

Aus dem
Institut für Veterinär-Anatomie
des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin
(Laboratorium: Prof. Dr. K. Donat)

**Über das JACOBSONsche Organ (*Organum vomeronasale*)
des Hausmeerschweinchens
(*Cavia aperea porcellus* LINNE, 1758)**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Veterinärmedizin
an der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
CHRISTINE SCHAEFER
Tierärztin aus Berlin
Berlin 1997

Journal Nr. 2112

Gedruckt mit Genehmigung des
Fachbereiches Veterinärmedizin

Dekan:	Univ. Prof. Dr. K. Hartung
Erster Gutachter:	Univ. Prof. Dr. K. Donat
Zweiter Gutachter:	Univ. Prof. Dr. H. Tönhardt

Tag der Promotion:	19. Dezember 1997
--------------------	-------------------

Meinem Vater in
Erinnerung,
meiner Mutter in
Dankbarkeit.

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung

II. Literaturübersicht

- A. Topographie
- B. Die Schleimhaut des Organes
 - 1. Pars sensoria
 - 2. Pars nonsensoria
 - a. Lamina epithelialis
 - b. Lamina propria
 - c. Anhangsdrüsen
- C. Die Vaskularisation des Organes
- D. Die Innervation und die Funktion des Organes

III. Material und Methoden

V. Diskussion

- A. Topographie
- B. Die Schleimhaut des Organes
 - 1. Tunica mucosa sensoria
 - 2. Tunica mucosa nonsensoria

VI. Zusammenfassung

VII. Summary

VIII. Abbildungen

IX. Literaturverzeichnis (Danksagung und Lebenslauf)

IV. Befunde

A. Topographie

B. Die Schleimhaut des Organes

1. Tunica mucosa sensoria

a. Lamina epithelialis

b. Lamina propria

2. Tunica mucosa nonsensoria

a. Lamina epithelialis

b. Lamina propria

c. Wand- und Anhangsdrüsen

C. Die Vaskularisation des Organes

D. Die Innervation des Organes



(nach COOPER et al., 1975)

I. Einleitung

Das **Vomeronasalorgan (Organum vomeronasale)** ist ein archaisches Sinnesorgan (COGHILL, 1931) in der Nasenhöhle landlebender Vertebraten (NEGUS, 1958), welches bekanntermaßen seit CUVIER (1811) nach seinem Entdecker auch JACOBSONSches Organ genannt wird. Obwohl es seitdem die Wissenschaft weit über 150 Jahre beschäftigt, sind verschiedene Fragen bezüglich seines Aufbaus sowie des Feinbaus seiner Schleimhaut und der Drüsen, aber auch der mit ihm in Verbindung stehenden Leitungsstrukturen bisher unbeantwortet geblieben. Trotzdem es seit langem sicher als Riechsinnesorgan gilt (TUCKER, 1963), ist seine Bedeutung trotz zahlreicher Spekulationen ungeklärt (DONAT, 1987). Es wird vor allem im Zusammenhang mit seiner Innervation durch den N. terminalis als im Dienste der Geschlechtsfunktionen stehend angesehen, was jedoch nach DEMSKI (1993) als nicht vollkommen sicher gilt.

Innerhalb der Klasse der Säugetiere ist die letzte umfassende Untersuchung des Organes beim Hausmeerschweinchen (*Cavia aperea porcellus* L., 1758) auf das Jahr 1881 datiert (KLEIN, 1881a), weswegen eine erneute Bearbeitung bei dieser Tierart gerechtfertigt ist.

Der **Aufbau des Organes** in der für das Meerschweinchen dargelegten Form (KLEIN, 1880, 1881a) ist nämlich mit dem gegenwärtigen Kenntnisstand bei Säugetieren im allgemeinen sowie bei Nagetieren im besonderen nur bedingt in Einklang zu bringen. Offenbar bestehen darüber hinaus unterschiedliche Anschauungen über den Aufbau des Organes bei Säugetieren, welche sich auch noch in neueren Arbeiten in einer irritierenden Vielfalt der Deutungen und Bezeichnungen niederschlagen. Die NOMINA ANATOMICA VETERINARIA (NAV, 1983), deren Termini technici auch in die Neuauflage (NAV, 1994) tradiert sind, vermögen hier keine Hilfestellung zu leisten, was auch für die NOMINA HISTOLOGICA (NH, 1983 resp. 1994) gilt. Dies hat bereits DONAT (1987) moniert. Deshalb wird ihnen hier nur bedingt gefolgt.

Im Wissen über den **Feinbau der Organauskleidung**, die bei Säugetieren aus einer Sinneshaut und einer Schleimhaut besteht, deckt das Studium der Literatur Widersprüche und Lücken auf, deren Bearbeitung dringlich ist. Dies betrifft auch deren Innervation.

Bezeichnend für die Widersprüche in der Kenntnis des **Feinbaus der Drüsen des Organes** werden sie sowohl mit verschiedenen entodermalen als auch mit ektodermalen Drüsen verglichen. Lediglich das vermeintliche Fehlen von Myoepithelien in den Glandulae vomeronasales wird einmütig als Charakteristikum genannt.

Über die **Vaskularisation des Organes** ist ebenfalls nur wenig bekannt. Dies betrifft insbesondere den arteriellen Schenkel, bei dem hinsichtlich der Identität des zuführenden Gefäßes die Ansichten divergieren. Auch im venösen Schwellgewebe der lateralen Organwand sind spezielle Einrichtungen zur Durchblutungsregulation bisher nicht beschrieben.

Die **Innervation des Organes** war in den letzten Jahren am häufigsten Untersuchungsgegenstand. Die Axone der Sinneszellen vereinigen sich zweifelsfrei zu den sensorischen Nerven, den Nn. vomeronasales. Gegenwärtig konzentriert man sich aus oben erwähntem Grund auf die Beziehung zwischen dem **N. terminalis** und dem Organ. Gerade diesen Nerven und seine Ganglienzellen betreffend existieren bei

Säugetieren nur wenige und unvollständige Angaben. Dies gilt auch für die übrigen mit dem Organ in Zusammenhang gebrachten Nerven (**N. trigeminus**, **N. facialis**).

Das Problem beginnt mit der uneinheitlichen Darstellung, Deutung und Benennung offenbar ein und desselben Astes des N. trigeminus, den ROSENTHAL erstmals 1827 als den das Organ versorgenden "**R. naso-palatinus**" des "zweiten Hauptastes des V. Nervenpaares" beschreibt. Es setzt sich fort in den Ansichten über die **autonome Innervation**, bei der die Beteiligung der drei genannten Nerven kontrovers diskutiert ist. Die Widersprüche konzentrieren sich hauptsächlich auf die Innervation der Gefäße und der Drüsen des Organes. Zur Innervation der Gefäße liegen dabei im großen und ganzen nur Ergebnisse physiologischer Untersuchungen vor, was zur morphologischen Bearbeitung geradezu auffordert. Die Innervation der glatten Muskulatur in der Lamina propria der Organwand ist dagegen überhaupt nicht untersucht.

Auch was die **sensible Innervation** des Organes betrifft, liegt die Beteiligung des N. trigeminus im Dunkeln. Gelegentlich werden in den beiden unterschiedlichen Epithelien der Organwand immerhin Endigungen dieses Nerven vermutet. Dabei ist auch den intraepithelialen Endigungen des **N. terminalis** nachzugehen, deren Vorkommen im nichtsensorischen Epithel erwogen sowie im Sinnesepithel bei Landwirbeltieren beschrieben ist, und über welche jedoch keine genaueren Erkenntnisse vorliegen.

Mit der **Innervation des Sinnesepithels** ist auch das Vorkommen, die Morphologie und die Funktion der bis dato nicht weiter gewürdigten intraepithelialen **Ganglienzellen** zu untersuchen.

Wenig ist außerdem über die Feinstruktur der Ganglienzellen im Verlauf des N. terminalis bei Säugetieren bekannt, und zwar besonders im Hinblick auf seine sensiblen und autonomen Qualitäten. Bei einigen aquatischen Wirbeltieren, darunter bei Elasmobranchii, bei denen der Nerv in Zusammenhang mit dem Riechsinnesorgan vorkommt - ein JACOBSONsches Organ soll ihnen nach derzeit überwiegender Meinung fehlen - sind verschiedene Ganglienzelltypen beschrieben, die von den Autoren unterschiedlich charakterisiert werden.

Neben der bisher hauptsächlich praktizierten Präparation sowie der licht- und elektronenmikroskopischen Auswertung von einzelnen Querschnitten ist es nötig, ganze Schnittserien in die Untersuchungen einzubeziehen sowie vor allem eine dreidimensionale Rekonstruktion des Organes anzufertigen, da nur die Einbeziehung der 3. Dimension befriedigende Antworten zu liefern vermag. Dazu wurde eine computergrafische Rekonstruktionsmethode entwickelt.

[<zurück zum Inhaltsverzeichnis>](#)

Aus dem
Institut für Veterinär-Anatomie
des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin
(Laboratorium: Prof. Dr. K. Donat)

**Über das JACOBSONsche Organ (*Organum vomeronasale*)
des Hausmeerschweinchens
(*Cavia aperea porcellus* LINNE, 1758)**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Veterinärmedizin
an der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
CHRISTINE SCHAEFER
Tierärztin aus Berlin
Berlin 1997

Journal Nr. 2112

Gedruckt mit Genehmigung des
Fachbereiches Veterinärmedizin

Dekan:	Univ. Prof. Dr. K. Hartung
Erster Gutachter:	Univ. Prof. Dr. K. Donat
Zweiter Gutachter:	Univ. Prof. Dr. H. Tönhardt

Tag der Promotion:	19. Dezember 1997
--------------------	-------------------

Meinem Vater in Erinnerung,
meiner Mutter in Dankbarkeit.

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung

II. Literaturübersicht

- A. Topographie
- B. Die Schleimhaut des Organes
 - 1. Pars sensoria
 - 2. Pars nonsensoria
 - a. Lamina epithelialis
 - b. Lamina propria
 - c. Anhangsdrüsen
- C. Die Vaskularisation des Organes
- D. Die Innervation und die Funktion des Organes

III. Material und Methoden

IV. Befunde

- A. Topographie
- B. Die Schleimhaut des Organes
 - 1. Tunica mucosa sensoria
 - a. Lamina epithelialis
 - b. Lamina propria
 - 2. Tunica mucosa nonsensoria
 - a. Lamina epithelialis
 - b. Lamina propria
 - c. Wand- und Anhangsdrüsen
- C. Die Vaskularisation des Organes
- D. Die Innervation des Organes

V. Diskussion

- A. Topographie
- B. Die Schleimhaut des Organes
 - 1. Tunica mucosa sensoria
 - 2. Tunica mucosa nonsensoria

VI. Zusammenfassung

VII. Summary

VIII. Abbildungen

IX. Literaturverzeichnis (Danksagung und Lebenslauf)



(nach COOPER et al., 1975)

II. Literaturübersicht

- A. Topographie
- B. Die Schleimhaut des Organes
 - 1. [Pars sensoria](#)
 - 2. [Pars nonsensoria](#)
 - a. Lamina epithelialis
 - b. Lamina propria
 - c. [Anhangsdrüsen](#)
- C. [Die Vaskularisation des Organes](#)
- D. [Die Innervation und die Funktion des Organes](#)

A. Topographie

Das **JACOBSONsche Organ (Organum vomeronasale; NAV, 1994)** der landlebenden Vertebraten ist in der Nasenhöhle als paariges Sinnesorgan zu finden (NEGUS, 1958). Bei aquatischen Vertebraten ist sein Vorkommen schon seit der Jahrhundertwende ein Streitpunkt. Es wurde lange Zeit vermutet und stets wieder verworfen, was MIHALKOVICS (1899) zusammenfassend dokumentiert. Hiernach handelt es sich formal stets um "Nebenbuchten" der eigentlichen, das Riechsinnorgan bergenden Nasenhöhle, wie es auch einigen neueren Angaben zufolge der Fall ist (RUDEBECK, 1944; STORY, 1964; BERTMAR, 1981), während die überwiegende Anzahl der Autoren gegenwärtig der Meinung ist, daß es ihnen fehle (STARCK, 1982a; ROMER/PARSONS, 1983). Als gesichert gilt der Besitz des JACOBSONschen Organes als apomorphes Merkmal im Grundbauplan der Tetrapoden (HENNIG, 1983).

Die **Entwicklung des JACOBSONschen Organes bei Amphibien und Amnioten** weist nach MIHALKOVIC (1899) Parallelen auf, indem die erste Anlage bei beiden Gruppen eine Rinne in der medioventralen Wand des praemaxillaren Teiles der Riechgrube darstellt, zu der sich die Riechplakode einsenkt (GARNAULT, 1895; PETER, 1902; MATTHES, 1934). Dieser Sachverhalt weist auf ein phylogenetisch eher archaisches Sinnesorgan hin, als welches es bereits COGHILL (1931) bezeichnet. Bei Urodelen, deren Riechapparat stammesgeschichtlich den Ausgangstyp darstellen soll, bleibt das Organ ventromedial am Boden des Cavum nasi proprium rinnenförmig und ist auf ganzer Länge zugänglich (MATTHES, 1934). Bei den übrigen schließt sich die genannte Rinne in unterschiedlichem Ausmaß von caudal nach rostral, und zwar bei Säugetieren "unter Vertiefung" (PETER, 1902) zunächst bis auf eine Mündung im rostralen Winkel der primitiven Choane zu einem Schlauch (MATTHES, 1934). Nach den Beobachtungen von PETER (1902) wird bei der Verengung der Nasenöffnung der zunächst von ihr aus gut zu erkennende Zugang ins Innere des Nasensackes "gezogen".

Unter den **Reptilien** wird das Organ besonders bei einigen Echsen und vor allem bei Schlangen als hochentwickelt beschrieben (MATTHES, 1934). Bei Chamäleon und Agamen soll es fehlen resp. reduziert sein (MIHALKOVIC, 1899).

Unter **Eutheria** ist das JACOBSONSches Organ gut ausgebildet bei Rodentia, Insectivora, Lagomorpha und Ungulata (MATTHES, 1934). Nach ESTES (1972) ist es bei Rodentia und bei Lagomorpha am besten ausgebildet. Bei **Monotremata und Metatheria** ist es ebenfalls gut ausgebildet (MIHALKOVIC, 1899). Insgesamt bleibt es jedoch bei diesen allen im Grad seiner Ausbildung hinter demjenigen bei Eidechsen und Schlangen zurück (MATTHES, 1934).

Bei verschiedenen insectivoren Arten von Fledermäusen fehlt das JACOBSONSche Organ (BHATNAGAR et al., 1974; MENDOZA et al., 1992), wogegen es bei frugivoren, nectivoren und sanguinovoren Arten vorhanden ist (HARRISON, 1987). Bei Cetacea wird das Organ wie das Geruchsorgan in Anpassung an das Leben im Wasser (MATTHES, 1934) im foetalen Leben (HARRISON, 1987) rückgebildet. Unter den Primaten ist es bei Lemuriformes, Lorisiformes, Tarsiiformes und einigen Platyrrhini bei Adulten nicht reduziert und funktionsfähig, was bei Hominoidea und anderen Catharrhini, den Altweltaffen, nicht der Fall ist (STARCK, 1982a), weil es bei ihnen in der Ontogenese rückgebildet wird (HARRISON, 1987). Beim Menschen beschreibt bereits KÖLLIKER (1877) seine embryonale Entwicklung und Rückbildung. Beim Adulten, falls vorhanden, sei es von "rudimentärer Natur". Es wird etwa ab der 28. Entwicklungswoche "reduziert" (NAKASHIMA et al., 1985).

Das **JACOBSONSches Organ bei Säugetieren** liegt als blind endendes, schlauchförmiges Organ im medioventralen Winkel der Nasenhöhle. Es ist, wie bei Sinnesorganen mit Ausnahme der Geschmacksknospen üblich, von einer Organkapsel umgeben und darüber hinaus von Atemwegschleimhaut des Nasenseptums bedeckt (DONAT, 1987).

Die **Mündung** betreffend steht fest, daß sich das Organ über den Zugang, den GOLD (1984) als **Aditus vomeronasalis** bezeichnet, bei Rodentia (GRATIOLET, 1845), Lagomorpha (KLEIN, 1881b) und einigen Xenarthra (BROMAN, 1920) in das Cavum nasi öffnet, und zwar in das Vestibulum nasi (MIHALKOVICS, 1899).

Bei der Mehrzahl der Säugetiere wird jedoch der Organzugang, der frühembryonal stets in der präsumptiven Nasenhöhle liegt und sich dann im vorderen Abschnitt der primären Choane befindet, mit dem Schluß des sekundären Gaumens unter Bildung der Fissura palatina sekundär und passiv ganz auf den STENSONSchen Gang "verlagert" (MATTHES, 1934), der die Fissura palatina durchquert (WEBER, 1927b). Das Organ besitzt demnach bei diesen eine Verbindung zur Nasen- und Mundhöhle (BROMAN, 1920; KNAPPE, 1964), wobei die Verbindung zur Mundhöhle wieder verloren gehen kann (GRATIOLET, 1845, *Esel, Kamel und Giraffe*; BROOM, 1896, *Pferd*).

Die Beurteilung des Zuganges ist unterschiedlich. WEBER (1927b) hält denjenigen über die "Apertura nasalis interna", das ist die primäre Choane, in die Mundhöhle für ursprünglich. Dagegen wird der Zugang über die Nasenhöhle, wie sie bei Xenarthra, Rodentia und Lagomorpha vorkommt, "ursprünglich" (GRATIOLET, 1845), "primär" (GOLD, 1984) resp. "primitiv" (WÖHRMANN-REPENNING, 1984) genannt. Nach MATTHES (1934) befindet sich der Zugang zunächst frühembryonal in der präsumptiven Nasenhöhle und dann später in der primären Choane.

PETER (1902) beobachtet bei der Bildung des sekundären Gaumens, daß der "vordere Teil" des

Nasenseptums, der den Organzugang trägt, tiefer zwischen die Gaumenfortsätze gelangt und so dieser in den Ductus incisivus einbezogen wird; bei Rodentia läge dieser im Gegensatz dazu "am freibleibenden Teil des Nasenseptums". Dagegen vermuten SEYDEL (1891) und WÖHRMANN-REPENNING (1980, 1982) bei der Ratte als Ursache für ein starkes embryonales Wachstum des primären Gaumens einen "Einfluß der Nagezahn-Alveolen auf die Schädelteile", wodurch bei Rodentia die "Umverlagerung" auf den genannten Gang verhindert wird.

Der **STENSONSche Gang** liegt bei Rodentia und bei Lagomorpha in großer Distanz zum Organzugang weiter caudal (GRATIOLET, 1845), und zwar weit hinter dem Organende (WÖHRMANN-REPENNING, 1984). Hierfür macht WÖHRMANN-REPENNING (1980, 1982) bei der Ratte einen "postnatalen Wachstumsschub des primären Gaumenabschnittes" durch den "Einfluß der Nagezahn-Alveolen" verantwortlich. Bereits KLEIN (1881a und b) findet, daß sich das Organ beim Meerschweinchen und auch beim Kaninchen statt dessen rostralwärts an der caudalen Grenze des Vestibulum nasi in die "untere Nasenfurche" öffnet, die entlang der Basis des Nasenseptums liegt. WÖHRMANN-REPENNING (1984) beschreibt diesen Sachverhalt bei Rodentia und Lagomorpha erneut und spricht in diesem Zusammenhang von der "subseptalen Nasenfurche", die von Plattenepithel ausgekleidet ist. Dies hat schon KLEIN (1881a und b) beobachtet, der, allerdings genauer, an den Wänden das zilientragende Epithel findet. Er beschreibt weiterhin, daß der STENSONSche Gang nahe seiner spaltförmigen nasalen Öffnung zunächst von einer "Fortsetzung des Epithels der Nasenfurche" ausgekleidet sei und in Richtung auf die orale Mündung, wo der Durchmesser zunächst kleiner und dann wieder größer wird, nur noch Plattenepithel trage. Der STENSONSche Gang wird in den NAV (1994) als "Ductus incisivus" geführt. Ich halte diese Bezeichnung für wenig plausibel, da der Gang zu den Dentes incisivi keinerlei Beziehung aufweist, und ziehe den alten Terminus "Ductus nasopalatinus" vor.

Eine Kommunikation des JACOBSONSchen Organes mit der Mundhöhle wird neuerdings auch für Rodentia und Lagomorpha diskutiert, nachdem bereits KLEIN (1881a und b) und BROOM (1897) sie verneinen. KOLMER (1927b) sowie NEGUS (1958) nehmen anhand von Ergebnissen physiologischer Versuche eine *indirekte Kommunikation* zwischen dem Organ und der Mundhöhle an, von der WÖHRMANN-REPENNING (1980, 1981, 1982) glaubt, diese über die "subseptale Nasenfurche" zu finden, was mit der "speziellen Gestaltung der vorderen Gaumenpartie bei Rodentia" zusammenhänge.

Der **Organzugang** besitzt nach KLEIN (1880, 1881a und b) beim Meerschweinchen wie auch beim Kaninchen Grubenform und eine Auskleidung von Plattenepithel, welches sich rostral am Boden der unteren Nasenfurche fortsetzt, mit der das Organ "in offener Verbindung" steht. Der grubenförmige Zugang "dehnt sich gegen den JACOBSONSchen Knorpel aus" und geht caudal in die "Organröhre" über, in der das Plattenepithel "den oberen Teil" einnimmt, "den unteren Teil" dagegen dasjenige Epithel, welches caudalwärts zunächst die gesamte Röhre und dann, "wo das Sinnesepithel liegt", die laterale Wand bedeckt. GOLD (1984) beschreibt den Organzugang beim Gerbil als eine mit kutaner Schleimhaut ausgekleidete, rostrocaudal liegende, schlitzförmige Öffnung mit propriären Venenpolstern. Im auf den Zugang folgenden Abschnitt, den sie "Ductus vomeronasalis" nennt, findet sie zunächst verhornendes Plattenepithel, anschließend Flimmerepithel, jedoch ohne Becherzellen. Ähnliches berichten HERZFELD (1889) und MIHALKOVIC (1899) bei anderen Rodentia.

Zum **Aufbau des Organes bei Säugetieren** bemerkt bereits MIHALKOVICS (1899), daß das Organ bei dieser Klasse abgesehen von der Mündung und der Lage hinsichtlich des Vorkommens von Sinnesepithel und dessen Nerven in der medialen Organwand sowie von Drüsen gleichbeschaffen sei. Ebenfalls seien die Drüsen des Organes der Säugetiere der Glandula nasalis medialis homolog (MIHALKOVICS, 1899),

die gelegentlich bei Amphibien nach MATTHES (1934) auch als JACOBSONSche Drüse bezeichnet wird.

Fast alle der bisher aufgeführten Autoren beschreiben die **Auskleidung des Organes** mit Sinneshaut auf der medialen Seite, während lateral eine nichtsensorische Haut liegt. DONAT (1987) bezeichnet die beiden Bereiche der Auskleidung als Pars sensoria und Pars mucosa. Lediglich bei einigen Arten verschiedener Ordnungen ist das Organ als nur von Sinnesepithel ausgekleidet beschrieben (MIHALKOVIC, 1899, *Maulwurf*; MATTHAY, 1968, *Schwein*; MENDOZA et al., 1994, *Krallenäffchen*) oder abgebildet (STARCK, 1982a, *Koboldmaki*). Beim **Meerschweinchen** bekleidet das Sinnesepithel die mediale und ein "dem respiratorischen Epithel ähnliches Epithel" (s.u.) die laterale Organwand (KLEIN, 1880, 1881a).

In der **Lamina propria** der Pars mucosa der lateralen Organwand liegen Nerven und Gefäße, von denen die Venen ein Schwellgewebe bilden (s. Abschnitt C und D). Letzteres wölbt die Pars mucosa polsterartig gegen das Lumen vor (DONAT, 1987) und soll beim Schwein fehlen (MATTHAY, 1968).

GOLD (1984) benennt die Anhangsdrüsen des JACOBSONSchen Organes erstmalig als **Glandulae vomeronasales dorsales, ventrales und caudales**, die in den NAV resp. NH (1983, 1994) unberücksichtigt bleiben. Die Benennung folgt ihren Mündungen, welche stets im dorsalen oder ventralen Winkel zwischen den Epithelarten resp. am Ende des Organes in Höhe der letzten Sinneszelle liegen. Beim Gerbil werden die ventralen Drüsen unter ihnen von der Organkapsel umschlossen, während die beiden anderen aus ihr herausragen.

Die **Organkapsel**, die als JACOBSONScher Knorpel (CUVIER, 1811), als Cartilago paraseptalis (SPURGAT, 1896) und - von den übrigen Nasenknorpeln unabhängig - als Cartilago vomeronasalis (GOLD, 1984) bezeichnet wird, ist nach SEYDEL (1896) ein Teil des Bodens der knorpeligen Nasenkapsel. Die Organkapsel wird bei Säugetieren selbständig angelegt und später in die Nasenkapsel eingebaut (ZUCKERKANDL, 1907), was auch bei Urodela der Fall ist (STADTMÜLLER, 1936a). Bei Lepidosauria hat er sich "ohne Beziehungen zum Organ vom Septum gelöst" und liegt als Cartilago paraseptalis ventromedial parallel der ventralen Kante der Cartilago septi nasi an (VERSLUYS, 1936). Nach GAUPP (1900) entspricht dieser bei Amphibien ein ebendort lokalisierter Knorpelstreifen. Abbildungen bei MIHALKOVIC (1899) zufolge liegt das Organ bei Anura in einer längs verlaufenden Rinne ventromedial der Cartilago septi nasi an. Die Organkapsel ist bei Säugetieren dorsal offen. Ihre Form beschreibt bereits GRATIOLET (1845) als "trogförmige Kapsel mit oberer Öffnung".

Beim **Meerschweinchen** und beim Kaninchen erwähnt dagegen KLEIN (1880, 1881a und b) unter dem medialen Sinnesepithel eine fibröse Schicht, die viele Nervenäste enthält. Subepithelial in der lateralen Organwand beschreibt er von innen nach außen eine fibröse Schicht, auf die beim Kaninchen eine elastische Schicht folgt, die beim Meerschweinchen fehlen soll. Bei beiden Arten liegt daran nach außen sich anschließend eine "kavernöse Gewebsschicht" mit Gefäßen und Nerven, die nicht auf die mediale Wand übergreift, "am oberen und unteren Sulcus fehlt" und am dicksten auf Höhe der Mitte der Lateralwand ist. Bei anderen Nagetierarten wird diese "kavernöses Lager" (NAVRATIL, 1926; *Maus*) resp. "Tela cavernosa des Torus jacobsoni" (MIHALKOVIC, 1899; *Ratte*) genannt. Weiter außen liegt dann beim Meerschweinchen "zwischen den beiden Organwinkeln" eine Drüsenschicht, die mit GRATIOLET (1845) als JACOBSONSche Drüsenmembran bezeichnet wird (KLEIN, 1880, 1881a). Außerhalb dieser Wand folgt das Perichondrium resp. das Periost, welches das Organ mit dem umgebenden hyalinen Knorpel resp. Knochen (s.u.) verbindet. Unabhängig von den Wandschichten

beschreibt er weiter auf Höhe des Sinnesepithels die Organröhre bei nierenförmigem Lumen als "von außen komprimiert". Er findet beim Meerschweinchen, wie auch beim Kaninchen am blinden, sinnesepithelfreien Ende statt dessen ein kreisrundes Lumen mit kleinerem Querschnitt, welches ganz vom Epithel der lateralen Organwand ausgekleidet ist. Die "kavernöse Schicht", und zwar deren "Matrix", dehnt sich hinter das blinde Organende mit den Venen und der Drüsenschicht aus.

Innerhalb der Drüsenschicht differenziert KLEIN (1880, 1881a) beim Meerschweinchen keine einzelnen Drüsen, sondern beschreibt nur, daß ihre Ausführungsgänge in den "oberen und unteren Sulcus" zwischen den Epithelarten münden. Außerdem sei sie, "wo die Knorpelkapsel inkomplett ist, viel besser entwickelt". Caudal sei die Schicht "ausgedehnter", sie läge auch "im oberen Winkel" und dehne sich unten auf die Medialwand aus. Am Organende sollen die Drüsen die ganze Peripherie einnehmen (KLEIN, 1880 und 1881a). Drüsengewebe soll in der Medialwand bei Rodentia fehlen (MENDOZA, 1993).

Hinsichtlich der **Organkapsel** des Meerschweinchens konstatiert KLEIN (1881a und b), daß der Knorpel bei dieser Art von dem anderer Säugetiere abweicht und der des Kaninchens diesem ähnelt.

Es handelt sich bei der Organkapsel des Meerschweinchens rostral um eine im Querschnitt halbmondförmige Lamelle (KLEIN, 1880, 1881a) resp. eine seichte Knorpelwanne (WÖHRMANN-REPENNING, 1984), die caudalwärts die rostrale Organhälfte röhrenförmig geschlossen umgibt (KLEIN, 1880, 1881a). Vor ihrem Ende ist nach KLEIN (1881a und b) die Wand der knorpeligen Kapsel "an sehr vielen Stellen inkomplett". Beim Gerbil weist der Knorpel rostral die Querschnittsform eines "flachen U" auf (GOLD, 1984). Ein röhrenförmiger Abschnitt der Organkapsel kommt den Angaben zufolge bei vielen Nagetieren, beim Kaninchen sowie bei vielen anderen Säugetierarten vor (BROOM, 1897; ZUCKERKANDL, 1907; WÖHRMANN-REPENNING, 1984), beim Gerbil (GOLD, 1984) ist dagegen ein solcher in der knorpeligen Kapsel nicht beschrieben. Bei Monotremata wiederum umgibt der Knorpel das Organ vollständig röhrenförmig (MATTHES, 1934).

Der röhrenförmige Abschnitt wird von WÖHRMANN-REPENNING (1984) wie die Mündung in die Nasenhöhle bei Säugetieren als "primitives Merkmal des Vomeronasalkomplexes" gedeutet. Es handelt sich hierbei um einen spangenförmig geschlossenen dorsolateralen Fortsatz, für den die Autorin die Bezeichnung "outer bar" verwendet, die sie von CHRISTIE-LINDE (1914) übernommen hat. Beim Gerbil trifft GOLD (1984) diesen Knorpel als nicht spangenförmig geschlossenen Processus dorsolateralis an. Nach BROOM (1897) stellt der genannte Fortsatz eine "Restspanne einer äußeren Wand" des Knorpels dar, welcher nach CHRISTIE-LINDE (1914) als primitiv zu gelten hat. Ein Fehlen des "outer bar" wird als "progressives Merkmal" gewertet (WÖHRMANN-REPENNING, 1984). MATTHES (1934) dagegen spricht bei Monotremata, bei denen der Knorpel das Organ auf ganzer Länge röhrenförmig umgibt, nicht von einer primitiven, sondern von einer "vervollständigten Kapsel".

Die Angaben zum **Vorkommen von Knochengewebe** in der Kapsel bei Rodentia, bei denen dieses kennzeichnend sein soll (GOLD, 1984), sowie Lagomorpha sind bis heute in der Literatur unklar. KLEIN (1880, 1881a) erwähnt beim Meerschweinchen nichts von Knochensubstanz in der Organkapsel, was im Gegensatz zu WÖHRMANN-REPENNING (1984) steht, die ausdrücklich auf diese hinweist. Dasselbe gilt auch für die Maus und das Kaninchen, bei denen einige Verknöcherungen beschreiben (MIHALKOVIC, 1899, TANIGUCHI et al., 1983, WÖHRMANN-REPENNING, 1984, MENDOZA, 1993, *Maus*; TANIGUCHI et al., 1983, *Kaninchen*), während andere nichts dergleichen tun (NAVRATIL, 1926, *Maus*; KLEIN, 1881b, *Kaninchen*). Die Organe von Ratte und Maus befinden sich,

abgesehen von ihren Mündungen, ganz in ihren rostral röhrenförmig geschlossenen Knochenrinnen (WÖHRMANN-REPENNING, 1984). Ähnliches ist beim Gerbil (GOLD, 1984) der Fall. Beim Meerschweinchen ist nach WÖHRMANN-REPENNING (1982) die Ossifikation auf die caudale Hälfte der Kapsel begrenzt und nimmt von rostroventral nach caudodorsal zu. Die Verknöcherung geht von den umliegenden Knochen aus (WÖHRMANN-REPENNING, 1982, *Meerschweinchen, Maus, Ratte*), was zum Verwachsen mit denselben führt. Schon HERZFELD (1889) und MIHALKOVIC (1899) beschreiben für die Ratte und die Maus die Bildung einer Knochenkapsel "aus den umliegenden Knochen". MIHALKOVIC (1899) charakterisiert die Ossifikation als perichondral. Nach WEBER (1928a) wird die Knochenkapsel des Organes von Rodentia vom "Intermaxillare" gebildet.

Bei vielen Säugetieren beginnt die Verknöcherung in der Organkapsel während der embryonalen Entwicklung (ZUCKERKANDL, 1907). Nach SEYDEL (1896) wird der caudale Abschnitt des Knorpels rückgebildet. Teilweise soll Material aus der Kapsel in den Aufbau des Vomer fließen (ZUCKERKANDL, 1907).

Von den **Knochen des Gesichtsschädels** soll beim Meerschweinchen nach KLEIN (1880, 1881a) die Maxilla das Organ allseitig umgeben. WÖHRMANN-REPENNING (1984) nennt dagegen - wohl in diesem Zusammenhang richtiger - das "Prämaxillare" als umliegenden Knochen. Ebenso verhält es sich beim Kaninchen (WÖHRMANN-REPENNING, 1984), während KLEIN (1881b) und VOIT (1909) nur einen Zusammenhang mit der unteren Knorpelwand beschreiben. Bei der Ratte (HERZFELD, 1889), beim Gerbil (GOLD, 1984) und beim Hund (FRANKE, 1970) ist zusätzlich median das Pflugscharbein beteiligt und nach SALAZAR et al. (1984) beim Hund außerdem der harte Gaumen.

Die **Größe des Organes** beim Meerschweinchen betreffend, finden sich bei KLEIN (1881a) nur Querschnittsmaße, die Länge des Organes wird nicht genannt. Andere Autoren geben dagegen die Länge des Organes an; beispielsweise für den Gerbil mit 4 mm (GOLD, 1984) und für die Ratte mit 9 mm (MENDOZA, 1993). FREWEIN (1972) hat die JACOBSONschen Organe verschiedener Haussäugetiere mit Röntgenkontrastmittel gefüllt, wodurch natürlich nur die Länge der Organlumina darstellbar ist.

B. Die Schleimhaut des Organes

1. Pars sensoria

[<zurück zur Übersicht>](#)

Die NOMINA HISTOLOGICA (1983, 1994) führen diesen Teil der Organauskleidung unter der Bezeichnung "Tunica mucosa olfactoria", wogegen sich DONAT (1987) schon wegen der strukturellen Unterschiede zum Riechepithel der Regio olfactoria wendet.

In früherer Zeit wurde das Sinnesepithel bei Amphibien, Reptilien und Säugetieren schlichtweg als Riechepithel bezeichnet (KLEIN, 1880, 1881a und b; MIHALKOVIC, 1899; MATTHES, 1934; ZIEGLER, 1936; MATTHAY, 1968). Seitdem ist klargeworden, daß sich die Sinnesepithelien der Regio olfactoria und des JACOBSONschen Organes bei Landwirbeltieren vor allem hinsichtlich der Apices der Sinneszellen unterscheiden, indem die einen Zilien und die anderen Mikrovilli tragen (BANNISTER, 1968; ALTNER et al., 1968, 1970; KRATZING, 1971b, 1975; KOLNBERGER, 1971a; LOO et al., 1972; SEIFERT, 1972; MIRAGALL et al., 1979, 1981; WANG et al., 1980; NAGURO et al., 1982;

TANIGUCHI et al., 1982a, 1983; TANIGUCHI et al., 1985; MENDOZA et al., 1983, 1989, 1991; GOLD, 1984; MENDOZA, 1993). Andere bezeichnen die Fortsätze der Sinneszellen des JACOBSONSchen Organes als "mikrovilliähnlich" (KAUER et al., 1970; GOLD, 1984) resp. als "stereozilienähnlich" (MENDOZA, 1993).

DONAT (1987) hebt die sich aus dem spezifischen Sinnesepithel, eigener Innervation und eigener Organkapsel ergebende Selbständigkeit des Organes hervor, die er in den NAV (1983, 1994) durch Unterordnung unter das Riechsinnesorgan unzureichend berücksichtigt findet.

Der **Bau des Sinnesepithels** ist bei allen Tierarten, bei denen das Organ vorkommt, gleich (KOLNBERGER, 1971a; HALPERN, 1987). Dennoch gibt es dazu unterschiedliche Angaben. Das Epithel ist scheinbar geschichtet und besteht neben **bipolaren Sinneszellen** aus **Basalzellen** und **Stützzellen** (LUCKHAUS, 1969; KOLNBERGER, 1971a; KRATZING, 1971a, 1971b, 1975; LOO et al., 1972; CIGES et al., 1977; WANG et al., 1980; MIRAGALL et al., 1981; BHATNAGAR et al., 1982; TANIGUCHI et al., 1982a, 1983; TANIGUCHI et al., 1985; ADAMS et al., 1984; GOLD, 1984; DONAT, 1987; HALPERN, 1987; MENDOZA et al., 1991; MENDOZA, 1993; MENDOZA et al., 1994).

Die Sinneszellen sind wie die Sinneszellen der Wirbellosen primäre Sinneszellen (KOLMER, 1927a) - Epitheliocyti neurosensorii - und als solche Nervenzellen (KRATZING, 1971b, 1971a, 1975; WANG et al., 1980). Die Stützzellen gehören nach PREUSS (1976) zur terminalen Glia. BÖHME (1992b) rechnet in Anlehnung an FUJITA (1977), welcher die Riechsinneszellen der Regio olfactoria zu den Paraneuronen zählt, die Sinneszellen des JACOBSONSchen Organes zu den "nervenzellartigen Epithelzellen" oder Paraneuronen. Neuerdings bestreiten MENDOZA et al. (1989) und MENDOZA (1993) das Vorkommen von Basalzellen bei Nagetieren.

Außer den bisher genannten Zellen sind im Sinnesepithel gelegentlich weitere Zellen, z.B. als "Sinneszellen mit mehr Zytoplasma" (KLEIN, 1881b), oder mitunter vereinzelt Ganglienzellen (KOLMER, 1927a) beobachtet worden. Neuerdings werden bei einer frugivoren Fledermausart Ganglienzellen beschrieben, deren Zugehörigkeit zum N. terminalis diskutiert wird (BHATNAGAR et al., 1974).

Die **Anordnung der Zellen** im Sinnesepithel ähnelt derjenigen in der Regio olfactoria, so daß die Perikaryen der Sinneszellen eine mittlere Lage zwischen den Kernen der Basal- und Stützzellen einnehmen (KOLNBERGER, 1971a; SEIFERT, 1971; HARRISON, 1987).

Die Stützzellen erstrecken sich wie die Sinneszellen von der Epitheloberfläche bis zur Basalmembran und weisen flache Fortsätze auf, welche die Sinneszellen umhüllen (KRATZING, 1975; KOLNBERGER, 1971b; MENDOZA, 1986a, 1993). 3-4 Stützzellen umgeben einen Dendriten und sind durch Desmosomen miteinander verbunden (MENDOZA, 1986a, 1993). Zwischen Stütz- und Sinneszellen kommen Desmosomen (MENDOZA, 1986a) und unterhalb der Apices der Sinneszellen Schlußleisten (LUCKHAUS, 1969; KOLNBERGER, 1971b; SEIFERT, 1972) vor. In Richtung auf die Epithelbasis besitzen die Fortsätze der Stützzellen "filopodienähnliche" Gestalt (NAGURO et al., 1982). Zwischen diesen streben die Axone der Sinneszellen gegen die Basalmembran (MENDOZA, 1993), wobei sie von den Fortsätzen elektronendichter Basalzellen umgeben werden (TANIGUCHI et al., 1985), welche durch Desmosomen miteinander verbunden sind (MENDOZA et al., 1994). Die Axone der Sinneszellen passieren - meist gebündelt, gelegentlich einzeln (MENDOZA et al., 1994) - von Basalzellen begleitet die Basalmembran (KRATZING, 1975).

Während nach den Aussagen von MENDOZA (1993) im Sinnesepithel Stellen, an denen die Sinneszellen direkt nebeneinanderliegen, wegen deren vollständiger Umhüllung durch die Stützzellen fehlen, beschreibt KOLNBERGER (1971b) "**direkte Kontaktstellen**" zwischen den Sinneszellen. Solche findet sie zwischen Dendriten sowie Dendriten oder Axonen und Perikaryen benachbarter Sinneszellen. An ihnen ist der Interzellularraum etwa 150 \AA weit, was eine elektrische Isolierung gewährleisten soll. Deswegen wird eine Wechselwirkung zwischen den Sinneszellen für unwahrscheinlich gehalten. **Synapsen** gelten im Sinnesepithel des JACOBSONschen Organes als nicht vorhanden (GRAZIADEI et al., 1968; KOLNBERGER, 1971b).

Intraepitheliale Kapillaren wurden im Sinnesepithel von HERZFELD (1889), KOLMER (1928), LUCKHAUS (1969), FRANKE (1970), CUSCHIERI et al. (1975), BREIPOHL et al. (1981), TANIGUCHI et al. (1982a, 1983), MENDOZA et al. (1989) und MENDOZA (1993) beschrieben. Seit GOLD (1984) ist es klar, daß diese Kapillaren nur scheinbar intraepithelial liegen, in Wirklichkeit hingegen innerhalb von außerordentlich grazilen Propriapapillen das Sinnesepithel bis in Höhe der Stützzellkerne durchsetzen.

Während sog. "intraepitheliale Kapillaren" beim Schwein nur spärlich vorkommen sollen (MATTHAY, 1968), wurde für manche Tierarten von vornherein ihr Fehlen ausdrücklich beschrieben (SCHILLING, 1970; LOO et al., 1972; BHATNAGAR et al., 1974, 1982; NAKASHIMA et al., 1985; MENDOZA et al., 1994), und zwar für solche, deren Sinnesepithel eine geringe Höhe aufweist (MENDOZA, 1993). Die einen werten das Fehlen der Kapillaren als Anzeichen ihrer Ernährungsfunktion (MENDOZA, 1993), die anderen einer "Reduktion" des Organes (BREIPOHL et al., 1981). Manche Autoren beschreiben sogar, daß diese Kapillaren - möglicherweise durch den N. terminalis (MENDOZA, 1993) - innerviert seien (BREIPOHL et al., 1981; MENDOZA, 1993).

Was die **Ultrastruktur der Zellen** des Sinnesepithels angeht, soll an dieser Stelle eine eher summarische Übersicht über die Angaben in der einschlägigen Literatur gegeben werden.

An den gegen das Lumen vorgewölbten **Apices der Sinneszellen** kommen bei den Landwirbeltieren zweifelsfrei **Zentriolen resp. Zentrosomata** - gelegentlich mit zentralen Tubulusstrukturen - (ALTNER et al., 1968, 1970; BANNISTER, 1968; KOLNBERGER, 1971a; KRATZING, 1971a und b, 1975; LOO et al., 1972; SEIFERT, 1972; CIGES et al., 1977; BHATNAGAR et al., 1982; NAGURO et al., 1982; ADAMS et al., 1984; GOLD, 1984) sowie Ribosomen und Vesikel vor (DONAT, 1987).

Anders verhält es sich, das Vorkommen von **Zilien** betreffend: Der Fund von Zilienquerschnitten nahe den Apices (LUCKHAUS, 1969) wird angezweifelt (KOLNBERGER, 1971a; GOLD, 1984). Ungeachtet dessen, daß bei einem adulten Tier in einem Fall ein Zilienschaf auf einem Sinneszellapex beschrieben ist (BHATNAGAR et al., 1982) und ADAMS et al. (1984) 1-4 Zilien mit unvollständiger Tubulusstruktur pro Querschnittsbild finden, gilt das Vorkommen von Zilien postnatal als unbewiesen (GOLD, 1984). Andere finden immerhin bei Ratten- und Mäuseembryonen sowie bei Saugratten einzelne Zilien (BREIPOHL et al., 1979). Weil die Sinneszellen - ablesbar an den Zentrosomata und einer Mitochondrienansammlung im Dendriten (GOLD, 1984) - offenbar ursprünglich Zilien aufweisen (CIGES et al., 1977; GOLD, 1984), werden sie von den Riechzellen der Regio olfactoria abgeleitet (GOLD, 1984) resp. das ganze Organ als modifiziertes Riechsinnesorgan gedeutet, wobei die Mikrovilli Reste von Zilien darstellen (CIGES et al., 1977). Anderenorts wird das Vorkommen von Mikrovilli und Zentriolen als Anzeichen einer abgebrochenen Zilienentwicklung gedeutet (ALTNER et al., 1970; KOLNBERGER et al., 1971; KRATZING, 1971a und b; TANIGUCHI et al., 1982a; TANIGUCHI et al.,

1985). In diesem Zusammenhang werden auch "ciliary precursor bodies" (KOLBERGER, 1971a), auch "Deuterosomen" genannt (LOOTS et al., 1989), nahe den Zentriolen beschrieben und die Sinneszellen mit ihren unspezialisierten Apices als in Reduktion befindlich gedeutet (KOLNBERGER, 1971a).

Im **Dendriten** der Sinneszellen sind neben der Ansammlung langgestreckter Mitochondrien in Richtung auf das spindelförmige Perikaryon Mikro- resp. Neurotubuli anzutreffen (SEIFERT, 1972). Im **Perikaryon** liegen um den annähernd runden, heterochromatinarmen Kern Golgikomplexe sowie auf der dendritischen Seite glattes endoplasmatisches Retikulum und auf der neuritischen Seite rauhes endoplasmatisches Retikulum, einzelne Lysosomen und multivesikuläre Körper (KOLNBERGER, 1971b). Es liegt in vielen, jedoch nicht allen Perikarya das glatte endoplasmatische Retikulum in dicht gepackten, osmiophilen Stapeln verschiedener Größe (KRATZING, 1971a, 1975; CIGES et al., 1977; TANIGUCHI et al., 1982a, 1983; MENDOZA, 1986a, 1993; MENDOZA et al., 1989), welche eingerollt sein können ("fingerprints" nach KOLNBERGER, 1971a). Bei manchen Arten ist sein Vorkommen ausdrücklich verneint (MENDOZA, 1993; MENDOZA et al., 1994, *Fledermaus und Krallenäffchen*), jedoch den Abbildungen zufolge lediglich schwächer ausgeprägt. Das rauhe endoplasmatische Retikulum setzt sich in den axonalen Schenkel hinein fort, der sonst Mitochondrien und Neurotubuli enthält. In den Axonbündeln sollen intra- und subepithelial einzelne vesikellose Anschwellungen vorkommen (MENDOZA, 1993).

Morphologischer Ausdruck für die erstmals von BREIPOHL et al. (1981) diskutierte neurosekretorische Funktion der Sinneszellen soll die gute Ausbildung des Golgi-Feldes (MENDOZA, 1993), die von GOLD (1984) bereits für mechanisch bedingt erklärte Anhäufung von Sinneszellen nahe den Kapillaren (MENDOZA, 1993) sowie das mächtige glatte endoplasmatische Retikulum (MENDOZA, 1986a) sein, an welches nicht zuletzt die zu beobachtende PAS-positive Reaktion der Sinneszellen gebunden sein soll (MENDOZA, 1993, MENDOZA et al., 1994). Weiterhin wird in diesem Zusammenhang das gleichzeitige "Fehlen" des glatten endoplasmatischen Retikulums und der das Neurohormon abtransportierenden "intraepithelialen Kapillaren" beim Krallenäffchen und Fledermäusen genannt (MENDOZA, 1993; MENDOZA et al., 1994). Alternativ kommt den Angaben zufolge eine Beteiligung bei der Produktion von Glykokonjugaten für die apikale Zellmembran in Betracht (MENDOZA, 1993; MENDOZA et al., 1995). KOLNBERGER (1971a) wertet das mächtige glatte endoplasmatische Retikulum als Ausdruck eines extrem gesteigerten Zellstoffwechsel, seine unterschiedliche Ausprägung in den Zellen entspräche verschiedenen De- resp. Regenerationsstadien.

Die **Stützzellen** tragen Mikrovilli (KOLNBERGER, 1971a; KRATZING, 1971a, 1975; SEIFERT, 1972; CIGES et al., 1977; WANG et al., 1980; BHATNAGAR et al., 1982; TANIGUCHI et al., 1982a, 1983; TANIGUCHI et al., 1985; ADAMS et al., 1984; GOLD, 1984; MENDOZA, 1993; MENDOZA et al., 1994). Bei Amphibien kommen zusätzlich Zilien in großer Anzahl vor (KOLNBERGER, 1971a). Auch unter Säugetieren werden gelegentlich solche beschrieben (LUCKHAUS, 1969; KOLNBERGER, 1971a; LOO et al., 1972; KRATZING, 1980; BHATNAGAR et al., 1982; MENDOZA et al., 1988; MENDOZA, 1993). Postnatal ist bei Saugratten die Abnahme ihrer Anzahl beschrieben (KRATZING, 1971a). Die Stützzellen besitzen einen dunklen, ovalen Kern (TANIGUCHI et al., 1982a, 1983; ADAMS et al., 1984; GOLD, 1984; MENDOZA, 1993) und ein dunkles Zytoplasma (GOLD, 1984; MENDOZA, 1993). Darüber hinaus kommen im gesamten Zytoplasma Ribosomen, Mitochondrien, rauhes endoplasmatisches Retikulum, Mikrotubuli (TANIGUCHI et al., 1982a, 1983; GOLD, 1984; MENDOZA, 1993), Fetttröpfchen und elektronendichte Granula (MENDOZA, 1993) sowie basal lysosomale Restkörper (KRATZING, 1975) vor. Glattes endoplasmatisches Retikulum ist selten (MENDOZA, 1993). Die Stützzellen weisen bei Amphibien eine sekretorische Aktivität auf (GAUPP,

1904; KOLNBERGER, 1971a), bei Säugetieren ist eine solche bei einigen Arten beschrieben (FRISCH, 1967; CIGES et al., 1977), sie soll insgesamt nur gering sein (KOLNBERGER, 1971a).

Unter den **Basalzellen** werden elektronendurchlässigere, "helle" Zellen und elektronendichtere, "weit verzweigte dunkle" Zellen unterschieden, von denen die ersteren Reservezellen für die letzteren darstellen sollen (SEIFERT, 1972). Basalzellen sollen auch beim erwachsenen Tier unter physiologischen und pathologischen Bedingungen (BARBER et al., 1978) nach Mitose zur Differenzierung zu Sinneszellen unter Wanderung in apikale Richtung befähigt sein (BARBER et al., 1978; WANG et al., 1980). Basal im Epithel sollen unreife (WANG et al., 1980; NAGURO et al., 1982; BHATNAGAR et al., 1982) und weiter apikal degenerierende Sinneszellen vorkommen (WANG et al., 1980; TANIGUCHI et al., 1985). Die Regenerationsfähigkeit des Sinnesepithels bei erwachsenen Tieren gilt jedoch als ungesichert (GOLD, 1984).

2. Pars nonsensoria

[<zurück zur Übersicht>](#)

Über diesen meist als "rezeptorfrees Epithel" bezeichneten Teil der Schleimhaut (BREIPOHL et al., 1979; MENDOZA, 1993; MENDOZA et al., 1994) sind unterschiedliche Ansichten veröffentlicht. Eingangs soll DONAT (1987) zitiert werden, der den in den NOMINA HISTOLOGICA (1983 resp. 1994) verwendeten Terminus "Tunica mucosa glandularis" für unkorrekt erklärt. GOLD (1984) spricht diesem Teil der Schleimhaut eine sekretorische Leistung ab.

a. Lamina epithelialis

Bei den verschiedenen Säugetierarten wird ein prinzipiell gleicher Aufbau des Epithels beschrieben, allerdings ist die Feinstruktur und die Funktion der Zellen nicht hinreichend geklärt.

Hiernach handelt es sich stets um ein schein geschichtetes, hochprismatisches Epithel aus Basalzellen als Stammzellen für die übrigen (GRAZIADEI, 1977), und hochprismatischen Zellen (CIGES et al., 1977; BREIPOHL et al., 1979; NAGURO et al., 1982; TANIGUCHI et al., 1982a, 1983, TANIGUCHI et al., 1985; ADAMS et al., 1984; GOLD, 1984). Was das Vorkommen von Becherzellen betrifft, gehen die Angaben jedoch auseinander. Diese fehlen im Gegensatz zur "respiratorischen Schleimhaut" nach GOLD (1984) beim Gerbil und LUCKHAUS (1969) beim Kaninchen. CIGES et al. (1977) finden sie bei verschiedenen Säugetierarten, darunter auch beim Meerschweinchen, nicht. KLEIN (1880, 1881a) beschreibt beim Meerschweinchen dagegen neben "säulenförmigen oder konischen, zilienträgenden Zellen" einige Becherzellen. Auch ADAMS et al. (1984) beobachten beim Hund im Grenzbereich zum sensorischen Epithel gelegentlich Becherzellen.

