

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Oralcirren und der Haut von *Branchiostoma lanceolatum**

E. SCHULTE & R. RIEHL

*Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie der Justus Liebig-Universität Gießen;
Gießen, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: Electron microscope studies on the praeoral tentacles and skin of *Branchiostoma lanceolatum*. Praeoral tentacles and epidermis of the anterior body region of *Branchiostoma lanceolatum* Pallas have been investigated by electron microscopy. The epidermis of the praeoral tentacles and the anterior body region are mono-layered and cohere by strong denticulations of the adjoining cell walls. Vertical secretory vesicles at the cell surface give off mucous substances. The secretory vesicles are found only in the body epithelium. Between epithelium cells both epithelia contain two different secondary sensilla types. *B. lanceolatum* is the lowest chordate in which taste buds of the praeoral tentacles have been found. The taste buds overtop the surface of the epithelium. The praeoral tentacles are stiffened by a skeleton rod, situated asymmetrically and build up in layers. The skeleton rod is surrounded by connective tissue, which includes a coelomic space. Axon bundles of different strength are situated in the connective tissue. Not only the taste buds but also singular sensilla types are innervated by these axon bundles. The relatively strong basement lamina is partially zonated and contains pores. An antagonistically arranged layer of collagen fibres of varying thickness occurs below the basement lamina.

EINLEITUNG

Die Akranier sind unter anderem durch das Fehlen eines Kopfes mit entsprechenden Sinnesorganen charakterisiert. Infolge ihrer Lebensweise liegt es nahe, daß sie sich bevorzugt chemorezeptorisch orientieren. Da diese Chemorezeption hauptsächlich im Dienst des Nahrungserwerbs stehen dürfte, nehmen wir an, daß entsprechende chemorezeptorische Zellen oder Organe in Mundnähe lokalisiert sind. Besonders geeignet dafür scheinen uns die Oralcirren zu sein. Erste Nachweise dafür lieferte Franz (1923) in einer eingehenden lichtmikroskopischen Untersuchung über Haut, Sinnesorgane und Nervensystem der Akranier. Die dort gefundenen Anhäufungen von Sinneszellen bezeichnete Franz als Sinnesknospen. Nach Lage und Morphologie der vorliegenden lichtmikroskopischen Befunde über die Sinnesknospen von *Branchiostoma lanceolatum* bietet sich ein Vergleich mit den Geschmacksknospen auf den Barteln von Fischen an.

* Mit freundlicher Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.
Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. W. E. Ankel zum 80. Geburtstag gewidmet.

Bei der Anfertigung dieser Studie wurden zwangsläufig die Epithelien des Rostrums und der Oralcirren mitgeschnitten und in die Bearbeitung mitaufgenommen. Die einschichtige Epidermis der Akranier ist lichtmikroskopisch schon ausführlich untersucht worden (Langerhans, 1876; Rolph, 1876; Joseph, 1900; Schneider, 1902, 1908; Franz, 1923, 1927; Wollenhaupt, 1934; Adam, 1964). Untersuchungen über die Feinstruktur der Akranier-Haut liegen von Olsson (1961) und Welsch (1968) vor. Trotz dieser beiden elektronenmikroskopischen Bearbeitungen gelang es, weitere Einzelheiten zum Feinbau der Epidermis von *B. lanceolatum* beizutragen. Unsere besondere Aufmerksamkeit galt dabei dem Auftreten von Sinneszellen und ihrer Innervierung.

MATERIAL UND METHODEN

Das zur Untersuchung gelangte Material wurde lebend von der Biologischen Anstalt Helgoland bezogen. Es handelte sich dabei um adulte *Branchiostoma lanceolatum* Pallas. Mit einer scharfen Rasierklinge wurde der Rostralbereich abgetrennt und in toto fixiert. Als Fixierungsgemisch diente eine Lösung von 2 %igem OsO₄ in Veronal-Acetatpuffer. Fixiert wurde bei 4° C und einem pH-Wert von 7,2; die Fixierungszeit betrug 2 1/2 Std. Die Entwässerung der Objekte erfolgte über Acetonstufen. Nachkontrastiert wurde im Block in 70%igem Aceton nach Wohlfarth-Bottermann (1957) (modifiziert nach Schulte & Holl, 1971a). Die Oralcirren wurden in absolutem Aceton abgeschnitten und getrennt eingebettet. Als Einbettungsmedium diente Vestopal W (Firma Hüls), das durch Zugabe von 2 % Benzoylperoxid bei 60° C polymerisierte. Die Schnitte wurden auf einem LKB-Ultramikrotom angefertigt. Ein Teil der Schnitte erhielt eine Nachkontrastierung mit Bleicitrat (Reynolds, 1963). Für die elektronenmikroskopische Untersuchung standen die Elektronenmikroskope EM 9a (Zeiss) (Leihgabe der Deutschen Forschungsgemeinschaft) und EM 300 (Philips) zur Verfügung.

ERGEBNISSE

Lage und Aufbau der Oralcirren

Die Mundöffnung von *Branchiostoma lanceolatum* wird von den Oralcirren umstanden, die je nach Alter in wechselnder Anzahl vorkommen. Diese Oralcirren werden in der Literatur auch als Praeoraltentakel bezeichnet. Die Oralcirren sind hufeisenförmig angeordnet, da der Teil, der den dorsalen Bereich des Mundes umgibt, nicht ganz geschlossen ist. Die Oralcirren sind durch axiale Knorpelstützen, die Achsenfäden, versteift. Da diese Knorpelstütze den Velartentakeln fehlt, ist eine Verwechslung mit den Oraltentakeln auf Schnitten nicht möglich (Abb. 1). Diese Versteifung biegt basal um und legt sich an die Kante der benachbarten Versteifungen an. So entsteht ein gegliederter Ring von Basalstücken, der nicht geschlossen ist (Hufeisenform). Die Oralcirren werden basal durch eine Membran untereinander verbunden. Ihre Zahl nimmt mit zunehmender Größe und zunehmendem Lebensalter der Tiere beträchtlich zu. Die Anreihung neuer Tentakel erfolgt an den freien Enden des Hufeisens. Die ventral stehenden Tentakel sind also die ältesten und daher die größten.

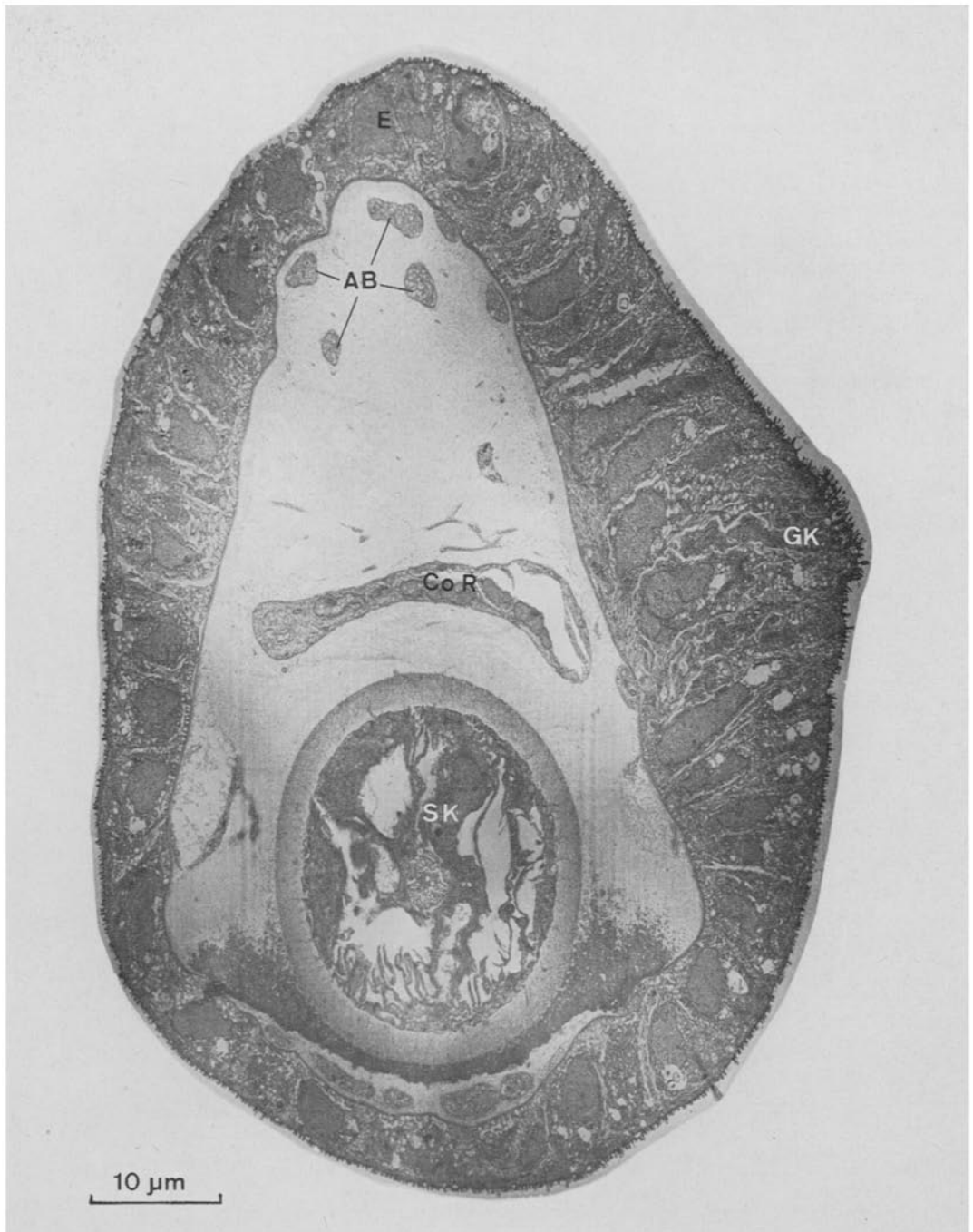


Abb. 1: Oralcirre, total, quer. AB = Axonbündel, CoR = Coelomraum, E = Epithel, GK = Geschmacksknospe, SK = Skelettstab

Mit Hilfe von stegfreien Trägernetzchen gelang es, einen Oralcirrus in seinem gesamten Querschnitt im elektronenmikroskopischen Bild darzustellen (Abb. 1). Deutlich ist der asymmetrische Aufbau zu erkennen, der dadurch zustande kommt, daß der Achsenfaden (= Skelettstab) des Präoraltentakels zur Innenseite hin verschoben ist. Unterhalb des Skelettstabes liegt ein Coelomraum. Dieser Coelomraum steht mit der äußeren Lippenhöhle in Verbindung. Angeschnittene Nervenbündel liegen sowohl in dem Raum, der zwischen Skelettstab und Basallamina gebildet wird, als auch im freien, peripheren Bindegewebe. Der gesamte bindegewebige Anteil wird von einer geschlossenen Basallamina umgeben. Dieser Basallamina sitzt ein einschichtiges Epithel auf, in das Sinnesknospen (Geschmacksknospen) eingelagert sind.

