

Die licht- und sublichtmikroskopische Morphologie der Epidermis des neotenen Axolotls (*Siredon mexicanum* Shaw)

Die Epidermis larvaler und neotener Amphibien, besonders die der Urodelen, zeigt im Gegensatz zu den metamorphosierten Stadien einen komplizierteren Aufbau, der mit der aquatischen Lebensweise im Zusammenhang steht.

Drei Zellarten sind die wesentlichen Bausteine der neotenen Axolotlepidermis (Figur 1). Zahlenmässig am häufigsten treten die relativ kleinen gewöhnlichen Epidermiszellen auf. Gleichfalls nicht selten, aber durch ihre besondere Grösse ausgezeichnet sind die Leydigischen Zellen. Schliesslich bilden die vorwiegend flachen Deckzellen den äusseren Abschluss der Epidermis. Seltener finden sich noch Zellarten, die in Form, Grösse und Inhalt von den ersten abweichen (mitochondrienreiche Zellen, X-Zellen).

Eine gewisse zonale Gliederung der Epidermis lässt sich aufstellen, obwohl fließende Übergänge immer wieder zu beobachten sind. In Kontakt mit der Basalmembran steht eine Lage gewöhnlicher Epidermiszellen, die das Stratum basale bilden. Diesem schliesst sich das Stratum intermedium an, welches sich in erster Linie aus gewöhnlichen Epidermiszellen und Leydigischen Zellen zusammensetzt. Eine Schicht Deckzellen bildet als Stratum superficiale den apikalen Abschluss der Epidermis. Charakteristisch für die Axolotlepidermis ist ferner ein System relativ weiter Interzellularräume. Von benachbarten Zellen werden sie durch zahlreiche Fortsätze überbrückt.

Im einzelnen zeigen die verschiedenen Zellarten folgende Besonderheiten: Neben ihrer Polymorphie zeichnen sich die gewöhnlichen Epidermiszellen (EZ) durch einen stark gefalteten Kern aus. Fibrilläre Strukturen (Eberth'sche Fäden) lassen sich nur in den EZ des Stratum basale darstellen. Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung erscheinen diese Gebilde als mächtige Bündel von Tonofilamenten (Filamentdurchmesser 60–70 Å). Auch in den EZ des Stratum intermedium gehören die Tonofilamente durchaus noch zu den charakteristischen Bestandteilen, die hier jedoch nur locker verteilt und ohne Tendenz zur Fibrillenbildung lichtmikroskopisch nicht mehr nachweisbar sind. Alle EZ besitzen in unterschiedlich grosser Menge granuläre Elemente. Nach den histochemischen Untersuchungen handelt es sich um neutrale und saure Schleimstoffe, wobei komplexe saure Mucopolysaccharide weitgehend fehlen. Die Schleimgranula zeigen einen Durchmesser von 0.1–0.5 µm und treten einzeln, in kleinen Gruppen oder als grössere schollenförmige Körper auf. Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung erkennt man einen unterschiedlich dichten, flockigen Inhalt. Das endoplasmatische Retikulum (ER) liegt meist in vesikulärer Form vor. Längere, zusammenhängende Gangsysteme besitzen einzelne EZ des Stratum intermedium. Die Golgi-Komplexe und Mitochondrien zeigen keine Besonderheiten. Die Verbindung mit den Nachbarzellen erfolgt durch breite Zellfortsätze mit Desmosomen und durch schmale Zellbrücken, die sich aneinanderlegen. Mit der Basalmembran sind die Zellen des Stratum basale durch zahlreiche Hemidesmosomen verbunden.

Die Leydigischen Zellen (LZ) zeichnen sich durch ihre Grösse (durchschnittlicher Durchmesser 40–50 µm) und den Besitz grobgranulärer und netzförmiger Strukturen aus. Schon bei lichtmikroskopischer Untersuchung erkennt man um den Kern einen 2–4 µm breiten Hof, der basophil reagiert. Im elektronenmikroskopischen Bild findet man darin das ER, zahlreiche Mitochondrien, wenig filamentäres Material und einige Golgi-Komplexe, die hier in vorwiegend vesikulärer Form vorliegen. Das

ER ist mehr oder weniger zirkulär um den Kern herum angeordnet. Seine Zisternen zeigen viele bläschenförmige Erweiterungen und Abschnürungen. Gelegentlich kann eine bläschenförmige Ausprägung des Systems vorherrschen (Figur 2). Ausserhalb des Hofes ist eine Vielzahl unterschiedlich geformter und relativ elektronendichter Granula (Durchmesser ca. 2 µm) zu beobachten. Nach den histochemischen Befunden enthalten sie neutrale Schleimstoffe. In ihrer Ultrastruktur zeigen sie einen Aufbau aus feingranulärem und filamentärem Material. Sie liegen in einem lockeren filamentären, z.T. feintubulären Maschenwerk, welches das ganze Aussenzcytoplasma erfüllt. An den Oberflächen der Granula fallen zahlreiche Insertionsstellen dieser feinfädigen bis röhrenförmigen Strukturen auf. Ausserdem steht das lockere Maschenwerk mit den Langerhansschen Netzen in Verbindung. Diese besondere Struktur liegt netzartig an der Peripherie der LZ und besteht aus Ansammlungen vorwiegend filamentärer Elemente. Auch die LZ haben Kontakt mit den benachbarten Zellen durch unterschiedlich breite Fortsätze.

