



Het orgaan van Jacobson bij onze huisdieren

<https://hdl.handle.net/1874/341872>

A. qu. 192, 1939.

**HET ORGAAN VAN JACOBSON
BIJ ONZE HUISDIEREN**

Tj. BAKKER

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

s.
cht

9

HET ORGAAN VAN JACOBSON BIJ ONZE HUISDIEREN

RIJKSUNIVERSITEIT UTRECHT



0738 0060

11

Diss. Utrecht, 1939

HET ORGAAN VAN JACOBSON BIJ ONZE HUISDIEREN

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE VEEARTSENIIJKUNDE AAN
DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP
GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS
Dr. TH. M. VAN LEEUWEN, HOOGLEERAAR
IN DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE,
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER
UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN DE FACULTEIT DER VEEARTSENIIJ-
KUNDE, TE VERDEDIGEN OP DINSDAG
30 MEI 1939 DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

TJALLING BAKKER

GEBOREN TE WESTSTELLINGWERF

DRUKKERIJ J. VAN BOEKHOVEN — UTRECHT — AMSTERDAM



AAN MIJN SCHOONMOEDER

MIJN STIEFVADER

MIJN BROER

VOORWOORD

Bij het afsluiten van mijn Universitaire studie zij het mij vergund, aan U, Hoogleraren, Oud-Hoogleraren, Lectoren en Assistenten aan de Rijksuniversiteit te Utrecht, mijn dank te betuigen voor Uw leiding bij mijn wetenschappelijke vorming.

Hooggeleerde Krediet, Hooggeachte Promotor, de tijd, welke ik in Uw instituut mocht werken, zal mij steeds in herinnering blijven.

Voor Uw leiding en medeleven, niet alleen in, maar ook buiten mijn werk, ben ik U veel dank verschuldigd.

U, Zeergeleerde van der Slooten, dank ik voor de bereidwilligheid, waarmede gij mij toestond materiaal te verzamelen aan Uw slachthuis.

Zeergeleerde Meyling en Schultze,

Voor de vriendelijkheid en bereidwilligheid, waarmede gij mij Uw groote kennis steeds ten dienste stelde, betuig ik U mijn hartelijken dank.

Zeergeleerde Slijper,

Voor Uw hulp en advies bij het doorlezen en corrigeren van dit proefschrift ben ik U veel dank verschuldigd.

U, geachte van der Zweep, ben ik verplicht voor de wijze, waarop gij de teekeningen en microphotografieën van mijn preparaten hebt verzorgd.

Mejuffrouw Balfoort betuig ik mijn erkentelijkheid voor haar hulp bij het maken der preparaten.

Mejuffrouw Hoogenboom en Mejuffrouw Monster voor haar hulp bij het persklaar maken van dit proefschrift.

Verder dank ik het personeel van het Veterinair-Anatomisch Instituut voor de altijd bereidwillige hulp, die mijn werk zeer verlicht heeft.

HET ORGAAN VAN JACOBSON BIJ ONZE HUISDIEREN

I. INLEIDING; MATERIAAL

Er zijn organen en orgaansystemen, welke steeds opnieuw de belangstelling vragen van anatomen en physiologen. Nu eens om het groote belang, dat zij hebben voor het voortbestaan van individu of soort, dan weer omdat hun functie voor de onderzoekers verborgen bleef. Zoo hebben tal van onderzoekers zich aangetrokken gevoeld tot het organon vomero-nasale.

In het organon vomero-nasale ontmoeten wij een zintuigorgaan, dat bij den mensch niet of gereduceerd tot een onwerkzame rest aanwezig is. Na de eerste uitvoerige beschrijving van het orgaan door *Jacobson* in 1812, blijft de nieuwsgierigheid der onderzoekers geprikkeld. De schijnbare tegenstrijdigheden in de opvattingen over bouw en functie zijn aanleiding tot tal van, soms zelfs fantastische, theorieën. *Mihalcovics'* uitspraak (1898): „Over een zintuigorgaan, dat wij zelf niet bezitten, kunnen wij ons moeilijk een duidelijke voorstelling maken”, blijkt ook thans nog van kracht. Hoewel wij nu, aan de hand van de anatomische gegevens, verzameld in de laatste eeuw en de physiologische proeven, genomen door *Broman* en zijn navolgers, een behoorlijk inzicht hebben in den bouw en de functie van het orgaan, blijft zijn eigenlijke beteekenis voor het leven van een zoogdier ons voorloopig nog een mysterie.

Het Jacobsonsche orgaan is buisvormig, eindigt caudaal blind, is met zintuig-epitheel bekleed en door vele sereuze klieren, welke er in uitmonden, omgeven. Het is gelegen op den bodem van den neus aan weerszijden van het septum nasi en staat in verbinding met de neusholte, hetzij direct, hetzij indirect via den ductus naso-palatinus. De innervatie geschiedt door takken van den N. olfactorius en den N. trigeminus, zooals reeds aan *Jacobson* bekend was.

De groote rijkdom aan sereuze klieren deed laatstgenoemde onderzoeker eerst denken aan een secretie-orgaan, dat zou dienen om den

neus te bevochtigen of om neusspiegel (bijv. bij rund en hond) of snuit (bijv. bij het varken) vochtig te houden. Doch de innervatie door takken van den N. olfactorius wees hem er op, dat dit orgaan gelegen is in het voorste gedeelte van den neus en ware het niet, dat de ductus nasopalatinus bij het paard naar de mondzijde gesloten is, dan had zijn vermoeden, dat we hier te doen zouden hebben met een reukorgaan, dat dient om bestanddeelen in de mondholte te onderzoeken, stand kunnen houden.

Balogh toonde in 1861 — bevestigd door *Klein* (1881), *von Lénhossek* (1892), *von Brunn* (1892) en *Retzius* (1895) — aan, dat in de mediale wand van het orgaan cellen voorkomen, overeenkomend met de zintuigelementen uit het reukslijmvlies. Voor dien tijd bleef men steeds aarzelend staan tegenover de opvatting, dat het een „reuk”orgaan zou zijn, een vermoeden, dat het eerst door *Rosenthal* (1827) positief is uitgesproken. Zelfs daarna maakten de verborgen ligging, de zeer nauwe uitmonding en het groote aantal klieren het moeilijk aan te nemen, dat reukstoffen hier zouden kunnen binnendringen. *Kölliker* (1877) stelt dan ook de zeer gezochte hypothese op, dat het orgaan zou dienen om de eigen lichaamssappen, afgescheiden door de klieren, te beruiken. Een diffusie van reukstoffen kan hij niet aannemen. Hij had n.l. bij het schaap aangetoond, dat de ook door *Klein* in 1881 beschreven trilhaarcellen in de laterale wand van het orgaan een naar buiten gerichte vloeistofstroom veroorzaakten. *Seydel* (1895) komt tot de overtuiging, dat het lumen steeds met secretum der klieren gevuld is en neemt aan, dat reukstoffen er door diffusie in zouden komen. Vooral omdat hij de bevindingen van *Piana* (1879), die het begeleidend bloedvatensysteem van het orgaan als een „contractiel zwellichaam” onderkende, niet voor alle dieren aanvaardde.

Jacobson, *Stannius* (1854) e. a. hadden reeds aangetoond, dat het orgaan steeds door een skeletkapsel omgeven is. Dit en de combinatie met het erectiel-contractiel weefsel deed *Piana* (1891) de hypothese opstellen, dat het orgaan in- en uitadembewegingen kon uitvoeren, waardoor de lucht de zintuigcellen zou kunnen bereiken. *Zuckermandl* geeft in 1910 een mooi overzicht over de geschiedenis van het orgaan en de ontwikkeling van het inzicht in functie en bouw. Zijn oordeel, dat men nu wel veel op zichzelf staande anatomische feiten heeft gevonden, doch dat de verklarende sleutel voor een begripen van bouw en functie nog zoek is,

kon gehandhaafd blijven, tot in 1920 de onderzoekingen van *Broman* verschenen.

In het kort weergegeven, zijn de uitkomsten van diens werk, dat het Jacobsonsche orgaan bij gedooide dieren steeds met vloeistof gevuld is. Dit is bevestigd door *Kerkhoff* (1924), *Lautenschlager* (1934) en anderen. Verder, dat O.l. inkt met reukstof gemengd en tijdens het leven in den neus ingebracht, na den dood bij microscopisch onderzoek in het lumen van het Jacobsonsche orgaan wordt teruggevonden. *Kerkhoff* vindt, dat O.l. inkt en aether direct voor den dood in den neus van het paard gebracht, in 100 % der gevallen in het Jacobsonsche orgaan is aan te toonen. 1 à 1½ minuut voor den dood is het orgaan slechts voor de helft met O.l. inkt gevuld. 2 minuten voor den dood vindt men het alleen in den ductus naso-palatinus. Hieruit kan men de conclusie trekken, dat het Jacobsonsche orgaan in staat is, met reukstoffen beladen vloeistof van den bodem van den neus actief op te zuigen. Het caverneuze weefsel zou door contractie der vaten als aanzuigpomp werken en daarna bij vulling de overmaat aan vloeistof uitdrijven, terwijl secretieproducten der verschillende klieren en de door het trilhaarepitheel veroorzaakte, naar buiten gerichte strooming in staat zijn, het orgaan zeer snel geheel te reinigen. *Hamlin* (1929) heeft bij konijnen na het inspuiten van adrenaline en bij toename van den bloeddruk gezien, dat vloeistof uit de opening van het orgaan werd gedreven en vervolgens weer opgezogen werd bij afname van den bloeddruk.

Als kritiek op het voorgaande heeft het werk van *Minett* (1926) geen waarde. Hij geeft een goede beschrijving van den anatomischen bouw en de ligging bij verschillende dieren, doch neemt aan, dat lucht in het orgaan gezogen kan worden, op grond van proeven met anatomische preparaten, waarbij hij met zeer geringen druk lucht kon blazen in het Jacobsonsche orgaan. Voor verdere bijzonderheden omtrent de wijze waarop sommige dieren, hetzij willekeurig, hetzij reflectorisch uit den mond of uit den neus, vloeistoffen zouden kunnen opnemen, verwijs ik naar het artikel van *Broman* zelf. *Broman's* conclusie is, dat men met een „Präzisions-Geruchsorgan" te maken heeft, dat waarschijnlijk gebruikt wordt bij het opnemen van voedsel en het onderkennen van vergiftige bestanddeelen. Mogelijk doet het dienst bij het speuren.

Lautenschlager (1934) heeft het orgaan bij vele land- en waterknaagdieren onderzocht. Hij vindt geen principieele verschillen in ligging en

grootte tusschen de twee groepen. De ligging in een gootvormige verdieping van den ondersten neusgang is zoo, dat de uitmonding steeds onder de oppervlakte van de vloeistof, afgescheiden door de sereuze klier, gelegen is. Hij komt echter tot de overtuiging, dat het bij deze dieren niet mogelijk is, vloeistof met reukstoffen uit den mond op te zuigen. De ligging van den ductus naso-palatinus en de capaciteit van het zuigapparaat maken dit n.l. onwaarschijnlijk, terwijl proeven met in de mondholte gebrachte O.l. inkt steeds negatief verliepen. *Lautenschlager* besluit als volgt: „Hier ist überhaupt die Frage aufzuwerfen: wodurch, soll das Jacobsonsche Organ ein Präzisionsgeruchsorgan sein, es zu seinen „Atmungsbewegungen“ veranlasst wird, wenn der Geruchsstoff so minimal ist, dass es nicht mehr den notwendigen Reiz auf der Regio olfactoria ausübt, welche das Organ zur Tätigkeit anregen soll. Man kann aber schliesslich annehmen, dass das Jacobsonsche Organ für ganz bestimmte Stoffe oder Mediën geeignet ist (Wasser), zu deren Prüfung die Regio olfactoria überhaupt nicht geeignet ist, wobei es auch irgendeinen anderen Reiz um es in Tätigkeit zu setzen, erhält.“

De vraag is geopperd, of het orgaan zou dienen ter onderkenning der sexen tijdens de bronsttijden of dat het gebruikt zou worden om gedurende langen tijd nauwkeurig stoffen te beruiken, waartoe de regio olfactoria met haar steeds wisselende luchtstroom niet geschikt zou zijn. In verband met het bovenstaande is de publicatie van *Winkler* van belang, die constateerde, dat van twee honden, waarbij het rhinencephalon weggenomen was, de eene wel en de andere niet spontaan voedsel tot zich nam. Bij nader onderzoek bleek bij den eersten hond het corpus Luisii nog intact te zijn. Hij heeft naar aanleiding hiervan verband gezocht tusschen dit centrum, het Jacobsonsche orgaan en de opname van het voedsel. Voorloopig is hiermede aangegeven, wat wij van de werking van het Jacobsonsche orgaan als zeker weten.

Voor de publicatie van *Jacobson* is het orgaan reeds door *Ruysch* in 1703 en door *Soemmering* in 1809 bij den mensch beschreven. Toch komt het bij volwassenen sporadisch en dan nog slechts in rudimentairen vorm — n.l. als een epitheelbuis — voor, omgeven door klieren, gelegen ter weerszijde van het neusseptum. Het orgaan wordt reeds vroeg tijdens het embryonale leven aangelegd en is van een olfactorius-bundel voorzien. Na de vierde maand treedt evenwel regressie in en verdwijnt de olfactorius-innervatie.

Het Jacobsonsche orgaan wordt, zij het weinig ontwikkeld, als zoodanig het eerst bij de laagst staande amphibieën aangetroffen en volgens *Seydel* (1895) zou dit een aanwijzing zijn, dat het orgaan bij amphibieën ontstaan is.

Döllken (1909) en *Johnston* (1914) meenen bij zoogdieren de innerveerende zenuw te kunnen identificeeren als de N. terminalis, terwijl *Mc. Cotter* (1912) eveneens bij zoogdieren de eindigingen van vomeronasale zenuwen aantoot in den bulbus olfactorius accessorius. Daaruit trekt *Broman* de conclusie, dat men bij het Jacobsonsche orgaan met een aan het landleven aangepast reukorgaan van de visschen te doen heeft.

Is bij de reptielen het Jacobsonsche orgaan in den regel sterk ontwikkeld, een uitzondering maken de schildpadden en krokodillen, waarbij men het orgaan nog niet aangetoond heeft. Bij de andere reptielen is het uitvoerig bestudeerd. Bij *Lepidosauria* heeft het geen eigen klieren en zou de vloeistof, aanwezig in het lumen, afkomstig zijn van de orbitaal-klieren, welker uitvoergang uitmondt bij het einde van het Jacobsonsche orgaan. Bij vogels komt het in gereduceerden vorm voor. Vele auteurs vermelden, dat het geheel ontbreekt. *Mihalcovics* is echter van meening, dat de uitvoergang van één der klieren opgevat moet worden als een rudimentair Jacobsonsch orgaan.

Merkwaardig is in dit verband, dat men ook bij de Cetaceen het Jacobsonsche orgaan niet meer aantreft. Bij deze dieren zou, evenals bij de vogels, het reukvermogen een ondergeschikte rol vervullen.

Makrosmatische en mikrosmatische zoogdieren toonen ook verschillen in den bouw van het epitheel. Kleine knaagdieren, als muis en rat, hebben een relatief zeer sterk ontwikkeld neuro-epitheel in het Jacobsonsche orgaan. De laag der zintuigcellen is hier van 9 tot 13 celkernen dik, terwijl we bij het paard ten hoogste 2 lagen aantreffen. Volgens *Donaldson* kunnen de organen naar het karakter van hun groeicurven gegroepeerd worden. Uit een onderzoek van *Addison* en *Rademaker* (1928) bij de witte rat blijkt, dat het orgaan gekarakteriseerd is door een vroegtijdigen, snellen groei, welke overgaat in een langzamen groei. De geconstrueerde groeicurve toont groote overeenkomst met die der oogen, waaruit bovengenoemde auteurs de conclusie trekken, dat dit orgaan, althans bij de rat, een belangrijke sensorische functie moet vervullen. Uit de publicatie der beide schrijvers blijkt, dat de toename in lengte het grootste is tot den leeftijd van 40 dagen, daarna wordt dit veel minder: Totale toename

in 150 dagen is 4 à 5 maal de lengte en 9 maal het volume van het orgaan bij de geboorte. Toename van de doorsnede is minder dan 2 maal. De maximale dikte van het neuro-epitheel vindt men op een leeftijd van 10 dagen. Op een leeftijd van 150 dagen treft men weer dezelfde dikte aan als bij de geboorte. Deze afname van de dikte van het epitheel op de mediale wand verklaren de auteurs door er op te wijzen, dat na een bepaalden leeftijd geen specifieke zenuwelementen meer gevormd worden en bij den volgenden groei hergroeping dezer cellen plaatsvindt.

Omdat tot nu toe door de verschillende onderzoekers in hoofdzaak materiaal van embryonen of zeer jonge dieren voor microscopisch onderzoek gebruikt werd, heb ik mijn preparaten bij voorkeur gemaakt van volwassen dieren. Het voordeel is, dat men het orgaan dan in zijn volledige ontwikkeling voor zich heeft. Het brengt echter ook zijn eigenaardige bezwaren mee, gelegen in den omvang van het te verwerken materiaal en de moeilijkheden bij het snijden der weefsels.

Het onderzoek werd in hoofdzaak verricht aan enkele huisdieren, waarbij speciaal aandacht geschonken werd aan het essentiële gedeelte: het zintuigepitheel. Getracht is, de fijnere histologische bouw van dit onderdeel en de rangschikking en vorm der zintuigcellen bij de verschillende diersoorten nader uit te werken. Hierover vindt men n.l. in de meer recente literatuur weinig vermeld; vrijwel alle onderzoekers hebben zich hoofdzakelijk bezig gehouden met reconstructies en met de grovere anatomische bijzonderheden.

Sinds *Klein* (1881—'82), *Retzius* (1895) en *Lénhossek* (1892) heb ik geen nauwkeurige beschrijving van het neuro-epitheel meer gevonden. *Ellenberger* heeft nog de celvormen in pluispreparaten beschreven, doch daarbij is, uit den aard der zaak, het onderling verband verloren gegaan. In vele publicaties grijpt men dan ook steeds weer terug op bovengenoemde schrijvers.

