

10.

OM EPITELET I MEMBRANA OLFACTORIA HOS
MYXINE GLUTINOSA.

AF

Prof. GUST. RETZIUS
i Stockholm.

Med 1 tafla.

(Aftryck ur Nord. med. arkiv, 1879. band XI, n:r 10.)

Om epitelet i membrana olfactoria hos myxine glutinosa.

Af

Prof. GUSTAF RETZIUS

i Stockholm.

Med en tafla.

Bland de ställen, där man sökt utforska nervernas ändnings-sätt i sinnesorganens epitel, har under de sista båda årtiondena membrana olfactoria spelat en af de viktigaste rollerna. Förnämligast genom MAX SCHULTZES omfattande och banbrytande undersökningar af denna epitelhinna (Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut 1862) syntes det vara till fullo ådagalagdt, att luktnervens grenar, upplösande sig i kvastar af fina trådar, inträngde i epitelet, hvarefter dessa trådar med största sannolikhet öfvergingo i eller, om man så vill, sammanhängde med ett slags celler med fina utlöpare, de s. k. *luktcellerna*, hvilka stodo anordnade mellan ett annat slags egentliga epitelceller, hvilka gjorde tjänst af *stödje- eller isoleringsceller* i slemhinnans epitel; luktcellerna voro dess utom hos en del djur å sin fria ände vid epitelhinnans yta försedda med icke flimrande borst eller »lukthår». Till denna MAX SCHULTZES uppfattning, hvilken i viss mån hade föregångare i ECKHARDS och ECKERS undersökningar, slöt sig snart flertalet forskare (t. ex. ECKER, KÖLLIKER, BABUCHIN m. fl.). Mot den sanna uppträdde väl ett antal andra (t. ex. SEEBERG, HOYER, GASTALDI, LOCKHART CLARKE m. fl.), stundom häftigt och bestämdt förnekande, att luktnerven stode i någon som helst förbindelse med epitelcellerna. Dock tystnade snart gensagorna,

och man ansåg SCHULTZES lära, som vunnit kraftiga stöd genom studiet af andra sinnesorgan, betryggad eller åtminstone i högsta grad sannolik. Då uppstod emellertid för några år sedan åter en tviflare, som bragte denna lära å nyo i trångmål, men nu gälde angreppet en annan sida däraf. EXNER i Wien sökte nämligen (1870—71) visa, att luktnervens grenar, efter att hafva upplöst sig i ett kärnhaltigt nätverk, väl, såsom redan MAX SCHULTZE antagit, öfvergå i epiteleellerna, men icke såsom denne senare trodde, i blott det ena slaget däraf, de s. k. lukteellerna, utan tvärtom i båda slagen, således äfven i SCHULTZES egentliga epiteleeller; EXNER ansåg till och med skilnaden mellan de båda cellformerna såsom så föga utpräglad och ingripande, att man icke håller däraf bör hafva rättighet att tillskrifva dem skilda funktioner. Efter detta EXNERS angrepp på MAX SCHULTZES lära hafva åtskilliga forskare egnat nya studier åt membrana olfactoria; flertalet af dem (t. ex. v. BRUNN, PASCHUTIN, NEWELL MARTIN, SOPHIE PEREGASLAWZEFF, LÖWE) hafva kommit till resultat, som närmast likna SCHULTZES. Väl har det icke lykats någon att direkt visa nervtrådarnas sammanhang med lukteellerna, men däremot har man sökt upprätthålla de senares bestämda åtskillnad från stödjecellerna och att ådagalägga, det dessa icke kunna stå i samband med nerverna.

Då visade sig oförmodadt en ny angreppspunkt. Hos representanter af de olika vertebratklasserna hade man hittills funnit i det hela taget ganska öfverensstämmande förhållanden. Den lägsta gruppen bland fiskarna, cyklostomerna, hade hittills icke varit föremål för undersökning. LANGERHANS fann nu vid sina studier öfver petromyzon (1873), att epitelet i dess regio olfactoria äfven företedde två slags celler, af hvilka det ena slaget egde en verklig, centralt gående utlöpare; de båda cellformerna, som dock icke voro så synnerligen olika hvarandra, utan tvärtom egde öfvergångsformer, ansåg han motsvara de båda, hos öfriga vertebrater förekommande, men han lemnade oafgjordt, huruvida icke äfven de (med flimmerhår försedda) egentliga epiteleellerna stode i förening med nerver. Därefter offentliggjorde FOETTINGER (1876) sina undersökningar öfver byggnaden af cyklostomernas (petromyzons) epidermis, samt gaf därvid äfven beskrifning och afbildningar af luktslemhinnans epiteleeller; han säger sig icke kunnat återfinna de af LANGERHANS skildrade båda cellformerna och kommer till den

