

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Histochemie der Haut

Unna, Paul Gerson

Leipzig [u.a.], 1928

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Shelf Mark: Ui VI 1849

F. Eine zweite Darstellung der Sauerstoff- und Reduktionsorte.

[urn:nbn:de:hbz:38m:1-125247](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hbz:38m:1-125247)

dromukoid des Knorpels, dort legt der aktive Sauerstoff der Lymphe Depots von inaktivem Sauerstoff an, welche sich aus dem Grunde hier aufstapeln können, weil einerseits die hier vorhandene Säure des Gewebes sie schützt, andererseits, wie das Benzidinreagens nachweist, keine Peroxydase in ihnen enthalten ist, welche den Sauerstoff frei machen könnte. Diese „sekundären“ Sauerstoffreservoirs sind mithin charakterisiert durch ihre Säure und die Abwesenheit von Peroxydase. Dadurch unterscheiden sie sich grundsätzlich von den primären, ebenfalls sauren, aber peroxydasehaltigen Sauerstofforten, wie den Kernen und den Mastzellen. Ein jeder Kern zeigt uns schon diesen fundamentalen Unterschied der sauren Eiweiße in seinem peroxydasehaltigen Kerngerüst und seinem peroxydasefreien Globulinzentrum des Kernkörperchens; jenes stößt seinen aktivierten Sauerstoff ab, dieses bildet aus inaktivem Sauerstoff einen Sauerstoffspeicher. So stellt sich schließlich die Durchlüftung aller tierischen Zellen mit Hilfe der beiden sich in die Hände arbeitenden Sauerstoffenzyme als ein überraschend einfacher Vorgang heraus, der die komplizierten Aufgaben der Sauerstoffversorgung aller Zellen spielend bewältigt.

F. Eine zweite Darstellung der Sauerstoff- und Reduktionsorte.

Farbenindex: Neutralviolett (NV.).

Die Lebendfärbung von Gefrierschnitten, diese notwendige Bedingung zum Zustandekommen der RW.-Färbung, stand, als diese wichtige Färbung entdeckt wurde, ganz isoliert, ohne Vorgänger in der Wissenschaft da. Im Gegenteil war die Meinung allgemein verbreitet, zu jeder regelrechten Färbung eines Gewebes gehöre eine vorherige und meist sehr eingreifende Fixation, die natürlich ohne Abtötung des Gewebes nicht denkbar war. Mit der Beseitigung dieses alten Vorurteils gewann die Wissenschaft aber plötzlich auch eine ganz neue Fragestellung von sehr weittragender Bedeutung. Wenn es möglich war, ein bestimmtes Gewebe in überlebendem Zustande, z. B. als Gefrierschnitt, zu färben, so konnte man natürlich auch das Resultat dieser Färbung vergleichen mit der Färbung eines gleichen Schnittes, zu dessen Herstellung das gleiche Material fixiert, eingebettet und dadurch sicher abgetötet war. Brauchte man nun zur Färbung eines solchen abgetöteten Schnittes dasselbe Färbemittel wie für den Gefrierschnitt und entdeckte in diesen beiden Schnitten konstante Unterschiede der Färbung, so waren natürlich diese Unterschiede nur auf die einzige Veränderung zu beziehen, die zwischen den Schnitten bestand, auf die Abtötung. Man hatte also ein Mittel an der Hand, die Wirkung der Abtötung histologisch zu studieren, und da in diesem besonderen Falle durch die Färbung nur die Existenz und Verteilung des Sauerstoffs aufgedeckt wurde, so war ein Mittel gegeben, die Abtötung eines Gewebes durch O-Entziehung, durch Erstickung, zu untersuchen; die Gefrierschnitte ergaben das Verhalten des überlebenden Gewebes, die Zelloidin- bzw. Paraffinschnitte das des toten Gewebes.

Ich nannte, um jede Verwechslung mit der Ehrlichschen Vitalfärbung zu vermeiden, die neue Methode: die Tot-Lebend-Färbungsmethode¹⁾.