Demgegenüber sind **intraepitheliale Drüsen** beschrieben (GOLD, 1984). BREIPOHL et al. (1979) finden solche bei der Ratte nicht, sondern an der Epitheloberfläche lediglich "groove like depressions". MENDOZA et al. (1989) zeigen beim Meerschweinchen in ihren Abbildungen die gleichen Gebilde, befassen sich aber weiter nicht damit. KLEIN (1880, 1881a) nennt keine solchen Drüsen bei dieser Tierart.

Die **hochprismatischen Zellen** werden von einigen Autoren nach lichtmikroskopischer Untersuchung als "helle" und "dunkle" Zellen zwei Zelltypen zugeordnet. Bei bis zu 4 Tage alten Gerbilen sollen die Zellen einheitlich sein (GOLD, 1984).

Die zahlreicher vorkommenden (NAGURO et al., 1982; GOLD, 1984) hellen Zellen tragen apikal kurze, verzweigte und unverzweigte Mikrovilli sowie Zilien, deren Anzahl stets geringer ist als die der Kinetosomata im apikalen Zytoplasma. Ihre Kerne sind heterochromatinarm (NAGURO et al., 1982). Die dunklen Zellen besitzen nach NAGURO et al. (1982) heterochromatinreiche Kerne, während GOLD (1984) bei ihnen trotz stärkerer Färbbarkeit der Kerne so gut wie keinen Unterschied in der Heterochromatinverteilung zu denjenigen der hellen Zellen findet. Sie besitzen außerdem nur Mikrovilli, und zwar weniger zahlreich als die hellen Zellen.

Der übrige Organellbestand wird von GOLD (1984) und TANIGUCHI et al. (1985) bei beiden Zelltypen als ähnlich beschrieben. Dagegen beobachten BREIPOHL et al. (1979) in den dunklen Zellen eine höhere Lysosomenzahl und eine geringere Anzahl Profile des glatten endoplasmatischen Retikulums.

Viele Autoren sprechen von "zilientragenden" oder "nicht-zilientragenden" Zellen (CIGES et al., 1977; PREUSS, 1979; ADAMS et al., 1984; TANIGUCHI et al., 1985).

GOLD (1984) gibt an, daß 30 % der hellen Zellen nicht mit Zilien, aber mit Mikrovilli und Kinetosomata im apikalen Zytoplasma ausgestattet seien, und erklärt sie zu einer weiteren Zellart, die sie Bürstenzelle nennt. Solche Zellen beschreiben auch vermutungsweise ADAMS et al. (1984). BREIPOHL et al. (1979) beschreiben Übergangsformen zwischen hellen und dunklen Zellen. Diese stellen verschiedene Stadien des säulenförmigen, "zilientragenden" Zelltyps dar, wobei die "nicht-zilientragenden" Zellen von ihm dabei als lysosomenreiche Degenerationsform der erstgenannten gedeutet werden. TANIGUCHI et al. (1985) halten beim Rind den zilienlosen Zelltyp für degenerierte helle Zellen, jedoch nur vermutungsweise, da sie sie beim Pferd in verschiedenen Stadien sekretorischer Funktion antreffen. NAGURO et al. (1982) sehen dagegen die zilientragenden Zellen als Differenzierungsprodukt der zilienlosen an.

Bei Meerschweinchen, Maus, Kaninchen, Hund und Katze beschreiben CIGES et al. (1977) im Grenzbereich zum Sinnesepithel bei "gleichzeitigem Verschwinden" des Zilienbesatzes in den Zellen "Vesikel wahrscheinlich sekretorischer Natur" und bezeichnen das Epithel hier als "Übergangsepithel" (sic!). Auch NAGURO et al. (1982) sehen bei der Maus in diesem von ihnen als "Übergangsregion" bezeichneten Bezirk nahe den Drüsenmündungen apokrin sezernierende Zellen und "becherzellähnliche Protrusionen" an einigen Zellen, welche MENDOZA (1986b) bei der Maus als intraepitheliale Drüsenzellen beschreibt.

Eine **Innervation** des Epithels erfolgt durch marklose Nervenfasern, die bei Säugetieren nachgewiesen sind (TUCKER, 1971; BREIPOHL et al., 1979; ADAMS et al., 1984). Gemischte Faserbündel finden nur LOO et al. (1972). ADAMS et al. (1984) beschreiben beim Hund Nervenendigungen als Axone mit der Begründung, daß Ribosomen fehlen sollen, die die beigegebenen Abbildungen allerdings zeigen. KRATZING (1980) sowie ADAMS et al. (1984) halten aufgrund des Vorkommens von sog. "dense-cored vesicles" (Vesiculae densae?, NH, 1994) die Endigungen für adrenerg. Sie sollen als marklose adrenerge Fasern die Sekretion der zilienlosen Zellen oder die Permeabilität der oberflächlichen Zellmembran regulieren (ADAMS et al., 1984). Eine "sensory function" der marklosen Fasern vermuten BREIPOHL et al. (1979).

b. Lamina propria

Das Gewebe der Lamina propria glandulärer Schleimhäute gilt bei Säugetieren als retikuläres Bindegewebe (PREUSS, 1976). Beim Gerbil enthält die Lamina propria der lateralen Schleimhaut zahlreiche Leukozyten und Plasmazellen (GOLD, 1984).

Obwohl **elastische Fasern** in dieser Gewebshaut beschrieben sind (KLEIN, 1881b; TANIGUCHI et al., 1983; GOLD, 1984), soll beim Meerschweinchen - wie erwähnt - die "elastische Schicht" fehlen (KLEIN, 1880, 1881a). Über die Anordnung der elastischen Fasern ist nicht viel bekannt: sie sollen beim Kaninchen (KLEIN, 1881b) und beim Gerbil (GOLD, 1984) im Propriawulst und epithelnah in Längsrichtung angeordnet sein. Auch zwischen den Venen sind sie bei Ratte, Maus und Kaninchen angetroffen worden (TANIGUCHI et al., 1983).

Glatte Muskelfasern, deren Innervation nicht untersucht ist, werden ebenfalls bei zahlreichen Säugetieren zwischen den Gefäßen, Nerven (CIGES et al., 1977) und Drüsen (MENDOZA, 1986b) beschrieben, wobei sie den Venen und Drüsen eng anliegen (MENDOZA, 1986b). Beim Meerschweinchen sind sie in Form eines Maschenwerkes, welches zwischen die Drüsenendstücke reicht, bereits von KLEIN (1880, 1881a) beobachtet worden. Beim Kaninchen bettet das Maschenwerk auch die Venen des "kavernösen Gewebes" ein und erstreckt sich radiär zwischen Knorpel und Organlumen, wo es subepithelial an den elastischen Fasern inseriert (KLEIN, 1881b). Neuerdings verneinen einige Autoren ihr Vorkommen, so MATTHAY (1968) beim Schwein, GOLD (1984) beim Gerbil und MENDOZA et al. (1989) beim Meerschweinchen. Die Funktion der elastischen Fasern (HAMLIN, 1929; TANIGUCHI et al., 1983; GOLD, 1984) und der glatten Muskulatur (MIHALKOVIC, 1899) wird in Zusammenhang mit der sog. "Vomeronasalpumpe" gesehen (s.u.).

c. Anhangsdrüsen

[<zurück zur Übersicht>](#)

Die **Glandulae vomeronasales** (GOLD, 1984) sind vornehmlich bei Rodentia untersucht, wobei divergierende Ergebnisse zutage treten, was offenbar zu unterschiedlich interpretierten Ergebnissen geführt hat.

Über die **Form der Endstücke** finden sich Angaben nur von KLEIN (1880, 1881a und b, 1882), der beim Meerschweinchen, Kaninchen und Hund von verzweigten, kleinlumigen, tubulo-alveolären Endstücken spricht, und von GOLD (1984), die beim Gerbil verzweigte tubulo-acinöse Drüsen beschreibt. Die übrigen hier referierten Autoren wenden diesem Aspekt keine Aufmerksamkeit zu.

Myoepithelzellen sind nach GOLD (1984) und MENDOZA (1986b, 1993) bei Rodentia nicht vorhanden. Dies wird als Ähnlichkeit mit den BOWMANschen Drüsen der Regio olfactoria und als Unterschied zu zahlreichen anderen exokrinen Drüsen wie den Speicheldrüsen gewertet (MENDOZA, 1986b, 1993). Der Sekretfluß der myoepithellosen Drüsen soll durch die sog. "Vomeronasalpumpe" (GOLD, 1984) resp. durch die glatten Muskelzellen bewirkt werden (MENDOZA, 1986b; s.u.).

Der **Charakter der Endstücke** ist beim Gerbil ungeachtet der schwach PAS-positiven Reaktion aufgrund der Morphologie der Zellen serös (GOLD, 1984), was schon KLEIN (1880, 1881a und b, 1882) aufgrund der Morphologie der Zellen beim Meerschweinchen, Kaninchen und Hund beschreibt. Der gleichen Ansicht mit der gleichen Begründung sind auch ADAMS et al. (1984), MENDOZA (1986b), MENDOZA et al. (1989), MENDOZA (1993) und MENDOZA et al. (1994) in Bezug auf verschiedene Säugetierarten. Vergleiche mit anderen Drüsen versuchen KLEIN (1880, 1881a und b, 1882) mit der Gld. parotis und MENDOZA (1993) mit dem Pankreas. TANIGUCHI et al. (1982a, 1983) haben bei Hamster, Ratte, Maus und Kaninchen aufgrund der Zellmorphologie auch mucöse Acini angetroffen. Bei einer frugivoren Fledermausart kommen verzweigte seromucöse Drüsen vor (BHATNAGAR et al., 1974), und beim Schwein beschreibt MATTHAY (1968) seromucöse, überwiegend mucöse Endstücke.

Histochemisch reagieren die Drüsenzellen überwiegend PAS-positiv und Alcianblau-negativ, und zwar bei Ratte (MENDOZA, 1993), Maus (MENDOZA, 1986b) und Hamster (TANIGUCHI et al., 1982a), worin sie sich von den PAS- und Alcianblau-positiven BOWMANschen Drüsen unterscheiden (TANIGUCHI et al., 1982a; MENDOZA, 1986b). Bei der Ratte findet schließlich BOJSEN-MØLLER (1964) PAS-positiv und Alcianblau-positiv reagierende Drüsen, die deswegen als mucös angesehen werden.

In den **serösen Drüsenzellen** beobachten MENDOZA (1986b) und MENDOZA et al. (1987) bei der Maus runde Kerne mit peripheren Chromatinverdichtungen im basalen Zelldrittel, mächtig ausgeprägtes rauhes endoplasmatisches Retikulum, perinukleär ausgedehnte Golgifelder und lumenwärts zahlreiche Sekretgranula unterschiedlicher Elektronendichte, welche für die Ratte ebenfalls bestätigt sind (BREIPOHL et al., 1979). Glattes endoplasmatisches Retikulum ist in geringer Menge vorhanden (TANIGUCHI et al., 1982a, 1983). KLEIN (1880, 1881a und b, 1882) beschreibt beim Meerschweinchen, Kaninchen und Hund die "polyedrischen oder säulenförmigen Zellen mit dichtem Retikulum" gleichmäßig oder manchmal apikal oder basal stärker granuliert. Die apikal Mikrovilli tragenden Drüsenzellen sind durch "Gap junctions", welche die Übertragung der Erregung der autonomen Nerven (s.u.) sichern, sowie Zonulae occludentes, Desmosomen und Membraninterdigitationen miteinander verbunden (MENDOZA, 1986b). BREIPOHL et al. (1979) finden bei der Ratte gleichfalls einen apikalen Mikrovilli-Besatz und zwischen den Zellen Schlußleisten. Von Haftkomplexen umgrenzt sind bei der Maus intercelluläre Canaliculi zwischen den Drüsenzellen beschrieben worden (MENDOZA, 1986b). Die **mukösen Drüsenzellen** sind dagegen mit basal liegendem ovalem, heterochromatinreichen Kern und ausgeprägtem rauhen endoplasmatischen Retikulum elektronendichter (TANIGUCHI et al., 1982a, 1983).

Das **Ausführungsgangsystem** ist bei Hamster, Maus und Ratte artspezifisch ausgebildet (MENDOZA, 1993) und bei Rodentia insgesamt gering gegliedert (MENDOZA, 1986b, 1993). KLEIN (1880, 1881a und b) beschreibt beim Kaninchen und Meerschweinchen dagegen kurze Gänge, die mit einer Lage hochprismatischer Zellen ausgekleidet sind und die mündungsnah eine "Kontinuität mit dem Epithel der lateralen Organwand" bilden, sich aber vom Sinnesepithel "unterscheiden". Gelegentlich weisen die Zellen der Gänge "ähnlich den PFLÜGERSchen Gängen der Speicheldrüsen" eine basale Streifung auf. GOLD (1984) beobachtet beim Gerbil ein gegliedertes Gangsystem mit kurzen Schalt- und langen Streifenstücken sowie mehr oder weniger langen Ausführungsgängen mit 1-2reihigem isoprismatischem Epithel. Großkalibrige Gänge der dorsalen und caudalen Drüsen sollen von Sinnesepithel ausgekleidet sein.

Die **Mündungen** in das Organlumen liegen stets im dorsalen (Glandulae vomeronasales dorsales) und

ventralen (Glandulae vomeronasales ventrales) Winkel zwischen beiden Epithelarten resp. am Organende (Glandulae vomeronasales caudales), wie es GOLD (1984) beim Gerbil beschreibt. Die Mündungen im dorsalen und ventralen Winkel beschreiben auch andere Autoren (KLEIN, 1881b, 1882; TANIGUCHI et al., 1982a, 1983; ADAMS et al., 1984; MENDOZA, 1986b; MENDOZA, 1993).

Beim Meerschweinchen sollen sie jedoch nur im unteren Winkel münden (KLEIN, 1880, 1881a). Bei Spezies, denen sinneszellfreies Epithel fehlen soll, münden die Drüsen nur im Bereich des Sinnesepithels, und zwar im dorsalen und ventralen Winkel (MATTHAY, 1968; STARCK, 1982a; MENDOZA et al., 1994).

Marklose Nervenfasern, die marklosen und markhaltigen Faserbündeln entstammen, welche zwischen den Endstücken liegen (MENDOZA, 1986b; MENDOZA et al., 1987), invaginieren die Basalmembran (BREIPOHL et al., 1979). Intraepithelial zwischen den Drüsenzellen liegen Axonendigungen, die sympathisch adrenergen ähneln (MENDOZA, 1986b; MENDOZA et al., 1987), jedoch, wie die Abbildungen zeigen, nur einzelne, etwa 100 nm große sog. "dense-cored vesicles" (Vesiculae densae?, NH, 1994) enthalten. Aufgrund physiologischer Untersuchungen nehmen bereits MEREDITH et al. (1979) eine sympathische Innervation an, während ECCLES et al. (1981) eine parasymphatische Innervation der Vomeronasaldrüsen durch cholinerge Endigungen vermuten.

C. Die Vaskularisation des Organes

[<zurück zur Übersicht>](#)

Die **Vaskularisation** des Organes ist vor allem bei Säugetieren untersucht. Als zuführende **Arterie**, die in der lateralen Organwand liegen soll (KLEIN, 1882; CIGES et al., 1977), nennen einerseits CUVIER (1811), MINETT (1926), MATTHAY (1968), FRANKE (1970) und GOLD (1984) einen Ast der A. sphenopalatina, die der A. palatina major entstammen soll und von caudal mit dem gleichnamigen Nerven an das Organ tritt (FRANKE, 1970). Andererseits sprechen SZABÓ et al. (1988) von eigenen Septalästen der "A. olfactoria" aus der "A. cerebralis anterior" der A. carotis interna, die Abbildungen zufolge das Organ von dorsal erreichen.

Über die **Kapillaren** ist bekannt, daß das Kapillarnetz der medialen Wand mit dem "septalen, subepithelialen Kapillarnetz" in der lateralen Wand des Organes kommuniziert (MENDOZA et al., 1988). Dessen als "venöse Kapillaren" charakterisierten Gefäße sind auch zwischen den Drüsenendstücken anzutreffen und münden caudal in die Venen (s.u.) ein (KLEIN, 1881b).

Lymphgefäße sind nur im Organ des Schweines von MATTHAY (1968) beschrieben.

Das **venöse Schwellgewebe** in der lateralen Wand des Organes (s.o.) wird auch als "kavernöses Gewebe" (KLEIN, 1880, 1881a), "Corpus cavernosum" (FRANKE, 1970; CIGES et al., 1977) resp. "Tela cavernosa" (MIHALKOVIC, 1899; MATTHAY, 1968) bezeichnet. Andere sprechen es - auch in jüngerer Zeit - als "Plexus venosus" resp. "venöses Geflecht" an (KLEIN, 1881b, 1882; ADAMS et al., 1984; MENDOZA et al., 1989).

Die Anordnung der Venen im Schwellgewebe soll derjenigen in der Schleimhaut des Gaumens und des Nasenseptums ähneln (KLEIN, 1880, 1881a und b, 1882; FRANKE, 1970). Das Schwellgewebe wird von rostral von den Venen der Schleimhaut des Nasenseptums und des Nasenhöhlenbodens gespeist

(GOLD, 1984). Rostral weisen die Venen eine kleinen Durchmesser auf ("Rudiment des kavernösen Gewebes", KLEIN, 1881a und b) und begleiten das Organ zunächst dorsal und ventral, um sich zu einer großlumigen Vene zu vereinigen, die sich im Propriawulst in wieder konfluierende Äste teilt und sich caudal in einen großen und mehrere kleinere Sinus mit einer dicken Media ergießt (GOLD, 1984), die einen größeren Kaliber besitzen (KLEIN, 1881a und b). Sie liegen caudal des Organes zwischen den Glandulae vomeronasales caudales und vereinigen sich schließlich in caudaler Richtung in zwei - typischerweise kleinlumigen (KLEIN, 1881b) - Abflüssen zur abführenden Vene (GOLD, 1984). Dies ist die V. sphenopalatina (MATTHAY, 1968; GOLD, 1984), die anderenorts (MENDOZA et al., 1988) offenbar "V. vomeronasalis" genannt wird, welche in die V. maxillaris fließt, die nach Zusammenfluß mit der Vene der lateralen Nasenhöhlenwand in die "V. nasalis inferior" münden soll.

Anderenorts ist im Propriawulst als für Rodentia typisch eine einzige "sinusähnliche Vene" (MENDOZA et al., 1988), die BHATNAGAR et al. (1974) auch bei Fledermäusen finden, resp. ein "venöser Sinus" beschrieben (BREIPOHL et al., 1979; TANIGUCHI et al., 1983). GOLD (1984) beobachtet noch ein zweites System von subepithelialen Schwellvenen mit dorsoventralem Verlauf, welche rostral mit den Venen des Nasenhöhlenbodens kommunizieren und caudal in den genannten großen Sinus münden.

Spezielle Einrichtungen zur **Durchblutungsregulation** sind bislang nicht erwähnt. GOLD (1984) findet in den Arterien "keine erwähnenswerten Besonderheiten" und in den Venen keine Klappen, lediglich im großen Sinus im caudalen Organdrittel sollen septenartige Vorsprünge aus Endothel und glatter Muskulatur liegen.

Der wechselnde Füllungszustand der Venen, der über ein An- und Anschwellen des Propriawulstes mit einer Verengung und Erweiterung des Organlumens einhergeht und zur Entleerung resp. Füllung desselben führt, wird seit langem mit dem Begriff der sog. "**Vomeronasalpumpe**" umschrieben, welche erstmals BROMAN (1920) und HAMLIN (1929) erwähnen, nachdem HERZFELD (1889) und MIHALKOVIC (1899) erste Ansätze liefern. Der Mechanismus soll überragende Bedeutung für die Funktion des Organes besitzen, weil er den Transport von gelösten Geruchsstoffen ermöglicht (BROMAN, 1920; HAMLIN, 1929). Die starre Organkapsel sei insofern dienlich (HAMLIN, 1929; ECCLES et al., 1981; GOLD, 1984), als daß mit der Füllung der Venen durch steigenden Druck in ihr die Drüsen entleert würden. Nach MENDOZA (1986b) sind die glatten Muskelfasern dafür verantwortlich. Die glatten Muskelfasern (MIHALKOVIC, 1899) und die elastischen Fasern (HAMLIN, 1929; TANIGUCHI et al., 1983; GOLD, 1984) in der Lamina propria sollen auch bei Entleerung der Venen den Propriawulst aktiv resp. passiv verkleinern und das Lumen erweitern.

Was die Steuerung dieses Mechanismus anbelangt, soll es nach neueren physiologischen und pharmakologischen Untersuchungen über eine α -adrenerge Erregung des Sympathicus zu einem Unterdruck im Lumen mit nachfolgendem Sekreteinstrom kommen (MEREDITH et al., 1979; ECCLES et al., 1981), wofür nach ECCLES (1982) eventuell eine Konstriktion und Entleerung der Venen verantwortlich ist, wogegen HAMLIN (1929) eine Beteiligung der Arterien erwägt. MEREDITH et al. (1979) beobachten noch vor der Konstriktion eine "schnelle frühe Vasodilatation" sowie BLAND et al. (1989) einen Druckanstieg im Lumen, der sympathisch, aber nicht α -adrenerg gesteuert sein soll. Die der Vasokonstriktion folgende langanhaltende Vasodilatation in der Organwand ist "wahrscheinlich parasymphatisch" gesteuert (MEREDITH et al., 1979). Das dabei austretende Sekret soll die Sinnesrezeptoren reinigen und sich gleichzeitig mit Geruchsstoffen anreichern, die bei erneutem Flüssigkeitseinstrom in das Organ gelangen (ECCLES et al., 1981).

Morphologisch sind Nervenendigungen an den Gefäßen - wie den glatten Muskelfasern (s.o.) - bislang nicht beschrieben. Bekannt ist nur, daß die **Innervation** der Venen durch marklose (CIGES et al., 1977; BREIPOHL et al., 1981) oder markhaltige (CIGES et al., 1977) Fasern erfolgt.

D. Die Innervation und die Funktion des Organes

[<zurück zur Übersicht>](#)

In diesem Zusammenhang werden die Nn. vomeronasales, sowie der N. nasopalatinus, der N. pterygopalatinus, der N. facialis und der N. terminalis genannt.

Die **Nn. vomeronasales** bestehen aus den sensorischen Fasern des Sinnesorganes (McCOTTER, 1912; HUBER et al., 1913; HALLER v. HALLERSTEIN, 1934). Dies sind die Axone der Sinneszellen, die nach Passage der Basalmembran marklos und gebündelt umschichtet werden (KOLNBERGER, 1971a), zusammen mit Blutgefäßen in Kanälen im oberen Teil des Knorpels verlaufen und beim Meerschweinchen zu letztendlich einem Nervenfaserbündel zusammengeschlossen (KLEIN, 1880, 1881a) in der Schleimhaut des Nasenseptums zum Bulbus olfactorius accessorius ziehen (McCOTTER, 1912; HUBER et al., 1913). Dagegen bestehen die Nn. vomeronasales beim Gerbil und bei der Ratte aus 4 sowie beim Kaninchen aus 8 Nervenfaserbündeln (McCOTTER, 1912; HUBER et al., 1913; GOLD, 1984).

Um die Jahrhundertwende wurden sie noch als Olfactoriusfasern (ROSENTHAL, 1827; KLEIN, 1880, 1881a und b, 1882) sowie deren "N. jacobsoni" (MIHALKOVIC, 1899) bezeichnet, was noch heute, trotz der von DONAT (1987) angeführten Selbständigkeit des Organes, in den NAV (1994) tradiert ist, in denen der "N. vomeronasalis" mitsamt dem N. terminalis und dem Ganglion terminale (s.u.) noch den "Nn. olfactorii" untergeordnet ist.

Nachdem ROSENTHAL (1827) erstmals "**Rami naso-palatini**" des "zweiten Hauptastes des V. Nervenpaares" beschreibt, taucht offenbar der gleiche Nerv später als **N. nasopalatinus** (SCARPAE) in der Literatur auf (KLEIN, 1880, 1881a; HALLER v. HALLERSTEIN, 1934), der sich im Dorsalrand des Organes verzweigt (KLEIN, 1880, 1881a). Nach derzeitiger Auffassung heißt der Nerv "Ramus medialis (N. septi narium)" des N. nasalis caudalis und stellt einen Ast des N. pterygopalatinus dar (GOLD, 1984).

Die Aufzweigung dieses Nerven im Organ läßt sich folgendermaßen zusammenfassen: Er teilt sich caudal des Organes in 2 Äste (MATTHAY, 1968; FRANKE, 1970; GOLD, 1984). Der stärkere Ast gibt einen von caudoventral unter die laterale Knorpelwand tretenden Ast an das Organ ab und zieht als N. nasopalatinus durch die Fissura palatina zum harten Gaumen (GOLD, 1984). Der schwächere Ast tritt nach MATTHAY (1968) dorsal des stärkeren Astes unter die Lateralwand des Knorpels. Nach GOLD (1984) verzweigt er sich im Dorsalrand des Organes.

Der N. pterygopalatinus ist (nach DONAT, 1987, zusammen mit dem N. terminalis) für die sensible Innervation des Organes zuständig (GOLD, 1984). Der N. pterygopalatinus soll darüber hinaus parasymphatische Fasern vom N. terminalis erhalten, wovon Ganglienzellen nahe den dorsalen Drüsen sowie an der Kreuzungsstelle seines schwächeren Astes mit dem N. vomeronasalis IV zeugen (GOLD, 1984). Nach MIHALKOVIC (1899) und KRATZING (1980) soll der "N. trigeminus" auch direkt die

Sinneshaut innervieren.

Physiologischen Untersuchungen (ECCLES et al., 1981) zufolge stammen die parasympathischen Fasern des Organes jedoch vom "Ganglion sphenopalatinum" (Ggl. pterygopalatinum) und dem "N. vidianus" (N. canalis pterygoidei des **N. facialis**). Die autonomen Fasern steuern die sog. "Vomeronasalpumpe" (MEREDITH et al., 1979). Es wird nicht ausgeschlossen, daß derselbe Nerv auch die Anhangsdrüsen versorgt (MENDOZA, 1986b). Auf die unterschiedlichen Befunde zur Qualität der **autonomen Innervation der Drüsen und Gefäße** wurde bereits hingewiesen (s. jeweils dort).

Der **N. terminalis** ist ein phylogenetisch alter Nerv für die allgemeine Hautsensibilität des Vorderkopfes, wofür seine Anlage in der Terminalisplakode bei Vertebraten spricht (ORTMANN, 1943). Er ist erstmals von FRITSCH (1878) als "überzähliger Gehirnnerv" bei Haien angetroffen worden und wurde von LOCY (1905) nach seiner Beschreibung bei Selachii benannt. Bei aquatischen Wirbeltieren hat er Kontakt zum Riechsinnesepithel der Regio olfactoria (DEMSKI et al., 1987, 1988; SUBHEDAR et al., 1988). Bei **Landwirbeltieren** (HERRICK, 1909; McKIBBEN, 1911; McCOTTER, 1912, 1913; HUBER et al., 1913; JOHNSTON, 1913; LARSELL, 1918/19a und b; SIMONETTA, 1932; LARSELL, 1950) steht er unter anderem (s.u.) mit dem JACOBSONSchen Organ in Verbindung. Soweit dieses nur embryonal vorhanden ist, soll auch der Nerv nur embryonal nachweisbar sein (HALLER v. HALLERSTEIN, 1934). Er begleitet den N. vomeronasalis und verläuft entsprechend der Lage des JACOBSONSchen Organes bei Landwirbeltieren stets medial des Nervus, Tractus und Bulbus olfactorius. Bei Säugetieren tritt der N. terminalis caudal des Bulbus olfactorius in die mediale Fläche des Endhirnes (HALLER v. HALLERSTEIN, 1934), um vor allem am Recessus praeopticus des Zwischenhirnes zu enden (ARIENS KAPPERS, 1934).

Die **Fasern des N. terminalis** bei Wirbeltieren gelten einerseits als marklos (PINKUS, 1894; BROOKOVER, 1917; ARIENS KAPPERS, 1934), während andererseits auch einige markhaltige beschrieben sind (LOCY, 1905; HOLMGREN, 1918), und zwar im "proximalen" Teil des Nerven (DEMSKI et al., 1987).

Das **Ganglion terminale**, ein diffuses oder kompaktes, in die Bahn des N. terminalis eingelagertes Ganglion, ist ebenfalls erstmals bei Selachii beschrieben (LOCY, 1905). Es kommt auch Landwirbeltieren zu (McKIBBEN, 1911; JOHNSTON, 1913; LARSELL, 1918/19a und b; HALLER v. HALLERSTEIN, 1934; LARSELL, 1950), bei denen seine Perikaryen "bis zur Sinnesschleimhaut" reichen (ARIENS KAPPERS, 1934). Es besteht aus bipolaren (nach DONAT, 1987, auch pseudounipolaren) sensiblen und multipolaren Ganglienzellen, weswegen dem Nerven neben einer somatosensiblen eine autonome, und zwar merkwürdigerweise eine sympathische, Qualität zugesprochen wurde (LOCY, 1905; BROOKOVER, 1910; BROOKOVER et al., 1911; HUBER et al., 1913; LARSELL, 1950). Noch 1950 bestritt LARSELL die Herkunft der sympathischen Fasern vom Ggl. cervicale craniale. Nach CROSBY et al. (1962) und BHATNAGAR et al. (1974) soll der Nerv und sein Ganglion möglicherweise ausschließlich parasympathisch sein, was auch GOLD (1984) glaubt. Ausschließlich somatosensible Qualitäten besitzt der Nerv nach SIMONETTA (1932) und NITSCHKE (1972), der seine plakodale Herkunft anführt.

Über die **Feinstruktur der Ganglienzellen im Verlauf des N. terminalis** ist bei **Landwirbeltieren**, insbesondere Säugetieren, wenig bekannt (DEMSKI, 1993). ZHENG et al. (1988, *Ratte*) beschreiben 2 Zelltypen und geben dabei an, daß der eine Typ mittelgroß mit stark anfärbbarem Kern sei, während der andere Synapsen an Dendriten und Perikaryon aufweise. Nach WITKIN et al. (1983, *Ratte*) kommen

fusiforme Zellen mit nur gelegentlich mehr als 2 abgehenden Dendriten vor. In einer anderen Veröffentlichung beschreiben ZHENG et al. (1990, *Opossum*) fusiforme bis runde Zellen mit blassen Kernen, einem ausgeprägten Golgi-Apparat, rauhem endoplasmatischem Retikulum sowie Synapsen an Perikaryen und Fortsätzen. Einige Zellen enthalten auch sog. "dense-cored vesicles".

Auch bei **aquatischen Wirbeltieren** sind Ganglienzellen des N. terminalis von verschiedenen Autoren (ROSSI et al., 1969, *Teleostei*; WEDEKIND, 1978, 1979, *Labyrinthfisch*; DEMSKI et al, 1987, 1988 sowie OKA et al., 1991, 1992, *Teleostei*; DEMSKI, 1993, *Haie und Rochen*) zwar im einzelnen unvollständig, insgesamt aber detailliert beschrieben. Es handelt sich, zusammenfassend betrachtet, letztendlich um 2 Zelltypen. Erstens sind es 15-25 µm große, schwach anfärbare Zellen mit gelapptem, heterochromatinarmem Kern, mächtigem Golgi-Feld und 70-100 nm großen sog. "dense-cored vesicles", die Transmitter oder Neurohormon enthalten sollen. Ferner besitzen diese Zellen peripher rauhes endoplasmatisches Retikulum, Mitochondrien und Lysosomen sowie "dense-cored vesicles". Gliafortsätze und Nervenfasern mit rauhem endoplasmatischem Retikulum, Polysomen und "dense-cored vesicles" invaginieren die Zelloberfläche. Zweitens handelt es sich um kleinere, fusiforme bis bipolare Zellen mit einem glatten, runden bis ovalen Kern, denen die "dense-cored vesicles" einerseits ausdrücklich fehlen, andererseits zukommen sollen.

Intraepitheliale Ganglienzellen beschreiben BHATNAGAR et al. (1974) als möglicherweise parasympathische Neurone des N. terminalis basal im Sinnesepithel bei einer frugivoren Fledermausart. Sie besitzen einen etwa 8 µm großen Kern und begleiten auch die Nn. vomeronasales als diffuses Ganglion.

Die **Fasern**, die LARSELL (1950) im Sinnesepithel findet, hält er für ausschließlich sensible Terminalisfasern. KRATZING (1980) findet im Sinnesepithel Nervenquerschnitte mit "dense-cored vesicles" und hält, abgesehen vom N. terminalis, auch die Zugehörigkeit zum N. trigeminus für möglich, nachdem bereits MIHALKOVIC (1899) das Vorkommen sensibler Trigeminafasern diskutiert. MENDOZA (1986a, 1993) ordnet die von ihm beobachteten Axonanschwellungen zum N. terminalis, weil die Vesikel möglicherweise Luteinisierungshormon-Releasinghormon (LH-RH) enthalten, räumt aber ein, daß sie auch solchen autonomer Nervenfasern ähneln.

Synapsen sind im Sinnesepithel nicht erwähnt. DÖLLKEN (1909) verneint einen Kontakt der Fasern des N. terminalis zu irgendeiner Zelle, wie auch an den genannten Axonen keine "synaptischen Membranzuspezialisierungen" vorkommen (MENDOZA, 1993).

Eine direkte **Innervation der Pars mucosa** durch den N. terminalis halten TUCKER (1971) und KRATZING (1980) für möglich.

Verbindungen des N. terminalis zu anderen Nerven werden bei Landwirbeltieren einerseits ausdrücklich verneint, so zu den Fila olfactiva, genauso Abzweigungen des Nerven im Verlauf mit den Nn. vomeronasales und sein Zusammenhang mit den Nervenplexus in der Regio respiratoria, die dem N. trigeminus und dem Ggl. pterygopalatinum resp. dem N. nasopalatinus entstammen (NITSCHKE, 1972; BOJSEN-MØLLER, 1975; WIRSIG et al., 1986a). Andererseits werden von zahlreichen Autoren besonders in neuerer Zeit Verbindungen zu anderen Nerven und deren Innervationsgebiet beschrieben. Erstens soll er in die dem Organ angrenzende Schleimhaut der Regio respiratoria über den N. pterygopalatinus, die Nn. vomeronasales, den N. facialis resp. den N. trigeminus treten und dort vasomotorische und glandulomotorische Endigungen aufweisen (HUBER et al., 1913; JOHNSTON, 1913; WIRSIG et al., 1986b; SCHWANZEL-FUKUDA et al, 1987; ZHENG et al., 1988;

WIRSIG-WIECHMANN et al., 1991; WIRSIG-WIECHMANN, 1993). Zweitens soll er über die Fila olfactiva zur Riechsinneshaut der Regio olfactoria (JOHNSTON, 1913; LARSELL, 1950; SCHWANZEL-FUKUDA et al., 1980; WITKIN et al., 1983; WIRSIG et al., 1986b; SCHWANZEL-FUKUDA et al., 1987; ZHENG et al., 1988; WIRSIG-WIECHMANN, 1993) gelangen und sensibel, vasomotorisch und glandulomotorisch wirken (LARSELL, 1950).

Nach DEMSKI (1993) sollen neben der sensiblen, vasomotorischen und glandulomotorischen Komponente des Nerven "neurosekretorische Endigungen" an Blutgefäßen und "neuromodulatorische Projektionen", über die Peptide im N. terminalis in verschiedenen Gehirnbezirken, peripheren nasalen Strukturen und der Retina verteilt werden, vorkommen.

Nach Ergebnissen physiologischer Untersuchungen wird eine neuromodulatorische Funktion der Fasern der N. terminalis auf die Sinneszellen im Sinnesepithel des JACOBSONSchen Organes für möglich gehalten, eventuell soll er auch über eine Hormonsekretion wirken (WIRSIG, 1987). Insbesondere über diese soll der Reproduktionszyklus und das Sexualverhalten beeinflusst werden (DEMSKI, 1993). Diese Deutung stützt sich auf den immunhistochemischen Nachweis von LH-RH in "dense-cored vesicles" des Nerven bei Wirbeltieren (SCHWANZEL-FUKUDA et al., 1980; WITKIN et al., 1983; WIRSIG et al., 1986a und b; JENNES, 1987; LEHMAN et al., 1987; WITKIN, 1987; DEMSKI et al., 1987, 1988; SCHWANZEL-FUKUDA et al., 1987, 1989; ZHENG et al., 1988, 1990; USHIJAMA, 1990; WIRSIG-WIECHMANN et al., 1991; WIRSIG-WIECHMANN, 1993), welches bei DEMSKI (1993) als "biochemischer Marker" für den N. terminalis betrachtet wird.

Auslösend für die Wirkung sollen Pheromone sein (PARTRIDGE et al., 1976; DULKA et al., 1987; MUSKE et al., 1987), deren Erkennung das JACOBSONSche Organ dienen soll, wobei der Transport solcher Geruchsstoffe durch die "Vomeronasalpumpe" übernommen werde (s.o.).

Die Übermittlung des Reizes durch den N. terminalis bei Wirbeltieren gilt jedoch als unbewiesen (DEMSKI et al., 1983), als weitere Nerven kämen die Riech- resp. Vomeronasalnerven selbst in Betracht (DULKA et al., 1987; KYLE et al., 1987; SLOAN et al., 1987). Daß Pheromone überhaupt in das Organlumen gelangen können, bezweifelt DONAT (1987) im Hinblick auf dessen versteckte Lage und kleine Öffnung. Abgesehen von MIHALKOVIC (1899), der erstmals eine Bedeutung des Organes bei der Erkennung von "Geschlechtsriechstoffen" annimmt, wird früheren Deutungen der Funktion des Organes heute kaum noch Beachtung geschenkt. Während für JACOBSON (CUVIER, 1811) erstmals eine sekretorische Funktion in Betracht kommt und KÖLLIKER (1877) glaubt, es diene zur Erkennung der Zusammensetzung von körpereigenen Säften, sieht CUVIER (1811) erstmals seine Riechfunktion. Bei Säugetieren wurde es von BROMAN (1920) als ein altes, an das Landleben akkomodiertes Wassergeruchsorgan gedeutet, weil es vom N. terminalis innerviert wird wie das Riechsinnesorgan der Fische. Dieser soll aber auch das Riechsinnesorgan der Landwirbeltiere innervieren (s.o.). Trotzdem die Diskussion über die Funktion des Organes durch seine Verbindung mit dem N. terminalis (s.o.) eine immense Belebung erfahren hat, gilt diese dennoch als nicht geklärt (DEMSKI, 1993).

[<zurück zum Inhaltsverzeichnis>](#)

II. Material und Methoden

Das JACOBSONsche Organ wurde an 23 adulten (durchschnittlich 1,5 Jahre alten), 2 zwei Tage alten und 2 frühgeborenen (55. Tag p.c.) Hausmeerschweinchen (*Cavia aperea porcellus* L., 1758) beiderlei Geschlechtes aus der Zucht des Instituts für Veterinär-Anatomie der Freien Universität Berlin untersucht. Bei 2 adulten Tieren, die bis zu einem Alter von 2 Jahren zur Verfügung standen, wurde das Organ mit seinen Leitungsstrukturen in situ zur Vorbereitung präparatorisch dargestellt. Von den übrigen 21 adulten Tieren wurden 9 lichtmikroskopisch und 12 transmissionselektronenmikroskopisch untersucht. Die Frühgeburten und die 2 Tage alten Tiere wurden lichtmikroskopisch untersucht.

Bei der **Aufbereitung für die lichtmikroskopische Untersuchung** sind, falls nichts anderes angegeben, sämtliche histologische Methoden nach ROMEIS (1989) ausgeführt. Die abgetrennten Köpfe der Tiere wurden enthäutet, grob von Muskeln befreit und nach Exartikulation und Entfernung der Unterkiefer sowie Transversalschnitt caudal der Orbitae die rostralen Schädelhälften in 4%iger wässriger Formaldehydlösung oder Carnoyscher Flüssigkeit nach ROMEIS (1968) durchfixiert. Nach Entkalkung in Ethylendiamintetraessigsäure (EDTA) und anschließender Extraktion der Dentis incisivi wurden die Proben in Paraffin oder 2-Hydroxyäthyl-Metacrylat (GMA, Technovit 7100^R, Fa. Kulzer, Friedrichsdorf) gemäß Vorschrift (GERRITS, 1985) eingebettet. An einem Tetrader (Paraffinblöckchen) resp. einem Kunststoffmikrotom (Glykolmetacrylatblöckchen), beide Fa. Jung, Heidelberg, sind von 2 Präparaten adulter Tiere Paramedian- und von 9 Präparaten adulter und zwei Tage alter Tiere Transversalschnittserien angefertigt worden. Ein Teil der 5 oder 7 µm dicken Schnitte erhielt eine **Übersichtsfärbung** mit Hämatoxylin-Eosin (Paraffin- und Kunststoffschnitte; für Kunststoffschnitte nach GERRITS, 1985), Galloxyanin-Chromotrop-Anilinblau (Paraffinschnitte des Organes von Jungtieren im Alter von 2 d; Methode nach DONAT, mdl. Mitt.) oder Toluidinblau resp. Methylenblau-Azur (Kunststoffschnitte). Ausgewählte Schnitte wurden statt dessen mit folgenden **Färbungen** behandelt resp. folgenden **histochemischen Reaktionen** unterzogen:

1. Färbung mit Resorcinfuchsin nach WEIGERT, anschließend mit Kernechtrot resp. mit Trichrom nach MASSON-GOLDNER

- zur Darstellung der elastischen Fasern resp. zusätzlich der glatten Muskelfasern in der Lamina propria der Organwand.

2. Färbung mit Orceinlösung nach TAENZER-UNNA

- zur selektiven Darstellung der elastischen Fasern in der Lamina propria.

3. Färbung mit Tanninsäure-Phosphormolybdänsäure-Azophloxin (DONAT, mdl. Mitt.)

- zur Darstellung eventuell vorhandener Myoepithelien innerhalb der Endstücke der Glandulae vomeronasales, bei der im Gegensatz zur genannten Färbung nach WEIGERT/GOLDNER das Zytoplasma der Drüsenzellen nur schwach anfärbbar und diese gut von den Myoepithelzellen unterscheidbar sind.

4. Markscheidenfärbung mit Luxolblau nach KLÜVER-BARRERA

- zur Prüfung des Markscheidengehaltes des N. terminalis.

5. Perjodsäure-Schiff-Reaktion (PAS-) Reaktion nach McMANUS und Färbung mit Alcianblau-pH 2,5 sowie -pH 1

- zur Charakterisierung des Sekretes in den ein- und mehrzelligen Drüsen und - sofern vorhanden - in den hochprismatischen Zellen der Lamina epithelialis der Pars mucosa der Organwand. Darüber hinaus soll der in der Literatur niedergelegte Befund der PAS-positiven "Kernkappen" in den Sinneszellen überprüft werden. Zur Differenzierung der Mukosubstanzen von Polysacchariden (Glykogen) wurden bei der PAS-Reaktion jeweils Kontrollschnitte mit Diastase vorinkubiert und als Kontrolle für den ordnungsgemäßen Reaktionsablauf Paraffinschnitte von der Leber eines Meerschweinchens mitgeführt.

Bei der **Aufbereitung für die transmissionselektronenmikroskopische Untersuchung** wurden unmittelbar nach der Tötung der Tiere nach Thorakotomie und Eröffnung der linken Herzkammer die Köpfe über eine von hier in den Truncus brachiocephalicus eingeführte und fixierte Venenverweilkanüle (0,6×33 mm, Fa. Braun, Melsungen) nach Unterbindung der A. subclavia sinistra und Aa. thoracicae int. et ext. dextrae gespült und perfusionsfixiert. Wenn die räumlichen Verhältnisse infolge eines gelegentlich relativ kurzen Truncus brachiocephalicus ein derartiges Vorgehen nicht zuließen, wurde eine Doppelperfusion über beide Aa. carotides extt. durchgeführt. Der Abfluß aus dem venösen Schenkel wurde durch die Durchtrennung der Vv. jugulares extt. gewährleistet. Die Infusionsflasche war dabei zur Erreichung eines Injektionsdruckes, der etwa dem physiologischen arteriellen Blutdruck entspricht, ca. 1 m über der Arbeitsfläche angebracht. Als Spüllösung diente körperwarme isotonische Elektrolytlösung (Sterofundin^R, Fa. Braun, Melsungen) oder 0,9%ige physiologische Kochsalzlösung jeweils mit einem Zusatz von 0,5 % Novocain 2%^R (Hoechst AG, Frankfurt a. M.) und 0,25 % Heparin-Na-25000^R (Fa. Ratiopharm, Ulm). Als Fixans wurde eine 2,5 %ige cacodylatgepufferte Glutaraldehydlösung (pH 7,3) benutzt. Die daraufhin innerhalb von 45-50 Minuten nach der Tötung durch Mikropräparation unter einer Binokularlupe (Zeiss AG, Oberkochen) entnommenen und von ihrer Kapsel befreiten Organe beider Körperhälften wurden noch etwa 2 Stunden bei 4° C in der genannten Lösung immersionsfixiert und anschließend nach Waschen in 0,1 M Cacodylatpuffer mit 4% Sucrose 2 Stunden in 1%iger Osmiumtetroxidlösung nachfixiert, in 5%iger Uranylacetatlösung blockkontrastiert und nach Entwässerung in einer aufsteigenden Alkoholreihe in Epon oder TAAB 812^R Epoxidequivalent (TAAB Laboratories, München) eingebettet. Von den Blöckchen wurden die mit einem Ultramikrotom (Fa. Reichert-Jung, Heidelberg) hergestellten 1 µm dicken **Semidünnschnitte** für die lichtmikroskopische Vororientierung mit Toluidinblau resp. Methylenblau-Azur II gefärbt. Ausgewählt wurden neben Bezirken zur Herstellung von etwa 100-200 µm umfassenden **Semidünnschnittserien** zum Studium der Drüsenkörper und des Gefäßsystems solche zur Herstellung von **Ultradünnschnitten**, welche nach Aufbringen auf befilmte Kupferschlitzblenden mit Bleizitrat (VENABLE et al., 1965) kontrastiert wurden. Die Auswertung aller Ultradünnschnitte und fotografische Dokumentation erfolgte an einem Elektronenmikroskop Typ Zeiss EM 10 (Zeiss AG, Oberkochen).

Ultradünnschnittserien, die bis zu 25 µm umfassen, wurden zur Untersuchung des Sinnesepithels und seiner Innervation zusätzlich aus ausgesuchten Bezirken, an denen in der Vororientierung intraepitheliale Ganglienzellen angetroffen worden sind, hergestellt. Dabei wurde jeder 2. oder 3. der 80 nm dicken Schnitte aufgefangen. Wo eine Ganglienzelle transversal zu ihrer Längsachse getroffen war, wurden mehrere dieser Schnittsequenzen im Abstand von 15-20 µm angefertigt. Für eine grafische Rekonstruktion wurden die interessanten Ausschnitte in jedem 2. oder 3. Schnitt fotografisch dokumentiert und die hieraus gewonnenen Erkenntnisse maßstabsgetreu in einer Zeichnung umgesetzt.

Eine **Perjodsäure-Thiocarbohydrazid-Silberproteinat-Reaktion** (PTS-Reaktion nach THIÉRY, 1967) wurde zur Untersuchung der komplexen Kohlenhydrate in den lichtmikroskopisch "PAS-positiven Kernkappen" der Sinneszellen an einzelnen etwa 90 nm dicken Ultradünnschnitten durch das

Sinnesepithel, die auf unbefilmten Goldnetzen aufgefangen worden sind, durchgeführt. Als Kontrolle für den ordnungsgemäßen Ablauf der Reaktion wurden auch hierbei Ultradünnschnitte von Meerschweinchenleber mitgeführt.

Für die **dreidimensionale Rekonstruktion** des gesamten Organes, die über den Organaufbau und die Gefäß- und Nervenverläufe sowie deren Beziehung zu den Wandschichten des Organes Aufschluß gibt, sind die klassischen **Präparationsmethoden** wie die Spalteholz-Technik nach Tuscheinjektion und Korrosionsmethoden unbefriedigend, und zwar teils wegen der geringen Größe des Organes bei Rodentia, teils wegen der durch die bei Rodentia kompakte, teilweise knöcherne Organkapsel ungünstigen Druckverhältnisse. Kapillargängige und gering visköse Metacrylat-Injektionsmassen wie Mercox^R (Japan Vilene Comp. LTD, Tokyo, Japan) und Batson No. 17^R (Polysciences Inc., Warrington P.a., USA) mit gut steuerbarer Polymerisation stehen wegen hoher Toxizität resp. Kanzerogenität nicht mehr zur Verfügung.

Eine **Rekonstruktion als Plattendiagramm**, die GOLD (1984) vorgestellt hat, bietet nur eine begrenzte dreidimensionale Auswertungs- und Dokumentationsmöglichkeit und erschließt sich dem Betrachter schwer. Ein **plastisches Rekonstruktionsverfahren** in Wachs ist nicht anwendbar, weil die Stabilität und Haltbarkeit eines solchen Wachsmodells im Vergrößerungsmaßstab von 1:80 nicht zu erreichen ist. **Grafische Rekonstruktionsverfahren** bergen diese materialbedingten Probleme zwar nicht, die üblichen Methoden (ROMEIS, 1989) lassen jedoch jeweils nur Ansichten in einer Ebene senkrecht zur Schnittebene zu.

Deshalb wurde eine **computergrafische Rekonstruktionsmethode**, bei der die Software die komplexen Rechenoperationen ausführt, erarbeitet. Als Grundlage diente die exakte Transversalschnittserie eines in Methacrylat eingebetteten Präparates (s.o.) von einem adulten Tier. Von den 5 µm dicken, weitgehend falten- und verzerrungsfrei aufgezogenen Querschnitten durch die Nasenhöhle wurde, beginnend etwa in Höhe des Organzuganges, durchschnittlich alle 50 µm, hinter dem caudalen Ende des Organes etwa alle 100 µm, ein Schnitt in einem Kleinbildnegativ - Vergrößerungsgerät im Durchlichtverfahren direkt fotografisch 20-fach auf Fotopapier vergrößert. Dabei wurden die jeweiligen Abstände zwischen den ausgewählten Schnitten protokolliert. Von den Fotogrammen wurden mit einem Laserkopiergerät Endvergrößerungen im Maßstab 1:100 hergestellt. Der Ausschnitt aus der rechten Hälfte der Nasenhöhle (s. Abb. 1) enthält das rechte JACOBSONsche Organ des Tieres in situ.

Als Rekonstruktionssoftware diente das in der Architektur und im Maschinenbau gebräuchliche 3D-Konstruktionsprogramm Autocad^R (Version 12, Autodesk Inc.), in welches alle auf 1:100 vergrößerten Querschnittsbilder im Maßstab 1:100 in ein x/y/z- Koordinatensystem digitalisiert wurden, wobei die Umrißlinien der interessanten Strukturen (s.u.) umfahren und auf der z-Achse die Schnittabstände festgehalten wurden. Als Richtebeine diente die Medianebene und als Richtleiste die Ventralkante der Cartilago septi nasi, die im Gegensatz zur Organlängsachse stets senkrecht zur Schnittebene liegt und der im Querschnittsbild der in der Medianen gelegene ventralste Punkt der Cartilago septi nasi entspricht. Die genannten Richtstrukturen für die Justierung der Schnitte wurden bei der Digitalisierung in die Ebene der y/x=0-Achse resp. in den 0-Punkt des Koordinatensystems gelegt.

