

**BEITRAG
ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
DES AUGES**

A. HAGEDOORN

**BEITRAG
ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
DES AUGES**

A. HAGEDOORN

BEITRAG ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DES AUGES

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING
VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE GENEES-
KUNDE AAN DE UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM,
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS DR.
D. VAN EMBDEN, HOOGLEERAAR IN DE FACUL-
TEIT DER RECHTSGELEERDHEID, IN HET OPEN-
BAAR TE VERDEDIGEN IN DE AULA DER
UNIVERSITEIT OP

WOENSDAG 5 FEBRUARI 1930 TE 4 $\frac{1}{2}$ UUR PRECIES

DOOR

AREND HAGEDOORN

GEBOREN TE MAURIK

ISBN 978-3-662-29894-7 ISBN 978-3-662-30038-1 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-662-30038-1

Het voltooiën van dit proefschrift biedt mij de welkome gelegenheid U, Hooggeleerden, Lectoren en Privaatdocenten der Medische en Natuurphilosophische Faculteiten van de Amsterdamsche Universiteit te danken voor het genoten onderwijs.

Hooggeleerde Bolk, U dank ik voor het vele, dat gij tot mijn vorming hebt bijgedragen. Gij wekte mijn belangstelling voor de embryologie. Steeds stelde gij Uw laboratorium met zijn kostbare praeparaten geheel voor mij open, waardoor ik dit onderzoek kon verrichten.

Bovenal gaat mijn dank uit naar U, Hooggeleerde Zeeman, Hooggeschatte Promotor. Reeds gedurende meerdere jaren heb ik het voorrecht Uw assistent te mogen zijn. Uw persoonlijkheid, Uw groot inzicht en kennis op zoo velerlei gebied, daarnaast Uw groote persoonlijke belangstelling in de patienten verleen en het werken aan Uw kliniek een zeer bijzondere aantrekkelijkheid. Door Uwe aanwijzingen kon dit proefschrift ontstaan; zeer veel van Uw kostbaren tijd hebt gij gegeven bij de bewerking ervan. Voor dit alles ben ik U zeer erkentelijk.

Hooggeleerde Schüffner en Snyders. U dank ik voor den leergaans tijd, welke ik als gast op Uw laboratorium mocht doorbrengen.

Zeergeleerde de Lange. Zeer dank ik U voor de zeldzame praeparaten, welke gij mij ter bestudeering afstond.

Ten slotte nog een woord van dank aan allen, die mij bij de bewerking van dit proefschrift op eenigerlei wijze behulpzaam zijn geweest; in het bijzonder aan Guus Lammens, die mij bij het maken der talrijke microphoto's zoo voortreffelijk heeft geholpen.

Der Firma Bergmann bringe ich meinen verbindlichsten Dank für die vorzügliche Ausführung der Bilder.

Ausgangspunkt dieser Untersuchungen war das Endothel der Membrana Descemeti. Das Studium der Entwicklung desselben führte zum Problem der Entstehung des Vordersegmentes. Die Erkennung des dieser Entwicklung zugrunde liegenden Prinzips erlaubte weitere Schlussfolgerungen für das Auge als Ganzes. Ich habe diesen Gang der Untersuchungen auch in vorliegender Arbeit, wenigstens teilweise, beibehalten.

I. Einleitung.

Seitdem die Spaltlampe mit dem Binokularmikroskop in jeder grösseren Klinik als unerlässliches Instrument zur Untersuchung schwieriger Krankheitsfälle allgemein Anwendung gefunden hat, sind unsere Kenntnisse der Pathologie des Vordersegmentes ungemein bereichert worden. Unter denjenigen Elementen, welche früher kaum beachtet, jetzt dadurch aber jedem klinisch arbeitenden Ophthalmologen vertraut sind, gehört auch das Endothel der Membrana Descemeti. Nach den grundlegenden embryologischen, histologischen und physiologischen Untersuchungen schon älteren Datums hat diese merkwürdige zellige Bekleidung der Korneahinterfläche in dieser Hinsicht längere Zeit kaum mehr Beachtung gefunden. Dagegen liegt aus jüngster Zeit eine pathologisch-anatomische Studie von Fuchs vor und eine ganze Reihe klinischer Beobachtungen. (Spaltlampenbefunde.)

Ich glaube, an diesem gegenwärtigen Mangel an Interesse für den normalen Bau und Funktion des Endothels der Membrana Descemeti

ist hauptsächlich die übliche Vorstellung der Entstehungsweise dieser Zellen schuld, eine Vorstellung, welche für das klinische Denken von Bedeutung ist. Treffend sagt Terrien, nachdem er darauf hingewiesen hat, dass diese Zellen der Hornhauthinterfläche histologisch einem Epithel ähnlich sind: „Leur nature endothéliale cependant n'est pas douteuse et est démontrée par le développement.“ Warum stellt Terrien „epithelial“ und „endothelial“ so scharf einander gegenüber? Mit „epithelial“ wird hier sicher nicht gemeint „epithelial“ im allgemein-embryologischen Sinne, also eine direkte Abstammung vom Ektoderm, da eine solche Herkunft des Endothels ja wohl mit vollkommener Sicherheit auszuschliessen ist. Es gibt aber auch Mesodermzellen, welche sich schon in den frühesten Stadien der Entwicklung scharf und dauernd von den übrigen Mesodermzellen trennen, einen ganz selbständigen Entwicklungsgang durchmachen, und dabei immer ein typisch epitheliales Aspect beibehalten. Man spricht hier von einem mesodermalen Epithel; ein Beispiel eines solchen Epithels findet man im Epithel der Nierentubuli, Zellen mit einer sehr wichtigen spezifischen Funktion. Und hiermit ist gleichfalls angedeutet, was Terrien zu sagen meint, und was auch an anderen Stellen immer wieder zurückgefunden wird: Das Endothel der Membrana Descemeti ist keine Zellschicht von wichtiger spezifischer Bedeutung, es ist nur ein Endothel. Auch Nussbaum bemerkt nach der Beschreibung dieser Entwicklung des Endothels und der Vorderkammer in dem Handbuche von Graefe-Saemisch, dass wir hier mit einem Prozess zu tun haben, welcher dem der Entstehung der Hautlymphesäcke der anuren Batrachier gleichzusetzen sei.

Es ist also nicht verwunderlich, wenn der Ophthalmologe schliesst, dass es sich hier um Zellen handelt, welche den die Lymphespalten bekleidenden Zellen ähnlich sind, und welche weiter einen ziemlich indifferenten Charakter haben. Basiert ist dieses Urteil nur auf der Embryologie. Denn erinnern wir uns der histologischen und physiologischen Eigenschaften dieser Zellen, so bekommen wir einen ganz andern Eindruck:

Besonders durch die Untersuchungen von Ballowitz ist das Endothel der Membrana Descemeti den Histologen bekannt. Neben dem Kern findet sich ein Faserkorb, Centrophorium, welcher die Form des Zellkernes sogar beträchtlich modifiziert. Heidenhain meint, dass es sich hier nicht um die Sphäre der Zelle handeln könne, wie Ballowitz angibt, sondern dass es eine konzentrische Differentiation des Protoplasmas sei.

Die Untersuchungen von Nuel et Cornil und Smirnow haben (nach Virchow) gezeigt, dass diese Zellen aus zwei Lagen bestehen, von welchen

die der Descemetischen Haut aufliegende eine ganz eigentümliche Struktur des Protoplasmas aufweist. Diese Eigenschaften brachten Virchow dazu, diese Zellen den anderen Endothelzellen gegenüber zu stellen und zu sprechen von einem Epithel der Membrana Descemeti.

Ist also die histologische Struktur sehr ungewöhnlich, auch die grosse Empfindlichkeit dieser Zellen war schon älteren Autoren bekannt. Nachdem Virchow auf diese Tatsache hingewiesen hat, bemerkt er: „Die Hinfälligkeit des Endothels ist aber auch von grossem Interesse mit Rücksicht auf seine funktionelle Stellung; sie beweist, dass das Epithel (Endothel) die Leistungen, welche es ausübt, nicht mechanischen Eigenschaften, sondern den vitalen Fähigkeiten seines Protoplasmas verdankt.“ Diese funktionelle Eigenschaften haben seit Lebers Mitteilungen meines Wissens zu keinen neuen Untersuchungen Anlass gegeben. Wird nach Leber das Endothel von einem Teil der Hinterfläche der Hornhaut entfernt, so tritt schon bei geringem Drucke, bei etwas längerem Zuwarten auch ohne denselben, über diesen Teil Kammerwasser in die Kornea, welches wieder in Tröpfchenform an der Kornea-oberfläche zum Vorschein treten soll. Es wäre mit unseren jetzigen Kenntnissen der Hornhautpathologie sicher wünschenswert, diese Untersuchungen noch einmal anzustellen. Vielleicht handelt es sich hier um Bläschen, wie wir diese in der Pathologie so manchmal sehen, und ist vielleicht auch ein nervöser Einfluss im Spiel. Auch muss ich hier sicher die Untersuchungen v. Crefelds u. a. erwähnen über die Zusammensetzung des Kammerwassers, da diese zweifelsohne als eine Stütze dafür angeführt werden können, dass die Ernährung und Atmung der Hornhaut von hinten aus möglich sein konnte.

Wie Leber hervorhebt, haben auch schon ältere klinische Untersuchungen auf die Tatsache hingewiesen, dass bei verschiedenen pathologischen Prozessen eine Schädigung des Endothels als Ursache von Hornhauttrübung eine wichtige Rolle spielt, so bei gewissen Formen der parenchymatösen Keratitis, bei der experimentellen Hornhautaffektion nach der Inhalation von Äthylchlorid, bei der Hornhauttrübung durch Sauerstoffmangel nach Einführung eines Auges in die Bauchhöhle, usw. Bei andauernder Schädigung des Endothels konnte es nach Leber selbst zu Erweichung und Ektasie der Hornhaut kommen. (Vgl. auch die grosse Arbeit Fuchs über die Erkrankung der Hornhaut, die von hinten entstehen.)

Merkwürdigerweise sind es nicht alle diese wichtigen Eigenschaften, welche man mit dem Begriffe „Descemetisches Endothel“ zu verknüpfen pflegt, aber es wird der Entwicklung immer wieder eine so überaus grosse Bedeutung beigemessen. Andererseits muss freilich zugegeben werden — neuerdings hat Duke Elder dies noch einmal betont —, dass eine richtige Vorstellung der Entstehungsweise eines Organs oder einer Zelle wichtig ist für das Verständnis beim Erwachsenen nicht nur des Baues, sondern auch der physiologischen und pathologischen Vorgänge.

Im allgemeinen hat unsere Kenntnis der morphologischen Embryologie einen ziemlich hohen Grad der Vervollkommnung erreicht und

ich hätte kaum eine erneute Untersuchung nach diesem anscheinend so völlig aufgeklärten und ganz „logischen“ Vorgang der Entwicklungsweise des Endothels anzustellen gewagt, wenn nicht eine kurze Veröffentlichung Seefelders (1926) mich darauf aufmerksam gemacht hätte, dass merkwürdigerweise hier noch keine Übereinstimmung erreicht ist. Schon früher, bei einer Zusammenstellung der Literatur über die Regeneration der Hornhaut war mir aufgefallen, dass Salzer als Stütze für seine sonderbare Beschreibung der Regeneration des Korneastromas aus den Epithelzellen der Korneaoberfläche auf eine Arbeit Kesslers

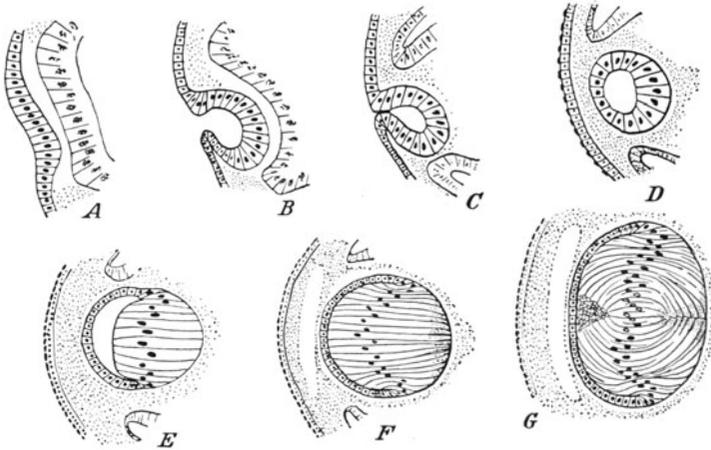


Abb. 1. Entstehung der vorderen Augenkammer nach Koelliker. (Aus: I. Mann, *The human eye*. Cambridge 1928.)

hinwies, nach dessen Anschauungen die Kornea wenigstens teilweise ektodermaler Herkunft sein sollte. Als ich damals selber einige embryologische Präparate durchgesehen hatte, erschien mir diese Theorie aber ganz unverständlich und es wunderte mich nicht, dass Nussbaum bei seiner Darstellung der Ontogenie im Handbuche von Graefe-Saemisch diese Theorie Kesslers auch ohne weiteres ablehnt.

Die erwähnte Publikation Seefelders aber enthielt in ihrer kurzgedrängten Form eine so merkwürdige Anhäufung von Problemen, dass auf einmal eine erneute Erforschung der Entwicklung des Vordersegmentes des Auges eine reiche Ernte versprach. Ich will Seefelders Arbeit hier etwas ausführlicher besprechen, da sich hiermit zu gleicher Zeit die Problemstellung ergibt. Dabei stellt sich heraus, dass die Entwicklung des Endothels untrennbar gebunden ist an die Entwicklung des ganzen Vordersegmentes.

Nach einer alteingewurzelten Anschauung, so sagt Seefelder, die auch noch in der dritten weit verbreiteten Auflage der Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges im Handbuche von Graefe-Saemisch von Nussbaum vertreten wird, entsteht die Hornhaut in der Weise, dass nach der Abschnürung der Linse vom Ektoderm das Mesoderm von den Rändern des Augenbeckers in die Richtung des Linsenscheitels vordringt und die gemeinsame Anlage von Hornhaut, Pupillarmembran und Iris bildet. Durch eine Spaltung dieser Anlage werden dann die Hornhaut und Pupillarmembran voneinander abgesondert (Abb. 1).

Diese klassische Theorie der Entstehung der vorderen Augenkammer nach Remak (1855), Koelliker (1861), Arnold (1874) wird selbst in dem neuesten Handbuche der Embryologie des Auges (1928) von I. Mann, sowie in dem neuesten Lehrbuch der Anatomie von Sieglbauer (1927) vertreten. Abb. 1 ist dem ersterwähnten Buche entnommen und illustriert Koellikers Theorie in deutlichster Weise.

Von Nussbaum wird dabei ausdrücklich hervorgehoben, dass bei den Säugetieren von einer Grundsubstanz der eigentlichen Kornea erst von dem Zeitpunkt an geredet werden könne, wenn sich die Pupillarmembran abgesondert hat. „Das Endothel der Descemetischen Membran entsteht erst viel später.“ Und was das Endothel anbelangt, betont Nussbaum die Bedeutung der beschriebenen Entwicklung für diese Zellen nochmals bei der Besprechung der Membrana Descemeti: „Die Membrana Descemeti oder Elastica posterior ist ein Bildungsprodukt derjenigen Zellen, welche beim Auftreten des Spaltes der vorderen Augenkammer die Kornea gegen diesen Spalt hin begrenzen. Solche Resorptionsspalten sind am besten bekannt und am leichtesten in ihrer Entwicklung zu verfolgen bei den Hautlymphesäcken der anuren Batrachier. Zuerst nicht von den übrigen Bindegewebszellen unterschieden, ordnen sich die dem Lymphspalt anliegenden Zellen nach Art eines einschichtigen Epithels, bei jüngeren Embryonen können sie sogar eine nicht unansehnliche Höhe erreichen, erst später werden sie dem Charakter der meisten Endothelien entsprechend abgeflacht.“ Etwas von dieser Beschreibung abweichend ist die Vorstellung Ayres: die vordere Augenkammer entstehe durch ein Zusammenfließen von endothelbekleideten Räumen. Nach Angelucci wäre die Entstehung der vorderen Augenkammer die Folge eines Ödems der hinter dem Epithel liegenden Mesodermzellenschicht. v. Bromann (Lehrbuch) gibt eine ähnliche Vorstellung.

Seefelder fand an drei Embryonen von ungefähr 23 mm die merkwürdige Tatsache, dass die Hornhaut fast in ihrer ganzen Ausdehnung nur aus zwei zueinander parallel verlaufenden Zellbändern besteht (Abb. 2), von denen das eine dem Ektoderm, bzw. Epithel, das andere dem sog. Descemetischen Endothel entspricht. Zwischen beiden befindet sich ein sehr schmaler Spaltraum, ein Rest des vorderen Glaskörpers. Ganz peripher liegen unmittelbar hinter dem Epithel einige

spindelige, ziemlich blass gefärbte Kerne, mit langgestrecktem Protoplasma: subkutane Zellen, welche sich nach Seefelder zwischen Epithel und Endothel hineinschieben, um das Stroma der Kornea zu bilden, scharf abgegrenzt vom Endothel. Seefelder fügt hinzu, seine von dieser Darstellung etwas abweichende Schilderung im Atlas von Bach und Seefelder bei einem etwas älteren Stadium möchte er darauf zurückführen, dass der betreffende Embryo (Tafel XXV), doch ziemlich stark beschädigt war, wobei auch Zellverschiebungen im Bereiche der auf einer Seite gefalteten Hornhaut vorgekommen sein

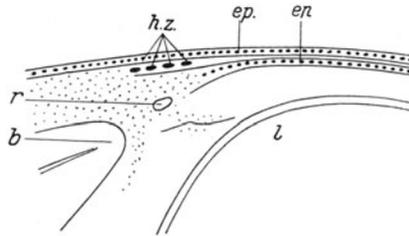


Abb. 2. Menschlicher Embryo, 23 mm. h. z. = in die primitive Hornhaut einwandernde Zellen; ep. = Epithel; en = Endothel; r = Ringgefäß; b = Becherwand; l = Linse. (Vgl. mein Embryo NN Länge 22 mm, Abb. 47.) (Aus: Seefelder, Arch. Augenheilk. 1926.)



Abb. 3. (Aus: Bach-Seefelder, Atlas zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Leipzig 1911.)

mögen. Abb. 3 ist die Reproduktion der betreffenden Abbildung aus dem Atlas von Bach und Seefelder. Diese, für die Bedeutung des Endothels so überaus wichtige Änderung unserer Vorstellung der Entwicklung des Vordersegmentes erscheint mir hiermit aber keineswegs bewiesen. Dass die subkutanen Zellen an der Peripherie zwischen Epithel und sogenannten Endothel liegen, schliesst m. E. gar nicht ein, dass sie auch später zwischen Epithel und „Endothel“ einwandern, vom „Endothel“ gar keine Zellabspaltung nach vorne stattfindet, und diese Embryonen den Schluss erlauben, dass die mit dieser Vorstellung nicht in Einklang stehenden Verhältnisse der Taf. XXV auf Zellverschiebung beruhen. Im Gegenteil, ausgehend von dem objektiven Gegebenen in den Abbildungen, erschien mir die Lösung viel wahrscheinlicher.

dass das „Endothel“ Seefelders tatsächlich die gemeinsame Anlage für Endothel und Stroma ist wie es I. Mann beschreibt. Abb. 4 (Abb. 207 des Handbuches), wenn auch zugegeben werden muss, dass die eigenartigen blassen Zellen am Aufbau des Stromas teilnehmen. Fischer in der neuesten Publikation über die Entwicklung der Hornhaut ist auch noch der Meinung, dass ein Abspalten von Stromazellen aus den Endothelzellen möglich sei.

Hinter der Kornea sieht Seefelder eine äusserst feine Membran, welche er deutet als die ektodermale Vorstufe der Pupillarmembran. Also entsteht erst die Kornea und erst später die Pupillarmembran. Es ist dies eine Bestätigung der im Atlas schon angeführten Auffassung. Die Vorstellung einer Spaltbildung nach Koelliker muss also wahrscheinlich nach den ausführlichen und schönen Untersuchungen

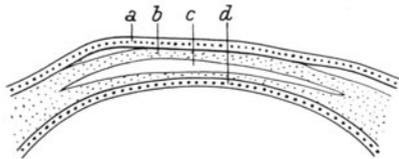


Abb. 4. 18 mm. Human embryo. a = surface ectoderm; b = layer of mesoderm representing the future cornea; c = narrow interval, the first sign of the anterior chamber; d = the epithelium of the anterior surface of the lens vesicle covered by a single layer of mesodermcells. (Vgl. mein Embryo X, 18 mm, Abb. 42, 43.)

(Aus: I. Mann, The human eye. 1928.)

Seefelders wohl endgültig aufgegeben werden, wenigstens für den Menschen. Jedoch, wenn man selbst einige Serien menschlicher Embryonen durchsieht, hat Seefelders Lösung etwas Unbefriedigendes, wie aus der späteren Beschreibung der Embryonen einleuchten wird, denn betrachtet man Abb. 207 von I. Mann eines Embryos von 18 mm (Abb. 4), so sieht man hier anscheinend schon eine zellige Pupillarmembran, einen Befund, den ich völlig bestätigen kann (mein Embryo X, 18 mm, Abb. 42, 43). Dagegen zeigt mein Embryo NN Länge 22 mm, Abb. 47 (vgl. Seefelders Embryo 23 mm, Abb. 2) anscheinend nur eine membranöse Pupillarmembran. Es ist mir deshalb auch leicht verständlich, dass diese neue Auffassung der Entstehung der vorderen Augenkammer von Ida Mann noch nicht in ihrem Buche übernommen wurde.

Was mir aber in Seefelders Publikation schon a priori sehr unwahrscheinlich erschien, war der Satz: „Diese Darstellung (Koelliker) mag für Säugetiere zutreffen Der Mensch verhält sich aber

in dieser Hinsicht, wie auch in manchen andern Dingen, ganz anders, so dass die Übertragung der Befunde auf den Menschen keineswegs zulässig ist.“

Dies ist aber regelrecht in Widerspruch mit der bekannten Tatsache, dass das Auge eben in den verschiedenen Wirbeltiergruppen eine so überraschende, an beinahe keinem andern Organ zurückzufindende Konstanz in den Hauptprinzipien seines Aufbaues aufweist. Auch Froriep bemerkt in seiner zusammenfassenden Arbeit über die Entstehung des Sehorganes:

„Und im Hinblick auf diese hohe Komplikation im Bau des Sehorganes (unzweifelhaft das komplizierteste Organ der Wirbeltiergruppe — Balfour) wird man auch Gegenbaurs Erstaunen darüber teilen, dass in der ganzen Reihe der Wirbeltiere keine niederen Zustände desselben erkennbar sind.“ Auch Brachet ist derselben Meinung, insbesondere betreffs den frühen Stadien der Entwicklung.

Die Sache erschien mir deshalb mit Seefelders Untersuchungen keineswegs erledigt, eine möglichst eingehende Untersuchung in vergleichend embryologischem Sinne in hohem Masse wünschenswert. Streitfragen von anscheinend geringerer Bedeutung, wie der Aufbau des Stromas aus drei verschiedenen Teilen, die Bedeutung des sogenannten vorderen Glaskörpers, fürs erste Mal von v. Lenhossek und v. Pee beschrieben, dessen Existenz aber von Dejean in jüngster Zeit nicht einmal angenommen wird, die Existenz einer vorderen Augenkammer in ganz jungen Stadien, will ich hier nur streifen um sie später einer eingehenden Besprechung zu unterwerfen.

