

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen

VERGLEICHENDE MORPHOLOGISCHE
UND HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN
AM GERUCHSORGAN DER KNOCHENFISCHE

Von

ARTHUR HOLL

Mit 50 Textabbildungen

(Eingegangen am 18. März 1964)

Inhaltsübersicht

| | Seite |
|---|-------|
| A. Einleitung | 708 |
| B. Literaturbesprechung | 709 |
| C. Material und Methodik | 711 |
| D. Eigene Untersuchungen | 714 |
| I. Allgemeine Bemerkungen zu den Untersuchungen | 714 |
| II. Versuche mit Vitalfarbstoffen | 714 |
| III. Spezielle Untersuchungen | 716 |
| 1. Elritze (<i>Phoxinus phoxinus</i> L.) | 716 |
| 2. Karpfen (<i>Cyprinus carpio</i> L.) | 721 |
| 3. Karausche (<i>Carassius carassius</i> L.) | 722 |
| 4. Schleie (<i>Tinca tinca</i> L.) | 722 |
| 5. Regenbogenforelle (<i>Salmo gairdnerii</i> RICH., Syn. <i>Salmo irideus</i> W. GIBB.) | 722 |
| 6. Bachforelle (<i>Salmo trutta forma fario</i> L.) | 722 |
| 7. Aal (<i>Anguilla anguilla</i> L.) | 726 |
| 8. Zwergwels (<i>Ictalurus nebulosus</i> LE SUEUR) | 731 |
| 9. Flußbarsch (<i>Perca fluviatilis</i> L.) | 734 |
| 10. Hecht (<i>Esox lucius</i> L.) | 738 |
| 11. Seeskorpion (<i>Myoxocephalus scorpius</i> L., Syn. <i>Cottus scorpius</i> L.) | 743 |
| 12. Groppe (<i>Cottus gobio</i> L.) | 745 |
| 13. Makrele (<i>Scomber scombrus</i> L.) | 746 |
| 14. Klippenbarsch (<i>Ctenolabrus rupestris</i> L., Syn. <i>Ctenolabrus sul-</i> <i>lis</i> L.) | 747 |
| 15. Seezunge (<i>Solea solea</i> L., Syn. <i>Solea vulgaris</i> QUENSEL) | 749 |
| 16. Scholle (<i>Pleuronectes platessa</i> L.) | 751 |
| 17. Roter Knurrhahn (<i>Trigla corax</i> BONAP., Syn. <i>Trigla hirundo</i> BLOCH) | 754 |
| 18. Kleiner Tobiasfisch (<i>Ammodytes lancea lancea</i> YARR.) | 756 |
| E. Auswertung und Besprechung der Ergebnisse | 760 |
| I. Das Wachstum des Geruchsorgans und seine morphologische Dif- | |
| ferenzierung | 760 |
| II. Zellarten und Bau des Riechepithels | 765 |
| III. Neubildung und Wachstum des Riechepithels | 767 |
| IV. Die Riechepithelverbreitung | 769 |

| | Seite |
|--|-------|
| V. Riechfeldgröße und Rezeptorendichte | 770 |
| VI. Das Ableitungssystem der Rezeptorenfasern | 772 |
| VII. Rezeptorentypen | 774 |
| VIII. Zur Funktion von Stützzellen und Flimmerzellen | 776 |
| IX. Der Bau des Geruchsorgans bei verwandten Arten | 777 |
| Zusammenfassung | 778 |
| Literatur | 781 |

A. Einleitung

Das Geruchsorgan der Knochenfische liegt in Gestalt paariger Gruben in der Ethmoidalregion. Es unterscheidet sich von der Nase der höheren Wirbeltiere durch das Fehlen von Choanen. Bei den meisten Arten kommt es auf früherer Entwicklungsstufe zum Auswachsen einer Hautbrücke über den Gruben, so daß jeweils eine vordere und eine hintere Öffnung entstehen. Die vordere Öffnung dient dem Einströmen, die hintere dem Ausströmen des Duftwassers. Nur wenige Arten weisen eine einzige Öffnung zu jeder Riechgrube auf. Vom Boden der Gruben erheben sich Hautfalten in einer für die verschiedenen Arten charakteristischen Anordnung, Zahl und Form. Diese „Riechfalten“ tragen gewöhnlich das olfaktorische Sinnesepithel.

Für eine größere Zahl von Arten ist der morphologische und anatomische Bau des Geruchsorgans bekannt. Bisher fehlen jedoch in weiterem Rahmen vergleichende Untersuchungen zur Histologie des Riechepithels. In der vorliegenden Arbeit sollen daher der Feinbau des Riechepithels und dessen Verteilung auf den Riechfalten eine genaue, vergleichende Darstellung erfahren. Gleichzeitig war es wünschenswert, die bisherigen Befunde über die Existenz von Rezeptorentypen zu prüfen. Da keine Angaben über das Ableitungssystem der olfaktorischen Nervenfasern bei Fischen vorliegen, wurden entsprechende Untersuchungen durchgeführt.

Wie für verschiedene Arten mit abweichend gebautem Geruchsorgan nachgewiesen wurde, ist die Anlage der zuerst entstehenden Riechfalten gleichartig. Diese Tatsache veranlaßte mich, die ontogenetische Differenzierung der Faltensysteme vergleichend zu betrachten.

Bei einigen Arten war es gerechtfertigt, die bisherigen Angaben zum morphologischen Bau des Geruchsorgans zu ergänzen, teilweise auch richtigzustellen und fehlende Beschreibungen zu geben.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Privatdozent Dr. H. TEICHMANN danke ich für die Anregung zum Thema und sein reges Interesse am Fortgang der vorliegenden Untersuchungen.

Herrn Prof. Dr. W. E. ANKEL gilt mein besonderer Dank für die Überlassung eines Arbeitsplatzes am Zoologischen Institut der Justus Liebig-Universität Gießen sowie für die Anteilnahme an den Problemen der Arbeit.

B. Literaturbesprechung

Nach Ansicht von BLAUE (1882, 1884) soll das Riechepithel der Fische im Laufe der Ontogenese aus sog. Riechknospen — Homologa der Geschmacksknospen und Endknospen der Haut — entstehen. Bei den von BLAUE untersuchten Arten (*Trigla*, *Esox*, *Belone*, *Exocoetus*) handelt es sich jedoch um extreme Typen, deren Riechepithel in viele kleine Bezirke oder Inseln aufgeteilt ist. Von MADRID-MORENO (1887) und RETZIUS (1892) wurde diese Ansicht widerlegt. Es ließ sich nämlich nachweisen, daß junge Tiere in jedem Falle ein kontinuierliches Epithel haben, welches dann im Laufe der Postembryonalentwicklung sekundär durch Einbau von indifferentem Epithel eine regelmäßige Aufteilung erfährt. Die so entstandenen Inseln haben nur eine gewisse gestaltliche Ähnlichkeit mit den Endknospen der Haut (Fische) oder mit Geschmacksknospen. Beim Riechepithel der erwähnten Arten handelt es sich wahrscheinlich um eine abgeleitete Differenzierung.

Bereits von BLAUE (1882), MADRID-MORENO (1887), DOGIEL (1887) und RETZIUS (1892) wurde erkannt, daß die Riechfalten nicht überall von Riechepithel bedeckt sind. Es fehlen jedoch vergleichende, spezielle Untersuchungen über die genaue Verteilung des Riechepithels.

An *Salmo salar* konnte GAWRILENKO (1910) nachweisen, daß das Auswachsen der ersten Riechfalten (bei Jungtieren) annähernd parallel zur Körperlängsachse erfolgt, während in späteren Stadien die folgenden Falten mehr und mehr mediad bzw. laterad abgelenkt werden. Weitere Untersuchungen über die Entwicklung der Riechfalten bei einer Reihe anderer Fischarten liegen von SEWERTZOFF (1931), LIERMANN (1933), LAIBACH (1937) und REINKE (1937) vor, welche die Befunde von GAWRILENKO bestätigten.

BURNE (1909) unterzog das Geruchsorgan von 51 Knochenfischarten einer vergleichend anatomischen Bearbeitung. Er unterscheidet vier morphologische Typen, ohne dabei auf eine Interpretation der gestaltlichen Unterschiede einzugehen.

Rekonstruktionsmodelle vom Geruchsorgan mehrerer Fischarten fertigte LIERMANN (1933) an. Bisher wurden diese Modelle leider nicht für eine exakte Festlegung und Ausmessung des Riechepithelanteils verwendet. TEICHMANN (1954) führte an 11 Fischarten des Süßwassers genaue Vermessungen der Riechfaltenoberfläche durch. Die für die einzelnen Arten ermittelten, sehr unterschiedlichen Flächenwerte setzte er unter anderem in Beziehung zur Gestaltung des Faltensystems.

Untersuchungen über den histologischen Aufbau des Riechepithels wurden von SCHULTZE (1856), DOGIEL (1886, 1887), RETZIUS (1892), AICHEL (1897), JAGODOWSKI (1901) und KOLMER (1905) durchgeführt. Eine Zusammenfassung der wichtigsten Einzelheiten über den Bau des

„olfaktorischen Systems“ der Wirbeltiere und weitere Literatur geben KOLMER (1927) und ALLISON (1952).

Die olfaktorischen Rezeptoren sind primäre (bipolare) Sinneszellen. Es läßt sich ein peripherer und ein zentraler Fortsatz nachweisen. Der periphere Fortsatz endet an der Epitheloberfläche als kleine Verdickung (Vesicula olfactoria), die mit Riechhärchen besetzt ist. Er gilt als sensibler Teil des Rezeptors. Dementsprechend kann der zentrale Fortsatz, der ohne Schaltung bis zum Bulbus olfactorius verläuft, als afferenter Teil bezeichnet werden. Kern und Perikaryon liegen dazwischen. Noch innerhalb des Epithels — genaue Angaben gibt es nicht — vereinigen sich die zentralen Fortsätze zu kleinen Bündeln, den Fila olfactoria, die wiederum von Zweigen des Tractus olfactorius gesammelt werden.

Die Beschreibung von 3 Typen der olfaktorischen Sinneszellen geht allein auf DOGIEL (1887) zurück, der bei je einem Vertreter der Störe (*Acipenser*), Knochenfische (*Esox*) und Amphibien (*Rana*) spindelförmige, stäbchenförmige und zapfenförmige Rezeptoren fand. ALTNER (1962) bestätigt nur 2 Rezeptorentypen für *Xenopus* und bemerkt, daß dieselben in räumlich getrennten Riechepithelregionen lokalisiert sind.

Für Fische gibt es bislang keine speziell quantitativen Untersuchungen zur Ermittlung der Gesamtzahl der Rezeptoren. Ebenso fehlen sichere Angaben über die Rezeptorendichte. Es liegen nur Überschlagswerte von TEICHMANN (1954, 1959) für 10 Arten vor. Beim Hund konnte MÜLLER (1954) die Rezeptoren im Riechepithel durch supravitale Trypanblaufärbung elektiv darstellen und wahrscheinlich (?) annähernd quantitativ angeben. ALTNER (1962) gelang es, ebenfalls mit Typanblau (supravital), die Rezeptoren bei *Xenopus* elektiv zu färben, jedoch stellt der Autor fest, daß eine quantitative Ermittlung auf diese Weise unwahrscheinlich ist. Immerhin war es ALTNER möglich, indifferentes Epithel von Sinnesepithel zu unterscheiden und 2 Rezeptorentypen zu identifizieren.

Die ersten Nachweise des Geruchssinnes der Fische gelangen v. FRISCH (1924, 1926, 1931), STRIECK (1924) und PIPPING (1926, 1927). In einer umfassenden Arbeit diskutiert von FRISCH (1941) die besondere Bedeutung des Geruchssinns der Knochenfische für den Nahrungserwerb und die Orientierung. Spezielle Prüfungen über qualitatives und quantitatives Geruchsvermögen der Elritze liegen von NEURATH (1949) vor. Sie wurden von TEICHMANN (1959) ergänzt und auf die Regenbogenforelle und den Aal ausgedehnt.

Vergleichende Untersuchungen von TEICHMANN (1954) an einer Reihe von Fischarten des Süßwassers ergaben, daß zwischen der Oberfläche der Riechfalten und der Netzhautfläche eine größenmäßig abhängige Beziehung existiert. Bei Arten mit gut ausgebildetem Geruchssinn bleibt

das Wachstum des Auges hinter dem des Geruchsorgans zurück und umgekehrt.

Mit Hilfe des Elektronenmikroskops konnten BLOOM (1954 — Frosch, Kröte) und BRETTSCHEIDER (1958 — weiße Maus) feststellen, daß die Riechhärchen in ihrem Feinbau (9 periphere, 2 zentrale Längsfibrillen) grundsätzlich keine Unterschiede zu den Flimmerhärchen von Epithelzellen (Metazoen) und Kinocilien (Protozoen) aufweisen. Durch TRUJILLO-CENÓZ (1961) wurden diese Befunde für Fische (*Cnesterodon*, *Fitzroyia*) bestätigt.

C. Material und Methodik

Für die Untersuchungen wurden folgende 18 Fischarten aus 13 Familien herangezogen:

Süßwasserformen. *Phoxinus phoxinus* L., *Cyprinus carpio* L., *Carassius carassius* L., *Tinca tinca* L. (Cyprinidae), *Salmo gairdnerii* RICH., *Salmo trutta forma fario* L. (Salmonidae), *Anguilla anguilla* L. (Anguillidae), *Ictalurus nebulosus* LE SUEUR (Amiuridae), *Perca fluviatilis* L. (Percidae), *Esox lucius* L. (Esocidae), *Cottus gobio* L. (Cottidae).

Marine Formen. *Myoxocephalus scorpius* L. (Cottidae), *Scomber scombrus* L. (Scombridae), *Ctenolabrus rupestris* L. (Labridae), *Solea solea* L. (Soleidae), *Pleuronectes platessa* L. (Pleuronectidae), *Trigla corax* BONAP. (Triglidae), *Ammodytes lancea* (Ammodytidae). Nomenklatur nach W. LADIGES (aus: DUNCKER, Fische der Nordmark, 1960).

Die Süßwasserfische stammen aus der Lahn, mehreren zuführenden Bächen und aus Teichen (Nähe Gießen und Limburg), sowie aus einem regulierten Bach (Nähe Schlitz, Oberhessen)¹. Zwergweise wurden über den Aquarienhandel bezogen. Während eines 14tägigen Aufenthaltes an der Biologischen Anstalt Helgoland auf Helgoland konnten die marinen Formen besorgt werden¹.

Für die histologischen Untersuchungen wurden nur lebend-frisch fixierte Tiere verarbeitet. Die Fixierungsdauer, die an Probeobjekten verschiedener Größe ermittelt wurde, mußte möglichst kurz gehalten werden. Es stellte sich nämlich heraus, daß über längere Zeit aufbewahrtes Alkohol-, Formol-, Bouin- und Sublimat-Material sehr unterschiedliche färberische Qualitäten aufwies, deren Beurteilung zu keinen übereinstimmenden Resultaten führte. So gelang beispielsweise die Darstellung von Schleimsubstanzen, Flimmer- und Sinneshärchen sowie der Rezeptoren bei über 2 Monate altem Material nur unvollständig.

Große Schwierigkeiten bereitete die Präparation von Riechorganen an lebenden (narkotisierten) Tieren, was darauf zurückzuführen ist, daß die einzelnen Falten sehr zart und hinfällig sind. Außerdem führt bereits die geringste Berührung derselben mit den Präparationsinstrumenten zu erhöhter Schleimabsonderung, die auch nicht durch Pilocarpininjektionen zu reduzieren war. Bei einigen Fischarten (Schleie, Karausche) gelang es nicht, das Geruchsorgan in toto, also den gesamten Faltenkomplex zusammenhängend, in vitalem Zustand zu präparieren.

Weniger problematisch war die Präparation der Objekte nach der Fixierung. Besondere Sorgfalt und Vorsicht mußte allerdings angewandt werden, um ein Zerreißen oder Abreißen der Falten zu vermeiden.

¹ Herrn Dr. K. MÜLLER, Max Planck-Institut für Hydrobiologie, Schlitz, und Herrn HOLTSMANN, Biologische Anstalt Helgoland, Helgoland, bin ich zu Dank verpflichtet für die Beschaffung von Tiermaterial.

Von den getesteten Fixierungsflüssigkeiten — Formol (in verschiedener Konzentration von 2—15%), „Susa“, nach CARNOY, ZENKER, PETRUNKEWITSCH, BOUIN, BOUIN-ALLEN, PFUHL (Supiformeis), ROMEIS — erwiesen sich vor allem BOUIN, aber auch PFUHL, „Susa“ und „ROMEIS“ als gut geeignet. Zur Fixierung von Embryonen und Jungtieren konnten mit „PFUHL“ die besten Ergebnisse erzielt werden.

Die Nachbehandlung wurde in üblicher Weise unter Verwendung von Äthanol, Isopropanol und in besonderen Fällen von Dioxan (Vitalfärbung) durchgeführt.

Die Einbettung erfolgte über Methylbenzoat, Benzol, Benzolparaffin in Paraffin, bisweilen auch in Celloidin. Dabei war es von Vorteil, den Aufenthalt der Objekte

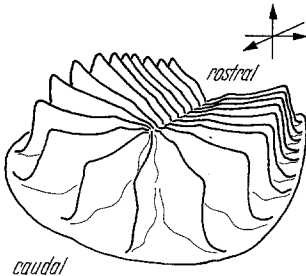


Abb. 1. Typisches Riechfalten-system eines Teleosteers (schematisch). Schnittrichtungen 3-dimensionale Figur rechts oben

in Benzol und Paraffin möglichst kurz zu halten. Zu lange Einwirkungsdauer von Benzol führte zu ungünstigem Hartwerden der Objekte. Verschiedentlich wurde überhaupt auf die Einschaltung von reinem Benzol verzichtet. Eine zu ausgedehnte Paraffinbehandlung hatte oft eine Ablösung der Epithelien vom Bindegewebe zur Folge. Ebenfalls negative Effekte kamen zustande, wenn die Schmelztemperatur des Paraffins während der Einbettung um mehr als 5° C überschritten wurde. Die Folge war eine Deformierung der Kerne sowie Zerstörung der Flimmer- und Sinneshärchen.

Gewöhnlich wurden zusammenhängende Schnittserien von dem gesamten Geruchsorgan mit einem Teil des Tractus olfactorius und

Bulbus olfactorius angefertigt und zwar für eine Art jeweils in den Richtungen der 3 Dimensionen (Abb. 1). Erst dadurch war es möglich, eine gute Vorstellung über die genaue Verteilung des Riechepithels auf den Falten zu gewinnen bzw. seinen Anteil exakt abzugrenzen.

Bei sehr kleinen Tieren (Länge unter 5 cm) mußte der Kopf total geschnitten werden, da die gewünschte Orientierung der isolierten Geruchsorgane im Paraffin, oder aber das Ansetzen einer bestimmten Schnittrichtung am Paraffinblöckchen, Schwierigkeiten bereitete.

Der größte Teil der Objekte wurde 5 und 7 μ dick geschnitten. Für besondere Zwecke ließen sich jedoch auch ohne Schwierigkeiten 3 μ -Schnitte herstellen.

Zur elektiven Darstellung der Geruchsrezeptoren kamen bisher 2 verschiedene Methoden zur Anwendung:

1. Die Silberimprägnation.
2. Die Vitalfärbung (mit Trypanblau oder Methylenblau).

Beide Methoden führten bei den von mir untersuchten Fischarten nicht zum gewünschten Erfolg.

Die Silberimprägnationsmethoden mit den verschiedensten Modifikationen ergaben keine sonderlichen Verbesserungen in der Darstellung der Rezeptoren und ihrer zentralen Fortsätze. Immer kam es nur vereinzelt zur Schwärzung von Rezeptoren, so daß niemals eine annähernd sichere Feststellung über deren Anzahl und Verteilung getroffen werden konnten. Im übrigen führt die gleichzeitige Schwärzung von freien Nervenendigungen des N. Trigeminus leicht zu Irrtümern.

Folgende Methoden wurden durchgeführt:

BODIAN und verbesserte Methode nach ZIESMER, ROGERS, COWDRY, GOLGI, BUBENAITZ, O. SCHULTZE.

Vitalfärbungen erwiesen sich als ungeeignet, da die Geruchsrezeptoren der Fische Vitalfarbstoffe nicht in charakteristischer Weise speichern oder, wie im Falle von Trypanblau, keine Affinität zu diesem Farbstoff zeigen. Meine diesbezüglichen Ergebnisse sind im Abschnitt II zusammenfassend wiedergegeben.

Dagegen brachte die Anwendung klassischer Färbemethoden (auch kombiniert mit Silberimprägnationen) gute Ergebnisse. Für alle Schnittserien wurden jeweils mindestens 4 Färbemethoden durchgeführt.

Folgende Farbstoffe bzw. Färbemethoden erwiesen sich als vorteilhaft:

Für Übersichts Zwecke. Azan, Säurealizarinblau-Anilinblau-Orange G, Kernechtrot-Anilinblau-Orange G, Safranin-Anilinblau-Orange G, MASSONSche Trichromfärbung, Hämalaun-Eosin, Hämatoxylin nach WEIGERT-Pikrothiazinrot.

Für spezielle Zwecke. HELDSches Molybdänhämatoxylin — Darstellung der peripheren Rezeptorenfortsätze, sowie der Flimmer- und Sinneshärchen und der intrapethtialen Nervenbündel.

Säurealizarinblau in geringer Konzentration (25 und 50% der Stammlösung — scharfe Darstellung der Kerne (besser als mit Azokarmin, abgesehen davon, daß die Durchführung dieser Färbemethode wesentlich weniger Zeit in Anspruch nimmt als die Azanmethode), Kittleistensubstanz der Stützzellenenden, Endverdickungen der Rezeptoren (Vesiculae olfactoriae) und Flimmerhärchen, sowie deren Basalgranula.

Hämatoxylin nach HEIDENHAIN — Darstellung der peripheren Fortsätze von Rezeptoren, die sich nach kurzer Beizung (1—3 Std) und anschließender progressiver Färbung schärfer und intensiver tingieren als die Stützzellenfortsätze. Das Protoplasma färbt sich dabei fast ebenso stark wie der Kern. Bisweilen sind auch einzelne zentrale Rezeptorenfortsätze dargestellt.

| | |
|---------------------|-----------------------------------|
| Anilinblau-Orange G | } Schleim und Schleimbecherzellen |
| Toluidinblau | |
| Mucicarmin | |
| Galloeyanin | |

In ausgezeichneter Weise ließ sich die Gestalt der verschiedenen Epithelzellen nach Macerationsbehandlung erkennen. Die Epithelien wurden entweder in 0,1%ige Osmiumsäure oder in 30—50%igen Alkohol eingelegt. Es genügte jeweils eine Zeit von 5—8 Std.

Zum Zwecke einer exakten Auszählung der Riechepithelinseln für Arten mit aufgeteiltem Sinneseppithel wurde nach einer eigenen Schnellmethode verfahren:

Durch vorsichtige Operation konnte das Epithel in Bouin fixierter und in 70%igem Alkohol liegender Riechfalten in größeren Teilen abgelöst werden. Nach Entfernung des Alkohols durch mehrmaliges Auswaschen in aqua dest. (1 Std) wurden die Epithelstücke mit stark verdünnter Farblösung von Säurealizarinblau (1:10 bis 1:20, der Stammlösung, Romeis § 748) progressiv gefärbt (7—15 min). Dabei kommen in deutlicher Weise die runden Riechepithelinseln zur Darstellung, die sich als scharf begrenzte Kreisflächen vom umgebenden, indifferenten Epithel abheben. Gleichzeitig sind die Köpfchen der Rezeptoren (Vesiculae olfactoriae) als regelmäßig über die Kreisflächen verteilte, stark lichtbrechende Pünktchen gut sichtbar.

Die Auszählung von Riechinseln derart behandelter und auf einem Objektträger ausgebreiteter Epithelstücke führt zu einer exakteren Erfassung als am Schnittpräparat.

Die Anfertigung von Dauerpräparaten macht eine Färbung mit der Stammlösung und anschließende Differenzierung in 3%iger Phosphorwolframsäure oder Phosphormolybdänsäure notwendig.

D. Eigene Untersuchungen

I. Allgemeine Bemerkungen

Bei der speziellen Betrachtung der verschiedenen Arten werden jeweils zunächst der morphologische Bau des Geruchsorgans (Abschnitt a) und anschließend der histologische Feinbau des Riechepithels und indifferenten Epithels, ihre verschiedenen Zellarten, die Verteilung der Epithelien auf den Falten, sowie das System der olfaktorischen Nerven- zweige, behandelt (Abschnitt b).

Für die Bestimmung des Riechepithelanteils erwies es sich als vorteilhaft, die Oberfläche einer Falte in 5 Bezirke einzuteilen:

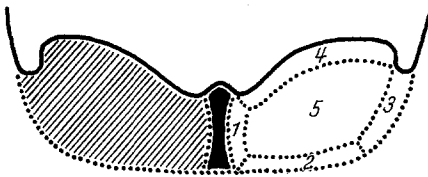


Abb. 2. Profil zweier gegenüberliegender Riechfalten. Links: Falte total, rechts: die verschiedenen Faltenbezirke

1. Region des Faltenansatzes an der Mittelleiste — medianer Bezirk.

2. Region des ventralen Faltenansatzes (Faltenbasis) — ventraler Bezirk.

3. Region des Faltenansatzes an der Riechgrubenhaut — lateraler Bezirk (nicht bei allen Arten vorhanden).

4. Region der freien Faltenrücken — dorsaler Bezirk.

5. Region der freien Faltenseitenflächen — Faltenseiten (Abb. 2).

Die wichtigsten quantitativen Befunde sind zusammenfassend für die einzelnen Arten in Tabelle 2 angegeben (im Anschluß an den speziellen Teil).

Untersuchungen über Wanderzellen im Riechepithel wurden nicht durchgeführt. Bei zufälligen Beobachtungen an Tieren, die von einzelligen Parasiten (Ichthyophthirius beispielsweise) befallen waren, konnte festgestellt werden, daß die Parasiten auch das Riechepithel nicht verschonen und dort nach ihrem Eindringen Zellwucherungen auslösen. In diesen Epithelwucherungen wurden in großer Zahl vertretene Wanderzellen registriert. Außerdem treten auch in den noch parasitenfreien Riechepithelregionen häufiger Wanderzellen auf als bei gesunden Tieren.

Von besonderem Interesse dürfte noch die Beobachtung sein, daß bei einigen der untersuchten Arten (*Phoxinus*, *Cyprinus*, *Tinca*) das Epithel im Bereich der Öffnungen des Geruchsorgans Geschmacksknospen enthält. Ihre Dichte an diesen Stellen ist teilweise größer als in anderen äußeren Körperregionen, in denen Geschmacksknospen nachweisbar sind.

II. Versuche mit Vitalfarbstoffen zur Darstellung der Rezeptoren

SEKI (1933, 1941 — weiße Maus), MÜLLER (1954 — Hund) und ALTNER (1962 — afrikanischer Krallenfrosch) gelang es mit Trypanblau durch vitale bzw. supravitale Behandlung die Rezeptoren des Riechepithels darzustellen (nach der Meinung von SEKI und MÜLLER elektiv). MÜLLER verband diese Darstellung sogar mit einer quantitativen Auswertung. In Anbetracht jener Resultate lag die Vermutung nahe, daß sich auch die Geruchsrezeptoren der Fische — zumindest elektiv — bei vitaler bzw. supravitaler Behandlung mit Trypanblau anfärben.

Es wurden daraufhin verschiedene Fischarten für einen Test herangezogen:

| | |
|------------------------|----------------------------------|
| <i>Phoxinus</i> . . . | 30 Tiere, $\frac{1}{2}$ —3jährig |
| <i>Carassius</i> . . . | 5 Tiere, 4jährig |
| <i>Tinca</i> | 7 Tiere, 1—6jährig |
| <i>Gobio</i> | 5 Tiere, 2—3jährig |
| <i>Leuciscus</i> . . . | 1 Tier, 3jährig |
| <i>Cyprinus</i> . . . | 3 Tiere, 4jährig |
| <i>Anguilla</i> . . . | 2 Tiere, 5jährig |
| <i>Hemigrammus</i> . | 2 Tiere, 2jährig. |

Die Anwendung der von SEKI und MÜLLER benutzten Farbkonzentrationen (mit entsprechenden Bedingungen) ergab nur negative Resultate. Deshalb wurden Modifikationen in größerem Rahmen durchgeführt: Farbkonzentrationen von 0,2 bis 2,5%, mit und ohne Zusatz von physiologischer Kochsalzlösung, Einwirkungs-dauer 10—100 min, Temperaturen der Farblösung von +10 bis +35° C. Dabei wurden die Tiere lebend in die Farblösung eingesetzt, wenn es sich um niedrige Konzentrationen handelte. (Trypanblau in Konzentrationen bis zu etwa 0,5% wirkt kaum toxisch.) Bei hohen Konzentrationen wurde den narkotisierten Tieren die Farblösung entweder in die vordere Nasenöffnung einpipettiert, oder aber subcutan in unmittelbarer Nähe der Riechgrube und bei 3 Exemplaren ins Herz injiziert. Für supravitale Färbungen wurden abgeschnittene Köpfe oder herauspräparierte Geruchsorgane in die Farblösung eingelegt. Fixiert wurde nach ROMÉIS und in „Susa“.

Auch unter diesen Bedingungen war in keinem Falle eine bevorzugte Anfärbung von Zellen des Riechepithels im Sinne der Resultate von SEKI und MÜLLER festzustellen. Bei kurzer Färbezeit und geringer Konzentration drangen nur Spuren des Farbstoffes in die peripheren Abschnitte des Riechepithels. Längere Färbezeiten und stärkere Farbstoffkonzentrationen ergaben — insbesondere bei Kochsalzzugaben bis zu 2% — ein bedeutend besseres Eindringen des Farbstoffes. Er wird dann jedoch vornehmlich in den Schleimzellen, im Bindegewebe, in der Muskulatur und auch in den größeren Nerven gespeichert. Innerhalb des Epithels kommt nur eine diffuse Verteilung zustande. In vereinzelt Fällen sind Zellkerne und periphere Fortsätze tief tingiert. Jedoch konnte nicht eindeutig festgestellt werden, ob es sich dabei um Stütz-zellen oder Rezeptoren handelt.

Die Gründe für die negativen Ergebnisse der Trypanblaufärbungen sind nicht klar ersichtlich. Berücksichtigt man, daß der Farbstoff in alle Gewebekategorien, mit Ausnahme des Riechepithels, gut eingedrungen war, so liegt es nahe anzunehmen, daß entweder die periphere Grenzmembran (Kittleistenssubstanz) oder aber der dicke und sich stetig erneuernde Schleimfilm (auf der Epitheloberfläche) — vielleicht sogar beides zusammen — das Eindiffundieren der Farbe stark hemmen. Andererseits dürfte es sicher sein, daß die Affinität der Riechepithelzellen (bei Fischen) zu Trypanblau gering ist. Selbst bei Objekten, in denen der Farbstoff durch das Bindegewebe der Riechgrube von basal in das

Epithel eingedrungen war, kommt es zu keiner Kernfärbung in Stützzellen und Rezeptoren.