Aangespoord door de publicatie van *Broman* (1920) heb ik mij nader in de literatuur over dit onderwerp verdiept.

Toen mijn belangstelling was opgewekt en Professor *Krediet* mij op het Anatomisch Laboratorium van de Veeartsenijkundige Faculteit daartoe de gelegenheid bood, is geruime tijd besteed aan het verzamelen, prepareren en verwerken van het materiaal.

Dit bestaat uit: Het Jacobsonsche orgaan, ethmoturbinalia en neus-slijmvlies van:

verscheidene volwassen anatomie-paarden, waaronder eenige
 zeer oude;
 een tiental slachtpaarden van het abattoir te Utrecht;
 drie veulens, waaronder één neonatus;
 een oude ezel;
 eenige volwassen runderen, enkele kalveren;
 schapen, geiten en lammeren;
 eenige ongeveer volwassen varkens;
 een zestal honden van verschillende leeftijd en onbepaald ras
 en een aantal pasgeboren jongen;
 katten, konijnen en muizen.

Door de gunstige omstandigheden aan de Veeartsenijkundige Faculteit was het mogelijk het materiaal levenswarm te fixeeren door direct na den dood de dieren op te spuiten met 12 % formaline of door de organen direct in deze vloeistof te brengen, waardoor postmortale veranderingen zooveel mogelijk vermeden konden worden.

Dit werk heeft niet de pretentie een eind-oplossing te willen geven over den bouw van het Jacobsonsche orgaan. Wel moge de verwachting uitgesproken worden, dat de bijzonderheden bij dit onderzoek naar voren gekomen, bijdragen tot een juister inzicht in de histologische verhoudingen van het reukslijmvlies in het algemeen en van dat van het Jacobsonsche orgaan in het bijzonder.

II. MACRO- EN MICROSCOPISCHE ANATOMIE

1. Ligging en Kapsel.

In het handboek van *Ellenberger-Baum* wordt vermeld, dat bij het **paard** het orgaan reikt van den haaktand tot de 2e à 4e kies. De lengte wisselt van 15 tot 20 cm. Volgens *Minett* (1926) is het orgaan bij een middelgroot dier in doorsnede 12—13 cm lang, terwijl het blinde einde ter hoogte van de 2e premolair ligt. Hierbij moeten wij in aanmerking nemen, dat hij met rijpaarden van Oostersch ras te doen heeft gehad. *Kerkhoff* (1924) heeft het orgaan nauwkeurig bij 37 paarden onderzocht en komt tot de conclusie, dat de ligging t.o.v. de kiezen zeer wisselend is. Dit verschil wordt veroorzaakt, zoowel door de grootte der kiezen, welke varieert bij de verschillende rassen, als door den leeftijd der dieren.

Hij geeft dan ook de lengte op in verhouding tot de lengte van den kop en komt tot een gemiddelde van 1 : 4.6. De afmetingen der doorsneden wisselen ook. Als grootste vind ik vermeld: 1 cm (*Ellenberger-Baum*), gemeten op de plaats, waar het orgaan het dikst is, n.l. op $\pm 1/3$ der lengte, aboraal van de uitmonding. *Kerkhoff* geeft op 0.5 cm. Het orgaan wordt smaller naar voren en loopt ook naar het blinde einde geleidelijk conisch toe. De afmetingen van het door mij in Utrecht verzamelde materiaal verschilden eveneens vrij sterk; de bovengenoemde verhouding varieerde van 1 : 4 tot 1 : 5. We mogen wel aannemen, dat het Jacobson-sche orgaan binnen zekere grenzen constant van afmeting is; de juiste maten zijn m. i. van minder beteekenis.

De uitmonding in den ductus naso-palatinus is nauw en ligt dicht onder de plaats, waar de ductus in den neus eindigt. Hierbij zij opgemerkt, dat de opening naar de mondzijde bij het paard afgesloten is (*Jacobson*; 1812). Dit is ook het geval bij den ezel, den kameel en de giraffe (*Gratiolet*; 1845).

Het orgaan ligt ingebed in een ondiepe gleuf van den processus palatinus van het os maxillare. Bij het prepareren is het soms als een geringe verdikking te vinden op de plaats, waar het neustusschenschot en de bodem van den neus in elkaar overgaan. Steeds is door palpeeren de ligging op te sporen.

Bij het **paard** heeft het een kraakbeenig omhulsel, de cartilago vomero-nasalis. Zij omsluit het orgaan als een buis. Op doorsnede heeft zij den vorm van een D, waarvan de convexe kant naar het lumen van den neus toegekeerd is. In dit kraakbeen bevinden zich op vele plaatsen openingen voor het doorlaten van bloedvaten. Aboraal loopt het kraakbeen voorbij het blinde einde van de epitheelbuis nog iets door en eindigt dan als een enkelvoudige plaat, gelegen tegen de basis van het septum nasi. Bij het materiaal van den ezel zijn overeenkomstige kenmerken van bouw en ligging gevonden.

Bij het **rund** is het orgaan ± 15 —20 cm lang; de doorsnede bedraagt ongeveer 1 cm. De nauwe uitmonding bevindt zich volgens *Ellenberger-Baum* vrij dicht bij de opening van den ductus naso-palatinus in het gehemelte. Dit is echter niet bij alle rassen gelijk, daar *Minett* (1926) bij het Egyptische rund de uitmonding beschrijft op 1 cm afstand van den neusbodem en bij het Cyprische op 1 cm afstand van het palatum.

In alle beschrijvingen treft men steeds weer de opmerking aan, dat **bij alle huisdieren** de uitmonding zeer nauw is, vergeleken met het

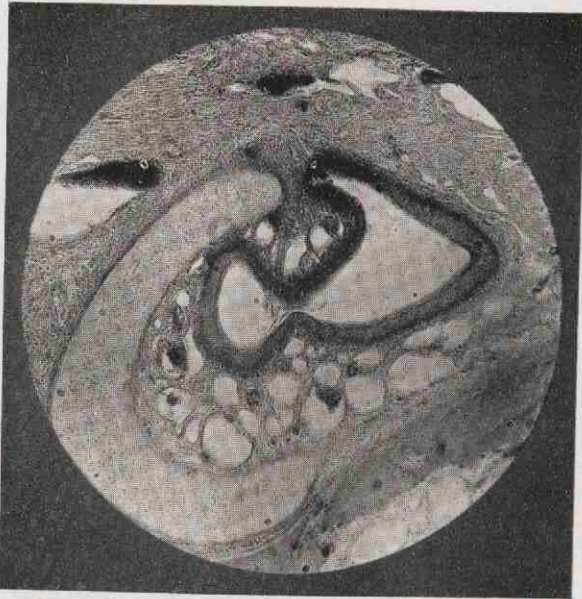
lumen van het orgaan op de plaats, waar dit met zintuigepitheel bekleed is. Deze bevinding wordt door het door mij bewerkte materiaal in alle gevallen bevestigd en zal bij de verdere bespreking niet steeds vermeld worden. Het feit, dat de monding zoo nauw is, vormde een der redenen, waarom een „reukfunctie” in den beginne zoo sceptisch werd aanvaard. In het licht van de proeven van *Broman* (1920), *Kerkhoff* (1924) en anderen, waarbij het bestaan van de pompwerking van het orgaan bewezen werd, kan men als voordeel hiervan vermelden, dat de schadelijke ruimte door de geringe capaciteit der toegangswegen beperkt wordt en aldus meer met reukstoffen beladen vocht het zintuigepitheel bereikt.

In den neus van het rund ligt het orgaan in een ondiepe groeve van den processus palatinus van het os incisivum. De cartilago vomero-nasalis is hier een over het grootste gedeelte der lengte niet geheel gesloten kraakbeenbuis. Dit komt overeen met de opgave van *Minett*, dat het skelet slechts in het centrum een complete tube vormt. In mijn preparaten loopt het perichondrium aan de randen van de kraakbeengoot door en sluit het open gedeelte met een straffe bindweefselplaat af. Bij een serie sneden, verzameld op regelmatige afstanden uit een opgeprepareerd orgaan, blijkt, dat deze afscheiding vrijwel overal uit sterk gevormd collageen bindweefsel bestaat en dat naast de bloedvaten, welke hierin binnendringen, slechts op enkele plaatsen klierpakketten in deze plaat gelegen zijn.

Bij het **schaap** en de **geit** bestaat een ligging, overeenkomend met die van het rund, met dit verschil evenwel, dat het orgaan in een **diepe** groeve van den processus palatinus van het os incisivum gelegen is. De lengte bedraagt ± 7 cm, de doorsnede 3—7 mm. Bij deze dieren is het kraakbeenskelet over het grootste gedeelte der lengte gesloten. Het orgaan ligt geheel ingezonken in den bodem van den neus en is zonder dat men het neusslijmvlies wegprepareert niet te vinden. Bij de geit is de ligging op verschillende plaatsen nagegaan aan een met trichloorazijnzuur ontkalkt preparaat, doch vermeldenswaardige bijzonderheden zijn niet gevonden.

Bij het **varken** treft men de uitmonding ongeveer in het midden van den ductus naso-palatinus aan, evenals dit bij den hond het geval is (*Ellenberger-Baum*; *Minett*). Bij 5 door mij onderzochte varkens vond ik, dat in 4 gevallen de uitmonding aanmerkelijk dichter bij de opening van den ductus naar de neusholte was gelegen. Het orgaan is gelegen tegen

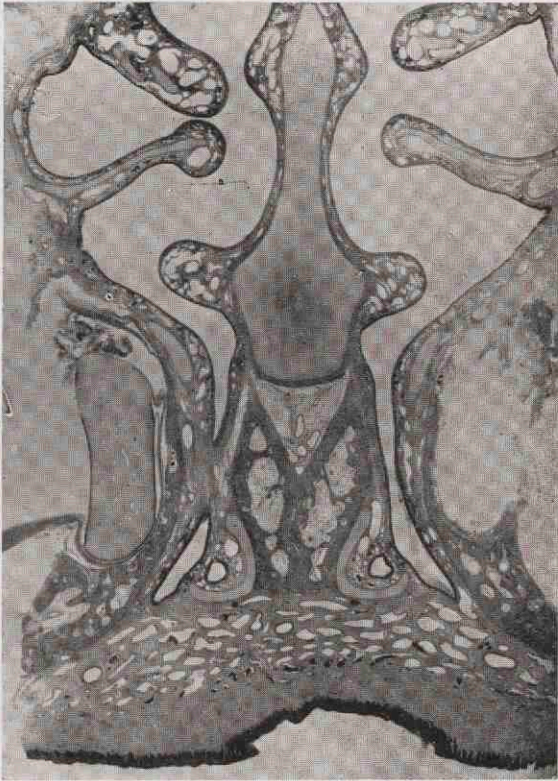
het neustusschenschot, iets boven den neusbodem en steekt als een wrong in het neuslumen uit, in verhouding is het korter en breeder dan bij de voorgaande dieren. Het kraakbeenomhulsel doet zich eerst voor als een goot, omgeeft dan even het orgaan geheel, een gesloten koker vormend, terwijl het verder op doorsnede den vorm van een dichtgevouwen goot heeft. Het perichondrium der vrije einden is met elkaar vergroeid (fig. 5 en 6).



Figuur 1. Hond.
Microphoto.
Uitmonding van het organon vomero-nasale in den
ductus naso-palatinus.

Het Jacobsonsche orgaan van den **hond** wisselt wat zijn lengte aangaat met de grootte van het ras. Bij middelgrootte honden is het 2,5 tot 3 cm lang en 1 tot 3 mm wijd. Het is gelegen in een wrong, vrij hoog boven den bodem van den neus, tegen het neustusschenschot. Naar voren nadert deze wrong den neusbodem; het orgaan ligt dan verder naast den ductus naso-palatinus en mondt er ongeveer in het midden tusschen neusbodem en papilla incisiva in uit (fig. 1 en 2).

Een serie sneden, van het gebied tusschen de papilla incisiva met de uitmondung van den ductus naso-palatinus en een punt, dat nog voorbij het blinde einde van het orgaan ligt, geeft een duidelijk beeld van ligging en vorm van de cartilago vomero-nasalis. Mijn bevindingen bevestigen



Figuur 2. Hond.

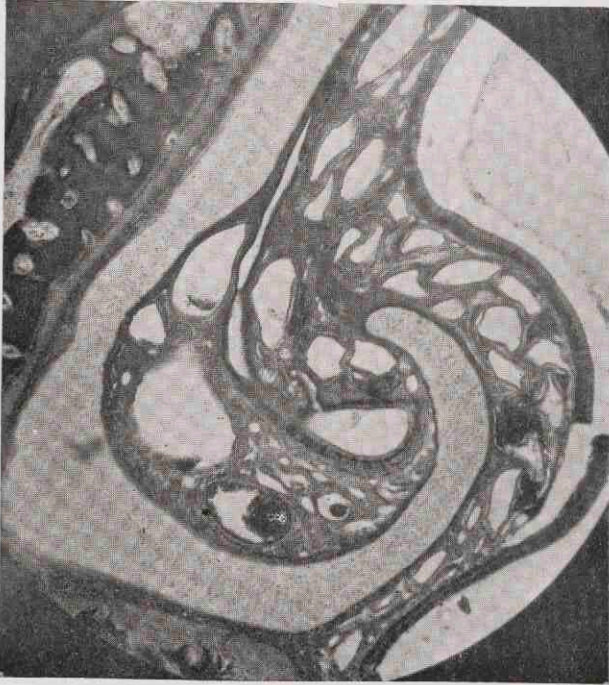
Microphoto.

Jacobsonsch orgaan op de plaats waar de ductus naso-palatinus in den neus uitmond.

geheel de beschrijving hiervan gegeven door *Klein* (1881) en *Ramser* (1935). Het kraakbeenskelet van ductus naso-palatinus en Jacobsonsch orgaan vormt één doorlopend geheel. We treffen het op doorsnede in haakvorm aan, bij de uitmondung van den ductus naso-palatinus is het ventraal

en mediaal hiervan gelegen, dan draait het schroefvormig via lateraal en dorsaal naar mediaal, tot het, na de splitsing, de beide buizen aan de mediale en ventrale zijde omgeeft.

Ramser vermeldt, dat hij bij een „Spitz” een geheel gesloten buis gevonden heeft. In mijn serie, noch in mijn vele andere preparaten van honden, alle van middelbare grootte en van onbepaald ras, is dat het geval.

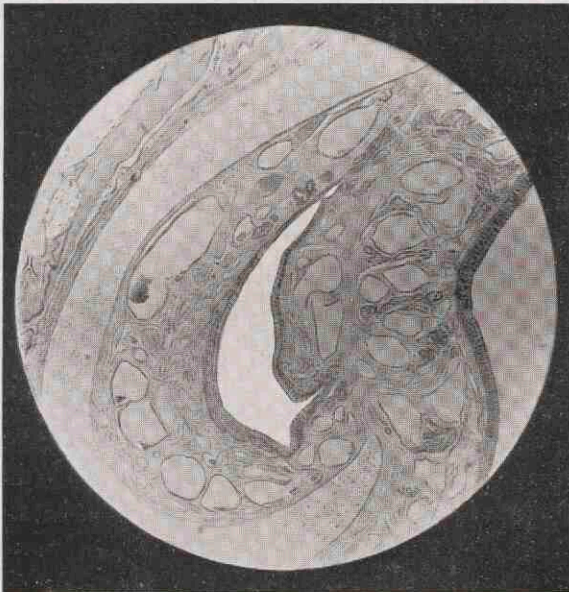


Figuur 3. Hond.
Klierbuis uitmondend in den sulcus dorsalis van het
organon vomero-nasale.

De beschutting van het orgaan wordt aan de mediale en ventrale zijde gevormd door kraakbeen; de ventrale lijst buigt aan de laterale zijde om en omvat het orgaan. Deze lip is onregelmatig van vorm; in het verloop der serie is zij nu eens afwezig, dan weer omsluit zij het orgaan bijna geheel, om eenige sneden verder weer nagenoeg te verdwijnen (fig. 3 en 4). Bij het blinde einde wordt de ventrale lijst geleidelijk kleiner,

totdat het kraakbeen nog slechts als een plaat doorloopt in de basis van het neustusschenschot. *Klein* (1881) vermeldt dit verloop eveneens. Toch is het niet bij alle dieren zoo. *Ramser* vond n.l. dat de kraakbeenplaat mediaal verdwijnt en de ventrale tak op den bodem van den neus het verst doorloopt. Dit zijn echter variaties van bijkomstige beteekenis.

De open ruimte, dorso-lateraal van de epitheelbuis gelegen, is afgesloten



Figuur 4. Hond.
Microphoto.

Overzichtspreparaat. Het kraakbeen omgeeft het orgaan slechts mediaal en ventraal.

door een straffe bindweefselplaat, de voortzetting van het perichondrium (*Klein, Broman, Ramser*). Ook door mij is op verschillende plaatsen deze bindweefselplaat, waarin kraakbeenkernen voorkomen, gevonden. Toch geeft deze beschrijving een onnauwkeurig beeld, daar de begeleidende klieren op zeer vele plaatsen zich ver buiten de grenzen van het kraakbeen tot onder het neusslijmvlies uitstrekken en de zeer wijde klierbuizen, omgeven door klierpakketten, de plaats innemen, waar het

bindweefsel zou moeten liggen. De bindweefselplaat is daardoor in werkelijkheid slechts zeer onvolledig aanwezig (fig. 3 en 4).

Het is hier de plaats, om een merkwaardige afwijking van den normalen toestand te vermelden, welke zich bij deze serie aan de linkerzijde voordoet. Tegen het einde van het orgaan, waar de doorsnede van het lumen van de epitheelbuis afneemt en vrijwel rond geworden is, staat deze in open verbinding met het neuslumen door een kanaal, dat slechts weinig nauwer is dan het orgaan zelf, en gedeeltelijk met cilindrisch gedeeltelijk met cubisch epitheel bekleed is. Beter kan dit nog op de volgende wijze voorgesteld worden: Het maakt den indruk, dat de klier, welke in het einde van het orgaan uitmondt, een „gevoekte” afvoergang heeft, waarvan de eene tak loopt naar het organon vomero-nasale en de andere naar het neusslijmvlies. *Ramser* (1935) maakt melding van een dergelijke anomalie bestaande uit een dubbele communicatie van het Jacobsonsche orgaan met den ductus naso-palatinus.