Ganz besonders interessante und unerwartete Resultate ergab das Studium der Literatur:

Schon im Handbuche von Graefe-Saemisch bemerkt Nussbaum: „Nicht das Endothel der Membrana Descemeti ist, wie Kessler meint, die älteste Schicht der Korneaanlage, sondern Kornea, Irisesoderm und Pupillarmembran entstehen bei den Säugetieren als solide Wucherung zwischen Ektoderm und Linse. Und tatsächlich gab Kessler (Abb. 5) schon in 1871 und 1877 für die Vögel die folgende Beschreibung, welche ich etwas abgekürzt habe:

„An der Innenfläche des Hornblattes (Epithel) erscheint eine schmale strukturlose Schicht. Kaum hat diese die Dicke des Hornblattes erreicht — etwa um die Mitte des fünften Tages —, so drängen sich die Kopfplatten (Mesoderm) zwischen den peripherischen Teil der Anlage der Cornea propria konzentrisch vorrückend, gegen den Mittelpunkt dieser Fläche hin. Am sechsten Tage treffen die Zellen von allen Seiten her in demselben zusammen,

und damit ist das innere Epithel (Endothel) der Kornea fertig hergestellt. Von dem äusseren Teil der Kopfplatten aus beginnt, sobald die Bildung des inneren Epithels (Endothels) vollendet ist, eine Einwanderung von Zellen in die strukturlose Schicht (Stromazellen)“ (vgl. Abb. 5).

Kessler seinerseits betrachtete seine Untersuchungen wieder teilweise als eine Bestätigung einer Arbeit von Hensen. Er glaubt, dass die abweichenden Resultate Babuchins daran liegen, dass dieser Untersucher sich einer veralteten Methode bediente (Lupenuntersuchung), während Kessler sich schon der modernen Serienschneidmethode mit anschliessender mikroskopischer Betrachtung bediente.

Wenn ich im folgenden auch manchmal sprechen werde von der „homogenen Schicht Kesslers“, so bedenke man, dass dieselbe wohl sicher eine fibrilläre, lamelläre Struktur hat, wie Kessler selbst auch hervorhebt und wie er mit seiner Hartnackimmersion auch nachweisen konnte. In der übergrossen Mehrzahl der gewöhnlichen Präparate der Vögel hat es aber den

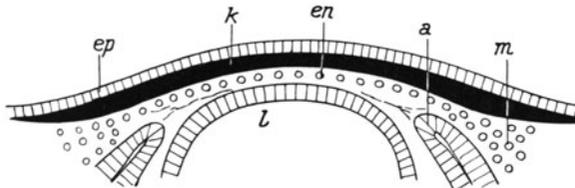


Abb. 5. Schematische Zeichnung nach Kesslers Beschreibung (1871). k = „hyaline Schicht“ Kesslers; ep = Epithel; en = Endothel; a = Augenbecher; m = Mesoderm; l = Linse. (Vgl. mein Embryo *Anas domesticus* Abb. 24, *Trichosurus* Abb. 29, 30, 31.)

Anschein, als hätten wir hier tatsächlich mit einer hyalinen Schicht zu tun. (Vgl. Abb. 30 und Abb. 31 zwei Augen desselben Embryos.)

Wenn ich oben erwähnte, dass Nussbaum die Entstehung der vorderen Augenkammer mit der Entstehung der Hautlymphesäcke der anuren Batrachier vergleichen wollte, so findet man, dass in einer älteren Zeit Semoff diese mit der Entstehung des Pleuroperitonealraumes, Müller mit der Gelenkbildung gleichgestellt hat. Eine Auffassung, welcher Kessler selbstverständlich nicht beistimmen konnte.

Nur entwickelt sich bei den Vögeln keine Pupillarmembran. Kessler meint schon, das hier beschriebene Prinzipium liesse sich auch bei den höheren Tieren auffinden. Lange Zeit fand seine Auffassung nirgends Bestätigung, und wenn Hertwig und Angelucci zwar zugeben, dass das Endothel bei den Vögeln sehr früh in die Erscheinung tritt, so fügen sie aber sogleich hinzu, dass dieses bei den Mammaliern nicht der Fall sei. Eine eingehende Bestätigung fanden Kesslers Befunde aber in einer Arbeit Knapes, welcher Autor weniger den Nachdruck verlegt auf die postepitheliale homogene Schicht, sondern auf dessen hintere Begrenzung, welche als eine deutliche Membran

schon in sehr frühen Stadien sichtbar sei (Abb. 6). Er führte die Bezeichnung „Richtungshäutchen“ ein, da das Endothel auf Geleit dieses Häutchen einwächst. Hiermit ist also die Abgrenzung des Endothels gegen das Stroma viel schärfer betont. Konnte sich Knappe aber nicht entschliessen seinen Befund auch auf die Säugetiere zu übertragen, Lindahl hat in grossen Zügen angegeben, das primäre Einwachsen des Endothels liesse sich von den Fischen bis zum Menschen in gleicher Weise zurückfinden. Seine sehr schön illustrierte Arbeit hat aber anscheinend wenig Beachtung gefunden, und auch keine Bestätigung, mit Ausnahme der sehr rezenten Publikationen Seefelders und Fishers. Ich glaube die Ursache sehen zu müssen in den unwahrscheinlich schönen Zeichnungen Lindahls, welchen von den

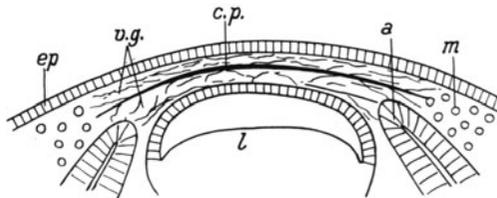


Abb. 6. Schematische Zeichnung nach Knappe's Beschreibung (1910). c.p. = Cornea primitiva = Richtungshäutchen Knappe's; ep = Epithel; a = Augenbecher; m = Mesoderm; v.g. = vorderer Glaskörper; l = Linse. (Vgl. mein Embryo Gallus dom. A. 5 mm, Abb. 20, 21, Torpedo B, D, Abb. 11, 12.)

selbst mikroskopisierenden Ophthalmologen wohl zu wenig Beweiskraft anerkannt worden ist. Sicher hat dieser Autor aber ein ganz vorzügliches Material zur Verfügung gehabt (vgl. Keibel und Elze's Normentafeln), das Studium dieser zu wenig bekannten Arbeit ist nur zu empfehlen.

Ich glaube in diesen schwierigen Fragen haben nur nicht retuschierte photographische Abbildungen eine genügende Beweiskraft, zusammen mit einem genauen Verzeichnis der Katalognummer, wie sie zwar auch Lindahl gegeben hat, jedoch scheint dies nicht zu einer Nachprüfung Anlass gegeben zu haben.

Eine gewisse Änderung unserer Vorstellung (nach Koelliker) der Entwicklung der vorderen Augenkammer in etwas späteren Stadien hat aber schon in weiten Kreisen Eingang gefunden, so dass diese selbst von v. Hippel in der neuesten Auflage des Axenfeld'schen Lehrbuches gegeben wird: Nach den Untersuchungen von Brückner, Wolfrum und Seefelder ist eine Differenzierung in Grundsubstanz, Descemet'sches Endothel und Pupillarmembran schon bei Embryonen zwischen Ende des zweiten und Anfang des dritten Monats deutlich.

die Teile liegen einander aber unmittelbar an, eine der vorderen Kammer entsprechende Spaltbildung ist erst im 5. Monate zunächst nur an der Peripherie, um die Mitte des 6. Monates in voller Ausbildung auch über dem Zentrum nachweisbar. Der vordere Linsenpol von der Pupillarmembran bedeckt, bleibt am längsten in Berührung mit der Korneahinterfläche. Aber sogleich muss ich hinzufügen, dass diese Auffassung von berufener Seite (Keibel, Lindahl) Widerspruch gefunden hat.

Diese Autoren behaupten, im zweiten Monate des embryonalen Lebens immer eine offene Vorderkammer beobachtet zu haben. Sie geben jedoch zu, dass dieselbe in späteren Stadien anscheinend wieder virtuell wird.

Es ist wohl ganz besonders merkwürdig, dass diese „neue“ Auffassung als die „ältere Ansicht Koellikers 1861“ schon bekannt war, und vor 40 Jahren zu einer vollkommen ähnlichen Kontroverse Anlass gab.

So ergibt sich die merkwürdige Tatsache, dass der Anatom Corning in seinem bekannten Lehrbuche der Embryologie eine der oben zitierten modernen Beschreibung v. Hippels ähnliche Vorstellung gibt, welche jedoch auf Krishewskys Untersuchungen zurückgreift (1894). Ich glaube hier schon um des historischen Wertes willen Krishewsky zitieren zu müssen:

„Bezüglich der Form der ursprünglichen vorderen Kammer sind die Meinungen geteilt; die einen stellen sie dar als einen gleichmässig auftretenden kapillären Spalt vor der Linse (Koelliker 1883), andere lassen die vordere Augenkammer allmählich von der Peripherie her zum vorderen Linsenpol fortschreitend sich entwickeln (O. Hertwig). Meine eigene Beobachtungen am 4monatlichen menschlichen Embryo stimmten mit der letzten Ansicht überein und mit der älteren Ansicht Koellikers (1861): „Ja, es fehlt selbst die vordere Augenkammer beim Fötus bis gegen das Ende der Schwangerschaft, zu welcher Zeit sie ganz langsam sich entwickelt, und liegt daher die Linse auch später dicht an die Kornea, nur durch die Pupillarmembran von ihr getrennt.“

Anbei bemerke ich aber, dass diese letzten Untersuchungen über die Entstehung des Endothels und der Kornea nichts prinzipiell Wichtiges lehren, es handelt sich nur um die Frage, ob die vordere Augenkammer in den jüngsten Stadien reell oder virtuell sei.

Jetzt werde ich eine systematische Besprechung meiner eigenen Befunde geben, und jedem Kapitel, wenn nötig, eine Besprechung nur der wichtigsten Literatur voraus- oder nachschicken. (Es hat keinen Sinn Einsicht und Beschreibungen abzuschreiben, welche offenbar auf

einen ganz ungenügenden Material beruhen.) Wenn, wie z. B. beim Menschen das Wichtigste schon in der Einleitung erwähnt worden ist, habe ich dies ganz unterlassen. Wer sich jedoch dafür interessieren möchte findet die wichtigsten betreffenden Arbeiten bei Lindahl, Knappe und Giesbrecht.

II. Eigene Untersuchungen.

Mit Ausnahme der Tarsiuspräparate stammen alle beschriebenen Embryonen aus der Sammlung des Anatomischen Instituts in Amsterdam. Ich bin Prof. Bolk zu grossem Dank verpflichtet, da er mir diese reichhaltige Kollektion ganz zur Verfügung stellte.

Um diese Arbeit nicht noch ausführlicher zu machen, habe ich von den Präparaten nur das Wichtigste beschrieben. Dagegen glaube ich die Zahl der Photographien nicht allzusehr beschränken zu dürfen.

Akranier, Zyklostomen.

In der ersten Klasse bei *Amphioxus* findet man Verhältnisse, worauf ich jetzt nicht eingehen kann.

Aber schon in der zweiten Klasse, Zyklostomen usw. ist das paarige Auge der höheren Wirbeltiere gut entwickelt. Selber konnte ich einige Exemplare von *Ammocoetes* und *Petromyzon* untersuchen. *Ammocoetes* ist die während mehrere Jahre frei lebende Larve des *Petromyzon*.

Ammocoetes N 2. Ganz jung. Von einer Augenanlage ist noch nichts zu sehen.

Ammocoetes F 4. Zu beiden Seiten neben der Gehirnanlage sieht man in einigen Schnitten einen Zellhaufen, welcher mit der Gehirnanlage in breiter Verbindung steht. Die dem Gehirn zugewendete Seite des Zellhaufens ist pigmentiert. Es ist nicht sicher zu beurteilen, ob es sich hier schon um das Pigment des Pigmentepithels handelt, oder ob hier das Mesoderm pigmentiert ist, wie dies auch an der Basis des Gehirns mit der Pia der Fall ist. Von einem Augenbläschen, von einem Augenbecher, sowie von einem Linsenbläschen ist wahrscheinlich — auch, wenn die Zellgrenzen besser sichtbar wären als in diesem Embryo — keine Rede. Denn obschon die Fixierung und Färbung nicht ideal ist, ist das Präparat doch sehr wenig geschrumpft.

Ammocoetes A 2, *Ammocoetes* B 2, Länge 32 mm. Das kleine Auge (Abb. 7) liegt unter der nicht veränderten Haut als ein selbständiges Gebilde. In den Arbeiten von Kupffer und Studnicka sind Retina und Pigmentepithel eingehend beschrieben worden. Was wir hier an erster Stelle trafen, war die nur teilweise Pigmentierung des

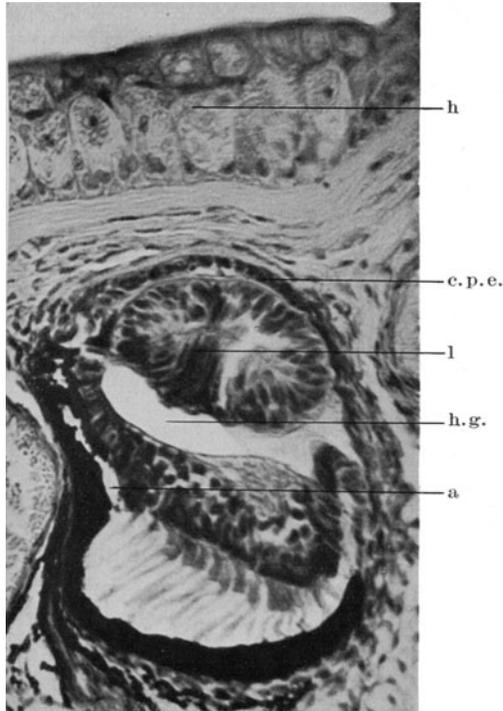


Abb. 7. *Ammocoetes* B gl. 2. Länge 32 mm. Primitives Auge unter der Haut. a = Augenbecher; h.g. = hintere Glaskörper; c.p.e. = Cornea primitiva ectodermale; l = Linse; h = Hautepithel.

Aussenblattes des Augenbeckers. Um $\frac{2}{3}$ ihrer Ausbreitung ist dasselbe dunkel und kräftig pigmentiert. Ein Drittel jedoch lässt jede Pigmentierung vermissen und es ist hier nicht immer einfach eine Epithelzelle des Aussenblattes von einer anliegenden Mesodermzelle zu unterscheiden. Der Augenbecherrand liegt an einigen Stellen der Linse so knapp an, dass sogar ein kontinuierlicher Übergang von Linsen- und Augenbecherzellen nicht mit Sicherheit auszuschliessen ist. Es erscheint mir selbst gar nicht ausgeschlossen, dass der Augenbecher hier einen

Anteil am Aufbau der Linse nimmt, um so mehr als in beiden Embryonen diese Tatsache der innigen Verbindung von Linse und Augenbecher in vollkommen gleicher Weise vorlag. Überdies handelt es sich hier um gut fixierte und gefärbte Präparate. Die vordere Wand der vorderen Augenkammer ist hier schon gebildet, teilweise von einer epithelartigen zelligen Schicht. Kammerwärts ruht dieselbe auf einer kräftigen Membran, welche einerseits mit dem Augenbecherrand in innigster Verbindung steht. Der Befund dieser grossen kubischen Zellen ist merkwürdig, weil es eine seltene Ausnahme ist unter den niederen Tiergruppen; sind doch bei diesen die Zellen, welche die Kornea bilden, meistens so dünn und undeutlich, dass man bei einigen Autoren, wenigstens für gewisse Fischarten die Angabe findet, dass sich in dem Kornealgewebe überhaupt keine Zellen auffinden liessen (vgl. Lagueusse). Bei aufmerksamer Betrachtung der primitiven Hornhaut, jetzt an jener Stelle des Augenbecherrandes, wo das Pigment so kräftig entwickelt ist, müssen wir auf die Frage nach der Natur dieser epithelartigen Zellen die Antwort schuldig bleiben. Denn diese Zellen sehen zweifellos den Epithelien des Augenbechers viel mehr ähnlich als den langen dunklen Zellkernen des Mesoderms. Wenn wir aber einen Schnitt betrachten, welcher gerade durch die Mitte des Augenbechers geht, so wird die Sache auf einmal ganz klar. Die zwei Teile des Augenbechers, der grössere, dessen Hinterblatt kräftig pigmentiert ist, und das kleinere, dessen Hinterblatt gar keine Pigmentation aufweist, haben offenbar einen ganz anderen Einfluss auf das an sie grenzende Mesoderm. Während dessen Zellen über den ersterwähnten Teil die oben beschriebene epithelartige Struktur aufweisen, findet man die am letztgenannten Teil grenzenden Mesodermzellen nicht wesentlich von den an anderen Stellen im Körper liegenden gewöhnlichen Bindegewebszellen verschieden.

Wenden wir uns jetzt der Membran zu, auf welcher diese epitheliale Mesodermzellenschicht ruht. Dieselbe ist von einer ganz auffallenden Dicke, so dass auch im photographischen Bilde sich die beiden Grenzlinien dieser Schicht leicht darstellen liessen, daher haben wir es hier mit einer echten Membran zu tun (Unna). Wie aus der Beschreibung der Zellschicht hervorging, zeigte dieselbe sich an manchen Stellen unmittelbar an den Augenbecherzellen anschliessend (Abb. 7). Hieraus geht zu gleicher Zeit hervor, dass die darunter liegende Membran vom Augenbecherrande ausgeht. Am deutlichsten ist dies ersichtlich an jener Stelle, wo das Pigmentblatt bis am Augenbecher-

rante reich an Pigment ist, und wo man die grossen kubischen Mesodermzellen findet.

Diese Membran ist entweder ein Bildungsprodukt der eben beschriebenen aufliegenden Zellen (mesodermal), oder der Linse und des Augenbechers (ektodermal). Die erste Auffassung vertritt z. B. Studnicka (und neuerdings Keibel), welcher Autor von einer Membrana Descemeti spricht. Ich kann diese Meinung nicht teilen. Erstens würde hier die Membrana Descemeti also entstehen als die erste Anlage der Hornhaut, ein ganz merkwürdiger Befund, zweitens wird sie denn doch ein Bildungsprodukt sein müssen der aufliegenden Mesodermzellen. Schwierig zu erklären ist in diesem Falle die Tatsache, dass die membranbildenden Mesodermzellen hier an der Aussenfläche und nicht an der Innenseite der Membrana Descemeti liegen. Es ist doch sicher vollkommen unverständlich, dass, wenn die Mesodermzellen primär seien, dieselben nicht an ihrer vorderen Seite eine Membran bilden. Drittens zeigt sich die Membran doch ganz scharf gegen den Mesodermzellen begrenzt. Wenn wir also die mesodermale Natur dieser Membran als in hohem Masse unwahrscheinlich zur Seite legen müssen, kommen wir zur ektodermalen Entstehungsweise. Nach der Linse hin zeigt sie sich gleichfalls scharf begrenzt, mit dem Augenbecher dagegen, wie oben erwähnt, weist sie einen innigen Zusammenhang auf, auf welchen auch schon Studnicka hingewiesen hat. Aus diesen Erwägungen ergibt sich also, dass die den Augenbecher vorne abschliessende Membran wahrscheinlich vom Augenbecherrande gebildet wird und also ektodermaler Natur ist.

Ich sehe auch in meinen andere Tiere betreffenden Untersuchungen gar keine Stütze dafür, diese Membran als eine Membrana Descemeti zu betrachten. Sie bildet die allerfrüheste Abschliessung des Auges nach vorne hin, sie ist die erste Anlage der Hornhaut, ich möchte dieselbe deshalb als *Cornea primitiva* bezeichnen. Hiermit ist das Auge in seinen wichtigsten Teilen gebildet in seiner primitivsten Form. Ich möchte daher sprechen von einem primitiven Auge.

Morphologisch gedacht mag der Ausdruck „primitiv“ für eine Entwicklungsstufe, welche schon alle wichtigen Teile des Säugetierauges aufweist (Retina, Linse, Hornhaut), Bedenken erheben. Die Form ist aber für das Auge als optischer Apparat das Wichtigste und wird daher schon in ganz frühen Stadien auftreten. Anders liegen die Verhältnisse z. B. beim Herzen, wo die Kontraktilität die Hauptbedingung ist. Diese Kontraktilität der frühembryonalen Herzanlage ist

bekannt, die Form entsteht hier aber erst relativ spät. Deshalb erscheint mir die Bezeichnung „Primitives Auge“ trotz der schon gut entwickelten Form, berechtigt. Dieses primitive Auge liegt frei unter der Haut (vgl. auch Abb. 50 und 51).

In dem Augenbecher sieht man einen Glaskörper, offenbar entstanden aus den protoplasmatischen Ausläufern der benachbarten Epithelien. Für das Studium des Glaskörpers findet man bei manchen niederen Tieren sehr günstige Verhältnisse. „La neuroglie retinovitrienne“ (Leboucq 1928) ist von mehreren älteren Autoren treffend beschrieben (Kohl). Nur waren diese der Meinung, dass wir hier mit einem mesodermalen Stützgewebe des Auges zu tun hätten. Die Glia war noch nicht genügend bekannt. Für die Natur des Glaskörpers (vgl. Dejean) sind diese älteren Untersuchungen nicht ohne Wert.

Petromyzon E, Glas 4, Länge 8 cm.

Ammocoetes ist die Larve des Petromyzons, dieses Präparat bildet also die zweite Entwicklungsphase des hiervor beschriebenen Ammocoetesauges.

Das primitive Auge, welches bei Ammocoetes tief unter dem Oberflächenepithel gelagert ist, findet man in seinen Hauptzügen auch hier wieder zurück, nur liegt es jetzt unmittelbar dem Oberflächenepithel an. Der Glaskörperraum ist sehr vergrößert, eine Iris hat sich ausgebildet, jedoch ist die Cornea primitiva noch auffallend dünn geblieben. Dort, wo sie mit der Aussenwand des Augenbechers (dem Pigmentepithel) in Verbindung zu treten scheint, ist sie nicht weiter zu verfolgen. Doch kann ihre im vorigen Präparate geschilderte Verbindung mit dem Augenbecher nur eine mangelhafte sein, denn wir sehen auch schon ein mesodermales Vorderblatt der Iris. Und überdies stellt sich bei sorgfältiger Betrachtung heraus, dass auch an der Hinterfläche der Cornea primitiva sich eine einreihige Schicht flacher Zellen befindet. Besonders deutlich sieht man dieselbe dort, wo die Lamelle um 90 Grad gedreht ist (Abb. 9). Wie im Ammocoetesauge befindet sich hier auch an der Vorderfläche eine, sei es auch ganz flache Zellschicht. Offenbar nimmt das Mesoderm jetzt einen grösseren Anteil am Aufbau des Auges, es ist unwahrscheinlich, dass wir hier die Cornea primitiva noch als ein rein ektodermales Gebilde betrachten dürfen. Da aber andererseits das primitive Auge hier noch als selbständige Einheit einfach dem Oberflächenepithel anliegt, sprechen wir hier am besten von einer Cornea primitiva mesodermales.

Mit der Annäherung des primitiven Auges an die Haut geht auch eine Veränderung derselben einher. Während bei Ammocoetes von

einer Umbildung der Haut noch gar nichts zu spüren war, haben hier jetzt wichtige Veränderungen stattgefunden. Eine „Brille“ hat sich ausgebildet. Damit meine ich nicht, dass es sich hier auch um ein bewegliches Auge handle wie bei gewissen Amphibien, dies ist sogar sehr unwahrscheinlich, sondern mit dieser Bezeichnung wird am deutlichsten erinnert an die jetzt noch grosse Selbständigkeit des kutanen

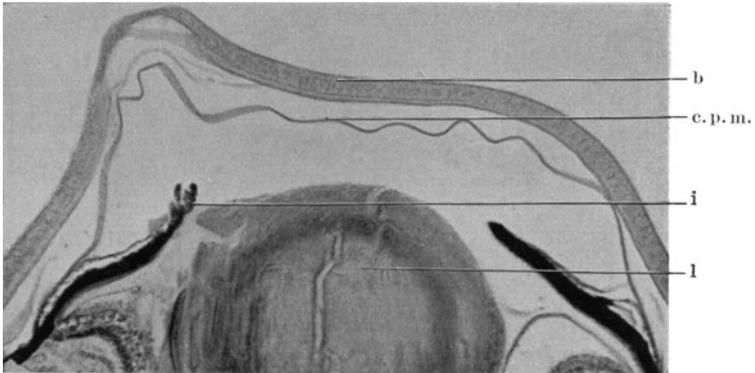


Abb. 8. Petromyzon E gl. 4. Länge 8 cm. Primitives Auge unmittelbar an der Haut. i = Iris; l = Linse; c.p.m. = Cornea primitiva mesodermales; b = Brille.