Im Anschluß an die Trypanblaufärbungen wurden weitere Vitalfarbstoffe auf ihre Brauchbarkeit zur Darstellung von Rezeptoren getestet: Neutralrot, Nilblausulfat, Janusgrün und Methylenblau. Dabei konnte festgestellt werden, daß Neutralrot, Nilblausulfat und Methylenblau in wesentlich stärkerem Maße in das Riechepithel eindringen als Trypanblau. Im Gegensatz zum Trypanblau färben diese Stoffe definitive Elemente des Riechepithels, also Kerne und Protoplasma der verschiedenen Zellarten. Jedoch ließ sich nicht feststellen, daß die Rezeptoren die Farbstoffe in anderer Weise speichern als Stützzellen und Basalzellen.

III. Spezielle Untersuchungen

1. Elritze (*Phoxinus phoxinus* L.)

Es wurden insgesamt 20 Tiere aller Altersgruppen untersucht.

a) Die morphologischen Verhältnisse des Geruchsorgans der Elritze sind bereits im Detail beschrieben (VON FRISCH, 1924; TEICHMANN 1954). Es liegt ein Faltensystem vor wie es für alle einheimischen Cypriniden typisch ist: eine Doppelreihe von Lamellen oder Falten, die von einer langgestreckten Mittelraphe ausgehen. Dabei sind die caudalen (ältesten) Falten radiär angeordnet. Ihre dorsalen, freien Teile sind gekrümmt fingerförmig verlängert und werden schon äußerlich durch die hintere Öffnung, in die sie hineinragen, sichtbar (Abb. 50 a). Maximal sind 15 bis 16 Falten ausgebildet (3.—4. Lebensjahr). Ausnahmsweise konnten in einem Fall 20 Falten gezählt werden.

b) Auf den Falten sind 2 Epithelsorten vertreten: Indifferentes Epithel, das aus Basalzellen und Flimmerzellen aufgebaut ist und olfaktorisches Sinnesepithel. Beide Epithelien sind scharf gegeneinander abgesetzt. Grundsätzlich muß dazu bemerkt werden, daß das Flimmerepithel ein zusammenhängendes Gewebe darstellt, in das Sinnesepithelbezirke als rundliche Inseln eingestreut sind (Abb. 3, 4, 6). Die Mittelraphe ist nur mit indifferentem Epithel bekleidet.

Die für das indifferente Epithel typischen Flimmerzellen sind von zylindrischer bis umgekehrt kegelförmiger Gestalt (Abb. 5). Ihre länglichen Kerne liegen auf verschiedener Höhe. Nur ein Teil dieser Zellen weist einen basalen Fortsatz auf, der zwischen den Basalzellen hindurch zur Basalmembran zieht und dort mit einer trompetenförmigen Verbreiterung aufsitzt. Die Länge der Flimmerhärchen (7μ) ist konstant im gesamten Bereich des Faltensystems. Sie ragen durch eine dünne, aus Kittleistensubstanz bestehende Abschlußmembran (Dicke bis $0,5\mu$), die sich, wie auch bei verschiedenen anderen untersuchten Arten, färbereich gut darstellen läßt.

Schleimbecherzellen treten nur im indifferenten Epithel auf. Hier stehen sie oft in Gruppen zu 10—30 dicht zusammen. Außerdem finden sich im indifferenten Epithel kolbenförmige Zellen von der Größe der Schleimbecherzellen. Ihr runder Kern liegt im basalen Abschnitt des Zellkörpers. Das Protoplasma des apikalen Zellteils enthält längliche, in Richtung der Zellängsachse zu Reihen angeordnete Einschlüsse, die sich mit Anilinblau-Orange tiefblau anfärben.

Die Dicke des indifferenten Epithels schwankt in den einzelnen Faltenregionen zwischen 35 und 60 μ . Sie ist am größten im Bereich der Faltenseiten.

Das Riechepithel ist — wie vorher schon erwähnt — in Form kleiner, vollkommen getrennter Bezirke (Inseln)

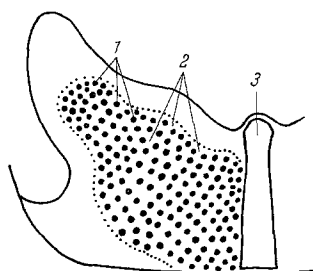


Abb. 3

Abb. 3. *Phoxinus*. Verteilung der Riechinseln auf einer Riechfalte. 1 Riechinseln; 2 indifferentes Epithel; 3 Mittelraphe

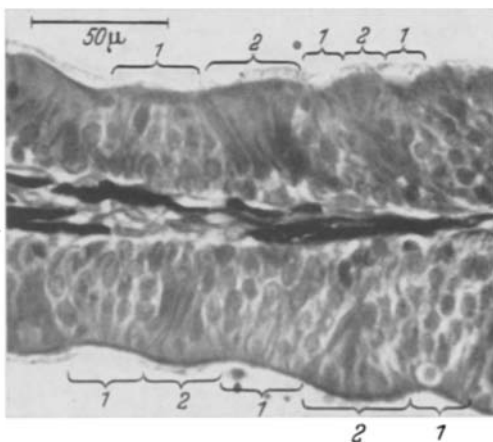


Abb. 4

Abb. 4. *Phoxinus*. Teil einer Riechfalte im Schnitt. Säurealizarinblau. 1 Riechinseln; 2 indifferentes Epithel; 3 Bindegewebe

in das indifferente Epithel eingestreut. Gruppen von dicht stehenden Rezeptoren, zwischen denen nur Stützzellen eingebaut sind, bilden tönchenförmige Bündel (Abb. 5 u. 6). Da die Riechinseln leicht eingesenkt sind, erscheint hier die Epitheloberfläche im Schnitt gewellt (Abb. 4). Die Rezeptoreinseln sind auf folgende Faltenbezirke beschränkt: Faltenseiten, medianer Teil der Faltentäler, mediane Faltenansätze (Abb. 3).

Bei jüngeren Tieren variiert die Größe der Inseln (bzw. die Zahl der Rezeptoren pro Insel) nur wenig. Dagegen sind auf den caudalen Falten adulter Tiere, neben Riechinseln normaler Größe, vereinzelt wesentlich breitere Inseln vorhanden. Diese großen Inseln entstehen vermutlich durch Vereinigung von 2 oder mehr kleineren Inseln. Das bedeutet, daß bei älteren Falten die Neigung besteht, ein kontinuierliches Riechepithel zu erzeugen.

Die Bildungsstellen für neue Rezeptoreinseln liegen im Bereich der ventralen und medianen Faltenansätze. Hier wurden bei allen Falten auffallend kleine Rezeptorengruppen festgestellt, die durch wenige, dicht stehende, indifferente Epithelzellen getrennt sind.

Die Rezeptoren haben ausnahmslos spindelförmige Gestalt (Abb. 5). Verschiedene Typen konnten *nicht* nachgewiesen werden. Die schlanken, nach der Peripherie an Dicke abnehmenden apikalen Fortsätze sind je nach der Lage des Kerns verschieden lang. Nahe der Peripherie des Epithels verdicken sie sich keulenförmig und ragen mit einem Endbläschen (Vesicula olfactoria) über die Oberfläche hinaus (Abb. 5). Jedes Endbläs-

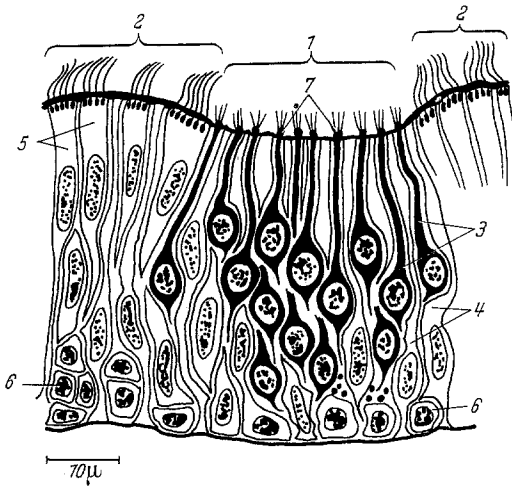


Abb. 5

Abb. 5. *Phoxinus*. Einzelne Riechinsel, Feinbau. 1 Riechepithel; 2 indifferentes Epithel; 3 Rezeptoren; 4 Stützzellen; 5 Flimmerzellen; 6 Basalzellen; 7 Vesiculae olfactoriae mit Sinneshärchen

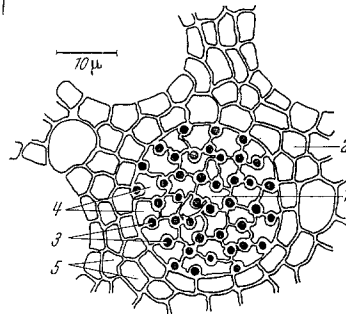


Abb. 6

Abb. 6. *Phoxinus*. Riechinsel im Flächenschnitt (schematisch). Zahlen s. Abb. 5

chen trägt mehrere kurze, meist gespreizt stehende Sinneshärchen (Länge $2,5-3\ \mu$). Eine durch Anfärbung darstellbare Abschlußmembran konnte nicht nachgewiesen werden. Die Zellkörper der außen in den Inseln sitzenden Rezeptoren erstrecken sich bogenförmig von der Basalmembran bis zur Peripherie (Abb. 5). Die seitliche Abrundung der Inseln (Abb. 4) kommt durch Einbau „neuer“ Rezeptoren zustande. Von einem bestimmten Zeitpunkt an ändert sich die Zahl der Basalzellen einer Insel vermutlich nicht mehr. Die Zahl der Rezeptoren nimmt jedoch zu, wobei dieselben streng konzentriert in dem vorbestimmten Bezirk bleiben. Junge Inseln, die nur wenige Rezeptoren enthalten, sind seitlich nicht oder nur wenig abgerundet.

Die Aufteilung des Riechepithels (Abb. 3, 4) in isolierte, fast regelmäßig angeordnete Bezirke (Inseln) ermöglicht bei *Phoxinus* eine quantitative Erfassung der Rezeptoren. Da für Fische bisher keine Angaben

über die Gesamtzahl der Geruchsrezeptoren eines Individuums vorliegen, wurden Auszählungen durchgeführt. Zu diesem Zwecke mußten die Zahl der Inseln pro Geruchsorgan, sowie die Zahl der Rezeptoren pro Insel erfaßt werden. Durch vergleichende Zählungen an Schnittpräparaten und Totalpräparaten (s. Material und Methodik) konnte die Summe der auf den Riechfalten vorhandenen Riechinseln ermittelt werden. Die Auszählung, sowohl der Rezeptorenkerne als auch der Vesiculae olfactoriae, lieferte annähernd übereinstimmende Ergebnisse, so daß eine quantitative Erfassung der Rezeptoren gewährleistet war.

Die meisten Inseln (ca. 90%) sind von mittlerer Größe. Bei den übrigen handelt es sich um die kleinen Inseln des Neubildungsbereichs und um die großen Inseln der älteren Falten.

Für die quantitativen Untersuchungen wurden 2 verschieden alte Tiere herangezogen:

Nr. 1 — mit 13 Falten im linken — und 14 im rechten Organ.

Nr. 2 — mit 16 Falten im linken — und 16 im rechten Organ.

Im folgenden sind die Ergebnisse für das Tier Nr. 2 zusammenfassend wiedergegeben:

Zahl der Inseln auf den einzelnen Falten:

| | Linkes Organ | | Rechtes Organ | |
|---------|--------------|------|---------------|------|
| | | | | |
| Rostral | 20 | 18 | 29 | 16 |
| | 33 | 49 | 46 | 25 |
| | 55 | 72 | 59 | 49 |
| | 125 | 96 | 117 | 102 |
| | 258 | 189 | 195 | 207 |
| | 297 | 257 | 238 | 191 |
| Caudal | 304 | 341 | 345 | 312 |
| | 326 | 305 | 372 | 328 |
| | 1418 | 1327 | 1401 | 1230 |

Gesamtzahl der Inseln für beide Organe: 5376

Zahl der Rezeptoren pro Insel:

| | Kleine Inseln | Inseln mittlerer Größe | Große Inseln |
|--------------------|---------------|------------------------|--------------|
| Mittlerer Wert . . | 10—20 | 200 | 500 |

Als Summe der Geruchsrezeptoren für das Tier Nr. 2 ergibt sich daraus rund 1 Million.

Für das Tier Nr. 1 wurde, entsprechend der geringeren Faltenzahl, eine niedrigere Summe der Rezeptoren ermittelt: rund 900 000.

In den Riechinseln sind die Basalzellen einreihig angeordnet. Sie stehen jedoch dichter als die 2—3reihig angeordneten Basalzellen des indifferenten Epithels.

Die erste Sämmlung der afferenten Rezeptorenfasern zu Fila olfactoria erfolgt bereits im Epithel unmittelbar über oder in der Basalzellenzone. Von einer Riechinsel treten 1—3 Fila olfactoria (Nervenzweige 4. Ordnung) ins Bindegewebe aus. Diese finden nach kurzem schrägem Verlauf „Anschluß“ an Zweige 3. Ordnung. Von jeder Faltenseite werden die Zweige 3. Ordnung zu je einem Zweig 2. Ordnung gesammelt. Im Bindegewebe des basalmedianen Faltenansatzes vereinigen sich die beiden Zweige 2. Ordnung zu einem Zweig 1. Ordnung (Abb. 7).

Die einzelnen Zweige 1. Ordnung der linken Faltenreihe bilden zusammen, ebenso wie die entsprechenden Zweige der rechten Faltenreihe, einen der beiden Stämme des Tractus olfactorius (Abb. 8).

Bei älteren Falten ziehen die Zweige 2. und 3. Ordnung aus dem Bereich der

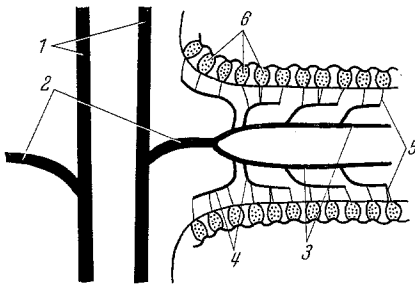


Abb. 7

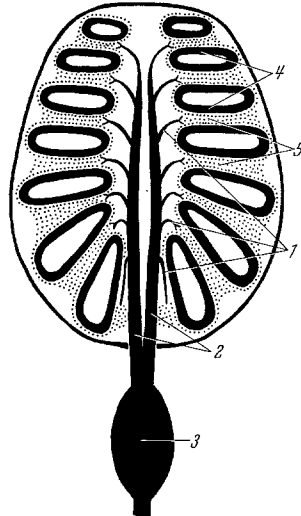


Abb. 8

Abb. 7. *Phoxinus*. Ableitungssystem der Geruchsnerven einer Falte (schematisch). 1 Stämme des Tractus olfactorius; 2 Olfactoriuszweige 1. Ordnung; 3 Zweige 2. Ordnung; 4 Zweige 3. Ordnung; 5 Fila olfactoria; 6 Riechinseln

Abb. 8. *Phoxinus*. Ableitungssystem der Geruchsnerven eines Organs. 1 Olfactoriuszweige 1. Ordnung; 2 die beiden Stämme des Tractus olfactorius; 3 Bulbus olfactorius; 4 Riechfaltenepithel; 5 Faltenbindegewebe

medianen Faltenansätze unmittelbar zu einen Olfactoriusstamm. Die zunächst parallel nach caudal verlaufenden Stämme treffen erst hinter dem Geruchsorgan zusammen, um unmittelbar danach in den Bulbus olfactorius einzutreten (Abb. 8). Bei *Phoxinus* ist der Bulbus relativ größer als bei anderen Cypriniden, wie *Carassius*, *Cyprinus*, *Tinca*, *Leuciscus* und *Gobio*.

Nach meinen Untersuchungen ist der rostrale Zuwachsabschnitt für „neue“ Riechfalten auch bei älteren Tieren in Tätigkeit. Das noch nicht aufgeteilte Riechepithel enthält nur wenige Rezeptoren. Die Epitheloberfläche ist nicht gewellt, so wie es für bestimmte Bereiche der größeren Falten typisch ist.

Der bindegewebige Anteil der Falten hat eine geringe Breite im Vergleich zur Epitheldicke (Abb. 4). Die eingelagerten Nerven, Gefäße, Capillaren und Pigmentzellen sind jeweils nur von wenigen Bindegewebsfasern umgeben.

Die Blutversorgung des Organs wird durch ein größeres Gefäß gewährleistet, das basal im Bindegewebe der Mittellaphe nach rostral zieht und sich regelmäßig verzweigt. Zahlreiche Kapillaren liegen der Basalmembran des Epithels dicht an. Möglicherweise erfolgt die Ernährung des Epithels über die Stützzellen, die mit ihren Fortsätzen der Basalmembran aufsitzen. Oft befinden sich mehrere, dicht stehende Stützzellen einer Kapillare direkt gegenüber. Dabei sind Stützzellenfüßchen und Kapillare lediglich durch die dünne Basalmembran getrennt.

2. Karpfen (*Cyprinus carpio* L.)

a) Der morphologische Bau des Geruchsorgans dieser Art ist ähnlich wie bei *Phoxinus*.

b) Bei der Untersuchung des Riechepithelfeinbaus von *Cyprinus* stellte sich heraus, daß das Sinnesepithel, wie auch bei *Phoxinus*, in Form kleiner Inseln in das indifferente Epithel eingestreut ist. Die Verteilung der Inseln auf den Falten entspricht den Verhältnissen bei *Phoxinus*. Die Dicke des Riechepithels ist jedoch wesentlich größer (70—90 μ , gegenüber 35—55 μ bei *Phoxinus*). Die Rezeptorenkerne sind meist in Richtung auf den peripheren Fortsatz zu einer kurzen Spitze ausgezogen. Sie lassen sich deshalb leicht von den Kernen der Stützzellen und Flimmerzellen unterscheiden. Anders als bei *Phoxinus* sind sie locker und auf breiterer (mittlerer) Epithelzone angeordnet, was wohl mit der größeren Epitheldicke zusammenhängen dürfte. Nur wenige, äußerst schlanke Flimmerzellen isolieren die Riechepithelinseln (Abb. 9). Die länglichen Kerne der Stützzellen bilden eine für beide Epithelien durchgehende, regelmäßige Reihe, die dicht über der Basalzellenzone liegt (Abb. 9).

In Faltenregionen, die Riechepithelinseln tragen, (Faltenseiten, mediane Faltenansätze) sind nur wenige Schleimbecherzellen vorhanden. Sie sitzen hier oft an der Grenze zwischen Riechepithelinseln und Flimmerepithel.

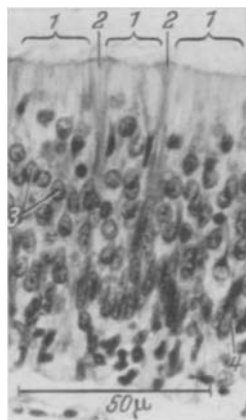


Abb. 9. *Cyprinus*. Riechinseln im Schnitt. Säurealizarinblau. 1 Riechinseln; 2 indifferentes Epithel; 3 Rezeptorenkerne; 4 Stützzellenkerne

Der intraepitheliale Verlauf der afferenten Rezeptorenfortsätze, der Austritt der Fila olfactoria aus dem Epithel, ihr Verlauf im Bindegewebe der Falten und ihre Sammlung zu größeren Nervenzweigen ist ähnlich wie bei *Phoxinus*.

3. Karausche (*Carassius carassius* L.)

4. Schleie (*Tinca tinca* L.)

Als weitere Vertreter der Familie Cyprinidae wurden *Tinca tinca* und *Carassius carassius* untersucht. Es konnte festgestellt werden, daß die Geruchsorgane auch dieser beiden Arten in Morphologie und Histologie gegenüber *Phoxinus* keine bedeutsamen Abweichungen aufweisen.

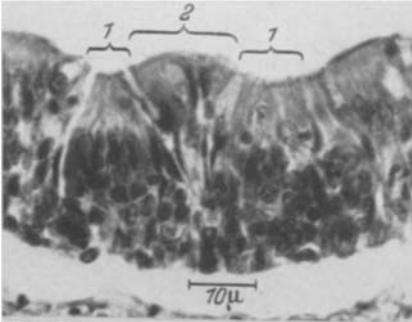


Abb. 10. *Tinca*. Zwei Riechinseln im Schnitt. Molybdänhämatoxylin nach HELD. Zahlen siehe Abb. 9

Das Riechepithel ist ebenfalls aufgeteilt und in Gestalt kleiner Inseln in das indifferente Epithel der Riechfalten eingestreut. Die indifferenten Epithelbezirke, welche die einzelnen Riechepithelinseln isolieren, sind bei *Tinca* stärker erhoben als bei *Carassius*. Im Schnitt äußert sich dies als ausgeprägtere Wellung der Epitheloberfläche (Abb. 10).

Nach diesen Befunden an den 4 Cyprinidenarten wäre eine gewisse Einheitlichkeit im histologischen Aufbau des Riechepithels der Cyprinidae zu erwarten.

5. Regenbogenforelle (*Salmo gairdnerii* RICH)

6. Bachforelle (*Salmo trutta forma fario* L.)

Diese beiden Forellenarten ließen keinerlei erwähnenswerte morphologische und mikroanatomische Unterschiede im Bau des Geruchsorgans erkennen, so daß sie zusammen behandelt werden können. Von allen Altersgruppen wurden jeweils mehrere Tiere untersucht.

a) Die Entwicklung des Organs erfolgt relativ schnell. Bereits im Alter von 1—1½ Jahren sind 14—16 Falten deutlich ausgebildet (TERCHMANN 1954). Während des 1. Jahres wachsen die mittleren Falten fast gleichzeitig aus, nachdem allerdings die hinteren (ältesten) Falten bereits eine bestimmte Größe haben. Die Bildung weiterer Falten verläuft nur langsam. Bis zum 4. Lebensjahr werden höchstens noch 2—4 zusätzliche Falten „angebaut“. Die Vergrößerung der Faltenoberfläche geschieht vor allem durch Höhenwachstum der caudalen und mittleren Falten. Dabei nehmen die caudalen Falten eine gekrümmt fingerförmige

Gestalt an und ragen schließlich in die hintere Öffnung hinein (vgl. Phoxinus). Die rostral lokalisierten Falten wachsen zwar auch in die Höhe, doch erreichen sie nicht die Größe der caudalen und mittleren Falten. Während des 2. und 3. Jahres bildet sich eine zum Teil regelmäßige sekundäre Fältelung, vornehmlich auf den ältesten Falten. Ähnliche Verhältnisse wurden von DOGIEL (1887) für *Acipenser* sowie von PFEIFFER (1963) für *Oncorhynchus* beschrieben.

b) Das Riechepithel ist kontinuierlich (Abb. 11), im Gegensatz zum aufgeteilten Riechepithel der 4 Cyprinidenarten. Während bei Jungtieren (etwa bis zum Alter von 3 Monaten) Riechepithel und indifferentes Epithel eine Übergangszone aufweisen, sind die beiden Epithelien bei älteren Tieren deutlich gegeneinander abgesetzt (Abb. 11).

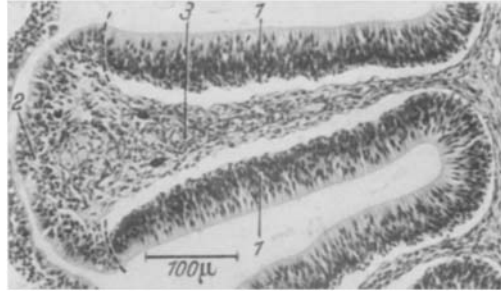


Abb. 11. *Salmo*. Einzelne Riechfalte im Schnitt. Eisenhämatoxylin nach WEIGERT. An der breitesten Stelle der Falte die Grenze (angedeutet) zwischen dem kontinuierlichen Riechepithel und indifferentem Epithel. 1 Riechepithel; 2 indifferentes Epithel; 3 Faltenbindegewebe

Das Riechepithel ist beschränkt auf die Faltenseiten, die medianen Faltenansätze (Abb. 11) und die medianen Teile der Faltentäler. Bei den oben erwähnten jüngeren Tieren ist der Riechepithelanteil im Verhältnis zur Gesamtfaltenoberfläche wesentlich größer als bei älteren

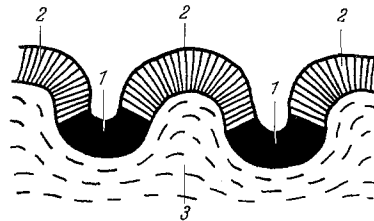


Abb. 12. *Salmo*. Sekundäre Falten auf einer Riechfalte (schematischer Querschnitt). Zahlen wie in Abb. 11

Tieren. Dies hängt damit zusammen, daß sich mit zunehmendem Alter der Anteil des indifferenten Epithels in stärkerem Maße vergrößert als der Anteil des Riechepithels. Hinzu kommt noch eine sekundäre Faltenbildung auf den einzelnen „primären“ Falten, insbesondere auf den caudalen, also ältesten Falten (TEICHMANN 1954). Diese zusätzliche Faltenbildung setzt dann ein, wenn alle „primären“ Falten ausgewachsen sind. Durch die sekundäre Fältelung wird kaum eine Riechfeldvergrößerung erzielt, da die Rücken der sekundären Falten ausnahmslos von indifferentem Epithel bekleidet sind (Abb. 12). Hingegen erfolgt eine weitere relative Zunahme des indifferenten Epithels. PFEIFFER (1963) stellte fest, daß es sich bei dem Abschlußgewebe der sekundären Falten von

Oncorhynchus nicht um Riechepithel, sondern auch um indifferentes Schleimepithel handelt.

Am Aufbau des mehrschichtigen indifferenten Epithels sind außer Basalzellen zwei weitere Zellarten beteiligt: gedrungene Flimmerzellen mit rundem Kern, welche die äußere Schicht bilden und verschiedenartig gestaltete Zellen (mit basalem Fortsatz), die 2—3schichtig zwischen der Basalzellschicht und Flimmerzellschicht angeordnet sind. Im Bereich zwischen Basalzellen und den übrigen Schichten befinden sich bei älteren Tieren an vielen Stellen größere vakuolenartige Interzellularen. Schleimzellen sind im indifferenten Epithel aller Faltenbezirke vorhanden. Teilweise stehen sie im reifen Zustand in größeren Gruppen (bis zu 20 und mehr).

Das einschichtige Riechepithel zeigt beim Vergleich jüngerer mit älteren Tieren bemerkenswerte Unterschiede, auf die näher eingegangen werden soll:

Bei jüngeren Tieren (Alter bis zu 1½ Jahre) wurden zwei deutlich getrennte Kernzonen festgestellt. Eine apikale Zone enthält in fast regelmäßig einreihiger Anordnung die länglichen Kerne nur von Rezeptoren (Abb. 13 a). Diese haben sehr viel Ähnlichkeit mit den von DOGIEL beim Hecht und Stör nachgewiesenen stäbchenförmigen Sinneszellen. Ihr peripherer Fortsatz zieht völlig gerade bis zur Epitheloberfläche. Er färbt sich mit Säurealizarinblau, Molybdänhämatoxylin nach HELD und Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN ebenso intensiv an, wie die länglichen Kerne. Die Fortsätze enden mit einer kleinen Verdickung (Vesicula olfactoria), die über die Epitheloberfläche hinausragt und mit mehreren Sinneshärchen versehen ist (Abb. 13 a). Mit einigem Abstand folgt nach basal eine zweite Zone, die in dichter mehrreihiger Anordnung längliche Kerne von Stützzellen und Flimmerzellen, sowie ovale Kerne von Rezeptoren gemischt enthält. Den größten Anteil der 2. Kernzone bilden jedoch die Kerne von Flimmerzellen und Stützzellen. Flimmerzellenkerne finden sich vornehmlich im äußeren Teil dieser 2. Zone, Stützzellenkerne im inneren Teil, während die Kerne der Rezeptoren dazwischen liegen. Die Rezeptoren der 2. Kernzone haben einen wesentlich dünneren, aber auch längeren peripheren Fortsatz als die stäbchenförmigen Rezeptoren der 1. Zone. Die Fortsätze ziehen in leicht gewundenem Verlauf bis zur Epitheloberfläche (Abb. 13 a), wobei sie sich der Gestalt der übrigen Zellen anpassen. Sie enden in ähnlicher Weise wie die Riechstäbchen. Ihrer schlankeren Gestalt zufolge können diese Rezeptoren als spindelförmige Riechsinneszellen bezeichnet werden. Im Gegensatz zu den Riechstäbchen treten an den Fortsätzen der spindelförmigen Rezeptoren variköse Anschwellungen auf.

Im Riechepithel älterer Tiere greifen die bei jüngeren Tieren getrennten Kernzonen ineinander und bilden eine fast einheitliche, breitere

Zone (Abb. 13b). Kerne von Riechstäbchen liegen teilweise tiefer im Epithel als bei jüngeren Tieren. Andererseits liegen Kerne von spindelförmigen Rezeptoren höher als Kerne von Riechstäbchen. Außerdem sind in dem bei jüngeren Tieren ursprünglich kernfreien, apikalen Epithelbereich Kerne von Flimmerzellen vertreten.

Vergleicht man den zahlenmäßigen Anteil von Riechstäbchen und Riechspindeln, so ergibt sich bei jüngeren Tieren ein Verhältnis von etwa 3:1, bei älteren Tieren ein Verhältnis von 1:2 bis 1:3. Dies würde bedeuten, daß mit zunehmendem Alter (im Zusammenhang mit der

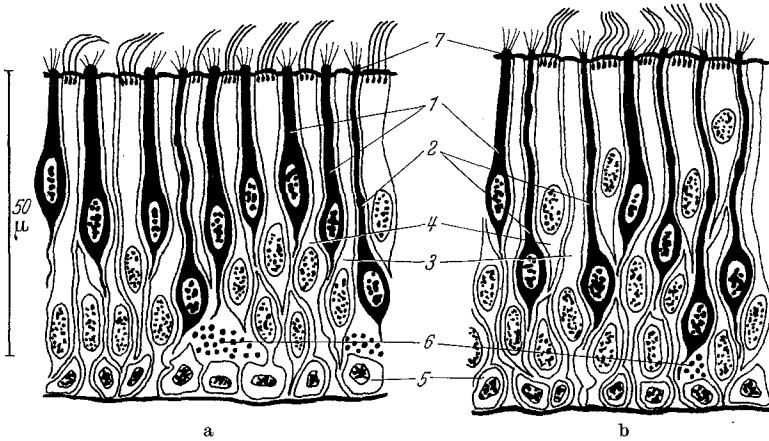


Abb. 13 a u. b. *Salmo*. Riechepithelfeinbau. a Einjähriges Tier; b dreijähriges Tier. 1 Riechstäbchen; 2 Riechspindeln; 3 Stützstellen; 4 Flimmerzellen; 5 Basalzellen; 6 intraepitheliale Nervenbündel (quer); 7 Vesiculae olfactoriae mit Sinneshärchen

Riechfeldvergrößerung) vornehmlich Riechspindeln gebildet und eingebaut werden, da die Gesamtdichte der Rezeptoren annähernd konstant bleibt.

Neben dem gestaltlichen Unterschied der beiden Rezeptortypen ist ihr abweichendes Verhalten zu den erwähnten Farbstoffen bemerkenswert. Gegenüber der gleichmäßig intensiven Totalfärbung der Riechstäbchen (Kern, Pericaryon, peripherer und sogar zentraler Fortsatz), beschränkt sich die Färbung der Riechspindeln auf das Perikaryon und Teile des peripheren Fortsatzes.