Hélène Steinberg (1912) geeft een reconstructie van het skelet bij de **kat**; zij beschrijft de ligging van het orgaan in de dikte van het neustusschenschot. Het Jacobsonsche orgaan mondt uit in den ductus naso-palatinus, waar deze, trechtersvormig verwijd, overgaat in den neusbodem. Het kraakbeenig omhulsel omsluit gedeeltelijk den canalis incisivus, wordt na de splitsing eerst buis-, verder aboraal echter gootvormig; na het blinde einde strekt de mediale lijst zich uit voorbij de laterale. Ook hier toont de laterale lijst een onregelmatige ontwikkeling en, zooals uit de reconstructie blijkt, een golvend verloop.

We komen nu aan een groep zoogdieren, n.l. de **knaagdieren** en enkele **Xenarthra**, waarbij het Jacobsonsche orgaan direct in het neuslumen uitmondt [*Gratiolet* (1845), *Klein* (1881), *Broman* (1920), *Lautenschlager* (1934)]. Het orgaan is bij deze groep tegen het neustusschenschot gelegen, doch het niveau en de plaatsing t.o.v. den canalis incisivus is bij de verschillende dieren dezer groep niet gelijk. Zoo is bij het konijn de ductus naso-palatinus oraal van het orgaan gelegen, bij den eekhoorn ongeveer in het midden, bij den rattenbever (*Myocastor coypus* Mol.) aboraal. Bij het waterzwijn (*Hydrochoerus capybara* Erxl.) oraal, doch hier ligt het orgaan veel hoger boven den neusbodem.

Bij de **rat** geven *Addison* en *Rademaker* op, dat de ductus naso-palatinus bij de geboorte vrijwel midden onder het Jacobsonsche orgaan gelegen

is. Na 150 dagen wordt de ductus naso-palatinus echter aan het blinde einde gevonden:

Rat bij de geboorte: _____ / _____ na 150 dagen: _____ / _____

De capaciteit van het orgaan en de plaatsing t.o.v. den canalis incisivus brengen *Lautenschlager* tot de conclusie, dat de meening van *Broman*, als zou het mogelijk zijn, dat ook deze dieren vocht uit den mond hierin op kunnen zuigen, onjuist moet zijn. Een strijdpunt, voorloopig voor ons van weinig beteekenis, doch mogelijk van belang, wanneer men tracht na te gaan, welk gebruik elke diersoort van dit zintuig maakt.

Na *Gratiolet* (1845) geeft *Klein* (1881) een uitvoerige beschrijving van het orgaan bij **cavia** en **konijn**. Beide dieren hebben dit gemeen, dat het kraakbeenig omhulsel nog weer omgeven wordt door een dunne beenlamel, de voortzetting van het os intermaxillare. Het orgaan is als een duidelijke wrong iets boven den bodem van den neus te vinden. De uitmonding is, evenals bij de andere dieren van deze groep, steeds onder vloeistof gelegen, hetgeen verklaarbaar is, omdat de bodem van den neus meer of minder steil naar de opening der neusgaten oploopt. Bij de **cavia** is het orgaan geheel omgeven door de skeletkapsel en is het kraakbeenig gedeelte hiervan slechts op enkele plaatsen volledig; over de grootste lengte is het tot enkele platen gereduceerd: 2 dunne platen dorsaal en 2 dunne platen ventraal. In spleten in het dorsale gedeelte van de kapsel liggen de zenuwen en enkele bloedvaten (*Klein*; 1881). In tegenstelling hiermede is bij het konijn de cartilago weer volledig aanwezig, doch gootvormig, met een dorsale spleet. Hier hangen merkwaardigerwijze de rijkelijk aanwezige klieren zonder zichtbare afscheiding samen met de klieren, die onder het neusepitheel zijn gelegen. Een bindweefselplaat is ook hier slechts onvolledig voorhanden.

Bij de **muis** en de **rat** bestaat weer een andere variatie op hetzelfde thema: hier wordt het kraakbeen na de geboorte geheel vervangen door been (fig. 9). *Addison* en *Rademaker* (1928) vermelden nauwkeurig, dat bij de rat reeds op den 15en dag het kraakbeen door been vervangen wordt. Bij onderzoekers als v. *Navratil* of *Harvey* (1882), die bij de muis hoofdzakelijk oudere embryonen of zeer jonge dieren hebben onderzocht, leest men dan ook steeds weer van de cartilago vomero-nasalis.

In mijn twee series sneden, na ontkalking met trichloor-azijnzuur gemaakt door den kop van volwassen muizen, wordt het orgaan bij zijn opening, welke zich op doorsnede voordoet als een groeve, ondersteund

door enkele kraakbeenlijsten. Zoodra is echter niet de spleetvormige opening overgegaan in een buis, of het wordt omgeven door een beenlamel, welke het orgaan eerst onvolledig, doch spoedig geheel omsluit.

De epitheelbuis bij deze dieren is zoo sterk ontwikkeld, dat zij vrijwel de geheele ruimte opvult. De zenuwen loopen dan ook buiten het beenig omhulsel, gedeeltelijk in een gootvormige spleet, dorsaal van het orgaan gelegen. Door vele openingen zenden zij takken naar binnen. Tegen het blinde einde is de beenkapsel weer aan de bovenzijde open.

Samenvattend kunnen we zeggen, dat bij alle hier besproken diersoorten een uitstekende afkapseling van het orgaan bestaat, welke slechts op ondergeschikte punten varieert; mechanisch beschouwd, is zij bij al deze dieren in staat de haar toegeschreven rol als „de basis voor het pompsysteem” te vervullen.

Op grond van de ligging kunnen de besproken diersoorten in 2 groepen verdeeld worden:

- A. die, waarbij het mogelijk is, dat vocht uit mond- en neusholte beide opgezogen wordt; waarbij het orgaan dus in den ductus naso-palatinus uitmond; b.v. rund, schaap, geit, varken, hond, kat.
- B. die, waarbij het alleen mogelijk is, dat vocht uit de neusholte opgezogen wordt; waarbij het orgaan dus of in den neus of in den ductus naso-palatinus uitmond, welke laatste dan naar de mondzijde gesloten is; b.v. knaagdieren, enkele Xenarthra, paard, ezel, kameel, giraffe.

2. Het begeleidend klierweefsel.

We kunnen dit indeelen in de klieren, welke buiten de epitheelbuis van het Jacobsonsche orgaan liggen en dus met afvoergangen hierin uitmonden, en de intra-epitheliaal gelegen klieren. Eerstgenoemde klieren komen bij alle dieren voor in tegenstelling met laatstgenoemde, welke slechts bij den hond en het varken zijn gevonden. Daarenboven vormen de bekerzellen een algemeen voorkomend bestanddeel van het trilhaar-epitheel.

Reeds *Jacobson* vermeldt de groote massa klieren, welke er in uitmonden als typeerend voor het organon vomero-nasale, zoodat hij aan het geheel een secretorische functie heeft toegeschreven. Alle auteurs schenken

aandacht aan deze klieren en vergelijken ze met die, welke elders in den neus, onder het slijmvlies worden gevonden. *Broman* (1920) heeft een nauwkeurige studie van deze laatste gemaakt en geeft reconstructies van de ligging en uitbreiding, zooals ze in het neustusschenschot bij muizen-embryonen voorkomen. Bij het Jacobsonsche orgaan treffen we hier twee rijen kleine klieren aan, regelmatig langs den sulcus dorsalis en ventralis gerangschikt.

Als sulcus dorsalis en ventralis worden door *Klein* (1881) de plaatsen aangeduid, waar het neuro-epitheel overgaat in het respiratoire epitheel. De sulcus ventralis ligt het dichtst bij den bodem van den neus, de sulcus dorsalis daartegenover (fig. 9). Naast deze kleine klieren komen nog voor een groote klier, de glandula anterior major, dorsaal gelegen bij de uitmonding van het orgaan en een zeer uitgebreid conglomeraat klierpakketten, tezamen de eindstandige klier genaamd. De glandula anterior major, waarvan *Broman* een afbeelding geeft, is volgens hem bij de muis en de rat de voornaamste en overtreft in grootte zelfs de eindstandige. *Addison* en *Rademaker* (1928) geven een reconstructie van de klieren bij de rat; hun ligging komt overeen met die van de muis. Hier is de oraal gelegen klier zeer omvangrijk en mondt met een groote afvoergang uit in het begin van het Jacobsonsche orgaan.

Klein (1881) merkt op, dat bij de *cavia* de klieren, welke in den sulcus ventralis uitmonden het sterkst zijn ontwikkeld, terwijl bij andere dieren, die van den sulcus dorsalis belangrijker zijn. Als voorbeeld hiervan geeft hij het konijn, dat een zeer sterk ontwikkelde dorsale klierrij bezit. Deze strekt zich, zooals reeds vermeld werd, ver buiten de begrenzing van het orgaan uit en gaat zonder zichtbare grens over in de klieren, welke onder het neusslijmvlies liggen. De ventrale rij is daarentegen zeer gering ontwikkeld. Naast deze klieren beschrijft hij bij den hond nog enkele, welke haar inhoud mediaal door het neusepitheel en lateraal door het trilhaarepitheel loozen. *Ramser* (1935) vermeldt, dat bij den hond de klieren „von allen Seiten in das Organ-lumen hinein münden.”

Mijn preparaten verschaffen de volgende gegevens over het voorkomen van deze klieren. De serie sneden van den hond laat zien, dat rondom den ductus naso-palatinus op dezelfde wijze gebouwde klieren voorkomen als die, welke rondom het organon vomero-nasale liggen. Zij monden door middel van nauwe, met cubisch epitheel bekleede afvoergangen, in den ductus naso-palatinus uit, zoowel op de plaats, waar hij nog met

plaveiepitheel bekleed is, als daar, waar het slijmvlies reeds overgegaan is in het meerrijig trilhaarepitheel van den neus.

Vanaf zijn monding in den ductus naso-palatinus neemt in het Jacobson-sche orgaan het aantal klieren toe; zij liggen eerst rondom de met respiratorisch epitheel bekleede buis. Na het optreden van het neuro-epitheel, wanneer men dus van een sulcus dorsalis en een sulcus ventralis kan spreken, rangschikken de klieren zich zoo, dat haar uitmonding



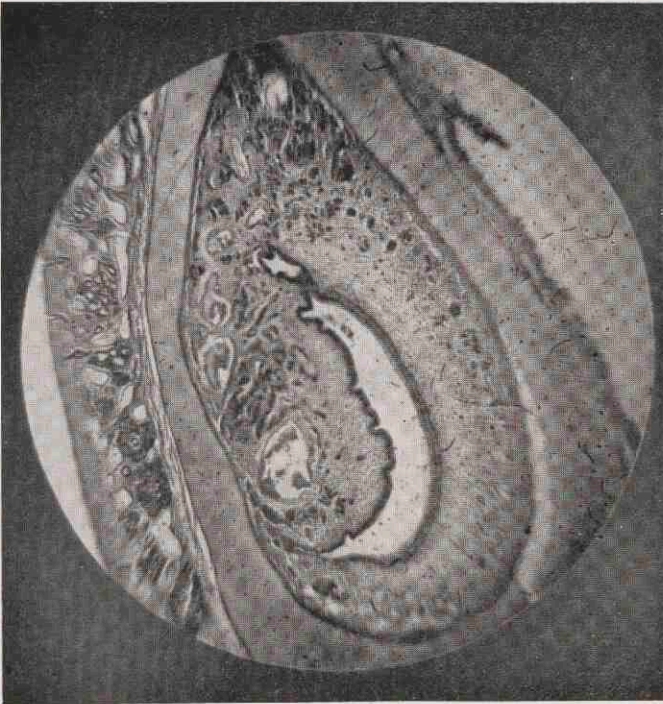
Figuur 5. Varken.

Microphoto.

Jacobsonsch orgaan, voor de uitmonding in den ductus naso-palatinus en nog geheel omgeven door de kraakbeenkapsel. Lymphfollikels en klierpakketten omgeven de epitheelbuis; deze is reeds grootendeels bekleed met plavei-epitheel.

hoofdzakelijk in deze sulci plaats vindt. De klieren der dorsale rij zijn het sterkst ontwikkeld. Ze strekken zich ver buiten de omgrenzing van het kraakbeen uit. De afvoergangen zijn hier zeer wijd en in het begin met meerrijig epitheel bekleed. Zijn deze afvoergangen aangesneden, dan krijgt het orgaan op doorsnede een zeer langgerekten vorm (fig. 3 en 4). Deze afvoergangen monden nu eens rechtstreeks in het orgaan uit, dan weer zijn ze sterk geslingerd. Dicht bij het blinde einde van het orgaan,

waar het neuro-epitheel niet meer voorkomt, liggen de klieren weer rondom het orgaan en monden aan alle zijden van de buis uit. Het orgaan eindigt in de eindstandige klieren. Enkele klieren komen voor, welke mediaal en lateraal gelegen zijn en direct uitmonden in het gebied van het zintuig- en het trilhaarepitheel.



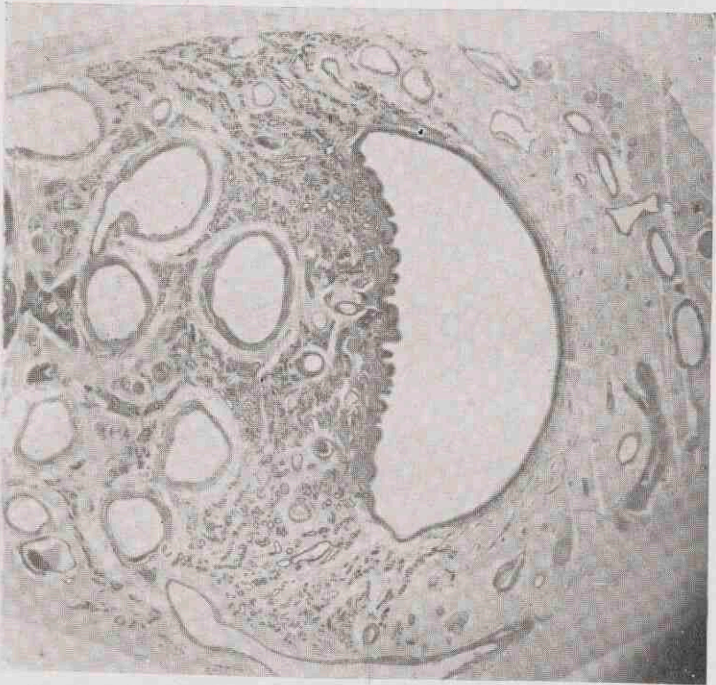
Figuur 6. Varken.

Microphoto.

Overzichtspreparaat van de plaats, waar het zintuig-epitheel zijn grootste uitbreiding heeft.

Mijn preparaten wettigen zeker niet de beschrijving, zooals *Ramser* deze geeft, daar bij het hier verwerkte materiaal de afwijkingen van de dorsale en ventrale rijen zeer zeldzaam zijn. In vergelijking met den hond, treft ons bij het varken de groote massa klieren, welke direct na de monding in den ductus naso-palatinus rondom het orgaan liggen

(fig. 1 en 5). Deze rangschikken zich in het verdere verloop van het orgaan rondom de sulci, blijven overvloedig langs de geheele lengte van het orgaan en monden met wijde uitvoergangen uit. Aanvankelijk zijn deze uitvoergangen met trilhaarepitheel bekleed, waarin vele bekerzellen voorkomen; verder van het lumen van het orgaan gaat de bekleding



Figuur 7. Rund.

Microphoto.

Jacobsonsch orgaan. Sterk geplooiide laterale wand, bekleed met trilhaar-epitheel. Lateraal van het orgaan liggen sterk ontwikkelde cavernen.

via cilindrisch in cubisch epitheel over. In deze series zijn in de dorsale rij klieren een paar groote, geslingerde afvoergangen te zien, waarin men over geruimen afstand het zintuigepitheel volgen kan, dat daarna in trilhaarepitheel overgaat (fig. 6). Tegen het einde splitst het orgaan zich in twee buizen, welke de mondingen zijn van de volumineuze klier-

pakketten der eindstandige klieren. In vele afvoergangen komen niet alleen bij het varken, maar ook bij de andere dieren cysteuze verwijdingen voor. Ook bij het rund zijn de klieren sterk ontwikkeld. Hier liggen ze echter rondom de beide sulci en langs de geheele laterale zijde van het orgaan (fig. 7). Bij uitzondering zijn er enkele aan de mediale zijde te vinden. Bij de geit daarentegen liggen de klieren rondom het geheele orgaan. Deze monden in het gebied van het respiratoire epitheel met wijde afvoerbuizen uit, zoodat van een regelmatige halve maan- of hoefijzervorm der dwarse doorsnede weinig overblijft. De mediaal gelegen klieren monden met nauwe uitvoergangen ter plaatse van het zintuigepitheel uit en toonen veel overeenkomst met de Bowmansche klieren, die men onder het reukslijmvlies aantreft.

Bij het paard zijn de klieren meer dorsaal en ventraal gegroepeerd. De ventrale klieren strekken zich ook langs den medialen wand uit. De uitmonding geschiedt ter plaatse van het trilhaarepitheel met wijde, ter plaatse van het zintuigepitheel met nauwe afvoerbuizen. Bij het paard eindigt het orgaan zeer onregelmatig. Het epitheel is in vele plooiën gelegen en hierin bevinden zich de openingen van de vele afvoerbuizen der eindstandige klieren. De begeleidende klieren zijn tubulo-alveolair en behooren tot het sereuze type. *Klein* (1881—1882) heeft ze reeds histologisch onderzocht en beschreven. Hij vermeldt, dat zij bij alle door hem onderzochte dieren tot het type behooren, dat een sereus secretum afscheidt. Men vindt in den bouw kleine verschillen tusschen de diersoorten. Bij het rund en het paard zijn de kliercellen gerangschikt om een grooter lumen dan bij de andere dieren, terwijl de kleine afvoergangen talrijk zijn. Bij het varken vindt men een zeer nauw klierlumen.

