AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU GÖTTINGEN.

BETRACHTUNGEN

ÜBER DIE

ENTWICKELUNG DES BINDEGEWEBES.

VON

FR. MERKEL.

Mit 39 Abbildungen auf den Tafeln 24/29.

Das Bindegewebe des ausgebildeten Körpers zeigt in seinem histologischen Bau allenthalben eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung, was es nahelegen musste, auch die Entwicklung für eine einheitliche zu halten; die Untersucher glaubten deshalb öfters, die Berechtigung zu haben, nur eine bestimmte Körperstelle oder ein bestimmtes Organ zu studieren und die gewonnenen Resultate zu verallgemeinern. Dies ist jedoch nicht ganz durchführbar, da immerhin jede Lokalität ihre Eigenart hat, welche sich nur bei fortschreitender Entwicklung mehr und mehr verwischt. Es schien deshalb angebracht zu sein, die Beobachtungen etwas weiter auszu dehnen, um eine grössere Übersicht zu gewinnen.

Mein Material bestand hauptsächlich in den Embryonen von Amphibien und Säugetieren, welche sich bezüglich der Bindegewebsentwicklung in gewisser Weise ergänzen, doch wurde nicht versäumt, auch Präparate von Fisch-¹⁾ und Vogel-embryonen zur Kontrolle herbeizuziehen. Geeignetes Material von Reptilien zu erlangen, war mir leider nicht möglich.

¹⁾ Ich bedauere sehr, dass mir ein so ausgezeichnetes und für das Studium der einschlägigen Verhältnisse geeignetes Material an Fischen, wie es Studnička (72) bearbeiten konnte, nicht zur Verfügung stand. Ich bezweifle nach der Darstellung und den Abbildungen dieses Gelehrten nicht, dass es ganz besonders geeignet sein müsste, meine im folgenden entwickelten Anschauungen zu stützen. Leider hat den genannten Gelehrten die Absicht, seine Anschauungen über das „Exoplasma“ breiter auszuführen, verhindert, seine Objekte nach allen Seiten hin auszunützen.

Was die angewandten Methoden anlangt, so waren dieselben ziemlich einfach.

Die Fixierung wurde zumeist in Zenkerscher oder Müllerscher Flüssigkeit vorgenommen; ein Zusatz von Formol zu letzterer schadet nichts, Formol allein aber alteriert die Struktur des jungen Bindegewebes an vielen Stellen durch starke Quellung so sehr, dass damit behandelte Stücke unbrauchbar sind. Auch nicht jede Chromverbindung ist zu empfehlen, so hat mir z. B. Lithion bichromicum ganz unbefriedigende Resultate gegeben. Für die Einbettung wurde vielfach Celloidin benützt, da Paraffin durch die unvermeidliche Schrumpfung die überaus zarten Strukturen der jüngsten Stadien so sehr angreift, dass man nicht immer sicher ist, ob nicht Täuschungen vorliegen. Leider ist aber trotz ihrer Mängel die Paraffinbehandlung oft genug nicht zu umgehen. Zuweilen musste auch zu feinen Rasiermesserschnitten ohne alle Einbettung gegriffen werden, um jeden Zweifel zu zerstreuen.

Für die Färbung wurden die verschiedensten Methoden versucht, um schliesslich bei einigen wenigen stehen zu bleiben. Am besten erwiesen sich mir ebenso wie anderen Untersuchern für die meisten Fälle die durch van Gieson, Hansen u. a. empfohlenen sauren roten Farbstoffe in Verbindung mit Pikrinsäure, wobei es ziemlich gleichgültig ist, welchen derselben man wählt; ebenso wie S. Fuchsin wirkt Ponceau, Rotviolett, S. Grenat. Ich benützte fast nur das letztere, seiner sehr bequemen Anwendungsweise wegen und wegen der angenehmen Färbung der Zellen, welche nicht strohgelb werden, sondern einen mehr bräunlichen Ton annehmen, der die Untersuchung sehr erleichtert. Eine Lösung von 1 ccm S. Grenat aus der Badischen Anilin- und Sodafabrik (in den achtziger Jahren bezogen) in 200 ccm Aqua destillata hält man sich, gegen Licht geschützt, in Vorrat, ebenso eine gesättigte

wässrige Lösung von Pikrinsäure. Unmittelbar vor dem Gebrauch mischt man sie zu gleichen Teilen. Der zu färbende Schnitt verbleibt in der Flüssigkeit nur etwa eine Minute und wird dann am besten direkt in Alkohol übertragen, in Celloidin eingebettete Schnitte in 96 prozentigen, aus Paraffin stammende in absoluten. Aus dem Alkohol kommen nach der Entwässerung erstere in Origanumöl, letztere in Xylol, dann werden sie in Balsam eingeschlossen. Besonders gute Resultate wurden mit einer Kombination der vorstehend beschriebenen Färbung mit der durch Eisenhämatoxylin erzielt, wie ähnliches schon von mehreren Seiten, zuletzt von v. Korff (31) empfohlen worden ist. Die Färbung mit dieser letzteren Methode kann sehr abgekürzt werden. Man lässt die Schnitte in der Beize, wie in der Farbe nur etwa eine halbe Stunde liegen, differenziert ganz kurze Zeit, bis sich in der Flüssigkeit die erste Farbstoffwolke zeigt und überträgt nach kurzem Waschen in die Pikrogrenatlösung. In ihr wird während der Rotfärbung die schwarze Farbe noch weiter ausgezogen, wobei man Sorge tragen muss, den richtigen Färbungsgrad nicht vorübergehen zu lassen. Dann überträgt man in Alkohol usw. Sind die Präparate gelungen, dann leistet die kombinierte Färbung für viele Feststellungen erheblich mehr, als jede einzelne von ihnen. Auch hält sich die so gerne verbleichende Rotfärbung weit besser, als wenn sie allein angewandt wird. Dass die in Rede stehende Färbung für Bindegewebe nicht ganz spezifisch ist, braucht nicht hervorgehoben zu werden, nachdem schon Hansen (22) darauf aufmerksam gemacht hat. Ich habe darauf auch keineswegs ausschlaggebenden Wert gelegt, es war mir im Gegenteil erwünscht, ausser den fertigen collagenen Gebilden auch die präcollagenen gefärbt zu erhalten. Eine Färbung mit Naphtolschwarz L 115 hat mir für viele Zwecke ebenfalls gute Dienste geleistet, ich wandte sie besonders gern für Darstellung der Basalmembranen an, welche durch sie

überaus scharf hervortreten. Auch für die Darstellung der Zellen leistet sie mehr als Pikrogrenat. Eine einprozentige Lösung von Naphtolschwarz, eine kalt gesättigte Lösung von Orange G. und eine ebensolche von Pikrinsäure werden in Vorrat gehalten; zum Gebrauch mischt man die Lösungen von Naphtolschwarz und Pikrinsäure zu gleichen Teilen und gibt auf ein Uhrschildchen davon 2—3 Tropfen der Orange-Lösung. In dieser Mischung belässt man die Schnitte etwa 10 Minuten, spült ganz kurz in Wasser ab und überträgt in 96⁰/₀ igen oder absoluten Alkohol. In diesem belässt man sie nur solange, bis sie sicher entwässert sind, da der Alkohol das Orange stark auszieht, und überträgt dann in Origanumöl oder Xylol und schliesslich in Balsam.

Für die Färbung von Gallerte und von manchen Membranbildungen leistet das Beste die Methode von Mallory (41), bei welcher, dem Rate von Mall (40) folgend, der Gehalt an Anilinblau verdoppelt wurde. Es wurde bei dieser Methode oft auf Anwendung der Rotfärbung verzichtet und nur die blaue Flüssigkeit benützt, welche durch ihre sehr grosse Färbekraft manches hervortreten lässt, was mit den anderen Methoden nicht in gleicher Klarheit hervortrat. Eine Färbung mit den von Heidenhain für Bindegewebe empfohlenen Chromotropen ist umständlich, hat mir aber nicht mehr geleistet wie die vorstehend beschriebenen.

I. Membrana terminans und Verwandtes.

In der ersten Zeit der Embryonalentwicklung existiert, wie bekannt, noch nichts, was histologisch dem späteren Bindegewebe irgendwie entspräche. Szily (73, S. 727) sagt: „Überall dort, wo in frühen Stadien die epithelialen Zellschichten

der embryonalen Organanlagen durch kleinere oder grössere Zwischenräume voneinander getrennt sind, kommt es zunächst zur Ausbildung feiner Interzellularbrücken bzw. von anastomosierenden Protoplasmafortsätzen. Ist der Spaltraum eng, so stellen diese Verbindungen nichts anderes dar, als protoplasmatische Zusammenhänge der gegenüberliegenden Zellen. In dem Masse, als sich der Spaltraum verbreitert, verlängern sich diese Fortsätze, bekommen zahlreiche Seitenäste und bilden auf diese Art ein Fasergerüst von höchst kompliziertem Bau.“ Wandern erst Mesenchymzellen in den Raum ein, dann treten diese nach Szily mit dem vorhandenen Gerüst in unmittelbare, protoplasmatische Verbindung.

Auch jetzt kann man von den ersten Spuren eines Bindegewebes noch nicht sprechen. Da diese bei Vogelembryonen, welche Szily benützte, weniger bequem zu untersuchen sind, wandte ich mich an Säugetiere. Man sieht bei ihnen die Mesenchymzellen bald sehr überhand nehmen, so dass wegen der Menge der vorhandenen Kerne, welche einen genaueren Einblick verhindern, im nächsten Stadium nicht überall tatsächlich festgestellt werden kann, ob die Netzstruktur erhalten bleibt. Sind aber in der Folge die Zellen wieder etwas auseinander gerückt, dann ist es nicht schwierig, das netzförmige Gefüge wieder zu beobachten (Fig. 30). Schon in dieser frühen Zeit erscheint als erstes Produkt der Bindegewebsentwicklung eine Membran, welche das Mesenchymnetz gegen andersartige Gewebe abgrenzt. Vor langen Jahren bereits beschrieb Hensen (27, 28) aus dieser Zeit die Bildung einer solchen, welche das äussere Keimblatt gegen das mittlere abgrenzt. „Während sich das mittlere Keimblatt von dem Epiblast löst — so sagt er (28, S. 364) —, bildet sich, dieser Loslösung von der Seite her folgend, und wie es scheint, damit Hand in Hand gehend, eine feine strukturlose Membran, die *Membrana prima*, aus, welche alsbald auch noch weiter seitlich, selbst über die Keimscheibe hinaus,

gefunden werden kann Dieselbe liegt in der Norm dem mittleren Keimblatt dicht an und ist so zart, dass man sehr genau untersuchen muss, um sie in dieser Lage zu erkennen.“ Bonnet (7) begegnet ihr an einem Hundeembryo kurz vor Bildung des ersten Urwirbelpaares und Spuler (68, S. 132) sagt, dass bei jungen Katzenembryonen das Ectoderm gegen das Mesenchym durch eine basale Schichte abgegrenzt sei. Ist die Entwicklung erst etwas weiter fortgeschritten, dann macht es so wenig Schwierigkeiten, sie wahrzunehmen, dass sie von vielen Seiten erwähnt wird. Schon Hensen war sich über die weite Verbreitung seiner *Membrana prima* klar; er lässt aus ihr hervorgehen: „Die erste Anlage der *Pia mater*, die *Membrana limitans retinae interna* und die erste Grundlage der *Chorioidea* (homogene Grundlamelle), die Hülle der embryonalen Linse und die äusserst feine Umhüllung der Labyrinthblase, ferner, wie man u. a. am Schwanz der Froschlärve sehr schön wahrnimmt, die Grenzlage der *Cutis*, während die *Cutis* selbst wie die *Pia mater* dadurch sich entwickeln, dass sich Zellen des *Cutisblattes* an die Membran anlegen und mit ihr innig verwachsen. Die *Tunicae propriae* der Drüsen des Epiblast dürften wohl kaum ohne Mitwirkung der Membran entstehen.“

Bonnet sagt in seinem Lehrbuch (8, S. 237) kurzweg, dass die *Membrana prima* die Vorläuferin der Innenschicht sämtlicher zwischen ectoblastischen Organen und dem Bindegewebe nachträglich auftretenden Grenzhäute ist.

Auffallenderweise hat weder Hensen noch Bonnet beachtet, dass auch zwischen Darmepithel und Mesenchym ganz die gleiche Membran auftritt, wie unter den Zellen des Ectoblasts, wo sie sich ebenso auf die Anhangsorgane erstreckt wie dort. Endlich machen auch die aus dem mittleren Keimblatt hervorgehenden epithelialen Gebilde keine Ausnahme, so dass man also sagen kann, unter allen Epithel-

schichten des embryonalen Körpers kommt es zur Ausbildung einer Grenzmembran, ob es sich um die Fläche einer Mucosa oder Serosa, um eine Drüse, um ein Gefäß, um die Linsenkapsel, die Descemetsche Haut oder um etwas anderes handelt.

Diese Grenzmembran erhält sich auch im ausgebildeten Körper nicht selten unverändert und ist dort selbstverständlich sehr wohl bekannt. Sie geht unter dem Namen Basalmembran oder Hyaloidea oder Vitrea, Glashaut; auch den Namen *Membrana propria* oder *Membrana limitans* hat man ihr mehrfach beigelegt. Alle diese Namen sind nur für ganz bestimmte Bildungen des erwachsenen Körpers eingeführt. Sie passen nicht auf die noch indifferente embryonale Anlage, und es würde nur Missverständnisse geben, wenn man einen davon für sie benützen wollte. Es wird daher nötig, eine neue, noch nach keiner Seite hin festgelegte Bezeichnung zu benützen, als welche ich vorschlage: *Grenzhaut*, *Membrana terminans*.

Wie bekannt, ist über die Herkunft und Bedeutung der im fertigen Körper zu beobachtenden Basal- und Glashäute so wenig eine Übereinstimmung erzielt, dass *Schuhberg* (64) noch im Jahre 1908 sagen kann, dass der histologische Begriff der „Basalmembran“ ein recht unklarer und unbestimmter sei und dass es nach seiner Meinung vielleicht am besten wäre, ihn ganz aus der histologischen Literatur zu streichen. In der Tat werden diese Membranen hier als ein Produkt des Bindegewebes, dort als eine Cuticularausscheidung der Epithelien aufgefasst, selbst eine Doppelentstehung aus beiden Quellen findet man für sie beschrieben. Man wird durch solche Unstimmigkeiten von selbst darauf hingeführt, den Dingen bis auf den ersten Anfang nachzugehen.

Bei der nahen Verbindung der *Terminans* mit den Epithelschichten versteht man sehr wohl die Geneigtheit, sie für ein

Produkt derselben zu halten. In der Tat möchte denn auch Hensen für seine Membrana prima annehmen, dass sie eine Ausscheidung ist, für welche er allein das äussere Keimblatt in Betracht zieht. Bonnet (8) sagt: Da zur Zeit des Auftretens der Membrana prima „der Mesoblast, noch aus einzelnen polymorphen Zellen bestehend, den Bau eines lockeren Mesenchyms zeigt, ist die Limitans prima als eine vom Epidermisblatt gelieferte Basalhaut zu betrachten.“ Ich kann mich dem nicht anschliessen, muss vielmehr die Membrana terminans, wie oben erwähnt, als ein Produkt des Mesenchyms ansehen, mit welcher Ansicht ich mich in Übereinstimmung mit v. Korff (31), auch mit Hansen (24, S. 649) befinde. Man wird sich einer solchen Anschauung kaum entziehen können, wenn man das Verhalten der Membran und ihre weitere Fortbildung berücksichtigt. Gleich von Anfang an zeigt sie die Farbreaktionen des collagenen Gewebes in der ausgesprochensten Weise und es kann für ihre Darstellung, wie erwähnt, besonders die Naphtolschwarz- oder Mallorymethode empfohlen werden, durch welche sie auf Querschnitten in einer scharf hervortretenden dunkelblauen Linie deutlich gemacht wird. Aber auch die Hansensche Färbung ist für sie sehr geeignet und Laguesse (35) hat mit ihr die Terminans an der Oberfläche der Milz von Acanthiasembryonen studiert und sich klar davon überzeugt, dass sie dem unterliegenden Bindegewebe und nicht dem darüber liegenden Epithel entstammt. Er sagt (S. 129) wörtlich: „Cette membrane appartient en propre à la couche cellulaire conjonctive sous-jacente et non à l'endothélium, car à ce stade et aux suivants elle lui adhère intimement partout, la suit dans son retrait, tandis qu'une fente la sépare souvent de l'endothélium soulève par l'effet des réactifs. Sur d'autres pièces où ce dernier avait complètement disparu, nous l'avons toujours retrouvée en place, et adhérente. D'autre part, elle est très nettement limitée extérieurement, souvent un peu estompée au contraire du côté

des cellules conjonctives, dont elle épouse toutes les inégalités de surface. Intimement reliée à ces dernières, elle nous paraît dès maintenant en être une différenciation superficielle.“ Ich habe dieser Beschreibung auch für die von mir untersuchten Objekte nichts hinzuzufügen.

Bei Amphibienlarven (Axolotl) beschreibt Schuberg (63) die fragliche Membran als eine Schichte, deren Entstehung mit dem Epithel nichts zu tun hat, welche vielmehr die erste Anlage des Coriums darstellt.

Von Bedeutung ist es, dass sich die Terminans ausser mit den erwähnten, für Darstellung des collagenen Gewebes geeigneten Farbreaktionen auch mit der Weigertschen Elastinmethode scharf und deutlich färben lässt. Man hat es in ihr also mit einer besonderen chemischen Modifikation des Bindegewebes zu tun, welche jedoch nicht allein steht, wovon unten noch mehr zu sagen sein wird.

Wie verhält sich die Terminans zu den Zellen des Bindegewebes? Dies ist eine Frage von besonders grosser Wichtigkeit. Hensen hat sie in sehr frühem Stadium isoliert und betont, dass sich zu keiner Zeit Kerne oder Zellen als Komponenten derselben erkennen liessen. Bonnet meint, dass der Mesoblast anfänglich in der Tat nicht aus Zellen bestünde, aus welchen man die Terminans ableiten könnte, weder als eine unmittelbare Ausscheidung, noch auch als eine direkte Umwandlung von solchen. Bei Amphibienlarven (Axolotl) beschreibt Schuberg (63) die Membran ebenfalls als zellenlos. Diese Zellenlosigkeit ist es ja gerade, was so viele Beobachter veranlasst hat, die Membran als eine Cuticularausscheidung der Epithelzellen zu deuten. Schuberg, der dies nicht tut, glaubt einen unmittelbaren Einfluss der Bindegewebszellen nicht entbehren zu können und da er an der Spitze der Schwanzflosse, an welcher er seine bezüglichen Untersuchungen anstellte, solche nur in deren Mitte fand, so nimmt er an, dass

diejenigen Zellenfortsätze, welche im rechten Winkel zur Terminans aufsteigend, dieselbe erreichen, sie zu bilden haben. Eine Begründung dieser Annahme kann ich in Schubergs Aufsatz nicht entdecken.