Rekonstruiert wurden auch die innerhalb des in [Abb. 1](#) gekennzeichneten Bereiches dem Organ anliegenden Knochen resp. Knochenteile. Dies sind die rechte Hälfte des Vomers und der mit ihrem rostralen Ende an der Begrenzung der Fissura palatina beteiligten Maxilla sowie das rechte Os incisivum. An den beiden letztgenannten Knochen wurde zur Darstellung des Organes und des ventralen

Nasenganges sowie der Fissura palatina ein Sagittalschnitt angelegt. Die Schleimhaut des Nasenseptums, des ventralen Nasenganges resp. Nasenhöhlenbodens und des Ductus nasopalatinus ist abgetragen, jedoch ist die Grenze zwischen den letztgenannten, d.h. Atemwegsschleimhaut und kutaner Schleimhaut, durch eine rote Linie markiert. Die Lage der ventralen Kante der Cartilago septi nasi (Richtlinie, s.o.) ist durch eine weiße Linie angegeben. Von der Wandauskleidung am rechten Organzugang wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit nur das Plattenepithel der kutanen Schleimhaut berücksichtigt. Am rechten JACOBSONschen Organ wurden von innen nach außen die Laminae epitheliales beider Schleimhäute, die Drüsenkörper der Glandulae vomeronasales dorss., ventt. und caudd., die das Organ versorgenden Leitungsstrukturen sowie die Organkapsel in die Rekonstruktion einbezogen. Der virtuelle Raum, der sich dabei zwischen den Laminae epitheliales und den Drüsen resp. der Organkapsel ergibt, repräsentiert das subepitheliale Stratum der Lamina propria sowie dasjenige, welches die Leitungsstrukturen enthält. Lymphgefäße, Kapillaren sowie kleinere Venen und Arterien (< 40 resp. < 30 μm bei mittlerer Gefäßfüllung) wurden der Übersichtlichkeit halber nicht berücksichtigt. Nervenäste wurden bis zu einem Durchmesser von etwa ≥ 50 μm aufgenommen. Das von der Software aus der digitalisierten Transversalschnittserie errechnete Gittermodell wurde in das Visualisierungsprogramm 3D-Studio 2.0^R (Autodesk Inc.) transferiert und nach Material- und Farbuweisung in der jeweils gewählten Ansicht und Vergrößerung sichtbar gemacht. Aus gestalterischen Gründen wurde zur besseren Differenzierbarkeit der Drüsenkörper ein Ausschnitt aus einem rasterelektronenmikroskopischen Foto der Glandulae vomeronasales in die Materialdatenbank des Programmes eingescannt und als Pixelbild der Drüsenoberfläche zugeordnet. In den Abbildungen folgt der Maßstab der Darstellung der Drüsenoberfläche deshalb nicht dem Maßstab der Rekonstruktion selbst.

Mit dieser **Methode** der computergrafischen Rekonstruktion unter Anwendung dieser bislang hierfür ungebräuchlichen Programme gelingt auch die Darstellung komplizierter morphologischer Strukturen, bei denen es sich nicht wie in der Architektur gewöhnlich um geometrische Regeloberflächen handelt, technisch einfach. Der Vorteil dieser Programme liegt in ihrer weiten Verbreitung und ihrem geringem Preis im Vergleich zu speziellen für die Bearbeitung morphologischer Fragestellungen. Mit 3D-Studio^R ist darüber hinaus eine sehr gute Sichtbarmachung ("Visualisierung") der Modelle möglich, was auch mit den speziellen Programmen bisher nicht zufriedenstellend gelang. Diese graphische Rekonstruktion gerade mit dieser Software stellt auch allgemein bei kleineren Objekten im Bereich mittlerer Vergrößerungen, besonders in Abschnitten des Gefäßbettes, wo plastische Rekonstruktionen der Gefäßverläufe aus Schnittserien oder Darstellungen über Injektionsverfahren schwierig sind, einen gangbaren Weg dar, zumal geeignete Injektionsmassen mit geringer Viskosität nicht mehr erhältlich sind. Im Gegensatz zu anderen grafischen Methoden ist für alle erdenklichen Ansichten nur eine einmalige Eingabe der Schnittserie in einer genügend hohen Vergrößerung nötig, aus welcher der Rechner jede gewünschte Ansicht und jeden gewünschten Vergrößerungsmaßstab herstellt. Neben vielfältigen Möglichkeiten zur grafischen Bearbeitung des Modells können aus den Daten Animationen z.B. zur Herstellung von Demonstrationsfilmen errechnet werden, was anhand des vorliegenden Modells auch geschehen ist (unveröffentlicht).

Der Gesamtfehler bei der Modellherstellung ist, im Gegensatz zu sonstigen grafischen und plastischen Rekonstruktionsverfahren, bei denen sich zum unvermeidbaren Fehler durch Schrumpfung oder Schwellung nach Fixation und Einbettung ein Fehler von schwer kalkulierbarer Größe durch die manuelle Bearbeitung kompliziert aufgebauter Modelle addiert, hier nur von der Qualität der Schnittserie und der sorgfältigen Digitalisierung der Schnitte abhängig, korrekte Rechenoperationen der Programme vorausgesetzt. Im vorliegenden Fall ist dies durch sorgfältige Schnittgewinnung und Eingabe der

Querschnittsbilder in mittlerer Vergrößerung sichergestellt, so daß der diesbezügliche Fehler als gering einzustufen ist. Übrig bleibt der unvermeidliche Fehler durch die Präparateherstellung. Bei der hier angewendeten Methode der Fixation und Kunststoffeinbettung inklusive Schnittherstellung und Aufziehen der Schnitte ist eine Schwellung von nur etwa 2,8 % zu berücksichtigen (GERRITS et al., 1992). Zum Vergleich schrumpft bei Paraffineinbettung nach Fixation in 10% Formol das Präparat um etwa 20 % (ROMEIS, 1989). Eine Gewinnung von falten- und verzerrungsfreien Gefrierschnitten des Organes, die den Einbettungsfehler vereiteln würde, gestaltet sich aus eigener Erfahrung wegen der verknöcherten Organkapsel und den umliegenden Knochen des Gesichtsschädels schwierig.

[<zurück zum Inhaltsverzeichnis>](#)

IV. Befunde

- A. Topographie
- B. Die Schleimhaut des Organes
 1. [Tunica mucosa sensoria](#)
 - a. Lamina epithelialis
 - b. Lamina propria
 2. [Tunica mucosa nonsensoria](#)
 - a. Lamina epithelialis
 - b. Lamina propria
 - c. [Wand- und Anhangsdrüsen](#)
- C. [Die Vaskularisation des Organes](#)
- D. [Die Innervation des Organes](#)

(Über die Hinweise im Text gelangt man zu den jeweiligen Abbildungen in Kapitel VIII, Rückkehr zu den Befunden über die "zurück" resp. "back" - Menütaste im Browser)

A. Topographie

Das **JACOBSONsche Organ des Hausmeerschweinchens** ([Abb. 1-4](#)) besteht bei Tieren beiderlei Geschlechtes aus einem häutigen Schlauch mit anhängenden Drüsen und ist von einer Kapsel umgeben. Es besitzt einschließlich der caudalen Drüsen eine Länge von etwa 6,5 mm bei erwachsenen Tieren sowie etwa 3,8 mm bei Jungtieren (2 d) und liegt ventromedial in der rostralen Hälfte des Cavum nasi. Die Querschnittshöhe des Organes beträgt etwa 3 mm bei erwachsenen Tieren und 2,2 mm bei Jungtieren (2 d). Die Organe beider Körperhälften sind bilateralsymmetrisch im ventromedialen Winkel der Nasenhöhle unter der Schleimhaut des Nasenseptums angeordnet. Jedes Organ öffnet sich über einen schlitzförmigen Zugang, den *Aditus*, an der Grenze zwischen Vestibulum nasi und Cavum nasi proprium. Auf gleicher Höhe liegt der Rostralwinkel der Fissura palatina, unmittelbar caudal des Aditus befindet sich der rostrale Winkel der nasenhöhlenseitigen Öffnung des Ductus nasopalatinus. Das Querschnittsbild des Organes ist tropfenförmig (vergl. [Abb. 3 und 4](#)). Die lichte Weite seines Lumens nimmt anfangs bis in das 3. Viertel zu und gegen das Ende des häutigen Schlauches wieder ab.

Seine **Wand** ([Abb. 2](#), vergl. [Abb. 3](#)) besitzt eine eigene, nicht ganz geschlossene knorpelige Kapsel, die Cartilago paraseptalis (JACOBSONscher Knorpel; Cartilago vomeronasalis, NAV, 1994), die teilweise knöchern ist (s.u.) und durch Bindegewebe ergänzt wird. Das Organ mit seinen Drüsen wird medial und ventral vom medial der Fissura palatina befindlichen Teil des Processus palatinus ossis incisivi, und lateral von einer von diesem ausgehenden Knochenlamelle bedeckt. Caudodorsal liegt dem Organ das Pflugscharbein an.

Der häutige Teil der Organwand besteht medial aus einer *Tunica (mucosa, s.u.) sensoria*, der Sinneshaut, und lateral aus einer *Tunica mucosa nonsensoria*.

Von intraepithelialen Drüsen innerhalb der *Tunica mucosa nonsensoria* abgesehen, kommen dorsale, ventrale und caudale Wand- resp. Anhangsdrüsen vor, die sämtlich zu dieser Schleimhaut gehören. Die Drüsen münden von dorsal resp. ventral in das Organlumen und werden teilweise von der Kapsel umschlossen, welche die Submucosa repräsentiert. Die Ausführungsgänge der caudalen Drüsen, die mit den an das Organ tretenden Nerven und Gefäßen vor allem caudal liegen, münden in das Ende des häutigen Schlauches. Die Schleimhautrinne, die trichterförmig an das Organ heranführt, trägt rostral ventromedial an ihrem Grunde stets kutane Schleimhaut (s. [Abb. 2](#)). Wo die Schleimhautrinne caudal in einen röhrenförmigen Abschnitt übergeht, tritt an den Seitenwänden und am Boden Atemwegsschleimhaut mit einzelnen Becherzellen und intraepithelialen Drüsen hinzu. Kutane Schleimhaut reicht dorsomedial bis zur Sinneshaut und geht rostral in diejenige des Vestibulum nasi und diejenige des Ductus nasopalatinus über. Innerhalb des Organes sind die Grenzen zwischen beiden Häuten auf den ersten Blick an denjenigen zwischen den Epithelien sichtbar.

Etwa zu Beginn des 2. Viertels des häutigen Schlauches nimmt die Sinneshaut die gesamte mediale Wand ein. Die Organwände sind asymmetrisch, die Oberfläche der Sinneshaut ist konkav. Die lateral liegende, kleinere *Tunica mucosa nonsensoria* wölbt sich in caudale Richtung zunehmend nach medial vor, so daß ihre Epitheloberfläche konvex wird, woraus sich ein halbmondförmiger Lumenquerschnitt ergibt. Diese Vorwölbung ist Folge der Anordnung der Venen, die hier stärker gebündelt in der Propria ein Schwellpolster bilden (*Plexus venosus tumidus*, s.u.).

[< zurück zu C.
Vaskularisation.. >](#)

In caudaler Richtung nimmt ab dem 3. Viertel die Höhe des Sinnesepithels ab. Die Venen verlaufen divergierend, wobei das Polster bis zum Ende des 3. Viertels dünner wird und im letzten Viertel endet. Die Konvexität der Oberfläche der *Tunica mucosa nonsensoria* nimmt ebenfalls ab, so daß am Ende des häutigen Schlauches das Querschnittsbild demjenigen am Beginn ähnelt, weil wie dort die Sinneshaut nur dorsomedial in der Organwand liegt, wo sie auch zungenförmig endet, während die *Tunica mucosa nonsensoria* alle übrigen Wandabschnitte bedeckt. Die Lamina propria ist überall in der Organwand gleich niedrig.

Die **Drüsen** sind beim adulten Hausmeerschweinchen auffallend mächtig. Die Körper der **dorsalen und ventralen Drüsen** füllen den Raum zwischen den Häuten und der Organkapsel aus, wobei der ventrale Drüsenkörper dicker und breiter als der dorsale ist. Ihre Ränder liegen so dicht beieinander, daß bereits im 2. Viertel die Zugehörigkeit des Parenchyms zu den Drüsenkörpern nur noch anhand der Ausführungsgänge erschließbar ist. Die Endstücke der beiden Drüsen liegen weit lateral in der Lamina propria, drängen aber nicht zwischen die Venen. Sie reichen nur nahe der Mündungsstelle an der dorsalen resp. ventralen Grenze zwischen beiden Epithelarten an deren Basis heran. In Bereichen, wo keine Kapsel (s.u.) ausgebildet ist, reichen diese Drüsen aus der Wand des häutigen Schlauches hinaus und werden damit wenigstens teilweise sozusagen zu Anhangsdrüsen. Einige wenige Läppchen der dorsalen Drüsen liegen auch in den Anfangsabschnitten der Kanäle der dorsalen Kapselwand, welche dem Durchtritt der Gefäße und Nerven der Sinneshaut dienen. Gegen das Organende nimmt der Umfang beider Drüsenkörper ab. Sie ragen am Organende vollständig aus der Organwand heraus, berühren sich

an der lateralen Organwand nicht und bedecken die Leitungsstrukturen unvollständig. Kurz hinter dem Ende des Organes bleibt lateral sogar ein kleiner Zwickel drüsenfrei ([Abb. 2,2](#)), durch den Gefäße und Nerven gegen die Fissura palatina streben (s.u.). Die spitzen caudalen Enden der Drüsenkörper liegen dorsolateral resp. ventrolateral des Organes auf etwa gleicher Höhe wie ihre rostralen Enden.

Der Körper der **caudalen Drüsen**, die Anhangsdrüsen sind, umgeben das Ende des Organes und die genannten Leitungsstrukturen von medial. Auch diese Drüsen bilden mit den beiden vorgenannten an ihren Rändern undeutliche Grenzen, so daß auch hier nur ihre Ausführungsgänge die Zugehörigkeit des Parenchyms erschließen. Das caudale Ende des caudalen Drüsenkörpers liegt etwa an der Grenze zwischen Os incisivum und Vomer medial unter den das Organ versorgenden Leitungsstrukturen in der Schleimhaut des Nasenseptums.

Die **Kapsel des Organes** ([Abb. 2,2 und 2,3](#)) besteht aus Knorpel- und Knochengewebe und setzt sich rostral des Organes in den rinnenförmigen Knorpel im Boden des Vestibulum nasi (Cartilago nasi lateralis ventralis) fort. Im Bereich des Organzuganges umgibt er die oben genannte Schleimhautrinne, die sich von ventromedial nach dorsomedial windend, caudal in den röhrenförmigen Abschnitt des Zuganges übergeht. Hier schließt sich dann auch die Kapsel lateral zur Röhre. In der Mitte des 1. Viertels ist die Kapsel wieder teilweise dorsal offen, denn sie enthält die oben schon erwähnten caudodorsal verlaufenden Führungskanäle für die Gefäße und Nerven der Sinneshaut. Diese Kanäle sind caudal weiter, weil dort die Nervenfaserbündel dicker sind.

Ab dem 2. Viertel endet in die Kapsel aus Stützgewebe, und zwar zunächst in der der Sinneshaut abgewandten lateralen und ventralen Wand. Weiter caudal kommt diese dorsal und medial nur noch in Form von caudal gerichteten Fortsätzen vor, wobei die ventromedialen die kürzesten und die dorsalen die längsten sind; das Bindegewebe verliert sich. Bei Jungtieren (2 d) besteht die Kapsel größtenteils aus Knorpelgewebe und umgibt das Organ einschließlich der Drüsen vollständiger (vergl. [Abb. 3 und 4](#)). Wo die Leitungsstrukturen der lateralen Organwand in Richtung auf die Fissura palatina treten, besitzt die Kapsel eine schlitzförmige Öffnung. Bei adulten Tieren sind diejenigen Teile der Kapsel in den caudalen Abschnitten etwa vom 3. Viertel an knöchern, die der Sinneshaut und deren Leitungsstrukturen anliegen, also ihre dorsale und mediale Wand, und zwar mit Ausnahme einer der Cartilago septi nasi anliegenden Leiste. Die Kanäle in der dorsalen Wand der Kapsel sind demzufolge rostral knorpelig und caudal knöchern. Die knöchernen Teile der Kapsel sind mit den umliegenden Knochen des Gesichtsschädels synostotisch verbunden. Die Ossifikation verläuft enchondral. Mit zunehmendem Alter der Tiere breitet sich die Verknöcherung nicht weiter aus.

Mineralisierte Bezirke kommen in den knorpeligen Teilen der Kapsel vor. Dies ist schon beim Jungtier (2 d) zu beobachten (vergl. [Abb. 4](#)). Darüber hinaus ist bei ihm die Verbindung der Kapsel zu den umliegenden Knochen stets locker. Am Os incisivum und der von ihm ausgehenden, dem Organ lateral anliegenden Knochenlamelle (s.o.) ist auf der gesamten Länge noch desmale Ossifikation zu beobachten.

Der **Ductus nasopalatinus (Ductus incisivus, NAV, 1994)** durchquert den Gaumen mit Ästen der A. und V. sphenopalatina sowie einem Ast des N. pterygopalatinus (s.u.) durch die Fissura palatina. Diese ist beim Meerschweinchen eine trichterförmige Spalte mit nasenhöhlenseitig weiter und mundhöhlenseitig enger Öffnung. Der rostrale Winkel der nasenhöhlenseitigen, weiteren Öffnung des ebenfalls trichterförmigen Ductus nasopalatinus, der vollständig von kutaner Schleimhaut ausgekleidet ist, liegt caudal des Organzuganges ([Abb. 1](#)).

B. Die Schleimhaut des Organes

1. Tunica mucosa sensoria

[<zurück zur Übersicht>](#)

a. Lamina epithelialis

Das **Sinnesepithel** der Sinneshaut ([Abb. 5](#) und [6](#)), welches an seiner Oberfläche einen feinen Sekretfilm aufweist, ist unabhängig von Alter und Geschlecht des Tieres gleich beschaffen: es ist schein geschichtet und besteht aus bipolaren Sinneszellen, Stützzellen und Basalzellen. Darüber hinaus kommen zwei Typen von Ganglienzellen vor (s.u.).

Die genannten Zellen sind dergestalt angeordnet ([Abb. 5](#)), daß ihre jeweiligen Kerne in 3 jeweils mehrreihigen Lagen innerhalb des Epithels liegen. Die unterste Lage bilden die ein- bis zweireihig angeordneten Kerne der Basalzellen. Die mittlere Lage nehmen die Kerne der Sinneszellen ein. Diese Lage kann aus bis zu 8-10 Reihen bestehen, bei Föten (55 d p.c.) wurden 11-12 Reihen gefunden. Die oberste Lage bilden die Kerne der Stützzellen, die in 1-2 Reihen angeordnet sind. Gelegentlich ist auch weiter basal im Epithel ein Kern dieser Zellen anzutreffen. Zwischen der Lage der Stützzellkerne und der Epitheloberfläche liegt ein etwa 20 µm hoher, kernfreier Zytoplasmasaum, der von den apikalen Abschnitten der Stütz- und Sinneszellen gebildet wird. Die Höhe des Sinnesepithels beträgt bei adulten und Jungtieren (2 d) etwa 100-120 µm und bei den Föten (55 d p.c.) etwa 145-150 µm. Kurz vor dem caudalen Ende des Sinnesepithels nimmt seine Höhe ab, so daß endlich die Lagen jeweils einreihig sind. Direkt an den Grenzen zum nichtsensorischen Epithel kommen nur halb so viele Sinneszellen vor wie in der Mitte des Sinnesepithels.

Kapillaren aus der Lamina propria (s.u.) reichen bis an die untere Grenze der Lage der Stützzellkerne nach apikal. Bei den Föten (55 d p.c.) und auch den Jungtieren (2 d, vergl. [Abb. 4](#)) kommen sie in größerer Anzahl vor und bilden etwa in Höhe der Stützzellkerne ein regelrechtes Stratum vasculosum aus.

Die **Sinneszellen** (Epitheliocytus neurosensorius NH, 1994; [Abb. 6](#) und [8](#)) bestehen aus spindelförmigen Perikaryen sowie einem dendritischen und einem neuritischen Schenkel. Das Perikaryon besitzt bei einer durchschnittlichen Höhe von 15 µm eine Breite von 9-10 µm. Sein annähernd runder Kern weist einen Durchmesser von 7-8 µm auf.

Der dendritische Schenkel der Sinneszelle erstreckt sich in Richtung auf die Epitheloberfläche und ist je nach Lage des Perikaryon bis zu 120 µm lang. Er ist im Querschnitt annähernd rund und weist nahe dem Perikaryon einen Durchmesser von 1,4-2 µm auf. Nach apikal hin besitzt er mit etwa 3,5 µm Durchmesser seine dickste Stelle auf Höhe einer Ansammlung von Mitochondrien (s.u.). Der Apex der Sinneszelle, der oberhalb einer halsartigen Einschnürung liegt, wölbt sich kuppelförmig 0,5 µm hoch und 2 µm im Durchmesser in das Lumen vor. Mikrovilli (s.u.) bilden einen etwa 2 µm hohen Besatz (vergl. [Abb. 10](#)). Der vom Perikaryon der Sinneszelle zur Basalmembran ziehende neuritische Schenkel ist

dünnere als der dendritische. An seinem Ursprung ist er etwa 2 μm , im Bereich der Basalzellen nur noch etwa 0,3 μm dick. Die neuritischen Schenkel verlaufen hier zusammen mit Fortsätzen der Ganglienzellen in Bündeln, die, bevor sie schließlich die Basalmembran passieren, noch eine kurze Strecke epithelseitig derselben in dorsocaudale Richtung verlaufen.

Die Sinneszellen sind von den Stützzellen mit ihren jeweils 3-4 Fortsätzen (s.u.) größtenteils umhüllt, indem jede Sinneszelle in den Zwickeln zwischen 2 oder mehreren - meist 4 - Stützzellen liegt ([Abb. 6](#)), deren Fortsätze untereinander durch Desmosomen verbunden sind. Basal im Epithel beteiligen sich die Basalzellen an dieser Umhüllung. Auch die Sinneszellen sind mit den Stützzellen durch unterschiedlich große Desmosomen verbunden. Die Umhüllung der Sinneszellen ist unvollständig (s. [Abb. 6](#)), so daß Sinneszellen mit ihren Apices ([Abb. 10](#)), dendritischen Schenkeln oder Perikaryen ([Abb. 7](#)) oder auch ein dendritischer Schenkel und ein Perikaryon direkt nebeneinander liegen können, wobei der Abstand geringstenfalls etwa 2 nm beträgt. Die distalen Abschnitte der neuritischen Schenkel der Sinneszellen werden einzeln oder zu mehreren gebündelt von den Basalzellen (s.o.) und mit diesen von den Fortsätzen der Stützzellen bis zur Basalmembran umgeben ([Abb. 6](#)).

Der **Zellkern** ([Abb. 7](#)) ist euchromatinreich und mit deutlich sichtbarem Kernkörperchen, gelegentlich auch deren zwei, ausgestattet. Ribosomen und langgestreckte Mitochondrien vom Cristatyp sind im gesamten Perikaryon anzutreffen. Das gleiche gilt für das endoplasmatische Retikulum, welches auf der dendritischen Seite ([Abb. 9](#)) in Form seiner rauhen und glatten Version meist in besonderer Anordnung vorkommt, in den meisten Zellen, jedoch nicht in allen, nämlich wie folgt: das glatte endoplasmatische Retikulum liegt in dicken Zisternenstapeln entweder in konzentrischen Bögen um eine zentrale Ansammlung von Mitochondrien herum oder - gelegentlich auch in Bezirke seitlich des Kernes reichend - langgestreckt im Zelleib. An der distalen Seite dieser Stapel und den Zisternenenden steht das glatte endoplasmatische Retikulum mit dem ebenfalls in dicken Stapeln liegenden rauhen endoplasmatischen Retikulum in Verbindung.

Gleichfalls in diesem Teil des Zelleibes liegen ausgedehnte Golgi-Komplexe ([Abb. 9](#)). Zwischen diesen und dem endoplasmatischen Retikulum befinden sich Transfervesikel sowie nahe den proximalen Säckchen 50-80 μm große Vesikel mit gering elektronendichtem Inhalt. Es bestehen jedoch keine Anzeichen für einen massiven Export. Nahe den mittleren Säckchen mit mittelgradig elektronendichtem Inhalt liegen ebenfalls mittelgradig elektronendichte, etwa gleich große Vesikel (Antennenvesikel nach PREUSS, 1979), an den distalen Säckchen mit elektronendichtem Inhalt kommen Lysovesikel gleichen Inhaltes vor. Hier sind (vornehmlich bei adulten Tieren) auch primäre, sekundäre sowie gelegentlich tertiäre Lysosomen in Gestalt von Lipofuscingranula und einzelne multivesikuläre Körper anzutreffen, welche auch sonst in geringerem Umfang im perinukleären Zytoplasma vorkommen.

Der **neuritische Schenkel** der Sinneszellen enthält neben langgestreckten Mitochondrien, einzelnen etwa 80 μm großen, gering bis mittelgradig elektronendichten Vesikeln und einzelnen multivesikulären Körpern überwiegend Mikrotubuli und einige Mikrofilamente.

Gegenüber dem neuritischen Schenkel ist der **dendritische Schenkel** wesentlich komplizierter gebaut ([Abb. 10](#) und [11](#)). Er ist organellreicher, wobei einzelne Organellarten auch nur in bestimmten Bereichen vorkommen. Letzteres gilt nicht für freie Ribosomen und rauhes endoplasmatisches Retikulum, die sämtlich in geringer Menge gleichmäßig verteilt sind wie die gering bis mittelgradig elektronendichten Vesikel, die darüber hinaus jedoch im Apex zahlreicher vorkommen. Mikrotubuli und Mikrofilamente sind umgekehrt im Apex weniger zahlreich als in den übrigen Abschnitten. Lysosomen - meist primäre -

und multivesikuläre Körper finden sich vorwiegend im ursprungsnahen Bereich. Die langgestreckten Mitochondrien vom Cristatyp kommen dort in geringer Zahl vor und häufen sich unterhalb der genannten halsartigen Einschnürung, die den Zellapex markiert. Apikal der Mitochondrienansammlung befinden sich, gelegentlich auch bis in den Apex reichend, zahlreiche Zentrosomata mit seitlich herausragenden, 80-100 µm großen, pilzförmigen Satelliten, die auch zusätzlich zwischen ihnen vorkommen. Manchmal besitzen sie zentrale Tubuli, die in die Zylinderabschlußplatte übergehen. Wurzelfasern sind, wenn auch selten, nahe diesen anzutreffen. Direkt apikal der Zentrosomenansammlung oder im Zellapex findet man bisweilen Tubulusanordnungen vom 9+2-Typ ohne Satelliten, die Anschnitten intracellulärer Abschnitte von Zilienschäften gleichen. Nur einmal konnte auf dem Apex einer Sinneszelle eine Zilie nahe ihrem Ursprung getroffen werden.

Die Apices tragen sonst ausschließlich zweierlei Typen von Mikrovilli ([Abb. 10](#) und [11](#)). Es sind dies zum einen schlankere, bis zu 3 µm lange Mikrovilli, die annähernd senkrecht von der Oberfläche weggerichtet sind und mit den Fortsätzen der Nachbarzellen ein dichtes Geflecht bilden, und zum anderen pro Zelle 2-4 doppelt so dicke sowie etwa gleich lange Mikrovilli, die verzweigt sein können und von den Rändern des Apex radiär in das Geflecht hineinragen. Innerhalb beider Sorten von Mikrovilli sind zentrale Mikrofilamente in regelloser Anordnung zu beobachten, die aus dem apikalen Zytoplasma hineinreichen.

Histochemisch reagiert das Zytoplasma im Zelleib nahe dem dendritischen Schenkel diastaseresistent PAS-positiv. Mit Alcianblau (pH 2,5 und 1) reagiert das Sinnesepithel negativ. Die Behandlung von Ultradünnschnitten nach der PTS-Methode ergibt eine an die Membranen des endoplasmatischen Retikulums und den interzisternalen Raum gebundene positive Reaktion ([Abb. 9](#)).

Die **Stützzellen** (Epitheliocytus sustentans NH, 1994; [Abb. 6](#)) besitzen schlanke, zur Epitheloberfläche schwächer und zur -basis hin stärker verjüngte Perikaryen mit 3-4 plattenförmigen, von den Seitenwänden ausgehenden Fortsätzen. Die Fortsätze sind ursprungsnah etwa 1 µm dick und 2-4 µm lang. Ihre Breite entspricht der Höhe der Zellen, die der Höhe des Sinnesepithels entsprechend 100-120 µm beträgt. Die breiteste Stelle der Zellen mißt in Kernlage etwa 6 µm. Die ovalen bis stäbchenförmigen Kerne liegen weit apikal im Zelleib und bilden, wie erwähnt, die oberste Kernlage im Epithel. Sie sind etwa 14 µm hoch und 5 µm dick.

Die Zellen füllen als Ammenzellen in der bereits geschilderten Weise den Raum zwischen den Sinneszellen und nahe der Basalmembran zwischen den Nervenfortsätzen mitsamt den Basalzellen aus. Auch die in den tieferen Schichten des Epithels liegenden Ganglienzellen (s.u.) werden von ihnen umgeben. Ein gürtelförmiger Wulst trennt die Apices vom Zelleib und liegt paßgenau der halsartigen Einschnürung des dendritischen Schenkels der Sinneszellen an (vergl. [Abb. 10](#)). Hier kommen zwischen beiden Zellarten gürtelförmige Schlußleisten vor. An ihrer Basis sind die Stützzellen füßchenförmig verbreitert und sitzen der Basalmembran auf ([Abb. 6](#)). Sie sind untereinander und mit den Basalzellen durch Desmosomata verbunden und bilden so eine geschlossene Decke über der Basalmembran, mit Ausnahme derjenigen Stellen, wo Nervenfasern das Epithel durchdringen. Außerordentlich zarte Propriapapillen, die Kapillaren enthalten, werden von der Basalmembran des Epithels und von der soeben beschriebenen Decke umgeben (s.u., [Abb. 15](#)).

Die seitlich nur von einem schmalen Zytoplasmasaum umgebenen Kerne sind heterochromatinreich und

besitzen ein oder zwei Kernkörperchen. Gelegentlich sind einzelne degenerierte Kerne anzutreffen ([Abb. 7](#)). Oberhalb des Kernes weisen die Zellen nur einige Golgi-Komplexe, und ansonsten Ribosomen, rauhes endoplasmatisches Retikulum, Glykogengranula, langgestreckte Mitochondrien und Tonofibrillenbündel sowie primäre, sekundäre und selten tertiäre Lysosomen auf. Perinukleär und basal kommen - abgesehen von den Golgi-Komplexen - die gleichen Organellen vor. Lysosomen und Glykogengranula sind perinukleär häufiger als apikal und basal. In den Fortsätzen sind basal und apikal Tonofibrillenbündel vermehrt anzutreffen.

Im apikalen Zellteil ([Abb. 10](#)) sind die Mitochondrien am häufigsten. Besonders häufig sind jedoch hier die direkt unterhalb des Apex (d.h. des gürtelförmigen Wulstes) liegenden Zentrosomata, in denen bisweilen zentrale Tubuli, die in eine Zylinderabschlußplatte übergehen, angeschnitten sind und aus denen seitlich 80-100 µm große, pilzförmige Satelliten herausragen. In ihrer Umgebung kommen auch freie Satelliten vor. An einige derjenigen Zentrosomata mit zentralen Tubulusanschnitten reichen wenige Wurzelfasern heran.

In den **Apices** ([Abb. 10](#)) kommen einzelne Mitochondrien, Ribosomen und einzelne Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums vor. Sie tragen einen schütterten Besatz von etwa 3 µm langen Mikrovilli, die in ihrem Zentrum längs verlaufende, regellos angeordnete Filamente enthalten. In seltenen Fällen finden sich einzelne Zilien, was auch für Jungtiere (2 d) zutrifft. Quer durch die Zellapices ziehen Tonofilamente, die die Haftplatten der Schlußleisten in Höhe des gürtelförmigen Wulstes miteinander verbinden.

Die **Basalzellen** ([Abb. 11](#)) sind im Querschnitt etwa 8 µm groß. Ihre etwa 5 µm langen und 2-3 µm breiten Kerne sind oval und liegen mit ihrer Längsachse parallel zur Basalmembran. Sie bilden häufig Gruppen zu zwei bis drei Zellen, kommen aber auch einzeln vor. Größtenteils besitzen die Basalzellen plattenförmige Fortsätze, mit denen sie die Nervenfasern einzeln oder zu wenigen gebündelt einhüllen. Sie rühren daher, daß die Nervenfasern in die Oberfläche der Basalzellen invaginiert sind, gelegentlich auch einzeln, so daß die Basalzellmembran eine Art Gekröse ausbildet. Sie stellen Gliazellen dar und weisen Tonofilamente auf. Die Zellkerne fortsatzloser resp. fortsatzarmer Basalzellen ohne invaginierte Nervenfasern sind wesentlich euchromatinreicher als diejenigen der fortsatztragenden. Diese Zellen sind, wenn auch in allen untersuchten Altersstufen selten, in Mitose anzutreffen. Der Bestand an anderen Organellen ist in beiden Zelltypen wenig auffällig. Es sei nur bemerkt, daß das Zytoplasma aller Basalzellen stärker anfärbbar und elektronendichter ist als das der übrigen Zellen im Epithel, was nicht an vermehrtem Auftreten von endoplasmatischem Retikulum oder freier Ribosomen liegt.

Im basalen Viertel, vor allem in der dorsalen Hälfte des Sinnesepithels, kommen verstreut multipolare ([Abb. 5](#) und [6](#)), bi- und pseudounipolare Ganglienzellen ([Abb. 14](#)) vor. Sie liegen hier parallel zur Basalmembran und meist auch zur Organlängsachse. Sie sind meist einzeln, seltener in Gruppen von zwei bis drei Zellen anzutreffen. Die bi- und pseudounipolaren Ganglienzellen liegen stets nahe den Nervenfaserbündeln, die vorwiegend aus den neuritischen Schenkeln der Sinneszellen bestehen (s.u.).

Die **multipolaren Ganglienzellen** ([Abb. 12](#) und [14](#)) besitzen stumpf spindelförmige, auffallend schwach anfärbbare Perikaryen, die bei einem Durchmesser von 20-25 µm und einer Länge von 60-80 µm weitaus

größer sind als diejenigen der Sinneszellen. Ihr Kern ist 16-18 μm lang, etwa 4 μm dick, walzenförmig und durch Einsenkungen der Kernmembran segmentiert. Er ist auffallend euchromatinreich und besitzt ein oder zwei Kernkörperchen. Ihr 0,3-0,5 μm dicker Neurit und die zahlreichen, ursprungsnah etwa 1,8 μm dicken und in ihrem Verlauf sich auf 0,6-0,9 μm verjüngenden Dendriten gehen vor allem an den Enden der Perikaryen hervor. Dies sind auch die zytoplasmareichen Zellteile, während seitlich der Zellkerne nur ein schmaler Zytoplasmasaum liegt (Abb. 12). Eine Querschnittebene zeigt deshalb entweder den Kern mit schmalem Zytoplasmasaum oder Zytoplasma des Zelleibes mit einzelnen getroffenen Fortsätzen, welches kernfrei ist oder einen nur kleinen polseitigen Anschnitt des Kernes enthält (vergl. Abb. 14). Da die Perikaryen mitunter um die Basen der Stützzellen gewunden sind, kommen bisweilen 2 Anschnitte desselben nebeneinander vor (Abb. 12, vergl. [Abb. 6](#)).

Das Perikaryon wird samt den Anfangsabschnitten seiner Fortsätze fast vollständig (s.u.) von den Basalzellen sowie den Fortsätzen der Stützzellen bedeckt ([Abb. 12](#)). Diese Bedeckung fehlt mitunter einmal dort, wo das Perikaryon an die genannten Propriapapillen grenzt sowie dort, wo die Ganglienzellen Gruppen bildend aneinanderliegen oder Perikarya von Sinneszellen anliegen. Hier sind die benachbarten Zellen nur durch einen Interzellularspalt von 2-10 nm getrennt. Letztlich fehlt die genannte Bedeckung bei Kontakten mit Neuriten anderer Ganglienzellen (s.u.).

Im Zytoplasma des Zelleibes sind langgestreckte Mitochondrien vom Cristatyp, freie Ribosomen, kurze, meist einzelne Zisternen des rauhen und glatten endoplasmatischen Retikulums sowie primäre, 160-300 nm große Lysosomen gleichmäßig verteilt. Einzelne multivesikuläre Körper befinden sich meist unter der Zellmembran. Ein einzelnes Zentriol sowie mehrere kleine Golgi-Komplexe liegen kernpolseitig, in deren Umgebung man auf zwei Sorten von Vesikeln trifft. Es sind dies einmal 80-100 nm große mit gering elektronendichtem Inhalt und zweitens ebenso große, die ein stark elektronendichtes Zentrum aufweisen (sog. "dense-cored vesicles"). Gelegentlich sind hier auch sekundäre Lysosomen und lysosomale Restkörper in Form von Lipofuscingranula anzutreffen.

An der Zellmembran der Perikarya enden einzelne 0,3-0,5 μm dicke Neuriten, die aus den intraepithelialen Nervenfaserbündeln stammen ([Abb. 12](#)), indem sie ihr anliegen oder sie invaginieren. In einigen Fällen ist die Invagination derart tief, daß die Neuriten in Nähe des Zellkernes liegen. Dabei wird auch teilweise die Umhüllung durch die Stützzellen mit invaginiert. Synapsen im klassischen Sinne waren hier nicht nachzuweisen. Jedoch sind an den Kontaktstellen zwischen den Neuriten und der Ganglienzelle bei etwa 10 nm weitem Interzellularspalt beide Zellmembranen abschnittsweise verdickt.

Der Organellbestand der Dendriten der multipolaren Ganglienzellen ([Abb. 13](#)) setzt sich aus Mikrotubuli und Mikrofilamenten, freien Ribosomen, Mitochondrien, einzelnen Zisternen des glatten endoplasmatischen Retikulums und den genannten 2 Typen von Vesikeln zusammen. Ausschließlich nahe dem Perikaryon kommen zusätzlich rauhes endoplasmatisches Retikulum sowie einzelne Lysosomen und multivesikuläre Körper vor. Diese Dendriten und die oben genannten Neuriten bilden Synapsen, die morphologisch cholinergen gleichen und überwiegend Transmitterorganellen (Terminus: LEONHARDT, 1985!) gering bis mittelgradig elektronendichten Inhaltes von etwa 40 nm Durchmesser aufweisen sowie einzelne mit einem Durchmesser von 60-80 nm und im Zentrum stark elektronendichten Inhalt ([Abb. 13](#)). Beiderlei Fortsätze beteiligen sich auch an der Bildung der intraepithelialen Nervenfaserbündel ([Abb. 6](#) und [13](#)), innerhalb derer ihre Membranen stellenweise bei etwa 10 nm weitem Interzellularspalt verdickt sind.

Die in ihrem Organellbestand unauffälligen Neuriten der multipolaren Ganglienzellen ([Abb. 13](#))

verlassen offenbar nicht mit den Nervenfaserbündeln das Sinnesepithel, sondern treten unter Verlust ihrer Umhüllung durch Stützzellfortsätze in zweierlei Weise an die Sinneszellen ([Abb. 8](#)). Sie liegen entweder den Sinneszellperikaryen auf deren dendritischer Seite, wo sie quer zur Zellachse die Membran invaginieren, oder den neuritischen Schenkeln der Sinneszellen eng an. Klassische Synapsen waren auch hier nicht anzutreffen. Auffallend häufig sind jedoch die Membranen beider Zellen an nebeneinanderliegenden Abschnitten verdickt und einander auf 10 nm genähert.

Die **bipolaren und pseudounipolaren Ganglienzellen** ([Abb. 14](#)) besitzen stumpf spindelförmige resp. ovale Perikaryen, die vollständig von Stützzellfortsätzen resp. Basalzellen bedeckt und mit einer Größe von etwa $10 \times 16 \mu\text{m}$ kleiner, aber stärker anfärbbar als die Vorgenannten sind. Ihre annähernd runden, unsegmentierten Kerne besitzt einen Durchmesser von 5-6 μm . Ihre dendritischen Fortsätze sind etwa 1,3 μm dick, ihre neuritischen 0,6-0,7 μm . Die Dendriten verzweigen sich im Sinnesepithel, sind aber an der Epitheloberfläche nicht mehr nachweisbar. Die Neuriten schließen sich den intraepithelialen Nervenfaserbündeln an.

Ihre Kerne sind heterochromatinreich. Der Organellbestand entspricht weitgehend demjenigen in den multipolaren Ganglienzellen, die bei diesen beschriebenen Vesikel stark elektronendichten Inhaltes (sog. "dense-cored vesicles") fehlen jedoch. Sekundäre und tertiäre Lysosomen, multivesikuläre Körper und einzelne Zentriolen sind nicht angetroffen worden.

b. Lamina propria

Die Lamina propria besitzt ein Stratum papillare von außerordentlicher Grazilität, denn das die genannten Kapillaren umhüllende Bindegewebe ist dermaßen gering ausgebildet ([Abb. 15](#)), daß lichtmikroskopisch der Eindruck von intraepithelialen Kapillaren entsteht.

In den Propriapapillen, die bis fast zur Lage der Stützzellkerne reichen und in denen Nervenfasern fehlen, liegen haarnadelförmig gebogene Kapillaren, die nach in sich gewundenem Verlauf wieder das subepitheliale Kapillarnetz (s.u.) erreichen, dem sie entstammen. So ergibt sich zwischen dem Blut und den Sinneszellen eine Schranke, die aus folgenden Strukturen besteht:

- Dem Endothel der Kapillaren, das fenestriert ist, aber Diaphragmata besitzt. Ihm liegen eine kontinuierliche Basalmembran und einzelne Perizyten an.
- Dem Bindegewebe in Form einzelner, weniger Fibrozyten und Fasern.
- Der Basalmembran des Sinnesepithels mit der aufsitzenden Decke aus den Stützzellbasen und den Basalzellen.

Das aus lockerem Bindegewebe bestehende Stratum reticulare besitzt das schon erwähnte subepitheliale Netz aus Kapillaren mit überwiegend kompletter Gefäßwand und führt die Nervenfaserbündel, die größtenteils aus den Neuriten des Sinnesepithels bestehen. Diese sind marklos, und zwar so, daß mehrere Fasern meist gemeinsam in einer Nische der Schwannschen Zelle umgeben werden ([Abb. 15](#)). Ferner kommen Fortsätze der intraepithelialen Ganglienzellen vor und solche extraepithelialer Ganglienzellen (s.u.), die zum N. terminalis gehören. Sie verlaufen in den oben beschriebenen Nervenästen in dorsocaudaler Richtung durch die genannten Kanäle dorsal in der Kapsel, wo sie sich unter caudalem Verlauf und zunehmender Dicke (s.o.) zu 3 größeren Ästen (s.u.) vereinigen. Die Propria grenzt außen an

die Organkapsel resp. an die Drüsenkörper.

2. Tunica mucosa nonsensoria

[<zurück zur Übersicht>](#)

a. Lamina epithelialis

Das Epithel der Tunica mucosa nonsensoria des Organes ([Abb. 16](#)) ist schein geschichtet, hochprismatisch und etwa 60 µm dick. In ihm sind die in 1-2 Reihen angeordneten Kerne der polygonalen **Basalzellen** mit elektronendichtem Zytoplasma klein und heterochromatinreich. Sie sind im Querschnittsbild oval oder dreieckig und besitzen eine lichtmikroskopisch deutlich sichtbare Kernmembran. Diese Zellen erreichen im Gegensatz zu den palisadenförmig angeordneten hochprismatischen Zellen, deren Kerne apikal von denen der Basalzellen in 3-4 Reihen liegen, die Epitheloberfläche nicht. Unter derselben liegt ein breiter, kernfreier Zytoplasmasaum, der von den Apices der hochprismatischen Epithelzellen gebildet wird.

Becherzellen kommen in der Epithelialis der Tunica mucosa nonsensoria im Gegensatz zur Atemwegsschleimhaut der Nasenhöhle, wo sie zahlreich als voluminöse einzellige intraepitheliale Drüsen anzutreffen sind, nur in den mehrzelligen **intraepithelialen Drüsen** (s.u.) vor.

Die **hochprismatischen Zellen** ([Abb. 16](#)) lassen sich zwei Typen zuordnen. Zum ersten Typ gehören Flimmerzellen, deren Zytoplasma mit Toluidinblau schwach und mit Eosin gut anfärbbar ist, während es mit der PAS und Alcianblau (pH 2,5 und 1)-Reaktion nicht reagiert. Ihr Zellapex wölbt sich nicht ins Lumen vor und trägt lange Kinozilien, die durch ihren Tubulusapparat gekennzeichnet sind, sowie halbso lange Mikrovilli, die verzweigt sein können. Insgesamt bilden diese Fortsätze einen etwa 3,5 µm hohen, dichten Saum. Die Kinetosomata, von welchen Basalfilamente radiär in das umliegende Zytoplasma einstrahlen, befinden sich in den Apices der Zellen, wie auch zahlreiche langgestreckte Mitochondrien vom Cristatyp. Letztere sind ebenso wie freie Ribosomen und rauhes endoplasmatisches Retikulum im übrigen Zelleib verteilt. Die euchromatinreichen ovalen Kerne besitzen ein deutliches Kernkörperchen und häufig Einbuchtungen. Manchmal sind sie auch stärker gelappt. Perinukleär liegen glattes endoplasmatisches Retikulum, einzelne Lysosomen und an der apikalen Kernseite einzelne Golgi-Komplexe.

Die Zellen des zweiten Typs weisen einen geringfügig schlankeren Zelleib mit einem ebensolchen Kern auf, der ebenfalls euchromatinreich ist. Diese Zellen können sezernieren. Ihr Zytoplasma ist stets elektronendichter und mit Toluidinblau oder Eosin stärker anfärbbar. Die Sekretvesikel zeigen eine diastaseresistente, PAS-positive Reaktion, einige sind auch mit Alcianblau bei pH 2,5 anfärbbar. Dies weist das Sekret als mucopolysaccharidhaltig aus. Es kommen neutrale und überwiegend saure Mucopolysaccharide vor. Ihr weniger dichter, nur etwa 1,6 µm hoher Saum besteht ausschließlich aus Mikrovilli, dennoch sind in den Apices der Zellen gelegentlich Kinetosomata anzutreffen. In stark sekretorisch tätigen Zellen sind in der apikalen Hälfte größere Golgi-Komplexe anzutreffen als in sekretorisch inaktiven Zellen. Die Vesikel sind mit Toluidinblau stark und mit Eosin schwach anfärbbar, so daß je nach Färbung und Funktionszustand die Zellen in der Übersicht apikal heller oder dunkler

erscheinen als diejenigen des ersten Typs. Die Vesikel weisen eine unterschiedliche Größe mit Durchmessern zwischen 100 und 200 nm sowie feingranulierten Inhalt unterschiedlicher Elektronendichte auf. Sie nehmen unter Umständen den gesamten apikalen Teil des Zelleibes ein und bilden, zum Teil konfluierend, eine zierliche, becherförmige Ansammlung von Vesikeln, die den Zelleib auftreibt und seinen Apex gegen das Lumen vorwölbt. Ihr Inhalt ist in solchen Fällen meist mittelgradig bis stark elektronendicht, wobei in den Vesikeln im Zentrum stark elektronendichter Inhalt zu beobachten ist, um den herum mittelgradig elektronendichter liegt. Das Sekret wird apikal ekkrin aus der Zelle geschleust.

Die Häufigkeit dieser Zellen ist altersabhängig unterschiedlich. Bei adulten Tieren kommen sie nur vereinzelt vor, so daß ihre Anzahl geringer ist als die der Flimmerzellen ([Abb. 16](#)). Sie können von allen getroffenen Zellen in einem Querschnitt unter Umständen nur etwa 5 % ausmachen und einzeln, wie zufällig, zwischen den Flimmerzellen verteilt liegen. Bei Jungtieren (2 d) liegen sie zuweilen in kleinen Gruppen von 2-3 Zellen beieinander, die durch einzelne Flimmerzellen getrennt werden. Ihr Anteil ist zwar höher (etwa 30-35 % in einem Querschnitt), insgesamt sind die Flimmerzellen aber häufiger. Schlußleisten und Desmosomen zwischen den hochprismatischen Zellen sowie Interdigitationen mit den Basalzellen sind vorhanden.

Intraepitheliale Drüsen ([Abb. 16](#)) kommen im Epithel der Tunica mucosa nonsensoria des Organes bei adulten Tieren (vergl. [Abb. 4](#)) in individuell unterschiedlicher Anzahl vor, wobei höchstens 8 Exemplare pro Querschnittsebene angetroffen wurden. Sie befinden sich vor allem nahe der Grenze zur Tunica sensoria, an der die Ausführungsgänge der Drüsen münden. Am Boden des Zuganges liegt ebenfalls stets eine solche Drüse, gelegentlich findet sich eine weitere in seiner medialen Wand.

Die Drüsen bestehen neben einzelnen Becherzellen nur an ihrem Grund hauptsächlich aus hochprismatischen Zellen des zweiten Typs, wenigen Zellen des ersten Typs, die ihrerseits den Drüsenhals ([Abb. 16](#)) nahe der Epitheloberfläche bilden sowie Basalzellen. Diese Zellen sind wie die Zehen in einer Knoblauchzwiebel angeordnet. Die Becherzellen sind schlanker als diejenigen in der Atemwegschleimhaut. Ihre Sekret ist mit Eosin nicht und mit Toluidinblau gut anfärbbar. Es läßt sich diastaseresistent mit der PAS- und der Alcianblau-Reaktion bei pH 1 und pH 2,5 anfärben. Es enthält neutrale und saure, darunter auch sulfatierte Mucopolysaccharide.

Innerhalb des Epithels finden sich freie Nervenendigungen des Astes des **N. pterygopalatinus**, die außerhalb desselben marklos umscheidet sind. Sie enthalten wenige Vesikel sowie Ribosomen, einzelne Mitochondrien und Granula mit elektronendichtem Inhalt. Endigungen, die marklosen adrenergen ähneln, sind nicht anzutreffen.

b. Lamina propria

[<zurück zu C.
Vaskularisation..>](#)

Die Lamina propria der Tunica mucosa nonsensoria ist als Lamina fibroelastica ausgebildet: neben Lymphozyten und Plasmazellen fallen reichlich retikuläre Fasern und Mastzellen auf.

Elastische Fasern bilden unter der Epithelialis ein Netz ([Abb. 17](#)), dessen Fasern in der Basalmembran verankert sind, und welches sich an den Mündungen der Drüsen mit der Schleimhaut auf die interlobären, die interlobulären Gänge sowie auch subepithelial liegende Endstücke fortsetzt. Elastische Netze kommen ebenfalls weniger prominent im übrigen Bindegewebe vor und reichen in das Perichondrium resp. Periost der Kapsel.

Glatte Muskelfasern stehen in Verbindung mit den elastischen Fasern und sind in dünnen Bündeln spitzwinkelig bis parallel zur Organlängsachse orientiert. Sie sind auch zwischen den Venen anzutreffen, deren Wand sie eng anliegen ([Abb. 23](#)). Darüber hinaus reichen einzelne Muskelzellen zwischen die Ausführungsgänge und die Endstücke der Drüsen. Nur mündungsnah bilden sie um einige Ausführungsgänge eine dicke Muskellage ([Abb. 17](#)).

Subepithelial bilden die **Kapillaren**, die ein bei kontinuierlicher Basalmembran stellenweise gefenstertes Endothel aufweisen, in dorsoventraler Richtung verlaufend ein Netz, welches in der dorsalen und ventralen Wand mit demjenigen in der Propria der Sinneshaut kommuniziert (s.u.). Dieses Netz besitzt bei erwachsenen Tieren anders als bei Jungtieren (2 d) einen sehr engen Kontakt zur Lamina epithelialis: die Gefäße sind eng an die Basalmembran geschmiegt und buchten diese gelegentlich ein, ein regelrechtes Stratum papillare der Lamina propria fehlt jedoch.

Marklose Nervenfasern der gemischten Faserbündel des Astes des N. pterygopalatinus treten teils in das Epithel (s.o.) oder enden an den glatten Muskelzellen ([Abb. 17](#)). Die synaptischen Auftreibungen enthalten zahlreiche Transmitterorganellen mit gering bis mittelgradig elektronendichtem Inhalt und einem Durchmesser von 30-40 nm sowie einzelne mit im Zentrum elektronendichtem Inhalt und einem Durchmesser von 60-80 nm (sog. "dense-cored vesicles"). Sie ähneln morphologisch cholinergen peptidhaltigen Endigungen. Daneben kommen Synapsen an den Drüsen und den Venen vor (s. dort).

c. Wand- und Anhangsdrüsen

[<zurück zur Übersicht>](#)

Das **Parenchym** der tubuloacinösen, ekkrinen Drüsen ([Abb. 18](#)) ist in Lappen und Läppchen gegliedert, die traubenförmig angeordnet sind. Die Endstücke besitzen Myoepithelien.

Das Bindegewebe liegt zwischen Lappen und Läppchen und verstärkt sich am Organende augenfällig, wo sich die Lamina propria als **Stroma** der Anhangsdrüsen und als perivaskuläres Bindegewebe fortsetzt ([Abb. 18](#)). Bei Jungtieren (2 d) ist das mehr acinöse Drüsenparenchym zugunsten des Bindegewebes schwächer ausgebildet als bei adulten Tieren ([Abb. 18](#)). Demzufolge sind auch die Schaltstücke länger (s.u.).

Über die unterschiedlich starke **Gliederung** der einzelnen Drüsen (es kommen "einfache", "verzweigte" und "zusammengesetzte" Drüsen vor) und die folglich unterschiedliche Gliederung des Ausführunggangsystems gibt das Schema in [Abb. 19](#) für die dorsalen und ventralen Drüsen und [Abb. 18](#) für die caudalen Drüsen Auskunft. Es besteht aus häufig sehr kurzen intralobulären Schaltstücken (Ductus intercalati) und interlobulären Gängen (Ductus interlobulares), die im Falle der dorsalen und ventralen Drüsen auch direkt in das Organlumen münden können, sowie interlobären

Ausführungsgängen (Ductus interlobares), über deren 3 die dreilappigen caudalen Anhangsdrüsen ausschließlich münden (Abb. 18). Streifenstücke fehlen. An die häufig sehr kurzen Schaltstücke reichen die interlobulären Gänge bis in die Läppchen hinein (Partes intralobulares ductuum interlobularum).