Von diesem neu gewonnenen Standpunkte aus haben wir nun zunächst alle für die Sauerstofffrage in Betracht kommenden Färbemethoden zu betrachten und miteinander zu vergleichen.

Da sehen wir sofort, daß die Manganmethode nicht zu einer Tot-Lebend-Färbung gebraucht werden kann, da nur ganz vereinzelte Gewebsteile, wie die Knäueldrüsenkörner, sich bei der Manganfärbung an Gefrierschnitten anders verhalten wie an eingebettetem Material, die hauptsächlichlichen Färbungsdifferenzen aber (Hornschicht, Stachelschicht, Kerne, Keimschicht, Kutis usw.) genau gleich an Gefrierschnitten und Zelloidinschnitten ausfallen.

Ebenso können wir die Peroxydasefärbung durch Benzidin + H_2O_2 nicht zu einer Tot-Lebend-Färbung benutzen, da sie nicht bloß an Gefrierschnitten, sondern auch an Zelloidinschnitten, wenn auch nicht so gut, gelingt. Wenn sie aber gelingt, erblickt man die Peroxydaseorte an genau denselben Stellen wie an Gefrierschnitten, nämlich an Kernen und Mastzellen.

Werfen wir schließlich noch einen Blick auf unsere bewährteste Protoplasmafärbung an Alkoholmaterial, die Methylgrün + Pyronin-Färbung, und stellen die Frage nach ihrem Verhalten zu Gefrierschnitten und damit zur Sauerstofffrage, so ist zunächst zu sagen, daß diese Methode an Gefrierschnitten dieselben gewohnten Bilder ergibt wie an Zelloidin- und Paraffinschnitten. Sie ist also für eine Tot-Lebend-Färbung nicht anwendbar, und trotzdem gibt uns jeder Schnitt auch am eingebetteten Material heute bereits eine mikrochemische Analyse, aber doch nur deshalb, weil wir ganz unabhängig davon durch das Studium der RW.-Färbung und der Peroxydasefärbung gelernt haben, daß ein biologischer Unterschied besteht zwischen dem hier auftretenden Grün der Kerne und Mastzellen als den primären O-Orten und dem Rot der Kernkörperchen und der Zytoseanhäufungen (Granoplasma, Plasmazellen) als sekundären O-Orten.

Obleich wir es hier also mit abgetötetem, in bezug auf seinen Sauerstoff verarmtem, ersticktem Gewebe zu tun haben, erkennen wir an den nach Pappenheim-Unna gefärbten, toten Schnitten auf den ersten Blick, allein durch die grüne und rote Färbung, biologische Unterschiede von großer Wichtigkeit. Der bloße Anblick eines so gefärbten Zelloidin- oder Paraffinschnittes gibt uns Aufschluß über die Orte der O-Aktivierung (grün) und dadurch auch über die Richtung des von hier ausgehenden Sauerstoffstromes und die Orte der O-Ansammlungen (rot), unserer O-Speicher.