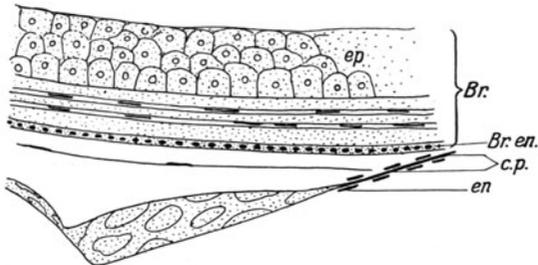


Abb. 9. Petromyzon E. (Vergrössertes Teilbild der Abb. 8.) Br. = Brille; c.p. = Cornea primitiva mesodermales; en = Endothel; ep. = Epithel; Br.en. = Brillenendothel.

Teils des Auges. Hinter dem 3—4 Zellen dicken Oberflächenepithel findet man 2—3 kräftige Lamellen. Zwischen den Lamellen findet man lange flache Kerne. Diese Schicht ist durch einen weiten Spalt vom eigentlichen Auge getrennt. Sie ist unabhängig vom Auge und also eine reine Umbildung der Haut, welche nach Giesbrechts Bezeichnung bei den Amphibien als „Brille“ bezeichnet werden kann, ohne damit aber angeben zu wollen, dass das Auge unter dieser Brille auch frei beweglich sei.

Die Lamellen setzen sich fort in die kräftig entwickelte Basalmembran des Epithels der Haut, sie sind offenbar homolog mit dem Corium und kann diese Schicht als die *Tunica propria cutanea* (Giesbrecht) bezeichnet werden. Die Brille ist an ihrer hinteren Fläche bekleidet von einem schönen epithelartigen Endothel (Brillenendothel).

Zwischen Brille und *Cornea primitiva mesodermales* findet man einige feine Fasern hier und da von länglichen Kernen bekleidet. In ihrem mittleren Abschnitt liegt die *Cornea primitiva mesodermales* der Brille unmittelbar an. Der Raum in der Orbitalhöhle um den Augenbecher ist klein. Es ist also nicht wahrscheinlich, dass das Auge hier unter der Brille frei beweglich war. Der Raum zwischen „Brille und *Cornea primitiva mesodermales*“ erscheint unten grösser als oben.

Wenn auch einzelne Teile eine weitere Ausbildung erfahren haben, so finden wir doch auch hier wieder das primitive Auge zurück. Augenbecher, Linse und Hornhaut bilden eine Einheit, welche nicht oder nur ganz oberflächlich mit der Haut in Verbindung getreten ist. Ich schliesse jetzt mit einigen kurzen Bemerkungen aus der Literatur.

Bei C. Kohl in seiner Verhandlung über die rudimentären Wirbeltier-Augen findet man schon ein Literaturverzeichnis der Schriften in Betreff der Augen des *Petromyzons*. Schon Carriere, Langerhans, Wiedersheim erwähnen bei älteren *Ammocoetes* eine sehr dicke „*Membrana Descemeti*“. Nach Wiedersheim u. a. sollte die Chorioidea sich nach vorne in zwei Blätter spalten, das hintere liefert einen Teil der Iris, das äussere die *Membrana Descemeti*. Auch Kohl hat diese „*Membrana Descemeti*“ beobachtet, erwähnt überdies auch eine Pupillarmembran.

Im Opelschen Handbuch findet man nur die Angabe die Entwicklung des *Ammocoetes* sei jene der übrigen Vertebratenaugen in den grossen Zügen gleich. Es gehöre zu den rudimentären Augen. In der Arbeit Studnickas wird der Entwicklung der Hornhaut wenig Aufmerksamkeit gewidmet. Studnicka sagt:

„Man kann schon in einem früheren Stadium eine grosszellige Schicht an der vorderen Oberfläche der Linse beobachten, welche aus Mesenchym entstanden ist und sich seitlich in das Zellenmaterial fortsetzt, mit dessen Hilfe gerade jetzt um das Auge herum die Sklera gebaut wird. Die betreffende Schicht wird später zu der die Linse bedeckenden *Descemet* sehen Membran; zwischen ihr und der Linse entsteht ebenfalls später die äussere Augenkammer. Diese Membran steht deutlich mit dem primitiven Augenbecherrande in Verbindung.“

Wie ich bei *Torpedo marmorata* erörtert habe, muss man in dieser Membran nicht eine *Membrana Descemeti* erblicken, sondern eine „*Cornea primitiva*“, einen vom Augenbecher selbst gebildeten Abschluss der Augenbecheröffnung.

Zusammenfassung.

Bei *Ammocoetes* wird der Augenbecher bald nach vorne hin durch eine mit dem Augenbecher in innigster Verbindung stehenden Membran (*Cornea primitiva ectodermales*) abgeschlossen. Hiermit ist das „primitive Auge“ abgegrenzt, welches tief unter der Haut liegt und mit derselben keinerlei Verbindung aufweist. Bei *Petromyzon* behauptet das primitive Auge seine Selbständigkeit, legt sich aber mit seiner primitiven Kornea unmittelbar an die veränderte Haut, ohne aber noch mit ihr zu verschmelzen. Die *Cornea primitiva* weist jetzt viele Mesodermzellen auf: die *Cornea primitiva mesodermales* ist entstanden.

Pisces (Fische).

Präpariert man nach Berger (1882) bei *Selachiern* den vordersten Teil der Kornea ab, so findet man einen kontinuierlichen Übergang dieses Teils in die Kutis der Haut. Dieser subkonjunktivale Teil der Hornhaut kann in *Chrysophrys* leicht erkannt werden. In *Haifisch-Roggen* und einigen *Teleostiern* ist es unmöglich, diese Teile vom Reste der Kornea (skleralen Teil) zu differenzieren, weder anatomisch noch histologisch. Die Angaben Bergers betreffen erwachsene Tiere; ich erwähne sie nur, weil es die bekannteste, immer wieder zitierte Arbeit über die Hornhaut der Fische ist.

In 1910 studierte Knappe *Acanthias vulgares* (Rogge). Die Entwicklung der Embryonen von 14/25 mm soll derjenigen des Hühnchens von 3—4 Tagen, wie ich sie schon unter „Literatur“ nach Kessler-Knappe gegeben habe, vollkommen ähnlich sein. Also findet Knappe auch hier wieder ein Richtungshäutchen und als erstes mesodermales Element der Hornhaut das Endothel. Lindahl (1915) beschreibt in einem 45-mm-Embryo von *Torpedo ocellata* (Rogge) wieder hinter dem Epithel die dünne Mesodermis, welche er mit dem Endothel identifiziert. Andererseits behauptet Froriep aber (1906), dass diese Gruppe ein Descemetisches Endothel völlig vermisst. Auch Lauber (1902) hat bei den *Selachiern* keine *Membrana Descemeti* und keine Endothelzellen finden können. Nach Lauber besteht die

Kornea bei den Selachiern aus 14—40 Lamellen, regelmässig abwechselnd dicke und dünne. Zwischen beiden Lamellen ist immer eine dünne Schicht flacher Zellen. Die vorderste Lamelle ist deutlich weniger faserig und dicker: Die Membrana Bowmanni. Emery und Berger schliesslich können auch kein Endothel auffinden, sondern beschreiben eine dünne epithelartige Schicht zwischen Propria und Membrana Descemeti. Bei Periophthalmus und Beleophthalmus ist die Kornea gespalten in zwei Teile. Die innerste Schicht findet ihre Fortsetzung in die Knorpelschicht der Sklera, die äussere ist von dieser durch einen breiten Spalt getrennt. Nach Hosh finde man in Fischen vor der Hornhaut eine Art Konjunktiva. Lagueusse bemerkt: „Chez certains poissons comme le Lophius ce serait une masse acellulaire d'origine mesostromale, qui constituerait à elle seule ou presque seule le tissu de soutien. Ce serait au somme le premier aspect des substances fondamentales.“

Eigene Untersuchungen.

Aus der ersten Ordnung der dritten Klasse untersuchte ich die Selachier.

Torpedo marmorata B, Glas 2, Länge 10 mm (Abb. 10). Ein sehr junges Stadium. Der Augenbecher liegt dem Epithel sehr nahe, an einigen Stellen unmittelbar an. Das Linsenbläschen ist noch nicht von den von hinten auswachsenden langen Epithelzellen ausgefüllt. Der hintere Glaskörper ist so kräftig ausgebildet, wie sich dies bei den höheren Tieren nicht findet, aber auch der vordere Glaskörper zwischen Linse, Augenbecher und Oberflächenepithel ist schön zu sehen. Hier und da findet man in beiden vereinzelt Zellen, deren Natur nicht bestimmt werden kann.

Solche Zellen findet man in grösserer Zahl im Inneren des Linsenbläschens. Bei anderen Arten liegen diese Zellen, welche offenbar beim Prozess der Abschnürung des Linsenbläschens frei geworden sind, ausserhalb des Bläschens. Im Gehirnbläschen sieht man auch manche solcher Zellen. Ich möchte ihr keine grosse Bedeutung beimessen.

Es ist hier fürs erste Mal, dass der viel umstrittene vordere Glaskörper zur Beobachtung kommt. Eine faserige Struktur ist in diesem Präparate nicht so schön zu sehen, wie im nächsten Präparate (Torpedo D). Doch war es glücklicherweise noch möglich, einen bemerkenswerten Differenzierungsprozess im vorderen Glaskörper zu photographieren, welcher beweist, dass wir hier nicht mit einem Koagulum zu tun haben. Erstens sieht man in einigen Schnitten vom Augenbecherrande ausgehend

ganz deutlich eine zarte Membran an der Linsenoberfläche parallel verlaufen. Wir haben also hier wieder im Prinzip denselben Befund als im Ammozoetespräparate: Einen Augenbecher mit Linse, nach vorne von einer dünnen ektodermalen Membran abgeschlossen, offenbar die *Cornea primitiva*. Wir finden also auch hier wieder das primitive Auge zurück.

Eine zweite, sei es weniger deutliche Membran, findet man zwischen Augenbecherrand und Hinterfläche der Linse anscheinend die vordere Begrenzung des Glaskörpers bildend.

Der vordere Glaskörper hat eine grosse Ausbreitung. Selbst zwischen Augenbecherrand und Epithel findet man diese homogen aussehende Masse. Hier grenzt der vordere Glaskörper notwendigerweise auch an den Mesodermzellen. Die Verbindung der Mesodermzellen mit dem

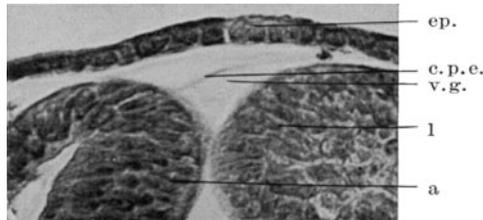


Abb. 10. *Torpedo marm.* B. Länge 10 mm. ep. = Epithel; c.p.e. = *Cornea primitiva* ectodermales; v.g. = vorderer Glaskörper; l = Linse; a = Augenbecher.

vorderen Glaskörper ist zu dieser Zeit offenbar nicht gross. Durch Schrumpfung hat der vordere Glaskörper sich nämlich in einigen Schnitten etwas von den Mesodermzellen zurückgezogen, dennoch wird keine einzige Mesodermzelle mitgenommen, sondern zeigt sich der vordere Glaskörper nach der Seite der Mesodermzellen hin ausserordentlich scharf begrenzt. Es sieht sogar aus, als stehe eine kräftige Basalmembran des Oberflächenepithels mit dem Augenbecherrande in Verbindung. Diese Linie ist aber sehr wahrscheinlich nur die Grenzlinie des etwas geschrumpften vorderen Glaskörpers.

Torpedo marmorata D, Glas 2, Länge 15 mm (Abb. 11, 12). Das Linsenbläschen ist noch immer nicht ausgefüllt. Der vordere und hintere Glaskörper sind ganz besonders schön entwickelt. Es ist ein ektodermales zartes Fasernetz, ausgehend von dem Augenbecher, der Linse und dem Epithel. Das Mesoderm erreicht nicht einmal den Augenbecherrand, sondern hört schon in ziemlich weiter Entfernung von demselben auf. In diesem vorderen Glaskörper hat sich schon zu dieser

Zeit ein im vorigen Präparat schon angedeuteter äusserst wichtiger Entwicklungsvorgang abgespielt. In demselben hat sich nämlich eine ziemlich kräftige Membran gebildet, welche eine schmale Schicht desselben, unmittelbar unter dem Epithel vom grösseren hinteren Teil trennt. Diese Membran streift seitwärts am Umschlagsrande des Augenbeckers, setzt sich selbst noch in dem zwischen Epithel und Aussenblatt des Augenbeckers gelegenen Teil des vorderen Glaskörpers fort, und verliert sich dort, wo die Mesodermzellen in denselben eindringen. Die erste Anlage dieser Membran haben wir schon im vorigen Embryo beobachten können. Zweifelsohne ist diese die erste Anlage der Hornhaut und darf man sie als *Cornea primitiva* bezeichnen, welche

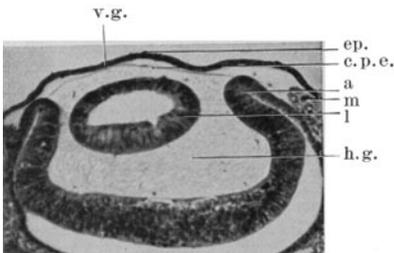


Abb. 11. Torpedo marm. D. Länge 15 mm.
a = Augenbecher; l = Linse; v.g. = vorderer
Glaskörper; ep. = Epithel; m = Mesoderm;
c.p.e. = Cornea primitiva ectodermales;
h.g. = hinterer Glaskörper.

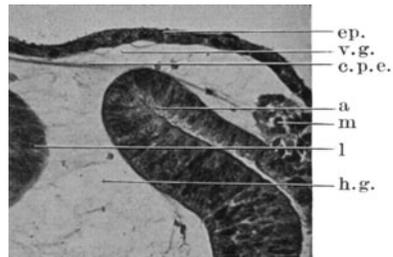


Abb. 12. Torpedo marm. D. Länge 15 mm.
Vergrössertes Teilbild der Abb. 11. ep. =
Epithel; v.g. = vorderer Glaskörper;
c.p.e. = Cornea primitiva ectodermales;
a = Augenbecher; l = Linse; m =
Mesoderm; h.g. = hinterer Glaskörper.

also mit grösster Wahrscheinlichkeit ektodermaler Natur ist. Dass es sich hier um ein Auswachsen der Membran aus den Mesodermzellen handle, ist zwar denkbar, jedoch wohl ganz besonders unwahrscheinlich, da ein solches Betragen der Mesodermzellen kaum mit den allgemeinen Eigenschaften der Mesodermzellen in diesem Entwicklungsstadium in Einklang zu bringen wäre. Die relativ sehr grosse Ausdehnung der Membran spricht auch gegen diese Auffassung, auch ist sie im Zentrum nicht deutlich dünner als an der Peripherie. Ich glaube, dass wir hier eine Verdichtung im vorderen Glaskörper annehmen dürfen. Der vordere Glaskörper steht deutlich mit den benachbarten Ektodermzellen in innigster Verbindung. Die wichtigste Stütze für die ektodermale Natur dieser Membran liegt doch wohl in der Beobachtung der ersten Anlage derselben im vorigen Embryo. Unmittelbar unter dem Epithel findet man, dass sich der Glaskörper über kurze Strecken vom Epithel abgehoben hat, und daher an diesen Stellen girlandenartig am Epithel aufgehängt

ist (Abb. 12). Dies ist sicher die Folge einer geringfügigen Schrumpfung, jedoch andererseits schon der Ausdruck davon, dass einzelne Epithelzellen inniger mit dem Glaskörper in Verbindung stehen als die benachbarten. Eine Tatsache, welcher wir bei der Besprechung der Tunica propria cutanea der Amphibien wieder begegnen werden (*Salamandra maculata*, Abb. 18).

Noch eine andere Auffassung der Cornea primitiva ist möglich: Denken wir uns den Glaskörper aus drei Teilen aufgebaut: dem paraepithelialen Glaskörper, dem paralentalen Glaskörper, dem pararetinalen Glaskörper, welche je eine gewisse, etwas von den anderen Teilen abweichende Struktur besitzen, so kann man die Cornea primitiva sich auch einfach denken als die Trennungswand zwischen dem dem Oberflächen-

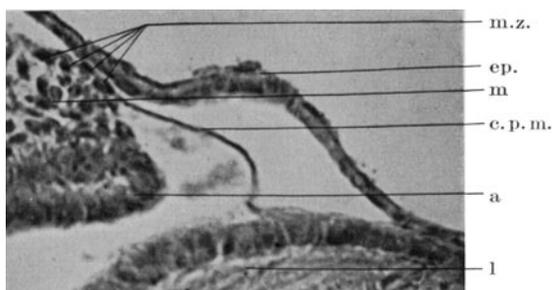


Abb. 13. *Torpedo marm.* F. m.z. = Mesodermzellen auf der Cornea primitiva; ep. = Epithel; m = Mesoderm; c. p. m. = Cornea primitiva mesodermales; a = Augenchamber; l = Linse.

epithel zugehörigen paraepithelialen Glaskörper und den dem primitiven Auge zugehörigen anderen Teilen des Glaskörpers.

Der Raum zwischen Cornea primitiva und Epithel ist unten grösser als oben.

Torpedo marmorata Embryo F, Glas 2 (älter) (Abb. 13). Das Auge steht noch auf einer relativ geringen Entwicklungsstufe, das Pigment im Pigmentepithel hat sich nur noch in der Gegend des Augencherrandes gebildet, hinten fehlt es noch ganz. Überdies sind die Pigmentepithelien hier klein und von den sie hier umgebenden Bindegewebszellen kaum zu unterscheiden.

Das Linsenbläschen hat sich noch immer nicht vollständig geschlossen, es besteht noch immer ein Spalt zwischen den kräftig ausgewachsenen hinteren Linsenepithelzellen und dem vorderen Linsenepithelium. Überdies hat sich eine Basalmembran der Linsenepithelien (nach aussen hin) gebildet, welche sich offenbar sehr leicht von den Epithelzellen lösen lässt.

Im Vordersegment findet man an erster Stelle eine Atrophie des im vorigen Präparate noch so kräftig ausgebildeten vorderen Glaskörpers. Die Cornea primitiva dagegen ist bedeutend kräftiger geworden. Durch die Atrophie des vorderen Glaskörpers liegt dieselbe dem Epithel einerseits und der Linsenoberfläche andererseits nahezu unmittelbar an. Das Epithel ist wahrscheinlich infolge abnormer Einflüsse an vielen Stellen im Präparate von seiner Unterlage abgehoben. Dies ist ganz besonders über der Augenanlage der Fall. Dadurch findet man jetzt in diesem Präparate zwischen Epithel und Cornea primitiva einen ansehnlichen Raum, welcher wahrscheinlich zeitlebens tatsächlich nicht existiert hat. Ein solches Bild macht bei oberflächlicher Betrachtung leicht den Eindruck einer voll entwickelten vorderen Augenkammer mit einer dünnen Kornea (nur Epithel) und einer Pupillarmembran (membranös), wie Kohl dies beschrieben hat.

Betrachten wir jetzt genauer eine Strecke gerade über der Mitte der Augenanlage, wo das Epithel auch in situ geblieben ist, so sehen wir hier die Cornea primitiva der Linse nahezu unmittelbar aufliegen — nur ein ganz feiner Zwischenraum lässt sich nachweisen. Zwischen Epithel und Cornea primitiva befindet sich gleichfalls, sei es nur eine ganz schmale, helle Zone. Seitlich, ganz an der Peripherie verbreitert sich die Schicht zwischen Cornea primitiva und Linse, ein dreieckiger Raum wird gebildet, seitwärts von dem Rande der im Sinne einer Iris schon etwas verdünnten Augenbechers begrenzt. Ganz an der Peripherie sieht man, dass die Cornea primitiva die innige Verbindung mit dem Augenbecher aufgegeben hat, und damit den Mesodermzellen den Weg ins Augeninnere eröffnet worden ist. Diese letzte sind deshalb jetzt auch schon bis am Rande des Augenbechers vorgedrungen.

Verfolgt man in diesem Präparate die Cornea primitiva noch weiter nach der Peripherie hin, so findet man, dass dieselbe dort kräftiger wird und sich fortsetzt in einer Reihe sich deutlich von den übrigen abhebenden Mesodermzellen, die offenbar im Begriff sind an der Cornea primitiva entlang zu wandern, um aktiv an der weiteren Ausbildung derselben Teil zu nehmen. Auf diese Weise entsteht eine Cornea primitiva mesodermales.

Scillum Canicula A 3, 35 mm Länge. Ein schon älteres Exemplar. Das Auge ist schon in allen seinen Teilen ausgebildet und ist mit der überliegenden Haut untrennbar verbunden. Unter dem Epithel findet man eine homogene Schicht, ungefähr $\frac{3}{4}$ der Dicke des Epithels messend, welche in dem grösseren zentralen Teil ganz zellfrei

geblieben ist. An der Peripherie sieht man eine einreihige Schicht ganz flacher Zellen sich in ihr einschieben. Linsenwärts lassen die Zellen nur eine ganz schmale helle Schicht frei, w. s. die Cornea primitiva. Epithelwärts wird eine viel breitere Zone freigelassen, mehr nach der Peripherie hin treten jedoch auch in diese die Mesodermzellen ein. Diese Zellen bilden zusammen mit den ersterwähnten Mesodermzellen eine kräftige Schicht, welche sich in die Sklera verfolgen lässt. Ein Descemetisches Endothel fehlt noch.

Acanthias A 1 und B 1, Länge ungefähr 3 mm. Der Augenbecher liegt dem Ektoderm unmittelbar an, sogar ist an einigen Stellen eine Trennungswand nicht sichtbar.

Acanthias C 1. Ein nur sehr wenig älterer Embryo. Die Linse ist gerade abgeschnürt. Der Augenbecher liegt dem Epithel noch unmittelbar an. Aber auch die Linse liegt dem Augenbecher an einigen Stellen breit an, ja einmal konnte man sogar wahrscheinlich von einer Kontinuität zwischen Linse und Augenbecher sprechen. Die Konservierung und Färbung des Präparates war eine vorzügliche, auch die Dicke der einzelnen Schnitte nur 10 micron. Die Cornea primitiva ectodermale ist hier anscheinend sehr deutlich; dies beruht jedoch teilweise wenigstens auf Schrumpfung des vorderen Glaskörpers, welches sich offenbar an der resistenteren Cornea primitiva zusammengezogen hat.

Siluroiden. *Siluris glanis* A 5, 11 mm Kopflänge. Das Auge liegt, wie bei *Petromyzon* noch als selbständige Einheit unter der Haut. Die Cornea primitiva jedoch hat sich sehr bedeutend verdickt unter Einfluss der eingewanderten Mesodermzellen und muss deshalb als ein mesodermales Gewebe betrachtet werden. Unter dem Oberflächenepithel liegt eine girlandenförmige lamelläre Schicht. (Siehe Abb. 17 Salamandra.) Zwischen dieser Schicht und der Cornea primitiva mesodermales findet man eine die Dicke des Epithels um das Vielfache überragende Schicht ganz lockerer Fasern oder Lamellen, welche sich in das peribulbäre Gewebe fortsetzen.