Die **Schaltstücke** besitzen eine einschichtige Auskleidung mit isoprismatischen Zellen, deren runde Kerne in der basalen Zellhälfte liegen (Abb. 20). Die **interlobulären Ausführungsgänge** haben ein iso- bis hochprismatisches Epithel mit ein- bis zweireihiger Anordnung der Zellkerne (Abb. 20). Basal sind keine besonderen Anordnungen von Mitochondrien und Einfaltungen des Plasmalemmis zu finden. Innerhalb der Läppchen entspricht ihr Kaliber etwa demjenigen der Endstücke, extralobulär ist ihr Kaliber größer. In den bisher beschriebenen Gangabschnitten können in einzelnen Zellen Sekretvesikel vorkommen. Diese Zellen reagieren wie in den Endstücken mit der PAS-Reaktion sowie mit Alcianblau-pH 2,5 und -pH 1 positiv.

Die **interlobären Ausführungsgänge** sind mit einem hochprismatischen Epithel mit ein- bis zweireihiger Anordnung der Zellkerne ausgekleidet (Abb. 20). Die Zellen sind mit Eosin schwach anfärbbar und besitzen einen schütterten Besatz aus Zilien und einigen Mikrovilli sowie ovale Kerne.

Schaltstücke (Abb. 19,1) und interlobuläre Gänge öffnen sich häufig in intraepitheliale Drüsen. Größere Ausführungsgänge besitzen mündungsnah die Auskleidung des Organes (vergl. Abb. 19,5), und zwar sowohl nichtsensorisches als auch sensorisches Epithel. Wo mehrere Gänge dicht beieinander münden, können regelrechte Gruben des Epithels entstehen (Abb. 19,3 und 19,4).

Die **Endstücke** der seromucösen Drüsen sind im Prinzip so aufgebaut wie bei anderen seromucösen Drüsen auch, indem die serösen Drüsenzellen hauptsächlich die acinösen Abschnitte bilden, während die mucösen die Tubuli besetzen. Es kommen jedoch in individuell unterschiedlichem Ausmaß auch rein seröse tubuloacinöse und rein mucöse tubulöse Endstücke vor (Abb. 20).

Das Lumen der Endstücke kann im Querschnittsbild Buchten aufweisen (Abb. 20), welche von intrazellulären Sekretkanälchen der serösen Drüsenzellen herrühren (Abb. 21).

Die seltenen interzellulären Sekretkanälchen können als Hinweis auf seröse Halbmonde gewertet werden, die sich aber nicht eindeutig nachweisen ließen. Diese Kanälchen, in die fingerförmige Fortsätze an den Seitenwänden der Zellen hineinragen, sind durch Haftkomplexe gegen den übrigen Interzellularrspalt abgegrenzt.

Histochemisch reagieren die Sekretvesikel bei adulten Tieren bei der PAS-Reaktion diastaseresistent positiv, wie auch bei der Reaktion mit Alcianblau-pH 2,5 und 1, wobei sich mit der letztgenannten Reaktion nur die Zellen in den mucösen Endstücken darstellen lassen, die vor allem subepithelial liegen. Einige Zellen reagieren nach Doppelbehandlung mit PAS und Alcianblau (pH 2,5 und 1) ausschließlich mit der PAS-Reaktion diastaseresistent positiv. Bei Jungtieren (2 d) kommen nur seröse Endstücke vor. Die Drüsenzellen lassen sich mit der PAS-Reaktion diastaseresistent, nicht aber mit den Alcianblau-Reaktionen anfärben. Das Sekret der Drüsenzellen enthält ausschließlich neutrale Mucopolysaccharide. Bei adulten Tieren sind entweder neutrale oder ein Gemisch von neutralen und sauren, in mucösen Zellen auch sulfatierte Mucopolysaccharide anzutreffen.

Äste des **N. pterygopalatinus** treten auch an die Drüsen. Einen seltsamen Kontakt zwischen Drüsenendstücken und Nerven zeigt die Abb. 21, wo das Drüsenendstück regelrecht vom Nerven umschieden ist. Dieser Befund konnte mehrmals und bei verschiedenen Tieren erhoben werden. Darüber

hinaus sind Endigungen markloser Fasern erstens im Bereich der Endstücke lateral zwischen den Drüsenzellen sowie an deren basaler Oberfläche (Abb. 21), und zweitens diesen anliegend, anzutreffen. In den Endigungen findet man zahlreiche Transmitterorganellen mittelgradig elektronendichten Inhalts mit einem Durchmesser von 30-40 nm sowie einzelne solche mit einem Durchmesser von 60-80 nm, die im Zentrum stark elektronendichten Inhalt besitzen (sog. "dense-cored vesicles"). Sie gleichen morphologisch cholinergen peptidhaltigen Endigungen.

C. Die Vaskularisation des Organes

[<zurück zur Übersicht>](#)

Die beiden Häute der Organwand werden durch zwei unterschiedliche Arterien versorgt (Abb. [2,2-2,5](#)), die letztlich beide der A. maxillaris entstammen.

Ein Ast der A. ethmoidalis externa tritt in die Tunica sensoria und ein Ast der A. sphenopalatina in die Tunica mucosa nonsensoria. Das Blut fließt nach Passage eines kommunizierenden Kapillar- und Venulenbettes über zwei unterschiedliche Venen ab (Abb. [2,2-2,5](#)), die in die V. ethmoidalis externa resp. die V. sphenopalatina münden.

Der genannte Ast der **A. ethmoidalis externa** (Abb. [2,4 und 2,5](#)) tritt von caudodorsal an das Organ. Diese Arterie tritt durch die Lamina cribrosa in die Nasenhöhle und verzweigt sich in zahlreiche Äste zur Regio olfactoria und den Ast für die Sinneshaut des Organes, welcher sich teilt und den Nervenästen (s.u.) folgt. In den Kanälen in der dorsalen Wand der Kapsel geht er in Arteriolen über, die sich den Nervenfaserbündeln - teils in Kapillaren übergehend als Vasa nervorum - anschließen und die Sinneshaut versorgen. Die Mehrzahl der Arteriolen geht erst in der Lamina propria in das dortige Kapillarnetz (s.o.) über. Dieses Kapillarnetz kommuniziert mit demjenigen der Tunica mucosa nonsensoria und geht an der vom Epithel abgewandten Seite in Venulen über, die ebenfalls mit denjenigen der lateralen Wand anastomosieren. Die Venulen schließen sich zu kleinen Venen zusammen, welche durch die Kanäle in der dorsalen Wand der Kapsel das Organ in caudodorsale Richtung verlassen. Schließlich bilden sie zwei Venen, die in die Schleimhaut des Nasenseptums treten und hier letztendlich in eine Vene münden, die mit den Ästen aus der Riechschleimhaut zur **V. ethmoidalis externa** konfluiert, welche mit der gleichnamigen Arterie durch die Lamina cribrosa tritt.

In die Tunica mucosa nonsensoria tritt der genannte Ast der **A. sphenopalatina** (Abb. [2,4 und 2,5](#)). Er zieht mit der gleichnamigen Vene und mit dem Ast des N. pterygopalatinus in der Schleimhaut über dem ventralen Rande des Nasenseptums ebenfalls von caudodorsal an das Organ. Am Organende entläßt er zunächst proximal einen oder zwei Äste für die caudalen Anhangsdrüsen (*Rr. glandularum vomeronasium caudalium s. vomeronasales proximales*) und verläuft von Nerv und Vene begleitet entlang des Processus palatinus medialis des Os incisivum nach rostroventral. Hier entläßt der fortlaufende Ast der

A. sphenopalatina distal einen Ast an das Organ (*R. tunicae mucosae nonsensoriae s. vomeronasalis distalis*) und tritt am drüsenfreien Zwickel nach Passage eines Kanales im Processus palatinus medialis des Os incisivum von einer Vene und einem Nerven (s.u.) begleitet durch die Fissura palatina. Gaumenseitig stehen die Gefäße mit den Vasa palatina majora in Verbindung (*Vasa anastomotica cum vasis palatinis majoribus*) und verzweigen sich mit dem Nerven und den Venen nach rostral in der Gaumenschleimhaut (*Rr. palatini*).

Die distale Ast für das Organ tritt nach Passage der Anhangsdrüsen in die Lamina propria der Tunica mucosa nonsensoria und versorgt neben den dorsalen und ventralen Drüsen diese mit 2 Ästen. Die Gefäße sind in der Lamina propria in verschiedenen Lagen angeordnet (vergl. [Abb. 4](#)). Am epithelfernsten bilden die Arterien und Venen die äußere Lage, die Kapillaren die epithelnahe innere Lage. Zwischen beiden befinden sich die Arteriolen, Venulen und Lymphgefäße.

Die beiden Arterien des ventralen Astes befinden sich, von der Organkapsel durch die Drüsen getrennt, weit lateral in der Mitte der Wand ([Abb. 22](#)). Es sind auch einige arterio-venöse Brücken Anastomosen in der Wand ([Abb. 4](#)) sowie hinter dem Ende des häutigen Schlauches ([Abb. 22](#)) vorhanden. Darüber hinaus kommen arterielle Sperreinrichtungen vor ([Abb. 22](#)).

Die Kapillaren bilden in der Lamina propria subepithelial das oben ([b. Lamina propria](#)) beschriebene Netz, welches wie erwähnt mit demjenigen in der Sinneshaut kommuniziert. Sein Blut fließt über nahe der Lamina epithelialis liegende Venulen ab, die ebenfalls, wie beschrieben, mit denjenigen der Sinneshaut kommunizieren (s.o.). Die übrigen Kapillaren münden in tiefer gelegene Venulen, deren Endothel bei kontinuierlicher Basalmembran ebenfalls stellenweise gefenstert ist. Die Venulen konfluieren in ventrodorsale resp. dorsoventrale Richtung und münden auf Höhe der dorsalen resp. ventralen Grenze zur Sinneshaut in weiter lateral in der Wand liegende Venen, die aus der Atemwegsschleimhaut des Nasenseptums sowie aus derjenigen des ventrolateralen Nasenhöhlenbodens kommen. Sie treten über die dorsolaterale und laterale resp. die ventrolaterale und -mediale Wand des Zuganges an das Organ ([Abb. 2,2-2,5](#)) und sind demnach Bestandteil des Venensystems der Atemwegsschleimhaut. Die Venen, die im Bereich des Organes anfangs eine dünne Media aufweisen, vereinigen und verzweigen sich mehrfach unter Vergrößerung ihres Gesamtquerschnittes und Bildung eines Gefäßnetzes. Dieses besteht am Beginn der Sinneshaut aus etwa 9-11 Venen und liegt in der medialen, ventralen, lateralen und dorsolateralen Wand.

Wo die Sinneshaut die mediale Organwand einnimmt, vereinigen sich die Venen in der lateralen Wand zu 5-6 Venen, die zahlreiche Zuflüsse aus den dorsalen und ventralen Drüsenkörpern erhalten, um in ihrem Verlauf zum beschriebenen venösen Schwellpolster aus 3-4 Venen zu konfluieren. Wo dieses mit der Sinneshaut endet, divergieren sie zu einer großkalibrigen und 5-6 kleinkalibrigen Venen. Sie verlassen, von den Arterien begleitet (s.o.), in caudaler Richtung die Lamina propria (*Rr. tunicae mucosae nonsensoriae*), wobei sie abermals zahlreiche Zuflüsse, und zwar aus den Anhangsdrüsen (*Rr. glandularum vomeronasium*), erhalten ([Abb. 2,4 und 2,5](#)). Am drüsenfreien Zwickel wird ihnen Blut aus dem Gaumen rostral der Fissura palatina durch ein durch diese Spalte tretendes Gefäß zugeführt (*Rr. palatini*, s.o.), welches gaumenseitig mit der Vena palatina major in Verbindung steht (*Vasa anastomotica cum vasis palatinis majoribus*). Die genannten Venen, die eine außerordentlich starke Media aufweisen ([Abb. 23](#)), vereinigen sich in ihrem weiteren Verlauf zu einer großkalibrigen, dickwandigen Vene, welche in Arterienbegleitung (s.o.) entlang des Processus palatinus medialis des Os incisivum in caudodorsale Richtung zieht, wobei ihr Kaliber und die Dicke ihrer Media abnehmen. Am Ende des Organes tritt sie als kleinkalibrige, dünnwandige Vene in der Schleimhaut über dem ventralen Rand des Nasenseptums und mündet caudal in die **V. sphenopalatina**.

Der größte Durchmesser der Venen beträgt bei mittlerer Gefäßfüllung etwa 0,2 mm. Der Gesamtquerschnitt des venösen Strombettes ist im Bereich des Organschlauches größtenteils konstant. Nur dort, wo rostral und caudal die Zuflüsse aus den Drüsenkörpern das Strombett erreichen, erweitern sie es. In diesen Abschnitten und auch dort, wo die Venen des Schwellpolsters ([Plexus venosus tumidus](#)) konfluieren, täuschen quergetroffene Mündungsstellen große Venen vor, deren Lumina durch

septenartige Falten mit Endothel bedeckter Muskulatur gebuchtet sind. Venenklappen existieren im rekonstruierten Bereich nicht.

In den **Lymphgefäßen** ([Abb. 23](#)), die in der Lamina propria der Tunica mucosa nonsensoria vor allem nahe dem Kapillarbett subepithelial und zwischen den Drüsenendstücken anzutreffen sind (s.o.), kommen allerdings Klappen vor ([Abb. 24](#)).

Die **Innervation** der Venulen und Venen in der Tunica mucosa nonsensoria erfolgt durch den schon beschriebenen (vide p. 44) Ast des N. pterygopalatinus. Die Synapsen ([Abb. 24](#)) ähneln morphologisch cholinergen, peptidhaltigen und gleichen den schon an den glatten Muskelzellen und Drüsenendstücken beschriebenen. Auch zu den Arterienästen resp. den genannten Sperreinrichtungen ziehen marklose, autonome Fasern desselben Nerven (vergl. [Abb. 22](#)). In der Tunica sensoria übernimmt die Innervation der Gefäße der N. terminalis (s.u.).

D. Die Innervation des Organes

[<zurück zur Übersicht>](#)

Der sensorische Nerv, aus den Neuriten der Sinneszellen bestehend, ist der marklose **N. vomeronasalis**. Er tritt mit 3 Ästen (s.o.) aus dem Organ heraus unter die Schleimhaut des Septum nasi, wo sie sich zu einem einzigen Stamm vereinigen, der durch die Lamina cribrosa in den sog. Bulbus olfactorius accessorius tritt. Dieser Nerv hat mit der Riechschleimhaut in der Nasenhöhle nichts zu tun.

Die beiden Häute in der Organwand werden von zwei unterschiedlichen Nerven getrennt innerviert ([Abb. 2,6 und 2,7](#)). Während dies in der Tunica sensoria samt deren Gefäßen (s.o.) der N. terminalis übernimmt, versorgt die Tunica mucosa nonsensoria der bereits erwähnte Ast des N. pterygopalatinus.

Der **N. terminalis** liegt mit dem N. vomeronasalis in der gleichen Bindegewebshülle. Er enthält neben marklosen auch markarme Fasern, welche auch nach Markscheidenfärbung nur schwer auszumachen sind. Deutlich verfolgbar ist sein Verlauf anhand seines Ganglion terminale ([Abb. 25](#)), welches in Form einzelner, diffus verteilter Ganglienzellen oder kleiner Gruppen von Ganglienzellen caudal des Organes in der Nähe der 3 Äste des Nervus vomeronasalis (s.o.) vorliegt. Der Nerv reicht peripher bis unter das Sinnesepithel und zieht zentralwärts nach Passage der Lamina cribrosa caudal des sog. Bulbus olfactorius accessorius in das Zwischenhirn.

Das genannte Ganglion enthält große und schwach anfärbare multipolare vegetative Ganglienzellen und kleinere, stark anfärbare bipolare resp. pseudounipolare sensible Ganglienzellen ([Abb. 25](#)), die den intraepithelial angetroffenen Ganglienzellen gleichen.

In der Propria der Tunica sensoria sind überwiegend multipolare Ganglienzellen anzutreffen, aus denen auch die genannten Ganglienzellgruppen hauptsächlich bestehen. In diesen liegen sie teils innerhalb, teils außerhalb der Faserbündel, wie die [Abb. 25](#) zeigt. Marklose, offensichtlich postganglionäre vegetative Fasern umspinnen von hier aus die Äste der A. und V. ethmoidalis externa für die Sinneshaut (s.o.). Ein Austausch von Fasern mit dem Ast des N. pterygopalatinus und eine Innervation der Drüsen im Nasenseptum ist nicht zu beobachten. Weiter hirnwärts sind bis zur Lamina cribrosa fast ausschließlich

bipolare Ganglienzellen innerhalb der Nervenfaserbündel zu beobachten. Für den Nervus terminalis gilt ebenfalls, daß er nichts mit der Riechschleimhaut zu tun habe.

Der **Ast des N. pterygopalatinus** aus dem N. maxillaris tritt über die Atemwegsschleimhaut des Nasenseptums in Gefäßbegleitung (s.o.) an das Organ heran und versorgt als gemischter Nerv, sich mit dem Ast der A. sphenopalatina verteilend (s.o.), die Tunica mucosa nonsensoria und die Drüsen des Organes, tritt dann, den Ductus nasopalatinus innervierend, (*Rr. ductus nasopalatini*) durch die Fissura palatina und versorgt auch noch die Schleimhaut des Gaumens rostral dieser Spalte. Auch in seinem Verlauf kommen Ganglienzellen vor ([Abb. 25](#)).

[<zurück zum Inhaltsverzeichnis>](#)

Abbildung 5:

Tunica mucosa sensoria: Anordnung der Zellen des Sinnesepithels.

Dorsale Hälfte der Sinneshaut, Kunststoffeinbettung, Toluidinblau.

Lamina epithelialis:

LA Lagen der Perikarya der Ammenzellen (Epitheliocytyus sustentans);

LS Lagen der Perikarya der Sinneszellen (Epitheliocytyus neurosensorius);

B Basalzelle (Epitheliocytyus basalis);

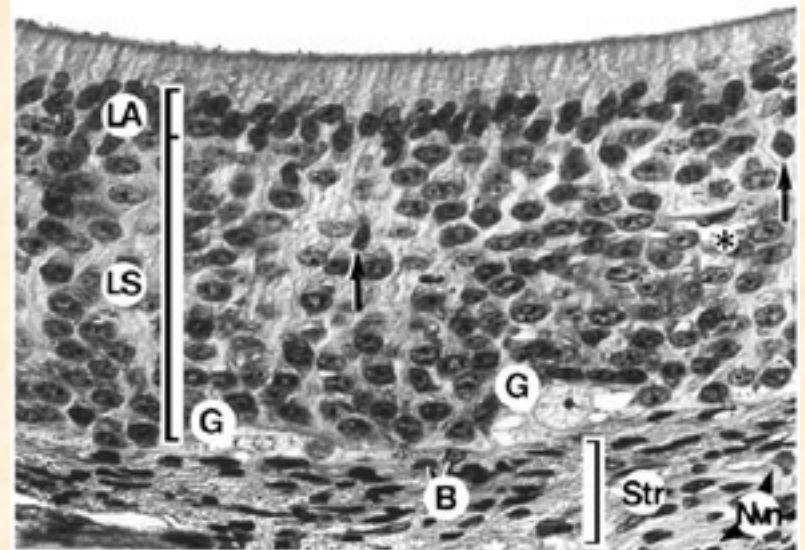
G intraepitheliale multipolare Ganglienzellen des Ganglion terminale.

Lamina propria:

Im Stratum reticulare (**Str**) ist ein Faserbündel (**Nvn**) des N. vomeronasalis (cum nervo terminale) getroffen. Das äußerst zarte Stratum papillare ist durch die in ihm liegende Kapillare (*) kenntlich. ([Kapillaren beim Jungtier vergl. Abb. 4](#)).

[<Abb. 5 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)



30 µm

5

Abbildung 6:

Tunica mucosa sensoria: Anordnung und Gestalt der Zellen des Sinnesepithels, halbschematische graphische Rekonstruktion.

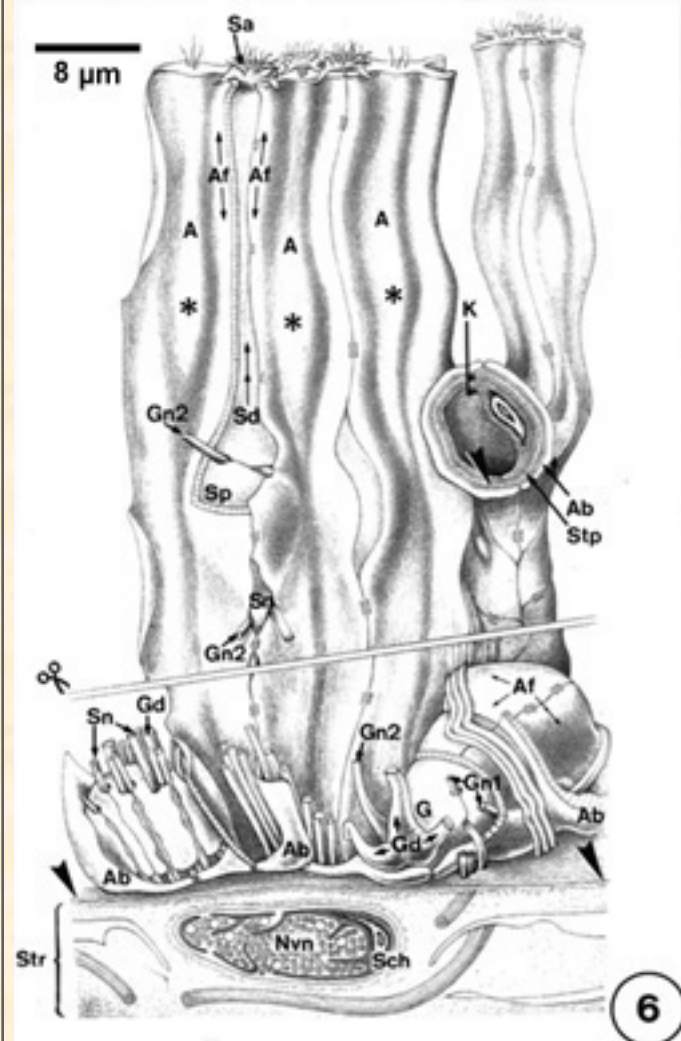
Diese zeigt den apikalen Abschnitt der Lamina epithelialis sowie unterhalb der Trennlinien (=), welche die mittleren und basalen Lagen der Perikaryen der Sinneszellen aussparen, denjenigen nahe der Basalmembran (**Pfeilspitzen**). Unterhalb derselben ist das Stratum reticulare (**Str**) resp. das perikapilläre Stratum papillare (**Stp**) der Lamina propria berücksichtigt. **K** Wand einer Kapillare (Endothel und Basalmembran).

Sp Perikaryon, **Sd** dendritischer Schenkel, **Sa** Apex, **Sn** neuritischer Schenkel einer Sinneszelle.

A Stützzellen mit Fortsätzen (**Af**, die Bedeckung über der bezeichneten Sinneszelle und der multipolaren Ganglienzelle (2. Neuron, **G**) ist gefenstert, s.a. [Abb. 12](#)) und füzchenförmig verbreiterten, der Basalmembran aufsitzenden Basen (**Ab**). Die Lage ihrer Kerne ist durch Sternchen (*) markiert.

B Basalzelle als Gliazelle mit invaginierten neuritischen Schenkeln der Sinneszellen (**Sn**), Dendriten (**Gd**) der Ganglienzellen des N. terminalis sowie Neuriten des 1. Neuron (**Gn1**), welche an den multipolaren Ganglienzellen enden.

Sch Gliazelle der extraepithelialen Abschnitte der genannten Faserbündel (**Nvn**), die den N. vomeronasalis (cum nervo terminale) bilden. **Gn2** Neuriten der multipolaren Ganglienzellen.



[<Abb. 6 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

Abbildung 7:

Tunica mucosa sensoria: Anordnung und Gestalt der Zellen des Sinnesepithels.

Ultradünnschnitt mit Ausschnitten I - III.

(Links) Lamina epithelialis nahe der Epitheloberfläche. **A** Stützzellen, mit degeneriertem Kern (**Stern**); **Sp** Perikarya der Sinneszellen.

(Rechts) Die vergrößerten Ausschnitte I - III zeigen Bereiche zwischen Sinneszellen, in denen die Bedeckung durch Stützzellen resp. deren Fortsätze (**Af**) fehlt, so daß diese sich dort berühren (**Pfeile**):

(**I**) nahe den Apices und (**II**) in Höhe der Perikarya mit den dendritischen Schenkeln (**Sd**) sowie (**III**) mit den Perikarya. - Sich berührende Apices von Sinneszellen zeigt die [Abb. 10](#).

[<Abb. 7 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

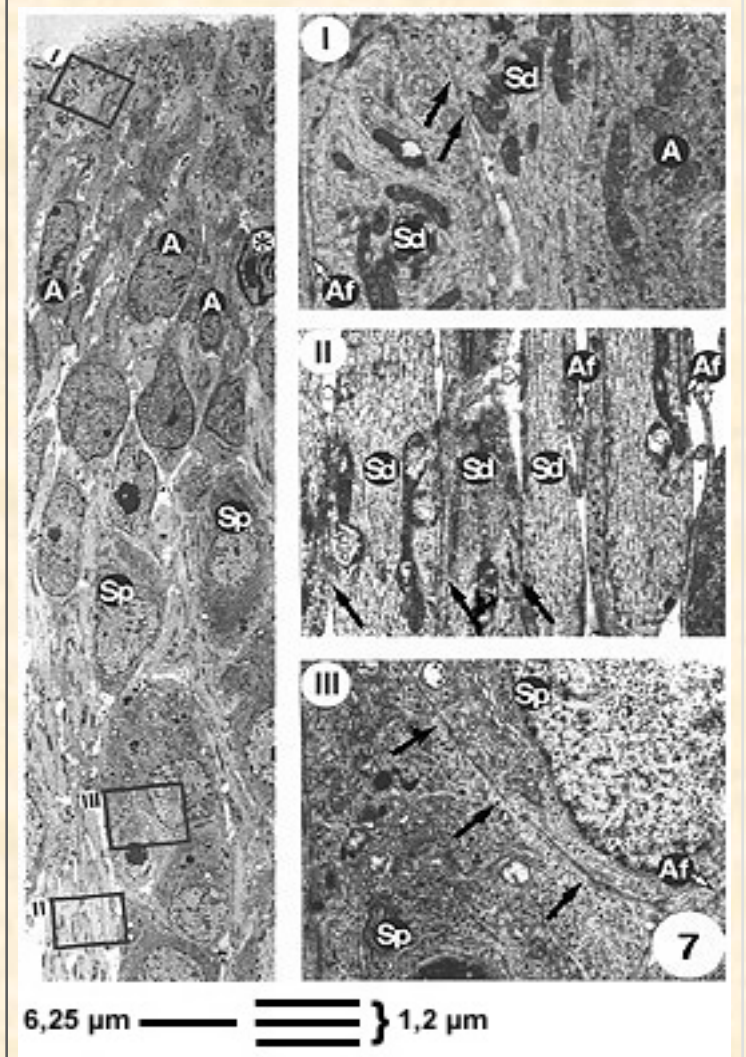


Abbildung 8:

Tunica mucosa sensoria: Sinneszellen: Verteilung der Zellorganellen und Endigungen von Nervenfasern.

(Links) Halbschematische graphische Rekonstruktion einer Sinneszelle mit nahe der Epitheloberfläche liegendem Perikaryon.

Der dementsprechend lange neuritische Schenkel ist aus Platzgründen zwischen den Trennlinien (=) gekürzt (in der gegebenen Vergrößerung mißt die im Epithel etwa 120 µm hohe Zelle etwa 40,8 cm!). Mit der Sinneszelle in Kontakt tretende Neuriten der multipolaren Ganglienzellen (2. Neuron) des N. terminalis kommen nahe deren dendritischem Schenkel (I) sowie an deren neuritischem Schenkel (II) vor.

Rechts sind die Situationen I und II in Ultradünnschnitten dokumentiert.

Gn2 Neuriten der multipolaren Ganglienzellen; **Sp** Perikaryon einer Sinneszelle, **Sn** neuritischer Schenkel einer Sinneszelle; **Af** Fortsätze der Stützzellen.

[<Abb. 8 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

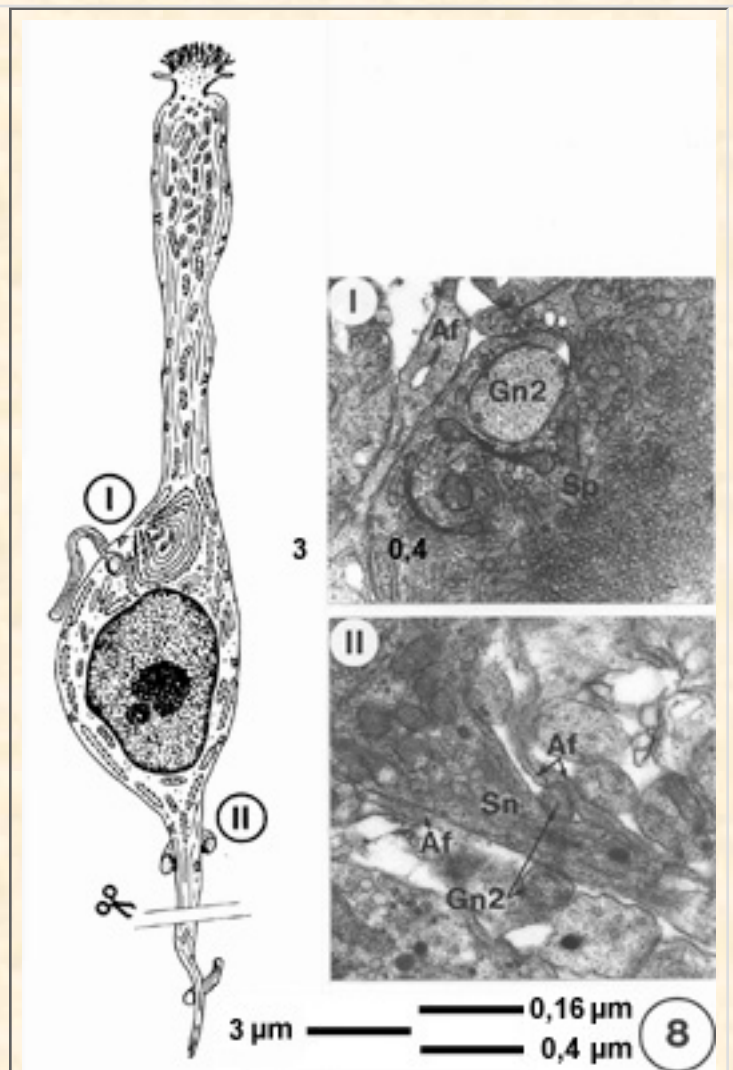


Abbildung 9:

Tunica mucosa sensoria: Sinneszellen: Zellorganellen im Perikaryon auf der dendritischen Seite.

Ultradünnschnitte.

(Oben) Zellorganellen im Zytoplasma: **geR** und **reR** glattes und rauhes endoplasmatisches Retikulum und **Tv** Transfervesikel; **GK** Golgi - Komplexe und die ihnen entstammenden Exportvesikel (**Ev**), Antennenvesikel (**Av**) und Lysovesikel (**Lv**). **Li** Lipofuscingranula.

(Unten) Links in einer Zelle die Anordnung des endoplasmatischen Retikulums in konzentrischen Bögen um zentral gelegene Mitochondrien (**Stern**).

Rechts die an die Membranen solcher Zisternenstapel resp.den interzisternalen Raum (**Pfeile**) gebundene PTS - positive Reaktion.

[<Abb. 9 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

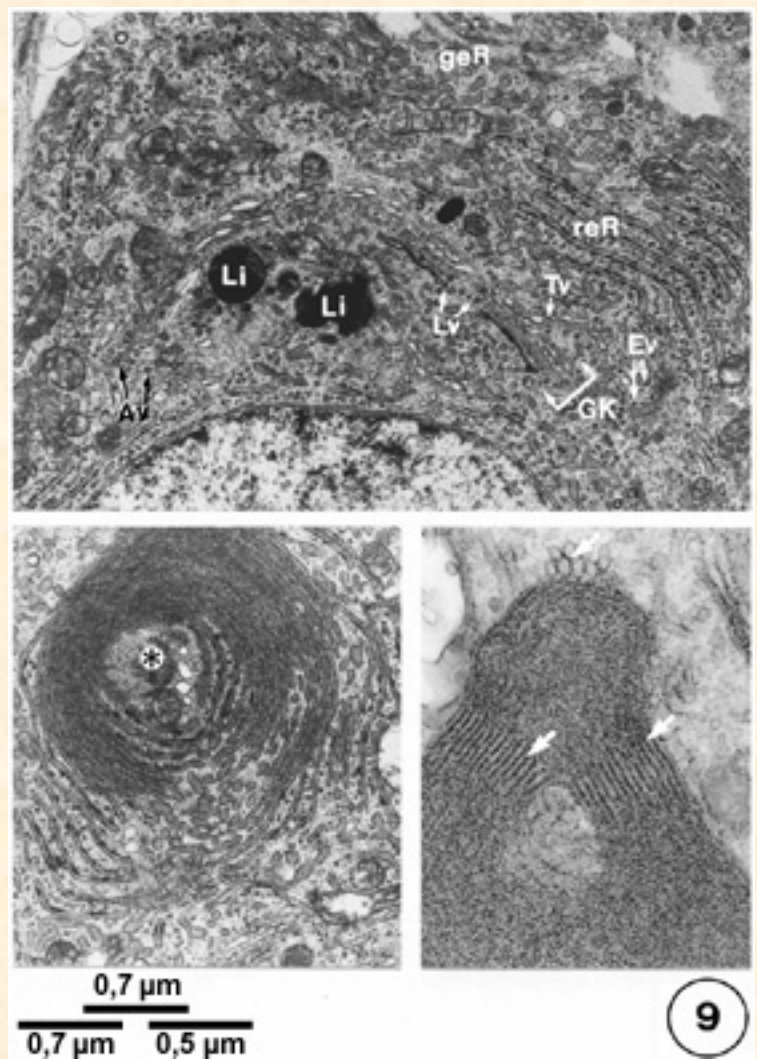


Abbildung 10:

Tunica mucosa sensoria: Gestalt und Zellorganellen der Apices sowie apikalen Abschnitte der dendritischen Schenkel der Sinneszellen und der Stützzellen.

Ultradünnschnitte, von dem in der Mitte gezeigten Ausschnitte unten links (I) und rechts (II).

(Oben) Apices der Sinneszellen (**Sa**) tragen einen Besatz aus schlanken (**M1**) und dickeren (**M2**) Mikrovilli, Apices der Stützzellen (**A**) weisen ausschließlich schlanke Mikrovilli (**M**) in geringerer Anzahl auf.

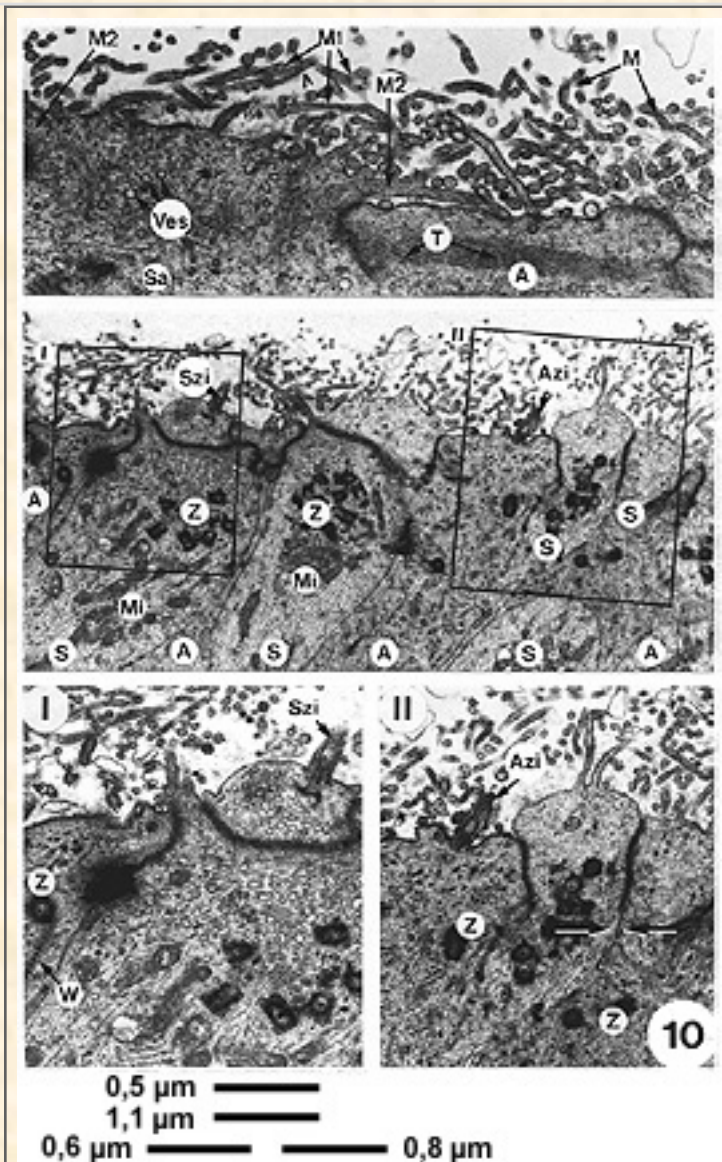
Ves Vesikel mit gering bis mittelgradig elektronendichtem Inhalt im Sinneszellapex.

T Tonofilamente der Stützzelle zwischen den Haftplatten der Schlußleisten in Höhe ihres gürtelförmigen Wulstes.

Eine Zilie auf einer Sinneszelle (**Szi**, Mitte und unten links) wurde angetroffen. Zilien auf Stützzellen (**Azi**, Mitte und unten rechts) kommen selten vor.

(Mitte) Apikale Abschnitte der dendritischen Schenkel der Sinneszellen (**S**) mit zahlreichen Zentrosomata mit Satelliten (**Z**) oberhalb einer Mitochondrienansammlung (**Mi**). **A** hier: apikale Abschnitte der Stützzellen.

(Unten) Links und rechts apikale Abschnitte der Stützzellen mit Zentrosomata und Satelliten (**Z**) in geringerer Anzahl. Wurzelfasern (**W**) kommen vor, die auch in den Sinneszellen anzutreffen sind (s. Abb. 11). Rechts wird gezeigt, daß auch deren Apices sich berühren können (**Pfeile**, vergl. [Abb. 7](#)).



[<Abb. 10 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

Abbildung 11:

Tunica mucosa sensoria: Apikale Abschnitte der dendritischen Schenkel der Sinneszellen sowie Basalzellen.

Ultradünnschnitte.

(Oben) Auch in den Sinneszellen gibt es hier Wurzelfasern (**W**), neben Tubulusanordnungen vom 9+2-Typ ohne Satelliten (**Pfeil**), die apikal der Zentrosomenansammlung liegend Anschnitten intracellulärer Abschnitte von Zilienschäften gleichen.

(Unten) Links Basalzelle als Gliazelle mit invaginierten Nervenfortsätzen nahe der Basalmembran (**Pfeilspitze**). Rechts fortsatzarme Basalzelle ohne Invaginationen nahe der Basalmembran (**Pfeilspitze**) in Mitose.

[<Abb. 11 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

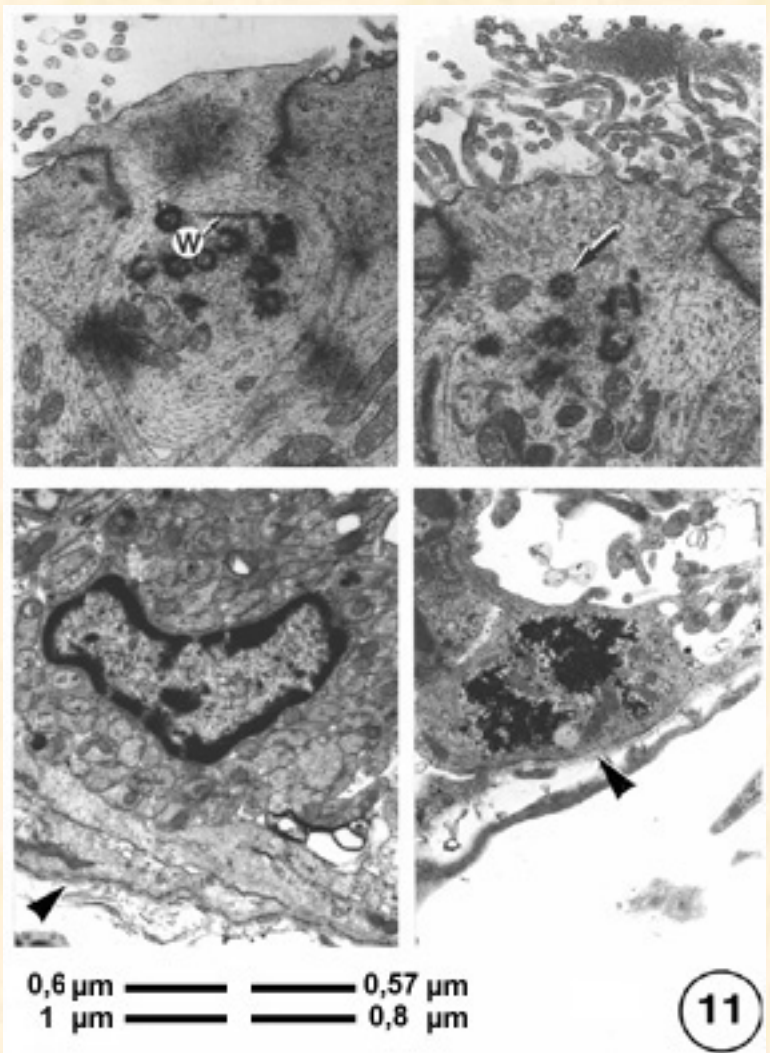


Abbildung 12:

Tunica mucosa sensoria: Perikaryon multipolarer Ganglienzellen.

Ultradünnschnitt (nach PTS - Reaktion). Links zweifacher Anschnitt eines um die Basis einer Stützzelle (**Ab**) gewundenen Perikaryon einer multipolaren Ganglienzelle (**G**), rechts Ausschnitte I - III.

(Links) Die Ganglienzelle mit euchromatinreichem Kern (**Nu**) ist von der Basalmembran, deren Lage durch die **Pfeilspitzen** gekennzeichnet ist, und von den Sinneszellen (ein Perikaryon = **Sp**) durch die Basen der Stützzellen (**Ab**) resp. deren Fortsätze (**Af**) getrennt (s.a. [Abb. 6](#)). **B** Basalzellen als Gliazellen mit invaginierten Nervenfasern, welche in dieser Weise gebündelt (**iNb**) bis zur Basalmembran von Stützzellfortsätzen umgeben sind.

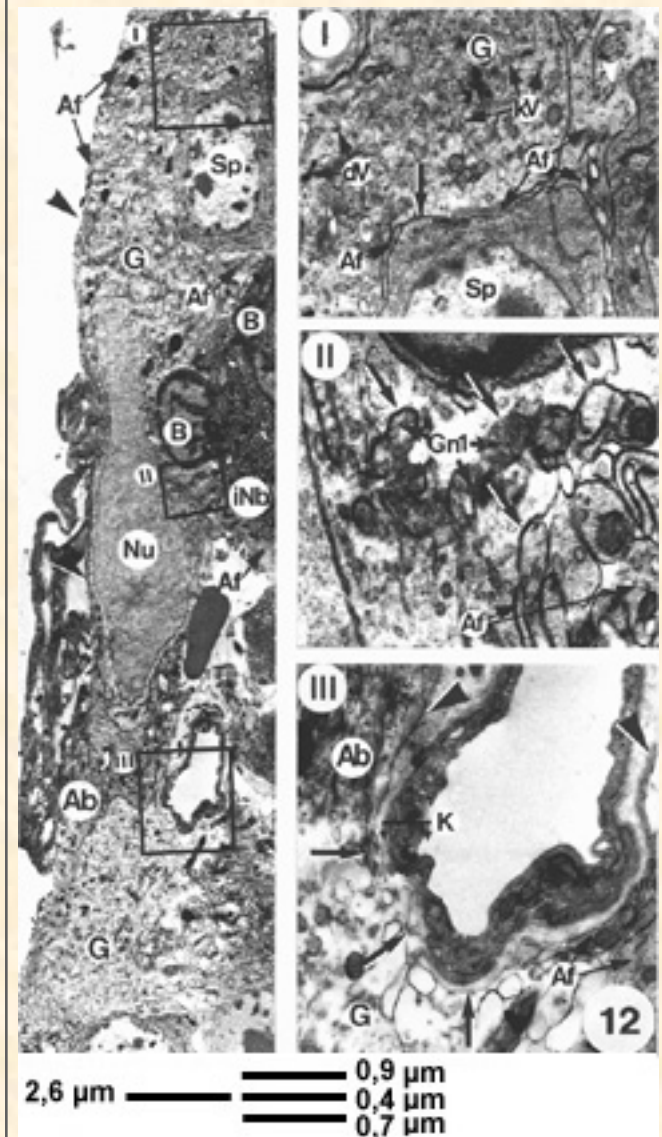
(Ausschnitte rechts) Die Bedeckung der Ganglienzelle ist unvollständig. An den mit **Pfeilen** gekennzeichneten Stellen grenzt das Perikaryon der Ganglienzelle (**G**) von Stützzellfortsätzen (**Af**) resp. deren Basen (**Ab**) unbedeckt

I. direkt an das Perikaryon der Sinneszelle (**Sp**),

II. an einem dem Perikaryon der Ganglienzelle anliegenden oder dieses tief invaginierenden Neuriten (**Gn1**) der intraepithelialen Nervenfaserbündel und

III. an eine jenseits der Basalmembran des Sinnesepithels (**Pfeilspitze**) liegende bindegewebsarme Propriapapille mit Kapillare (deren Wand = **K**).

Im Zytoplasma der Ganglienzelle sind nur einzelne Vesikel mit elektronendichten Zentrum (**dV**) und solche mit gering elektronendichtem Inhalt (**kV**) anzutreffen (**I**). Anzeichen für eine Neurosekretion fehlen.



[<Abb. 12 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

Abbildung 13:

Tunica mucosa sensoria: Nervenfortsätze multipolarer Ganglienzellen.

Oben und unten rechts Ultradünnschnitte, unten links Ausschnitt I des Schnittes oben.

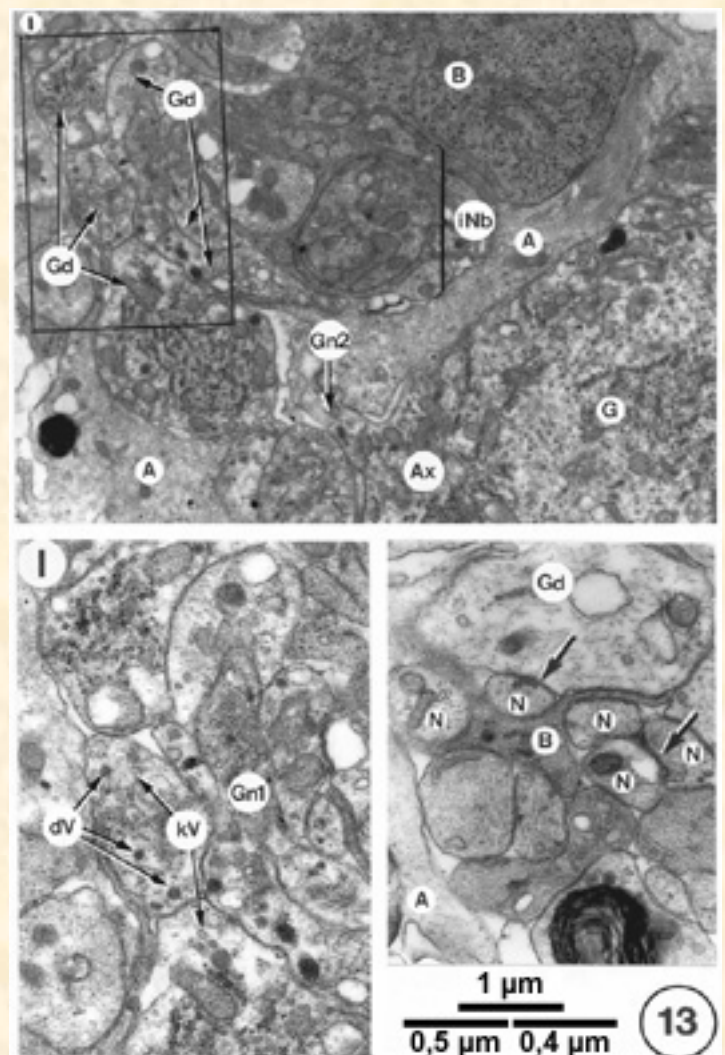
(Oben) Dendriten (**Gd**), die vom Perikaryon einer multipolaren Ganglienzelle (**G**) ausgehen, und gewunden mit einem intraepithelialen Nervenfaserbündel (**iNb**) in Verbindung stehen.

Ax Axonhügel mit abgehendem Neuriten (**Gn2**). **A** Stützzelle; **B** Basalzelle.

(Unten) Links im Ausschnitt I Synapse eines dem Nervenfaserbündel entstammenden Neuriten (**Gn1**), die morphologisch cholinergen gleichen, mit einem dieser Dendriten.

Die Dendriten weisen wie das Perikaryon der Ganglienzelle einzelne Vesikel mit elektronendichten Zentrum (**dV**) und solche mit gering elektronendichtem Inhalt (**kV**) auf.

(Unten) Rechts zeigt der Schnitt eines intraepithelialen Nervenfaserbündels, daß auch in deren Verlauf solche Dendriten (**Gd**) und Neuriten (**N**) sowie auch zwei Neuriten beieinanderliegen, wobei stellenweise der Interzellularspalt bei verdickten Membranen sehr eng ist (**Pfeile**).



[<Abb. 13 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

Abbildung 14:

Tunica mucosa sensoria: Perikaryon multipolarer Ganglienzellen und pseudouni- resp. bipolarer Ganglienzellen.

Ultradünnschnitte.

(Oben) Tangentialschnitt durch eine multipolare Ganglienzelle nahe ihrem Kernpol mit Dendriten.

Nu Kern, **Gd** Dendriten der Ganglienzelle; **iNb** intraepitheliales Nervenfaserbündel; **Ab** Basen der Stützzellen,

Af Fortsätze der Stützzellen; **Pfeile**: an der Ganglienzelle endende Neuriten der Nervenfaserbündel; **Pfeilspitze**: Basalmembran des Sinnesepithels.

(Unten) Pseudounipolare Ganglienzelle (**Nu** = ihr Kern) nahe einem intraepithelialen Nervenfaserbündel (**iNb**).

Die Bedeckung durch die Stützzellen (**Ab** Basis resp. **Af** Fortsätze) ist vollständig. Vesikel mit im Zentrum elektronendichtem Inhalt fehlen. **Gn** neuritischer Fortsatz der Ganglienzelle; **Pfeilspitze**: Basalmembran des Sinnesepithels.

[<Abb. 14 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

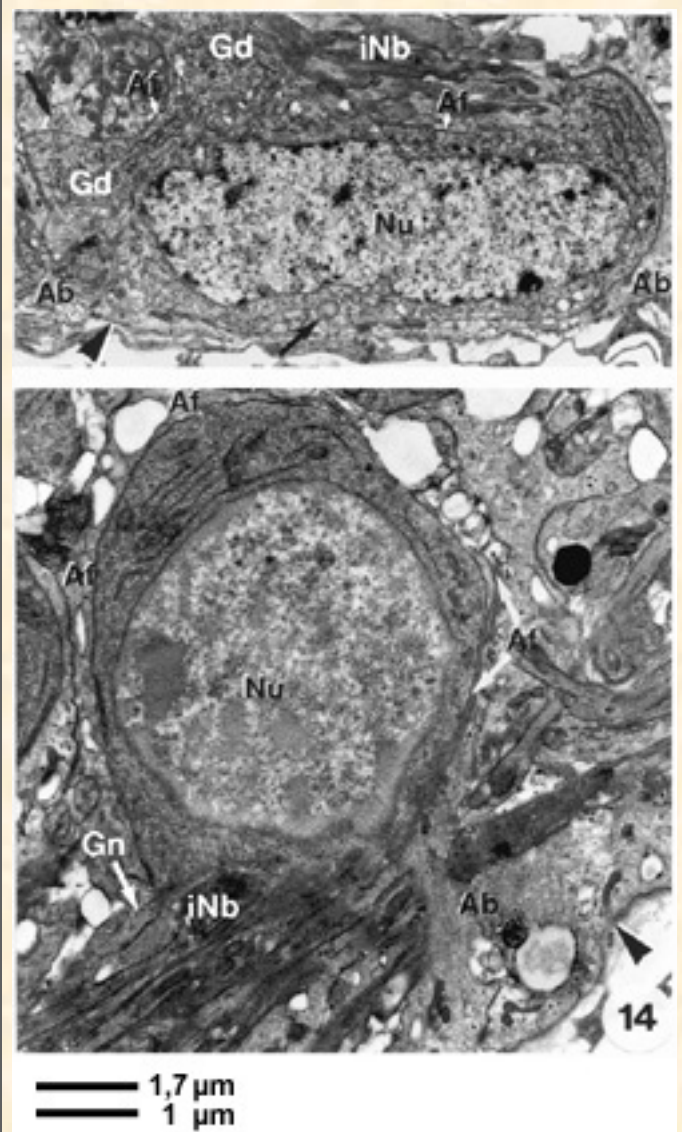


Abbildung 15:

Tunica mucosa sensoria: Stratum papillare laminae propriae und extraepitheliale Faserbündel des N. vomeronasalis (cum nervo terminale) im Stratum reticulare laminae propriae.