slutsats, »att det hos cyklostomerna icke finnes två slags celler i luktslemhinnan», utan endast ett slag, och att »alla celler i detta epitel äro lukteceller». På grund häraf anslöt han sig således till EXNERS uppfattning. Slutligen har EXNER själf (1878) upptagit dessa undersökningar å cyklostomernas membrana olfactoria (nämligen å petromyzon fluviatilis, amocoetes branchialis och petromyzon marinus); han kom också till resultat, som öfverensstämde med FOETTINGERS. Hos dessa fiskar fann EXNER sålunda endast ett slags celler, väl med variationer i sin form men alltid blott variationer af samma grundtyp; MAX SCHULTZES båda cellformer, luktecellerna och de egentliga epitelcellerna, återfinnas icke hos dessa djur; därjämte sökte EXNER visa, att hos batrackier MAX SCHULTZES epitelceller under utvecklingen fullkomligt likna hans lukteceller. På grund af allt detta framställde EXNER å nyo sitt förra påstående, att cellerna i membrana olfactoria icke utgöra tvänne skilda slag, utan att de tvärtom alla stå i förbindelse med grenar af nervus olfactorius.

Under sommaren och hösten 1871 sysselsatte jag mig, i samband med studier öfver hörsel- och synnervens ändningsätt, äfven med luktnervens. Hos fiskar, batrackier och amfibier vann jag den öfvertygelse, att MAX SCHULTZES lära om de båda cellformernas förekomst och betydelse i luktslemhinnan i det stora hela var riktig, ja att till och med det nya reagens, öfverosmiumsyran, som denne forskare själf vid sina ditbörande forskningar icke hade till sitt förfogande, på ett ännu otvetydigare sätt och utan svårighet gaf bekräftelse på hans framställning, i det att de båda cellformernas, i synnerhet de egentliga epitelcellernas, stödjecellernas, gestalt framträdde ännu tydligare utpräglad. Då emellertid snart af andra författare (BABUCHIN m. fl.) dessa cellformer med de nyvunna preparationsmetoderna, öfverosmiumsyran och guldkloriden, blefvo närmare beskrifna, ansåg jag icke nödigt offentliggöra de nämnda studierna. Sedan åter genom de omtalade undersökningarna å petromyzon ett nytt angrepp gjorts mot den äfven af mig otvetydigt bekräftade SCHULTZESKA läran, syntes det mig af stort intresse att fullfölja dessa studier hos en annan cyklostom, myxine glutinosa. Under en vistelse å Gåsön i Bohuslän sommaren 1877 begagnade jag därför tillfället att undersöka luktepitelet såväl å färskt som å härdadt material å detta djur. Jag har sedan å därifrån medbragt härdadt ma-

terial fullföljt dessa undersökningar och, då deras resultat synas mig af intresse för kännedomen om luktslemhinnans epitel, går jag nu att lemna en liten beskrifning jämte afbildningar af de af mig hos sagda djur funna cellformerna.

Den gröfre anordningen af luktorganet hos myxine glutinosa är i sina allmänna drag redan af andra författare beskrifven och afbildad, så att jag icke nu behöfver uppehålla mig vid den. Senast har WILH. MÜLLER i sitt arbete »Ueber die Stammesentwicklung des Schorgans der Wirbelthiere» (1875) gifvit en karakteristisk bild af ett horisontal-genomsnitt däraf (se hans tafl. XI, bild 1). I botten af näsröret finnes en serie af lodrätt ställda veck eller blad, hvilka äro beklädda med det epitel, hvilket befinnes utgöra luktepitellet. Å bladens främre fria ränder och å deras bakre vidfästningsränder samt i botten af rännorna mellan dem finnes ett lägre cylinderepitel utan nervslut. På bladens mot hvarandra vända ytor är åter epitelet mycket högre. Det är detta epitel, mig veterligen icke förut närmare undersökt och beskrifvet, som jag nu skall söka skildra.

