Innervation der unbehaarten Nasenhaut des Maulwurfs (*Talpa europaea*)

I. Intraepidermale Nervenendigungen * **

Z. HALATA

Anatomisches Institut der Universität Hamburg (Direktor: Prof. Dr. Dr. E. Horstmann)

Eingegangen am 16. August 1971

Innervation of Hairless Skin of the Nose of Mole

I. Intraepidermal Nerve Endings

Summary. The epidermis of the hairless skin of the mole's nose forms regularly arranged separate papillae which protrude above the surface of the epithelium. An individual epithelial peg which penetrates with a buffer-shaped thickening into the corium conforms to each papilla. This epidermal unit is called Eimer's organ.

These Eimer's organs are provided with two types of nerve terminals: Merkel's corpuscles and free nerve endings. The Merkel's corpuscles are embedded in the stratum basale of the epidermis and consist of cells and nerve fibres which encircle the basal part of the cells. The afferent (dendritic) nerve fibres are myelinated as long as run in the dermal nerve plexus. Every epidermal peg contains 3 to 5 Merkel's corpuscles.

In addition to nerve fibres connected to corpuscles, there are two types of free nerve endings. A thick nerve fibre, about 2.5 μ in diameter, runs in the centre of each epidermal peg. About 20 thin nerve fibres, 1 to 1.5 μ in diameter, encircle the thick central axon, running perpendicularly to the epidermal surface. Both types of nerve fibres end with knob-like thickening in the stratum granulosum. When entering the epidermis both types of nerve fibres become invaginated into cytoplasm of the epidermal cells. Thus the nerve fibres are ensheathed by the cells of the epidermis in the same manner as by Schwann's cells. The axon has access to the intercellular space by a gap resembling the situation in mesaxons. Sporadic nerve fibres occur in the periphery of the epidermal papillae which are aranged in the same pattern.

 $Key\ words\colon \textsc{Eimer's}\ \text{organ}\ --\ \textsc{Mole}\ --\ \textsc{Free}\ \text{nerve}\ \text{endings}\ --\ \text{Merkel's}\ \text{corpuscle}\ --\ \textsc{Hairless}\ \text{skin.}$

Zusammenfassung. Die Epidermis der unbehaarten Nasenhaut des Maulwurfs bildet regelmäßig angeordnete, einzeln stehende Papillen, die sich über die Epitheloberfläche erheben. Jede dieser Papillen entspricht einem Epithelzapfen, der sich pufferförmig verdickend in das Corium einsenkt. Diese epidermale Einheit wird als Eimersches Organ bezeichnet.

Die Eimerschen Organe werden von 2 Typen von Nervenendigungen versorgt, von Merkelschen Endigungen und von freien Nervenfasern. Die Merkelschen Endigungen sind in das Stratum basale der Epidermis eingelagert und bestehen aus Merkelschen Zellen und kelchförmig verdickten Nervenfasern, die den basalen Teil der Zellen umfassen. Die zuführenden Nervenfasern sind myelinisiert, solange sie im dermalen Nervenplexus verlaufen. Jeder Epithelzapfen enthält 3—5 Merkelsche Endigungen. Die freien Nervenfasern treten in 2 Typen auf. In der Mitte jedes Epithelzapfens läuft eine etwas stärkere Nervenfaser, ca. 2,5 μ stark. Zirkulär umgeben sie ungefähr 20 schwächere Nervenfasern, 1—1,5 μ stark, die senkrecht gegen die Epitheloberfläche ziehen und mit einer knopfartigen Erweiterung im Stratum

 $[\]boldsymbol{*}$ Herr
n Prof. Dr. P. Poláček zum 50. Geburtstag gewidmet.

^{**} Für die sprachlichen Verbesserungen möchte ich mich besonders bei Herrn Prof. Dr. Dr. H.-R. Duncker bedanken.

granulosum enden. Beide Fasertypen werden vom Eintritt in die Epidermis an in Epidermiszellen invaginiert. Infolgedessen umhüllen die Zellen der Epidermis die Nervenfaser ähnlich wie Schwannsche Zellen. Mit dem Interzellularraum ist das Axon mit einer dem Mesaxon ähnlichen Spalte verbunden. In der Peripherie der Epidermispapillen sind vereinzelte Nervenfasern in gleicher Weise angeordnet.

Einleitung

Die Innervation der Haut der Säugetiere wurde von einer Reihe von Autoren lichtmikroskopisch untersucht und einige Untersucher haben sich auch mit der Ultrastruktur der Nerven in der Epidermis beschäftigt (Lit. s. Halata, 1970). Aus den Arbeiten von Poláček (1961, 1965, 1966, 1968) u. Mitarb. (Sklenská, 1965; Malinovský, 1966; Novotný und Halata, im Druck), die die Innervation der Gelenkkapseln, der Haut und anderer Organe bei verschiedenen Tierarten darstellen, geht folgendes hervor: 1. In der Struktur der einzelnen Körperchen bestehen Unterschiede in Abhängigkeit von der systematischen Stellung der verschiedenen Tierarten. 2. In verschiedenen Organen desselben Tieres treten die Rezeptoren in unterschiedlicher Menge in Korrelation zur unterschiedlichen Mechanorezeption dieser Organe auf.

