreut vor. In dieser Beziehung nähern sie sich gewissermaßen jenen der Reptilien. Man kann sie abweichend von den übrigen Wirbeltierklassen in zwei Kategorien scheiden: a) solitäre und b) Drüsenknospen. Die ersteren liegen frei im Epithel und kommen entweder einzeln oder in Gruppen von nur wenigen Knospen beisammen vor. Ich habe höchstens drei nebeneinander gesehen. Aber auch in diesem Falle sind sie durch Epithellagen voneinander geschieden, so daß sie nicht unmittelbar aneinander stoßen (Fig. 65 *a*). Die Knospen der zweiten Art sind zwar in ihrem morphologischen Aufbau von den ersteren nicht verschieden, unterscheiden sich von ihnen aber durch ihr Vorkommen. Sie sind nämlich an die Ausführungsgänge der zahlreichen Schleimdrüsen gebunden und kommen deswegen in der Schlundgegend vor, während die solitären auch in die vorderen Teile der Mundhöhle hineinragen, wobei sie jedoch niemals, wie dies übrigens schon hervorgehoben wurde, bis in die vordersten Gegenden vordringen. In bezug auf die Lage der solitären Knospen muß hervorgehoben werden, daß sie oft senkrecht zur allgemeinen Hautoberfläche orientiert sind (Fig. 65 *b*, 66, 68, 72), in der Regel aber liegen sie schief zu derselben und zwar sieht man sie dann gewöhnlich mit dem inneren Pol gegen die Mundöffnung, mit

dem äußeren gegen den Schlund gerichtet (Fig. 1, 65a, 67). Beide Arten sind Cutispapillen aufgesetzt, welche jedoch stets klein bleiben, so daß ihre basalen Teile mit der Cutis in direkter Verbindung stehen. Die Drüsenknospen kann man ferner in zwei weitere Abteilungen unterbringen und dies ist wohl bei ihnen noch das Merkwürdigste. Die eine Art stellt (b_1) solide Endknospen nach dem Typus der solitären gebaut, welche in dieser Form den Ausführungsgängen der Schleimdrüsen von einer Seite anliegen (Fig. 69 unten, 71). Die zweite Art stellt je eine Endknospe vor, welche von dem Ausführungsgang der Schleimdrüse durchbrochen wird, so daß der letztere allseitig von den Endknospenzellen umgeben erscheint. Es ist nun allerdings möglich, daß es sich im vorliegenden Falle um eine Gruppe von mehreren Endknospen handeln kann, welche dicht nebeneinander angeordnet, den Ausführungsgang der Drüse allseits umgeben. Allein dies ist schon aus dem Grunde nicht anzunehmen, weil ja die Endknospen bei den Vögeln im allgemeinen nicht so dicht nebeneinander gelagert sind. Ich habe an Serienschnitten sehr deutlich erkannt, daß wir es hier mit einer einzigen Endknospe zu tun haben, welche vom Drüsengang durchbrochen wird. Dementsprechend erscheinen die einzelnen Knospenzellen gegen die Mündung des Ausführungsganges der Drüse convergent, gegen die Drüse selbst zu jedoch divergent gerichtet. Dies wird natürlich durch den gegen den eigentlichen Drüsenkörper hin sich allmählich verbreiternden Ausführungsgang bedingt. Diese merkwürdige Erscheinung soll hier durch die vier unmittelbar aufeinander folgenden Schmitte einer Mikrotomserie in den Figuren 70a, b, c, d wiedergegeben werden. Im Schnitt der Fig. 70a sieht man einige Zellen (schwarz imprägniert) einer Geschmacksknospe, in dem der Fig. 70b sind ebenfalls Geschmackszellen zu sehen, bei tieferer Einstellung jedoch bemerkt man den Ausführungsgang einer Schleimdrüse (g) und rechts und links von ihm einzelne imprägnierte Knospenzellen. Der nächste Schnitt der Serie zeigt uns in Fig. 70c den längsdurchschnittenen Drüsengang (g) und zu dessen Seiten imprägnierte Knospenzellen (ca). Endlich sieht man in dem darauffolgenden Schnitt (Fig. 70d) bei hoher Einstellung den Ausführungsgang der Drüse (g) und tiefer bei tiefer Einstellung erst zahlreiche Knospenzellen, welche nicht nur seitlich vom Ausführungsgang, sondern auch in seiner Fläche liegen. In dem darauffolgenden Schnitt ist nun weder etwas vom Drüsengang noch auch von der Endknospe an der nämlichen Stelle zu beobachten. Ich glaube, daß es in der angegebenen Richtung einer noch besseren

Beweisführung nicht bedarf. Aus den vorgeführten Gründen glaube ich berechtigt zu sein, diese Art der Geschmacksknospen als eine besondere Form der Drüsenknospen mit der Bezeichnung: b_2 durchbrochene Geschmacksknospen, zum Unterschiede von den solitären zu versehen. Wiewohl nicht verschwiegen werden darf, daß diese nach meinen Erstlingserfahrungen nicht gerade oft anzutreffen sind¹. So sehen wir, daß sich die Geschmacksknospen der Vögel in folgendes Schemā unterbringen lassen.



Über die Form der Geschmacksknospen habe ich bereits in der vorläufigen Mitteilung (13) erwähnt, daß sie einen schlanken, spindelförmigen oder tonnenförmigen Bau zeigen, und daß sie zwischen jenen der Säugetiere und der Fische ungefähr die Mitte halten. Denn, während die Geschmacksknospen der Fische eine umgekehrte Birn- oder eine Zwiebelform, und wie sie von DOGIEL (21) auch für die Ganoiden angegeben wird, zeigen, haben jene der Säugetiere eine ellipsoidische und die des Menschen beinahe eine Kugelform. Am ähnlichsten sind sie mit den Knospen der Reptilien.

Ihre Größe ist im allgemeinen eine geringe zu nennen, namentlich mit Rücksicht auf jene der Endknospen bei den Fischen und den in den Pap. vallatae und foliatae befindlichen Knospen der Säugetiere, während bei den letzteren die Knospen in den Pap. fungiformes beträchtlich kleiner sind (9). Aber auch bei den Vögeln schwanken sie je nach den einzelnen Vogelarten und auch insbesondere nach der Lage. Überhaupt sind in dieser Beziehung verschiedene Unregelmäßigkeiten zu beobachten.

In bezug auf ihren morphologischen Aufbau sind sie ebenso wie bei den übrigen Vertebraten aus zweierlei zelligen Elementen zusammengesetzt: Stütz- oder Deckzellen (*cp*) und Geschmacks-, Sinnes- oder Axialzellen (*ca*).

Die Stütz- oder Deckzellen färben sich mit dem Chromsilber verhältnismäßig selten, wie dies schon v. LENHOSSÉK (50) und DOGIEL

¹ Ich habe diesen Fall nebst andern auf der 77. Versamml. d. Naturforsch. und Ärzte in Meran (September 1905) demonstriert.

(21) erkannt, der letztere speziell für die Ganoiden nachgewiesen hat. Im Falle einer günstigen Imprägnierung erscheinen die Zellen dunkelbraun bis schwarz und lassen in der Regel einen deutlichen ovalen und relativ großen Kern erscheinen (Fig. 65 *b*, *cp*). In bezug auf die Lage dieser Zellen ist zu bemerken, daß man gewöhnlich annimmt, sie wären sämtlich an der Peripherie der Knospen gelegen, welche sie auf diese Weise umhüllen. Jedoch glaube ich bei den Knospen der Vögel, wie DOGIEL für die Endknospen der Ganoiden behauptet hat, daß wenigstens einige auch im Innern der Knospen liegen (Stützzellen). Mit Methylenblau lassen sich diese Zellen nicht schwer schwach färben, wobei namentlich die großen Kerne deutlich hervortreten. Diese Zellen sind je nach der Form der ganzen Knospe gekrümmt oder gebogen und abgeplattet. Man unterscheidet an denselben zwei Enden. Das eine ist gegen den äußeren Pol der Knospe gerichtet und stark verdünnt, das andre gegen die Basis und nicht verdünnt, geht vielmehr in wenige wurzelartige Fransen über (Fig. 65 *b*, 72), welche in das Bindegewebe der Cutis hineingreifen. Daß die Ränder dieser Zellen gezähnt sind, wie dies von DOGIEL für die entsprechenden Gebilde bei den Ganoiden behauptet wird, habe ich an den Deckzellen der Endknospen bei den Vögeln, jedoch nicht in so starkem Maße, ausgebildet gesehen — diese scheinen Plasmabrücken zwischen den Riffen zu sein — (Fig. 65 *b*, 71 *cp*). Hingegen kann man deutlich beobachten, daß dieselben an der Innenfläche mit Einbuchtungen versehen sind, in welche wohl die den Kern bergenden Teile anderer Knospenzellen hineinpassen. Dementsprechend weichen diese Zellen von jenen der Endknospen der andern Wirbeltiere, welche schon oft beschrieben und abgebildet wurden, im allgemeinen nicht ab, weshalb ich auf eine eingehendere Beschreibung derselben verzichten kann. Am Außenpol der Knospe stoßen diese Deck- oder Stützzellen, welche faßdaubenartig die ganze Knospe äußerlich abschließen, mit ihren verjüngten abgestutzten Enden convergierend zusammen, so daß sie einen kleinen äußeren Kreis bilden.

Das zweite Element der Geschmacksknospen sind die axialen, inneren, Sinnes- oder eigentlichen Geschmackszellen. Dieselben haben eine bipolare Gestalt, sind langgestreckt und schlank. Im eigentlichen Zellenkörper liegt ein großer Kern von kugliger oder ellipsoidischer Form, welcher an den mit Chromsilber imprägnierten Zellen oft lichter als die ganze Zelle bleibt und also sich aus der Umgebung deutlich abhebt (Fig. 66). Sonst ist seine Lage und Form an der deutlich sich von der Umgebung abhebenden Auftreibung der

Zelle zu erkennen (Fig. 1 *b*, 65, 67, 68, 70, 71, 72). An den mittels Methylenblau gefärbten Zellen treten die Kerne derselben deutlich hervor. Die Geschmackszellen sind in der Knospe longitudinal angeordnet und daher infolge der tonnenförmigen Gestalt der Knospe je nach der Lage verschiedenartig geformt. Die axial gelegenen Zellen sind gerade gestreckt, oft schwache Windungen bildend (Fig. 66, 68), die peripherisch gelegenen aber sind gebogen und dabei mehr gewunden als die axialen. Diese Windungen erscheinen mitunter fast zickzackförmig (Fig. 1 *b*, 66, 67). Die beiden polaren Ausläufer dieser Zellen unterscheidet man wie auch bei den Deckzellen als einen äußeren und einen inneren, je nachdem derselbe gegen die Hautoberfläche bzw. gegen die Knospbasis gerichtet ist. Beide Ausläufer, in welche der verdickte eigentliche Zellkörper übergeht, sind entweder kurz oder lang; dies richtet sich nach der Lage des Zellkörpers und somit auch nach jener des Kernes in der Zelle. Denn die Kerne liegen nicht in allen Zellen auf gleicher Höhe, sondern abwechselnd höher und tiefer. Man findet sie auf allen Höhen der Knospen ungefähr zwischen dem oberen und dem unteren Drittel derselben. Indem nun die eigentlichen Zellkörper in die polaren Ausläufer übergehen, lagern sich andre in die dadurch entstehenden freien Räume der benachbarten Zellen, so daß die eigentümliche Form und Anordnung derselben die Möglichkeit bietet, daß auf dem verhältnismäßig kleinen Raum, welcher von ihnen eingenommen wird, eine große Anzahl von Geschmackszellen Platz findet (Fig. 1 *b*, 65 *b*, 66, 67, 68, 70, 71, 72). Die äußeren Ausläufer der Geschmackszellen sind sehr schlank und, indem sie im allgemeinen einen vielfach gewundenen Verlauf zeigen, verjüngen sie sich gegen den Pol der Knospe zu, an welchem sie untereinander immer mehr convergierend zusammentreffen. Ihre Enden sind abgestutzt. An diesen müssen sich Wimpern befinden, da solche bei den übrigen Wirbeltieren überall an den Knospen zu finden sind. Die Enden dieser Geschmackszellen werden vom erwähnten Kreis, in dem die Enden der Deckzellen liegen, eingeschlossen. Die inneren Ausläufer der Geschmackszellen sind ebenfalls schlank geformt und ziehen in convergierender Anordnung gegen die Basis der Knospe hin, wo sie bis zu den Ausläufern der Deckzellen gelangen. An dieser Stelle endigen sie jedoch nicht in gleicher Höhe und ebenso nicht einfach verjüngt und zugestutzt wie am Außenpol, sondern gehen in mehrere kurze Ausläufer über, welche wie eine Art Wurzelwerk aussehen (Fig. 1 *b*, 65 *b*, 70 *a*). Diese basalen Ausläufer der Endknospzellen sind allerdings in den angeführten

Figuren nicht vollständig dargestellt, weil sie auch in den Präparaten ebenso erscheinen. Es genügt aber wohl feststellen zu können, daß sie überhaupt vorkommen, und auf Grund dessen zu erfahren, daß sich auch in dieser Beziehung die Endknospen der Vögel denjenigen der andern Wirbeltiere gegenüber nicht abweichend verhalten. An den Endknospen bei den übrigen Wirbeltieren bilden diese basalen Fortsätze ein förmliches Geflecht, und es läßt sich auch für die Knospen der Vögel aus den angeführten Tatsachen der direkte Schluß ziehen, daß sie auch bei diesen Tieren ein derartiges Geflecht bilden dürften.

Noch eines Umstandes muß aber hier gedacht werden. DOGIEL hat an den Geschmackszellen der Ganoiden die Beobachtung gemacht, daß die äußeren polaren Fortsätze dieser Zellen sich miteinander teilen, indem er hierüber folgendes sagt: »Interessant ist es, daß ich manchenmal unter den Geschmackszellen solche Zellen fand, deren periphere Fortsätze anfänglich dicker waren als die Fortsätze der andern Zellen, nachher aber, in einer gewissen Entfernung vom Körper der Zelle, sich in zwei dünne Ästchen teilten, wobei entweder beide zur Spitze der Knospe hinzogen oder einer sich nach unten zur Basis der Knospe bog und bald zugespitzt endete. Gewöhnlich fand ich in einer Knospe eine, selten zwei Zellen mit sich so teilenden peripheren Fortsätzen.« Dieser Beobachtung DOGIELS kann ich vollkommen beipflichten, denn auch ich habe an den Geschmacksknospen der Vögel Ähnliches gesehen. Man betrachte die Figuren 67 und 71. In der Fig. 67 sieht man eine ziemlich basal gelegene Geschmackszelle, aus welcher ein verhältnismäßig dicker äußerer Fortsatz entspringt und in schwachem Bogen nach links zieht. Bald darauf ist eine deutliche Teilung desselben zu beobachten. Der eine Teilast liegt ungefähr in der direkten Fortsetzung des Zellenausläufers und erscheint bald unterbrochen, der andre weicht etwas nach links ab und zieht in schwachem Bogen und langgestrecktem, gewundenem Verlauf gegen den äußeren Pol der Knospe hin. Beide Teiläste sind deutlich dünner als der Zellenfortsatz. Am Zellkörper selbst bemerkt man noch einen zipfelartigen Ansatz, und ich glaube, es handelt sich in diesem Falle um einen Teil einer benachbarten Zelle. Eine ähnliche Teilung des äußeren Geschmackszellenfortsatzes sieht man auch an der langen Geschmackszelle in Fig. 71. Daß es sich in unsern beiden Fällen um wahre Teilungen und nicht etwa um Täuschungen durch unterbrochene benachbarte Zellfortsätze handelt, ersieht man deutlich daraus, daß der Zellfortsatz relativ dick

ist und die Teilungsäste dünner. Was aber DOGIEL in seiner Arbeit über diese Erscheinung nicht hervorgehoben hat, möchte ich nun hier berühren. Man kann nämlich ganz deutlich beobachten und zwar sowohl an der von DOGIEL vorgeführten Abbildung, als auch an unsern Fig. 67 und 71, daß diese Teilungen des äußeren Fortsatzes an solchen Geschmackszellen auftreten, deren eigentlicher Körper und Kern der Basis der Knospe sehr nahe gerückt ist.

Die beiden Pole der Geschmacksknospen der Vögel sind fast gleich stark verjüngt, wiewohl der basale Pol öfters ein wenig breiter erscheint als der äußere.