Ultradünnschnitte.

(Oben) In der zarten Propriapapille, die durch eine Basalmembran (**Pfeilspitzen**) vom Sinnesepithel abgegrenzt ist, finden sich um die Kapillare (**End** = Endothelzelle), die ebenfalls von einer Basalmembran eingehüllt ist, kollagene Fasern und die Ausläufer weniger Fibrozyten (**F**).

Ab Basen der Stützzellen, die eine Decke über der Basalmembran des Sinnesepithels bilden;

Sp Perikaryon einer Sinneszelle, deren Dendriten (**Sd**) von Stützzellfortsätzen (**Af**) umgeben sind.

(Unten) Extraepitheliales Nervenfaserbündel im Stratum reticulare laminae propriae. In ihm sind die Fasern zu mehreren gemeinsam marklos von der Schwannschen Zelle (**Sch**) umgeben. Neben Neuriten der Sinneszellen und der Ganglienzellen kommen auch Dendriten der Letztgenannten vor (**Gd**).

[<Abb. 15 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

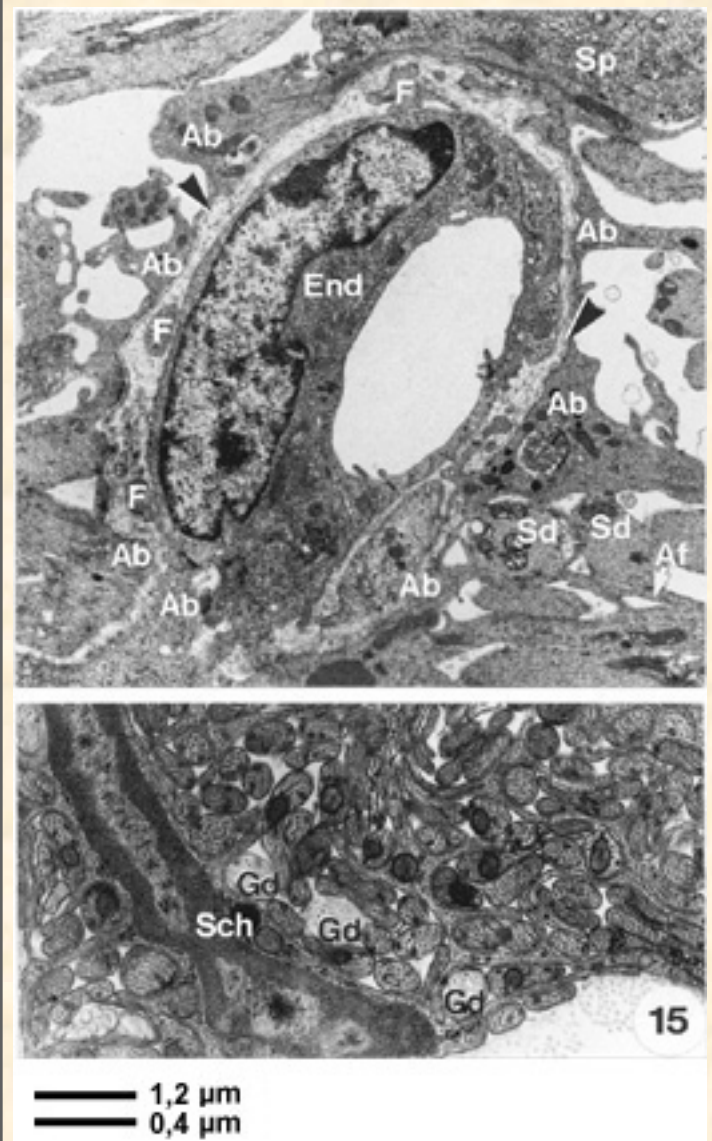


Abbildung 1: Lage des JACOBONschen Organes im Cavum nasi proprium.

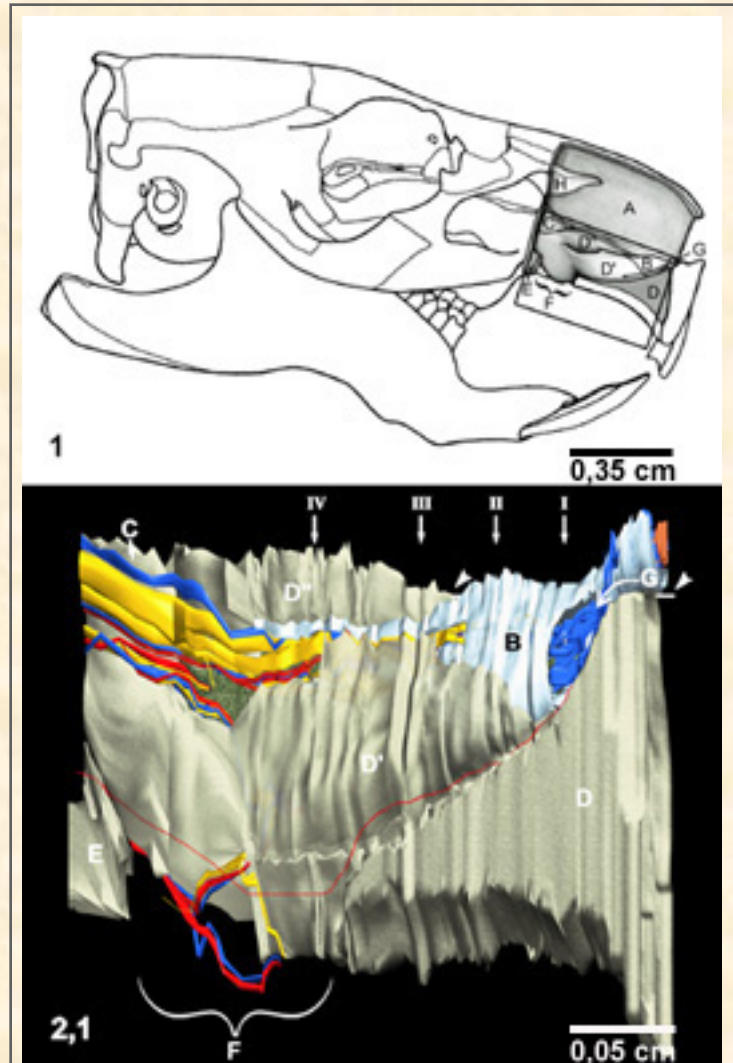
Schematische Darstellung am Schädel des Meerschweinchens, dessen rechte Nasenhöhle durch Paramedianschnitt eröffnet ist. Von dem markierten Bereich, in dem das JACOBSONsche Organ liegt, wurde aus einer Querschnittsserie die in Abbildung 2 dargestellte computergraphische Rekonstruktion angefertigt.

A Cartilago septi nasi (Pars ethmoidea septi nasi); **B** Cartilago paraseptalis; **C** Vomer; **D** Os incisivum (Processus palatinus medialis nach VOIT, 1909b), **D'** Knochenlamelle, mit ihm verbunden lateral dem Organ anliegend, **D''** Pars incisiva septi nasi; **E** Maxilla; **F** Fissura palatina; **G** Meatus nasi ventralis; **H** Concha nasalis dorsalis.

Abbildung 2: JACOBSONsches Organ des Meerschweinchens.

Fotografische Darstellungen der computergraphischen Rekonstruktion des rechten Organes eines erwachsenen Tieres. In allen Ansichten (Abb. 2,1 - 2,7) kennzeichnen gleichermaßen folgende Farben die Strukturen:

Sandgrau	Ossa faciei;
hellblau	Cartilago paraseptalis;
orangefarben	Aditus vomeronasalis (Lamina epithelialis der kutanen Schleimhaut);
gelb	Tunica mucosa sensoria (Lamina epithelialis) und alle Nerven;
grauweiß	Tunica mucosa nonsensoria (Lamina epithelialis);
grün	Glandulae vomeronasales dorsales, ventrales et caudales;
rot resp. blau	Arterien resp. Venen.



Die Laminae propriae mit den Leitungsstrukturen und Wanddrüsen sind durch den Raum zwischen den Laminae epitheliales und der Cartilago paraseptalis resp. den Anhangsdrüsen repräsentiert.

Abbildung 2,1: JACOBSONSches Organ in situ,

Nasenschleimhaut über dem Organ und den umliegenden Knochen des Gesichtsschädels sowie Ductus nasopalatinus abgetragen. Die Abbildung entspricht dem in Abb. 1 markierten Bereich, die Cartilago septi nasi ist entfernt, die Lage ihrer ventralen Kante wird durch eine weiße Linie markiert (**Pfeilspitze**). Die **rote Linie** gibt die Grenze zwischen dem von Atemwegsschleimhaut ausgekleideten Nasenhöhlenboden und dem kutane Schleimhaut tragenden, trichterförmigen Ductus nasopalatinus ("Ductus incisivus", NAV, 1994) an. Die **römischen Ziffern** markieren die Lage der in [Abbildung 3](#) wiedergegebenen Querschnittsbilder. Beschriftung der Stützelemente s. Abbildung 1.

[<Abb. 1/2,1 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

Abbildung 2,2 resp. 2,3:

Lateral- resp. Medialansicht des Organes samt Leitungsstrukturen nach Entfernung der umliegenden Knochen des Gesichtsschädels.

- | | |
|--------------------------|---|
| B | Cartilago paraseptalis (hellblau); |
| a | Aditus vomeronasalis (Lamina epithelialis der kutanen Schleimhaut; orangefarben); |
| b | Tunica mucosa sensoria (Lamina epithelialis; gelb); |
| c (Abb. 2,4 -2,7) | Tunica mucosa nonsensoria (Lamina epithelialis; grauweiß); |
| d | Glandulae vomeronasales dorsales, ventrales et caudales (grün). |

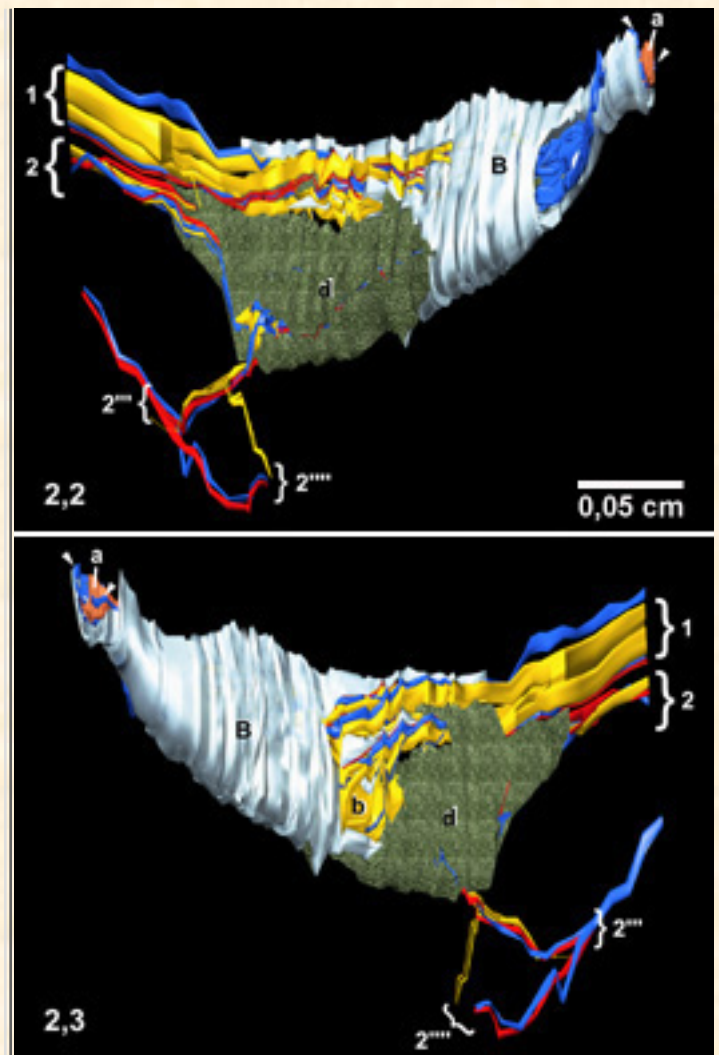
1 Ramus a. ethmoidalis externa (rot; A. vomeronasalis),
 Ramus v. ethmoidalis externa (blau; V. vomeronasalis) et
 Rami n. vomeronasalis cum nervo terminale (gelb).

2 Ramus a. sphenopalatinae (rot; A. nasopalatina),
 Ramus v. sphenopalatinae (blau; V. nasopalatina) et
 Ramus n. pterygopalatini (gelb; N. nasopalatinus).

Die an die Tunica mucosa nonsensoria tretenden Venen der Atemwegsschleimhaut der Nasenhöhle, die caudal desselben in diese Vene münden, sind hier durch **Pfeilspitzen** markiert.

2''' Vasa anastomotica cum vasis palatinis majoribus (rot, blau) der Rami a. et v. sphenopalatinae et Rami ductus nasopalatini (gelb) des Ramus n. pterygopalatini;

2'''' Rami palatini der Rami a. et v. sphenopalatinae (rot, blau) et n. pterygopalatini (gelb).



[<Abb. 2,2/2,3 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

Abbildung 2,4 resp. 2,5:

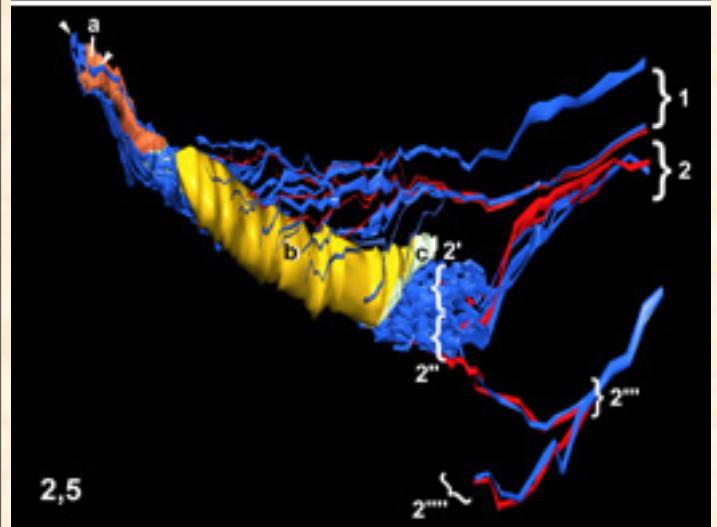
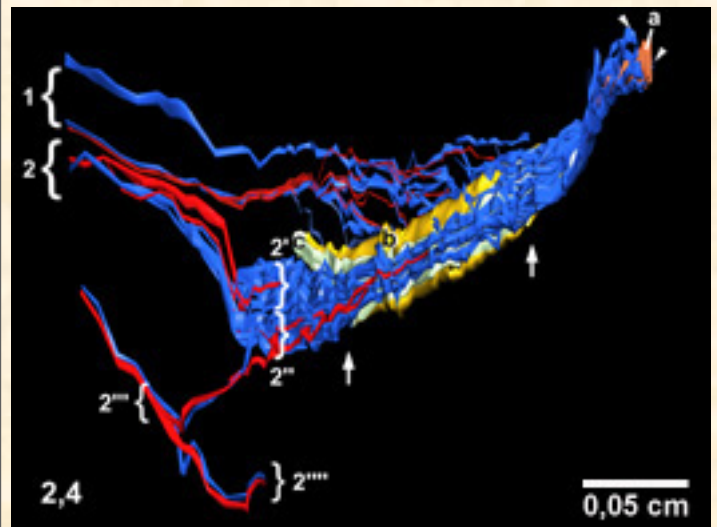
Lateral- resp. Medialansicht der Gefäßverläufe im Organ nach Entfernung der Kapsel, der Wand- und Anhangsdrüsen sowie der Nerven.

- a** Aditus vomeronasalis (Lamina epithelialis der kutanen Schleimhaut; orangefarben);
- b** Tunica mucosa sensoria (Lamina epithelialis; gelb);
- c** Tunica mucosa nonsensoria (Lamina epithelialis; grauweiß).

- 1** Ramus a. ethmoidalis externa (rot; A. vomeronasalis) et Ramus v. ethmoidalis externa (blau; V. vomeronasalis).
- 2** Ramus a. sphenopalatinae (rot; A. nasopalatina) et Ramus v. sphenopalatinae (blau; V. nasopalatina).

Die an die Tunica mucosa nonsensoria tretenden Venen der Atemwegsschleimhaut der Nasenhöhle (blau), die caudal des Organes in diese Vene münden, sind hier durch **Pfeilspitzen** markiert. Die Ausdehnung des venösen Schwellgewebes (Plexus venosus tumidus) in der Lamina propria ist durch **Pfeile** markiert.

- 2'** Rami glandularum vomeronasaliu caudalium (rot, blau) der Rami a. et v. sphenopalatinae;
- 2''** Rami tunicae mucosae nonsensoriae (rot, blau) der Rami a. et v. sphenopalatinae;
- 2'''** Vasa anastomotica cum vasis palatinis majoribus (rot, blau);
- 2''''** Rami palatini (rot, blau) der Rami a. et v. sphenopalatinae.



[<Abb. 2,4/2,5 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

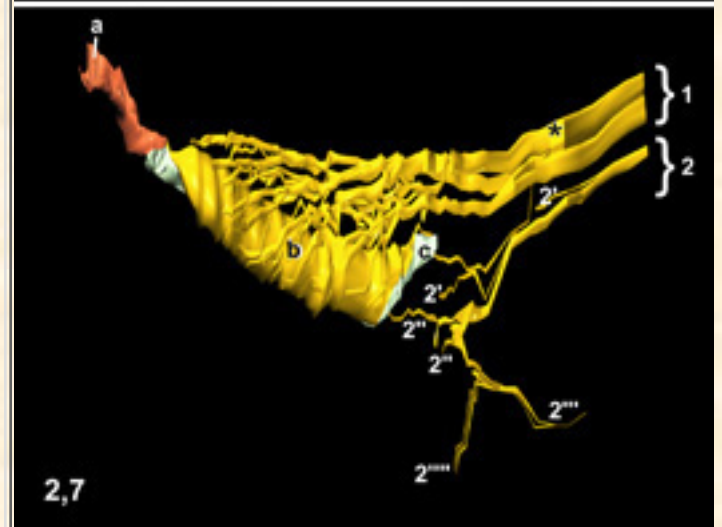
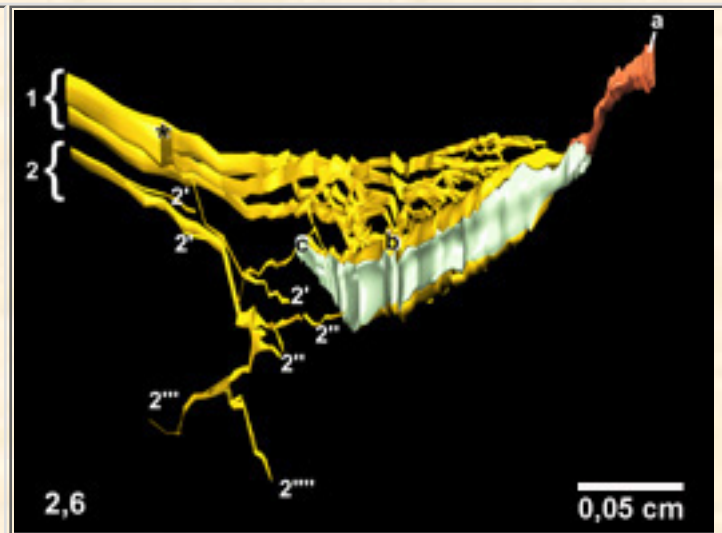
Abbildung 2,6 resp. 2,7:

Lateral- resp. Medialansicht der Nerven aufzweigung im Organ nach Entfernung der Kapsel, der Wand- und Anhangsdrüsen sowie der Gefäße.

- a** Aditus vomeronasalis (Lamina epithelialis der kutanen Schleimhaut; orangefarben);
- b** Tunica mucosa sensoria (Lamina epithelialis; gelb);
- c** Tunica mucosa nonsensoria (Lamina epithelialis; grauweiß).

Beachte die Vorwölbung der L. epithelialis tunicae mucosae nonsensoriae gegen das Lumen des Organes im Bereich des venösen Schwellgewebes (Plexus venosus tumidus, vergl. Abb. 2,4).

- 1** Rami n. vomeronasalis cum nervo terminale (gelb).
Die Lage der größten Zellansammlung des Ganglion terminale ist hier durch einen Stern (*) markiert.
- 2** Ramus n. pterygopalatini (gelb; N. nasopalatinus);
- 2'** Rami glandularum vomeronasaliu (gelb);
- 2''** Rami tunicae mucosae nonsensoriae (gelb);
- 2'''** Rami ductus nasopalatini (gelb);
- 2''''** Rami palatini (gelb) des Ramus n. pterygopalatini.



[<Abb. 2,6/2,7 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

Abbildung 3:

Querschnittsbilder des Organes in situ.

Die Lage der Querschnitte der Nr. I - IV ist in der [Abb. 2,1](#) (römische Ziffern) eingezeichnet.

Kunststoffschnitte, Hämatoxylin-Eosin.

(Legende in Anlehnung an Abb. 1 und 2:)

A Cartilago septi nasi (Pars ethmoidea septi nasi); **B** Cartilago paraseptalis; **D** Os incisivum (Processus

palatinus medialis nach VOIT, 1909b); **D'** Knochenlamelle, die mit diesem Knochen verbunden lateral dem Organ anliegt, **D''** Pars incisiva septi nasi; **G** Meatus nasi ventralis; **F/ I** Fissura palatina mit anliegendem rostralen Winkel des Ductus nasopalatinus ("Ductus incisivus", NAV, 1994).

- a** (Abb. 2,2-2,7) Aditus vomeronasalis (Lamina epithelialis der kutanen Schleimhaut);
- b** Tunica mucosa sensoria (Lamina epithelialis);
- c** Tunica mucosa nonsensoria (Lamina epithelialis);
- d** Glandulae vomeronasales dorsales, ventrales et caudales;
- d'** Ductus interlobares der caudalen Anhangsdrüsen (s. IV).

Die Venen des venösen Schwellgewebes (Plexus venosus tumidus) in der Lamina propria der Tunica mucosa nonsensoria, die für deren Vorwölbung verantwortlich zeichnen, sind durch Kreuze (+) markiert (s. II u. III).

[<Abb. 3 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

[<Abb. 1, Abb. 20, Abb. 23>](#)

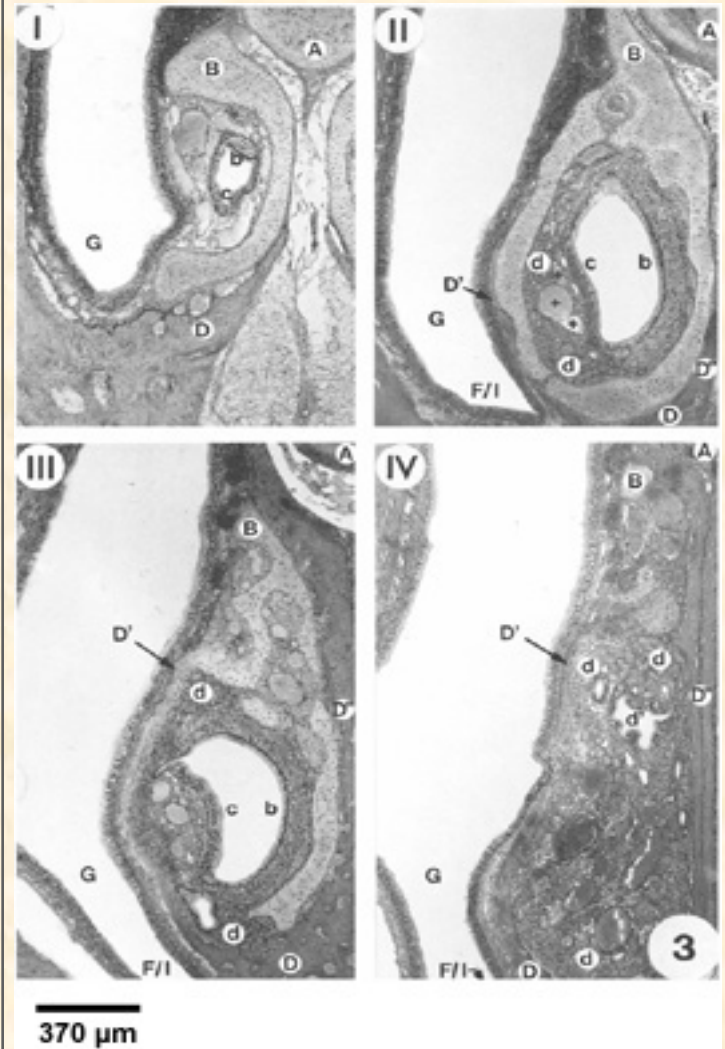


Abbildung 4:

Organ eines Jungtieres (2 d) in situ.

Die Lage des Querschnittes entspricht derjenigen, die im Querschnittsbild 3, III des Organes des erwachsenen Tieres wiedergegeben ist (s. o., etwa in der Organmitte).
Paraffineinbettung, Resorcinfuchsin n. WEIGERT/ Kernechtrot.

(Legende in Anlehnung an Abb. 1 und 2:)

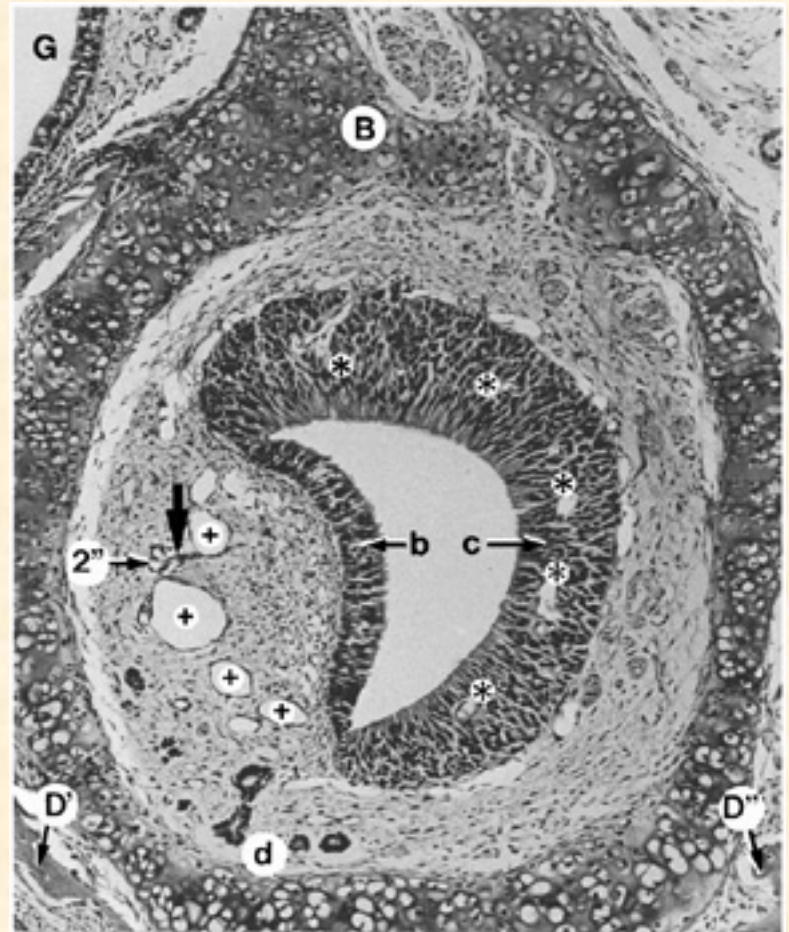
Die Cartilago paraseptalis (**B**) ist hier im Gegensatz zu derjenigen beim erwachsenen Tier vollständig geschlossen. Die Drüsen (**d**, hier: Glandulae vomeronasales ventrales) sind noch spärlich ausgebildet (vergl. [Abb. 18](#)). Die innerhalb des Stratum papillare der Lamina propria das Epithel der Sinneshaut durchziehenden Kapillaren (*) sind beim Jungtier (2 d) zahlreicher als beim erwachsenen (vergl. Abb. 3 und [Abb. 5](#)).

(**D** Os incisivum; Processus palatinus medialis nach VOIT, 1909b:) **D'** Knochenlamelle, mit ihm verbunden lateral dem Organ anliegend, **D''** Pars incisiva septi nasi. **G** Meatus nasi ventralis.

b Tunica mucosa sensoria (Lamina epithelialis);

c Tunica mucosa nonsensoria (Lamina epithelialis).

Die Venen des venösen Schwellgewebe (Plexus venosus tumidus), die für die Vorwölbung der lateralen Tunica mucosa nonsensoria verantwortlich sind, sind durch Kreuze (+) markiert. Die Gefäße sind in verschiedenen Lagen angeordnet, wobei die Rami tunicae mucosae nonsensoriae (**2''**) Rami a. sphenopalatinae (A. nasopalatina) am epithelfernsten liegen. Der **Pfeil** bezeichnet eine arterio-venöse Anastomose ([s. a. Abb. 22](#)).



120 μm

4

[<Abb. 4 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

Abbildung 16:**Tunica mucosa nonsensoria: Lamina epithelialis.**

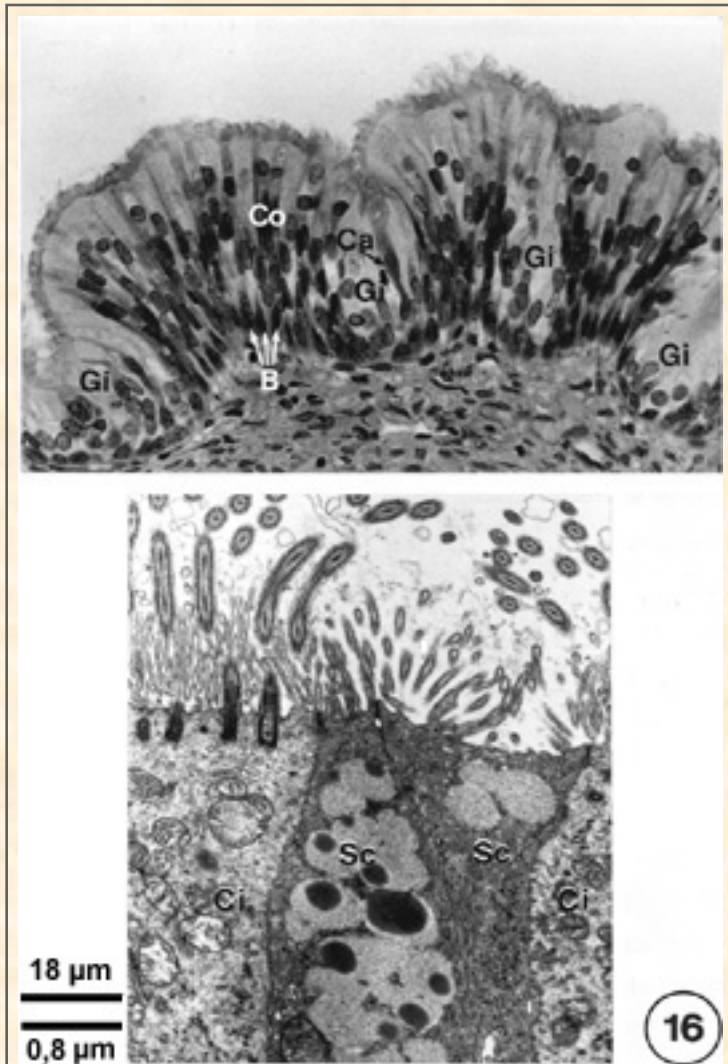
Oben Kunststoffschnitt (adultes Tier), Toluidinblau; unten Ultradünnschnitt.

(Oben) Lamina epithelialis: Basalzellen (**B**, Epitheliocytus basalis) und hochprismatischen Zellen (**Co**, Epitheliocytus columnaris). **Gi** intraepitheliale Drüsen (Glandula intraepithelialis, Halsbereich) mit schlanken Becherzellen (**Ca**, Exocrinocytus caliciformis), welche nur in diesen vorkommen.

(Unten) Unter den hochprismatischen Zellen existieren Flimmerzellen (**Ci**, Epitheliocytus ciliatus) und sezernierende Zellen (**Sc**, Epitheliocytus secretorius).

[<Abb. 16 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

**Abbildung 17:****Tunica mucosa nonsensoria: Lamina propria.**

Links Paraffinschnitt, Resorchinfuchsin nach WEIGERT/ Kernechtrot; rechts oben Semidünnschnitt, Toluidinblau; rechts unten Ultradünnschnitt.

(Links) Der Querschnitt nahe dem Organende zeigt das elastische Netz (**Stern**) der Lamina fibroelastica (**Lf**), welches nur in der Tunica mucosa nonsensoria (**Tn**) ausgebildet ist. Die elastischen Fasern setzen sich an der Grenze zur Sinneshaut (Tunica mucosa sensoria, **Ts**) auf die großen Ausführungsgänge der Drüsen und die subepithelialen Endstücke fort (**Pfeile**).

(Rechts oben) Glatte Muskelfasern (**gM**), welche auch zwischen den Venen anzutreffen sind (s. [Abb. 23](#)), als dicke Lage um einen interlobulären Ausführungsgang (**D1**) nahe seiner Mündung in einen interlobulären Ausführungsgang (**D2**) der caudalen Anhangsdrüsen. **Npt** Ast des N. pterygopalatinus.

(Rechts unten) Synapsen markloser Fasern dieses Nerven an einer glatten Muskelfaser (**gM**), die gering bis mittelgradig elektronendichte Transmitterorganellen (**kT**) sowie einzelne solche mit im Zentrum elektronendichten Inhalt (**dT**) aufweisen und morphologisch cholinergen peptidhaltigen ähneln.

[<Abb. 17 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

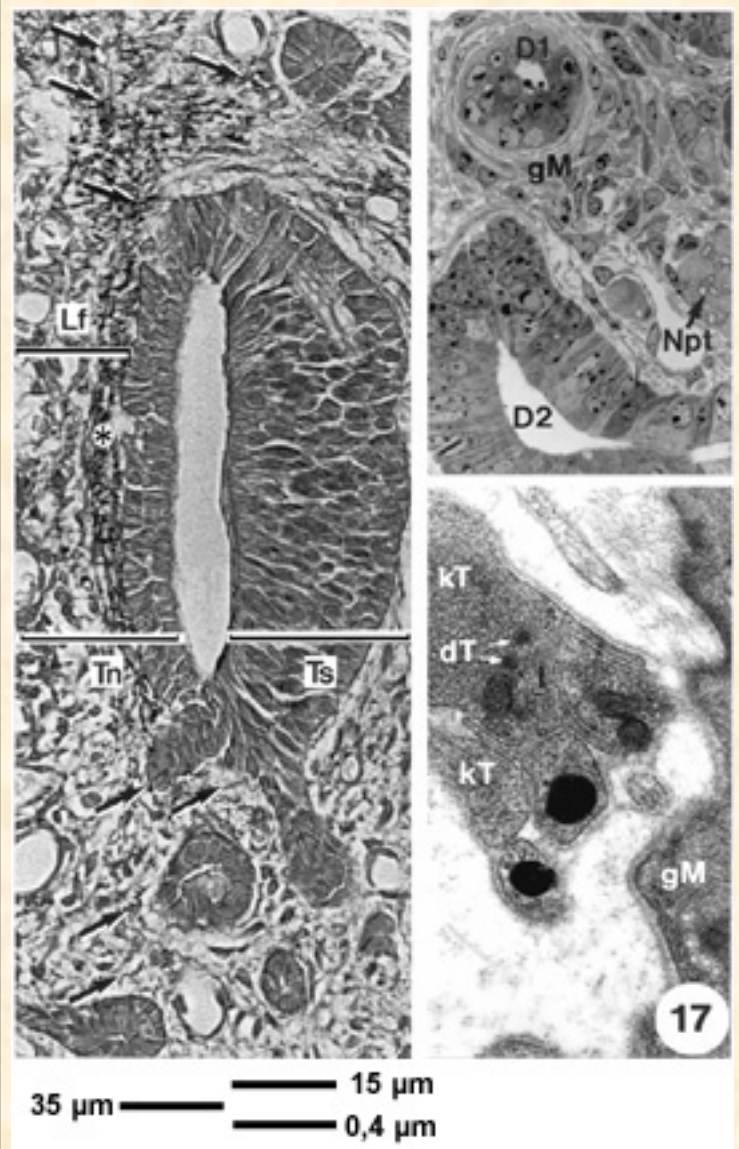


Abbildung 18:

Glandulae vomeronasales: Gestalt der Endstücke und Gliederung der Drüsen resp. des Ausführungsgangsystem.

Paraffinschnitte, oben links Hämatoxylin-Eosin; oben rechts Tanninsäure-Phosphormolybdansäure-Azophloxin; unten Hämatoxylin-Eosin.

(Oben links) Parenchym mit tubuloacinösen Endstücken und Stroma (*) der caudalen Anhangsdrüsen eines adulten Tieres. Der Gliederung der Drüsen in Lappen (**L2**) und Läppchen (**L1**) entsprechend kommen interlobäre (**D2**) sowie interlobuläre Ausführungsgänge (**D1**) vor, welche in die Läppchen reichen (**D1'**, Pars intralobularis ductus interlobularis). Die ebenfalls intralobulären Schaltstücke (Ductus intercalati, **Di**) sind meist sehr kurz.

(Oben rechts) Endstücke mit Myoepithelien (**Pfeile**).

(Unten) Bei einem Jungtier (2 d, Glandulae vomeronasales caudales) überwiegen Acini mit langen Schaltstücken (**Di**) und ist weiterhin gegenüber dem Bindegewebe weitaus weniger mächtig (s. a. [Abb. 4](#)). **D1'** Pars intralobularis ductus interlobularis; **Cp** Cartilago paraseptalis; **Npt** Äste des N. pterygopalatinus.

[<Abb. 18 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

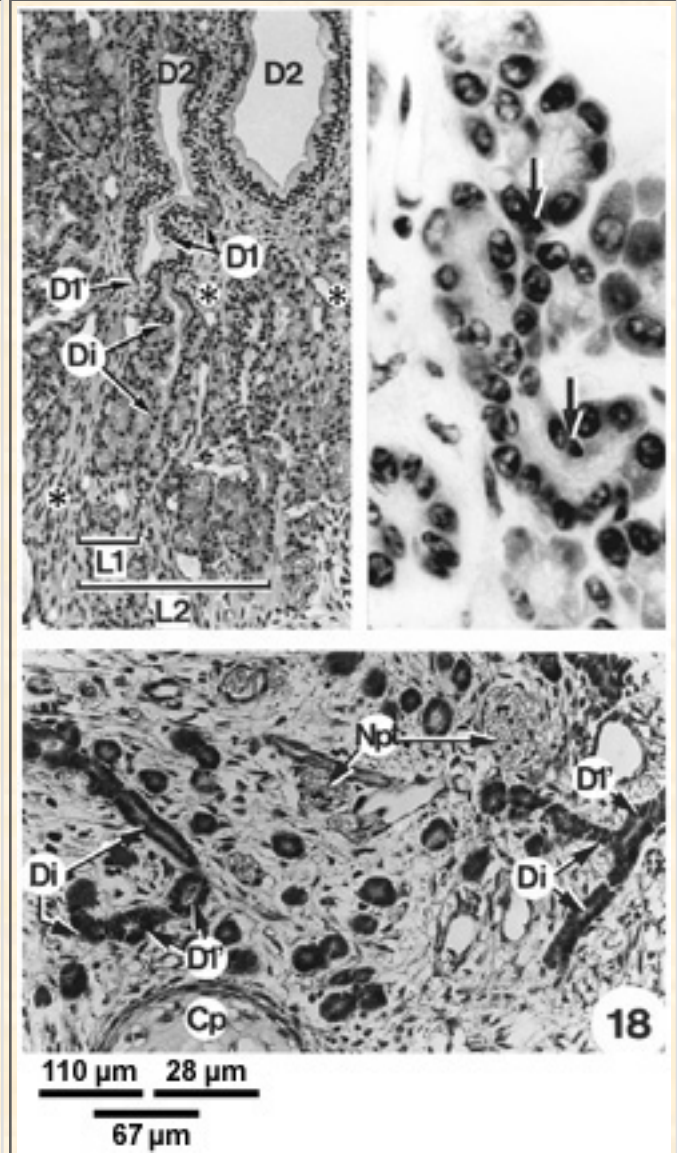


Abbildung 19:

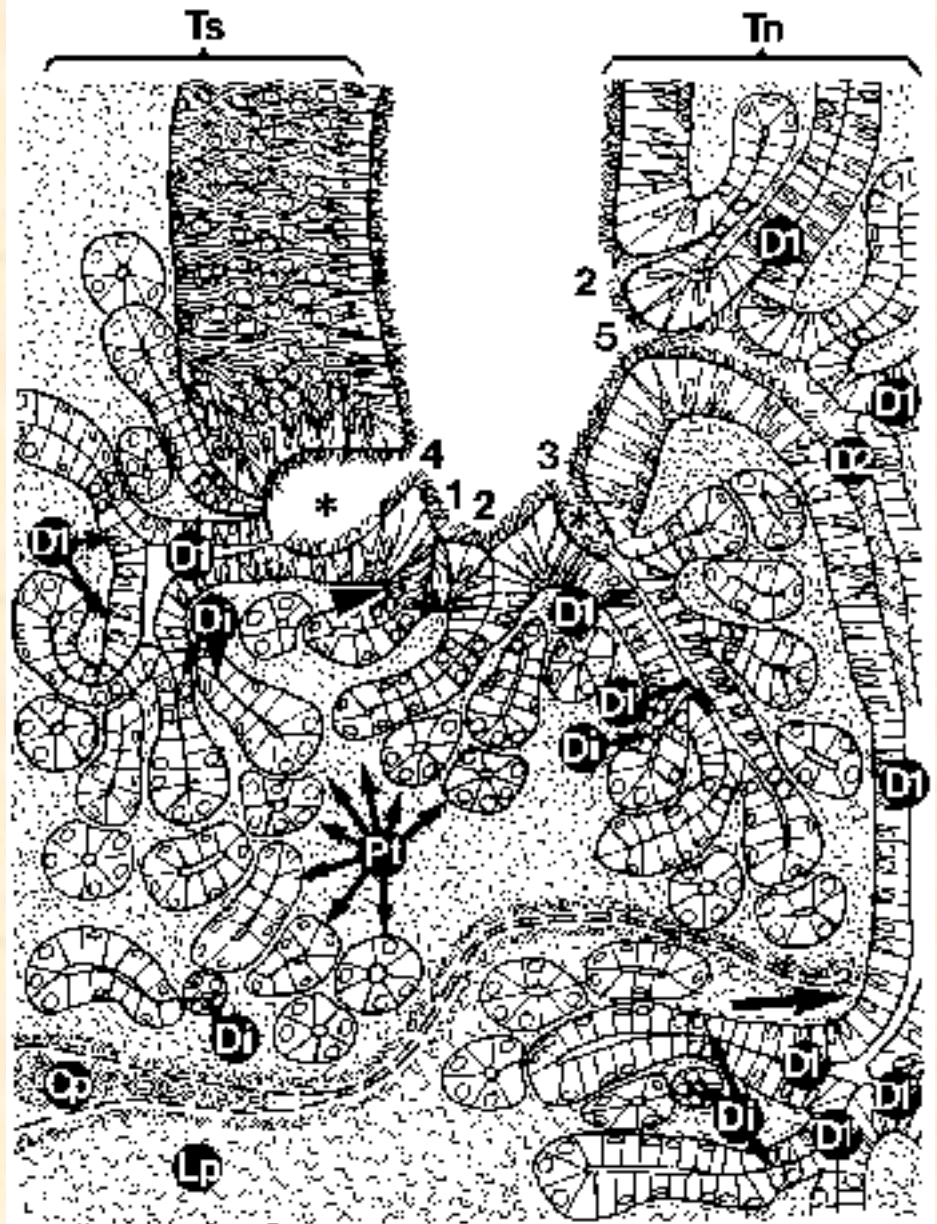
Glandulae vomeronasales: Gliederung der Drüsen resp. des Ausführungsgangsystems.

Schematische grafische Rekonstruktion der Drüsen zur zusammenfassenden Darstellung der in den dorsalen und ventralen Drüsen vorkommenden Gliederungsmodi (1-5).

Ts Tunica mucosa sensoria, **Tn** Tunica mucosa nonsensoria; **Cp** Cartilago paraseptalis; **Lp** Lamina propria tunicae mucosae septi nasi, in welche dort, wo die Kapsel und Ossa faciei nicht vorhanden sind (**Pfeil**), die Drüsen sozusagen als Anhangsdrüsen hineinreichen.

Pt Endstück (Portio terminalis), **Di** Schaltstück (Ductus intercalatus), **D1'** intralobulärer Abschnitt eines interlobulären Ganges (Pars intralobularis ductus interlobularis, s. 2), **D1** interlobulärer Gang (Ductus interlobularis, s. 3+4), **D2** interlobulärer Gang (Ductus interlobularis, s. 5), in den mündungsnah (wie in interlobuläre Gänge häufig) die Schleimhaut hineinreicht.

Pfeilspitze: intraepitheliale Drüse, in welche die Ausführungsgänge (v.a. **Di**, **D1'**) münden können. Sterne (*) markieren Gruben der Schleimhaut (s. 3+4) mit den Mündungen mehrerer dicht beieinander liegender Ausführungsgänge.



56 µm

19

[<Abb. 19 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

Abbildung 20:**Glandulae vomeronasales: Gliederung der Drüsen resp. des Ausführungsgangsystems sowie Aufbau der Ausführungsgänge und Endstücke.**

Oben Paraffinschnitt, Hämatoxylin-Eosin; unten Semidünnschnitt, Toluidinblau.

(Oben) Glandulae vomeronasales ventrales (vergl. [Abb. 3, III](#)). Die Drüsen reichen hier sozusagen als Anhangsdrüsen mit 2 Lappen (**L2**) aus der Wand des häutigen Schlauches unter das Os incisivum (**Oi**), was dem Sachverhalt in [Abb. 19, Nr. 5](#) entspricht.

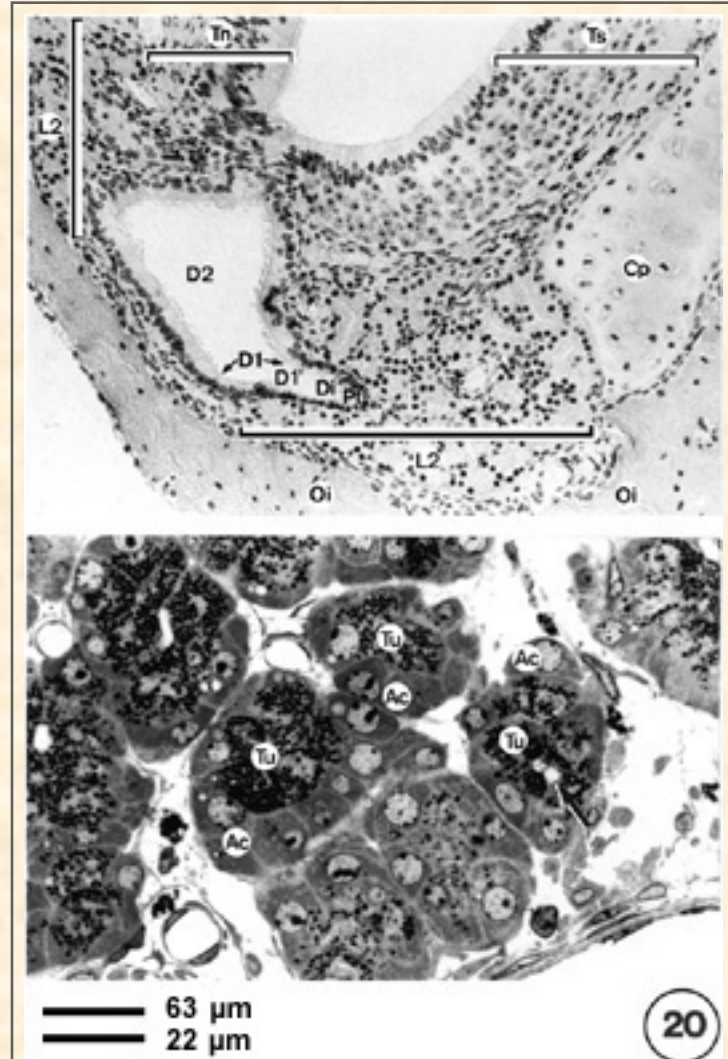
Pt Endstücke (Portio terminalis), **Di** Schaltstück (Ductus intercalatus), **D1'** intralobulärer Abschnitt eines interlobulären Ganges (Pars intralobularis ductus interlobularis), **D1** interlobulärer Gang (Ductus interlobularis), **D2** interlobulärer Gang (Ductus interlobularis);

Ts Tunica mucosa sensoria, **Tn** Tunica mucosa nonsensoria; **Cp** Cartilago paraseptalis.

(Unten) Seröse Endstücke mit acinösen (**Ac**) und tubulösen (**Tu**) Abschnitten. **Pfeil**: Bucht im Lumens eines Endstückes, die von intrazellulären Sekretkanälen seröser Zellen herrührt (s. [Abb. 21](#)).

[<Abb. 20 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

**Abbildung 21:****Glandulae vomeronasales: Sekretkanäle seröser Zellen und der Endstücke sowie Innervation der Drüsen.**

Oben und Mitte Ultradünnschnitte; unten Semidünnschnitt, Toluidinblau.

(Oben) Seröse Drüsenzellen mit intracellulären Sekretkanälen (**Ctra**). **Pfeil**: deren Mündung in das Acinuslumen. **Cter** intercelluläre Sekretkanäle.

(Mitte) Endigung einer marklosen Faser des Astes des N. pterygopalatinus an der basalen Oberfläche der Drüsenzellen (**S**) mit zahlreichen mittelgradig elektronendichten Transmitterorganellen (**kT**) sowie einzelnen mit einem Zentrum stark elektronendichten Inhaltes (**dT**), wodurch sie morphologisch cholinergen peptidhaltigen ähneln.

(Unten) Drüsenendstück (**Pfeil**), welches von einem Nervenfaserbündel eines Astes des N. pterygopalatinus (**Npt**) umscheidet ist.

[<Abb. 21 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

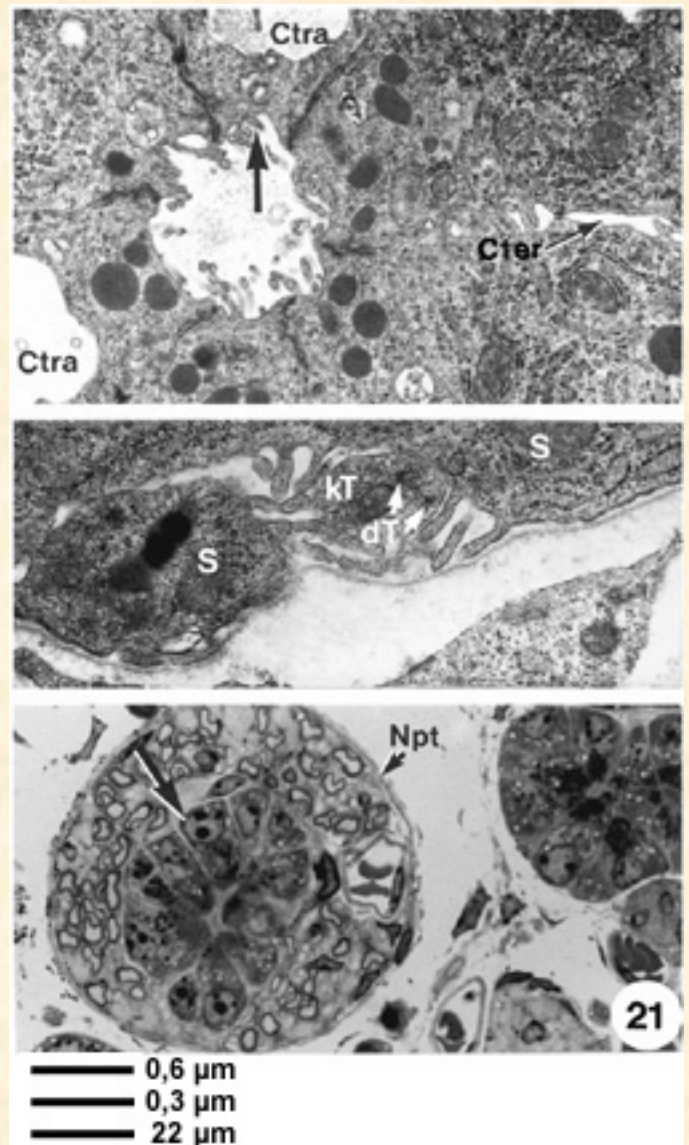


Abbildung 22:**Vaskularisation der Tunica mucosa nonsensoria: Arterien und Einrichtungen zur Durchblutungsregulation.**

Paraffinschnitte, Hämatoxylin-Eosin.