Da alle Autoren, die sich bisher mit den Oralcirren von *B. lanceolatum* beschäftigt haben, aussagen, daß diese vom Körperepithel überzogen seien, wollen wir, um die Unterschiede aufzuzeigen, zunächst den Aufbau des normalen Körperepithels von *B. lanceolatum* in seiner Feinstruktur schildern.

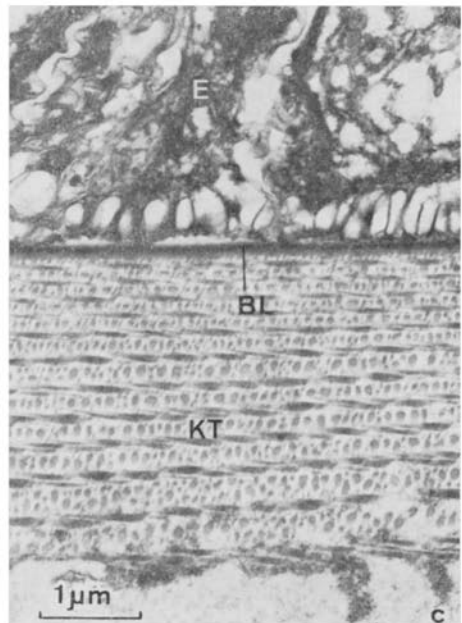
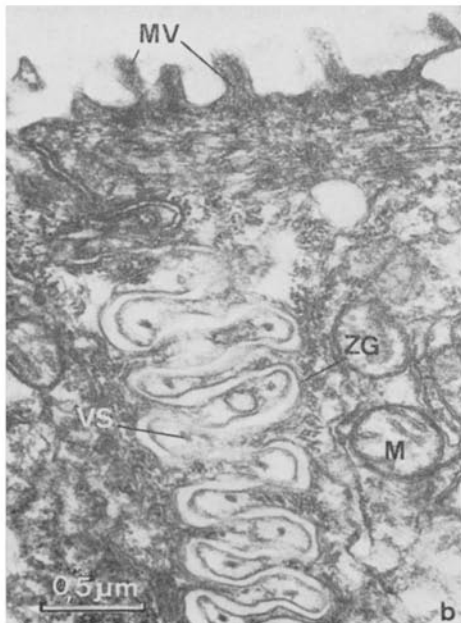
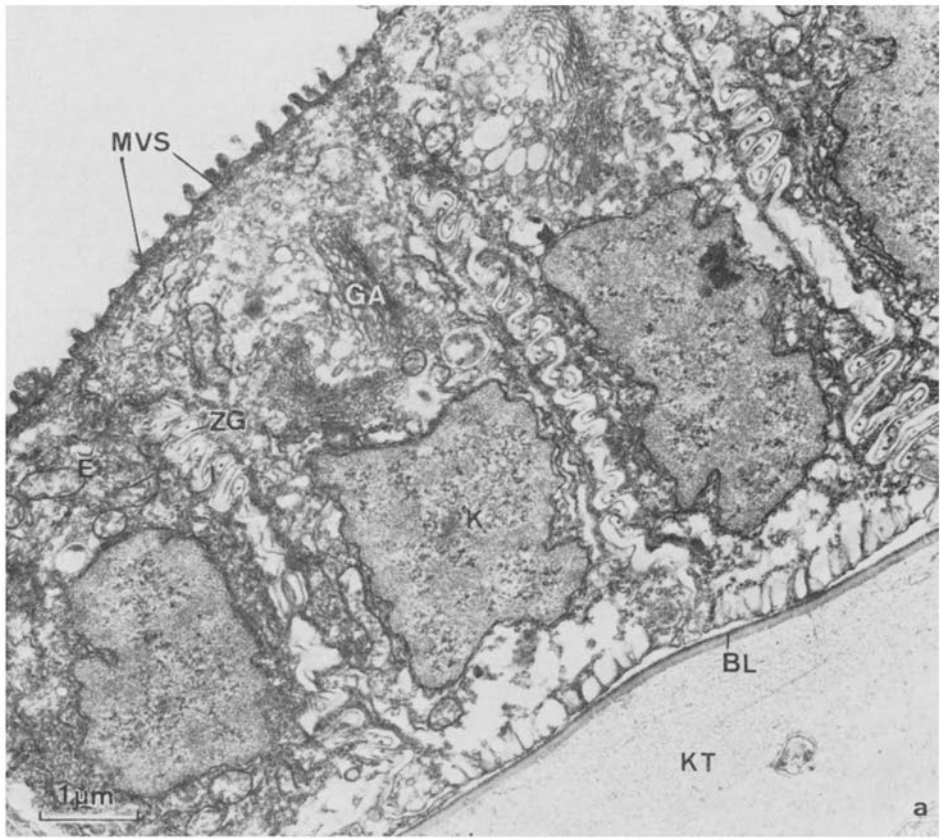
Körperepithel

Ein Charakteristikum der Akranier ist die Einschichtigkeit des Körperepithels (Abb. 3a). Die Kerne liegen basal. Über ihnen befindet sich ein ausgedehnter Golgi-komplex mit zahlreichen Vesikeln. Das Pericaryon ist bemerkenswerterweise durch ein Fibrillensystem von der übrigen Zelle abgetrennt. Dieses Fibrillensystem täuscht auf den ersten Blick eine Zellgrenze vor. Oberhalb des Pericaryons liegen ellipsoide bis birnenförmige Vesikeln. Sie tragen in ihrem Inneren basal ein stark osmiophiles Granum wechselnder Größe. Die Osmiophile des Vesikelinhaltes wechselt stark (Abb. 3b, c). Diese Vesikeln erreichen mit einem Ende die freie Oberfläche. Nach verschiedenen Schnitten hat es den Anschein, als ob der Vesikelinhalt an der Oberfläche frei wird (Abb. 3b). Das elektronenmikroskopische Bild dieses abgegebenen Materials deutet auf Mucopolysaccharide hin, die der Epitheloberfläche aufliegen. Die Oberfläche der Epithelzellen ist nicht glatt, sondern wird von Mikrovilli bedeckt, wie Flachschnitte durch die Oberfläche zeigen (Abb. 4d). Die Zellgrenzen benachbarter Zellen sind sowohl im Längs- als auch im Querschnitt stark verzahnt (Abb. 3b, c, 4c). Den basalen Abschluß der Zellen bildet eine gekammerte Basalschicht (Abb. 3a).

Epithel der Oralcirren

Das Epithel der Oralcirren ist ebenso einschichtig wie das Körperepithel, zeigt aber in der Feinstruktur wesentliche Unterschiede zu der des Körperepithels. So fehlen immer die Sekretvesikeln und die Fibrillen, die die Pericarya umhüllen. Ge-

Abb. 2: *a* Epithelausschnitt einer Oralcirre; *b* Zellgrenzen zweier benachbarter Epithelzellen; *c* Textur kollagenartiger Fibrillen, an die Basallamina anschließend. BL = Basallamina, E = Epithel, GA = Golgi-Apparat, K = Kern, KT = Textur kollagenartiger Fibrillen, M = Mitochondrion, MV = Mikrovilli, MVS = Mikrovillisaum, VS = Verstärkungsstab, ZG = Zellgrenze



meinsam ist ihnen die gleiche Oberflächengestaltung in Form von Mikrovilli, die Zellwandverzahnung und die basal liegenden Kerne. Abbildung 2a zeigt einen Ausschnitt aus dem Epithel der Oralcirren. Die Kerne liegen basal. Über ihnen befinden sich ausgedehnte Golgikomplexe. Den unteren Zellabschluß bildet eine gekammerte Basalschicht (vgl. Körperepithel).

Betrachtet man die Grenzen benachbarter Zellen, so sieht man, daß diese im apikalen und basalen Bereich (ca. $0,5 \mu\text{m}$ Länge) relativ gerade verlaufen. Der dazwischen liegende Bereich ist dagegen stark verzahnt. Diese Verzahnungen finden wir sowohl beim Körperepithel als auch beim Epithel der Oralcirren. Interessanterweise trägt jede Verzahnung in ihrer kolbenförmigen Endverdickung einen osmiophilen, stabförmigen Körper, der senkrecht geschnitten kreisförmig erscheint (Abb. 2a, b, 3c). Desmosomen wurden in den Epithelien von *Branchiostoma lanceolatum* nicht gefunden.