Die das Stratum superficiale bildenden Deckzellen (DZ) sind von vorwiegend flacher Gestalt. Während der Kern eine stärker basale Position einnimmt, beherbergt das apikale Zytoplasma als besondere Differenzierung eine Mucinzone, die sich aus vielen, relativ grossen Schleimgranula (Durchmesser 0.3–0.7 µm) zusammensetzt (Figur 2). Diese bestehen im wesentlichen aus komplexen sauren Mucopolysacchariden. Unterhalb der Mucinzone treten kleinere Schleimgranula auf, die denen der EZ gleichen. Histochemisch lassen sich hier neutrale und unterschiedlich stark saure Schleimstoffe nachweisen. Weitere Elemente im supranukleären Zellbereich sind mehrere Golgi-Komplexe und zahlreiche Mitochondrien. Das ER durchzieht locker das gesamte Zytoplasma. Tono-

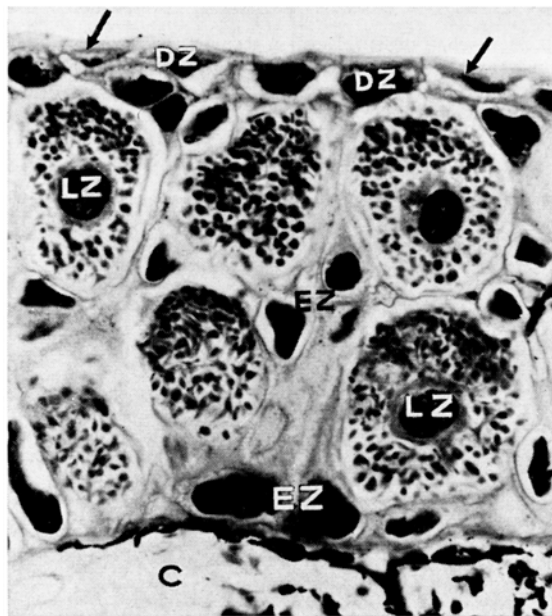


Fig. 1. Epidermis des neotenen Axolotls (Rückenhaut). (C) Corium (Stratum spongiosum), (EZ) gewöhnliche Epidermiszellen, (DZ) Deckzellen mit Mucinzone (↑), (LZ) Leydig'sche Zellen. Bouin, Goldner. × 500.

filamente sind vorhanden, jedoch bleibt die Fibrillenbildung schwach. Am äusseren Zytolemm besitzen die DZ in unregelmässigen Abständen kurze Mikrovilli. Seitlich schliessen die DZ dicht aneinander, wobei neben Desmo-