In der Vaginalwand der Hauskatze sind die Nervenendigungen in 3 Reihen angeordnet (Poláček 1968). Oberflächlich liegen unmittelbar unter dem Epithel die einfachen freien Nervenfasern, in der zweiten, tieferen Reihe die einfachen eingekapselten Körperchen und ganz in der Tiefe die Vater-Pacinischen Körperchen. Die Zahl der freien Nervenfasern ist um ein Vielfaches größer als die Zahl der einfachen eingekapselten Körperchen, deren Zahl wiederum größer ist als die der Vater-Pacinischen Körperchen in der Tiefe. Je einfacher die Endigungen sind, desto oberflächlicher ist ihre Lage, je komplizierter sie sind, desto tiefer liegen sie und desto kleiner ist ihre Zahl. Die Struktur der eingekapselten Körperchen hängt nach Walter (1964) von der Form der Oberfläche ab. Bei verhornter Oberfläche besitzen die eingekapselten Körperchen zahlreichere Hüllstrukturen. Nach physiologischen Untersuchungen ist auch die Funktion der verschiedenen Endigungen unterschiedlich. Die freien Nervenendigungen sind langsam adaptierende Rezeptoren, die eingekapselten Endigungen adaptieren sich schnell.

Eimer (1871), der die Struktur der Tastorgane in der unbehaarten Nasenhaut des Maulwurfs erstmals untersuchte, hat ihre Zahl auf 5000 geschätzt. Später haben Botezat (1903) und Boeke (1925, 1933, 1934) ihre Struktur lichtmikroskopisch ziemlich ausführlich beschrieben. Boeke (1933) studierte die prä- und postnatale Entwicklung und die Innervation dieser Organe. Nach den Befunden dieser Studien liegen die intraepidermalen Nervenendigungen innerhalb des Cytoplasmas, entweder in den Merkelschen Tastzellen oder in den Zellen des Stratum spinosum. Außerdem haben Cauna und Alberti (1961) die Cholinesterase-aktivität in der Nasenhaut des Maulwurfs untersucht und im Gegensatz zu Botezat (1903) und Boeke (1933) keine Merkelschen Endigungen gefunden. Quilliam und Armstrong (1963) und Quilliam (1966) haben das Eimersche Organ elektronenmikroskopisch studiert, aber keinen Nachweis intraepidermaler Nerven erbracht. So erwies es sich als erwünscht, den Gesamtkomplex der Innervation der Haut der Maulwurfsnase neu zu untersuchen.

110 Z. Halata:

Bei dieser Gelegenheit soll geprüft werden, ob die Hypothese von Poláček (1968) über die Anordnung der verschiedenen Rezeptoren in unterschiedlichen Schichten auch für die Innervation der Epidermis gültig ist. Weiter wollen wir untersuchen, ob in der Struktur der einfachen Nervenendigungen, d.h. der freien und der Merkelschen Endigungen, bei verschiedenen Säugetieren Unterschiede bestehen. Diese Befunde werden dann mit den Beobachtungen über die Innervation der Epidermis der Hauskatze (Halata, 1970) verglichen.

Material und Methode

Vier ausgewachsene Maulwürfe wurden mit Nembutal narkotisiert und durch Perfusion von 6%igem Glutaraldehyd in 0,05 M Millonig Phosphat Puffer fixiert. Die Haut der Nase wurde 2 Std in 1%iger OsO₄-Lösung in 0,1 M Millonig Phosphat Puffer mit 0,1 M Saccharose-Zusatz nachfixiert. Kleine Gewebestücke wurden in Alkohol entwässert und in Epon 812 nach Luft (1961) eingebettet.

Die Schnitte wurden parallel und senkrecht zur Hautoberfläche geführt. Semidünnschnitte wurden nach Ito und Winchester (1963) gefärbt, die Ultradünnschnitte mit Uranylacetat und nach Reynolds (1963) kontrastiert. Ultramikrotom: Reichert OmU2, Porter Blum. Elektronenmikroskop: Philips 300.

Befunde

Lichtmikroskopie. Aus der Epidermis der unbehaarten Nasenhaut des Maulwurfs erheben sich regelmäßig angeordnete, einzelstehende Papillen. In das Corium dringt jede Papille mit einem Epithelzapfen weit vor, der sich pufferförmig verdickt. Eine Papille bildet zusammen mit einem Epithelzapfen ein sog. Eimersches Organ, das alle Epidermisschichten enthält. Die Höhe des einzelnen Organs beträgt $100-200~\mu$, seine Breite im Bereich der pufferähnlichen Verdickung ungefähr $60~\mu$. Die Achse des Organs steht senkrecht zur Oberfläche der Epidermis. Die Epidermis zwischen den einzelnen Papillen ist ungefähr $50~\mu$ dick.