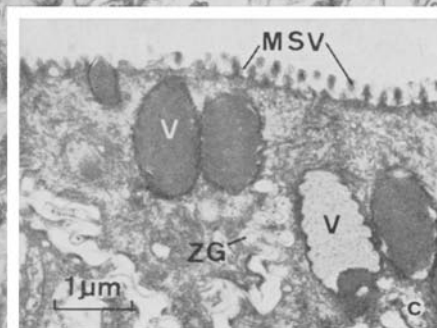
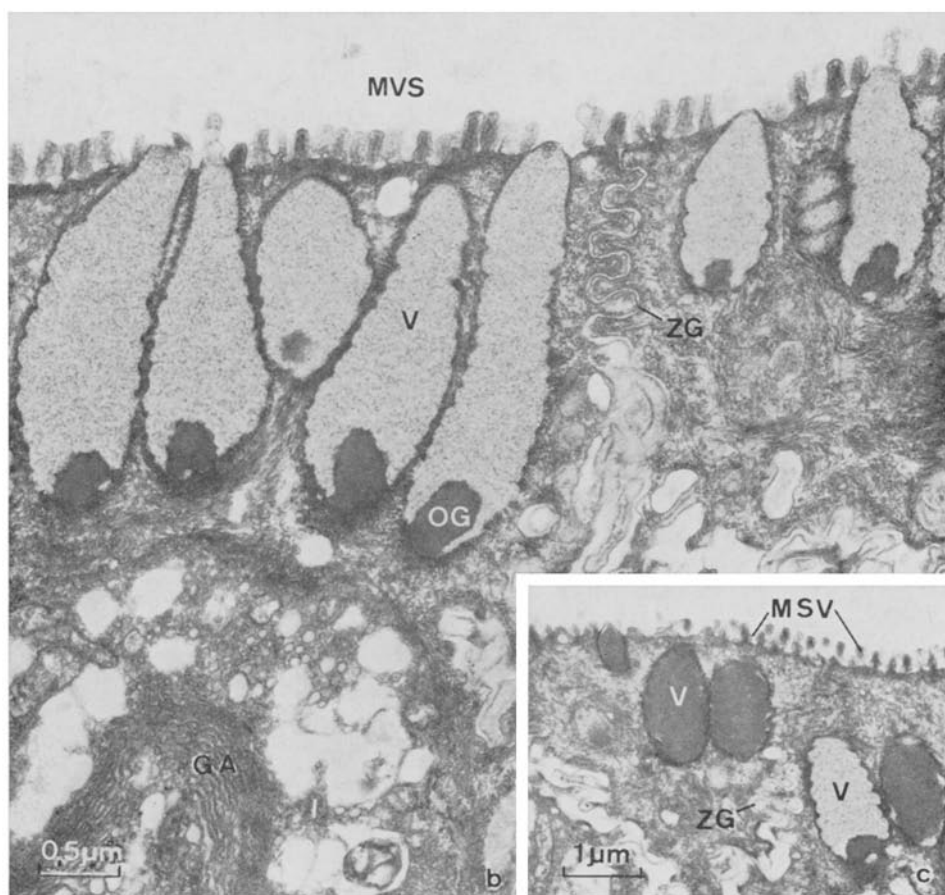
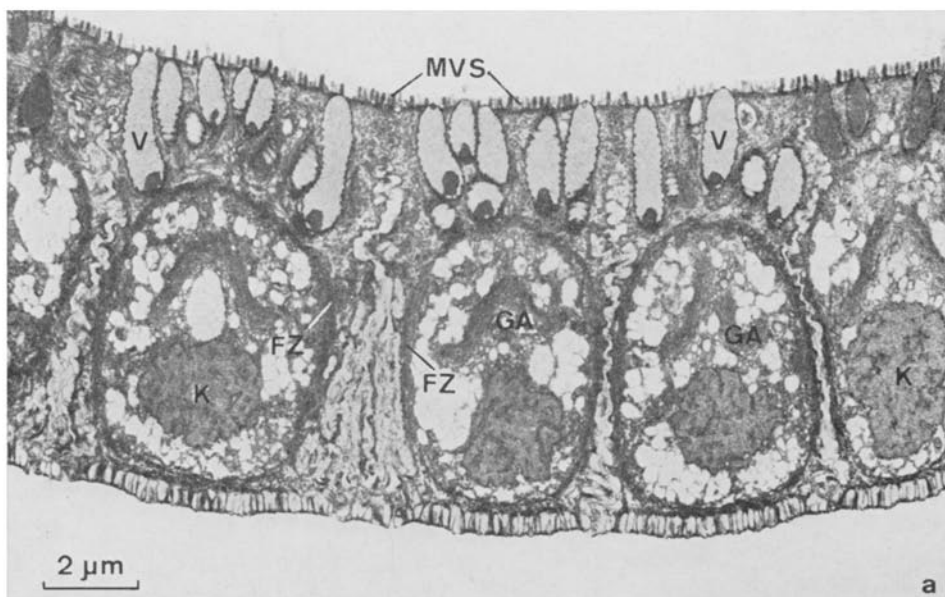
Im Epithel der Oralcirren treten vereinzelt Zellen auf, die Cilien tragen. Diese Cilien scheinen einzeln pro Zelle zu inserieren, denn bisher konnten auf Schnittserien noch keine zwei oder mehr Cilien einer einzigen Epithelzelle angeschnitten werden. Die Länge der angeschnittenen Cilien bewegt sich zwischen 10 und $15 \mu\text{m}$. Dem Basalapparat ist innen ein Centriol benachbart, dessen Längsausrichtung senkrecht zu der des Basalapparates der Cilie steht. Weiter kommt es zu einer interessanten und bemerkenswerten räumlichen Beziehung zwischen Basalapparat und einem Golgikomplex, der sich unterhalb der Cilie befindet (Abb. 5b), wobei ein Ausläufer des Basalapparates in das Zellinnere zieht. Diesem Ausläufer schmiegen sich die Zisternen der Dictyosomen eng an. Bei allen Cilien, die in Epithelzellen der Oralcirren inserieren, konnte diese räumliche Beziehung zwischen Basalapparat und Dictyosomen beobachtet werden.

Den unteren Abschluß des einschichtigen Epithels bildet zum Bindegewebe hin die Basallamina, die eine Zonierung aufweist. Auf eine dünnere, osmiophile Schicht folgt eine dickere, elektronenlichere Lage (Abb. 2a). Die Basallamina wird in unregelmäßigen Abständen von Poren durchbrochen, die eine Verbindung zwischen Bindegewebe und Epithel herstellen (Abb. 8c). Der Durchmesser dieser Poren beträgt maximal $0,1 \mu\text{m}$.

B i n d e g e w e b e

Das unter der Basallamina liegende Bindegewebe wird von einem fibrillären Material angefüllt. Die Substruktur dieser Fibrillen ähnelt der bekannten Hell-Dunkel-Sequenz des Kollagens. Die kollagenartige Textur tritt nur in einer peripheren Zone auf, deren Dicke schwankt. Die Fibrillen dieser Textur unterhalb der Basallamina sind geschichtet angeordnet. Dabei verlaufen die Fasern einer Schicht parallel zueinander, während die Fasern benachbarter Schichten zwar in parallelen Ebenen gelagert, aber annähernd senkrecht zueinander ausgerichtet sind (Abb. 2c).

Abb. 3: *a* Epithel des Rostrums, von der Basallamina gelöst; *b* und *c* Apikalteil des Rostrumepithels mit angeschnittenen Vesikeln verschiedener Osmiophilie. FZ = Fibrillenzonzone, GA = Golgi-Apparat, K = Kern, MVS = Mikrovillisaum, OG = osmiophiles Granum, V = Vesikel, ZG = Zellgrenze



In der Grundmatrix des Bindegewebes sind über den gesamten Querschnitt des Tentakels Axonbündel anzutreffen. Die Zahl der angeschnittenen Axonbündel nimmt zur Spitze der Oralcirren hin ab. Diese Axonbündel werden von Begleitzellen umhüllt (Abb. 8b). Die Anzahl der in einem solchen Bündel vereinigten Axone schwankt stark, ebenso wie ihre Querschnittsgröße (Abb. 6b, c, 8b). Diese Axonbündel können einmal mit ihren gesamten Axonen die Basallamina durchbrechen und ins Epithel ziehen (Abb. 4a, b, 6c), zum anderen kann von einem Axonbündel ein einziges Axon durch die Basallamina ins Epithel ziehen (Abb. 6b). Neben diesen verstreut im Bindegewebe liegenden Axonbündeln sind immer Bündel in einem Raum zu finden, der von der Basallamina und dem exentrisch liegenden Skelettstab des Tentakels gebildet wird (Abb. 1, 7a). Die obere Begrenzung dieses Raumes bildet die Basallamina; dann folgt ein Zwischenraum mit mehreren angeschnittenen Axonbündeln. Die untere Begrenzung besteht aus einer Schicht von osmiophilem Material, die dem Skelettstab anliegt. Da diese Schicht sich an beiden Seiten dicht an die Basallamina anlegt, entsteht ein Raum, der von dem übrigen Bindegewebe abgeteilt ist (Abb. 1, 7a). Ein Teil des osmiophilen Materials, das dem Skelettstab einseitig aufliegt, kann sich auch der Basallamina an- und einlagern (Abb. 7b, c).

Skelettstab und Coelomraum

Der Skelettstab (Achsenstab) des Tentakels geht von einem umgebogenen Basalstück aus und durchzieht den Tentakel in seiner gesamten Länge. Der Achsenstab besteht aus geldrollenartig hintereinandergereihten, abgeplatteten Zellen. Diese Zellen weisen eine starke Vakuolisierung auf (Abb. 1, 7a). Der innere zelluläre Anteil des Skelettstabes wird von einer dichten, nicht ganz homogen erscheinenden Hülle umschlossen (Abb. 7a).