Chimaera monstrosa, Gesamtlänge 15 cm. Man findet hier eine massive Kornea, also keine „Brille“. Die Zellen heben sich in diesem Präparate nicht deutlich hervor, wie in der Mehrzahl der Serien in dieser Gruppe. Ich führe es nur an, weil sich offenbar hier bei älteren Tieren eine massive Hornhaut bildet. Keine membranöse Pupillenmembran.

Ganoiden. Von *Acipenser* lag eine komplette Serie vor von einem Alter von 2 Tagen ab, welche alle für diese Untersuchungen

sich brauchbar erwiesen. Eine *Cornea primitiva ectodermales* kommt bei diesen Tieren kaum zur Beobachtung. Bei älteren Exemplaren findet man eine *c. p. mesodermales*, welche unmittelbar dem Oberflächenepithel anliegt, aber selbst bei den jüngsten Embryonen von 2 Tag alt war schon eine ganz dünne Mesodermzellenschicht sichtbar zwischen der kleinen Augenanlage und dem Epithel. Der Augenbecher und die Linse sind jetzt schon entwickelt, die Linse ist aber noch sehr klein. Eine sehr innige Verbindung zwischen Linse und Augenbecher ist auch hier in hohem Masse wahrscheinlich. Leider war von dem einzigen noch jüngeren Exemplar (1 Tag) der Kopf sehr beschädigt. Sehr interessant war der Embryo L (10 Tage alt), wo das Augenbecherepithel sich an einer Stelle kontinuierlich im Linsenepithel fortsetzt. Ein Artefakt ist in hohem Masse unwahrscheinlich — die Konservierung des Präparates ist gut — wenn auch nicht mit absoluter Sicherheit auszuschliessen. Eine Missbildung ist gleichfalls möglich.

Teleostier. In der Serie von *Salmo irideus* findet man auch wieder, dass die *Cornea primitiva* dem Oberflächenepithel unmittelbar anliegt. Eine *Cornea primitiva ectodermales* ist auch hier nicht mit genügender Deutlichkeit zu sehen, wenigstens in den mir zur Verfügung stehenden Präparaten, da die Mesodermzellen sehr früh einwachsen. Man findet bei etwas älteren Embryonen unter dem Oberflächenepithel eine zellfreie Schicht an der hinteren Fläche von ganz flachen Zellen bekleidet: Endothel?

Belone ac. A 12, 15 mm (Kopf) — 45 mm (Gesamtlänge). Das Auge liegt als selbständige Einheit unter dem Epithel. Hinter diesem Oberflächenepithel hat sich eine lamelläre subepitheliale Schicht ausgebildet. Die Kerne der Mesodermzellen sind ganz flach und manchmal schwierig aufzufinden. Die *Cornea primitiva* liegt der subepithelialen Schicht unmittelbar an, immer aber von derselben scharf getrennt sichtbar. Sie ist auch verdickt durch die einwachsenden Mesodermzellen: *C. p. mesodermales*. Wahrscheinlich hat sich auch ein Endothel ausgebildet.

Gobius spec. B 1, 5—18 mm, C 1, 3—11 mm. Eine dicke *Cornea primitiva mesodermales*, welche sich in die jetzt nur noch in ihrem vorderen Abschnitt knorpeligen Sklera fortsetzt. Hinter dem Epithel findet man nur eine dünne subepitheliale Schicht. Das Auge liegt ganz frei.

Gobius spec. A 4, 8—26 mm. Das Auge liegt frei unter dem Epithel. *Cornea primitiva mesodermales*, sowie subepitheliale Schicht

sind jetzt kräftig ausgebildet. Zwischen Auge und „Brille“ findet man nur eine ganz dünne Lamelle in der breiten (vielleicht artefiziell etwas vergrösserten) Spalt, welche beide trennt.

Lophius. In einem Stadium von ungefähr 2,5 mm ist die Linse schon gebildet. In älteren Stadien liegt das Auge frei vom Oberflächenepithel.

Box salpa, C 4, 10—35 mm. Eine sehr dünne Cornea primitiva mesodermales, welche sich nur teilweise dem Epithel angelegt hat. In dem Raum zwischen beiden findet man ganz lockere Fasern oder Lamellen.

Pagellus controdont, A 5, 05.1 Das Auge ist wieder durch ein lockeres lamelläres Gewebe mit dem Oberflächenepithel und seine subepitheliale Schicht verbunden. In der C. p. mesodermales findet man viele Mesodermzellen; anscheinend auch ein flaches Endothel.

Von dem Rande der Iris ausgehend sieht man eine feine Membran, anscheinend die vordere Begrenzung des hinteren Glaskörpers, welches hier die Linse scheinbar ganz umfasst. Die vordere Augenkammer vor dieser Membran ist ganz leer.

Trachurus tr. A 5, 13—58 mm. Oberflächenepithel mit subepithelialer Schicht und Cornea primitiva bilden eine Einheit.

Nerophis ophidion A, Glas 5, Kopf. 10 mm. Hier findet man schon eine kräftige C. p. mesodermales, mit einer Endothelbekleidung; bestehend aus ganz flachen Kernen, welche jedoch von den anderen Mesodermkernen nicht zu unterscheiden sind. Die subepitheliale Schicht hat seine gewöhnliche Struktur. Zwischen beiden befindet sich hier eine breite Schicht eines lockeren faserigen Gewebes mit manchen flachen Zellkernen.

Atherina speciales A, G, H, Glas 1. Eine Drehung der Sklerallamelle um 90 Grad zeigt hier etwas deutlicher in Flächenansicht das Endothel.

Eine ausführliche Beschreibung aller untersuchten Embryonen in dieser Gruppe würde ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit ausgehen. Ebenso habe ich darauf verzichtet auf manche Besonderheiten hinzuweisen, welche man in dieser Gruppe findet, und welche keine direkte Beziehung zu dem uns hier beschäftigenden Problem haben. Was ich auf dieser Weise an Vollständigkeit einbüsse, hoffe ich an Übersichtlichkeit gewonnen zu haben.

Zusammenfassung.

In den vorzüglich konservierten Torpedoembryonen findet man die Cornea primitiva ectodermales des Ammocoetes zurück, welche sich jedoch bald in die C. p. mesodermales umbildet. Bei den älteren Fischembryonen findet man in den meisten Fällen, wenigstens in den von mir untersuchten Arten und Grössen, das selbständige Auge zurück mit dem Oberflächenepithel und dessen subepitheliale Schicht („Brille“) durch ein mehr oder wenig dichtes Gewebe verbunden. Damit will ich natürlich aber nicht sagen, ob es auch Fälle gibt, wo im lebenden Tiere auch ein bewegliches Auge unter einer Brille vorgelegen hat. In anderen Arten war die Cornea primitiva schon ganz früh mit der „Brille“, einige Male eben zu einer untrennbaren Einheit verbunden.

Das Endothel ist sehr flach und manchmal nicht deutlich aufzufinden.

Amphibien.

Knape (1910) beschrieb auch in einem jungen Embryo von *Rana temporaria* den vorderen Glaskörper. Im Gegensatz zu seinen Befunden an anderen Tierarten findet er hier im Glaskörper relativ sehr wenig Fasern. Es hat den Anschein als ob es hier einer mehr flüssigen Konsistenz sei. In diesem Gewebe sieht er eine Lamelle sich entwickeln: Das Richtungshäutchen. Auch hinter dem Epithel nahm er eine deutliche Verdichtung wahr. Eine Woche später sah er das Endothel an der Hinterfläche des Richtungshäutchen einwachsen. Diese Endothelzellen bildeten schon eine kompakte Schicht zur Zeit, da nur noch spärliche Stromazellen eingewandert waren.

Wie in allen anderen Gruppen erwähnt Lindahl (1915) auch hier den vorderen Glaskörper nicht. Er beschreibt in einem 6,5-mm-Embryo einen zellfreien Raum, in einem 8-mm-Embryo eine unregelmässige Schicht Mesodermzellen; ein Richtungshäutchen hat dieser Autor gleichfalls nicht beobachtet. In einem 8,5-mm-Embryo haben diese Mesodermzellen sich geordnet in einer einfachen Schicht: das Endothel; zu gleicher Zeit erscheinen auch schon Stromazellen zwischen Endothel und Epithel. de Waele (1905) ist in seiner Beschreibung in diesen Punkten wenig ausführlich, er erwähnt nur zwei Mesenchymschichten zwischen Ektoderm und Linse bei Triton und Axolotl. Studnicka gibt eine gute Abbildung eines Embryos von *Rana*, mit einem gut entwickelten Endothel, während noch keine Stromazellen zwischen Epithel und Endothel eingewachsen sind.

Da Kessler (1877) der erste gewesen ist, welcher in einer grösseren Arbeit die Entwicklung des Vordersegmentes an den Amphibien studiert hat, will ich auch vollständigkeithalber seine Auffassung der Entstehung der Kornea erwähnen:

Bei Triton beschreibt Kessler dieselbe hyaline Schicht, die er fürs erste Mal bei den Vögeln traf. Hinter dieser Schicht wächst jetzt wieder das Endothel ein, und nachher auch eine einfache Schicht Stromazellen. Jetzt wird wieder eine neue Schicht vom Epithel abgeschieden, in dieser wächst eine neue einfache Schicht Stromazellen ein, usw. bis die Hornhaut ihre definitive Dicke erreicht hat.

Die Mitteilungen der genannten Autoren sind aber nicht vollständig und eine Durchsicht der Präparate lässt doch wenigstens etwas Zweifel an der Richtigkeit ihrer Angaben aufkommen. Die Deutung der merkwürdigen Bilder, welche man bei Betrachtung der Schnitte bekommt, ist aber neuerdings gegeben durch die Beobachtung von Wachs und Harms (1923), welche beschreiben, wie die Anuren in frühen Stadien der Entwicklung ein bewegliches Auge unter einer transparenten Brille besitzen. Eine vorzügliche Beschreibung der Entwicklung des Amphibienauges verdanken wir Giesbrecht (1925). Er fängt seine Untersuchungen aber in einem relativ weit fortgeschrittenen Stadium an, so dass eigene Untersuchungen damit in dieser Hinsicht nicht überflüssig wurden. Nach Giesbrecht besteht die dünne Membran, welche das kleine unter der Brille bewegliche Auge der Anuren nach vorne hin abschliesst, bei Embryonen von 3—4 mm (Atrophie der äusseren Kiemen) aus einer fibrillären Substanz mit relativ wenig Kernen. Später beschreibt er ein inneres Endothel, eine Tunica propria sclerotica, und ein äusseres Endothel. Die Bezeichnung „Endothel“ dieser letzten Schicht scheint mir doch etwas irreführend, da diese Schicht gleichfalls wie die Tunica propria sclerotica hauptsächlich aus fibrillärem Gewebe gebildet ist.

Die Brille besteht aus einem Epithel, eine Tunica propria cutanea, welche sich fortsetzt in die Basalmembran des Epithels der Haut und ein inneres Endothel. Selbst in einem älteren Embryo weist die Tunica propria cutanea nur spärliche Zellen auf, obschon seine Dicke bald ansehnlich grösser wird. Nach den Untersuchungen von Giesbrecht und Schoebel ist diese Tunica propria cutanea der homogenen Schicht Kesslers gleichzustellen und homolog der Basalmembran des Epithels im Embryo, und dem Corium der Haut im erwachsenen Tiere (Giesbrecht, Petersen). Der Raum zwischen Brille und Sklerallamelle ist ausgefüllt mit Flüssigkeit, so dass eine freie Beweglichkeit des

Anurenauges ermöglicht wird. Bei der Metamorphose jedoch wachsen subkonjunktive und Bindegewebszellen ein, die Tunica propria sclerotica, wie auch das Brillenendothel verdicken sich, auf diese Weise wird die solide erwachsene Hornhaut gebildet.

Der beschriebene Spalt ist vor der Entdeckung von Harms und Wachs von manchen Autoren (Schoebel u. a.) als Folge einer Schrumpfung erklärt. Der ganze Vorgang war selbstverständlich auch Knappe und Lindahl völlig unbekannt.

Nach Giesbrecht besteht die erwachsene Amphibienhornhaut aus:

1. Epithelium,
2. Tunica propria cutanea (Corium der Haut, Membrana Bowmanni, Basalmembran der Larve),
3. Tunica propria subcutanea,
 - a) Subkutis der Haut, b) periokuläres Gewebe,
4. Tunica propria sclerotica (von dem den Bulbus umgebenden Gewebe), (Sklera),
5. Endothelium.

Erst später entwickelt sich die Descemetische Haut.

Harms advisiert für das Studium der Verhältnisse bei den Amphibien speziell die Embryonen von *Pelobatus fuscus* und weist darauf hin, dass als eine Folge von Schrumpfung, das bewegliche Auge der Larve in den Präparaten gelegentlich der Brille anliegen kann. Wohl haben sich unsere Anschauungen in dieser Hinsicht geändert!

Eigene Untersuchungen.

Aus der dritten Ordnung der Gymnophionen oder Blindwühlen konnte ich zwei Exemplare von *Ichthyophis* untersuchen:

Ichthyophis A, Glas 4, *Ichthyophis* C, Glas 4 (s. Kapitel 5, Abb. 53, 54).

Aus der zweiten Ordnung der Anuren (Batrachier) habe ich mehrere Exemplare von *Bombinator* untersuchen können:

Bombinator P, Glas 1. Der vordere Glaskörper hat noch eine feinfibrilläre Struktur, in demselben hat sich ein feines Häutchen gebildet, welches jedoch in der Mitte des Glaskörpers sich nicht immer einwandfrei verfolgen liess. Offenbar hat Knappe in dieser Hinsicht bessere Präparate zur Verfügung gehabt. Dieses Häutchen muss als das Richtungshäutchen Knappes als meine bei den Fischen gefundene *Cornea primitiva* gedeutet werden.

Bombinator Q 1. Abb. 14. Ein Rest des Linsenhohlraumes ist noch vorhanden, und auch immer noch ist die zarte Struktur des vorderen

Glaskörpers nachweisbar. Die Cornea primitiva mesodermales ist jetzt zu einer Membran verdichtet, an deren innerer Seite schon einige Mesodermzellen vorgerückt sind. Ich bin nicht ganz sicher, ob nicht zu gleicher Zeit einige Zellen auch an der Vorderfläche des Häutchens eingewachsen sind. Von der künftigen Brille ist unter dem Epithel jetzt schon eine deutliche Tunica propria cutanea ausgebildet.

Bombinator L, 2. Abb. 15. In diesem offenbar etwas älteren Stadium ist die die vordere Augenkammer abgrenzende Membran, die C. p. mesodermales, mitsamt ihrem Endothelzellenbelag vom Epithel losgelöst und liegt das Larvenauge jetzt ganz frei vom Epithel in der Orbitalhöhle. Nur einzelne Zellen sind an der Vorderfläche des Häutchens nachzuweisen. In der Vorderkammer selbst findet man noch deutliche Reste des vorderen Glaskörpers. Mit auffallender Regelmässigkeit findet

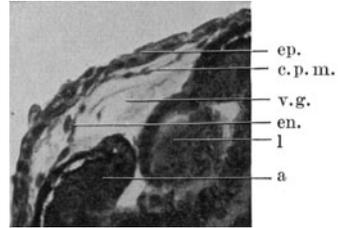


Abb. 14. Bombinator. ep. = Epithel; c. p. m. = Cornea primitiva mesodermales; v. g. = vorderer Glaskörper; en. = Endothel; l = Linse.

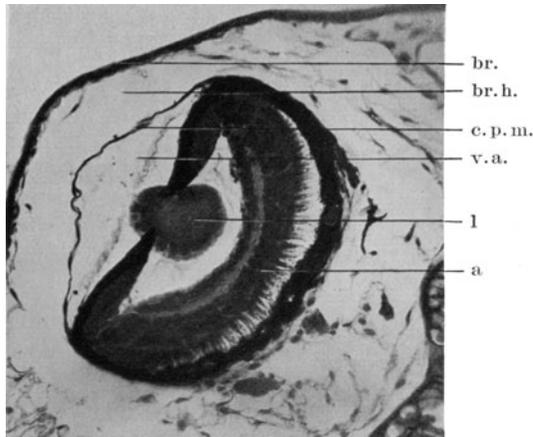


Abb. 15. Bombinator L. br. = Brille; br. h. = Brillenhohraum; c. p. m. = Cornea primitiva mesodermales; l = Linse; a = Augenbecher; v. a. = vordere Augenkammer.

sich eine feine dünne Faserschicht, welche sehr gut das Rudiment der Pupillarmembran sein kann. Daneben gebe ich aber auch die Möglichkeit zu, dass es sich hier nur um eine Schrumpfung des vorderen Glaskörpers handeln kann. Bekanntlich — Knape hat schon

darauf hingewiesen — ist der vordere Glaskörper bei den Amphibien von einer ausserordentlich zarten Struktur.

Ein gut konserviertes Vordersegment zeigten weiter die Embryonen F 7, G 5, B 4, C 4, D 6, I 3, K 4, L 2, O 1, R 2.

Aus der ersten Ordnung (Urodelen) untersuchte ich *Triton alpestris*, H., Glas 11. Der Augenbecher (schon differenziert in Retina und Iris) liegt dem Oberflächenepithel an, nur durch eine dünne homogene zellfreie Schicht und dem Endothel von demselben getrennt. Offenbar sind *Cornea primitiva* und *Tunica propria cutanea* hier verschmolzen, wie sich dies bei *Salamandra* schön verfolgen lässt. Hier ist das Endothel schon vollständig über die Mitte der Augenanlage. Es besteht aber, wenigstens im Zentrum, aus ganz besonders langen flachen Zellen, ungefähr der dreifachen Länge der Epithelzellen, aber nur bis $\frac{1}{5}$ ihrer Höhe messend. Sie sehen den Wanderzellen zwischen den Hornhautlamellen im erwachsenen Auge ähnlich. Vielleicht ist diese Form nur der Ausdruck davon, dass das Einwachsen des Endothels gerade angefangen hat und die Zellen baldigst möglich die Oberfläche decken müssen. Die zellfreie Schicht zwischen Epithel und Endothel ist deutlich. Das Oberflächenepithel besteht anscheinend aus zwei Zellarten, welche regelmässig abwechselnd gelagert sind. Nur eine dieser beiden Zellarten hat offenbar die Fähigkeit, an ihrer Bildung betätigt zu sein. Sie ist deshalb anscheinend hier und da girlandenartig am Epithel aufgehängt, eine Tatsache, welche auch Knappe und Lindahl beobachtet haben. Ich möchte in dieser Hinsicht auf die betreffende Abbildung von *Salamandra maculata* hinweisen, wo sich genau dieselben Verhältnisse auffinden lassen.

Ein gut konserviertes Vordersegment ohne weitere wichtige Besonderheiten zeigten die Embryonen: A 14, D 2, E 13

Salamandra mac. F. Der Augenbecher sowie die Linse liegen dem Oberflächenepithel sehr nahe an. Ein kleiner vorderer Glaskörper mit einer Andeutung einer *Cornea primitiva*. Lange Kerne der Mesodermzellen sind schon bis am Augenbecherrande vorgedrungen. Augenbecherrand und Linse liegen einander breit an.

Salamandra mac. R 3, L 27, 5 mm. (N 2, M 5.) Abb. 16, 17, 18. Das schon auf einer hohen Entwicklungsstufe stehende Auge liegt dem Oberflächenepithel mit seiner subepithelialen Schicht unmittelbar an. Die *Cornea primitiva* weist schon viele Mesodermzellen auf, es handelt sich also schon um eine *C. p. mesodermales*. Dieselbe ist immer sehr scharf von der subepithelialen Schicht des Oberflächenepithels getrennt sichtbar.

Das Endothel besteht aus langen flachen Kernen, welche mit einiger Sorgfalt immer aufzufinden sind. Aber auch schon an der Epithelseite der C. p. mesodermales sind die Mesodermzellen wenigstens an der Peripherie schon vorgerückt. Die subepitheliale Schicht des Oberflächenepithels ist jedoch zu dieser Zeit noch ganz frei von Mesodermzellen.

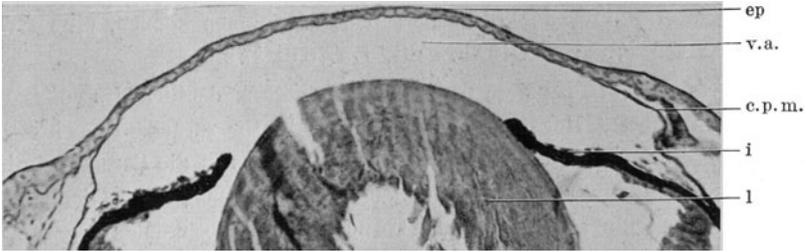


Abb. 16. Salamandra maculata R. (Vgl. Abb. 7.) ep = Epithel; v.a. = vordere Augenkammer; c.p.m. = Cornea primitiva mesodermales; i = Iris; l = Linse.

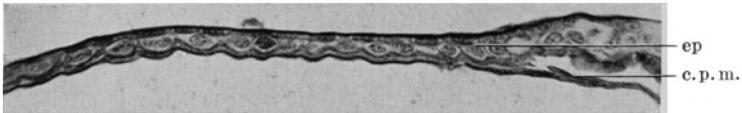


Abb. 17. Salamandra R. (Vergrössertes Teilbild der Abb. 16.) ep = Epithel; c.p.m. = Cornea primitiva mesodermales.

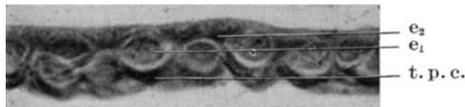


Abb. 18. Salamandra. Teilbild Abb. 17. e₂ = Kern einer Epithelzelle in inniger Verbindung mit der subepithelialen Schicht; e₁, Kern einer Epithelzelle, anscheinend nicht in direkter Verbindung mit der subepithelialen Schicht; t.p.c. = Tunica propria cutanea (subepitheliale Schicht). (Cornea primitiva mesodermales nicht sichtbar.)

Der Zusammenhang derselben mit dem Epithel ist hier so ganz besonders deutlich, dass man dieses Präparat als ein Musterpräparat zur Lösung der Frage der Beziehung dieser postepithelialen Schicht zu den Epithelzellen selbst betrachten kann. Eine Frage, die ich schon ganz kurz hier und da gestreift habe und welche, wie sich bald herausstellen wird, auch in bezug auf den höheren später zu beschreibenden Tieren von prinzipieller Bedeutung ist. Die Abb. 18 spricht für sich und weist darauf hin, dass die nach aussen liegenden Zellen der zweiten Reihe des Epithels in inniger Beziehung zu dieser Schicht stehen und

in dieser Weise die girlandenartige Struktur seine Erklärung findet. Bei der Betrachtung der Präparate sehe ich nur zwei Möglichkeiten: entweder stammen die Girlanden von den zu den oberflächlichen Epithelkernen gehörenden Zellen, oder das Epithel ist in ein mesodermales Gerüstwerk gefasst im Sinne Frieboes. Diese letzte Theorie ist aber bis jetzt nicht bestätigt, und ich glaube dass wir also am besten die epitheliale Herkunft der Girlandenschicht annehmen können, eine Bestätigung von Knappe, Giesbrecht, Lagueusse.

In diesem Präparate finden wir noch ganz deutlich das vollständig unter der Haut liegende Auge vom Bombinator zurück. Nun hat sich dessen Cornea, die Sklerallamelle Giesbrechts — die Cornea primitiva mesodermales — nahezu in seiner ganzen Ausdehnung der Tunica propria cutanea angelegt. „Brille“ und Cornea p. m. haben daher auch schon dieselbe Wölbung, während beim Bombinator die Cornea p. m. kräftiger gewölbt ist als die überliegende Brille.

Zusammenfassung.