Die zentralen Fortsätze der Rezeptoren biegen unmittelbar über der Basalzellenzone rechtwinklig um und bilden lockere, intraepitheliale Nervenbündel von unterschiedlicher Länge und Dicke. Meist vereinigen sich mehrere kleine Bündel, noch innerhalb des Epithels, zu einem kompakteren Nervenstämmchen (Filum olfactorium), das ins Bindegewebe zieht. Teilweise sind Fila olfactoria die Fortsetzungen einzelner, dickerer Bündel. Das Ableitungssystem der größeren olfaktorischen Nerven in den Falten ist ähnlich wie bei *Phoxinus*.

Auch das Riechepithel enthält Schleimbecherzellen, allerdings in geringerer Dichte als das indifferente Epithel. Größere Abschnitte der Faltnenseiten sind sogar völlig frei von Schleimzellen. Auf den caudalen Falten bilden sie oft weit auseinanderstehende Gruppen. Vergleichende Untersuchungen an älteren Tieren erwiesen, daß es offenbar im Bereich dieser Schleimzelleninseln zur sekundären Faltenbildung kommt.

7. Aal (*Anguilla anguilla* L.)

Folgendes Material wurde untersucht:

Eine größere Anzahl von Pigmentaalen, Länge — ca. 10 cm, 3 noch nicht adulte Tiere von 35—45 cm Länge, 1 wahrscheinlich adultes Tier, Länge — 92 cm. Glasaale standen leider nicht zur Verfügung.

Die ontogenetische Entwicklung des Geruchsorgans von *Anguilla* ist bereits von LAIBACH (1937) behandelt worden. Bis auf verschiedene Einzelheiten stimmen die Ergebnisse mit den eigenen überein. Die abweichenden, sowie zusätzlichen Befunde zur Morphologie werden u.a. kurz dargelegt. Zum Zwecke eines Vergleichs mit anderen Arten war es notwendig, die histologischen Ergebnisse von LAIBACH zu ergänzen.

a) Entgegen dem Befund von LAIBACH konnte festgestellt werden, daß beim adulten Flußaal nicht alle Falten eines Organs der Raphe oder Medianleiste gegenständig ansitzen. Nur die ersten 14—16 caudalen Falten sind gegenständig. Die nach rostral folgenden Falten inserieren alternierend an der Medianleiste bis zum Vorderende der Faltdoppelseihe. Bei Glasaalen und jüngeren Pigmentaalen zeigen die 12—16 vorhandenen Falten alle einen paarweisen Ansatz. Offenbar erfolgt von einem bestimmten Zeitpunkt an das Auswachsen junger Falten an ihren rostralen Bildungsstellen nicht mehr gleichzeitig und paarweise.

Die Falten des caudalen Drittels der doppelten Faltenreihe sind schräg nach hinten geneigt. Dagegen erheben sich die Falten des restlichen Teils senkrecht vom Grubenboden. Außerdem zeigen diese geneigten Falten eine starke Krümmung oder Wölbung, die besonders bei den radiär abgelenkten caudalen Falten zum Ausdruck kommt. Ähnlich wie bei *Ictalurus*, sind die caudalen Falten des linken Organs in Rechtsdrehung, die des rechten Organs in Linksdrehung abgebogen.

b) Die Riechfalten von *Anguilla* sind *nicht* total von dem kontinuierlichen Riechepithel bedeckt. Sein relativer Anteil an der Gesamtoberfläche der Falten ist jedoch größer als bei den übrigen untersuchten Arten (s. auch TEICHMANN 1954). Riechepithel befindet sich auf den Faltnenseiten, den medianen Faltenansätzen, sowie Teilen der Falten-täler und -rücken (Abb. 14). Alle übrigen Regionen tragen indifferentes Epithel. Bei Jungtieren (bis 5 Jahre) sind auch die Faltenrücken größtenteils mit Riechepithel bedeckt. Die beiden Epithelien gehen kontinuierlich ineinander über (Abb. 16).

Das mehrschichtige, indifferente Epithel weist bei konstant gleichem Bau eine sehr unterschiedliche Dicke auf (15—35 μ). Seine periphere Zellschicht wird aus gedrungenen Flimmerzellen mit rundlichen Kernen gebildet. Nach basal folgen 2—3 Schichten abgeflachter Zellen mit länglichen Kernen. Ein Teil dieser Zellen hat schlanke basale Fortsätze,

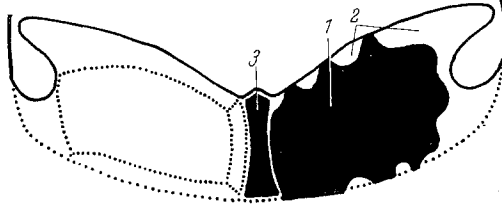


Abb. 14. *Anguilla*. Zwei gegenüberliegende Riechfalten im Profil. Links: Die verschiedenen Faltenbezirke (siehe Abb. 2), rechts: Riechepithelverbreitung. 1 Riechepithel; 2 indifferentes Epithel; 3 Mittelraphe

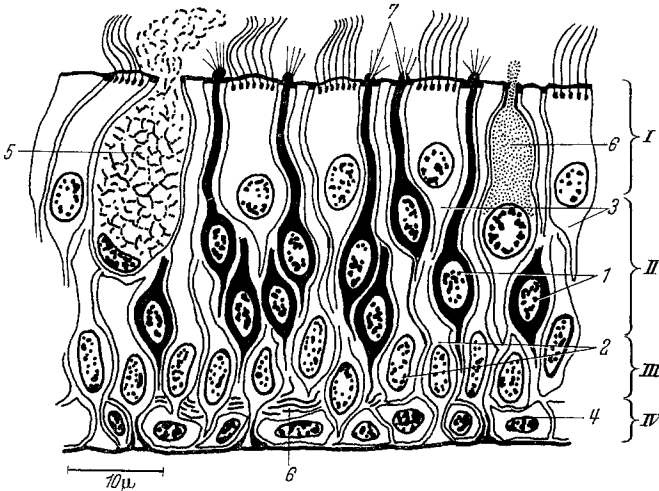


Abb. 15. *Anguilla*. Riechepithelfeinbau. 1 Rezeptoren; 2 Stützzellen; 3 Flimmerzellen; 4 Basalzellen; 5 Schleimbecherzelle; 6 kolbenförmige Sekretzelle; 7 Vesiculæ olfactoriæ mit Sinneshärchen. I Zone der Flimmerzellenkerne; II Zone der Rezeptorenkerne; III Zone der Stützzellenkerne; IV Zone der Basalzellen

die der Basalmembran aufsitzen. Die Basalzellen sind mehrreihig angeordnet. Beim Übergang zum Riechepithel wird die Basalzellenzone einreihig. Zwischen den Flimmerzellen stehen in unregelmäßiger Verteilung Schleimbecherzellen.

Das Riechepithel ist einschichtig. Folgende Zellarten sind an seinem Aufbau beteiligt: Rezeptoren, Stützzellen, Flimmerzellen, Basalzellen, Schleimbecherzellen und kolbenförmige Sekretzellen (Abb. 15).

Die schlanken Flimmerzellen liegen in dichter Anordnung apikal im Epithel. Ihre ovalen Kerne bilden eine auffallend regelmäßige, äußere

Reihe (Kernzone I, Abb. 15). Nur ein Teil der Flimmerzellen hat basale Fortsätze, die der Basalmembran aufsitzen (vgl. indifferentes Epithel). Im Bereich des Übergangs der beiden Epithelien nimmt in Richtung auf das Riechepithel die Länge der Flimmerzellen bei konstantem Durchmesser bis zu einem bestimmten Maße stetig zu (Abb. 16).

An die Flimmerzellenschicht schließt sich nach basal eine Zone (II) meist mehrreihig und dicht stehender Kerne an, die oval bis länglich geformt sind. Hierbei handelt es sich um die Rezeptorenkerne. Ganz

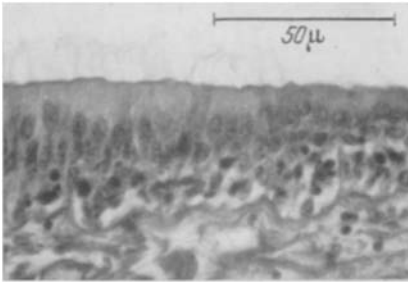


Abb. 16. *Anguilla*. Übergang Riechepithel (links) zum indifferenten Epithel (rechts). Säurealizarinblau

vereinzelt sind in diese Zone Stützzellenkerne eingestreut (Abb. 15). Die Rezeptoren haben ausnahmsweise spindelförmige Gestalt. Ihre peripheren Fortsätze, die zwischen den Flimmerzellen bis zur Peripherie ziehen, zeigen oft einen leicht gewundenen Verlauf. Ihre Dicke variiert zwischen 0,3 und 0,5 μ . Für eine Einteilung in verschiedene Typen sind jedoch keine weiteren Anhaltspunkte gegeben.

Anschwellungen an den Fortsätzen sind ohne Beziehung zur Länge und Dicke der Fortsätze. Ihre unterschiedlichen Dimensionen sind wohl abhängig von der Lage der betreffenden Kerne innerhalb der Kernzone. Nach LAIBACH, der ebenfalls keine verschiedenen Rezeptorentypen feststellen konnte, handelt es sich bei den Riechsinneszellen des Aals um eine „Zwischenform zu den Riechstäbchen“. Dieser Versuch einer Einordnung der Rezeptoren des Aals kann nicht diskutiert werden, solange vergleichende Untersuchungen über Rezeptorentypen bei einer größeren Zahl von Arten fehlen.

Die peripheren Fortsätze der Rezeptoren enden mit einer kleinen Verdickung, die etwas über die Epitheloberfläche hinausragt. Jede Verdickung trägt nach LAIBACH 4 Sinneshärchen. An einzelnen Rezeptoren wurden von mir aber auch 3 oder 5 Sinneshärchen festgestellt. Erst elektronenmikroskopische Untersuchungen dürften hier sichere Angaben ermöglichen. Die Sinneshärchen sind wesentlich kürzer als die Flimmerhärchen. Sie zeigen vielfach eine gespreizte, starre Stellung.

Im Gegensatz zu anderen Arten mit kontinuierlichem Riechepithel, (*Perca*, *Ictalurus*, *Salmo*, *Pleuronectes*, *Solea*, *Scomber*) ist bei *Anguilla* die Dichte der Rezeptoren in den verschiedenen Faltenregionen keineswegs gleich. Die größte Dichte ist im Bereich der zentralen Faltenansätze festzustellen. Sie nimmt dann ständig in Richtung auf die lateralen Faltenansätze bis etwa zur Faltenmitte ab. Von dort bis zum

Übergang Riechepithel — indifferentes Epithel sind die Rezeptoren in verschiedener Dichte vertreten. In der Übergangsregion zum indifferenten Epithel finden sich Rezeptoren nur noch vereinzelt.

Auf die Zone *II* der Rezeptorenkerne folgt nach basal eine einreihige Zone mit den ovalen Kernen von Stützzellen (Zone *III* — Abb. 15). Ihre schlanken, apikalen Fortsätze erreichen nicht alle die Oberfläche des Epithels. Die basalen Fortsätze ziehen meist bis zur Basalmembran und enden hier mit einer trompetenförmigen Verbreiterung. Bei einzelnen Stützzellen stehen ihre basalen Fortsätze mit Basalzellen in Verbindung (Abb. 15). An verschiedenen Stellen der Falten im Bereich des Riechepithels ist die sonst durchgehende und dichte (kontinuierliche) Reihe der Stützzellenkerne unterbrochen. Das heißt, hier sind Stützzellen nur vereinzelt eingebaut. Es handelt sich um Epithelbezirke, die eine geringere Dicke aufweisen und insbesondere bei den jüngeren Falten festzustellen sind. In diesen Regionen ist auch die Dichte der Rezeptoren gering, gegenüber etwa der auf den medianen Faltenansätzen. Anscheinend besteht ein bestimmter Zusammenhang im gleichzeitigen Auftreten von Rezeptoren und Stützzellen.

Den Abschluß des Riechepithels zum Bindegewebe bildet eine 1- bis 2schichtige Basalzellenzone (*IV* — Abb. 15). In Bereichen mit sehr dicht stehenden Rezeptoren ist sie nur einschichtig.

Schleimzellen sind im Epithel der zentralen Faltenansätze, sowie in größeren Bezirken der Faltenseiten nur äußerst spärlich vorhanden oder fehlen ganz. In den übrigen Bezirken stehen sie auch keineswegs dicht gedrängt, sondern zeigen eine lückenhaft weiträumige Anordnung. Im Verhältnis zur Epitheldicke weisen die Schleimzellen eine beachtliche Größe auf. Ihr Zellkörper, der in einzelnen Fällen eine schlanke Gestalt annehmen kann, erstreckt sich fast von der Zone der Stützzellenkerne bis zur Peripherie. Die Kerne liegen in Höhe der Rezeptorenkerne (Abb. 15).

Die vorher erwähnten kolbenförmigen Sekretzellen sind nur vereinzelt im Riechepithel enthalten (Abb. 15, 17). Sie sind auf die Epithelanteile der zentralen Faltenansätze beschränkt. Ihre Gestalt ist wesentlich schlanker als die der Schleimbecherzellen. Im Unterschied zu den Kernen der Schleimbecherzellen, sind die Kerne der kolbenförmigen

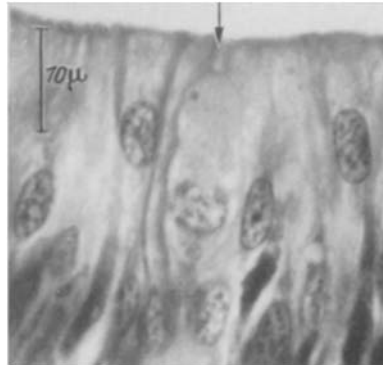


Abb. 17. *Anguilla*. Riechepithelausschnitt mit kolbenförmiger Sekretzelle (Pfeil). Säurealizarinblau-Anilinblau/Orange G

Sekretzellen rund und größer als jene. Sie liegen im mittleren Abschnitt des Zellkörpers, der nach basal als schmaler Fortsatz ausläuft und fast die Basalmembran erreicht. Im unreifen Zustand ist das apikale Ende der Zellen stumpf abgerundet. Dagegen ist in der Sekretionsphase ein schlanker Hals ausgebildet, der die Epitheloberfläche erreicht und sich dort öffnet (Abb. 15, 17). Das austretende Sekret zeigt mit den verschiedensten Schleimfärbemethoden nur eine sehr schwache Anfärbung. Es hat offenbar keinen mukösen Charakter. Nähere Untersuchungen wurden noch nicht angestellt. Bei jungen Tieren (3—5jährig) ließen sich die kolbenförmigen Sekretzellen nicht nachweisen.

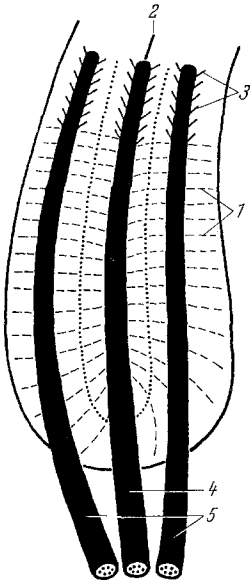


Abb. 18

Abb. 18. *Anguilla*. Ableitungssystem der Geruchsnerven eines Organs (schematisch). 1 Riechfalten (angedeutet); 2 Mittelraphe; 3 Olfaktoriuszweige 1. Ordnung; 4 medianer Olfaktoriusstamm; 5 die beiden lateralen Stämme

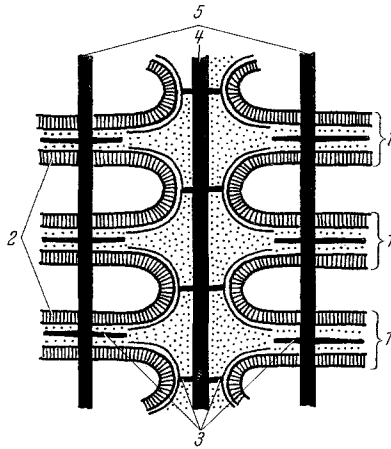


Abb. 19

Abb. 19. *Anguilla*. Ableitungssystem der Geruchsnerven von 3 Faltenpaaren (schematisch). 1 Riechfalten; 2 Riechepithel; 3, 4, 5 wie in Abb. 18

Zwischen der Kernzone der Stützzellen und den Basalzellen verlaufen die Bündel der zentralen Rezeptorenfortsätze parallel zur Basalzellenzone (Abb. 15). Als intraepitheliale Nervenbündel ziehen sie oft über eine größere Strecke, bevor sie zu mehreren vereinigt, als Fila olfactoria (Zweige 3. Ordnung) durch die Basalzellenzone schräg oder senkrecht ins Bindegewebe der Falten austreten. Dort werden sie nach kurzem Verlauf zu Zweigen 2. Ordnung zusammengeführt. Diese vereinigen sich zu größeren Zweigen 1. Ordnung. Für jede Falte (ausgenommen die jüngsten) existieren zwei Zweige 1. Ordnung, ein zentraler und ein lateraler Zweig. Der Verlauf der Zweige 1. Ordnung ist vertikal. Im Bindegewebe der ventralen Faltenansätze treffen die Zweige 1. Ordnung auf

einen der Olfaktoriusstämme (Abb. 18, 19), welche dann das Geruchsorgan verlassen. In diesem Punkt unterscheidet sich das Ableitungssystem der Rezeptorenfasern bei *Anguilla* von dem aller übrigen untersuchten Teleosteer-Arten. Es sind nämlich nicht wie dort 2, sondern 3 Olfaktoriusstämme vorhanden (für jeden Anteil des paarigen Geruchsorgans). Der mittlere Stamm sammelt von jeder Falte der linken und rechten Reihe die aus folgenden Bezirken stammenden olfaktorischen Fasern: medianer Faltenansatz, medianer Teil des Faltentals und medianer Teil der Faltenseiten. Für die restlichen Faltenbezirke aller links stehenden Falten erfolgt die Ableitung in einem eigenen Stamm. Das gleiche gilt für die Falten der rechten Faltenreihe (Abb. 18, 19). In dieser Beschreibung, wie auch in den betreffenden Abbildungen, ist nur die prinzipielle anatomische Beziehung zwischen rezeptorischem und afferentem Anteil des olfaktorischen Systems dargestellt.

Der bindegewebige Mittelteil ist bei den caudalen Falten stärker entwickelt als bei den übrigen Falten. Er enthält in dichter Verteilung Gefäße und Kapillaren. Pigmentzellen finden sich vornehmlich im Bindegewebe der mittleren und caudalen Falten. Hier sind sie beschränkt auf die lateralen Teile der Faltenrücken (fingerförmige Fortsätze). Eine Membrana limitans olfactoria, als membranöse Auflage der Riechepitheloberfläche, fehlt (vgl. LAIBACH 1937). Die apikalen Enden der verschiedenen Zellarten sind lediglich durch geringe Portionen Kittsubstanz isoliert.

8. Zwerqwels (*Ictalurus nebulosus* LE SUEUR)

Für die Untersuchung standen nur Jungtiere im Alter von 1—2 Jahren zur Verfügung.

a) Auffallend am Geruchsorgan dieser Art ist der große Abstand zwischen vorderer und hinterer Öffnung. Die vordere Öffnung ist weit nach frontal gerückt und sitzt auf einer kurzen Röhre (vgl. *Anguilla*). Die Querachse (lateral-mediane Achse) des Geruchsorgans ist im Gegensatz zu den entsprechenden Verhältnissen etwa bei den Cypriniden, Salmoniden und Perciden kaum geneigt. Offenbar hängt dies mit der Anatomie des Schädels von *Ictalurus* zusammen: Der Kopf ist dorsoventral abgeplattet.

In ihrer Gesamtheit weisen die Riechfalten die für die meisten Knochenfische typische Anordnung auf. Von einer schmalen, länglichen Medianleiste (Mittelraphe) ziehen beiderseits blättchenartige Falten des Grubenbodens zu den Wänden der Riechhöhle. Die größten Falten liegen im caudalen Teil der Grube. Nach rostral nimmt die Größe der Falten stetig ab bis zum Vorderende. Hier sind die kleinsten lokalisiert (Abb. 50 c). Das Auswachsen neuer Falten erfolgt demnach im rostralen Abschnitt des Grubenbodens. Nur im Bereich seiner rostralen Hälfte

ist das Faltensystem nach Zahl und Anordnung der Falten symmetrisch, indem diese senkrecht zur Medianleiste und parallel zueinander orientiert sind. Die radiär angeordneten Falten im caudalen Abschnitt des Grubenbodens sind fingerförmig verlängert. Zugleich zeigen sie eine starke Ablenkung in Richtung auf die hintere Öffnung des Organs (Abb 50 c).

b) Das Riechepithel ist kontinuierlich. Seine Verbreitung beschränkt sich auf einen medianen Teil der Faltenseiten, sowie Teile der medianen

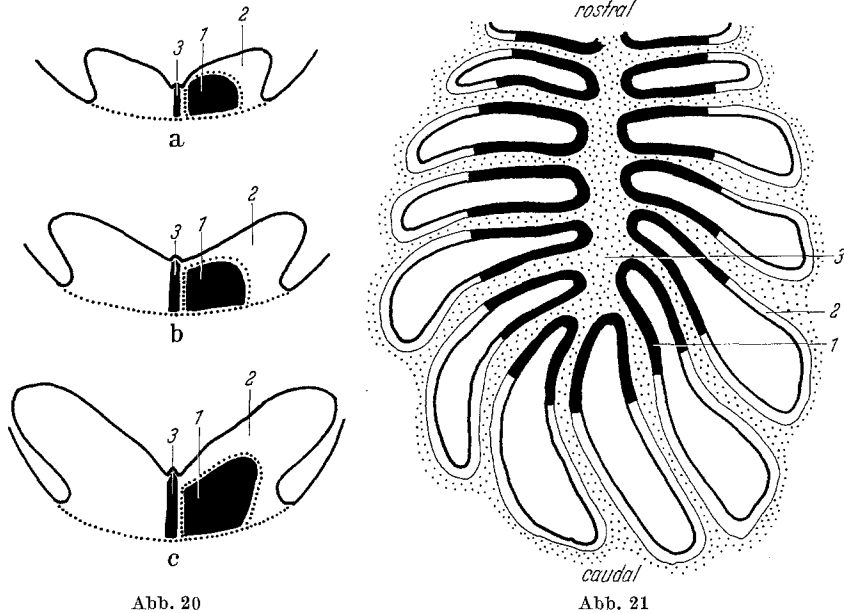


Abb. 20

Abb. 21

Abb. 20 a—c. *Ictalurus*. Drei Riechfaltenpaare im Profil, rechts mit eingetragenen Riechfeld. a Rostrales, b mittleres, c caudales Faltenpaar. 1 Riechepithel; 2 indifferentes Epithel; 3 Mittelraphe

Abb. 21. *Ictalurus*. Gesamtes Faltensystem im Längsschnitt (schematisch). Riechepithelverbreitung. Zahlen wie in Abb. 20

und basalen Faltenansätze (Abb. 20). Alle übrigen Bezirke der Falten tragen indifferentes Flimmerepithel.

Der relative Anteil des Riechepithels an der Oberfläche der einzelnen Falten ist verschieden. Am größten ist dieser Anteil auf den jüngeren (rostralen) Falten, am kleinsten auf den älteren (caudalen). Daraus folgt, daß beim Wachstum der Falten das indifferente Epithel einen stärkeren Zuwachs erfährt als das Riechepithel (Abb. 20, 21).

Zwischen beiden Epithelien besteht eine scharfe Grenze (Abb. 22). Hier endet der periphere Flimmerhärchenbesatz des indifferenten Epithels. Seine Basalzellenzone verliert ihre Mehrschichtigkeit. Das sich unmittelbar anschließende Riechepithel ist gekennzeichnet durch Besatz

mit kurzen Sinneshärchen und die einreihige Anordnung der Basalzellen (Abb. 22). Eine Gegenüberstellung der charakteristischen Unterschiede zwischen Riechepithel und indifferentem Epithel zeigt Tabelle 1.

Tabelle 1

| | Riechepithel | Indifferentes Epithel |
|--|--|---|
| Epithelabschluß und Beziehung der Zellenden zur Peripherie | Keine periphere Abschlußmembran. Vesiculae olf. ragen über die Oberfläche | Periphere Abschlußmembran vorhanden, welche die Zellenden immer bedeckt |
| Härchenbesatz | Sinneshärchen Länge 3—4 μ | Flimmerhärchen Länge 16 μ |
| Zellarten und Form der Kerne | Rezeptoren—ovale Kerne Stützzellen—längliche Kerne Basalzellen—runde Kerne | Flimmerzellen—längliche Kerne Basalzellen—runde Kerne |
| Basalzellen | einreihig | mehrrichtig, angeordnet |
| Intraepitheliale Nervenzellen | vorhanden | fehlen |

Das indifferente Epithel (Dicke 35—55 μ) ist allein aus Flimmerzellen und Basalzellen aufgebaut. Nur ein Teil der Flimmerzellen erreicht mit seinen basalen Fortsätzen die Basalmembran (Abb. 22). Vereinzelt Flimmerzellen weisen eine protoplasmatische Verbindung mit Basalzellen auf. Die Protoplasmabrücken deuten darauf hin, daß die Flimmerzellen durch Teilung aus Basalzellen entstehen. Ähnliche Beobachtungen wurden an Stützzellen des Riechepithels gemacht. Den peripheren Abschluß des indifferenten Epithels bildet eine dünne kontinuierliche Membran, die von den Flimmerhärchen durchbrochen wird. Diese Abschlußmembran läßt sich färberisch (mit Säurealizarinblau leuchtend rotviolett) gut darstellen.

Schleimzellen wurden weder im indifferenten Epithel noch im Riechepithel festgestellt. Nur vereinzelt sind sie im Epithel der Grubenwände und des Grubendaches vorhanden. Eine photographische Abbildung aus einer Publikation von ADRIAN und LUDWIG (1938) zeigt Schleimbecherzellen im Riechepithel von *Ictalurus*. Vermutlich treten sie erst bei älteren Tieren auf.

Im einschichtigen Riechepithel weisen die Kerne von Riechsinnzellen und Stützzellen, ähnlich wie bei *Anguilla*, eine getrennte Anordnung auf. Eine apikale Epithelzone ist fast kernfrei. Die ovalen Rezeptorenkerne liegen mehrrichtig in einer breiten, mittleren Epithelzone (Abb. 22). Nach basal folgt eine einzelne Reihe von länglichen Stützzellenkernen. Mit kleinem Abstand schließt sich dann die Basalzellenzone an (Abb. 22). Eine periphere Grenzmembran wurde beim Riech-

epithel nicht festgestellt. Zwischen den apikalen Zellenden finden sich nur geringe Portionen von Kittsubstanz.

Verschiedene morphologische Rezeptorentypen existieren nicht. Die Zellkörper der Rezeptoren sind ausnahmslos von spindelförmiger Gestalt. Je nach der Position der Kerne im Epithel sind die peripheren Fortsätze länger oder kürzer. Sie enden mit einer Vesicula olfactoria, die über die Epitheloberfläche hinausragt und mehrere Sinneshärcchen (von $4\ \mu$ Länge) trägt (Abb. 22).

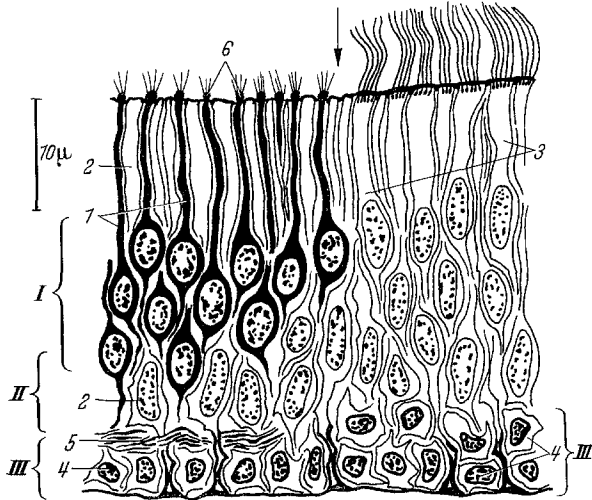


Abb. 22. *Ictalurus*. Riechepithelfeinbau; Grenze zum indifferenten Epithel (siehe Pfeil) I Rezeptoren; 2 Stützzellen; 3 Flimmerzellen; 4 Basalzellen; 5 intraepitheliales Nervenzellbündel; 6 Vesiculae olfactoriae. I Zone der Rezeptorenkerne; II Zone der Stützzellenkerne; III Zone der Basalzellen

Wie bei allen anderen untersuchten Arten mit kontinuierlichem Riechepithel sammeln sich die zentralen Fortsätze der Rezeptoren an der äußeren Basalzellengrenze zu lockeren Bündeln, die einen parallelen Verlauf zur Basalmembran nehmen (Abb. 22). In den meisten Fällen entspricht ein einziges Bündel einem Filum olfactorium. Es können sich aber auch mehrere Bündel zu einem solchen vereinigen. Die Fila olfactoria treten meist schräg ins Bindegewebe aus. Das System der olfaktorischen Nervenzweige in den Falten gleicht dem von *Phoxinus*.

9. Flußbarsch (*Perca fluviatilis* L.)

Untersucht wurden nur einsömmrige und adulte Tiere.

a) Zur Morphologie und Anatomie des Geruchsorgans dieser Art finden sich bereits nähere Angaben von BURNE (1909) und TEICHMANN (1954).

Die Riechfalten sind im hinteren Teil des Grubenbodens radiär angeordnet, im vorderen Teil inserieren sie fast gegenständig entlang einer

wulstartigen Mittelraphe. Die breiten Faltenrücken sind leicht einge-kerbt. Dadurch besteht eher eine Ähnlichkeit mit den Riechfalten von *Myoxocephalus* und *Cottus*, als mit denen der untersuchten Cypriniden und Salmoniden. Maximal werden (bei älteren Tieren) bis zu 22 Falten in jeder Riechgrube ausgebildet.

b) Das kontinuierliche Riechepithel ist gegen das indifferente Epithel ohne Übergang scharf abgesetzt (Abb. 25 und vgl. *Ictalurus*, Abb. 22). Seine Verbreitung be-schränkt sich auf die medi-anen Faltenansätze und jeweils einen bestimmten Teil der Faltenseiten und-täler. Alle übrigen Bezirke tragen indifferentes Epithel.

Der relative Anteil des Riechepithels, bezogen auf die gesamte Faltenober-fläche des Organs, ist bei jüngeren Tieren größer als bei älteren. Für Jungtiere (Länge 9—10 cm) wurde ein Wert von etwa 60% ermittelt, für ein adultes Tier (Länge 27 cm) ein Wert von nur 45%.

Außerdem ist der rela-tive Riechepithelanteil auf den *einzelnen* Falten eines Organs verschieden. Bei den caudalen (älteren) Falten beträgt dieser Anteil (je nach dem Alter) 30—50% ihrer jeweiligen Oberfläche, bei den Falten aus dem mittleren Bereich des Faltensystems 50—70% und bei den rostralen (jüngeren) Falten 70—90%. Offenbar nimmt mit steigendem Alter einer Falte der relative Anteil des Riechepithels ab, während der relative Anteil des indifferenten Epithels in entsprechendem Maße zunimmt (vgl. *Anguilla*, *Ictalurus*).

