

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Herausgabe und Redaktion:

Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. C. Correns

Prof. Dr. R. Goldschmidt und Prof. Dr. O. Warburg

in Berlin

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

Anzeigen-Aannahme: Hans Pusch, Berlin SW. 48, Wilhelmstr. 28

41. Band.

April 1921.

Nr. 4

ausgegeben am 10. April 1921

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 30 Mark

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Inhalt: H. Giersberg, Eihüllenbildung bei Reptilien, nebst einer Untersuchung über die Entstehung von Bindegewebsfasern und Faserstrukturen. Mit 4 Abbildungen. S. 145.
Demoll u. Wohlgenuth, Einiges über die Lebensbedingungen der Forellenbrut im Freien. Mit 2 Abbildungen. S. 165.
G. Schmidt, Versuche über Stereoverhalten der Oscillarien. Mit 5 Abbildungen. S. 173.
H. C. v. d. Heyde, Zur natürlichen Immunität des Kaninchens für Atropin. Mit 3 Abbildungen. S. 188.

Eihüllenbildung bei Reptilien, nebst einer Untersuchung über die Entstehung von Bindegewebsfasern und Faserstrukturen.

Dr. H. Giersberg, Zoologisches Institut Breslau.

(Mit 4 Abbildungen.)

Die folgende Untersuchung der demnächst eine weitere über die Eihüllenbildung der Vögel folgen wird, bildet mit dieser zusammen einen Auszug der wichtigeren Ergebnisse einer ausführlicheren Arbeit „Über Physiologie und Histologie des Eileiters der Reptilien und Vögel“, welche in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie erscheinen wird.

Der Bau der Eischalen der einheimischen Reptilien ist einigermaßen genau bekannt und beschrieben, besonders was die Eier der Zauneidechse und Ringelnatter betrifft, doch die Art der Entstehung der Eihüllen ist noch durchaus unerforscht geblieben; wirkliche positive Angaben liegen bis jetzt kaum darüber vor. Es ist dies bei der — wie ich wenigstens glaube — theoretischen Tragweite solcher Untersuchungen eigentlich recht merkwürdig und teilweise wohl aus der Schwierigkeit der Materialbeschaffung zu erklären.

Theoretisch wichtig sind solche Untersuchungen deshalb, da sich hier in einem Sekret Faserstrukturen finden, die ganz an Bindegewebsfasern erinnern, die daher bei ihrer Analyse sehr für den un-

lebendigen Charakter solcher Strukturen sprechen, zum mindesten die Möglichkeit der Entstehung von Fasern durch einen reinen Sekretionsakt dartun.

Doch zunächst einige Worte über den Bau der Eischalen der einheimischen Eidechsen und Schlangen.

Bau der Eischale.

Die Schalenhaut von *Lacerta agilis* setzt sich aus zwei Lagen zusammen, aus einer inneren, aus 2—3 relativ dicken, longitudinal verlaufenden Faserreihen bestehenden und einer starken äußeren Lage, welche sich aus zahlreichen zirkulären, von innen nach außen feiner werdenden Fasern zusammensetzt, die anscheinend ohne Unterbrechung fortlaufen und sich derart um das Ei herum legen, das ihre Enden erst in den äußersten Schichten zu suchen sind (s. Abbildung 3). Die Fasern zeigen keine Verästelung, sind durchweg parallel angeordnet und anscheinend sehr lang. Die natürlichen Enden sind — wie gesagt — fast nur in den äußersten Schichten anzutreffen und bestehen aus eigentümlichen platt gedrückten Kolben, wobei übrigens alle möglichen Formen von einfacher Anschwellung bis zur ausgeprägtesten Kolbenform vorkommen. *Lacerta agilis* hat ziemlich feine Anschwellungen. Die Kolben der Ringelnattereischale sind viel stärker (s. Abbildung 1).

Alle Autoren Weinland 1856, Lereboullet 1862, Landois 1865, Nathusius 1871, Eimer 1872 und Leydig 1872, welche diese Kolben beschreiben, fassen sie entweder als nachträglich aus den Fasern entstandene Gebilde oder aber als Faserbildungszellen auf.

In diesem Sinne spricht sich auch Hoffmann in Bronn's Klassen und Ordnungen 1890 aus, der sich im wesentlichen auf die Angaben Eimer's 1872 stützt: „Von einfach stumpfen Endungen bis zu den ausgebildetsen Kolben finden sich alle möglichen Übergänge: Das Faserende quillt zuerst nur wenig auf; dann bekommt der aufgequollene Teil mehr und mehr eine Retorten- oder kolbenförmige Gestalt, es zeigt sich jetzt noch ganz das weißgelbliche, stark lichtbrechende Aussehen der Fasersubstanz. Dann schwellen die Kolben bedeutend an Umfang an, im Innern derselben zeigen sich bald früher bald später Hohlräume, rund, oval, meist scharf begrenzt, einer, zwei, häufig eine große Zahl, oft bleiben diese Hohlräume kleine Löcher, oft füllt ein einziger den ganzen Kolben bis auf eine dünne Rindenschicht aus. Unterdessen haben sich nach Eimer die Kolben durch den Druck im Eileiter meist abgeplattet und früher oder später ist ihre Substanz, die zuerst homogen war wie die Faser, körnig geworden, ihre körnige Masse setzt sich oft weit hinein in die Faser fort; man trifft aber auch Fasern, welche unabhängig vom Kolben dieselbe körnige Beschaffenheit zeigen. Alles beweist, daß die Kolben ein und desselben Ursprungs mit den Fasern sind. Die Kolben sind oft

deutlich von einer feinen Haut umgeben und diese Haut ist dann in zahlreichen Fällen auf die Fasern zu verfolgen.

Die Fasern zeigen wie die Kolben große Verschiedenheiten in der Dicke, gewöhnlich werden sie von 0,005 mm Durchmesser angetroffen bis herab zu sehr großer Feinheit. Sie haben ganz den gelblich-weißen Glanz und das Aussehen von elastischen Fasern und Eimer teilt dieselben denn auch dem elastischen Gewebe zu. Die Schalenhaut der lebendgebärenden Formen ist im Gegensatz hierzu nur eine dünne durchsichtige Membran mit nur wenigen feinen geschwungenen Fasern.

Über dieser fibrösen Schalenhaut wird dann noch mehr oder weniger stark eine Kalkschale ausgebildet, deren Ablagerung der Anlage der Kalkschale der Schildkröten, Krokodile und Vögel entspricht.

Weitere Eihüllen werden im Eileiter der einheimischen Eidechsen und Schlangen nicht ausgebildet. Von einer Eiweißschicht — wie bei Vögeln, Schildkröten etc. — ist, wie schon Rathke 1854 erkannt hat, hier nicht die Rede.

Entstehung der Fasern.

Also, wie erwähnt, ist der Bau der Schalenhaut der einheimischen Reptilien vor allem von Zauneidechse und Ringelnatter bekannt, nicht aber die Art ihrer Entstehung. Da mir nun daran lag möglichst genau bekannte Formen zu untersuchen, habe ich mich bei dem Versuch einer Analyse der Schalenbildung im wesentlichen auf Eidechse und Ringelnatter beschränkt.

Im Mai 1919 seziierte ich eine Eidechse, deren Eier sich teilweise noch auf der Wanderung durch die Tube zum Uterus befanden. Durch Sektion in etwa zwölfstündigen Intervallen erhielt ich dann von einer Reihe von Individuen Eileitereier in allen Stadien des Eihüllenbildungsprozesses. Eier, die am 25. und 26. Mai dem Eileiter entnommen wurden, zeigten schon eine stark entwickelte Schale, während am 23. Mai die Schalenbildung eben einsetzte.

Der ganze Vorgang der Eihüllenbildung und Wanderung der Eier durch den Eileiter geht nun nach meinen Beobachtungen etwa folgendermaßen vor sich: Die Eileitereier, auch solche, die noch in der Tube stecken, also den Uterus noch nicht erreicht haben — der Eileiter der Eidechsen und Schlangen zerfällt ja bekanntlich in Trichter mit Tube, in Uterus und Vagina — sind größer als die runden Ovarialeier und zeigen schon die typische längliche Eiform der Reptilieneier. (Ihr Gewicht ist von etwa 0,2 g auf 0,3 g gestiegen.) Der Eidotter ist — anscheinend durch Flüssigkeitsaufnahme — dünnflüssiger geworden. Dieser Vorgang ist ebenso wie der der Schalenbildung von der Befruchtung unabhängig.