Der letztere, nämlich der äußere Pol der Geschmacksknospen, reicht jedoch nicht bis zur Oberfläche der Haut, sondern es finden die Knospen noch ein gewisses Stück unterhalb der allgemeinen Hautoberfläche ihren Abschluß. Unmittelbar an die Peripherie der Kreisfläche, in der die Knospenzellen am äußeren Pol enden, schließt sich die äußere Hornschicht der Haut an und steigt allseits in schiefer Richtung bis zur allgemeinen Oberfläche an, so daß in der Haut über dem Pol einer jeden Geschmacksknospe ein trichterförmiger Hohlraum entsteht, der Porus (Fig. 71 und 72 *p*). An den GOLGI-Präparaten ist der Porus gewöhnlich nicht zu erkennen, weil sich nicht nur an dieser Stelle, sondern auch beinahe immer überall in den äußersten Hautschichten ein dichter, schwarzer oder brauner Niederschlag ansetzt, wodurch die strukturelle Beschaffenheit dieser Hautteile verdeckt und unkenntlich gemacht wird. Mitunter (Fig. 71) läßt sich aber der Porus dennoch unterscheiden. Hingegen kann man den Porus an allerdings richtig geführten Schnitten durch Methylenblaupräparate deutlich nach seiner Form, Lage und der sonstigen Beschaffenheit erkennen (Fig. 72 *p*). Am Grunde des Porus befindet sich Schleim, welcher durch die Methylenblaufärbung sich von der blasserer Umgebung abhebt. Es stimmen somit die Geschmacksorgane der Vögel auch in dieser Beziehung mit jenen der übrigen Wirbeltiere überein, von welchen sie sich nur durch die tonnenförmige Gestalt und die Lage im Epithel unterscheiden, welche letztere mich zur Aufstellung des oben dargestellten Schemas veranlaßt hat. Ich schreite nun zur Darstellung des Verlaufes und der Endapparate der Nerven, welche zu den Geschmacksknospen in Beziehung treten. Dieselben entstammen dem cutanen Grundgeflecht, und es ist gewiß, daß an der Innervation der Geschmacksknospen beiderlei Nervenarten des Cutisgeflechtes partizipieren. Ich meine nämlich, daß die Knospen sowohl von markhaltigen Fasern der ersten

Art, als auch von den dünnen, marklosen Cutisfasern der zweiten Art versorgt werden. Ganz das Gleiche habe ich auch an den Geschmacksknospen in den Pap. circumvallatae der Katze beobachtet. Es ist mir aber unklar geblieben, welche Endapparate der Knospen von den einen und welche von den andern gebildet werden. Dies zu beurteilen ist gewiß keine leichte Sache, denn es drängen sich in der Cutis unterhalb der Basisknospen so viele durcheinander laufende sich verflechtende und überkreuzende Nerven, daß man die einzelnen Fasern dieses Geflechtes kaum bis weit in die Knospen genau verfolgen kann, bei unvollständiger Nervenfärbung hingegen ist man einer untrügerischen Beobachtung nicht sicher. Jedenfalls ist die Anzahl der zu den Knospen gelangenden Nervenfasern eine sehr bedeutende (Fig. 65 *b*). Man beachte, daß an der Knospe in Fig. 65 noch lange nicht alle Nerven zur Anschauung gekommen sind.

Die Endapparate dieser zu den Knospen gelangenden Nerven lassen drei Arten unterscheiden: ein subgemmales, dichtes Cupulanetz, ein intragemmales, ebenfalls dichtes pericelluläres Netz und ein perigemmales oder pericorpusculäres, lockeres Netz. Die Unterscheidung dieser drei Arten von Endapparaten erscheint auf Grund meiner Beobachtungen für die Geschmacksorgane der Vögel als durchaus erwiesen. Die nach der Methode von GOLGI hergestellten Präparate lassen diese Verhältnisse sowohl, als auch das Verhältnis der Nervenendausbreitungen zu den Geschmacksknospen und deren Elementen recht deutlich erkennen.

Das subgemmale Cupulanetz (Fig. 66 *nsg*). Markhaltige Nervenfasern des Cutisgeflechtes gelangen zur Basis der Endknospen, verlieren in unmittelbarer Nähe der Basis dieser Organe die Markhülle und werden so zu Achsenfasern, welche alsbald in eine größere Anzahl von sekundären Fasern zerfallen, die sich bald wieder in eine große Anzahl feiner, kurzer, varicöser Fäden teilen, welche ihrerseits diesen Vorgang wiederholen. Diese Zweigfäden verflechten sich untereinander und, indem sie in weitere Zweigfädchen zerfallen, vereinigen sie sich wieder untereinander und bilden ein sehr dichtes Netz von Neurofibrillen oder Neurofibrillenbündeln, welches als Ganzes betrachtet ein schalenartiges Gebilde darstellt. Dieses Fibrillennetz umgibt außer Zweifel die basalen Fortsätze der Knospenzellen, und zwar sowohl der peripheren Deckzellen, als auch der axialen Geschmackszellen. Dieser Nervenendapparat ist zuerst von v. LENHOSSÉK (50) erkannt, beschrieben und abgebildet worden. Später wurde er auch von DOGIEL an den Geschmacksknospenbasen der

Ganoiden, von ARNSTEIN-PLOSCHKO (3) an den Knospen des Hundes und von mir (9) bei jenen der Katze nachgewiesen. v. LENHOSSÉK hat für diese Art von Nervenendausbreitung, welche von allen Autoren als Geflecht beschrieben wird, die Bezeichnung Cupulageflecht eingeführt, welche als den Verhältnissen sehr entsprechend sich allgemein eingebürgert hat. Im Vergleich mit den Nervenendapparaten der gewöhnlichen Haut habe ich bereits in meiner Arbeit über die Nerven der Säugetierzunge darauf hingewiesen, daß sich dieses Organ mit den sogenannten »Endbäumchen an der Basalmembran« seiner Beschaffenheit nach direkt vergleichen läßt. Bei diesem Vergleich verbleibe ich nun auch hinsichtlich der Cupula an den Endknospen der Vögel. In der vorliegenden Schrift haben wir jedoch die Tatsache festgestellt, daß wir in beiden Fällen nicht ein Geflecht, sondern ein Netz von varicösen Fäserchen vor uns haben. Die Varicositäten sind jedenfalls Netze von Neurofibrillen. Es mag bemerkt werden, daß man früher »Netz« und »Geflecht« eigentlich nicht auseinander gehalten, sondern sogar identifiziert hat.

Das intragemmale, pericelluläre Fasernetz (Fig. 1 b, 65 a, b, 66, 68, 71, 72 *nig*). Andre Achsenfasern des cutanen Nervengeflechtes dringen durch die Fasern des Cupulanetzes hindurch und begeben sich zu den Zellen der Endknospen. Sowohl die Deck-, als auch die Geschmackszellen werden von diesen Fasern in der gleichen Art innerviert. Diese intragemmalen Achsenfasern ziehen durch die ganze Knospe bis zum äußeren Pol derselben empor. Einige, allerdings wenige, Fasern zeigen dabei einen geraden Verlauf. Sie zeichnen sich durch zahlreiche Varicositäten aus und sind im ganzen sehr dünn. Wenn sie gut gefärbt sind, dann erkennt man, daß sie in sehr großer Zahl die Knospen durchsetzen (Fig. 65 a, *nig*). Bei gut gelungener Imprägnierung sieht man, daß diese Fasern sich mitunter sogar sehr reichlich verzweigen, und daß die Zweigfäden hierbei miteinander in Verbindung treten, wodurch ein recht reichhaltiges Netz von Fasern entsteht, welches die Deck- und Geschmackszellen allseitig umspinnt oder, besser gesagt, korbartig umflieht (Fig. 65 b, rechts oben). Die Fasern und namentlich die Varicositäten bestehen wie überall aus einem Netz von Neurofibrillen und Perifibrillärsubstanz. Gewöhnlich sieht man diese Fasern, da sie wahrscheinlich nicht vollständig imprägniert sind, mit den Knospenzellen fast parallel verlaufen. Man kann aber an GOLGI- und auch an Methylenblaupräparaten oft genug Verzweigungen und Wiedervereinigungen derselben beobachten, was deutlich genug auf die Netzbeschaffenheit dieses Apparates hindeutet. Diese

Art der Endausbreitung der Nerven ist auch an den von ARNSTEIN (1) abgebildeten Isolationspräparaten mit nach der Methylenblaumethode behandelten Nerven zu erkennen. M. v. LENHOSSÉK hat diese Nervenenden bei Fischen nur an der Peripherie der Knospen, nicht aber im Innern derselben beobachtet. Hingegen hat DOGIEL für die Ganoiden nachgewiesen, daß sich diese Nervenendausbreitungen »im Innern der Geschmacksknospen bald an der Peripherie, bald auch in dem Achsenteile« derselben lagern, wodurch dieser Forscher von v. LENHOSSÉK abweicht. Diese Beobachtung DOGIELS spricht auch für die Geschmacksknospen der Vögel, hingegen möchte ich mich auf Grund der Präparate von Vogelendknospen und auch von solchen der Katze (9, Fig. 7) in bezug auf die Auffassung von der Endigungsweise dieser intragemmalen Nerven mit DOGIEL in Widerspruch stellen. Denn dieser Forscher sagt in dieser Beziehung über die Nerven der Ganoidenknospen folgendes: »Die Spitzen einiger intragemmaler Fäden sammeln sich, soweit man nach den mit Methylenblau gefärbten Präparaten urteilen kann, in dem Halse der Knospe und scheinen hier frei mit knopfförmigen oder spindelförmigen Verdickungen zu enden.« Ich habe hingegen nicht selten die Wahrnehmung gemacht, daß wenigstens einzelne Fibrillen bis zum Außenpol der Knospe gelangen, hier eine Schlinge bilden und wieder nach abwärts zurückkehren (siehe in meiner Arbeit über die Nerven der Säugetierzunge 9, Fig. 7 *nig*). Aus diesen Betrachtungen geht hervor, daß auch diese intragemmalen Nervenfasern Netze bilden, welche sowohl die Deck-, als auch die Geschmackszellen korbartig umgeben. Sie bestehen aus Neurofibrillennetzen.

Die perigemmalen Nervenfasern (Fig. 67, 71 *npg*). Wir finden schließlich an den Geschmacksknospen auch noch eine dritte Art von Nervenendapparaten, welche ebenfalls von Nerven des cutanen Grundgeflechtes stammen. Diese verzweigen sich alsbald sehr reichlich in sekundäre Fasern, diese wieder in weitere u. s. f. Die sekundären Fäden, welche einen gewundenen Verlauf zeigen, vereinigen sich wieder untereinander, so daß durch diese Vorgänge ein Netz von varicösen Fasern gebildet wird, welches in Form eines Korbes den ganzen Körper der Knospen umgibt. Die Maschenräume dieses Netzes sind verhältnismäßig groß, so daß das Netz im ganzen als ein lockeres zu bezeichnen ist. DOGIEL und andre Autoren sehen auch dieses Netz als ein Geflecht an, aber ich glaube, daß auch diese Meinung eigentlich darauf zurückzuführen ist, daß man früher einen eigentlichen oder prinzipiellen Unterschied zwischen Geflecht

und Netz bei Nervenendausbreitungen nicht machte; es wurden vielmehr die beiden Bezeichnungen oft nebeneinander für die gleichen Bildungen verwendet. Dieser prinzipielle Unterschied zwischen Geflecht und Netz von Neurofibrillen ist erst das Produkt der neuesten Zeit, öffentlich veranlaßt durch die Äußerung DOGIELS (29), welcher folgendes sagt: »Alles, was hinsichtlich der Nervenendigung in den oben genannten Körperchen« (GRANDRYSche und HERBSTSche) »berichtet wurde, d. h. das Fehlen freier Endigungen der Neurofibrillen in den Endapparaten, muß auch für sämtliche Endigungen der peripheren Nerven gelten.« Aus unsern Ausführungen aber ist ersichtlich, daß man die Endausbreitungen der peri-, intra- und subgemmalen Nerven als Netze von Neurofibrillen und Fibrillenbündeln deuten muß, wodurch ersichtlich wird, daß auch an dem Geschmacksorgan nicht freie, sondern Endigungen von Nerven in Form von geschlossenen Netzen von Neurofibrillen auftreten.

An den Geschmacksknospen der Ganoiden konnte DOGIEL beobachten, daß von dem perigemmalen Nervenapparat Fasern in das Innere der Knospen eindringen und anderseits in das umgebende Epithel, wo sie ebenfalls Geflechte bilden sollen, welche zu den Epithelzellen in ähnliche Beziehungen treten, wie auch die eigentlichen epithelialen (intergemmalen) Nerven ausbreitungen. Auf Grund dieser Wahrnehmungen sah sich DOGIEL zur Vertretung der folgenden Ansicht veranlaßt: »Diese Angaben weisen, wie es mir scheint, direkt darauf hin, daß zwischen dem intra- und perigemmalen Geflechte, sowie auch dem intraepithelialen Geflechte ein enges Verhältnis besteht, und geben uns somit die Möglichkeit, die Rolle der intergemmalen Fäden selbst zu erklären.« Diese hält DOGIEL nämlich für Endausbreitungen von sensiblen Nerven, während die subgemmale Cupula, die »durch Kontakt in enge Beziehung mit den sich verflechtenden Verzweigungen der centralen Fortsätze der Geschmackszellen tritt, allem Anscheine nach, als eine Endverzweigung der Geschmackssinnesnerven aufgefaßt werden« müsse. Inwieweit diese Annahmen den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen, sind wir, wie ich glaube, auf Grund der bisherigen anatomischen Befunde noch nicht in der Lage, mit Sicherheit zu bestimmen. Es könnten vielleicht Durchschneidungsversuche des Geschmacksnerven mit nachträglicher Untersuchung der Geschmacksknospen und Beobachtung der hierdurch erzielten Erfolge in den Nervenendausbreitungen der Knospen noch am sichersten zu einer bestimmten Erkenntnis führen.

Bezüglich des Verhältnisses der Knospen zum umgebenden

Gewebe möchte ich noch bemerken, daß die die Knospen umgebenden Epithelzellen eine mehr oder minder regelmäßige Anordnung zeigen (Fig. 66, 67, 71).

Mithin wäre alles gesagt, was ich bis jetzt über die bisher bei den Vögeln nicht vorgefundenen, von mir jedoch an den oben erwähnten Stellen der Mundteile dieser Tiere entdeckten, und, wenigstens für die Säugetiere bzw. den Menschen, mit der Geschmacksfunktion allgemein in Beziehung gebrachten Becherorgane, habe in Erfahrung bringen können. Wir haben aus der vergleichenden Betrachtung dieser Organe bei den Vögeln mit den gleichartigen Bildungen aller übrigen Wirbeltiere ersehen, daß sich dieselben sowohl in ihrem histologischen Aufbau als auch in bezug auf ihre Innervierung mit den Endknospen der andern Wirbeltiere recht gleichartig verhalten. Die Unterscheidungsmomente derselben gegenüber den andern sind so unwesentliche Merkmale, daß sie für die physiologische Funktion der Endknospen bei den Vögeln in Beziehung zu jener der Säugetiere ebenso belanglos sind wie auch zu den Endknospen der Reptilien, Amphibien und Fische. Den letzteren wird aber von manchen Forschern eine Geschmacksfunktion abgesprochen, während andre auch die Organe der Fische und Amphibien geradezu »Geschmacksorgane« nennen. Was mich betrifft, so glaube ich, daß es am richtigsten ist, wenn man in der Deutung dieser Becherorgane, für welche MERKEL die Bezeichnung »Endknospen« eingeführt hat, folgenden Standpunkt einnimmt: Die Endknospen der Wirbeltiere setzen nach allen Erfahrungen ein feuchtes Medium voraus. Sie kommen daher bei solchen Vertebraten, welche im Wasser wohnen, in der Mundhöhle, aber auch in der äußeren Haut vor, während sie bei den Landtieren auf die Mundhöhle beschränkt sind. In beiden Fällen finden sie sich nur in zarten, weichen, schleimigen Hautteilen, dagegen sind sie in der Mundhöhle an dem derbhäutigen harten Gaumen und an den mit dicker Epidermis ausgestatteten Zungen-teilen nicht zu finden. Deshalb müssen sie für die Prüfung von im Wasser (oder im Speichel) löslichen Stoffen im gelösten Zustande dienen. Die Unterscheidung der Stoffe in dieser Richtung kann eine verschiedengradige sein, je nachdem die Organe in größerer oder geringerer Zahl auftreten. Denn es ist wohl klar, daß eine große Zahl von Sinnesorganen auf einen beschränkten Raum, das ist bei einer dichten Anordnung derselben eine in quantitativer Beziehung höher stehende Funktion bekunden wird, als eine geringe Anzahl derselben. Um einen für die Endknospen der Säugetiere geltenden Funktions-