Bei einigen Amphibien (Bombinator) liegt das Auge längere Zeit frei beweglich unter der Haut. Sehr früh wachsen Mesodermzellen an der Cornea primitiva ectodermales (Richtungshäutchen Knappes) entlang, diese bewirken jetzt das weitere Wachstum, womit die Cornea primitiva mesodermales (Sklerallamelle Giesbrechts) entsteht. Das Oberflächenepithel bildet eine subepitheliale Schicht (Tunica propria cutanea), in welcher bald auch Mesodermzellen einwachsen: die Brille. Erst später legt sich das Auge an die Brille und beide verwachsen zu einer Einheit.

Bei anderen Amphibien (Salamandra) liegen Cornea primitiva und Brille einander schon sehr früh an, zu einer Zeit, als in der subepithelialen Lamelle der Brille noch gar keine Mesodermzellen eingewandert sind. Bei Triton waren beide nicht mehr getrennt sichtbar.

Reptilien.

Lindhahl studierte Nattern und *Anguis fragilis*. Weiter sind die Mitteilungen betreffs der Entwicklung des Vordersegmentes der Reptilien meines Wissens sehr wenig ausführlich, so dass ich mit einer genaueren Beschreibung von Lindahls Befunden auskomme.

Nattern. Zwischen Ektoderm und Linse befindet sich in ganz jungen Stadien ein Raum, welcher sich am Rande des Augenbeckers vorbei ausdehnt (3,3 mm). In einem Embryo von 6,2 mm fängt das

Endothel an hinter das Epithel einzuwachsen, in einem 8-mm-Embryo ist schon eine vollständige Endothelschicht gebildet, welche in der Mitte einreihig ist. Zu dieser Zeit sieht man auch die ersten Stromazellen eintreten in den Raum zwischen Endothel und Epithel. Diese Zellen haben in einem 12-mm-Embryo das Zentrum schon erreicht.

Anguis fragilis. Lindahl beobachtete, dass in einem 6,5-mm-Embryo die Schicht der Endothelzellen schon voll ausgebildet war und von den Epithelzellen durch einen feinen Spalt, mit einem feinfaserigen Gewebe ausgefüllt, getrennt war. Schon in einem 8-mm-Embryo sieht man eine Schicht Stromazellen zwischen Epithel und Endothel.

Der Mangel an Untersuchungen über das Vordersegment der Reptilien tritt auch in der Bemerkung Giesbrechts zutage, wenn er nach seinen Untersuchungen über die Brille der Amphibien bemerkt, dass bei den Lacertiliern auch eine Brille bestehen soll, welche einer Verklebung der Augenlider ihre Entstehung verdanke. „Die Beschreibungen sind aber sehr unvollständig und nicht embryologisch fundiert.“ (Giesbrecht, Plate.)

Eigene Untersuchungen.

Aus der zweiten Ordnung der ersten Klasse untersuchte ich:

Lacerta agilis. Eine sehr schöne Serie Embryonen stand mir zur Verfügung. Manche sind in den Normentafeln von Keibel und Mall beschrieben. Sehr geeignet zu diesen Untersuchungen erwiesen sich die Embryonen I 2 (N. T. 28), K 4 (N. T. 29), H 2 (N. T. 30), J 2 (N. T. 31), Q (N. T. 33—34). Ein sehr dunkel gefärbtes lamelläres Korneastroma (oder hyaline Schicht Kesslers) findet sich in allen diesen Embryonen. Ob vielleicht in dieser Schicht schon Mesodermzellen vorgerückt sind, konnte ich an manchen Stellen nicht mit Sicherheit ausschliessen. Hinter dieser dunklen Schicht findet man ausnahmslos ein schön ausgebildetes Endothel. Zweifelsohne ist auch die Existenz einer zarten membranösen Pupillarmembran, wenigstens an der Peripherie. Die vordere Augenkammer ist noch rein virtuell.

Gongylus ocelatus F 5. . 4 mm Kopflänge. Das Epithel ruht auf einer dunkel gefärbten Membran, welche linsenwärts mit einem deutlichen Endothelbelag versehen ist. Nach der Peripherie hin spaltet sich diese Membran in zwei oder mehrere dünne Lamellen. Zwischen diesen Lamellen konnte ich noch keine Stromazellen beobachten.

Die Linse liegt dem Endothel unmittelbar an. Peripher findet sich zwischen Linse, Augenbecherrand und Endothel ein dreieckiger Raum, von einem feinfaserigen Gewebe ausgefüllt, offenbar dem Rest des vorderen Glaskörpers. In demselben hat sich hier eine deutliche membranöse Pupillarmembran verdichtet, auf welcher sich sogar hier und da vereinzelt Mesodermzellen befinden.

Gongylus ocelatus D 4. 4 mm Kopflänge. Die letzten Reste des vorderen Glaskörpers sind jetzt verschwunden. Deshalb liegt die Linse jetzt auch in der Peripherie dem Endothel unmittelbar an. Ich glaube auch zwischen Linse und Endothel genügend deutlich eine membranöse Pupillarmembran beobachtet zu haben. Zwischen Epithel und Endothel befindet sich eine faserige Schicht, in welche schon mehrere Stromazellen eingewachsen sind.

Gongylus ocelatus G 4. 4,3 mm Kopflänge. Ungefähr derselbe Befund als im vorigen Präparate. Die dunkle postepitheliale Schicht zerfällt nach der Peripherie hin in einzelne Lamellen, welche sich zum Teil direkt um den Bulbus verfolgen lassen.

Gongylus ocelatus I 3—4. Kopflänge 4,5 mm. Dieses Präparat ist ziemlich schlecht gefärbt. Ich erwähne dieses Embryo nur deshalb, weil die dicke präendotheliale, postepitheliale Schicht hier mit ihrem hintersten Anteil sich deutlich direkt um den Bulbus fortsetzt.

Gongylus ocelatus K 4. Kopflänge 5 mm. Grosse Augenlider haben sich ausgebildet.

Gongylus ocelatus M 3. 5,5 mm Kopflänge. Die Augenlider bedecken einen grösseren Teil der Kornea.

Gecko vert. A 7, 14 mm Kopflänge. Ich erwähne diese ältere Serie nur deshalb, weil die hier sehr kräftig entwickelte Brille anscheinend etwas ganz anderes ist als die Brille der Amphibien. Die Hornhaut ist anscheinend von einem gewöhnlichen Epithel bedeckt, wie auch die Hinterfläche der Brille. Dieselbe zeigt nichts von der straff fibrillären Struktur, wie wir diese bei den Brillen der Amphibienlarven sehen, sie ist hier aufgebaut aus einem gewöhnlichen lockeren subkutanem Gewebe. Ich erachte es sehr gut möglich, dass wir hier tatsächlich mit einer Verklebung der Augenlider oder einer ausgewachsenen Nickhaut zu tun haben können. Zur Entscheidung dieser Frage reichten aber meine Präparate nicht aus, denn in einem jüngeren Embryo: I 4, Kopflänge 6 mm fand ich noch keine Brille.

Ptychozoon homalocephalus A, 4,5 mm Kopflänge, Glas 6. Hinter dem Epithel befindet sich eine hyaline Schicht, welche derjenige

der Vögel sehr ähnlich ist. Bei genauerer Betrachtung stellt es sich heraus, dass auch sie aus einzelnen Lamellen aufgebaut ist. An ihrer hinteren Seite ist diese Schicht von einem wunderschön ausgebildeten Endothel bedeckt. Es sind ganz grosse, tiefdunkel sich färbende, ovale bis runde Kerne mit einer dicken Schicht Protoplasma. Sie bilden eine kontinuierliche genau einreihige Schicht. An der Peripherie sehen wir die blasser gefärbten und viel kleineren, zwischen den Lamellen der hyalinen Schicht aufrückenden, Stromazellen. Zwischen Endothel und ektodermale Iris, welche jetzt deutlich ist, befindet sich eine breite Schicht eines lockeren mesodermalen Irisgewebes (Vorderblatt). Wahrscheinlich ist diesen Verhältnissen nicht ganz zu trauen und ist diese

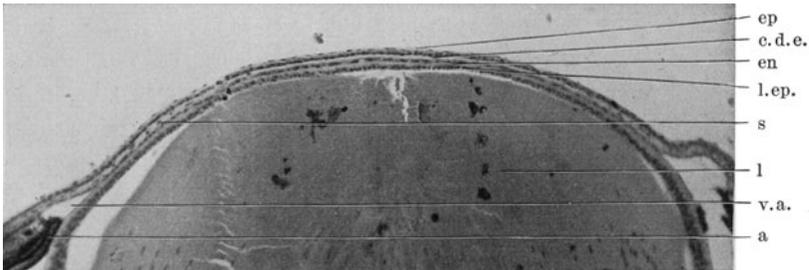


Abb. 19. Ptychozoon homalocephalus B. ep = Epithel; c.d.e. = Cornea definitiva ectodermale; en = Endothel; l.ep. = Linsenepithel; s = Stromazellen; l = Linse; v.a. = vordere Augenkammer; a = Augenbecher.

Schicht gelockert, da durch Schrumpfung die Linse sich auch weit von der Hornhautanlage entfernt hat. Von einer Pupillarmembran ist in diesem Präparate nichts zu sehen. Die Struktur der Iris ist jener der Vögel sehr ähnlich. Der Rest des Präparates ist schlecht konserviert. Anscheinend ausserordentlich prominierende Augen.

Ptychozoon homalocephalus B, 5,5 mm Kopflänge, Glas 6 (Abb. 19). In diesem etwas älteren Stadium erlaubt die bessere Färbung den lamellären Aufbau der postepithelialen Schicht zu erkennen. Dieselbe zeigt sich hier aber in sehr deutlichem Zusammenhang mit den epithelialen Zellen, des Oberflächenepithels, einen Zusammenhang, welchen ich an einem mehr geeigneten Präparate der Amphibien (*Salamandra*) genauer beschrieben habe. Das Endothel ist gleichfalls sehr schön ausgebildet. Die Stromazellen haben auch jetzt das Zentrum noch nicht erreicht. Eine vordere Augenkammer besteht anscheinend nicht. Ganz peripher findet sich wieder ein sehr kleiner dreieckiger Spalt,

im Kammerwinkel anscheinend von einer etwas gefärbten Masse ausgefüllt (ein Gewebe?). Die Iris ist an einer Stelle offenbar mit der Linse verbunden.

Anguis fragilis D, Kopflänge 6 mm, Glas 2. Die knorpelhaltigen Augenlider sind sehr kräftig entwickelt. Die Kornea ist verhältnismässig dünn. Das Epithel ist zweireihig. Über dem Korneastroma grössere runde Zellen, nach aussen weniger grosse flache Zellen. Das Stroma besteht anscheinend aus drei Lamellen, nach dem Epithel und nach dem Endothel hin je eine dicke, in der Mitte eine dünnere, welche zu beiden Seiten von einer dünnen Schicht Stromazellen begleitet ist. Das Stroma ist also noch sehr zellarm. Das Endothel ist flach, aber jedenfalls gut entwickelt. Der hintere Teil der Kornea setzt sich deutlich in die Sklera fort. Die Linse hat sich von der Kornea zurückgezogen. Die vordere Augenkammer ist anscheinend voll entwickelt (gefüllt). Ich möchte dieser Beobachtung nicht einen zu grossen Wert beimessen, da die Erfahrungen an dem so viel grösseren menschlichen Material wieder darauf gewiesen haben, wie manchmal eine solche „Füllung“ durch Schrumpfung verursacht wird.

Tachydromas tachydromoides A, Glas 10. Ein schon älteres Exemplar, wo die Dicke der Kornea schon vielfach die Dicke des Epithels überschreitet. Ein sehr schön ausgebildetes Endothel befindet sich an der Hinterfläche. Jedoch konnte ich im Stroma selbst nur noch relativ wenig Zellen nachweisen.

Die weiter untersuchten Embryonen aus dieser Gruppe geben keinen Anlass zu neuen Bemerkungen. (*Pelias brevis*, *Coronella laevis*, *Dracovolans*, *Hemidactylus*, *Rhodona*.)

Zusammenfassung.

Bei den Reptilien sehen wir, wie die Verbindung des Auges mit der Haut eine sehr innige geworden ist. Eine *Cornea primitiva mesodermales* und eine *Tunica propria cutanea*, Brille kommen jetzt nicht mehr gesondert zur Beobachtung. Dagegen finden wir immer zwischen Epithel und Endothel eine hyaline Schicht Kesslers, die *Cornea definitiva ectodermales*. Fürs erste Mal tritt hier ein kräftiges epithelartiges Endothel in Erscheinung.

Bei den Reptilien finden wir ungefähr dieselben Verhältnisse als bei den Vögeln, welche jedoch dort besser studiert werden konnten an dem grösseren und reichhaltigeren Material.

Vögel (Aves).

Schon in der Einleitung und bei der Literaturübersicht stellte sich heraus, dass eigentlich über die Entwicklung der Hornhaut und der vorderen Augenkammer bei den Vögeln wenigstens in grob-morphologischer Hinsicht keine Meinungsverschiedenheiten bestehen. Nur ist es geradezu erstaunlich zu erfahren, wie wenig diese Untersuchungen bekannt sind (Abb. 255, Bonnet). Kessler in Deutschland, Knape in Schweden, Laqueusse in Frankreich, Slonaker in Amerika, diese alle haben im Wesen völlig gleichartige Beschreibungen über die Entwicklung der Hornhaut bei den Vögeln gegeben. Eine grosse histologische Arbeit hat Lagueusse, der sich hinter dem Epithel entwickelnden „hyalinen Schicht Kesslers“ gewidmet, nicht so sehr um die Entwicklung des Auges zu untersuchen, sondern aus rein histologischem Interesse um die Natur dieser Schicht zu erforschen. Schon v. Lenhossek hat auf die dringende Erforderlichkeit solcher Untersuchungen hingewiesen, da ihm die Lösung Knapes, welche diese Schicht als den vorderen Teil des vorderen Glaskörpers deutete, unwahrscheinlich erschien. Lagueusse kommt — ohne mit der Arbeit Knapes bekannt zu sein — zu dem Schlusse, dass wir hier mit einem Mesostroma (Studnicka) ektodermaler Natur zu tun haben. Die von Kessler gegebene Beschreibung aus 1871 (ergänzt im Jahre 1877) habe ich schon in der Einleitung angeführt. Ich gebe jetzt kurz die entwicklungsgeschichtlichen Daten nach Lagueusse (1923) (Hühnchen).

48 Stunden: Mesostroma primaire de Studnicka zwischen Augenblase und Epithel (vorderer Glaskörper v. Lenhossek, Knape; embryonales Stützgewebe v. Szilys).

3 Tage: Das Mesostroma verdichtet sich zwischen Linse und Epithel an der Seite des Epithels: „Hyaline Schicht Kesslers“.

4 $\frac{1}{3}$ Tag. Unter der Epidermis sieht man 10—15 wellig verlaufende Lamellen — ein Mesostroma ektodermaler Natur — zusammen ungefähr die Dicke des Epithels erreichend. Das Endothel bildet an der Innenfläche dieser Lamellen schon eine kontinuierliche Schicht.

Nach den ausführlichen histologischen Untersuchungen Lagueusses dürfen wir die „hyaline Schicht Kesslers“ jetzt als eine ektodermale Bildung auffassen, also hat doch Knape im Grunde der Sache recht bekommen.

In der Zwischenzeit zwischen diesen beiden Stadien liegt für uns eine sehr wichtige Entwicklungsstufe. Knape gibt n. l. an, dass er

in dem vorderen Glaskörper um den 4. Tag sich ein Häutchen differenzieren sah, welches er bekanntlich Richtungshäutchen taufte. Den 5. Tag hat es sich etwas weiter vom Epithel entfernt (offenbar durch die Entwicklung der postepithelialen eben beschriebenen Lamellen) und den 6. Tag sieht Knappe das Einwachsen der Endothelzellen als eine komplette Schicht vollendet. Es war mir bei meinen eigenen Untersuchungen darum zu tun, diese Befunde aus eigener Anschauung kennen zu lernen und zu bestätigen, dieses Richtungshäutchen möglichst deutlich zu Gesicht zu bekommen. Zweitens erwähnt Knappe, dass er in dem vorderen Glaskörper noch ein zweites Richtungshäutchen beobachten konnte, das er als die Anlage der Pupillarmembran deutete. Diese Angaben entbehren aber bis jetzt einer Bestätigung.

In einem Embryo von 4 Tagen alt sah Kessler Zellen hinter dem Epithelium, welche von Lieberkühn als Mesodermzellen gedeutet wurden. Es handelt sich hier aber um ektodermale Zellen, welche bei der Abschnürung des Linsenbläschens frei kommen. Dieselbe liegen bei den Säugetieren innerhalb des Bläschens.

Lagueusses Daten weichen etwas von jenen Knappes ab, mit 5 Tagen sieht Lagueusse die Lamellen schon regelmässig, das Endothel komplett, mit 6 Tagen fangen die Stromazellen schon an einzuwachsen.

Als Ophthalmolog war noch eine Frage für mich von grösserer Bedeutung als sie vielleicht dem Embryolog erscheinen würde. Lagueusse und Knappe meinen beide, dass auch die Membrana Descemeti resp. aus der hintersten Schicht des Mesostromas und dem ursprünglichen Richtungshäutchen zurückbleibe.

Eigene Untersuchungen.

Columba speciosa (Taube) A 3, 150 Stunden. (Abb. 20.) Der Augenbecher liegt dem Oberflächenepithel nahezu unmittelbar an — nur durch eine ganz dünne Schicht eines feinfaserigen Gewebes von ihr getrennt. Vielleicht ist dieser Raum durch eine ganz geringfügige Schrumpfung noch etwas vergrössert. Die Linse liegt gleichfalls dem Oberflächenepithel über eine grössere Strecke unmittelbar an; es besteht noch ein Rest des Linsenhohlraumes. Nach einer Seite hin liegt der Augenbecher der Linse unmittelbar an. Der hintere Glaskörper ist etwas geschrumpft und nicht so tadellos erhalten wie bei den Embryonen von Torpedo. Der vordere Glaskörper weist auch geringfügige Schrumpfungsvorgänge auf, jedoch zeigt er sich besser erhalten als der hintere Glaskörper, offenbar infolge seiner viel geringeren Ausdehnung. Mit grösster Regelmässigkeit findet man in diesem vorderen Glaskörper ein Häutchen

vom Augenbecherrande ausgehend in jener Richtung ziehen, wo Linse und Oberflächenepithel sich berühren. Auf der photographischen Abbildung ist das Häutchen etwas zu deutlich zur Darstellung gekommen, weil der hintere Teil des vorderen Glaskörpers hier etwas geschrumpft ist und diese Masse sich teilweise an das Häutchen zurückgezogen hat. Wir haben hier zweifellos mit der Cornea primitiva ectodermales, dem Richtungshäutchen Knapes, zu tun, wie ein Rückblick auf Abb. 10 von *Torpedo* deutlich macht. Die weitere Entwicklung habe ich an den Embryonen von *Anas dom.* (Huhn) und *Gallas dom.* (Ente) verfolgen können.

Gallus domesticus MM, $3\frac{2}{3}$ Tag, Glas 7 (Abb. 21). In diesem Präparate liess sich ganz schön eine Cornea primitiva (Richtungshäutchen Knapes) nachweisen, eben gut photographieren. Der vordere, insbesondere aber auch der hintere Glaskörper ist hier leider weniger gut zur Darstellung gekommen. Die Zellschichten sind aber sehr gut konserviert. Zwischen

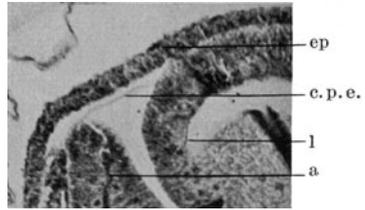


Abb. 20. *Columba* sp. A. 150 St. ep = Epithel; c. p. e. = Cornea primitiva ectodermales; l = Linse; a = Augenbecher.

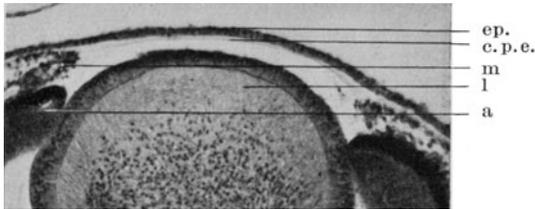


Abb. 21. *Gallus dom.* MM. $3\frac{2}{3}$ Tag. ep = Epithel; c.p.e. = Cornea primitiva ectodermales; m = Mesoderm; l = Linse; a = Augenbecher.

Linse und Oberflächenepithel findet man relativ dicht hinter und parallel mit dieser letzten Schicht ein kräftig gefärbtes Häutchen, welches sich etwas weniger kräftig nach beiden Seiten hin fortsetzt. Nach einer Seite hin steht es noch deutlich in Verbindung mit dem Augenbecherrande, an der anderen Seite haben schon zahlreiche Mesodermzellen sich zwischen Cornea primitiva (Richtungshäutchen) und Augenbecherrande geschoben, so dass jetzt keine Verbindung mehr sichtbar ist. Hinter der Cornea primitiva, sowie zwischen derselben und der Linse findet man noch einige spärliche Reste des hinteren Teils des vorderen Glaskörpers. Der vordere Teil zwischen Cornea primitiva und Oberflächenepithel ist jedoch besser erhalten.

Embryo A, Länge 5 mm (Abb. 22). Ein Auge befindet sich im Stadium von Embryo MM. Die Cornea primitiva des anderen Auges war hier zwar sichtbar, aber schwer entsprechend gut zu photographieren. Der hintere Teil des vorderen Glaskörpers ist besonders in den lateralen Abschnitten kräftig entwickelt, bildet jedoch im Zentrum nur eine dünne Schicht. Es handelt sich hier jedoch schon um ein etwas älteres Stadium; einige Endothelzellen sind in der Peripherie schon auf die Cornea primitiva vorgerrückt. Die Schicht der Mesodermzellen zwischen Cornea primitiva und Augenbecher ist breiter geworden, so dass jetzt keinerlei Verbindung mittels Fasern des vorderen Glaskörpers zwischen Cornea primitiva und Augenbecher mehr sichtbar ist. Man kann diese

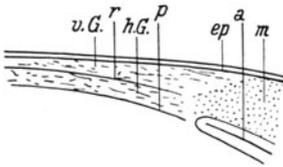


Abb. 22. Schema nach Gallus dom. A 5 mm und LL. 4. Tage. v.G. = vorderer Teil des vorderen Glaskörpers; r = Richtungshäutchen = Cornea primitiva ectodermale; h.G. = hinterer Teil des vorderen Glaskörpers; p = Pupillarmembran; ep = Epithel; a = Augenbecher; m = Mesoderm.

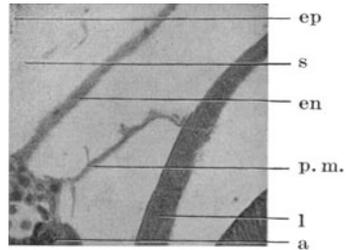


Abb. 23. *Anas dom. H.* 7 $\frac{1}{3}$ Tage. Teilbild Abb. 26. ep = Epithel; s = Stromazellen; en = Endothel; p.m. = Pupillarmembran; l = Linse; a = Augenbecher.

Letzte hier schon am besten beschreiben, als die hintere sich kräftiger färbende Begrenzung einer ganz dünnen aber kräftigen postepithelialen Schicht: Die hyaline Schicht Kesslers. Der hintere Teil des vorderen Glaskörpers hat sich nach der Linse hin auch zu einem, sei es ganz zarten Häutchen verdichtet. Man könnte meinen, es handelt sich hier um die losgerissene Anheftungslinie des Glaskörpers an der Linsenvorderfläche. Die membranöse Natur tritt aber in etwas späteren Stadien noch deutlicher zutage:

GG 4 $\frac{2}{3}$ Tage, LL 4 Tage. Die einwachsenden Mesodermzellen drängen auch das letztgenannte Häutchen hier und da wieder vom Augenbecherrande ab, in gleicher Weise wie dies bei der Cornea primitiva der Fall war. Auf dieser Weise scheint dieses Häutchen in noch älteren Embryonen:

Anas domestica H., 7 $\frac{1}{3}$ Tage (Abb. 23), anscheinend von den Mesodermzellen auszugehen. Zu dieser Zeit ist wahrscheinlich schon

der ganze hintere Teil des vorderen Glaskörpers atrophiert, nur das Häutchen: die membranöse Pupillarmembran ist zurückgeblieben.