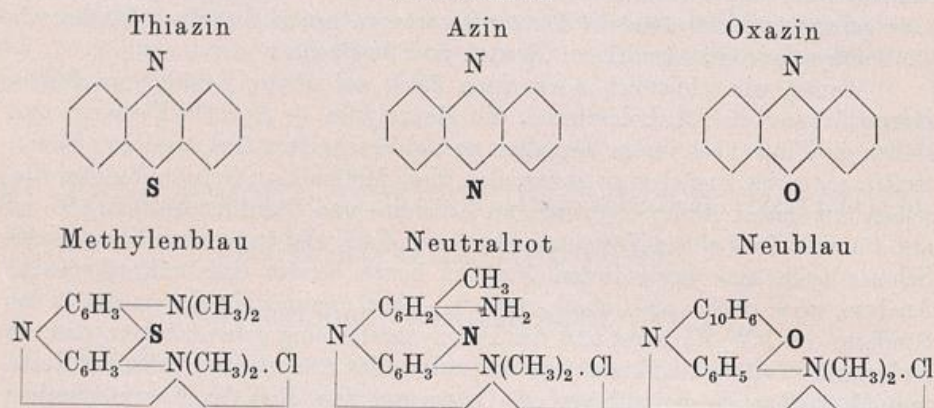
Allerdings sind diese biologischen Schlußfolgerungen nur indirekte, aus anderen biologischen Beobachtungen erst abgeleitete. Nun haben aber die letzten Jahre uns mit einer neuen polychromen Färbung beschenkt, welche darin noch über jene Pappenheim-Unna-Färbung hinausgeht, daß sie — genau wie das Rongalitweiß — nur auf überlebende Gefrierschnitte anwendbar ist, nicht dagegen auf Alkohol-Zelloidin- oder Paraffinschnitte. Sie verlangt also auch zur Ausführung überlebendes Material. Sie ist wie die RW.-Methode als eine Tot-Lebend-Färbungsmethode zu gebrauchen und wie die letztere dadurch ebenfalls ein Reagens auf das Leben der Gewebe überhaupt.

¹⁾ P. G. Unna, Vergleichende Tot-Lebend-Färbung. Dermatologische Wochenschrift 1918, S. 703.

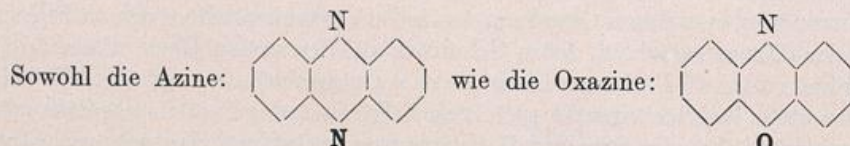
Diese zwei Färbungen treten daher zusammen in einen bewußten Gegensatz zu sämtlichen früheren Färbungen und inaugrieren ein neues Kapitel in der biochemischen Analyse der Gewebe. Wir haben oben gesehen, daß von den bisher bekannten Sauerstofffärbungen nur die Rongalitweißfärbung zu den Lebendfärbungen gehört. Weder die Manganfärbung der Reduktionsorte noch die Benzidin + H_2O_2 -Färbung der Peroxydaseorte ist unbedingt an Gefrierschnitte überlebenden Gewebes geknüpft, wenn auch dieses Material für sie das ideale bleibt. Für die neue Lebendfärbung aber sind Gefrierschnitte überlebenden Gewebes die *Conditio sine qua non*, gerade so wie für die Rongalitweißfärbung.

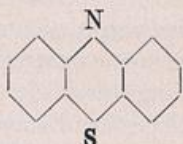
Der neue Farbstoff heißt Neutralviolett¹⁾ (Cassella) und besteht aus zwei basischen Farben, dem Azin: Neutralrot (2 Teile) und dem Oxazin: Neublau (1 Teil).

Azinfarbstoffe.



Neutralviolett (NV.) ist eine Mischung von Neutralrot und Neublau.



haben eine ähnliche Konstitution wie die Thiazine: , zu denen

das Methylenblau gehört, da sie alle nach dem Typus der Anthrazene gebaut sind. An Stelle des Schwefels der Thiazine tragen die Azine aber ein N-Atom an der Brücke, die Oxazine ein O-Atom. Das Neutralrot schließt sich auch in den Seitenketten dem Methylenblau sehr nahe an, während im Oxazin eine Seitenkette ganz fortfällt und im Kerne des Farbstoffes eine Benzolgruppe durch eine Naphtholgruppe vertreten ist.

¹⁾ Siehe Unna und Golodetz, Neutralviolett extra. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 90 (1917), S. 69.

Vergleichende Versuche mit den beiden Farben zeigen nun folgendes: Färbt man mit Neutralrot allein, so erhält man ein durchweg rotes, färbt man mit Neublau, ein rein blaues Bild aller Säureorte des Gewebes. Färbt man mit diesem Gemisch beider totes Gewebe, so nehmen alle Säureorte ein gleichmäßiges Violett an; färbt man mit dem Gemisch aber Gefrierschnitte, die ihren Sauerstoff noch besitzen, nach folgender Vorschrift, so erhält man eine schöne und sehr genaue Doppelfärbung.