wechsel gegenüber den Knospen der niederen Wirbeltiere, wie ein solcher von MERKEL den Säugetierknospen subponiert wird, wonach die Endknospen der Säugetiere Geschmacks-, während jene der niederen Wirbeltiere Tastempfindungen wahrnehmen sollen, dürfte es sich kaum handeln. Vielmehr glaube ich, daß für alle Endknospen die aufgelösten, chemisch (und vielleicht auch mechanisch) einwirkenden Stoffe die adäquaten Reize bilden, und in diesem Sinne sind dann alle Endknospen als Geschmacksorgane zu taxieren. Freilich wird es bei den verschiedenen Wirbeltieren mit den Geschmacksempfindungen in unserm (menschlichen) Sinne sehr verschiedenartig bestellt sein, und deshalb kann man wohl von Geschmacksempfindungen im weiteren und von solchen im engeren, eigentlichen Sinne sprechen. Man darf voraussetzen, daß sie sich in dieser Hinsicht ebenso verhalten wie auch die Menschen untereinander, bei denen man ja auch einen »verfeinerten« Geschmack unterscheidet. Man hat doch oft Gelegenheit, sich darüber zu verwundern, wie andre Menschen für gewisse Speisen, die man selbst nicht mag, einen Geschmack haben. Ich erwähne diese Dinge, weil sie mir innigen Bezug zu haben scheinen zu gewissen Experimenten, welche von MERKEL bei Vögeln angestellt wurden. Denn was die Vögel im besonderen betrifft, so wird ihnen von einigen Autoren, wie wir oben gesehen haben, ein Geschmack zugeschrieben, von andern hingegen nicht, worunter auch von MERKEL, welcher aber in dieser Hinsicht, wie es scheint, auf Grund seiner negativen anatomischen Befunde und der mitgeteilten Experimente mit einem Huhn und einem Kanarienvogel, deren Resultate von MERKEL wohl nicht in richtiger Weise gedeutet wurden, voreingenommen war. Es müssen doch Stoffe, wie z. B. Gentiana-extrakt, mit dem MERKEL experimentierte, auf das Geschmacksorgan der Vögel nicht unbedingt die unangenehme Wirkung hervorrufen, wie auf unser Organ, ebenso wie anders Zucker auf unser Geschmacksorgan und auf jenes der Säugetiere und der Vögel in demselben Grade angenehm wirkt. Alltägliche Erfahrungen beweisen übrigens zur Genüge, daß Vögel ganz wohl einen durchaus nicht unentwickelten Geschmackssinn haben. Man versuche nur, verschiedenen Vögeln diverse Nahrungsstoffe zu verabfolgen und man wird beobachten können, daß sie eine Auswahl treffen. Ein Huhn oder ein Sperling oder ein anderer Vogel wird auch ihm nicht zusagende Stoffe aufnehmen, jedoch sobald es zum Verschlingen derselben kommt, diese aus dem Schnabel herausschleudern. Schon daraus läßt sich entnehmen, daß sie einen Geschmackssinn ganz wohl besitzen und daß

die Organe desselben in den hinteren Zungenpartien, um den Schlund herum und im weichen Gaumen, kurz, vorzüglich in der Rachenhöhle zu finden sein müssen, was sich denn auch durch meine Untersuchungen bestätigt hat. Viele Vögel nehmen harte und trockene Nahrungsstoffe auf. Um diese leicht verschlingen zu können, müssen sie befeuchtet werden, was durch den Schleim der überaus zahlreichen Drüsen, welche in allen die Rachenhöhle umgebenden Teilen enthalten sind, bewirkt wird. In diesem befeuchteten Zustande der Nahrungsstoffe lösen sich, wie man annehmen darf, dieselben zum Teil, welche Lösungen dann auf die in den erwähnten Partien der Mundhöhle enthaltenen Geschmacksorgane einwirken. Daher ist es auch erklärlich, daß Vögel manche Stoffe erfahrungsgemäß nicht aufnehmen wollen, andre ihnen unbekannte Stoffe zwar aufnehmen, aber vor dem Verschlingen wieder von sich geben. Aus den anatomischen Befunden und den experimentellen Beobachtungen geht nun hervor, daß den Vögeln ein Geschmackssinn tatsächlich zukommt; dieser ist jedoch vielleicht weder quantitativ noch qualitativ mit unserm menschlichen Geschmackssinn direkt vergleichbar. Für diese Anschauung spricht nicht nur das Experiment, sondern auch die geringe Anzahl der bei den Vögeln vorkommenden Endknospen. Auf Grund dieser Betrachtungen glaube ich berechtigt zu sein, die Endknospen der Vögel als »Geschmacksorgane« zu bezeichnen.

Rückblick.

Die Untersuchungen über die Endapparate der Nerven in den Mundteilen und zum Teil auch in der allgemeinen Körperhaut der Vögel, welche in der vorliegenden Schrift ihren Ausdruck fanden, haben zu folgenden Resultaten geführt:

In der Cutis der Vogelhaut findet man zweierlei Nervenfasern, dicke, markhaltige, welche die Markscheide erst fast unmittelbar vor der Bildung der Endapparate verlieren, und dünne, marklose mit Kernen versehene (SCHWANN'Scher Scheide) Fasern, welche die Markhülle noch während des Verlaufes in den Nervenstämmchen verlieren. Die einen oder die andern oder beiderlei Nervenfasern bilden Endapparate in den diversen Geweben.

In der Beinhaut bilden die Nerven ein baumartiges Terminalnetz von dünnen Fasern, die offenbar sowie deren Varicositäten aus Neurofibrillennetzen bestehen, welches in den tiefen Schichten derselben liegt.

An den Muskeln endigen Nerven der ersten Art mit den charakteristischen Endplatten, welche aus geschlossenen Terminalnetzen von Neurofibrillen bestehen und Nerven der zweiten Art mit lockeren Neurofibrillennetzen.

An den Arterien liegt im perivascularären Gewebe bzw. in den oberflächlichen Schichten der Adventitia ein lockeres Fasernetz mit sehr weiten Maschen, in den tiefen Schichten der Adventitia ein dichtes geschlossenes Netz von Fasern und Neurofibrillen, welche einen im allgemeinen longitudinalen Verlauf zeigen. In der Muscularis findet sich ein feines, engmaschiges Netz von dünnen, varicösen Fäserchen und ein sehr feines, zierliches Fibrillennetz, welches die einzelnen Muskelfasern umspinnt. An den Venen und den Capillargefäßen konnten nur lockere Fasernetze ebenfalls aus Neurofibrillennetzen bestehend vorgefunden werden.

An den Schleimdrüsen endigen markhaltige und marklose Nervenfasern. Die Fasern dringen in die Drüsenläppchen ein, bilden auf der Membrana propria ein Geflecht, von welchem feine Fasern durch diese Membran hindurchdringen, um im Drüsenkörper selbst ein dichtes, sehr varicöses Fasernetz bestehend aus einem Netz von Neurofibrillen zu bilden, welches die Drüsenzellen allseits umspinnt. An der Membrana propria scheint ein baumartiges Neurofibrillennetz zu liegen, welches vermutlich von den markhaltigen Nervenfasern der Drüsen herrührt.

In der Haut liegen eine Menge verschiedenartiger Nervenendapparate (Hautsinnesorgane). Sie können in cutane und epidermale geschieden werden. Die ersteren zerfallen wieder in freie und solche mit Nebenorganen (freie und zellige Tastapparate). Zu den freien Endapparaten gehören 1) baumartige Fasernetze von geringer Ausdehnung entstanden aus öfters nacheinander sich teilenden Achsenfasern, die von markhaltigen Nerven herkommen und baumartige Fibrillennetze von größerer Ausdehnung, die aus einer einzigen markhaltigen Nervenfasern hervorgehen. Beide Arten liegen im bindegewebigen Stroma. Daneben kommen noch zierliche Terminalfibrillennetze, entstanden aus dünnen Nervenfasern der zweiten Art, vor. Andre markhaltige Nervenfasern lassen in den großen Cutispapillen (Hornzähnen) 2) knäuelartige Fasernetze hervorgehen, wieder andre bilden in den oberflächlichen Partien der größeren und kleinen (schmalen) Cutispapillen 3) lockere, schlingen- und schleifenartige Fasernetze und schließlich

gehen aus andern ebenfalls markhaltigen Nervenfasern 4) bald dichte, bald weniger dichte baumartige Netze hervor, welche wohl überall an der Grenze zwischen Cutis und Epidermis verbreitet sind und einzelne Fädchen in die untersten Schichten der Epidermis entsenden. Die Fasern und namentlich die Varicositäten dieser Netze bestehen aus Netzen von Neurofibrillen und Perifibrillärsubstanz.

Die Terminalapparate mit Nebenorganen oder die zelligen Tastapparate können in a) MERKELSche und b) Kolbenkörperchen geschieden werden. Die MERKELSchen Körperchen lassen sich in 1) nichteingekapselte, freie oder eigentliche MERKELSche und in 2) eingekapselte oder GRANDRYSche Körperchen scheiden. Die freien MERKELSchen Körperchen sind entweder α) einfache (einzellige) oder β) zusammengesetzte (mehrzellige). Zu den letzteren gehören die freien Gruppenkörperchen, dann die zwei- und mehrzelligen Säulenkörperchen und die Doppelsäulenkörperchen. Ein jedes einfaches MERKELSches Körperchen besteht aus einer ellipsoidischen Zelle epidermalen Ursprungs, aus einem in Form einer Scheibe ihr anliegenden, dichten Neurofibrillennetz eingebettet in der kontinuierlichen Perifibrillärsubstanz, abstammend von einer dicken markhaltigen Nervenfasern und einem lockeren pericellulären Neurofibrillennetz, abstammend von einer dünnen marklosen Nervenfasern. Die zusammengesetzten MERKELSchen Körperchen bestehen aus mehreren Zellen, welche zu Gruppen angeordnet sind und von einer oder zwei dicken Nervenfasern mit gemeinsamen Tastscheiben versehen werden (Gruppenkörperchen), oder aus zwei und mehr Zellen, die übereinander geordnet die Säulenkörperchen mit ebenfalls gemeinsamen Tastscheiben bilden, oder aus einer Doppelsäule von Zellen, welche von einer dicken Markfasern eine den beiden Säulen gemeinsame Achsenfasern erhalten, von der rechts und links zwischen den einzelnen Zellen Tastscheiben gebildet werden. Außerdem werden alle diese Körperchen von einem gemeinsamen korbartigen Fasernetz von Neurofibrillen einer oder mehrerer dünner Nervenfasern umspinnen. Auch die GRANDRYSchen Körperchen, welche sich durch den Besitz einer bindegewebigen Kapsel auszeichnen, können in α) einfache und β) zusammengesetzte unterschieden werden. Die ersteren kommen nur selten vor; von den letzteren sind am häufigsten die zweizelligen Säulenkörperchen. Es gibt aber auch mehrzellige Säulenkörperchen und Gruppenkörperchen. Alle zeigen dieselben Innervationsverhältnisse wie die MERKELSchen Körperchen: gemeinsame pericelluläre Tastscheiben und ein pericelluläres Korbnetz. Die Kolben-

körperchen sind langgestreckt und zeichnen sich durch den aus einer Doppelsäule von hufeisenförmig gebogenen Zellen bestehenden Innenkolben aus, welche einen Hohlraum einschließen, in dem die von einer markhaltigen dicken Nervenfasern abstammende Achsenfaser, die aus einem gestreckten Netz von Neurofibrillen besteht, von welchem ebensolche Netze zwischen die einzelnen Zellen dringen. Um den ganzen Innenkolben breitet sich ein lockeres Fasernetz, von einer dünnen marklosen Faser stammend, aus. Das ganze wird von einem System konzentrisch angeordneter Bindegewebshüllen umgeben (VATER-PACINISCHE Körperchen). Bei den HERBSTSchen Körperchen ist das Hüllensystem sehr mächtig und in der inneren Lage befinden sich außerdem noch senkrecht zu diesen verlaufende circuläre Bindegewebshüllen; außerdem sind diese Körperchen nicht so langgestreckt wie die ersten. Beiderlei Körperchen können einen verzweigten Innenkolben aufweisen (zusammengesetzte VATER-PACINISCHE und HERBSTSche Körperchen). Auch die Zellen des Innenkolbens der Kolbenkörperchen sind epidermalen Ursprungs.

Im Epithel finden sich Nervenendapparate vor, welche theils von freien, theils von den zelligen cutanen Apparaten abstammen. Die eigentlichen intraepithelialen Nervenendapparate lassen sich in 1) einfache Nervenenden mit scheibenartigen Fibrillennetzen, 2) in solche mit lockeren pericellulären Netzen und 3) in Nervenendapparate der Geschmacksknospen scheidern. Diese lassen drei Arten von Nervenendapparaten unterscheiden: ein subgemmales Cupulafibrillennetz, ein intragemmales, pericelluläres Netz und ein lockeres perigemmales Netz.

Die Geschmacksknospen sind Endknospen, und man unterscheidet a) solitäre, b) Drüsenknospen, welche an den Ausführungsgängen der Schleimdrüsen liegen. Letztere sind b_1) solid oder b_2) von den Ausführungsgängen der Drüsen durchbrochen. Sie liegen zerstreut in den hinteren Partien der Zunge und des weichen Gaumens und in der Rachenhöhle.

Allgemeine Ergebnisse.

Die in der vorliegenden Schrift niedergelegten Untersuchungen über die Endapparate der Vögel verglichen mit den ähnlichen Gebilden der übrigen Wirbeltiere haben zu folgenden allgemeinen Resultaten geführt: An vielen Organen der Wirbeltiere ist eine doppelte Innervation zu beobachten, welche darin besteht, daß sich dicke, markhaltige Nervenfasern der einen Art und dünne Nerven-

fasern der zweiten Art an denselben mit Endapparaten beteiligen. Die Endapparate der Nerven selbst lassen bei den Vögeln sowohl, wie um so mehr noch bei den Wirbeltieren im allgemeinen die verschiedensten und heterogensten Formen erkennen. Alle diese lassen sich jedoch, wenn man besser zusieht, auf nur wenige Grundformen zurückführen, gleichviel, ob diese frei im Bindegewebe liegen oder mit Zellen im Bindegewebe oder in der Epidermis in Verbindung treten. Ebenso unwesentlich ist es, ob die Nervenapparate der einen oder der andern Art von besonderen bindegewebigen Hüllen umgeben werden oder nicht. Es lassen sich die peripheren Nervenendigungen, insofern nicht Nervenzellen dieselben ausmachen, wie dies in den höheren Sinnesorganen der Fall ist, auf: 1) baumartige, 2) schlingenartige, 3) knäuelartige, 4) plättchenartige und 5) korbartige Formen zurückführen. Die baum-, schlingen- und knäuelartigen Formen von Nervenendigungen können bald dicht, bald locker sein, ebenso die korbartigen pericellulären oder perigemmalen Nervenendigungen. Die Endplatten sind entweder von geringer Ausdehnung (knopfartig), von größerer Ausdehnung, kreisrunde oder elliptische Endscheiben oder Menisci und von langgestreckter, kolbiger Form.

In einem jeden dieser Fälle handelt es sich um prinzipiell gleichartige Endigungen von Nerven. Die baumartigen Formen, welche mit den bisher als Endbäumchen bezeichneten Endapparaten zu identifizieren sind, stellen ein bald dichtes, bald weniger dichtes geschlossenes Fasernetz dar, welches im ganzen einer baumkronartigen Verzweigung mehr oder minder ähnlich ist und dessen Fasern aus einem Neurofibrillennetz und Perifibrillarsubstanz bestehen. Die schlingenartigen Formen können als Modifikationen der baumartigen jedoch von sehr lockerer Beschaffenheit aufgefaßt oder gedeutet werden. Auch diese Form besteht aus einem geschlossenen Netz von Neurofibrillen. Die knäuelartigen Formen bilden ein knäuelartig gewickeltes Netz von Neurofibrillennetzen. Ob derartige Nervenapparate auch bei den niederen Wirbeltieren vorkommen, ist bisher noch nicht erwiesen. Zu den plättchenartigen rechnen wir die Tastmenisci oder die Tastscheiben der MERKELSchen Körperchen, die Endplatten der Muskeln und Sehnen, die Axialfasern der Kolbenkörperchen, sowie deren lateralen Abkömmlinge, welche den Kolbenzellen anliegen, ferner die Nervenendausbreitungen in den eigentlichen und modifizierten MEISSNERSchen und KRAUSESchen und den GOLGI-MAZZONISchen Körperchen des Menschen und der Säugetiere. In allen diesen Fällen ist es nun durch meine eignen, sowie durch Untersuchungen

von DOGIEL und RAMÓN Y CAJAL erwiesen, daß diese Endplättchen geschlossene Netze von Neurofibrillen sind. Diese Netze sind sehr dicht, im allgemeinen flächenhaft ausgebreitet und liegen in der weniger intensiv sich färbenden Perifibrillärsubstanz. Ganz ebenso verhält es sich mit den sogenannten Endknöpfchen der gewöhnlichen intraepithelialen Nerven. Diese Knöpfchen sind eigentlich Knötchen oder Plättchen von Perifibrillärsubstanz, in welcher ein kleines, lockeres Netz von Neurofibrillen liegt. Auch die abgeplattet am Haartaschenhals der gewöhnlichen und der Tasthaare von Säugetieren liegenden Nervenenden sind zweifelsohne Fibrillennetze von der Perifibrillärsubstanz umgeben. Was die Axialfaser der Kolbenkörperchen betrifft, so ist auch für diese durch meine und DOGIELS Untersuchungen erwiesen, daß dieselbe aus einem gestreckten, dichten Netz von Neurofibrillen besteht. Die pericellulären, korbartigen Endapparate schließlich sind ebenfalls in ihren Elementen Netze von Neurofibrillen.