Die Schleimzellen der Tube lösen sich bei der Wanderung der Eier oft in großem Maßstabe los, infolge des starken Drucks, den die Eier auf die Eileiterwände ausüben, da sie meist quer im Eileiter

orientiert sind und daher die Eileiterwände außerordentlich auseinanderziehen und anspannen.

Im Uterus wird die fibröse Eischale gebildet und zwar in der Weise, daß die tubulösen Drüsen der Uteruswände ihr Sekret im Stadium der sogen. Prosekretgranula in dichten Massen ausstoßen. Im Anfang findet man diese Sekretgranula ungeordnet zwischen Eidotter und Eileiterwandung, dann ändert sich das Aussehen. Die durcheinander gemengten Sekretkörnchen finden sich mehr oder weniger zu Reihen angeordnet und sind durch eine klebrig kolloidale Masse in dieser Weise verbunden. Die Granula verschwinden mehr und mehr und wandeln sich in jene klebrig kolloidale Masse um. Auf diese Weise entstehen Fäden, die dann aus einem weichen Zustand in den starren elastischen der fertigen Fasern übergehen.

Während die ersten Stadien dieses Prozesses direkt im Präparat festgehalten werden konnten, ist der eigentliche Vorgang der Umwandlung der festen körnigen Sekretgranula in eine klebrig flüssige Masse und aus dieser in die fertigen elastischen Fasern aus verschiedenen Beobachtungen zu erschließen.

Einmal besitze ich ein Präparat, bei dem der Vorgang der Faserbildung in einer Falte der Eileiterwände vor sich ging. „Hier sieht man an den Uteruswänden reichlich ausgestoßene Sekretgranula in noch ungeordnetem Zustand, gegen das Lumen des Eileiters selber werden die Körnchen durch eine kolloidale Niederschlagsmembran abgegrenzt, die parallel den Eileiterwänden ausgebildet, anscheinend durch das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit entstanden und entsprechend ihrem Verlauf angeordnet zu sein erscheint. In der Mitte des Lumens sieht man zahlreiche Fasern in gleicher Richtung parallel angeordnet, die ebenfalls jener Strömungsrichtung der Fixierungsflüssigkeit zu folgen scheinen“. (Giersberg.)

Daraus ergibt sich meiner Ansicht nach folgendes: Die Niederschlagsmembran, welche die Granula abgrenzt und offensichtlich aus ihnen hervorgegangen ist, kann nur aus einer flüssig-kolloidalen Masse entstanden sein und dürfte einen Übergang zur Faserbildung darstellen, da sich die fertige Faser mikrochemisch ihr gleich verhält.

Ferner ergeben sich bei Betrachtung der Natur der schon erwähnten kolbenartigen Endungen der Fasern Belege für unsere Ansicht. Dabei kommt folgendes in Betracht: Die kleinen Kolben sind in Aufbau und Aussehen von den Fasern nicht unterschieden, die größeren bestehen zwar noch aus derselben Substanz, indes befinden sich Hohlräume in ihnen (s. Abb. 1), während die ganz großen innen von einer körnigen Masse erfüllt sind, die sich mitunter noch auf die Fasern fortsetzt. Kolben und Fasern sind dann aber von einem homogenen Häutchen umgeben.

Entgegen der bisherigen Annahme, welche die Kolben als Differenzierungen der Fasern auffaßt, läßt sich leicht feststellen, daß die



Abb. 1.

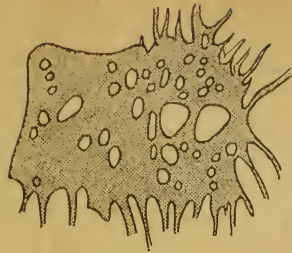


Abb. 2.

Abb. 1. Kolben der Ringelnattereischale.

Abb. 2. Gefensterte Membran (vereinfacht nach Stöhr).

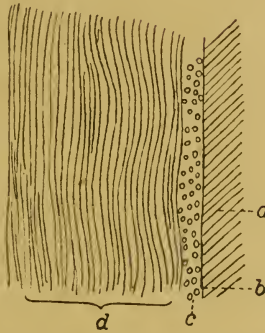


Abb. 3. Querschnitt durch die fibröse Eidechsen-eischale. *a*, Dotter. *b*, Dotterhaut. *c*, longitudinale Fasern. *d*, cirkuläre Fasern.



Abb. 4. Fasern der Vogeleischalenhaut im Entstehen. *a*, Kolbenförmige Enden mit und ohne Vakuolen. *b*, Fäden und Fasern mit Flüssigkeits-Einschlüssen. *c*, Durch Fixierung wabig strukturierte Faser. *d*, Durch Zug sehr fein ausgezogene Schleimfäden. *e*, Normal ausgebildete fertige straffe Faser.

Körnung der großen Kolben sich sowohl färberisch als mikrochemisch wie die Sekretgranula der Uterusdrüsen verhält, während die fertigen Fasern sich wesentlich davon unterscheiden.

Vergleichen wir nun unsere Befunde über die Bildung der Eidechsenfasern damit, so läßt sich kaum zweifeln, daß diese körnige Masse der großen Kolben lediglich nicht umgewandelte Sekretgranula darstellt. Das sie umgebende feine Häutchen — welches der Niederschlagsmembran in dem einen Präparat entspricht — besteht mikrochemisch aus derselben Substanz wie die Fasern und muß als das Umwandlungsprodukt der Granula aufgefaßt werden, welches seinerseits nunmehr die innere Sekretmasse vor dem Umwandlungsprozeß abschloß und bewahrte. „Dabei zeigt dieses kolloidale Häutchen, daß aus derselben Substanz unter verschiedenen Umständen verschiedene Gebilde entstehen können, denn daß sowohl Häutchen wie Fasern Umwandlungsprodukte der Sekretgranula sind, ist nach den bisherigen Darstellungen nicht zu zweifeln.“ Die Hohlräume in den mittleren Kolben, die ganz das Aussehen wie Flüssigkeitsvakuolen haben, zeigen schließlich, daß der Umwandlungsprozeß in die endgültige Masse mit einer Flüssigkeitsabgabe verbunden ist. „Eine Umwandlung der konsistenten, im Präparat eckig kantigen Sekretgranula durch Flüssigkeitsabgabe aber in eine Faser ist undenkbar und nur durch Dazwischenschalten einer flüssigen Phase zu erklären.“

Im einzelnen wird dies wohl in derselben Weise von statten gehen, wie ich dies bei der Vogeleifaserhaut kürzlich beobachten konnte, daß nämlich die Sekretgranula durch Quellung in Tröpfchen übergehen und diese dann zu Fäden sich differenzieren. Hierbei konnte ich dann auch den Prozeß der Entquellung, den Übergang der klebrigen flüssigkeitdurchtränkten Fäden in die straffen Fasern der ausgebildeten Schalenhaut im einzelnen genauer verfolgen, worauf ich noch zu sprechen kommen werde (s. Abb. 4).

Wir kommen also ohne weiteres zu folgender Erklärung der Genese der Eischalenfaser. „Die Sekretgranula wandeln sich durch Quellung unter Wasseraufnahme in eine flüssigkolloidale Masse um. Diese Masse kann sich, wie die Kolben zeigen, unter Abgabe von Flüssigkeit, also Entquellung je nach den Verhältnissen in ein kolloidales Häutchen oder in die Faser umwandeln, ein Vorgang, der als Gerinnungsvorgang zu betrachten ist.“

Fraglich ist jetzt nur noch, durch welche Umstände es bedingt ist, daß einmal die Membran, das andere Mal eine Faser entsteht, doch davon später.