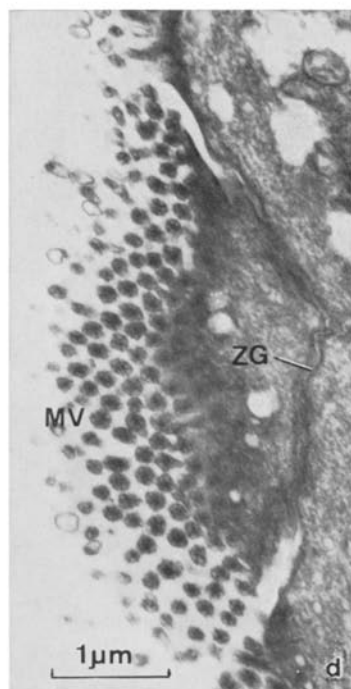
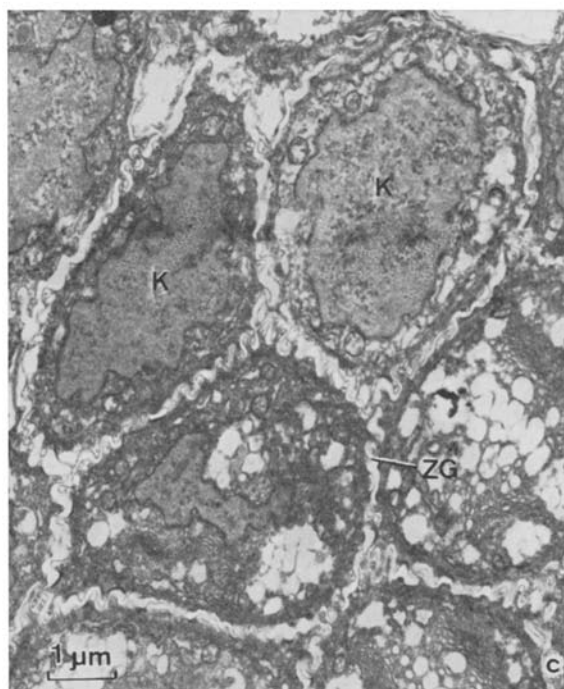
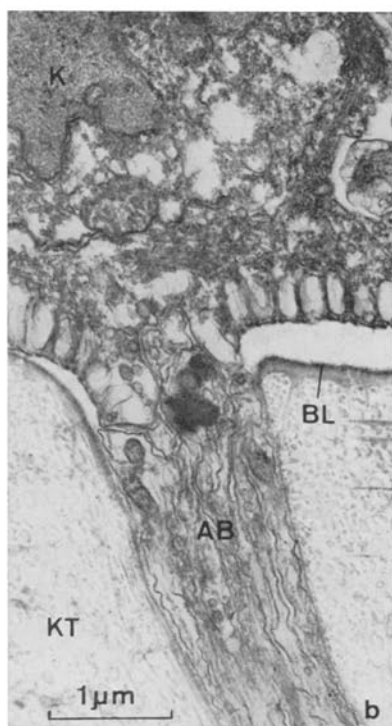
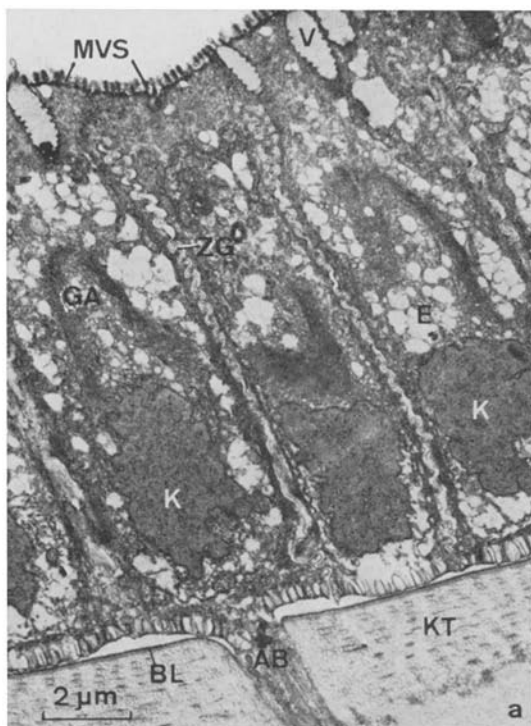
Der Coelomraum wird von einem flachen Epithel umgeben, das keine bemerkenswerten Baueigentümlichkeiten aufweist (Abb. 8a). In dem Coelomraum der Oralcirren selbst wurden bisher keine Einschlüsse oder zelluläre Elemente gefunden.

Sinneszellen

Die Sinneszellen treten entweder einzeln oder in Gruppen auf. Diese Gruppen von Sinneszellen werden im folgenden als Sinnesknospen bezeichnet.

Die Zellen einer jeden Sinnesknospe reichen, ebenso wie die sie umgebenden Epithelzellen von der Basallamina bis zur freien Oberfläche. Dabei liegt die Oberfläche der Sinnesknospe etwas höher als die des umgebenden Epithels. Eine Sinnesknospe besteht in der Regel aus 6–10 Zellen mit basal liegenden Kernen. Oberhalb der Kerne sind häufig ausgedehnte Golgisysteme anzutreffen. Das Cytoplasma enthält zahlreiche

Abb. 4: *a* und *b* Innervierung im Bereich des Rostrumepithels; *c* Flachschnitt von Epithelzellen in Kernhöhe; *d* Flachschnitt einer Epithelzelle im Mikrovilli-Bereich. AB = Axonbündel, BL = Basallamina, E = Epithel, GA = Golgi-Apparat, K = Kern, KT = Kollagentextur, MV = Mikrovilli, MVS = Mikrovillisaum, V = Vesikel, ZG = Zellgrenze



Vesikeln unterschiedlicher Größe und Osmiophilie. Eine Vesikelbildung an der freien Oberfläche wurde nicht beobachtet. Die Zellen der Sinnesknospe tragen auf ihrer freien Oberfläche, ebenso wie die übrigen Epithelzellen, einen Mikrovillibesatz. Die Mikrovilli können bei einem maximalen Durchmesser von $0,1 \mu\text{m}$ bis $1 \mu\text{m}$ lang werden. Der Mikrovillinhalt erscheint homogen. Kleine Vesikeln wurden nur in Ausnahmefällen in ihrem Lumen beobachtet. So sind auf Anschnitten die Mikrovilli normaler Epithelzellen deutlich von denen der Sinnesknospe zu unterscheiden (Abb. 6a).

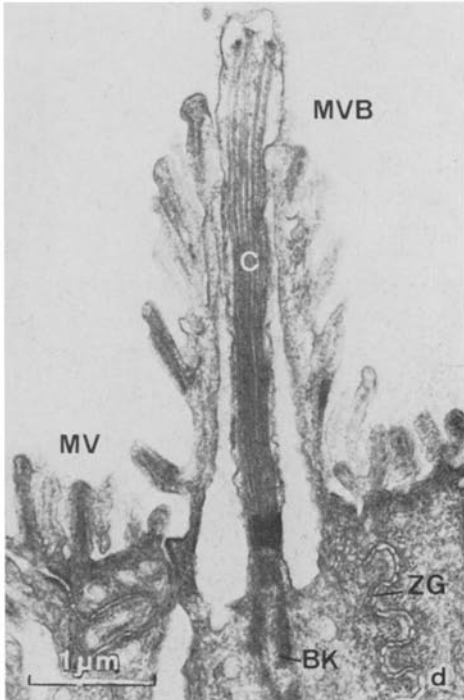
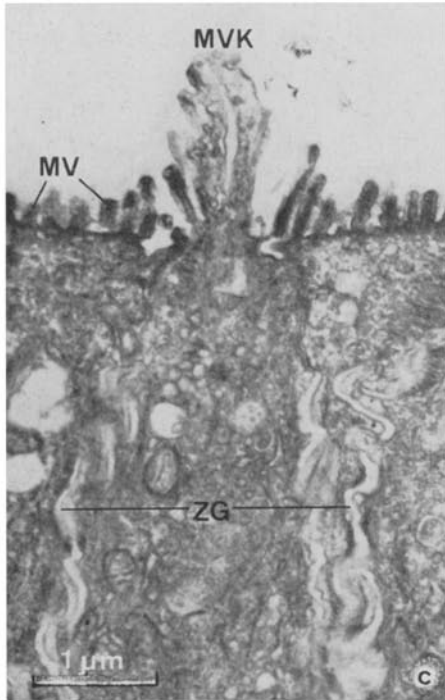
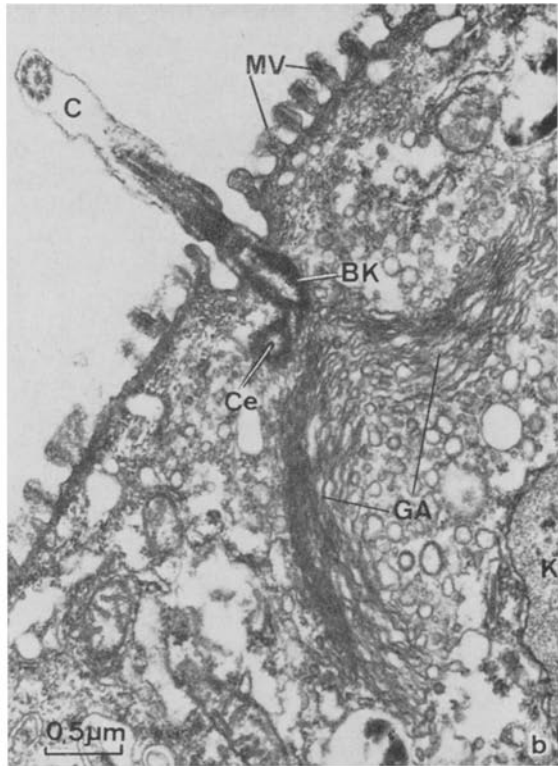
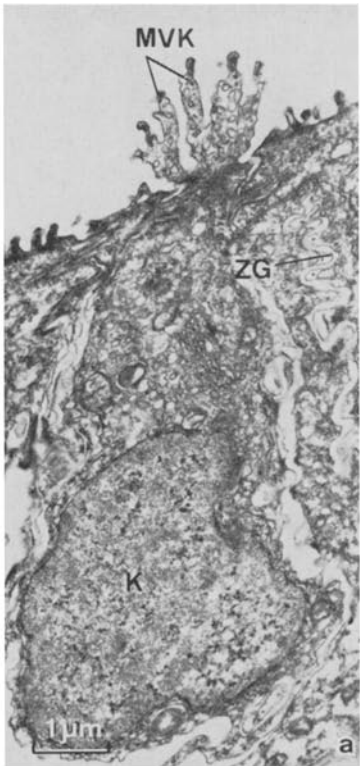
Die Innervierung dieser Sinnesknospen erfolgt basal durch Axonbündel (Abb. 6c). Auch der synaptische Bereich der Sinnesknospen liegt basal; die Sinnesknospen werden aus sekundären Sinneszellen aufgebaut (Abb. 6a, c).

Die gefundenen, einzelnen Sinneszellen im Epithel der Oralcirren und des Rostrums von *Branchiostoma lanceolatum* können auf Grund ihres morphologischen Aufbaues bisher in zwei Typen unterschieden werden.