So lassen sich also die Endapparate aller peripheren Nerven der Wirbeltiere, insofern nicht, wie bei den höheren Sinnesorganen, Nervenzellen den Terminalapparat ausmachen, auf einen allgemeinen im Prinzip gleichartigen Grundtypus zurückführen, welcher in einem geschlossenen Terminalnetz von Neurofibrillen besteht.

Czernowitz, im Dezember 1905.

Literaturverzeichnis.

1. A. ARNSTEIN, Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.
2. — Zur Morphologie der sekretorischen Nervenendapparate. Anat. Anz. Bd. X. 1895.
3. — u. PLOSCHKO, Die Nerven der Respirationsorgane. Ibid. Bd. XIII. 1897.
4. A. BETHE, Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaufixation. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895.
5. E. BOTEZAT, Die Nervenendigungen an den Tasthaaren von Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. 1897.
6. — Die Innervation des harten Gaumens der Säugetiere. Diese Zeitschr. Bd. LXIX. 1901.
7. — Despre structura meniscilor tactilii din pielea mamiferelor. Bulet. societ. d. sciințe din București. An. X. No. 5. 1901.

8. E. BOTEZAT, Über die Nervenendigung in Tastmenisken. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.
9. — Das Verhalten der Nerven im Epithel der Säugetierzunge. Ibid. Bd. LXXI. 1902.
10. — Die Nervenendigungen in der Schnauze des Hundes. Morph. Jahrb. Bd. XXIX. 1902.
11. — Cercetări asupra organelor tactile din râțul cârțiței. Bulet. soc. d. sciințe, d. Bucuresci. An. XI. No. 5 și 6. 1903.
12. — Über die epidermoidalen Tastapparate in der Schnauze des Maulwurfs und anderer Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung derselben für die Phylogenie der Haare. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI. 1902.
13. — Geschmacksorgane und andre nervöse Endapparate im Schnabel der Vögel (vorläufige Mitteilung). Biol. Centralbl. Bd. XXIV. 1904.
14. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. Vögel.
15. CARTIER, zit. bei HOFFMANN (s. 37).
16. A. S. DOGIEL, Methylenblautinktion der motorischen Nervenendigungen in den Muskeln der Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.
17. — Die Nervenendkörperchen (Endkolben, W. KRAUSE) in der Cornea und Conjunctiva bulbi des Menschen. Ibid. Bd. XXXVII. 1891.
18. — Die Nervenendigungen in der Haut der äußeren Genitalorgane des Menschen. Ibid. Bd. XLI. 1893.
19. — Die Nervenendigungen in der Thränendrüse der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.
20. — Die Nervenendigungen im Lidrande und in der Conjunctiva palpebr. des Menschen. Ibid. Bd. XLIV. 1895.
21. — Über die Nervenendigungen in den Geschmacks-Endknospen der Ganoiden. Ibid. Bd. XLIX. 1897.
22. — Die sensiblen Nervenendigungen im Herzen und in den Blutgefäßen der Säugetiere. Ibid. Bd. LII. 1898.
23. — Zur Frage über den Bau der HERBSTSchen Körperchen und die Methylenblaufixierung nach BETHE. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.
24. — u. WILLANEN, Die Beziehungen der Nerven zu den GRANDRYschen Körperchen. Ibid. Bd. LXVII. 1900.
25. — Das periphere Nervensystem des Amphioxus. Anat. Hefte von MERKEL u. BONNET. Heft 66. 1902.
26. — Die Nervenendigungen im Bauchfell, in den Sehnen, den Muskelspindeln und dem Centrum tendineum des Diaphragmas beim Menschen und bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIX. 1902.
27. — Über die Nervenendapparate in der Haut des Menschen. Diese Zeitschrift. Bd. LXXV. 1903.
28. — Die Nervenendigungen im Nagelbett des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIV. 1904.
29. — Über die Nervenendigungen in den GRANDRYschen und HERBSTSchen Körperchen im Zusammenhange mit der Frage der Neuronentheorie. Anat. Anzeiger. Bd. XXV. 1904.
30. — Der fibrilläre Bau der Nervenendapparate in der Haut des Menschen und der Säugetiere und die Neuronentheorie. Ibid. Bd. XXVII. 1905.

31. J. FAJERSZTAJN (FEUERSTEIN), Recherches sur les terminaisons des Nerves dans les disques terminaux chez la grenouille. Arch. d. Zool. expér. et gener. Tom VII. Paris 1889.
32. FUSARI u. PANASCI, Les terminaisons des nerfs dans la muqueuse et dans les glandes séreuses de la langue des mammiferes. Arch. Ital. de Biologie. Tom XIV. 1890.
33. GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898. Bd. I.
34. GOUJON, Sur un appareil des corpuscles tactiles situé dans le bec des perroquets. Journ. de l'anat. et de la phys. Tom VI. 1869.
35. GRABOWER, Über Nervenendigungen im menschlichen Muskel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LX. 1902.
36. GROBBEN, Lehrbuch der Zoologie, begründet von CLAUS. 1904.
37. HOFFMANN, BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Reptilien. 1890.
38. G. HUSS, Beiträge zur Kenntnis der EIMERSchen Organe in der Schnauze von Säugern. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 1900.
39. IHLDER, Die Nervenendigung in der Vogelzunge. Arch. f. Anat. u. Phys. 1870.
40. v. ISQUIERDO, Beiträge zur Kenntnis der sensiblen Nerven. Diss. Straßburg i. E. 1879.
41. JOBERT, Études d'anatomie comparée sur les organes du toucher chez divers mammifères, oiseaux, poissons et insectes. Annales des sciences naturelles. 5. Sér. Tom XVI. 1872.
42. KEY u. RETZIUS, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. II. Hälfte. Stockholm 1876.
43. W. KRAUSE, Die Nervenendigung innerhalb der terminalen Körperchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
44. KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. I. Leipzig 1889.
45. v. EBNER, KÖLLIKERS Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. III. Leipzig 1902.
46. P. KREBS, Die Nervenendigungen im Musculus stapedius mit besonderer Berücksichtigung der bei der Färbung angewandten Technik. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV. 1905.
47. KÜHNE, Neue Untersuchungen über motorische Nervenendigungen. Zeitschr. f. Biologie. Neue Folge. Bd. V.
48. E. KÜSTER, Die Innervation und Entwicklung der Tastfeder. Morph. Jahrb. Bd. XXXVII. 1905.
49. M. LAPINSKY, Über die Gefäßinnervation der Hundepfote. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV. 1905.
50. M. v. LENHOSSÉK, Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. Anat. Anz. 1893.
51. LEYDIG, Über die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.
52. LUSCHKA, Die Nerven des Wirbelkanals und der Wirbel. Tübingen 1850.
53. MAURER, Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen. Morph. Jahrb. Bd. XVIII. 1892.
54. FR. MERKEL, Über die Endigung der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880.
55. NAUMANN'S Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. (Neue Ausgabe.)
56. OPPENHEIMER, Über eigentümliche Organe in der Haut einiger Reptilien. Morph. Arbeiten. Bd. V. 1895.

57. G. OSAWA, Beitrag zur feineren Struktur des Integumentes von *Hatteria punctata*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII.
58. P. OSTROUMOW, Die Nerven der Sinushaare, mitgeteilt von Prof. ARNSTEIN. Anat. Anz. Bd. X. 1895.
59. F. PINKUS, Zur Kenntniss des Haarsystems des Menschen (2. Mitteilung). Dermatolog. Zeitschrift. Bd. X. 1903.
60. ——— Über Hautsinnesorgane neben dem menschlichen Haar (Haarscheiben), und ihre vergleichend-anatomische Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX. 1905.
61. S. RAMÓN Y CAJAL, Un sensillo metodo de coloracion selectiva del reticulo protoplasmico y sus efectos en los diversos organos nerviosos. Algunos metodos de coloracion de los cilindros ejes, neurofibrillos y nidos nerviosos. Trabajos del Laboratorio de Investigaciones Biologicas de la Universidad de Madrid. Tom II. 1903. Tom IV. 1904.
62. ——— Contribución al estudio de la estructura de las placas motrices. Trabajos del laborat. de investig. biolog. de la Univers. de Madrid. T. III. 1904.
63. L. RANVIER, Traite technique d'histologie. Paris 1889.
64. A. RAUBER, VATERsche Körperchen der Bänder- und Periostnerven. 1865.
65. G. RETZIUS, Zur Kenntniss der motorischen Nervenendigungen. Biol. Untersuchungen. Neue Folge. Bd. III.
66. ——— Über Drüsenerven. Verh. d. Biol. Vereins in Stockholm. 1888.
67. ——— Über die Anfänge der Drüsengänge und die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen des Mundes.
68. L. ROSENBERG, Über Nervenendigungen in der Schleimhaut und im Epithel der Säugethierzunge. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. XCIII. 1886.
69. RÜDINGER, Die Gelenknerven des menschlichen Körpers. Erlangen 1857.
70. RUFFINI, Sur un réticule nerveux spécial et sur quelques corpuscules de PACINI qui se trouvent en connexion avec les organes musculo tendineux du chat. Arch. Ital. de Biologie. Tom XVIII. 1893.
71. ——— Sulla presenza di nuove forme di terminazioni nervose nello strato papillare e subpapillare della cute dell' uomo con un contributo allo studio della struttura dei corpuscoli del MEISSNER. Siena 1898.
72. ——— Le fibrille nervose ultraterminali nelle terminazioni nervose di senso e la teoria dell'neurone. Rivista di Patologia nervosa e mentale. Firenze 1900.
73. G. SALA, Untersuchungen über die Struktur der PACINischen Körperchen. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.
74. P. SFAMENI, Di una particolare reticella nervosa amielinica esistente intorno ai corpuscoli del GRANDRY. Torino 1900.
75. ——— Le terminazioni nervose della papille cutanee e delle strato subpapillare nella regione plantare e nei polpastrelli del Cane, del Gatto e della SCIMMIA. Torino 1900.
76. ——— Gli organi nervosi terminali del RUFFINI ed i corpuscoli del PACINI studiati nella pianta e nei polpastrelli del Cane, Gatto e della Scimmia. Torino 1900.
77. W. SZYMONOWICZ, Beiträge zur Kenntniss der Nervenendigungen in Hautgebilden. A. Über Bau und Entwicklung der Nervenendigungen in der Schnauze des Schweines. B. Die Nervenendigungen in den Tastaaren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.

78. W. SZYMONOWICZ, Über den Bau und die Entwicklung der Nervenendigungen im Entenschnabel. *Ibid.* Bd. XLVIII. 1897.
79. D. TIMOFEEW, Über eine besondere Art von eingekapselten Nervenendigungen in den männlichen Geschlechtsorganen bei Säugetieren. *Anat. Anz.* Bd. XI. 1895.
80. TRETJAKOW, Die Nervenendigungen in Hautgebilden. *Diese Zeitschr.* Bd. LXXII. 1901.
81. VOGT u. JUNG, Vergleichende Anatomie. Bd. II. 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren auf den Tafeln XI—XV sind teils nach GOLGI, teils nach Methylenblaupräparaten mit Hilfe der Camera lucida möglichst naturgetreu entworfen worden. Unter den Methylenblaupräparaten sind viele mit Pikrokarmine nachgefärbt worden. Von diesen sind nur jene Figuren in den betreffenden Farben (Bindegewebe rot, Epidermis gelb) dargestellt, bei welchen dieselben unbedingt notwendig erscheinen. Mit Ausnahme der Fig. 1 sind alle Figuren nach dem WINKELschen Mikroskop bei einer Tubuslänge von 180 mm teils mit Benutzung von Fluoritobjektiven, teils mit der apochrom. homog. Immersion Apert. 2 mm und den Kompensationsocularen entworfen.

Tafel XI.

Fig. 1a. Längsschnitt durch die Zunge und die Unterseite des Schlundes vom Wiedehopf. *oe*, Teil des Zungenknochens; *o*, Teile des Zungengerüstes; *m*, Muskeln; *cu*, Cutis; *f*, Fettkörper; *ep*, Epidermis; *g*, Drüsen; *gk*, Geschmacksknospen; *hz*, Hornzahn; *z*, Zungenkörper; *tr*, Trachea; *sch*, Schlundteil; *gk*×, Geschmacksknospe im Zungenkörper. Vergr. ZEISS a, Oc. 1. Chromsilberpräparat.

Fig. 1b. *gk*× der Fig. 1a bei stärkerer Vergrößerung. WINKEL 8,5 mm, Oc. 1.

Fig. 2a. Längsschnitt durch den Schlund des Wiedehopfes vor dem Eingang in die Speiseröhre. Nervenprägnierung mit Chromsilber. Vergr. 3 mm, Oc. 1. (290/1.)

Fig. 2b. Die Stelle × der Fig. 2a bei stärkerer Vergrößerung. Obj. 2 mm, Oc. 1, zur Demonstration des pericellulären Nervennetzes einer Schleimdrüse.

Fig. 3. Längsschnitt durch den Zungenknochen eines jungen Sperlings. *o*, Knorpel; bindegewebiges Periost, in welchem die Nerven *n* endigen. Vergr. Obj. 8,5 mm, Oc. 1. Chromsilberpräparat.

Fig. 4. Dicke Nervenfaser mit netzartiger motorischer Endplatte an einer Muskelfaser der Zunge des Sperlings. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 1. (GOLGI.)

Fig. 5. Zwei Muskelfasern aus der Zunge des Sperlings mit motorischem Endnetz von einer dicken Nervenfaser (*nm*) abstammend. Von einer zweiten dünnen Faser (*ns*) sind nur einzelne Teile sichtbar. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1. (GOLGI-Präparat.)

Fig. 6. Wie Fig. 4, jedoch sieht man deutlich auch eine zweite dünne Faser (*ns*) sich an dem Endapparat beteiligen. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 3. (GOLGI-Präparat.)

Fig. 7. Zungenmuskel vom Wiedehopf. Die unregelmäßig kontrahierten

Muskelfasern m_1 , m_2 , m_3 werden von dicken (nm) und dünnen (ns) Nervenfasern versorgt. Die dicken Fasern bilden nicht deutlich imprägnierte motorische Endplatten mit Kernen (k), an denen auch die dünne Faser teilnimmt. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 1. (GOLGI-Präparat.)

Fig. 8. Zwei Muskelfasern aus der Zunge des Sperlings. nm , dicke Nervenfasern ohne Terminalapparat; ns , dünne Fasern, lockere Netze an den Muskelfasern bildend. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1. (GOLGI-Präparat.)

Fig. 9. Mit Chromsilber imprägnierte Arterie aus dem Gaumen des Sperlings. Man sieht das eigentümliche in den tiefen Schichten der Adventitia longitudinal verlaufende, kontinuierliche Endnetz. Vergr. Obj. 8,5, Oc. 1.

Fig. 10. Derselbe Apparat wie der in Fig. 9 dargestellte, jedoch bei sehr starker Vergrößerung. Flächenansicht. Methylenblaupräparat aus dem Gaumen des Sperlings. m , Muscularis. Das mit der Längsachse der Arterie parallel verlaufende Endnetz ist deutlich erkennbar, ebenso die Neurofibrillennetze, aus denen sie bestehen. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 6.

Fig. 11. Längsschnitt durch eine Gaumenarterie vom Hänfling (*Fringilla canabina*). i , Intima; m , Muscularis; ad , Adventitia. Das Nervenendnetz wie in Fig. 10 erscheint in seitlicher Ansicht, aus der zu erkennen ist, daß es in den tiefsten Teilen der Adventitia, bzw. an der Oberfläche der Muscularis gelegen ist. Methylenblaupräparat. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 1.