Noch weniger wie bei der embryonalen Terminans gelingt es natürlich an den Basalmembranen des ausgewachsenen Körpers Zellen zu entdecken. Die Korbzellen von Boll (5), welche bei Speicheldrüsen, der Tränendrüse, Brustdrüse zwischen der Membran und den Drüsenepithelien liegen, haben mit der ersteren durchaus nichts zu tun und man kann sich Unna und Renaut (53) anschliessen, wenn sie dieselben mit den myoepithelialen Zellen der Knäueldrüsen zusammenstellen und geneigt sind, sie als kontraktile Elemente zu betrachten. Nur Vincenzi (75) beschreibt von der Basalis Zellen und zwar an serösen Häuten, sagt jedoch nicht, ob sie in der Membran selbst liegen oder ihr nur aufgelagert sind. Man darf wohl schon nach Analogie mit allen anderen Stellen annehmen, dass letzteres der Fall ist, ausserdem sagt Bizzozero (4), welcher die Grenzmembran der Serosa zuerst gesehen hat, ausdrücklich, dass sie zellenlos sei, aber an die mit zahlreichen Bindegewebszellen versehene Substanz der Serosa anstiesse. Dass übrigens Vincenzi typische Bindegewebszellen vor sich gehabt hat, zeigen seine Abbildungen. Retterer (57), welcher die Grenzmembran der Haut von den Epithelzellen ableitet, glaubt in ihr hier und da eine sternförmige Zelle anzutreffen, deren Fortsätze mit dem Epithel anastomosieren.

Aus den bisherigen Ausführungen geht zweierlei mit Sicherheit hervor, erstens, dass die Terminans überall bindegewebiger Herkunft ist und zweitens, dass bei ihrer Entstehung und Weiterbildung niemals ein direkter Einfluss von Zellen des Bindegewebes nachweisbar ist.

Es widerstrebt natürlich gar manchem Fachgenossen eine Feststellung, durch welche eine grosse Anzahl von Gebilden,

welche man bisher unter sehr verschiedenen Gesichtspunkten zu betrachten gewohnt war, einheitlich zusammengefasst und dem ganz direkten Einfluss der Zellen entzogen wird. Man muss sich eben von der so fest eingewurzelten dogmatischen Auffassung frei machen, dass alles Heil von den Zellen kommt. Gerade hier bei den Bindesubstanzen gibt es zellenlose lebende, das heisst mit Stoffwechsel begabte, Materie, welche sich selbstständig fortzubilden vermag. Dies haben auch andere Beobachter sehr wohl gefühlt, einige auch ausgesprochen (vergl. Heidenhain, 25), die meisten aber haben es nicht über sich gewinnen können, den allgewaltigen Einfluss der Zelle zu verneinen und haben, um ihn zu retten, als Aushilfsmittel für gewisse Fälle den so schwankenden Begriff des Exoplasmas eingeführt.

Wenn schon bei der Entstehung der Membrana terminans kein Zweifel bestehen kann, dass sie dem Bindegewebe zuzurechnen ist, so wird dies im weiteren auch durch ihr Verhalten während ihrer Fortbildung erwiesen, welche allerdings je nach der Örtlichkeit eine recht verschiedene sein kann. Entweder erhält sie sich lange Zeit in ihrer ursprünglichen Beschaffenheit, oder sie verdickt sich in höherem oder geringerem Grade. Ihre chemische Natur ändert sich häufig und zwar manchmal schon frühzeitig, indem sie gegen die Einwirkung von Säuren und Alkalien widerstandsfähiger wird und mehr und mehr die Beschaffenheit des elastischen Gewebes annimmt. Morphologisch kann sich die Strukturlosigkeit der ersten Zeit erhalten oder die Membran kann eine fibrilläre Struktur annehmen, welche früher oder später auftritt, welche mehr oder weniger deutlich ist. Sie kann ferner von dem allmählich immer mächtiger sich ausbildenden benachbarten Bindegewebe assimiliert werden, so dass sie sich dann gar nicht mehr nachweisen lässt. Ob freilich nicht doch im postembryonalen Leben allenthalben eine äusserst feine strukturlose Oberflächenhaut

des Bindegewebes vorhanden ist, auch wenn man sie nicht ohne weiteres zu Gesicht bekommt, dies wäre erst noch im einzelnen mit empfindlichen Reaktionen zu prüfen. Wo man nach ihr gesucht hat, hat man sie meist auch gefunden. Soweit ich sehe, macht nur Krauss (33) bezüglich der Haut einiger Reptilien abweichende Angaben.

In ihrer ursprünglichen Dicke und Struktur verharzt die Terminans, wie man weiss, an vielen Stellen, so besonders unter den meisten Drüsenepithelien und in den serösen Membranen. Eine beträchtliche Verdickung erfährt sie in der sogenannten Glashaut der Haare, in den Membranen an beiden Oberflächen der Cornea oculi, in der Linsenkapsel.

Die Grenzhaut unter der Epidermis der Amphibienlarven verdickt sich ebenfalls schon frühzeitig beträchtlich; es wandern Zellen in sie ein, deren Fortsätze nur die unmittelbar an das Epithel angrenzende Schichte frei lassen. Wie Schuberg (63) genau schildert, wandeln sich die mit Zellen versehenen Teile der Terminans in der Folge zu Coriumgewebe um. Auch bei Säugern findet man an manchen Stellen, dass die ursprünglich dicke Terminans durch Eindringen der Fibrillierung von dem unterliegenden Bindegewebe aus sich mehr oder weniger verdünnt. Als Beispiel sei die Bowmansche Membran der Hornhaut erwähnt, welche mit den Jahren immer dünner wird, weil sich die Fibrillenbildung von der Hornhaut her immer tiefer in die früher homogen erscheinende Schichte hineinerstreckt. An der Grenzmembran der Haut im allgemeinen (Kromayer, 34) und an der Glashaut der Haare im besonderen (Stöhr, 69) beobachtet man gelegentlich das gleiche; das eine Mal bildet sie auf dem Durchschnitt ein breites Band, das andere Mal ist sie kaum nachweisbar, weil ihr fibrillärer Zerfall so weit gediehen ist, dass sie sich nur noch als schmaler Saum von dem umgebenden Bindegewebe abhebt. Ganz und gar in fibrilläres Bindegewebe umgewandelt finde ich die Ter-

minans öfters an der Oberfläche der Nabelschnur. So sieht man beispielsweise an der junger Schweinsembryonen die Grenzhaut deutlich, während sie später in dem gewöhnlichen Bindegewebe aufgeht. Auch die sog. *Membrana praeformativa* des Zahnes geht in der Zone der Korffschen Fasern völlig in dem ausgebildeten Dentin unter. v. Korff (31, S. 11) sagt von ihr: „Ihre Grundsubstanz setzt sich aus sehr feinen collagenen Fibrillen zusammen, welche aller Wahrscheinlichkeit nach von den embryonalen verästelten Bindegewebszellen des lockeren subepithelialen Bindegewebes (Mesoderm) gebildet werden und wahrscheinlich von den Protoplasmafortsätzen derselben aus nach dem Epithel (Ectoderm) laufen. Hier legen sich die Bindegewebsfibrillen zu der Grenzlage der Cutis, der Basalmembran, zu einem sehr zierlichen Geflecht von Fibrillen zusammen und bilden in ihrer Gesamtheit eine bindegebige Hülle um den ganzen Körper, welcher nur das Oberflächenepithel aufsitzt.“ Dieser glücklicherweise etwas hypothetisch gehaltenen Beschreibung kann ich mich in keiner Weise anschliessen. Aus meinen Ausführungen dürfte vielmehr hervorgehen, dass die Terminans als eine völlig amorphe Haut entsteht und dass die Fibrillierung, wenn sie auftritt, erst eine spätere Erwerbung ist.

Am Zahnkeim ist das Verhalten der Terminans auch in anderer Weise interessant. An einer Reihe verschieden alteriger Präparate lässt sich mit Leichtigkeit nachweisen, dass man in der *Membrana praeformativa* nur die Grenzhaut vor sich hat, welche das Corium allenthalben gegen die Epidermis abschliesst, was auch für v. Korff (31) nicht dem geringsten Zweifel unterliegt. Man sieht denn auch, dass die Membran durchaus nicht mit der Papille zu Ende ist, sondern um die Spitze der sie deckenden Epithelkappe umbiegt (Fig. 36), um an der äusseren Spitze des Schmelzorganes weiter zu gehen¹⁾. Erst höher oben,

¹⁾ Präparate der Zahnentwicklung, welche ich der Güte des Herrn Prof. v. Korff verdanke, zeigen dies in ausgezeichnete Weise.

wo an älteren Zahnsäckchen die Epithelzellen die verzweigte Gestalt des Schmelzorganes angenommen haben, wird es unklar, ob sie noch vorhanden ist oder nicht. Der Zahnkeim eignet sich auch sehr gut zum Vergleich mit einer dem Epithel entstammenden Cuticula. Eine solche findet man an der dem Schmelzorgan zugekehrten Seite der Schmelzzellen. Diese Membran färbt sich stets durchaus anders, wie die Basalmembran.

In den Fällen, in welchen die fibrilläre Umwandlung der Terminans begonnen hat, ist eine deutliche Grenze gegen das unterliegende Bindegewebe nicht mehr nachzuweisen. Die Beobachtungen von Laguesse (s. oben) tun dar, dass schon in sehr früher Zeit eine solche Abgrenzung vermisst werden kann.

Aber nicht nur durch Umwandlung in das gewöhnliche fibrilläre Bindegewebe kann die Terminans eine Veränderung erfahren, es tritt in ihr gelegentlich ganz selbständig eine Differenzierung in Fasern auf. Das am leichtesten zu beobachtende Beispiel dieser Art ist die Grenzhaut des Coriums bei Amphibienlarven. Betrachtet man dieselbe von der Fläche, dann sieht man die längst bekannte parallele Streifung, wobei sich die in verschiedenen Ebenen liegenden Streifen im rechten Winkel kreuzen, ganz ebenso, wie man es in den Lamellen der Hornhaut und in denen des Knochens findet. Die Membranae fenestratae der Arterien sind ganz in der gleichen Weise gebaut; eine weitere Analogie mit diesen ist noch darin zu sehen, dass sie von zahlreichen Löchern durchbohrt wird, durch welche, wie man ebenfalls längst weiss, Fortsätze der Epithelzellen hindurchtreten; es wäre eine dankenswerte Aufgabe, zu ergründen, ob auch die Löcher der Membr. fenestratae zum Durchtritt von irgendwelchen Gebilden benützt werden, was sehr wahrscheinlich ist. Dass auch strukturlos erscheinende Grenzhäute eine fibrilläre Struktur haben können, welche durch geeignete Behandlung sichtbar wird, hat besonders die Leipziger Schule nachzuweisen vermocht; so hat Rühle (60) in

der Grenzmembran der Nierenkanälchen, Spalteholz (66) in der der Lieberkühnschen Drüsen des Darmes, Flint (19) in der der Speicheldrüsen einen faserigen Bau aufdecken können. Nur an den Harnkanälchen sind die Fasern rings- und längsverlaufend angeordnet, in der Grenzhaut der Lieberkühnschen und Speicheldrüsen zeigen sie sich retikulär verzweigt. Dies ist nicht ohne Bedeutung, da daraus erhellt, dass die gekreuzte Richtung paralleler Faserzüge in den Basalmembranen nicht unter allen Umständen wiederkehren muss.

Dass die Grenzmembranen vielfach eine chemische Veränderung erleiden, ist durch mancherlei Beobachtungen unschwer nachzuweisen. Oben wurde schon auf die Eigentümlichkeit hingewiesen, dass manche derselben auf reine Bindegewebsfärbungen ebensogut reagieren, wie auf Elastinfärbungen. Es ist dies gewissermassen ein indifferenter Zustand, von dem aus die endgültige Ausbildung nach zwei Seiten hin erfolgen kann. Zwei Gegensätze dieser Art sind die Grenzhaut des Coriums der Amphibienlarven und die Innenhaut der Arterien. In ihrer Struktur sind beide ganz gleich, auch in ihren Reaktionen. In ausgebildetem Zustand aber ist die erstere reines Bindegewebe, die letztere ebenso rein elastisch. Die Grenzhaut des Coriums eines erwachsenen Frosches färbt sich mit Weigertscher Elastinfärbung nicht, die Innenhaut der Arterien ebensowenig mit den Färbemitteln des fibrillären Bindegewebes. Anders verhält sich die Terminans an der Haut des erwachsenen Menschen. Dort hat sie schon Biesiadcki (3) studiert und konnte nachweisen, dass sie in Chlorgold ungefärbt bleibt, während sowohl die Schleimschichte der Epidermis wie das Bindegewebe des Coriums einen blauen bzw. roten Ton annehmen. Mit Weigertscher Elastinfärbung tritt sie nicht hervor, so dass sie sich also sowohl vom collagenen wie vom elastischen Gewebe unterscheidet. In neuerer Zeit wurde sie von Kromayer (34) wieder untersucht, von

ihm aber als ein gemeinsames Produkt von Epithel und Bindegewebe aufgefasst. Er verfolgte auch ihre Regeneration bei Überhäutung äusserer Wunden. (Auffallenderweise wird die Basalis des Coriums, wie nebenbei bemerkt sein mag, in einer Anzahl neuerer Lehrbücher überhaupt nicht mehr erwähnt.) Es mag an vorstehenden Beispielen genügen, um den oben ausgesprochenen Satz zu erhärten, dass die chemisch ursprünglich gleichartig gebauten Membranen später verschiedene Wege einschlagen. Zugleich aber lehren die beiden ersten Beispiele, dass collagenes und elastisches Gewebe der Basalhäute aus einer und derselben Quelle stammen und dass sie von einer gemeinsamen Grundlage aus ohne Dazwischenkunft von Zellen ihr sehr verschiedenes Endstadium erreichen können.

Die in Rede stehenden Membranbildungen sind nun nicht auf die Grenzlinie zwischen Epithel und Bindegewebe beschränkt, sondern man findet den Grenzhäuten verwandte Dinge auch an anderen Stellen. In erster Linie sind hier die Muskeln zu nennen, glatte sowohl wie gestreifte. Was zuerst die glatten Muskeln anlangt, so sieht man bei jüngeren Embryonen zwischen den einzelnen Fasern eine reichliche homogene Substanz, welche sich mit Pikrogrenat oder Naphtholschwarz lebhaft färbt. Die einzelnen Muskelfasergruppen der Nabelstrangarterien sind durch ein netzförmiges Bindegewebe in Zusammenhang gesetzt (Schaffer [61], Fig. 14), welches im Augenblick beiseite bleiben kann; in den Gruppen selbst aber findet man die fragliche Substanz in der Art, wie es Figur 13 zeigt. Die Muscularis des Darmes bietet ein ganz ähnliches Bild. Zellen oder auch nur Kerne fehlen auf weite Strecken vollkommen und man kann nicht umhin, die Masse ihrer Entstehung nach wie auch in ihrem späteren Verhalten mit der Terminans zu identifizieren. Die fragliche Substanz wird, wahrscheinlich durch Dehnung seitens der wachsenden Muskelfasern, im weiteren dünner, wie man es auch bei Grenz-

häuten mehrfach beobachten kann, und bildet in fertigem Zustand ein in sich zusammenhängendes Wabenwerk aus zarten strukturlosen Häutchen (Fig. 14), welches von Schaffer (61) und Henneberg (26) genau und ausführlich beschrieben worden ist. Es sieht in der Tat auch bei ausgebildeten Muskeln so aus, als habe sich eine Flüssigkeit zwischen die Fasern ergossen, welche nachher erstarrt ist, indem alle Zwischenräume zwischen ihnen, ob weiter oder enger, gleichmässig ausgefüllt sind. Auch im erwachsenen Körper fehlen der wabenartigen Bindesubstanz der glatten Muskeln Zellen und Kerne vollständig, es handelt sich also in der Tat um eine Substanz, welche nicht an Ort und Stelle aus Zellen entstanden, sondern von aussen her zwischen die Muskelzellen eingedrungen ist, und sich dort zu Membranen verdichtet hat. Vielleicht ergeben erneute Untersuchungen, dass die von Henneberg beschriebenen mehr oder weniger regelmässigen Reihen von Löchern in den Membranen der glatten Muskulatur, ähnlich wie bei manchen Grenzhäuten, protoplasmatische Fäserchen durchtreten lassen.

Die quergestreiften Muskeln verhalten sich nicht anders und Hansen (24, S. 650) sagt sehr mit Recht, dass das Sarcolemm aus morphologischen Gründen als dem collagenen Gewebe nahestehend betrachtet werde. Anfänglich sind die gestreiften Muskeln vollkommen nackt. Sie liegen erst in kleinen Gruppen, welche augenscheinlich durch Teilung der ursprünglichen Zellen entstanden sind. Die einzelnen Fasern sind so dicht aneinander gedrängt, dass man zwischen ihnen durchaus nichts wahrzunehmen vermag. Die Gruppen sind durch weite Zwischenräume voneinander getrennt, welche von spärlichem Bindegewebe durchsetzt werden, dem auch Zellen nicht fehlen (Fig. 15). Der weitere Vorgang unterscheidet sich in nichts von dem beim glatten Muskelgewebe beobachteten und zum Schluss kommt es wie dort zur Ausbildung eines Waben-

werkes, in welchem nicht nur die einzelnen Muskelfasern Platz finden, sondern in welchem auch Lücken für die das Muskelgewebe durchsetzenden Capillargefäße ausgespart sind. Die landläufige Ansicht, dass jede Muskelfaser für sich von einem Sarcolemmschlauch umhüllt ist, welcher ihr allein angehört, ist unrichtig, wie jeder Blick auf den dünnen Querschnitt eines Muskels, der in geeigneter Weise gefärbt ist, dartut (Fig. 16)¹⁾. Dies trifft nur da nicht zu, wo zwischen die einzelnen Muskelfasern gewöhnliches lamelläres oder fibrilläres Bindegewebe eindringt, welches je nach Art des Muskels und der Örtlichkeit in grösserer oder geringerer Menge vorhanden sein kann. An solchen Stellen zeigt sich eine abgrenzende Oberflächenhaut, welche jede einzelne Muskelfaser vom Bindegewebe scheidet, man hat also hier eine Bildung vor sich, welche der Grenzmembran unter dem Epithel durchaus entspricht.

In chemischer Hinsicht steht das ausgebildete Sarcolemm in der Mitte zwischen collagenem und elastischem Gewebe. Es färbt sich noch mit den Bindegewebsfärbemitteln und nicht mit denen des elastischen Gewebes, ist aber dem fibrillären Gewebe durchaus nicht identisch, wird ja doch in jedem Kurs gezeigt, dass es in verdünnter Essigsäure nicht quillt, auch wird es durch Kochen weit weniger schnell angegriffen wie das gewöhnliche leimgebende Bindegewebe.