Die ins Corium ragenden Epidermiszapfen werden von einer Schicht von Basalzellen und von Zellen des Stratum spinosum gebildet. Die Stratum-spinosum-Zellen formen im Zentrum jedes Eimerschen Organs eine Säule, die im breiten Fuß des Zapfens und unter dem Stratum corneum verdickt ist. Die Zellen dieser Säule enthalten viele Tonofilamente, die senkrecht zur Oberfläche der Epidermis verlaufen. Im Fuß jedes Epidermiszapfens liegen im oder über dem Stratum basale 3—5 Merkelsche Tastzellen (Abb. 1a, b, d), an denen die Nervenfasern mit kelchförmigen Verdickungen enden.

In den zentralen Zellsäulen der Papillen laufen freie Nervenfasern. Im Zentrum jeder Säule liegen 1—2 stärkere Nervenfasern, die von ungefähr 20 schwächeren Nervenfasern im Abstand eines Spinosum-Zell-Durchmessers zirkulär umgeben werden (Abb. 1c). Im Corium unter jedem Zapfen befindet sich ein Nervenplexus aus myelinisierten und nicht myelinisierten Fasern, die senkrecht auf die Basis der Papille zu verlaufen. In den Nervenplexus sind außerdem 1—2 einfache eingekapselte Körperchen mit einem Innenkolben eingefügt (Abb. 1a, b).

Elektronenmikroskopie. Die Epidermis ist gegen das Corium durch eine Basalmembran abgegrenzt. Die Zellen der Basalschicht liegen der Basalmembran sehr dicht an und bilden mit ihr ein Halbdesmosom (Abb. 4a, 5a, b).

Die Merkelschen Endigungen bestehen aus Merkelschen Tastzellen mit gelappten Kernen und kelchförmigen Verdickungen der Nervenfasern. Der basale

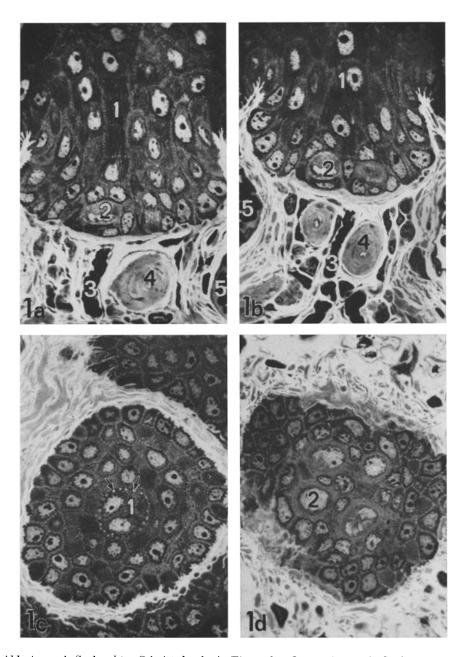


Abb. 1.a u. b Senkrechter Schnitt durch ein Eimersches Organ. I zentrale Säule der Zellen des Stratum spinosum mit Tonofilamenten, 2 Merkelsche Tastzellen, 3 myelinisierte Nervenfasern, 4 einfaches eingekapseltes Körperchen mit Innenkolben, 5 Kapillare. Vergr. 800fach. c u. d Parallelschnitt zur Hautoberfläche. I zentrale Säule der Zellen des Stratum spinosum mit zentraler Nervenfaser und mehreren peripher gelagerten Nervenfasern (\downarrow), 2 Merkelsche Tastzellen. Vergr. 800fach

Teil der Merkelschen Zelle ist in diese kelchförmige Verdickung eingefügt (Abb. 2, 3). Im Vergleich zu den umgebenden Zellen der Epidermis sind die Merkelschen Zellen mit 9—16µ Durchmesser größer; sie haben die Form eines Sphäroids. Ihr Zytoplasma ist heller. Der apikale Teil ihres Zelleibes, der von der verdickten Nervenfaser abgewandt ist, enthält Mitochondrien, granuläres endoplasmatisches Reticulum, Rosetten von Ribosomen, Zysternen des Golgi-Apparates und wenige Granula. Die Merkelsche Zelle setzt sich in die interzellulären Räume zwischen den Zellen des Stratum spinosum mit kurzen fingerförmigen Ausstülpungen fort. Mit den benachbarten Zellen ist sie durch Desmosomen verbunden, wobei die fingerförmigen Fortsätze ausgespart bleiben. Der basale Teil des Cytoplasmas, der der kelchförmigen Verdickung der Nervenfaser zugewandt ist, enthält regelmäßig eine große Anzahl osmiophiler, von einer osmiophilen Membran umhüllter Granula (Durchmesser 800—900 Å). Im Zytoplasma der Merkelschen Zelle liegt außerdem eine große Anzahl von Filamenten, die in verschiedenen Richtungen verlaufen und sich in die fingerförmigen Ausläufer fortsetzen.