Fig. 12. Teil einer Gaumenarterie vom Sperling. Nervenimprägnierung mit Methylenblau. Man sieht ein lockeres Nervengeflecht (n) oder Netz in den oberflächlichen Teilen der Adventitia (ad), ein dichtes Netz (n_1) an der Muscularis (m), ein äußerst feines Nervenendnetz (n_2) in der Muscularis und ein feinstes Netz (n_3), welches die Muscularisfibrillen einzeln umspinnt. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3. [In dem Kern bei (n) ist das Fasergeflecht irrtümlich eingezeichnet.]

Fig. 13. Längsschnitt durch einen Zungenhornzahn (Zungenpapille) des Wiedehopfes. Chromsilberpräparat. Neben feinen Endnetzen an den Capillargefäßen (cap) sind Fadenschlingen und Netze feinsten varicöser Fasern in den Cutispapillen (cu) und an der Grenze zwischen Cutis und Epidermis (ep) zu sehen. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1.

Tafel XII.

Fig. 14. Schleimdrüse aus dem Gaumen des Hänflings. Methylenblaupräparat. Man sieht die Nerven ein periglanduläres Geflecht bilden. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 1.

Fig. 15. Teil einer Schleimdrüse aus dem Gaumen des Hänflings. Man sieht die mit Methylenblau gefärbten Nerven mit einem deutlichen Netz aus Neurofibrillenbündeln bestehend die Drüsenzellen umspinnen. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3.

Fig. 16. Längsschnitt durch den hinteren Gaumenteil vom Sperling. ep , Epidermis; cu , Cutis; g , Schleimdrüse, an deren Ausmündung sich eine Geschmacksknospe (gk) anlegt; hz , Hornzahn; f , Fettkörper; nm , markhaltige Nervenfasern, welche mit baumartigen Endnetzen (nrt) endigen; ns , dünne, marklose Nervenfasern. Vergr. 8,5 mm, Oc. 1. (GOLGI-Präparat.)

Fig. 17. Flächenpräparat vom Gaumen des Hänflings. nm , dicke markhaltige Nervenfasern, welche ihr Mark verlierend sich in zahlreiche Achsenfasern auflösen, die bald mit einfachen, bald mit komplizierten baumförmigen Endnetzen

(*tn*) in der Cutis endigen. *ns*, dünne, marklose Nervenfasern. Vergr. Obj. 8,5 mm, Oc. 1. (Methylenblau.)

Fig. 18. Flächenpräparat vom Gaumen des Hänflings. Nervendarstellung mit Methylenblau. *nm*, markhaltige Nervenfasern mit RANVIERSchen Schnürringen (*Rr*), welche sich in drei varicöse Achsenfasern auflösend ein kompliziertes baumartiges Endnetz in der Cutis bildet. Einzelne Fasern dieses Netzes entfernen sich, um an andern einfacheren Netzen teilzunehmen. *ns*, dünne marklose Nervenfasern der zweiten Art, die sich an dem Aufbau dieses Endnetzes nicht beteiligen; *x*, ein zierliches Nervenendnetz, welches zu Capillargefäßen gehört. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 3.

Fig. 19. Längsschnitt durch einen Hornzahn und den angrenzenden nicht papillösen Teil der Zunge des Wiedehopfes. *cu*, bindegewebige Cutis; *ep*, Epidermis; *bl*, Blutgefäßcapillaren mit Nervennetz; *tn*, baumförmiges Nervenendnetz an der Basalmembran, aus welchem einzelne Fasern ins Epithel übergehen; *f*, Fettkörper durch Osmiumsäure geschwärzt. Vergr. Obj. 8,5 mm, Oc. 3. (Chromsilberpräparat.)

Fig. 20. Längsschnitt durch einen Zungenhornzahn (Hornpapille der Zunge) des Sperlings. Nervenimprägnierung mit Chromsilber. *ep*, Epidermis; *cu*, Cutispapille; *bl*, Gefäßcapillaren; *nm*, markhaltige Nervenfasern, welche mit baumförmigen dichten Endnetzen (*tn*) an der Basalmembran endigen, andre Nerven bilden unterhalb dieser Endnetze lockere Netze. Vergr. Obj. 8,5, Oc. 1.

Fig. 21. Aus derselben Schnittserie wie Fig. 20. Das überaus dichte Endnetz von der Fläche gesehen bei etwas stärkerer Vergrößerung. Obj. 8,5, Oc. 3.

Fig. 22. Schnitt durch die Unterseite der Zunge des Sperlings. *ep*, Epidermis; *cu*, Cutis; *tn*, Endnetze an der Basalmembran zwischen Cutis und Epidermis. Vergr. Obj. 8,5, Oc. 3. (GOLGI-Präparat.)

Fig. 23. Längsschnitt durch den vorderen Gaumenteil des Sperlings. *ep*, Epidermis; *cu*, Cutis; *nm*, markhaltige Nerven, welche sich vielfach verzweigen, ein dichtes Geflecht bilden und schließlich mit Terminalnetzen an der Basalmembran (*tn*) endigen, von denen einzelne Fasern ins Epithel eindringen. Chromsilberpräparat. Vergr. Obj. 8,5 mm, Oc. 3.

Fig. 24. Hornpapille vom Gaumen des Hänflings. Zahlreiche markhaltige Nervenfasern (*nm*) durchsetzen den bindegewebigen Teil der Papille und begeben sich zu mehrfachen Endapparaten. *nk*, knäuelartiges Endnetz; *ltn*, lockere Terminalnetze in dem bindegewebigen Stroma; *dtn*, dichte Endnetze an der Basalmembran; *bl*, Blutgefäßschlingen. Methylenblaupräparat. Vergr. Obj. 8,5 mm, Oc. 3.

Fig. 25. Das oberste knäuelartige Nervenendnetz der Fig. 24 bei sehr starker Vergrößerung. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3.

Fig. 26. Längsschnitt durch den hinteren Zungenflügel des Wiedehopfes. Man sieht zahlreiche markhaltige Nervenfasern im Bindegewebe ein Geflecht bilden, deren Ausläufer sich in die zahlreichen schmalen Cutispapillen hineinbegeben, wo sie bald dichtere, bald lockerere schlingenartige Endnetze bilden, von denen einzelne Fasern sich in das Epithel begeben, wo sie enden. Vergr. Obj. 8,5, Oc. 1. Chromsilberpräparat.

Fig. 27. Längsschnitt durch den verhornten Teil der Zungenoberfläche des Sperlings. *ep*, die mächtige Epidermis; *cu*, Cutis mit einer schmalen tiefen Papille, in welcher die eindringenden Nerven sowohl ein tiefliegendes lockeres (*ltn*) als auch ein dichtes (*dtn*) Endnetz an der Basalmembran bilden, von welchen einzelne Fasern sich in das Epithel begeben. Tastkörperchen usw.

sind nicht imprägniert und deshalb auch nicht sichtbar. Chromsilberpräparat. Vergr. Obj. 8,5 mm, Oc. 3.

Fig. 28. Längsschnitt durch die Zungenspitze der Ente. Markhaltige dicke (*nm*) und dünne marklose (*ns*) Nervenfasern bilden in den größeren Cutispapillen (*cu*) ein lockereres bis dichtes Geflecht, und die ersteren endigen mit lockeren und dichten Endnetzen in der Nähe der Basalmembran. Einzelne Fasern dringen ins Epithel (*ep*). Die dünnen Fasern beteiligen sich auch an der Innervierung der Gefäßcapillaren. Vergr. Obj. 3, Oc. 1.

Tafel XIII.

Fig. 29. Querschnitt durch den harten Gaumen der Haustaube. Unterhalb der Epidermis (*ep*) sieht man die überaus zahlreichen einfachen MERKELSchen Körperchen (*cl*), welche in der Cutis (*cu*) liegen. Unterhalb dieser Körperchen sieht man eine Anzahl VATERscher Körperchen (*cP*) mit typischen bindegewebigen Hüllen. Die Nervenstämmchen (*n*) verzweigen sich sehr reichlich und führen teils zu den genannten Körperchen, teils zu Blutgefäßen (*bl*), teils ins Epithel. An dem Blutgefäß links sieht man ein oberflächliches weitmaschiges Nervengeflecht. Methylenblaupräparat. Verg. Obj. 22 mm, Oc. 1.

Fig. 30. Aus einem Querschnitt durch einen Gaumenhöcker der Wasser- ralle (*Rallus aquaticus*). *cu*, bindegewebige Cutis, in welcher dicke markhaltige Nervenfasern (*nm*) verlaufen. Aus einem RANVIERSchen Schnürring (*Rr*) der einen entspringen zwei andre markhaltige Fasern, von welchen sich die eine in die tieferen Cutisschichten (*links*) begibt, die andre der Cutisoberfläche zustrebt und nach einem längeren Verlauf abermals eine RANVIERSche Einschnürung bildet. Von dieser letzteren zieht eine markhaltige Faser ab, anderseits aber entspringt aus dem Schnürring eine marklose Achsenfaser, welche nach kurzem Verlaufe eine Tastscheibe oder besser einen Tastmeniscus (*mt*) bildet, der sich einer MERKELSchen Zelle (*em*) von unten dicht anlegt. Eine zweite dünne marklose Faser (*ns*) zieht parallel mit der ersteren und bildet um die MERKELSche Tastzelle ein lockereres pericelluläres Netz von varicösen Fibrillen. Neben diesen (in der Figur unterhalb) MERKELSchen Körperchen, im Präparat etwas höher, liegt ein zweites, welches die gleichen Innervationsverhältnisse zeigt, doch ist der Tastmeniscus der markhaltigen Faser (*nm*) von der Fläche sichtbar und zeigt deutlich, daß er aus einem geschlossenen Netz von varicösen Neurofibrillen besteht (*mt*). Das pericelluläre Netz ist hier auch reichhaltiger. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3. Methylenblaupräparat.

Fig. 31. Einfaches MERKELSches Körperchen aus einem Flächenschnitt durch die Schleimhaut des Unterschnabels der Taube. Nervenfärbung mit Methylenblau. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm. Oc. 6. Die dünne Achsenfaser, welche zum Körperchen führt, umgibt in Form eines weitmaschigen varicösen Netzes die Tastzelle, deren Protoplasma (*Pp*) eingeschrumpft ist und intensiver gefärbt erscheint. In diesem liegt der noch intensiver gefärbte längliche ebenfalls etwas geschrumpfte Kern.

Fig. 32. Querschnitt durch den harten Gaumen der Taube. Drei MERKELSche Körperchen mit den stark eingeschrumpften Zellen. Das untere Körperchen ist mit zwei Tastscheiben (*mt*) oder Menisken versehen, deren netzartige Struktur recht deutlich erkennbar ist. Von links sieht man eine dünne marklose Faser (*ns*) mit Kern (*k*) an die obere Tastscheibe herantreten und über dieselbe nach links und abwärts hinziehen. Von ebenderselben Tastscheibe zieht eine dünne

Faser zum oberen Körperchen und bildet dort einen zweiten Meniscus (*mt*). Methyleneblaupräparat. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 6.

Fig. 33. Querschnitt durch den Unterschnabel der Taube. *cu*, Cutis; *ct*, MERKELSche Körperchen. An das erste (links) tritt eine Achsenfaser heran, bildet einen Meniscus (*mt*) und gibt einen Ast ab, welcher eine Scheibe am unteren Teile des mittleren Körperchens bildet. Von dieser zieht links eine feine Faser, welche oberhalb der Tastzelle (*cm*) einen zweiten Meniscus bildet und rechts eine zweite Faser, welche oberhalb einer andern Zelle eine Tastscheibe bildet. Methyleneblaupräparat. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3.

Fig. 34. Einfaches MERKELSches Körperchen aus dem Schnabel der Ente. *nm*, dicke markhaltige Nervenfasern, welche ihre Scheiden verlierend an der Zelle (*cm*) eine Tastscheibe in Form eines Netzes bildet. *ns*, dünne marklose Faser, welche an der MERKELSchen Zelle ein lockeres pericelluläres Netz bildet. Methyleneblaupräparat. Vergr. Obj. 3, Oc. 3.

Fig. 35. Querschnitt durch den harten Gaumen der Haustaube. In der Cutis (*cu*) liegt eine Gruppe von einfachen MERKELSchen Körperchen (*ct*), deren Tastscheiben durch Methyleneblau intensiv, während die MERKELSchen Zellen schwach gefärbt erscheinen. Eine Nervenfasern zieht als Fortsetzung einer solchen Tastscheibe ins Epithel (*ep*). Vergr. Obj. 3, Oc. 1.

Fig. 36. Querschnitt durch den Gaumen der Taube. Nervenfärbung mit Methyleneblau. Nachfärbung des Schnittes mit Pikrokarmine (RANVIER). *cu*, mit Karmin rosa gefärbte Cutis; *ep*, durch die Pikrinsäure gelb gefärbtes Epithel. Die MERKELSchen Zellen (*cm*) haben ebenso wie das Epithel die Gelbfärbung angenommen; ihre länglichen Kerne (*k*) sind tiefer gefärbt. *mt*, Tastmenisci oder Tastscheiben in Form eines sehr dichten Endnetzes der Achsenfasern (*n*) an den Zellen. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3.

Fig. 37. Gruppe von drei eng aneinanderschließenden einfachen MERKELSchen Körperchen aus dem Gaumen der Taube. *n*, Achsenfaser, welche den drei Tastscheiben (*mt*) die Entstehung gibt; *cm*, MERKELSche Zellen. Nervenimprägnierung mit Methyleneblau. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3.

Fig. 38. Gruppe MERKELScher Körperchen aus dem Gaumen des Haushuhnes. *cm*, MERKELSche Tastzellen; *nm*, dicke markhaltige Nervenfasern, welche ihr Mark verlierend in zwei Achsenfasern zerfällt, von denen die eine mit zwei zum Teil gemeinsamen Tastscheiben (*mt*) endet; *ns*, dünne marklose Faser, welche an den MERKELSchen Zellen ein lockeres pericelluläres Netz bildet. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3. Methyleneblaupräparat.

Fig. 39. Wie Fig. 38 knapp unter dem Epithel. *ns*, dünne Nervenfasern, welche um die Tastzellen ein pericelluläres varicöses Netz von Neurofibrillen bildet, von welchen zwei feine Fasern sich zum Epithel begeben. Nervenfärbung und Vergr. wie Fig. 38.

Fig. 40 a. Querschnitt durch einen Wulst des harten Gaumens der Eule (*Syrnium aluco*). *ep*, Epithel. Unterhalb desselben in der Cutis (*cu*) Gruppen von GRANDRYschen Körperchen (*ct*); *n*, Nerven; *aP*, VATER-PACINISChe Körperchen. Vergr. Obj. 8,5, Oc. 1. Methyleneblaupräparat.

Fig. 40 b. Das Körperchen \times der Fig. 40 a bei stärkerer Vergrößerung, Obj. 8,5, Oc. 3. Die Nervenfasern *n* bildet zwei Tastscheiben, welche sich an drei Tastzellen anlegen. Der ganze Apparat ist von deutlich erkennbaren bindegewebigen Hüllen nach Art der GRANDRYschen Körperchen umgeben.

Fig. 41. Schnitt durch die Schnabelhaut der Ente. *nm*, dicke markhaltige Nervenfasern, welche an den GRANDRYschen Körperchen die Tastscheiben (*mt*)

und im Innenkolben des HERBSTSchen Körperchens die Axialfaser bilden. *ns*, dünne marklose mit einzelnen Kernen (*k*) versehene Fasern, welche mit pericellulären Netzen von Neurofibrillen enden (*npc*). Vergr. Obj. 3, Oc. 1. Methylenblaupräparat.

Fig. 42. Zusammengesetztes GRANDRYSches Körperchen von zwei markhaltigen (*nm*) Nerven und einer marklosen Faser (*ns*) innerviert. *ep*, Epithel. Vergr. Obj. 8,5. Oc. 3. Methylenblaupräparat.

Fig. 43. Tastscheibe eines GRANDRYSches Körperchens von der Fläche betrachtet. Die Achsenfaser zerfällt in mehrere Neurofibrillen, welche in ein deutlich erkennbares Netz zerfallen. Dasselbe liegt den Tastzellen dicht an. Links sieht man einen Teil einer perigemmalen Nervenfasern, welche die Tastzellen umspinnnt. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 1.

Tafel XIV.

Fig. 44. Schnitt durch eine Hornlamelle des Entenschnabels. *ep*, Epithel; *cu*, Cutis; *nm*, markhaltige Nervenfasern; *ns*, marklose Nervenfasern mit Kernen (*k*); *H*, HERBSTSches, *G*, GRANDRYSches, *ct*, einfache MERKELSche Körperchen mit den zugehörigen Nervenapparaten; *nrt*, terminales Nervenendnetz der Cutis. In der Cutispapille sieht man diverse Nervenapparate. Vergr. Obj. 8,5, Oc. 3. Methylenblaupräparat.