Å material, väl härdadt i MÜLLERS lösning och därefter i alkohol, ser man å snitt, som äro vertikala mot bladens och således äfven mot epitelets yta, att kärnar i stort antal och i åtskilliga lager ligga strödda genom större delen af snittets väfnad; närmast epitelets yta finnes dock en zon, som är fri från dem; den väfnad, i hvilken dessa kärnar ligga inbäddade, låter dock icke å hela snitt, äfven om de äro tunna, med någon full säkerhet utröna sig. Emellertid kan man redan å sådana preparat (bild 1) urskilja, att kärnarna äro af tvänne slag, och därjämte att den substans, som omger dem, ej öfver alt är likartad. Det ena slaget af kärnar företer en nästan sferisk, stundom något rundad oval form; dessa kärnar äro de talrikaste och intaga största delen af vertikalsnittets område, så när som på den omnämnda zonen vid slemhinne-epitelets yta samt en ungefär lika bred zon vid dess bas eller anfastningsparti mot bindväfslagret. I denna senare zon finner man åter det andra slaget kärnar; dessa äro långsträckt ovala och särskiljas därför lätt från de rundade, sferiska kärnarna; de äro vidare fåtaligare och ligga med sin längsaxel vertikal mot slemhinnans yta. Om man ger noga akt på den väfnad, som omgifver kärnarna, finner man den mestadels utgöras af en glasig massa, i hvilken skönjes en i olika riktningar gående otydlig

strimming. I närheten af de stora sferiska kärnarna visar dock mellansubstansen ett kornigt utseende. I kanterna af preparaten ser man stundom epitelets element lossade från hvarandra; det lyckas då ock att urskilja deras beskaffenhet och inbördes sammanhang. Ännu viktigare för uppfattningen af dem är det att alldeles isolera dem från hvarandra, hvilket ofta låter sig göra redan genom tryck på täckglaset, eller ock genom försigtig preparation med nålar eller en svag skakning med ett knifblad å den vätska, i hvilken de ligga på objektglaset. Vid undersökning af preparat, härdade i M:s lösning eller öfverosmiumsyra, lyckas, lika som hos andra vertebrater, en dylik isolering utan svårighet. Man finner då i vätskan kringflytande sådana bildningar som de i bild 2—6 återgifna. De visa sig öfveralt utgöras af tvänne olika slag. Det ena slaget består af sådana bildningar som de till höger af bild 1 och den till höger af bild 2, 3, 5 samt till vänster af bild 4 och 6 återgifna. De äro långa, smala, liksom längs efter veekade och här och där taggiga bildningar, hvilka mot sin ena ände äro försedda med en aflång, långsträckt oval kärne. Det är just dessa kärnar, som vi å vertikalsnittet sågo ligga i den innersta zonen af epitelet. Isolerade visa sig nu dessa kärnförande bildningar vara ett slags egendomligt formade celler. Om vi nu taga dessa eller något närmare i betraktande, se vi, att de äro af något olika bredd sins emellan, men att de äro tämligen jämbreda utefter sin hela längd; mot båda ändarna vidga de sig dock för att sluta med bredare ytor; den inre (undre), mot slemhinnans bindväfslager vettande änden, cellens »fot», utgöres sålunda af ett trumpetformigt vidgadt parti, som med en polygonal (4—6-kantig), platt yta står fäst direkt vid nämnda bindväfslager. Fotens sidoytor visa flere mer eller mindre snedt gående kanter eller åsar, hvilka löpa upp mot kärnen samt ofta fortsätta sig öfver den, tecknande sig såsom en skarp strimma utmed kärnens längsriktning samt sedan gående vidare å andra sidan om kärnen mot cellens yttre (öfre) ände till. Å denna utanför eller ofvanom kärnen liggande del af cellen synas, mer eller mindre skarpt framträdande, flere dylika kanter eller åsar, och här och där löpa taggliga bildningar ut från dem (se t. ex. bild 1 och 6). Stundom äro dessa taggar såsom å bild 1, till höger) så starkt utbildade, att cellernas kanter erhålla ett mycket oregelbundet utseende; mellan taggarna uppstå liksom skålformiga fördjupningar. Mot yttre (öfre) än-