Neutralviolett- (NV.-) Methode.

(Nur für Gefrierschnitte.)

1. Stücke in Wasser von 80° C 2 Minuten eintauchen zur Gerinnung der flüssigen Eiweiße.
2. Stücke gefrierageschnitten.
3. Schnitte in $\frac{1}{2}\%$ igem NV. 10 Minuten.
4. Kurz abspülen in Wasser.
5. Entfärben und entwässern in absolutem Alkohol.
6. Öl, Balsam.

Die Mischfarbe teilt sich also, und jeder Komponent färbt nur diejenigen Bestandteile, zu denen er eine besonders große, chemische Affinität besitzt. Und da zeigt sich, daß das Neublau nur zu den reduzierenden sauren Eiweißen: zu der Muskelsubstanz und dem Protoplasma an den Reduktionsorten, das Neutralrot zu den oxydierenden sauren Eiweißen an den O-Orten: Kernen, Mastzellen und Knorpel eine hervorragende Verwandtschaft besitzt.

So erhalten wir an überlebenden Gefrierschnitten auf die einfachste Weise durch NV. eine Übersicht über beides auf einmal, über die Reduktions- und O-Orte des Schnittes, welche wir früher allein durch Vergleich der Mangan- und Rongalitweißschnitte erhalten konnten.

Neutralviolett- (NV.-) Färbung (Bilder 61 und 62).

	Reduktions- bild durch Kali- permanganat	Bild der		Oxydations- bild durch Ron- galitweiß
		redu- zierenden sauren Eiweiße	oxy- dierenden sauren Eiweiße	
		durch das		
		Blau	Rot	
		des Neutralvioletts		
Muskeln	++	++	0	0
Epithelprotoplasma	++	++	0	0
Rote Blutkörperchen	+	+	0	0
Nerven	+	+	0	0
Kerne	0	0	++	++
Mastzellen	0	0	+++	+++
Knorpel	0	0	+++	+++
Wurzelscheide	++	0	++	0
Oberflächliche Hornschicht.	+	0	+	0

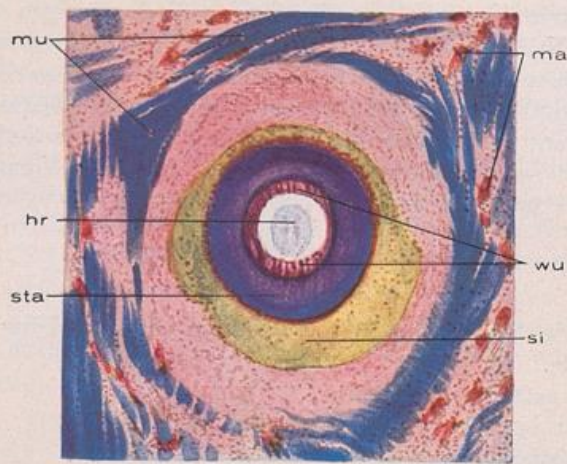


Bild 61.

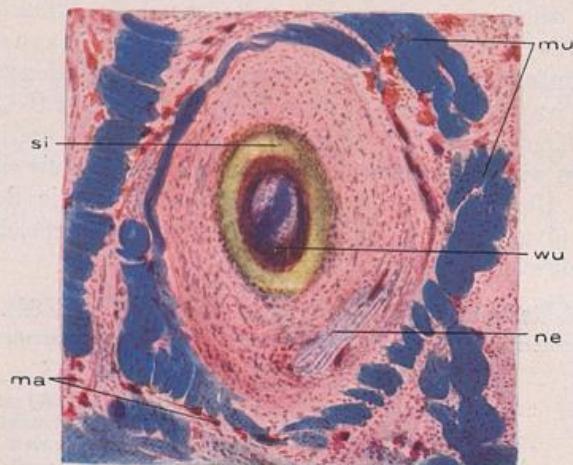


Bild 62.