Das indifferente Epithel ist mehrschichtig aufgebaut. Die äußerste Zellschicht setzt sich fast lückenlos aus schlanken zylindrischen Flimmerzellen zusammen, denen basale Fortsätze fehlen. Dazwischen stehen in unregelmäßiger Verteilung Schleimbecherzellen. Es folgen nach basal 1—2 Schichten verschiedenartig gestalteter Zellen (z.T. schlank, z.T. polygonal). Ihre basalen Fortsätze ziehen in die auffallend dicke Basalzellschicht hinein, ohne jedoch die Basalmembran zu erreichen. Apikale Fortsätze sind nicht ausgebildet.

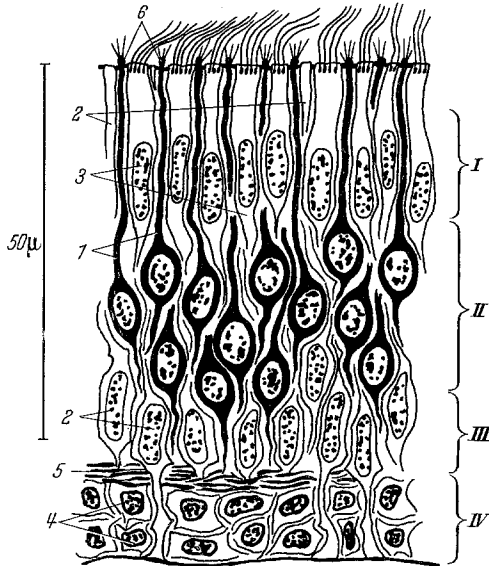


Abb. 23. *Perca*. Riechepithelfeinbau. Zahlen 1—6 wie in Abb. 22. I Zone der Flimmerzellenkerne; II Zone der Rezeptorenkerne; III Zone der Stützzellenkerne; IV Zone der Basalzellen

Der Bau des Riechepithels zeigt große Ähnlichkeit mit dem von *Anguilla* und *Myoxocephalus*. Außer der Basalzellen-Kernzone treten nämlich 3 weitere deutlich getrennte Kernzonen auf (Abb. 23, 24). Flimmerzellen, die in kontinuierlicher Folge und geringen Abständen stehen, bilden die äußere Zellreihe des Riechepithels. Sie ist die Fortsetzung der Flimmerzellenschicht des indifferenten Epithels (vgl. *Anguilla*). Die auffallend länglichen Kerne der Flimmerzellen sind zu einer regelmäßigen Einzelreihe angeordnet (Zone I). Dabei ist die „große“

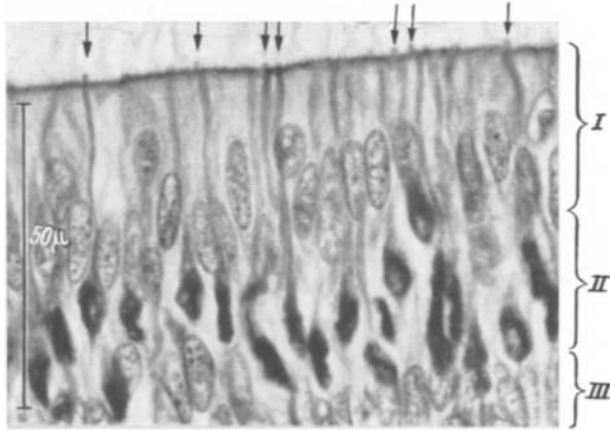


Abb. 24. *Perca*. Riechepithelausschnitt. Molybdänhämatoxylin nach HELD, kombiniert mit Silberimprägnation. Pfeile: Periphere Rezeptorenfortsätze mit Vesiculae olfactoriae. I—III siehe Abb. 23

Achse jedes Kerns senkrecht zur Epitheloberfläche ausgerichtet (Abb. 23, 24). Alle Flimmerzellen weisen, im Gegensatz zu denen des indifferenten Epithels, einen schlanken, basalen Fortsatz auf. Diese Fortsätze erreichen teilweise die Basalmembran.

Auf die Kernreihe der Flimmerzellen folgt mit geringem Abstand eine breitere Epithelzone (II), welche die ovalen Kerne der Rezeptoren enthält (Abb. 23). In speziell behandelten Präparaten (Färbung, kombiniert mit Silberimprägnation) erscheinen diese Kerne deformiert. Dadurch kommt ihre elektive Darstellung besonders gut zum Ausdruck (Abb. 24). Charakteristische, gestaltliche Unterschiede ließen sich an den schlank spindelförmigen Rezeptoren nicht registrieren. Ihre dünnen Fortsätze zeigen vielfach einen leicht gewundenen Verlauf (Abb. 23, 24). Dadurch sind sie gut zu identifizieren. Die mit mehreren Sinneshärchen besetzten Vesiculae olfactoriae überragen ein kleines Stück die Epitheloberfläche (Abb. 23, 24). Schwierigkeiten bereitet die Unterscheidung der Sinneshärchen von den längeren Flimmerhärchen, da sie oft miteinander durch Fixierungseffekte (Schleimfilm auf der Riechepitheloberfläche) verklebt sind.

Als Zone III folgt, dicht auf Zone II, ein Epithelbereich, in dem die ovalen Kerne der Stützzellen in fast regelmäßigen Abständen 1—2-reihig angeordnet sind (Abb. 23, 25). In vereinzelten Bezirken des Riechepithels stehen die Kerne in weiteren Abständen. Offenbar besteht eine Beziehung zur hier entsprechend geringeren Dichte der Rezeptoren. Die Zellkörper der Stützzellen sind von bekannter Gestalt. Ihre basalen Fortsätze erreichen immer die Basalmembran und sitzen ihr mit einem Füßchen auf. Dagegen dringt nur ein Teil der apikalen Stützzellenfortsätze bis zur Epitheloberfläche. Die Basalzellen sind meist 2 bis 3-reihig, vereinzelt auch bis zu 4-reihig, angeordnet.

Da in den Riechepithelzonen I—III jeweils allein die Kerne einer bestimmten Zellart vertreten sind, besteht die Möglichkeit einer exakten quantitativen Erfassung der Rezeptoren. Ihre Kerne sind, wie erwähnt, streng beschränkt auf die Zone II (Abb. 23, 25).

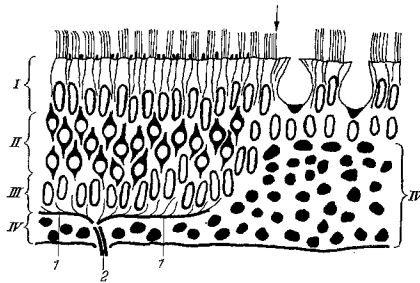


Abb. 25. *Perca*. Grenze Riechepithel/indifferentes Epithel (schematisch). 1 intraepitheliale Nervenbündel; 2 Filum olfactorium. I—IV wie in Abb. 23

Quantitative Untersuchungen wurden an mehreren Tieren unterschiedlichen Alters durchgeführt. Die Ergebnisse sind folgende:

1. Die Rezeptorendichte ist bei jüngeren ($1/2$ —1-jährigen) und älteren (4-jährigen) Tieren kaum verschieden.
2. Die Rezeptorendichte schwankt in den verschiedenen Riechepitheltragenden Faltenbezirken nicht wesentlich. Nur an vereinzelten Epithelstellen ist sie geringer.
3. Die durchschnittliche Rezeptorendichte beträgt $80000/\text{mm}^2$.

Das Produkt aus Riechepithelfläche (total) und Rezeptorendichte ergibt die Summe der Rezeptoren eines Individuums. Unter Verwendung der von TEICHMANN (1954) angegebenen Werte für die Gesamtoberfläche der Riechfalten bei mehreren Tieren verschiedener Länge, kann somit die Rezeptorensomme, jeweils eines bestimmten Individuums ermittelt werden. Da der Anteil des Riechepithels, je nach Alter eines Tieres zwischen 45—60% der gesamten Faltenoberfläche beträgt (vgl. S. 735), müssen die entsprechenden Flächenwerte (VON TEICHMANN) für die Berechnung um 55—40% reduziert werden. Danach beträgt bei einem Tier von 10,5 cm Länge die Summe der olfaktorischen Rezeptoren ungefähr 2 500 000.

Der Verlauf der zentralen Rezeptorenfortsätze und ihre Bündelung zu kleinen intraepithelialen Nerven ist ähnlich, wie bei *Anguilla*, *Salmo* und *Ictalurus*.

10. Hecht (*Esox lucius* L.)

Untersucht wurden 3 Jungtiere ($1/2$ —1jährig) und 4 adulte Tiere (3—4jährig).

a) Die den Augen in geringem Abstand vorgelagerten Riechgruben sind nur flach eingesenkt. Eine schmale, mit einem niedrigen Stausegel versehene (bei älteren Tieren knorpelige) Hautbrücke trennt die zwei annähernd gleich großen Öffnungen eines Organs.

Das Faltensystem des Grubenbodens ist durch radiäre Anordnung, geringe Zahl, sowie niedrige Höhe der Falten gekennzeichnet (TEICHMANN 1954). Da eine exakte Beschreibung des sehr abweichenden Baues bisher fehlt, wird im folgenden näher darauf eingegangen, zumal die Aufteilung des Riechepithels damit in Zusammenhang steht.

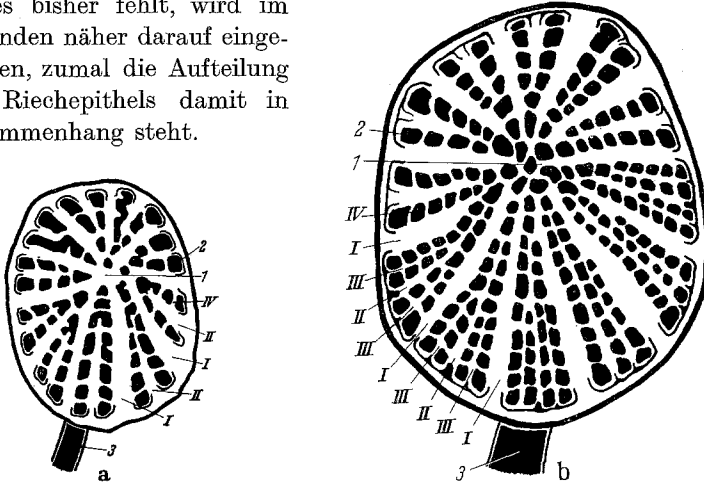


Abb. 26 a u. b. *Esox*. Faltensystem des Geruchsorgans. a Einjähriges, b vierjähriges Tier. I Mittelpunkt; 2 Riechfelder; 3 Tractus olfactorius. I Hauptfalten; II Nebenfalten 1. Ordnung; III Nebenfalten 2. Ordnung; IV Querfältchen

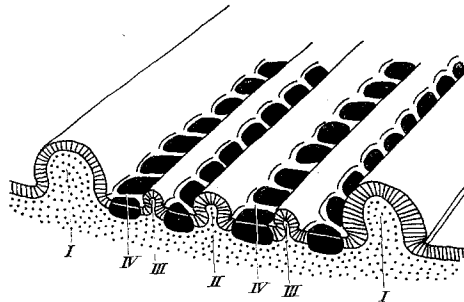


Abb. 27. *Esox*. Diagramm des Faltensystems (schematisch). I—IV wie in Abb. 26

Die unterschiedlich „großen“, radiär angeordneten Falten ziehen von einem kleinen, ungefalteten Bezirk, der in der rostralen Hälfte des Grubenbodens liegt, bis zum Ansatz des Grubendaches. Höhere, längere und niedrigere, kürzere Falten stehen dabei in regelmäßig wechselnder Folge. Sie können als Haupt- und Nebenfalten bezeichnet werden (Abb. 26, 27). Weiterhin lassen sich bei älteren Tieren (3—4jährig) in

der caudalen Hälfte des Grubenbodens Nebenfalten 1. und 2. Ordnung unterscheiden (Abb. 26, 27).

Die Nebenfalten 2. Ordnung beginnen in einem bestimmten Abstand vom Zentralbezirk. Sie sind daher kürzer, als die Nebenfalten 1. Ordnung. Zwischen einer Haupt- und einer Nebenfalte 1. Ordnung findet sich (im erwähnten Bereich) jeweils eine Nebenfalte 2. Ordnung (Abb. 26).

Alle benachbarten Haupt- und Nebenfalten sind durch schmale, nur wenig erhobene Querfältchen „verbunden“ (Abb. 26, 27). Die Abstände zwischen den Querfältchen variieren leicht.

Zwischen dem fast regelmäßigen radiären System der Haupt- und Nebenfalten liegt also ein zweites, weniger regelmäßiges, konzentrisches System von Seitenfältchen. Beide Systeme bilden ein Muster, das an ein Radnetz erinnert.

Die von BLAUE, DOGIEL, RETZIUS und verschiedenen anderen Autoren beschriebenen „schlitzförmigen Vertiefungen“ oder „Grübchen“ des Grubenbodens entsprechen den Feldern zwischen den Falten und Fältchen (Abb. 26, 27).

Die vergleichende Untersuchung des Organs bei verschiedenen alten Tieren ergab, daß zunächst die Hauptfalten entstehen. Offenbar wächst als erste *eine* Längsfalte aus, der sich beiderseits weitere Falten in caudal-rostraler, sukzessiver Entstehungsfolge „anschließen“ (vgl. GAWRILENKO 1910 — *Salmo salar*). Jede „folgende“ Falte zeigt eine, von der „vorhergehenden“ abweichende Ausrichtung. Der Winkelbetrag dieser Abweichung ist für alle Falten etwa gleich. Die Falten erfahren auf diese Weise eine geschlossene radiäre Anordnung um einen gemeinsamen „Mittelpunkt“ (geschlossene Rosette). Da die nach der Entstehungsfolge älteren Falten eine größere Länge erreichen, als die jüngeren Falten, liegt der gemeinsame „Mittelpunkt“ exzentrisch.

Gleichzeitig mit den jüngsten Hauptfalten entstehen bereits zwischen den ältesten Hauptfalten, Nebenfalten 1. Ordnung. Die weitere Bildung von Nebenfalten 1. Ordnung zwischen den jüngeren Hauptfalten erfolgt ebenfalls sukzessiv in caudal-rostraler Reihenfolge.

Außerdem treten jetzt auch an den Hauptfalten die ersten Querfältchen auf (Abb. 26 a). Diese wachsen nicht vom Grubenboden, sondern als kleine Vorsprünge von den Falten her aus (Abb. 26 a). Danach erst erfolgt an diesen Stellen das weitere Auswachsen vom Grubenboden her und die Verbindung mit der benachbarten Nebenfalte.

Bei älteren Tieren (2—4jährig) können nun noch zwischen den Hauptfalten und Nebenfalten 1. Ordnung, Nebenfalten 2. Ordnung entstehen (Abb. 26 b). Vermutlich ist erst bei 5- und mehrjährigen Tieren das System der Nebenfalten vollständig.

b) Nur die Felder des Grubenbodens zwischen Haupt-, Neben- und Querfalten tragen Riechepithel. Die Falten selbst sind ausnahmslos

von indifferentem Epithel bedeckt. Sie können daher im strengen Sinne *nicht* als Riechfalten bezeichnet werden.

Das indifferente Epithel gliedert sich in 3 deutlich unterscheidbare Schichten:

1. Eine periphere, die aus unterschiedlich großen Flimmerzellen besteht,
2. eine mittlere, die aus mehreren Reihen flacher Zellen zusammengesetzt ist und
3. eine 4—6reihige Basalzellschicht.

Zwischen den Flimmerzellen stehen in unregelmäßiger Verteilung Schleimbecherzellen. Außerdem finden sich in dieser Epithelregion runde Zellen, die einen großen „Einschlußkörper“ enthalten. In der verfügbaren Literatur liegen keine Angaben über diese Zellart vor, so daß eine kurze Beschreibung angebracht ist:

Die Zellen sind nur wenig kleiner als die Schleimbecherzellen. Ihr gekrümmt, länglicher Kern liegt im basalen Teil der Zelle. Fast der gesamte übrige Zellraum ist von einem runden Körper angefüllt, der sowohl im ungefärbten, als auch im gefärbten Präparat dunkel erscheint. Offensichtlich ist ein zähflüssiges Sekret darin enthalten. Vielfach konnte der Austritt eines Sekrettröpfchens, an einer wohl präformierten, apikalen Stelle des Körpers und die Abscheidung durch eine apikale Öffnung der Zellwand beobachtet werden (Abb. 30). Das Sekret hat keinen mukösen Charakter. Es zeigt eine schwache Protoplasmafärbung.

Die Dicke des Riechepithels (95—110 μ) ist größer, als bei allen anderen untersuchten Arten. Trotzdem ist der Epithelbau einschichtig (Abb. 28 a).

In der peripheren Epithelzone (*I*) sind die kleinen, runden Kerne von vereinzelt stehenden, gedrunghenen Zellen enthalten. Vermutlich handelt es sich dabei um die von DOGIEL als „Riechzapfen“ beschriebenen Zellen. Nach meinen Untersuchungen endet ihr basaler Fortsatz schon nach kurzem Verlauf innerhalb des Epithels (Abb. 28, 29). Den Zellen fehlen Sinneshärchen. Verschiedentlich wurde am apikalen Zellende (in Höhe der Peripherie) eine kleine Öffnung festgestellt.

Auf Epithelzone *I* folgt eine fast kernfreie Zone. In diesem Bereich sind die schlanken, peripheren Fortsätze der Rezeptoren sehr deutlich zu erkennen (Abb. 28, 29). Die runden Kerne der Rezeptoren liegen in der sich anschließenden mittleren Epithelzone (*II*). Dabei ist die Kerndichte im inneren Bereich dieser Zone größer als im äußeren.

In der nächsten Epithelzone (*III*) sind in dichter, fast regelmäßiger Einzelreihe die länglichen Stützzellenkerne angeordnet. Nur ganz vereinzelt liegen Stützzellenkerne in Zone *II*. Die abschließende Epithelzone wird von einer Einzelreihe der Basalzellen (*IV*) eingenommen (Abb. 28).

Alle nachweisbaren Rezeptoren sind von schlanker Gestalt. Es wurden zwei Rezeptorentypen festgestellt: Spindelförmige und stäbchenförmige (nach DOGIEL). Das Zahlenverhältnis von Riechspindeln zu

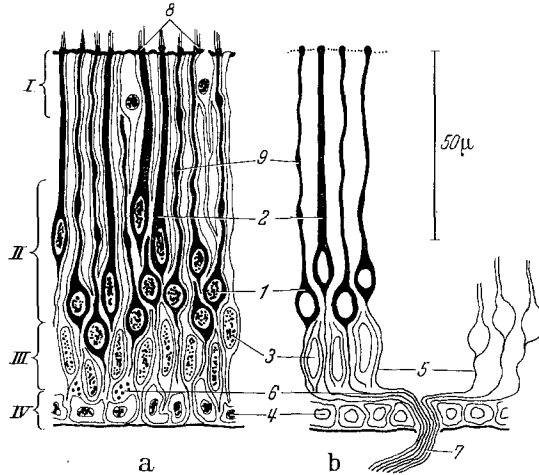


Abb. 28. *Esox*. Riechepithel feinbau. a Anordnung der verschiedenen Zellarten; b Verlauf der zentralen Rezeptorenfasern. 1 Riechspindeln; 2 Riechstäbchen; 3 Stützzellen; 4 Basalzellen; 5 zentrale Rezeptorenfasern; 6 intraepitheliale Nervenbündel; 7 Filum olfactorium; 8 Vesiculae olfactoriae mit Sinneshärechen; 9 varicöse Anschwellungen an den peripheren Fortsätzen der Riechspindeln. I Zone „kleiner Zellen“; II Zone der Rezeptorenkerne; III Zone der Stützzellenkerne; IV Zone der Basalzellen

Riechstäbchen ist ungefähr 4:1. Die Kerne der Riechstäbchen liegen vorzugsweise im äußeren Bereich der Zone II, die Kerne der Riechspindeln im inneren Bereich (Abb. 28a). Ein charakteristischer Unterschied besteht in der abweichenden Dicke des peripheren Fortsatzes. Dieser nimmt bei den Riechspindeln von der Kernhöhe aus an Dicke zunächst stark ab und zieht dann als dünner „Faden“ in leicht gewundenem Verlauf bis zur Epitheloberfläche (Abb. 28). Bei einem Teil der Riechspindeln weist der Fortsatz in unregelmäßigen Abständen variköse Anschwellungen auf (Abb. 28). Der dickere periphere Fortsatz der Riechstäbchen zieht bei nur leicht abnehmendem Durchmesser in geradem Verlauf bis zur Epitheloberfläche.

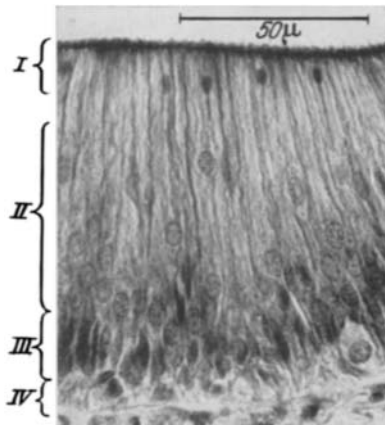


Abb. 29. *Esox*. Riechepithelausschnitt. Molybdänhämatoxylin nach HELD. I—IV wie in Abb. 28

Sowohl bei Riechspindeln als auch bei Riechstäbchen endet der periphere Fortsatz mit einer kleinen Verdickung, welche die Epitheloberfläche überragt. Sie trägt mehrere aufrecht stehende Härchen. Nach DOGIEL und BLAUE soll es sich bei den Verdickungen um Fixierungsartefakte handeln, die den Stützzellen zugeordnet werden. Alle diese Bläschen sind jedoch in ihrer Gestalt völlig gleich und tragen ausnahmslos Härchen von konstanter Länge ($3\ \mu$). Bei keinem der verschiedenen Fixierungsgemische (s. Material und Methodik) konnten abweichende

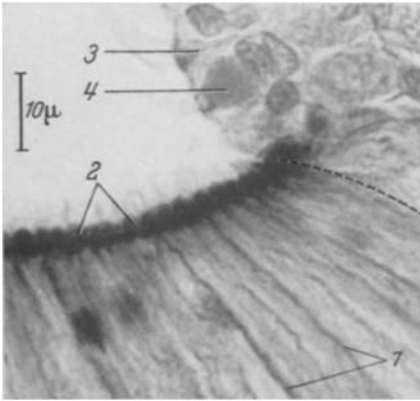


Abb. 30. *Esox*. Grenze (angedeutet) Riechepithel/indifferentes Epithel, peripherer Ausschnitt. Molybdänhamatoxylin nach HELD. 1 Periphere Rezeptorenfortsätze; 2 Vesiculae olfactoriae mit Sinneshärchen; 3 Flimmerzelle; 4 Sekretzelle mit austretendem Sekret

Effekte festgestellt werden. Wir wissen heute, daß es sich dabei um die Vesiculae olfactoriae der Riechsinneszellen handelt (Abb. 28, 29, 30). Das nach DOGIEL für jede Riechsinneszelle in Einzahl vorhandene Riechstiftchen „entsteht“ durch Verklebung der verschiedenen aufrecht und dicht stehenden Sinneshärchen einer Vesicula. Die einzelnen Vesiculae bilden, noch deutlicher als bei *Ictalurus* (vgl. auch *Anguilla*, *Salmo*, *Perca*, *Phoxinus*), einen regelmäßigen, kontinuierlichen Köpfchensaum (Abb. 28—30). Ihre leichte Auszählung ermöglicht die quantitative Erfassung der zugehörigen Rezeptoren.

Die auf diese Weise ermittelten Werte stimmen weitgehend mit denen der Kernzählungen (Rezeptoren) überein. Danach beträgt die Dichte der Rezeptoren $40\,000$ — $50\,000/\text{mm}^2$ Riechepithelfläche.

Olfaktorische Nerven wurden im Bindegewebe der Falten und Fältchen nicht festgestellt. Alle Nervenzweige des Tractus olfactorius liegen im Bindegewebe des Grubenbodens dicht unter den Feldern.

Von jedem der in Reihen angeordneten Riechepithelfelder treten mehrere Fila olfactoria aus. Sie sind die Fortsetzung von meist mehreren intraepithelialen, lockeren Nervenbündeln (Abb. 28b). Die Fila olfactoria (Zweige 3. Ordnung) werden von kleinen Olfaktoriuszweigen (2. Ordnung) gesammelt und diese wiederum von größeren, wesentlich längeren Olfaktoriuszweigen (1. Ordnung). Für jedes „primäre“ Faltenantal ist ein Zweig 1. Ordnung ausgebildet.

Die einzelnen Zweige 1. Ordnung ziehen zunächst in Richtung der Faltenantäler mediad, um anschließend caudad das eigentliche Geruchs-

organ zu „verlassen“. Dabei verlaufen sie getrennt nebeneinander, aber auf zwei fächerförmige Gruppen verteilt (Abb. 31). Die Ableitung der olfaktorischen Fasern erfolgt also, trotz des geschlossenen, radiären Systems der Felderreihen, zweiseitig wie auch bei Arten mit doppelreihigem Faltensystem. Sie steht in Zusammenhang mit der zweiseitigen Faltenneubildung (vgl. *Esox*, Abschnitt a).

Im Unterschied zu *Phoxinus* (Abb. 8) werden die Nervenzweige 1. Ordnung *nicht* zu Stämmen vereinigt. Erst außerhalb des Geruchsorgans bilden die beiden Gruppen (mit den getrennt verlaufenden Zweigen) den einheitlichen Tractus olfactorius.

11. Seeskorpion

(*Myoxocephalus scorpius* L.)

Für die Untersuchungen standen insgesamt 7 Tiere verschiedener Größe zur Verfügung: Länge 15—23 cm.

a) In der verfügbaren Literatur fehlen, bis auf wenige Angaben von M. PIPPING (1927), nähere Ausführungen über den Bau des Geruchsorgans dieser Art. Eine Beschreibung der morphologischen und anatomischen Verhältnisse ist daher angebracht. Allerdings soll nur auf die wichtigsten Einzelheiten eingegangen werden.

Das paarige Organ liegt den Augen näher, als dem Vorderrand des Kopfes (Oberlippe). Es sind jeweils 2 Öffnungen ausgebildet, die durch eine bei älteren Tieren knorpelige Brücke getrennt sind. Der Abstand zwischen den beiden Öffnungen ist wesentlich größer als bei allen untersuchten Cypriniden gleicher Kopflänge. Die hintere Öffnung liegt weiter median als die vordere.

Die längliche Riechhöhle entspricht in ihrem Verlauf der Verbindungslinie der beiden Öffnungen. Ihr Boden nimmt an Breite nach caudal ab und läuft als schmale Rinne in die hintere Öffnung aus.

Im vorderen Drittel des Riechhöhlenbodens erheben sich bis zu 11 radiär angeordnete Falten (Abb. 50 d). Ein kleiner Zentralabschnitt liegt als gemeinsamer Mittelpunkt der Falten, senkrecht unter der vorderen Öffnung. Er läuft nach rostral als kurze Falte aus, die jedoch nur indifferentes Epithel trägt. Diese Falte entspricht dem rostralen Abschnitt der Mittelpapille bei Arten mit gestrecktem Faltensystem. Demzufolge liegt bei *Myoxocephalus* ein nicht geschlossenes, radiäres Faltensystem vor.

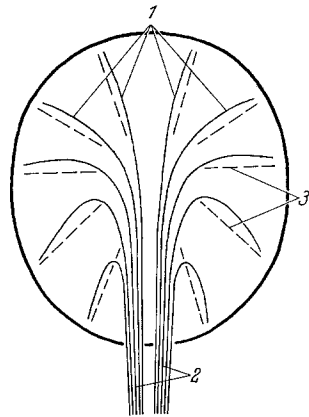


Abb. 31. *Esox*. Ableitungssystem der Olfaktoriusnerven (schematisch). 1 Olfaktoriuszweige 1. Ordnung; 2 Doppelbündel getrennter Nervenzweige; 3 Falten (angedeutet)

Lateral sind die einzelnen Falten nicht mit den Grubenwänden verwachsen (Abb. 50d). Demnach existieren nicht die von den Cypriniden und Salmoniden bekannten, lateralen Faltenansätze (vgl. auch *Trigla*, (Abb. 50f). Die flachen Faltenrücken zeigen von median nach lateral eine starke Verbreiterung, welche bei den rostralen Falten nur als Einkerbung angedeutet ist (Abb. 50d).

Die größten Falten stehen in der caudalen Hälfte der Rosette. Die hinterste, in Richtung der Körperlängsachse ausgerichtete Falte ist die längste. Nach rostral nimmt die Größe der übrigen Falten stetig ab (Tafel 1, d).

Auch bei jüngeren Tieren (1—1 $\frac{1}{2}$ jährig) sind bereits 11 Falten ausgebildet. Die Faltenzahl ändert sich dann nicht mehr. Daraus geht hervor, daß die Faltenneubildung zu einem relativ frühen Zeitpunkt beendet ist. Anschließend nehmen die vorhandenen Falten weiter an Größe zu.

Offenbar entstehen auch bei dieser Art die Riechfalten nacheinander in caudal-rostraler Folge. Dabei erreichen die „folgenden“ Falten nicht die Größe der „vorhergehenden“.

b) Die Verteilung von Riechepithel und indifferentem Epithel ist auf den einzelnen Falten konstant. Beide Epithelsorten sind, wie auch bei *Perca* und *Ictalurus*, scharf gegeneinander abgesetzt. Das Riechepithel bekleidet die Faltenseiten (total), sowie den größten Teil der medianen (zentralen) Faltenansätze und Faltentäler.

Im Gegensatz zu *Ictalurus* und *Perca*, ist der relative Riechepithelanteil auf älteren und jüngeren Falten kaum verschieden. Möglicherweise hängt die geringe Differenz der relativen Riechepithelanteile mit der niedrigen Faltenzahl (s. Abschnitt a), bzw. mit dem geringen Altersunterschied zwischen ältesten und jüngsten Falten zusammen.

Das mehrschichtige, indifferente Epithel zeigt in variierenden Abständen zottenförmige Vorsprünge, die aus nur wenigen Abschlußzellen aufgebaut sind. Zwischen der äußeren Zellschicht und der 2—3reihigen Basalzellenschicht liegt eine breite, mittlere Schicht, die sich aus mehreren Lagen flacher Zellen zusammensetzt. Ein Teil dieser Zellen steht durch schlanke Fortsätze mit der Basalmembran in Verbindung. Schleimbecherzellen treten nur ganz vereinzelt im indifferenten Epithel auf. Flimmerzellen fehlen überhaupt.

Der Riechepithelbau entspricht dem von *Anguilla* und *Perca* (vgl. Abb. 15 und 23). Die Kerne von Flimmerzellen, Rezeptoren und Stützzellen sind auf jeweils eine bestimmte Epithelzone verteilt (Abb. 32). Dabei liegt die Zone der Rezeptorenkerne (II) zwischen der apikalen Zone der Flimmerzellenkerne (I) und der „basalen“ Zone der Stützzellenkerne (III). Die ovalen Rezeptorenkerne lassen sich leicht von den stark länglichen Kernen der Flimmerzellen und Stützzellen unterscheiden. Gegenüber *Anguilla* und *Perca* sind die Flimmerzellenkerne hier mehrreihig angeordnet. Die auffallend kleinen Basalzellen bilden eine

einzige, dicht gefügte Reihe, die nur an den Austrittsstellen der Fila olfactoria unterbrochen ist.