Fest steht vor allem auch folgendes: Die Bildung der Fasern der Schalenhaut der Reptilien- (und Vogel-)eier ist eine reine Sekretbildung und dem formativen Einfluß lebender Zellen, wie ihre Histogenese zeigt, gänzlich entzogen. Trotzdem entsteht eine Faser, die sowohl in ihrem Aussehen, wie in

ihrem chemischen Verhalten, als auch in Einzelheiten der Entstehung außerordentlich an die elastischen Fasern der Wirbeltiere erinnert, bei denen man im allgemeinen nur eine Entstehung innerhalb von Zellen beobachtet hat, und die man daher meist nur unter dem formativen Einfluß lebenden Protoplasmas als entstanden sich hat vorstellen können.“

Diese Ähnlichkeit der Fasern der Reptilieneischale mit elastischen Fasern ist recht bedeutend, und da sich auch in der Art ihrer Entstehung viele Anknüpfungs- und Vergleichspunkte finden lassen, habe ich die bei der Untersuchung der Genese der Reptilieneifasern gewonnenen Resultate und Anschauungen auf die Genese der elastischen Fasern der Wirbeltiere auszudehnen gesucht.

Die Übereinstimmung der Eidechseneifasern mit elastischem Bindegewebe.

Eine Übereinstimmung der Eidechseneifasern mit den Fasern des elastischen Bindegewebes zeigt sich einmal in ihrer chemischen Zusammensetzung, die in beiden Fällen durchaus die gleichen Bestandteile in demselben Prozentgehalt von C,N,H,O aufweist, dann in ihrem mikrochemischen Verhalten, nämlich ihrer großen Widerstandsfähigkeit gegen Kalilauge sowie in ihrer elektiven Färbbarkeit mit Orcein und Resorcin-Fuchsin. Auch ihr optisches Verhalten ist das gleiche, der einzige Unterschied liegt in der noch größeren Widerstandsfähigkeit der Reptilieneifasern gegen Kalilauge und konzentrierte Säuren, ihrer etwas geringeren Elastizität sowie in ihrer Unverdaulichkeit in Trypsin.

In ihrer Entwicklung lassen sich gleichfalls mancherlei Vergleichspunkte finden.

Nun ist freilich die Entwicklung der elastischen Fasern noch nicht in allen Punkten sicher festgestellt, dennoch ergeben sich, namentlich aus den Untersuchungen Gardner's und anderer eine Reihe sicher beobachteter Tatsachen, welche sich ungezwungen mit der von uns abgeleiteten Bildung der Reptilieneifaser in Einklang bringen lassen.

Nach Gardner entstehen die elastischen Fasern aus feinen Körnchen, welche perlschnurartig aneinandergereiht miteinander verschmelzen und dadurch Fäden und schließlich die elastischen Fasern bilden, „so kann man innerhalb des Zellplasmas feine Körnchen konstatieren, die ebenso blau gefärbt erscheinen, wie die fertigen elastischen Fasern. Dieselben erfüllen das Zellplasma entweder ganz regellos oder gruppieren sich zu geordneten Reihen nach Art von Perlenschnüren . . . ungefähr in der Mitte der Verbindungsstelle zweier benachbarter Zellen ordnen sich die Körnchen bloß zu einer, seltener zu 2—3 Reihen, sie stoßen an Körnchen, die dem Ausläufer einer benachbarten Zelle entlang hinziehen und konfluieren mit diesen zu einem äußerst feinen Fädchen, welches im gleichen Schritt mit der Apposition neuer Körn-

chen, von der einen sowie von der andern Seite immer weiter und weiter in die Länge wächst“. (Gardner.)

Ebenso sprechen sich Deutschmann 1873, Ranvier 1864, Gerlach 1878, Hansen 1896, Teuffel 1902 darüber aus, daß das Elastin in Form größerer oder feinerer Körnchen von den Zellen abgesondert, bezw. gebildet wird, die dann erst zu einer Faser verschmelzen. Dabei verlegen die meisten Forscher diesen Prozeß in das Innere der Zellen, während ein Teil von ihnen die Ansicht vertritt, daß dieser Vorgang auch innerhalb der Grundsubstanz außerhalb der Bildungszellen vor sich geht.

Ganz allgemein sieht man also, daß bei der Bildung der elastischen Fasern der Wirbeltiere zuerst Granula auftreten, welche sich dann zu Fäden aneinanderreihen und schließlich sich in die fertigen Fasern umwandeln, indem sie miteinander verschmelzen, nach Gardner „konfluieren“. Alles Vorgänge, wie wir sie bei Entstehung der elastischen Fasern der Eischale der Reptilieneier beobachtet bezw. erschlossen haben.

Eine weitere Erscheinung die sehr für eine Wesensgleichheit von elastischen Fasern und Reptilieneifasern spricht, ist das Auftreten der sogen. gefensterten Membranen, der elastischen Häute der Wirbeltiere. Es sind dies teils strukturlose teils feinstreifige Massen aus elastischer Substanz, die von mehr oder minder großen Löchern durchbrochen sind. Nach der bisherigen Annahme sind sie nachträglich aus der Verschmelzung elastischer Fasern hervorgegangen. Meiner Ansicht nach liegen hier Gebilde vor, die ganz in Analogie zu den Kolben der Reptilieneifasern zu setzen sind. Wir finden prinzipiell den gleichen Bau beider Gebilde, Erstarrung unter Flüssigkeitsabgabe durch Entquellung, was sich in den Vakuolen der Kolben, den Löchern der gefensterten Membranen kundgibt, wobei die Struktur der Masse mehr oder weniger homogen ist, ein Zeichen, daß die Ausbildung der Faserstruktur keine der elastischen Substanz inhärente Form, sondern durch äußere Kräfte bedingt ist. Diese äußeren Kräfte sind aber wohl in beiden Fällen die gleichen, da wir einmal eine weitgehende Übereinstimmung des Ausgangsmaterials (Elastin) und zweitens eine ebensolche Übereinstimmung der fertigen Struktur wiederfinden (Abbildung 1 u. 2).

Über die Entstehung der Bindegewebsfasern.

Kann man wohl aus allen diesen Vergleichspunkten den Schluß ziehen, daß die elastischen Fasern der Wirbeltiere ähnlichen Kräften ihren Ursprung verdanken, wie die Fasern der Reptilieneischale, so bleibt doch noch die Frage offen, worin diese Kräfte zu suchen sind.

Damit kommen wir aber auf das alte Problem der Entstehung der Bindegewebsfasern. Über deren Entstehung herrscht nun bisher noch durchaus keine Klarheit. Während zwar die alte Streitfrage der intra- oder extrazellulären Entstehung wohl in dem Sinne gelöst zu

sein scheint, daß beide Entstehungsarten vorkommen können, stehen sich in der Grundfrage, ob die Entstehung der Fasern eine typisch vitale Tätigkeit der Zellen beanspruche oder aber aus physikalisch-chemischen Kräften heraus erklärbar sei, diese beiden Anschauungen gegenüber.

Am meisten hat sich wohl von Ebner für die physikalisch-chemische Natur der Fibrillenentstehung eingesetzt. Ihm gelang es, künstlich aus tierischem Schleim unter orientiertem Zug und Gerinnung in Alkohol Fibrillen zu erzeugen, welche Bindegewebsfibrillen sehr ähnlich waren. Wenn auch Bütschli Zweifel an der Fibrillennatur dieser künstlichen Gebilde geäußert hat und sie als Kantensichten von Wabenreihen deutete, so glaubt von Ebner doch an dem Fibrillencharakter seiner Fasern — nach erneuter Untersuchung — nicht zweifeln zu müssen.

Demgemäß ist also die Möglichkeit der Entstehung fibrillärer Strukturen aus kolloidalen Lösungen durch physikalisch-chemische Kräfte zum mindesten sehr wahrscheinlich gemacht worden.

Von Ebner hat dann noch übereinstimmend mit einer Reihe anderer Forscher Rollet, Merkel, von Kölliker, Schaffer, Laguesse, durch histologische Untersuchungen über die Genese kollagener Bindegewebsfibrillen seine Anschauungen zu stützen gewußt. Alle diese Forscher finden bei Bildung der kollagenen Fibrillen, daß zuerst eine formlose Masse von den Bildungszellen abgeschieden wird, die dann erst nachträglich durch eine Art „Prägung“ sich zu den fertigen Fasern herausdifferenziert, und suchen alle mehr oder weniger scharf ausgeprägt, diese Entstehung auf mechanische Ursachen, Zug und Druck unter chemischer Umwandlung zu erklären.