Die zuführende Nervenfaser ist im Corium myelinisiert (Abb. 6); ihre Myelinscheide endet etwa 10 μ unter der Epidermis. Die markhaltige Faser wird von Perineurium umhüllt, das aus einer Schieht flacher Zellen besteht. Mit dem Verlust des Myelins verschwindet auch die perineurale Scheide. Die Nervenfaser tritt, noch von einer Schwannschen Zelle umhüllt, an die Basalschicht der Epidermis heran (Abb. 4a, b), und verliert beim Eintritt in den Epidermiszapfen die Schwannsche Scheide. Die Basalmembran der Schwannschen Zelle verschmilzt mit jener der Epidermis. In der Epidermis wird die Nervenfaser von den Zellen der Basalschicht eng umhüllt und tritt unter Bildung ihrer kelchförmigen Verdickung an die Merkelsche Zelle heran. Das Axoplasma der Verdickung enthält Mitochondrien, Vesikel (Durchmesser etwa 800 Å), vereinzelte Neurotubuli und Neurofilamente. Diese Verdickung wird basal dicht von den Zellen der Basalschicht umhüllt.

Der zweite Typ der Nervenendigungen in den Papillen der Epidermis ist der der freien Nervenfasern, die in 2 verschiedenen Formen vorkommen. Es gibt in jeder Papille 1 oder 2 stärkere Fasern mit einer Dicke von 2—2,4 μ, die die Mitte der Papille senkrecht durchsetzen (Abb. 8). Diese Fasern werden im Abstand eines Stratum-spinosum-Zell-Durchmesser von einem Zylinder aus ca. 20 schwächeren Nervenfasern mit 1-1,5 \mu Durchmesser umgeben, die ebenfalls senkrecht gegen die Epitheloberfläche ziehen. Beide Typen der Nervenfasern sind im Nervenplexus des Coriums nicht myelinisiert und besitzen keine perineurale Scheide. Die Nervenfasern treten, umhüllt von Schwannschen Zellen, an die basale Verdickung der Epidermiszapfen heran; dabei geht die Basalmembran der Schwannschen Zelle in die der Epidermis über (Abb. 5a, b). In der Epidermis werden alle Nervenfasern in die Epithelzellen invaginiert. Im ganzen weiteren Verlauf senkrecht zur Oberfläche — sind die Nervenfasern beider Art von den Zellen der zentralen Säule der Papille ähnlich wie von Schwannschen Zellen eingehüllt. Die interzellulären Spalträume um das Axon sind mit den Interzellularräumen des Stratum spinosum nur durch einen engen Spalt verbunden. Das Axoplasma enthält peripher gelegene, infolgedessen ringförmig angeordnete Mitochondrien und kleine Vesikel (600 µ Durchmesser), Neurofilamente und Neurotubuli (Abb. 7-9). In den zentralgelegenen größeren Fasern liegen mehr Mitochondrien als in den

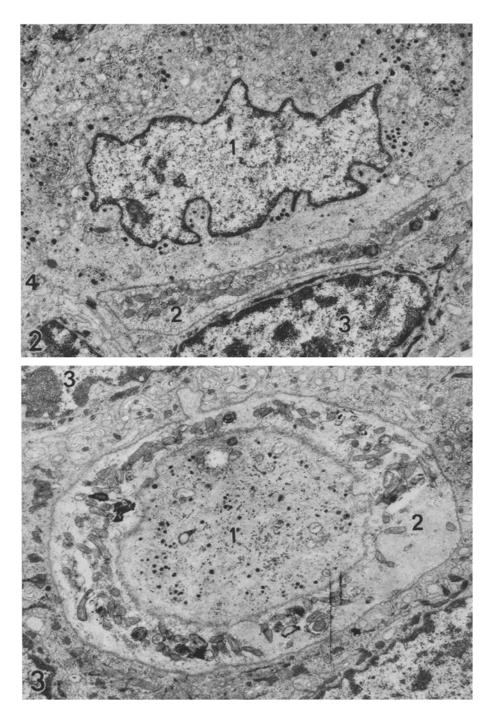


Abb. 2. Senkrechter Schnitt durch eine Merkelsche Endigung. 1 Merkelsche Tastzelle, 2 Verdickung der Nervenfaser, 3 Zelle des Stratum basale, 4 fingerförmiger Fortsatz der Merkelschen Tastzelle. Vergr. $12\,000$ fach