In jedem Lehrbuch der Histologie ist angegeben, dass man das Sarcolemm der einzelnen Muskelfasern durch Wasserzusatz sichtbar machen könne, da es sich hierbei blasenförmig von der kontraktile Substanz abhobe. Dies wird ja auch in den histologischen Kursen stets demonstriert. Man wolle dies jedoch nicht als einen Gegenbeweis gegen das Gesagte ansehen, denn da man den Versuch an zerzupften Muskeln anstellt, wird man natürlich genug Fasern finden, an welchen Teile

¹⁾ Man wolle die ganz ähnliche Figur von Laguesse (37, S. 126) vergleichen.

des Wabenwerkes anhaften. Diejenigen Fasern, welchen die Bedeckung fehlt, werden eben als schlecht erhalten nicht weiter beachtet.

Die gegebene Darstellung von der Entwicklung des Sarcolemms steht nicht in Übereinstimmung mit den Angaben von Maurer (44, 45), welcher (44, S. 613) sagt: „Das sich hier (auf der Oberfläche einer Muskelfaser) entwickelnde Sarcolemm hat den morphologischen Wert einer Cuticula, phylogenetisch geht es hervor aus der Basalmembran des Muskel-epithels. Die Bilder, welche die sich entwickelnden Muskelfasern junger Knochenfische darbieten, sprechen dafür, dass das Sarcolemm aus der äussersten Plasmaschicht der Muskelfaser sich bildet und dass die Sarcolemmkern aus den äusseren Muskelkernen hervorgehen.“ In der Bewertung des Sarcolemms als epitheliale Cuticula und der Beschreibung von „Sarcolemmkernen“ liegt an sich ein Widerspruch, denn eine Cuticula kann der Natur der Sache nach keine Kerne besitzen, was nicht näher ausgeführt zu werden braucht. Die Kerne sind aber da. Mit der Cuticula ist es demnach nichts, aber auch nicht mit dem Sarcolemm, da auch dieses kernlos ist. In den von Maurer beschriebenen Gebilden handelt es sich vielmehr um die Anlage der Bindegewebssepta, welche zwischen die Gruppen der Muskelfasern eindringen. Diese letzteren haben in einer so frühen Zeit noch keine unmittelbare Umhüllung, dieselbe kommt erst weit später zur Ausbildung, was auch Renaut (l. c.) richtig erkennt. Beim Herzmuskel der Säugetiere kommt es sogar überhaupt nicht zur Ausbildung eines Sarcolemms, das Bindegewebe zwischen den Muskelfasern bleibt äusserst spärlich und das Myocard verhartet auch beim Erwachsenen auf einem Zustand, welcher bei den Skeletmuskeln ein vorübergehender ist. Der einzige Unterschied ist nur, dass im ausgebildeten Herzen die einzelnen Muskelfasern dicker und dass die Zwischenräume der

Fasergruppen enger sind (Fig. 17). Ein erwünschter Beweis für die Richtigkeit der eben gegebenen Darstellung ist darin zu sehen, dass an der Oberfläche des Herzens dicht unter dem Epicard, wo reichliches Bindegewebe zwischen die äussersten Muskelfasern eindringt, diese mit einem wohlentwickelten und kräftigen Sarcolemm ausgestattet sind, welches ebenso wie bei den stärker bindegewebshaltigen Skeletmuskeln jede einzelne Faser für sich überzieht (Fig. 18).

Was die Nerven anlangt, so beschreibt sie Neumayer (51, S. 524) in dem Stadium, von welchem auszugehen ist, als eine gleichmässige, feine längsstreifige Substanz, welche von einer Scheide umschlossen ist, die epitheliales Aussehen hat. Die einzelnen Fasern sind nicht unmittelbar aneinander gelagert, sondern es ist eine homogene, die diskreten Fasern umschliessende Zwischensubstanz vorhanden, so dass Querschnitte die punktförmigen Durchschnitte der Fasern in deutlichen Abständen voneinander zeigen. Ein solcher Querschnitt ist in Figur 19 gezeichnet. Man erkennt, dass die tunlichst genau mit Hilfe des Zeichenapparates eingezeichneten Faserdurchschnitte nicht gleichmässig über die Oberfläche verteilt sind, sondern dass sie hier nahe zusammenstehen, dort grössere faserlose Räume zwischen sich lassen. Die ganz schwach gefärbte Zwischensubstanz ist nicht gleichmässig, sondern erscheint vielfach in verdichteten Streifen, in welchen dann Reihen von Achsencyclindern liegen. In einem weiter fortgeschrittenen Stadium, wie es in Fig. 21 bei schwächerer Vergrösserung vom Frosch gezeichnet ist, liegen die Nervenfasern sämtlich in Streifen der Zwischensubstanz, zwischen welchen man Lücken scheinbar ohne Inhalt findet. Man hat den Eindruck, als handle es sich um ein System von Lymphspalten. Man könnte auch an ein durch die Fixation hervorgerufenes Trugbild denken, doch widerspricht dem erstens der gute Erhaltungszustand der Präparate im übrigen und zweitens der Be-

fund in dem Stadium der Figur 19. Jetzt sind auch zahlreiche Zellen in den Nerven eingewandert, deren Kerne auf dem Querschnitt allenthalben sichtbar sind. In einem weiteren Stadium (Fig. 22) wird die Verteilung der Nervenfasern über das Gesichtsfeld hin eine immer gleichmässigere und es dringen von der Umhüllung her Septa gewöhnlichen Bindegewebes ein, welche den vorher einheitlichen Stamm in eine Anzahl von Bündeln zerlegen, welche sich später immer mehr abrunden und sich so in das Querschnittsbild umwandeln, wie man es von ausgebildeten Nerven kennt. Im Inneren der einzelnen Bündel vollzieht sich nun ebenfalls eine Umwandlung in der Art, dass die einzelnen Fasern durch eine Masse voneinander geschieden werden, welche sich mit der Hansenfärbung rot, mit der Naphtolschwarz- oder Mallorymethode blau färbt. Der Querschnitt gleicht nun frappant dem eines glatten Muskelbündels (vergl. Fig. 20 und Fig. 14). Es sind dies die Anfänge der Schwannschen Scheiden. Die Umhüllungen sind aber für die einzelnen Fasern durchaus nicht voneinander getrennt, sondern bilden, wie ganz besonders betont sein mag, ein zusammenhängendes Wabenwerk. Dass nicht etwa Trennungslinien, welche die Hülle einer Faser von der der anderen scheiden, übersehen worden sind, wird dadurch bewiesen, dass immer, wenn ein Riss oder eine Spalte das Nervenbündel durchsetzt, die Scheidewand nur an den Fasern der einen Seite anhaftet, während die der anderen nackt erscheinen.

Auch in den Nerven Erwachsener kommen noch Bündelchen vor, welche das beschriebene Wabenwerk erhalten zeigen.

In der Hoffnung, im Nerv. lateralis der Amphibienlarven ein Objekt zu finden, welches eine Untersuchung des Querschnittes besonders leicht gestatten würde, sah ich mich getäuscht, weil bei ihm in frühen Entwicklungsstadien die Kerne so zahlreich sind, dass man die zwischen ihnen liegen-

den zarten Fasern nur schwer beobachten kann, und dann, weil schon sehr frühe, z. B. bei 8 mm langen Tritonlarven, die Ausbildung bis zu dem in Fig. 20 abgebildeten Stadium gediehen ist. Aber für die von da ab folgenden Vorgänge erwies sich der Nerv. lateralis als ein durchaus günstiges Objekt. Bei älteren Larven von Salamandra traf ich einen Zustand des Nerven an, in welchem sich das bis dahin einheitliche Wabenwerk zwischen den Fasern zu zerklüften beginnt, indem von den dicksten Stellen aus äusserst feine Spalten zwischen die einzelnen Fasern vordringen, und bei 16 mm langen Tritonlarven waren die einzelnen Fasern durch deutliche Zwischenräume voneinander getrennt und jede einzelne derselben hatte ihre separate Umhüllung, wie man sie am ausgebildeten Nerven findet. Diese Weiterentwicklung der Scheiden der Nerven hat ihre Analogie in denen derjenigen quergestreiften Muskeln, bei welchen jede einzelne Faser ihre getrennte Sarcolemmumhüllung bekommt, wenn reichliches Bindegewebe zwischen sie vordringt, wie es bei den Damm- oder Gesichtsmuskeln der Fall ist.

Was die Bindegewebs- und Scheidenverhältnisse der sympathischen Nerven anlangt, so möchte ich mir über sie ein Urteil noch vorbehalten. Nach meiner Ansicht sind sie im ganzen einer gründlichen Neubearbeitung so sehr bedürftig, dass es zur Zeit nicht angängig ist, nur einen Teil derselben einer Untersuchung zu unterziehen.

Wären die besprochenen Membranbildungen lediglich als Basalhäute auf die Unterlage der Epithelien beschränkt, dann würde man nicht umhin können, diesen immerhin irgend einen spezifischen Einfluss auf die Entstehung jener einzuräumen. Da dies jedoch nicht der Fall ist, so ist dergleichen nicht anzunehmen. Dass aber die Berührung des Bindegewebes mit Geweben anderer Herkunft im allgemeinen doch nicht bedeutungslos ist, dies geht daraus hervor, dass man an Binde-

gewebsoberflächen, welche nicht an andere Körpergewebe angrenzen, keine solche Membranbildung wahrnimmt, wenigstens war es mir nicht möglich, an jungem Bindegewebe, welches sich um einen in Einheilung begriffenen Celloidinblock gebildet hatte¹⁾, eine Grenzhaut nachzuweisen. Auch an einem atypischen Gewebe, nämlich an einem Carcinom der Cervix uteri habe ich vergeblich darnach gesucht, das junge Bindegewebe und die Epithelzellen schoben sich so ineinander, dass eine Grenzsicht nicht in die Erscheinung trat. Das Bild erinnerte in gewisser Weise an das des Schmelzorgans, bei welchem ja, wie erwähnt, eine deutliche Terminans nur soweit nachzuweisen ist, als die Epithelzellen ihren geschlossenen Verband aufrecht erhalten, lösen sich die Zellen erst mehr voneinander, dann ist es auch mit der Grenzhaut des Bindegewebes zu Ende. Ist so einerseits die typische Beschaffenheit der angrenzenden Schichte nötig, um die Bindegewebsgrenzsicht zu garantieren, so muss anderseits auch die typische Beschaffenheit des Bindegewebes vorhanden sein, wenn sie sich bilden soll. Dies erweist der Herzmuskel, bei welchem nur da ein Sarcolemm entsteht, wo zunächst der Oberfläche eine grössere Menge fibrillären Bindegewebes vorhanden ist, während das spärliche Bindegewebe im Inneren augenscheinlich für die Membranbildung nicht ausreicht; es muss eben, wie es scheint, alles in ganz bestimmter Weise ineinandergreifen, um die Membranen zu erzeugen.

Wie bei allen zusammenfassenden Feststellungen aber, so tauchen auch hier zahlreiche neue Fragen auf, welche einer Durcharbeitung bedürfen. Warum haben die besprochenen Membranbildungen eine so weite Verbreitung im Bereich der glatten und der Skelettmuskeln, wo doch das Ausgangsmaterial, die Gallerte, aus relativ grosser Entfernung herbeigeschafft werden muss? Warum werden die Häute bei fortschreitender Aus-

1) Präparate von Dr. Golowinski.

bildung das eine Mal dicker, das andere Mal dünner? Auf derartige Fragen gibt die rein morphologische Betrachtung keine Antwort. Eine solche ist nach meiner Ansicht nur von chemischen Untersuchungen zu erwarten, welche den gegenseitigen Einfluss der miteinander in Kontakt stehenden Gewebe aufhellen. Für jetzt muss es genügen, nachgewiesen zu haben, dass die besprochenen Bildungen sämtlich einer Quelle, nämlich dem Bindegewebe entstammen und dass sie sich sämtlich ohne direkte Abhängigkeit von Zellen bilden.

II. Genese der Fibrillen.

Die Bildung der collagenen Fibrillen des Bindegewebes hat die Forscher beschäftigt, solange eine Gewebelehre besteht. Die Ansichten gehen weit auseinander und es hat der Streit über den Gegenstand seit mehr als 60 Jahren niemals ganz geruht, wenn auch Perioden geringeren Interesses für die Sache solchen grösserer Anteilnahme gegenüberstanden. Augenblicklich ist durch einige eindringende und inhaltreiche Arbeiten die Frage wieder „aktuell“ geworden. Ihr Stand ist zur Zeit nach den Arbeiten der letzten Jahren der folgende:

1. Ein Teil der Untersucher vertritt die Ansicht, dass die collagenen Fasern direkt aus dem Protoplasma der Bindegewebszellen entstehen, Flemming (18), Mall (40), Zachariadès (76), Studnička (71) Spalteholz (67), Masur (43), Meves (50).

Sie stehen dabei, ob bewusst oder unbewusst, unter dem Einfluss der gewaltigen Autorität M. Schultzes, der in seinem Aufsatz über Muskelkörperchen (65, S. 13) sagt: „Aber wie bei der Entwicklung der Muskelfasern Spuren unverän-

derten Protoplasmas zwischen den Fibrillen übrig bleiben und sich namentlich um die Kerne ansammeln, so bleibt auch bei den Zellen, deren Protoplasma sich in fibrilläres Bindegewebe umwandelt, ausser den Kernen noch ein wenig unverändertes Protoplasma übrig, welches erstere in freilich oft nur sehr geringer Menge umgibt.“ Boll (6), einer der intimsten Schüler M. Schultzes, hat dann in einer grösseren Arbeit den Gedanken seines Lehrers schriftlich und bildlich genauer ausgeführt und hat mit seiner sehr bestimmt vorgetragenen Meinung bis heute grossen Erfolg erzielt.

2. Eine zweite Ansicht, welche mit den Anschauungen M. Schultzes und der Darstellung von Boll nicht ganz brechen will, rückt die Entstehung der Fasern an die Oberfläche der Zellen und sagt: Die collagenen Fasern entstehen aus einer Randschichte der Zellen, Mall (40), Studnička (70, 71, 72), Hansen (23); auch Flemming (17) und Golowinski (20) gehören hierher. Die drei ersten der genannten Autoren belegen diese Aussen-schichte mit dem Namen Exoplasma oder Ektoplasma, wobei die Exoplasmaschichte bald mehr die Zusammensetzung des eigentlichen Zellprotoplasmas bewahren, bald eine grössere oder geringere Umwandlung erfahren soll. Die Unstimmigkeit in dem, was die einzelnen Untersucher als Exoplasma bezeichnen, veranlasste v. Ebner (12) zu der Bemerkung, „dass die Einführung der Begriffe Exoplasma oder Ektoplasma in die Frage der Bildung der Grundsubstanz des Bindegewebes keineswegs den Gegenstand klarer macht“.

3. Die dritte Meinung lässt, ganz revolutionär, die collagenen Fasern in einer amorphen Grundsubstanz entstehen, welche mit den Zellen ganz direkt nichts zu tun hat, v. Ebner (11), Merkel (47, 48), Renaut (53), Laguesse (35).

Alle Untersucher stützten ihre Darstellung mit gewichtigen Gründen und es fehlt auch nicht an solchen, welche den Versuch machen, zwischen den verschiedenen Ansichten zu vermitteln (Laguesse, 35), so dass es für Forscher, welche sich für die Sache interessieren, nötig wird, an der Hand eigener Untersuchung erneut Stellung zu nehmen. Dabei sind neue Beobachtungen nur in beschränktem Masse zu machen, da nicht allein in den genannten Arbeiten der neuesten Zeit, sondern auch in den älteren¹⁾ alle erdenklichen Möglichkeiten der Faserbildung erschöpft sind; es handelt sich bei der Nachprüfung zum Teil nur darum, dasjenige herauszuschälen, was von bleibendem Werte ist.

In neuerer Zeit haben auch die lamellösen Bildungen des Bindegewebes eine grössere Beachtung gefunden (Laguesse, 37), was sie auch vollauf verdienen.

Die im Bindegewebe vorkommenden Zellen sind von sehr mannigfaltiger Form und Funktion. Für die vorliegende Betrachtung aber kommt nur eine einzige Art in Betracht, nämlich die als Fibroblasten bekannte. Maximow (46, S. 687) sagt: „Über ihre Struktur und Bedeutung sind eigentlich alle Autoren einig. Diese eigentlichen Bindegewebszellen sind es, welche im Laufe der ontogenetischen Entwicklung und auch bei der entzündlichen Gewebsneubildung die faserige Collagensubstanz erzeugen.“ Man kann dem vollkommen zustimmen, freilich unter dem Vorbehalt, dass die Zellen nicht unmittelbar die collagenen Fasern aus sich hervorgehen lassen. Maximow sagt weiter, dass die Form der Fibroblasten eine sehr mannigfaltige sei, „der Zelleib löst sich in breite, flache, band- oder segelförmige Ausläufer auf“; man kann hinzu-

¹⁾ Die ältere Literatur ist in den obenstehend angeführten Publikationen namhaft gemacht, besonders übersichtlich bei Flemming (18), so dass es sich hier erübrigt, sie nochmals im einzelnen anzuführen. Wo es nötig ist, wird sich auf den folgenden Seiten Gelegenheit geben, sie zu berücksichtigen.

setzen: welche in der überwiegenden Zahl der Fälle miteinander anastomosieren und so ein syncytiales Netz bilden. Die zwischen ihnen vorhandenen Räume sind von einer mucinhaltigen Gallerte erfüllt, für deren Entstehung zwei Annahmen möglich sind: entweder handelt es sich um die Umwandlung einer Oberflächenschichte der Zellen, also um das so viel berufene Exoplasma, oder um eine Ausscheidung dieser Zellen, welche ihre Analogie in der Tätigkeit der Drüsenzellen haben würde. Dass die Gallerte ganz ohne Mitwirkung der Zellen entsteht, könnte man als eine dritte Annahme hinstellen, doch ist dies nach allen bisherigen Beobachtungen so unwahrscheinlich, dass man sie von vorneherein ausschliessen kann, überdies werden die folgenden Seiten ihre Unrichtigkeit erweisen.

Schon die Beobachtungen an den Grenzmembranen lassen die zweite Alternative wahrscheinlich erscheinen, untersucht man aber die Faserbildung selbst, dann überzeugt man sich klar von ihrer Richtigkeit. Bei der Untersuchung empfahl es sich mir, in erster Linie Objekte zu wählen, bei welchen das Gallertgewebe in reichlicherer Menge vorhanden ist, da zu erwarten war, dass bei ihnen die geformten Bestandteile durch grössere Zwischenräume voneinander getrennt und dadurch leichter zu beobachten sind. Die Embryonen aller Kaltblüter eignen sich in gleicher Weise, doch wurde meine Untersuchung im wesentlichen an Amphibienlarven angestellt, bei welchen das Material so gut wie lückenlos vorlag. Ausserdem bieten manche von ihnen noch den nicht zu unterschätzenden Vorteil, dass ihre Zellen so gross sind, dass sie schon bei etwas geringerer Vergrösserung sehr gute Bilder geben. Diese sind Salamandra und Triton, auch Rana ist noch gut zu beobachten, während z. B. Alytes¹⁾ kleine Zellen hat, welche keine besonderen Vorteile bieten.