Fig. 45. Das GRANDRYSches Körperchen der Fig. 42 bei starker Vergrößerung. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 1. *mt*, die zwei von der dicken Faser entstandenen Tastscheiben zwischen den drei Tastzellen, *ns*, dünne Faser, welche mit dem Endteil die Zellen dicht umspinnnt, *nrt*, kleines cutanes Endnetz.

Fig. 46. Längsschnitt durch die Zunge der Ente. Nervenfärbung mit Methylenblau, Schnittfärbung mit Pikrokarmmin. *ep*, Epithel, gelb gefärbt; *cu*, Cutis, rosa. In derselben zwei GRANDRYSches Körperchen, deren Tastzellen gleich dem Epithel die Gelbfärbung angenommen haben. *nm*, markhaltige Nervenfasern, welche die Tastscheiben bildet; *ns*, dünne marklose Faser, welche um die Zellen der Körperchen lockere Netze bilden. Von einem solchen Netz sieht man eine dünne Faser sich zum Epithel begeben und in dasselbe eindringen. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1.

Fig. 47. Längsschnitt durch die Zunge des Hänflings. *ep*, Epithel; *cu*, Cutis, in deren Papille zwei zusammengesetzte MERKELSche Körperchen zu sehen sind. *nm*, dicke markhaltige Nervenfasern, welche vor dem Körperchen die Markscheide verliert und in Form eines dünnen Achsenfadens die doppelte Zellensäule durchsetzt und überall zwischen die Zellen Lateralfasern entsendet, welche Tastscheiben (*mt*) bilden. *cm*, MERKELSche Zellen des Körperchens; *ns*, dünne, Kerne (*k*) führende, marklose Faser, welche an den Körperchen ein pericelluläres Terminalnetz von varicösen Fasern bildet. Außerdem sind noch andre Nerven sichtbar, welche oben ein knäuelartiges Endnetz u. a. Apparate bilden. Vergr. Apochrom. hom. Immers. 2 mm, Oc. 1. Methylenblaupräparat.

Fig. 48a. Cutispapille aus der Zunge des Hänflings. Nervenfärbung mit Methylenblau, Nachfärbung mit Pikrokarmmin. *bl*, Capillargefäß mit Blutkörperchen. Sonstige Bezeichnung wie in Fig. 47. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 3.

Fig. 48b. Das links stehende MERKELSche Körperchen der Fig. 48a bei derselben Vergrößerung genau herausgezeichnet, um die Beziehungen der zwei Nerven zu demselben deutlich zu veranschaulichen. Die MERKELSchen Zellen haben wie das Epithel die Gelbfärbung angenommen und verraten hierdurch ihre epitheliale Natur.

Fig. 49. Ein zusammengesetztes MERKELSches Körperchen aus der Zunge des Hänflings. Nervenfärbung mit Methylenblau, Schnitt mit Pikrokarmין nachgefärbt. Die Kerne (*k*) der Tastzellen sind dunkler gelb gefärbt. Die Tastscheiben (*mt*) von fibrillärer Struktur sind deutlich erkennbar. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 1.

Fig. 50. Zusammengesetztes MERKELSches Tastkörperchen aus einer Cutispapille der Sperlingszunge. Chromsilberpräparat. Die Tastscheiben sind nicht imprägniert, dafür aber das pericorpusculäre Nervennetz. Bezeichnung wie in Fig. 47. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 3.

Fig. 51. Aus einem Längsschnitt durch die Zunge des Hänflings. *ep*, Epithel (gelb); *cu*, bindegewebige Zungenpapille (rosa). Sonstige Bezeichnung wie in Fig. 47. *cP*, VATER-PACINISCHE Körperchen in der Papille unterhalb der MERKELSchen Körperchen gelegen. Methylenblaupräparat. Schnitt mit Pikrokarmין nachgefärbt. Vergr. Obj. 8,5 mm, Oc. 3.

Fig. 52. VATER-PACINISCHE Körperchen aus dem harten Gaumen des Hänflings. *l*, Bindegewebslamellen; *i*, Innenkolben; *n*, Nervenfaser. Vergr. Obj. 8,5 mm, Oc. 3. Methylenblaupräparat.

Fig. 53 *a* und *b*. Zusammengesetzte VATER-PACINISCHE Körperchen aus dem Gaumen des Haushuhnes. Bezeichnung wie in Fig. 52. Vergr. Obj. 8,5 mm, Oc. 3. Methylenblaupräparat.

Fig. 54. Querschnitt durch den harten Gaumen der Eule (*Syrnium aluco*). *ep*, Epithel; *cu*, Cutis. In der letzteren ein VATER-PACINISCHES Körperchen. Bezeichnung an demselben wie in Fig. 52 und andern. Die dünne pericelluläre Faser (*p*) ist aus einem andern Präparat hineingezeichnet. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1. Methylenblaupräparat.

Fig. 55. Kopfbende des Innenkolbens (*i*) eines VATER-PACINISCHEN Körperchens aus dem Gaumen des Huhnes. Die fibrilläre Struktur der Achsenfaser ist deutlich zu erkennen. Die tiefblauen Punkte auf derselben sind teils Varicositäten, teils Lateral-fäserchen mit knopfförmigen Verdickungen in der Daraufrsicht. Ferner sieht man sehr klar Lateral-fasern zwischen die Zellen des Innenkolbens treten. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 5. Methylenblaupräparat.

Fig. 56. Querschnitt durch das Kopfbende eines VATER-PACINISCHEN Körperchens aus dem Gaumen des Huhnes. *l*, bindegewebige Lamellen; *i*, die zwei Zellen des Innenkolbens; *na*, axiale Nervenfaser, von welcher drei Lateral-fäserchen entspringen, deren eine ein deutlich erkennbares Neurofibrillennetz bildet. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 5. Methylenblaupräparat.

Fig. 57. VATER-PACINISCHES Körperchen aus dem Gaumen der Taube. Nervenfärbung mit Methylenblau. Nachfärbung des Schnittes mit Pikrokarmין. Die Zellen des Innenkolbens haben wie das Epithel die Gelbfärbung angenommen. *l*, ein Teil der rosa gefärbten Bindegewebslamellen. *nm*, dicke markhaltige Nervenfaser, welche zur axialen Faser des Körperchens wird; *ns*, dünne marklose Faser mit Kern (*k*), welche ein pericelluläres Netz (*p*) um den Innenkolben bildet. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3.

Fig. 58. Querschnitt durch den harten Gaumen der Taube. Methylenblaupräparat, nachgefärbt mit Pikrokarmין. Bezeichnung wie in den andern Figuren. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 1.

Fig. 59. HERBSTSches Körperchen aus der Schnabelhaut der Ente. Schnittfärbung mit Pikrokarmין nach der Nervenfärbung mit Methylenblau. Das bindegewebige Lamellensystem ist nicht vollständig eingezeichnet. Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 3.

Fig. 60. Kopfbende des Innenkolbens eines HERBSTSchen Körperchens aus dem Schnabel der Ente. Man sieht die von der Endanschwellung des Nerven abziehenden Lateralfäserchen zum Teil ein Netz bilden, welches den Zellen des Innenkolbens anliegt. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3. Methylenblaupräparat.

Tafel XV.

Fig. 61 a. Längsschnitt durch die hintere Partie der Zunge vom Wiedehopf. Nervenendausbreitung im Epithel (*ep*) mit Chromsilber imprägniert. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1.

Fig. 61 b. Aus einem Querschnitt durch einen Gaumenhöcker von *Rallus aquaticus*. *cu*, Cutis; *dtn*, dichtes baumartiges Fibrillennetz an der Grenze zwischen Cutis und Epidermis (*ep*); *nie*, Nervenendausbreitungen im Epithel. Die Nervenfasern winden sich nach verschiedenen Richtungen zwischen den Epithelzellen, verzweigen sich auch und bilden knopfartige Flecken, welche bei gelungener Färbung mit dem Immersionssystem betrachtet scheibchen- oder büschelartige Netze von Neurofibrillen darstellen, welche den Zellen dicht anliegen. Sie sind von wechselnder Größe und Form. Vergr. WINKEL Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 3. Methylenblaupräparat.

Fig. 62. Längsschnitt durch die Zunge der Ente. Eine dicke markhaltige Nervenfaserverliert die Markscheide und zerfällt noch in der Cutis (*cu*) in zwei Achsenfasern, welche sich direkt ins Epithel begeben, wo sie einfache Endigungen (hier nicht dargestellt) bilden. Methylenblaupräparat. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 1.

Fig. 63 a. Längsschnitt durch den harten Gaumen des Sperlings. Unterhalb der Einbuchtung zwischen zwei Höckern sieht man im Epithel ein von dünnen marklosen Nervenfasern entstandenes Epithelialnetz (*rpe*), welches die Epidermiszellen umspinnt. An der Basalmembran ist ein lockeres Nervenetz (*tn*) zu sehen. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1. Chromsilberpräparat.

Fig. 63 b. Aus einem Querschnitt durch den Gaumen von *Columba*. *ep*, epitheliales Zellengewebe; *rpe*, pericelluläres Nervenetz. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 3. Methylenblaupräparat.

Fig. 64. Aus einem Querschnitt durch den Gaumen von *Rallus*. *cu*, Cutis; *dtn*, dichtes baumartiges Terminalnetz an der Grenze zwischen Cutis und Epidermis. In einer schmalen langen Cutispapille sieht man ein lockeres schlingenartiges Nervenendnetz (*tn*). Rechts davon sieht man die langgestreckten Epidermiszellen ein eigentümliches Epidermoidalgebilde bilden, in welchem von der Basis zur Oberfläche büschelartige Intraepithelialnerven (*nie*) emporziehen. Gegen die Oberfläche zu verschmälert sich das Gebilde, welches im ganzen ein drüsenartiges Aussehen bekundet. Vergr. WINKEL 8,5 mm, Oc. 3. Methylenblaupräparat.

Fig. 65 a. Längsschnitt durch den harten Gaumen des Sperlings. *ep*, Epidermis; *cu*, Cutis; *g*, drei Geschmacksknospen im Epithel mit den zugehörigen perigemmalen Nerven; *bl*, mit Chromsilber imprägnierte Capillargefäße; *v*, vorn; *h*, hinten. Vergr. Obj. 8,5 mm, Oc. 1. Chromsilberpräparat.

Fig. 65 b. Der nächste Schnitt aus der Serie der Fig. 64, darstellend den in dieser Figur mit \times bezeichneten Teil. Bezeichnung wie in Fig. 64. Außerdem bedeutet: *nie*, intergemmaler Nerv; *nig*, intragemmale Nerven; *ca*, axiale Geschmackszellen; *pe*, peripherische Deckzellen der Geschmacksknospen. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1.

Fig. 66. Geschmacksknospe aus dem Anfangsteil des Schlundes unmittelbar hinter den Hornzähnen der Zunge des Wiedehopfes. *nie*, intraepitheliale Nerven; *nrg*, Cupulanervennetz an der Basis der Geschmacksknospe, in welcher drei Geschmackszellen mit licht gebliebenen Kernen imprägniert sind; *nig*, intragemmale Nerven. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1. Chromsilberpräparat.

Fig. 67. Geschmacksorgan aus dem Schlunde des Wiedehopfes wie Fig. 66. Chromsilberpräparat. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1.

Fig. 68. Geschmacksknospe aus der hinteren Zungenpartie (hinter den Hornzähnen) des Hänflings. Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren. Vergr. Apochrom. homog. Immers. 2 mm, Oc. 1. Methylenblaupräparat.

Fig. 69. Längsschnitt durch den hinteren drüsigen Teil der Zunge des Sperlings. An den Drüsenmündungen sind Geschmacksknospen zu sehen. Chromsilberpräparat. Vergr. Obj. 22 mm, Oc. 1.

Fig. 70. Vier aufeinander folgende Schnitte aus einer Serie durch den weichen drüsigen Gaumen des Sperlings mit imprägnierten Nerven und Geschmackszellen. *ep*, Epithel; *cu*, Cutis; *cg*, Geschmackszellen, *gl*, Schleimdrüsen mit imprägnierten Nerven; *i*, einfache intraepitheliale Nerven; *bl*, Blutgefäßcapillaren. Chromsilberpräparat. Vergr. Obj. 8,5 mm, Oc. 1.

a. Im Epithel sind bloß Geschmackszellen wahrnehmbar.

b. Unterhalb der Geschmackszellen ist der Ausführungsgang einer Drüse sichtbar.

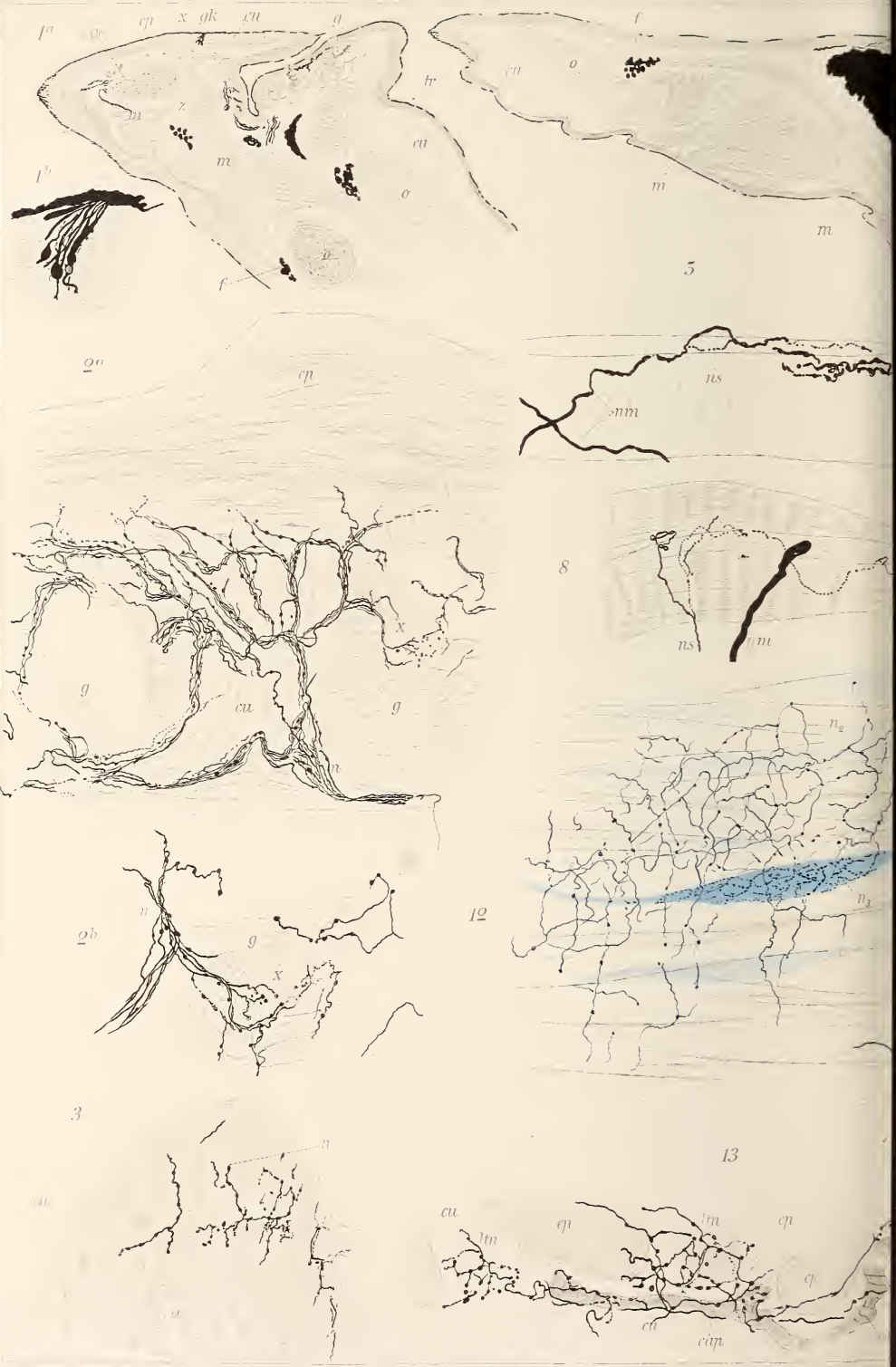
c. Ausführungsgang der Drüse und Geschmackszellen (rechts und links von diesem) liegen in einer Ebene.

d. Der Ausführungsgang der Drüse liegt höher, die Geschmackszellen tiefer.