Rondom de klieren zijn talrijke capillairen en zenuwvezelen gelegen, terwijl bij enkele dieren, b.v. het paard, gladde spiercellen, veelal samenhangend met den spierwand der bloedvaten, tusschen het klierweefsel liggen.

3. Intra-epitheliale klieren.

Ramser (1935) beschrijft bij den hond klieren, welke binnen de grenzen van het epitheel gelegen zijn en noemt *Hayek* (1905), die gelijksoortige vormingen beschrijft in microscopische preparaten van neuspolypen en

hypertrophische neusschelpjes. Hij toonde aan, dat de samenstellende cellen alle kenmerken van slijmcellen toonen.

In mijn preparaten van het Jacobsonsche orgaan van den hond komen veel duidelijke beelden van intra-epitheliale klieren voor, die grootendeels in de buurt der sulci zijn gelegen en uit conglomeraten van cellen bestaan, die rozetvormig om een holte zijn gerangschikt. De cellen van de intra-epitheliale klieren zijn ovaal, zij hebben een zeer dunnen wand en bezitten in deze preparaten geen inhoud. Ze zijn gelegen rondom het lumen der klier en aan de basis ligt een kleine, afgeplatte kern. Deze vormingen zijn niet tot het Jacobsonsche orgaan beperkt, ze zijn ook aanwezig in den ductus naso-palatinus, waar deze met respiratoir epitheel bekleed is. Behalve bij den hond, zijn er slechts bij het varken intra-epitheliale klieren opgemerkt en dan nog in gering aantal.

Tenslotte bevinden zich bij alle dieren in het meerrijig trilhaarepitheel, hetwelk den lateralen wand van het orgaan bekleedt, bekercellen, die onregelmatig verspreid liggen. Nu eens ligt er een geheele groep dicht bijeen, dan weer moet men eenige preparaten doorzoeken om er een te vinden. De bekercellen zijn gelijk aan die, welke in het neusslijmvlies voorkomen, doch veel minder talrijk. De aanwezigheid in groote massa en het constant voorkomen van deze klieren en bekercellen bij alle zoogdieren wijzen er op, dat zij een integreerend deel van het systeem vormen.

Broman meent, dat het orgaan steeds met secretum uit deze klieren gevuld moet zijn, als het tenminste niet actief wordt verwijfd. Als het orgaan zich in rust bevindt, stroomt dit secretum regelmatig naar buiten en mogelijk binnengekomen stoffen zullen hierdoor snel uitgespoeld kunnen worden. Hij vergelijkt de functie met die der Ebnersche klieren, die in staat zouden zijn stoffen uit de papillae circumvallatae te verwijderen.

Naast den ductus naso-palatinus en langs het begin van het Jacobsonsche orgaan zijn op verscheidene plaatsen lymphfollikels gelegen, die bij het varken zeer sterk ontwikkeld zijn (fig. 5). Eveneens zijn ze in grooten getale bij het konijn aanwezig, terwijl de hond er slechts weinig bezit. Bij het rund, het paard, de cavia en de muis komen ze nog minder talrijk voor.

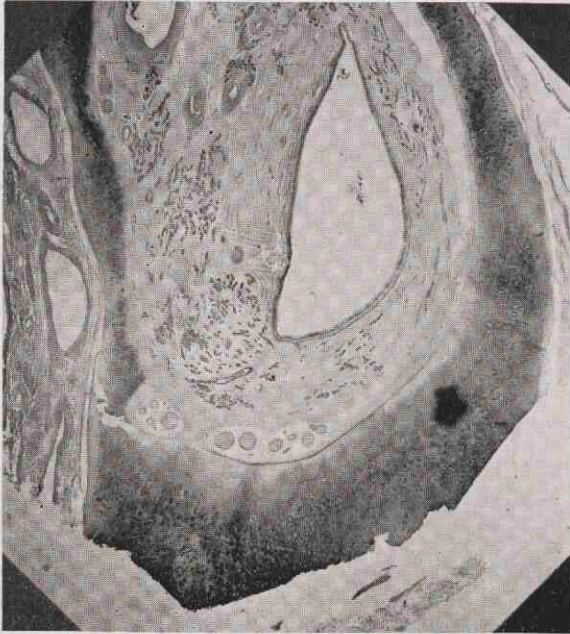
4. Het pompmechanisme van het Jacobsonsche orgaan.

Alle tot nu toe behandelde onderdeelen van het Jacobsonsche orgaan spelen een rol bij het pompmechanisme. Opgemerkt is, dat de skeletkapsel dient tot basis van dit systeem, de zeer beschutte ligging van het orgaan zou dit omhulsel, indien het enkel voor „bescherming” diende, overbodig maken. Mechanisch gezien is dit straffe omhulsel onmisbaar, daar van een verwijding van het lumen en zuigwerking geen sprake zou zijn, als de omliggende weefsels in staat waren de ruimte, vrijkomend door het contraheeren van het zwellichaam, op te vullen.

De eerste, die ons op dit merkwaardige apparaat gewezen heeft, is *Piana* (1879). Hij herkende het veneuze vaatsysteem, gelegen in los bindweefsel als een „erectiel-contractiel” weefsel, dat, zooals hij het uitdrukt, in staat is, in- en uitadembewegingen uit te voeren. *Klein* (1881—1882) is de volgende, die het zwellichaam beschrijft bij de door hem onderzochte dieren. Hij wijst op het caverneuze weefsel, dat lateraal van het orgaan, evenwijdig met de lengte-as gelegen is en geeft als karakteristiek aan, dat het lumen der afvoerende vaten nauwer is dan dat van het vaatsysteem zelf. *Herzfeld* (1889) en latere onderzoekers voegden steeds diersoorten toe aan het aantal, waarbij men dit pompapparaat vaststelde. In 1895 is *Seydel* echter nog niet overtuigd van het algemeen voorkomen van dit mechanisme en hij wordt dan ook door *Broman* (1920) aangehaald, als motiveering voor een uitgebreid onderzoek dienaangaande. In deze publicatie wordt een groot aantal zoogdieren opgenoemd, waarbij in het kort de inrichting van het veneuze erectiele weefsel is nagegaan. Wij mogen *Broman's* conclusie, dat dit bij alle zoogdieren aanwezig is, dan ook wel aanvaarden.

Elk weefsel, dat medewerkt aan den opbouw van het Jacobsonsche orgaan, speelt, ongeacht andere functies, een rol bij het pompmechanisme. In principe komt de bouw wederom bij alle zoogdieren overeen. De min of meer lateraal afgeplatte epitheelbuis is omgeven door zeer los bindweefsel. Met resorcin-fuchsine gekleurd, blijkt, dat naast de collagene elementen, overvloedig elastische vezelen aanwezig zijn, welke in alle richtingen loopen. Dit elastische weefsel is het sterkst ontwikkeld in het losse bindweefsel rondom de epitheelbuis en neemt in dichtheid naar de periferie af. Daar worden de collagene bundels zwaarder; zij vormen tenslotte een straf bindweefsel, dat aan het perichondrium, resp. periost,

van de kapsel aansluit. In het bindweefsel zijn op de reeds besproken wijze de klieren gelegen. Daarenboven liggen er de bloedvaten, die bij de verschillende diersoorten, wat ligging en uitbreiding betreft, verschillen toonen (fig. 3—9). In sommige gevallen kan men, zooals bij de cavia en het konijn, van een caverneus weefsel spreken, omdat zeer vele kleine cavernen aanwezig zijn. Bij andere dieren, muis, rat, schaap enz. ligt er



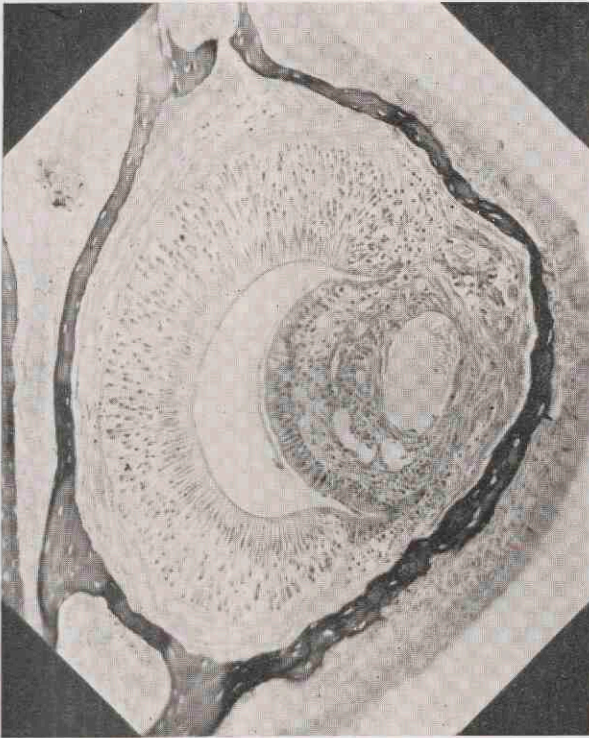
Figuur 8. Paard.
Microphoto.

Overzichtspreparaat. De cavernen zijn vrijwel geheel gecontraheerd. Zintuig-epitheel neemt het grootste gedeelte van den omtrek in.

één enkele groote, dikwandige vene lateraal van de epitheelbuis (fig. 9).

Hélène Steinberg beschrijft de vascularisatie aan de hand van met blauwe gelatine opgespoten preparaten van jonge katten. Aan het orale einde zijn de vaten rondom het orgaan gelegen, in het midden zijn ze mediaal relatief gering in aantal en bevinden ze zich lateraal als zeer groote, wijde vaten dicht dooreen geslingerd onder het dunne epitheel. Daar

waar het kraakbeen ophoudt, vermengen de vaten zich met die van de op deze plaats sterk gevasculariseerde mucosa van den neus. De bloedvoorziening van het Jacobsonsche orgaan zou hier direct voortkomen uit het vaatsysteem van den neus.



Figuur 9. Muis.
Microphoto.

Jacobsonsch orgaan. In het zintuig-epitheel liggen op verschillende plaatsen bloedvaten; klierbuizen monden uit in den sulcus dorsalis en ventralis. De centraalvene in de laterale wrong is gedeeltelijk gevuld.

De bloedvaten en cavernen, tot het veneuze stelsel behoorend, zijn voorzien van een dikke media, die in vele gevallen geen gladde, aaneengesloten spierwand vormt, doch bundels gladde spiercellen straalsgewijze in het omgevende weefsel uitzendt.

Klein (1881) vermeldt deze gladde musculatuur bij cavia, konijn en hond en zegt ervan, dat lateraal in het bindweefsel tusschen het klierweefsel en in de submucosa gladde spiercellen gelegen zijn, die men eveneens mediaal van den sulcus ventralis zou kunnen vinden. Men meent, dat deze spiercellen actief medewerken bij het contraheeren van het erectiele weefsel (*Klein*, 1881; *Broman*, 1920). Absoluut noodig voor de functie van het orgaan zijn zij evenwel niet, daar dit gladde spierweefsel zeker niet algemeen voorkomt, zooals *Broman* aanneemt. Ik heb het volgende kunnen waarnemen:

Bij de **muis** wordt het grootste gedeelte der ruimte binnen den kapsel ingenomen door de zeer dikke, aan de mediale zijde gelegen, bekleeding met zintuigepitheel. Het aanmerkelijk dunnere respiratoire epitheel bedekt een wrong, die in het lumen uitsteekt, omdat er een zeer groote vene met enkele kleinere bloedvatjes in gelegen is. Deze z.g.n. centraalvene bezit een zware media, van waaruit bundeltjes gladde spiercellen in de omgeving, hoofdzakelijk naar het periost van den lateralen wand, uitstralen. De centraalvene is niet overal rond en wisselt in haar loop van vorm, zooals uit vele doorsneden blijkt. Aboraal verandert de ligging eenigszins. De centraalvene en het respiratoir epitheel komen dorsaal te liggen. De skeletkapsel is niet meer gesloten en door deze opening treden zware bloedvaten binnen.

Bij den **hond** wijkt de toestand in zooverre van de algemeene beschrijving af, dat de zeer talrijke cavernen zich **rondom** de epitheelbuis bevinden. Zoo liggen er op dwarse doorsnede in een gedeelte der serie langs den medialen wand twee rijen groote cavernen; de buitenste rij bestaat uit 7, de binnenste uit 4. Hiertusschen bevinden zich zeer veel kleinere cavernen. Lateraal liggen in de wrong een zware vene en verscheidene kleine vaatjes (fig. 3 en 4). In de bindweefselplaat komen eveneens een groot aantal vaten voor. Bij het doorkijken der serie preparaten van dezen hond blijkt, dat de cavernen op verschillende plaatsen samenvloeien en zich weer splitsen. Zij bezitten wederom een dikke media, die op eenige plaatsen met die van naburige cavernen samenhangt. Noch in de omgeving uitstralende gladde spiercellen, noch afzonderlijk in het bindweefsel gelegen bundels spiercellen, zooals *Klein* en *Broman* beschrijven, zijn hier aanwezig. Mogelijk hebben zij de Schwannsche kernen van de talrijke zenuwvezelen, welke in het bindweefsel rondom het orgaan gelegen zijn, hiervoor aangezien. Over de geheele lengte van

het orgaan blijft dit caverneuze weefsel bestaan; aboraal ligt het onder het neusslijmvlies.

Het **varken** bezit een tusschenvorm. Dorsaal en mediaal zijn over de geheele lengte van het orgaan een aantal kleine venen gelegen. Lateraal liggen bij de uitmonding eenige zware venen in de wrong. Meer naar het midden neemt de capaciteit der vaten toe en is de situatie eenigszins anders, n.l. één groote centrale vene, onregelmatig van doorsnede en enkele kleinere vaten (fig. 6). Verder aboraal zijn er weer een aantal ongeveer gelijke vaten. Los in het bindweefsel loopende bundels gladde spiercellen komen in deze preparaten niet voor.

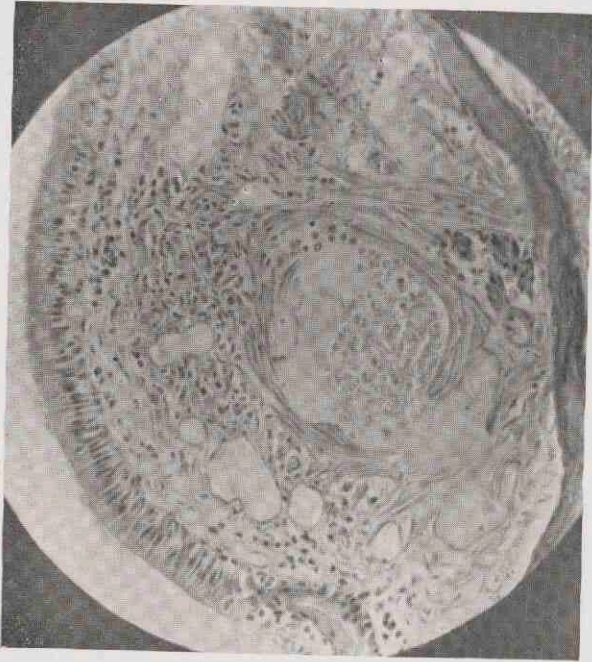
De **geit** heeft mediaal een aantal kleine vaatjes en lateraal een wisselend aantal grootere en kleinere cavernen.

Bij het **rund** zijn mediaal vele kleinere vaten in een enkele rij gelegen, lateraal vindt men een sterk ontwikkeld caverneus weefsel (fig. 7). Ook hier komen geen gladde spiercellen voor in het bindweefsel.

Bij het **paard** bevinden zich mediaal naast een enkel grooter vat eenige kleinere, terwijl lateraal een sterk ontwikkeld caverneus weefsel ligt. In sommige preparaten, waar het orgaan zijn maximale verwijding toont, zijn de vaten klein, hebben een zeer dikke media en gelijken op arteriën (fig. 8). Sommige paarden, bij welke het corpus cavernosum gevuld is, hebben wijde vaten en een media, die uit den aard der zaak veel dunner is. In het bindweefsel liggen tusschen de klieren bundels gladde spiercellen, die meestal met de spierwanden der vaten samenhangen. Naast deze vaten van het caverneuze weefsel liggen vele kleine arteriën en capillairen, die vooral rondom de klieren en onder de epitheelbekleding talrijk zijn. Bij al deze dieren zijn er dorsaal en lateraal openingen in den skeletkapsel, waardoor arteriën, begeleid door venen en vaak ook door zenuwstammen, het orgaan binnendringen.

Volgens *Minett* (1926) vindt de bloedvoorziening van het Jacobsonsche orgaan plaats door takken van de arteria sphenopalatina en de arteria palatolabialis. Een tak, meestal van de linker arteria palatolabialis doch soms ook van de rechter, ongeveer ter hoogte van de eerste premolair afgegeven, gaat schuin in dorsale richting door een beenig kanaal in de symphysis van het os maxillare en het os vomer. Hij deelt zich in tweeën; de verdere vertakkingen omgeven het kraakbeenig skelet van het Jacobsonsche orgaan op onregelmatige afstanden en dringen door openingen naar binnen. Deze arteriën zijn steeds begeleid door 1 à 2 venen. *Ramser* (1935)

bevestigt dit. Bij een preparaat van een hond, waar de arteria carotis communis en de vena jugularis met blauw gekleurde gelatine zijn opgespoten, kan hij nagaan, dat de voor het Jacobsonsche orgaan bestemde vaten uit de A. en V. palatina maior komen. Vult het caverneuze weefsel zich, dan wordt de epitheelbuis dichtgedrukt, zoodat de laterale wand tegen den medialen aan komt te liggen. Contraheeren de vaten weer,



Figuur 10. Muis.