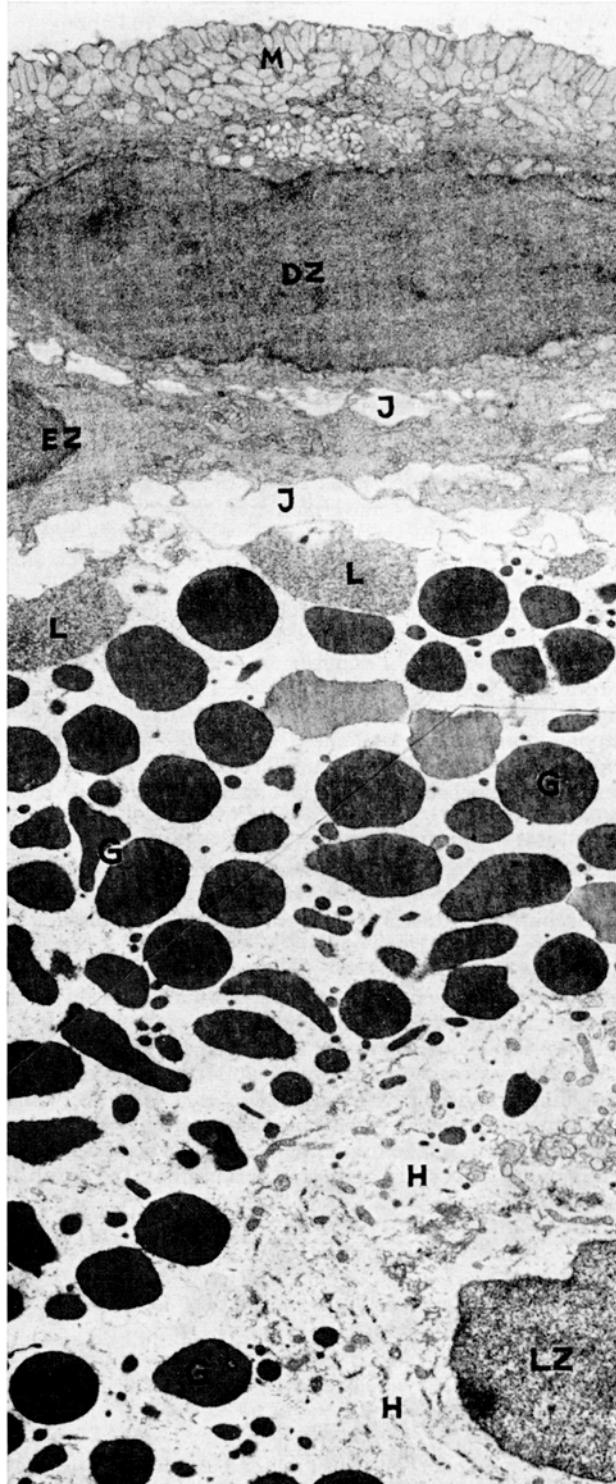


Fig. 2. Ausschnitt aus dem Stratum superficiale und dem oberen Stratum intermedium der neotenen Axolotlepidermis. (EZ) gewöhnliche Epidermiszelle, (DZ) Deckzelle mit Mucinzone (M), (I) Interzellularraum, (LZ) Leydigsche Zelle mit Hofbereich (H), typischen Granula (G) und Langerhansschem Netz (L). $\times 5100$.

somen auch Interdigitationen der Zellmembranen zu beobachten sind. Apikal werden die Interzellularräume durch die Zonula occludens abgeschlossen.

Verhältnismässig selten anzutreffen sind die mitochondrienreichen Zellen. Es sind keulenförmige Gebilde, die im apikalen Bereich der Epidermis liegen. Auffällig sind in ihrem supranukleären und apikalen Zytoplasma Ansammlungen von Mitochondrien und Vesikeln.

Etwas häufiger als die mitochondrienreichen Zellen sind die X-Zellen. Ihre bevorzugte Lage ist das obere Stratum intermedium. Es sind relativ kleine Zellen (Durchmesser 15–25 μm) von rundlicher, ovaler oder länglicher Gestalt. Ihr Kern befindet sich oft in randständiger Position. Das Zytoplasma enthält in unterschiedlich grosser Menge ein teils schaumig aufgelockertes, teils granuläres bis scholliges Material. Histochemisch lassen sich neutrale und saure Schleimstoffe nachweisen. Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung fällt eine Vielzahl von lamellären, vesikulären, granulären und konglomeratartig zusammengesetzten Gebilden unterschiedlicher Grösse auf. Bemerkenswert an den X-Zellen ist das Fehlen der Desmosomen.

Nach der Metamorphose, die sich mit Thyroxin leicht einleiten lässt, bleiben nur die EZ erhalten. Von besonderer Bedeutung für das Wasserleben sind demnach die LZ und DZ. Letztere zeichnen sich durch den Besitz einer apikalen Mucinzone aus. Es liegt nahe, dass gerade für Tiere mit einer weichen, ungeschützten Haut die Schleimproduktion von grosser Bedeutung ist. Gegenstand vieler Erörterungen sind die Aufgaben der LZ. In jüngster Zeit hat KELLY¹ auf Grund experimenteller Untersuchungen an diesen Zellen eine Schutzfunktion gegen Austrocknung abgeleitet.

Unklar in ihrer funktionellen Bedeutung sind die mitochondrienreichen Zellen, während die X-Zellen nach den morphologischen Gegebenheiten wahrscheinlich mobile Elemente mit phagozytären Eigenschaften darstellen.

Eine ausführliche Publikation der Untersuchung erfolgt an anderer Stelle².

Summary. Three different cell types are the most frequent elements of the epidermis of the neotenic axolotl: (1) the common epidermal cells are small and multiform. They show bundles of tonofilaments (figures of EBERTH) in the stratum basale. (2) The big Leydig cells contain numerous gross granules and a special network in the peripheral cytoplasm (Langerhans net). (3) The cover cells forming the outer layer of the epidermis possess a striking mucin zone in the apical cytoplasm.

W. FÄHRMANN

*Institut für Histologie und Neuroanatomie der Universität, 34 Göttingen (Deutschland),
9. Februar 1968.*

¹ D. E. KELLY, *Anat. Rec.* 154, 685 (1966).

² Durchgeführt mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.