den till minskas och upphöra taggarna; här gå de åsformiga kanterna mera jämnt och regelbundet samt utlöpa vid ändytan i flere, vanligen fem eller sex smala utskott, hvilka gå snedt utåt och vanligen sluta med en liten, rundad, knappformig ände (se bild 1—6). I allmänhet ser man här endast dessa tydligt framträdande utskott. Jag har undersökt detta epitel dels alldeles färskt, nyss taget från lefvande djur och liggande i hafsvatten, dels från lefvande djur direkt öfverfördt i MÜLLERS lösning och i öfverosmiumsyra af olika procenthalt. Det lyckades mig aldrig att här å dessa celler få se några flimmerhår, men däremot framträdde mer eller mindre tydligt ett ljust klart bräm med obeständ, vågig ytterkontur. Det visade sig nu, att vid hvarje cells ytterände, mellan och liksom till hälften omsluten af utskotten, låg ett litet genomskinligt parti, liknande en droppe. Tillsammans bildade dessa droppliknande figurer det nyss nämnda brämet. Jag var själf mest böjd att tro, att här förelåge en konstprodukt, framkallad efter döden genom reagentiernas inverkan; men då vid alla använda undersökningsmetoder samma fenomen visade sig, så synes det troligare, att här föreligger en naturlig bildning. Snedt från sidan, »i half profil» sedda, förete ändytorna den form, som bild 8 återger; och helt ofvanifrån visa de sådana polygonala fält som bild 9. Dessa nu beskrifna celler nå alla genom epitelets hela tjocklek från bindväfslagret ut till epitelets fria yta, men vid preparationen afslitas de ofta, så att man finner delar af dem, t. ex. sådana som i bild 7 och bild 1 till höger. Till sin substans äro de öfveralt klara, genomskinliga, homogena.

Det andra slaget af element i epitelet visar sig vid isole-ring utgöras af mer eller mindre spolfformiga, kärnförande bildningar, från hvilkas båda ändar utgå åt hvardera hållet en utlöpare. Deras kärnar äro de ofvan beskrifna talrika sferiska kärnarna. Här föreligger således åter ett slag af celler, men de äro af helt annan form än de nyss skildrade. Den spolfformiga cellkroppen, i hvilken den stora, klara, homogena kärnen ligger inbäddad, är alt igenom kornig till sin substans; vid behandling med öfverosmiumsyra mörknar detta korniga protoplasma något, och man ser då lätt, att det löper ut något i de båda utlöparna. Protoplasmat är för öfrigt för handen i olika mängd i olika celler; dessa celler ligga, såsom redan af kärnarnas anordning å vertikalsnittet (bild 1) framgick, i åtskilliga lager. De som ligga närmast epitelets yta ega stör-

sta mängd protoplasma, hvilket i synnerhet är samladt i den periferiska tjocka utlöparen, som långsamt afsmalnar mot sin rundade ände (bild 2, 6, 1). De öfriga, djupare ned i epitelet liggande cellerna hafva icke så mycket protoplasma, men vanligen är dock deras periferiska del större än den centrala. Hvad nu angår de båda utlöparna, är äfven å dessa senare celler den periferiska något, om än svagt, kornig; den smalnar ihop till en mer eller mindre fin tråd, som löper ut till epitelets fria yta och slutar med en liten rundad ände invid den öfre ytan af det andra slaget celler (bild 3, 4, 5). Endast en gång har jag här sett ett litet borstlikt bihang (bild 6); eljest visade sig änden alltid såsom en liten rundad knapp. Då man betraktar epitelet från den fria ytan (bild 9), ser man mellan de stora polygonala cellplattorna, icke blott vid dessas hörn, utan ock vid deras sidor, små rundade, kornlika figurer uppradade här och där; dessa senare motsvara de korniga, bipolara cellernas periferiska ändar. Dessa cellers centrala utlöpare är alltid finare; ja den är så fin, att den nästan alltid afslites helt nära cellkroppen och i allmänhet fordrar noggrant betraktande för att iakttagas. I bild 2—5, 6 och till vänster å bild 1 synas sådana centrala utlöpare, såsom vanligt afslitna i närheten af cellkroppen; i bild 2 ses å en sådan utlöpare tvänne varikositeter, som eljest ofta å dem förekomma; stundom ser man äfven dylika varikositeter å den periferiska utlöparen (bild 4). Det här beskrifna utseendet behåller den centrala utlöparen, så långt man kan följa den ned till bindväfslagret; den vidgar sig icke vidare, och den synes icke dela sig.