¹⁾ Für die Überlassung von konserviertem und frischem Material von Triton, Salamandra mac. und Siredon bin ich Herrn Dr. Poll in Berlin zu grossem Dank verpflichtet.

Dem günstigen Verhalten der Zellen der untersuchten Amphibien stehen freilich Nachteile gegenüber, welche in der Zartheit der für die Faserbildung in Frage kommenden Strukturen und in der augenscheinlich wenig widerstandskräftigen Beschaffenheit der Gallerte ihren Grund haben, welche einerseits leicht aufquillt, anderseits ebenso leicht schrumpft. Ich musste die Erfahrung machen, dass ein Aufenthalt der Objekte in der Fixierungsflüssigkeit, welcher nur nach Tagen und nicht nach Wochen zählt, sie gegen die Angriffe des absoluten Alkohols und des Paraffins nicht in genügender Weise festigt, so dass man verzerrte Bilder erhält. Dazu kommt noch der stete Argwohn, ob nicht am Ende in dem stark mucinhaltigen Gewebe Gerinnungserscheinungen Strukturen vortäuschen, welche in Wirklichkeit nicht vorhanden sind. Es wurden deshalb neben im vergangenen Jahr in verschiedener Art konservierten Froschlarven diesjährige Tritonlarven benützt, welche letztere für einige Wochen in verschiedener Weise fixiert wurden und zwar in absolutem Alkohol, in 10% igem Formol, in Müller-Formol, in Zenkerscher und in Flemmingscher Flüssigkeit. In allen Präparaten ohne Ausnahme kamen jedoch die gleichen Verhältnisse zum Vorschein, wenn auch nicht überall in gleich gutem Erhaltungszustand. Als beste Objekte erwiesen sich die in Zenkerscher und die in Flemmingscher Flüssigkeit fixierten. Da sich letztere Präparate jedoch, wie bekannt, wenig willig färben, zog ich die Präparate aus Zenkerscher Flüssigkeit vor, wenn es sich nicht um Feststellungen besonderer Art handelte. Zur Färbung zeigte sich ausser den oben angeführten Methoden eine Behandlung mit Neuviktoria-grün, welches durch Phosphormolybdänsäure fixiert wurde, recht brauchbar.

Als ein besonders günstiges Objekt erwies sich der Flossensaum, welcher besonders an Längsschnitten und zwar Horizontalschnitten des ganzen Körpers studiert wurde. Bei Triton-

larven von 6 mm Länge findet man dort das Bindegewebe noch ganz undifferenziert. Die Zellen erscheinen mit zahlreichen stark verästelten Fortsätzen von rundlichem Durchschnitt versehen, eine Anzahl derselben ist auch wie Spreizen zwischen die Epithelschichten der breiten Oberflächen des Schwanzes eingeklemmt. Zwischen den Zellen, den übrigen Raum ausfüllend, findet man eine homogene mit Naphtolschwarz oder Mallory sich blau färbende Masse. Dies stimmt überein mit den Beobachtungen von Laguesse (35), welcher an der Milz von *Acanthias* als erstes Stadium der Bindegewebsentwicklung eine durch Hansenfärbung in rosenrotem Ton erscheinende homogene Substanz beschreibt. Die Möglichkeit einer Färbung der Gallerte an der untersuchten Stelle nimmt rasch ab, so dass man in späteren Stadien nicht selten Mühe hat, etwas von ihr wahrzunehmen. Dies deutet darauf hin, dass sie eine physikalische oder chemische Modifikation erleidet. Am Flossensaum ganz wenig älterer Tritonlarven erkennt man dann bei bester Beleuchtung und bei stärkster Vergrößerung in der Gallerte eine unbestimmte Struktur, welche bald aussieht wie eine ganz schwache Granulierung, bald wie ein äusserst zartes Netz. Dass es sich um ein Netzwerk handelt, lehrt eine Betrachtung des Kopfes der gleichen Tiere, wo die Netzfäden bereits eine derbere Beschaffenheit angenommen haben, wenn sie auch immerhin noch fein genug sind.

Mit der Feststellung, dass im Anfang ein die Gallerte durchziehendes Netz vorhanden ist, stimmen — wenn man die Grenzhäute mit der Gallerte vergleichen darf — die erwähnten Beschreibungen von Spalteholz und Flint überein, welche in der Basalis der Lieberkühnschen und Speicheldrüsen Fasernetze darstellen konnten, die sich sogar durch die Verdauungsmethode als collagen nachweisen liessen. Laguesse (l. c. S. 134) sagt ebenfalls, dass die Glashaut der Milz von

Acanthias bei Beginn ihrer Differenzierung sehr fein und unbestimmt retikuliert sei. Hansen (24, S. 735) findet bei der Entwicklung der Bindegewebsfibrillen in den fibrillogenen Sternen des Knorpels unzweifelhafte Anastomosen.

Bei einer Tritonlarve von 8 mm Länge bietet das Bindegewebe des Schwanzes deutlich die Struktur eines Netzes. Ein Teil der Zellen — nicht alle — liegt in Hohlräumen, um welche sich das Netz zusammengeschoben hat, als stünde es unter einem gewissen von dem Hohlraum ausgeübten Druck (Fig. 1). Gegen das Ende des Schwanzes, wo derselbe sehr dünn wird, sieht man, wie sich das Netz auflöst und wie aus ihm durch Verschwinden der Querbrücken Fäden hervorgehen, welche von der Basalhaut der einen Oberfläche zu der der anderen herüberziehen. Die im Gallertgewebe liegenden sternförmigen Zellen haben mit dem Netz sicher nichts zu tun, wenn auch ihre Fortsätze oft so fein werden, dass sie sich von den zarten Netzbälkchen nicht unterscheiden lassen. Zuweilen biegen sie in die Richtung der Fasern um, was nicht verwundern kann, da natürlich die obwaltenden mechanischen Verhältnisse auf beide ganz in der gleichen Weise einwirken. In ähnlicher Weise hat sich auch v. Ebner (11, S. 514) ausgesprochen. Ist ein Zellfortsatz an der Terminans der einen Seite festgeheftet, dann wird er beim Dickerwerden der ganzen Schichte eine Verlaufsrichtung annehmen müssen, welche derjenigen der Fasern in der Zwischensubstanz, die sich zwischen den Basalhäuten beider Oberflächen ausspannen, parallel verläuft. Zellfortsätze, welche im rechten Winkel zu den Fasern stehen oder anders verlaufen, zeigen bei geeigneter Behandlung keine Bilder, welche man als einen Zusammenhang mit dem Netz deuten könnte. Überdies ist die Zahl der Zellen so gering, dass man sie auf verhältnismässig grösseren Strecken ganz vermisst, wo jedoch das Netz und die gespannten Fäden ebensogut entwickelt sind, wie in der Nähe der Zellen.

Wie wenig zuweilen die Richtung der Zellen und die der Fasern miteinander übereinstimmen, erweist ein Blick auf das Bindegewebe zwischen den beiden Nasenkapseln etwas älterer Tritonlarven. Die Zellen erstrecken dort ihre Längsrichtung von einer Kapsel zur anderen, die neugebildeten Fasern aber verlaufen in nahezu rechtem Winkel auf sie von hinten nach vorn (Fig. 6).

Die Gallerte und das in ihr entstandene Netz ist von sehr weicher Konsistenz, was man daraus erschliessen kann, dass das letztere verzogen erscheint, wenn der Flossensaum eine Falte zeigt oder wenn er im ganzen gekrümmt ist, ganz ebenso wie man die Maschen eines aus Schnüren bestehenden Netzes durch Zug an zwei Seiten in die Länge strecken kann. Bei älteren Larven, bei welchen der Schwanz bereits dicker ist, findet man die Wirkung der mechanischen Verhältnisse auf das jetzt schon recht deutlich gewordene Netz sehr ausgeprägt. Nahe der Chorda dorsalis ist in der Mitte des Horizontalschnittes eine mehr indifferente Stelle mit rundlichen Maschen zu finden, während zu beiden Seiten, wo offenbar das Dickenwachstum des ganzen Organes vor sich geht, der Zerfall in Einzelfäden, welche im rechten Winkel auf die Oberfläche des Schwanzes orientiert sind, dominiert, ohne dass jedoch Anastomosen zwischen denselben vollständig fehlen (Fig. 2). Noch sind die Fäden leicht granuliert, sie haben auch noch keine ganz glatten Konturen. Dies kommt erst, wenn die collagenen Fasern vollkommen zu homogenen und glänzenden Fäden ausgebildet sind. Dann ist auch die Netzstruktur verschwunden und die Fasern erscheinen unverzweigt. Wo sie sich überkreuzen, handelt es sich dann um einen Filz, nicht mehr um ein Netz (Fig. 3). Dies sei ganz ausdrücklich bemerkt, da v. Ebner (12, S. 10) die Ansicht ausspricht, dass die Fibrillen des Bindegewebes stets unverzweigt seien. Ich stimme dem für die fertigen collagenen Fasern zu, nicht

aber für deren Vorstufen, an welchen durch die spezielle mechanische Beanspruchung erst die Richtung festgelegt werden muss, in welcher sich die Einzelfaser aus dem Netzwerk differenziert. Hansen (24, S. 736 Anm.) ist ebenfalls der Ansicht, dass das Verhalten der Bindegewebsfasern in mehr entwickeltem Zustand durchaus nicht einer Verästelung oder Anastomosierung in den früheren Stadien der Entwicklung widerspricht. Die Tatsache, dass man Schritt für Schritt die Umwandlung der ganz unzweifelhaften Bindegewebsfasern aus einem erst unbestimmten Netz, dann einem solchen, welches schon deutlich die späteren definitiven Zustände erkennen lässt, verfolgen kann, scheint mir eine wichtige Stütze für die Annahme zu sein, dass das Anfangsnetz keine Gerinnungserscheinung ist, welche der Fixation ihr Dasein verdankt, sondern dass man es mit einer reellen Struktur zu tun hat.

Die Ausscheidung der Gallerte, der Muttersubstanz der Fasern, dauert während der Bildung des Netzes an, was man daraus erschliessen kann, dass sich, wie erwähnt, um die Zellen scheinbar leere Hohlräume bilden, von deren homogenem und durchsichtigen, vielleicht noch flüssigem Inhalt ein Druck auf das schon fertige Netzwerk ausgeübt wird, welcher dasselbe zusammenschiebt (Fig. 1). Dass es sich nicht etwa um eine Schrumpfungerscheinung der Zellen oder der netzhaltigen Gallerte handelt, geht mit Sicherheit einerseits daraus hervor, dass die rundliche Form der scheinbaren Hohlräume von der in ihnen enthaltenen Zellen abweicht, anderseits daraus, dass von unmittelbar benachbarten Zellen die eine den Raum zeigt, die andere ihn vermissen lässt.

Betrachtet man die Verhältnisse der Bindegewebsbildung an anderen Stellen, — es wurde der Kopf von Tritonlarven gewählt — dann findet man sie dort zwar ebenso wie an dem so einfach gebauten Flossensaum, doch nicht immer gleich klar und durchsichtig. Um völlig vergleichbare Resultate zu

erhalten, wurde in allen Stadien die gleiche Stelle untersucht und zwar die zwischen Auge, Ohrbläschen, Centralnervensystem und Haut bleibende Lücke, welche mit werdendem Bindegewebe ausgefüllt ist. Studiert man sie auf Horizontalschnitten des Kopfes, dann findet man bei kleinen Larven (6 mm) den Raum mit kleinen, anastomosierenden Zellen ausgefüllt, welche in eine sich gut färbende Gallerte eingelagert sind. Noch bei Larven von 10 mm Länge sind diese sternförmigen Zellen mit ihren kurzen, anastomosierenden Fortsätzen und die mit allen Methoden dunkler gefärbte Gallerte nächst dem Centralnervensystem vorhanden (Fig. 4). In ihr sieht man die Andeutung einer Struktur, für deren genaue Analyse jedoch die optischen Hilfsmittel nicht ausreichen. Nach aussen hin rücken bei letzteren Larven die Zellen mehr auseinander, die Färbung der Zwischensubstanz wird, ohne dass eine scharfe Grenze bestünde, verwaschener und heller, bis sie schon nach einer ganz kurzen Strecke nur noch mit Mallory einen blauen Ton aufweist, mit anderen Färbemitteln aber ungefärbt bleibt. In der Gallerte ist jetzt auch das Netz deutlicher geworden (Fig. 7). Bei 8 mm langen Larven zeigt es noch nicht die Beschaffenheit von Bindegewebsfasern, bei 10 mm langen aber sind die ersten glatten und unverzweigten Fäden entstanden, welche aussen an der Terminans unter der Epidermis angeheftet sind, nach innen sich verlieren (Fig. 8 u. 5). Die Anastomosen der durch weitere Zwischenräume voneinander getrennten Zellen sind nicht überall zu verfolgen, die Fortsätze verästeln sich und werden immer feiner, so dass man in jüngeren Stadien Mühe hat, sie von den Netzmaschen zu unterscheiden. Oft genug scheinen sie in dieselben geradezu überzugehen und solche Bilder könnten wohl die Meinung hervorrufen, dass das Netz in der Gallerte lediglich aus äusserst zahlreichen, weit verästelten Zellfortsätzen bestünde, wenn nicht die Betrachtung der Bindegewebsentwicklung an anderen gün-

stiger gelegenen Stellen die unzweifelhafte und richtige Erklärung gäbe. In der Tat ist auch Flemming (17) zu dem Resultat gekommen, dass bei der Salamanderlarve das in Rede stehende Netz lediglich aus äusserst zahlreichen und fein verzweigten Ausläufern von Zellen bestünde. Die zarten Anfänge des Netzes sind ihm entgangen, was mir aus folgendem Satz (S. 183) hervorzugehen scheint: „Beim Vergleich junger und älterer Stadien ist es nämlich unverkennbar, dass die Zellen in den ersteren dichter beieinander liegen und verhältnismässig spärlichere verbindende Ausläufer haben wie in den letzteren.“ Bei jungen Larven ist das in der Gallerte vorhandene Netz so zart, dass es nur mit den neueren Färbungsmethoden, welche Flemming vor 10 Jahren noch nicht zu Gebote standen, dargestellt werden kann. Er sah deshalb nur die Zellfortsätze. Diese letzteren ziehen sich aber nicht, wie Flemming meint, während sie auseinander rücken, zu immer feineren und immer zahlreicheren Verästelungen aus, ihre Zahl vermehrt sich vielmehr nicht, während dagegen das zwischen ihnen gelegene Netz der Gallerte deutlicher und reichhaltiger wird. Ich könnte mich auch nicht entschliessen, mit Laguesse (35) anzunehmen, dass sich die Fasern bald aus der Gallerte differenzieren, bald aus Zellfortsätzen hervorgehen, sondern muss vielmehr den Zusammenhang mit den letzteren für ein Trugbild halten, welches dadurch hervorgerufen wird, dass alle mir bekannten Färbungsmethoden versagen, wenn es gilt beide scharf von einander zu unterscheiden. Das Netz besteht eben nicht aus echter collagener Substanz, seine Bälkchen sind nicht alle gleich dick. Sind aus ihm erst unzweifelhaft collagene Fasern entstanden, dann wird an den von mir beobachteten Objekten niemand mehr im Zweifel sein können, dass ein solcher Zusammenhang auch hier am Bindegewebe des Kopfes der Tritonlarven nicht vorhanden ist.

Die Darstellung von Mall (40) ist mit ihrer nicht ganz

scharfen Definition des Ausdruckes Exoplasma schwer verständlich. Bei 6 mm langen Froschlarven findet er an den Protoplasmabrücken zwischen den Zellen des Syncytiums eine leicht fibrilläre Struktur, in Anschluss an welche sich das erste Exoplasma bildet. Wenig später bilden protoplasmatische Fasern des Exoplasmas ein dichtes Netzwerk von Fibrillen. Sie sind nun in Bündeln gelagert, zwischen welchen zahlreiche Zwischenräume sind. Das Endoplasma ist über das fibrilläre Netz des Exoplasmas gebreitet. Von einem noch etwas älteren Stadium heisst es: In the tail the connective-tissue syncytium forms a very dense network of exoplasm with nuclei and a small amount of endoplasm lying upon, or imbedded within, some of the nodal points. The endoplasm about the nuclei form stellate bodies with their points running out into the general mass of exoplasm. — — Ich muss leider gestehen, dass ich mir kein klares Bild davon machen kann, was Mall gesehen und wie er es gedeutet hat. Die beigegebenen Figuren zeigen sternförmige miteinander anastomosierende Zellen, wie man sie bei jüngeren Stadien von Amphibienlarven zu sehen pflegt.

Die Untersuchungen der Bindegewebsentwicklung bei Säugetierembryonen wurden zuerst an einem Gewebe angestellt, welches sich ebenfalls durch eine besonders reichliche Entwicklung von Gallerte auszeichnet, nämlich an der Nabelschnur. Die Zellen bilden in diesem Organ von den jüngsten bis zu den ältesten Stadien ein durch das ganze Organ hindurchgehendes Syncytium mit weiten Netzmaschen, in deren Zwischenräume die Gallerte ergossen ist (Merkel, 47, S. 400) (Fig. 23). In den jüngsten Stadien überwiegen feinere fadenförmige Fortsätze der Zellen, welche ein enges Netzwerk bilden. Man könnte hier zuweilen sehr wohl, wie bei gewissen Bildern des Amphibienbindegewebes, auf den Gedanken kommen, dass das zarte Netz ein Gerinnungsprodukt sei, welches den

angewandten Fixierungsmethoden seine Entstehung verdankt, wenn nicht der Zusammenhang mit den Zellkörpern jeden Zweifel ausschliesse. In späterer Zeit nehmen die Fortsätze an Zahl ab, an Dicke und Derbheit aber zu. Sie erscheinen nun zumeist plattenförmig, wie die Zellkörper selbst und es sind die Zwischenräume zwischen den Netzmaschen weit geräumiger geworden wie sie anfangs waren. Bei guter Färbung, z. B. mit Eisenhämatoxylin, sind die Zellen gegen die Umgebung durchaus scharf abgegränzt und kein unbefangener Beobachter wird daran zweifeln, dass nirgends Übergänge des Zellprotoplasmas in die Gallerte vorhanden sind, was man bei vorhandener exoplasmatischer Umwandlung doch wenigstens gelegentlich beobachten müsste. Die Zellen nehmen auch bei fortschreitender Bildung der Gallerte an Volumen keineswegs ab, sie werden sogar grösser. Dies wäre allerdings kein durchschlagendes Bedenken gegen die exoplasmatische Umwandlung der peripherischen Teile der Zellen und ich gebe Flemming (17, S. 185) ganz recht, wenn er sagt, „dass jede Zelle in einem wachsenden oder überhaupt tätigen Gewebe selbst wachstums- und regenerationsfähig ist, und während sie . . . einen Teil des Leibes zu geformten Substanzen umgestaltet, den übrigen Teil fortdauernd wieder vergrössern kann“. Die Zahl der Zellen wird nicht geringer, sie vermehren sich aber auch nicht erheblich, sie weichen vielmehr beim Wachstum der Nabelschnur auseinander. Dass auch in späteren Stadien die Ausscheidung von neuer Gallerte nicht aufhört, wird durch das Verhalten der in diesen Stadien bereits reichlich vorhandenen Fibrillen erwiesen. Erst liegen dieselben den Zellen nahe und verlaufen zumeist der Längsachse derselben parallel, dann aber werden sie durch einen neuen Erguss von Gallerte von diesen abgedrängt. Sie werden dadurch häufig gezwungen, ihre Verlaufsrichtung zu ändern und die Zellen im Bogen zu umkreisen, was dem Durchschnitt der Nabelschnur ein überaus charak-

teristisches Aussehen geben kann. Augenscheinlich geht die Ausscheidung der Gallerte unter einem gewissen Druck vor sich, ganz ebenso, wie es bei den Amphibien geschildert wurde. Die Sache verhält sich ähnlich wie bei der Drüsensekretion. Der Unterschied der Gallerte des Bindegewebes gegen das Sekret einer Drüse ist freilich insofern kein geringer, als die Gallerte im Verband des Gesamtkörpers verbleibt und in ihm noch wichtige Funktionen auszuüben hat, während das Sekret dazu bestimmt ist, ausgestossen zu werden.