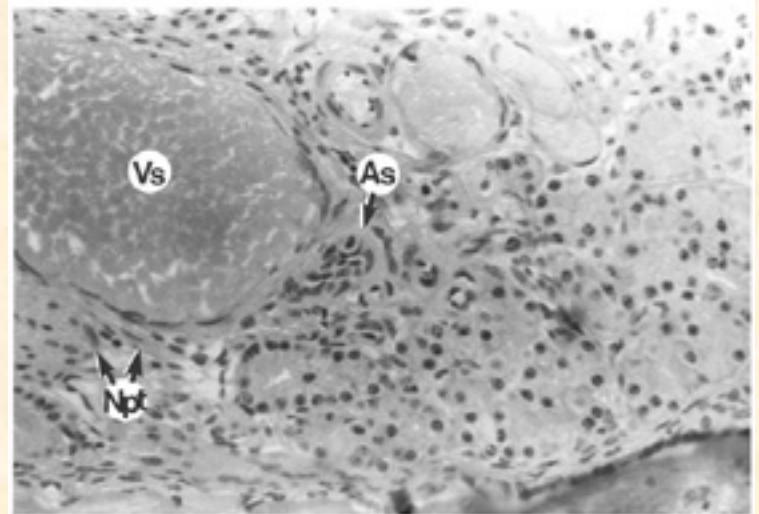
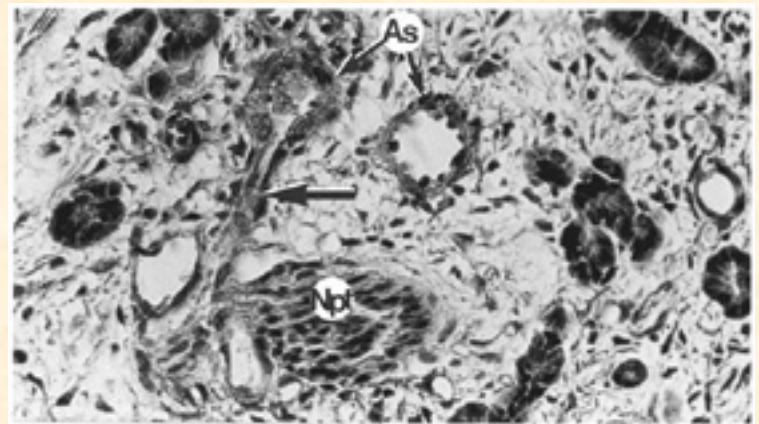
(Oben) Arterio-venöse Brücken Anastomose (**Pfeil**) einer von zwei Ästen der A. sphenopalatina (**As**) im Tangentialschnitt caudal des häutigen Schlauches eines Jungtieres (2 d, s.a. [Abb. 4](#)).

(Unten) Ast der A. sphenopalatina (**As**) mit arterieller Sperreinrichtung (adultes Tier). **Vs** Vene, die in die Vena sphenopalatina mündet.

Npt Nervenfaserbündel eines Astes des N. pterygopalatinus.

[<Abb. 22 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)



33 µm
16 µm

22

Abbildung 23:**Vaskularisation der Tunica mucosa nonsensoria: Venen, Einrichtungen zur Durchblutungsregulation und Lymphgefäße.**

Oben Kunststoffschnitt, Toluidinblau; unten Semidünnschnitt, Toluidinblau.

(Oben) Kleinkalibrige (**vs**) Venen hinter dem Ende des häutigen Schlauches, die caudal in die gleichfalls getroffene großkalibrige Vene (**Vs**) münden, Venen hier mit starker Media (vergl. [Abb. 3](#)). Bündel glatter Muskelfaserbündel (**Pfeile**) aus der Lamina propria ziehen u.a. ([Abb. 17](#)) in die Venenwand. **Oi** Os incisivum, **D2** Ductus interlobaris der caudalen Anhangsdrüsen.

(Unten) Lymphgefäße (**L**) und Kapillaren (**K**) subepithelial in der Lamina propria tunicae mucosae nonsensoriae, die reichlich glatte Muskelfasern (**Pfeile**) auch zwischen den Venulen enthält.

[<Abb. 23 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)

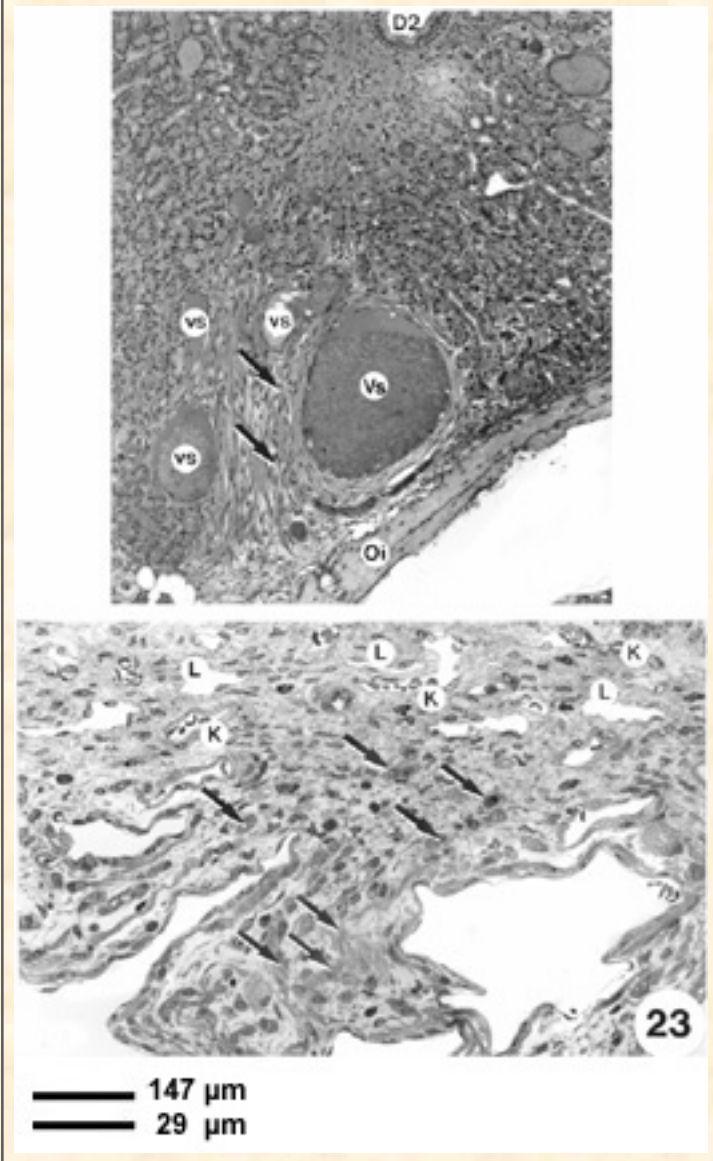


Abbildung 24:

Vaskularisation der Tunica mucosa nonsensoria: Lymphgefäße und Innervation der Venen.

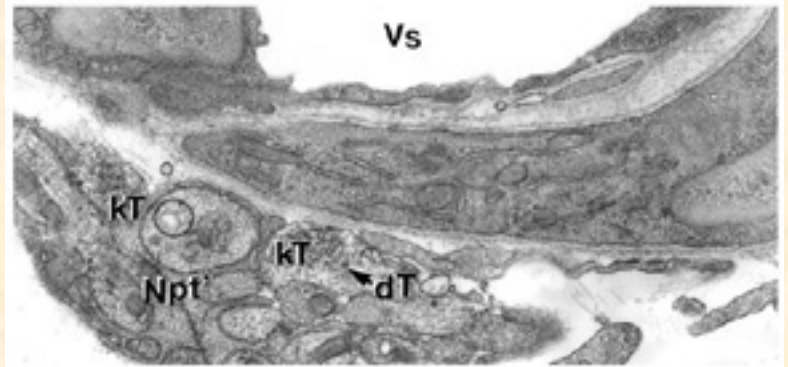
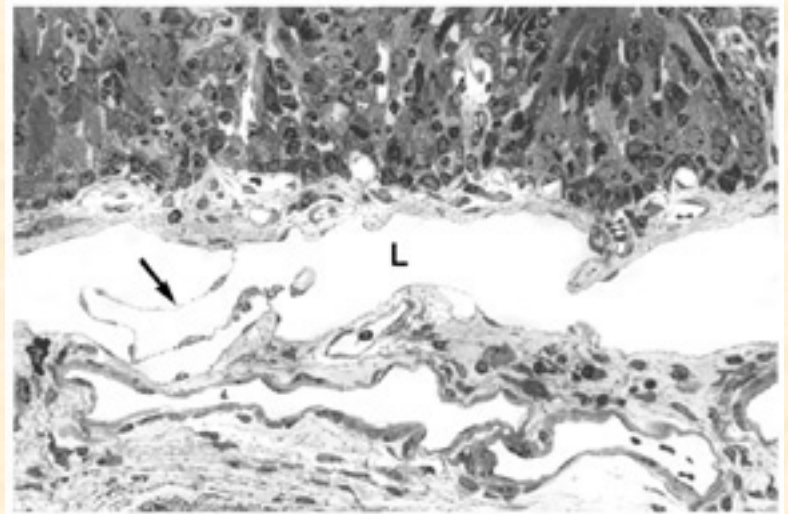
Oben Semidünnschnitt, Toluidinblau; unten Ultradünnschnitt.

(Oben) Lymphgefäß (**L**) im Längsschnitt mit Klappe (**Pfeil**) subepithelial in der Lamina propria tunicae mucosae nonsensoriae.

(Unten) Markloses Faserbündel (**Npt'**) eines Astes des N. pterygopalatinus an einer Vene (**Vs**) mit synaptischen Auftreibungen, die mittelgradig elektronendichte Transmitterorganellen (**kT**) sowie einzelne mit einem im Zentrum stark elektronendichten Inhalt (**dT**) aufweisen und morphologisch cholinergen peptidhaltigen gleichen.

[<Abb. 24 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)



— 18 µm
— 0,5 µm

24

V. Diskussion

- A. Topographie
- B. Die Schleimhaut des Organes
 1. [Tunica mucosa sensoria](#)
 2. [Tunica mucosa nonsensoria](#)

Die vorliegende Untersuchung des JACOBSONSchen Organ des Hausmeerschweinchens (*Cavia aperea porcellus* L., 1758), die unter anderem zu einer computergrafischen Rekonstruktion des Organes sowie einer grafischen Rekonstruktion des Sinnesepithels und der Drüsen geführt hat, soll zur Klärung der Topographie, der Gefäßversorgung, der Innervation und des Wandaufbau des Organes bei Nage- resp. Säugetieren beitragen. Die Ergebnisse werden in einem Vorschlag zur Neufassung der betreffenden [Termini](#) in der Nomenklatur (NOMINA ANATOMICA VETERINARIA, NOMINA HISTOLOGICA, 1994) zusammengefaßt. Ein Blick auf andere Wirbeltiere kann die Bedeutung dieses Sinnesorganes erhellen.

A. Topographie

Durch die starke Evolution der Riechschleimhaut bei Landwirbeltieren, die in der Regio olfactoria der Säugetiere stattfindet, gerät das **JACOBSONSche Organ** immer mehr, auch wortwörtlich, in den Hintergrund, d.h. in eine versteckte **Lage** mit schwerer Zugänglichkeit. Dies wird beim Vergleich mit dem Organ der Urodelen deutlich, wenn man mit MATTHES (1934) annimmt, daß ihr Riechapparat stammesgeschichtlich den Ausgangstyp darstellt. Dabei fällt schon auf den allerersten Blick auf, daß ihr Organ im Vergleich zur Regio olfactoria zwar ebenfalls kleiner ist, aber einen relativ größeren Platz innerhalb der Nasenhöhle einnimmt als dasjenige des Meerschweinchens und der übrigen Säugetiere (s. MATTHES, 1934).

Das schlauchförmige Organ des Hausmeerschweinchens befindet sich, wie bei Säugetieren üblich, im ventromedialen Winkel der Nasenhöhle, was KLEIN (1880, 1881a) prinzipiell erkannt hat, und zwar unter der Schleimhaut des Nasenseptums (s.u.). Die Länge des Organes bei dieser Art ist mit derjenigen bei anderen Nagetieren durchaus vergleichbar.

Das Organ mitsamt seiner Kapsel hat jedoch - hier muß man WÖHRMANN-REPENNING (1984) zustimmen - Lagebeziehung zum Os incisivum und nicht zur Maxilla (KLEIN, 1880, 1881a). Das zeigt, daß das Organ beim adulten Meerschweinchen in seiner ursprünglichen Lagebeziehung anzutreffen ist, die bei Landwirbeltieren über dem primären Gaumen (MIHALKOVIC, 1899) zwischen Apertura nasalis externa und interna (letztere ist die primäre Choane) zu finden ist. Nach MIHALKOVIC (1899) ist dies der "praemaxillare Teil der Riechgrube" in dem bei Säugetieren vor allem das Os incisivum entsteht,

sowie möglicherweise das rostrale Ende des Pflugscharbeines. Daß hierfür jedoch bei Rodentia nicht das besondere Längenwachstum des primären Gaumen resp. Os incisivum aufgrund der Entwicklung der großen "Nagezahn-Alveolen" (WÖHRMANN-REPENNING, 1981) verantwortlich ist, sei hier vorweggenommen (s.u.).

Der schlitzförmige **Zugang** zum Organ, der bei Rodentia und Lagomorpha von verschiedenen Autoren (GRATIOLET, 1845; WEBER, 1927b; WÖHRMANN-REPENNING, 1984; GOLD, 1984) als primitiv angesehen wird, kann dies nicht sein, wenn bei Urodelen das rinnenförmige Organ auf der gesamten Länge zugänglich ist (s. MATTHES, 1934).

Die Angaben über den Zugang zum Organ (die Autoren sprechen in diesem Zusammenhang von "Mündung"), nach denen sich dieser bei Rodentia, Lagomorpha und Xenarthra in der Nasenhöhle befinden sollte (GRATIOLET, 1845; KLEIN, 1880, 1881a, 1881b; BROOM, 1897), sind zumindest für Rodentia dahingehend zu präzisieren, daß er sich an der Grenze zwischen Vestibulum nasi und Cavum nasi proprium befindet. Dies ist deshalb wichtig, weil an dieser Stelle das rostrale nasenhöhlenseitige Ende der ephemeren primären Choane angelegt wird. Bei der Bildung des sekundären Gaumens bleibt als Rest der primären Choane deren rostraler Abschnitt als rostraler Winkel und rostrale Wand der Fissura palatina übrig (WEBER, 1927a), dem die rostrale Wand des Ductus nasopalatinus anliegt.

Wie sich beim Meerschweinchen gezeigt hat, liegt der Zugang zum Organ in der Nasenhöhle rostral der nasenhöhlenseitigen Öffnung des Ductus nasopalatinus. Gleichzeitig zeigt sich aber auch, daß es sich bei der Annahme, das Organ sollte sich bei anderen Säugetierarten im Gegensatz dazu in den Ductus nasopalatinus öffnen, wozu seine "Mündung" in der Entwicklung auf diesen verlagert werde (MATTHES, 1934), um eine Fehldeutung handelt. Für die Beurteilung der Öffnung bei diesen Spezies ist nämlich die Kenntnis des Wandaufbaues des Ductus nasopalatinus von ausschlaggebender Bedeutung, welcher beim Meerschweinchen entgegen KLEIN (1880, 1881a) vollständig von kutaner Schleimhaut ausgekleidet ist. Der Ductus nasopalatinus liegt beim Meerschweinchen wie bei Rodentia (GRATIOLET, 1845; WÖHRMANN-REPENNING, 1980, 1982) direkt am Organzugang und nicht "in größerer Distanz" zu diesem: Die von "Plattenepithel ausgekleidete" caudal des Organzuges liegende "ventrale Nasenfurche" (KLEIN, 1880, 1881a) resp. "recessusähnliche subseptale Furche" der Nasenhöhle (WÖHRMANN-REPENNING, 1981) gehört zum trichterförmigen Ductus nasopalatinus, und ist keinesfalls als Nasenhöhlenboden aufzufassen. Denn dieser wird oberhalb der nasenhöhlenseitig weiten Öffnung des trichterförmigen Ductus nasopalatinus durch das "säulenförmige, zilientragende Epithel" (KLEIN, 1880, 1881a) markiert, welches dorsal an ihn heran-, aber nicht in ihn hineinreicht. Es handelt sich um Epithel der Atemwegsschleimhaut, welches den Boden des Cavum nasi proprium auskleidet (HEISS, 1936).

Unter den genannten Säugetieren hingegen, deren Organzugang auf den Ductus nasopalatinus verlagert sein soll, besteht die Auskleidung nur mundhöhlenseitig hiervon aus mehrschichtigem Plattenepithel, nasenhöhlenseitig dagegen aus Atemwegsschleimhaut (RAMSER, 1935). Dieser Sachverhalt läßt nur den Schluß zu, daß hier der nasenhöhlenseitige Teil des Ductus nasopalatinus vom Organzugang ab als ein Teil des Cavum nasi proprium gedeutet werden muß. Demzufolge ist der Ductus nasopalatinus bei diesen Tieren ein zusammengesetzter. Eine zusätzliche Unterstützung dieser Deutung ergibt sich aus der Tatsache, daß der diesen Teil des "Ductus nasopalatinus" stützende Knorpel genetisch der Nasenkapsel und nicht der primären Choane entstammt. Dies bedeutet, daß nicht nur der Organzugang in der Entwicklung verlagert wird, sondern eine Veränderung des anatomischen Gefüges des Nasenhöhlenbodens erfolgt ist, was sich bei abweichender Deutung auch aus den Beobachtungen

PETERS (1902) bei der Bildung des sekundären Gaumens ergibt.

Um es noch einmal deutlich herauszustellen: Die Verbindung des Organes zur Nasenhöhle existiert bei allen bisher untersuchten Säugetieren und ist nicht nur primär, sondern auch funktionell ausschlaggebend. Da die nasenhöhlenseitige Öffnung des Ductus nasopalatinus - erst recht im Falle des zusammengesetzten

(s. MATTHAY, 1968; FRANKE, 1970) - die größere ist, gilt auch gerade in diesem Falle, daß der nasenhöhlenseitige Zugang zum Organ der funktionell wichtige ist, während ein mundhöhlenseitiger diesbezüglich außer Betracht bleiben kann. Demzufolge ist die Diskussion darüber, ob die "Mündung" des Organes in die Nasenhöhle oder den Ductus nasopalatinus resp. die Mundhöhle erfolgt (GRATIOLET, 1845; MATTHES, 1934; MATTHAY, 1968; FRANKE, 1970; FREWEIN, 1972; GOLD, 1984), überflüssig. Das betrifft auch die Einteilung danach, ob eine "direkte oder indirekte Verbindung" des Organes zur Mundhöhle besteht (WÖHRMANN-REPENNING, 1980, 1981, 1982). Ein besonders eklatantes Beispiel liefert die mundhöhlenseitige Obliteration des Ductus nasopalatinus bei Pferd, Esel und manchen Paarhufern (*Kamel* und *Giraffe*; CUVIER, 1811; GRATIOLET, 1845; BROOM, 1896).

Die mächtige Entwicklung der Schneidezähne bei Rodentia und Lagomorpha als Erklärung für den anatomischen Befund bei diesen Tieren anzuführen (WÖHRMANN-REPENNING, 1981), ist deshalb wenig stichhaltig, weil bei Xenarthra mit rudimentären Incisivi und Ossa incisiva (WEBER, 1928b) der Sachverhalt der gleiche ist. Die Ruminantia, bei denen die oberen Incisivi fehlen (WEBER, 1928c), besitzen wie die meisten Säugetiere auch einen zusammengesetzten Ductus nasopalatinus, was dann allgemein so dargestellt wird, als "münde" das Organ in diesen Gang (BALOGH, 1860; MIHALKOVIC, 1899).

Die **Auskleidung des Organes** durch zwei verschiedene Häute, Tunica mucosa sensoria und Tunica mucosa nonsensoria, entspricht beim Meerschweinchen den Verhältnissen bei Säugetieren und allen Landwirbeltieren, da beide bereits im Organ der Urodelen vorkommen (s. MATTHES, 1934).

Die Sinneshaut, **Tunica sensoria** (die wegen ihres Aufbaus vorweggenommenermaßen (s.u.) als **Tunica mucosa sensoria** zu bezeichnen ist) befindet sich bei Säugetieren medial und die Tunica mucosa nonsensoria lateral. Beim Meerschweinchen wurde diese Anordnung in der Organwand bereits von KLEIN (1880, 1881a) erkannt. Jedoch ist diese Lage der Sinnesschleimhaut, welche sich an die kutane Schleimhaut des Zuganges caudal anschließend dorsomedial im Organ beginnt, nicht als ursprünglich anzusehen. Bei Urodelen nämlich liegt sie schon in der frühesten Anlage des rinnenförmigen Organes am Boden des Nasensackes (MATTHES, 1934) ventromedial (HINSBERG, 1901), während die Tunica nonsensoria jeweils einen schmalen Streifen der beiden Seitenwände nahe des Zuganges belegt (s. MATTHES, 1934). Die offensichtliche Verlagerung des Organes mit Ausnahme seines schlitzförmigen Zuganges unter die Schleimhaut des Nasenseptums (s.o.) führt beim Meerschweinchen zu einer Windung von ventromedial nach dorsomedial und erhellt so die Beobachtung von KLEIN (1880, 1881a), der vom "Kippen der Organachse" spricht.

Diese versteckte Lage des Organes bei Säugetieren ergibt sich offensichtlich mit der Bildung des sekundären Gaumens unter Landtetrapoden, wobei der primäre Gaumen samt dem ihm eng verbundenen (s.o.) Organ eine untergeordnete Position einnimmt (s. ROMER/PARSONS, 1983). Hieraus ergibt sich gleichzeitig die weitaus weniger versteckte Lage des rinnenförmigen Organes bei Urodelen (u.a., vergl. MATTHES, 1934), da bei Amphibien und bestimmten Reptilien die sekundäre Gaumenbildung unterbleibt. Aus der versteckten Lage des Organes innerhalb der Nasenhöhle und seiner schweren

Zugänglichkeit bei Säugetieren, die schon DONAT (1987) beobachtet hat, ergeben sich funktionelle Konsequenzen, auf die noch zu kommen sein wird (s.u.).

Beide Häute entstehen bei Säugetieren und allen Landwirbeltieren entgegen CUSHIERI et al. (1975) und TANIGUCHI et al. (1982b) möglicherweise nicht aus der Plakode. Darauf weist der Entwicklungsgang des Organes bei Urodelen hin, bei denen bei der Verlagerung der Riechgrube auf die Ventralseite des Kopfes "indifferentes Epithel" von der Oberfläche tief in dieselbe einbezogen wird (PETER, 1902). Auch ist noch bei Fischen der N. maxillaris der "Nerv des Mundrandes und der Haut unterhalb des Auges" (HALLER v. HALLERSTEIN, 1934), er weist erst bei Landwirbeltieren mit der Differenzierung der sog. "Pars respiratoria" Bezug zur Nasenhöhle auf (STARCK, 1982a), wo er neben der Atemwegsschleimhaut im Cavum nasi proprium mit einem Ast auch die Tunica mucosa nonsensoria des Organes versorgt (s.u.). Der gesamte Atemweg mitsamt seiner Schleimhaut tritt entwicklungsgeschichtlich später als die folglich ältere Plakode auf. Bereits MATTHES (1934) faßt ihn als Neuerwerb der Landwirbeltiere im Zusammenhang mit dem Übergang vom Wasser- zum Landleben auf. Daß auch das Organ bereits ursprünglich auch eine Tunica mucosa nonsensoria aufweist, ist erklärlich, befindet sich doch das rinnenförmige Organ mit weitem Zugang bei Urodelen noch in Kontakt zum Atemluftstrom.

Die laterale **Tunica mucosa nonsensoria** ist wegen ihres Aufbaus als **Tunica mucosa glandularis** (NAV, 1994) zu bezeichnen und ähnelt weitgehend - wie auch in ihrem Feinbau (s.u.) - derjenigen der Schleimhaut der Atemwege (s. HEISS, 1936; STÖHR, 1959a und b). Dennoch ist die adjektivische Bezeichnung "respiratorius, -a, -um" hier entgegen GOLD (1984) fehl am Platze, weil gleichzeitig die Zellen des Plattenepithels der Lungenalveolen als "Epitheliocyti respiratorii" (NH, 1994) bezeichnet werden. Dies steht in Einklang zu HEISS (1936), der bereits die Bezeichnung der Atemwegsschleimhaut als "respiratorische Schleimhaut" bedenklich findet.

KLEIN (1880, 1881a) beschreibt die Schichten der *Tunica mucosa nonsensoria s. glandularis* unpräzise, denn obwohl sich in der gesamten Lamina propria elastische Fasern (s.u.) befinden, kann von einer kompakten elastischen Schicht beim Meerschweinchen nicht die Rede sein. Auch von einer "kavernösen Schicht" (KLEIN, 1880, 1881a) resp. eine "Tela cavernosa" (MIHALKOVIC, 1899; MATTHAY, 1968), einem "kavernösen Lager" oder einem "Corpus cavernosum" (CIGES et al., 1977; FRANKE, 1970) kann man nicht sprechen, weil es sich bei den Gefäßen des Schwellgewebes um Venen, und nicht um Kapillaren, damit folglich nicht um Kavernen und "venöse Kapillaren" (KLEIN, 1881b) handelt. Die Vorwölbung der lateralen Schleimhaut bewirkt das venöse Schwellgewebe und nicht "eine Kompression von außen", wie KLEIN (1880, 1881a) es darstellt. Dieses Schwellgewebe entspricht, was KLEIN (1880, 1881a und b, 1882) und FRANKE (1970) andeuten, demjenigen der Atemwegsschleimhaut, dessen Bezeichnung als "kavernöses Gewebe" (PASTOR et al., 1990), "Plexus cavernosus concharum" resp. als "Plexus cavernosi nasales" (NAV, NH, 1994) wegen des Fehlens von Kavernen unrichtig ist. Der Terminus "*Plexus venosus*" (KLEIN, 1881b, 1882; ADAMS et al., 1984; MENDOZA et al., 1989) ist dagegen korrekt. Mit dem Zusatz "*tumidus*" wäre der Sachverhalt sogar genau beschrieben. Die Venen der Tunica mucosa nonsensoria sind zweifelsfrei in das venöse Netz der Atemwegsschleimhaut des Nasenseptums eingeschaltet, wie es die Befunde von GOLD (1984) andeuten. Es handelt sich jedoch bei den rostral über den Zugang in die Organwand tretenden Venen mitnichten um das "Rudiment des kavernösen Gewebes" (KLEIN, 1881a und b).

Die **Drüsen**, die bei Jungtieren (2 d) sämtlich innerhalb der Kapsel liegen, weisen hier jedoch schon die für Säugetiere typische Gliederung (DONAT, 1987) in Glandulae vomeronasales dorsales, ventrales und caudales auf. Mit zunehmendem Alter vergrößern sie sich, so daß sie aus der Kapsel herausquellen. Aus

der Gliederung ergibt sich, daß von einer "einheitlichen Schicht" resp. "Membran" (KLEIN, 1880, 1881a) - abgesehen von der Fragwürdigkeit der Bezeichnung an sich - nicht gesprochen werden kann. Hieran schließt sich die Erwägung, ob die Bezeichnung "Wand-" oder "Anhangsdrüsen" zutreffend sei, die unter Berücksichtigung der Befunde dahingehend entschieden werden muß, daß es sich im vorliegenden Falle um Misch- oder Übergangsformen handele. Ausschließlich die caudalen Drüsen sind als reine Anhangsdrüsen aufzufassen.

Die Drüsen gehören zur nichtsensorischen Tunica mucosa glandularis, was an ihren Mündungen ablesbar ist. Das Organende geht kontinuierlich in die Ausführungsgänge der caudalen Drüsen über, so daß im Sinne von DONAT (1987) das Ende des Organes dort anzusetzen ist, wo das Sinnesepithel endet. Demzufolge gehören die von GOLD (1984) angetroffenen "Sinnesepithelausläufer" und "-inseln" zum Organ. Ihre Definition eines "sinnesepithelfreien Apex" ist also unrichtig.

Die Gestalt der knorpeligen, teilweise verknöcherten **Kapsel** des Organes unterscheidet sich entgegen KLEIN (1881a und b) beim Meerschweinchen prinzipiell nicht von derjenigen, die bei anderen Säugetieren beschrieben ist. Diese ist bei Säugetieren jedoch zusammenfassend als primär röhrenförmig zu charakterisieren, worin sie der Form des Organes entspricht, und treffender als Cartilago paraseptalis zu bezeichnen. Sie stützt das Organ von der "Sinnesschleimhautseite" her, also diese Haut schützend, wie es der Aufgabe der Kapseln der Fernsinnesorgane, die Bestandteil des Chondrocraniums sind, entspricht (s. VEIT, 1947). Sie vertritt als Kapsel aus Stützgewebe eine bindegewebige Submucosa, die aus funktionellem Grunde fehl am Platze wäre.

Diese Deutung der Kapsel bei Säugetieren ergibt sich aus den Beobachtungen bei primitiven Landwirbeltieren: Urodelen mit rinnenförmigem Organ nämlich besitzen die hier genannte Kapsel in Form eines rinnenförmigen Knorpelstreifens am unteren Septumrand (GAUPP, 1900), die gleichzeitig die Grundlage des Nasenhöhlenbodens bildet (SEYDEL, 1896). Daraus geht hervor, daß sich bei Säugetieren im Zusammenhang mit der Verlagerung des Organes unter die Schleimhaut des Nasenseptums (s.o., resp. der Veränderung des anatomischen Gefüges des Nasenhöhlenbodens) sich der rinnenförmige Knorpelstreifen zur röhrenförmigen Kapsel schließt. Aus diesem Sachverhalt heraus soll auch hier der alten ehrwürdigen Bezeichnung der Kapsel als Cartilago paraseptalis (s. STADTMÜLLER, 1936a) derjenigen als Cartilago vomeronasalis (NAV, 1994) der Vorzug gegeben werden.

Dorsale Öffnungen in der Kapsel zum Durchtritt der Leitungsstrukturen für die Sinnesschleimhaut, die schon KLEIN (1880, 1881a) gut beobachtet hat, kommen außer Monotremen (s. GRATIOLET, 1845) allen untersuchten Säugetieren zu. Wenn der Zustand bei Monotremen der phylogenetisch ältere ist, müssen diese Öffnungen sekundär entstanden sein.

Die Aussage, daß es hinsichtlich der Kapsel keine altersbedingten Unterschiede bei Säugetieren gäbe (SALAZAR et al., 1995), ist sicher nicht ganz genau, denn einmal entstehen solche Unterschiede dadurch, daß die Kapsel in ihrem Wachstum demjenigen des Organes etwas hinterherhinkt, andererseits ist auch nicht zu übersehen, daß eine Rückbildung stattfindet, was auch andere Autoren schon angedeutet (KLEIN, 1881a und b) resp. beobachtet (CORDS, 1915) haben. Dies gilt jedoch nicht für Monotremata (s.o.), bei denen der ursprüngliche Zustand einer vollständig das Organ umgebenden Kapsel (s. MATTHES, 1934) erhalten bleibt. Daß bei Säugetieren die Kapsel über der Sinnesschleimhaut und den Leitungsstrukturen nicht betroffen ist, ergibt sich aus ihrer Funktion (s.o.). Wo die Kapsel aus Stützgewebe über der Tunica mucosa nonsensoria fehlt (s.u.), das sei hier vorweggenommen, verhindern glatte Muskulatur und elastische Fasern eine totale Verlegung des Lumens.

Im Gegensatz zu WÖHRMANN-REPENNING (1989) ist der "embryonal röhrenförmige Knorpel" folglich kein synapomorphes Merkmal bei Carnivora. Desgleichen ist diese Rückbildung natürlich keine "Verkümmerung" (HERZFELD, 1889), sondern eine Spezialisierung, genauso wie die Kapsel bei Monotremen sicher nicht "vervollständigt" ist (MATTHES, 1934).

Als unterschiedlich starke Stadien der Rückbildung sind auch der "spangenförmig geschlossene dorsolaterale Fortsatz", der sog. "outer bar" (CHRISTIE-LINDE, 1914) und der "unverschlossene äußere Fortsatz" (GOLD, 1984) resp. das "Rudiment einer Spange" (WÖHRMANN-REPENNING, 1984) anzunehmen.

Zudem kommen **verknöcherte Bezirke** in der knorpeligen Kapsel vor, die von der Rückbildung unabhängig, nicht wie behauptet (WÖHRMANN-REPENNING, 1982) von rostroventral nach caudodorsal zunehmen, sondern sich vor allem in den der Sinnesschleimhaut anliegenden Teilen befinden. Ihre gesonderte Benennung ("Paraseptale", AUGIER, 1931; "knöcherne Organkapsel", GOLD, 1984) ist überflüssig. Sie sind jedoch nicht für Nagetiere und Säugetiere kennzeichnend, denn dieses Auftreten von Knochengewebe im Bereich der Nasenkapsel ist phylogenetisch uralt: schon bei Osteolepides (Rhipidistia†) ist die Nasenkapsel verknöchert (HENNING, 1983). Auch im Chondrocranium bei Stegocephalen kommen u.a. bereits Verknöcherungen in der Nasenkapsel (Os ethmoidale; STADTMÜLLER, 1936a) wie auch verkalkte Bezirke (LUBOSCH, 1927) vor. Deswegen kann das Fehlen einer Verknöcherung nicht als "primitiv" gedeutet werden, wie WÖHRMANN-REPENNING (1984) dies tut.

Wenn man darüber hinaus beachtet, bei welchen Landwirbeltieren in der Kapsel Verknöcherungen beschrieben sind, ist keine Regelmäßigkeit zu erkennen: nicht nur unter Insektivoren und Nagetieren, sondern auch bei anderen Säugetieren (ZUCKERKANDL, 1907) sowie bei der Hälfte der menschlichen Embryonen (AUGIER, 1931) kommen solche vor. Gleiches gilt für junge Ringelnattern (BROMAN, 1920), die nicht zu den Reptilien mit Wühl- und Grabtätigkeit gehören (VERSLUYS, 1936). Deshalb läßt sich die Behauptung von WÖHRMANN-REPENNING (1984) bezweifeln, die Verknöcherung bei Rodentia und Insectivora sei nur auf eine starke mechanische Belastung des Organes, hier durch den Gebrauch der mächtigen Incisivi resp. der hochbeweglichen Nasenpartie, zurückzuführen.

Nicht zur Kapsel gehören entgegen bisherigen Deutungen (s. Literaturübersicht) dem Organ anliegende Teile des Processus palatinus medialis ossis incisivi. Die entgegen MIHALKOVIC (1899) enchondrale Verknöcherung der Kapsel ist vom umliegenden, desmal entstehenden Os incisivum unabhängig.

Die dem Organ lateral anliegende Knochenlamelle (Abb. 2,1), die andere Autoren (KLEIN, 1880, 1881a; WÖHRMANN-REPENNING, 1984) abbilden, aber nicht deuten, halte ich für das "Septomaxillare" (s. GAUPP, 1905). Andere Bezeichnungen für diesen Knochen lauten "le corne" (DUGES, 1834), "Intranasale" (PARKER, 1877) und "Os nariale" (WEGENER, 1922). Schon GAUPP (1905) vermutet, daß der Knochen bei "höheren" Säugetieren (genauso wie bei Schildkröten, Krokodilen und Vögeln) entweder "sekundär verloren gegangen" oder ins "Praemaxillare aufgenommen" sei; auch bei "niederen" Säugetieren ist seine Identität umstritten (vergl. STADTMÜLLER, 1936b; STARCK, 1979). Dieses Skelettelement befindet sich als "selbständig angelegter Deckknochen" (GAUPP, 1905) ursprünglich in der Schädeloberfläche mit Lagebeziehung zum Os incisivum und zum Organ und ist bei Säugetieren möglicherweise mit der Verlagerung des Organes in die Tiefe der Nasenhöhle (s.o.) ebenfalls dorthin gelangt.

Bei Urodelen nämlich liegt es der das ventromedial liegende Organ umgebenden, rinnenförmigen Kapsel

ventrolateral an (GAUPP, 1904) und reicht dem Os incisivum stets benachbart caudolateral der Nasenöffnung an die Schädeloberfläche (GAUPP, 1905). Bei solchen Reptilien, die wie die Säugetiere einen sekundären Gaumen bilden, wandert das Septomaxillare dagegen weiter in die Nasenhöhle ein, wo es zwischen Os incisivum und Vomer dem Organ anliegt, wie es sich am Beispiel der Pythonschlange (s. STARCK, 1979) beobachten läßt.

Die enge Beziehung des JACOBSONSchen Organes zum primären Gaumen bei Landwirbeltieren ist nach dem oben Ausgeführten als gesichert zu betrachten, was durch die gemeinsame Innervation und Vaskularisation durch Äste des vielzitierten N. pterygopalatinus und der Vasa sphenopalatinae belegt wird. Demzufolge muß die Benennung der Leitungsstrukturen dahingehend geändert werden. Es ist zu wünschen, daß, was den Nerven anbelangt, die alte Bezeichnung von ROSENTHAL (1927) und HALLER v. HALLERSTEIN (1934) als N. nasopalatinus wieder eingeführt wird, wobei die Gefäße als A. und V. nasopalatina zu bezeichnen sind. Zumindest ist ein Namenswechsel der Leitungsstrukturen vom Durchtritt der Fissura palatina an, d.h. vor dem Abgang der Äste an das Organ (s. NAV, 1994), durch den phylogenetischen Sachverhalt (vergl. GAUPP, 1899a und b) nicht gerechtfertigt.

Der die Tunica mucosa sensoria dagegen ausschließlich versorgende Ast der A. ethmoidalis externa, deren Kapillaren auch im Stratum papillare der L. propria anzutreffen sind, besitzt jedoch keinen Kontakt zur übrigen Nasenschleimhaut und ist deswegen als *A. vomeronasalis* zu bezeichnen. Es handelt sich keineswegs um "Septaläste" (SZABÓ et al., 1988), deren Herkunft aus der A. carotis externa von den Autoren auch noch falsch angegeben wird. Die Vene aus der Tunica mucosa sensoria, die in die V. ethmoidalis externa mündet, verhält sich gleich, weswegen sie als *V. vomeronasalis* zu bezeichnen ist.

B. Die Schleimhaut des Organes

1. Tunica mucosa sensoria

[<zurück zur Übersicht>](#)

Das schein geschichtete Sinnesepithel der Tunica mucosa sensoria beim Meerschweinchen entspricht in seinem Aufbau demjenigen anderer Landwirbeltiere (s. KOLNBERGER, 1971a; HALPERN, 1987) und enthält entgegen MENDOZA et al. (1989) und MENDOZA (1993) auch Basalzellen sowie Ganglienzellen (s.u.). Als Geruchsorgan ist es bei den meisten Säugetieren trotz der versteckten Lage keinesfalls bedeutungslos, doch tritt die Bedeutung für die Riechleistung durch die Entwicklung der Regio olfactoria bei Landwirbeltieren zunehmend in den Hintergrund.

Zuerst wird dies daran deutlich, daß die Sinnesschleimhaut der Säugetiere trotz der strukturellen Übereinstimmungen bei Landwirbeltieren, gemessen am offensichtlich ursprünglichen Sachverhalt bei manchen Amphibien (s.o.), Spezialisierungen in zweierlei Hinsicht aufweist. Einerseits betrifft dies die Stützzellen bei Säugetieren, die keine - oder nur geringgradige (s. Literaturübersicht) - sekretorische Aktivität besitzen und deren Zilien rückgebildet sind (s.u.). Dennoch ist die Sinnesschleimhaut jedoch durchaus als *Sinnesschleimhaut* anzusprechen. Bei allen Amphibien tragen diese Zellen Zilien (KOLNBERGER, 1971a) und sezernieren (GAUPP, 1904; KOLNBERGER, 1971a). Sie dienen damit der Aufrechterhaltung eines Sekretstromes im rinnenförmigen Organ zum Schutz und zur Reinigung des

Sinnesepithels (KOLNBERGER, 1971a). Im schlauchförmigen Organ der Säugetiere übernimmt diese Funktion die Tunica mucosa nonsensoria durch ihren engsten Kontakt zur Oberfläche der Tunica mucosa sensoria. Unterstützt wird sie durch ihre mächtigen Drüsen, die - wie diejenigen der übrigen Nasenhöhle auch (s. MATTHES, 1934) - bedeutend ausgeprägter als bei Amphibien sind (vergl. KOLNBERGER, 1971a). Das Fehlen der Drüsen in der Sinnesschleimhaut wurde wegen des Vorkommens solcher in der Tunica mucosa nonsensoria bereits als unbedeutend eingestuft (CIGES et al., 1977). Als parallele Entwicklung zeigt sich auch in der Regio olfactoria, daß die BOWMANschen Drüsen weniger in den der Atemwegsschleimhaut mit den Glandulae nasales benachbarten Abschnitten anzutreffen sind, als in denjenigen, die fern dieser Schleimhaut liegen (vergl. VINNIKOV, 1974).

Andererseits ist die Höhe des Sinnesepithels bedeutend geringer als bei Amphibien. Sie ist bei Säugetieren mit 25 - 150 µm (s. z.B. KLEIN, 1881a, 1882; MATTHAY, 1968; KOLNBERGER, 1971a; GOLD, 1984) zu veranschlagen. Bei Amphibien liegt sie bei etwa 400 µm (KOLNBERGER, 1971a), wobei das Stratum papillare der Lamina propria außerordentlich mächtig ist ("Aufwölbungen der Propria"; JONES et al., 1994). Demzufolge sind bei Säugetieren die Propriapapillen stark reduziert, besonders, was deren Bindegewebe betrifft, was zu der irrigen Deutung als "intraepitheliale Kapillaren" geführt hat.

Diese Reduktion kann aber nicht als Anzeichen einer verminderten Funktion der Sinneszellen in Anspruch genommen werden, wie BREIPOHL et al. (1981) insinuieren. Die Tatsache, daß bei annähernd geburtsreifen Feten das Epithel höher (und das Stratum papillare mächtiger) als bei erwachsenen Tieren ist, erlaubt zwei Deutungen, die sich gegenseitig nicht ausschließen. Einerseits kann die Veränderung der Epithelhöhe durch postnatale Wachstumsprozesse rein mechanisch erklärt werden, andererseits ist auch eine Deutung im Sinne von HAECKELs biogenetischem Grundgesetz (1868) möglich.

Der Vorteil, den die geringere Höhe des Sinnesepithels bei Säugetieren für die Funktion zweifelsfrei birgt, ist die Kürze der dendritischen und intraepithelialen Abschnitte der neuritischen Schenkel der einzelnen Sinneszelle und die gleichmäßigere Höhe aller Sinneszellen im Epithel, was die Erregungsweiterleitung begünstigt.

Noch günstigere Bedingungen finden sich im Sinnesepithel der Regio olfactoria, welches unter Landwirbeltieren stets flacher als das Sinnesepithel des Organes ist, wie den Angaben zur Höhe des erstgenannten zu entnehmen ist (GRAZIADEI, 1971; GOLD, 1984; MENDOZA, 1993). Daß angesichts des flachen Epithels die Lamina propria der Sinnesschleimhaut der Regio olfactoria kein Stratum papillare aufweist - sein Fehlen beschreibt KRATZING (1975) - ergibt sich wegen der bekannten nutritiven Funktion desselben von selbst. Was das Organ anbelangt, wird die genannte Deutung durch die Tatsache unterstützt, daß das Sinnesepithel bei makrosmatischen Säugetieren bei dichter Anordnung der Sinneszellen besonders niedrig ist (geringstenfalls 25 µm, durchschnittlich unter 100 µm), wie sich beim Schaf (BALOGH, 1860), Hund (KLEIN, 1882), Schwein (MATTHAY, 1968) und frugivoren Chiroptera (BHATNAGAR et al., 1974) zeigt. Bei mikrosmatischen Säugetieren dagegen wird das Organ in der intrauterinen Entwicklung gänzlich oder teilweise rückgebildet. Bei Arten mit nach STARCK (1982a) post natum noch vorhandenem Organ sind die Sinneszellen im Epithel, daß höher als bei Makrosmatikern ist, weniger dicht angeordnet. Insgesamt ergibt sich hieraus der Eindruck, daß das JACOBSONsche Organ bei Makrosmatikern entgegen anderer Ansicht (SALAZAR et al., 1984) gut und bei Mikrosmatikern jedoch schlecht ausgebildet ist.

Die Bedeutung für die Riechleistung bei Säugetieren zeigt auch die Beschaffenheit der Sinneszellen, die

jeden Zweifel an der Funktionstüchtigkeit des Organes ausschließt. Die primären Sinneszellen sind bipolare Neurone, die durch Gliazellen (Stützzellen) im Epithel unvollständig voneinander isoliert werden und keine Teilungsfähigkeit besitzen. Für eine Regeneration der Sinneszellen aus Basalzellen findet sich kein Hinweis. Der reiche Organellbestand, besonders das reichlich vorhandene endoplasmatische Retikulum, kennzeichnen sie als hochaktive Zellen, was schon KOLNBERGER et al. (1971) vermuteten. Wenn verschiedene Autoren das Vorhandensein verschiedener Regenerations- und Degenerationsstadien von Sinneszellen beschreiben (KOLNBERGER et al., 1971; BHATNAGAR et al., 1982; NAGURO et al., 1982), dann handelt es sich eigentlich nur, wie noch zu zeigen ist, um geringfügige morphologische Unterschiede unterschiedlich starker Stoffwechselaktivität. Auch für die Ansicht von BARBER et al. (1978), nach denen sich Sinneszellen aus teilungsfähigen Basalzellen entwickeln können, was GOLD (1984) schon bestreitet und danach von WANG et al. (1988) erneut in Betracht gezogen wird, gibt es keine Grundlage, weil diese nur für den Nachschub von Gliazellen verantwortlich sind (s.u.). Bei den von BHATNAGAR et al. (1982) und NAGURO et al. (1982) beschriebenen unreifen Sinneszellen kann es sich nach Lage und Struktur nur um die von mir beschriebenen Ganglienzellen des N. terminalis (s.u.) handeln. Statt dessen ist eine physiologische Erneuerung der Basal- resp. Stützzellen zu beobachten, wie sie auch sonst postnatal bei Gliazellen bekannt ist (LEONHARDT, 1987). Als Ausdruck dessen gibt es einzelne Stützzellen mit untergehenden Kernen und Mitosen der Basalzellen. Letztere treten in Kontakt zu den Nervenfortsätzen und differenzieren sich in Richtung auf die Epitheloberfläche zu weiteren Stützzellen. GOLD (1984) fand auch Teilungsfiguren bei Stützzellen.

Die Definition dieser Sinneszellen als Nervenzellen ist schon durch KOLMER (1927a) erfolgt. Neuerdings werden sie von BÖHME (1992b) als nervenzellartige Epithelzellen oder als sog. Paraneurone beschrieben, die "neurosekretähnliche" Granula besitzen (BÖHME, 1992a). Eine eventuelle neurosekretorische Funktion spricht aber nicht gegen ihre Nervenzelleigenschaft, denn die Neurosekretion ist, wie STARCK (1982b) ausführt, der Ursprung des Hormonsystems schlechthin.

Unabhängig davon, daß sekretorische Aktivität also weder als Indiz für noch gegen den Charakter der Sinneszellen als Neurone gewertet werden darf, fanden sich beim Meerschweinchen keine Anzeichen für derartige Aktivitäten. Daher erübrigt sich auch die Diskussion, ob die Gewebsschranke zwischen Kapillaren und Sinneszellen derjenigen in der sog. "neurohämalen Region" der sog. Eminentia mediana (s. MENDOZA, 1993) ähnele.

Die als "vesikkellose Anschwellungen" (MENDOZA, 1993) der neuritischen Schenkel der Sinneszellen gedeuteten Strukturen in den Nervenfaserbündeln sind quergetroffene Dendriten der Ganglienzellen. Darüber hinaus ist die von anderen Autoren vielfach ins Feld geführte PAS-positive Reaktion des Zytoplasmas am apikalen Kernpol nämlich - abgesehen davon, daß diese nicht für Neurosekretion spezifisch ist - nicht an Produkte in den Zisternen des endoplasmatischen Retikulums gebunden, sondern rührt von den Glykoproteinen des Organellolemms resp. den Ribonukleotiden der Ribosomen des rauhen endoplasmatischen Retikulums her. Auch darin unterscheiden sich die Sinneszellen von denjenigen der Regio olfactoria nicht, bei denen rauhes endoplasmatisches Retikulum in regelmäßiger lamellärer Anordnung vorkommt (s. GRAZIADEI, 1971). Auch für das Mengenverhältnis der beiden Fraktionen des endoplasmatischen Retikulums finde ich im Gegensatz zu MENDOZA (1993) keinen Unterschied zwischen den Sinneszellen des JACOBSONSchen Organes und der Regio olfactoria.

Das ausgesprochen gut entwickelte endoplasmatische Retikulum und die Golgi-Felder sowie die zahlreichen, ihnen entstammenden Vesikel weisen sie als hochaktive Organellen ebensolcher Zellen aus,

die überwiegend im Dienste des Zellstoffwechsels stehen, wozu auch die Membranerneuerung gehört. Im Zusammenhang mit der Membranerneuerung sind auch die Vesikel zu sehen, die vor allem in den Apices der Sinneszellen anzutreffen sind, was TAKAMI et al. (1995) - allerdings vermutungsweise - mitteilen.

Jedoch sind nicht alle Zellen in gleichem Maße hochaktiv, so daß geringfügig unterschiedliche Zellbilder durch unterschiedliche Ausbildungsgrade des endoplasmatischen Retikulums, wie oben erwähnt, nicht als Regenerations- oder Degenerationsstadien mißdeutet werden können.

Auch in bezug auf die Erregungsübertragung zwischen den Sinneszellen verhält sich das Sinnesepithel demjenigen der Regio olfactoria ähnlich. Wie im Sinnesepithel der Regio olfactoria, in dem mehrere Dendriten in einer funktionellen Einheit zusammenliegen (FRISCH, 1967), kann im Sinnesepithel des Organes die Erregung von einer Sinnesnervenzelle zur daneben liegenden übertragen werden, da die Stützzellen diese entgegen MENDOZA (1993) nicht vollständig voneinander trennen. Es kommen auch Synapsen, und zwar zwischen den Sinneszellen und dem N. terminalis (s.u.) vor, vergleichbar mit den Synapsen der Sinneszellen der Regio olfactoria mit einem nicht weiter definierten Nerven, die DE LORENZO (1970) beschreibt.

Entgegen allen bisher erörterten vermeintlichen Unterschieden zwischen beiden Sinneshäuten, wie sie auch immer in der Literatur hervorgehoben werden, liegt der wesentliche qualitative Unterschied in der Ausstattung der dendritischen Schenkel der Sinneszellen einschließlich der Zellapices.

Im Gegensatz zu den Sinneszellen der Regio olfactoria fehlen schließlich Zilien fast vollständig. Statt dessen tragen sie 2 Arten von Mikrovilli, was zu ihrer Bezeichnung als *Epitheliocyti neurosensorii villiferi* führt. Zu den 2 bis 4 dickeren Mikrovilli gehören möglicherweise der beim Schaf angetroffene "larger microprocess" (KRATZING, 1971b). Die Mikrovilli sind aber entgegen CIGES et al. (1977) und GOLD (1984) keine Zilienreste und keine "mikrovilliähnlichen Strukturen".