Abb. 3. Parallelschnitt durch eine Merkelsche Endigung (in der Höhe des Stratum basale). I der basale Teil des Cytoplasmas der Merkelschen Tastzelle, 2 terminale, kelchförmige Verdickung der Nervenfaser, 3 Zellen des Stratum basale. Vergr. 12000fach

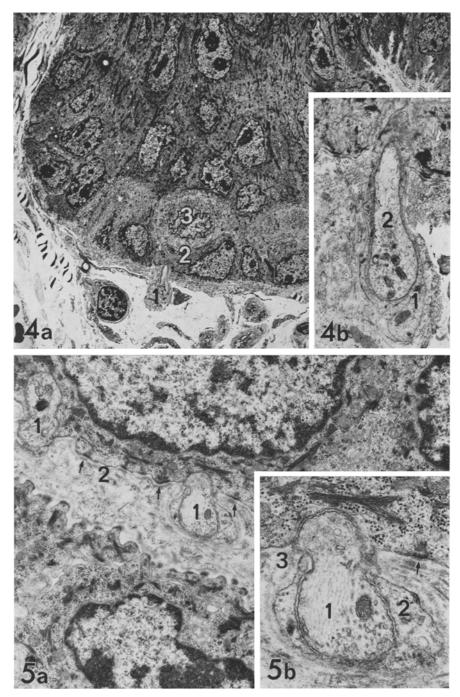


Abb. 4. a Senkrechter Schnitt durch ein Eimersches Organ. I Nervenfaser mit Schwannscher Zelle, 2 Verdickung der Nervenfaser, 3 Merkelsche Tastzelle. Vergr. 2200fach. b Detail von 4a. I Schwannsche Zelle, 2 Nervenfaser, Vergr. 11000fach

Abb. 5. a Eintritt der freien Nervenfasern in den Epidermiszapfen. 1 freie Nervenfasern mit Schwannscher Zelle, 2 Basalmembran der Epidermis, (\uparrow) Semidesmosom. Vergr. 13000fach. b Detail von 5a. 1 freie Nervenfaser, 2 Schwannsche Zelle, 3 der Übergang von der Basalmembran der Schwannschen Zelle in die Basalmembran des Epidermiszapfen, (\uparrow) Semidesmosom. Vergr. 32000fach

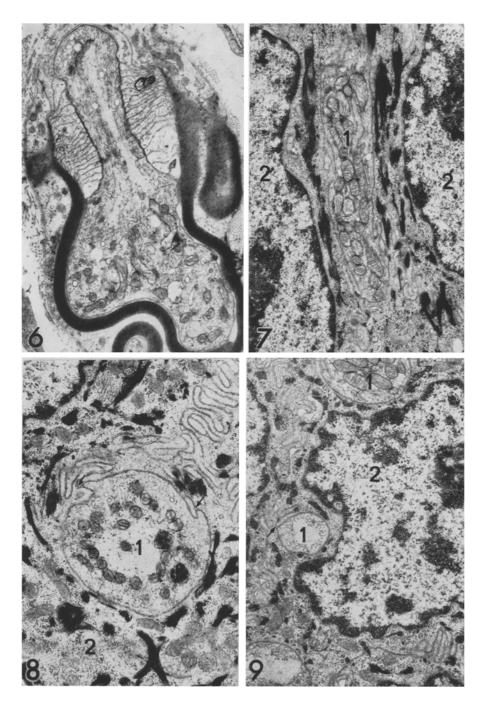


Abb. 6. Letzter Ranvierscher Schnürring im Corium. Vergr. 14000fach

Abb. 7. Freie Nervenfaser im Stratum spinosum der Epidermis (senkrechter Schnitt zur Hautoberfläche). I Nervenfaser mit Mitochondrien, 2 Zellen des Stratum spinosum. Vergr. 14 000 fach
Abb. 8 u. 9. Parallelschnitt durch ein Eimersches Organ (in Höhe des Stratum spinosum).
I Nervenfasern, 2 Zellen des Stratum spinosum, (\uparrow) mesaxonähnliche Spalte. Vergr. 16 000 fach

116 Z. Halata:

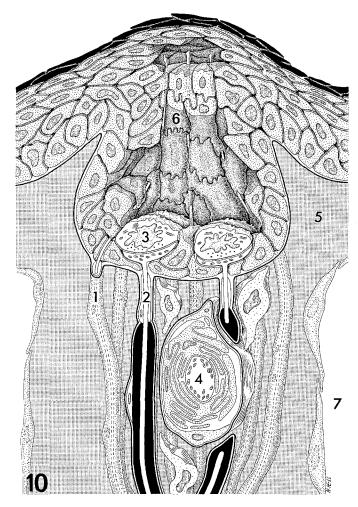


Abb. 10. Plastische Darstellung eines Eimerschen Organs. 1 freie Nervenfasern, 2 Nervenfaser mit terminaler Verdickung, 3 Merkelsche Tastzelle, 4 einfaches eingekapseltes Körperchen, 5 netzförmig angeordnetes Dermis-Bindegewebe, 6 zentrale Säule der Zellen des Stratum spinosum, 7 Kapillare

peripheren kleineren. Alle Nervenfasern enden mit einer knopfförmigen Verdikkung im Stratum granulosum, die gleichfalls eine große Anzahl von Mitochondrien enthält. In der Peripherie der Papille laufen selten einzelne dünne Nervenfasern.