Andra element än de nu beskrifna båda cellformerna ingå icke i luktepitelet hos myxine. Om vi nu åter sammanställa de båda cellformerna, så finna vi lätt, att de äro af betydligt olika natur. I det först beskrifna slaget igenkänna vi utan svårighet de sedan MAX SCHULTZE från andra vertebrater bekanta stödjecellerna eller egentliga epitecellerna; i det andra slaget åter kunna vi med skäl ana luktnervernas ändorgan, luktecellerna. Stödjecellernas taggar äro afsedda att passa in i luckorna mellan luktecellerna, hvilka stundom till och med ligga inbäddade i skålformiga fördjupningar å stödjecellerna, alldeles såsom förhållandet visar sig vara hos andra vertebrater, t. ex. hos batrackierna, och alldeles såsom de inre kornen ligga mot de MÜLLERSKA stödjetrådarna uti retina.

Jag har nu i detalj beskrifvit dessa båda cellers utseende och beskaffenhet i myxines luktslemhinna, emedan det synes mig vara af intresse att finna, att de redan hos ett så lågt i vertebratkedjan stående djur äro så olika hvarandra, hvilket redan deras kärnars form och anordning tycktes gifva vid handen. Dessa förhållanden tala i hög grad för riktigheten af MAX SCHULTZES lära om luktslemhinnans epitel, och de tala högligen mot EXNERS. Hos myxine är det rent af omöjligt, att de här såsom stödjeceller beskrifna cellerna kunna vara nervslut; de ega här ieke en gång såsom hos så många andra vertebrater en grenad undre ände, utan stå i stället med en platt, polygonal skifva mot bindväfven; att här tänka på ett sammanhang med nervtrådar låter sig svårligen göra. Äfven hela deras öfriga beskaffenhet strider mot antagandet, att de skulle kunna utgöra nervslut. Det andra slaget af eeller åter bär präglet af att vara nervernas periferiska ändorgan, fastän det direkta sammanhanget med nervtrådar ännu ieke kunnat ådagaläggas. Verkliga öfvergångsformer mellan de båda slaggen af eeller har jag aldrig kunnat finna i luktepitelet hos myxine glutinosa.

Förklaring till taflan.

Alla bilderna föreställa celler ur luktslemhinnans epitel hos myxine glutinosa och äro tecknade vid Vericks obj. syst. 8 + okul. 3 utdr. tub.

Bild 1 är ett tunt vertikalsnitt af en nti MÜLLERS lösning och alkohol härdad slemhinna. Till vänster synas stödjeceller och luktceller i sin naturliga anordning; längst till vänster ses en luktcell med isolerad central ntlöpare. I partiet till höger synas tvänne hela och fyra afbrutna stödjeceller, från hvilka luktecellerna bortfallit. Nedtill ses stödjecellerna med breda, plattade fötter stå mot den yttligaste delen af slemhinnans bindväfslager.

Bild 2—6. Isolerade hela stödjeceller med vidhängande lukteceller af olika former. Härdad i öfverosminnsyra.

Bild 7. Undre delarna af tvänne afslitna stödjeceller, stående mot bindväfslagret. MÜLLERS lösning, sprit.

Bild 8. Öfre ytan af en stödjecell, sedd snedt ofvanifrån.

Bild 9. Ett litet parti af epitelet, sedt ofvanifrån; mellan stödjecellernas stora, polygonala, öfre ytor synas anordnade de små rundade ändarna af luktecellerna.

GUSTAF RETZIUS: **Sur l'épithélium de la membrane olfactive de la Myxine glutineuse.** Avec une planche.

Cet épithélium consiste en deux espèces de cellules tout à fait différentes. Les unes sont de vraies cellules épithéliales (cellules isolatrices ou d'appui), leur surface externe manque de cils vibratils, leur surface interne (le pied), qui repose sur le tissu conjonctif, n'est pas ramifiée, mais plate et polygonale; les noyaux de ces cellules, fortement oblongs, sont situés vers l'extrémité intérieure.

Les autres cellules sont de forme ovale et d'une substance granulaire pourvue d'un grand noyau sphérique; ces cellules sont bipolaires, c'est-à-dire qu'elles se continuent en deux prolongements minces, dont l'un est un peu plus fort que l'autre et se dirige vers la surface extérieure de l'épithélium, s'y terminant en petits boutons; l'autre prolongement est très mince et se dirige vers la direction opposée. Ces dernières cellules, qui sont placées parmi les autres et appuyées par elles, sont les vraies cellules nerveuses où se terminent sans doute les nerfs olfactifs. L'épithélium de la Myxine corrobore par suite la théorie de M. MAX SCHULTZE.