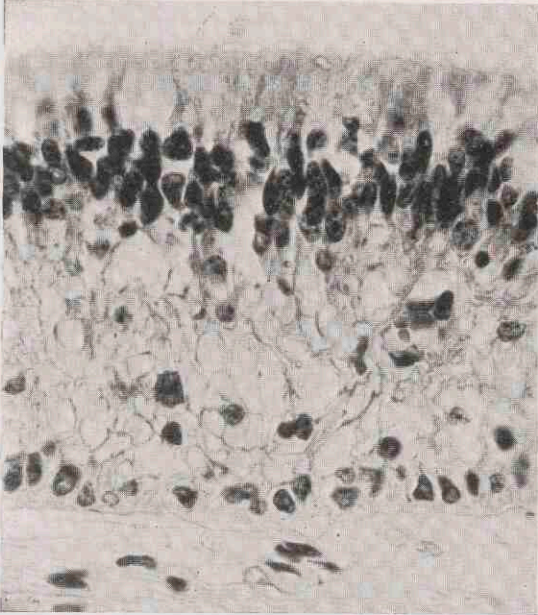
Microphoto.

Wrong met centraalvene; van de bloedvaten gaan spierbundeltjes naar de kapsel.

dan wordt het lumen van de epitheelbuis wijder, bij sommige dieren wordt het min of meer rond (paard) bij andere meer afgeplat (rond) of blijft de wrong behouden (muis). Op dwarse doorsnede blijft de lengte van den medialen wand gelijk, die der laterale zijde wisselt sterk. Het epitheel komt hieraan tegemoet, bij sommige dieren meer doordat de elementen zich anders rangschikken en het dikker wordt (muis),

bij andere dieren meer door sterke plooivorming (rund en varken).

Bij het inzuigen wordt het secretum, dat aanwezig is in den ductus naso-palatinus en in de trechtervormige verdieping van den neusbodem, naar binnen gezogen. Zoowel de producten der klieren, behoorend bij het Jacobsonsche orgaan als die der vele sereuze klieren, uitmondend



Figuur 11. Paard.
Microphoto.

Zintuig-epitheel. Aan de basis van het epitheel ziet men de reticulairc samenhang van de cellen. De kernen der basaalcellen vormen een vrijwel aaneengesloten rij.

in de neusholte, maken tezamen met het secretum, dat uit het traankanaal loopt, dat steeds voldoende vloeistof aanwezig is om een behoorlijk functionneeren van het Jacobsonsche orgaan te waarborgen (*Broman, Lautenschlager, Kerkhoff*).

Typisch is in verband hiermede, dat *Grosser* (1913) en *Broman* (1920) vermelden, dat bij den mensch, waar het organon vomero-nasale slechts

rudimentair voorkomt, en bij dieren, waar het Jacobsonsche orgaan zoo gelegen is, dat het het vocht uit de mondholte kan opnemen, de laterale neusklieren en andere eventueel in de neusholte voorkomende klieren minder ontwikkeld of geheel gereduceerd zijn (bij mensch en rund).

III. HISTOLOGIE VAN HET BEKLEEDEND EPITHEEL

A. Algemeen.

Het Jacobsonsche orgaan is niet over zijn geheele lengte gelijkmatig met één zelfde epitheelsoort bekleed. Het meerlagige plavei-epithelium van den wand der mondholte zet zich via den ductus naso-palatinus in de Jacobsonsche buis over eenigen afstand voort. In de omgeving ervan liggen enkele klieren, van een sereus type, die bij den hond met fijne, bij het varken daarentegen met wijde uitvoergangen in het lumen uitmonden. Bovendien is hier bij alle dieren lympoïed weefsel aanwezig, dat op sommige plaatsen bijna tot het oppervlak van het epitheel reikt en uit lymphfollikels of meer diffuse opeenhopingen van lymphocyten bestaat (fig. 5).

Het bij het palatum durum nog sterk ontwikkelde corpus papillare wordt bij den hond in den ductus vlakker, terwijl het plavei-epitheel in dikte afneemt en in een meerrijig trilhaarepitheel overgaat. Dit trilhaarepitheel is een voortzetting van het trilhaarepitheel der neusholte en toont uit den aard der zaak een zelfden bouw. Terecht betitelt men dit epitheel dan ook als respiratoir slijmvlies. Het buisvormige Jacobsonsche orgaan is over een bepaalden afstand uitsluitend met dit respiratoir epitheel bekleed, meer naar het midden van de buis echter, waar het op dwarse doorsnede eerst ronde lumen wijder en ovaal tot niervormig wordt, treedt daarnaast al spoedig het zintuigepitheel op, dat bij de meeste diersoorten dikker is en geen beker- of trilhaarcellen bezit. Het vormt een lange strook in dat gedeelte van het Jacobsonsche orgaan, waar het lumen het wijdst is. Het is hoofdzakelijk aan de mediale zijde van het orgaan gelegen en bij de sterkste uitbreiding neemt het bij den hond $\pm 3/4$ van den omtrek in beslag. *Ramser* (1935) vindt het bij verschillende hondenrassen echter slechts over $1/5$ tot $\pm 1/3$ gedeelte van den omtrek, terwijl het zich in de lengterichting hoogstens over 52,4% van het orgaan uitstrekt (Schäferhund).

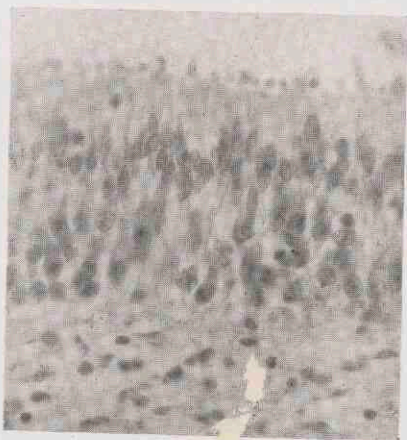
Bij den door mij onderzochten hond, waarvan ik het orgaan in serie gesneden en gekleurd heb, komen opeenvolgend plavei-epitheel en trilhaarepitheel, dit laatste gemengd met zintuigepitheel voor. *Ramser* beschrijft echter gevallen, waarbij de drie soorten epitheel in een zelfde dwarse doorsnede zichtbaar waren. Bij het varken strekt het plavei-epitheel zich zoo ver in aborale en het neuro-epitheel zich zoover in orale richting uit, dat beide epitheelsoorten in een zelfde dwarse doorsnede voor kunnen komen. Het trilhaarepitheel is n.l. lateraal overal aanwezig als mediaal het plavei-epitheel geleidelijk door neuro-epitheel vervangen wordt. Mogelijk zijn ook hier individueele en rasverschillen aanwezig, zoodat de overgangen elders op andere wijze plaats kunnen vinden.

Bij den mol vond *v. Mihalcovics* (1898), dat de epitheelbekleding overal in het orgaan dezelfde is, de neuro-epitheliën liggen er over den geheelen omtrek in verspreid. Hier heeft geen scheiding in gebieden met zintuigen respiratoir epitheel plaats gevonden. Het epitheel bestaat uit radiaal geplaatste, slanke cylindercellen waartusschen smalle reukcellen met ovale kernen, die in drie à vier rijen gerangschikt zijn, voorkomen.

v. Lénhossek (1892) heeft de reukcellen bij een konijnenfoetus van 30 mm lengte volgens de methode van Golgi geïmpregneerd. In tegenstelling met *Klein*, die een duidelijke localisatie van het neuro-epitheel in den medialen wand vermeldt, vindt hij de zintuigcellen over den geheelen omtrek van het orgaan. De afbeelding echter is samengesteld uit goed gelukte plekjes uit de geheele serie. Mogelijk heeft men hier met een tijdelijken embryonalen toestand te maken of is het verschijnsel, dat het „mediale epitheel” afhankelijk van de plaats, waar de doorsnede gemaakt wordt, nu eens meer ventraal en zelfs lateraal, dan weer meer dorsaal gelegen is, hier van invloed geweest (zie fig. 3 en 4).

In 1881—'82 werd het epitheel van het orgaan van *Jacobson* voor het eerst nauwkeurig door *Klein* beschreven; zijn materiaal bestond uit cavia en konijn. Lateraal bevindt zich een meerrijig cylindrisch epitheel met trilharen en bekercellen. In de tunica propria bevinden zich verspreid liggende kleine cellen en dunne bundels gladde spiercellen. Mediaal wordt zintuigepitheel met daaronder liggend bindweefsel, dat in perichondrium of periost overgaat, gevonden. Het reukepitheel is zeer dik en het aantal rijen zintuigcellen varieert sterk (5—12 lagen). De zintuigcellen zijn „spindle shaped” met ronde celkern. De cellichamen zijn

analoog aan, doch grooter dan die van het echte reukepitheel. Zij strekken zich tot in het sub-epitheliale bindweefsel en tot in een plexus van den nervus olfactorius uit. Op andere plaatsen dringt een bundel zenuwvezelen het epitheel binnen. Bij den hond geeft *Klein* de volgende beschrijving van het epitheel: Op een oppervlakkige laag conische of cilindrische cellen met ciliën volgt een laag van spoelvormige cellen en hieraan sluit weer een van meer of minder conische cellen aan. Tusschen de oppervlakkige trilhaarcellen bevinden zich hier en daar bekercellen. Onder het epitheel, welks dikte 0.048—0.072 mm bedraagt, zijn infiltraties van lymfhoide cellen te vinden. Het mediale epitheel bestaat uit een



Figuur 12. Varken.

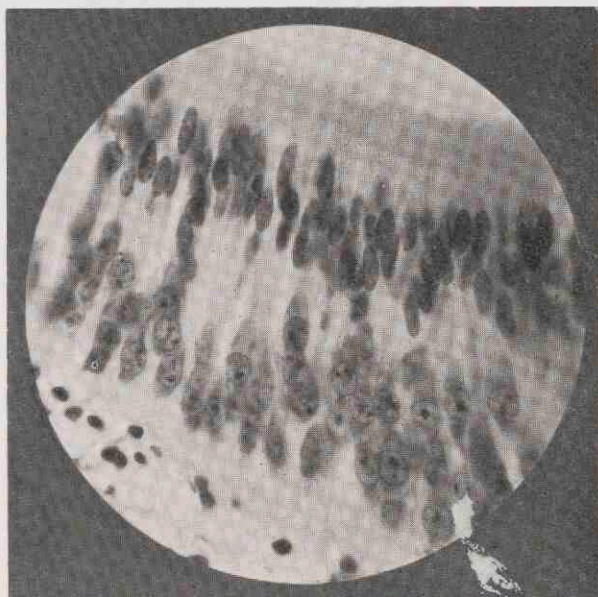
Microphoto.

Zintuig-epitheel. Er zijn slechts enkele kernen van basaalcellen aanwezig. Aan de basis van het epitheel ziet men de reticulair samenhang der cellen.

oppervlakkige laag van lange conische of spoelvormige cellen zonder trilharen en met ovale kernen. Hieronder liggen de zintuigcellen in een enkele of dubbele laag. Zij lijken op groote gangliëncellen, welke elk een groote kern hebben. Smalle, soms conische cellen vormen de onderste laag. Zij zijn met haar bases tegen de basaalmembraan aan gelegen. Aan de oppervlakte van het epitheel merkt hij haarvormige elementen op. De dikte van dit epitheel varieert van 0.0576 mm tot 0.1 mm. Onder het epitheel liggen bloedvaten, zenuwen en lymfhoide cellen. Hiermee overeenstemmend is de beschrijving, die *Iliesco* (1907) van het epitheel van den hond geeft. Meer recent is de publicatie van *Ramser* (1935). In den lateralen wand van het orgaan vindt hij als bekleeding van het lumen een meerrijig cilindrisch trilhaarepitheel, dat gemiddeld 0.030—0.050 mm

dik is en op een gedeeltelijk onduidelijke basaalmembraan ingeplant is. De ovale kernen liggen op verschillend niveau, waardoor den indruk van meerlagigheid gewekt wordt. Er komen veel bekercellen in voor, die zich dicht naast elkaar bevinden en verschillend van vorm en grootte kunnen zijn.

Het over het algemeen iets lagere mediale epitheel (0.040 mm dik)



Figuur 13. Varken.
Microphoto.

De zintuigcellen bezitten heldere kernen met een duidelijk chromatine-netwerk. Donker gekleurde slijmcellen.

heeft een anderen bouw dan dat van de laterale zijde. Er bestaat een duidelijke begrenzing aan de zijde van het onderliggende losse bindweefsel, waarin eenige vaste, collagene strooken aanwezig zijn. Als onderste laag van het epitheel ziet men 1 of 2 rijen groote ronde kernen, die zwak gekleurd zijn. Daarop volgen, dicht op één gelegen, 2—3 rijen ovale en sterker gekleurde kernen. Naar het lumen toe treft men ook hier een zoom van fijne haartjes aan en zijn bekercellen soms in grooten getale aanwezig.

Basaalcellen, zooals *Klein* ze beschrijft, vermeldt *Ramser* niet en ook in zijn figuren beeldt hij ze niet af. Intra-epitheliale klieren komen zoowel in het laterale als in het mediale epitheel voor. In mijn preparaten kon ik de intra-epitheliale klieren slechts in het respiratoire epitheel vinden, dikwijls dicht bij de plaats, waar dit grenst aan het neuro-epitheel. Ook werden in geen dezer preparaten bekerzellen in het zintuig-epitheel aangetroffen. Wel is dit soms schijnbaar daar het geval, waar de begrenzing van het neuro-epitheel onregelmatig is en men echte of schijnbare eilandjes respiratoire epitheel in het zintuigepitheel ziet. Aboraal, tegen het einde van het orgaan, gaat de structuur van het epitheel in zooverre veranderen, dat het langzamerhand lager wordt. Het ligt hier veelal in plooiën en eindigt in eenige afvoergangen van eindstandige klieren. Zooals reeds is vermeld, heeft *Ramser* bij eenige honden van verschillend ras de lengte van het orgaan gemeten en berekend over welk gedeelte zintuigepitheel voorkomt. Hieruit tracht hij af te leiden of er verschil van intensiteit in functie kan bestaan bij verschillende rassen.

Hélène Steinberg (1912) geeft een schematische beschrijving van het epitheel, zooals zij het ziet in preparaten van kattenembryonen. Het epitheel is bij den oorsprong van het orgaan uniform en komt overeen met dat van den tractus respiratorius; daar waar het orgaan zich verwijdt, zijn twee soorten epitheel te onderscheiden. Mediaal is het zeer dik, lateraal heeft het ongeveer de helft van deze dikte. Tegen het einde wordt de dikte van het epitheel langzamerhand weer gelijk. Het is nog wel meerrijig, doch minder hoog. *Lautenschlager* (1934) beschrijft bij land- en waterzoogdieren het zintuigepitheel mediaal en het respiratoire epitheel lateraal, doch gaat op de structuur hiervan niet nader in. *Addison* en *Rademaker* (1928) meenen, dat bij de rat het dikke mediale epitheel overeenkomt met de neuro-epitheliale bekleeding van het reukslijmvlies en dat een zône van zich lichter kleurende kernen beneden de oppervlakkige laag, die zich zwaarder kleurt, karakteristiek is voor het neuro-epitheel van het orgaan. Lateraal komt het epitheel overeen met het trilhaarepitheel van den tractus respiratorius. *Minett* (1926) beschrijft het orgaan bij paard, rund, kameel en varken, doch geeft slechts een zeer schematische histologische beschrijving zonder bijzonderheden. *Kerkhoff* (1924) bestudeert het orgaan bij het paard. Bij de histologische beschrijving noemt hij het epitheel van den lateralen wand gelaagd en van trilhaar- en bekerzellen voorzien. Het mediale epitheel is eveneens

gelaagd en bezit zeer verschillende celvormen. Verder geeft hij dezelfde beschrijving als *Ellenberger*. Deze onderscheidt in zijn preparaten naast lange spoelvormige reukcellen, smalle cilindrische cellen met trilharen en gedeelden voet, tusschen welks schenkels cubische en pyramidevormige steuncellen met groote ronde kernen voorkomen.

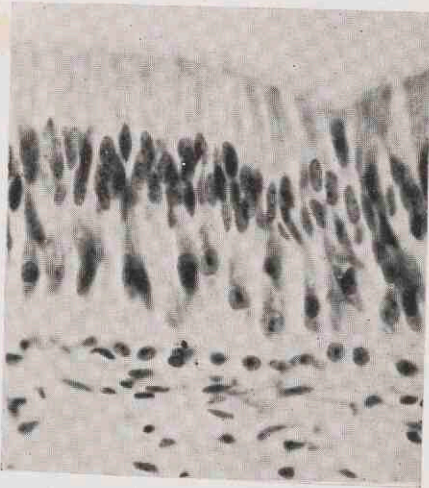
Von Mihalcovics (1898) heeft bij een volwassen varken, een kat en bij slangen getracht de zenuwcellen volgens de methode van *Golgi* te impregneeren, hetgeen hem echter niet gelukt is. Voordien was het echter aan *v. Brunn* (1892) met een dergelijke methode wel gelukt de reukcellen in het Jacobsonsche orgaan van een schaap aan te toonen. Hij beschrijft de met zilver geïmpregneerde cellen van het reukepitheel als cellen met een vrij omvangrijk lichaam en een tamelijk dikken uitlooper naar het lumen, die van eenige reukhaartjes voorzien is. Aan de basale pool eindigen de cellen in dunne uitloopers, die zich in de submucosa tot olfactoriusvezelen verlengen.

Von Lénhossek (1892) heeft het Jacobsonsche orgaan van een konijnenfoetus volgens *Golgi* geïmpregneerd. Hij trof drie soorten argentophile cellen aan:

- 1e. **Steuncellen:** aan den medialen wand slanke, langgerekte cellen, zooals er in het netvlies van het oog voorkomen; lateraal en in de beide sulci zijn zij plomper. De vorm is wisselend en hangt af van het niveau, waarop de kern is gelegen, de cellichamen zijn onregelmatig ingedeukt, naar het lumen glad begrensd, soms iets verbreed. Constant komt een kegelvormige voetachtige verbreding voor, zooals bij de Müllersche steuncellen in het netvlies. Dit is in tegenstelling met vroegere beschrijvingen, waarin vermeld wordt, dat de cellen centraal meer vezelachtig uitloopen.
- 2e. **De typische reukcellen,** die over den geheelen omtrek van het orgaan en niet alleen mediaal aanwezig zijn; ze zijn bipolair-elliptisch van vorm, hebben een groote kern, welke door een dun protoplasma-laagje omgeven is en zijn meestal door kapvormige indeukingen aan een of beide polen gekenmerkt. De kern wordt op verschillend niveau gevonden, meestal in de centrale helft van het epitheel. De naar het lumen gerichte uitlooper is zwaarder dan die, welke centraal gericht is, de eerste ligt min of meer geslingerd en eindigt oppervlakkig met een onaanzienlijke verdikking. Uitstekende stiften of haartjes

zijn niet aangetoond. Basaal bestaan de uitloopers uit dunne variceuze vezeltjes, die loodrecht of scheef, steeds golvend, door het epitheel gaan en zich in de submucosa zonder zich te vertakken met andere vezels tot een plexiforme bundel vereenigen.