Diskussion

Der Aufbau der Epidermis der Nasenhaut des Maulwurfs, die die Eimerschen Organe und ihre Nerven enthält, unterscheidet sich hinsichtlich ihres Aufbaus und des Musters der Innervation von der Epidermis anderer Säugetiere vor allem durch ihre Regelmäßigkeit. Die Epidermis der Maulwurfsnase enthält ca. 5000 Epidermispapillen (Eimer, 1871), die aus einer Papillenerhebung der Epidermis-

oberfläche und einem ins Corium ragenden Epidermiszapfen mit pufferähnlicher Verdickung bestehen. Jede dieser Verdickungen liegt in einer Ringkapillare, die aus einem Blutsinus (Boeke, 1933) austritt. Einen ähnlichen Aufbau der Epidermis der Nasenhaut finden wir nach Mojsisovic (1876, zit. nach Botezat, 1903) bei allen Talpiden.

Die Papillen werden von 2 Typen von Nervenendigungen innerviert: von Merkelschen Endigungen und von freien Nervenfasern. Die Merkelschen Endigungen liegen, wie Boeke (1933, 1934) dargestellt hat, zu 3—5 regelmäßig angeordnet, im Stratum basale der pufferförmigen Verdickung der epidermalen Zapfen. Die Nervenfaser bildet um die Merkelsche Zelle herum eine kelchförmige Verdickung, in die die Zelle eingelagert ist, ähnlich wie bei der Katze (Halata, 1970). Die Merkelschen Zellen des Maulwurfs besitzen die gleiche Struktur wie die des Opossums und des Waschbären (Munger, 1965; Munger, Pubols und Pubols, 1971), der Katze (Halata, 1970), des Schafes (Lyne und Hollis, 1971) und des Menschen (McGavran, 1964; Smith, 1970), und ähneln ihnen auch in der Zahl der Granula und der zytoplasmatischen Organellen. Die Anordnung zu Gruppen in einen Epidermiszapfen wurde für die Merkelschen Endigungen der Katze (Halata, 1970) und des Waschbären (Munger, Pubols und Pubols, 1971) beschrieben.

In ihrer Struktur und ihren charakteristischen Verbindungen mit den Nervenfasern ähneln diese Zellen denen in den Sinushaaren anderer Säugetiere (Andres, 1969), ferner den Zellen, die am Aufbau der Grandryschen Körperchen der Vögel (Andres, 1969; Saxod, 1970; Nafstad, 1971; Halata, 1971) beteiligt sind. Ebenso wie bei der Katze enthalten die Merkelschen Zellen der Maulwurfsnase basal, der kelchförmigen Verdickung der versorgenden Nervenfaser zugewandt, osmiophile Granula von 800—900 Å Durchmesser. Obwohl synapsenartige Membranstrukturen zwischen Merkelscher Zelle und Nervenverdickung nicht gefunden wurden, handelt es sich wahrscheinlich um eine synapsenartige Verbindung. Bei der Katze wurden die Membranspezialisationen im Bereich sehr kleiner Flecken beobachtet (Halata, 1970). Nur mit Hilfe von Serienschnitten kann man ihr Vorkommen in den Merkelschen Endigungen der Maulwurfsnase ausschließen.

Die 3-5 Nervenfasern, die die kelchförmigen Verdickungen um die Basen der Merkelschen Zellen bilden, sind im Corium myelinisiert und finden sich im Nervenplexus unter den basalen Verdickungen der Epidermiszapfen. 5—10 u unterhalb der Basalmembran der Epidermis verlieren sie die Myelinscheide und dringen, eingehüllt von einer Schwannschen Zelle, in die Epidermis ein. Diese Befunde unterscheiden sich von den Beobachtungen Caunas und Albertis (1961), die nur eine Nervenfaser beschrieben, deren Myelinscheide schon 100 µ unter dem Stratum basale der Epidermis schwindet. Nach unseren Befunden wird jede Merkelsche Zelle von einer selbständigen, myelinisierten Faser aus dem subpapillären Plexus versorgt. In der Epidermis enden die Fasern nach kurzem Verlauf zwischen den Zellen der basalen Schicht in den kelchförmigen Verdickungen ohne eine weitere Fortsetzung. Wie bei der Katze (Iggo und Muir, 1969; Halata, 1970) oder bei Opossum und Waschbär (Munger, 1965, Munger, Pubols und Pubols, 1971) enthält die Endverdickung eine große Anzahl von Mitochondrien und Vesikeln. Die elektronenmikroskopische Untersuchung ergibt, daß die Nervenfasern und ihre terminalen Verdickungen keineswegs innerhalb der Zellen der Epidermis liegen, wie Boeke (1933, 1934) behauptet, sondern extracellulär.