Ihnen gegenüber steht die Meves'sche Arbeit über die Entstehung der kollagenen Fibrillen bei Hühnerembryonen, der bekanntlich die Fibrillen aus Chondriokonten herleitet, die zuerst in der Zelle liegen, dann epizellulär werden und sich dort zu Fasern differenzieren. Man kann aber wie Biedermann 1914 sagt, nicht behaupten, daß Meves diesen Vorgang wirklich bewiesen hätte. Indes sind auch Zweifel an der Richtigkeit der oben erwähnten Arbeiten erhoben worden, so daß man zurzeit von einer endgültigen Klärung der Frage wohl noch nicht reden kann.

Aber selbst, wenn man die Bildung einer formlosen präkollagenen Masse unter nachträglicher Prägung der Fasern als bewiesen annimmt, so kann man daraus noch nicht ohne weiteres einen Beweis für die physikalisch-chemische Natur der Faserentstehung ableiten, da die formlose Interzellulärsbstanz als solche noch belebt sein könnte. Von Ebner sagt hierzu: „Ob man sich vorstellen darf, daß die leimgebenden Fibrillen aus der präkollagenen Substanz sich in der Weise ausscheiden wie dies beim Festwerden einer kolloidalen Flüssigkeit nach den Untersuchungen von Quincke durch Sönderung einer wasserarmen und einer wasserreichen Lösung und weiterhin durch Aus-

scheidung fester Teile unter Mitwirkung von Oberflächenspannung an der Grenze der ungleichen Flüssigkeiten stattfindet, wobei orientierte Dilatationen für die Richtung der ausgeschiedenen festen Substanz in Form von Fibrillen bestimmend sind, muß dahingestellt bleiben. Man kann aber auch eine andere, mehr vitalistische Auffassung für wahrscheinlich halten, nämlich daß die ausgeschiedene Grundsubstanz das Präkollagen eine lebende Substanz ist . . . daß die Faserbildung unabhängig von den Oberflächenspannungen rein durch die ererbte Selbstdifferenzierung lebender Substanz zustande komme.“

Wenn also auch meiner Ansicht nach die erste Erklärung der physikalisch-chemischen Natur der Faserbildung hier die weitaus wahrscheinlichere ist, so läßt sich doch wohl durch histologische Untersuchungen in diesem Falle keine endgültige Entscheidung treffen.

Alle jene Untersuchungen nun, sowohl die der künstlichen Erzeugung von Fibrillen wie auch die histologischen Arbeiten über die Fibrillengenese, sind an kollagenen Bindegewebsfibrillen gemacht worden, die ja auch infolge ihrer häufigen Entstehung in der Interzellulärsubstanz sich besonders dazu zu eignen scheinen, bezw. sind sie doch in Beziehung zu diesen gesetzt worden. Auch für die Entstehung der künstlichen Fibrillen bieten ja die leimgebenden Bindegewebsfibrillen die natürlichen Vergleichspunkte, da sie infolge ihrer typischen Doppelbrechung anzuzeigen scheinen, daß sie unter orientiertem Zug entstanden sind. „Optische Anisotropie entsteht ja durch eine bestimmte Lagerung kleinster Massenteilchen also durch orientierte Spannung sei es durch innere oder von außen her angreifende Kräfte. Daß sie durch letztere entstehen kann, ist durch zahlreiche Versuche sowie durch die von Ebner'schen Untersuchungen meiner Ansicht nach bewiesen. Doch wäre natürlich möglich, daß diese Anisotropie erst eine sekundäre nach Bildung der Fasern entstandene wäre.“ (Giersberg.)

Kann man nun infolge der angeführten histologischen Untersuchungen wohl den Schluß ziehen, daß die Erklärung der Entstehung der Bindegewebsfibrillen durch physikalisch-chemische Kräfte die wahrscheinlichere ist, so ist doch von einem Beweis nicht die Rede, es ist ja überhaupt fraglich, ob dieser durch histologische Untersuchungen allein geliefert werden kann. Es handelt sich also darum, einen andern Weg zu finden und die von Ebner'schen Untersuchungen bilden ja in dieser Hinsicht einen bedeutungsvollen Schritt, sie leiden jedoch an so vielen unnatürlichen Versuchsbedingungen als Einwirkung von Alkohol, daß man über mehr oder minder gewagte Analogieschlüsse nicht hinauskommt.

Eigene Untersuchungen.

Ich selbst bin nun, noch ehe ich die von Ebner'schen Untersuchungen kannte, aus der Erkenntnis heraus, daß die Bildung der Faser der Reptilieneischalenhaut ein reiner Sekretionsakt ist und mithin

— falls man nicht dem Drüsensekret selber vitale Eigenschaften zuschreiben will, — nur mechanisch, d. h. chemisch-physikalisch erklärbar ist, zu der Überzeugung gekommen, daß die Erzeugung solcher Faserstrukturen, zum mindesten die der elastischen Bindegewebsfasern, die ja den Fasern der Reptilieneischale so außerordentlich gleichen, ein auf Grund chemisch-physikalischer Bedingungen von statten gehender Prozeß sei, daß also der Vorgang der Faserbildung an sich kein vitales sondern ein chemisch-physikalisches Problem darstelle.

Weil also meiner Überzeugung nach der Vorgang der Faserbildung auch außerhalb des lebenden Körpers bei Anwesenheit der gleichen chemischen Stoffe vor sich gehen kann, suchte ich nach einer Möglichkeit annähernd solche Bedingungen zu schaffen, zumal ich hoffte, in der Faserbildung einen in etwas reversiblen Vorgang zu finden.

Bei einem Versuch, die Fasern durch Alkali aufzulösen und durch Neutralisation event. wieder Faserbildungen zu erzielen, ergab sich folgendes: werden die elastischen Fasern in schwacher Kalilauge gekocht, so bilden sich in ihrem Innern reihenförmig angeordnete Tröpfchen, die von homogener Substanz umhüllt sind. Durch Neutralisation verschwinden die Tröpfchen und die Fasern erscheinen wieder intakt.

Läßt man aber die Kalilauge länger einwirken, so spalten sich z. B. die dicken Fasern des Ochsennackenbandes in 2—6 Teilfasern, wobei man mitunter das Ablösen einer feinen Membran erkennen kann. Ob dies nur ein Ausdruck besonderer Spannungsdifferenzen ist oder anzuzeigen scheint, daß die breiten Ochsennackenbandfasern keine einheitlichen Gebilde sind, sondern sich aus feineren Fasern zusammensetzen, vermag ich nicht zu beurteilen.

Dabei ändert sich der Aggregatzustand der Fasermasse. Die Fasern werden weicher und weicher und lassen sich in diesem Zustand leicht in weitgehendem Maße auseinanderziehen und dehnen, wobei ihr Durchmesser sich naturgemäß stark verringert, doch ziehen sie sich bei Zusatz von Essigsäure also Neutralisation wieder zusammen und zeigen dadurch deutlich, daß sie lediglich durch Spannung gedehnte elastische Fasern darstellen, welche sich in einem bestimmten Quellungs-zustand befinden.

Verhindert man bei der Neutralisation durch Zug das Zusammenziehen der Fasern, so vermögen diese nicht mehr ihr altes Äußere zurückzugewinnen, sondern erstarren nunmehr zu dünnen 1—3 μ starken elastischen Fäserchen, die nunmehr ganz an die Fasern der Reptilieneischale erinnern, im übrigen aber nichts von ihren elastischen Eigenschaften verloren haben.

Bei weiterer Quellung durch Kalilauge geht die weichgewordene Fasermasse allmählich ganz in den klebrig kolloidal flüssigen Zustand über, wobei die Fäserchen vorerst noch als schleimige Fäden erhalten

bleiben, die aber nichts mehr von ihren elastischen Eigenschaften bewahrt haben.