- 3e. Hij beschrijft de eindigen van den **nervus trigeminus**, de z.g.n. terminaalvezeltjes. *Von Brunn* (1892) beschrijft deze als vrij dikke vezels, welke naar de oppervlakte van het epitheel gaan. *Von Lénhossek* vindt zeer dunne variceuze zenuwvezeltjes, die steeds golvend evenwijdig met de cellen door het epitheel naar het lumen



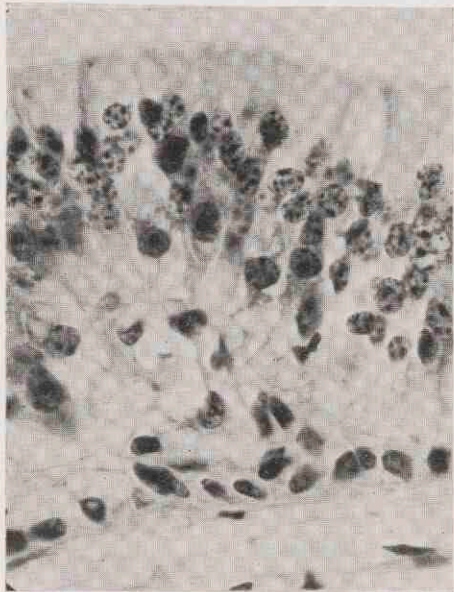
Figuur 14. Rund.
Microphoto.

Zintuig-epitheel. De kernen der basaalcellen vormen een aaneengesloten rij.

toelopen. Zij eindigen met een knopje, dat soms zeer dik kan zijn, reiken evenwel niet altijd geheel tot aan de oppervlakte. Centraalwaarts vermengen deze vezels zich met die van den olfactorius. *Von Brunn*, die ze bij het schaap en *Cajal* (1899), die ze bij muis en konijn heeft beschreven, zijn van meening, dat dit sensible eindigen van den N. trigeminus zijn. *Von Lénhossek* vraagt zich af of het olfactoriusvezelen kunnen zijn, met een kern, die verder van het orgaan verwijderd is.

Retzius (1892) heeft onder meer de zenuwelementen bij muis en konijn onderzocht. Hij beschrijft de zintuigcellen op dezelfde wijze als bovengenoemde auteurs, de perifere uitloopers gaan ongeveer loodrecht naar

de oppervlakte van het epitheel. Het tusschen de steuncellen gelegen uiteinde draagt een bundel fijne, korte uitloopers, de reukhaartjes, die nu eens als enkelvoudig en staafvormig, dan weer als wimpers worden beschreven. Over den vorm en het aantal van de reukhaartjes, welke op de zintuigcellen van het reukslijmvlies voorkomen, vindt men verschillende opgaven. *Van Gehuchten* vermeldt bij het konijn, dat de cel perifeer met drie haartjes bezet is. *Cajal* (1899) beeldt cellen af, die 4 of 5



Figuur 15. Paard.
Microphoto.

In het reticulum van de epitheelcellen ligt een bloedvat. Neuro-epitheelcellen.

reukhaartjes hebben. Ze zijn zeer kort en ongelijk van lengte, soms gebogen en in een knopje eindigend. Door het verkleven der haartjes kan men in de preparaten een wisselend aantal van wisselende dikte en lengte aantreffen, terwijl de mate van impregnatie hier ook van invloed is.

In de meeste mijner preparaten zijn zoowel in het reukslijmvlies als in het Jacobsonsche orgaan de reukhaartjes duidelijk zichtbaar, meestal zijn ze zeer fijn. Het aantal is in hetzelfde preparaat niet constant en gezien het groote verschil in dikte van de perifere uitloopers, zooals we dit bij het paard en den hond in het Jacobsonsche orgaan zeer duidelijk

te zien krijgen, is het waarschijnlijk, dat dit aantal ook werkelijk varieert en dit verschijnsel hier niet alleen berust op een onvolledige impregnatie of verkleving der reukharen (fig. 21, 23, 24). De centrale uitlooper wordt overal op ongeveer gelijke wijze beschreven.

Retzius (1892) vermeldt, dat deze dunne en fijne rechte, of meer gewonden uitloopers naar de submucosa gaan en zich daar aansluiten bij een olfactorius-bundel, om daarmee zelfstandig en ongedeeld naar den bulbus olfactorius te gaan.

B. Het zintuigepitheel.

Het Jacobsonsche orgaan van het paard leent zich in het bijzonder om den histologischen bouw van het zintuigepitheel nader te bestudeeren. Door zijn grootte is de kraakbeenkapsel gemakkelijk te verwijderen en dit stelt ons in staat dunne ongeschonden coupes van de epitheliale buis, het eigenlijke orgaan, te maken. Haemalunieosine en haematoxyline-van Gieson-kleuringen geven een algemeen overzichtsbeeld, terwijl zilverimpregnaties en methyleenblauw-preparaten vooral vorm en structuur van de neuro-epitheelcellen te voorschijn brengen.

In het epitheel zijn de celkernen in drie duidelijk te onderscheiden zônes gerangschikt. Basaal ligt, aansluitend aan het sub-epitheliale bindweefsel een laag kernen, rond tot ovaal van vorm, welke zich intensief kleuren. Op sommige plaatsen is deze laag enkelvoudig en zijn de kernen ongeveer gelijk van vorm en op vrij regelmatige afstanden van elkaar gelegen. Op andere plaatsen zijn de tusschenruimten zeer onregelmatig en weer elders vinden wij een dicht aaneengesloten laag van kernen, ongelijk van vorm en dikwijls eenige kernen dik (fig. 11). Hierboven liggen de aanmerkelijk grotere kernen der **zintuigcellen**, die helder gekleurd zijn en een scherp afgeteekend chromatine-netwerk hebben. Veelal bezitten ze 2 nucleoli. Over een groot gedeelte van het orgaan is deze laag onregelmatig en vindt men de zintuigcellen in groepjes bijeen, doch op sommige plaatsen treft men groepen aan, die 2 tot 3 kernen dik zijn (fig. 20). Deze rangschikking der zintuigcellen is zeer typisch; een juiste beschrijving daarvan heb ik elders niet gevonden. Hierop volgen de kernen der **steuncellen**, die de grootte van die der basaalcellen bezitten en in 2—3 lagen boven elkaar gelegen zijn. Ook deze kernen

zijn weer intensief gekleurd. Een zône, waarin geen kernen voorkomen, sluit het epitheel af naar het lumen (fig. 11).

Het weefsel, dat onder het epitheel ligt, is zeer rijk aan capillairen en van hieruit trekken bloedvaatjes het epitheel binnen. Zij dringen door de laag der basaalcellen heen, vormen daar boven een meer of minder uitgebreide en ingewikkelde lus, en keeren daarna weer naar de submucosa terug. Rondom deze intra-epitheliale bloedvaatjes zijn de zintuigcellen dicht opeen gegroepeerd; in het epitheel tusschen de capillairen komen zij onregelmatig verspreid in een enkelvoudige laag voor.

Het voorkomen van deze vaatlussen in het epitheel is zoo merkwaardig, dat een afzonderlijke bespreking hier op zijn plaats is.

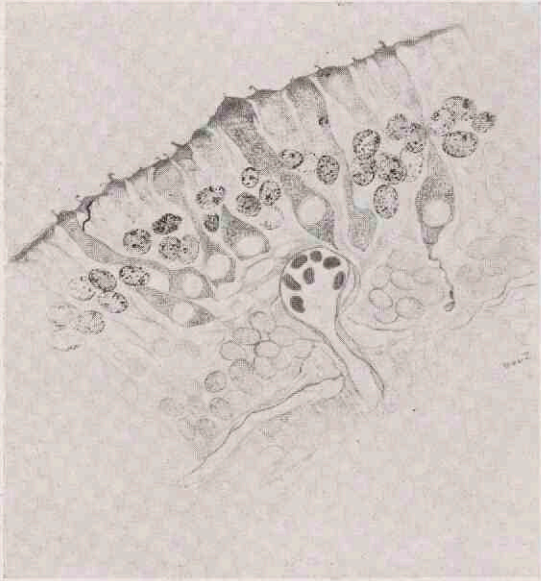
In de uitgebreide literatuur over het Jacobsonsche orgaan wordt bij zoogdieren van deze capillairen geen melding gemaakt. Slechts *Klein* (1881) noemt terloops den ductus lacrimalis van een cavia-embryo, waar hij capillairen in het epitheel heeft aangetroffen. Tijdens het embryonale leven is dit een algemeen voorkomend verschijnsel; men vindt b.v. in de handboeken vermeld, dat bij pasgeboren kinderen bloedvaatjes voorkomen in het reukepitheel. Deze embryonale toestand verdwijnt vrij spoedig, zoodat men op ouderen leeftijd deze intra-epitheliale capillairen niet meer aantreft. Bij volwassen individuen komen slechts in de stria vascularis van het middenoor intra-epitheliale gelegde bloedvaten voor.

Een uitzondering vinden wij echter bij de Labyrinthvisch (*Anabas scandens*), die tijdelijk het water verlaat en zelfs groote afstanden over land aflegt. Hier bestaat een duidelijke ontwikkeling van capillairen in het reukepitheel. Deze inrichting is misschien op te vatten als een bescherming tegen het uitdrogen, zoodat deze capillarisation als een oeroude eigenschap, die bij gewervelde dieren als aanpassing aan het luchtlevens kan optreden, is op te vatten. Klieren ontbreken in het reukslijmvlies bij alle tot nu toe onderzochte visschen.

Retzius (1895) beschrijft den bouw van het reukepitheel in het Jacobsonsche orgaan van de slang. De zintuigcellen zijn in zuilen gerangschikt, welke omgeven zijn door bindweefselwandjes, die zich vanuit de tunica propria tot op $\frac{2}{3}$ van de dikte van het slijmvlies voortzetten. In deze bindweefselwandjes loopen bloedvaten van capillairen aard, die een vaatplexus vormen.

De capillairen in het epitheel van het Jacobsonsche orgaan bij zoog-

dieren zijn niet op een dergelijke schematische wijze gerangschikt. Dat zij zonder uitzondering voorkomen bij alle, door mij onderzochte paarden en ezels, volwassen dieren, waarvan vele zelfs zeer oud waren, maakt, dat wij hierbij niet behoeven te denken aan een toevallige bevinding. Niet alleen bij het paard, doch ook bij de muis ontbreken deze capillairen in geen enkele mijner preparaten. Bovendien zijn zij niet zeldzaam bij den hond en worden ze ook aangetroffen bij het rund.



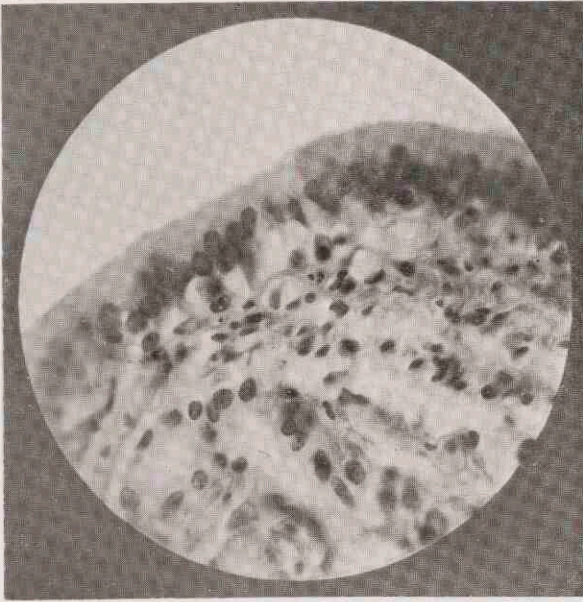
Figuur 16. Paard.
Teekening.

Intra-epitheliaal bloedvat omgeven door een groep zintuigcellen.

Bij het **paard** (fig. 15 en 16) buigen de onder het epitheel gelegen capillairen af en dringen schuin door de laag basaalcellen heen, welke op deze plaats iets naar binnen buigt. Boven de basaalcellen slingeren de bloedvaten over eenigen afstand door het epitheel en verlaten dit dan weer. Het verloop is niet steeds gelijk. Soms is het een enkelvoudige lus, die in het epitheel ligt, op een andere plaats loopt het vat over een vrij grooten afstand tusschen de basaalcellen en de zintuigcellen, voor het weer uittreedt. Het meerendeel der capillairen ligt echter zeer geslingerd.

Veelal is het lumen van de capillairen in het epitheel wijder dan op de plaatsen waar zij in- en uitreden. Een zeer fijn netwerk van bindweefselvezeltjes begeleidt deze capillairen.

Bij de **muis** (fig. 9 en 18) is het zintuigepitheel in het Jacobsonsche orgaan zeer dik; het aantal rijen kernen bedraagt van 8—15. De tunica propria is dun; het epitheel reikt bijna tot aan de dikwijls verbeende kraakbeen-



Figuur 17. Hond.
Microphoto.
Zintuig-epitheel met bloedvatjes.

kapsel. In het submuceuse bindweefsel loopen dicht langs het epitheel en daaraan evenwijdig, vele capillairen, die ombuigen en vrijwel loodrecht het epitheel binnendringen. Zij vormen ter halver hoogte een lus. Daarna komt in vele gevallen het afvoerende vat tegen het aanvoerende te liggen, zoodat de capillair het epitheel vrijwel op dezelfde plaats verlaat, waar zij is binnengetreden. Op andere plaatsen blijft het bloedvat over eenigen afstand door het epitheel loopen voor het weer uittreedt. Ook hier is, als begeleiding van de bloedvaten, een netwerk van fijne vezeltjes aanwezig,

die zich met van Gieson rood kleuren. Om de capillairen zien we een verdichte opeenhooping van neuro-epitheelcellen. Omdat bij de muis neuro-epitheelcellen door het geheele epitheel veel voorkomen, vallen deze opeenhoopingen om de capillairen niet zoo sterk op als b.v. bij het paard, waar ze elders in het epitheel in gering aantal aanwezig zijn.

Bij den **hond** (fig. 17) vinden wij een toestand, die ongeveer met dien bij het paard overeenkomt. In schuine richting het epitheel binnendringend, loopen de capillairen over een vrij grooten afstand tusschen de basaalcellen en de zintuigcellen, om daarna weer uit te treden.

Bij **rund, varken** en **schaap** had ik steeds met uitgebloede slachtdieren te maken en heb ik slechts bij één dier enkele intra-epitheliale capillairen met zekerheid kunnen vaststellen.

Welk verband er tusschen deze vascularisatie van het epitheel en de functie van het orgaan bestaat, is moeilijk uit te maken. Te releveeren valt nog de grootere dichtheid van de zenuwelementen rondom de capillairen en het feit, dat ook elders de aanwezigheid van veel zenuwweefsel gepaard gaat met een sterke doorbloeding. Mogelijk is er ook een factor in het spel, welke hier, in afwijking met het normale reukslijmvlies, op de regressie van deze capillairen remmend werkt.

C. De neuro-epitheelcellen.

Deze zijn beschreven naar sneden, gekleurd met haematoxyline-van Gieson en haemaluin-eosine.

Bij het **paard** gaat het zeer fijne vlechtwerk van rood gekleurde bindweefselvezeltjes van de tunica propria zonder onderbreking over in geel gekleurde fibrillen, die in de basaalcellen gelegen zijn. De reticulaire samenhang van het protoplasma der epitheelcellen is zoowel in haemaluin-eosine- als in haematoxyline-van Gieson-preparaten zeer duidelijk (fig. 11—15). Sommige fibrillen ziet men in de protoplasmabruggetjes continu doorloopen en van kleur veranderen. Het bindweefsel is zeer celrijk en bevat talrijke zenuwbundeltjes; tusschen de moeilijk te definiëeren cellen zijn de begeleidende Schwannsche kernen duidelijk te onderkennen. In het epitheel zelf zijn de grenzen der afzonderlijke cellichamen niet te zien. De eerste lagen hebben een reticulaire structuur en hoewel de zintuigcellen vrij veel protoplasma bezitten, is dit toch niet scherp begrensd. Uitloopers in alle richtingen hangen met elkaar samen.

Men mag spreken van één groot syncytium, dat hier door de basaal- en de zintuigcellen gevormd wordt (fig. 11—15). Hierin liggen de kernen der zintuigcellen, onregelmatig gerangschikt en vrij ver van elkaar. In hoeverre deze samenhang zich uitstrekt tot de steuncellen is moeilijk uit te maken. In de bovenste lagen van het epitheel heeft men uitloopers van zenuwcellen, afzonderlijk gelegen naast en omgeven door de steuncellen. Hier vormen de cellichamen van de steuncellen en de uitloopers der reukcellen een aaneengesloten, gelijkmatige zône, waar de kernen der steuncellen dicht opeengedrongen in gelegen zijn.