Sinneszelltyp 1: Sinneszelltyp 1 tritt sowohl im Epithel der Oralcirren als auch des Rostrums auf. Es handelt sich um eine birnenförmige Zelle mit basal liegendem Kern. Die Zellgrenzen dieser Sinneszellen weisen nicht die Verzahnungen auf, die wir sonst im Epithelverband finden. Die Innervierung erfolgt durch einzelne Axone von basal her (Abb. 6b). Nach Art der Innervierung scheint es sich hier ebenfalls um sekundäre Sinneszellen zu handeln. Über dem Kern liegen Dictyosomen und zahlreiche Vesikeln. Mitochondrien und Mikrotubuli wurden nur selten gefunden. Die Zelle verjüngt sich zur Oberfläche hin. Beim Erreichen des Oberflächenniveaus hat die Zelle nur noch einen Durchmesser von ungefähr $1 \mu\text{m}$. Oberhalb dieser Halsstelle trägt sie einen Mikrovillibesatz, der in seinem Aufbau einer kleinen Krone gleicht (Abb. 5a). Bemerkenswert ist die Tatsache, daß diese Mikrovilli verzweigt sein können. Die einzelnen Mikrovilli tragen immer zahlreiche fast gleich große Vesikeln in ihrem Lumen. Der Ort der Vesikelbildung konnte bisher noch nicht lokalisiert werden. Die Sinneszellen dieses Types im Epithel des Rostrums und der Oralcirren unterscheiden sich morphologisch nicht (vgl. Abb. 5a + c).

Sinneszelltyp 2: Sinneszelltyp 2 konnte, im Gegensatz zu Sinneszelltyp 1, nur im Epithel des Rostrums gefunden werden. Die Gestalt der Sinneszellen ist wiederum birnenförmig mit basal liegenden Kernen, über denen sich Dictyosomen befinden. Der wesentliche Unterschied zum vorher beschriebenen Sinneszelltyp liegt im anders gebauten Apex der Zelle. In Höhe einer halsartigen Einschnürung der Zelle inseriert in einer kleinen Vertiefung eine einzelne Cilie. Sie wird in ihrer gesamten Länge von einem Mikrovillisaum umhüllt, wobei zwischen Cilie und Mikrovillisaum ein Hohlraum entsteht, der sich bis zur Hälfte der Cilienlänge erstreckt (Abb. 5d). Die Innervierung erfolgt wie bei Sinneszelltyp 1.

Abb. 5: *a* Einzelne Sinneszelle aus dem Epithel einer Oralcirre (Sinneszelltyp 1); *b* Epithelzelle (Oralcirre) mit einer Cilie; *c* einzelne Sinneszelle aus dem Rostrumepithel (Sinneszelltyp 1); *d* Apikalteil eines Mechanorezeptors aus dem Rostrumepithel (Sinneszelltyp 2). BK = Basalkörper, C = Cilie, Ce = Centriol, GA = Golgi-Apparat, K = Kern, MV = Mikrovilli, MVB = Mikrovilli-Besatz, MVK = Mikrovillikrone, ZG = Zellgrenze



DISKUSSION

Die Einschichtigkeit der Epidermis von *Branchiostoma lanceolatum* ist schon seit dem vorigen Jahrhundert bekannt und ist seitdem von allen Untersuchern bestätigt worden (Langerhans, 1876; Schneider, 1902, 1908; Goldschmidt, 1908; Franz, 1923, 1927; Wollenhaupt, 1934; Olsson, 1961; Adam, 1964; Welsch, 1968). Das Körperepithel und das Epithel der Oralcirren sind zwar beide einschichtig und tragen auf ihrer Oberfläche Mikrovilli, doch treten zwischen ihnen einige gravierende Unterschiede auf. So sind die Zellkerne des Körperepithels durch ein Fibrillensystem von der übrigen Zelle abgetrennt. Dieses Fibrillensystem ist in dem Epithel der Oralcirren nicht vorhanden. Zum anderen wurden in dem Körperepithel birnenförmige Vesikeln gefunden, die in dem Oralcirrenepithel fehlen.

Die Sekretvesikeln wurden auch von Olsson (1961) und Welsch (1968) festgestellt. Nach Olsson (1961) haben sie eine maximale Länge von 1 μm . Diese Zahl erscheint uns aber zu niedrig. Wir fanden Vesikeln von 2–3 μm Länge. Die differierenden Werte sind wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß Olsson (1961) Vesikeln gemessen hat, die nicht genau längs, sondern tangential angeschnitten waren.

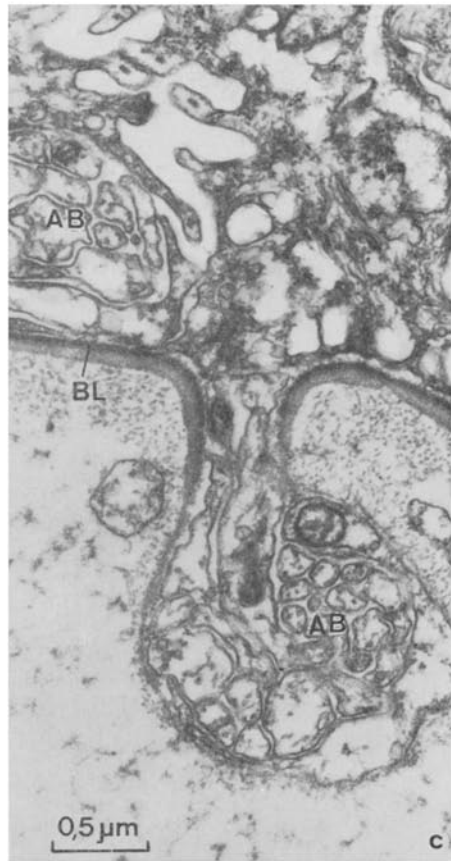
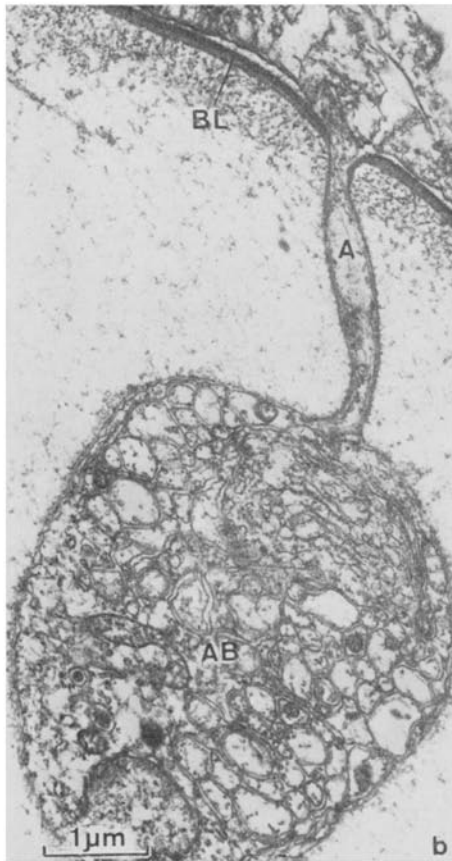
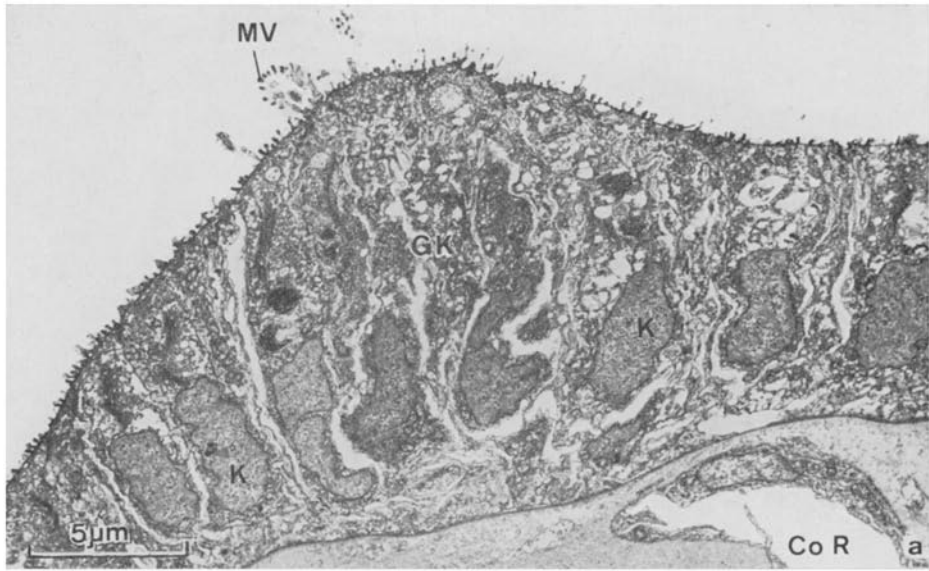
Welsch (1968) und Welsch & Storch (1973) bezeichnen die Vesikel als "urnenförmige Gebilde", die in die Epidermis eingesenkt sind. Wir teilen diese Meinung nicht. An Hand besserer Fixierungen und Strukturauflösung glauben wir beweisen zu können, daß diese Gebilde keine Einsenkungen der Epidermis sind, sondern es sich bei ihnen um echte Vesikeln handelt (vgl. Abb. 3a, b).

Der Inhalt der Vesikeln ist homogen, doch seine Osmiophilie schwankt stark. In vielen Vesikeln findet man basal ein sehr elektronendichtes Granum. Diese Beobachtung machten auch Olsson (1961) und Welsch (1968). Es gibt Vesikeln, die gänzlich mit diesem elektronendichten Material gefüllt sind. Der Vesikelinhalt wird an der Oberfläche des Epithels frei. Nach Meinung von Welsch (1968) besteht der Inhalt vorwiegend aus Mucinen. Dagegen schreibt Olsson (1961), daß diese Vesikeln keine mucösen Produkte enthalten.

Die Sekretionseigenschaften der *Branchiostoma*-Epidermis sind allerdings unbestritten (Franz, 1923, 1927; Olsson, 1961; Adam, 1964; Welsch, 1968). Auf den Mikrovilli befindet sich eine Schleimschicht, die nach Olsson (1961) aus PAS- und Astrablau positiv gefärbten Mucoproteinen besteht. Wir glauben, daß diese Schleimschicht außerdem noch Mucopolysaccharide enthält. Die Befunde von Welsch (1968) stützen diese Annahme. Die überall apikal vorhandenen Mikrovilli dienen zum Haften der Schleimschicht.