In diesem Zustand kann man durch Zug beliebig neue 1—3 μ dicke Fäden aus der kolloidalen Substanz herausziehen. Bei Neutralisation unter Spannung erhärtet die Masse wieder, die Fäden, auch die künstlich gebildeten erstarren, ziehen sich anscheinend unter Entquellung, da sie etwas stärker lichtbrechend werden, ein wenig zusammen, werden straff und zeigen nunmehr ganz den Charakter der alten elastischen Fasern.

Doch man kann noch weiter gehen. Man kann schließlich die ganze Fasermasse durch Kalilauge derart zersetzen, daß eine körnig flockige Masse entsteht, die im wesentlichen aus kristalloider Substanz besteht, wie im Polarisationsmikroskop zu erkennen ist. „Setzt man vorsichtig 2—5% Essigsäure in Tropfen unter dem Deckglas hinzu, so wandelt sich die kristalloide Substanz unter Zusammenziehen in eine klebrige, fadenziehende, kolloidale Masse mit Körnchen und Kriställchen um. Überall dort, wo Zugspannung sich geltend macht, z. B. zwischen zwei Luftblasen, die auseinanderweichen, oder durch Zusammenziehen der kolloidalen Substanz, die an ihren Berührungspunkten am Glase festhaftet, entstehen schleimig klebrige Fäden, die noch teilweise mit Körnchen durchsetzt sind“. (Giersberg.)

Bei weiterem Zusatz von Essigsäure gehen diese Schleimfäden unter Einschmelzung der Körnchen und Volumenverminderung in den starren elastischen Zustand über, so daß an Stellen, an denen die Zugspannung sich besonders deutlich geltend macht, Fasern resultieren, die ganz an die ursprünglichen elastischen Fasern erinnern. An den übrigen Stellen geht die klebrig kolloidale Masse in den starren elastischen Zustand über, ohne daß sich hier deutliche Faserstrukturen differenzieren, nur erscheint die Masse mehr oder minder deutlich von Fäserchen durchsetzt, als Folge der vielfach auftretenden Zugspannung bei der Volumenabnahme der klebrigen Masse beim Übergang in den starren nicht mehr klebenden Zustand.

Läßt man dagegen den ganzen Vorgang im Reagenzglas vor sich gehen, wobei die Substanz in Wasser schwimmt, ohne mit dem Glas in Berührung zu kommen, so fehlen die orientierten Spannungsdifferenzen und es entstehen durchaus keine Fasern, sondern nur eine starre wabige, nicht mehr klebende Masse als Endprodukt.

„Wir sehen also, wie eine kolloidale Masse lediglich durch Zusatz von etwas Essigsäure in den starren festen Zustand übergeht und wie zugleich dort, wo Spannungsdifferenzen auftreten, sich Fasern differenzieren, die zum Teil ganz den Charakter zeigen wie die Fasern, aus denen sie hervorgegangen sind. Eine Faserbildung aus dem Material der elastischen Fasern lediglich durch Zusatz von

Säure und dem Auftreten orientierter Spannungsdifferenzen ist also möglich.“ (Giersberg.)¹⁾

Wie weit sich dabei die künstlich neu erzeugten Faserstrukturen chemisch von der ursprünglichen Fasermasse unterscheiden, vermag ich nicht zu sagen. Jedenfalls zeigen sie die gleiche Widerstandsfähigkeit gegen Kalilauge sowie dieselbe Färbbarkeit in Orcein und Resoreinfuchsin wie die natürlichen elastischen Fasern.

In derselben Weise wie beim Nackenband des Ochsens läßt sich auch die Reptilieneischale durch Kalilaugebehandlung in eine klebrig-kolloidale Masse und diese in eine körnig-kristalloide Substanz umwandeln. In derselben Weise läßt sich dann wieder durch Neutralisation die Umwandlung der körnig-kristalloiden Substanz in den klebrig-kolloidalen Zustand, wobei unter Zugspannung schleimige Fäden entstehen, und Erstarrung dieser Schleimfäden sowie der ganzen klebrigen Masse in den starren elastischen Zustand erzielen.

Der ganze Unterschied besteht eigentlich nur in der größeren Dicke der Nackenbandfasern des Ochsens, die dadurch sich rein äußerlich mehr von den künstlich gebildeten Fäserchen unterscheiden als die an Dicke mit diesen etwa übereinstimmende Eidechsenfaser. Aber dieser Unterschied ist erst sekundär erworben, denn auch die breiten elastischen Fasern des Ochsennackenbandes entstehen als ganz feine elastische Fäserchen und erreichen ihre Breite erst durch nachträgliches Dickenwachstum.

„Vergleichen wir nun unsern Befund mit dem, was wir bei der Eischalenbildung der Eidechse kennen gelernt haben.

Hier zuerst die kristalloide, flockig-körnige Masse — dort die Sekretgranula noch ungeordnet, wobei ich dahingestellt lassen will, wieweit etwa diese Granula kristallinischer Natur sind. Dann die Umwandlung in eine klebrig-kolloidale noch mit Körnern durchsetzte Substanz und die Bildung von klebrigen Fäden, die Körner an sich angereicht tragen — bei der Eidechse die Umwandlung der Sekretgranula in eine kolloidale Grundsubstanz, die die Granula teilweise noch zu Fäden anreicht.

Die Umwandlung der kolloidalen Masse unter Erhärten durch weiteren Zusatz von Säure und Faserbildung auf Grund von Spannungsdifferenzen — bei der Eidechse die Bildung von elastischen Fasern aus der kolloidalen Grundsubstanz.

Auf Grund dieser Analogien halte ich es für unzweifelhaft, daß die Bildung der Fasern der Eischalenhaut der Reptilien auf Grund von Zug- und Spannungsdifferenzen auf die erhärtende kolloidale Sekretmasse erfolgt.

Wie haben wir uns aber das Entstehen dieser Zugwirkung vor-

1) Ähnliche Versuche lassen sich auch mit einer Reihe anderer Kolloide machen, ich halte es aber für wichtig, daß es gerade mit der Substanz der elastischen Fasern gelingt. Es spricht das meiner Ansicht nach dafür, daß wir es hier mit einem reversiblen Prozeß zu tun haben, zum mindesten ist damit die Möglichkeit der Entstehung der elastischen Fasern auf solche Weise erwiesen.

zustellen. Ich meine die Tatsache, daß die Fasern der Eischalenhaut in parallelen Lagen um das Ei herum gewickelt sind, wobei man die natürlichen Enden nur in den äußersten Lagen der Schalenhaut auf findet (Abb. 3), sich die Fasern außerdem in so großen Stücken freilegen lassen, daß es sicher ist, daß jede Faser mehrfach um das Ei sich herumwickelt, wie Rathke es ausdrückt „dem Kokon der Seidenraupe“ gleich, die Beschaffenheit der natürlichen Enden der Fasern, der Kolben selbst, die wie ein Leimtröpfchen aussehen, aus dem man einen Leimfaden herauszieht, lassen für mich nur die Erklärung zu, daß die Kolben das noch an der Uteruswandung klebende zum Teil noch nicht umgewandelte Sekret darstellen, aus dem — wahrscheinlich durch Mitwirken des Dotters — unter Quellung eine kolloidale Masse entsteht, die nun durch die Rotation des Eis im Eileiter mechanisch in Fäden auseinandergezogen und um das Ei herumgelegt wird, wobei — wahrscheinlich wieder unter chemischer Beeinflussung — durch Entquellung die klebrigen Fäden in die elastischen Fasern der Schalenhaut übergehen.