Die Dicke des Riechepithels schwankt zwischen 80 und 95 μ . Sie liegt also nur wenig unter der Riechepitheldicke bei *Esox* (95—110 μ).

Verschiedene Rezeptorentypen wurden nicht festgestellt. Alle Riechsinneszellen sind von äußerst schlanker, spindelförmiger Gestalt. Die Länge ihres peripheren Fortsatzes ist abhängig von der Lage des betreffenden Zellkerns innerhalb der Epithelzone II und variiert zwischen etwa 30 und 60 μ . Die peripheren Fortsätze ziehen in schwach gewundenem Verlauf (vgl. *Esox*, Abb. 28) bis zur Epitheloberfläche. Hier enden sie in Gestalt einer Vesicula, welche kleiner ist, als die der Rezeptoren von *Esox* (vgl. auch *Perca*). Die Vesicula ist mit mehreren, aufrecht stehenden Härchen besetzt.

Die für *Anguilla* beschriebenen, kolbenförmigen Sekretzellen (Abb. 15) finden sich auch im Riechepithel von *Myoxocephalus*. Hier treten sie jedoch in wesentlich größerer Zahl und in allen Riechepithelbezirken auf. Das homogene Protoplasma des apikalen Zellteils zeigt eine schwache, aber charakteristische Reaktion auf Schleimfarbstoffe.

Außerdem wurden vereinzelt kleine, gedrungene Zellen (runder Kern) in der apikalen Region des Riechepithels festgestellt. Sie ähneln den „kleinen“ Zellen im Riechepithel des Hechtes (Abb. 28), welche dort ebenfalls apikal liegen.

Im Bereich zwischen den Basalzellen und der Epithelzone III bilden die sich sammelnden, zentralen Rezeptorenfortsätze außerordentliche dicke, intraepitheliale Nervenbündel (Abb. 32). Jeweils einzeln treten diese Bündel als Fila olfactoria ins Bindegewebe aus. Gegenüber *Phoxinus* sind nur 2 Sammelstellen der olfaktorischen Fasern im Bereich des Faltenbindegewebes vorhanden. Die nächste und letzte Sammelstelle liegt außerhalb des eigentlichen Geruchsorgans.

12. Groppe (*Cottus gobio* L.)

Es wurden mehrere Tiere zwischen 6 und 10 cm Körperlänge untersucht.

a) Die für *Myoxocephalus* gemachten Angaben zur Morphologie des Geruchsorgans und seiner ontogenetischen Differenzierung gelten auch für *Cottus gobio*.

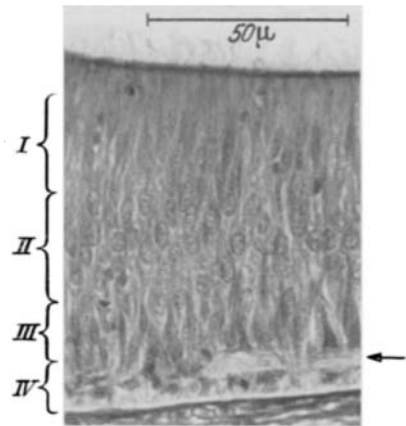


Abb. 32. *Myoxocephalus*. Riechepithelausschnitt. Säurealizarinblau. I Zone der Flimmerzellenkerne; II Zone der Rezeptorenkerne; III Zone der Stützzellenkerne; IV Zone der Basalzellen. Pfeil: Intraepitheliales Nervenbündel

b) Nur geringe Unterschiede zu *Myoxocephalus* zeigt der histologische Aufbau des Riechepithels: Die Kerne von Flimmerzellen, Rezeptoren und Stützzellen sind in ihrer Verteilung auf die bestimmten Epithelzonen nicht scharf gesondert. Alle 3 „Kernzonen“ greifen im Bereich ihrer Grenzen ineinander. Daher ist die genaue Feststellung der Rezeptorenkerne mit Schwierigkeiten verbunden. Kolbenförmige Sekretzellen sind in großer Dichte im Riechepithel vertreten. Die intraepithelialen Nervenbündel weisen eine geringere Dicke auf als bei *Myoxocephalus*.

13. Makrele (*Scomber scombrus* L.)

Es wurden 2 Tiere untersucht (Länge: 30 und 35 cm).

a) Bei dieser marinen Art kann auf eine Beschreibung der anatomischen und morphologischen Verhältnisse verzichtet werden, da die Angaben von BURNÉ (1909) ausführlich sind.

Die Falten sind radiär angeordnet. Es liegt eine offene Rosette vor (Abb. 50e). Offenbar erfolgt auch noch bei adulten Tieren ein Faltenzuwachs.

Tier Nr. 1 — Faltenzahl: Linkes Organ 32, rechtes Organ 35.

Tier Nr. 2 — Faltenzahl: Linkes Organ 38, rechtes Organ 37.

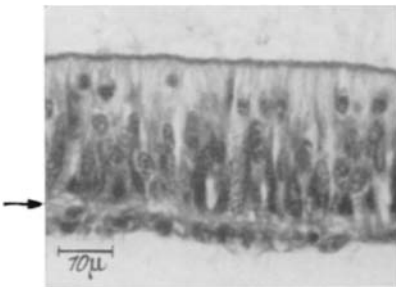


Abb. 33. *Scomber*. Riechepithelausschnitt. Säurealizarinblau. Pfeil: Intraepitheliales Nervenbündel

b) Der histologische Aufbau des Riechepithels (Abb. 33) und seine Verteilung auf den Falten ist ähnlich, wie bei *Salmo gairdnerii* (ältere Tiere). Verschiedene Rezeptorentypen konnten allerdings nicht festgestellt werden. Die übrigen Zellarten sind dieselben wie bei *Salmo*. Flimmerzellen fehlen in manchen Riechepithelbezirken. Die Verteilung der Schleimbecherzellen ist außerordentlich dicht. Kolbenförmige Sekretzellen wurden nicht festgestellt.

Erwähnenswert ist das vereinzelte Auftreten von Riechepithelinseln im Grenzbereich zwischen indifferentem Epithel und dem sonst kontinuierlichen Riechepithel. Dabei sind die Inseln durch kleine Portionen mehrschichtigen indifferenten Epithels getrennt. Bei dieser Art finden sich also gleichzeitig 2 Riechepitheltypen.

Bisweilen kommt es im Bereich des kontinuierlichen Riechepithels zum Auswachsen von Kuppen aus indifferentem Epithel. Eine echte sekundäre Faltenbildung liegt jedoch nicht vor, da diese Kuppen lediglich Epithelwucherungen darstellen (kein Auswachsen von Bindegewebe!).

14. Klippenbarsch (*Ctenolabrus rupestris* L.)

Für die Untersuchungen stand nur ein Tier zur Verfügung (Länge 14 cm, Alter etwa 2 Jahre).

In der verfügbaren Literatur fehlen jedliche Angaben über das Geruchsorgan von *Ctenolabrus*.

a) Der Abstand zwischen den jeweils zwei Öffnungen eines Organs ist wesentlich größer als vergleichsweise bei den untersuchten Cypriniden und Salmoniden (bezogen auf die relative Kopflänge). Die etwa in der Mitte zwischen Schnauzenspitze und Auge liegende vordere Öffnung ist als kurze, senkrechte Röhre umgestaltet. Die hintere Öffnung ist schlitzförmig und befindet sich nahe dem Vorderrand des Auges (Abb. 34, 35).

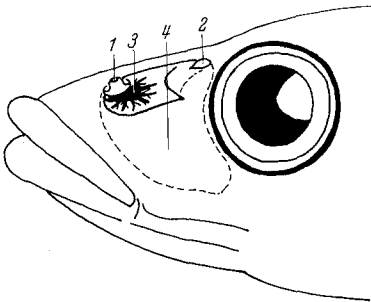


Abb. 34

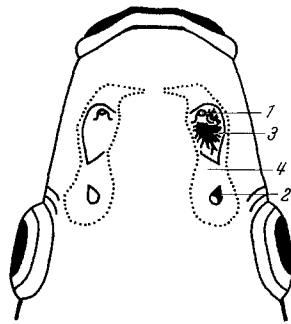


Abb. 35

Abb. 34. *Ctenolabrus*. Kopf von lateral, Position des Geruchsorgans. 1 vordere Öffnung; 2 hintere Öffnung; 3 Riechfaltensystem; 4 akzessorischer Ventilationssack

Abb. 35. *Ctenolabrus*. Kopf von dorsal mit Geruchsorgan. Zahlen s. Abb. 34

Die langgestreckte Riechhöhle führt caudal in einen geräumigen Blindsack (Abb. 34, 35). Riechhöhle (dorsal) und Blindsack (ventral) sind rostral durch den Riechhöhlenboden getrennt. Dieser Boden ist nur rostral und lateral mit den Wänden der Riechgrube verbunden. Eine knöcherne oder knorpelige Abstützung, die bei allen anderen Arten vorhanden ist, fehlt überhaupt. Demnach stellt der scheibenförmige Boden eine freiliegende Hautduplikatur der Riechhöhlenwand dar. Eine Untersuchung der Frühentwicklung des Organs im Zusammenhang mit der Anatomie der Ethmoidalregion ist angebracht.

Die Ausdehnung des sehr abweichend gestalteten Faltensystems (Abb. 50i) beschränkt sich auf den vorderen Teil der Bodenscheibe. Zwölf Hauptfalten sind radiär um einen rostral exzentrischen Mittelpunkt angeordnet und bilden eine geschlossene Rosette (Abb. 36). Von diesen Hauptfalten zweigen, nahe dem Mittelpunkt, ebenfalls radiär verlaufende Nebenfalten ab. Ihre größte Höhe erreichen die einzelnen Falten im Bereich des Zentralansatzes. Auf den peripheren Abschnitten sind die Haupt- und Nebenfalten schließlich noch durch unregelmäßig ausgerichtete Querfalten verbunden (Abb. 36). Dieses System von Haupt-,

Neben- und Querfalten erinnert einigermaßen an die Verhältnisse bei *Esox*. Im Unterschied dazu fehlt jedoch die regelmäßige Anordnung der Nebenfalten.

Die abweichende Faltenlänge in der caudalen (länger) und rostralen Rosettenhälfte (kürzer) sowie das zahlreichere Auftreten von Querfältchen im Bereich der caudalen Rosettenhälfte (Abb. 36) lassen vermuten, daß die Falten nacheinander entstehen (vgl. *Esox*).

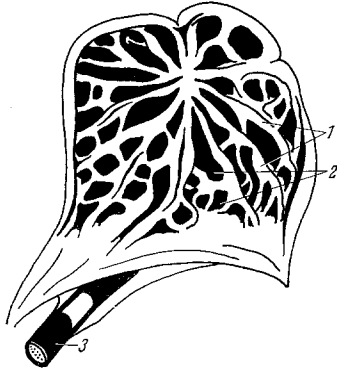


Abb. 36. *Ctenolabrus*. Riechfalten-system. 1 Riechfalten; 2 Täler zwischen den Falten; 3 Tractus olfactorius

Im übrigen sind auch auf der freien Unterseite des scheibenförmigen Bodens kurze, niedrige Falten ausgebildet, die jedoch keine besondere Anordnung verraten.

b) Riechepithel und indifferentes Epithel sind scharf gegeneinander abgesetzt, was sehr deutlich im Bereich des darunterliegenden Bindegewebes zum Ausdruck kommt. An der Grenze der beiden Epithelien erheben sich nämlich kleine, senkrechte Bindegewebslamellen.

Die Verteilung des Riechepithels auf den Falten ist ähnlich wie bei *Myoxocephalus scorpius* und *Cottus gobio*. Riechepithel findet sich im Gegensatz zu *Esox* also auch auf den Faltenseiten. Nur ein schmaler Rückenstreifen der Haupt- und Nebenfalten sowie die Querfalten (total) sind mit indifferentem Epithel bekleidet.

Das mehrschichtige, indifferente Epithel ist von wesentlich geringerer Dicke als das Riechepithel. Die in mehreren Lagen angeordneten Zellen sind von basal nach apikal zunehmend abgeplattet (Kerne rund bis oval). Nur vereinzelt sind Flimmerzellen und Schleimbecherzellen vorhanden.

Die im Riechepithel von *Ctenolabrus* festgestellte Kernzonierung entspricht den Verhältnissen bei *Cottus gobio* (vgl. *Myoxocephalus scorpius*).

Verschiedene Rezeptorentypen konnten nicht festgestellt werden. Alle Rezeptoren sind schlank-spindelförmig. Ihre in leicht gewundenem Verlauf bis zur Epitheloberfläche ziehenden, schlanken peripheren Fortsätze ragen deutlich über die Peripherie hinaus. Die mit mehreren Sinneshärechen besetzte Vesicula ist jedoch kaum gegenüber dem Fortsatz verdickt. Insgesamt bilden die Vesiculae ähnlich deutlich wie bei *Esox* einen regelmäßigen Köpfchensaum an der Epithelperipherie.

Neben Schleimbecherzellen treten im Riechepithel von *Ctenolabrus* — wie bei verschiedenen anderen Arten — kolbenförmige Sekretzellen auf.

Die charakteristischen Unterschiede waren hier besonders deutlich zu erkennen und werden im folgenden zusammenfassend gegenübergestellt:

| | Schleimbecherzellen | Kolbenförmige Sekretzellen |
|---------|---|---|
| Gestalt | Gestreckt-kugelig; kein basaler Fortsatz; Öffnung durch Reißen der apikalen Zellwand | Kolbenförmig; meist mit Basalfortsatz; während der Sekretionsphase apikales Halsstück ausgebildet |
| Kern | Flach, deformiert; dicht an die basale Zellwand gedrückt; keine Einschlüsse erkennbar; intensive Totalanfärbung | Rund; nicht deformiert; liegt frei im Zellumen; größere periphere und kleinere zentrale Einschlüsse |
| Sekret | Schleim; charakteristische Reaktion auf Schleimfarbstoffe; typisches Schleimgerüst; Austritt des Schleims in großen Portionen | Unbekanntes Sekret; schwache Reaktion auf Schleimfarbstoffe; homogen und offenbar zähflüssig; Austritt in kleinen Portionen |

Ungeklärt bleibt die Frage, ob diese Zellen nach einmaliger Sekretausschüttung abgebaut werden oder aber zu erneuter Sekretproduktion fähig sind.

Der Verlauf der intraepithelialen Nervenbündel sowie der Austritt der Fila olfactoria aus dem Epithel ins Bindegewebe und ihre Sammlung zu Olfaktoriuszweigen ist ähnlich wie bei *Cottus gobio* bzw. *Myoxocephalus scorpius*.

15. Seeszunge (*Solea solea* L.)

Es wurden 3 Tiere untersucht:

| | linkes — | rechtes Organ |
|---|-------------|---------------|
| Nr. 1 Körperlänge: 20 cm F.Z.: 13/13 (26) | 15/16 (31) | |
| Nr. 2 Körperlänge: 22 cm F.Z.: 14/15 (29) | 17/18 (35) | |
| Nr. 3 Körperlänge: 25 cm F.Z.: 18/17 (35) | 20/22 (42). | |

Eine morphologisch-anatomische Beschreibung des Geruchsorgans liegt von BURNÉ vor. Es fehlen jedoch nähere Angaben zum System der Riechfalten.

a) Die Längsachse beider Organe ist nach rechts gedreht. Beim linken Organ beträgt die Drehung nur 30—40°, rechts dagegen fast 90°. Wie auch bei *Pleuronectes* ist die linke Riechgrube (Blindseite) kleiner als die rechte und weist eine geringere Faltenzahl auf (s. oben). Diese unterschiedliche Ausbildung der beiden Organe steht wohl in Zusammenhang mit der Augendrehung (Heterosomaten).

Die lamellenartigen Riechfalten sind zu beiden Seiten einer langgestreckten Medianleiste rechtwinklig gegenständig angeordnet (Abb. 50g). Nur die ersten caudalen Falten zeigen eine leicht „abgelenkte“ Ausrichtung. Eine endständige, caudale Längsfalte fehlt. Vermutlich geht die auch hier *zwei*-seitig sukzessive Faltenbildung von einem 2-Falten-

stadium aus, bei dem die Achsen der beiden Falten einen Winkel von 120—150° bilden. Im Gegensatz dazu ist bei Cypriniden, Salmoniden und Perciden — um nur einige Beispiele zu nennen — die Doppelreihe der Riechfalten caudal immer „geschlossen“, da die caudalen Riechfalten durchgehend radiär angeordnet sind.

Vom caudalen Anfang bis zur Mitte der Doppelreihe nehmen Länge und Höhe der Falten zu. Zum rostralen Ende hin sind die Falten wieder stetig kleiner. Alle Falten sind von gleicher trapezförmiger Gestalt (Abb. 37). Der geradlinige Oberrand ist lateral und median fast eckig abgesetzt. Lateral sind die Falten auf einem kurzen Abschnitt mit der Riechhöhlenwand verwachsen. Die medianen Faltenkanten verlaufen schräg bis zur Medianleiste. Dadurch entsteht zwischen Grubendach

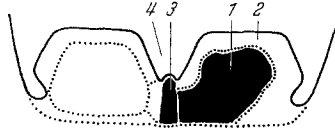


Abb. 37. *Solea*. Zwei gegenüberliegende Riechfalten im Profil. Rechts: Riechepithelverbreitung. 1 Riechepithel; 2 indifferentes Epithel; 3 Mittelraphe; 4 Längsrinne

und Medianleiste eine Rinne, die im Längsschnitt lanzettförmig, im Querschnitt dreieckig ist (Abb. 37).

b) Die Verbreitung von Riechepithel und indifferentem Epithel ist auf den einzelnen Falten konstant. Das kontinuierliche Riechepithel bekleidet den größten Teil der Faltenseiten, einen kleineren medianen Teil der Faltenäler und die medianen Faltenansätze (Abb. 37). Alle übrigen Faltenbezirke tragen indifferentes Epithel. Der relative Riechepithelanteil ist auf den mittleren, längsten Falten am kleinsten.

Die Grenze zwischen den beiden, etwa gleich dicken Epithelien (40 bis 50 μ) ist scharf. Ein Übergangsepithel fehlt (s. *Salmo* und *Ictalurus*).

Das mehrschichtige, indifferente Epithel ist ähnlich aufgebaut wie bei *Myoxocephalus*: Gedrungene, zylindrische Zellen bilden die einfache oder doppelte äußere Abschlußschicht. Flimmerzellen fehlen. Zwischen den Abschlußzellen finden sich, teils vereinzelt, teils in Gruppen, Schleimbecherzellen. Eine mittlere Schicht ist aus unterschiedlich gestalteten Zellen aufgebaut. Vereinzelt stehen diese Zellen durch einen schlanken, basalen Fortsatz mit der Basalmembran in Verbindung. Die Basalzellen sind 2—3reihig angeordnet.

Die Zellarten des Riechepithels sind: Rezeptoren, Stützzellen, Basalzellen, Schleimbecherzellen und kolbenförmige Sekretzellen. Flimmerzellen sind auch hier nicht vorhanden. Eine ausgeprägte Kernzonierung, wie bei *Salmo*, *Anguilla*, *Ictalurus*, *Perca* und *Myoxocephalus*, fehlt. Die Rezeptorenkerne liegen in einem mittleren Epithelbereich von ca. 10—15 μ Breite gleichmäßig verteilt. Dieser Epithelbereich enthält

außerdem den größten Teil der Stützzellenkerne. Ihre Unterscheidung von den gleichgestalteten Rezeptorenkernen ist wegen der dichten Kernlagerung mit Schwierigkeiten verbunden. Die übrigen Stützzellenkerne liegen unregelmäßig verteilt apikal oder basal von dieser mittleren Epithelzone. Die Basalzellen sind einreihig angeordnet. Ähnlich wie bei *Anguilla* treten die kolbenförmigen Sekretzellen nur ganz vereinzelt auf.

Verschiedene Rezeptorentypen wurden nicht festgestellt. Die unterschiedliche Länge der peripheren Fortsätze kann nicht als besondere Differenzierung betrachtet werden. Die Vesiculae olfactoriae ragen nur wenig über die Epitheloberfläche hinaus. Trotzdem ist ein regelmäßiger Köpfcensaum zu erkennen. Jede Vesicula trägt mehrere Sinneshärchen, deren genaue Anzahl allerdings nicht ermittelt werden konnte.

Die Auszählung der deutlich erkennbaren Vesiculae läßt sich auch bei *Solea* für die Bestimmung der Rezeptorendichte verwenden. Eine Kontrolle durch Kernzählung war wegen der gemischten Anordnung von Stützzellenkernen und Rezeptorenkernen nicht möglich. Daher kann die Rezeptorendichte nur mit Vorbehalt angegeben werden. Sie beträgt ungefähr 60000 Rezeptoren/mm Riechepithelfläche.

Bemerkenswert ist die oft beträchtliche Länge der zahlreichen intrapithelialen Nervenbündel, welche dicht über der Basalzellenzone verlaufen. Meist werden die Bündel einzeln abgeleitet. Das System der im Faltenbindegewebe liegenden größeren olfaktorischen Nerven entspricht etwa dem von *Phoxinus*.

16. Scholle (*Pleuronectes platessa* L.)

Zwei Tiere wurden untersucht:

| | linkes — | rechtes Organ |
|-------------------------|---------------|---------------|
| Nr. 1 Körperlänge 24 cm | Faltenzahl 18 | 23 |
| Nr. 2 Körperlänge 27 cm | Faltenzahl 22 | 26. |

Eine kurze Beschreibung des Geruchsorgans von *Pleuronectes* gibt BURNE (1909). Nähere Untersuchungen zur Ontogenie und Anatomie liegen von REINKE (1937) vor. Dabei steht die Betrachtung der unterschiedlichen Ausbildung von linkem und rechtem Organ im Vordergrund. Für den Vergleich mit anderen Arten ist eine ergänzende Beschreibung des Faltsystems erforderlich.

a) Die Faltenreihen beider Organe erstrecken sich quer zur Körperlängsachse. Während bei *Solea* die Längsachse des Geruchsorgans gedreht ist (s. *Solea*), bleibt bei *Pleuronectes* die entsprechende Achsenrichtung erhalten (bis auf die geringfügige Drehung des linken Organs). Infolge Queranordnung der Falten (Abb. 50h) erfahren jedoch die Riechgruben eine starke Verbreiterung (Verlängerung der Querachse).

Bei den meisten anderen untersuchten Arten weisen die Auffaltungen des Riechgrubenbodens eine doppelreihige oder rosettenförmige Anordnung auf. Die Riechfalten von *Pleuronectes* dagegen liegen annähernd

parallel zueinander in einer Einzelreihe (Abb. 40 und 50). Alle Falten sind gleichgestaltet. Ihr Profil zeigt eine regelmäßige Abrundung des Rückens (Abb. 38 und 50h).

Die in der Mitte der Reihe stehende Falte wächst zuerst aus (REINKE). Sie erreicht daher auch die größte Höhe und Länge. Die Faltenneubildung erfolgt, wie bei Arten mit doppelreihigem oder radiärem Falten-system, zweiseitig sukzessiv. Links und rechts von der „Primärfalte“ erheben sich also die weiteren Falten jeweils nacheinander. Dabei ist die Achsenrichtung ihrer Auswuchszonen identisch mit der Richtung der „Primärfalte“. Es entsteht so ein einreihiges Falten-system (Abb. 48). Auch bei älteren Tieren werden noch neue Falten gebildet, jedoch in wesentlich langsamerer Folge als bei Jungtieren.

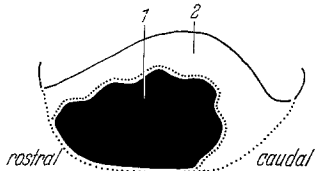


Abb. 38. *Pleuronectes*. Riechfalte mit Riechepithelverbreitung. 1 Riechepithel; 2 indifferentes Epithel

Aus Abb. 50h ist zu erkennen, daß die einzelnen Falten leicht gespreizt stehen (an der caudalen Riechhöhlenwand sind die Faltenabstände größer als an der rostralen Riechhöhlenwand). Ob diese „Spreizung“ als Tendenz zu stärkerer Ablenkung aufzufassen ist oder aber als Restmerkmal einer ursprünglich stärkeren Ablenkung, kann nicht entschieden werden.

b) Das Riechepithel ist kontinuierlich. Es bekleidet den größten Teil der Faltenseiten und rostralen Faltenansätze (Abb. 38). Alle übrigen Faltenbezirke tragen indifferentes Epithel.

Wie auch bei Arten mit doppelreihiger oder radiärer Faltenanordnung ist der relative Riechepithelanteil auf den jüngeren Falten größer als auf den älteren.

Riechepithel und indifferentes Epithel sind nicht gegeneinander abgesetzt, sondern weisen einen allmählichen Übergang auf. Das Übergangsepithel enthält sowohl Rezeptoren und Stützzellen in einschichtiger Anordnung als auch mehrschichtig zwischengelagerte, flache Abschlußzellen.

Im zweischichtigen, indifferenten Epithel (Dicke 35–50 μ) fehlen Flimmerzellen. Die äußere Zellschicht setzt sich aus einreihig angeordneten, zylindrischen Zellen zusammen. Ein Teil dieser Zellen hat basale Fortsätze, die jedoch die Basalmembran nicht erreichen. Die zweite Schicht wird von den 3–4reihig angeordneten Basalzellen gebildet. Zwischen den zylindrischen Abschlußzellen stehen in unregelmäßiger Verteilung Schleimbecherzellen.

Das einschichtige Riechepithel (Abb. 39) ist ähnlich aufgebaut wie das von *Solea*. Es treten jedoch Flimmerzellen auf, deren Kerne meist apikal im Epithel liegen. Ihr basaler Fortsatz erreicht nur in seltenen

Fällen die Basalmembran. Die Kerne von Rezeptoren und Stützzellen sind auf einer breiten, mittleren Epithelzone gemischt verteilt. Vereinzelt finden sich hier aber auch Flimmerzellenkerne. Die unterschiedlich großen Basalzellen liegen in dichter Einzelreihe.

Schleimbecherzellen sind im Riechepithel zahlreicher vertreten als im indifferenten Epithel. An manchen Stellen bilden sie größere Gruppen. Außerdem finden sich in unterschiedlicher Verteilung kolbenförmige Sekretzellen (vgl. *Anguilla*, *Myoxocephalus*, *Cottus*, *Ctenolabrus*, *Solea*).

Es konnten zwei Rezeptorentypen festgestellt werden: Riechspindeln und Riechstäbchen. Die ovalen Kerne der Riechspindeln liegen meist weiter basal als die länglichen Kerne der Riechstäbchen. Das Zahlenverhältnis der beiden Typen läßt sich nicht angeben, da ihre jeweilige Dichte in den verschiedenen Riechepithelbezirken stark schwankt. Die Kernausszählung größerer Riechepithelstrecken ergab eine Überzahl an Riechspindeln. Durch ihre intensivere Anfärbung (Säurealizarinblau, Hämatoxylin nach HEIDENHAIN) lassen sich die Riechstäbchen von den Riechspindeln relativ gut unterscheiden.

Das Ableitungssystem der olfaktorischen Nerven ist in den Abb. 40 und 41 dargestellt.

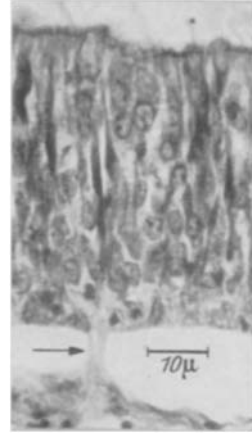


Abb. 39. *Pleuronectes*. Riechepithelausschnitt. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Pfeil: Filum olfactorium

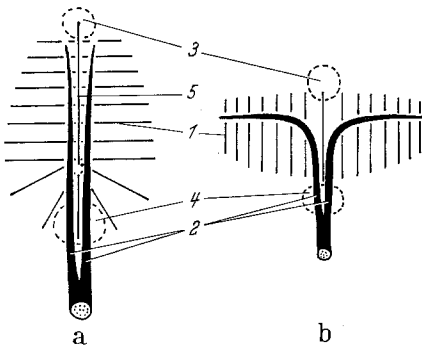


Abb. 40

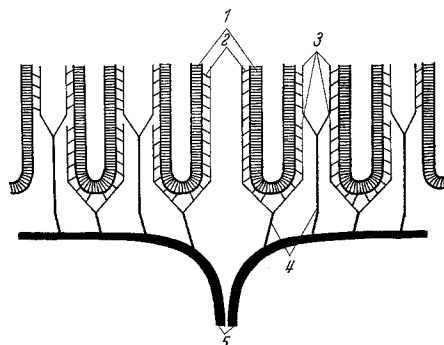


Abb. 41

Abb. 40 a u. b. a Verlauf der Olfaktoriusstämme bei einem doppelreihigen Falten-system; b bei einem einreihigen Falten-system. 1 Riechfalten; 2 Olfaktoriusstämme; 3 vordere Öffnung; 4 hintere Öffnung; 5 Medianleiste

Abb. 41. *Pleuronectes*. Ableitungssystem der Geruchsnerve mehrerer Falten (schematisch). 1 Riechepithel; 2 Fila olfactoria; 3 Olfaktoriuszweige 2. Ordnung; 4 Olfaktoriuszweige 1. Ordnung; 5 die beiden Stämme des Tractus olfactorius

17. Roter Knurrhahn (*Trigla corax* BONAP.)

Es wurden 3 Tiere von verschiedener Körperlänge untersucht:

| | linkes — rechtes Organ | |
|------------------------------------|------------------------|-----|
| Nr. 1 Körperlänge 17 cm Faltenzahl | 28 | 27 |
| Nr. 2 Körperlänge 20 cm Faltenzahl | 39 | 40 |
| Nr. 3 Körperlänge 27 cm Faltenzahl | 45 | 46. |

Eine kurze Beschreibung des Geruchsorgans liegt von BURNE (1909) vor.

a) Die beiden Riechgruben sind dem Oberlippenrand näher gelegen als den Augen. Eine bei älteren Tieren knorpelige Hautbrücke (von 3—5 mm Breite) trennt die jeweils 2 Öffnungen eines Organs.

Von dem flachen Riechgrubenboden erheben sich die Riechfalten um eine kurze, breite Mittelraphe in radiärer Anordnung (Abb. 50f). Ein kleiner rostraler Abschnitt des Bodens ist faltenfrei. Hier ist die Mittelraphe mit dem Riechhöhlendach verwachsen. Das radiäre Falten-system ist also rostral nicht geschlossen.

Die einzelnen, untereinander annähernd gleichgestalteten Falten sind nicht wie bei *Anguilla*, *Perca*, *Salmo* und *Phoxinus* mit den Wänden der Riechhöhle verwachsen. Der Faltenrücken ist jeweils bogenförmig von der Mittelraphe bis zum basalen Ansatz abgerundet (Abb. 50f). Vereinzelt weisen 2 benachbarte Falten einen gemeinsamen basalen Faltenansatz auf.

Die von caudal nach rostral abnehmende Größe der Falten sowie das Auswachsen junger Falten im rostralen Bereich des Grubenbodens beiderseits der Mittelraphe zeigt, daß eine zweiseitig sukzessive Faltenneubildung erfolgt. Dabei erhebt sich jede „folgende“ Falte in abgelenkter Richtung zur „vorhergehenden“ (vgl. *Myoxocephalus*, *Esox*). Da im rostralen Abschnitt des Grubenbodens die Mittelraphe mit dem Grubendach verwachsen ist, bleiben linke und rechte Faltenreihe getrennt.