Viele Untersucher, so Langerhans (1876), Wolff (1889), Joseph (1901), Studnička (1909), Pietschmann (1929), Young (1950) und Andrew (1959), glaubten an das Vorhandensein einer den Epithelzellen aufliegenden "Kutikula". Dagegen verneinte Franz (1923, 1927) ihre Existenz. Er zeigte, daß es sich bei der vermeintlichen "Kuti-

Abb. 6: *a* Geschmacksknospe einer Oralcirre; *b* Innervierung einer Sinneszelle im Epithel durch ein einziges Axon; *c* Innervierung einer Sinneszelle im Epithel durch ein Axonbündel. A = Axon, AB = Axonbündel, BL = Basallamina, CoR = Coelomraum, GK = Geschmacksknospe, K = Kern, MV = Mikrovilli



kula“ um eine Schleimlage handelte. An Hand elektronenmikroskopischer Untersuchung ist nach Welsch (1968) gleichfalls keine “Kutikula“ ausgebildet. Auch wir fanden keine “Kutikula“.

Die von den Lichtmikroskopikern beobachtete Aufteilung des Körperepithels in Kappe, Hauptteil und Sockel (Franz, 1923, 1927; Wollenhaupt, 1934) bzw. in Pseudokutikula, von Poren durchsetzte “Kutikula“ und eigentliches Epithel (z. B. Langerhans, 1876) findet durch die Elektronenmikroskopie ihre Aufklärung. So entspricht der Pseudokutikula die Zone der Mikrovilli, der “Kutikula“ die Zone zwischen Perikaryon und Oberfläche, wobei die Sekretvesikeln die Poren darstellen. Die von den Fibrillen umgebenen Perikarya wurden als die eigentlichen Epithelzellen angesehen. Etwas anders muß die von Franz (1923, 1927) vorgenommene Aufteilung des Körperepithels in Zellkappe, Hauptteil und Sockel interpretiert werden. Die Zellkappe entspricht der Zone der Sekretvesikeln mit apikal befindlichem Mikrovillisaum, der Hauptteil ist der Rest der Zelle mit Zellkern und Perikaryon, und der Sockel ist im wesentlichen der gekammerten Basalschicht gleichzusetzen.

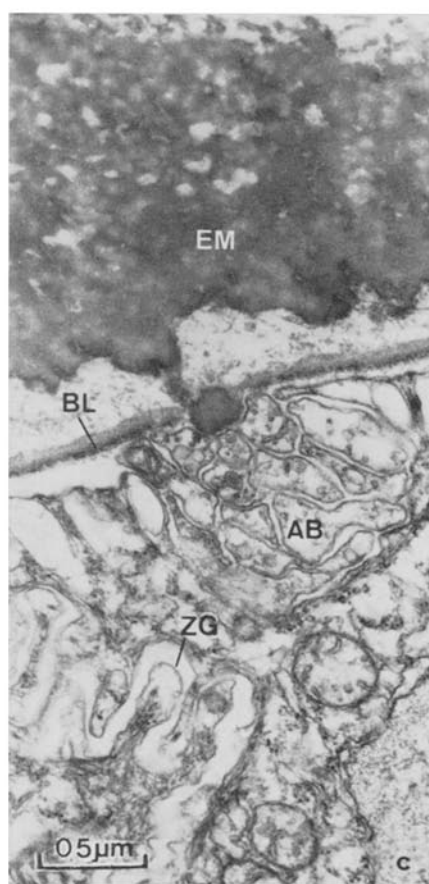
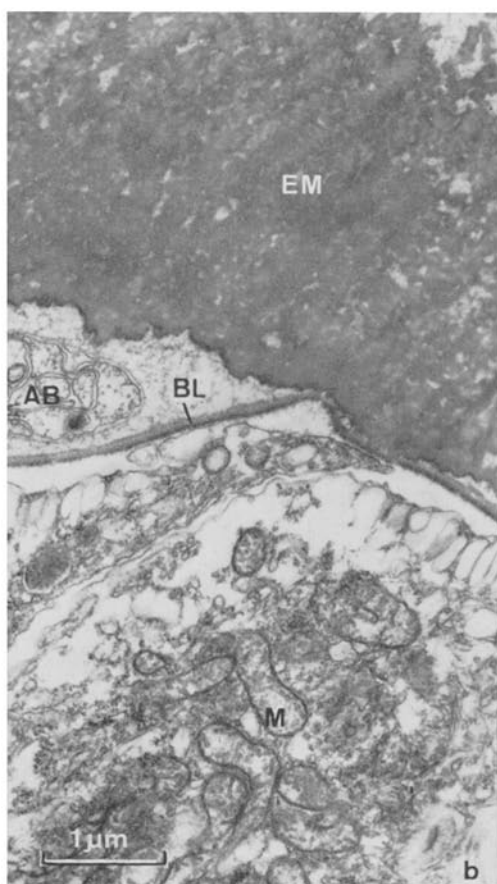
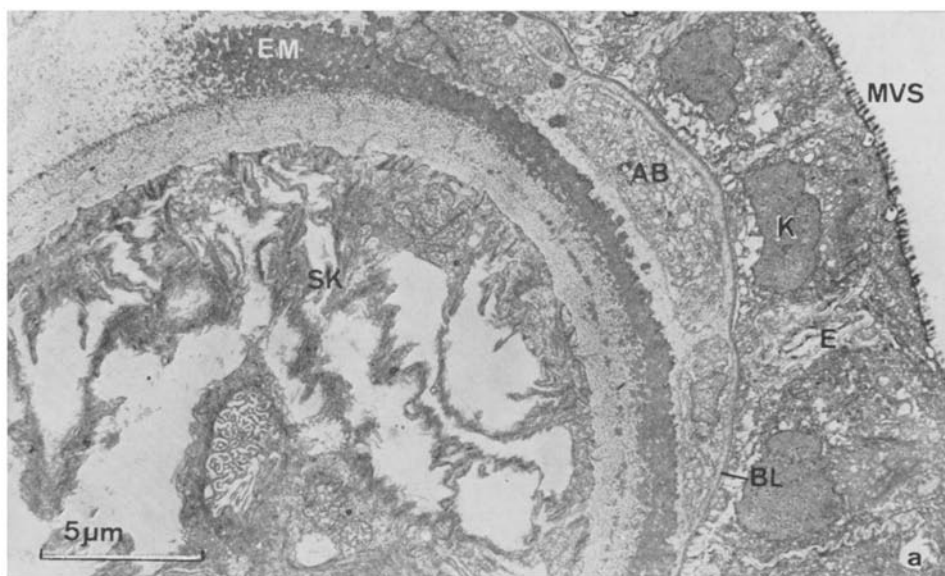
Die lateralen Zellmembranen des Körperepithels und des Oralcirrenepithels sind stark miteinander verzahnt (Olsson, 1961; Welsch, 1968). Desmosomen wurden nicht festgestellt. Baskin (1975) fand bei *Branchiostoma californiense* andere Zellkontakte zwischen den Epithelzellen. Apikal kommen dort Zonulae adhaerentes, weiter basal “septate junctions“ vor. Die “septate junctions“ gehören nach der Meinung von Baskin (1975) zum Evertrebraten-Typus und haben keine Ähnlichkeit mit denen des Vertebraten-Typus.

Welsch (1968) fand in den Endverdickungen einer jeden Verzahnung der Körperepithelzellen einen kleinen, massendichten Körper. Durch Anfertigung von Schnittserien können wir zeigen, daß es sich bei diesem kleinen, massendichten Körper um einen querschnittenen, osmiophilen Stab handelt. Die Stäbe dienen wahrscheinlich zur Versteifung der Verzahnungen. Diese Stäbe wurden sowohl in den Verzahnungen des Körper- als auch in den Verzahnungen des Oralcirrenepithels gefunden.

Cilientragende Zellen in den Epithelzellen von *Branchiostoma lanceolatum* wurden schon von Langerhans (1876) beschrieben. Er sieht sie als Sinneszellen an. Dies ist nach unseren Beobachtungen nur teilweise zutreffend. Im Epithel der Oralcirren fanden wir Cilienzellen, die keine rezeptorische Funktionen ausüben. Die Zellen tragen immer nur eine einzige Cilie. Welsch (1968) stellte solche Zellen auch an den Flanken und auf der Ventralseite von *B. lanceolatum* fest. Diese Zellen enthalten eine größere Anzahl sehr unregelmäßig geformter Pigmentgranula. Bei adulten Tieren kommen cilientragende Zellen nur vereinzelt vor, dagegen haben die planktisch lebenden Larven relativ viele cilientragende Zellen in der Epidermis (Adam, 1964).