Die Gallerte des Bindegewebes der Nabelschnur erscheint vollkommen homogen und strukturlos und lässt sich durch Färbung nur schwer hervorheben. Sie ist von derber Consistenz, was man durch Anfühlen einer frischen Nabelschnur jederzeit leicht feststellen kann, nicht aber „so gut wie flüssig“, wie sie Flemming (18, S. 9) ebenso wie Boll (6) nennt, welch letzterer meint, dass es sich in der Gallerte des entstehenden Bindegewebes um eine seröse mucinhaltige Flüssigkeit handelt, welche „den Anschein einer homogenen Inter-cellularsubstanz vorspiegeln kann“. Hätte er die Nabelschnur in seine Untersuchungen einbezogen, dann würde er wohl schwerlich zu einer solchen Ansicht gekommen sein. Das Erscheinen der ersten Spuren der Fibrillen vollzieht sich ganz in derselben Weise, wie es von den Amphibien geschildert wurde. Auch an der Nabelschnur lässt sich mit unzweifelhafter Sicherheit nachweisen, dass in der Gallerte zuerst ein an der Grenze der Sichtbarkeit stehendes Netz auftritt. Den Amphibien gegenüber wird die Feststellung der tatsächlichen Verhältnisse nicht wenig dadurch erleichtert, dass die Zellfortsätze kein so feinmaschiges Netzwerk mehr bilden, wenn erst das Netz erscheint, welches bestimmt ist, sich zu Bindegewebsfasern umzuwandeln. Auch die Unterscheidung von geronnenem Fibrin ist nicht schwierig, da man solches gelegentlich in Nabelschnüren, besonders in solchen älterer Föten,

findet. Es hat ein ganz anderes Aussehen, indem die Fibrinbälkchen an ihrer Oberfläche rauh, auch viel derber sind. Der beste Beweis dafür, dass man es mit den ersten Anfängen der Fibrillen zu tun hat, liegt auch hier wieder darin, dass man den Übergang des Netzes in die Fasern direkt beobachten kann. Die Maschen strecken sich und mit der einseitigen mechanischen Beanspruchung verschwinden die queren Verbindungen und es bleiben die glatten und unverzweigten Fasern übrig, wie sie das fertige fibrilläre Bindegewebe zeigt. Zuerst sind sie sehr fein, dann aber wachsen sie sowohl an Länge wie an Dicke immer mehr heran, was ja längst allgemein bekannt ist. Die Neubildung geht in gleicher Weise bis zur Geburt vor sich und man findet noch in der Nabelschnur eines ausgetragenen Kindes in den hellen mit Gallerte gefüllten Räumen in der Umgebung der Zellen gelegentlich das zarte Anfangsreticulum der Fasern (vergl. Fig. 24).

Bilder, welche man von älteren Nabelschnüren verschiedener Säuger, z. B. vom Schwein, erhält, scheinen der vorgetragenen Ansicht direkt zu widersprechen, indem man dort weite Strecken findet, auf welchen sich die Fasern enge an die Zellen anschliessen. Diese bilden gewissermassen einen Stab, um welchen die Fasern unordentlich herumgewickelt sind (Fig. 25), so dass nichts näher zu liegen scheint, als dass erstere die letzteren unmittelbar erzeugt haben. Betrachtet man aber Querschnitte der Zellen und ihrer Umgebung, dann findet man, dass die Fasern den Zellen niemals direkt anliegen, sondern stets durch einen kleinen gallerthaltigen Zwischenraum von ihnen getrennt sind. Man erkennt, dass in solchen Fällen die Ausscheidung der Gallerte träger und spärlicher vor sich geht als sonst. In der primär entstandenen haben sich nur wenige Fasern voll entwickelt. Dieselben bleiben natürlich wie ihre Muttersubstanz in nächster Nähe der Zellen und lassen zwischen den einzelnen Fasergruppen grössere Räume frei.

An anderen Stellen, wo mehr Gallerte zur Verfügung steht, füllen die aus ihr sich bildenden Fasern den ganzen intercellulären Raum aus. Die sekundäre Ausscheidung von Gallerte ist ganz in der gleichen Weise vor sich gegangen wie anderwärts, sie hat die Fasern von der Zelle abgedrängt und hat ihre Verlaufsrichtung bald mehr bald weniger beeinflusst.

Wieder an anderen Stellen älterer Nabelschnüre beobachtet man, dass die Ausscheidung der Gallerte ganz aufgehört hat und zwar besonders in den centralen Teilen, d. h. um die Nabelgefäße herum. Man findet dort an den Nabelschnüren ausgetragener Kinder die Zellen von den Fasern eng umschlossen, was dem fertigen Zustand des Bindegewebes entspricht.

Ehe ich die Betrachtung der Nabelschnur verlasse, möchte ich noch der von Golowinski (20) beschriebenen Struktur ihrer Zellen gedenken. Er sagt, dass auf der Oberfläche der Zellen zuerst unregelmässig zerstreute Körnchen zu beobachten sind, welche sich in Eisenhämatoxylin dunkel färben. Sie stellen sich in der Folge, vermutlich unter dem Einfluss der Zellen selbst, reihenweise ein, wobei sie von einer Zelle auf die andere übergehen. Die Körnchenreihen fließen endlich zu Fasern zusammen, welche er „präcollagene“ nennt, da sie sich in ihren Reaktionen von den collagenen Fasern unterscheiden. Sie werden dann von den Zellen frei und wandeln sich endlich in collagene Fasern um. Die Arbeit Golowinskis entstand unter meinen Augen und ich kann seine Beschreibung vollinhaltlich bestätigen, mit Ausnahme des letzten Satzes, welcher allerdings gerade der springende Punkt ist. Das Präparat, welches seiner Figur 2 zugrunde liegt, habe ich gesehen und es kann die Richtigkeit der Wiedergabe keinem Zweifel unterliegen. Als Dr. Golowinski aus äusseren Gründen seine Beobachtung abbrechen musste, habe ich die von ihm zurückgelassenen Präparate einer nochmaligen genauen Durchsicht unterzogen und wurde deshalb an der Richtigkeit

seiner Deutung zweifelhaft, weil Fasern, wie die gezeichnete, welche sich von der Zelle ablösen und frei werden, zu den grössten Seltenheiten gehören. Diese Feststellung war für mich die Veranlassung, der Genese der Bindegewebsfibrillen überhaupt nachzugehen. Es fand sich, dass die „präcollagenen“ Fasern der Nabelschnur nicht immer so regelmässig glatt und unverzweigt sind, wie es auf den ersten Blick den Anschein hat, was durch meine Figuren 26 und 27 bewiesen wird, welche mit peinlichster Beobachtung jedes einzelnen dunkel gefärbten Streifens gezeichnet sind. Zellen von anderen Stellen des Embryonalkörpers lassen eine mehr netzförmige Beschaffenheit der durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten Substanz erkennen und sehr viele andere Bindegewebszellen zeigen die fragliche Struktur überhaupt nicht. Mittlerweile erschienen die Mitteilungen von Meves (49, 50), welcher Golowinskis präcollagene Fasern für identisch erklärt mit seinen Chondriocenten. Er dürfte damit vielleicht recht haben. Flemming (15, 17, 18) lagen augenscheinlich die gleichen Bildungen vor, welche nach seinen Zeichnungen in Zellen, deren Teilung sich dem Ende nähert, eng zusammengefasst werden und über die Einschnürungsstelle hinweg, von einer Tochterzelle in die andere übergehen. Auf einem Bild (15, Fig. 3, wiederholt 18, Fig. 3) strahlen sie nach der unmittelbar vor der Trennung stehenden Teilungsstelle zusammen. An dem von ihm beobachteten Objekt, dem Peritoneum parietale der Salamanderlarve habe ich einmal ein Zellenpaar angetroffen, welches in Fig. 9 abgebildet ist. Bei ihm ist die Teilung nahezu vollendet und es sind an der Durchschnürungsstelle die Fibrillenbildungen beider Tochterzellen bogenförmig abgeschlossen. Dieses Bild erlaubt es nicht, einen Übergang der Fasern von einer Zelle auf die andere anzunehmen, sie halten sich vielmehr strenge im Rahmen ihres ursprünglichen Entstehungsortes. Reinke (52, S. 385) erklärt sich das Freiwerden der Fasern im Sala-

manderbauchfell folgendermassen: „Nach der Teilung rücken die Zellen auseinander und es scheint mir wahrscheinlich, dass durch das mechanische Auseinanderrücken der beiden geteilten Zellen durch Intercellularsubstanz, während die Fibrillen natürlich¹⁾ in Continuität bleiben, diese sich gleichsam aus dem Zelleib herausspinnen, während indess das körnig netzige Protoplasma, das man um den Kern liegen sieht, für die Fibrillen neue Substanz bildet.“ Diese Annahme wird durch mein in Figur 9 abgebildetes Präparat hinfällig. Dasselbe beantwortet auch die Frage Flemmings (17, S. 179), ob die Fibrillen, die in einer Zelle gebildet wurden, bei der Teilung dieser Zelle alle zeitweilig im Zwischenkörperchen zusammengefasst werden und sich erst nach geschehener Teilung wieder ausbreiten, oder ob sie gleich ausserhalb der Trennungsstelle verbleiben, dahin, dass weder das eine noch das andere der Fall ist, sondern dass ihre Continuität unterbrochen wird. Auch die schon von Flemming gemachte Beobachtung, dass die beschriebenen Fibrillen in sich teilenden Zellen stärker gefärbt sind, muss bedenklich machen, da sonst die fertigen Bindegewebsfibrillen, als welche sie doch gedeutet werden, stets die gleiche Färbung annehmen, sie mögen liegen wo sie wollen. Ich kann nicht umhin zu erklären, dass ich mich nach meinen lange fortgesetzten Beobachtungen der Ansicht von Flemming, Reinke, Golowinski und anderen nicht anschliessen kann, vielmehr erklären muss, dass die fraglichen faserartigen Gebilde mit der Entstehung der collagenen Fasern nichts zu tun haben, dass sie vielmehr der inneren Protoplasmastruktur angehören. Es kommen einerseits Fibrillenbildungen, welche ihnen durchaus gleichen, in Zellen vor, die zur Bildung collagenen Fasern nicht befähigt sind, wie z. B. in den glatten Muskelfasern des Darmes von Salamanderlarven, und in gewissen Epithelien, andererseits werden sie in Zellen

¹⁾ Im Original nicht gesperrt.

vermisst, welche ganz zweifellos zur Bildung des collagenen Gewebes in nächster Beziehung stehen, wie z. B. im werdenden Bindegewebe des Kopfes und Schwanzes von Salamandra. Von Interesse sind auch die Versuche von Golowinski (l. c.) über die Neubildung von Bindegewebe unter pathologischen Umständen, bei Einheilung von Celloidinwürfeln. An den von diesem Untersucher in meinem Institut zurückgelassenen Präparaten sind die Fibrillen nur in einem ganz bestimmten Stadium (am 10. Tag nach der Operation) zu sehen, während sie nachher fehlen, obwohl dann die Neubildung von collagenen Fasern zweifellos noch fort dauert und man kommt auch dadurch zur Annahme, dass es sich bei Anwesenheit der fraglichen Strukturen um einen bestimmten Zustand des Protoplasmas handelt, welcher mit der Bildung der collagenen Fasern in gar keinem, mit der der Gallerte entweder auch in keinem oder doch nur in sehr lockerem Zusammenhang steht.

Ein zweites sehr günstiges Untersuchungsobjekt bei Säugtiereembryonen bildet das Amnion, welches an Präparaten vom Schwein untersucht wurde. Man findet bei ihm in jungen Stadien nächst dem Epithel weite Strecken, welche ganz zellenlos und nur von Gallerte erfüllt sind, in welcher aber die Faserbildung in ausgezeichneter Weise beobachtet werden kann. In Figur 29 ist eine Falte der Haut abgebildet, welche dies beweist. In älteren Stadien begegnet man weiter nach aussen einer Bildungsweise, welche von der bis jetzt beschriebenen abweicht. Zerreisst man die Eihaut bei Schweinsembryonen von 60 mm Länge vorsichtig mit zwei Pinzetten, dann kann man Platten isolieren, welche sehr grosse Zellen zeigen; es sind dies die Bildungen, welche Spuler (68) in seiner Figur 14 unter c abbildet. Sie sind leicht färbbar, was ihre Beobachtung ausserordentlich erleichtert. Dieselben sind flächenhaft ausgebreitet und stehen durch zahlreiche Fortsätze miteinander in Verbindung (Fig. 28). Ihr Protoplasma wurde von Spuler

sehr genau studiert und abgebildet. Eine Streifung desselben ist leicht in der aus Figur 33 ersichtlichen Art nachzuweisen. Ihre Unterlage bilden dünne, strukturlose Lamellen, welche augenscheinlich der Tätigkeit der flächenhaft ausgebreiteten Zellen ihr Dasein verdanken. Dieselben sind mit den Grenzhäuten an den Oberflächen augenscheinlich nicht identisch, da sie sich nicht wie jene lebhaft färben lassen, sondern entweder ganz ungefärbt bleiben oder nur einen schwachen Farbenton annehmen. Betrachtet man das Bild von der Fläche, dann können sie dieser Eigenschaft wegen sehr leicht der Beobachtung ganz entgehen, während sie in der Kantenansicht oder auf einem Schiefschnitt ohne Schwierigkeit gesehen werden können. Sitzen die Zellen fest auf den Lamellen auf, dann kann man sehr gut verstehen, wie manche Gelehrte zur Annahme eines Exoplasmas kamen, doch ist die Verbindung von Zellen und Lamellen keine feste, was daraus hervorgeht, dass man auf Querschnitten nicht selten solchen Zellen begegnet, welche sich abgelöst und jeden Zusammenhang mit der Unterlage aufgegeben haben. In diesen strukturlosen Membranen treten nun die ersten Spuren der Fasern auf und man sieht, dass dieselben mit den Zellen nichts zu tun haben, dass sie vielmehr über dieselben hinziehen, ohne in ihrer Richtung irgendwie beeinflusst zu werden (Fig. 33). Es kann nicht verwundern, wenn ich sage, dass zuweilen eine Faser scheinbar an der Zelle aufhört, da diese mit ihrem dunklen Protoplasma sehr geeignet ist, die überaus zarten Fibrillen zu verdecken; beobachtet man aber mit stärksten Immersionssystemen, dann wird es fast immer gelingen, die Faser doch noch über die Zelle hin zu verfolgen.

Die Faserbildung wie sie in vorstehendem in der Gallerte der Nabelschnur und in den Lamellen des Amnion beschrieben wurde, ist im Körper der Säugetierembryonen selbst ganz in der gleichen Weise zu finden, nur sind dort die Verhältnisse

weniger durchsichtig, weil die Zellen kleiner und weniger bequem zu beobachten sind. Als Beispiel für die Fibrillenbildung direkt aus der Gallerte kann das Corium genannt werden und zwar wurde die Untersuchung hauptsächlich an den Extremitäten von Schweine- und Katzenembryonen vorgenommen, bei welchen eben die Fingerstrahlen zu erscheinen beginnen. Man findet dort in den distalen Teilen jüngere, in den proximalen Teilen etwas weiter fortgeschrittene Stadien, was einen Vergleich schon durch Verschieben eines und desselben Präparates gestattet.

An der Spitze der Extremität liegen die Zellen dicht gedrängt, die Kerne sind im Verhältnis zum Zellkörper sehr gross und liegen so sehr übereinander, dass Einzelheiten nicht zu erkennen sind. Weiter proximal rücken die Zellen etwas auseinander; es bleiben zwischen ihnen mit Gallerte gefüllte Zwischenräume, welche zwar noch klein, aber doch immerhin so gross sind, dass man erkennen kann, wie die Zellen durch sehr zahlreiche Fortsätze miteinander zusammenhängen (Fig. 30). Geht man noch weiter proximal, dann sind die Körper der Zellen mehr auseinandergezogen; sie sind oft so zart und flach, dass man Mühe hat, sie zu sehen, die Fortsätze sind das eine Mal ebenfalls flach und sehr durchsichtig, ein andermal fein und fadenförmig (Fig. 31). Nun erscheint in der Gallerte das Netz, welches den Vorläufer der collagenen Fasern bildet. Dieses aber hier im Corium gegen das Netz der Zellfortsätze abzugrenzen, gelingt nur sehr unvollkommen. Schon v. Ebner (12, S. 27) sagt, dass sich feine und feinste Protoplasmaverzweigungen mit „collagen“ färbenden Farbstoff anfärben; ich selbst habe mir mit Färbemitteln verschiedener Art alle erdenkliche Mühe geben, beide voneinander sicher zu unterscheiden, immer aber färbten sich beide Netze ganz gleich und es könnte scheinen, als ob sie in continuierlichem Zusammenhang stünden. Man wird mir sagen, unter diesen Umständen ist es logisch

anzunehmen, dass sie eben wirklich identisch sind. Dies ist aber doch nicht der Fall, wie eine Umschau im Kreise der anderen Bindegewebsbildungen zeigt. Abgesehen von den Beobachtungen an den Amphibienlarven, beweist dies schon die Nabelschnur, an welcher man die Nichtidentität beider auf das Klarste dartun kann; im Körper des Embryonen selbst bietet das Mesenterium ein willkommenes Vergleichsobjekt und zwar dort, wo unmittelbar am Ansatz am Darmrohr seine Lamellen aneinander weichen und lockeres Bindegewebe zwischen sich aufnehmen. Die Zellen sind an dieser Stelle ziemlich gross, die Zwischenräume zwischen ihnen sind weiter, so dass auch die in ihnen enthaltenen Fasern besser hervortreten. Dass das Netz in der Gallerte nicht aus Zellfortsätzen bestehen kann, zeigt weiter der in Fig. 28 abgebildete Durchschnitt der Eihaut, sowie der Glaskörper. Bei Triton findet man in ihm genau das gleiche Netz wie im Corium, trotzdem dass ihm Zellen vollkommen fehlen.