Bild 61 und Bild 62. Tasthaar der Ratte, zwei Querschnitte, frisch. Färbung: Neutralviolett. Neublaufärbung: Hautmuskeln (mu), Stachelschicht des Haarbalges (sta). Grün: Blutsinus (si). Neutralrot: Kerne, Wurzelscheide (wu). Hellviolett: Nervenbündel (Bild 62, ne). Orangerot: Mastzellen (ma). Ungefärbt: Haar (hr) (Bild 62).

Die Teilung des NV. bei der Färbung von Gefrierschnitten ist in der Tabelle dadurch ausgedrückt, daß der mittlere Teil derselben in zwei Rubriken zerfällt, die Blaufärbung der reduzierenden sauren Eiweiße links und die Rotfärbung der oxydierenden sauren Eiweiße rechts.

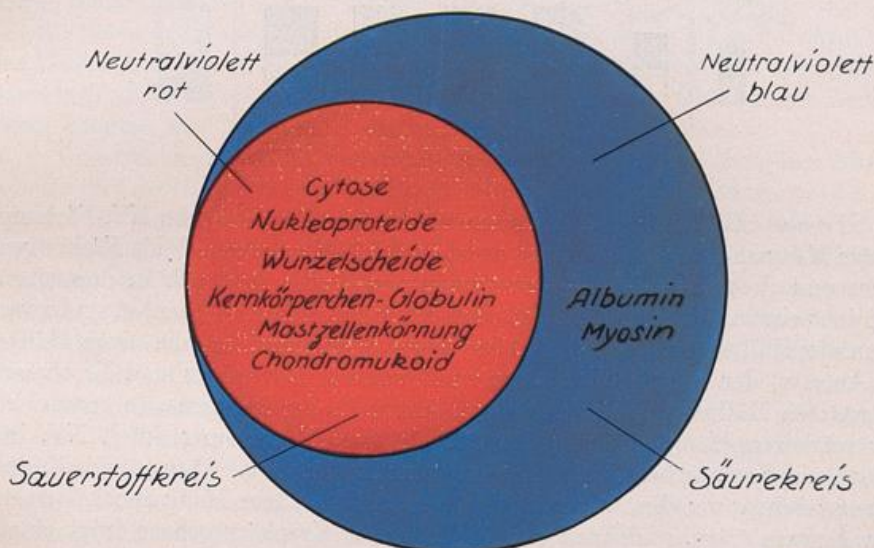
An die Blauseite ist nun, um den Vergleich zu erleichtern, das durch Mangan erzeugte Reduktionsbild angeschlossen, an die Rotseite das Oxydationsbild, wie es RW. ergibt. Man sieht, daß der obere Teil der Tabelle (ober-

halb des Striches) in der Tat eine absolute Übereinstimmung der blauen Reduktionsorte mit den braunen Manganorten einerseits und der roten O-Orte mit den blauen Orten des Rongalitweißbildes andererseits zeigt.

Der Teil der Tabelle unterhalb des Striches zeigt aber, daß dieser Parallelismus seine Grenze hat und daß der Verwandtschaftskreis des Neutralrots über den der O-Orte hinausgeht und in den der Reduktionsorte hinübergreift, denn zwei Formen verhornter Zellen, die Wurzelscheide des Haares und eine oberflächliche Hornschichtlage der Fußsohle, die im Manganbilde besonders braun sind, färben sich in Gefrierschnitten mit NV. nicht, wie man erwarten sollte, blau, sondern rot, als wären es auch O-Orte. Diese Tatsache beweist, daß die roten Orte des NV. einem größeren Kreise angehören als dem der Sauerstofforte, wie sie uns das RW. aufdeckt, nämlich dem Kreise der Säureorte.