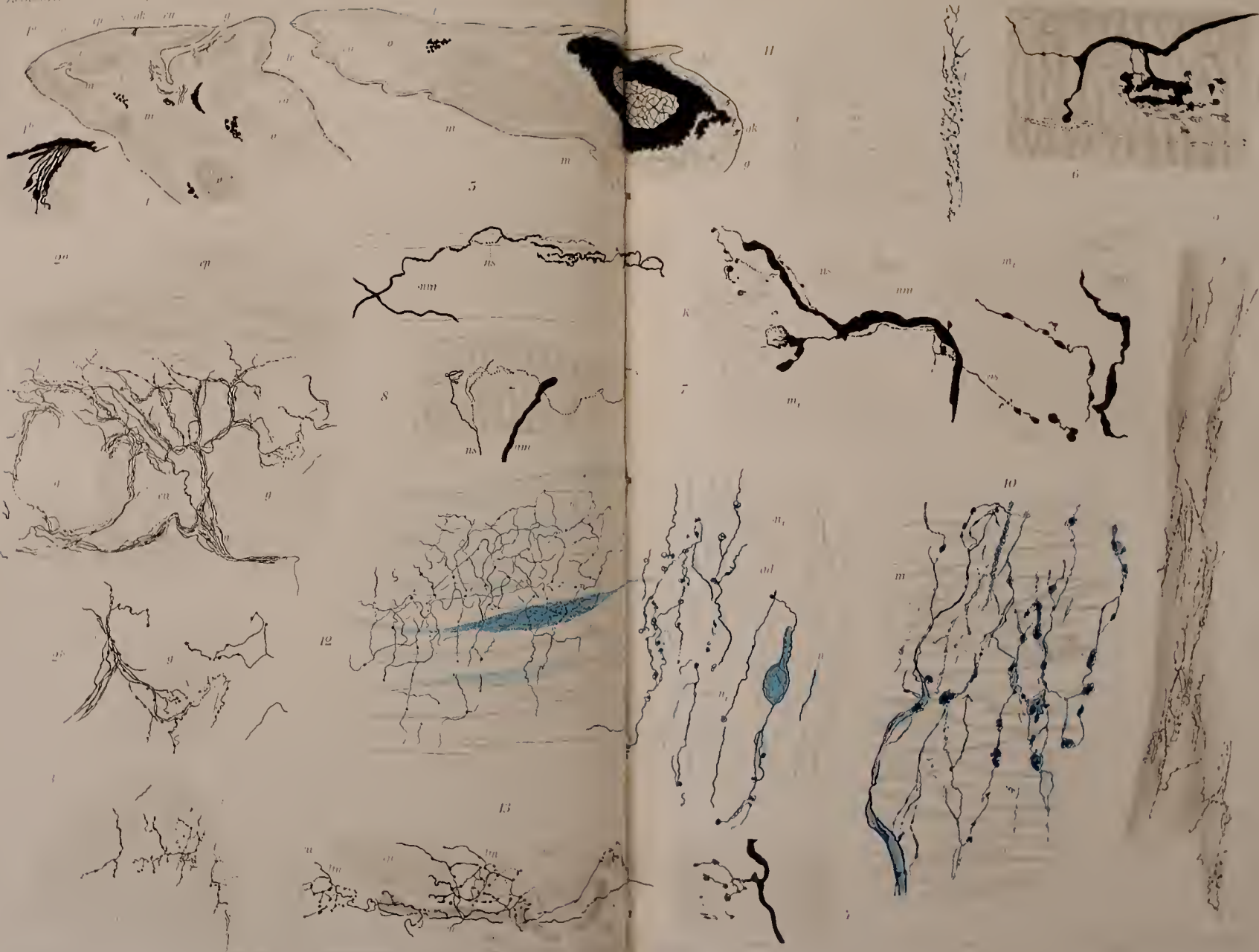
Aus dieser Schnittserie ist mit untrügerischer Deutlichkeit zu ersehen, daß die Geschmackszellen den Ausführungsgang der Drüse rings umgeben, daß somit die Geschmacksknospe von der Drüse durchbrochen wird, oder daß mehrere Geschmacksknospen in unmittelbarer Aufeinanderfolge den Ausführungsgang der Drüse umgeben.

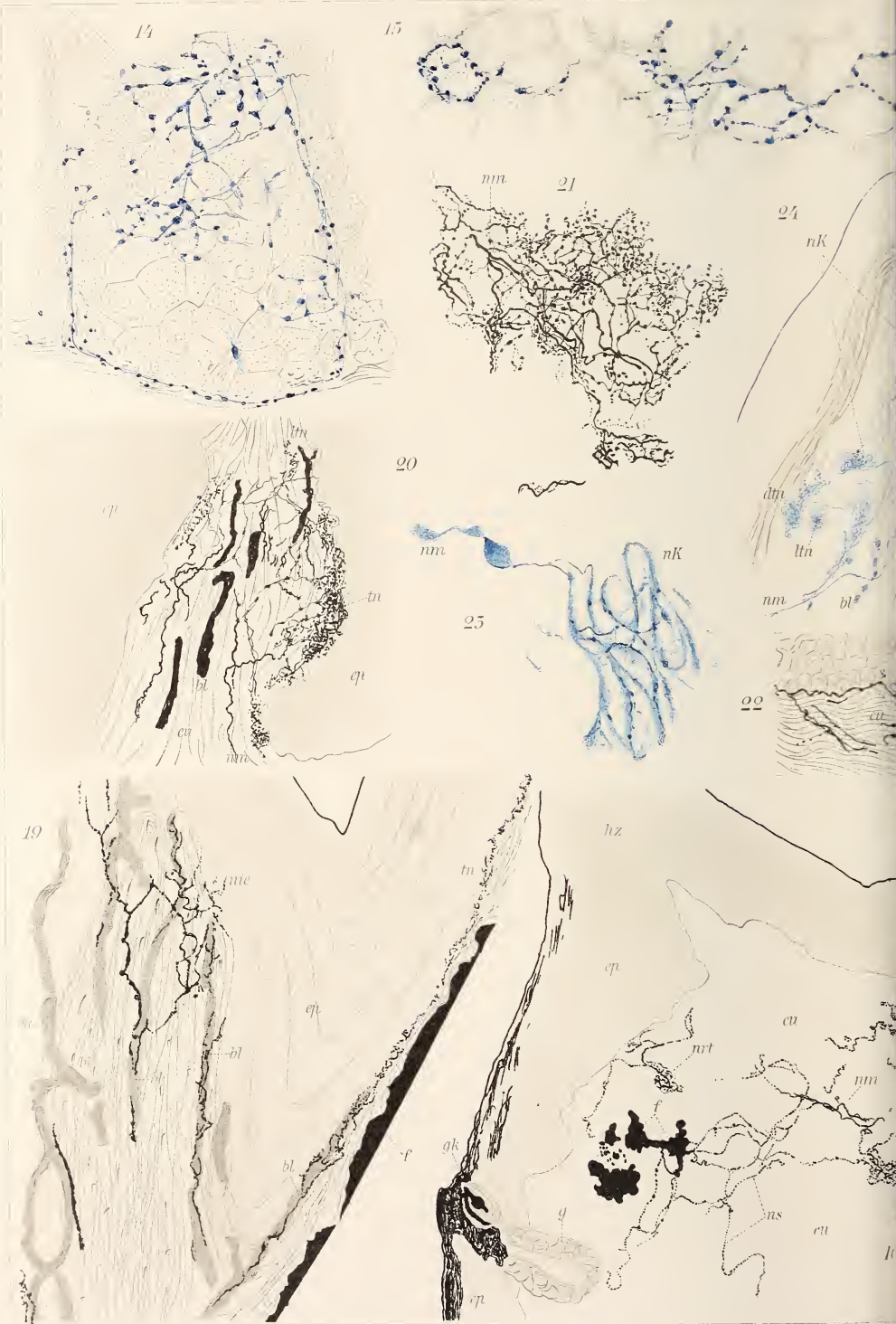
Fig. 71. Schnitt durch den Schlund vom Wiedehopf. Unmittelbar neben dem Ausführungsgang einer Schleimdrüse (*gl*) sieht man eine Geschmacksknospe mit imprägnierten Geschmacks- oder Axialzellen (*ca*) und dem oberen Teil einer Deckzelle (*ep*). *nie*, intraepitheliale Nervenfaser; *p*, Porus. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1.

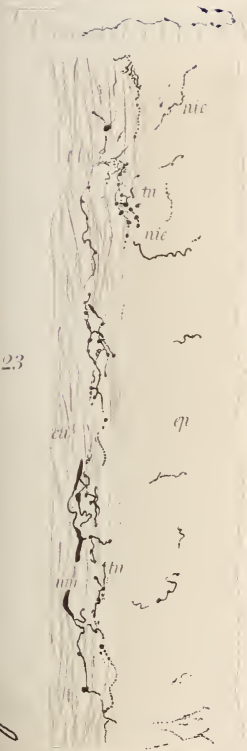
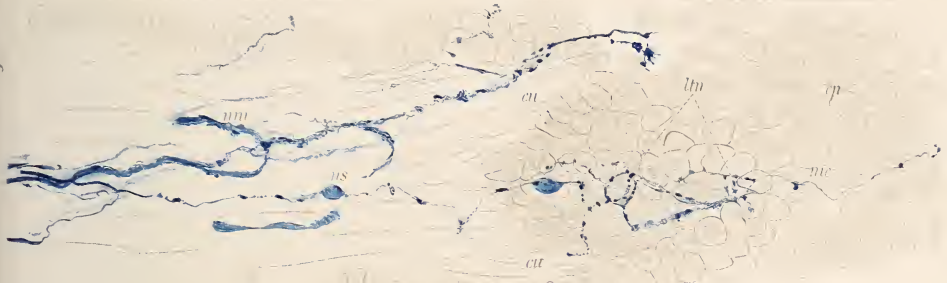
Fig. 72. Querschnitt durch den drüsigen Gaumenteil des Hänflings. Solitäre Geschmacksknospe. *cu*, Cutis; *ep*, Epidermis; *ep*, Deck- oder Wandzelle; *ca*, Axialzelle; *nig*, intragemmale Nerven; *p*, trichterförmiger Porus. Methylenblaupräparat. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 1.

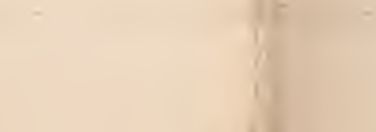
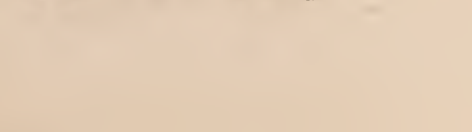
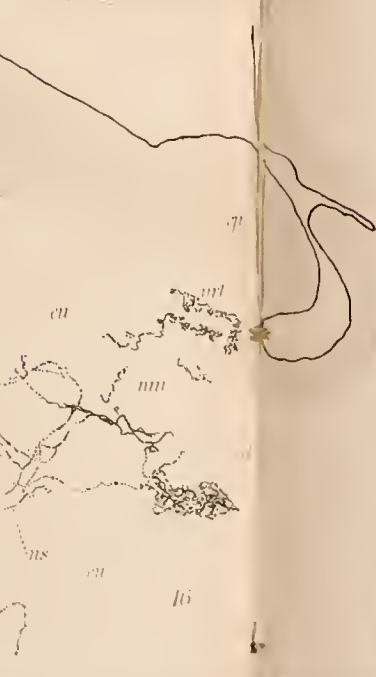
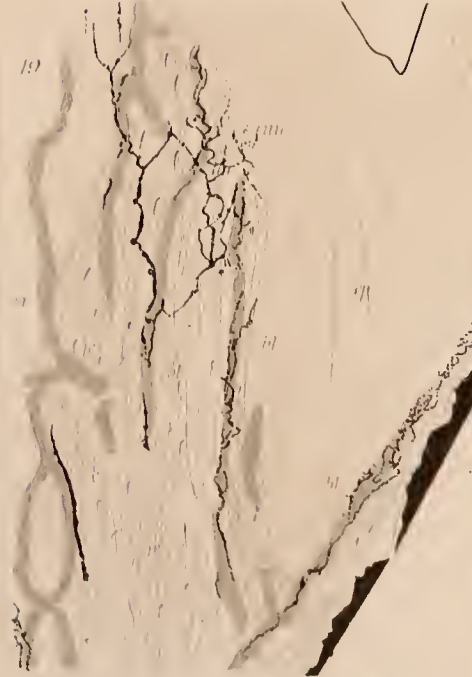
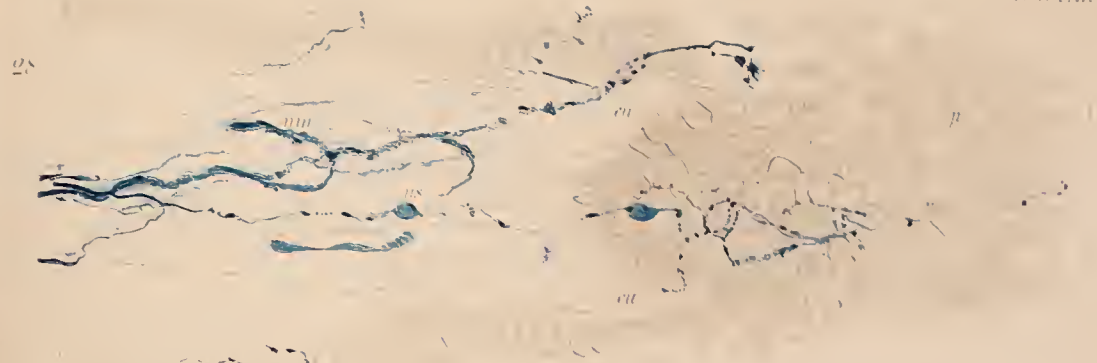


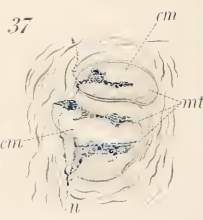
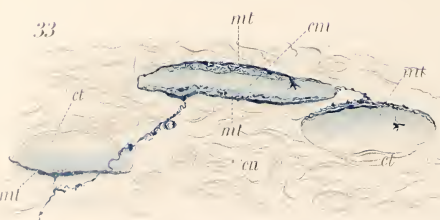
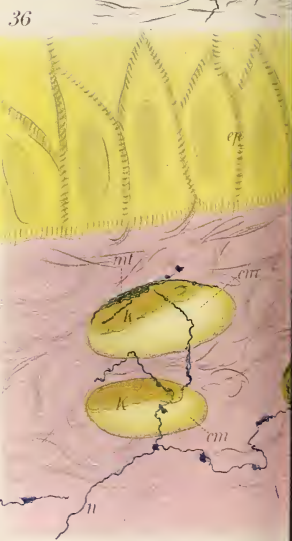
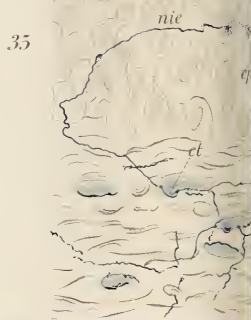
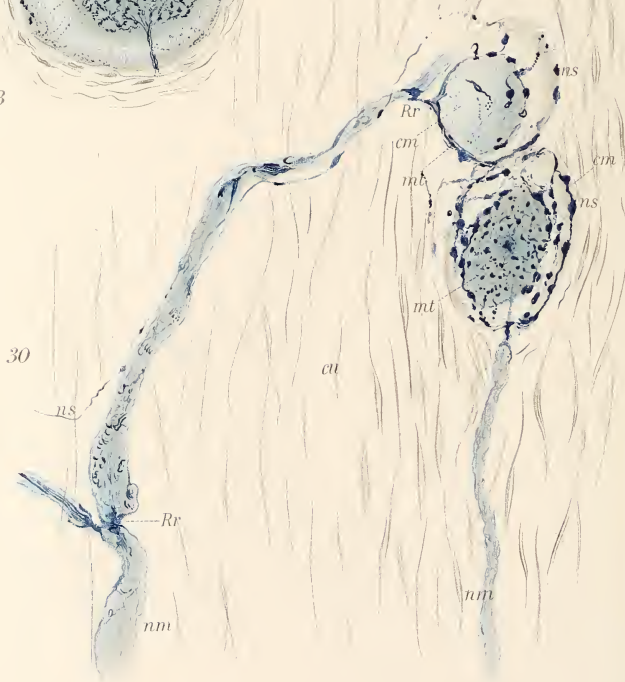
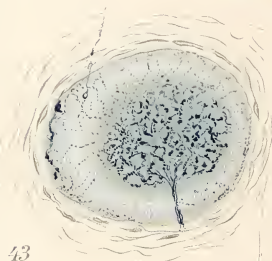
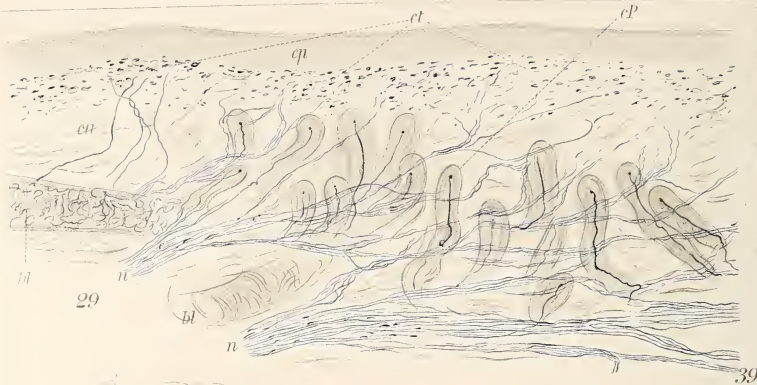