Wäre nicht schon durch diese Präparate Sicherheit gewonnen worden, dann wäre jeder Zweifel über die extracelluläre Entstehung des Fasernetzes durch Querschnitte von Katzenembryonen beseitigt worden, aus dem Stadium, in welchem sich an den vorderen Extremitäten die Fingerstrahlen eben zeigen, während sie in den hinteren noch nicht vorhanden sind. In der Körperwand der Herzgegend färbten sich die Zellen etwas lebhafter, sie erschienen mit den Golowinskischen Streifen versehen, während die Fäden des Initialnetzes über die Zellen hinweg leicht zu verfolgen waren (Fig. 32).

Die vorstehend mitgeteilte Beschreibung der ersten Phasen der Fasernentwicklung steht nicht in Einklang mit der der meisten Autoren. Dies kommt daher, dass viele von ihnen die erwähnten Netzbildungen gar nicht kennen, oder sie doch verkennen. Die oft lang ausgezogenen fadenförmigen Zellfortsätze werden für junge Bindegewebsfasern gehalten, was sie doch nicht sind, auch niemals werden.

Im Unterhautbindegewebe, wo sie von Laguesse (37) im ausgebildeten Zustand sehr treffend mit dem Aussehen eines Blätterteiges verglichen werden, in der Umgebung der Muskeln, in den Nerven-, Gefäss- und Sehnenscheiden, in dem lockeren Bindegewebe des retrovisceralen Spaltraumes und an vielen anderen Stellen stellen strukturlose Lamellen die erste Grundlage der Bindegewebsbildung dar.

Man findet die Zellen so, wie sie oben von dem Amnion beschrieben wurden, doch sind ihre Fortsätze besonders im Subcutangewebe oft ausserordentlich schwer zu sehen, selbst der Zellkörper ist oft so dünn, dass man ihn in der Flächenansicht nur als einen dunklen Schleier im Präparat wahrnimmt und ich habe mich anfänglich vergeblich abgemüht, Sicherheit darüber zu gewinnen, ob das Netz, welches auch hier als erste Spur der Fasern auftritt, den Zellen angehört oder nicht, das heisst also ob die Beobachter im Rechte sind, welche sie aus Zellfortsätzen hervorgehen lassen, oder die, welche das Gegenteil behaupten. Die grosse Schwierigkeit der Feststellung kann auch nicht verwundern, sonst würden so viele ausgezeichnete Forscher, welche sich mit dem Gegenstand beschäftigt haben, längst zu einer Einigung gekommen sein. So oft ich auch meinte, meine alte Ansicht aufgeben zu müssen, ebenso oft erhielt ich Präparate, welche mir dieselbe zu bestätigen schienen. Lässt man sich aber die Mühe nicht verdriessen, eine grössere Anzahl von Querschnittsbildern der Lamellen zu durchmustern, dann findet man immerhin eine Anzahl von Fällen, in welchen sich die Zellen von den fibrillenhaltigen Platten abgelöst haben. Noch instruktiver waren Schieferschnitte. In Serien der Extremitäten von 30 mm langen Schweineembryonen fanden sich in den proximalen Teilen Stellen, an welchen die Lamellen schief getroffen waren; sie erschienen als schmale schräg gestellte Bänder, an welchen die Zellen durch die Schnittführung mehrfach von der Unter-

lage abgelöst und verschoben waren. Das Netz gehörte stets dieser letzteren an, während die abgehobenen und verschobenen Zellen keine Fasereinlagerung, sondern nur eine Granulierung zeigten, wie man sie an anderen Zellen auch findet (Fig. 35). Noch deutlicher lassen Flächenschnitte der Arachnoidea erkennen, dass die Fasern mit den Zellen nichts zu tun haben, sondern über sie hinweglaufen, wobei es natürlich gelegentlich auch vorkommen kann, dass sie eng an einen Zellfortsatz angeschmiegt sind, sie sind jedoch von deren Protoplasma stets leicht zu unterscheiden (Fig. 34). Ich habe mich davon überzeugt, dass bei Vogelembryonen die Arachnoidea ganz ebenso gebaut ist, wie bei Säugetieren, nur sind die Zellen weniger plattenförmig und mehr langgestreckt. Insoferne sind die Abbildungen, welche Boll (5) gibt, verständlich. Die Spaltung des Zellprotoplasmas, wie er sie zeichnet, existiert jedoch nicht und ich weiss nicht, wie er dazu kommt, sie zu sehen, wenn nicht vielleicht die Golowinskischen Streifen, welche auch hier nicht fehlen, dazu Veranlassung gegeben haben. Noch weniger klar ist mir eine Abbildung desselben Autors geworden (seine Fig. 11), in welcher er aus dem Subcutangewebe des Schädels stammende Zellen mit vielen kurzen Fäserchen ausgestattet, — sie sehen aus wie mit Pelz besetzt — abbildet. Ich bedauere, dass Flemming (18) diese ganz unzutreffende Figur reproduziert hat.

Die Figg. 32 und 34 zeigen eine Eigentümlichkeit der Fasern, welche man zwar von feinsten Nervenfasern sehr wohl kennt, von Fasern bindegewebiger Natur aber nicht gewöhnt ist; sie sind varicos. Dies ist zweifellos auch anderen Untersuchern schon aufgefallen, so zeichnet z. B. Retzius (58) solche Fasern aus dem Glaskörper in mehreren seiner Figuren, er nennt sie „gekörnt“. Ich halte diese Beschaffenheit hier ebensowenig für präformiert wie bei den Nervenfasern, nehme vielmehr an, dass es sich um eine bei der Fixation eingetretene

Veränderung der Fasern handelt. Immerhin aber ist das Auftreten der Varicositäten ein sicheres Zeichen dafür, dass man dieselben noch nicht als fertige collagene Fasern anzusehen hat, da diese niemals varicös, sondern immer vollständig glatt sind.

Ist erst die Fortbildung der collagenen Fasern abgeschlossen¹⁾, dann haben sie bei den Säugern ganz ebenso wie bei den Amphibien sowohl in der freien Gallerte, wie in den Lamellen die netzförmige Struktur eingebüsst und zeigen keine Anastomosen mehr. Was die strukturlosen Lamellen anlangt, so lassen sie sich zwar bei Tieren höheren Alters noch an vielen Stellen nachweisen, an anderen aber sind sie augenscheinlich vollständig in der Bildung der Fasern aufgegangen. Es gelingt aber auch dann noch oft selbst bei Erwachsenen die ursprüngliche Herkunft der Fasern aus einer lamellosen Anlage nachzuweisen, indem sie in dünnen Bändern angeordnet sind, welche sich bei der Zerfaserung voneinander lösen. Sehr schön konnte ich dies im interstitiellen Bindegewebe zwischen den Schultermuskeln eines Hingerichteten beobachten.

Ich stehe mit vorstehender Beschreibung ganz im Einklang mit Laguesse (37, S. 131), welcher sagt, dass die Bindegewebszellen an vielen Stellen eine feste Substanz bilden. „C'est dans son épaisseur que se développent, souvent au moins, les fibrilles, c'est elle que j'ai cru par conséquent pouvoir appeler précollagène.“ Auch die weitere Entwicklung der lamellosen Anlagen des Bindegewebes bei geborenen Tieren hat dieser Autor bereits richtig und treffend geschildert.

Sehnen.

Zu den Sehnen gehören selbstverständlich auch die sehnenähnlichen Fascien und Aponeurosen, welche sowohl in ihrem

¹⁾ Mallory (42) beschreibt „Fibroglia“-Fasern. Ich kenne seine Arbeiten nur aus Referaten. Weder aus diesen, noch aus einem kurzen Aufsatz von Coca (9) über den gleichen Gegenstand konnte ich mit Sicherheit erschliessen, was darunter zu verstehen ist.

ausgebildeten Zustand wie in ihrer Entwicklung mit den Sehnen im engeren Sinne identisch sind. Die Entwicklung hat in der neueren Zeit die Untersucher nur wenig beschäftigt und ich selbst bin, soweit ich sehe, vor nunmehr 13 Jahren (48) der letzte gewesen, welcher sich, und zwar nur wenig ausführlich, zur Sache geäußert hat. Aus früherer Zeit sind nur die Beschreibungen von Boll (5), Rollet (59), L w o f f (38 a) und Mall (39) zu erwähnen. Boll sagt über die Bildung der Sehnen von Hühnerembryonen: „Stets während des ganzen Verlaufs der Entwicklung der Sehne liegen die fibrillenbildenden Embryonalzellen hart nebeneinander und bleiben bis zur Verschmelzung genähert.“ Zur Ausscheidung einer flüssigen Inter-cellularsubstanz (unsere Gallerte oder amorphe Grundsubstanz) kommt es nach diesem Untersucher nicht, was auf die mangelnde Ausbildung eines Capillarnetzes geschoben wird. Hätte er die Nabelschnur untersucht, dann würde er gefunden haben, dass die Capillaren bei der Bildung der Gallerte keine Rolle spielen. Boll lässt trotz der engen Verbindung, in welcher die Zellen der sich entwickelnden Sehne stehen, doch auch hier wie anderwärts die Fibrillen aus den beiden Enden der langgestreckten Zellen durch Aufsplitterung ihres Protoplasmas hervorgehen. L w o f f; der unter Rollet seine Arbeit machte, berichtet über seine Beobachtungen an Sehnen von Schafs-embryonen folgendes: Zuerst findet er dicht aneinander liegende spindelförmige Zellen mit ovalen Kernen und daneben eine „längliche Streifung“. Beim Zerzupfen findet man die Zellen allseitig von feinen parallel laufenden Fibrillen umhüllt, die der Masse das streifige Ansehen geben. Die in der Mitte der Fibrillenhülle liegende Zelle kann man isolieren. Es ist augenscheinlich, dass seine Beobachtungen etwas spät einsetzen, zu einer Zeit, in welcher die Fibrillenbildung, welche gerade in Frage steht, bereits beendet ist.

Mall (39, S. 325) beschränkt sich darauf, zu sagen: „Die

Fasern einer kleinen in der Entwicklung begriffenen Sehne findet man niemals in der Verbindung mit Zellen, aber sie nehmen an Zahl zu und werden länger.“ Ich selbst habe gesagt, dass es unmöglich sei, zu irgend einer Zeit die Sehnenentwicklung beim Menschen Gallertsubstanz zu entdecken. „Die entstehenden Fasern liegen der Oberfläche der Bildungszellen dicht an.“ Ich kam trotzdem zur Annahme, dass durch die Tätigkeit der Zellen eine Substanz ausgeschieden wird, welche dann fibrillär zurfällt.

Bei meinen erneuten Untersuchungen wandte ich mich, wie beim anderen Bindegewebe, zuerst an die Amphibienlarven und gewann bei ihnen, welche nach dieser Richtung, soweit ich sehen kann, noch von niemandem durchforscht worden sind, einen weit besseren Einblick, als bei den schwieriger zu untersuchenden Warmblütern.

Bei etwas älteren Amphibienlarven kann man an den Myosepten des Schwanzes die Sehnenentwicklung an einem und demselben Objekt in allen Stadien ohne Schwierigkeit studieren, da distal die Ausbildung weiter fortgeschritten ist, als proximal. Schon bei Tritonlarven von 6 mm Länge ist ein deutlicher Unterschied zu bemerken, was man begreift, wenn man sich daran erinnert, dass die für das Schwimmen unerlässlichen schlängelnden Bewegungen des Schwanzes in dessen distalen Teilen von Anfang an am intensivsten ausgeführt werden müssen, was eben eine frühzeitigere Ausbildung erfordert.

Anfänglich ist ein Myoseptum ein auf dem Durchschnitt linear erscheinender völlig strukturloser Streifen, welcher lateral mit der Terminans des Coriums zusammenfließt, auch ganz die gleiche dunkle Färbung in Naphtolschwarz und Mallory annimmt wie sie, medial in das die Chorda umgebende Bindegewebe übergeht (Fig. 10). In der Folge wird der Zusammenhang nach beiden Seiten hin lockerer und besteht bald aus

Fasern, welche aus der homogenen Substanz des Myoseptum hervorgehen und nach Haut und Chorda hin ausstrahlen. Die Verbindung mit der Haut ist trotzdem noch immer so fest, dass sie an der Stelle des Ansatzes der Septa eingezogen erscheint. Vorgreifend sei bemerkt, dass dies allmählich aufhört, es schiebt sich subcutanes Bindegewebe zwischen Haut und Muskeln ein und beide gehen ihren eigenen Weg.

Während im Anfang das Myoseptum durchaus frei von Zellen ist (Fig. 10), werden später hie und da solche beobachtet, deren Kerne mit ihrer Längsachse rechtwinkelig zum Verlauf der Muskelfasern gestellt sind. Im weiteren rücken die Enden der Fasern der beiden aneinander grenzenden Muskelsegmente auseinander und der Raum zwischen ihnen erweitert sich. Infolgedessen muss sich das denselben einnehmende Myoseptum verdicken. Dabei bleibt es aber nicht homogen, sondern zerfällt sofort in Fasern, welche die Enden der Muskelfasern des einen Segmentes mit dem des nächsten verbinden. Man trifft Segmente an, in welchen die Enden der lateralen Muskelfasern noch nahezu aneinander stossen, so dass das Myoseptum in seiner ursprünglichen Form verharret, während die medialen schon auseinander gewichen sind. Zwischen diesen zeigen die neugebildeten Bindegewebsfasern einen unregelmässigen Verlauf (Fig. 11). Wird aber der Zwischenraum im ganzen grösser, dann ist auch die Richtung der Bindegewebsfasern der mechanischen Beanspruchung entsprechend eine parallele, indem sie von einem Muskelsegment zum andern verlaufen und zwar das eine Mal straff, das andere Mal geschlängelt. Zellen fehlen jetzt nicht mehr, sie sind inzwischen von den Seiten her eingewandert. Mit ihrer Längsachse sind sie, oft aber nicht immer, der Faserrichtung gleichgestellt, haben aber mit den Fasern keinen engeren Zusammenhang gewonnen, was sowohl Längs- wie Querschnitte unzweideutig nachzuweisen erlauben. Das Zellprotoplasma ist sehr hell, doch färbt es

sich mit Eisenhämatoxylin immerhin so deutlich, dass man es ohne Schwierigkeit nachzuweisen vermag, während es mit den gewöhnlichen Färbungsmethoden, z. B. Eosin und Hämatoxylin, aussehen kann, als seien die Kerne nackt.

Damit ist die Entwicklung der Sehnen der Amphibienlarven beendet, soweit sie hier zu besprechen ist.

Bei den Embryonen von Warmblütern spielt sich die Entwicklung in etwas anderer Weise ab, als in den Myosepten der Amphibien, indem bei ihnen, wie bekannt, die erste Spur in dicht aneinander liegenden Zellen besteht, deren ovale Kerne mit ihrer Längsachse in der Richtung der späteren Fasern orientiert sind. Das Material an amorpher Substanz wird also nicht von weither herantransportiert, sondern an Ort und Stelle produziert. Die heute zur Verfügung stehenden Methoden erlauben es, diese Gallerte nachzuweisen, was ja früher keinem der Untersucher einwandfrei gelingen wollte. Auch die jetzigen Färbungsmittel lassen in den ersten Stadien das Zellprotoplasma noch so hell erscheinen, dass sein Nachweis grosse Aufmerksamkeit erfordert. In den Zwischenräumen zwischen den Zellen aber findet man eine mit Mallory sich blau färbende Substanz, welche bei ihrem Erscheinen eine Struktur nicht erkennen lässt. Zu ihrem Nachweis wurden die distalen Teile der Extremitäten und des Schwanzes von 30 mm langen Schweinsembryonen benutzt. Im Anfang umgibt sie die Zellen in einer zusammenhängenden Masse; diese sind in sie gleichsam eingegossen (Fig. 37). Das Bild ähnelt sehr dem des Anfangszustandes des Zwischengewebes der glatten Muskeln. Sehr bald häuft sich die fragliche Substanz hier in etwas grösserer, dort in etwas geringerer Menge an. Nun formiert sich die Substanz zu Fasern von rundlichem Querschnitte (Fig. 38). Es stehen augenscheinlich die Sehnen und die mit ihnen verwandten Bildungen von Anfang an unter einer so ausgesprochenen Spannung, dass der initiale netzförmige Zustand des Bindegewebes

anderer Stellen gar nicht zur Ausbildung kommen kann, sondern dass sofort die Bildung gesonderter Fasern in die Erscheinung tritt.

Von Interesse ist es, dass die Ursprungssubstanz der Sehnenfasern und diese selbst bei Säugern eine weit intensivere Färbung in rot oder blau, je nach der angewandten Methode, annehmen, als anderes Bindegewebe. Die Sehnen von mit Picrogrenat behandelten Präparate bleichen auch weit weniger und weit später aus, als die Fasern des umgebenden Bindegewebes. Dies nähert sie dem Verhalten der Terminans und deutet darauf hin, dass sich die Sehnen physikalisch oder chemisch von Bindegewebsfasern anderer Provenienz einigermaßen unterscheiden.

Ein Vergleich der Figg. 37 und 38 zeigt, dass die Kerne in den Zellen älterer Sehnen einen nicht unerheblich kleineren Querschnitt haben, als in denen jüngerer Sehnen. Auf dem Längsschnitt erscheint das Verhalten eher umgekehrt, so dass man annehmen möchte, die Kerne seien durch den vermehrten Zug in der Richtung der Fasern verlängert. Man weiss ja, dass auch die Flügelform der Zellen in den Sehnen Erwachsener im ganzen der Spannung der Fasern ihr Dasein verdankt.