Bemerkenswert ist, daß nach unseren Untersuchungen bei allen cilientragenden Epithelzellen der Oralcirren eine räumliche Beziehung zwischen den Basalapparaten

Abb. 7: *a* Anschnitt einer Oralcirre mit Skelettstab, Axonbündeln und Epithel; *b* und *c* Elektronendichtes Material zwischen Epithel und Skelettstab, das sich *b* an die Basallamina anlegt und bei *c* in die Basallamina eindringt. AB = Axonbündel, BL = Basallamina, E = Epithel, EM = elektronendichtes Material zwischen Epithel und Skelettstab, K = Kern, M = Mitochondrion, MVS = Mikrovillisaum, SK = Skelettstab, ZG = Zellgrenze



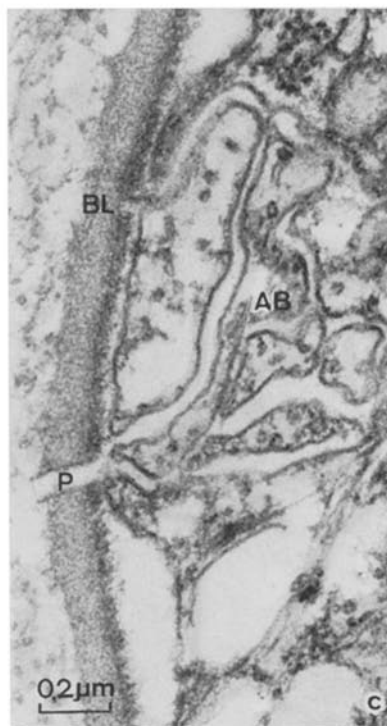
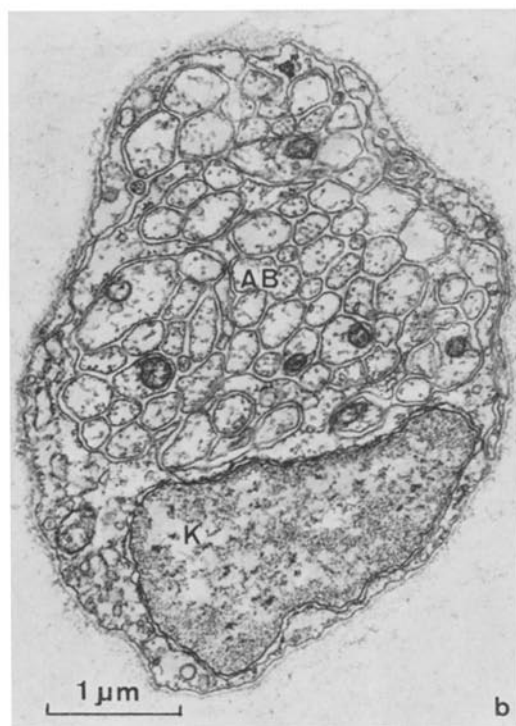
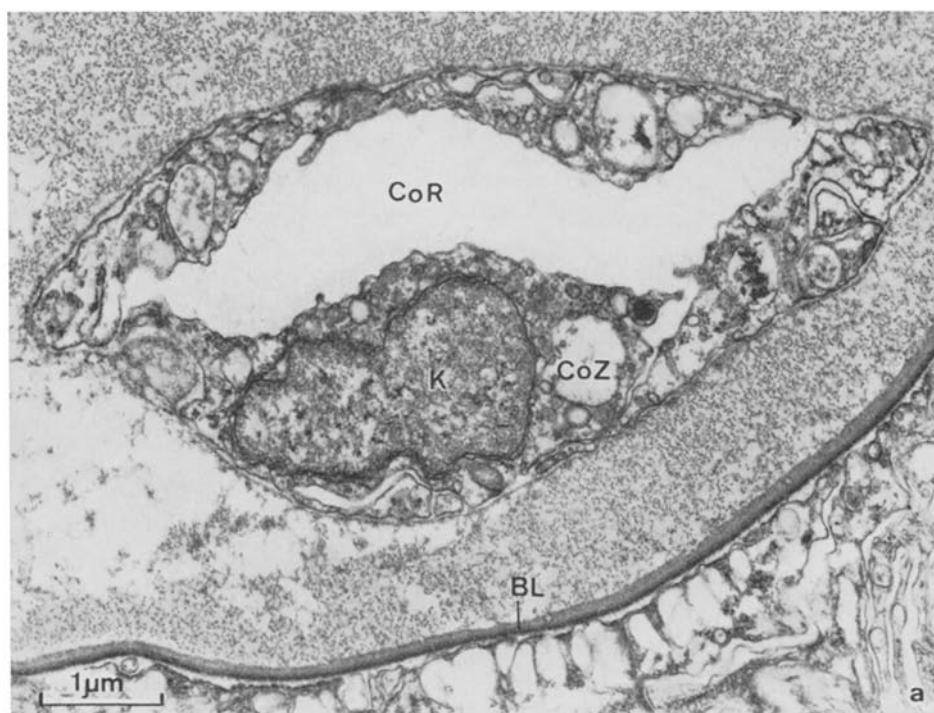
und den unterhalb der Cilie befindlichen Dictyosomen vorkommt. Ein Ausläufer des Basalapparates zieht in das Zellinnere, wobei diesem Ausläufer die Zisternen der Dictyosomen eng anliegen. Eine Deutung dieses Phänomens kann auf Grund der rein morphologischen Untersuchung nicht gegeben werden.

Eine ähnliche Beziehung zwischen Basalapparat bzw. vom Basalapparat ausgehenden Cilienwurzeln (rootlets) und anderen Organellen der Zellen fanden Baskin & Detmers (1974, 1976) bei *B. californiense* in Zellen der Kiemenspangen, des Darmes, des Räderorgans und der Hatschekschen Grube. Die dort vorkommenden, ebenfalls nur eine einzige Cilie tragenden Zellen, haben sechs bis acht Cilienwurzeln (rootlets). Die längste, Rhizoplast genannt, zieht tief in das Zellinnere hinein. Dieser Cilienwurzel laufen Mikrotubuli parallel und es liegen ihr Mitochondrien dicht an. Aus diesen Befunden schließen Baskin & Detmers (1974), daß die rootlets dieser cilientragenden Zellen kontraktile Eigenschaften haben. Sehr ähnliche Beobachtungen machten Welsch & Storch (1969) an Endostylzellen von *B. lanceolatum*. Obwohl Schulte & Holl (1971a), Schulte (1972) und Schulte & Riehl (1976) bei Fischen und Polychaeten rootlet-Verbindungen zwischen benachbarten Kinocilien zeigen konnten, steht der endgültige Nachweis der Kontraktilität dieser rootlets unseres Wissens bisher noch aus.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die Epidermis von *B. lanceolatum* unserer Meinung nach zwei Hauptfunktionen zu erfüllen hat. Das ist zum einen ein äußerer Schutz, zum anderen die Produktion von Sekreten, wahrscheinlich mucöser Substanzen. Beide Funktionen sind für die Lebensweise der Tiere von großer Bedeutung. So bewirken die starken Verzahnungen der Epithelzellen in ihrer einzelligen Lage untereinander einen festen Zellverband. Diesen braucht *B. lanceolatum*, um sich in Sandböden einzugraben und dort fortzubewegen. Erleichtert werden diese beiden Tätigkeiten noch durch die Produktion und Abgabe von mucösen Sekreten. Durch sie wird der Reibungswiderstand des Tieres im Sandboden herabgesetzt und außerdem das Epithel geschützt. Der Schleimüberzug von *B. lanceolatum* hat keine klebenden Eigenschaften, wie schon Franz (1923) nachwies. In älterer Literatur wurden noch andere Funktionen der Epidermis von *B. lanceolatum* diskutiert, wie die Produktion von Pigmenten (Franz, 1927; Olsson, 1961), die Produktion von Keratin für innere zelluläre Verwendung (Olsson, 1961) und die Speicherung von Glykogen (Olsson, 1961). Da nach van Weel (1937) Pigmentkörner als Stoffwechselprodukte über die Epidermis abgegeben werden, kann zu der mucösen Abscheidung noch eine weitere exkretorische Funktion der *Branchiostoma*-Epidermis angenommen werden. Welsch (1968) hält diese Funktion auch für möglich.

Den basalen Abschluß des einschichtigen Körperepithels bildet eine kräftige, stellenweise bis zu $0,13 \mu\text{m}$ dicke Basallamina. Die Basallamina ist zoniert. Sie besteht aus einer äußeren, dickeren elektronenlichten Schicht, auf die eine dünnere, osmiophile Schicht folgt. In unregelmäßigen Abständen wird die Basallamina von feinen Poren mit einem maximalen Durchmesser von $0,1 \mu\text{m}$ durchbrochen. Auf diese Weise wird

Abb. 8: a Coelomraum einer Oralcirre; b Axonbündel, quer; c „Pore“ in der Basallamina benachbart eines Axonbündels. AB = Axonbündel, BL = Basallamina, CoR = Coelomraum, CoZ = Coelothelzelle, K = Kern, P = „Pore“ in der Basallamina



eine Verbindung zwischen Epithel und Bindegewebe hergestellt. Tjoa & Welsch (1974) bilden diese Poren in ihrer Arbeit ab, erwähnen sie aber nicht ausdrücklich. Olsson (1961) nennt die Basallamina "fibre lamella". Nach seinen Untersuchungen ist sie ebenfalls aus zwei Lagen aufgebaut. Basal ist die Lamina durch Fasern des Bindegewebes verankert. Wir können diese Aussage bestätigen (vgl. Abb. 4b).

Die Dermis von *B. lanceolatum* ist einfach gebaut. Wir wollen hier nur näher auf ihre auffälligste Lage, die mächtige Kollagenfaserschicht, eingehen. Diese Kollagenfaserlage entspricht der Schicht I Josephs (1900) und späterer Autoren (Nusbaum, 1906; Studnička, 1907; Goldschmidt, 1908; Franz, 1923). Aus früherer Literatur ist sie auch als die dicke "Basalmembran" bekannt, die in Querschnitten längsstreifig erscheint und sich bei Flächenbetrachtungen aus einander antagonistisch kreuzenden Fasern aufgebaut erweist. Schneider (1908) konnte bei Flächenbetrachtung der isolierten Lagen nachweisen, daß diese von feinen Poren durchzogen sind. Durch die Poren treten Nerven in das Epithel ein. An Hand unserer elektronenmikroskopischen Befunde können wir die Beobachtung von Schneider (1908) vollauf bestätigen.

Erst elektronenmikroskopische Untersuchungen gaben einen Einblick in den Feinbau dieser Faserschicht. Sie besteht aus Kollagenfibrillen, die in Schichten liegen und gegeneinander um 90° versetzt sind. Auf diese Weise entsteht eine charakteristische Textur (siehe auch Olsson, 1961; Welsch, 1968). Welsch (1968) fand eine wechselnde Zahl (ca. 25-45) von einzelnen Fibrillenlagen. Seine Angaben stimmen mit den unseren in etwa überein. Zweifelsohne dient die Kollagenfaserschicht der Stabilisierung von *B. lanceolatum*.

Ähnliche, in antagonistischer Textur verlaufende Lagen wurden in der Haut von Amphibien (Krause, 1923; Weiß, 1961) und von Fischen (Brown & Wellings, 1970; Schulte & Holl, 1972) beschrieben. Bei dem Teleosteer *Hippoglossoides elassodon* bestehen sie ebenfalls aus Kollagen und sind besonders mächtig entwickelt (Brown & Wellings, 1970).