Schon gleich bei der Entdeckung des Rongalitweiß war es ja klar, daß die O-Orte stets mit Säureorten zusammenfallen, aber daß nicht alle Säureorte = O-Orte sind, und allmählich ergab es sich, daß nur diejenigen Säureorte O-Orte sind, welche RW. dehydrieren können. Oder mit anderen Worten, daß der Kreis der O-Orte von beiden der kleinere ist und innerhalb des größeren Kreises der Säureorte zu liegen kommt.

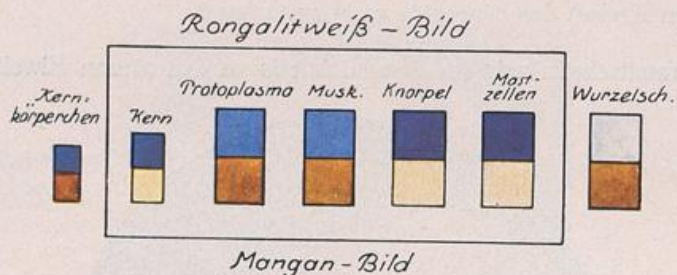
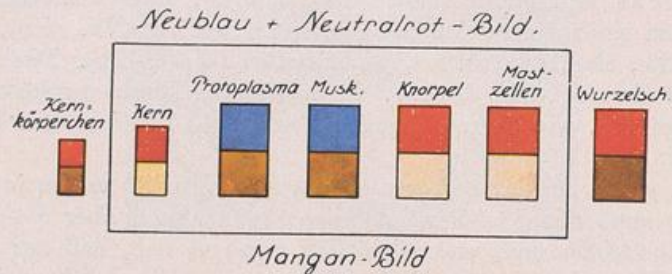
Verwandtschaftskreis des Neutralviolett zu den sauren Eiweißen.



Die scheinbare Unstimmigkeit der Wurzelscheide und obersten Hornschicht, welche ein starkes Manganbild zeigen und von NV. doch nicht blau gefärbt werden, wie die Muskeln, sondern rot, läßt sich übrigens auf Grund unserer Erfahrungen über den Stockwerkbau der Zelle erklären. Denn es ist wohl möglich, daß die Grundlage der Wurzelscheide Kalpermanganat reduziert, während der saure Oberstock Neutralrot speichert. Wir haben eben die Tatsache zu registrieren, daß oberhalb einer basischen, reduzierenden Eiweißgrundlage ebenso wohl saure reduzierende

Eiweiße mit Neublau, wie saure oxydierende Eiweiße mit Neutralrot oder Methylgrün nachgewiesen werden können. Das saure, reduzierende Eiweiß, das sich mit Neublau färbt, ist im Epithel wohl sicher: ein Albumin des Gewebssaftes, im Muskel: Myosin neben Albumin, Eiweiße, die natürlich in dem Oberstock der verhornten Wurzelscheide fehlen.

Schematische Bilder der sauren und basischen Eiweiße.



Die obere Hälfte dieses Farbschemas ist, zum Vergleiche der NV.-Färbung mit der Manganfärbung entworfen; es ist noch nicht gelungen, beide Färbungen an ein und demselben Schnitte zu vereinigen. Jedes Rechteck in demselben entspricht einem materiellen Punkt eines bestimmten Formelementes, und zwar die untere Hälfte (der Sockel) den basischen Grundeiweißen, die obere Hälfte (der Aufsatz) den oberflächlichen sauren Eiweißen. Betrachtet man die oberen und unteren Hälften der Rechtecke nur innerhalb des Rahmens, so entspricht einer stärkeren Manganfärbung des Sockels eine Blaufärbung durch NV. im Aufsatz, einer schwachen Manganfärbung eine Rotfärbung. Aber außerhalb des Rahmens sehen wir die Wurzelscheide, die auf braunem Mangansockel einen roten Aufsatz trägt, und auch das Globulin des Kernkörperchens trägt einen roten, nicht einen blauen Aufsatz, trotzdem die Manganfärbung im Sockel recht bedeutend ist.