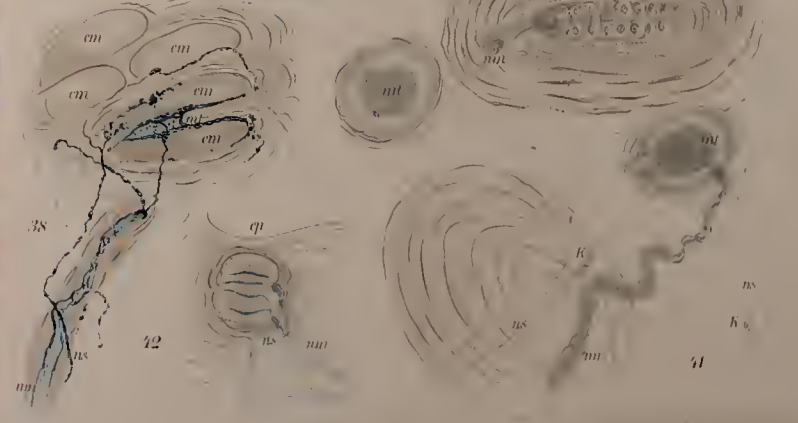
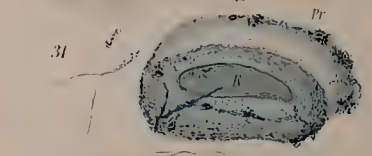
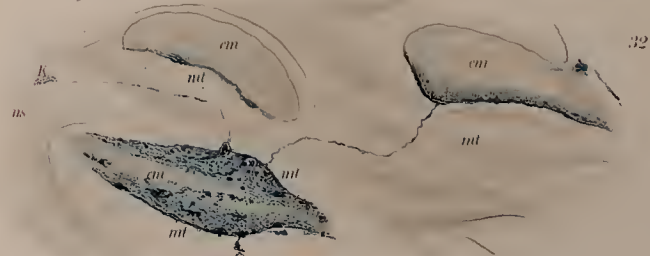
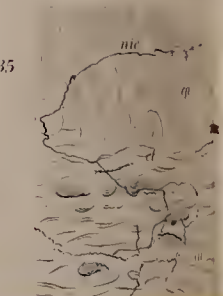
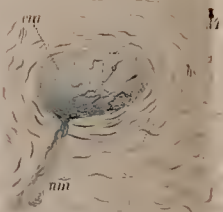
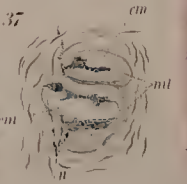
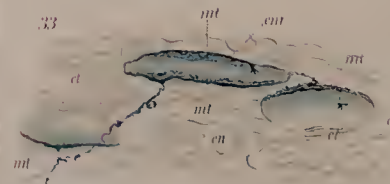
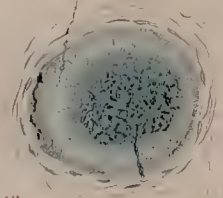
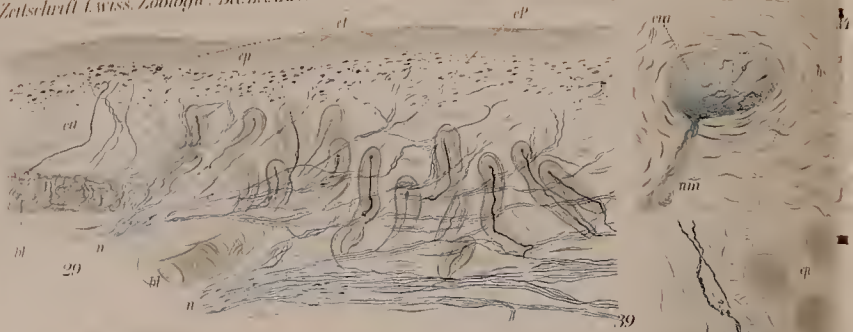






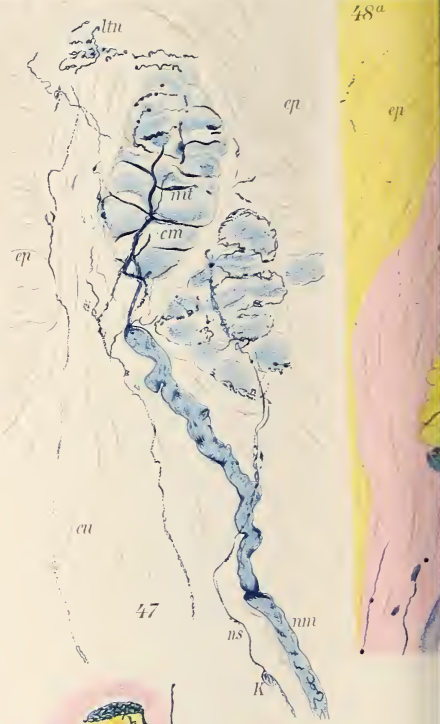






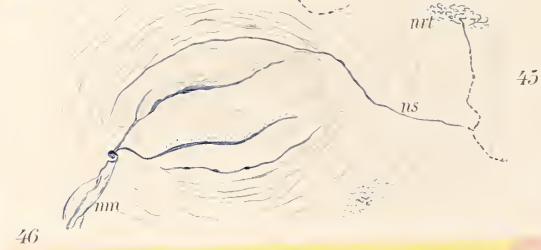


44

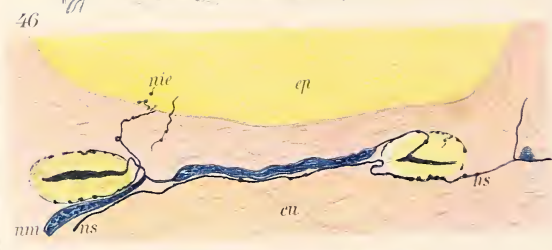


48^a

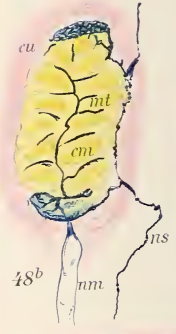
47



45



46



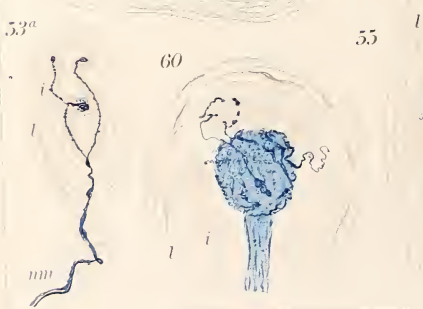
48^b



49



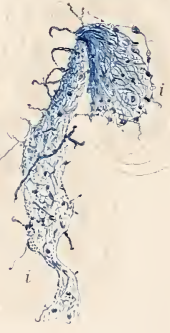
53^b



53^a



60



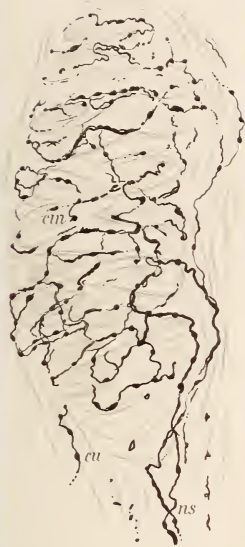
55



59



50



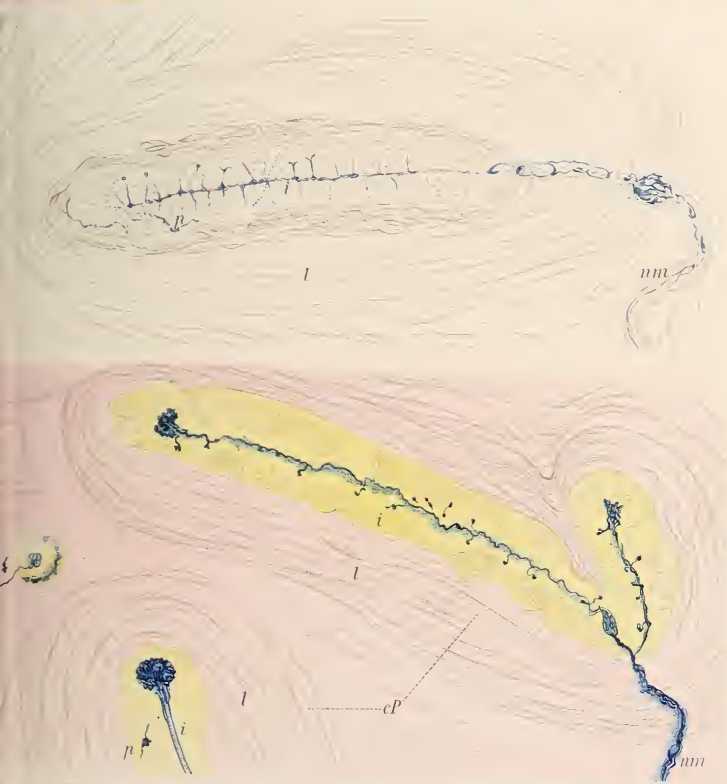
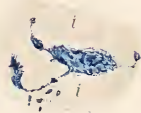
51



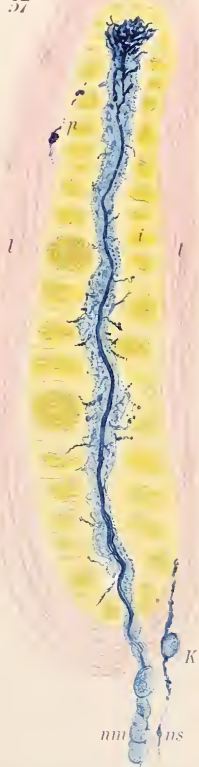
52



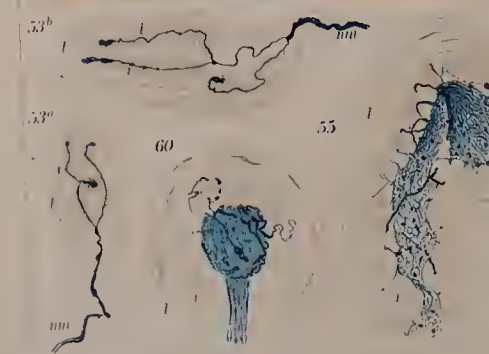
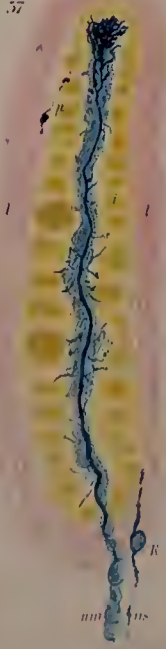
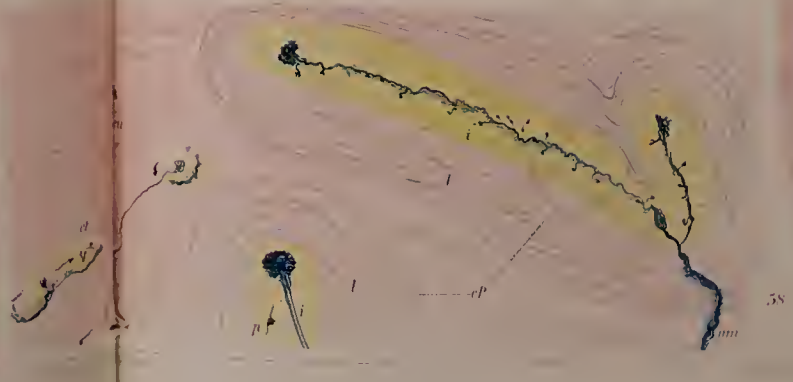
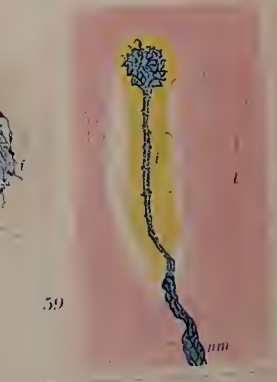
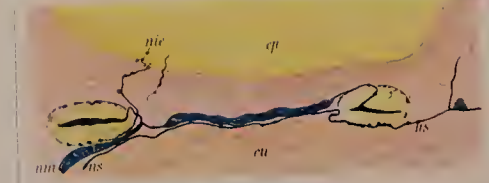
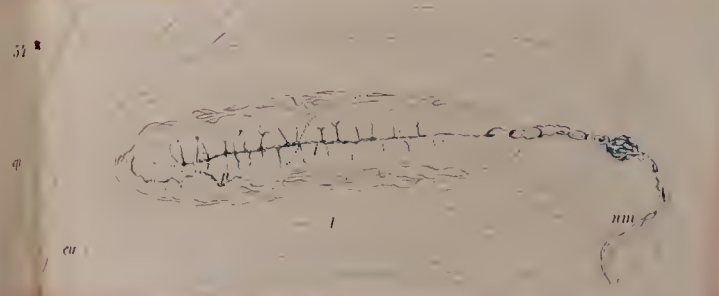
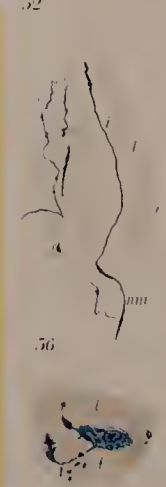
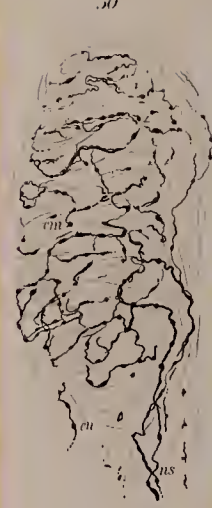
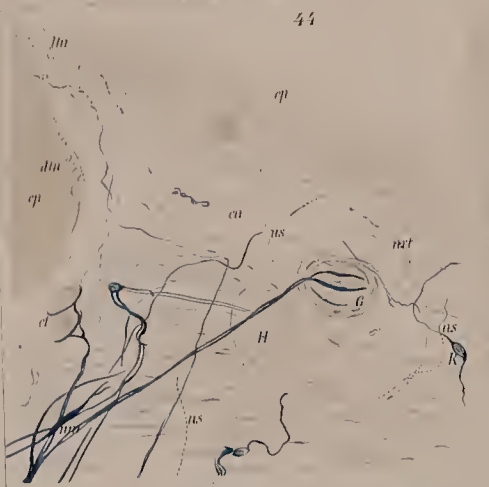
56



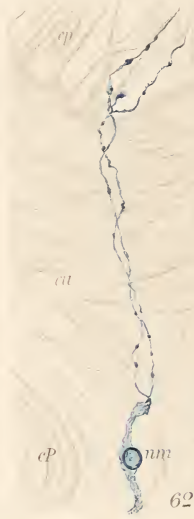
57



58



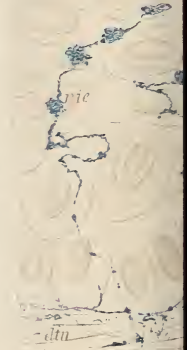
61^a



63^a



65



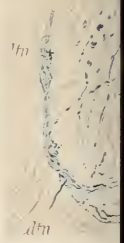
66



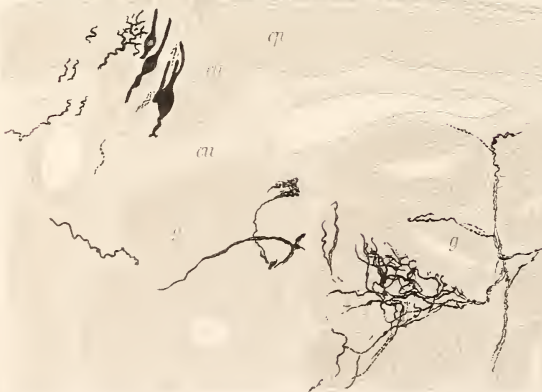
67



64



70^a



70^b