118 Z. Halata:

Die freien Nervenfasern, die in der Epidermis enden, wurden von zahlreichen Autoren beschrieben, meist auf Grund von Imprägnationspräparaten (Lit. s. Halata, 1970). Elektronenmikroskopisch wurden Nervenfasern in der Epidermis bisher bei Opossum und Waschbär (Munger, 1965; Munger, Pubols und Pubols, 1971) nachgewiesen. In den Papillen der Nase des Maulwurfs verlaufen sie gerade senkrecht zur Oberfläche. Die Fasern liegen hier in 2 Typen vor. Im Gegensatz zu den freien Nervenfasern des Waschbären enthalten sie eine erhebliche Anzahl von Mitochondrien, Vesikeln, Neurotubuli und Neurofilamenten. Die freien Nervenfasern enden mit einer knopfförmigen Verdickung, die häufig im Stratum granulosum liegt. Beide Typen der Nervenendigungen in der Epidermis der Maulwurfsnase entsprechen nach Iggo (1966) und Iggo und Muir (1969) strukturell den Nervenendigungen, die die Autoren als sich langsam adaptierende Rezeptoren bezeichnet haben. Die Anhäufung der Merkelschen Endigungen in der Basis der Papille entspricht den Verhältnissen bei der Katze (Halata, 1970) und beim Waschbären (Munger u.a., 1971). Die Epithelzapfen des Waschbären, die Merkelsche Endigungen besitzen, bezeichnet Munger als "Merkels Rete-Papilla". Er schreibt ihnen auf Grund physiologischer Versuche gleichfalls eine langsame Adaptation zu. Indessen besitzen nicht alle Epidermiszapfen der Fingerhaut des Waschbären und der Nasenhaut der Katze Merkelsche Endigungen, wie sie in der Nasenhaut des Maulwurfs vorkommen.

Alle Epidermispapillen der Maulwurfsnase sind in gleicher Weise innerviert. Sie besitzen freie Nervenendigungen, die bis in das Stratum granulosum ziehen. Die Merkelschen Endigungen liegen stets in der Basis der Zapfen. Damit ist in der Epidermis der Nasenhaut des Maulwurfs eine Schichtenanordnung gegeben, die mit derienigen in der Vaginalwand der Katze (Poláček, 1968) verglichen werden kann. Während bei der Katze jedoch keine Endigungen in das Epithel eindringen, sondern nur im Corium ausgebildet sind, sind die entsprechenden beiden oberen Reihen der Nervenendigungen in der Haut der Maulwurfsnase in die Epidermis eingelagert. In diesem Verhalten dürfte sich eine hohe Differenzierung der Sensibilität ausdrücken. Die Zahl der freien Nervenfasern ist 5mal so groß wie die der Merkelschen Endigungen. Sie bilden zusammen ein großflächiges, ganz regelmäßig aufgebautes Tastorgan, das diesem Tier wahrscheinlich das degenerierte Auge ersetzt. Die im Corium liegenden Zapfen der Epidermispapillen haben vermutlich eine ähnliche mechanische Funktion bei der Aufnahme von Reizen wie die Wurzeln von Sinushaaren (s. a. Cauna, 1966). Für diese Reizaufnahme ist sicher auch der reiche kapilläre Plexus mitverantwortlich, der — ausgehend von dem Blutsinus unter der Dermis — die einzelnen Epithelzapfen mit ihren Epidermispapillen weitgehend unabhängig voneinander macht, so daß auch nebeneinander stehende Eimersche Organe isoliert und unterschiedlich erregt werden können. Dadurch ist eine hohe Auflösung des Tastbildes gewährleistet.

Literatur

Andres, K. H.: Zur Ultrastruktur verschiedener Mechanorezeptoren von höheren Wirbeltieren. Anat. Anz. 124, 551—565 (1969).

Boeke, J.: Die intrazelluläre Lage der Nervenendigungen im Epithelgewebe und ihre Beziehungen zum Zellkern. Z. mikr.-anat. Forsch. 2, 391—428 (1925).