Diese beiden Ausnahmen von der Regel treten erst in das rechte Licht, wenn wir dieselben Formelemente der Färbung mit RW. unterwerfen und die dann entstehenden Blaufärbungen der Oberschicht auf dieselben Mangansockel setzen. Dann tritt die Gegensätzlichkeit zwischen starker und schwacher Blaufärbung im Aufsatz mit der schwachen und starken Manganfärbung im Sockel sehr deutlich hervor. Nun schließt sich aber hier auch die außerhalb des Rahmens

stehende Wurzelscheide den im Rahmen stehenden Gebilden an, welche die Regel repräsentieren. Ja, hier bildet sogar die Wurzelscheide das reinste Muster für die Regel, da der starken Manganreduktion des Sockels hier im Aufsatz eine noch schwächere Bläuung durch RW. entspricht als wie sie Protoplasma und Muskeln zeigen.

Wir müssen nach diesem Vergleiche mithin sagen, daß den beiden Sauerstofffärbungen gegenüber die Wurzelscheide sich in beiden Stockwerken als ein hochgradig reduzierendes Formelement darstellt. Nicht die Farbschwäche in der Oberschicht bei der RW.-Färbung ist paradox, sondern nur die Rotfärbung derselben bei der NV.-Färbung.

Mittels dieser Erwägungen haben wir jedoch nur die Möglichkeit einer Erklärung des paradoxen Wurzelscheidenbildes erhalten, nicht die Notwendigkeit. Diese können wir erst einsehen, wenn es uns gelingt, die chemische Natur des rot liebenden Oberstockes der Wurzelscheide zu erkennen, und das ist, wie in allen solchen Fällen, wiederum nur durch eine erfolgreiche Chromolyse möglich.

Unter den theoretischen Möglichkeiten, die paradoxe rote Färbung der Wurzelscheide bei der Neutralviolett-färbung zu erklären, nahm bis vor kurzem die Idee einer ungesättigten sauren Lipoidbeimengung den ersten Platz ein. Aber der Fortgang der Chromolyse machte diesem Gedanken ein Ende. Trotz aller Mühe gelang es nicht, durch fettlösende organische Lösungsmittel, wie Äther, Benzin, Benzol, Xylol, Chloroform und Mischungen derselben mit Alkohol, das Eintreten der roten Färbung zu verhindern. Ebensovienig durch Behandlung der Wurzelscheide mit Bromwasser, dem sichersten Mittel, um eine ungesättigte, Sauerstoff aktivierende Fettbeimischung zu neutralisieren. Ölsäure und ähnliche Fette konnten also nicht die Ursache der roten Färbung sein.

Dagegen zeigte sich ein positiver Erfolg bei der Vorbehandlung der Wurzelscheide mit Soda und Trypsin, den besten Mitteln, um saure Eiweiße aufzulösen. In diesen Mitteln verschwindet in der Tat allmählich die rote Färbung der Wurzelscheide, um einer blauen Platz zu machen bis auf die rot bleibenden Kernreste der Wurzelscheide. Und nun gewahrt man erst beim Ausziehen der sich rot färbenden Substanz die enorme Anzahl der Kernreste in der Wurzelscheide, die schon lange bekannt ist, aber etwas in Vergessenheit geraten war.

Wenn die Matrixzellen der Wurzelscheide verhornen, so bildet sich ähnlich wie bei der Verhornung des Oberflächenepithels eine hyalinartige Substanz in Form von Körnern, die wir im Gegensatz zum Keratohyalin des Deckepithels: Trichohyalin (Vörner) nennen. Aber bei diesem Vorgange verschwinden die Kerne nicht durch Abbau, wie beim Deckepithel, sondern bleiben größtenteils erhalten, während das Plasma der Matrixzellen einfach vertrocknet. Die verhornten Wurzelscheidenzellen stellen also sehr schwächliche Zellen mit reichem Gehalt an Kernsubstanz, d. h. an Nukleinsäure, dar; es sind die nukleinsäure-reichsten normalen Hornzellen. Dieser Umstand allein ist hinreichend, die rote Färbung durch Neutralviolett, die sonst hauptsächlich eine Kernfärbung ist, zu erklären. In dem Schema der Verwandtschaftskreise (S. 103) fällt die Wurzelscheide also in den inneren, roten Kreis, da die rote Färbung auf Nukleoproteide zurückzuführen ist. Aber diese sind ihres Sauerstoffs durch