Bei älteren Tieren entstehen noch weitere Falten zwischen den bereits gebildeten. Diese wenigen zusätzlichen Falten sind gewöhnlich mit einer der benachbarten, älteren Falten basal verwachsen (s. oben). Dadurch kommt die gedrängte Anordnung der Falten zustande (Abb. 50f).

Jede Riechhöhle steht mit einem akzessorischen Blindsack in Verbindung. Die anatomischen Verhältnisse sind von BURNE beschrieben.

b) Das Riechepithel ist aufgeteilt und in Form kleiner Inseln auf bestimmten Faltenbezirken verteilt (vgl. *Phoxinus*, *Cyprinus*, *Carassius*, *Tinca*). Die Verbreitung der Inseln (die für alle Falten konstant ist) beschränkt sich auf die Faltenseiten und Teile der Faltentäler sowie der medianen Faltenansätze.

Die Oberfläche dieser Faltenpartien stellt ein regelmäßiges System zahlreicher Kuppen und Mulden dar. Im Schnitt verläuft die Oberflächenlinie wellenförmig (Abb. 42). Es zeigt sich, daß die Kuppen immer

aus indifferentem Epithel bestehen. Zwischen den Kuppen liegt die tiefere, freie Oberfläche der Riechinseln (Abb. 42, 43). Ihr rundlicher Umriß wird an Flachschnitten durch das Epithel ersichtlich (vgl. *Phoxinus*, Abb. 6).

Sowohl im Riechepithel als auch im indifferenten Epithel fehlen Schleimbecherzellen und Flimmerzellen.

Das die Riechinseln isolierende indifferente Epithel unterscheidet sich im Bau wesentlich vom indifferenten Epithel der Faltenrücken. Ersteres enthält neben flachen, mehrreihig angeordneten Zellen, schlanke säulenförmige Zellen, die sich fast über die gesamte Epitheldicke erstrecken. Sie ähneln den Stützzellen des Riechepithels. In der zweiten Epithelart fehlen diese Zellen. Hier liegen jedoch zwischen den flachen, mehrreihig gelagerten Zellen, rundliche Zellen unbekannter Natur. Ihr Plasma färbt sich sehr intensiv an. Es enthält kleine, stark lichtbrechende Einschlüsse. In der verfügbaren Literatur finden sich keine Angaben über diese Zellen. In beiden Epithelarten sind die Basalzellen mehrreihig angeordnet.

Der Feinbau der Riechepithelinseln ist ähnlich wie bei *Phoxinus*. Die schlanken, dicht stehenden Rezeptoren und Stützzellen bilden ein tönchenförmiges Bündel (Abb. 42). Die Basalzellen sind einreihig angeordnet.

Bei den Rezeptoren lassen sich Riechspindeln und Riechstäbchen unterscheiden. Für ihre Kennzeichnung gelten die bei *Salmo* und *Pleuronectes* gemachten Angaben. Ein bestimmtes Verteilungsmuster der beiden Typen konnte nicht festgestellt werden. Zahlenmäßig überwiegen die Riechspindeln.

Je nach Färbezeit erscheinen die *Vesiculae olfactoriae* (Abb. 43) als helle, stark lichtbrechende Bläschen oder als tiefgefärbte lichtundurch-

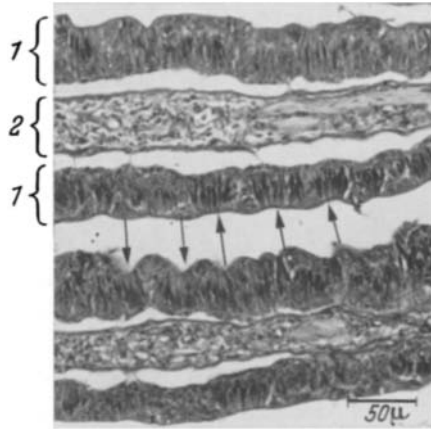


Abb. 42. *Trigla*. Ausschnitt zweier Riechinseln. Säurealizarinblau. Charakteristisch ist die gewellte Epitheloberfläche. 1 Epithel; 2 Bindegewebe. Pfeile: Riechinseln

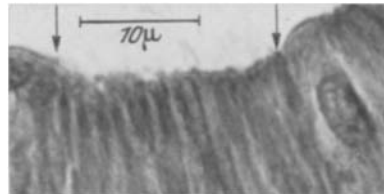


Abb. 43. *Trigla*. Peripherer Ausschnitt einer Riechinsel. Säurealizarinblau. An der Oberfläche (im Bereich zwischen den Pfeilen) zahlreiche *Vesiculae olfactoriae* mit Sinneshärcchen

lässige Knötchen. Jede Vesicula ist mit Sinneshärchen besetzt. Ihre Zahl ließ sich nicht ermitteln.

Die zentralen Fortsätze der in einer Insel vorhandenen Rezeptoren vereinigen sich unmittelbar über der Basalzellenreihe zu einem Filum olfactorium, das meist senkrecht ins Bindegewebe zieht. Bei einzelnen Riechinseln konnten 2 oder 3 Fila gezählt werden. Das Ableitungssystem der Fila ist ähnlich wie bei *Phoxinus*.

Im Unterschied zu *Phoxinus* „verlassen“ die Hauptnervenzweige getrennt das Geruchsorgan (vgl. *Esox*). Sie bilden für jedes Organ zwei übereinanderliegende Gruppen, die sich erst weit außerhalb des Organs zum einheitlichen Tractus olfactorius vereinigen. Die Ableitung in zwei Nervengruppen entspricht der zweiseitigen Faltenbildung.

Die Aufteilung des Riechepithels in viele kleine Inseln bietet wie bei *Phoxinus* die Möglichkeit einer quantitativen Erfassung der Rezeptoren. Untersucht wurde das rechte Organ von Tier Nr. 2. Im Durchschnitt enthält eine Riechepithelinsel rund 200 Rezeptoren. Die Extremwerte liegen zwischen 30 und 400. Die Gesamtzahl der Inseln aller Falten beträgt etwa 10500.

Danach ergibt sich für die Summe der Geruchsrezeptoren im rechten Organ ein Wert von 2×10^6 . Für das linke Organ kann als Rezeptorensomme ebenfalls eine Zahl um 2 Millionen angenommen werden. Die Gesamtzahl der Geruchsrezeptoren von Tier Nr. 2 liegt demnach bei 4×10^6 .

18. Kleiner Tobiasfisch (*Ammodytes lancea* YARR.)

Es wurden 4 Tiere zwischen 15 und 17 cm Körperlänge untersucht. Von LIERMANN (1933) liegt eine kurze Beschreibung des Geruchsorgans vor. Auch ein Modell des Organs wurde von dem Autor angefertigt. Ergänzende Angaben sind notwendig.

a) Die paarigen Riechgruben liegen etwa in der Mitte zwischen Oberlippenrand und Augen. Sie sind von geringer Breite und Länge, weisen jedoch eine beträchtliche Tiefe auf. Die beiden Öffnungen jedes Organs sind durch eine breite Brücke getrennt. Der Hinterrand der vorderen Öffnung ist zu einem niedrigen Segel umgebildet.

Das eigentliche Geruchsorgan ist sehr abweichend gestaltet. Gegenüber allen anderen untersuchten Arten fehlen Falten! Nur eine einzelne nierenförmige Auftreibung des Grubenbodens ragt frei in die Riechhöhle (Abb. 44, 45). Die Auftreibung wird von einer paramedian verlaufenden Hautduplikatur getragen, mit der sie ventral verwachsen ist (Abb. 44, 45). Dabei erstreckt sich die Hautlamelle von der caudalen bis zur rostralen Riechhöhlenwand. Sie teilt die Riechgrube in zwei schmale Räume, die dorsal kommunizieren. Da die Auftreibung vom Grubenboden völlig abgehoben ist, verlaufen die beiden Olfaktoriusstämme innerhalb der Hautduplikatur (Abb. 44a).

Makroskopisch erscheint die Oberfläche des nierenförmigen Organs unprofiliert. Schon bei Lupenvergrößerung zeigt sich jedoch, daß winzige, rundliche Vertiefungen regelmäßig über die Auftreibung verteilt sind (Abb. 45).

b) *Ammodytes* ist ein weiterer Vertreter mit aufgeteiltem Riechepithel. Wie auch bei den 4 Cypriniden und *Trigla* sind kleine Riechinseln in regelmäßiger Verteilung dem indifferenten Epithel eingestreut (Abb. 45, 46). Die Verbreitung der Inseln erstreckt sich auf alle Bezirke der nierenförmigen Auftreibung. Die Stützlamelle ist dagegen frei von Riechepithel.

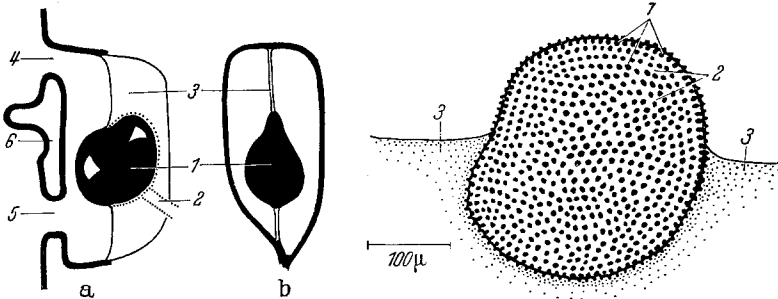


Abb. 44

Abb. 45

Abb. 44 a u. b. *Ammodytes*. Geruchsorgan (schematisch). a Von lateral, b von dorsal. 1 nierenförmige Auftreibung; 2 Tractus olfactorius; 3 Hautduplikatur; 4 vordere Öffnung; 5 hintere Öffnung; 6 Brücke zwischen den beiden Öffnungen

Abb. 45. *Ammodytes*. Nierenförmige Auftreibung, Verbreitung der Riechinseln. 1 Riechinseln; 2 indifferentes Epithel; 3 Hautduplikatur

Zwischen den im Flachschnitt rundlichen Riechinseln liegen immer nur wenige Zellen des zusammenhängenden indifferenten Epithels (Abb. 47). An keiner Stelle konnte jedoch beobachtet werden, daß zwei oder mehr Inseln miteinander in Verbindung stehen.

Der apikale Teil des indifferenten Epithels wird von flachen, mehrreihig gelagerten Zellen aufgebaut. Da diese Zellen die Oberfläche der Riechinseln überragen, kommt es zu einer regelmäßigen Oberflächenprofilierung (Abb. 46, 47, vgl. *Phoxinus*, *Trigla*). Im mittleren Epithelanteil, der als schlanker Abschnitt ausgebildet ist, treten nur längliche Zellen auf. Ihr schlanker, distaler Fortsatz endet an der apikalen Zellschicht. Der basale Fortsatz zieht zwischen den Basalzellen hindurch bis zur Basalmembran. Flimmerzellen fehlen im indifferenten Epithel. Nur vereinzelt treten Schleimbecherzellen auf.

Auch in den Riechepithelinseln fehlen Flimmerzellen, wie bei den übrigen Arten mit aufgeteiltem Riechepithel. Neben Basalzellen sind lediglich Rezeptoren und Stützzellen vorhanden. Die beiden letztgenannten Zellarten sind von äußerst schlanker Gestalt. Sie bilden als

straffes Bündel die einzelne Riechepithelinsel (Abb. 47, vgl. *Phoxinus*, *Trigla*). Die Stützzellen erstrecken sich von der Basalmembran bis zur Peripherie. Zwischen ihren verbreiterten Basalfüßchen liegen die Basalzellen.

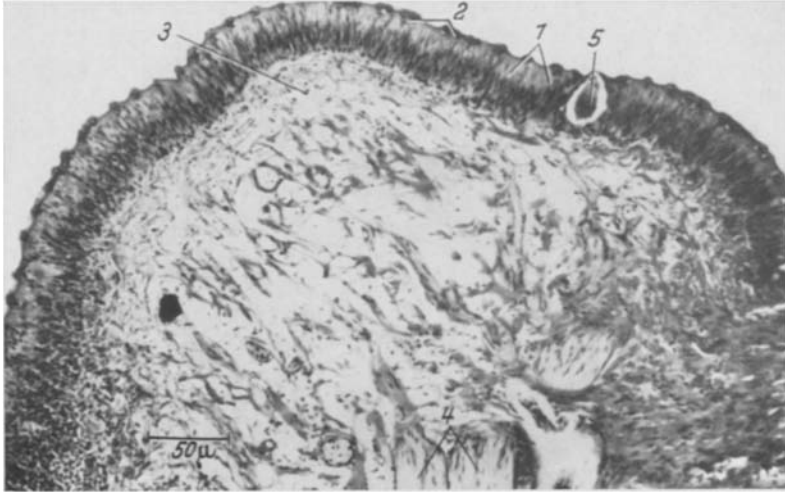


Abb. 46. *Ammodytes*. Querschnitt durch die nierenförmige Auftreibung. Molybdänhämatoxylin nach HELD. 1 Riechinseln (leicht eingesenkt); 2 indifferentes Epithel; 3 Bindegewebe; 4 die beiden Olfaktoriusstämme; 5 einzelliger Parasit

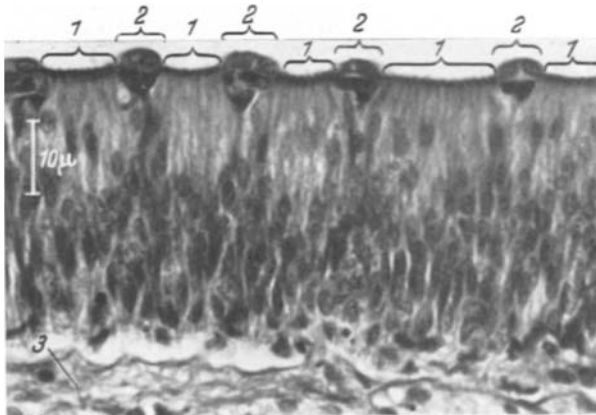


Abb. 47. *Ammodytes*. Mehrere Riechinseln mit zwischengeschaltetem indifferentem Epithel im Schnitt. Säurealizarinblau. 1 Riechinseln; 2 indifferentes Epithel; 3 Bindegewebe

Stützzellenkerne und Rezeptorenkerne sind nach ihrem Verhalten zu den verwendeten Farbstoffen kaum zu unterscheiden. Auch die Kernform ist nicht charakteristisch. Nur im apikalen, kernfreien Epithelbereich ist eine Bestimmung der Rezeptoren und Stützzellen möglich.

Die stärker angefärbten, peripheren Fortsätze der Rezeptoren sind nämlich wesentlich dünner als die apikalen Fortsätze der Stützzellen. Außerdem ist ersichtlich, daß die Rezeptorenfortsätze über die Epitheloberfläche hinausragen (Vesiculae olfactoriae), während die Enden der Stützzellen von einer dünnen Kittleistenmembran bedeckt sind.

Jede Vesicula trägt mehrere Sinneshärchen, die oft miteinander verklebt sind. Die Feststellung ihrer Anzahl war daher nicht möglich. Dagegen lassen sich die Vesiculae einer Insel leicht auszählen.

Da auch die Zählung der Riechinseln des verhältnismäßig kleinen Organs leicht durchführbar ist (s. Material und Methodik), konnte die Gesamtzahl der Rezeptoren ermittelt werden. Die quantitative Bestimmung wurde an einem Tier von 15 cm Körperlänge vorgenommen.

Jede Riechinsel enthält im Durchschnitt 100—120 Rezeptoren. Beide Organe zusammen weisen etwa 2100 Riechinseln auf. Daraus errechnet sich die Summe der Geruchsrezeptoren des erwähnten Tieres zu rund 200000.

Die zentralen Fortsätze der in einer Riechepithelinsel enthaltenen Rezeptoren vereinigen sich an der äußeren Basalzellengrenze zu einem Filum olfactorium. In einzelnen Inseln sind 2—3 Fila olfactoria vorhanden. Eine intraepitheliale Vereinigung der zentralen Fortsätze mehrerer Riechepithelinseln wurde nicht beobachtet.

 Tabelle 2. Quantitative Angaben. Dicken, Breiten und Längen in μ

| Arten | Dicke des Riech-epithels | Dicke des indifferenten Epithels | Breite der Inseln | Länge der Sinneshärchen | Länge der Filim-härchen | Gesamtzahl der Inseln in beiden Organen | Zahl der Rezeptoren pro mm ² | Gesamtzahl der Rezeptoren |
|-----------------------|--------------------------|----------------------------------|-------------------|-------------------------|-------------------------|---|---|---------------------------|
| <i>Phoxinus</i> . . | 30—55 | 35—60 | 25—65 | 3 | 7 | 6000 | | 10 ⁶ |
| <i>Cyprinus</i> . . | 70—90 | 75—95 | 15—90 | 3 | 12 | 15000 | | |
| <i>Carassius</i> . . | 30—70 | 30—75 | 20—80 | 2—3 | 9 | | | |
| <i>Tinca</i> . . . | 35—55 | 40—60 | 30—60 | 3 | 7 | | | |
| <i>Salmo g.</i> . . | 45—60 | 30—80 | | 4 | 8 | | 5 · 10 ⁴ | |
| <i>Salmo f.</i> . . | 45—60 | 30—80 | | 4 | 8 | | 5 · 10 ⁴ | |
| <i>Anguilla</i> . . | 35—50 | 15—35 | | 4 | 14 | | 6 · 10 ⁴ | |
| <i>Ictalurus</i> . . | 35—50 | 35—55 | | 4 | 16 | | 5 · 10 ⁴ | |
| <i>Perca</i> . . . | 60—70 | 50—100 | | 4 | 10 | | 8 · 10 ⁴ | 2—3 · 10 ⁶ |
| <i>Esox</i> | 95—110 | 40—70 | | 3 | 10 | | 5 · 10 ⁴ | |
| <i>Myoxocephalus</i> | 90—100 | 30—50 | | 4 | 10 | | 5 · 10 ⁴ | |
| <i>Cottus</i> | 70—80 | 40—60 | | 4 | 7 | | 4—5 · 10 ⁴ | |
| <i>Scomber</i> . . . | 35—40 | 20—30 | | 3 | 7 | | 4 · 10 ⁴ | |
| <i>Ctenolabrus</i> . | 60—70 | 20—30 | | 4 | 8 | | 4—5 · 10 ⁴ | |
| <i>Solea</i> | 40—50 | 15—40 | | 2 | | | 6 · 10 ⁴ | |
| <i>Pleuronectes</i> . | 50—55 | 30—40 | | 3 | 7 | | 5 · 10 ⁴ | |
| <i>Trigla</i> | 30—45 | 30—50 | 25—55 | 3 | | 11000 | | 4 · 10 ⁶ |
| <i>Ammodytes</i> . | 45—55 | 20—60 | 20—30 | 2—3 | | 2000 | | 2—3 · 10 ⁵ |

An den Austrittsstellen der Fila olfactoria ist die Basalmembran ausgebuchtet und perforiert (Abb. 47). Bei allen anderen Arten mit aufgeteiltem Riechepithel verläuft die Basalmembran (als Grenze zwischen Riechepithel und Bindegewebe) völlig gerade.

Die Fila olfactoria dringen senkrecht in das Bindegewebe und werden in kleineren Zweigen des Tractus olfactorius „abgeleitet“. Im Gegensatz zu Fischarten mit einem aus wenigen (5—10) bis vielen (über 100) Falten zusammengesetzten Geruchsorgan, bei denen die olfaktorischen Nerven ein geordnetes System bilden, liegt bei *Ammodytes* ein ungeordnetes Ableitungssystem vor. Es sind jedoch ebenfalls zwei Stämme des Tractus olfactorius ausgebildet (Abb. 46).

E. Auswertung und Besprechung der Ergebnisse

I. Das Wachstum des Geruchsorgans und seine morphologische Differenzierung

Der äußere Bau des Geruchsorgans ist bei den verschiedenen, bisher untersuchten Knochenfischarten mannigfaltig abgewandelt. Die Unterschiede betreffen — wie eingangs schon erwähnt — Anordnung, Zahl und Gestalt der Riechfalten.

Bei *Salmo salar* sind die zuerst entstehenden Riechfalten annähernd parallel zur Körperlängsachse ausgerichtet (GAWRILENKO 1910). Die später auswachsenden Falten weisen eine von dieser Richtung „abgelenkte“ Anordnung auf. Letzteres trifft nicht für das Geruchsorgan aller von mir untersuchten Arten zu.

Nach REINKE (1937) lassen sich 7 Organtypen unterscheiden. Diese Typen werden in eine Reihe gestellt, die mit dem *Syphonostomum*-Typ (1) beginnt. Die Riechhöhlen von *Syphonostomum* sind völlig faltenfrei. Über den *Ammodytes*-Typ (2) und *Belone*-Typ (3) — hier besteht das Organ jeweils aus einer einzigen Erhebung des Riechgrubenbodens, die bei *Ammodytes* von einer Hautbrücke überdacht ist, bei *Belone* aber frei aus der Riechhöhle ragt — wird die Reihe mit dem Paralleltyp (4): *Pleuronectes*, *Gasterosteus*, *Umbra* — fortgesetzt. Es folgen der Radiärtyp (5): *Oncorhynchus*, der strahlige Typ (6): Cypriniden und der rosettenartige Typ (7) (Beispiele werden nicht genannt).

Diese Reihe ist offensichtlich nach der Kompliziertheit der „fertigen“ Organgestalt geordnet. Die ähnliche oder abweichende ontogenetische Differenzierung der Faltenysteme von Typ 4—7 ist dabei nicht berücksichtigt. Der Bau der verschiedenen gestalteten Faltenysteme läßt sich im Zusammenhang aber nur unter Beachtung des Organwachstums erklären und verstehen.

Das Geruchsorgan erfährt seine „Vergrößerung“¹ dadurch, daß bis zu einem bestimmten Zeitpunkt oder sogar während des gesamten Lebens

¹ Die Riechfeldvergrößerung steht zwar mit dem Wachstum in Zusammenhang, jedoch ist sie für diese rein morphologische Betrachtung nicht von unmittelbarem Interesse.

„neue“ Falten auswachsen (Ausnahmen sind *Syphonostomum*, *Ammodytes*, *Belone*; s. morphologische Reihe nach REINKE).

Die Neubildung von Riechfalten konnte bei *Phoxinus*, *Cyprinus*, *Carassius*, *Tinca*, *Salmo gairdnerii*, *Perca*, *Esox* und *Ictalurus* (Jungtiere) beobachtet werden. Von den marinen Arten war kein entsprechendes Material verfügbar. Doch liegen hier offenbar ähnliche Wachstumsverhältnisse zugrunde. So zeigen kleinere (jüngere) Tiere regelmäßig eine geringere Faltenzahl als größere (ältere) Tiere: *Myoxocephalus*, *Scomber*, *Trigla*, *Solea* und *Pleuronectes*. Außerdem sind die rostralen Falten des Geruchsorgans der vier erstgenannten Arten immer kleiner als die caudalen. Bei *Pleuronectes* sind die lateralen Falten kleiner als die medianen.

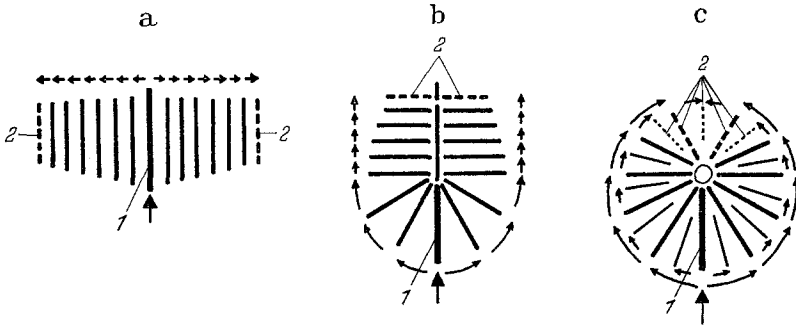


Abb. 48 a—c. Schematische Darstellung der Beziehung zwischen zweiseitig sukzessiver Faltenentstehung und charakteristischer Faltenstellung. a Typ I (Paralleltyp); b Typ II (90°-Typ); c Typ III (180°-Typ). 1 Primärfalte; 2 jüngste Falten. Kleine Pfeile: Verlauf des Faltenzuwachses in Zusammenhang mit der Faltenstellung, große Pfeile: Die in jedem Falle gleiche Richtung der Primärfalte

Nach meinen Untersuchungen verläuft für alle geprüften Arten die Faltenbildung gleichartig. Lediglich die Faltenstellung ist in bestimmter Weise abgewandelt:

Durch zwei getrennte Bildungszonen erfolgt der Faltenzuwachs immer *zwei-seitig*. Nach Anlegung der ersten Falte erheben sich in den ihren Parallelseiten benachbarten Gebieten des Riechgrubensbodens jeweils „neue“ Falten in sukzessiver Entstehungsfolge. Dabei wachsen die beiderseits „folgenden“ Falten mehr oder weniger gleichzeitig aus. Es lassen sich also 1-, 3-, 5- usw. Faltenstadien unterscheiden. Die Anordnung der Falten eines „fertigen“ Organs hängt von der Achsenrichtung der angereicherten Falten bzw. ihrer Bildungszonen ab:

Bleibt die Achsenrichtung der „neuen“ Falten konstant (gleich der der ersten), so entsteht ein einreihiges Faltensystem. Alle Falten sind parallel zueinander angeordnet — Typ I (Abb. 48 a).

Ändert sich die Achsenrichtung auf jeder Seite um 90°, so entsteht ein Faltensystem bei dem nur die caudalen Falten radiär abgelenkt sind, während die rostralen Falten eine parallele Anordnung aufweisen. Die Achsenrichtung der jüngeren, rostralen Falten ändert sich von einer bestimmten Stelle an nicht mehr — Typ II (Abb. 48 b).

Erfährt die Achsenrichtung beiderseits eine Drehung um 180° , so entsteht ein radiäres Faltensystem oder eine Faltenrosette — Typ III (Abb. 48c).

Die Trennung der zwei Bildungszonen bzw. der Faltenreihen wird bei Typ II durch eine dazwischen auswachsende Mittelleiste oder Mittelraphe aufrechterhalten (Abb. 48b). Dagegen laufen die beiden Bildungszonen bei Typ III infolge der jeweiligen Drehung um 180° rostral zusammen. Hier bleibt nur ein kleiner zentraler Bezirk des Riechgrubensbodens faltenfrei. Das entstandene Faltensystem ist geschlossen (Abb. 48c).

Nach Typ I sind die Riechfalten von *Ophiocephalus*, *Hippoglossus* (BURNE) und *Pleuronectes* (REINKE) angeordnet. Die einfache Reihe paralleler Falten liegt quer zur Körperlängsachse (vgl. spezieller Teil, *Pleuronectes*).

Zum Typ II sind die Riechfaltensysteme von *Phoxinus*, *Cyprinus*, *Carassius*, *Tinca*, *Salmo*, *Anguilla*, *Ictalurus* und *Perca* sowie einer größeren Zahl der von BURNE behandelten Arten zu rechnen. Offensichtlich ist dieser Typ am meisten verbreitet. Das Auswachsen neuer Falten kann hier am besten vonstatten gehen.

Ob das doppelreihige Faltensystem von *Solea* nach Typ II entsteht, konnte nicht entschieden werden, da keine Jungtiere für die Untersuchungen zur Verfügung standen. Die ersten caudalen Falten sind zwar beiderseits radiär abgelenkt, doch bleibt ein caudaler Riechgrubenabschnitt faltenfrei. Möglicherweise entstehen zuerst zwei bereits radiär abgelenkte Falten gleichzeitig. Jedenfalls werden hier nach Typ II rostral neue Falten gebildet.

Nach Typ III sind die Falten des Geruchsorgans von *Esox* und *Otenolabrus* angeordnet. Es wechseln längere, höhere mit kurzen, niedrigen Falten ab, die bei *Esox* in regelmäßiger Folge um einen etwas exzentrisch gelegenen Mittelteil stehen. Die größeren Falten bilden sich zuerst. Später wachsen zwischen diesen Hauptfalten niedrigere Nebenfalten in derselben Reihenfolge aus (vgl. spezielle Untersuchungen, *Esox*). Offenbar kann nach einer solchen Anordnungsweise zunächst nur eine begrenzte Zahl von Falten entstehen. Erst das Flächenwachstum des Riechgrubensbodens zwischen den Hauptfalten bietet Raum für die Bildung weiterer Falten.

Große Ähnlichkeit mit dem oben erwähnten 3-Faltenstadium zeigt das „fertige“ Geruchsorgan von *Umbra*. Hier entstehen überhaupt nur 3 Riechfalten, die völlig parallel zueinander vom Boden der Riechgrube auswachsen [Abb. 49 (2)]. Sie erreichen in ihrer Endausbildung nur eine geringe Höhe und erinnern damit an den unfertigen Zustand eines Geruchsorgans, das ausgewachsen eine größere Zahl von Riechfalten aufweist. Vermutlich sind bei dieser Art die Bauverhältnisse des Organs

recht ursprünglich. Im morphologischen Sinn liegt eine Ausgangsform für den Typ I vor (Abb. 49).

Bei *Galaxias* und *Centronotus* entstehen ebenfalls nur 3 Falten, von denen die beiden lateralen leicht radiär abgelenkt sind. Entsprechend der abgelenkten Stellung der beiden Lateralfalten wäre das Geruchsorgan von *Galaxias* und *Centronotus* als morphologische Ausgangsform für die Typen II und III aufzufassen [Abb. 49 (4)]. Eine Weiterentwicklung ist bei *Zoarces* angedeutet. In seiner fertigen Ausbildung weist das Geruchsorgan 5 Falten auf, von denen die jeweils zwei lateralen radiär abgelenkt sind [Abb. 49 (5)].

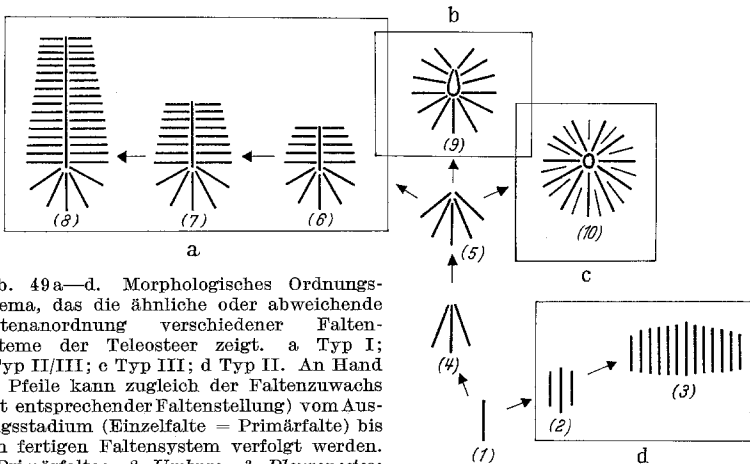


Abb. 49 a—d. Morphologisches Ordnungsschema, das die ähnliche oder abweichende Faltenanordnung verschiedener Falten-systeme der Teleostee zeigt. a Typ I; b Typ II/III; c Typ II; d Typ I. An Hand der Pfeile kann zugleich der Faltenzuwachs (mit entsprechender Faltenstellung) vom Ausgangsstadium (Einzelfalte = Primärfalte) bis zum fertigen Falten-system verfolgt werden.