Daß das Fehlen der Zilien sekundär ist, geht daraus hervor, daß an den Apices gelegentlich auch noch Zilien vorkommen (Abb. 10), wie es auch bei jungen und erwachsenen Tieren anderer Arten beschrieben ist. In diesem Sinne müssen auch die in den Apices der Sinneszellen vorhandenen Reste von Zilien und Kinetosomata gedeutet werden. Hierzu zählen neben den Zentrosomata mit zentralen Tubulusanschnitten, die bereits GOLD (1984) beschrieben hat, die intracellulären Abschnitte von Zilienschäften, Wurzelfasern sowie Zilien mit unvollständiger Tubulusstruktur (s. ADAMS et al., 1984). Hinzu kommen Satelliten an und nahe den Zentrosomata in Sinneszellen, die als "ciliary precursor bodies" (KOLNBERGER, 1971a) oder als "Zilienvorstufen" etwas einseitig allein als Zeichen einer abgebrochenen Zilienentwicklung gewertet werden. Die Deutung aller dieser Strukturen muß jedoch in zwei Richtungen erfolgen, die fließend ineinander übergehen, und zwar einerseits als Rückbildung entwickelter Zilien, die CIGES et al. (1977) und GOLD (1984) vermuten. So auch MENDO (1988), der bei Rattenfetten (14. - 19. d. p.c.) beobachtet, daß neben Mikrovilli sog. "primary cilia" nebst Zentriolen ausgebildet werden, die der Rückbildung anheimfallen. Andererseits kommt auch eine unterdrückte Zilienentwicklung in Betracht, bei der im Sinne eines Atavismus Zilien ausgebildet werden, die aber in der Entwicklung steckenbleiben.

Wenn man KRATZING (1975) richtig deutet, meint er, daß die Ausstattung der Sinneszellen im Sinnesepithel der Regio olfactoria mit Zilien hauptsächlich mechanisch bedingt sei, weil die Schleimhaut hier durch den Luftstrom mehr beansprucht wird. Der Verlust der Zilien im Organ umgekehrt kann aber nicht, wie KRATZING (1975) es tut, lediglich mechanisch begründet werden, weil das Organ keineswegs bei allen Landwirbeltieren so versteckt liegt wie bei Säugetieren und auch in diesen Fällen

die Sinneszellen charakteristischerweise stets zilienlos sind.

Auf der Suche nach weiteren Erklärungsmöglichkeiten bietet sich an, diese in verschiedener Funktion zu suchen, wofür die Physiologen reichlich Hinweise geliefert haben (vergl. z.B. GRAZIADEI, 1971).

Die interessante Frage ist aber eigentlich die, warum die Zellen ursprünglich Zilien besaßen, oder anders herum die Frage, wie sich das ontogenetisch vorübergehende Auftreten von Zilien sowie deren Überbleibsel in den Zellen zur phylogenetischen Deutung des Organes heranziehen läßt. Aus diesem Blickwinkel stellt sich die Frage der Homologie der Riechsinnesorgane der Wirbeltiere insgesamt neu. Die Wasserwirbeltiere (Cyclostomata, Teleostei, Dipnoi und Elasmobranchii) besitzen ein einfaches, ungeteiltes olfactorisches Organ (s. PETER, 1902; MATTHES, 1934). Mit Ausnahme der Elasmobranchii, deren Riechschleimhaut nach REESE (1965) nicht mit Zilien, sondern mit Mikrovilli besetzte Sinneszellen aufweist, kommen bei den anderen genannten Gruppen zwar Sinneszellen mit Zilien, aber auch durchaus solche mit Zilien und Mikrovilli sowie mit Mikrovilli, aber ohne Zilien vor (BRONSTHEIN, 1970; THEISEN, 1972; FARBMAN et al., 1974; ICHIKAWA et al., 1977). Wenn man jetzt, insbesondere unter Berücksichtigung der Verhältnisse bei Elasmobranchii, die Frage nach der Homologie stellt, dann sprächen doch eher die Tatsachen für die Homologie der betreffenden Sinneshäute mit derjenigen des JACOBSONSchen Organes bei Landtetrapoden. Für diese durch topografische Verhältnisse bestätigte Deutung spricht auch, wie noch ausgeführt werden wird, die Innervation der Sinnesschleimhaut (s.u.).

Dies bedeutet, daß die olfactorische Schleimhaut der Elasmobranchii wie diejenige des JACOBSONSchen Organes der Landwirbeltiere abgeleitet ist. Eine Homologie des JACOBSONSchen Organes mit dem Riechsinnesorgan der aquatischen Wirbeltiere hält zwar bereits BROMAN (1920) für möglich, dem aber wegen der später fälschlich angenommenen Verbindung des N. terminalis mit der Riechschleimhaut der Landwirbeltiere die Anerkennung versagt blieb.

Die Innervation der Sinnesschleimhaut des Organes der Landwirbeltiere einschließlich der versorgenden Gefäße erfolgt nur durch den N. terminalis, der auch intraepitheliale Ganglienzellen besitzt.

Entgegen den in der Literatur überwiegend dargestellten Verhältnissen zieht der N. terminalis weder selbständig, noch Äste anderer Nerven begleitend, zur Tunica mucosa nonsensoria des Organes oder zu den Schleimhäuten des Cavum nasi proprium. Demzufolge können die dort befindlichen Ganglienzellen, einschließlich derjenigen im Sinnesepithel der Regio olfactoria (s. KOLMER, 1927a), nichts mit dem N. terminalis zu tun haben. Daran ändert auch der Nachweis von LH-RH in diesem Sinnesepithel resp. im Verlauf der Fila olfactoria nichts, da dieses Peptid - was bereits angedeutet wurde (OELSCHLÄGER et al., 1991; DEMSKI, 1993) - keinen Indikator für den N. terminalis darstellt, nicht zuletzt, weil eine die weite Verbreitung des Peptides als Neurotransmitter schon STERNBERGER (1986) beschreibt. Was die Verbindung des Nerven mit dem Organ betrifft, hat mit seiner stets unbeachteten Mitteilung NITSCHKE (1972) Recht behalten. Der N. trigeminus hat jedenfalls entgegen MIHALKOVIC (1899) und KRATZING (1980) mit der Sinnesschleimhaut nichts zu tun.

Hiernach kommt für die Innervation der Sinnesschleimhaut der Regio olfactoria bei Landwirbeltieren nur noch der N. ethmoidalis (V1) in Betracht.

Somatosensible Endigungen des N. trigeminus sind dort lange bekannt (TUCKER, 1971). Der N. ophthalmicus gehört wie der N. terminalis zu den altertümlichen Nerven für die Hautsensibilität des vorderen Kopfendes, die als primitives Merkmal periphere Ganglienzellen aufweisen (ORTMANN, 1943), was auch das Vorkommen von Ganglienzellen im Sinnesepithel der Regio olfactoria (s.

MATTHES, 1934) erklärt.

Der Sachverhalt, daß bei Landwirbeltieren der N. terminalis die Sinnesschleimhaut des Organes und der N. ophthalmicus n. trigemini diejenige der Regio olfactoria innerviert, zeigt, daß beide Sinnesorgane unabhängig voneinander entstanden sind, wofür auch die Herkunft aus unterschiedlichen Plakoden (s. TRETJAKOFF, 1909; GAWRILENKO, 1910; STEWART, 1920; SIMONETTA, 1932) spricht. Ob diese eben genannten Autoren recht haben oder MUSKE et al. (1987) und OELSCHLAEGER (1993), die neuerdings eine für beide Organe einheitliche plakodale Anlage behaupten, kann hier nicht entschieden werden. Dem widerspricht aber die ORTMANNsche Ansicht (1943), nach der die Terminalisplakode phylogenetisch älter als das Riechsinnesorgan der Landwirbeltiere ist. Auch der Bulbus olfactorius "accessorius", der deshalb eigentlich "primarius" heißen müßte (s.u.), ist älter als der Bulbus olfactorius, weil er sich (s. HINDS, 1968) ontogenetisch früher differenziert.

Die Riechschleimhaut bei Wasserwirbeltieren wird jedenfalls wie die Sinnesschleimhaut des JACOBSONschen Organes vom N. terminalis innerviert. Der N. ophthalmicus profundus (N. nasociliaris der Landwirbeltiere; HALLER v. HALLERSTEIN, 1934) endet bei Cyclostomata und Teleostei in der Haut des Kopfes und hat mit deren Riechsinnesorgan nichts zu tun. Wenn man von der oben beschriebenen Homologie ausgeht, dann betrifft sie nur die Sinnesschleimhaut des JACOBSONschen Organes und kann die Tunica mucosa nonsensoria nicht in diese Homologie einbezogen werden, da sie, wie erwähnt, ein Neuerwerb der Landwirbeltiere ist. Es liegt also entgegen BROMAN (1920) nur eine partielle Homologie vor.

Ein weiteres Kriterium für die Homologie ergibt sich aus der Lage (2. Homologiekriterium nach REMANE, 1956). Wie aus der Literatur hervorgeht (HOLMGREN et al., 1936; STADTMÜLLER, 1936a), ist der Boden der Nasenkapsel deren phylogenetisch älterer Teil. Dieser Teil stützt bei Wasserwirbeltieren das Riechsinnesorgan. Sein Homologon ist bei Landwirbeltieren die Cartilago paraseptalis, die das JACOBSONsche Organ umgibt.

Beim JACOBSONschen Organ der Landwirbeltiere handelt es sich, wie die Untersuchung zeigt, um nichts anderes als das stammesgeschichtlich ältere, sozusagen primäre Riechsinnesorgan der aquatischen Wirbeltiere, welches im Zusammenhang mit der terrestrischen Lebensweise die Tunica mucosa nonsensoria einschließt. Das provoziert natürlich die Frage nach dessen Bedeutung angesichts der enormen Entwicklung des definitiven (sekundären) Riechsinnesorganes.

Die Bedeutung des Organes für die Riechleistung, die seit TUCKERs physiologischen Untersuchungen (1963) als bewiesen gilt und am Aufbau der Sinnesschleimhaut und seiner Sinneszellen zweifelsfrei ablesbar ist (s.o.), liegt bei Landwirbeltieren aber nicht in einer speziellen Aufgabe für das Geschlechtsleben, weil nicht einsichtig ist, wieso ein für die Arterhaltung derart wichtiger Teil der Riechleistung bei Säugetieren allein vom Organ mit einer derart versteckten Lage und einem engem Zugang getragen werden soll. Damit der Geruchsstoff überhaupt erst in das röhrenförmige Organ und an die Sinnesschleimhaut gelangen kann, muß offenbar über eine sympathische Erregung jener Pumpmechanismus in der lateralen Wand in Gang gesetzt werden (s.u.), was bei den hochmolekularen, eher spurenweise vorkommenden Pheromonen (SINGER et al., 1987) dann nur zufällig geschehen kann. Es ist plausibler, die erste Adsorption eher an der in offener Verbindung mit dem Atemwegsstrom

stehenden Regio olfactoria zu erwarten, in deren seromucösen Flüssigkeitsfilm (s. BEETS, 1971) die ebenfalls löslichen Pheromone (SINGER et al., 1987) gut adsorbiert werden können. In diesem Zusammenhang muß die Funktion des sog. "Flehmens" bei Säugetieren, durch das der Transport des geschlechtsspezifischen Geruchsstoffes in das Organ erleichtert werden soll (KNAPPE, 1964) in Frage gestellt werden, weil bei mehreren Spezies (z.B. bei Equiden) der Ductus nasopalatinus mundhöhlenseitig verschlossen ist.

Umgekehrt ist die Fähigkeit des Organes, auch auf die verschiedensten Geruchsstoffe anzusprechen, sehr alt, denn Fische, die ausschließlich dieses primäre Riechsinnesorgan besitzen, reagieren nicht nur auf spezifische Pheromone, sondern auch auf andere Geruchsreize. Es gibt auch keine Anzeichen dafür, daß diese Fähigkeit sekundär verloren gegangen sei. Auch bei Säugetieren reagieren nämlich beide Riechsinnesorgane auf andere Geruchsreize, wobei das Organ im Gegensatz zur Regio olfactoria, welche auf höhermolekulare Stoffe anspricht, nur von niedermolekularen Fettsäuren und Alkoholen gereizt wird (s. GRAZIADEI, 1971).

Im Zusammenhang mit der angenommenen Funktion im Sexualverhalten steht die von WIRSIG (1987) postulierte Neurosekretion von LH-RH durch den N. terminalis bei Landwirbeltieren. Hierfür gibt es allerdings keine Anhaltspunkte. Abgesehen davon ist eine systemische Zirkulation des Peptides wegen seiner schnellen Inaktivierung (s. McGEAR et al., 1987) höchst fraglich, welche, wie vermutet, auch von umstrittenen (s. OELSCHLÄGER et al., 1991) zentralen, perivaskulären Endigungen des Nerven das Peptidhormon in die Peripherie führen soll (s. STERNBERGER, 1986). Das Fehlen der Neurosekretion geht aus dem Mangel einer diesbezüglich erforderlichen Anzahl von den das LH-RH enthaltenden Granula in den Ganglienzellen hervor. Dies trifft auch andere Landwirbeltiere, bei denen sich im Nerven LH-RH wie nur nach experimenteller Manipulation, die zu einer Anreicherung im Nerven führen, nachweisen läßt (s. WIRSIG-WIECHMANN, 1993).

Daß jedoch eine neurosekretorische Leistung in der Entwicklungsgeschichte primär vorhanden war, die sekundär verloren gegangen ist, darauf weist der gelegentlich enge Kontakt der Ganglienzellen zur Basalmembran des Sinnesepithels nahe den Kapillaren im Stratum papillare hin. Der Verlust ergibt sich aus der Tatsache, daß mit der Entwicklung der Hormondrüsen resp. des spezialisierten neurokrinen hypothalamo-hypophysärem Systems bei Wirbeltieren die Neurosekretion an Bedeutung abnimmt (STARCK, 1982b). Möglicherweise geht die neurosekretorische Funktion des Nerven bis auf *Branchiostoma lanceolatum* zurück, dem die Hypophyse fehlt (STARCK, 1982b) und bei dem der N. terminalis als "N. apicis" in die "Kopfhaut" reicht (ARIENS KAPPERS, 1934).

Bei Landwirbeltieren besitzt der N. terminalis nur die durch die zweifellos parasymphathischen multipolaren Ganglienzellen vertretenen *vasomotorischen* und *neuromodulatorischen* Qualitäten, während die übrigen (die *glandulomotorische* und die *neurosekretorische* Qualität, s. DEMSKI, 1993, ebenso die neuerdings wieder postulierte *sensorische* Qualität) fehlen. Von diesen beiden braucht die vasomotorische Qualität für die Kapillaren im Stratum papillare (s. BREIPOHL et al., 1981; MENDOZA, 1993) schon nicht erwogen zu werden, da eine solche Kapillaren allgemein nicht zukommt (WITZLEB, 1987), wogegen die *Vasa vomeronasalia* innerviert werden. Sympathische Fasern für diese im Plexus caroticus externus stammen aus dem Ganglion cervicale craniale. Die neuromodulatorische Qualität ist ablesbar an den an den Sinneszellen endenden Neuriten der multipolaren Ganglienzellen, womit entgegen der landläufigen Meinung (DÖLLKEN, 1909; MENDOZA, 1993) und wie in der Regio olfactoria (s.o.) Synapsen im Sinnesepithel sowie an den Berührungsstellen ihrer Perikaryen mit denen

der Sinneszellen vorkommen.

Dazu sind in der Sinnesschleimhaut die genannten Ganglienzellen entgegen bisherigen Darstellungen offenbar als intramurales Wandnervensystem (und ihrer parasymphathischen Qualität entsprechend "nahe dem Erfolgsorgan") angeordnet. Die an ihnen endenden Neuriten sind nicht nur präganglionäre und charakteristischerweise tief invaginierte cholinerge Fasern des 1. Neurons, sondern können auch Neuriten anderer multipolarer Ganglienzellen sein.

Neben multipolaren Ganglienzellen weist das Sinnesepithel auch bi- resp. pseudounipolare Ganglienzellen auf, die das Substrat der *sensiblen resp. somatosensiblen* Innervation (wie in der Regio olfactoria, s. TUCKER, 1971) darstellen. Deren aller Zuordnung zum N. terminalis erfolgt aufgrund ihrer sich bei aquatischen Wirbeltieren und bei allen Landwirbeltieren entsprechenden Struktur.

2. Tunica mucosa nonsensoria

[<zurück zur Übersicht>](#)

Aus dem Sachverhalt, daß das unter Landwirbeltieren als Organum vomeronasale tradierte primäre Riechsinnesorgan der Fische im Zusammenhang mit der terrestrischen Lebensweise wie das sekundäre Geruchsorgan eine Drüenschleimhaut erhält, ergibt sich der prinzipiell ähnliche Aufbau der *Tunica mucosa nonsensoria vomeronasalis* (s. NH, 1983, 1994) mit der Atemwegsschleimhaut der Nasenhöhle bei Säugetieren (s. HEISS, 1936; STÖHR et al., 1959a und b), was bereits von KLEIN (1880, 1881a) beim Meerschweinchen beobachtet und wegen des vermeintlichen Fehlens von Becherzellen zu Unrecht in Frage gestellt wurde (LUCKHAUS, 1969; GOLD, 1984). Das rinnenförmige Organ bei Urodelen, dessen Zugang sie säumt, weist nämlich noch Kontakt zum Atemluftstrom auf (s.o.). Im demgegenüber versteckten und schwer zugänglichen röhrenförmigen Organ bei Säugetieren ermöglicht sie in spezieller Anordnung und Aufbau die Organfüllung und -entleerung (die sog. "Vomeronasalpumpe", s.u.) und die Passage der Geruchsstoffe. Wie *beide* Sinneshäute bei Säugetieren gut ausgebildet sind (s.o.), so sind es auch *beide* Drüenschleimhäute, wie der Vergleich vor allem der sekretorischen Einrichtungen (einschließlich der extraepithelialen Drüsen, s.u.) bei Landwirbeltieren lehrt, innerhalb deren Klassen sie sich in ihrer Mächtigkeit im Organ und in der Atemwegsschleimhaut der Nasenhöhle (vergl. GAUPP, 1904; MATTHES, 1934; WANG et al., 1982; KRATZING, 1975) entsprechen.

Weil es neben der ähnlichen Atemwegsschleimhaut auch zahlreiche andere Drüenschleimhäute gibt (PREUSS, 1979), wobei deren Drüsenhaltigkeit aber nicht das einzige Charakteristikum darstellt, kann die Schleimhaut des Organes mit GOLD (1984) jedoch nicht allein als "Tunica mucosa glandularis" in den NH (1994) charakterisiert werden, was auch DONAT (1987) beklagt. Kennzeichnend ist in ihrer retikulär-bindegewebigen Propria das Vorhandensein der Lamina fibroelastica, einer Lamina muscularis mucosae und des venösen Schwellgewebes (*Plexus venosus tumidus*), die auch in derjenigen der Atemwegsschleimhaut in unterschiedlicher regionaler Ausprägung (PREUSS, 1979) vorkommen. Gleiches gilt für die knorpelige Stütze an Stelle der Submucosa. Hinzu kommen die Drüsen und die Lamina epithelialis, die bislang meist allein als Kriterien für die Beurteilung der Schleimhaut des Organes herangezogen wurden. Ein eklatantes Beispiel hierfür ist die Bezeichnung der Schleimhaut im Organ als "rezeptorfrees Epithel" (MENDOZA et al., 1993; MENDOZA et al., 1994), die zu unterbleiben hat, weil sie - außer nichtssagend - auch im Hinblick auf die hier aufgedeckte

somatosensible Innervation, wie es sich für ektodermale Epithelien gehört, nicht dem Sachverhalt entspricht. Die vielerorts angenommene vegetative Innervation der Epithelialis durch den *N. nasopalatinus* kommt dagegen schon deshalb nicht in Betracht, weil einzellige (STÖHR et al., 1959a) und mehrzellige (FAHRENHOLZ, 1937) intraepitheliale Drüsen im Gegensatz zu den extraepithelialen Drüsen generell nicht autonom innerviert sind. Bei den somatosensiblen Fasern, die denjenigen im Atemwegsepithel der Nasenhöhle (s. CAUNA et al., 1969) gleichen, handelt es sich offenbar um solche von nocirezeptiven Fasern, die dort auf chemische Reize reagieren (KEVERNE et al., 1986). Dafür spricht auch der neuerdings gelungene Nachweis von Substanz P in der Epithelialis beider Schleimhäute (NAGAHARA et al., 1989; NAGAHARA et al., 1995).

Von den entgegen GOLD (1984) vorkommenden sekretorischen Einrichtungen der **Lamina epithelialis** (Epithelium pseudostratificatum columnare), die die Tradition der vor allem im Bereich des Nasenseptums anzutreffenden intraepithelialen ein- und mehrzelligen sowie extraepithelialen Drüsen im Atemwegsepithel der Nasenhöhle (s. STÖHR et al., 1959a) sozusagen im Organ fortsetzen, sind die intraepithelialen Drüsen bisher beim Meerschweinchen unerkannt geblieben und bei der Ratte (BREIPOHL et al., 1979) als "groove-like depressions" fehlgedeutet. Man kann jedoch nicht dort, wo die Drüsen sich ansiedeln, d.h. vornehmlich an geschützten Stellen nahe den Grenzen zur Sinnesschleimhaut, eine "Übergangsregion" (NAGURO et al., 1982) und schon gar kein "Übergangsepithel" (CIGES et al., 1977) postulieren, weil ein anderes Epithel mit diesem Terminus belegt ist. Unter den beiden Zelltypen (Epitheliocytus ciliatus und Epitheliocytus secretorius), die auch in der Schleimhaut der Atemwege vorkommen, sind die schwach sezernierenden oder ruhenden einzelligen Drüsen entgegen BREIPOHL et al. (1979) hochspezialisiert, aber keine degenerierten Flimmerzellen, und wirken entgegen ADAMS et al. (1984) nicht absorptiv. Gegenüber den Flimmerzellen scheinen die serösen Drüsenzellen ultrastrukturell wegen ihrer unterschiedlichen Zusammensetzung der Matrix, und nicht wegen eines unterschiedlichen Organellbestandes oder Chromatingehaltes der Kerne "dunkler". Daß diese Zellen auch in intraepithelialen Drüsen - wie die "schmalen" (RHODIN, 1974) Becherzellen - nicht besonders aktiv sind, ist angesichts der Mächtigkeit der Glandulae vomeronasales (s.u.) mit gleich zusammengesetztem Sekret nicht ungewöhnlich.

Den unterschiedlichen Zellbildern bei jungen und alten Tieren (s. NAGURO et al., 1982; GOLD, 1984) liegt kein Übergang von Becher- zu Flimmerzellen (NAGURO et al., 1982) oder, wie für das Atemwegsepithel angenommen (KÖHN, 1969), von Flimmer- zu Drüsenzellen (HAJEK, 1905, cit. HEISS, 1936) zugrunde, weil "Zwischenformen" oder sonstige morphologischen Anzeichen fehlen. Solche Übergänge werden nicht zuletzt von PREUSS (1979) schon allgemein angezweifelt.

In der **Lamina fibroelastica propriae**, die hier speziell im Hinblick auf die Pumpfunktion (s.u.) subepithelial ein regelrechtes Stratum bildet, entspricht die übrige Verteilung der elastischen Fasern derjenigen in der Atemwegsschleimhaut (vergl. HEISS, 1936; WHEATHER et al., 1987). Gleiches gilt für die Anordnung der glatten Muskelfasern, deren Vorkommen - neuerdings zu Unrecht bestritten - bereits KLEIN (1880, 1881a) für das Meerschweinchen angibt. Wie in den Atemwegen glatte Muskulatur im Rahmen eines funktionsbedingt unterschiedlichen Aufbaus der Gewebshäute (PREUSS, 1979) vor allem in Abschnitten ohne knorpelige Stütze anzutreffen ist (WHEATHER et al., 1987), ist hier die glatte Muskulatur bei über weite Teile der lateralen Wand fehlender Kapsel so gut ausgebildet, daß sie in der Anordnung zweifellos als Stellmuskulatur, *Lamina muscularis mucosae*, bei der Entleerung und Füllung des Organes wirken (s.u.) kann. Obwohl sie auch in die Media der Venenwand reicht, erübrigt es sich, ihre Zugehörigkeit zum Schwellgewebe zu diskutieren, wie in der Schleimhaut der Atemwege geschehen (z.B. ZUCKERKANDL, 1884, cit. HEISS, 1936; HERZFELD, 1889). Ihre

parasympathische Innervation durch cholinerge Endigungen, wie sie auch in den Atemwegen vorkommen (JÄNIG, 1987), dürfte, wie dort, konstriktorisch wirken, wofür auch hier der Nachweis des Peptids Substanz P in der Lamina propria beider Schleimhäute spricht (NAGAHARA et al., 1989; NAGAHARA et al., 1995).

Die Endstücke der **Wand- und Anhangsdrüsen**, die (s.o.), wie diejenigen der Atemwegsschleimhaut der Nasenhöhle, ektodermaler Herkunft sind, weisen wie diese (s. YOUNG et al., 1978; LEONHARDT, 1985) - bislang einmütig verneint - Myoepithelien auf. Ob diese jedoch nur für ektodermale Drüsen charakteristisch resp. Myoepithelien ausschließlich ektodermaler Herkunft sind, bleibt abzuwarten, weil solche auch in den entodermalen Glandulae bronchiales beschrieben sind (Leonhardt, 1985). Daraus ergibt sich für die Entleerung des Sekretes, welches ekkrin - "merokrin" trifft den Sachverhalt im Sinne von KUROSUMI et al. (1961) ungenauer - aus den Zellen entlassen wird, daß dieses aus dem Lumen der Endstücke nicht allein durch Sekretionsdruck transportiert wird, während die Lamina muscularis mucosae entgegen MENDOZA (1986b) in erster Linie für die Entleerung der größeren Ausführungsgänge zuständig ist. Für eine ausschließlich passive Entleerung der Drüsen zusammen mit dem Organlumen bei Füllung des Schwellgewebes (GOLD, 1984; s.u.) besteht kein Grund zur Annahme.

Da, wie eingangs erwähnt, der Drüsenapparat stets *beider* Schleimhäute bei Landwirbeltieren unterschiedlich, bei Säugetieren aber besonders mächtig ist, entspricht die starke Gliederung der Drüsen resp. ihres Ausführungsgangsystems im Organ so wie in der Atemwegsschleimhaut (s. BOYSEN-MØLLER, 1975; HEISS, 1936) bei letzteren nicht dem ursprünglichen Sachverhalt: Bei Amphibien mit geringerem Drüsenapparat der Atemwegsschleimhaut (s. MATTHES, 1934) fehlt auch eine Gliederung der homologen "Glandula nasalis medialis" in Lappen und Läppchen (GAUPP, 1904).

Bezüglich des Charakters resp. der Form der Drüsenendstücke zeigt sich hier, wie die unterschiedlichen Ergebnisse teilweise bei ein und derselben Säugetierart - auch beim Meerschweinchen sind bislang einmütig seröse Drüsen beschrieben (KLEIN, 1880, 1881a; MENDOZA, 1989b) - zustande kommen, die teilweise in unbegründeten Vergleichen mit Drüsen ganz anderer Herkunft und Funktionssysteme gipfelten (s. MENDOZA, 1993, "exokriner Pankreas").

Nach rein morphologischen Gesichtspunkten kann der seröse oder mucöse Charakter der Endstücke, deren Form resp. ihr Sekret (s.u.) offenbar je nach Art und Individuum geringfügig variieren, worin die Drüsen im Organ bei Säugetieren denjenigen in der Atemwegsschleimhaut ähneln (s. HEISS, 1936, und PREUSS, 1979). Auch das Alter der Tiere spielt eine Rolle, indem bei Jungtieren (2 d) die Drüsen des Organes überwiegend seröse Acini und dementsprechend längere Schaltstücke besitzen, wie es auch für die Drüsen der Atemwegsschleimhaut der Nasenhöhle dokumentiert ist (HEISS, 1936).

Es kommt hinzu, daß manchenorts (BOYSEN-MØLLER, 1964) statt klassisch morphologischer (s. YOUNG et al., 1978; PREUSS, 1979) auch histochemische Befunde - die von der Sekretzusammensetzung abhängig sind und als Klassifizierungskriterium morphologisch seröse Zellen zwei Populationen zuordnen (s. z.B. SCHAFFER, 1908; HEIDENHAIN, 1920; LEBLOND, 1950; SHACKLEFORD et al., 1962b, cit. PINKSTAFF, 1980) - für die Charakterisierung maßgeblich waren. Es zeigt sich erneut (s. YOUNG et al., 1978 über die Speicheldrüsen), daß das Sekret morphologisch seröser Zellen mit intrazellulären Sekretkanälen (!) nicht nur ausschließlich neutrale Mucopolysaccharide als Glykoprotein in proteinreichen Sekreten enthält (alte "albuminöse" Zellen), sondern auch saure, nicht sulfatierte Mucopolysaccharide enthalten kann. Daraus folgt, daß allgemein eine positive Alcianblau-Reaktion ohne Unterscheidung des pH kein Kriterium für eine mucöse Zelle liefert. Die morphologisch mucösen Zellen, die vor allem in subepithelialen Endstücken vorkommen, produzieren

ein Sekret von höherer Viskosität, das neben neutralen, wie dasjenige der Becherzellen der Epithelialis, vor allem saure sulfatierte Mucopolysaccharide enthält und auch bei pH 1 positiv reagiert.

Eine Doppelinervation in den Drüsen des Organes, wie sie in den Speicheldrüsen vorkommen soll (YOUNG et al., 1978; PINKSTAFF, 1980), ist wegen des Fehlens sympathischer Nervenendigungen nicht vorhanden. Was diejenigen angeht, die in den Drüsen im Organ der Maus von MENDOZA (1986) und MENDOZA et al. (1987a) beschrieben wurden, stimmen Beschreibung und Abbildung in den betreffenden Veröffentlichungen nicht überein. Die abgebildeten Endigungen entsprechen in der Struktur, Größe und Anzahl ihrer Transmitterorganellen den hier beim Meerschweinchen angetroffenen. Die abgebildeten Nervenendigungen mit wenigen, 100 nm großen Vesikeln und zahlreichen kleineren, klaren Vesikeln entsprechen nicht sympathischen, aminergen Endigungen, deren zahlreiche sog. "dense-cored vesicles" nur etwa 40 nm groß sind (LEONHARDT, 1985, 1987). Abgesehen davon, liegt kein Grund vor, einen Einfluß des Sympathicus auf die Sekretproduktion im Organ anzunehmen, zumal eine solche Steuerung, wie anhand der Ausführungen zur vasomotorischen Innervation deutlich wird (s.u.), nicht sonderlich zweckdienlich ist. Auch die Ergebnisse der physiologischen Untersuchungen von ECCLES et al. (1981), die hier morphologisch bestätigt werden können, lassen auf eine sympathische Innervation nicht schließen. Es ist möglich, daß die peptidergen Vesikel der cholinergen Endigungen Substanz P enthalten, die in der Atemwegsschleimhaut der Nasenhöhle und in der Tunica mucosa auch zwischen den Drüsenendstücken nachgewiesen ist (NAGAHARA et al., 1989; NAGAHARA et al., 1995). Aus den Speicheldrüsen ist bekannt, daß das Peptid in cholinergen postganglionären parasympathischen Nervenendigungen die Drüsen stimuliert (EWE et al., 1987).

Unter den **Gefäßen** entspricht nicht nur die Anordnung der Venen (KLEIN, 1880, 1881a und b, 1882; FRANKE, 1970) resp. des *Plexus venosus tumidus*, sondern auch die der Arterien und des Kapillarnetzes in der Tunica mucosa nonsensoria derjenigen in der Atemwegsschleimhaut. Die Venen bilden dabei im Organ, wie in der letztgenannten, mit den Arterien jedoch allenfalls ein Stratum vasculosum in der Lamina propria. Ein Stratum cavernosum (NH, 1994) liegt, wie eingangs ausgeführt, nicht vor!

Es hat sich gezeigt, daß in der Schleimhaut auch Lymphgefäße wie in der Atemwegsschleimhaut (HEISS, 1936) vorkommen, und zwar, um MATTHAY (1968) zu präzisieren, subepithelial und zwischen den Drüsenendstücken, in Nähe der Kapillaren. Auch in der Nasenhöhle ist die Drainage der Atemwegsschleimhaut unabhängig von derjenigen des Riechsinnesorganes (HEISS, 1936).

Die Gefäße verhalten sich bei allen Säugetieren, wie der Literatur zu entnehmen ist (KLEIN, 1881a und b; BHATNAGAR et al., 1974; BREIPOHL et al., 1979; TANIGUCHI et al., 1983; GOLD, 1984; MENDOZA et al., 1988), prinzipiell gleich. Unterschiede ergeben sich offenbar lediglich im Aufbau des *Plexus venosus tumidus*, indem bei einigen Nagetieren - und entgegen MENDOZA et al. (1988) nicht bei allen - in ihm nur eine größere Vene existiert (s. GOLD, 1984).

Die subepithelialen Venulen gehören zu demselben Zirkulationssystem und stellen kein "zweites System" von subepithelialen Schwellvenen (GOLD, 1984) dar, wie auch in der Atemwegsschleimhaut weiter subepithelial "feinere" Venen vorkommen (HEISS, 1936). Die Venen, die caudal unverkennbar den Charakter von Drosselvenen aufweisen, ermöglichen einen zeitweisen Anstau von Blut im venösen Strombett (s.u.). Solche Venen werden als Venen mit einer "muskelfaserreichen" Wand (HEISS, 1936) resp. "dickwandige Venen" (LUNG et al., 1989) in der Atemwegsschleimhaut beschrieben. Daß von "sinusähnlichen" Venen (MENDOZA et al., 1988; BHATNAGAR et al., 1974) oder "venösen Sinus" (KLEIN, 1881a und b; BREIPOHL et al., 1979; TANIGUCHI et al., 1983; GOLD, 1984) keine Rede

sein kann, genausowenig von "septenartigen Vorsprüngen aus Endothel und glatter Muskulatur" (GOLD, 1984), hat die dreidimensionale Rekonstruktion ([Abb. 2](#)) gezeigt. Vielmehr handelt es sich bei den Schnittbildern um die Darstellung von Zuflüssen von Venen aus verschiedenen Blickwinkeln.

Das venöse Strombett, welches in dasjenige der Atemwegsschleimhaut der Nasenhöhle eingeschaltet ist, weist im rekonstruierten Bereich keine Klappen auf. Neueren Mitteilungen zufolge sollen solche jedoch in der Atemwegsschleimhaut in den dickeren Sammelvenen (\varnothing 0,5-1 mm) und Vv. nasales dorsales (\varnothing 2-3 mm) vorkommen (LUNG et al., 1989). Wenn dies zutrifft, würde sich deren Funktion auch auf die laterale Schleimhaut des Organes auswirken. Die in dünnwandigen, subperiostal gelegenen Venen des Schwellgewebes vorkommenden Klappen (LUNG et al., 1989) sind nicht zweifelsfrei belegt, da es sich bei den abgebildeten Strukturen auch um Lymphgefäße (TETZLAFF, mdl. Mitt.) handeln kann.

Von den muskelstarken Venen abgesehen, kommen noch weitere, bisher unbekannt resp. unbeachtete Einrichtungen zur Durchblutungsregulation der Tunica mucosa nonsensoria vor, welche auf deren Mechanismus hinweisen (s.u.), und von denen die arterio-venösen Anastomosen auch in der Atemwegsschleimhaut beobachtet (RHODIN, 1974; LUNG et al., 1989) und bekanntlich durch α -adrenerge sympathische Fasern vasokonstriktorisch innerviert sind (KRSTIC, 1991). Die Durchblutungsregulation der Venen und Venulen geschieht über die erstmals dargestellten Endigungen markloser postganglionärer Fasern des *N. nasopalatinus*, die als sympathische cholinerge, vasodilatatorisch wirkende Fasern anzusprechen sind, und zwar unter Berücksichtigung der aus der Physiologie bekannten Tatsache, daß an Venen eine parasympathische Innervation nicht vorkommt (s. WITZLEB, 1987).

Die Durchblutungsregulation dient bekanntlich über ein An- resp. Anschwellen der Schleimhaut der Entleerung resp. der Füllung des Organes, wobei Geruchsstoffe transportiert werden. Entgegen MEREDITH et al. (1979), die von einem "dualen System" sprechen, wobei die sympathische Erregung vornehmlich die Füllung, die parasympathische die Entleerung bewirkt, machen ECCLES et al. (1980) den Parasympathicus für den "Ruhetonus" mit starker Sekretproduktion verantwortlich.

Der Angriffspunkt der sympathischen (α -adrenergen) Erregung in der Tunica mucosa nonsensoria liegt dabei unverkennbar in den arterio-venösen Anastomosen, deren Konstriktion den direkten Blutzufuß in das venöse Strombett unterbindet und dessen Füllung reduziert. Im stärker durchbluteten Kapillarnetz wird der Blutdruck über die gleichsinnig innervierten Sperreinrichtungen reguliert. Daß auch die Venen hiervon selbst betroffen sind, ist nicht anzunehmen, da nach Auffassung der physiologischen Wissenschaft eine doppelsinnige Innervation unwahrscheinlich ist (TÖNHARDT, mdl. Mitteilung). Statt dessen dürften die erwähnten cholinergen, vasodilatatorischen Endigungen an den Venen für einen initialen Sekretaustöß über die "nicht α -adrenerge Komponente der sympathischen Erregung" (BLAND et al., 1989) verantwortlich sein. Sie führt zu einer gewissen Entleerung des Organlumens, die als kurze, zwischenzeitliche Dilatationen beobachtet werden (s. MEREDITH et al., 1979; BLAND et al. 1989) und steht, vor allem bei wiederholter sympathischer Erregung, ohne Zweifel im Dienste der Versorgung, in dem sie einen Blutabfluß aus dem Kapillargebiet forciert, sowie über eine Art "Ventilation" von Sekret einer kurzzeitigen Reinigung der Sinnesschleimhaut und einer erneuten Adsorption von Geruchsmolekülen, die ECCLES et al. (1981) andeuten.

In einer durch das parasympathische System geprägten Erregungslage ("Ruhetonus"), die durch eine physiologisch meßbare Vasodilatation mit Druckanstieg im Lumen und Sekretaustöß gekennzeichnet ist (s. Literaturübersicht), geschieht dagegen folgendes: Die parasympathische Innervation der Drüsen, die

hier morphologisch bestätigt werden konnte, führt zu einer kontinuierlichen Sekretion, wobei der Sekretaustöß aus dem Gangsystem von den parasympathisch innervierten glatten Muskelfasern bewerkstelligt wird (s.o.). Die glatten Muskelfasern halten, vermittelt durch ihre Anordnung im Zusammenhang mit den nach Öffnen der Anastomosen stärker gefüllten Venen und den elastischen Fasern, eine bestimmte Spannung der lateralen Organwand aufrecht. Sie öffnen also nicht aktiv das Organlumen im Zusammenhang mit der sympathisch ausgelösten Vasokonstriktion. Dieser "Ruhetonus" der lateralen Organwand erlaubt den physiologisch bewiesenen (s.o.) kontinuierlichen Abfluß des produzierten Sekretes aus dem Organlumen. Eine totale Verlegung des Lumens, die angesichts der an der lateralen Wand fehlenden Kapsel ohne die genannten Strukturen drohte, wäre diesem mitnichten förderlich.

Das Sinnesorgan betreffend, ergibt sich hier für die entsprechenden Abschnitte der NOMINA ANATOMICA VETERINARIA (1994) resp. NOMINA HISTOLOGICA (1994) in Weiterführung von DONAT (1987) der folgende Vorschlag, wobei seine Eigenständigkeit neben dem Riechsinnesorgan der Regio olfactoria (s.o.) gewürdigt wird. Das Organ ist unter den Sinnesorganen selbständig und als *ein* Bestandteil des Cavum nasi neben dem Organum olfactus aufzuführen.

NOMINA ANATOMICA VETERINARIA

[zurück zur Übersicht>](#)

CAVUM NASI

Organum vomeronasale

Aditus vomeronasalis

...

ORGANA SENSUUM

...

ORGANUM VOMERONASALE

Aditus vomeronasalis

Tunica mucosa sensoria vomeronasalis

N. vomeronasalis

Tunica mucosa nonsensoria vomeronasalis

Glandulae vomeronasales dorsales, ventrales et caudales

Cartilago paraseptalis

NOMINA HISTOLOGICA

ORGANUM VOMERONASALE

Tunica mucosa sensoria vomeronasalis	Tunica mucosa nonsensoria vomeronasalis (glandularis)
● Epithelium neurosensorium vomeronasale	● Epithelium columnare pseudostratificatum
● Epitheliocytus neurosensorius villiferus	● Epitheliocytus ciliatus
● Epitheliocytus sustentans	● Epitheliocytus secretorius
● Epitheliocytus basalis	● Exocrinocytus caliciformis
● N. vomeronasalis	● Epitheliocytus basalis
● Lamina propria	● Lamina propria
● Stratum papillare	● Lamina fibroelastica
● Stratum reticulare	● Lamina muscularis mucosae
	● Plexus venosus tumidus
● Cartilago paraseptalis	● Glandulae vomeronasales

Als Schlußfolgerung aus den Befunden und dem Diskutierten ergibt sich folgende Beurteilung des JACOBSONschen Organes:

Als ursprüngliches Riechsinnesorgan der Fische wird es von den Landwirbeltieren zunächst

übernommen. Mit der Entwicklung des sekundären Gaumens und eines weiteren, dem Landleben wesentlich besser angepaßten Riechsinnesorganes verliert seine Sinnesschleimhaut den direkten Kontakt mit der Atemluft.

Trotz dieses Sachverhaltes ist es nicht funktionslos, sondern durch die beschriebenen Hilfseinrichtungen, vornehmlich der besonderen Konstruktion der Tunica mucosa nonsensoria, voll funktionsfähig. Letzteres zeigt auch die sensorische, sensible und autonome Innervation.

[<zurück zum Inhaltsverzeichnis>](#)

VI. Zusammenfassung

Das JACOBSONsche Organ des Meerschweinchens wurde lupenpräparatorisch, licht- und elektronenmikroskopisch untersucht. Es wurde eine dreidimensionale computergrafische Rekonstruktion angefertigt. Daraus hat sich folgendes ergeben:

Das wie stets bei Säugetieren mit sekundärem Gaumen versteckt ventromedial in der Nasenhöhle unter der Schleimhaut des Nasenseptums liegende, in seiner wie bei allen Landwirbeltieren engen Beziehung zum Os incisivum resp. primären Gaumen und Septomaxillare anzutreffende Organ weist als Fernsinnesorgan im primären Chondrocranium eine eigene Kapsel aus dem ursprünglichen Nasenhöhlenboden auf und besteht aus zwei Häuten.

Dies sind die Sinnesschleimhaut, *Tunica mucosa sensoria vomeronasalis*, mit einem primären Sinnesepithel, die außer Sinnes-, Ammen- und Basalzellen auch Ganglienzellen des N. terminalis enthält, sowie eine Drüsen Schleimhaut, *Tunica mucosa nonsensoria vomeronasalis (glandularis)*. Diese stellt vermittelt durch ihre Anordnung und durch ihren dem der Atemwegsschleimhaut der Nasenhöhle entsprechenden Aufbau, insbesondere ihre *Lamina fibroelastica*, ihre *Lamina muscularis mucosae* und des *Plexus venosus tumidus*, als Hilfsstruktur die Funktion des Riechsinnerganes sicher, die der Struktur und Innervation der Sinnesschleimhaut nach zweifelsfrei vorhanden ist, was besonders angesichts der bei Säugetieren untergeordneten Position dieses Sinnesorganes im Vergleich zu anderen Landwirbeltieren bedeutend ist.

Für beide Schleimhäute ist die Vaskularisation und Innervation durch hier benannte Leitungsstrukturen jeweils eigenständig. Die Leitungsstrukturen der Sinnesschleimhaut sind die *A. et V. vomeronasalis* aus der *A. et V. ethmoidalis externa* resp. neben dem sensorischen N. vomeronasalis der N. terminalis, die der Drüsen Schleimhaut die *A. et V. nasopalatina* aus der *A. et V. maxillaris* resp. der *N. nasopalatinus* des N. maxillaris (V2).

Es ergibt sich die partielle Homologie des eigenständigen JACOBSONschen Organes der Landwirbeltiere mit dem Riechsinnergan der Fische, dem phylogenetisch primären Riechsinnergan, dem bei Landwirbeltieren das neuerworbene sekundäre Riechsinnergan in Form der Regio olfactoria gegenübersteht.

Die Ergebnisse sind in einem Änderungsvorschlag zur gültigen Nomenklatur zusammengefaßt.

[<zurück zum Inhaltsverzeichnis>](#)

VII. Summary

The Organ of JACOBSON (*Organum vomeronasale*) in the Guinea Pig (*Cavia aperea porcellus* LINNE, 1758).

The Organ of JACOBSON of the guinea pig was examined mesoscopically, light- and electronmicroscopically. A computer aided three dimensional reconstruction was performed.

The organ lies hidden ventromedially in the nasal cavity covered by the mucous membrane of the nasal septum, as in mammals with a secondary palate, and as in all terrestrial vertebrates, it is closely related to the os incisivum or primary palate, respectively, and the septomaxillary bone. Being a sensory organ for long distance perception lying in the chondrocranium, it possesses its own capsule deriving from the original fundus of the nasal cavity. It contains two different mucous membranes.

These are the sensory mucous membrane, *Tunica mucosa sensoria vomeronasalis*, with a primary sensory epithelium composed of sensory cells, glia cells and basal cells and moreover of the multipolar, bi- and pseudounipolar ganglion cells of the terminal nerve and a glandular mucous membrane, *Tunica mucosa nonsensoria vomeronasalis (glandularis)*. The latter corresponds by its arrangement and structure to the mucosa of the respiratory tract of the nasal cavity and is characterized especially by its *Lamina fibroelastica*, its *Lamina muscularis mucosae* and the *Plexus venosus tumidus*. It guarantees as auxiliary structure the proper function of the olfactory sense organ, which is corroborated by the structure and innervation of the sensory mucous membrane. This is significant especially when regarding the minor importance - also reflected by the required space it takes in the nasal cavity - of this sensory organ in mammals compared to other terrestrial vertebrates.

Both parts of the mucous membrane of the Organ of JACOBSON have their own independent blood supply and innervation. The sensory mucous membrane is supplied by the vomeronasal artery and vein, *A. et V. vomeronasalis*, originating in the external ethmoidal artery and vein and in addition to the sensory vomeronasal nerve the terminal nerve, respectively. The glandular mucous membrane is supplied by the nasopalatine artery and vein, *A. et V. nasopalatina*, originating from the maxillary artery and vein and the nasopalatine nerve, *N. nasopalatinus*, branching off the maxillary nerve (V2).

It is concluded that the autonomous Organ of JACOBSON of the terrestrial vertebrates is partially homologous to the olfactory sense organ in fish, which is the phylogenetically primary olfactory sense organ as opposed to the newly-acquired secondary olfactory sense organ of the terrestrial vertebrates, the *Regio olfactoria*.

The findings in this thesis are summarized in a suggested alteration of valid nomenclature.

[<zurück zum Inhaltsverzeichnis>](#)

VIII. Abbildungen

A. Topographie	Abb. 1 - 4
B. Schleimhäute	Abb. 5 - 21
1. Tunica mucosa sensoria	Abb. 5 - 15
2. Tunica mucosa nonsensoria et Glandulae vomeronasales	Abb. 16 - 21
C. Vaskularisation der Tunica mucosa nonsensoria	Abb. 22 - 24
D. Innervation des Organes	Abb. 25

Der in 5 Abschnitte gegliederte Abbildungsteil enthält Abbildungen in geringer Auflösung und Größe, die als Übersichtsexemplare verstanden werden wollen.

Über die Schaltfläche neben jeder Abbildung gelangt der Interessierte zu einem entsprechenden Exemplar im beigegebenen Abbildungskatalog, welches in höherer Auflösung und Größe der detaillierteren Information resp. der Vervielfältigung dient. (Beachte Copyright by: Christine Schaefer, Institut für Veterinär-Anatomie der Freien Universität Berlin (!)). Die zweite Schaltfläche führt in dieses Verzeichnis zurück.

[<zurück zum Inhaltsverzeichnis>](#)

Abbildung 25:

Innervation des Organes: Äste des N. vomeronasalis cum N. terminale und des N. pterygopalatinus sowie Ganglienzellen in deren Verlauf.

Kunststoffschnitte, Toluidinblau.

(Oben) Äste des marklosen N. vomeronasalis (**Nvn**) unter der Schleimhaut des Septum nasi (**Oi** = Os incisivum, Pars incisiva septi nasi).

Pfeile: Ganglienzellen des Ganglion terminale im Verlauf dieser Äste:

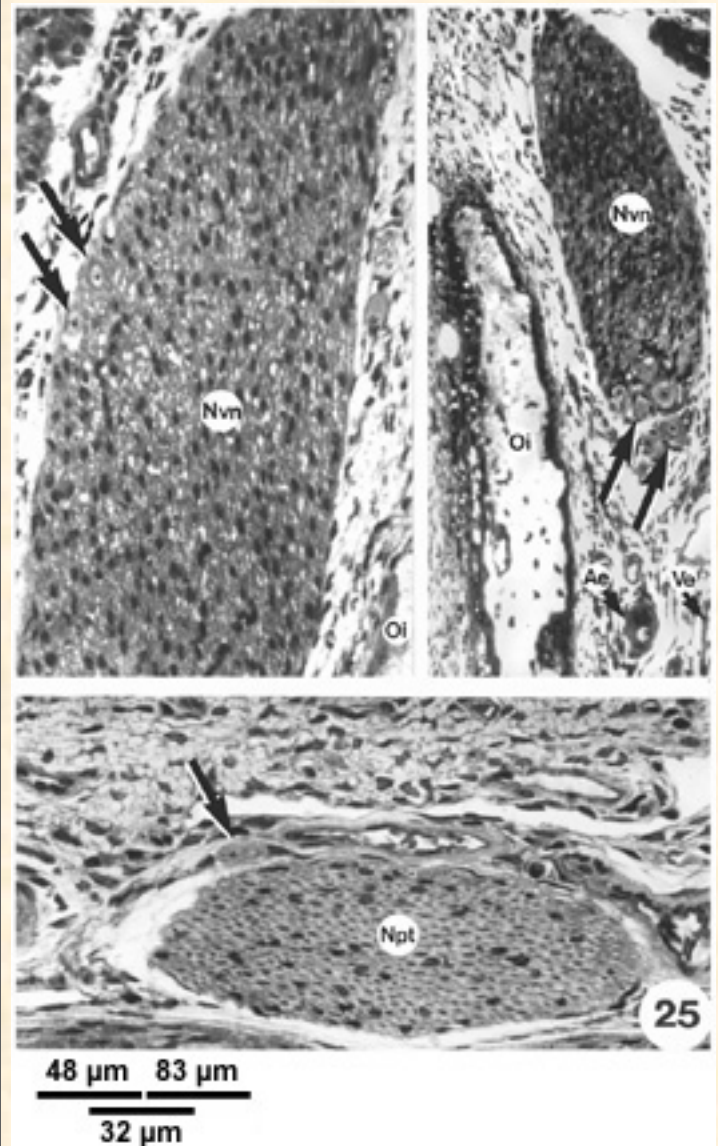
- Links bipolare Ganglienzellen;
- Rechts größere und schwach anfärbbare multipolare vegetative Ganglienzellen in einer der Ganglienzellgruppen caudal des Organes, die teils innerhalb, teils außerhalb der Faserbündel liegen.

Ae resp. **Ve** Äste der A. resp. V. ethmoidalis externa für die Tunica mucosa sensoria.

(Unten) Gemischter Ast des N. pterygopalatinus (**Npt**) mit einer Ganglienzelle (**Pfeil**).

[<Abb. 25 - Katalog>](#)

[<zurück>](#)



IX. Literaturverzeichnis

ADAMS, D.R. und M.D. WIEKAMP (1984):

The canine vomeronasal organ.

J. Anat. 138, 771-778

ALTNER, H. und W. MÜLLER (1968):

Elektrophysiologische und elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Riechschleimhaut des JACOBSONSchen Organes von Eidechsen (*Lacerta*).

Z. Vgl. Physiol. 60, 151-155

ALTNER, H., W. MÜLLER und I. BRACHNER (1970):

The ultrastructure of the vomeronasal organ in reptilia.

Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 105, 107-122

ARIENS KAPPERS, C.U. (1934):

Zerebrospinales Nervensystem. II. Feinerer Bau und Bahnverbindungen des Zentralnervensystems. In: Bolk, L., E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin, Wien, 2. Band, 1. Hälfte, S. 319-486

AUGIER (1931, cit. STADTMÜLLER, 1936b, s. dort):

C. r. Ass. Anat. 26 Reün. Varsovie. Bull. Ass. Anat. 25

BALOGH, C. (1860):

Über das Jacobson'sche Organ des Schafes.

Sitzungsb. d. Kais. Akad. d. Wissenschaften in Wien 42, 449

BANNISTER, L.H. (1968):

Fine Structure of the Sensory Endings in the Vomeronasal Organ of the Slow-worm *Anguis fragilis*.

Nature 217, 275-276

BARBER, P.C. und G. RAISMAN (1978):

Cell division in the vomeronasal organ of the adult mouse.