Anas domesticus, D 5, Glas 5, 5¹/₄ Tage (Abb. 24). Dies ist ein Musterpräparat der gewöhnlichen Entwicklung des Auges bei den Vögeln.

An Stelle des im Embryo beschriebenen, sehr zarten vorderen Teil des vorderen Glaskörpers ist jetzt eine kräftige, wenn auch noch dünne Schicht zwischen Oberflächenepithel und Cornea primitiva sichtbar. Durch das mächtige Einwachsen der Mesodermzellen ist diese letzte jetzt vom Augenbecherrande durch eine breite Schicht Mesodermzellen anscheinend vollständig getrennt. Diese Zellen haben sich jetzt auch schon weiter bis zum Zentrum an der hinteren Fläche des Richtungshäutchens fortgeschoben, so dass dieses jetzt kaum mehr gesondert sichtbar ist.

Jetzt haben wir das Bild der „hyalinen Schicht Kesslers“ und die Endothelzellen bilden an deren hinteren Seite eine kontinuierliche einreihige Schicht. Eine vordere Augenkammer existiert wahrscheinlich nicht. Feine Fäserchen des jetzt rudimentären vorderen Glaskörpers sind in dem schmalen Raum zwischen Linse und Endothel zu beobachten. Leider kann man in diesem Präparate keine Pupillarmembran nachweisen. Wahrscheinlich liegt dieselbe der Linse so unmittelbar auf, dass sie nicht von deren Konturen zu unterscheiden ist.

Anas domesticus H, 7¹/₃ Tage, Glas 14. Die postepitheliale Schicht hat sich in dieser Zeit enorm verbreitert, hinten von einer kontinuierlichen Endothelzellenschicht bedeckt, jedoch sind diesem Präparate nur an der Peripherie Stromazellen in dieselbe eingewandert. Die Linse ist etwas zurückgezogen. Dieser Schrumpfungsvorgang hat die glückliche Folge gehabt, dass dadurch die Pupillarmembran schön ins Gesicht kommen konnte (Abb. 26). An der Basis sind offenbar einige Mesodermzellen schon im Begriff über sie einzuwandern (Abb. 25).

Anas domesticus I, 7³/₄ Tage, Glas 18. Ich erwähne diesen Embryo nur deshalb, weil hier in so schöner Weise die Endigung der Endothelzellen beobachtet werden kann. Dieselben biegen sich nicht nach der Irisoberfläche um, sondern dringen weiter zwischen Epithel und Augenbecher, wie schon aus der Abbildung des Embryos *Gallus* 9 mm genügend ersichtlich ist (Abb. 27).

Gallus d, 9 mm (Abb. 27). An diesem Präparat war schön der Übergang der Basalmembran (Coriums) des Hautepithels in die Membrana Bowmanni zu beobachten. Die Membrana Bowmanni ist hier noch sehr

dick, ungefähr die Hälfte der Dicke des Epithels (Abb. 28). Sie besteht aus zahlreichen wellig verlaufenden (Artefakt?) Lamellen oder Fasern.

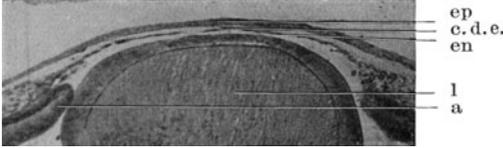


Abb. 24. *Anas domestica*. D 5 $\frac{1}{4}$ Tage. ep = Epithel; c. d. e. = Cornea definitiva ectodermale; en = Endothel; l = Linse; a = Augenbecher.

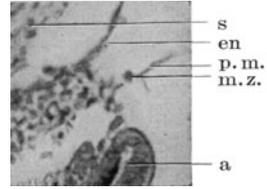


Abb. 25. *Anas domestica*. H. 7 $\frac{1}{3}$ Tg. Teilbild Abb. 26. s = Stromazellen; en = Endothel; p. m. = Pupillarmembran; m. z. = Mesodermzellen auf der Pupillarmembran; a = Augenbecher.

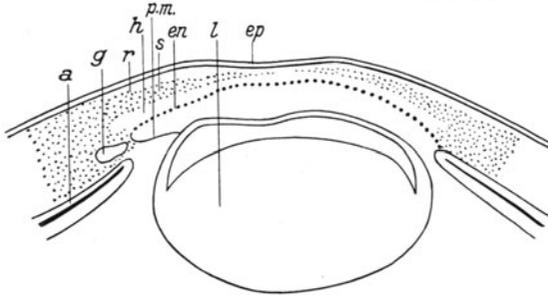


Abb. 26. *Anas domestica*. H. 7 $\frac{1}{3}$ Tag. a = Augenbecher; g = Gefäß; r = vordere Schicht der Cornea definitiva ectodermale frei von Mesodermzellen; h = hintere id.; p. m. = Pupillarmembran (s. Abb. 23 und 25); s = Stromazellen; en = Endothel; l = Linse; ep = Epithel.

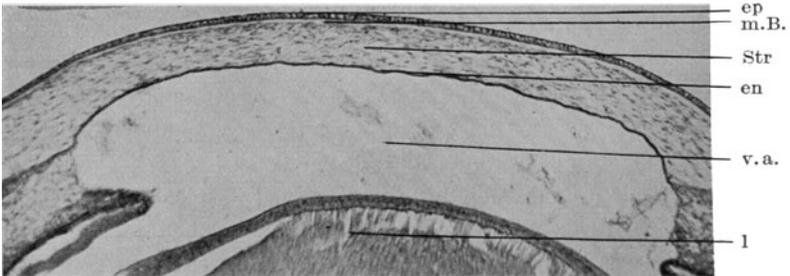


Abb. 27. *Gallus domesticus* 9 mm. ep = Epithel; m.B. = Membrana Bowmanni; Str = Stroma; en = Endothel; v.a. = vordere Augenkammer; l = Linse.

Es ist ohne Zweifel, dass wir es hier mit dem vorderen Teil der „hyalinen Schicht Kesslers“ zu tun haben. Der hintere Teil der

Schicht, welche im Anfang auch über dem Endothel frei von Mesodermzellen blieb, wie dies auch immer von früheren Autoren beobachtet worden ist, ist jetzt in diesem älteren Embryo aber ganz von Mesodermzellen durchwachsen. Ich glaube deshalb, dass die Membrana Descemeti erst später entsteht als ein Produkt der Endothelzellen selbst.

Eine Zusammenfassung erscheint mir der kurzgedrängten Form der Beschreibung wegen überflüssig.

Die „hyaline Schicht Kesslers“, die Cornea definitiva ectodermale ist wahrscheinlich, wie schon Knape hervorgehoben hat, in ihrer allerfrühesten Anlage nur der vordere etwas verdichtete Teil des vorderen Glaskörpers. Ihr späteres lamelläres Wachstum (siehe später Lagueusse) und die erhebliche Dickenzunahme erfolgt aber durch eine erneute Tätigkeit der Oberflächenepithelzellen. Die Struktur dieser Schicht hat jetzt mit der Struktur des zarten vorderen Glaskörpers keine Ähnlichkeit mehr, so dass ich glaube, dass Knapes Bezeichnung „vordere Schicht des vorderen Glaskörpers“ für die vollentwickelte hyaline Schicht Kesslers nicht zutreffend ist.

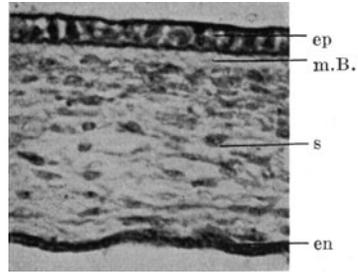


Abb. 28. Gallus dom. Teilbild der Abb. 27. ep = Epithel; m.B. = Membrana Bowmanni; s = Stroma; en = Endothel.

Säugetiere.

Die Marsupialier. *Didelphys spec.* R 2, 12 mm. Augenlider kräftig entwickelt und vollständig verklebt. Der Augenbecher liegt dem Epithel sehr nahe an, an der Peripherie nur durch eine, ein bis zwei Zellen dicke Schicht Mesodermzellen von demselben getrennt. Unmittelbar hinter dem Oberflächenepithel, aus sehr grossen kubischen Zellen bestehend, findet man eine ganz dünne zellfreie postepitheliale Lamelle. Die Linse liegt derselben unmittelbar und breit an. Von einem vorderen Glaskörper ist in diesem Stadium also nichts mehr zu sehen. Bei diesen Tieren besteht ein ganz grosser Unterschied zwischen den ganz grossen Epithelzellen und die viel kleineren längeren Mesodermzellen.

Didelphys marsup. G. kr. sn., 15 mm, Glas 9. Hinter dem schon angelegtem Stroma befindet sich eine schöne Schicht Endothelzellen, welche, wie sich auf der Flächenansicht herausstellt, grosse flache

runde Kerne besitzen. Der hintere Glaskörper ist nahezu verschwunden, die Retina sehr stark gefaltet (physiologisch?). Die Pupillarmembran ist fast ganz membranös und enthält nur an ihrer Peripherie einige Mesodermzellen. (Eine deutliche Nickhaut, verklebte Augenlider.)

Didelphys marsup. F. kr. st., 15 mm.

Der Embryo zeichnet sich anscheinend gleichfalls aus durch eine sehr merkwürdige Pupillarmembran, welche hier noch ganz membranös ist, wenigstens im Zentrum. An der Peripherie sieht man ganz deutlich an der Vorderfläche schon einige Zellen auf dieser Membran. Das meist Bemerkenswerte ist aber, dass diese ektodermale Pupillarmembran sich scheinbar nicht an der Vorderfläche der Iris, sondern an der Hinterfläche fortsetzt. Da es schwierig ist, die erste Anlage der ektodermalen Pupillarmembran zu beobachten, sind diese Präparate anscheinend für die Genese dieser Bildung von Bedeutung.

Bei aufmerksamer Betrachtung der Präparate sieht man aber, dass wir hier wenigstens grösserenteils mit der zu dieser Zeit schon kräftig ausgebildeten Linsenkapsel zu tun haben. Und hiermit ist die Fortsetzung an der Hinterfläche gleich erklärt.

Auch hier findet man wieder dieselbe merkwürdige Fältelung der Retina. Ich neige sehr dazu, dieselbe bei diesen Tieren für physiologisch zu halten.

Didelphys speciales. Q kr. st., 20 mm, Total 49 mm. Die Augenlider sind verklebt, Iris schön ausgebildet, Retina und Glaskörper sind ganz destruiert, jedoch ist die Kornea relativ gut erhalten. Ein schönes Endothel aus grossen epithelialen Zellen bestehend findet sich an ihrer hinteren Fläche. Das Korneastroma besteht aus dicken Fibrillen, wellig verlaufend. Dazwischen finden sich schon zahlreiche Stromazellen. Sehr deutlich setzen die hintersten Stromaschichten sich um den Bulbus fort im Sinne einer Sklerallamelle. (Zwischen Kornea und Augenlidern findet sich ein offenbar artifizierlicher Raum. In diesem findet man an der Peripherie eine kräftig ausgebildete Falte.)

Didelphys auritus. H kr. st., 11 mm, Glas 9. Nickhaut nur angedeutet, Augenlider verklebt. Ganz besonders deutlich ist auch hier wieder der Aufbau der Hornhaut. Man sieht den skleralen Teil sich um den Bulbus hin fortsetzen.

Die Verhältnisse am Kammerwinkel sind hier anscheinend noch ausserordentlich einfach. Der dunkle Zellstrom der Chorioidea spaltet sich anscheinend in 2 Teile: 1. Endothel, 2. mesodermale Pupillarmembran.

Die Kornea enthält schon viele Stromazellen, die Lamellen sind in diesem Präparate sehr viel weniger deutlich. Das Endothel ist

wieder sehr schön ausgebildet. Die Pupillarmembran ist über dem Zentrum noch membranös.

Didelphys auritus. Serie K. kr. st., 20 mm, Glas 16. Diesen Embryo möchte ich speziell erwähnen in bezug auf den Aufbau der Hornhaut. Sehr deutlich sieht man hier, wie die Sklera sich in den hintersten Schichten derselben fortsetzt. Die hinterste Schicht der Hornhaut bleibt also auch bei den höheren Tieren mit der Sklera homolog.

Trichosurus vulpec. A. 32 mm Gesamtlänge, Glas 2. Rechtes Auge (Abb. 29—31). Das Retinalpigment ist entwickelt. Das Linsen-



Abb. 29. *Trichosurus* A. Linkes Auge. ep = Epithel; c.d.e. = Cornea definitiva ectodermiales; en = Endothel; l = Linse; a = Augenbecher.



Abb. 30. *Trichosurus* A. Rechtes Auge. ep = Epithel; c.d.e. = Cornea definitiva ectodermiales; en = Endothel; m = Mesoderm; a = Augenbecher; l = Linse.

bläschen hat sich wahrscheinlich noch nicht geschlossen, ist aber etwas geschrumpft. Dieses Präparat gehört zu den schönsten Präparaten, in bezug auf die Entwicklung der Hornhaut, welche ich in der Sammlung getroffen habe. Hinter dem einreihigen Epithel findet sich eine Schicht wundervoll kräftig ausgebildeter, zellfreier, wellig verlaufender Lamellen, genau wie Lagueusse dies bei den Vögeln beschrieben hat, und worauf ich auch an vielen Stellen habe hinweisen können. Diese Schicht erreicht ihre grösste Dicke dem Augenbecherrande gegenüber. In einem der beiden Augen (rechtes Auge) war offenbar mehr Schrumpfung als in dem linken Auge. Daher ist die Schicht im besser erhaltenen Auge dicker und sieht der hyalinen Schicht von Kessler der Vögel sehr ähnlich (Abb. 30). Das Endothel ist gut ausgebildet und einreihig.

An der Peripherie sieht man hier und da am Endothel eine zweite Schicht flacher Kerne. Auch ein Rest eines lockeren faserigen postendothelialen Gewebes ist hier und da im Kammerwinkel zu erkennen.

Dieses Gewebe ist hier aber anscheinend frei von Mesodermzellen

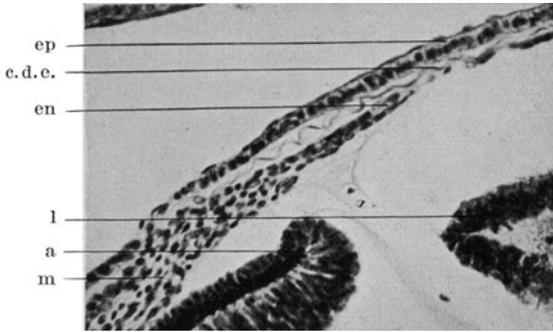


Abb. 31. *Trichosurus* A. Linkes Auge. ep = Epithel; c.d.e = Cornea definitiva ectodermales; en = Endothel; l = Linse; a = Augenbecher; m = Mesoderm.

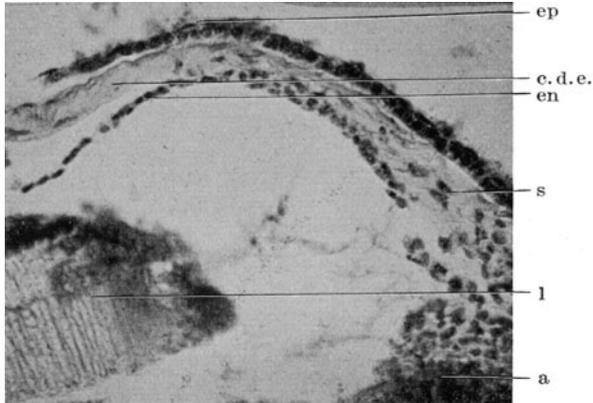


Abb. 32. *Trichosurus vulp.* B. ep = Epithel; c.d.e. = Cornea definitiva ectodermales. en = Endothel; s = Stromazellen; l = Linse; a = Augenbecher.

wie bei den Vögeln, scheint also einen Rest des übrigen in diesen Tieren sehr gering entwickelten vorderen Glaskörpers zu sein.

Trichosurus vulp. B, 8 mm Kopflänge, Glas 3. Ein sehr schönes, aber leider sehr beschädigtes Präparat. Das Stroma fängt an einzuwachsen in die zellfreie postepitheliale Schicht. Durch die Schrumpfung des Präparates wird in sehr ausdrucksvoller Weise der kräftige Bau dieser Schicht demonstriert (Abb. 32).

Trichosurus vulp. D, 9 mm Kopflänge, Glas 4. Augenhäuter, Nickhaut wie in vorigen Präparaten. Das Korneastroma enthält schon Zellen auch in der Mitte. An der Peripherie eine vordere Augenkammer, welche jedoch wahrscheinlich als eine Folge von Schrumpfung gedeutet werden muss. Die Pupillarmembran ist viel zarter als in anderen Präparaten. Es sieht eher aus als hätte man hier nur den Rest des vorderen Glaskörpers. Stellenweise ist sie aber kräftiger und auch an der Peripherie hier schon von einigen Mesodermzellen bedeckt.

Trichosurus vulp. E, 10 mm Kopflänge, Glas 4. Das Endothel ist hier flach. Die Pupillarmembran nur an der Peripherie sehr schwach entwickelt. Auch in diesem Präparate ist zu sehen, wie schon in einem sehr jungen Stadium es hauptsächlich die Sklera ist, welche in direkte Verbindung mit dem Korneastroma tritt.

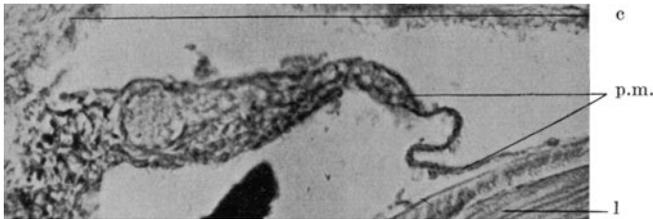


Abb. 33. *Didelphys spec. N.* (Iris und Membrana pupillaris.) c = Cornea; p. m. = Pupillarmembran; l = Linse.

Eine Serie von *Didelphys spec.* möchte ich speziell in bezug auf die Entwicklung der Pupillarmembran erwähnen:

Embryo M, 17,5 mm Kopflänge, Glas 10. Kornea fertig. Eine gut ausgebildete membranöse Pupillarmembran.

Embryo N, 20 mm Kopflänge, Glas 20. Die Pupillarmembran ist keilförmig an der Peripherie durch das Einwachsen der Mesodermzellen und Gefässe, jedoch noch membranös über dem Zentrum. Dabei muss ich aber bemerken, dass der grössere periphere Teil dem Keil der Iris zuzurechnen ist; das hintere Pigmentblatt der Iris ist hier verschoben (Abb. 33).

Embryo O, 25 mm Kopflänge, Glas 19. Die Pupillarmembran ist nur ein ganz dünnes Häutchen, also wahrscheinlich schon atrophierend. Auf derselben konnte ich keine Zellen mehr nachweisen. An keinem der beschriebenen Präparate habe ich also über dem Zentrum Mesodermzellen auf der nahezu immer auffindbaren membranösen Pupillarmembran nachweisen können. Eine gefässhaltige Pupillarmembran ist deshalb

bei diesen Tieren in hohem Masse unwahrscheinlich. Die Marsupialier reihen sich also nicht nur durch die sehr kräftige Entwicklung der „hyalinen Schicht Kesslers“, sondern auch durch die geringe Ausbildung der Pupillarmembran den Vögeln an. Die Membran ist hier aber kräftiger und an der Peripherie von Mesodermzellen bedeckt, die erste Andeutung einer mesodermalen gefässhaltigen Pupillarmembran, wie man diese bei den höheren Säugetieren findet.

Zusammenfassung.

Die Entwicklung zeigt eine sehr grosse Ähnlichkeit mit jener bei den Vögeln. Die jüngeren Stadien, wo ein vorderer Glaskörper und eine Cornea primitiva ectodermale sichtbar ist, fehlten hier leider. Dagegen fand ich hier das schönste Präparat der Cornea definitiva ectodermale. Die Endothelzellen heben sich hier sehr kräftig hervor und bilden, wie bei den Vögeln das erste mesodermale Element der definitiven mesodermalen Hornhaut. Die Pupillarmembran habe ich nur an der Peripherie vaskularisiert gefunden, über dem Zentrum bleibt sie wahrscheinlich membranös.

Roussettus (Fledermaus). 0, 7 $\frac{1}{2}$ mm. Zwischen Linse, Augenbecher und Oberflächenepithel findet man den etwas geschrumpften vorderen Glaskörper. Hinter dem Epithel liegt eine kontinuierliche, eine zeldicke Schicht langer Mesodermzellen, von dem Epithel durch einen schmalen mit feinen Fasern ausgefüllten Spalt getrennt. Es ist das Endothel der Membrana Descemeti. Auf der Begründung dieser Ansicht komme ich bei Tarsius näher zurück. Die Kerne des Endothels sind etwas grösser und dunkler gefärbt als jene der übrigen Mesodermzellen, der Unterschied ist jedoch nicht sehr auffallend. Auch eine rein fibrilläre Pupillarmembran ist sehr deutlich.

I 3, 8 mm. Ungefähr denselben Befund, nur ist das Endothel schon etwas kräftiger entwickelt und bildet eine ein bis zwei Zellen dicke Schicht. Auch hier haben sich im vorderen Glaskörper dickere Fäden gebildet, offenbar ein Artefakt. Die Substanz des vorderen Glaskörpers hat sich teilweise an diesen Stellen zusammengezogen. Der vordere Glaskörper ist hier im Gegensatz zu den Befunden bei Tarsius und insbesondere beim Menschen und andere untersuchte Säuger beinahe zellfrei geblieben. Es hat deshalb den Anschein in vielen Präparaten, als ob hier eine reelle vordere Augenkammer bestehe.

L 10, 5 mm, M 12 mm, N 11,5 mm. Die Stromazellen sind hier schon eingewachsen zwischen Epithel und Endothel, jedoch

sind diese beiden epithelialen Schichten im Zentrum nur durch eine sehr dünne Schicht Zwischensubstanz mit spärlichen Stromazellen getrennt. Ganz deutlich war eine fibrilläre Pupillarmembran, welche an diesen Präparaten gut demonstriert werden kann.

Ohne Kenntnis der Tarsiuspräparate ist die Deutung der Bilder, welche wir bei dem gewöhnlich zur Verfügung stehenden Material: Ungulaten, Rodentia usw. finden, nahezu unmöglich. Deshalb gebe ich schon jetzt die Beschreibung von Tarsius, obschon dieses Tier, ein Halbaffe, einer höheren Klasse angehört und von meinem Materiale dem Menschen am nächsten steht.

Tarsius.

Die hier beschriebenen Embryonen stammen vom Material des „Hubrecht“ Laboratoriums, Utrecht, Holland (Collection of the Hubrecht Laboratory, Catalogue of the Embryological Material of Lemuridae (Tarsius and Nycticebus) and Dermoptera (Galeopithecus) Nr. 1 of the Inventory, Utrecht 1921). Sie zeichnen sich durch eine ganz vorzügliche Fixierung und Färbung aus. Wahrscheinlich sind alle Embryonen fixiert in Pikroschwefelsäure und später konserviert in 80% Alkohol. Sie sind grösserenteils gesammelt worden auf der Insel Banka (Niederländ. Ost-Indien) in den Jahren 1891—1902. Ich bin Dr. de Lange zu grossem Dank verpflichtet für die Überlassung dieser sehr seltenen Präparate.