Vergleicht man die Bildung der einzelnen Arten des Bindegewebes, dann sieht man, dass nach vorstehendem die Annahme von Thürler (74) einer mikroskopischen Prüfung der Entwicklung nicht stand hält. Er sagt: „Das fibröse Gewebe ist eine Varietät des weichen, formlosen Bindegewebes (des „Zellgewebes“), welche genetisch zurückzuführen ist auf parallele Anordnung der fibrillären Elemente durch die mechanische Einwirkung des Zuges und der Spannung.“

Weit richtiger sagt v. Ebner (11, S. 513): „Es liegt der Gedanke nahe, dass die leimgebenden Bindegewebsfibrillen aus leimgebender Substanz, welche zunächst als nicht fibrilläre,

colloidale Masse von den Zellen gebildet wird, unter dem Einflusse orientierter Zug- und Druckspannung zu bestimmt geordneten Fibrillen wird.“ Für Sehnen und sehnenähnliche Gebilde ist die Annahme dieses Forschers sogar vollständig zutreffend, für Bindegewebe anderer Art aber nicht, da hier stets ein indifferentes netzförmiges Stadium der in Formung begriffenen Substanz vorausgeht, ehe die orientierte Spannung ihre Wirkung geltend macht und die glatten collagenen Fasern aus dem Netz entwickelt.

Reticuläres Bindegewebe.

Dass das Stützgewebe der ausgebildeten Lymphdrüsen und der im Bau mit ihnen identischen Organe mit collagenen Fasern ausgestattet ist, bedarf keines Beweises, da schon die alten, seit mehr als sechzig Jahren benutzten Reaktionen dies nachweisen. Behandelt man eine getrocknete oder in Alkohol fixierte Lymphdrüse eines erwachsenen Tieres mit verdünnter Kalilauge und wäscht dann das Reagens wieder aus, dann erhält man ein zierliches Netz, welches nach allem, was wir über die Kalireaktion wissen, nur aus collagenem Gewebe bestehen kann, während die zugehörigen protoplasmatischen Gebilde endgültig zerstört sind. Die Bielschowskysche Methode, welche das collagene Gewebe schwarz färbt, konnte diese alte Erfahrung nur bestätigen. Das collagene Gewebe muss dem Zellnetz unmittelbar anliegen, da es vollkommen das gleiche Aussehen hat wie dieses. Über die Entwicklung äussert sich Mall (40), indem er von Untersuchungen Sabin's berichtet. Dieser letztere sagt: Die primitiven Lymphstränge bestehen aus einem Syncytium von zarten Exoplasmaabändern mit ovalen Kernen, welche von spindelförmigem Endoplasma umgeben sind. Bei Schweinsembryonen von 10 cm Länge zeigt das Syncytium alle Zeichen eines voll entwickelten Reticulums

mit vielen Kernen und aufliegendem Endoplasma. Mall fügt hinzu, dass sich nach dieser Beschreibung das Reticulum direkt von dem Exoplasma des Syncytiums entwickelt, während sich die Kerne und das Endoplasma in die Zellen umwandeln, welche auf den Fasern des Reticulums aufliegen. Laguesse (35) ging an der Milz von *Acanthias* der Bildung des collagenen Gewebes vom ersten Anfang an nach und fand, dass sich an den Bildungszellen eine Bedeckung von amorpher collagenen Substanz nachweisen lässt, welche sogar einen vollständigen Mantel um sie bilden kann, den er treffend mit der Kapsel der Knorpelzellen vergleicht. Die Berührung des Zellprotoplasmas und des Collagens ist so innig, dass er sogar meint, es wandelten sich Zellteile, selbst ganze Zellen, direkt in letzteres um. In dieser amorphen Substanz treten dann blattrippenartige Verdickungen auf, welche auch netzförmig miteinander verbunden sein können. Diese noch etwas unbestimmte Struktur geht in der Folge in richtige Fibrillen über, welche man gelegentlich über mehrere Zellen weit durchs Gesichtsfeld hin verfolgen kann. „Il semble ici (et cela jusque chez l'adulte) qu'on soit en présence d'une tendance générale de la substance amorphe à la fibrillation sous l'influence des causes mécaniques, comme le veut v. E b n e r, et que cette fibrillation, d'abord vague, atteigne son plus haut degré dans la fibre collagène à contours nets et vivement colorable“ (S. 143).

Balabio (1) untersucht das retikuläre Gewebe der Lymphdrüsen mit Hilfe der Bielschowsky'schen Methode an erwachsenen Tieren und an Embryonen von Rindern und Schafen. Die Zellen besitzen eine Sternform und er konnte nicht mit voller Sicherheit nachweisen, ob die Fortsätze übereinander gelagert waren, oder ein zusammenhängendes Netz bildeten. Denselben ist ein schwarz gefärbtes Fasernetz aufgelagert, welches mit ihnen aber nicht kontinuierlich ist, sondern nur mit ihnen in Berührung steht. Die Fasern sind den Zellen

entweder nur einseitig angelagert, oder sie bilden Netze, welche die Zellen umgeben. Balabio geht also nicht soweit zurück wie Laguesse, doch deckt sich seine Beschreibung mit der des letzteren Forschers im wesentlichen vollständig.

Ich selbst habe die Milz von Salamandralarven untersucht und von derselben Bilder erhalten, welche den von Balabio gezeichneten so vollständig entsprechen, dass ich auf eine zeichnerische Wiedergabe verzichten kann. Milz und Lymphdrüsen von Schweineembryonen verschiedener Grösse erwiesen sich nicht als günstige Objekte, da die Lymphocyten so ausserordentlich zahlreich sind, dass sie das reticuläre Gerüst fast ganz verdecken. Ich beschränke mich darauf, in Fig. 29 das mit Mallory gefärbte Reticulum aus einer Lymphdrüse eines jungen Hundes darzustellen, an welchem man sieht, dass die (im Präparat blau gefärbten) collagenen, schon recht dicken, Bälkchen auf den Zellen liegen, ohne dass jedoch eine direkte Umbildung derselben in das Netz irgendwie zu vermuten oder gar zu erkennen wäre. Obgleich wohl die Mehrzahl der Fachgenossen annimmt, dass die Zellen des reticulären Gewebes dem Netzwerk nur anliegen und nicht in dasselbe direkt übergehen, so kann man doch selbst in neuerer Zeit immer noch gegenteilige Beschreibungen finden (z. B. Demoor, 10). In den Bälkchen des ausgebildeten Netzes ist ein fibrillärer Zerfall häufig zu beobachten.

Es lag zur Zeit nicht in meiner Absicht, die Entwicklung des Bindegewebsgerüsts einzeln stehender Organe zu studieren, wie es etwa die Leber ist, oder die Drüsen ohne Ausführungsgang, oder Carotiden- und Steissdrüse. Es ist mir nicht zweifelhaft, dass solche Organe mancherlei spezielle Eigentümlichkeiten zeigen werden, wie etwa der Bau der Chordascheiden (v. Ebner, 11), wenn auch das Grundprinzip der ersten und der fortschreitenden Ausbildung kein anderes sein kann, wie

das des Bindegewebes im allgemeinen. Die Untersuchung der Entstehung der rein elastischen Gebilde, sowie der Vorgänge bei der Bildung von Knorpel und Knochen wird von so vielen Untersuchern und zum Teil von so berufener Seite gefördert, dass es mir im Augenblick nicht nötig erscheint, hierzu das Wort zu ergreifen. Es ist zu erhoffen, dass in nicht allzu ferner Zeit eine gewisse Klärung der Ansichten eintreten wird.

Schlussübersicht.

In den folgenden Zeilen soll ganz in kurzem der Stand der Kenntnisse von der Entstehung des Bindegewebes skizziert werden, wie er sich mir nach meinen eigenen Studien und denen anderer Untersucher ergeben hat. Es wird sich dabei die Gelegenheit bieten, einiges schärfer hervorzuheben, was in vorstehendem nur kurz berührt wurde.

Die ursprüngliche Quelle für alles Bindegewebe ist das bekannte Zellsyncytium des Mesenchyms. Dasselbe scheidet eine amorphe Gallertsubstanz aus, welche entweder nur spärlich (Sehnen, reticuläres Bindegewebe der lymphoiden Organe), oder in grösserer Menge, selbst reichlich vorhanden ist (Amphibien, Nabelschnur). Sie erfüllt dann die Lücken des Zellnetzes, kann sich sogar relativ weit über dasselbe hinaus erstrecken, ohne dass Zellen ihr folgen (Muskeln). Überall da wo die Gallerte mit anderen Geweben zusammenstösst (Epithelien und ihre Derivate, Muskeln, Nerven) verdichtet sie sich zu einer amorphen Grenzschichte (Membrana terminans, Umhüllung der Muskeln- und Nervenfasern). Diese Grenzschichte ist an sich zellenlos, doch kommt es vor, dass später

Zellfortsätze in sie hinein vorgestreckt werden, welche jedoch mit ihrer Genese nichts zu tun haben. Sie erweist sich anfänglich überall gleich dünn, verhält sich aber in der Folge verschieden, indem sie zwar an der einen Stelle in ihrer ursprünglichen Gestalt verharret, an einer anderen aber wieder verschwindet, wieder an einer anderen sich mehr oder weniger verdickt. Ihre ursprünglich collagene Beschaffenheit kann sich erhalten, die Schichte kann aber auch bald mehr, bald weniger das Verhalten des elastischen Gewebes annehmen. Sie bleibt nicht immer amorph, sondern zeigt in ausgebildetem Zustand nicht selten eine streifige oder faserige Struktur, welche an manchen Stellen erst nach Anwendung von Reagenzien sichtbar wird, an anderen auch ohne solche deutlich ist. Mit der Tätigkeit von Zellen hat die Entstehung dieser Struktur durchaus nichts zu tun.

Im Inneren des Bindegewebes selbst nehmen die Zellen an der Bildung der Fasern ebenfalls keinen direkten Anteil, dieselben entstehen vielmehr ausschliesslich in der Gallerte, die Zellen dienen nur zur Erzeugung dieser letzteren. Die Faserstruktur tritt in der Gallerte meist als ein indifferentes, sehr zartes Netz in die Erscheinung, welches erst in der Folge durch Zerreißen der weniger beanspruchten Fäden zu glatten und unverzweigten Fasern umgewandelt wird. Die Faserbildung erfolgt entweder direkt in der Gallerte oder in Lamellen, welche sich zuvor aus dieser abscheiden. Diese Lamellen (interstitielles Bindegewebe, Scheiden aller Art) sind vielleicht mit den Grenzmembranen nicht vollständig identisch, da es den Anschein hat, als wenn sie sich weniger lebhaft färben wie diese, doch wird ein solches Verhalten möglicherweise nur durch die extreme Dünne und Feinheit der strukturlosen Häutchen bedingt.

An Stellen, an welchen gleich von Anfang an eine ausgesprochene Spannung vorhanden ist (Sehnen), wird das netz-

förmige Stadium nicht durchgemacht, sondern es kommt sogleich zur Bildung parallel verlaufender, unverzweigter Fasern.

Die fertigen Bindegewebsfasern sind also in jedem Fall lediglich die Folge mechanischer auf die Gallerte oder die in ihr entstehenden Lamellen einwirkender Verhältnisse¹⁾. Da diese Verhältnisse die benachbarten Zellen in ähnlicher Weise beeinflussen, so kann es natürlich gelegentlich vorkommen, dass die zarten und schmiegsamen Ausläufer derselben die gleiche Verlaufsrichtung zeigen, wie die nächstliegenden Fasern, doch ist dies durchaus keine *Conditio sine qua non*, da die Zellen mit ihrem bewegungsfähigen Protoplasma ein weit selbständigeres und unabhängigeres Leben führen wie die Fasern.

Dies wird besonders deutlich illustriert durch das Verhalten der Zellen und Fasern zwischen den Nasenkapseln von Tritonembryonen, wo die ersteren ihre Längsrichtung von einer Kapsel zur anderen erstrecken, während die letzteren im rechten Winkel auf jene verlaufen.

Bei ihrem ersten Auftreten sind die Fasern noch nicht collagen, sie sind auch zumeist noch nicht glatt und glänzend wie echte Bindegewebsfasern, man findet sie vielmehr noch körnig, nicht selten varicös. Erst später, wenn auch oft schon sehr zeitig, nehmen sie das vom fertigen Bindegewebe her bekannte Aussehen an.

Nur die erste Bildung der Bindegewebsfasern hat zu Meinungsverschiedenheiten Veranlassung gegeben; dass dieselben, wenn sie erst vollkommen fertiggestellt sind, mit Zellen nirgends mehr in unmittelbarem Zusammenhang stehen, darüber dürfte seit langer Zeit jeder Zweifel geschwunden sein. Trotzdem aber stimmen die Untersucher darin überein, dass aus-

¹⁾ Herr Prof. Heiderich hat mir Präparate von einem Mucin vorgelegt, in welchem sich durch Säurezusatz Strukturen gebildet hatten, welche denen des werdenden Bindegewebes ausserordentlich ähnlich waren; ohne jede Spannung Netze mit rundlichen Maschen, bei der geringsten Zuwirkung lange von einander isolierte Fasern.

gebildete Bindegewebsfasern des Embryonalkörpers noch an Dicke, wohl auch an Länge, wachsen. (Vergl. Grönroos, 21.) Dies hat nichts Wunderbares, wenn man weiss, dass die Faserbildung überhaupt keine Funktion der Zellen, sondern der zwischen ihnen vorhandenen Gallerte ist. Erinnert man sich aber daran, dass im Bindegewebe erwachsener Tiere die Fasern des collagenen Gewebes zwar als unmessbar fein, aber als gleich dick isoliert werden können, so muss man sagen, dass in diesen beiden unleugbaren Tatsachen ein gewisser Widerspruch liegt. Den Schlüssel zur Lösung gibt die Betrachtung der Grenzhäute. Wie diese ursprünglich amorphe Gebilde mit collagener Reaktion sind, so verhält es sich auch bei den in Rede stehenden „Fasern“. Sie sind eben keine eigentlichen Fasern, sondern Stränge eines an sich amorphen collagenen Gewebes, welches ebenso durch Assimilation von der umgebenden Gallerte her sich verdicken kann, wie man es bei manchen Grenzhäuten beobachtet. Der Vorgang des Wachstumes der collagenen Stränge wurde von manchen Seiten mit dem Wachstum der Kristalle verglichen; in der Tat besteht ja auch eine oberflächliche Ähnlichkeit. Erst in der Folge organisieren sich diese Stränge in der Art, dass in ihnen bei wachsender Beanspruchung Fibrillen auftreten, welche durch die Reste der unveränderten Ursprungssubstanz zusammengehalten werden. Man kennt diese letztere unter dem Namen der „Kittsubstanz“ (Schaffer, 62) und sie ist es, welche ihre ursprüngliche Beschaffenheit so wenig verändert, dass sie noch in Reagenzien löslich ist, welche die fester und derber gewordenen Fibrillen nicht angreifen. Diese werden nach Entfernung der Kittsubstanz sichtbar, während sie sich vorher optisch von ihr gar nicht oder nur sehr wenig unterscheiden.

Das Primäre ist nach dem Gesagten nicht die Fibrille, sondern die Kittsubstanz, so paradox dies vielleicht auch klingen mag.

Ebenso wie bei den Grenzmembranen kann auch beim fibrillären Bindegewebe die Entwicklung bald mehr, bald weniger weit fortschreiten, es kann auch die Beschaffenheit bald eine rein collagene bleiben, bald sich mehr oder weniger der des elastischen Gewebes nähern, was offenbar auf lokale Einflüsse zurückzuführen ist. Als Beispiel möge die Suprachorioidea des Erwachsenen dienen. In ihrem Bau gleicht sie ganz den ersten Stadien des lamellosen Bindegewebes, in der chemischen Beschaffenheit ihrer Fasern nähert sie sich dem elastischen Gewebe. Auch die Grundmembranen des Gehörlabyrinthes und der Lungenalveolen gehört hierher. Ebenso wie bei den Grenzhäuten, so wäre es auch bei den Fasern unrichtig, wenn man einen scharfen Unterschied zwischen collagen und elastisch machen wollte, dies sind nur die beiden Endpunkte einer Reihe, in welcher je nach Lokalität und Bedürfnis des ausgebildeten Körpers Zwischenstufen vorkommen, welche jedoch sämtlich auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückgehen. Man wird deshalb auch gut tun, bei der Betrachtung der Entwicklung dem Ausdruck „collagen“ und dem Nachweis der leimgebenden Beschaffenheit keine allzu grosse Bedeutung zuzuschreiben, sondern in erster Linie die morphologische Ausbildung zu betrachten. Das chemische Verhalten der einzelnen Bindegewebsarten erwirbt sich ihr Recht erst, wenn die Entwicklung abgelaufen oder doch mehr oder weniger weit fortgeschritten ist.

Benützte Literatur.

1. Balabio, R., Contributo alla conoscenza della fina struttura delle Lympho. glandulae. *Anatom. Anzeig.* Bd. 33. 28. Aug. 1908. Nr. 6/7.
2. Baur, A., Die Entwicklung der Binde substanz. Inaug.-Diss. Tübingen. 1858.
3. Biesiadecki, A., Haut, Haare und Nägel in *Streckers Handbuch der Lehre von den Geweben.* 1. Bd. Leipzig. 1871. S. 585 f.
4. Bizzozero, Über die innere Grenzschicht der menschlichen serösen Häute. *Centralbl. f. die medicin. Wissenschaften* 1874. Nr. 14.
5. Boll, F., Über den Bau der Tränendrüse. *Arch. f. micr. Anat.* Bd. 4. 1868. S. 146.
6. —, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Gewebe. *Arch. f. microsc. Anatom.* Bd. 8. S. 28. 1872.
7. Bonnet, R., Die Entwicklung der Membranae propriae oder Glashäute, sowie der Membranae limitantes. *Mediz. Verein in Greifswald. Deutsch. med. Wochenschr.* Nr. 19. 1898.
8. —, *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.* Berlin 1907.
9. Coca, A. F., Die Bedeutung der „Fibroglia“-Fibrillen. Eine embryologische Studie. *Virchows Archiv f. pathol. Anat.* Bd. 186. S. 297. 1906.
10. Demoor, L., Recherches sur la structure du tissu réticulé. *Archives de biologie de Gand.* Tom. XIII. S. 1. 1895.
11. Ebner, V. v., Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. *Zeitschr. f. wiss. Zoolog.* 62. Bd. S. 469. 1897.
12. —, Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, insbesondere im Zahnbein. *Sitzber. d. kais. Akad. d. Wiss., in Wien. Mathem. naturw. Klasse.* Bd. 115. Abt. 3. Mai 1906.
13. Felix, W., Teilungserscheinungen an quergestreiften Muskelfasern menschlicher Embryonen. *Anat. Anz.* Bd. 3. S. 719. 1888.
14. —, Über Wachstum der quergestreiften Muskulatur nach Beobachtungen am Menschen. *Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.* Bd. 48. 1889.