Die ersten longitudinalen Faserreihen müßte man dann durch ein anfängliches Überschlagen des Eis in der Längsachse erklären, was vielleicht nicht mehr so unwahrscheinlich ist, da ich bei den Eiern vielfach gesehen habe, daß ihre Wanderungen durch den Eileiter anscheinend durch Überschlagen in dieser Längsachse vor sich geht, jedenfalls die Eier häufig quer statt längs im Eileiter orientiert sind.“

Wenn ich jetzt hier noch einmal auf die in dem Artikel „Eihüllenbildung der Vögel“*) angebahnte Erklärung der Entstehung der Vogeleifaserhaut eingehen darf, so hatten wir dort die gleichen Vorstufen der Faserbildung, also Ausstoßung der Sekretgranula, Quellung der Granula zu vorläufig noch isolierten Tröpfchen, sowie Umbildung dieser Tröpfchen zu anfangs klebrigen, mit Flüssigkeit durchtränkten Fäden — was sich bei Fixierung durch Flüssigkeitseinschlüsse, die oft reihenweise als Tröpfchen im Innern der Fasern sich finden lassen, mitunter auch eine künstliche Wabenstruktur erzeugen, kundgibt — angetroffen. In gleicher Weise lassen sich auch kolbenartige Enden der Fasern finden, die ganz an die Kolben der Reptilienfaserhaut erinnern. Alle diese Strukturen finden sich aber mehr oder weniger deutlich nur bei den in Bildung befindlichen noch im klebrig-schleimigen Zustand fixierten Fäden, in der fertigen straffen Faser der Vogeleschalenhaut sind sie kaum oder gar nicht mehr anzutreffen (Fig. 4), auch hat sich der Durchmesser der straffen Fasern durch den Wasserverlust entschieden verringert.

Erinnern wir uns daran, daß die Faserbildung teilweise noch im Uterus unter der schon ziemlich ausgebildeten Kalkschale noch vor sich geht, so ergibt sich auch hier die Erklärung, daß die Sekret-

*) Die betr. Arbeit erscheint aus techn. Gründen später.

granula durch die Filtration der — früher besprochenen — wässrigen Lösung ins Uterusei unter Wasseraufnahme in Tröpfchen, dann in eine kolloidale Masse übergehen, diese aber, da sie allenthalben um das Ei zusammenhängt, bei der folgenden Entquellung, wobei eine Volumenabnahme erfolgt, sich zusammenzieht und infolgedessen durch die allerseits auftretende Zugspannung sich zu den feinen Fasern der inneren Schalenhaut differenziert. Die gröberen Faserzüge der äußeren Schalenhaut, die noch bei der Wanderung des Eis durch den Eileiter hin entstanden sind, mögen durch die Bewegung des Eis selbst im wesentlichen sich gebildet haben.

„Was endlich die elastischen Fasern der Wirbeltiere angeht, so möchte ich aus der Tatsache, daß es gelingt mechanisch aus der durch Auflösung der elastischen Fasern entstandenen Substanz Faserbildungen zu erzielen, die den alten Fasern außerordentlich gleichen, auch hier den Schluß ziehen, daß die Faserbildung eine direkte Folge von Zug- und Druckwirkung auf eine kolloidale Masse und nachträgliche Entquellung sei, also ein mechanisch zu erklärendes Problem darstelle.

Wenn wir uns das gleiche Verhalten der elastischen Fasern mit den Fasern der Schalenhaut bei dem Auflösungs- und Neubildungsversuch vorstellen, andererseits die Analoga der natürlichen Entstehung beider uns vor Augen halten, die erste Anlage in Form von elastischen Körnern, die sich zu Fäden anreihen und konfluieren und dann zu elastischen Fasern erstarren, wobei die Entstehung der Eischalenfasern als Sekretionsvorgang festgestellt ist, so kann ich nicht umhin, die Bildung der elastischen Körner sowie die Faserentstehung der elastischen Bindegewebsfasern ebenfalls für einen Sekretionsakt der Zellen zu erklären, der im Innern des Körpers auf Grund physikalisch-chemischer Gesetze vor sich geht, der aber unter denselben Umständen außerhalb des Körpers zu den gleichen Bildungen Veranlassung geben würde.

Dabei möchte ich hier noch einmal kurz auf die gefensterten Membranen der Säugetiere eingehen, die ich schon mit den Kolben der Reptilieneischale verglichen habe.

Auch hier scheint mir die einfachste und ungezwungenste Erklärung dieser Gebilde, daß wir sie nicht als nachträglich durch Verschmelzung von elastischen Fasern entstanden uns vorstellen, sondern daß hier eine sezernierte elastische Grundsubstanz vorliegt, die bei der eintretenden chemischen Umsetzung, Quellung aus Körnchen, wie es Ranvier von solchen Membranen beschrieben hat, Umwandlung in den flüssig kolloidalen Zustand und nachfolgende Entquellung mit Flüssigkeitsabgabe nicht unter so orientierten Zug- und Druckwirkungen gestanden hat, daß aus ihr mechanisch Fasern sich hätten herausdifferenzieren können. Also eine Bildung die in vollkommene Analogie zu den Kolben der Reptilieneischale zu setzen wäre.

Wenn wir nun das, was wir über die Bildung der kollagenen Fi-

brillen zusammengetragen haben, damit vergleichen, so scheint mir die vielfach beobachtete Ausbildung einer präkollagenen kolloidalen Substanz und nachträgliche Ausprägung der Fibrillen außerordentlich dafür zu sprechen, daß wir es hier mit einem ähnlichen Entquellungs- vorgang und Faserbildung infolge von Spannungsdifferenzen zu tun haben, nur daß hier die Spannungsdifferenzen bedeutend größere sein müssen, was sich durch die optische Anisotropie der Fibrillen kundgibt und event. hier noch an innere, der Substanz eigene Kräfte zu denken wäre.“ (Giersberg.)²⁾

Entstehung funktioneller Strukturen.

Daß sich mit unserer Erklärung die Entstehung funktioneller Strukturen gut in Einklang bringen läßt, liegt auf der Hand. Man hat sie sich bisher wohl stets durch die Erklärung W. Roux' verständlich gemacht, daß durch die trophische Reizwirkung des Gewebes bei Ausübung seiner Funktion, durch Aktivitätshypertrophie die in Richtung der Reizwirkung gelegenen Fasern gestärkt, die übrigen durch Fehlen dieser Reizwirkung durch Inaktivitätsatrophie geschwächt und beseitigt werden, so daß schließlich nur die funktionelle Struktur bildenden Fasern übrig bleiben; bezw. wenn das Organ schon zu einer Zeit trophisch beeinflußt wird, in der die Zellen „noch nicht normal differenziert sind, so wird das Wachstum der Bildungszellen von vornherein in die Richtung der Funktion gelenkt und es entsteht eine wunderbare zweckmäßige Identität der Wachstums- und Spannungstrajektorien, welche dem Organ die seiner Bedeutung entsprechende Struktur verleiht.“ (W. Roux.)

„Man kann sich aber auch, wenigstens in diesem letzten Falle, die Identität der Wachstums- und Spannungstrajektorien mehr mechanisch erklären, daß eben die Bindegewebsfasern infolge der Spannungsdifferenzen entstehen und daher auch in ihrem Verlaufe angeordnet sind.

Für letztere Erklärung sprechen vor allem das Vorhandensein typisch funktioneller Faserstrukturen in zellenlosen Cuticularegebilden wie dem Panzer von Arthropoden, dem Mantelgewebe der Tunicaten und der Cuticula vieler Würmer, dann aber auch die Entstehung der Fasern der Eischalenhaut sowie die der Bindegewebsfasern in der Interzellulärsubstanz. In allen diesen Fällen scheint die fibrilläre Differenzierung ganz unabhängig von den Bindegewebszellen „innerhalb einer zunächst nicht fibrillären kolloidalen Masse erfolgt, und zwar unter dem Einfluß von Kräften (Zug und Druck), welche auf diese direkt wirken.“ („von Ebner“, Giersberg.)³⁾

2) Neuerdings hat Biedermann 1917 die Bildung anisotroper Fibrillen als Kristallisationsvorgang zu deuten gesucht.

3) Auch wenn sich — im Gegensatz zur Bildung der elastischen Faser — die Bildung anisotroper Fibrillen als Kristallisationsvorgang erweisen sollte, glaube ich doch, daß für die Richtung, in welcher sich die Fibrillen anlegen, äußere Zug- und Druckkräfte mechanisch maßgebend sind.