Die Praeoraltentakel von *B. lanceolatum* sind durch Achsenfäden (= Skelettstäbe) versteift. Diese Knorpelstütze fehlt den Velartentakeln. Dadurch kann man die Velartentakel leicht von den Praeoraltentakeln unterscheiden. Nach Untersuchungen von Quatrefages (1845) ist der Skelettstab im Inneren eines Praeoraltentakels aus geldrollenartig aneinandergereihten Elementen ("Plättchenzellen") aufgebaut. Wir können diesen Befund auf Grund unserer elektronenmikroskopischen Untersuchungen bestätigen. Die Zellen zeigen im elektronenmikroskopischen Bild eine starke Vakuolisierung und sind elektronenlicht. Sie werden von einer dichten äußeren Hülle umschlossen. Die asymmetrische Lage der Achsenfäden in den Praeoraltentakeln beschrieb auch Franz (1923) in seiner umfangreichen und für die damalige Zeit hervorragenden Arbeit.

In älteren Arbeiten wurden in den Praeoraltentakeln Längskanäle beschrieben, die als Blutgefäße und Hautkanäle angesehen wurden. Erst Franz (1923) zeigte, daß es sich hier um Coelomräume handelte. Unterhalb des Skelettstabes fanden auch wir einen Hohlraum. Da dieser mit einem flachen Epithel umgeben ist, schließen wir uns der Auffassung von Franz (1923) an.

Schon Langerhans (1876) konnte zeigen, daß das einschichtige Epithel von *B. lanceolatum* innerviert ist. In seiner Arbeit erwähnt er Autoren, die glaubten, ähnliches

gefunden zu haben, deren Ergebnisse aber nicht so fundiert sind und deswegen hier nicht mitdiskutiert werden. Aufbauend auf die Ergebnisse von Langerhans (1876) hat sich Franz (1923) sehr intensiv mit dem Nervensystem und den Sinneszellen im Epithel und gebrauchte als erster den Ausdruck Sinnesknospe für Sinneszellansammlungen auf den Praeoraltentakeln.

Nach unseren elektronenmikroskopischen Befunden halten wir diese Bezeichnung (Sinnesknospe) für durchaus gerechtfertigt, denn die phylogenetischen Analogien zu den Sinnesknospen auf den Barteln von *Corydoras paleatus* (Schulte & Holl, 1971b) und im Epithel von anderen Teleosteen (Schulte et al., 1971) sind nicht zu übersehen. Sogar die Sinnesknospen auf den Kopftentakeln von Blenniiden zeigen in ihrer Feinstruktur erstaunliche Übereinstimmung (Schulte & Holl, 1972).

Hervorzuheben ist, daß die Geschmacksknospen von *B. lanceolatum* von der Basallamina bis zur freien Epitheloberfläche reichen und sie teilweise sogar überragen. Sie haben, ebenso wie die Geschmacksknospen der oben erwähnten Teleosteer, einen stark ausgeprägten, oberflächigen Mikrovillibesatz und werden basal durch Axonbündel, die die Basallamina durchbrechen, innerviert. Auf Grund unserer Befunde handelt es sich nach der Innervierung bei den Sinneszellen dieser Sinnesknospen um sekundäre Sinneszellen. Nach dieser rein morphologischen Untersuchung der Oralcirren von *B. lanceolatum* kann neben ihrer mechanischen Funktion als Reuse eindeutig Sinnesfunktion angenommen werden. Diese Sinnesfunktion kann in eine wahrscheinliche Mechanorezeption (singuläre Sinneszellen) und in eine sicher anzunehmende Chemorezeption aufgegliedert werden, die hauptsächlich in den Sinnesknospen lokalisiert ist. Somit erfüllen die Oralcirren von *B. lanceolatum* im Hinblick auf die Chemorezeption die gleiche Funktion wie die Barteln der bisher daraufhin untersuchten Fische.

Wir nehmen an, daß es neben freien Nervenendigungen im Epithel von *B. lanceolatum* auch zur Innervierung durch einzelne Axone der singulär stehenden Sinneszelltypen kommt (Abb. 6b). Eine Funktionsdifferenzierung der Sinneszelltypen 1 und 2 kann auf Grund dieser rein morphologischen Untersuchung und fehlender analoger Arbeiten nicht getroffen werden. Mit Sicherheit handelt es sich aber bei den beiden verschiedenen Sinneszelltypen um sekundäre Sinneszellen.

ZITIERTE LITERATUR

- Adam, H., 1964. Die Haut der Kopflosen, Rundmäuler, Fische und Lurche. *Stadium gen.* **17**, 323–334.
- Andrew, W., 1959. *Textbook of comparative histology*. Oxford University Press, London, 672 pp.
- Baskin, D. G., 1975. Cell junctions in amphioxus epithelia. *Am. Zool.* **15**, 783.
- & Detmers, P. A., 1974. The rootlets of amphioxus ciliated cells. *J. Cell Biol.* **63**, 16a.
- — 1976, Electron microscopic study on the gill bars of amphioxus (*Branchiostoma californiense*) with special reference to neurociliary control. *Cell Tiss. Res.* **166**, 167–178.
- Brown, G. A. & Wellings, S. R., 1970. Electron microscopy of the skin of the teleost, *Hippoglossoides elassodon*. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **103**, 149–169.
- Franz, V., 1923. Haut, Sinnesorgane und Nervensystem der Akranier. *Jena. Z. Naturw.* **59**, 401–526.
- 1927. Morphologie der Akranier. *Ergebn. Anat. EntwGesch.* **27**, 464–692.

- Goldschmidt, R., 1908. Das Bindegewebe des Amphioxus. Sber. Ges. Morph. Physiol. Münch. **24**, 53–78.
- Joseph, H., 1900. Beiträge zur Histologie des Amphioxus. Arb. zool. Inst. Univ. Wien **12**, 99–132.
- 1901. Einige anatomische und histologische Notizen über Amphioxus. Arb. zool. Inst. Univ. Wien **13**, 125–154.
- Krause, R., 1923. Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen, De Gruyter, Berlin, **3–4**, 859.
- Langerhans, P., 1876. Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. Arch. mikrosk. Anat. **12**, 290–342.
- Nusbaum, J., 1906. Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere. Anat. Anz. **28**, 337–354.
- Olsson, R., 1961. The skin of amphioxus. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **54**, 90–104.
- Pietschmann, V., 1929. Acrania. In: Handbuch der Zoologie, Hrsg. von W. Kükenthal, De Gruyter, Berlin, 1–1115.
- Quatrefages, M. A. De, 1845. Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du Branchiostoma ou Amphioxus (*Branchiostoma lubricum* Costa; *Amphioxus lanceolatus* Yarrell). Anns. Sci. nat. (Zool.) **4**, 197.
- Reynolds, E. S., 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. **17**, 208–212.
- Rolph, W., 1876. Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. Morph. Jb. **2**, 86–164.
- Schneider, K. C., 1902. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Fischer, Jena, 677–740.
- 1908. Histologisches Praktikum der Tiere. Fischer, Jena, 370–400.
- Schulte, E., 1972. Untersuchungen an der Regio olfactoria des Aals, *Anguilla anguilla*. L. I. Feinstruktur des Riechepithels. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **125**, 210–228.
- & Holl, A., 1971a. Feinstruktur des Riechepithels von *Calamoichthys calabaricus* J. A. Smith (Pisces, Brachiopterygii). Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **120**, 261–279.
- — 1971b. Untersuchungen an den Geschmacksknospen der Barteln von *Corydoras paleatus* Jenyns. I. Feinstruktur der Geschmacksknospen. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **120**, 450–462.
- — 1972. Feinbau der Kopftentakeln und ihrer Sinnesorgane bei *Blennius tentacularis* (Pisces, Blenniiformes). Mar. Biol. **12**, 67–80.
- — Meinel, W., 1971. Feinstruktur des Trichterepithels von *Rhinomuraena ambonensis* (Teleostei, Anguilliformes). Mar. Biol. **11**, 61–76.
- & Riehl, R., 1976. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Tentakeln von *Lanice conchilega* (Polychaeta, Sedentaria). Helgoländer wiss. Meeresunters. **28**, 191–205.
- Studnička, K. F., 1907. Über einige Grundsubstanzgewebe. Anat. Anz. **31**, 497–522.
- 1909. Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Wirbeltiere. Anat. H. **39**, 1–267.
- Tjoa, L. T. & Welsch, U., 1974. Electron microscopical observations on Kölliker's and Hatschek's pit and on the wheel organ in the head region of Amphioxus (*Branchiostoma lanceolatum*). Cell Tiss. Res. **153**, 175–187.
- Weel, P. B. van, 1937. Die Ernährungsbiologie vom *Amphioxus lanceolatus*. Pubbl. Staz. zool. Napoli **16**, 221–272.
- Weiss, P. A., 1961. Structure as the coordination principle in the life of the cell. Proc. of the R. A. Welch Foundation conferences on chemical research. V. Molecular structure and biochemical reactions, 5–31.
- Welsch, U., 1968. Beobachtungen über die Feinstruktur der Haut und des äußeren Atrialepithels von *Branchiostoma lanceolatum*. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **88**, 565–575.
- & Storch, V., 1969. Zur Feinstruktur und Histochemie des Kiemendarmes und der „Leber“ von *Branchiostoma lanceolatum*. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **102**, 432–446.
- — 1973. Einführung in die Cytologie und Histologie der Tiere. Fischer, Stuttgart. 243 pp.

- Wohlfarth-Bottermann, K. E., 1957. Die Kontrastierung tierischer Zellen und Gewebe im Rahmen ihrer elektronenmikroskopischen Untersuchung an ultradünnen Schnitten. *Naturwissenschaften*, **44**, 287–288.
- Wolff, G., 1889. Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. *Jena. Z. Naturw.* **23**, 367–384.
- Wollenhaupt, K., 1934. Über feinere histologische Verhältnisse des Zentralnervensystems und der Epidermis bei *Branchiostoma lanceolatum*. *Jena. Z. Naturw.* **69**, 193–222.
- Young, J. Z., 1950. *The life of vertebrates*. Clarendon Press, Oxford, 767 pp.

Anschrift des erstgenannten Autors: Prof. Dr. E. Schulte
Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie
Stephanstr. 24
D-6300 Gießen
Bundesrepublik Deutschland