Mit den echten Affen wurde von Linné eine kleine Gruppe Tiere vereinigt, weil sie ihnen in der Körperform und der Gewandtheit des Kletterns gleichen, weil sie Greifhände und Greiffüsse haben und häufig wenigstens Plattnägeln an Zehen und Fingern tragen. Heutzutage werden die Tiere, wenn man auch nach wie vor an die Verwandtschaft mit Affen festhält als Prosimien oder Lemuroiden in einer besonderen Ordnung vereint, und zwar mit Rücksicht auf ihre niedere Organisation.

Ein sehr auffallendes Gepräge erhalten die nachts auf Raub ausgehenden Tiere durch die besonders grossen Augen (R. Hertwig). Auch deshalb sind diese Tiere wahrscheinlich für die Untersuchung der Entwicklung des Auges ein so ausgezeichnetes Material.

Tarsius 564 (Katalognummer des Laboratoriums) Glas 3a. N.T. 19 (F. Keibel, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Koboldmaki [Tarsius spectrum], Jena 1907). H. 1902, Pl. XI, Fig. 98 (A. A. W. Hubrecht, Furchung und Keimblattbildung bei Tarsius spectrum. Verh. Kon. Akad., v. Wetensch. Amsterdam, 2e Sectie, D. VIII, No. 6, 1902). Länge 5,5 mm. Färbung: Hämatoxylin und Orange G. Tarsius 139. Glas 3a. N.T. 18, Länge 6 mm. Färbung: dieselbe.

Beide Serien zeigen genau dieselbe Ausbildungsstufe. Leider sind von der sehr schönen Serie 564 nur einzelne Schnitte erhalten, so dass die Beschreibung sich hauptsächlich nach den Befunden in Serie 139 richtet, ergänzt durch Details, welche in Serie 564 schöner ausgebildet waren.

Wir befinden uns hier im letzten Stadium der Abschnürung des Linsenbläschens. Dieselbe ist beinahe beendet und nur in einem einzelnen Schnitte trifft man noch eine offene Verbindung des Linsenbläschenhohlraumes mit der Aussenwelt. Die Becherspalte ist selbst-

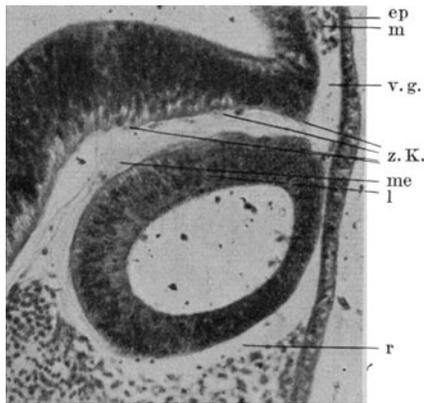


Abb. 34. Tarsius 564. Länge 5,5 mm. ep = Epithel; m = Mesoderm; v.g. = vorderer Glaskörper; z.K. = Zellkegel; me = Membran im Glaskörper; l = Linse; r = Raum durch Schrumpfung entstanden.

verständlich noch weit offen und ausgefüllt von dicht aufeinandergedrängten Mesodermzellen und embryonalen Gefässen. In einem Schnitt (Abb. 34), welcher gerade durch die Becherspalte und die Mitte der Augenanlage geht, liegt die Linse dem Innenblatt des Augenbechers über eine Strecke dicht an. Hier und da ist aber noch eine schmale aber dichte Faserschicht zwischen beiden sichtbar.

An manchen Stellen sieht es aber aus als liegen hier Linse und Retina einander unmittelbar an und nur eine Trennungslinie ist sichtbar stellenweise. In einem hier nicht angeführten älteren Embryo war der Zusammenhang offenbar so kräftig, dass einzelne Linsenepithelien aus ihrem Verband losgerissen und am Augenbecher haften geblieben waren. Dies könnte zwar auch ein Artefakt sein. Auf diese Berührung von Linse und Augenbecher hat Dejean hingewiesen. Seine Folgerung, es bestehe überhaupt kein Isthmus, ist mir aber vollkommen unverständlich, weil etwas seitwärts sich doch unzweifelhaft ein Isthmus findet, welcher den Weg vom vorderen in den hinteren Glaskörper

eröffnet (Abb. 34). Seine Auffassung des embryonalen Glaskörpers als ein Koagulum kann, wie ich mich selbst überzeugen konnte, nur die Folge eines zu diesen Untersuchungen wenig geeigneten Materials sein. Ob vielleicht der innigen Verbindung zwischen Linse und Augenbecher an einzelnen Stellen eine tiefere Bedeutung zukommt — man denke an die diesbezüglichen Befunde bei einigen niederen Tieren, vgl. Kapitel „Linse“ — werde ich später besprechen.

Wenn die Linse sich seitlich vom Augenbecherrande entfernt, findet man gerade an dieser Stelle sehr kräftige Ausläufer der Linsenepithelien in den Glaskörper. An allen anderen Stellen sind diese Kegel viel weniger kräftig, am schwächsten entwickelt fand ich sie gerade gegenüber der Becherspalte. Ganz regelmässig fand ich nahe an der Linse eine Verdichtung im Glaskörper parallel an der Linsenoberfläche (Abb. 34). Der erste Eindruck war manchmal, dass der Glaskörper hier von der Linse losgerissen und diese Verdichtung oder diese Membran die frühere Anheftungslinie an der Linse war. Jedoch stellte sich bei stärkerer Vergrößerung heraus, dass der Raum zwischen dieser Membran und der Linsenoberfläche von sehr deutlichen Fäserchen ausgefüllt war, ausgehend von dem Linsenkegel. An Stellen, wo diese Linsenkegel (kleine Zapfen an der Aussenseite der Linsenepithelien) und Fäserchen kräftig ausgebildet waren, die Membran aber weniger ausgesprochen, war diese Tatsache leicht nachzuweisen. Zweifellos haben die Fäserchen zwischen Membran und Linse eine Neigung zur Atrophie, sie sind zart, gerade an jenen Stellen, wo die Membran kräftig entwickelt ist. Vielleicht ist es möglich, dass auf diese Weise ein vom Glaskörper abgesperrter Raum für die Tunica vasculosa lentis entsteht, und wir diese Membran vielleicht schon als eine embryonale Membrana hyaloidea auffassen müssen. Ich sah eine Stütze für diese Möglichkeit darin, dass an Stelle des Gefässeintrittes die meisten Züge dieser Membran nach hinten abbiegen und auf diese Weise nahe an die hintere Wand des Augenbechers rücken (Abb. 34). Die Fortsetzung der Membran um die Linse ist nur schwach angedeutet an dieser Stelle. Es hat also den Anschein, als ob hier die Tür für den Eintritt der Gefässe in den perilentalen Raum geöffnet wird, als ob den einwachsenden Gefässen schon eine bestimmte Wachstumsrichtung aufgedrängt wird. Durch Schrumpfung kann dieser perilentale Raum sich beträchtlich vergrößern.

Fragt man sich jetzt, warum denn doch eine Membrana hyaloidea in so ganz frühen Stadien sich bildet, so könnte dies seine einfache Erklärung finden in den anatomischen Verhältnissen des Glaskörpers selbst, welche die Bildung der Tunica vasculosa lentis wieder harmonisch einfügt in die präexistente Architektonik des ektodermalen Glaskörpers. Zwanglos doch können wir den Glaskörper in drei Teile zerlegen:

1. einen pararetinalen Glaskörper,
2. einen paraepithelialen Glaskörper,
3. einen paralentalen Glaskörper.

Die beschriebene Verdichtung im Glaskörper ist einfach die Berührungsstelle vom pararetinalen und paralentalen Glaskörper. Bekanntlich gibt die Linse bald ihren Anteil am Aufbau des Glaskörpers auf (wenn wir das Problem der Entstehung der Zonulafasern zur Seite lassen). Der Raum durch Atrophie dieses Glaskörpers geschaffen, wird von den einwandernden Gefässen benutzt. Die Verdichtung, welche als die Membrana hyaloidea gedeutet werden muss, ist, wie gesagt die Trennungsfäche zwischen pararetinalem und paralentalem Glaskörper. Dieselbe ist deshalb der Becherpalte gegenüber viel schwächer entwickelt, da hier die retinale Komponente fehlt. Und gerade hier treten auch die Gefässe ein. Auf die etwas schwieriger liegenden Verhältnisse im vorderen Augenteil gehe ich später näher ein.

Der wirksamste Anteil am Aufbau dieses embryonalen Glaskörpers kommt offenbar dem Innenblatt des Augenbeckers zu, aber noch an dem Augenbecherrande vorbei gibt das Aussenblatt des Augenbeckers von deutlichen Zellkegeln ausgehend zahlreiche kräftige Fasern ab, welche hauptsächlich einen dem Epithel parallelen Verlauf zeigen. Die Verbindung dieses zarten Fasernetzes mit den Mesodermzellen ist, obschon von grosser Wichtigkeit, an diesen Präparaten keinem eingehenderen Studium zugänglich.

Ich sehe an diesen Mesodermzellen keine Spur solcher schönen und deutlichen Ausläufer als die Linsen- und Augenbecherepithelien besitzen. Dennoch wage ich es nicht im Lichte v. Szilys schöner Untersuchungen über das embryonale Bindegewebe eine direkte Verbindung der Mesodermzellen mit dem vorderen Glaskörper abzulehnen. Nur beteiligt das Mesoderm sich in diesem Stadium sicher nur in sehr geringem Masse am Aufbau des vorderen Glaskörpers in seinen periphersten Teilen. Wie vorsichtig man sein muss, ist daraus ersichtlich, dass eine Zelle, welche ich mir als Beispiel einer weit in den Glaskörper eingewanderten Mesodermzelle mit deutlichen protoplasmatischen Verbindungen gemerkt hatte, bei der Untersuchung mit dem Binokularmikroskop sich als eine losgerissene Linsenepithelzelle zeigte.

Die Verbindung mit den Mesodermzellen ist also offenbar wenig ausgiebig. Sehr auffallend war die geringe Beteiligung des Oberflächenepithels am Aufbau des vorderen Glaskörpers. Nur war die an anderen Stellen im Embryo schon ziemlich deutlich ausgeprägte Basalmembran des Epithels hier nicht aufzufinden. Und auch da, wo das Epithel gebrochen war, liess sich eine solche nicht nachweisen. Von Differenzierungsvorgängen im vorderen Glaskörper ist keine Spur zu finden. Einige Male hat man den Eindruck, als ob der vordere Glaskörper schon jetzt eine vom hinteren Glaskörper einigermaßen verschiedene Struktur aufweist.

Die Ausbildung des Glaskörpers unten, der Becherspalte gegenüber, war sehr dürftig, nur eine kaum nachweisbare dünne Schicht dieses Gewebes findet sich hier (paralentaler Glaskörper). Manchmal musste ich zweifeln ob nicht überhaupt das Mesoderm hier der (über grösseren Strecken an dieser Stelle von einer ziemlich deutlichen Basalmembran abgegrenzten) Linse unmittelbar anliegt. Man könnte in dieser Beziehung vielleicht sprechen von einer „offenen Glaskörperspalte“ welche ich selbst an einem Embryo des „Herseninstituts“ (Mensch) beobachten konnte.

Das Mesoderm hat sich um den Augenbecher herum schon etwas verdichtet, jedoch sind noch keine Verschiedenheiten in Kern- oder Zellformen nachzuweisen. Die an den vorderen Glaskörper grenzenden

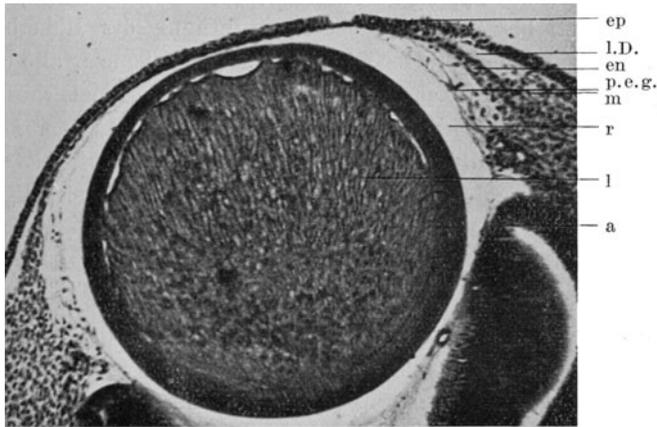


Abb. 35. Tarsius 643. Länge 9 mm. ep = Epithel; l.D. = leeres Dreieck; en = Endothel; p.e.g. = postendotheliales Gewebe; m = Mesoderm; r = Raum durch Schrumpfung entstanden; l = Linse; a = Augenbecher.

Mesodermzellen sind anscheinend völlig undifferenziert, doch besonders in den seitlichen Schnitten schon im Begriff einzuziehen. Die späteren Stadien werden zeigen, dass diese ersten Mesodermzellen die späteren Endothelzellen sind.

Tarsius 345, Glas 2a—3a, Länge ungefähr 9 mm. Färbung: Hämalau und Orange G (vgl. auch Abb. 35). Der Embryo hat sich nur um die Hälfte vergrößert, am Auge haben sich aber in dieser kurzen Zeit sehr grosse und wichtige Veränderungen abgespielt. Die Linse, im vorigen Stadium noch ein mit der Aussenwelt frei kommunizierendes Bläschen, ist jetzt schon ganz von den von hinten auswachsenden Linsenfasern ausgefüllt, die Becherspalte hat sich schon vollständig geschlossen und im hinteren Augenbecherblatte findet sich schon eine kräftige

Pigmententwicklung. Die ganz besonders grosse Bedeutung dieser kurzen Periode speziell für das Vordersegment geht auch leicht hervor aus einer genaueren Analyse der Wachstumsverhältnisse in den verschiedenen Teilen der jungen Augenanlage. War der grösste Durchmesser des Augenbeckers im vorigen Stadium 0,45 mm, jetzt ist der Querdurchmesser schon 0,67 mm, also eine Grössenzunahme vollkommen in Einklang mit der Grössenzunahme des ganzen Embryos: 6:9. War aber im vorigen Embryo das Vordersegment nur repräsentiert von dem kleinen vorderen Glaskörper, jetzt ist es mächtig entfaltet. Hatten wir im vorigen Embryo einen Augenbecher, vorne flach abgeschlossen von dem Oberflächenepithel, jetzt findet sich eine grosse kräftige gewölbte Hornhaut. Jetzt beträgt deshalb die Entfernung des Hinterblattes des Augenbeckers vom vorderen Linsenpol schon 0,95 mm, also eine unverhältnismässig grosse Zunahme der Achsenlänge. Am leichtesten lassen sich diese Wachstumsverhältnisse demonstrieren an den Massen der Linse, welche in diesem Falle für den Augenbecherinhalt substituiert werden könnte und eine enorme Wachstumsschnelligkeit zeigt:

Mass die Linse im vorigen Embryo 0,22 · 0,13 mm, jetzt ist die Linse annähernd kreisrund und hat einen Durchmesser von 0,5 mm. Nach einer groben Schätzung findet man für den Embryo eine Kubikzunahme von $6^3:9^3$, also um das 4 fache, für die Linse aber, wenn wir dieselbe anfangs als eine massive Kugel von 0,2 mm Durchmesser betrachten, was sicher eine hohe Schätzung ist, eine Kubikzunahme von $2^3:5^3$, also um das 15 fache.

Diese unverhältnismässig grosse Zunahme des Augeninhaltes ist ermöglicht durch ein enormes Wachstum des Vordersegmentes. Die Konservierung dieses Embryos ist nicht so tadellos wie im vorhergehenden. Der Glaskörper hat sich von der Hinterfläche der Linse gelöst, so dass zwischen beiden ein durch Schrumpfung verursachter Raum entstanden ist. Der Glaskörper ist schon ziemlich kräftig vaskularisiert. Leider habe ich an diesen Präparaten die von Mawas und Magitot und Seefelder beobachteten Gliamantelzellen der Gefässe nicht einwandfrei unterscheiden können. Wohl ist mir aber bei der Vergleichung mit Kapillaren an anderen Stellen im Körper aufgefallen, dass die Gefässe hier im Glaskörper eine ganz besonders zellreiche Wand besitzen. Insoferne sehe ich auch in diesen Präparaten eine Bestätigung der Anschauungen obengenannter Autoren. Weiter glaube ich auch aus der typisch ektodermalen, ganz feinen geradezu wolligen Struktur des hinteren Glaskörpers auf der Retina auf eine vollständige Unabhängigkeit der Gefässe schliessen zu dürfen. Dies um so mehr als die Verhältnisse im Vordersegmente offenbar ganz anders liegen.

Hier hat das Mesoderm die Ernährung nicht nur mittelbar, sondern unmittelbar übernommen, durch protoplasmatische Verbindung des Zellprotoplasmas der Mesodermzellen mit dem ursprünglichen ektodermalen Fasergerüst des vorderen Glaskörpers. Dies äussert sich in einer ganz abgeänderten Struktur des faserigen Gewebes vor der Linse, welches inzwischen an der Peripherie noch eine kräftige Ausbildung hat.

Hiermit habe ich gleich hervorgehoben, dass diese Embryonen mich von der Richtigkeit des v. Szily'schen Satzes überzeugt haben, dass tatsächlich eine innige Verbindung zwischen einem mesodermalen und einem ektodermalen Gewebe möglich ist.

Vor dem Linsenzentrum aber sind nur einzelne Fäserchen aufzufinden, offenbar eine Folge des schnellen Wachstums des Vordersegmentes. Die Linsenkegel sind atrophiert, im Zentrum ist die Entfernung von den neuen mesodermalen Mutterzellen sehr gross, kein Wunder, dass der vordere Glaskörper hier nur noch eine kaum sichtbare dünne Schicht bildet. Die Mesodermzellen, welche im vorigen Stadium schon im Begriff waren, in den vorderen Glaskörper vorzudringen, haben jetzt als eine im Zentrum einfache, nach der Peripherie hin zwei- bis dreifache Zellschicht (Abb. 35) die ganze Hinterseite des Oberflächenepithels bekleidet. Dort, wo das Epithel beschädigt ist, zeigt sich diese Zellschicht vorne manchmal begrenzt durch eine ziemlich deutliche Lamelle, welche jedoch nach der Peripherie hin etwas zarter wird. Diese letzte Tatsache weist vielleicht darauf hin, dass diese Lamelle sich nicht unter mesodermalem Einfluss bildet, da wir in diesem Falle eher eine Dickenabnahme nach dem Zentrum hin erwarten könnten.

Nach der Peripherie hin biegt diese dichte postepitheliale Mesodermzellschicht sich vom Epithel ab, um in die schon deutlich verdichtete Mesodermzellenumhüllung des Auges überzugehen. Wo die Mesodermzellschicht sich vom Epithel abbiegt, entsteht selbstverständlich ein „leeres Dreieck“ (Abb. 36). Eine lange Seite wird gebildet von dem Epithel, die andere lange Seite von der Mesodermzellschicht, welche sich hier nach vorne hin gleichfalls merkwürdig scharf begrenzt zeigt, obwohl doch die im Zentrum sichtbare Membran hier kaum angedeutet ist. Das „leere Dreieck“ selbst ist nicht leer, sondern ausgefüllt von einem feinfaserigen zarten Gewebe, jedoch an vielen Stellen kaum zu sehen, so dass die Vermutung einer Spaltung, durch Schrumpfung entstanden, nahe liegt. An anderen Stellen aber wieder so deutlich, dass wir es hier doch zweifellos nicht mit einem Artefakt zu tun haben, wie überdies auch die weitere Entwicklung zeigen wird. Die Basis dieses

Dreiecks aber ist nicht so scharf begrenzt. Hier findet man Zellen, welche schon deutlich von dem postepithelialen Zellenstrom verschieden sind, und peripherwärts eine unregelmässige Begrenzung des Dreieckes bilden. Es sieht aus, als ob sie im Begriff waren, in denselben hinein-zuziehen (Abb. 36). Während die Zellen des postepithelialen Zellenstromes sich dunkel färben, grosse Kerne haben, wenig deutliche Protoplasmaausläufer, und also schon jetzt Ähnlichkeit mit den Epithelzellen haben, sind erstere viel blasser gefärbt, in vielen Fällen kleiner, länger, mit hier und da deutlichen Protoplasmaausläufern. Sie liegen weiter voneinander entfernt und zeigen einen ziemlich hohen Grad von Polymorphie. Wie schon erwähnt wurde, tritt hinter der postepithelialen Mesodermzellenschicht der abgeänderte vordere Glaskörper deutlich zutage, abgeändert durch eine spärliche Einwanderung von Mesodermzellen. Er besteht aus — im Verhältnis zu der ektodermalen Vorstufe — kräftigen Faserzügen, hauptsächlich parallel zur Linsenoberfläche angeordnet. Er ist von der Linsenoberfläche losgerissen, so dass sich zwischen dem fibrillären Gewebe und der Linse ein künstlich erzeugter Spalt befindet. Im fibrillären Gewebe habe ich noch keine Zeichen einer Pupillarmembran nachweisen können. Die Abgrenzung des postepithelialen Mesodermzellenstroms gegen das fibrilläre Gewebe ist manchmal wieder ganz scharf. Auch hier hat es den Anschein, als seien beide durch eine dünne zarte Membran getrennt. Nach der Peripherie hin wird auch diese Membran weniger deutlich, obschon die hintere Begrenzung der Zellschicht doch noch ganz regelmässig bleibt. Diese Membran ist nur die zeitliche Begrenzung des postepithelialen Zellenstroms — das Endothel, wie sich später herausstellen wird — gegen das postendotheliale Gewebe. Sie ist sehr zart und hat keine weitere Bedeutung.

Tarsius 643, Glas 6a—7a, N. T. 28, Länge 10 mm. Färbung: Hämatein und Orange G. Das Auge zeigt ungefähr dieselbe Entwicklungsstufe, wie das vorhergehende. Nur ist die Ausbildung des faserigen Gewebes des modifizierten vorderen Glaskörpers kräftiger und die Färbung besser. Die Dicke dieses lockeren faserigen zellarmen Gewebes hinter dem postepithelialen Zellenstrom, dem Endothel — wie sich bald herausstellen wird — beträgt an der Peripherie sicher das Zweifache der Gesamtdicke von Epithel und Endothel (Abb. 35 und 36). Da auch hier eine geringe Schrumpfung eingetreten ist, ist die Dicke dieser Schicht sehr wahrscheinlich noch ansehnlicher. Bis ganz im Zentrum sind in diesem Präparate noch Reste dieses Gewebes nachzuweisen. Hier ist das Endothel einreihig.

Zwischen den dunklen Bändern von Epithel und Endothel findet man eine sehr schmale helle Zone (Abb. 36 und 37), in welcher zarte Fasern eben sichtbar sind. Diese werden deutlicher peripherwärts, wo die Schicht schliesslich in Apex des „leeren Dreiecks“ mündet. In diesem Gebiete sind die Fasern hier auch viel deutlicher als im vorigen Präparate, besonders die am Epithel und Endothel parallelen Fasern heben sich deutlich hervor. Auch die Begrenzung des Endothels nach dem „leeren Dreieck“ hin ist durch eine Linie jetzt mehr oder weniger

deutlich scharf markiert. Die Zellen an der Basis des Dreiecks haben teilweise eine langgestreckte Gestalt und sind deutliche Faserbildner.

Die Mesodermzellen, welche in das postendotheliale Faser-

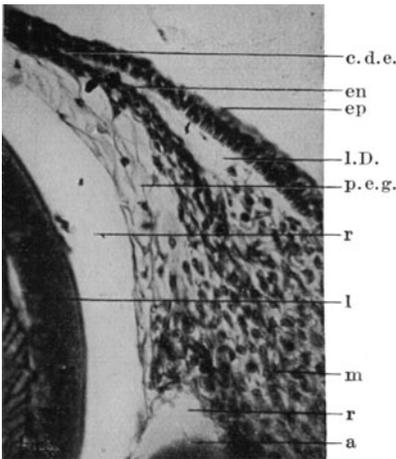


Abb. 36. Tarsius 643a. Länge 10 mm. c.d.e. = Cornea definitiva ectodermale; en = Endothel; ep = Epithel; l.D. = leeres Dreieck; p.e.g. = postendotheliales Gewebe; r = Raum durch Schrumpfung entstanden; l = Linse; m = Mesoderm; a = Augenbecher.