So sehr ich nun die Berechtigung der Roux'schen Erklärung für zellenhaltige Gewebe und Organe anerkenne, so bleibt für mich doch in den Fällen des Vorhandenseins typisch funktionell gerichteter Fibrillen in zellenlosen Gebilden, sowie in der analysierten Entstehung der Reptilieneifaser nur meine Erklärung als mögliche Ursache übrig, und mir scheint aus den mancherlei Vergleichspunkten, welche die Bindegewebsfibrillen und elastischen Fasern in ihrer Entstehung zu den Eidechsenefasern bieten „als ob der Vorgang der Faser- und Fibrillenbildung in sehr weitgehendem Maße kein vitaler Vorgang an sich, sondern eine Folge mechanischer Kräfte und zwar Spannungsdifferenzen Zug und Druck und chemisch physikalische Umsetzungen auf gewisse Zellprodukte sei. Ein Vorgang, der also auch bei der Anwesenheit derselben Substanzen und dem Einwirken derselben mechanischen Kräfte außerhalb des Körpers vor sich gehen könnte.“⁴⁾

Das vitale Problem, das dennoch übrig bliebe, wäre dann nicht die Faserbildung als solche, sondern die Bildung der entsprechenden Stoffwechselprodukte sowie die gesetzmäßige Einwirkung mechanischer Kräfte, aus deren Zusammentreffen dann die Faser als ein „geformtes Sekret“ resultiert.

Anhangsweise möchte ich hier noch ganz kurz ein Problem behandeln, welches merkwürdigerweise noch gar nicht beachtet worden ist. Es ist dies die Frage: Werden die Eier im Eileiter der Reptilien ernährt bzw. sondert der Eileiter Nährsubstanzen ab, die ins fertige Ei noch hineinbezogen werden? Hierbei fallen von vornherein die Schildkröten und Krokodile weg, da bei ihnen deutlich eine starke Eiweißschicht produziert wird, die sich um den Eidotter ablagert.

Anders dagegen steht es mit den Eidechsen und Schlangen. R. Hertwig 1906 sagt hierzu (in Waldeyer Geschlechtszellen aus O. Hertwig's Handbuch): „Bei Eidechsen und Schlangen liegt die Schale dem Chorion direkt auf; es fehlt eine ernährende Eiweißschicht. Gleichwohl findet in manchen Fällen — ob in allen ist fraglich — eine Ernährung des Eis durch die Schale hindurch statt, wahrscheinlich, indem das Eiweiß, welches von den Wandungen des Uterus stammt, sofort vom Ei aufgenommen wird. (Leuckart.) Sarasin fand, daß das Ei von *Lacerta agilis* nach Abzug der Schale in der Zeit vom Eintritt in den Eileiter bis zur Geburt ein Drittel seines Gewichts zunimmt. Reichlichere Ausscheidung von Eiweiß führt bei vielen Reptilien (Krokodilen, Schildkröten) zur Bildung einer besonderen Eiweißschicht, zwischen Chorion und Schalenhaut,“ und ferner „es liegt daher nahe anzunehmen, daß die Eiweißschicht, welche man bei Krokodilen, Schildkröten und . . . Vögeln zwischen Schale und

4) Womit nicht gesagt werden soll, daß alle Faserstrukturen in ihrer Entstehung dem beschriebenen Modus, wie ich ihn für die Eidechsenefaser und die elastische Bindegewebsfaser annehme, folgen müßten.

Chorion . . . des Eis findet, sich auf die Nährflüssigkeit zurückführen läßt, welche zur Ernährung des Embryos bei Lepidosauriern durch die fibröse Schale hin abgeschieden wird. Da die Lepidosaurier ihre Eier im allgemeinen länger im Mutterleibe behalten, kann hier die Eiweißausscheidung eine kontinuierliche und allmähliche sein, bei der es zu keiner Anhäufung kommt, die Abscheidung muß dagegen eine energischere werden, wenn die Eier rascher den Eileiter und Uterus passieren. Das Ei kann das Nährmaterial nicht bewältigen und so bildet sich die Anhäufung in den inneren Lagen der Faserhaut aus.“

Hierzu ist zu sagen, daß diese Darlegung wohl sicher nicht in allen Punkten richtig ist. Jedenfalls vermag man nicht ohne weiteres die von Sarasin beobachtete Gewichtszunahme der Eier im Eileiter als einen Beweis dafür anzuführen, daß die Eier im Eileiter ernährt werden. Eine wesentlich größere Gewichts- und Größezunahme erfolgt nämlich — nach meinen Untersuchungen — noch nach Ablage der Eier und zweitens konnte ich zeigen, daß sich auch Eier, die nach ganz kurzem Aufenthalt im Uterus dem Eileiter entnommen wurden, zur normalen Aufzucht gebracht werden können. Die Nährsubstanzen, die also event. ins Ei eindringen, sind daher auf keinen Fall unumgänglich notwendig; es scheint mir aber überhaupt — und eine Reihe von mir angestellter Analysen bestätigt dies — als ob die Gewichtszunahme der Eier der Eidechsen und Schlangen sowohl in wie außerhalb des mütterlichen Körpers lediglich auf Quellungserscheinungen infolge oxydativer Wachstumsprozesse des Embryos zurückzuführen ist; eine Ausnahme hiervon machen nur einige ausländische Formen mit Bruternährung wie *Seps chalcides* u. a. Auch sind die ersten Wachstumserscheinungen noch nicht auf Wachstumsprozesse des Embryos mit dadurch bedingter Wasseraufnahme zurückzuführen. Im einzelnen geht der Prozeß der Eientwicklung nach meinen Untersuchungen etwa in folgender Weise vor sich.

„Sowie die runden Ovarialeier in den Eileiter kommen, verändert sich ihre Gestalt, die Eier werden länger und eiförmig, das Gewicht nimmt etwa um ein Drittel zu von 0,2 zu 0,3 g. Die Größe steigt von 0,8 : 0,7 cm auf 1,1 : 0,7 cm. Dies alles geht schon in den oberen Teilen des Eileiters vor sich, bevor noch das Ei in den Uterus, wo die Schalenausbildung vor sich geht, gekommen ist.“ (Giersberg.)

Da der Dotter während dieser Zeit dünnflüssiger geworden ist und der N-Gehalt der Eier — wenigstens nach meinen Analysen — sich nicht wesentlich gesteigert hat, dürfte es sich bei diesem sehr rasch verlaufenden Vorgang im wesentlichen nur um eine Flüssigkeitsaufnahme handeln. Im Uterus wird dann die Schale ausgebildet und es erfolgt zugleich eine ziemlich langsame Größen- und Gewichtszunahme. Während aber die erste Größezunahme von der Befruchtung unabhängig ist und an allen Eiern einsetzt, in gleicher Weise, wie dies bei dem in den oberen Teilen erfolgenden Wachstumsprozeß der Fall war, geht von einem gewissen Stadium an — bei

1,2:0,7 cm etwa und einem Gewicht von 0,35 g — der Vorgang der Größenzunahme nur noch bei den befruchteten Eiern weiter und zwar geht er Hand in Hand mit der Entwicklung des Embryos. Bei der Eiablage sind die befruchteten Eier etwa 1,2:0,9 cm groß und etwa 0,5 g schwer. Die dann noch einsetzende Größenzunahme der abgelegten Eier, die — soviel mir bekannt ist — in der Literatur noch gar nicht erwähnt ist, wenn ich von einer Angabe von Emmert und Hochstetter 1826 absehe, ist dann noch recht bedeutend. Dem Eileiter entnommene Eier wuchsen bis zu einer Größe von 2,1:1,5 cm an, erreichten also etwa das Dreifache des Volumens der eben abgelegten Eier. Normal abgelegte Eier erreichen nicht dieselbe Größe. Es hängt dies mit der stärkeren Ausbildung der Kalkschale zusammen, welche der übermäßigen Anspannung der Wände größeren Widerstand entgegengesetzt. Immerhin habe ich bei natürlich abgelegten Eiern innerhalb von 4 Wochen, während deren die Embryonalentwicklung noch nicht abgeschlossen war, eine Größenzunahme von 1,2:0,9 cm auf 1,6; 1,1 cm und eine Gewichtsvermehrung von 0,5 g auf 1,3 g beobachtet. Die Größenzunahme hängt also von der mehr oder weniger entwickelten Kalkschale und ihrem größeren oder kleineren Widerstand gegen Dehnung und wohl auch vom Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung ab.