1 Primärfalte; 2 *Umbra*; 3 *Pleuronectes*; 4 *Galaxias*; *Centronotus*; 5 *Zoarces*; 6 Salmoniden; Cypriniden; 7 Siluriden, Gadiden; 8 *Anguilla*, *Conger*, *Muraena*; 9 *Trigla*, *Myoxocephalus*, *Cottus*, *Scomber*; 10 *Esox*, *Ctenolabrus*

Bei *Trigla*, *Scomber*, *Myoxocephalus* und *Cottus* (vgl. spezieller Teil) beträgt die „Drehung“ der Faltenachsen zwischen 90 und 180°. Alle Falten sind radiär angeordnet. Doch bleibt ein rostraler Bereich des Riechgrubenbodens immer faltenfrei. Hier läuft die sich verbreiternde Mittelraphe aus. Dieses Falten-system ist im Unterschied zu den Verhältnissen bei Typ III nicht geschlossen (offene Rosette). Es kann daher zwischen den Typen II und III eingereiht werden [Abb. 49 (9)].

In Form eines Ordnungsschemas wird versucht, die verschieden gestalteten Falten-systeme mit der Typengliederung in Zusammenhang zu bringen (Abb. 49). Dabei soll das gemeinsame 1-Faltenstadium als Ausgangsform der morphologischen Reihe an ihren Anfang gestellt werden [Abb. 49 (1)]. Die Beziehungen der verschiedenen Typen und „Über-gangsformen“ im Sinne ihrer ähnlichen oder abweichenden Faltenzahl, Entstehungsweise und Gesamtgestalt lassen phylogenetische Zusammenhänge vermuten. Abb. 50 zeigt mehrere charakteristische Riechfalten-systeme als Beispiele für die verschiedenen Typen.

In kaum verständlicher Weise faßt REINKE aus der Tatsache, daß bei den meisten Teleosteen das Geruchsorgan eine „ziemlich große Anzahl von Falten“ aufweist, derartige Typen als „die ursprünglicheren“

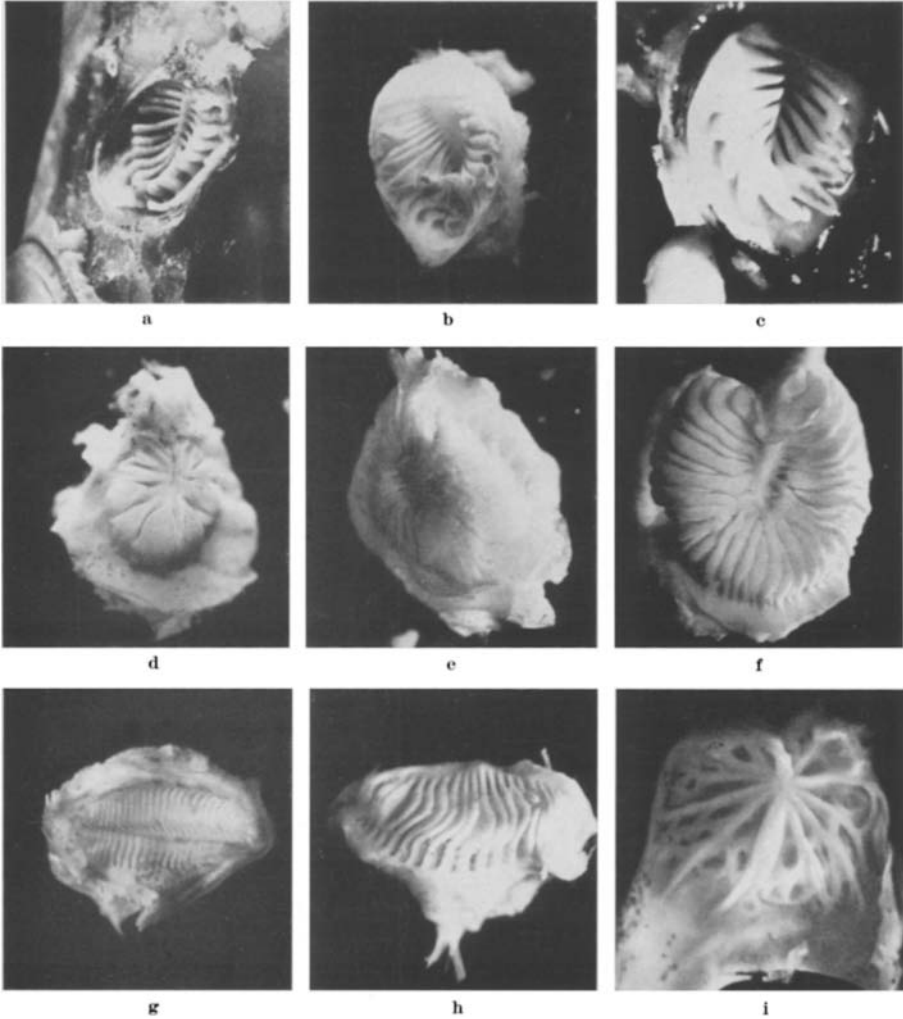


Abb. 50 a—i. Riechfaltensysteme verschiedener Teleosteer. a *Phoxinus*; b *Tinca*; c *Ictalurus* (Typ II); d *Myoxocephalus*; e *Scomber*; f *Trigla* (Typ II/III); g *Solea* (nicht eingeordnet); h *Pleuronectes* (Typ I); i *Ctenolabrus* (Typ III)

auf. Nach meiner Ansicht kann bereits die Existenz von Falten als abgeleitetes Merkmal angesehen werden. Die Zunahme der Faltengröße und Faltenzahl sind zweifellos weitere Entwicklungsschritte. Das Geruchsorgan von *Anguilla* ist ein Beispiel dafür.

Als völlig abweichende Bildung muß das Geruchsorgan von *Ammodytes* angesehen werden. Es sind keine Falten vorhanden. Vielmehr erhebt sich in der Mitte des Riechgrubenbodens eine einfache nierenförmige Auftreibung, die durch eine paramedian verlaufende Hautlamelle mit der caudalen und rostralen Riechhöhlenwand verbunden ist. Hier stimme ich mit REINKE überein, der in der einfachen Gestalt des Organs eine spätere Abwandlung sieht. Nach meinen Untersuchungen kann die Anschwellung nicht einer einzigen Falte, etwa der „Primärfalte“ eines Faltensystems, homolog sein. Das Organ ist nämlich total mit Riechepithelinseln besetzt. Hingegen trägt der Rücken einer Falte immer indifferentes Epithel. Außerdem sind in der Auftreibung 2 Olfaktoriustämme entwickelt, wie bei einem Geruchsorgan, das aus mehreren Falten besteht. Vermutlich ist also die Anschwellung aus einer doppelten Anlage entstanden. Eine sichere Klärung dieser Frage durch Prüfung der ontogenetischen Frühentwicklung des Organs erscheint wünschenswert.

Eine nach anderen Gesichtspunkten aufgestellte Reihe verschiedener Riechfaltensysteme (TEICHMANN 1954) beginnt mit *Gasterosteus* und endet mit *Anguilla*. Kriterium ist hierbei neben der Faltenzahl und -anordnung die Gesamtoberfläche der Falten. In dieser Reihe hat *Phoxinus* eine zentrale Stellung inne, was durch die Gestalt des Faltensystems und die mittlere Anzahl von Falten verständlich wird. Bei den in der Reihe rechts von *Phoxinus* stehenden Vertretern dominiert morphologisch das Geruchsorgan, bei den links stehenden Formen spielt das Auge die bevorzugte Rolle, gemessen an der relativen Größe der Netzhautfläche. Ein Vergleich mit der eigenen Gliederung zeigt, daß alle Typen, bis auf die Übergangsformen in der Reihe vertreten sind. Außerdem bietet danach offensichtlich ein nach Typ II gebautes Geruchsorgan die besten Voraussetzungen für Leistungsfähigkeit.

II. Zellarten und Bau des Riechepithels

Die Grundelemente des Riechepithels der Teleosteer sind Basalzellen, Stützzellen und Riechsinnzellen. Stützzellen und Sinneszellen sind von schlanker Gestalt. Ihre Zellkörper bilden einen dichten Verband von parallel ausgerichteten „Säulchen“.

Das Riechepithel kann als *ein*-schichtig bezeichnet werden, wenn man davon absieht, daß die Basalzellen teilweise mehrschichtig angeordnet sind. Allerdings liegen die Kerne von Stützzellen und Rezeptoren nicht auf dem gleichen Niveau. Sie sind vielmehr in einem breiten, mittleren Epithelbereich mehrreihig verteilt. Dabei zeigen sie eine getrennte, fast schematische oder aber gemischte, scheinbar regellose Anordnung.

Eine charakteristische, in allen Riechepithelregionen gleichartige Kernzonierung wurde bei *Salmo* (beide Arten), *Anguilla*, *Ictalurus*, *Perca*, *Esox* und *Myoxocephalus* festgestellt (Tabelle 3). Mit Ausnahme von

Ictalurus und *Esox* handelt es sich um Arten, deren Riechepithel auch Flimmerzellen enthält. Die Flimmerzellenkerne liegen ausschließlich in der apikalen, die Stützzellenkerne in einer basalen Epithelzone. Sie sind jeweils regelmäßig ein- bis zweireihig angeordnet. Die Rezeptorenkerne sind auf die mittlere Epithelzone beschränkt und weisen eine dichte mehrreihige Lagerung auf. Während bei *Ictalurus* eine breite apikale Epithelzone kernfrei ist, finden sich dort bei *Esox* die Kerne von kleinen gedrunghenen Zellen, deren Funktion nicht bekannt ist (vgl. spezieller Teil). Bei jüngeren Tieren von *Salmo* liegen die Flimmerzellenkerne tiefer im Epithel als bestimmte Rezeptorenkerne (Riechstäbchen). Erst später kommt es zur Apikallage der Flimmerzellenkerne (vgl. spezieller Teil).

Weiterhin finden sich Flimmerzellen im Riechepithel von *Cottus*, *Ctenolabrus*, *Scomber* und *Pleuronectes* (Tabelle 3). Auch bei diesen Arten lassen sich 3 Epithelzonen unterscheiden, denen in der oben beschriebenen Verteilung die Kerne von Flimmerzellen, Rezeptoren und Stützzellen „zugeordnet“ sind. Die Trennung der Zonen ist jedoch unscharf. Eine ebenfalls ineinandergreifende Kernanordnung zeigt das Riechepithel von *Solea*, in dem allerdings Flimmerzellen fehlen. Schleimbecherzellen treten nur im Riechepithel von *Salmo* (beide Arten), *Anguilla*, *Scomber*, *Ctenolabrus* und *Solea* auf.

Alle diese Arten mit mehr oder weniger deutlicher Kernzonierung weisen ein kontinuierliches Riechepithel auf.

Demgegenüber ist im Riechepithel von *Phoxinus*, *Cyprinus*, *Carassius*, *Tinca*, *Trigla* und *Ammodytes* die Anordnung der Kerne fast regellos. Es handelt sich ausnahmslos um Arten mit aufgeteiltem Riechepithel. Die tönchchenförmigen Riechinseln sind allein aus Basalzellen, Stützzellen und Rezeptoren aufgebaut. Immerhin wird auch hier ersichtlich, daß die Dichte der Rezeptorenkerne in der mittleren Epithelzone am größten ist. Die Stützzellenkerne liegen meist weiter basal. Der apikale Epithelbereich ist fast kernfrei.

Über eine weitere Zellart, die mit einer Ausnahme nur im Riechepithel mariner Formen gefunden wurde, existieren in der Literatur keinerlei Angaben. Es handelt sich dabei um die bei *Myoxocephalus*, *Cottus*, *Ctenolabrus*, *Solea*, *Pleuronectes* und *Anguilla* festgestellten fast becherzellengroßen, kolbenförmigen Sekretzellen (s. spezieller Teil). Nur bei *Cottus gobio* sind sie in größerer Anzahl vertreten, bei den anderen Arten dagegen nur vereinzelt (Tabelle 3).

Nach BLAUE, DOGIEL und LAIBACH sollen die apikalen Fortsätze der Stützzellen immer die Epitheloberfläche erreichen. Dies trifft nach meinen Untersuchungen nur dann zu, wenn Flimmerzellen fehlen (s. spezieller Teil, *Ictalurus*, *Esox*, *Solea*). Beim Vorhandensein von Flimmerzellen erreichen die Stützzellenfortsätze nicht alle die Epitheloberfläche (vgl. *Anguilla*, *Perca*). Sie enden bereits

Tabelle 3. *Elemente, Struktur und Verteilung des Riechepithels*

| Arten | Zellarten des Riechepithels | | | | Kernzonen | | Grenze R.-E./i. E. | | | Verteilung des Riechepithels | | |
|-------------------------|-----------------------------|---------------|---------------|--------------|-----------|------------------|--------------------|----------------|----------|------------------------------|--------|--------|
| | Grund-elemente | Schleimzellen | Flimmerzellen | Sekretzellen | deutlich | weniger deutlich | scharf | weniger scharf | Übergang | kontinuierlich | Felder | Inseln |
| <i>Phoxinus</i> . . . | G | | | | | z | ! | | | | | I |
| <i>Cyprinus</i> . . . | G | | | | | z | ! | | | | | I |
| <i>Carassius</i> . . . | G | | | | | z | ! | | | | | I |
| <i>Tinca</i> | G | | | | | z | ! | | | | | I |
| <i>Salmo g.</i> . . . | G | S | F | | Z | | | / | | k | | |
| <i>Salmo f.</i> . . . | G | S | F | | Z | | | / | | k | | |
| <i>Anguilla</i> . . . | G | S | F | x | Z | | | | — | k | | |
| <i>Ictalurus</i> . . . | G | | | | Z | | ! | | | k | | |
| <i>Perca</i> | G | | F | | Z | | | / | | k | | |
| <i>Esox</i> | G | | | ? | Z | | ! | | | | F | |
| <i>Myoxocephalus</i> | G | | F | x | Z | | ! | | | k | | |
| <i>Cottus</i> | G | | F | x | | z | ! | | | k | | |
| <i>Scomber</i> | G | S | F | ? | | z | | / | | k | | |
| <i>Ctenolabrus</i> . . | G | S | F | x | | z | ! | | | k | | |
| <i>Solea</i> | G | S | | x | | z | | / | | k | | |
| <i>Pleuronectes</i> . . | G | S | F | x | | z | | | — | k | | |
| <i>Trigla</i> | G | | | | | z | ! | | | | | I |
| <i>Ammodytes</i> . . . | G | | | | | z | ! | | | | | I |

innerhalb des Epithels auf verschiedener Höhe. Ebensovienig stehen alle basalen Fortsätze der Flimmerzellen mit der Basalmembran in Verbindung. Nur ein Teil der Flimmerzellen hat längere basale Fortsätze, die ähnlich wie die der Stützzellen mit einer füßchenförmigen Verbreiterung der Basalmembran aufsitzen. Größtenteils enden sie bereits vor der Basalzellenzone, sofern sie nicht überhaupt fehlen (s. spezielle Untersuchungen).

Die apikalen Fortsätze der Flimmerzellen sind dicker als die der Stützzellen. Dabei nimmt der Durchmesser der Zellkörper (bzw. der apikalen Fortsätze) nach apikal zu. Während die Stützzellen Eindellungen und Auswüchse aufweisen, und zwar sowohl an den apikalen als auch an den basalen Fortsätzen, sind die Zellkörper der Flimmerzellen meist glatt.

III. Neubildung und Wachstum des Riechepithels

Die Bildung der Stützzellen, Riechsinnzellen, Schleimbecherzellen, Flimmerzellen und Sekretzellen erfolgt offenbar durch Teilung der Basalzellen und nicht durch eigene Teilung. Verschiedentlich konnten an der äußeren Basalzellengrenze Mitosen festgestellt werden, nicht aber im Bereich der Stützzellen- und Rezeptorenkerne.

Nach meinen Untersuchungen sind beim Auswachsen der einzelnen Falten (auch der ersten) die Faltenrücken bereits mit einem schmalen Streifen indifferenten Epithels bekleidet. Die Seitenpartien der zunächst niedrigen Erhebungen sowie die Vertiefungen tragen das noch nicht differenzierte kontinuierliche Sinnesepithel. Allerdings wurden nur von

wenigen Arten Jungtiere untersucht: *Phoxinus*, *Rutilus* (nicht speziell bearbeitet), *Tinca* (als Vertreter mit später geteiltem Riechepithel) und *Salmo gairdnerii* (mit kontinuierlichem Epithel).

Während des folgenden Höhen- und Längenwachstums der Falten wird anfangs der Anteil des Sinnesepithels (bei den 3 Cypriniden die Region, welche die Riechinseln trägt) in stärkerem Maße vermehrt als der Anteil des indifferenten Epithels. Gegen Ende des zweiten Jahres, wenn der Zuwachs neuer Falten nur noch sehr langsam erfolgt, bleibt das Flächenwachstum des Riechepithels hinter dem des indifferenten Epithels zurück. Bei *Anguilla* und anderen Arten mit verlängerten Falten-Systemen werden im Laufe des gesamten Lebens neue Falten ausgebildet (Cypriniden, Salmoniden, Amiuriden, Cottiden, Perciden). Für diejenigen Arten, von denen keine Jungtiere untersucht wurden, muß dasselbe angenommen werden, da bei den älteren Falten ihres Geruchsorgans der Anteil des indifferenten Epithels immer größer ist als bei den jüngeren Falten. Daraufhin kontrolliert wurden *Scomber*, *Trigla*, *Cottus*, *Pleuronectes*, *Solea*, *Perca* und *Ictalurus*.

Für die drei erwähnten Cypriniden ließ sich die Umwandlung des primär kontinuierlichen Riechepithels nicht nur beim Auswachsen der ersten (ältesten) Falten beobachten, sondern auch bei der Entstehung der späteren (jüngeren) Falten. Dabei erfolgt die Bildung der Riechepithelinseln in der Weise, daß an bestimmten Stellen in fast regelmäßigen Abständen nur Flimmerzellen bzw. indifferente Epithelzellen entstehen. Dazwischen werden zu den bereits vorhandenen Riechsinneszellen weitere eingebaut. Vergleichende Auszählungen ergaben, daß sowohl während des Auswachsens der ersten (ältesten) Falten, als auch der späteren (jüngeren) Falten, die Zahl der Rezeptoren in den dort vorhandenen Inseln geringer ist als auf den fertig ausgebildeten Falten.

Im einzelnen erfolgt nun die Neubildung weiterer Riechepithelinseln nur selten im Bereich der Faltenseiten, sondern vielmehr im Übergangsbereich der Faltentäler in die Auffaltungen. Hier ist das Riechepithel scheinbar kontinuierlich. Genaue Untersuchungen ergaben jedoch, daß bereits eine Differenzierung vorliegt: Kleine, dicht stehende Gruppen von Rezeptoren wechseln ab mit Gruppen dicht stehender, indifferenten Epithelzellen. Die neugebildeten Rezeptoreinseln wandern entsprechend dem Höhenwachstum der Falten aus dem Bildungsbereich der Krümmung auf die Seitenpartien der Falten. Eine Umwandlung von indifferentem Epithel in Riechepithel erfolgt also nicht.

Erwähnenswert ist die gelegentliche Verschmelzung von zwei benachbarten Rezeptoreinseln, die zur Bildung eines „größeren“ Riechepithelverbandes führt. Dieser Vorgang wurde nur bei den älteren Falten beobachtet. Auf den älteren Riechfalten von *Cyprinus* und *Carassius* kommt diese „Verschmelzung“ (bisweilen sind dabei auch

wohl mehr als 2 Inseln beteiligt) häufiger zustande als bei *Phoxinus* und *Tinca*. Dabei handelt es sich ebenfalls nicht um eine Umwandlung von indifferentem Epithel in Riechepithel, denn die vorher zwischengeschalteten indifferenten Flimmerzellen werden lediglich von Rezeptoren verdrängt.

Während des Faltenwachstums dürfte die Neubildung von Rezeptoren und Stützzellen bei Arten mit einheitlichem Riechepithel an denselben Stellen vonstatten gehen, wie bei Arten mit zerteiltem Riechepithel. So konnte festgestellt werden, daß im Bereich der ventralen Faltenkrümmung (Übergang zum Faltenal) die Dichte von Rezeptoren und Stützzellen am größten ist. Außerdem ist hier die Zone der Basalzellen oft zweischichtig, im Gegensatz zu der einschichtigen, bisweilen sogar unterbrochenen Basalzellenzone im Bereich der Faltenseiten. Das bedeutet nun keinesfalls, daß im Epithel der Faltenseiten überhaupt keine weiteren Rezeptoren und Stützzellen gebildet werden.

Inwieweit die regelmäßig auftretende, sekundäre Faltenbildung der beiden untersuchten *Salmo*-Arten als ähnlicher Vorgang aufzufassen ist, wie die frühzeitige Aufteilung des Riechepithels in kleine Inseln, etwa bei den Cypriniden, kann nicht entschieden werden. Keineswegs werden dabei zusätzliche Felder gebildet oder Teile des Riechepithels isoliert. Vielmehr kommt es zu einer Spaltung des Riechepithels durch Einbau von indifferenten Epithelstreifen (auf den sekundären Falten). Dabei bleibt das Riechepithel — jedenfalls im Bereich einer Falte — zusammenhängend. Bemerkenswert ist bei *Scomber* das vereinzelte Auftreten von kleinen Riechinseln neben dem sonst kontinuierlichen Riechepithel.

IV. Die Riechepithelverbreitung

Ein Hauptanliegen der vorliegenden Arbeit war die Bestimmung des Riechepithelanteils der Falten bzw. die Feststellung der Verbreitung des Riechepithels auf den Falten (s. spezieller Teil). Zu diesem Zweck mußte zunächst eine klare Unterscheidung zwischen Riechepithel und indifferentem Epithel getroffen werden und zum anderen Verlauf der Grenze ermittelt werden.

Für den größten Teil der 18 untersuchten Arten (*Phoxinus*, *Cyprinus*, *Carassius*, *Tinca*, *Esox*, *Trigla*, *Ammodytes* — mit aufgeteiltem Riechepithel; *Ictalurus*, *Myoxocephalus scorpius*, *Cottus gobio*, *Ctenolabrus* — mit kontinuierlichem Riechepithel) konnte zwischen Riechepithel und indifferentem Epithel eine sehr scharfe Grenze nachgewiesen werden. Dabei wurde festgestellt, daß das indifferente Epithel zwischen den Rezeptorenseln der 4 Cypriniden einschichtig ist. Das indifferente Epithel der anderen Arten ist dagegen immer mehrschichtig (auch bei *Trigla* und *Ammodytes*). Weniger scharf, jedoch noch deutlich, erweist sich diese Grenze bei *Salmo gairdnerii*, *Salmo trutta forma fario*, *Perca*

und *Scomber*. Keine Grenze, sondern ein langsamer Übergang zwischen Riechepithel und indifferentem Epithel, findet sich bei *Anguilla* und *Pleuronectes*.

Es lassen sich 3 Verteilungstypen des Riechepithels (Tabelle 3) unterscheiden:

1. Das Riechepithel ist im Bereich der benachbarten Seitenpartien zweier nebeneinanderstehender Falten und im dazwischenliegenden Tal kontinuierlich (*Anguilla*, *Perca*, *Ictalurus*, *Salmo gairdnerii* und *Salmo fario*, *Myoxocephalus scorpius* und *Cottus gobio*, *Scomber*, *Ctenolabrus*, *Solea*, *Pleuronectes*).

2. Das Riechepithel ist in kleine, annähernd gleich große, regelmäßig angeordnete Inseln aufgeteilt, die durch indifferentes Epithel isoliert sind (*Phoxinus*, *Cyprinus*, *Carassius*, *Tinca*, *Trigla*, *Ammodytes*).

3. Das Riechepithel ist in größere Felder aufgeteilt, die auf den Grubenboden beschränkt sind. Die Begrenzung kommt durch niedrige Auffaltungen zustande, die indifferentes Epithel tragen (*Esox*).

V. Riechfeldgröße und Rezeptorendichte

Genauere Vermessungen der Riechfaltenoberfläche bei einer Reihe von Fischarten durch TRICHMANN (1954) führten zu dem Ergebnis, daß bei Vorhandensein einer größeren Zahl von Riechfalten (adulte Tiere) auch ihre Gesamtoberfläche einen relativ hohen Wert aufweist. Bei Existenz von nur wenigen Riechfalten (die gewöhnlich nur eine geringe Höhe haben) ist der Flächenwert relativ niedrig. Im ersten Falle handelt es sich um Arten, denen ein gut ausgebildeter Geruchssinn zugeschrieben wird (z. B. *Anguilla*), im zweiten Falle um Arten, deren Geruchsvermögen schwach ist (*Gasterosteus*).

Wie meine Untersuchungen ergaben, sind die Auffaltungen des Riechgrubenbodens bei keiner der bearbeiteten Arten — mit Ausnahme von *Ammodytes* — total mit Riechepithel bekleidet. Faltenrücken und laterale Faltenansätze tragen immer indifferentes Epithel. Die Verbreitung des Riechepithels ist also beschränkt auf die Faltenseiten, Faltentäler und medianen Faltenansätze. Dabei ist dieser Anteil, bezogen auf die Gesamtoberfläche einer Falte, bei den einzelnen Arten durchaus verschieden (vgl. spezieller Teil): Während sich bei *Anguilla* vereinzelt schmale Streifen von Riechepithel auch auf den Faltenrücken finden, sind die Falten von *Esox* sogar völlig riechepithelfrei.

Schließlich konnte nachgewiesen werden, daß der im Laufe des Faltenwachstums erfolgende Zuwachs an Riechepithel gegenüber dem des indifferenten Epithels zurückbleibt (vgl. Kapitel III). Der relative Riechepithelanteil ist demnach bei älteren Falten kleiner als bei jüngeren (Abb. 20).

Aus diesen Befunden geht hervor, daß die nähere Beurteilung des Geruchsorgans eine genaue Vermessung des eigentlichen Riechfeldes erfordert. Eine exakte Erfassung der Riechepithelfläche ist jedoch nur

über eine Flächenprojektion der Riechepithelbezirke möglich, welche wiederum die Anfertigung eines naturgetreuen Organmodells zur Voraussetzung hätte. Hier sei an die von LIERMANN (1933) hergestellten Modelle erinnert, die sich für derartige Vermessungen verwenden ließen. Erst die genaue Größe der Riechepithelfläche, das Riechfeld, kann mit der quantitativen oder auch qualitativen Empfindlichkeit eines Tieres in Verbindung gebracht werden.

Bei Arten, deren Riechepithel in Inseln aufgeteilt ist, dürfte die exakte Bestimmung des Riechfeldes kaum möglich sein. Bestenfalls können die Faltenbezirke, in denen Inseln verbreitet sind, vermessen werden. Vorteilhafter erscheint es jedoch die Zahl der Inseln festzustellen, was in der vorliegenden Arbeit für *Phoxinus*, *Trigla* und *Ammodytes* durchgeführt wurde.

In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß TEICHMANN (1954, vgl. Literaturbesprechung) die totalen Flächenwerte der Riechfalten nur für relative Vergleiche heranziehen konnte, da sich das Riechepithel der Faltentäler und medianen Faltenansätze aus technischen Gründen nicht berücksichtigen ließ.

Die von TEICHMANN (1954) ermittelten Durchschnittswerte für die Rezeptorendichte verschiedener Fischarten stimmen weitgehend mit den von mir nachgewiesenen Werten überein. Allerdings können nur die Werte von 4 Arten, die auch von mir untersucht wurden, verglichen werden: *Anguilla*, *Perca*, *Esox* und *Salmo*. Auf die Angabe der Rezeptorendichte von *Phoxinus* wurde verzichtet, da das Riechepithel dieser Art nicht kontinuierlich ist.

Wie TEICHMANN erwähnt, sind die von ihm angegebenen Werte zu hoch, da die Schrumpfung des Epithels nicht berücksichtigt wurde. Zum Zwecke einer genaueren zahlenmäßigen Erfassung der Rezeptoren wurde der Schrumpfungseffekt einer Prüfung unterzogen. Dabei ließ sich nachweisen, daß das Bindegewebe in stärkerem Maße schrumpft, als das Epithel und daß die Schrumpfung des Epithels in der Dicke größer ist als in der Fläche. Der Schrumpfungswert in der Fläche (Epithel) liegt ungefähr bei 10—15% (für Bouin). Werden nun die Zahlenwerte auf die vitale Fläche bezogen, so ergeben sich für die Rezeptorendichte niedrigere Werte, als sie TEICHMANN angibt.

Vergleicht man die Dichtewerte untereinander (Tabelle 2), so ergibt sich zunächst, daß sie zwischen 40000 und 80000 Rezeptoren pro mm² liegen. Die Art mit dem größten Wert (*Perca*) weist also „nur“ etwa doppelt soviel Rezeptoren auf, wie die Art mit der geringsten Rezeptorendichte (*Scomber*). Auffallend ist dabei, daß bei *Perca* (kein Makrosomat) die Rezeptoren am dichtesten stehen (80000), während bei *Anguilla*, einem extremen Makrosomaten, nur eine „mittlere“ Rezeptorendichte

vorliegt (60000). Andererseits ist die Rezeptorendichte von *Esox*, der ein typischer Mikrosmat ist, kaum geringer, als die von *Anguilla*.

Demnach ist die Rezeptorendichte im weiteren Sinne kaum ausschlaggebend für die Leistungsfähigkeit des Geruchsorgans. (Selbstverständlich existiert eine Mindestdichte.) Vermutlich ist die Qualität oder Sensibilität der Rezeptoren bei Arten mit gutem oder überragendem Geruchsvermögen besser als bei weniger geruchsempfindlichen Arten. Der Schwellenwert des einzelnen Rezeptors dürfte also bei Arten mit unterschiedlicher Empfindlichkeit verschieden sein. Auch die Leistungsfähigkeit des Riechhirns spielt wohl eine wichtige Rolle.

Inwieweit das Geruchsorgan von extremen Mikrosmaten (*Esox*) zu einer bestimmten oder überhaupt zu einer Leistung befähigt ist, kann in diesem Zusammenhang nicht entschieden werden. Es ist jedenfalls kaum denkbar, daß ein Geruchsorgan nicht funktionsfähig ist, welches Rezeptoren ausbildet, die einen afferenten Kontakt zum Gehirn aufweisen und bei dem auch die technischen Voraussetzungen (z. B. aktive oder passive Durchströmung mit Duftwasser) bestehen.

VI. Das Ableitungssystem der afferenten Rezeptorenfasern

Innerhalb des Epithels erfolgt bei Arten mit kontinuierlichem Riechepithel bereits unmittelbar über der äußeren Basalzellengrenze eine erste lockere Bündelung der zentralen Rezeptorenfortsätze. Meist vereinigen sich im Bereich der Basalzellen mehrere solcher Bündel zu einem Filum olfactorium. In den Fila olfactoria sind die zentralen Nervenfasern wesentlich dichter gepackt, als in den Bündeln. Dasselbe gilt für die Ableitung der afferenten Fasern aus den Riechepithelfeldern von *Esox*. Dagegen findet bei Arten, deren Riechepithel in kleine Inseln aufgeteilt ist, im Riechepithel eine unmittelbare Vereinigung der zentralen Rezeptorenfortsätze zu einem Filum olfactorium statt. Allerdings können in einzelnen Fällen — es handelt sich dann gewöhnlich um größere Inseln, die durch Vereinigung kleiner entstanden sind — zwei bis drei Fila olfactoria vorhanden sein. Eine intraepitheliale Vereinigung der afferenten Rezeptorenfortsätze mehrerer Inseln konnte nicht beobachtet werden.