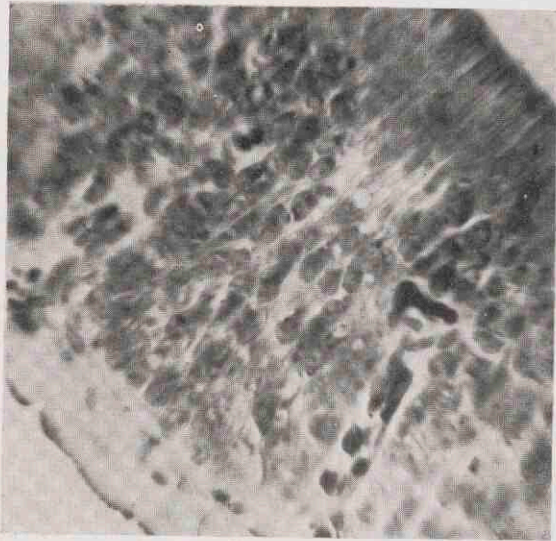
De begrenzing der cellen, zelfs in de kernlooze zône, welke aan het lumen grenst, is zeer onduidelijk en slechts in preparaten, waar enkele cellen wat intensiever gekleurd zijn, krijgt men hiervan een indruk. De uitloopers der zintuigcellen hebben een verbreed uiteinde naar het lumen, dat bolvormig uitsteekt boven het niveau van de steuncellen en voorzien is van reukhaartjes, die bij deze twee kleuringen in sommige preparaten duidelijk, doch meestal als een egale, iets gestreepte massa te zien zijn.

Bij den **hond** (fig. 17) vinden wij een geheel overeenkomstigen toestand. Een regelmatige rij ovale kernen van basaalcellen, steeds sterk gekleurd, is in een syncytium, dat door deze cellen en de zintuigcellen gevormd wordt, gelegen. De kernen van de zintuigcellen zijn aanzienlijk grooter, rond tot iets ovaal, helder, met duidelijk chromatine-netwerk en nucleoli. Ze liggen in slechts één rij gerangschikt. Daar boven liggen weer, dicht oopen, de donker gekleurde, min of meer ovale kernen der steuncellen. Een aaneengesloten kernlooze laag sluit het epitheel naar het lumen af.

Een geheel ander beeld toont de **muis** (fig. 9). In plaats van 1 of 2 rijen epitheelcellen, zijn er hier 8—15, al naar de dikte van het epitheel. De begrenzing van het epitheel naar het bindweefsel is niet zoo regelmatig als bij den hond. Basaalcellen zijn hier wel aanwezig doch ze zijn veel geringer in aantal en liggen zeer verspreid. De kernen der zintuigcellen zijn rond tot een weinig ovaal en bevatten 2 nucleoli en een chromatine-netwerk (fig. 18—19). Naar het lumen toe sluit hierbij de zône der steuncellen aan, die bij de muis van langgerekte ovale kernen voorzien zijn. Zij zijn wederom donker gekleurd en 2 of 3 rijen dik. Hierop volgt weer de kernlooze laag. Het geheel vormt een zoo dicht opeengedrongen kernmassa, dat in de haemaluin-eosine- en de haematoxyline-van Gieson-preparaten, de cellichamen en haar onderlinge verbindingen niet te onderscheiden zijn. Op vele plaatsen ziet men bundeltjes zenuwvezelen

het epitheel binnentrekken, zooals ook *Klein* (1881) bij het konijn beschreven heeft.

Bij het **varken** (fig. 12—13) vinden we weer een overzichtelijker beeld. De basaalcellen en de bases der zintuigcellen vormen één groot syncytium, waarin de kernen der basaalcellen gelegen zijn. Deze kernen liggen op verschillende hoogte en zijn omgeven door een spoelvormig protoplasmalichaam. De uitloopers naar het lumen zijn vrij goed te volgen. Ze liggen



Figuur 18. Muis.
Microphoto.

Zintuig-epitheel met bloedvaatje (*Bielschowsky*).

afzonderlijk naast elkaar, omgeven door steuncellen en eindigen aan de oppervlakte iets boven het niveau der steuncellen. De koepelvormige uiteinden zijn bezet met reukhaartjes; in sommige preparaten zijn de basaalkorrels duidelijk aanwezig. Op eenige plaatsen zijn zintuigcellen onder de laag der basaalcellen gelegen, op de grens van het subepitheliale bindweefsel.

Bij het **rund** (fig. 14) treft men in hoofdzaak den zelfden toestand aan. Een aaneengesloten rij basaalcellen, soms 2 kernen dik, met hier en daar pyramidevormige opeenhooping is regel. De kernen zijn hier rond of

onregelmatig van vorm. Op een andere plaats liggen zij iets minder dik en zijn ovaal. De zintuigcellen, in 1 à 2 rijen gerangschikt, zijn hier boven gelegen en vormen met de basaalcellen weer een syncytium. Het rondom de kernen gelegen protoplasma is vrijwel spoelvormig. De uitloopers gaan van dit syncytium uit naar het lumen toe. De steuncellen, 3—4 lagen dik, hebben ovale kernen. Tusschen de zintuigcellen treffen we enkele met zeer groote kernen aan, die op gangliëncellen gelijken. Ook vinden



Figuur 19. Muis.
Microphoto.

Zintuig-epitheelcellen gegroepeerd rondom een bloedvatje. Kolfvormige eindigingen aan de oppervlakte van het epitheel (Bielschowsky).

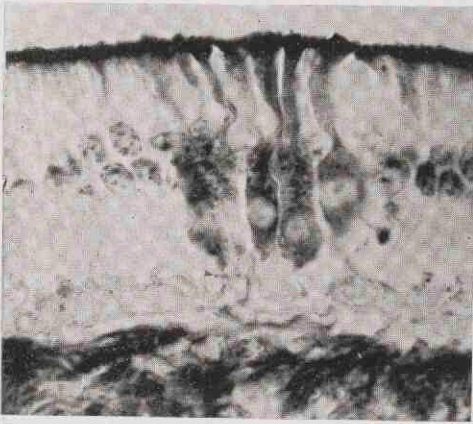
we hier en daar een zintuigcel boven de steuncellenlaag gelegen; deze heeft dan een zeer breeden uitlooper naar het lumen.

Ook de **hond** heeft dergelijke afwijkend gelegen zintuigcellen. In hun protoplasma komen kleine donkere korreltjes voor.

In zilverimpregnatiepreparaten volgens Bielschowsky komt, vergeleken met de gewone kleuringen, de vorm der zintuigcellen duidelijk te voorschijn. Deze preparaten werden gemaakt van materiaal van de **muis**. De cellichamen worden nu goed zichtbaar (fig. 18—19). Deze zijn uit den aard der zaak klein, bezitten weinig protoplasma ter hoogte van de kern en loopen aan de basale en de perifere pool spits toe. De basale uitlooper is hier eerst vrij dik; de perifere, een dunne vezel, loopt iets geslingerd naar de oppervlakte van het epitheel. Hier verdikt hij zich

kolfvormig. In vele cellen bevindt zich iets lager dan deze verdikking nog een aanzwelling.

Bij de andere onderzochte dieren, waar het aantal zintuigcellen veel geringer in aantal is, zijn deze op zich zelf veel zwaarder. Bij het paard hebben zij een plomp cellichaam, perifeer met een dikken uitlooper, welke onregelmatig, gedeukt van vorm, vaak iets geslingerd loopt en bij het lumen waaivormig verbreed, iets boven het niveau van de steuncellen eindigt. Hiernaast bestaat een veel eleganter celttype, waar de klasieke spoelvorm in te herkennen is en waar een slanke, perifere uitlooper de verbinding met het lumen tot stand brengt. Aan de basale pool komt



Figuur 20. Paard.
Microphoto.
Groep neuro-epitheelcellen.

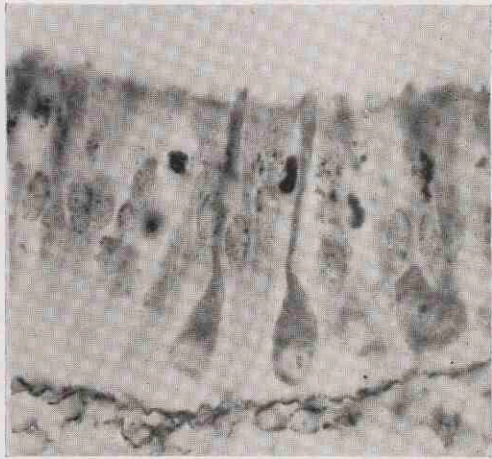
de syncytiale samenhang der cellen niet tot uiting. In deze preparaten eindigen zij centraal in een zeer dunnen uitlooper, die, golvend door het epitheel loopend, in de laag der basaalcellen verloren gaat of deze doortrekt en in het bindweefsel te vervolgen is.

De Bielschowsky-preparaten van paard, ezel, hond, varken, rund en muis geven ons mooie beelden der zintuigcellen, welke, al naar haar ligging ten opzichte van de andere elementen, van vorm verschillen. Beter dan een afzonderlijke beschrijving geven de afbeeldingen een indruk van den vorm en zijn variaties weer (fig. 16, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25). Enkele bijzonderheden dienen nog vermeld te worden:

Bij alle onderzochte dieren, doch speciaal bij het rund, komen in de zintuigcellen vacuolen voor, die meestal onder de kern maar ook wel

eens in den periferen uitlooper gelegen zijn (fig. 24). Cellen met twee kernen zijn opgemerkt, terwijl grillig gevormde cellen, waarbij het lichaam als het ware in twee deelen gesnoerd is, die slechts door een dun protoplasma-bruggetje verbonden zijn, bij den hond niet zeldzaam voorkomen.

Het protoplasma wordt niet gelijkmatig met zilver geïmpregneerd; in sommige preparaten maakt het een korreligen indruk, terwijl men elders een fijne netstructuur kan zien. Reukhaartjes komen vooral in de zoo behandelde preparaten duidelijk te voorschijn. Basaalkorreltjes



Figuur 21. Varken.
Microphoto.
Neuro-epitheelcellen.

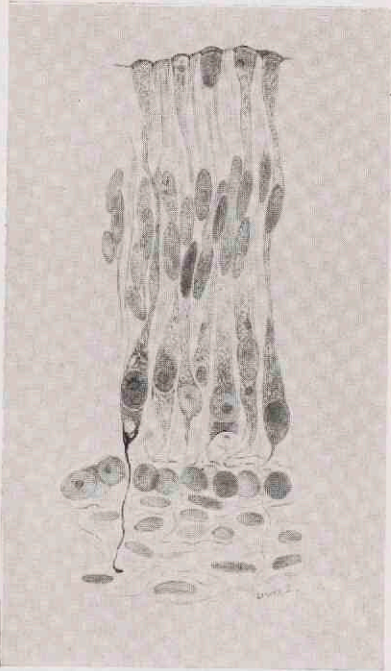
zijn in vele preparaten aan de bases der reukhaartjes gelegen. Slechts bij de muis heb ik in mijn preparaten geen reukhaartjes kunnen vinden.

De steuncellen, welke in enkele methyleenblauw-preparaten van het paard mede gekleurd zijn, zijn vergeleken met de zintuigcellen zeer dun en staafvormig. Zij toonen een verdikking ter plaatse van de kern. Hetzelfde ziet men in preparaten van een lam, geïmpregneerd volgens Golgi.

Samenvattend is het zintuigepitheel als volgt te beschrijven: Basaalcellen en zintuigcellen, onregelmatig van vorm, hangen door protoplasma-bruggetjes samen en vormen één groot syncytium. Bij elke kern der zintuigcellen behoort een uitlooper, welke, de steuncellenlaag doorboorend, vrijwel recht naar het lumen loopt en hier waaivormig verbreed, koepelvormig gewelfd, eindigt. Ze steekt boven het niveau der steun-

cellen uit en is bezet met reukhaartjes. De steuncellen, slank en spits eindigend, bezitten geen trilharen. Bekercellen komen in het zintuig-epitheel niet voor.

Overal waar capillairen het epitheel binnengedrongen zijn, vinden we opeenhoopingen van zintuigcellen met dikwijls een welving van het geheele epitheel naar het lumen van het orgaan. Bij de muis komt deze



Figuur 22. Rund.
Teekening.
Neuro-epitheelcellen.

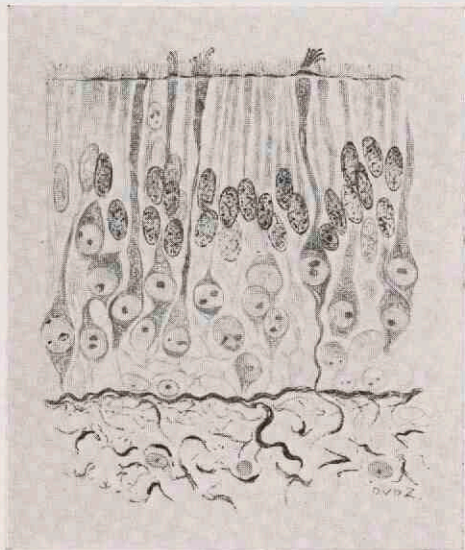
opeenhooping van zintuigcellen wel tot uiting, echter niet de invloed hiervan op het niveau van het epitheel.

Fibrillen in het bindweefsel ziet men zich voortzetten in de basaalcellen van het epitheel. Als basaalmembraan kan men een verdichting van het fibrillaire netwerk, die direct onder de basaalcellen ligt, beschouwen.

Om de zenuwelementen en vooral om vorm en structuur van de neuro-epitheliën aan den dag te brengen werd gebruik gemaakt van de zilvermethoden volgens Bielschowsky-Boeke, Gross, Cajal en Golgi en van de supra-vitale methode met methyleenblauw.

De zintuigcellen konden goed geïmpregneerd worden en mooie beelden werden verkregen van het argentophile cellichaam en de perifere uitloopers hiervan. In deze preparaten komt de syncytieele structuur niet direct tot uiting, mogelijk een gevolg van het feit, dat veelal slechts de olfactoriusvezel en het celgedeelte, dat hierbij betrokken is, geïmpregneerd werden.

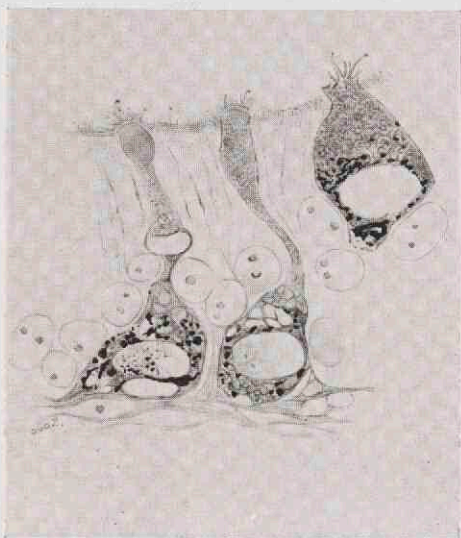
Het is moeilijk, de bevindingen aan de centrale pool der zintuigcellen te interpreteren, daar evenredig aan den graad van impregnatie, hier zeer verschillende beelden kunnen optreden.



Figuur 23. Varken.
Teekening.
Neuro-epitheelcellen.

In Bielschowsky-preparaten is in de submucosa een netwerk van variceuse zenuwvezelen te zien, dat tot vlak onder het epitheel gelegen is en in bouw overeenkomt met het door Boeke als sympathische grondplexus beschreven autonome zenuwweefsel. Hiernaast liggen meer compacte bundeltjes merglooze zenuwvezelen, welke in sommige sneden over langen afstand te volgen zijn; zij zijn afkomstig van olfactoriusbundels en dringen in schuine richting het epitheel binnen. De merghoudende zenuwvezels, welke in de groote stammen met de merglooze vezels vereenigd zijn, liggen in het bindweefsel verspreid, ook tot vlak

onder het epitheel. Het is niet gelukt in één preparaat goed geïmpregneerd zenuwweefsel in het epitheel en in het onderliggende bindweefsel te vereenigen. In enkele Bielschowsky-preparaten van het paard zijn in de protoplasmastrengen, gelegen rondom de basale kernen, variceuse vezeltjes aanwezig, die een gedeeltelijk samenhangend netwerk vormen en klaarblijkelijk in verbinding staan met den sympathischen grondplexus van de submucosa. In preparaten van den hond en het varken, op dezelfde wijze geïmpregneerd, zijn hierop gelijkende beelden te vinden. In zeer onvolledig geïmpregneerde Gross-preparaten, komen bij het rund slechts een aantal zeer fijne vezeltjes te voorschijn, die geslingerd in het syncytium der basaalcellen loopen en op vele plaatsen een samenhangend



Figuur 24. Hond.

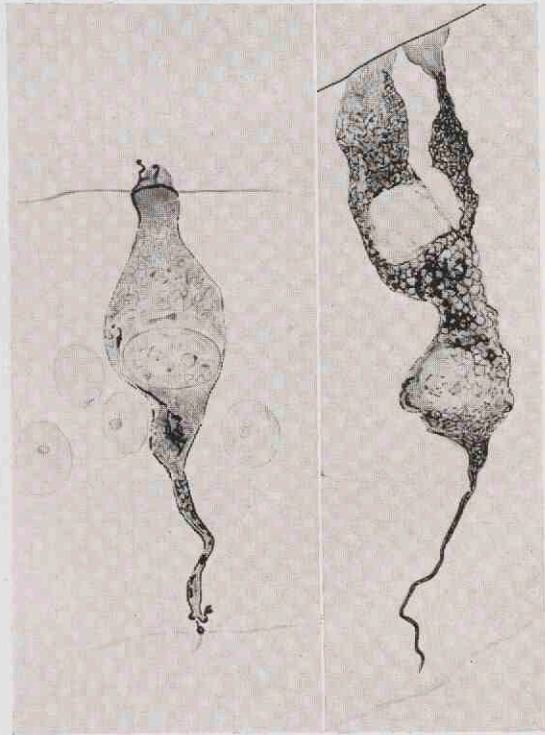
Teekening.

Zintuigcellen. Basaal van den kern en in den perifeeren uitlooper liggen vacuolen.

reticulum vormen. Variceuse aanzwellingen vindt men slechts enkele. Op verscheidene plaatsen strekken deze vezeltjes zich uit tot in het submuceuse bindweefsel. Hebben wij in deze preparaten misschien met de autonome component van de innervatie van het Jacobsonsche orgaan te maken?