Hierbei ist naturgemäß von einer Ernährung der Eier nicht die Rede, vielmehr der so zu sagen passive Charakter der Eiausdehnung infolge von Quellungsprozessen verursacht durch den sich entwickelnden Embryo deutlich ersichtlich. Dabei ist interessant, daß eine der natürlichen Entwicklung vollkommen analoge Entwicklungsreihe auch bei Eiern sich beobachten läßt, die aus dem Eileiter geschnitten, sich bis zum Ausschlüpfen der Jungen bringen lassen, selbst wenn der Aufenthalt im Uterus ein so kurzer war, so daß ihre Schale noch recht unentwickelt und zart erscheint.

Wenn wir die Veränderungen, die das Ei der Eidechsen und Schlangen auf seiner Wanderung durch den Eileiter durchmacht, mit ähnlichen Erscheinungen des Vogel- bzw. Schildkröteneis in Beziehung setzen wollen, so ergibt sich vielleicht ein Analogon zwischen der beim Vogel- und Schildkrötenei in Trichter und Tube durch Flüssigkeitsaufnahme einsetzenden Änderung der Eigenschaften des Eidotters — wie dies Coste schon beim Vogelei beobachtet hat — und der im wesentlichen gleichartigen Veränderung des Reptilieneis in Trichter und Tube, ebenfalls durch Flüssigkeitsaufnahme, wie wir sie kurz beschrieben haben.

Die im Uterus erfolgende Aufsaugung von Flüssigkeit und dadurch verursachte Größenzunahme der Eiweißausscheidung des Vogel- und Schildkröteneileiters gleichzusetzen und daher an einer Ernährung des Eis durch Nährflüssigkeiten zu denken, halte ich einmal deshalb für verkehrt, weil im Reptilieneileiter (Eidechsen und Schlangen) keine histologisch nachweisbaren Eiweißdrüsen vorhanden sind wie

im Eileiter der Schildkröten und Vögel, zum zweiten, weil anscheinend — nach meinen Analysen wenigstens — der Stickstoffgehalt der Uteruseier sich gar nicht oder jedenfalls nur in ganz unwesentlicher Art steigert, auch eine Aufzucht von Eileitereiern in feuchtem sterilem Sande in völlig normaler Weise möglich ist, selbst wenn die Eier nur ganz kurz im Eileiter verweilt haben.

„Viel eher als an die bei Vögeln und Schildkröten im Eiweißteil aus histologisch nachweisbaren Drüsen um das Ei vor Ausbildung der fibrösen Schale abgesonderte, ziemlich zähflüssige Eiweißschicht, wäre an die wässrige, allerdings auch noch Stickstoff enthaltende Flüssigkeit zu denken, die im Uterus der Vögel und Schildkröten ins Ei durch die Schalenhaut hinein diffundiert und das Eiweiß dünnflüssiger macht. Vielleicht ist dies tatsächlich ein analoger Vorgang und es würde sich damit wohl ergeben, daß das Wesentliche dieser nachträglich ins Ei hineindiffundierenden Lösung nicht der nur sehr geringe Eiweißgehalt — bei Vögeln — sondern nur das Eindringen einer für Abwicklung der Lebensprozesse notwendigen Flüssigkeit darstellen dürfte.“

Aus alledem ergibt sich wohl folgendes: „Das Wachsen der Eier im Eileiter ist einer Flüssigkeitsaufnahme an zwei verschiedenen Stellen zu verdanken. Die erste Flüssigkeitsanreicherung findet wohl in der Tube, jedenfalls vor Eintritt in den Uterus statt und ist ein rasch vor sich gehender Prozeß, der bei allen Eiern einsetzt.

Der zweite dagegen findet im Uterus statt und geht nur langsam und allmählich vor sich und zwar wachsen im allgemeinen nur die befruchteten Eier. Dieser Vorgang wäre dem Aufsaugungsprozeß wässriger Lösung ins Uterusei der Schildkröten und Vögel event. gleich zu setzen. Falls überhaupt Stickstoff dabei ins Ei hinein gebracht wird, ist er sehr geringfügig. Dies geht einmal daraus hervor, daß die Größenzunahme der Uteruseier in gleicher Weise an Eiern vor sich geht, die dem Eileiter entnommen werden, und daß diese sich bei vorsichtiger Behandlung bis zum vollkommen normalen Abschluß der Embryonalentwicklung bringen lassen, selbst wenn ihr Aufenthalt im Uterus sehr kurz war.

Die chemischen Analysen zeigen auch, daß von einer wesentlichen Anreicherung von Stickstoff nicht die Rede sein kann. Da nun sowohl die dem Eileiter entnommenen Eier als auch die natürlich abgelegten außerordentlich noch an Größe und Gewicht zunehmen, geht man wohl nicht fehl, wenn man das Wachstum der Eier im wesentlichen einem Quellvorgange zuschreibt, der infolge der Wachstumsprozesse des Embryos ausgelöst wird. Die Größenzunahme der Eier ist dabei recht bedeutend. Sie wird vor allem durch die mehr oder weniger stark entwickelte Kalkschale und ihrem größeren oder geringeren Dehnungswiderstand beschränkt.“

Literatur.

- Coste, M., Histoire du développement des corps organisés. Tome I. Paris 1847.
- Eimer, Th., Untersuchungen über die Eier der Reptilien. 1. u. 2. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 8. 1872.
- Giersberg, H., Über Physiologie und Histologie des Eileiters der Reptilien und Vögel; nebst einem Beitrag zur Fasergenese. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. im Druck.
- Hoffmann, Reptilien in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs Bd. 1, 2, 3, 1890.
- Landois, Die Eierschalen der Vögel in histologischer und genetischer Beziehung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 15, 1865.
- Lereboullet, A., Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques batraciens indigènes. Verhandl. d. K. Leop. Carol. Akad. d. Naturf. Bd. 15, Abt. I, Wien 1851.
- Leuckart, E., Artikel Zeugung in R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie Bd. 4, 1853.
- Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Saurier. Tübingen 1872.
- Nathusius, W. von, Über die Schale des Ringelnattereis und die Eischnüre der Schlangen der Batrachier und Lepid. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. 21, 1871.
- Rathke, W., Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1854.

Faserbildung.

- Biedermann, W., Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen in Winterstein's Handbuch der vergl. Physiol. Bd. 3, 1, 1914.
- Ebner, V. von, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen. Leipzig, Engelmann 1882.
- — Die Chorda dorsalis der niederen Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62, 1897.
- — Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen besonders im Zahnbein. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Math. nat. Klasse Abt. 3, Bd. 115, 1906.
- Gardner, M., Zur Frage über die Histogenese des elastischen Gewebes. Biol. Zentralbl. Bd. 17, 1897.
- Hansen, Fr. C., Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anz. Bd. 16, 1899.
- Meves, Fr., Über die Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes und über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 75, 1910.
- Ranvier, L., Traité technique d'Histologie. 1875.

Ein vollständiges Literaturverzeichnis findet sich in Winterstein, Handbuch der vergleichenden Physiologie Bd. 3, 1914, von Biedermann. Siehe auch Biedermann Pflügers Archiv 1917 (Bd. 167).

Einiges über die Lebensbedingungen der Forellenbrut im Freien.

Von Prof. Dr. Demoll und Dr. Wohlgemuth.

Mit 2 Abbildungen.

Seitdem die künstliche Befruchtung in der Forellenzucht eingeführt wurde, hat man in der künstlichen Aufzucht gewaltige Fortschritte gemacht, sodaß heute die Bedingungen, unter denen die Forellenbrut unter der Obhut des Menschen in der Zuchtanstalt heranwächst, gänzlich andere sind oder wenigstens zu sein scheinen als die, denen sie im Freien ausgesetzt ist. Die Resultate hierbei sind jedoch sehr befriedigend,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Giersberg H.

Artikel/Article: [Eihüllenbildung bei Reptilien, nebst einer Untersuchung über die Entstehung von Bindegewebsfasern und Faserstrukturen. 145-165](#)