Bei Arten mit kontinuierlichem Riechepithel nimmt die Dicke der intraepithelialen Nervenbündel und auch der Fila olfactoria mit dem Alter zu. Hingegen ist für Arten mit aufgeteiltem Riechepithel nur eine geringe oder überhaupt keine Dickenzunahme zu verzeichnen. Daraus läßt sich schließen, daß im Falle der kontinuierlichen Riechepithelien, nicht nur im Wachstumsbereich der Falten, sondern auch auf den bereits ausgebildeten Epithelregionen neue Rezeptoren entstehen. Für die zu kleinen Inseln aufgeteilten Riechepithelien muß angenommen werden,

daß nur noch wenige weitere Rezeptoren in die schon vorhandenen Inseln eingebaut werden. Ausgenommen sind die wenigen „weiterwachsenden“ Inseln auf den älteren Falten.

Als sehr aufschlußreich erwies sich bei den einzelnen Arten mit kontinuierlichem Riechepithel die vergleichende Betrachtung des intraepithelialen Bezirks, der die lockeren Bündel der zentralen Rezeptorenfortsätze aufnimmt. Sehr dünne Bündel konnten beispielsweise bei *Scomber*, *Perca* und auch *Esox* festgestellt werden. Die dicksten und längsten intraepithelialen Bündel (und entsprechend dicke Fila olfactoria) wurden bei *Myoxocephalus scorpius* gefunden. Am dichtesten sind die Bündel im Riechepithel von *Anguilla* und *Solea* angeordnet.

Das Ableitungs- bzw. Sammlungssystem der olfaktorischen Nerven innerhalb der Riechfalten wurde bei der speziellen Behandlung der einzelnen Arten näher beschrieben. Bemerkenswert ist, daß bei *Anguilla* 3 anstatt 2 Olfaktoriusstämme von jedem Organ die zentralen Rezeptorenfasern jeweils aus ganz bestimmten Faltenpartien sammeln. Bei jüngeren Tieren sind die beiden lateralen Stämme stärker ausgebildet, als der mediane Stamm. Dagegen ist bei älteren Tieren die Dicke der Stämme etwa gleich. Dies deutet darauf hin, daß bei älteren Tieren, bevorzugt im Bereich der medianen Faltenpartien ein Riechepithelzuwachs erfolgt. In diesem Bereich werden nämlich die zentralen Rezeptorenfortsätze zum medianen Olfaktoriusstamm geleitet. Bei allen anderen Arten sind entweder nur 2 Olfaktoriusstämme für jedes Organ vorhanden, oder aber die großen Nervenzweige werden in zwei getrennten Bündeln abgeleitet, wie im Falle von *Esox* und *Trigla*.

Die Gesamtheit der Riechfalten stellt, morphologisch betrachtet, bei allen untersuchten Arten ein geschlossenes System dar. Berücksichtigt man jedoch die zweiseitig aufeinanderfolgende Entstehung der einzelnen Falten auf Grund der Tätigkeit zweier getrennter Bildungszonen, die durch eine mediane Mittelraphe getrennt sind, so ist jeder Organteil (also linkes und rechtes Organ) als Doppelbildung aufzufassen. Daraus ergibt sich, daß die Ausbildung von 2 Faltenreihen in Beziehung steht zu der zweiseitigen Innervierung jedes Organs. Gerade die Existenz von 2 Olfaktoriusstämmen auch bei *Ammodytes* und *Belone* (BLAUE 1884) spricht dafür, daß das kleine, aus einer einzigen Erhebung bestehende Geruchsorgan dieser beiden Arten ursprünglich zweiseitig war. Demzufolge dürfte dieses Organ im Laufe seiner (phylogenetischen) Rückbildung durch Verschmelzung von primär mindestens 2 Erhebungen entstanden sein.

In besonderer Weise ist das Ableitungssystem der olfaktorischen Fasern für quantitative Untersuchungen von Interesse. Nach den bisherigen Erkenntnissen gilt es als sicher, daß die zentralen Fasern der Rezeptoren — wenngleich gebündelt — so doch getrennt bis zum Bulbus

olfactorius verlaufen. Hier erfolgt die erste Schaltung ihrer Glomeruli-fortsätze mit denen der Mitralzellen. Die Summe der in den Stämmen des Tractus olfactorius enthaltenen, parallel verlaufenden afferenten Rezeptorenfasern dürfte also identisch sein mit der Gesamtzahl der Geruchsrezeptoren eines Tieres. Auf Querschnitten durch die olfaktorischen Stämme müssen demnach die Rezeptorenfasern auszählbar sein. Meine diesbezüglichen Untersuchungen scheiterten daran, daß es nicht gelang, eine scharfe Darstellung (imprägnativ oder färberisch) der quergetroffenen Fasern zu erzielen. Immerhin konnte festgestellt werden, daß die Dichte der Fasern in den Stämmen, in denen sie als kleinere Bündel — durch Bindegewebe isoliert — liegen, anscheinend überall sehr gleichmäßig ist.

VII. Rezeptorentypen

Von DOGIEL (1886, 1887) wurden im Riechepithel von *Acipenser*, *Esox* und *Rana* drei Rezeptorentypen gefunden: spindel-, stäbchen- und zapfenförmige Riechsinneszellen. Bisher sind diese Typen jedoch nur durch GAUPP (1904) für *Rana* bestätigt. KOLMER (1927) geht in seiner umfassenden Bearbeitung des Geruchsorgans der Vertebraten nicht näher auf das Vorkommen verschiedener Rezeptorenformen ein.

Nach meinen Untersuchungen sind bei Knochenfischen nur zwei gestaltlich verschiedene Rezeptorentypen nachweisbar. Diese beiden Typen finden sich im Riechepithel von *Salmo gairdnerii*, *Salmo fario*, *Esox*, *Pleuronectes* und *Trigla*. Bei allen anderen Arten wurden nur spindelförmige Rezeptoren festgestellt (vgl. spezieller Teil).

Riechstäbchen und Riechspindeln gleichen sich darin, daß ihr peripherer Fortsatz die Epitheloberfläche mit einer Vesicula olfactoria überragt. Diese trägt mehrere feine Sinneshärchen, die ähnlich wie die wesentlich längeren Flimmerhärchen der Flimmerzellen von Basalkörnern ausgehen. Gegenüber den Flimmerhärchen, die gewöhnlich nach der Fixierung sogar reihenweise in ihrer Bewegungsphase erhalten bleiben, zeigen die Sinneshärchen oft eine gespreizt starre Ausrichtung. Voraussetzung ist, daß sie die präparative Behandlung überstanden haben. (Sie brechen nämlich leicht ab.) Die äußerst dünnen zentralen Fortsätze der Riechstäbchen und Riechspindeln ziehen zunächst getrennt in meist gewundenem Verlauf bis zur Basalzellenzone. Hier erfolgt dann ihre erste Sammlung (vgl. Kapitel VI).

Die Unterschiede zwischen den beiden Typen betreffen Gestalt und Länge des eigentlichen Zellkörpers, sowie Form und Lage des Kerns: Der periphere Fortsatz der Riechspindeln ist um mehr als die Hälfte dünner als der der Riechstäbchen. Er nimmt vom Perikaryon bis zu einer bestimmten Höhe zunächst an Dicke ab, um alsdann einen fast konstanten Durchmesser bis zur Epitheloberfläche zu behalten. Der

periphere Fortsatz der Riechstäbchen dagegen ist zwischen Perikaryon und Epitheloberfläche fast gleich dick. Mit diesen unterschiedlichen Dickendimensionen hängt es wohl zusammen, daß einerseits die peripheren Fortsätze der Riechspindeln vielfach einen leicht gewundenen Verlauf zeigen, während andererseits die peripheren Fortsätze der Riechstäbchen in geradem Verlauf bis zur Epitheloberfläche ziehen.

Die Kerne der Riechspindeln sind meist rundlich und liegen mehrreihig angeordnet in einem basalen bis mittleren Epithelbereich (vgl. spezieller Teil). Die Kerne der Riechstäbchen dagegen haben eine ovale bis längliche Form. Sie sind gewöhnlich weiter apikal im Epithel angeordnet, als die Kerne der Riechspindeln. Dabei bilden sie eine lockere, fast regelmäßige Einzelreihe. Insbesondere ist dies bei *Salmo gairdnerii* und *Salmo fario* (vgl. spezieller Teil) ersichtlich.

Weitere Unterschiede konnten im Verhalten zu Farbstoffen festgestellt werden. So färben sich sowohl Kerne als auch peripherer Fortsatz der Riechstäbchen sehr intensiv mit verschiedenen Farbstoffen (vgl. Material und Methodik). Bei den Riechspindeln färben sich dagegen Teile des Perikaryons und der apikale Abschnitt des peripheren Fortsatzes kräftiger als der Kern.

ALTNER (1962) konnte im Riechepithel von *Xenopus* ebenfalls nur spindelförmige und stäbchenförmige Rezeptoren feststellen. Allerdings fand er, daß die beiden Rezeptorentypen in räumlich getrennten Riechepithelregionen vorkommen. Dabei ist die Dicke der Epithelien auch deutlich verschieden.

Zwar spricht die verschiedene Lage der Kerne, sowie die unterschiedliche Länge und Dicke der peripheren Fortsätze für eine Trennung der Rezeptoren in zwei Typen. Doch diese besonderen Differenzierungen wären auch aufzufassen als die Folge einer vom Alter der Zelle abhängigen Wanderung ihres Kerns nach apikal. Das Zahlenverhältnis der beiden Rezeptorenformen ändert sich nämlich bei *Salmo gairdnerii* mit zunehmendem Alter zugunsten der Riechspindeln. Nähere Untersuchungen über Bildung und Abbau von Geruchsrezeptoren fehlen allerdings.

Der von DOGIEL als Riechzapfen beschriebene Typ konnte von mir bei keiner der untersuchten Arten festgestellt werden. Ähnlich gestalteten Zellen des Riechepithels fehlt der zentrale (afferente) Fortsatz. Ebenso wenig gelang es ALTNER, diese Rezeptorenform bei *Xenopus* auffindig zu machen. Der Autor beschreibt dort bauchige, gedrungene Zellen, welche etwa die Gestalt der DOGIELSchen Riechzapfen aufweisen. Sie werden ähnlich wie die Rezeptoren von Trypanblau elektiv gefärbt. Mit Sicherheit handelt es sich jedoch um Schleimzellen, wie die charakteristische Darstellung mit Schleimfarbstoffen erkennen ließ (ALTNER).

In diesem Zusammenhang sei an die bei 6 Arten (vgl. Kapitel II) im Riechepithel nachgewiesenen, kolbenförmigen Sekretzellen erinnert.

So erwähnt DOGIEL für die Riechzapfen einen im apikalen Abschnitt des Zellkörpers liegenden, großen, rundlichen Körper von homogener Struktur, weiterhin eine deutliche Verengung des apikalen Zellendes, aus dem „oft“ ein „Eiweißtröpfchen“ austritt und schließlich die periphere Lage der Einschlüsse in dem runden Kern. Diese Merkmale stimmen weitgehend überein mit meinen Beobachtungen an den kolbenförmigen Sekretzellen: homogene Struktur des apikalen, gespeicherten Sekrets, halsförmig verengtes apikales Zellende (nur in der Entleerungsphase der Zellen ausgebildet und dann geöffnet) sowie die periphere Anordnung der Kerneinschlüsse. Die Zellen haben einen schlanken basalen Fortsatz, der jedoch innerhalb des Epithels endet.

Nicht zuletzt die Befunde von ALTNER lassen annehmen, daß die Riechzapfen nach DOGIEL Sekretzellen sind.

Abschließend darf bemerkt werden, daß eine Beziehung habitueller Differenzen der Rezeptoren zur Perzeption unterschiedlicher Duftqualitäten kaum wahrscheinlich ist. Vermutlich existieren verschiedene physiologische Typen.

VIII. Zur Funktion von Stützzellen und Flimmerzellen

Neben Rezeptoren und Basalzellen sind die Stützzellen Grundelemente des Riechepithels (vgl. Kapitel II: Der Feinbau des Riechepithels usw.). Ihr Zellkörper weist zahlreiche Eindellungen und Auswüchse auf, die offenbar zur Verfestigung des dichten, einschichtigen Zellverbandes beitragen.

DOGIEL (1886, 1887) und BLAUE (1884) schreiben den Stützzellen sezernierende Eigenschaften zu. Diese Auffassung findet in der jüngeren Literatur keine Bestätigung. Ebenso wenig ergaben meine Untersuchungen dafür Anhaltspunkte. Folgende Befunde erscheinen mir jedoch bemerkenswert:

1. Stützzellen, deren Zellkörper die gesamte Epitheldicke einnimmt, wurden nur im Riechepithel festgestellt. Ähnlich gestaltete Zellen des indifferenten Epithels sind meist mehrschichtig verteilt.

2. Die Stützzellenkerne sind bei verschiedenen Arten zu einer regelmäßigen Einzelreihe angeordnet (vgl. Kapitel II). Dabei wird ersichtlich, daß die Zahl der Stützzellen mit der Rezeptorendichte zunimmt.

3. Die peripheren Fortsätze der Rezeptoren sind immer durch apikale Stützzellenfortsätze voneinander getrennt. Die Rezeptorenfortsätze verlaufen in Längsrillen der Stützzellenfortsätze.

4. An Epithelstellen, denen Kapillaren eng anliegen, stehen die Stützzellen meist dichter, als an Kapillaren-freien Stellen. Nur die dünne Basalmembran ist der Kapillarenwandung und den Stützzellenfüßchen zwischengelagert.

Danach läßt sich vermuten, daß die Stützzellen unter anderem der Rezeptorenisolierung dienen. Weiterhin scheinen sie von Bedeutung für den Stoffaustausch zwischen Riechepithel und Blut zu sein.

Flimmerzellen fehlen im Riechepithel von *Ictalurus* und *Solea*, sowie bei allen Arten, deren Riechepithel aufgeteilt ist (vgl. Kapitel II).

Nach PIPPING (1926, 1927) wird die Duftwasserventilation in der Riechhöhle durch den Schlag der Flimmerhärchen unterstützt. Dabei handelt es sich wohl vorwiegend um Flimmerzellen des indifferenten Epithels der Faltenrücken. Die Flimmerzellen des Riechepithels, das auf die Faltenseiten und Faltentäler beschränkt ist, dürften dagegen für die Duftwasserzirkulation zwischen den Falten sorgen.

Auch für die Ausbreitung des Schleims auf der Oberfläche des Riechepithels scheinen die Flimmerzellen eine Rolle zu spielen. So konnte festgestellt werden (Arten mit kontinuierlichem Riechepithel), daß bei Vorhandensein von Schleimzellen im Riechepithel oder indifferenten Epithel zugleich auch Flimmerzellen auftreten. Auffallend ist die dichte Anordnung von Flimmerzellen in der Umgebung von Schleimzellengruppen.

Außerdem ist anzunehmen, daß die Bewegung der Flimmerhärchen eine schnellere Heranführung der Duftmoleküle an die Sinneshärchen ermöglicht. Während nämlich die Flimmerhärchen den Schleimfilm überragen, sind die Sinneshärchen total darin eingebettet.

IX. Der Bau des Geruchsorgans bei verwandten Arten

Kleine Abweichungen, sowohl im äußeren Bau des Geruchsorgans, als auch im histologischen Feinbau des Riechepithels, sind bei den 4 Cypriniden-Arten *Phoxinus phoxinus*, *Cyprinus carpio*, *Carassius carassius* und *Tinca tinca* zu verzeichnen. So sind Form, Zahl und Anordnung der Riechfalten, Dicke und Breite der Riechepithelinseln, sowie Verteilung und Dichte von Rezeptoren- und Stützzellenkernen im Riechepithel in geringem Maße verschieden. Die charakteristische sekundäre Aufteilung des Riechepithels in kleine, regelmäßig verteilte Inseln liegt jedoch bei allen 4 Arten gleicherweise vor. Eine derartige Aufteilung des Riechepithels in Portionen kann vielleicht als typisches Merkmal für das Geruchsorgan der meisten Cypriniden angesehen werden. Das indifferente Epithel, das die Insel trennt, ist immer ein einschichtiges Flimmerepithel mit Schleimbecherzellen. Andere Arten der Cypriniden, wie *Gobio fluviatilis*, *Leuciscus leuciscus*, *Leuciscus rutilus*, *Alburnus bipunctatus*, an denen ebenfalls histologische Untersuchungen durchgeführt wurden, zeigen ganz ähnliche Verhältnisse.

Das Riechepithel verschiedener Arten, die nicht zu den Cypriniden gehören (*Trigla*, *Ammodytes*, *Belone*, *Exocoetus*), ist ebenfalls in Felder

oder Inseln aufgeteilt. Hier ist aber das zwischengeschaltete indifferente Epithel mehrschichtig und enthält keine Flimmerzellen.

Auch bei den nahe verwandten Arten, *Myoxocephalus scorpius* und *Cottus gobio* ist der morphologische und histologische Bau ihres Geruchsorgans auffallend gleich. Die geringfügigen Unterschiede betreffen lediglich die Dicke des Riechepithels und die Anordnung der Kerne.

Die beiden Forellenarten *Salmo gairdnerii* und *Salmo fario* lassen keine bemerkenswerten Unterschiede erkennen.

Beträchtliche gestaltliche Abweichungen zeigen jedoch die Geruchsorgane der Heterosomaten-formen *Pleuronectes platessa* und *Solea solea*. Ebenso konnten histologische Differenzen festgestellt werden.

Bei *Pleuronectes* sind alle Riechfalten ausnahmslos parallel orientiert und bilden eine einzige Reihe. (Es handelt sich wahrscheinlich um ein ursprüngliches Merkmal.) Die Riechfalten von *Solea* dagegen weisen eine zweireihige Anordnung auf. Sie sind zum Teil — dies trifft für die ältesten Falten zu — etwas radiär abgelenkt. Die histologischen Unterschiede betreffen die Existenz von Flimmerzellen im Riechepithel, sowie die Ausbildung der Grenze zwischen indifferentem Epithel und Riechepithel. Während bei *Pleuronectes* Flimmerzellen im Riechepithel vorhanden sind, fehlen sie bei *Solea* (auch im indifferenten Epithel). Riechepithel und indifferentes Epithel lassen bei *Pleuronectes* einen allmählichen Übergang erkennen. Demgegenüber sind bei *Solea* Riechepithel und indifferentes Epithel deutlich abgegrenzt.

Sicher ist nicht allein in der relativ geringen verwandtschaftlichen Beziehung dieser beiden Arten eine Erklärung für die erwähnten extremen Unterschiede zu suchen. Eine bessere Beurteilung ist erst dann möglich, wenn das Geruchsorgan weiterer Vertreter der Heterosomaten einer morphologischen und histologischen Betrachtung unterzogen worden ist. In diesem Zusammenhang wäre es notwendig, die Frühentwicklung des Organs vergleichend zu untersuchen. Bisher ist nur *Pleuronectes* bearbeitet (REINKE 1937).

Zusammenfassung

1. Untersucht wurden 18 Knochenfischarten aus 13 Familien.
2. Die ontogenetische Entwicklung eines Geruchsorgans, das aus mehreren Falten besteht, geht bei den daraufhin geprüften Arten von einem ähnlichen Anfangsstadium aus (eine einzelne in Richtung der Körperlängsachse orientierte Falte).
3. Im Laufe der folgenden Entwicklung werden beiderseits der ersten Falte nacheinander „neue“ Falten gebildet, die in gleicher oder veränderter Richtung orientiert sind.

4. Die Art des Anbaus der jüngeren Falten (konstante oder veränderte Richtung der Anlegungsachse) läßt 3 Bildungstypen der Falten-systeme unterscheiden: 1. den Paralleltyp (wahrscheinlich ursprünglich), 2. den 90°-Typ, 3. den 180°-Typ. Zwischen allen 3 Typen existieren Übergangsformen. Arten, die als Makrosmaten angesehen werden, neigen zum 90°-Typ.

5. Das morphologische System der verschiedenen Typen (Abb. 49) läßt phylogenetische Zusammenhänge vermuten.

6. Abweichend ist das Geruchsorgan von *Ammodytes* gebaut. (Wahrscheinlich stellt es einen reduzierten Zustand dar.)

7. Zur exakten Unterscheidung zwischen Riechepithel und indifferentem Epithel wurden für alle Arten beide Epithelien eingehend beschrieben.

8. Das Riechepithel ist immer einschichtig. Die Einschichtigkeit bezieht sich im strengen Sinne auf die Rezeptoren, Stützzellen und — falls vorhanden — auf die Flimmerzellen. Die Basalzellen können auch mehrschichtig angeordnet sein. Die Dicke des Riechepithels ist von Art zu Art verschieden (35—105 μ).

9. Die Neubildung aller Zellarten des Riechepithels erfolgt offenbar durch Teilung der Basalzellen.

10. Bei einigen Arten (*Salmo*, *Anguilla*, *Ictalurus*, *Perca*, *Esox*, *Myoxocephalus*) konnte im Riechepithel eine strenge Kernzonierung festgestellt werden. Dabei sind die Kerne von Flimmerzellen — sofern vorhanden — Rezeptoren und Stützzellen getrennt angeordnet.

11. Das Riechepithel einer Reihe von Arten enthält (außer den Grundelementen) Flimmerzellen und Schleimbecherzellen, die meist zusammen auftreten (*Anguilla*, *Salmo*, *Scomber*, *Ctenolabrus*, *Pleuronectes*). Die Flimmerzellen stehen unter anderem wahrscheinlich im Dienste der Duftwasserzirkulation zwischen den Riechfalten und der Ausbreitung von Schleimsubstanzen.

12. Im Riechepithel von 6 Arten (*Anguilla*, *Myoxocephalus*, *Cottus*, *Ctenolabrus*, *Solea*, *Pleuronectes*) wurden größere, kolbenförmige Zellen gefunden, die wahrscheinlich Sekret produzieren.

13. Bei 5 Arten (*Salmo gairdneri*, *Salmo fario*, *Esox*, *Pleuronectes*, *Trigla*) wurden zwei gestaltlich verschiedene Rezeptorentypen festgestellt: spindelförmige und stäbchenförmige.

14. Die Dichte der Rezeptoren ist bei Arten mit kontinuierlichem Riechepithel nicht in allen Faltenregionen gleich. Für die einzelnen Arten konnten Durchschnittswerte zwischen 4×10^4 und 8×10^4 Rezeptoren pro mm^2 ermittelt werden.

15. Die Größenordnung, in der diese Werte liegen, ist relativ eng. Dies deutet darauf hin, daß die Rezeptordichte (innerhalb dieser

Größenordnung) nicht ausschlaggebend ist für die Leistungsfähigkeit des Geruchsorgans.

16. Bei 4 Arten wurde für jeweils ein Tier von ganz bestimmter Körperlänge die annähernde Gesamtzahl der Geruchsrezeptoren festgestellt (Tabelle 2).

17. Die erste Sammlung der afferenten Rezeptorenfasern findet bei allen Arten bereits innerhalb des Epithels statt. Bei Arten mit kontinuierlichem Riechepithel und auch bei *Esox* biegen die Rezeptorenfasern an der äußeren Basalzellengrenze rechtwinklig um und bilden intraepitheliale Bündel. Zu mehreren vereinigt und straffer zusammengefaßt treten diese Bündel als kleine Nervenstämmchen (Fila olfactoria) ins Bindegewebe aus. Bei Arten, deren Riechepithel in kleine Inseln aufgeteilt ist, erfolgt eine direkte Vereinigung der Rezeptorenfasern zu Nervenstämmchen.

18. Das weitere Ableitungssystem setzt sich aus kleineren und größeren Olfaktoriuszweigen zusammen, welche die Fila olfactoria sammeln. In der Regel ist für jede Riechfalte ein Hauptzweig ausgebildet. Die Hauptzweige ziehen zu einem der beiden Olfaktoriusstämme, die sich erst außerhalb des Geruchsorgans zum einheitlichen Tractus olfactorius vereinigen.

19. Bei *Anguilla* sind 3 Olfaktoriusstämme ausgebildet. Die afferenten Fasern der medianen Faltenbezirke werden über den mittleren Stamm abgeleitet, die der lateralen Faltenbezirke zu den zwei seitlichen Stämmen.

20. Bei keiner der untersuchten Arten ist das Riechepithel über die Faltenrücken hinaus kontinuierlich. Nur bei *Anguilla* sind kleine Teile der Faltenrücken mit Riechepithel bekleidet. Gewöhnlich tragen die Faltenrücken indifferentes Epithel.

21. Nach dem Ausmaß seiner Kontinuität kann das Riechepithel in 3 Typen gegliedert werden:

a) Kontinuierlich (*Ictalurus*, *Anguilla*, *Perca*, *Salmo*, *Myoxocephalus*, *Cottus*, *Scomber*, *Ctenolabrus*, *Solea*, *Pleuronectes*).

b) Aufgeteilt in größere Felder (*Esox*).

c) Aufgeteilt in kleine Inseln (*Phoxinus*, *Cyprinus*, *Carassius*, *Tinca*, *Trigla*, *Ammodytes*).

22. Für *Esox* konnte eine von allen anderen untersuchten Arten verschiedene Bildungsweise der Riechepithelfelder nachgewiesen werden, die in Beziehung steht zum „Einbau“ von Neben- und Querfalten.

23. Bei Arten mit aufgeteiltem Riechepithel erfolgt die Neubildung von Riechepithelinseln vornehmlich im Bereich der basalen und medianen Faltenansätze. In die schon vorhandenen Inseln werden nur noch in geringer Zahl weitere Rezeptoren eingebaut.

24. Eine Umwandlung von indifferentem Epithel in Riechepithel und umgekehrt findet *nicht* statt.

Literatur

- ADRIAN, E. D., and G. LUDWIG: Nervous discharges from the olfactory organs of fish. *J. Physiol. (Lond.)* **94**, 441—460 (1938).
- AICHEL, O.: Kurze Mitteilung über den histologischen Bau der Riechschleimhaut embryonaler Teleostier. *S.-B. Ges. Morph. u. Physiol. München* **11**, 73—78 (1897).
- ALLISON, A. C.: The morphology of the olfactory system in the vertebrates. *Biol. Rev.* **28**, 195—244 (1952).
- ALTNER, H.: Untersuchungen über Leistungen und Bau der Nase des südafrikanischen Krallenfrosches *Xenopus laevis*. *Z. vergl. Physiol.* **45**, 272—307 (1962).
- BLAUE, J.: Über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. *Zool. Anz.* **5**, 657—660 (1882).
- Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. *Arch. Anat.* (1884), 231—309.
- BLOOM, G.: Studies on the olfactory epithelium of the frog and the toad with the aid of electron microscopy. *Z. Zellforsch.* **41**, 89—100 (1954).
- BRETTSCHEIDER, H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Nasenschleimhaut (*Mus rattus*). *Anat. Anz.* **105**, 194—204 (1958).
- BURNE, R. H.: The anatomy of the olfactory organ of teleostean fishes. *Proc. Zool. Soc. Lond.* (1909), 610—663.
- DOGIEL, A.: Über den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. *Arch. mikr. Anat.* **29**, 74—139 (1887).
- FRISCH, K. VON: Sinnesphysiologie der Wassertiere. *Verh. dtsh. zool. Ges.* **29**, 21—42 (1924).
- Vergleichende Physiologie des Geschmackssinns. In: *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*, Bd. 11, S. 203—239. 1926.
- Riechen und Schmecken beim Menschen und bei den Tieren. *Natur und Volk* **65**, 269—283 (1935).
- Die Bedeutung des Geruchssinns im Leben der Fische. *Naturwissenschaften* **29**, 321—333 (1941).
- GAWRILENKO, A.: Die Entwicklung des Geruchsorgans bei *Salmo salar*. *Anat. Anz.* **36**, 411—427 (1910).
- JAGODOWSKI, K. P.: Zur Frage nach der Endigung der Geruchsnerve bei den Knochenfischen. *Anat. Anz.* **19**, 257—267 (1901).
- KOLMER, W.: Über das Verhalten der Neurofibrillen an der Peripherie. *Anat. Anz.* **26**, 560—569 (1905).
- Geruchsorgan. In: *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen* (v. MÖLLENDORFF), Bd. 3, Teil I, S. 192—249. Berlin 1927.
- LAIBACH, E.: Das Geruchsorgan des Aals in seinen verschiedenen Entwicklungsstadien. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **63**, 37—72 (1937).
- LIERMANN, K.: Über den Bau des Geruchsorgans der Teleostier. *Z. Anat.* **100**, 1—39 (1933).
- MADRID-MORENO, J.: Über die morphologische Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Fische. *Biol. Zbl.* **6**, 589—592 (1887).
- MÜLLER, A.: Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. *Z. Zellforsch.* **41**, 335—350 (1954/55).
- NEUHAUS, W.: Die Form der Riechzellen des Hundes. *Naturwissenschaften* **42**, 374—375 (1955).
- NEURATH, H.: Leistungen des Geruchssinns bei Elritzen. *Z. vergl. Physiol.* **31**, 609—626 (1949).
- PFEIFFER, W.: The morphology of the olfactory organ of the pacific salmon (*Oncorhynchus*). *Canad. J. Zool.* **41**, 1233—1236 (1963).

- PIPPING, M.: Der Geruchssinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufsuchen des Futters. Soc. Sci. Fennica, Commentationes Biol. 2, 1—28 (1926).
- Ergänzende Beobachtungen über den Geruchssinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufsuchen des Futters. Soc. Sci. Fennica, Commentationes Biol. 2, 1—10 (1927).
- REINKE, W.: Zur Ontogenie und Anatomie des Geruchsorgans der Knochenfische. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. 106, 600—624 (1937).
- RETZIUS, M. G.: Zur Kenntnis der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. Biol. Unters. Stockholm, N.F. 4, 62—64 (1892).
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München 1948.
- SEKI, M.: Zur Kenntnis der intra- und supravitalen Färbung. Z. Zellforsch. 19, 238—308 (1933).
- STRIECK, F.: Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn der Elritze. Z. vergl. Physiol. 2, 122—154 (1924).
- TEICHMANN, H.: Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 43, 171—212 (1954).
- Das Riechvermögen des Aales. Naturwissenschaften 44, 242 (1957).
- Über die Leistung des Geruchssinnes beim Aal. Z. vergl. Physiol. 42, 206—254 (1959).
- Die Chemorezeption der Fische. Ergebn. Biol. 25, 177—205 (1962).
- TRUJILLO-CENÓZ, O.: Electron microscope observations on chemo- and mechanoreceptor cells of fishes. Z. Zellforsch. 54, 654—676 (1961).
- WUNDER, W.: Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. Z. vergl. Physiol. 6, 67—98 (1927).
- ZIESMER, CH.: Silberfärbung an Paraffinschnitten, eine weitere Verbesserung der Bodianmethode. Mikroskopie 7/8, 415—417 (1957/58).

DR. ARTHUR HOLL,
University of Michigan, School of Natural Resources
Department of Fisheries, Ann Arbor, Michigan/USA