die Verhornung vollständig beraubt, was wir sicher wissen, da die Wurzelscheide nicht imstande ist, RW. zu dehydrieren. Sie bleibt bei der RW.-Färbung nahezu ungefärbt, und dieser Umstand bildet bekanntlich einen der bezeichnendsten Unterschiede zwischen der RW.- und Methylenblaufärbung überhaupt. Die Rotfärbung des Aufsatzes der Wurzelscheide ist daher auch nicht auf irgend einen Sauerstoffgehalt zurückzuführen, sondern auf ein seines Sauerstoffüberschusses beraubtes, bloß saures Nukleoproteid.

G. Saure Kerne.

Aus der Stockwerktheorie der Eiweißfärbungen kann man weiter auch die Schlußfolgerung ableiten, daß es möglich sein muß, bestimmte Formelemente in ihren verschiedenen Stärken mit verschiedenen, z. B. einer sauren und einer basischen Farbe nacheinander zu färben, ohne daß diese sich gegenseitig beeinträchtigen. Das hat die Praxis schon seit langem erwiesen, so besonders in der Hämatein — Safranin — Tannin-Färbung der „sauren Kerne“ im Epithel, z. B. beim spitzen Kondylom. In dieser Methode verbindet sich die saure Färbung des basischen Mesoplastins mit der basischen des Globulins unter Vermittlung einer sauren Tanninbeize.

Die Alkohol-Zelloidin-Schnitte erhalten zuerst mittels irgendeiner guten Hämatein + Alaun-Mischung eine kräftige Kernfärbung, werden darauf besonders gut in Wasser abgespült, kommen auf 10 Minuten in eine 1%ige Safraninlösung und, wiederum gut in Wasser abgespült, in eine 25%ige Tanninlösung, bis die rote Farbe der Schnitte in eine rotviolette umschlägt. Darauf muß die überschüssige Gerbsäure sehr gründlich ausgewaschen werden. Sie kommen dann auf längere Zeit zur Differenzierung in absoluten Alkohol und weiter durch Bergamottöl + Xylol in Balsam (Bild 63).

Das hierzu verwendete Safranin O ist ein Gemisch von Tolusafranin und Phenosafranin (bei Hollborn vorrätig); es löst sich besser in Alkohol + Aqua destillata als in Wasser allein. Man erwärmt 1 g Safranin O + 30 cm³ 95%igen Alkohol in einem Kolben im Wasserbade, setzt 70 cm³ Aqua dest. hinzu und filtriert.

Bei dieser Doppelfärbung sind allein die Kernkörperchen und die sauren Kerne in den Epithelzellen safraninrot gefärbt. Die Veränderung der Kerne, die zur Bildung der sauren Kerne führt, beginnt bereits unmittelbar an der Kutisgrenze in einigen der jüngsten Epithelien. Hier färbt sich die normalerweise bläuliche Grundsubstanz (Plastin) rötlich, wodurch der ganze Kern mit blauem Kerngerüst und roten Kernkörperchen blauviolett bis rotviolett erscheint. In den folgenden Zellenreihen sind die sauren Kerne schon rein safraninrot. Genauere Untersuchung lehrt, daß in diesen gesättigt safraninroten Kernen auch noch das blaugefärbte Kerngerüst und die dunkelroten Kernkörperchen enthalten sind, obwohl sie färberisch nicht mehr zur Geltung kommen. Wenn diese Stufe erreicht ist, verändern sich die sauren Kerne nicht mehr; sie steigen mit den anderen, normalen, immer farbschwächer werdenden Kernen in die Höhe bis an die Verhornungsgrenze und werden in diesen höheren Lagen