Geïmpregneerd volgens Gross zijn in preparaten van den hond zenuwvezeltjes te vinden, welke evenwijdig onder het epitheel loopen, afbuigen, het epitheel binnendringen en zich verspreiden in de zône der zenuw-

cellen om over te gaan in een neurofibrillennet, dat om de kernen der zenuwcellen ligt. In iets zwaarder geïmpregneerd materiaal is het geheele plasma der zintuigcellen zwart gekleurd en treedt hun vorm goed aan den dag. De uitloopers der cellen dringen in vele gevallen door de onderste laag cellen heen en gaan in het bindweefsel verloren. In andere prepara-



Figuur 25. Paard.

Teekening.

Neuro-epitheelcellen, waarvan bij de linker de kern boven de laag der steuncellen ligt.

ten lopen zij in het netwerk van zenuwvezeltjes, gelegen rondom de basaalcellen en zijn niet verder te volgen.

In een methyleenblauw-preparaat van het paard zijn verscheidene olfactoriuscellen zichtbaar geworden; de perifere uitlooper van sommige cellen begeeft zich terstond naar de submucosa, buigt daar om en loopt dan eerst evenwijdig met het epitheel. Van andere cellen slingert ze over eenigen afstand door het epitheel voor ze uittreedt. Deze uitloopers toonen typische variceuse aanzwellingen.

In een Bielschowsky-preparaat ziet men zenuwvezeltjes, begeleid door Schwannsche kernen, schuin uit het bindweefsel naar het epitheel loopen; hier buigt één vezel af en loopt evenwijdig met het epitheel, de andere dringt het epitheel binnen en is te volgen tot de centrale pool van een zintuigcel, waar zij zich in het geïmpregneerde cellichaam oplost. Preparaten, behandeld volgens de methoden van Golgi en Cajal (gewijzigde Golgi-methode) toonen intens zwart gekleurde cellen. Deze methoden geven slechts een bevestiging van de Bielschowsky- en Gross-preparaten, waarbij de laatsten het verre winnen in detail en overzichtelijkheid.

Naast de neuro-epitheliën met hun uitloopers vind ik de door *Brunn*, *Cajal* en *von Lénhossek* beschreven variceuze vezeltjes, die de eindigingen van den *N. trigeminus* zouden zijn, ook in mijn preparaten. Bij den hond loopen zij in het basale gedeelte van het epitheel matig geslingerd, meer perifeer vrijwel recht tusschen de steuncellen naar de oppervlakte. Dicht onder de oppervlakte eindigen zij in een knopje. Bij het varken vindt men dezelfde toestanden. Het paard toont iets afwijkende beelden. Hier loopen de vezeltjes sterker golvend en zijn soms over de geheele lengte van knopvormige aanzwellingen voorzien, andere daarentegen zijn vrijwel geheel glad.

Proeven met degeneratie van zenuwvezelen heb ik, door gebrek aan gelegenheid en tijd, helaas niet kunnen nemen, zoodat ik mij over de juiste innervatie en de centrale oorsprong van de zenuwvezelen geen eigen oordeel heb kunnen vormen. Oorspronkelijk werd vermeld, dat de nervus vomero-nasalis uit stammen van den *N. trigeminus* en den *N. olfactorius* bestond; *Döllken* (1909), *Mc. Cotter* (1912) en *Johnston* (1914) meenen echter, dat de *N. terminalis* dit orgaan verzorgt.

Algemeen wordt aangenomen, dat de functie van het Jacobsonsche orgaan bestaat uit het opvangen van reukprikkels. Innervatie, bouw en rangschikking der elementen komen in groote trekken overeen met die van het reukslijmvlies. Een nauwkeuriger vergelijking levert echter ook vele verschilpunten. Bij knaagdieren, waarvan wij als voorbeeld de muis nemen, komt het slijmvlies van het Jacobsonsche orgaan nog het meest met het reukslijmvlies overeen. De dikte van de zône der reukcellen is ongeveer gelijk, doch enkele verschillen in rangschikking vallen direct op.

Zijn de basaalcellen in het Jacobsonsche orgaan slechts sporadisch te vinden, in het reukslijmvlies vormen zij een aaneengesloten rij. De kernen der steuncellen daarentegen vinden we in het reukslijmvlies verspreid

tusschen de reukcellen gelegen. Intra-epitheliale bloedvaten ontbreken in het neusslijmvlies, doch de Bowmannsche klieren, aanwezig onder het reukslijmvlies, zijn nagenoeg afwezig in het Jacobsonsche orgaan. De vorm der zintuigcellen en der kernen is gelijk. Bij de andere besproken dieren levert een vergelijking meer verschillen op. Bij den hond ligt in het reukslijmvlies een aaneengesloten laag basaalcellen, daarbij aansluitend de laag der zenuwcellen, 10—12 rijen dik. Hier tusschen liggen de kernen der steuncellen en één rij daarvan vormt de afsluiting. Bloedvaten ontbreken in het reukslijmvlies. De kernen der reukcellen in het Jacobsonsche orgaan zijn aanmerkelijk grooter en de cellichamen liggen verspreid in een enkelvoudige laag. Ze zijn plomp en onregelmatig van vorm; de eenige kernen dikke steuncellenlaag sluit hierbij aan. Het paard bezit een aaneengesloten rij basaalcellen in het reukslijmvlies. De laag der reukcellen hierboven is ± 10 kernen dik en de kernen der steuncellen komen verspreid hierin voor. Bloedvaten zijn hier niet gevonden.

In Bielschowsky-preparaten zijn de zintuigcellen van het reukslijmvlies zeer dun, met slechts weinig protoplasma om de kern. Perifeer loopen zij uit in een slechts weinig breeder kolfvormig einde, dat boven het niveau der steuncellen uitsteekt en bezet is met reukhaartjes. In tangentieele sneden blijkt, dat de reukcellen van het neusslijmvlies gelegen zijn rondom de steuncellen, welke een iets grootere doorsnede hebben, terwijl bij het Jacobsonsche orgaan de reukcellen plomper en zwaarder zijn. In den regel eindigen zij breed aan de oppervlakte van het epitheel en zijn zij omgeven door de smallere steuncellen.

De verschillen, welke er bestaan tusschen het reukslijmvlies der ethmo-turbinalia en dat uit het Jacobsonsche orgaan, zijn hoofdzakelijk gelegen in een andere rangschikking der cel-elementen. Mogelijk hangt dit samen met de omstandigheid, dat de epitheelbekleding van het Jacobsonsche orgaan, naast haar zintuigfunctie, ook actief deelneemt aan het pomp-mechanisme en het eigenlijke reservoir, dat de te onderzoeken vloeistoffen aanzuigt, bekleedt. De knaagdieren uitgezonderd, vindt men per oppervlakte-eenheid in het Jacobsonsche orgaan aanmerkelijk minder zintuigelementen dan in het reukslijmvlies; hierdoor is het histologisch beeld overzichtelijker en komen de details duidelijker naar voren.

IV. SUMMARY

The organ of Jacobson of several representative domestic and laboratory animals is used as material for this thesis.

The findings of the macroscopical and microscopical examination of the organ in toto confirm and supplement the publications mentioned in the list of references. Special attention is paid to the histological examination of the epithelial lining of the organ.

A remarkable fact noted is the existence of capillary bloodvessels within the olfactorial part of the epithelium, which are not mentioned before in relation to the organ of Jacobson.

They are prominent in the horse (and ass) where groups of bipolar cells are found around the capillaries (fig. 15—16) and they are found without exception in any material obtained from horses of all ages, amongst which some very old.

I find these also in every mouse examined (fig. 9, 18, 19) and in some sections of the organ of Jacobson of the dog (fig. 17) and the cow. I did not notice these intra-epithelial capillaries in the organs of Jacobson obtained from sheep, goat and pig.

Observing the structure of the olfactorial epithelium I find that the lower strata, including the bipolar nerve cells, form a syncytium in the shape of a reticulum. Fig. 11, 12, 13, 15 show this in cross sections coloured by the haemalun-eosine and haematoxylin-van Gieson methods.

The olfactorial cell and its ramifications are made visible by specific impregnations. Bielschowsky, Cajal, Golgi, Gross and methylene blue. Specimens are shown in fig. 16, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25.

There is a difference in the structure between the epithelium of the organ of Jacobson of the horse (ass) and the other animals.

In the former the olfactory cells are mostly found in small groups with occasionally a few single cells in between, while in the organ of the other animals these cells are more numerous and evenly distributed.

Other elements of nervous origin, similar to the terminals of the N. trigeminus as described by Brunn e.a. and a plexus probably formed by the sympathetic component of the epithelial lining are found in my impregnated material.

LITERATUURLIJST

- Addison, W. H. F., and Rademaker, L. A., 1928; The Postnatal Growth of the Vomero-nasal Organ of the Albino Rat. *Journ. Comp. Neurol.*, vol. 44, p. 69—86.
- Anton, 1895; Beiträge zur Kenntnis des Jacobsonschen Organs bei Erwachsenen. *Anat. Hefte*, Bd. 16.
- Balogh, C., 1861; Das Jacobsonsche Organ des Schafes. *Sitzungsberichte Akad. Wiss. Wien*, Bd. 42, No. 3.
- Beard, J., 1889; The Nose and Jacobsons Organ — *Morphol. Studies. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont.*, Bd. 3.
- Bowden, 1894; The Nose and Jacobsons Organ with special Reference to the Amphibia. *Journ. Comp. Neurol.*, Vol. 4.
- Broman, I., 1920; Das Organon vomero-nasale Jacobsonii, ein Wassergeruchsorgan. *Anat. Hefte*, Bd. 58, p. 138.
- Broom, R., 1895; On the Organ of Jacobson in the Monotremata. *Journ. Anat. Phys.*
- Broom, R., 1896; On the Organ of Jacobson in the Horse. *Proc. Linnean Soc., New South Wales*.
- Broom, R., 1902; On the Organ of Jacobson of the Elephant-Shrew. *Proc. Zool. Soc.*
- Broom, R., 1915; On the Organ of Jacobson and its Relations in the Insectivora. *Proc. Zool. Soc.*
- Bruner, H. L., 1914; Jacobsons Organ and the Respiratory Mechanism of Amphibians. *Morphol. Jahrb.*, Bd. 48.
- Brunn, A. von, 1875; Untersuchungen über das Riechepithel. *Archiv Mikrosk. Anat.*, Bd. 11.
- Brunn, A. von, 1892; Die Endigungen der Olfactoriusfasern im Jacobsonschen Organe des Schafes. *Archiv Mikrosk. Anat.*, Bd. 39.
- Brunn, A. von, 1914; Jacobsons Organ and the Respiratory Mechanism of Amphibians. *Morphol. Jahrb.*, Bd. 48.
- Cajal, Ramon Y., 1899; Nuevas aplicaciones del methode de Golgi. *Terminaciones del nervio olfactorio en la mucosa nasal. Barcelona*.

- Christie-Lindie, 1914; On the Cartilago palatina and the Organ of Jacobson in some Mammals. *Morphol. Jahrb.*, Bd. 48.
- Döllken, 1909; Ursprung und Zentren des Nerv. terminalis. *Monatschr. Psych. Neurol.*, Bd. 26.
- Ellenberger, W., 1921; *Handbuch d. vergl. mikr. Anat. d. Haustiere.*
- Ellenberger, W., und Baum, H., 1932; *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere*, 17. Aufl. Berlin.
- Gratiolet, L., 1845; Recherches sur l'organe de Jacobson. Thèse No. 164, Faculté de Médecine de Paris.
- Grosser, 1913; Glandula nasalis lateralis. *Anat. Anz.*, Bd. 43, p. 172.
- Hamlin, H. E., 1929; Working Mechanism for the Liquid and Gaseous Intake and Output of the Jacobsons Organ. *Americ. J. Physiol.* 91.
- Harvey, R. T., 1882; Note on the Organ of Jacobson. *Quart. Journ. Microsc. Sci.*
- Hayek, H. 1905; Ein Beitrag zur Kenntnis der sog. intraepithelialen Drüsen der Nasenschleimhaut. *Arch. Laryngol. Rhinol.*, Bd. 7.
- Herrick, C. J., 1921; The Connections of the Vomero-nasal Nerve, Accessory Olfactory Bulb and Amygdala in Amphibia. *Journ. of Comp. Neurol.*, Vol. 33.
- Herzfeld, 1889; Ueber das Jacobsonsche Organ des Menschen und der Säugetiere. *Zool. Jahrb. Anat. Ont.*, Bd. 3.
- Hett, J., 1937; Zur Histologie der Nasenschleimhaut. *Arch. Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilk.*, Bd. 143.
- Howes, 1891; On the Probable Existence of a Jacobsons Organ among the Crocodylia. *Proc. Zool. Soc.*
- Iliesco, G. M., 1927; Recherches anatomiques sur les cavités nasales chez le chien. *Arch. anat. hist. embr.*, vol. 6, p. 229.
- Jacobson, 1811; Rapport par M. Cuvier fait à l'Institut sur un mémoire de M. Jacobson intitulé: Description anatomique d'un organe observé dans les mammifères. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, T. 18.
- Jacobson, 1812; Description anatomique d'un organe observé dans les mammifères (extrait par F. C.). *Nouv. Bull. Sci. Soc. Philomatique Paris*, T. 3.
- Johnston, 1913; Nervus terminalis in Reptiles and Mammals. *Journ. Comp. Neurol.*, Vol. 23.
- Johnston, 1914; The Nervus terminalis in Man and Mammals. *Anat. Rec.*, Vol. 8.

- Kerkhoff, H., 1924; Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Jacobsonschen Organs. Zeitschr. Mikr. Anat. Forschung, Bd. 1, p. 621.
- Klein, E., 1881; Contribution to the Minute Anatomy of the Nasal Mucous Membrane. Quart. Journ. Microsc. Sci., Vol. 21.
- Klein, E., 1881; The Organ of Jacobson in the Rabbit. Quart. Journ. Microsc. Sci. Vol. 21.
- Klein, E., 1882; The Organ of Jacobson in the Dog. Quart. Journ. Microsc. Sci., Vol. 22.
- Kölliker, A., 1877; Ueber die Jacobsonschen Organe des Menschen. Gratulationsschrift der Würzburger Mediz. Fakultät.
- Kolmer, W., 1926; Geruchsorgan. In von Möllendorff, W., Handbuch d. mikrosk. Anat. d. Menschen.
- Larsell, O., 1918; Studies on the Nervus terminalis (Mammals). Journ. Comp. Neurol. Vol. 30.
- Lautenschlager, Fr., 1934; Ueber das Jacobsonsche Organ von Wassernagern und Landnagern. Zool. Anz., Bd. 107.
- Lénhossek, M. von, 1892; Die Nervenursprünge und Endigungen im Jacobsonschen Organ des Kaninchens. Anat. Anz., Bd. 7, p. 628.
- Lénhossek, M. von, 1894; Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane.
- Leydig, Fr., 1872; Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Schlangen. Arch. Mikrosk. Anat., Bd. 8, p. 317.
- Leydig, Fr., 1897; Zirbel und Jacobsonsches Organ einiger Reptilien. Arch. Mikrosk. Anat., Bd. 50, p. 385.
- Mc. Cotter, 1912; The Connection of the Vomero-nasal Nerves with the Accessory Olfactory Bulb in the Opossum and other Mammals. Anat. Rec., Vol. 6.
- Mc. Cotter, 1913; The Nervus terminalis in the Adult Dog and Cat. Journ. Comp. Neur., Vol. 23.
- Mihalcovics, v., 1898; Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ. Anat. Hefte, Bd. 11.
- Minett, F. C., 1926; The Organ of Jacobson in the Horse, Ox, Camel and Pig. Journ. Anat., Vol. 60.
- Piana, 1879; Contribuzione alla conoscenza della struttura e della funzione del organo di Jacobson. Rendicont. Scienze Accad. Bologna.
- Piana, 1891; Monit. Zool. Ital.

- Ramser, 1935; Zur Anatomie des Jacobsonschen Organs beim Hunde. Diss. Berlin.
- Range, 1893—1894; Anatomie microscopique de l'organe de Jacobson chez le boeuf et chez le mouton. Rev. intern. rhinol. Paris.
- Read, E. A. 1908; A Contribution to the Knowledge of the Olfactory Apparatus in Dog, Cat and Man. Am. Journ. Anat., Vol. 8, p. 17.
- Retzius, 1892; Die Endigungsweise des Riechnerven. Biol. Untersuchungen, Bd. 3.
- Retzius, 1895; Die Riehzellen der Ophidier in der Riechschleimhaut und im Jacobsonschen Organ. Biol. Untersuchungen, Bd. 6.
- Röse, 1893; Ueber das rudimentäre Jacobsonsche Organ der Crocodile und des Menschen. Anat. Anz., Bd. 8, p. 458.
- Rosenthal, 1827; Ueber das von Jacobson in der Nasenhöhle entdeckte Organ. Zeitschr. Physiol., Bd. 2.
- Seydel, O., 1895; Ueber die Nasenhöhle und das Jacobsonsche Organ der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. 23.
- Sluiter, C. Ph., 1892; Das Jacobsonsche Organ von Crocodilus porosus. Anat. Anz., Bd. 7, p. 540.
- Stannius, 1854; Handb. d. Anatomie der Wirbeltiere. Berlin.
- Steinberg, H., 1912; Description de l'organe de Jacobson chez un foetus de chat. Anat. Anz., Bd. 42, p. 466.
- Winkler, C., 1936; Het snuffelorgaan van Luys Edinger, het organon vomero-nasale Jacobsoni en het vermogen om schadelijk en bruikbaar eten van elkaar te onderscheiden bij snuitdragende dieren. Feestbundel van het Geneeskundig Tijdschrift van Ned.-Indië.
- Wright, R., Mc. Callum, e. a., 1883; On the Organ of Jacobson in Ophidia. Zool. Anz., Bd. 6.
- Wijhe, J. W. van, 1918; Over den Nervus terminalis van den Mensch tot Amphioxus. Verhandl. Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Amsterdam.
- Zuckerkanl, E., 1908; Das Jacobsonsche Organ. Ergebn. Anat. Entwickl., Bd. 18.
- Zuckerkanl, E., 1910; Ueber die Wechselbeziehung in der Ausbildung des Jacobsonschen Organs und des Riechlappens nebst Bemerkungen über das Jacobsonsche Organ der Amphibien. Anat. Hefte, Bd. 41, p. 1.

D
Ut
19