- Boeke, J.: Innervationsstudien II. Über Bau und Entwicklung des Eimerschen Organs in der Schnauze des Maulwurfs. Z. mikr.-anat. Forsch. 33, 47—90 (1933).
- Niedere Sinnesorgane. 1. Freie Nervenendigungen und Endorgane sensibler Nerven. In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, II./2, S. 855—878. Berlin: Urban & Schwarzenberg 1934.
- Botezat, E.: Über die epidermoidalen Tastapparate in der Schnauze des Maulwurfs und anderer Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung derselben für die Phylogenie der Haare. Arch. mikr. Anat. 61, 730—764 (1903).
- Cauna, N.: Functional significance of the submicroscopical, histochemical and microscopical organisation of the cutaneous receptor organs. Erg.-H. z. Anat. Anz. 111, 181—197 (1962).
- Fine structure of the receptor organs and its probable functional significance. In: Touch, heat and pain. Ciba Found. Symp., p. 117—136. London: I. & A. Churchill LTD 1966.
- Alberti, P.: Nerve supply and distribution of cholinesterase activity in the external nose
 of the mole. Z. Zellforsch. 54, 158—166 (1961).
- Eimer, T.: Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug. Arch. mikr. Anat. 7, 181—191 (1871).
- Halata, Z.: Zu den Nervenendigungen (Merkelsche Endigungen) in der haarlosen Nasenhaut der Katze. Z. Zellforsch. 106, 51—60 (1970).
- Ultrastructure of Grandry nerve endings in the beak skin of some aquatic birds. Folia Morph. (Prague) 19, 225—232 (1971).
- Iggo, A.: Cutaneous receptors with high sensitivity to mechanical displacement. In: Touch, heat and pain. Ciba Found, Symp., p. 237—256. London: I. & A. Churchill LTD 1966.
- Muir, A. R.: The structure and function of a slowly adapting touch corpuscle in hairy skin. J. Physiol. (Lond.) 200, 763—796 (1969).
- Ito, S., Winchester, R. J.: The fine structure of the gastric mucosa in the bat. J. Cell Biol. 16, 541—578 (1963).
- Luft, J. H.: Improvements in epoxy resin embedding methods. J. biophys. biochem. Cytol. 9, 409—414 (1961).
- Lyne, A. G., Hollis, D. E.: Merkel cells in the sheep epidermis during fetal development. J. Ultrastruct. Res. 34, 464—472 (1971).
- Malinovský, L.: Variability of sensory nerve endings in foot pads of a domestic cat. Acta anat. (Basel) 64, 82—106 (1966).
- McGavran, M. H.: "Chromaffin" cell: electron microscopic identification in the human dermis. Science 145, 275—276 (1964).
- Merkel, F.: Tastzellen und Tastkörperchen bei den Haustieren und beim Menschen. Arch. mikr. Anat. 11, 636—652 (1875).
- Mojsisivics: Über die Nervenendigungen in der Epidermis der Säuger. II. S.-B. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 73, 1876 (nach Botezat).
- Munger, B. L.: The intraepidermal innervation of the snout of the opossum. J. Cell Biol. 26, 79—97 (1965).
- Pubols, L. M., Pubols, B. H.: The Merkel-rete-papilla—a slowly adapting sensory receptor in mammalian glabrous skin. Brain Res. 29, 47—61 (1971).
- Nafstad, P. H. J.: Comparative ultrastructural study on Merkel cells and dermal basal cells in poultry (*Gallus domesticus*). Z. Zellforsch. 116, 342—348 (1971).
- Novotný, V., Halata, Z.: A study of the joint receptors of the bat as a flying mammal. Folia zoologica (Prague) (im Druck).
- Poláček, P.: Differences in the structure and variability of encapsulated nerve endings in the joints of some species of some mammals. Acta anat. (Basel) 47, 112—124 (1961).
- Differences in the structure and variability of spraylike nerve endings in the joints of some mammals. Acta anat. (Basel) 62, 568—583 (1965).
- Receptors of the joints, their structure, variability and classification. Acta Fac. Med. Univ. Brun. 23, 1—107 (1966).
- Über die strukturellen Unterschiede der Rezeptorreihen in der Vaginalwand der Katze und ihre mögliche funktionelle Bedeutung. Z. mikr.-anat. Forsch. 78, 1—34 (1968).
- Quilliam, T. A.: Structure of receptor organs. Unit design and array patterns in receptor organs. In: Touch, heat and pain. Ciba Found. Symp., p. 86—116. London: I. & A. Churchill LTD 1966.

Quilliam, T. A., Armstrong, J.: Mechanorezeptoren. Endeavour 12, 55-60 (1963).

Reynolds, E. S.: The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. 17, 208—212 (1963).

Saxod, R.: Etude au microscope électronique de l'histogénèse du corpuscule cutané de Grandry chez le canard. J. Ultrastruct. Res. 32, 477—496 (1970).

Sklenská, A.: Sensory nerve endings in joint capsules of domestic and wild rabbit. Fol. morph. (Prague) 13, 372—383 (1965).

Smith, K. R.: The ultrastructure of the human Haarscheibe and Merkel cell. J. invest. Derm. 54, 150—159 (1970).

Walter, P.: Über den Tastsinn. Tierärztl. Umsch. 4, 170—184 (1964).

Dr. med. Zdenek Halata Anatomisches Institut der Universität D-2000 Hamburg 20, Martinistraße 52 Deutschland