Brain Res. 141, 57-66

BEETS, M.G.J. (1971):

Olfactory response und molecular structure.

In: Beidler, L.M.: Handbook of sensory physiology.

Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Bd. IV.1, Olfaction, S. 257-321

BERTMAR, G. (1981):

Evolution of vomeronasal organs in vertebrates.

Evolution 35(2), 359-366

BHATNAGAR, K.P. und F.C. KALLEN (1974):

Morphology of the nasal cavities and associated structures in *Artibeus jamaicensis* and *Myotis lucifugus*.

Am. J. Anat. 139, 167-190

BHATNAGAR, K.P., D.H. MATULIONIS und W. BREIPOHL (1982):
Fine structure of the vomeronasal neuroepithelium of bats: a comparative study.
Acta Anat. (Basel) 112, 158-177

BLAND, K.P. und D.F. COTTRELL (1989):
The nervous control of intraluminal pressure in the vomeronasal organ of the domestic ram.
Quart. J. Exp. Physiol. 74, 813-824

BÖHME, G. (1992a):
Paraneurone.
In: Seiferle, E.: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Nervensystem, Sinnesorgane, endokrine Drüsen.
Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 3. Aufl., Bd. IV, S. 22-23

BÖHME, G. (1992b):
Geruchsorgan.
In: Seiferle, E.: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Nervensystem, Sinnesorgane, endokrine Drüsen.
Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 3. Aufl., Bd. IV, S. 400-405

BOJSEN-MØLLER, F. (1964):
Topography of the nasal glands in rats and some other mammals.
Anat. Rec. 150, 11-24

BOJSEN-MØLLER, F. (1975):
Demonstration of terminalis, olfactory, trigeminal and perivascular nerves in the rat nasal septum.
J. Comp. Neurol. 159, 245-256

BREIPOHL, W., K.P. BHATNAGAR und A.S. MENDOZA (1979):
Fine structure of the receptor-free epithelium in the vomeronasal organ of the rat.
Cell Tissue Res. 200, 383-395

BREIPOHL, W., K.P. BHATNAGAR, M. BLANK und A.S. MENDOZA (1981):
Intraepithelial Blood Vessels in the Vomeronasal Neuroepithelium of the Rat.
Cell Tissue Res. 215, 465-473

BROMAN, I. (1920):
Das Organon vomero-nasale Jacobsoni - ein Wassergeruchsorgan!
Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. 58, 143-191

BRONSTEIN, A.A. (1970):
Ultrastructural organisation of the olfactory organ in vertebrates.
IX. Int. Congress of Anatomists, Leningrad, August 1970, Abstract

BROOKOVER, Ch. (1910):
The olfactory nerve, the nervus terminalis and the pre-optic sympathetic system in *Amia calva* L.
J. Comp. Neurol. 20, 49-119

BROOKOVER, Ch. (1917):
The peripheral distribution of the nervus terminalis in an infant.

J. Comp. Neurol. 28, 349-360

BROOKOVER, Ch. und T.S. JACKSON (1911):
The olfactory nerve and the nervus terminalis of *Ameiurus*.
J. Comp. Neurol. 21, 237-259

BROOM, R. (1896):
Observations on the relations of the organ of JACOBSON in the horse.
Proc. Linn. Soc. N. S. W. 21, 9-13

BROOM, R. (1897):
A contribution to the comparative anatomy of the mammalian organ of JACOBSON.
Trans. R. Soc. Edinb. 39, 231-255

CAUNA, N., K.H. HINDERER und R.T. WENTGES (1969):
Sensory receptor organs of the human nasal respiratory mucosa.
Am. J. Anat. 124, 187-210

CHRISTIE-LINDE, A. Ä. (1914):
On the cartilago palatina and the organ of Jacobson in some mammals.
Gegenbaurs Morphol. Jahrb. 48, 343-364

CIGES, M., T. LABELLA, M. GAYOSO und G. SANCHEZ (1977):
Ultrastructure of the organ of JACOBSON and comparative study with olfactory mucosa.
Acta Otolaryngol. (Stockh.) 83, 47-58

COGHILL, G.E. (1931, cit. ORTMANN, 1943, s. dort):
J. Comp. Neurol. 11

COOPER, G., und A.L. SCHILLER (1975):
External Anatomy.
In: dies.: Anatomy of the Guinea Pig.
Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1. Aufl., S. 3-16

CORDS (1915, cit. STADTMÜLLER, 1936b, s. dort):
Anat. Hefte 52

CROSBY, E.C.T., T. HUMPHREY und E.W. LAUER (1962, cit. BHATNAGAR et al., 1974, s. dort):
Correlative Anatomy of the nervous system.
Verlag Macmillan, New York

CUSCHIERI, A. und L.H. BANNISTER (1975):
The development of the olfactory mucosa in the mouse: light microscopy.
J. Anat. 119, 277-286

CUVIER, M. (1811):
Description anatomique d'une organe observé dans les mammifères.
Ann. Mus. Hist. Nat. Paris 18, 412-424

DAHLSTRÖM, A. und K. FUXE (1965):

The adrenergic innervation of the nasal mucosa of certain mammals.

Acta Otolaryngol. (Stockh.) 59, 65-72

DEMSKI, L.S. und R.G. NORTHCUTT (1983):

The terminal nerve: A new chemosensory system?

Science 220, 435-437

DEMSKI, L.S., R.D. FIELDS, T.H. BULLOCK, M.P. SCHREIBMANN und H. MARGOLIS-NUNNO (1987):

The terminal nerve of sharks and rays: EM, immunocytochemical and electrophysiological studies.

Ann. NY Acad. Sci. 519, 15-32

DEMSKI, L.S. und R.D. FIELDS (1988):

Dense-cored vesicle-containing components of the terminal nerve of sharks and rays.

J. Comp. Neurol. 278, 604-614

DEMSKI, L.S. (1993):

Terminal nerve complex.

Acta Anat. (Basel) 148, 81-95

DÖLLKEN, A. (1909):

Beiträge zur Entwicklung des Säugergehirns, 4. Mitt.: Ursprung und Zentren des N. terminalis.

Monatsschr. Psychiatr. Neurol. 26, 10-33

DONAT, K. (1987):

Über das Jacobsonsche Organ.

Anat. Histol. Embryol. 16, 238-240

DUGES, A. (1834, cit. STADTMÜLLER, 1936a, s. dort):

Ac. Sc. de l'Inst. de France; Sc. math. et phys. 6, Paris

DULKA, J.G., N.E. STACEY, P.W. SORENSEN, G.J. VAN DER KRAAK und T.A. MARCHANT (1987):

A sex pheromone system in goldfish: is the terminal nerve involved?

Ann. NY Acad. Sci. 519, 411-420

ECCLES, R. und H. WILSON (1973):

Parasympathetic secretory nerves of the nose of the cat.

J. Physiol. (Lond.) 230, 213-223

ECCLES, R., R.L. LEE und C.J. TRUEMAN (1980):

Nasal vasomotor oscillations in the cat.

J. Physiol. (Lond.) 238, 6P-7P

ECCLES, R., L. MALM und C. TRIBUTSCH (1981):

Autonomic control of stimulus access to the cat vomeronasal organ.

J. Physiol. (Lond.) 320, 59P

ECCLES, R. (1982):

Autonomic innervation of the vomeronasal organ of the cat.

Physiol. Behav. 28, 1011-1015

ESTES, R.D. (1972):

The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction.

Mammalia 36, 315-341

EWE, K. und U. KARBACH (1987)

Funktionen des Magen-Darm-Kanals.

In: Schmidt, R.F. und G. Thews: Physiologie des Menschen.

Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, 23. Aufl., S. 733-777

FAHRENHOLZ, C. (1937):

Drüsen der Mundhöhle.

In: Bolk, L., E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin, Bd. III., S. 115-210

FARBMAN, A. und R.C. GESTELAND (1974):

Fine structure of olfactory epithelium of the mud puppy, *Necturus maculosus*.

Am. J. Anat. 139, 227-244

FRANKE, H.-R. (1970):

Zur Anatomie des Organum vomeronasale des Hundes.

Berlin, Freie Univ., Fachber. Veterinärmed., Diss.

FREWEIN, J. (1972):

Röntgenanatomie des Organum vomeronasale bei den Haussäugetieren.

Zentralbl. Veterinärmed. Reihe C. (Anat. Histol. Embryol.) 1, 55-63

FRISCH, D. (1967):

Ultrastructure of the mouse olfactory mucosa.

Am. J. Anat. 121, 87-120

FRITSCH, G. (1878):

Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns mit besonderer Berücksichtigung der Homologien bei anderen Wirbeltierklassen.

Verlag Guttmanche, Berlin

FUJITA, T. (1977):

Concept of paraneurons.

Arch. Histol. Jpn. 40 (Suppl.), 1-12

GAUPP, E. (1899a):

III.II. Das periphere Nervensystem. A. Gehirnnerven.

In: Ecker, A. und R. Wiedersheim (Hrsg.: E. Gaupp): Anatomie des Frosches.

Verlag Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig, Zweite Abtheilung, 2. Aufl., S. 128-156

GAUPP, E. (1899b):

IV.I. Blutgefässsystem. B. Arteriensystem.

In: Ecker, A. und R. Wiedersheim (Hrsg.: E. Gaupp): Anatomie des Frosches.

Verlag Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig, Zweite Abtheilung, 2. Aufl., S. 275-375

GAUPP, E. (1900): cit. STADTMÜLLER (1936a, s. dort)

Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*.

Anat. Hefte 14

GAUPP, E. (1904):

VI.II. Sinnesorgane (Organa sensuum). E. Geruchsorgan.

In: Ecker, A. und R Wiedersheim (Hrsg.: E. Gaupp): Anatomie des Frosches.

Verlag Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig, Dritte Abtheilung, 2. Hälfte, 2. Aufl., S. 621-678

GAUPP, E. (1905, cit. STADTMÜLLER, 1936b, s. dort):

Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel.

Anat. Anz. 27, 273-310

GAWRILENKO, (1910, cit. MATTHES, 1934, s. dort):

Anat. Anz. 36

GERRITS, P.O. (1985):

Verfahren zur Färbung von Gewebe, das in 2-Hydroxyethyl-Methacrylat eingebettet wird.

Sonderdruck Fa. Kulzer, Wehrheim, 2. Aufl., S. 1-5

GERRITS, P.O., R.W. HOROBIN und I. STOKROOS (1992):

The effects of glycol methacrylate as a dehydrating agent on the dimensional changes of liver tissue.

J. Microsc. (Paris) 165, 273-280

GOLD, R. (1984):

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen des Organum vomeronasale von *Meriones unguiculatus* (MILNE-EDWARDS, 1867).

Berlin, Freie Univ., Fachber. Veterinärmed., Diss.

GRATIOLET (1845):

Recherches sur l'organe de Jacobson.

Paris, Faculté de Médecine, Thèse No. 164

GRAZIADEI, P.P.C. (1971):

The olfactory mucosa of vertebrates.

In: Beidler, L.M.: Handbook of sensory physiology.

Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Bd. IV.1, Olfaction, S. 27-58

GRAZIADEI, P.P.C. (1977):

Functional anatomy of the mammalian chemoreceptor system.

In: Müller-Schwarze, D. und M.M. Mozelle: Chemical signals in vertebrates.

Plenum Press, New York, S. 435-454

GRAZIADEI, P.P.C. und D. TUCKER (1968):

Vomeronal receptors' ultrastructure.

Fed. Proc. 27, 583

GRAZIADEI, P.P.C. und G.A. MONTI GRAZIADEI (1976):

Olfactory epithelium of *Necturus maculosus* und *Ambystoma tigrinum*.

J. Neurocytol. 5, 11-32

GREVERS, G. und U. HERRMANN (1986):

Die Gefäße der respiratorischen und olfaktorischen Schleimhaut des Kaninchens.

Laryng. Rhinol. Otol. 65, 575-580

HAECKEL, E. (1868):

Natürliche Schöpfungsgeschichte.

Berlin, Leipzig

HALLER v. HALLERSTEIN, V. Graf (1934):

Zerebrospinales Nervensystem. V. Kranialnerven.

In: Bolk, L., E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin, Wien, 2. Band, 1. Hälfte, S. 541-684

HALPERN, M. (1987):

The organisation and function of the vomeronasal system.

Annu. Rev. Neurosci. 10, 325-362

HAMLIN, H.E. (1929):

Working mechanism for the liquid and gaseous intake and output of Jacobsons organ.

Am. J. Physiol. 91, 201-205

HARRISON, D. (1987):

Preliminary thoughts on the incidence, structure and function of the mammalian vomeronasal organ.

Acta Otolaryngol. (Stockh.) 103, 489-495

HAYEK, M. (1905, cit. HEISS, 1936, s. dort):

Ein Beitrag zur Kenntnis der sog. "intraepithelialen" Drüsen der Nasenschleimhaut.

Arch. f. Laryng. 17

HEIDENHAIN, M. (1920):

Neue Grundlegungen zur Morphologie der Speicheldrüsen.

Anat. Anz. 52, 305-331

HEISS, R. (1936):

Der Atmungsapparat.

In: W. v. Möllendorff: Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen.

Verlag von Julius Springer, Berlin, 5. Band, 3. Teil, S. 709-786

HENNIG, W. (1983):

B.2 Vertebrata.

In: Fortschritte in der zoologischen Systematik und Evolutionsforschung.

Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin, Bd. 2, Stammesgeschichte der Chordaten, S. 35-193

HERRICK, C.J. (1909):

The nervus terminalis (nerve of Pinkus) in the frog.

J. Comp. Neurol. 19, 175-190

HERZFELD, J. (1889):

Über das Jacobsonsche Organ des Menschen und der Säugetiere.

Zool. J. (Anat.) 3, 551-572

HINDS, J.W. (1968):

Autoradiographic study of histogenesis in the mouse olfactory bulb.

J. Comp. Neurol. 134, 287-322

HINSBERG, V. (1901, cit. PETER, 1902, s. dort):

Die Entwicklung der Nasenhöhle bei Amphibien. I und II: Anuren und Urodelen.

Arch. Mikr. Anat., Bd. 58

HOLMGREN, N. und E. STENSIÖ (1936):

C. Kraniaum und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische.

In: Bolk, L., E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien, 4. Band, S. 233-500

HUBER, G.C. und S.R. GUILD (1913):

Observations on the peripheral distribution of the N. terminalis in mammalia.

Anat. Rec. 7, 253-272

ICHIKAWA, M. und K. UEDA (1977):

Fine structure of the olfactory epithelium in the goldfish, *Carassius auratus*.

Cell Tiss. Res. 183, 445-455

ISHII, T. und M. TORIYAMA (1972):

Acetylcholinesterase activity in the vasomotor and secretory fibres of the nose.

Arch. Klin. Exp. Ohren-Nasen-Kehlkopfheilkd. 201, 1-10

JÄNIG, W. (1987):

Vegetatives Nervensystem.

In: Schmidt, R.F. und G. Thews: Physiologie des Menschen.

Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, 23. Aufl., S. 349-389

JENNES, L. (1987):

The nervus terminalis in the mouse: Light and electron microscopic immunocytochemical studies.

Ann. NY Acad. Sci. 519, 165-173

JOHNSTON, J.B. (1913):

Nervus terminalis in reptiles and mammals.

J. Comp. Neurol. 23, 97-120

JONES, F.M., C.J. PFEIFFER und M. Asashima (1994):

Ultrastructure of the olfactory organ of the newt (*Cynops pyrrhogaster*).

Ann. Anat. 176, 269-276

KAUER, J.S. und D.G. MOULTON (1970):

Ultrastructure of vomeronasal and olfactory sensory epithelia in the rat and rabbit.

Fed. Proc. 29, 521

KEVERNE, E.B., C.L. MURPHY, W.L. SILVER, C.J. WYSOCKI und M. MEREDITH (1986):
Non-olfactory chemoreceptors of the nose: recent advances in understanding the vomeronasal and trigeminal systems.

Chem. Sens. 11, 119-133

KLEIN, E. (1880):

Contribution to the minute anatomy of the Organ of JACOBSON.

St. Bart's Hosp. Rep., London 16, 1-7

KLEIN, E. (1881a):

A further contribution to the minute anatomy of the Organ of JACOBSON in the guinea-pig.

Quart. J. Microsc. Sci. 21, 219-230

KLEIN, E. (1881b):

The Organ of JACOBSON in the rabbit.

Q. J. Microsc. Sci. 21, 549-570

KLEIN, E. (1882):

The Organ of JACOBSON in the dog.

Q. J. Microsc. Sci. 22, 299-310

KNAPPE, H. (1964):

Zur Funktion des Jacobsonschen Organes.

Zool. Gart. 28, 188-194

KÖLLIKER, A. (1877):

Über die Jacobsonschen Organe des Menschen.

Festschrift F. v. Rinecker, Würzburg, Verlag Engelmann, Leipzig.

KOLMER, W. (1927a):

Geruchsorgan.

In: Bargmann, W.: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Haut und Sinnesorgane.

Springer-Verlag, Berlin, Bd. 3, 1. Teil, S. 192-249

KOLMER, W. (1927b):

Über das Vorkommen von Geschmacksknospen im Ductus nasopalatinus der Ratte.

Anat. Anz. 63, 248-251

KOLMER, W. (1928):

Kapillaren im Epithel des Jacobson'schen Organes und einige andere Beziehungen von Gefäßen zum Epithel.

Anat. Anz. 65, 321-327

KOLNBERGER, I. (1971a):

Vergleichende Untersuchungen am Riechepithel, insbesondere des Jacobsonschen Organes von Amphibien, Reptilien und Säugetieren.

Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 122, 53-67

KOLNBERGER, I. (1971b):

Über die Zugänglichkeit des Interzellularraumes und Zellkontakte im Riechepithel des Jacobsonschen

Organes.

Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 122, 564-573

KOLNBERGER, I. und H. ALTNER (1971):

Ciliary-Structure Precursor Bodies as Stable Constituents in the Sensory Cells of the Vomero-nasal Organ of Reptiles and Mammals.

Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 118, 254-262

KRATZING, J.E. (1971a):

The fine structure of the sensory epithelium of the vomeronasal organ in suckling rats.

Aust. J. Biol. Sci. 24, 787-796

KRATZING, J.E. (1971b):

The structure of the vomeronasal organ in the sheep.

J. Anat. 108, 247-260

KRATZING, J.E. (1975):

The Fine Structure of the Olfactory and Vomeronasal Organs of a Lizard (*Tiliqua scincoides scincoides*).

Cell Tissue Res. 156, 239-259

KRATZING, J.E. (1980):

Unusual features of the vomeronasal organ of young pigs.

J. Anat. 130, 213

KRSTIC, R.V. (1991):

Respiratory system.

In: Human microscopic anatomy.

Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest, 1. Aufl., S. 57-74

KUROSUMI, K. (1961):

Electron microscopic analysis of the secretion mechanism.

Int. Rev. Cytol. 11, 1-124

KYLE, A.L, P.W. SORENSEN, N.E. STACEY und J.G. DULKA (1987):

Medial olfactory tract pathways controlling sexual reflexes and behavior in teleosts.

Ann. NY Acad. Sci. 519, 97-107

LAMMERS, H.J. (1969):

The neuronal connexions of the hypothalamic neurosecretory nuclei in mammals.

J. of Neuro-Visc. Relat. Suppl. IX, 311-328

LARSELL, O. (1918/19a):

Studies on the nervus terminalis: Turtle.

J. Comp. Neurol. 30, 423-443

LARSELL, O. (1918/19b):

Studies on the nervus terminalis: Mammals.

J. Comp. Neurol. 30, 3-68

LARSELL, O. (1950):

The nervus terminalis.

Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 59, 414-438

LEBLOND, C.P. (1950, cit. PINKSTAFF, 1980, s. dort):

Am. J. Anat. 86, 1.

LEHMAN, M.N., S.W. NEWMAN und A.J. SILVERMAN (1987):

Luteinizing hormone-releasing hormone in the vomeronasal system and terminal nerve of the hamster.

Ann. NY Acad. Sci. 519, 229-240

LEONHARDT, H. (1985):

Nervengewebe und Nervensystem, Atmungsorgane.

In: Histologie, Zytologie und Mikroanatomie des Menschen.

Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York, 7. Aufl., S. 206-270 und 355-368

LEONHARDT, H. (1987):

Bauelemente des Nervensystems.

In: Rauber/ Kopsch (Hrsg.: Leonhardt, H., B. Tillmann, G. Töndury und K. Zilles): Anatomie des Menschen.

Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York, S. 57-97

LOCY, W.A. (1905):

On a newly recognized nerve connected with the forebrain of selachians.

Anat. Anz. 26, 33-63, 111-123

LOO, S.K. und R. KANAGASUNTHERAM (1972):

The vomeronasal organ in tree shrew and slow loris.

J. Anat. 112, 165-172

LOOTS, G.P. und P.P.C. NEL (1989):

Early stages of ciliogenesis in the respiratory epithelium of the nasal cavity of rabbit embryos.

Cell Tissue Res. 255, 589-594

DE LORENZO, A.J.D. (1970):

The olfactory neuron and the blood-brain barrier.

In: Wolstenholme, G.E.W. und J. Knight: Taste and Smell in Vertebrates.

J. & A. Churchill, London, S. 151-176

LUBOSCH, W. (1927, cit. STADTMÜLLER, 1936a, s. dort):

Z. Mikrosk. Anat. Forsch. (Leipz.) 11

LUCKHAUS, G. (1969):

Licht- und elektronenmikroskopische Befunde an der Lamina epithelialis des Vomeronasalorgans vom Kaninchen.

Anat. Anz. 124, 477-489

LUNG, M.A. und J.C.C. WANG (1989):

An anatomical investigation of the nasal venous vascular bed in the dog.

J. Anat. 166, 113-119

MATTHAY, B. (1968):

Das Organum vomeronasale des Schweines.
Berlin, Freie Univ., Fachber. Veterinärmed., Diss.

MATTHES, E. (1934):

2. Geruchsorgan.

In: Bolk, L., E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin, Bd. II, 2. Hälfte, S. 879-948

McCOTTER, R.E. (1912):

The connection of the vomeronasal nerves with the accessory olfactory bulb in the opossum and other mammals.

Anat. Rec. 6, 299-318

McCOTTER, R.E. (1913):

The nervus terminalis in the adult dog and cat.

J. Comp. Neurol. 23, 145-152

McGEER, P.L., J.C. ECCLES und E.G. McGEER (1987):

Cholinergic Neurons. The Prominent Peptides.

In: Molecular Neurobiology of the Mammalian Brain.

Plenum Press, New York, 2. Aufl., S. 237-268 und 369-414

McKIBBEN, P.S. (1911):

The nervus terminalis in urodele amphibia.

J. Comp. Neurol. 21, 261-309

MENCO, B.Ph.M. (1988):

Pre-natal development of rat nasal epithelia. IV. Freeze-fracturing on apices, microvilli and primary and secondary cilia of olfactory and respiratory epithelial cells, and on olfactory axons.

Anat. Embryol. 178, 309-326

MENDOZA, A.S. (1986a):

Morphologische Aspekte der Rezeptorzellen des vomeronasalen Organs von Maus und Ratte.

Verh. Anat. Ges. 80 (Anat. Anz. Suppl. 160), 807-809

MENDOZA, A.S. (1986b):

The mouse vomeronasal glands: a light and electron microscopical study.

Chem. Sens. 11 (4), 541-555

MENDOZA, A.S. (1993):

Morphological studies on the rodent main and accessory olfactory systems: The regio olfactoria and vomeronasal organ.

Ann. Anat. 175, 425-446

MENDOZA, A.S. und W. BREIPOHL (1983):

The cell coat of the olfactory epithelium proper and vomeronasal neuroepithelium of the rat as revealed by means of the Ruthenium-red reaction.

Cell Tissue Res. 230, 139-146

MENDOZA, A.S. und W. KÜHNEL (1987):

Morphological evidence for a direct innervation of the mouse vomeronasal glands.

Cell Tissue Res. 247, 457-459

MENDOZA, A.S. und K. SZABÓ (1988):

Developmental studies on the rat vomeronasal organ: Vascular pattern and neuroepithelial differentiation. II. Electron microscopy.

Dev. Brain Res. 39, 259-268

MENDOZA, A.S. und W. KÜHNEL (1989):

Licht- und elektronenmikroskopische Befunde am vomeronasalen Organ (VNO) neugeborener Meerschweinchen.

Z. Mikrosk. Anat. Forsch. (Leipz.) 103, 801-806

MENDOZA, A.S. und W. KÜHNEL (1991):

Lektinhistochemische Untersuchungen an der Regio olfactoria und am vomeronasalen Organ von Ratte und Goldhamster.

Acta Histochem. 91, 173-184

MENDOZA, A.S. und W. KÜHNEL (1995):

Über das glatte endoplasmatische Retikulum (GER) in den Rezeptoren des Vomeronasalorgans von Nagern (Abstract).

Ann. Anat. 177, 383

MENDOZA, A.S., A. KRISHNA, J. ENDLER und W. KÜHNEL (1992):

Die Regio olfactoria der Fledermaus *Scotophilus heathi*. Licht- und elektronenmikroskopische Studien.

Ann. Anat. 174, 207-211

MENDOZA, A.S., I. KÜDERLING, H.J. KUHN und W. KÜHNEL (1994):

The vomeronasal organ of the New World monkey *Sanguinis fusicollis* (*Callitrichidae*). A light and transmission electron microscopic study.

Ann. Anat. 176, 217-222

MEREDITH, M. und R.J. O´CONNEL (1979):

Efferent control of stimulus access to the hamster vomeronasal organ.

J. Physiol. (Lond.) 286, 301-316

MIHALKOVICS, V. v. (1899):

Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ. Eine morphologische Studie.

Anat. Hefte 11, 3-107

MINETT, F.C. (1926):

The organ of Jacobson in horse, oy, camel and pig.

J. Anat. 60, 110

MIRAGALL, F., W. BREIPOHL und K.P. BHATNAGAR (1979):

Ultrastructural investigation on the cell membranes of the vomeronasal organ in the rat: a freeze-etching study.

Cell Tissue Res. 200, 397-408

MIRAGALL, F. und A.S. MENDOZA (1981):

Intercellular junctions in the rat vomeronasal neuroepithelium. A freeze-fracture study.
J. Submicrosc. Cytol. 14, 597-605

MUSKE, L.E. und F.L. MOORE (1987):

Luteinizing hormone-releasing hormone-immunoreactive neurons in the amphibian brain are distributed along the course of the nervus terminalis.
Ann. NY Acad. Sci. 519, 433-446

NAGAHARA, T., C. NAKAGAWA, H. WADA, Y. NISHIMOTO, K. TSUCHIYA, T. YAMAZAKI, S. SAWAKI, T. KADOTA und R. KISHIDA (1989):

Postnatal development of Substance P immunoreactivity in the nasal cavity of mice.
Jpn. J. Rhinol. 28, 188

NAGAHARA, T., H. MATSUDA, T. KADOTA und R. KISHIDA (1995):

Development of substance P immunoreactivity in the mouse vomeronasal organ.
Anat. Embryol. 192, 107-115

NAGURO, T. und W. BREIPOHL (1982):

The vomeronasal epithelia of NMRI mouse. A scanning electron-microscopic study.
Cell Tissue Res. 227, 519-534

NAKASHIMA, T., C.P. KIMMELMAN und J.B. SNOW (1985):

Vomeronasal organs and nerves of JACOBSON in the human fetus.
Acta Otolaryngol. (Stockh.) 99, 266-271

NAVRATIL, D. v. (1926):

Über das Jacobsonsche Organ der Wirbeltiere.
Z. Anat. Entwicklungsgesch. 81, 648-656

NEGUS, V. (1958):

The Comparative Anatomy and Physiologie of the Nose and Paranasal Sinuses.
Verlag Livingstone, Edinburgh, S. 515-519

NITSCHKE, Th. (1972):

Zur makroskopischen Anatomie der Gehirnnerven des Hausschweines. 1. Teil: Die Nn. encephalici I-IV.
Zentralbl. Veterinärmed. Reihe C. (Anat. Histol. Embryol.) 1, 212-236

NOMINA ANATOMICA VETERINARIA. 3rd. ed.

NOMINA HISTOLOGICA. 2nd. ed. (1983)

Internat. Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, Ithaca, New York

NOMINA ANATOMICA VETERINARIA. 4rd. ed.

NOMINA HISTOLOGICA. rev. 2nd. ed. (1994)

Internat. Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, Zürich and Ithaca, New York

OELSCHLÄGER, H.A., E.H. BUHL und J.F. DANN (1987):

Development of the Nervus Terminalis in mammals including toothed whales and humans.

Ann. NY Acad. Sci. 519, 447-463

OELSCHLÄGER, H.A. und R.G. NORTHCUTT (1991):
Luteinisierendes Hormon-Releasing Hormon (LHRH) in Nervus terminalis und Vorderhirn der Fledermaus *Eptesicus fuscus*. Eine immunocytochemische Untersuchung.
Verh. Anat. Ges. 84 (Anat. Anz. Suppl. 168), 499-500

OKA, Y. und M. ICHIKAWA (1991):
Ultrastructure of the ganglion cells of the terminal nerve in the dwarf gourami (*Colisa lalia*).
J. Comp. Neurol. 304, 161-171

OKA, Y. und M. ICHIKAWA (1992):
Ultrastructural characterisation of gonadotropin-releasing hormone (GnRH)-immunoreactive terminal nerve cells in the dwarf gourami.
Neurosci. Lett. 140, 200-202

OLMSTEAD, M.P. (1911):
Das Primordialcranium eines Hundeembryo. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugetierschädels.
Anat. Hefte, I. Abteilung, 130, 339-375

ORTMANN, R. (1943):
Über Placoden und Neuralleiste beim Entenembryo, ein Beitrag zum Kopfproblem.
Z. Anat. Entwicklungsgesch. 112, 537-587

PARKER, W.K. (1877, cit. STADTMÜLLER, 1936a, s. dort):
Philos. Trans. R. Soc. Lond. A. Math. Phys. Sc. 166, P. II. f. 1876

PARTRIDGE, B.L., LILEY, N.R. und N.E. STACEY (1976, cit. DULKA et al., 1987, s. dort):
Anim. Behav. 24, 291-299

PASTOR, L.M., A.E. AMORES, R. VILLAVERDE, A. CALVO und C. SPREKELSEN (1990):
Morphological Study of the Nasal Conchae of the Guinea Pig.
Acta Anat. (Basel) 139, 254-264

PETER, K. (1902):
Entwicklung des Geruchsorganes und des JACOBSONSchen Organes in der Reihe der Wirbeltiere.
In: Hertwig, O.: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.
Verlag Gustav Fischer, Jena, Band 2/2, S. 1-82

PHIPPS, R.J., M.U. WELLS und J.G. WIDDICOMBE (1981):
Sympathetic control of nasal mucus secretion in the rabbit.
Proc. Physiol. Soc. July 1981, 60P-61P

PINKSTAFF, C.A. (1980):
The Cytologie of salivary glands.
In: Bourne, G.H. und J.F. Danielli: International Review of Cytologie.
Academic Press, New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco, Vol. 63, S. 142-262

PINKUS, F. (1894):

Über einen noch nicht beschriebenen Gehirnnerven des Protopterus annectens.

Anat. Anz. 9, 562-566

PREUSS, F. (1976):

IV. Einfache Zellverbände.

In: Medizinische Histologie.

Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, Teil 1: Zellen und einfache Zellverbände, S. 33-34, 43-50, 53-61, 69-73, 94-96

PREUSS, F. (1979):

II. Zusammengesetzte Gewebsverbände.

In: Medizinische Histologie.

Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, Teil 2: Zusammengesetzte Zellverbände, S. 20-61, 63-64

RAMSER, R. (1935):

Zur Anatomie des Jakobson'schen Organes beim Hunde.

Berlin, Friedrich-Wilhelms-Universität, Landwirtsch.-tierärztl. Fak. (Abtlg. für Tierheilkunde), Diss.

REESE, T.S. (1965):

Olfactory cilia in the frog.

J. Cell Biol. 25, 209-230

REMANE, A. (1956):

Der Homologiebegriff und die Homologiekriterien.

In: Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik.

Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig, S. 28-93

RHODIN, J.A.G. (1974):

Cardiovascular system, Digestive system: Intestines and Respiratory system.

In: Histology. A Text and Atlas.

New York Oxford University Press, London und Toronto, S. 331-370, 553-578, 607-646

ROMEIS, B. (1968):

Mikroskopische Technik.

Verlag R. Oldenbourg, München, Wien, 16. Aufl., S. 59

ROMEIS, B. (1989):

Mikroskopische Technik.

Verlag Urban & Schwarzenberg, München, Wien und Baltimore, 17. Aufl., S. 69-112, 83-84, 116-125, 248, 517-519, 392, 441-444, 595-596

ROMER, A.S. und T.S. PARSONS (1983):

Nase und Geruchsorgan.

In: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 5. Aufl., S. 441-444

ROSENTHAL, F. (1827):

Über das von Jacobson in der Nasenhöhle entdeckte Organ.

Z. Physiol. 2, 289-300

ROSSI, A. und F. PALOMBI (1969):

A neurofibrillar body in the perikaryon of nervus terminalis ganglion cells in teleosts.
Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 93, 395-403

RUDEBECK, B. (1944):

Does an accessory olfactory bulb exist in Dipnoi?
Acta Zool. (Stockh.) 25, 89-96

SALAZAR, I., A. RUEDA und J.M. CIFUENTES (1984):

Anatomy of the Vomeronasal Organ in the Dog.
Folia Morphol. (Prague) 32, 331-341

SALAZAR, I., P.S. QUINTEIRO und J.M. CIFUENTES (1995):

Comparative anatomy of the vomeronasal cartilage in mammals: mink, cat, dog, pig, cow and horse.
Ann. Anat. 177, 475-481

SCHAFFER, J. (1908, cit. PINKSTAFF, 1980, s. dort):

Z. Wissen. Zool. 89, 1

SCHARRER, E. und B. SCHARRER (1954):

Neurosekretion.

In: Bachmann, R., E. SCHARRER und B. Scharrer: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen.

Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg, 953-1048

SCHILLING, A. (1970):

L'organe de Jacobson du lémurien malgache *Microcebus murinus* (MILLER 1977).
Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. (Serie A) 61, 203-280

SCHWANZEL-FUKUDA, M. und A.J. SILVERMAN (1980):

The nervus terminalis in the guinea pig: A new luteinizing hormone-releasing hormone (LHRH) neuronal system.
J. Comp. Neurol. 191, 213-225

SCHWANZEL-FUKUDA, M., M.S. GARCIA, J.I. MORRELL und D.W. PFAFF (1987):

Distribution of luteinizing hormone-releasing hormone in the nervus terminalis and brain of the mouse detected by immunocytochemistry.
J. Comp. Neurol. 255, 231-244

SCHWANZEL-FUKUDA, M. und D.W. PFAFF (1989):

Origin of luteinizing hormone-releasing hormone neurons.
Nature 338, 161-164

SEIFERT, K. (1971):

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen am Jacobsonschen Organ (Organon vomero-nasale) der Katze.

Arch. Klin. Exp. Ohren-Nasen-Kehlkopfheilkd. 200, 223-251

SEIFERT, K. (1972):

Neue licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen am peripheren Geruchsorgan einschliesslich

der BOWMAN-Drüsen und des Organon vomero-nasale.

Acta Oto-Rhino-Laryngol. Belg. 26, 463-492

SEYDEL, O. (1891):

Über die Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen.

Gegenbaurs Morphol. Jahrb. 17, 44 ff.

SEYDEL, O. (1896):

Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröte.

Festschrift zum 70. Geburtstag Gegenbaur 2, 385-486

SHAKLEFORD, J.M. und C.E. KLAPPER (1962, cit. PINKSTAFF, 1980, s. dort):

Am. J. Anat. 111, 25

SIMONETTA, B. (1932):

Origine e sviluppo del nervo terminale nei mammiferi; sua funzione e suoi rapporti con l'organo di Jacobson.

Z. Anat. Entwicklungsgesch. 97, 425-463

SINGER, A.G., W.C. AGOSTA, A.N. CLANCY und F. MACRIDES (1987):

The chemistry of vomeronasally detected pheromones.

Ann. NY Acad. Sci. 519, 287-298

SLOAN, H.E. und L.S. DEMSKI (1987):

Studies on the terminal nerve and its central connections in the goldfish.

Ann. NY Acad. Sci. 519, 421-432

SPURGAT, F. (1896):

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Tiere.

Morph. Arb. 5, 555-612

STADTMÜLLER, F. (1936a):

C. Kraniaum und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien.

In: Bolk, L., E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien, 4. Band, S. 501-698

STADTMÜLLER, F. (1936b):

E. Kraniaum und Visceralskelett der Säugetiere.

In: Bolk, L., E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien, 4. Band, S. 839-992

STARCK, D. (1979):

C. Das Kopfskelett.

In: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Band 2, S. 125-434

STARCK, D. (1982a):

Sinnesorgane: IV. Riechorgan.

In: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Band 3, S. 553-578

STARCK, D. (1982b):

Die Organe der hormonalen Regulation (Endokrine Organe).

In: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Band 3, S. 672-702

STERNBERGER, L.A. (1986):

Luteinizing hormone-releasing hormone.

In: Immunocytochemistry.

John Wiley and Sons NY, Chichester, Brisbane, Toronto, 3. Aufl., S. 384-388

STEWART, F.W. (1920):

On the origin of the ganglion cells of the N. terminalis of the albino rat.

J. Comp. Neurol. 32, 99-111

STÖHR, P., W. v. MÖLLENDORFF und K. GOERTTLER (1959a):

III. B. 1. Epithelgewebe.

In: Goerttler, K.: Lehrbuch der Histologie.

VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 28. Aufl., S. 48-66

STÖHR, P., W. v. MÖLLENDORFF und K. GOERTTLER (1959b):

IV. C. 1. Die Nasenhöhle.

In: Goerttler, K.: Lehrbuch der Histologie.

VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 28. Aufl., S. 333-335

STORY, R.H. (1964):

The olfactory bulb formation and related nuclei of the paddlefish (*Polyodon spatula*).

J. Comp. Neurol. 123, 285-298

SUBHEDAR, N. und N.S.R. KRISHNA (1988):

Immunocytochemical localisation of LH-RH in the brain and pituitary of the catfish, *Clarius batrachus* (L.).

Gen. Comp. Endocrinol. 72, 431-442

SZABÓ, K. und A.S. MENDOZA (1988):

Developmental studies on the rat vomeronasal organ: Vascular pattern and neuroepithelial differentiation. I. Light microscopy.

Dev. Brain Res. 39, 253-258

TAKAMI, S., M.L. GETCHELL und T.V. GETCHELL (1995):

Resolution of sensory and mucoid glykokonjugates with terminal α -galactose residues in the mucomicrovillar complex of the vomeronasal sensory epithelium by dual confocal laser scanning microscopy.

Cell Tissue Res. 280, 211-216

TANIGUCHI, K. und K. MOCHIZUKI (1982a):

Morphological studies on the vomeronasal organ in the golden hamster.

Jpn. J. Vet. Sci. 44, 419-426

TANIGUCHI, K., K. TANIGUCHI und K. MOCHIZUKI (1982b):
Developmental studies on the Vomeronasal Organ in the Golden Hamster.
Jpn. J. Vet. Sci. 44, 709-716

TANIGUCHI, K. und K. MOCHIZUKI (1983):
Comparative Morphological Studies on the Vomeronasal Organ in Rats, Mice and Rabbits.
Jpn. J. Vet. Sci. 45 (1), 67-76

TANIGUCHI, K. und S. MIKAMI (1985):
Fine structure of the epithelia of the vomeronasal organ of horse and cattle.
Cell Tissue Res. 240, 41-48

THEISEN, B. (1972):
Ultrastructure of the olfactory epithelium in the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri*.
Acta Zool. (Stockh.) 53, 205-218

THIÉRY, J.P. (1967):
Mise en évidence des Polysaccharides sur coupes fines en microscopie électroniques.
J. Microsc. (Paris) 6, 987-1018

TRETJAKOFF (1909, cit. MATTHES, 1934, s. dort):
Anat. Anz. 34

TUCKER, D. (1963):
Olfactory, vomeronasal and trigeminal receptor responses to odorants.
In: Zottermann, I.: Olfaction and Taste.
Pergamon Press, Oxford, S. 45-69

TUCKER, D. (1971):
Nonolfactory responses from the nasal cavity: Jacobson's organ and the trigeminal system.
In: BEIDLER, L.M.: Handbook of sensory physiology.
Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Bd. IV.1, Olfaction, S. 151-177

USHIJAMA, H. (1990):
Immunohistochemical subpopulations of retinopetal neurons in the nucleus olfactoretinalis in a teleost,
the whitespotted greenling (*Hexagrammos stelleri*).
J. Comp. Neurol. 293, 54-62

VEIT, O. (1947):
Über das Problem Wirbeltierkopf.
Verlag Thomas, Kempen

VENABLE, J.H. und R. COGGESHALL (1965):
A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy.
J. Cell Biol. 25, 407-408

VERSLUYS, J. (1936):
D. Kraniaum und Visceralskelett der Sauropsiden.

In: Bolk, L., E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien, 4. Band, S. 699-838

VINNIKOV, Y.A. (1974, cit. CIGES et al., 1977, s. dort):

In: Sensory reception: cytology, molecular mechanism and evolution.

Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York

VOIT, M. (1909):

Das Primordialcranium des Kaninchen.

Anat. Hefte 38, 427-616

WANG, R.T. und M. HALPERN (1980):

Scanning electron microscopic studies of the surface morphology of the vomeronasal epithelium and olfactory epithelium of garter snakes.

Am. J. Anat. 157, 399-428

WANG, R.T. und M. HALPERN (1988):

Neurogenesis in the Vomeronasal Epithelium of Adult Garter Snakes: 3. Use of H³-Thymidine Autoradiography to Trace the Genesis and Migration of Bipolar Neurons.

Am. J. Anat. 183, 178-185

WEBER, M. (1927a):

II.2. Schädel.

In: Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia.

Verlag von Gustav Fischer, Jena, 2. Aufl., Bd. 1, Anatomischer Teil, S. 55-104

WEBER, M. (1927b):

IV.5. Geruchsorgan.

In: Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia.

Verlag von Gustav Fischer, Jena, 2. Aufl., Bd. 1, Anatomischer Teil, S. 209-219

WEBER, M. (1928a):

IX. Ordnung: Rodentia.

In: Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia.

Verlag von Gustav Fischer, Jena, 2. Aufl., Bd. 2, Systematischer Teil, S. 238-298

WEBER, M. (1928b):

VIII. Ordnung: Xenarthra.

In: Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia.

Verlag von Gustav Fischer, Jena, 2. Aufl., Bd. 2, Systematischer Teil, S. 187-237

WEBER, M. (1928c):

XV. Ordnung: Artiodactyla. III. Unterordnung: Selenodontia. 2. Fam.: Bovidae.

In: Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia.

Verlag von Gustav Fischer, Jena, 2. Aufl., Bd. 2, Systematischer Teil, S. 581-594

WEDEKIND, H.-P. (1978):

Riesenzellen im Bulbus olfactorius von Teleostern.

Zoomorphology (Berl.) 91, 217-224

WEDEKIND, H.-P. (1979):

Electron microscopic study of the giant cells in the olfactory bulb of labyrinth fish (*Belontiidae*, *Perciformes*).

Cell Tissue Res. 199, 509-517

WEGENER (1922, cit. STADTMÜLLER, 1936a, s. dort):

Morph. Jb. 51

WHEATHER, P.R., H.G. BURKITT und V.G. DANIELS (1987):

Atmungsorgane.

In: Lippert, H.: Funktionelle Histologie. Lehrbuch und Atlas.

Verlag Urban & Schwarzenberg, München, Wien, Baltimore, 2. Aufl., S. 191-202

WIRSIG, C.R. (1987):

Effects of lesions of the terminal nerve on mating behavior in the male hamster.

Ann. NY Acad. Sci. 519, 433-446

WIRSIG, C.R. und T.V. GETCHELL (1986a):

Amphibian terminal nerve: distribution revealed by LHRH et AChE markers.

Brain Res. 385, 10-21

WIRSIG, C.R. und C.M. LEONARD (1986b):

Acetylcholinesterase and luteinizing hormone-releasing hormone distinguish separate populations of terminal nerve neurons.

Neuroscience 19, 719-740

WIRSIG-WIECHMANN, C.R. (1993):

Peripheral projections of nervus terminalis LHRH-containing neurons in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*.

Cell Tissue Res. 273, 31-40

WIRSIG-WIECHMANN, C.R. und J.J. LEPRI (1991):

LHRH-immunoreactive neurones in the pterygopalatine ganglia of voles: A component of the nervus terminalis?

Brain Res. 568, 289-293

WITKIN C.R. und A.J. SILVERMAN (1983):

Luteinizing hormone-releasing hormone (LHRH) in rat olfactory system.

J. Comp. Neurol. 218, 426-432

WITZLEB, W. (1987):

Funktion des Gefäßsystems.

In: Schmidt, R.F. und G. Thews: Physiologie des Menschen

Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, 23. Aufl., S. 505-573

WÖHRMANN-REPENNING, A. (1980):

The Relationship Between Jacobson's Organ and the Oral Cavity in a Rodent.

Zool. Anz. 204 (5/6), 391-399

- WÖHRMANN-REPENNING, A. (1981):
Zur embryonalen und frühen postnatalen Entwicklung des Jacobsonschen Organs in Beziehung zum Ductus nasopalatinus bei der Ratte.
Zool. Anz. 206 (3/4), 203-214
- WÖHRMANN-REPENNING, A. (1982):
Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Rodentia. Phylogenetische Überlegungen über die Beziehungen der Jacobsonschen Organe zu den Ductus nasopalatini.
Zool. Anz. 209 (1/2), 33-46
- WÖHRMANN-REPENNING, A. (1984):
Vergleichend anatomische Untersuchungen am Vomeronasalkomplex und am rostralen Gaumen verschiedener Mammalia. Teil I und II.
Gegenbaurs Morphol. Jahrb. 130 (4/5), 501-530, 609-637
- WÖHRMANN-REPENNING, A. (1989):
Beobachtungen zur frühen Entwicklung des JACOBSONSchen Organs der Katze (*Felis silvestris*).
Gegenbaurs Morphol. Jahrb. 135 (5), 765-773
- YOUNG, J.A. und E.W. VAN LENNEP (1978):
The morphology of salivary glands.
Academic Press, London, New York, San Francisco, 22-80
- ZHENG, L.M. und F. JOURDAN (1988):
Ultrastructural study of the rat terminal nerve: Organization of neuronal subsets and acetylcholinesterase cytochemistry.
Chem. Sens. 13, 473-485
- ZHENG, L.M., D.W. PFAFF und M. SCHWANZEL-FUKUDA (1990):
Synaptology of luteinizing hormone-releasing hormone (LHRH)-immunoreactive cells in the nervus terminalis of the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*).
J. Comp. Neurol. 295, 327-337
- ZIEGLER, H. (1936):
Die Entwicklung des JACOBSONSchen Organs beim Schäferhunde nach der Geburt.
Berlin, Friedr.-Wilh.-Univ., Fachber. Veterinärmed., Diss.
- ZUCKERKANDL, E. (1884, cit. HEISS, 1936, s. dort):
Das Schwellgewebe der Nasenschleimhaut und deren Beziehung zum Respirationsapparat.
Wien. Med. Wochenschr. 39
- ZUCKERKANDL, E. (1907):
Über den JACOBSON'schen Knorpel und die Ossifikation des Pflugscharbeines.
Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften 117, S. 493-546
-

Abkürzungen der Zeitschriftentitel gemäß:

1. List of Journals Indexed in Index Medicus. Bethesda, National Library of Medicine, 1997
 2. Serial Sources for the BIOSIS Previews[®] Database. Philadelphia, Bio Science Information Services, 1994.
-

Danksagung

Meinem Lehrer und Doktorvater Professor Dr. K. Donat zolle ich meinen besonderen Dank für die Überlassung des Themas der Dissertation, seine stets gewährte Unterstützung und seinen fachlichen wie auch menschlichen Rat.

Herrn Professor Dr. R. Berg, Herrn Professor Dr. G. Böhme, Herrn Professor Dr. K.-D. Budras und Herrn Professor Dr. K. D. Weyrauch danke ich ganz herzlich für die jederzeit gewährte technische und fachliche Hilfe, Herrn Professor Dr. R. Berg kommt insbesondere Dank für die Freistellung seiner Zeichnerin, Frau Jahrmärker, zu. An dieser Stelle sei besonders Herrn Professor Dr. J. Schlüns † gedacht, der mich bei der Durchführung histochemischer Reaktionen stets freundlich beraten hat.

Frau Professor Dr. H. Tönhardt, Institut für Veterinär-Physiologie des Fachbereichs Veterinärmedizin der FU Berlin, sei für ihren fachlichen Rat zu speziellen Themen gedankt.

Herrn Priv.-Doz. Dr. H. Bragulla bin ich für seine Ideen die computergrafische Rekonstruktion betreffend zu Dank verpflichtet, Frau U. Bragulla für die sorgsame Korrektur der englischen Übersetzung der Zusammenfassung.

Frau K. Briest gebührt große Anerkennung für die gewissenhafte und fachlich kompetente Unterstützung bei der Durchführung der lichtmikroskopischen Arbeiten und der Erstellung des Abbildungsteiles sowie ihre stets gewährte Freundlichkeit, Geduld und persönliche Anteilnahme bei der Anfertigung der Dissertation.

Frau K. Hindorf, Frau I. Küster-Krehahn, Frau M. Sachtleben, Frau Ch. Schiel und Frau G. Schröer danke ich herzlich für die Einbettung der Präparate für die Elektronenmikroskopie und die sorgsame Anfertigung von Semidünn- und der Ultradünnschnitte, Frau M. Plötz für die Einarbeitung in lichtmikroskopische Techniken und Schnittherstellung.

Frau G. Jahrmärker danke ich für die sorgsame zeichnerische Umsetzung der grafischen Rekonstruktion der Sinnesschleimhaut, Herrn K. Korpel für Fotoarbeiten und die Hilfe bei der Lösung grafischer Probleme bei der Erstellung der übrigen Zeichnungen.

Auch die Kollegen des Wissenschaftlichen Mittelbaues des Institutes seien einbezogen, in dem ich Ihnen für ihre stets erwiesene Hilfsbereitschaft herzlich danke.

Herrn Professor Dr. E. Kernchen und Herrn Architekt Henning Jesse vom ZID des Fachbereichs Architektur der TU Berlin danke ich für die Möglichkeit, an den Institutsrechnern die dreidimensionale Rekonstruktion des Organes anzufertigen, und die vielen diesbezüglichen Anregungen. Herrn Jesse danke ich besonders herzlich für die Hinweise bei der Erstellung der Internet-Version dieser Arbeit.

Herrn Dr. Hartmann bin ich für die sorgfältig durchgeführten Korrekturen am Text dankbar.

Nicht zuletzt gilt mein ganz besonderer Dank all' meinen Freunden, die mich in der Zeit der Anfertigung indirekt unterstützt haben, unter diesen vor allem Herrn H.-J. Reichstein, der mich auf diesem Weg mit Rat und Tat geduldig begleitet hat.

Lebenslauf

Christine Schaefer geboren am 18.09.1961 in Berlin Eltern: Felix Schaefer, technischer Zeichner, und Hertha Schaefer, geb. Janke
--

Schulbildung

1967 - 1971	Scharmützelsee - Grundschule, Berlin - Schöneberg; Karl - May- und Silberstein - Grundschule, Berlin - Neukölln
1971 - 1979	Albert - Schweitzer - Gymnasium, Berlin - Neukölln
12.12.1979	Abitur

Beruflicher Werdegang

01.05. 1980 - 31.09.1980	Tätigkeit im Postamt 44 Berlin
Oktober 1980 - Juli 1987	Studium der Veterinärmedizin an der Freien Universität Berlin
05.10.1983	Tierärztliche Vorprüfung
23.07.1987	Tierärztliche Prüfung
10.08.1987	Approbation als Tierarzt
01.11.1984 - 31.09.1987	Studentische Hilfskraft im Institut für Veterinär-Anatomie der Freien Universität Berlin

01.06.1988 - 31.05.1993

Wissenschaftliche Mitarbeiterin im Institut für
Veterinär-Anatomie der Freien Universität Berlin

01.01.1989 - 31.12.1990

Mitarbeiterin in der Kleintiersprechstunde bei
Univ.-Prof. i. R. Dr. E. Henschel, Freie Universität
Berlin

01.08.1994 - 31.08.1996

Mitarbeiterin mit wissenschaftlichen Aufgaben im
Institut für Veterinär-Anatomie der Freien Universität
Berlin01.10.1993 - 01.03.1994, 01.10.1996 -
01.03.1997, sowie 01.10.1997 - 01.03.1998Lehrbeauftragte im Institut für Veterinär-Anatomie der
Freien Universität Berlin

seit Oktober 1987

Vertretungstätigkeiten in verschiedenen Tierarztpraxen
in Berlin und Brandenburg[<zurück zum Inhaltsverzeichnis>](#)