15. Flemming, W., Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Internat. Beiträge zur wissenschaftl. Medizin. Festschr. f. Virchow. Bd. 1. S. 213. 1891.
16. —, Über den Bau der Bindegewebszellen und Bemerkungen über die Struktur der Zellsubstanz im allgemeinen. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 34. S. 471. 1897.
17. —, Über die Entwicklung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. S. 171. 1897.
18. —, Die Histogenese der Stützsubstanzen der Binde-substanzgruppe. Handbuch der vergl. und experim. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Herausg. von O. Hertwig. 3 B. 2. Teil. Jena 1902.
19. Flint, J. M., Das Bindegewebe der Speicheldrüsen und des Pancreas und seine Entwicklung in der Glandula submaxillaris. Arch. f. Anat. u. Phys. anat. Abt. S. 61. 1903.
20. Golowinski, J., Zur Kenntnis der Histogenese der Bindegewebsfibrillen. Anat. Hefte. H. 99. Bd. 33. 1907.
21. Grönroos, H. J., Bindegewebe ohne Bindegewebszellen. Anatom. Hefte. Bd. 22. S. 137. 1903.
22. Hansen, Fr. C. C., Eine zuverlässige Bindegewebsfärbung. Anat. Anz. Bd. 25. S. 151. 1898.
23. —, Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anz. Bd. 16. S. 417, 1899. Ferner in den Verhandlungen der anat. Gesellsch. Kiel 1898 und Tübingen 1899.
24. —, Untersuchungen über die Gruppe der Binde-substanzen I. Der Hyalin-knorpel. Anatom. Hefte. Bd. 27. H. 83. 1905.
25. Heidenhain, M., Plasma und Zelle. I. Abt. 1. Lief. in Handbuch d. Anatomie d. M. Herausgeg. von K. v. Bardeleben. 14. Lief. S. 31 f. Jena 1907.
26. Henneberg, B., Das Bindegewebe in der glatten Muskulatur und die sogenannten Inter-cellularbrücken. Anat. Hefte. H. 44. 1900.
27. Hensen, v., Zur Entwicklung des Nervensystems. Arch. f. pathol. Anatom. Bd. 30. S. 176. 1864.
28. —, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anat. u. Entw. Bd. 1. S. 364. 1876.
29. Key A., und G. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. 2. Hälfte. Stockholm 1876.
30. Kollmann, J., Strukturlose Membranen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Sitzungsber. der math. phys. Klasse d. bayer. Akad. d. Wissensch. H. 2. 1876.
31. Korff, K. v., Die Entwicklung der Zahnbeingrundsubstanz der Säugetiere. Arch. f. micr. Anat. Bd. 67. 1905.
32. —, Die Analogie in der Entwicklung der Knochen- und Zahnbeingrundsubstanz etc. Arch. f. micr. Anat. Bd. 69. S. 515. 1906.

33. Krauss, F., Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen. Arch. f. microscop. Anatom. Bd. 67. S. 319. 1906.
34. Kromayer, E., Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 8. S. 253. 1899.
35. Laguesse, E., Sur l'histogénèse de la fibre collagène et de la substance fondamentale dans la capsule de la rate chez les sélaciens. Arch. d'anat. microscopique. Tom. VI. fasc. II et III. 1903.
36. —, Sur la substance amorphe du tissu conjonctif lâche. C. R. Soc. biol. Paris. Tom. 55. p. 1239. 1903.
37. —, Substance amorphe et lamelles du tissu conjonctif lâche. Compt. rend. l'Assoc. d. Anat. Toulouse 1904. Bibliograph. anatom. Supplém. S. 123.
38. —, A propos de l'histogénèse de la fibre conjonctive. Compt. rend. Soc. biol. Paris. T. 56. No. 5. S. 180.
- 38a. Lwoff, B., Über die Entwicklung der Fibrillen des Bindegewebes. Sitzungsber. der Akad. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. 98. Abt. 3. Mai 1889.
39. Mall, F., Das retikulierte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. kgl. sächs. Ges. d. W. Bd. 17. Nr. 4. 1891.
40. Mall, F. P., On the development of the connective tissues from the connective-tissue syncytium. Amer. Journ. of Anatomy. Vol. 1. No. 3. p. 329. 1902.
41. Mallory, F. B., A contribution to staining methods. I. u. II. Journ. Exper. Med. Vol. 5. Nr. 1. p. 15. 1900. Ref. in Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 18. S. 175. 1901.
42. —, A hitherto undescribed fibrillar substance produced by connective-tissue cells. Journ. med. Research. Vol. 10. Nr. 3. 1903.
43. Masur, A., Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der Schmelzpulpa. Anatom. Hefte H. 105. Bd. 35. H. 1. S. 263. 1907.
- 43a. Maurer, F., Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. Morphol. Jahrb. Bd. 18. 1892.
44. —, Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbeltieren. Morpholog. Jahrb. Bd. 21. S. 473. 1894.
45. —, Die Entwicklung des Muskelsystems und der elektrischen Organe. In Handb. d. vergl. u. experiment. Entwicklungsgesch. Herausgegeb. von O. Hertwig. 3. Bd. 1. Tl. 1904.
46. Maximow, A., Über die Zellformen des lockeren Bindegewebes. Arch. f. microsc. Anat. Bd. 67. S. 680. 1906.
47. Merkel, Fr., Über das Bindegewebe der Nabelschnur. Verhandl. d. Gesellsch. d. Naturforscher n. Ärzte. Nürnberg 1893. II. S. 399.
48. —, Zur Histogenese des Bindegewebes. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. 9. Versamml. Basel. 1895. S. 41.

49. Meves, F., Über Mitochondrien, bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. *Anat. Anz.* Bd. 31. Nr. 15 u. 16. S. 399. 1907.
50. —, Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. *Anat. Anz.* Bd. 31. Nr. 21 u. 22. S. 561. 1907.
51. Neumayer, Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems, der Spinalganglien und des Nervus sympathicus. In *Handb. d. vergl. und experimentell. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere*. Herausg. von O. Hertwig. 2. Bd. 3. Tl. S. 513. Jena 1906.
52. Reinke, Fr., Zellstudien. *Arch. f. microscop. Anatom.* Bd. 43. S. 377. 1894.
53. Renaut, J., *Traité d'histologie pratique*. T. 1. S. 229. 1893. T. II. Fasc. 1. S. 138. 1897.
54. —, Sur la tramule du tissu conjonctif. *C. R. de l'Assoc. des Anatomistes* S. V. Liège. p. 17. 1903.
55. —, Sur la tramule du tissu conjonctif. *Arch. anat. Microsc.* T. 6. p. 1. 1903.
56. —, La substance fondamentale continue du tissu conjonctif lâche. *Compt. rend. Soc. biol. Paris*. T. 55. p. 1620. 1903.
57. Retterer, E., Structure et évolution du tégument externe. *Journ. de l'anatomie et de la Phys. norm. et path.* 40. Ann. p. 493. 1904.
58. Retzius, G., Über den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Tiere in Retzius, *Biolog. Untersuchungen*. Neue Folge. VI. S. 67. 1894.
59. Rollet, A., Über die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. *Untersuch. aus d. phys.-histol. Institut in Graz* 1872.
60. Rühle, G., Über die Membrana propria der Harnkanälchen und ihre Beziehung zu dem interstitiellen Gewebe der Niere. *Arch. für Anat. u. Phys. Anat.* Abt. S. 153. Jahrg. 1897.
61. Schaffer, J., Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen, insbesondere ihrer Verbindungen. *Zeitschr. für wissensch. Zoologie*. Bd. 66. S. 214. 1899.
62. —, Grundsubstanz, Intercellularsubstanz und Kittsubstanz. *Anat. Anz.* Bd. 19. S. 95. 1901.
63. Schuberg, A., Untersuchungen über Zellverbindungen. II. Teil. *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie*. Bd. 87. S. 551. 1907.
64. —, Beiträge zur vergleich. Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie*. Bd. 90. S. 1. 1908.
65. Schultze, M., Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* S. 1. Jahrg. 1861.
66. Spalteholz, W., Das Bindegewebsgerüst der Dünndarmschleimhaut des Hundes. *Archiv f. Anat. u. Phys. Anat.* Abt. Suppl. S. 373. Jahrg. 1897.
67. —, Über die Beziehungen zwischen Bindegewebsfasern und -Zellen. *Verhandl. anat. Gesellsch.* 20. Vers. Rostock. S. 209. 1906.
68. Spuler, A., Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanzen. *Anatom. Hefte*. Bd. 7. H. 1, 1896.

-
69. Stöhr, Ph., Lehrbuch der Histologie. 12. Aufl. Jena 1906.
 70. Studnička, F. K., Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anat. Hefte. Bd. 21. H. 67. S. 279. 1903.
 71. —, Schematische Darstellungen zur Entwicklungsgeschichte einiger Gewebe. Anat. Anz. Bd. 22. S. 537. 1903.
 72. —, Über einige Grundsubstanzgewebe. Anatom. Anzeig. Bd. 31. S. 497. 1907.
 73. Szily, Al. v., Über das Entstehen eines fibrillären Stützgewebes im Embryo und dessen Verhältnis zur Glaskörperfrage. Anat. Hefte. H. 107. (35. Bd. H. 3.) 1908.
 74. Thürler, L., Studien über die Funktion des fibrösen Gewebes. Inaug.-Diss. Zürich 1884.
 75. Vincenzi, L., Sulla struttura della limitante (Bizzozzero) delle sierose umane. Anat. Anz. Bd. 20. S. 492. 1902.
 76. Zachariadès, Recherches sur le développement du tissu conjonctif. Compt. rend. de la Soc. de biol. 19. Febr. 1898.
-

Figurenerklärung.

Die Präparate, über deren Behandlung nichts gesagt ist, sind sämtlich mit Zenkerscher Flüssigkeit fixiert.

Fig. 1. Tritonlarve, 8 mm lang. Längsschnitt des Flossensaumes des Schwanzes. Die Bindegewebszellen liegen in hellen Räumen; das Fasernetz ist zurückgeschoben. Ep. Oberflächenepithel an beiden Seiten des Schwanzes. D. Dotterplättchen. Vergr. 450.

Fig. 2. Tritonlarve, 8 mm lang. Wie Fig. 1. Das Epithel zu beiden Seiten ist in der Zeichnung fortgelassen. Das Fasernetz zeigt in der Mitte des Durchschnittees, besonders in dessen oberen Teil, rundliche Maschen, zu beiden Seiten gestrecktere Fäden. Die Fäden sind von körnigem Aussehen.

Fig. 3. Ältere Salamanderlarve. Längsschnitt des Flossensaumes des Schwanzes. Das Epithel zu beiden Seiten ist in der Zeichnung fortgeblieben. Ausgebildete collagene Fasern; in der Mitte verfilzt, zu beiden Seiten gestreckt und an die Membr. terminalis angeheftet. Die Fixation ist nicht notiert worden. Schwächere Vergrößerung.

Fig. 4. Tritonlarve, 10 mm, mit Flemmingscher Flüssigkeit fixiert. Bindegewebe zwischen Auge, Ohr und Hautoberfläche. In der Tiefe liegen die Zellen dichter, die zwischen ihnen befindliche Gallerte ist (mit Mallory) dunkler gefärbt. Struktur netzförmig. Nach der Hautoberfläche Zellen sparsamer, Gallerte heller, Faserverlauf im rechten Winkel zur Oberfläche. Vergröss. 450.

Fig. 5. Tritonlarve, ca. 11 mm lang. Durchschnitt der Haut von der Scheitelgegend. Die ersten collagenen Fasern. Unter dem Oberflächenepithel eine dunkle Pigmentzelle. Vergr. 450.

Fig. 6. Tritonlarve, ca. 15 mm lang. Bindegewebe zwischen den Knorpelkapseln der Riechorgane. Die platten Zellen sind zumeist im optischen Querschnitt zu sehen. Die Bindegewebsfasern verlaufen in nahezu rechtem Winkel zu denselben. g Gefäßquerschnitt, k Knorpel. Vergr. 450.

Fig. 7. Tritonlarve, 8 mm lang. Zelle und Fasernetz von der in Fig. 4 abgebildeten Stelle bei einer Vergr. von 1350.

Fig. 8. Tritonlarve, 10 mm lang. Zelle von der gleichen Stelle wie Fig. 7. Unter dem Kern zwei Dotterplättchen. Die ersten collagenen Fasern. Vergr. 1350.

Fig. 9. Grössere Salamanderlarve, wie Fig. 3. Bauchfell. Zelle, deren Teilung fast beendet ist. Die Faserstrukturen im Protoplasma schliessen in jeder Tochterzelle bogenförmig ab, ohne dass sie durch die ebenfalls streifige schmale Brücke miteinander in Zusammenhang stehen. Vergr. 1350.

Fig. 10. Tritonlarve, 8,5 mm lang. Längsschnitt einiger Muskelsegmente (Musk.) bei ganz schwacher Vergrößerung. Die Myosepten (Myos.) gehen einerseits in die M. terminans, andererseits in das Bindegewebe nächst der Chorda dors. über.

Fig. 11. Tritonlarve, 8,0 mm lang. Längsschnitt zweier Muskelsegmente mit dazwischenliegendem Myoseptum. Links ist dasselbe noch amorph und mit Naphtolschwarz dunkelblau gefärbt. Nach rechts weichen die Enden der Muskelfasern immer weiter auseinander und das zwischen ihnen liegende Gewebe hat sich zu netzförmigen Fibrillen umgewandelt. G Gefässquerschnitt; neben ihm eine Zelle. Vergr. 450.

Fig. 12. Triton, ca. 45 mm lang. Ausgebildete Sehne zwischen zwei Muskelsegmenten. Vergr. 450.

Fig. 13. Menschlicher Fötus von 20 Wochen. Muskeln der A. umbilicalis im Querschnitt. Die Fasern sind in eine grössere Menge einer mit Picrogrenat collagen gefärbten, amorphen Masse eingebettet. Müllersche Flüssigkeit. Vergr. 1350.

Fig. 14. Querschnitt glatter Muskelfasern aus dem Dünndarm der erwachsenen Katze. Die zwischen den Faserquerschnitten befindliche Binde-substanz ist mit Picrogrenat rot gefärbt. Vergr. 1350.

Fig. 15. Schweinsfötus, 90 mm. Scheitelsteisslänge. Unterschenkel-muskel, Querschnitt. G Gefässquerschnitt. Schwächere Vergr.

Fig. 16. Erwachsener Mensch. Schultermuskel, Querschnitt. Müllersche Flüssigkeit. Sarcolemm.

Fig. 17. Erwachsener Hund. Herz, Querschnitt der Muskelfasern aus der Mitte der Wand des linken Ventrikels. Müllersche Flüssigkeit.

Fig. 18. Ebenso von der Oberfläche, dicht unter dem Epicard. Die Muskelfasern besitzen ein mit Picrogrenat sich rot färbendes Sarcolemm.

Fig. 19. Schweinsembryo, 30 mm. Scheitelsteisslänge. Querschnitt eines Nerven des Schwanzes. Vergr. 1350.

Fig. 20. Menschlicher Fötus. Querschnitt eines Nervenästchens in einem Muskelseptum der Unterarmmuskulatur. Müllersche Flüssigkeit. In der aus lamellösem Bindegewebe bestehenden Scheide sind die Nervenfasern selbst in eine amorphe Masse eingelassen. * Eine Faser mit ausgebildeter Markscheide. Vergr. 1350.

Fig. 21. Froschlarve mit durchgebrochenen Hinterbeinen. Querschnitt eines Beinnerven. Müllersche Flüssigkeit. Schwächere Vergröss.

Fig. 22. Katze, älterer Fötus. Querschnitt des N. laryngeus sup. Müllersche Flüssigkeit. Schwäch. Vergröss.

Fig. 23. Katzenembryo 13 mm. Scheitel-Steisslänge. Zellnetz aus der Nabelschnur.

Fig. 24. Schweinsfötus, 30 mm lang. Nabelschnur, Längsschnitt. Eine Zelle liegt in einem hellen, von Bindegewebsbündeln begrenzten Raum. In dem Raum die ersten Spuren der netzförmigen Faserbildung.

Fig. 25. Schwein, älterer Fötus. Nabelschnur Längsschnitt. Müllersche Flüssigkeit. Die Zellen sind mit fertigen Bindegewebsfasern umwickelt. Schwächere Vergröss.

Fig. 26. Aus der Nabelschnur eines neugeborenen Menschen. Golowinskische Streifen. Müllersche Flüssigkeit. Vergr. 1350.

Fig. 27. Zellen aus der Nabelschnur eines Schweinsfötus von 60 mm Länge. Golowinskische Streifen. Vergr. 1350.

Fig. 28. Schweinsfötus, 60 mm lang. Amnion. Zellnetz und Bindegewebsfasern.

Fig. 29. Schweinsembryo, 17 mm lang. Bindegewebsbildung in einer Falte der Eihäute.

Fig. 30. Schweinsembryo, 30 mm lang. Zellen aus dem Corium des distalen Teiles eines Beines. Vergr. 1350.

Fig. 31. Schweinsembryo, 30 mm lang. Proximaler Teil einer Extremität. Zellen aus der unterhalb des Coriums gelegenen Schichte. Vergr. 1350.

Fig. 32. Katzenembryo aus dem Entwicklungsstadium, in welchem an den vorderen Extremitäten die Fingerstrahlen schon sichtbar sind, an den hinteren noch nicht. Zelle aus der Bauchwand mit Golowinskischen Streifen, umgeben vom Anfangsnetz der Bindegewebsfasern. Vergr. 1350.

Fig. 33. Zelle aus der Eihaut eines Schweinsfötus von 60 mm Länge. In der Umgebung Bindegewebsfasern, welche noch netzförmig zusammenhängen. Vergr. 1350.

Fig. 34. Schweinsfötus von 90 mm Länge. Flache Zelle aus der Anlage der Hirnhäute. Varicöse Bindegewebsfasern. Vergr. 1350.

Fig. 35. Schweinsembryo von 30 mm Länge. Bindegewebslamelle aus dem Bein, Schiefschnitt. Eine Zelle hat sich in der Art verschoben, dass die unterliegende strukturlose Lamelle zum Vorschein kommt. In derselben Faser-netze, die ersten Spuren des fibrillären Bindegewebes. Vergr. 1350.

Fig. 36. Schwein, älterer Fötus. Unteres Ende der Epithelkappe einer Zahnpapille. Die sog. Membrana praeformativa geht auf die Aussenseite des Schmelzorgans über, wo sie allmählich undeutlich wird. Fixation unbekannt. (Präparat von Herrn Dr. von Korff.) Schwache Vergr.

Fig. 37. Schweinsembryo 30 mm Länge. Schwanzsehne. Querschnitt. Die Zellen liegen in einer amorphen Substanz, welche sich mit den Färbemitteln für Collagen färbt. Ob die Spalten in derselben bei der Fixierung entstanden oder präformiert sind, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Vergr. 1350.

Fig. 38. Schweinsembryo von 60 mm Länge. Schwanzsehne. Querschnitt. In der amorphen Substanz haben sich Fasern differenziert, deren Querschnitte sich besonders dunkel färben. Vergr. 1350.

Fig. 39. Junger Hund. Schnitt durch das Reticulum einer Lymphdrüse. Zellen und netzförmig verbundene Fasern, mit Mallory dunkelblau gefärbt. Trichloressigsäure. Vergr. 1350.