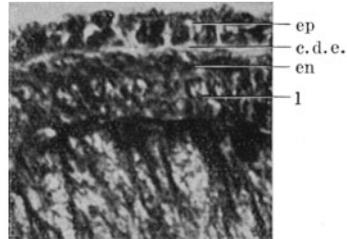


Abb. 37. Tarsius 643. ep = Epithel; c.d.e. = Cornea definitiva ectodermale; en = Endothel; l = Linse.

gebiet eingewandert sind, haben manchmal kräftig ausgebildete protoplasmatische Ausläufer, welche sie oft ziemlich weit in die Umgebung aussenden. Proximal grenzt dieses postendotheliale Gewebe an den hinteren Glaskörper. Das erste endet ungefähr am Augenbecherrande, das zweite entspringt vom Umschlagsrand und Innenblatt des Augenbechers. Hier und da sieht man aber einen kontinuierlichen Übergang zwischen vorderem und hinterem Glaskörper. Zwar besteht auch keine scharfe Trennungslinie gegen den sicher ektodermalen Teil des hinteren Glaskörpers, eher sieht man einen kontinuierlichen Übergang, aber es besteht immerhin ein himmelweiter Unterschied zwischen den ganz feinen, mit grösster Vergrösserung kaum einzeln sichtbaren Fasern des

ektodermalen hinteren Glaskörpergewebes unmittelbar auf der Retina und den kräftigen und groben Fasern des vorderen Glaskörpers (postendotheliales Gewebe).

An zwei Stellen in diesem Embryo glaube ich in einer membranartigen, anscheinend an der Linsenvorderfläche fixierten Verdichtung in diesem postendothelialen Gewebe die erste Anzeige einer Pupillarmembran sehen zu müssen.

Tarsius 923, Glas 3a, 4a, 5a, 20a, Länge 12 mm. Färbung: Eisenkarmalaun. Die Entwicklung, welche im Anfang so rasch von statten ging, ist in eine ruhigere Phase getreten. Wir finden also alle schon früher erwähnten Verhältnisse, nur die Details haben sich geändert. Das Endothel hat ein noch kompakteres Aussehen

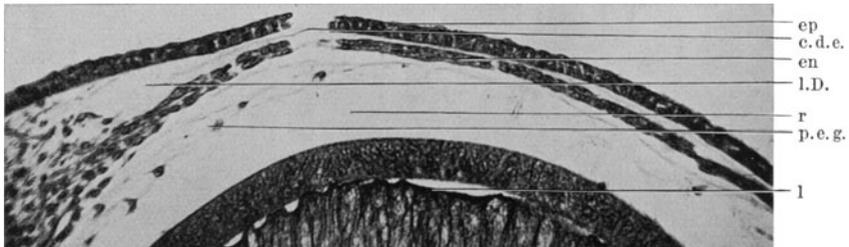


Abb. 38. Tarsius 923. Länge 12 mm. ep = Epithel; c.d.e. = Cornea definitiva ectodermale; en = Endothel; l.D. = leeres Dreieck; r = Raum durch Schrumpfung entstanden; p.e.g. = postendotheliales Gewebe; l = Linse.

bekommen und zeichnet sich als ein dunkler epithelartiger Zellstrom scharf vom übrigen Mesoderm ab. Anscheinend ist es zweireihig. Epithelwärts findet man manchmal grosse runde oder ovale Kerne. Linsenwärts meist längere und schmalere. Das postendotheliale faserige Gewebe ist atrophiert, und das Endothel liegt jetzt der Linsenoberfläche so knapp an, dass kaum noch ein Spalt zu bemerken ist. Hier und da kann man aber — auch im Zentrum — noch einen Rest des postepithelialen Gewebes beobachten, welches wie eine membranöse Pupillarmembran aussieht. Eine weitere anscheinend unbedeutende, aber doch prinzipiell wichtige Änderung ist die Verdickung der Schicht zwischen Epithel und Endothel (Abb. 37, Tarsius 643). War im vorigen Präparat nur mit Schwierigkeit ein äusserst schmaler „Spalt“ oder nur eine Andeutung einer „Membran“ nachzuweisen (Abb. 35), jetzt fällt schon bei schwacher Vergrößerung eine deutlich helle Zone zwischen beiden Zellschichten auf, welche sich bei stärkerer Vergrößerung mit

einem dem Epithel parallel verlaufenden feinfaserigen Gewebe ausgefüllt zeigt. Hier und da ist dieses Gewebe membranartig verdichtet. Verfolgen wir diese Schicht wieder nach der Peripherie hin zum „leeren Dreieck“, so weist das früher hier kaum zu erkennende Gewebe, das ihn ausfüllt, jetzt, wenigstens in den glücklich gelungenen Schnitten, eine viel prägnantere Struktur auf. Man trifft hier auch Fasern wagerecht zum Epithel angeordnet. Während also das postendotheliale Gewebe atrophiert, sieht man hier merkwürdigerweise eine weitere Ausbildung des anfänglich kaum nachzuweisenden fibrillären Gewebes zwischen Epithel und Endothel. Die Zellen an der Basis des „leeren Dreiecks“ unterscheiden sich immer deutlicher von den Endothelzellen. Als längliche und kleinere Kerne mit vielen und kräftigen Protoplasmaausläufern dringen sie in das lockere, zwischen Endothel und Epithel sich befindende Gewebe, und nur noch die Spitze des „leeren Dreiecks“ ist von ihnen frei geblieben (Abb. 38).

Im hinteren Glaskörper hat die Vaskularisation schon eine grosse Ausbreitung bekommen. Ich fahndete auch hier danach, ob sich auch vielleicht um die Kapillaren und Blutgefässe eine deutliche Gliahülle auffinden liesse. Wie in den jüngeren Stadien war mir das hier auch leider nicht möglich. Wohl war es wieder sehr auffällig, dass die kleinen Gefässe an anderen Stellen im Körper nur eine einzelne Schicht Endothelzellen zeigten, während im Glaskörper eine grössere Zahl runder und ovaler Kerne der Wand des Gefässes anlagen. Auch hier also eigentlich Beobachtungen, welche eine solche Gliahülle sehr wahrscheinlich machen. Von diesen Zellen strahlten nach allen Seiten hin Fibrillen in den Glaskörper aus, welcher jedoch hier schon deutlich eine geänderte Struktur zeigte. Einmal war es mir möglich einen Ausläufer von einer dieser Zellen bis an einen Retinafortsatz zu verfolgen. Daneben fanden sich im Glaskörper ganz kleine Kerne, aber auch grössere mit viel Protoplasma. Dieser Ausflug auf dem Gebiete des hinteren Glaskörpers liegt eigentlich ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit. Ein Blick auf dieses Organ in diesen vorzüglichen Präparaten hat mich aber tief überzeugt von den Schwierigkeiten, welchen man hier begegnet.

Weiter möchte ich noch bemerken, dass die Gefässe durch die früher beschriebene Struktur des primitiven Glaskörpers unmittelbar dem hinteren Linsenpol zugeleitet werden, wo die mächtig auswachsenden hinteren Linsenzellen zweifellos ein sehr grosses Nahrungsbedürfnis haben werden.

Tarsius 1012, Glas 2 a, Länge 12 mm. Färbung: Hämalaun.

Wir finden hier ungefähr dieselben Wachstumsverhältnisse als im hiavor beschriebenen Präparat.

Tarsius 861, Glas 7 a, Länge 13 mm. Färbung: Hämalaun und Orange G. Dieser Embryo, der nicht in den Normentafeln

aufgenommen ist, zeichnet sich durch eine tadellose Fixierung und Färbung aus. Es war ja hauptsächlich diese Serie, welche einen endgültigen Schluss über die Entstehung des Endothels, Kornea, usw. erlaubte. Ich kann ja nicht unterlassen darauf hinzuweisen, dass, wenn man einen mittleren Schnitt durch dieses Auge betrachtet, man den Eindruck einer schon kräftig entwickelten Kornea bekommt, welcher hinten eine noch sehr dürtig entwickelte Pupillarmembran unmittelbar anliegt. Jedoch gerade diejenigen Schnitte, welche den Augenbecher mehr seitlich treffen, gehen durch die Mitte der Hornhaut. Und die anscheinend schon dicke Kornea ist nur die Folge davon, dass der Schnitt ihn ganz

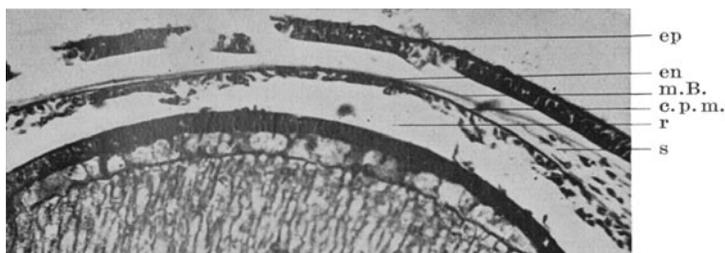


Abb. 39. Tarsius 861a. Länge 13 mm. ep = Epithel; en = Endothel; m.B. = Membrana Bowmanni; c.p.m. Cornea primitiva mesodermale; r = Raum durch Schrumpfung entstanden; s = Stromazellen.

schief und nahe am Augenbecherrande getroffen hat. Bei der Besprechung des menschlichen Embryos „de Rooy“ in der englischen Publikation habe ich diese Sache eingehend erörtert, da sie eine der wichtigsten Ursachen ist, dass Koellikers Theorie sich so lange behaupten konnte. Betrachten wir jetzt einen Schnitt, welcher durch die Mitte der Kornea geht (Abb. 39).

Wir finden wieder ein Epithel und ein Endothel, insofern hat sich nichts geändert. Im vorigen Präparate war aber schon ersichtlich, dass der schmale Spalt zwischen Endothel und Epithel sich etwas vergrößert hatte. Dieser Vorgang hat sich offenbar durchgesetzt und jetzt befindet sich zwischen beiden Schichten eine deutliche helle Zone von einem feinfaserigen Gewebe ausgefüllt. Dieses hat sich jedoch anscheinend überdies verdichtet nach zwei Seiten hin. Einerseits ruht das Endothel jetzt epithelwärts auf einer sehr kräftigen Membran, welche schon bei einer sehr schwachen Vergrößerung sichtbar ist. Andererseits hat sich epithelwärts ein zweites Häutchen gebildet. Dass dieses Häutchen als

Basalmembran des Epithels bezeichnet werden muss, ist nicht wahrscheinlich, da das Epithel, wenn es losgerissen ist, unten noch von einer dunklen Linie begrenzt wird. Es wird deshalb am ehesten mit der unter dem Epithel liegenden Schicht identifiziert werden müssen: dem Corium. Auch an anderen Stellen im Embryo sieht man, wenn das Epithel abgerissen ist, das Mesoderm noch von einer zwar viel schwächeren Membran begrenzt.

Die kräftig ausgebildete Endothelmembran ist sehr weit peripherwärts vorbei dem „leeren Dreieck“ zu verfolgen und es hat den Anschein als ob sie hier die dunkle Fortsetzung des periokularen Mesoderms

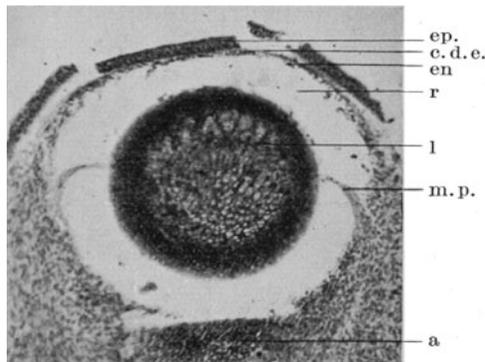


Abb. 40. Tarsius 861a (peripherer Schnitt). Zweites Auge. ep = Epithel; c.d.e. = Cornea definitiva ectodermales; en = Endothel; r = Raum durch Schrumpfung entstanden; l = Linse; m.p. = Membrana pupillaris; a = Augenbecher.

von den subkutanen Zellen trenne. Dass hier wirklich eine Membran vorliegt und es nicht eine zufällige Verdichtung ist, ist ja aus den nicht retuschierten photographischen Abbildungen ohne weiteres ersichtlich. Vgl. auch Abb. 7 der Publikation im British Journal. Überdies findet man diese Membran immer mit grösster Regelmässigkeit an gleicher Stelle in den verschiedenen Schnitten, selbst wo dieselbe sehr schief zur Oberfläche getroffen ist. Hier und da ist auch zu beachten, wie die Membran sich um 90 Grad gedreht hat und jetzt in Flächenansicht vorliegt. Betrachten wir jetzt das Endothel genauer, so sind in dieser Schicht keine Veränderungen nachzuweisen. Hier und da ist es von der Membran losgerissen, und an diesen Stellen tritt dieselbe mit erstaunender Deutlichkeit hervor. Im Zentrum ist das Endothel jetzt einreihig. Auch die Pupillarmembran ist jetzt gut nachzuweisen, aber sie befindet sich noch grösserenteils in einem membranösen Vorstadium.

In manchen Schnitten sieht man eben nur eine ziemlich kräftige Membran ohne Mesodermzellen. An der Peripherie trifft sie mit dem Endothel zusammen und hiermit ist fürs erste Mal der Ort des Kammerwinkels sichtbar geworden. Dieser liegt weiter nach vorne als ich erwartet hatte, so dass sich zwischen Kammerwinkel und Augenbecherrande noch eine ziemlich breite Schicht dunkler undifferenzierter Mesodermzellen findet.

Die Mesodermzellen, welche im vorigen Präparate schon im Begriff waren in das „leere Dreieck“ einzuziehen, sind jetzt schon sehr weit vorgeückt zwischen den zwei Membranen. Nur das Zentrum der Kornea ist noch von ihnen frei geblieben (Abb. 39). Die ganz lang ausgezogenen Kernformen der einziehenden Zellen deuten darauf hin, dass



Abb. 41. Tarsius 861a. (Schnitt etwas peripher.) ep = Epithel; m.B. = Membrana Bowmanni; c.p.m. = Cornea primitiva mesodermale; en = Endothel; r = Raum durch Schrumpfung entstanden; l = Linse.

sie wie die Leukozyten in eine Hornhaut sich zwischen einem präexistenten lamellären Gewebe haben vorschieben müssen. Das ganze „leere Dreieck“ ist jetzt von ihnen ausgefüllt. Diese Zellen sind jetzt grundverschieden von den epithelartigen Endothelzellen. Aber überdies zeigt die das Endothel jetzt nach vornhin begrenzende Membran mit absoluter Sicherheit, dass kein Abspalten von Stromazellen aus den Endothelzellen erfolgen kann. Mit Seefelder glaube ich, dass die ersten zwischen Endothel und Epithel einwachsenden Zellen mit subkutanen Zellen homolog sind. Ich will aber gleich hinzufügen, dass ich glaube, dass bald auch mit skleralen Zellen homologe Zellen einen Anteil am Aufbau der Hornhaut nehmen. Auf diese Frage komme ich bei der allgemeinen Zusammenfassung meiner Befunde noch einmal zurück.

Das postendotheliale lockere Gewebe ist jetzt nahezu ganz verschwunden. Linse und Epithel liegen einander mit grösster Wahrscheinlichkeit knapp an, eine vordere Augenkammer existiert nicht (ist virtuell), obwohl gerade in diesem Präparate fürs erste Mal ihre Wände

fertiggestellt worden sind. Leider hatte ich keine genügend schöne ältere Embryonen zur Verfügung um den ganzen weiteren Verlauf der Hornhautentwicklung zu demonstrieren. Doch bekommt man davon einen guten Eindruck beim Studium der etwas lateral vom Korneazentrum gelegenen Schnitte (Abb. 41). Hier findet man hinter dem Epithel eine subepitheliale Membran, hinter dieser Membran eine dünne Schicht Stromagewebe, mit relativ sehr viel Zwischensubstanz, jetzt folgt die präendotheliale Membran, das Endothel, die Pupillarmembran, die Linse, welche letztere Gebilde einander unmittelbar anliegen.

Seitwärts wird die präendotheliale Membran immer undeutlicher um schliesslich ganz zu verschwinden. Von einer Sklera ist auch jetzt noch nichts zu sehen.

Tarsius 1009, Glas 9 a, N. T. 32, Länge 12 mm. Färbung: Hämatein und Orange G. Die Hornhaut ist jetzt schon ganz fertig. Unter dem Epithel findet man eine gut sichtbare Membrana Bowmanni. Die vordersten Schichten des Stromas sind noch sehr locker, in den hintersten jedoch sind die Zellen dicht aufeinander gedrängt und tritt die Neigung zu einer lamellären Struktur deutlich hervor. Diese Schicht ist jedoch nur verhältnismässig dünn. Eine deutliche Membrana Descemeti habe ich jetzt nicht mehr nachweisen können. Sehr wahrscheinlich ist die früher vor dem Endothel beschriebene Membran nicht mit der Membrana Descemeti gleichzustellen. Das Endothel ist jetzt eine schöne einreihige Zellschicht aus kubischen Zellen bestehend. Schon jetzt hört es in der Gegend des Kammerwinkels ziemlich plötzlich auf. Der Kammerwinkel liegt noch immer etwas vor dem Augenbecherrande. Die Pupillarmembran ist an ihrer Basis schon kräftig vaskularisiert, in der Mitte jedoch nur schwach entwickelt.

Betrachten wir jetzt die Korneastromazellen genauer, so sehen dieselben in dem locker gebauten grösseren vorderen Abschnitt der Hornhaut den subkutanen Zellen sehr ähnlich und stehen auch seitlich mit dieser Schicht in kontinuierlichem Zusammenhang. Anders ist es jedoch mit der schmalen verdichteten hintersten Schicht. Diese setzt sich ganz deutlich in das dichte periokulare Mesoderm fort, das sich in Sklera und Chorioidea differenziert. Ich sehe gar keinen Grund dafür anzunehmen, dass die ersten einwachsenden Zellen sich rein örtlich so kräftig geteilt haben, dass damit der ganze Prozess des Korneawachstums erklärt wäre. Im Gegenteil glaube ich annehmen zu müssen, dass in etwas späteren Stadien auch Zellen aus dem periokularen Mesoderm einwachsen, um Anteil am Aufbau des hintersten Teils der

Hornhaut zu nehmen. Dies um so mehr als doch die Hornhaut ein nicht vaskulierter Teil des Auges ist, und eine so rege Zellteilung dort nicht zu erwarten ist. Aus der vergleichenden Embryologie lassen sich für diese Ansicht kräftige Stützen anführen.

Das postendotheliale lockere Gewebe ist vollständig verschwunden und auch peripher liegt die Pupillarmembran jetzt dem Endothel unmittelbar an.

Zusammenfassung.

Während einer ganz kurzen Zeit befindet sich zwischen Linse, Augenbecherrand und Epithel ein zartes Fasergerüst: der vordere Glaskörper, welcher an der Seite der Becherspalte am schwächsten, an der gegenüberliegenden Seite am kräftigsten ausgebildet ist ($5\frac{1}{2}$ —6 mm). Im nächsten Stadium (9—10 mm) sind die Endothelzellen im vorderen Glaskörper eingewachsen und bilden eine einreihige Schicht an der hinteren Fläche des Oberflächenepithels. Zwischen Endothel und Epithel befindet sich eine sehr schmale Schicht eines feinfaserigen Gewebes. Dieses Gewebe zwischen Endothel und Epithel bildet in etwas älteren Embryonen eine noch etwas dickere Schicht und ist offenbar homolog mit der Cornea definitiva ectodermales (hyaline Schicht Kesslers) der Reptilien, Vögel und Marsupialier. Der vordere Glaskörper zwischen Endothel und Linse (Augenbecher) ist durch das Einwachsen weiterer spärlicher Mesodermzellen modifiziert in ein grobfaseriges Gewebe: das lockere postendotheliale Gewebe.

Als das Endothel sich lateralwärts vom Oberflächenepithel abbiegt, entsteht zwischen beiden das „leere Dreieck“, seitwärts unregelmässig von Mesodermzellen begrenzt. Im Embryo von 12 mm hat die Cornea definitiva ectodermales sich verdickt. Im Embryo von 13 mm haben sich in diesem Gewebe zwei Membranen differenziert, eine zartere epithelwärts, eine kräftigere endothelwärts mit noch einer dünnen Schicht des zarten Gewebes dazwischen. Nach der Peripherie hin bilden diese Membranen die Begrenzung des „leeren Dreiecks“, in welches jetzt schon mehrere Mesodermzellen eingewandert sind: Stromazellen. Auch ist jetzt fürs erste Mal eine deutliche, im Zentrum noch membranöse Pupillarmembran nachzuweisen. Die hiermit gebildete Augenkammer reicht etwas medial vom Augenbecherrande. In der kräftigen ante-endothelialen Membran findet man hier ganz unerwartet die Cornea primitiva mesodermales (Sklerallamelle) zurück. In einem späteren Stadium sind die Stromazellen zwischen beide Membranen vorgerückt und auf diese Weise Epithel und Endothel auseinandergedrängt. Die

subepitheliale Membran ist noch sichtbar und bildet anscheinend die Membrana Bowmanni, die ante-endotheliale Membran ist jetzt jedoch nicht mehr nachzuweisen. Die hintersten Schichten der Kornea sind dichter und zeigen eine deutliche Fortsetzung im periokularen Mesoderm. Die Pupillarmembran ist kräftig entwickelt und liegt, da das lockere post-endotheliale Gewebe jetzt atrophiert hat, dem Endothel unmittelbar an usw.

Das Material aus der Ordnung der **Ungulaten, Rodentiae**, die gewöhnlichen Untersuchungsobjekte war zwar gross, aber wenig bedeutend, insofern davon keine bemerkenswerten Besonderheiten zu erwähnen sind, welche in anderen Tieren weniger deutlich wären. Ich habe aber die Beschreibung von einigen Embryonen dieser grossen Gruppe nicht unterlassen wollen, weil diese Präparate manchmal schwierig zu deuten sind. Von *Ovis aries* (Schaf) will ich nur die folgenden Embryonen erwähnen:

Embryo YY, 14 mm, Glas 17. Das periokulare mesodermale Gewebe ist noch völlig undifferenziert, so dass eben keine Unterscheidung zwischen subkutanen und periokularen Zellen möglich ist. Es lässt sich deshalb auch verstehen, dass sich hier auch die Unterscheidung des Endothels von den Stromazellen so schwierig gestaltet. Auch ist nach dem Durchsehen so mancher Embryonen verschiedener Tiergruppen die auffallend geringe Entwicklung des Glaskörpers (auch des hinteren Glaskörpers) bemerkenswert. Alles Faktoren, welche einen klaren Einblick im Aufbau des Vordersegmentes geradezu unmöglich machen. Die „Pupillarmembran“ oder vielleicht noch das lockere postendotheliale Gewebe ist sehr schwach entwickelt.

Embryo ZZ. 14 mm, Glas 10. Die Korneastromazellen sind ganz vorne weniger tief gefärbt, nach hinten zu wird das Gewebe dichter und färbt sich tiefer. Die Unterscheidung der Endothelzellen von den subkutanen (Stromazellen) ist, obschon leichter als im vorigen Präparat, doch noch gar nicht demonstrativ.

Embryo AAA. 15 mm, Glas 10. Die Entwicklung des Auges ist noch nicht so weit fortgeschritten, als die Länge vermuten liesse. Über die Mitte der künftigen Kornea besteht nur eine dünne Schicht ziemlich unregelmässig aussehender Mesodermzellen. Peripherwärts wird die Hornhaut viel dicker, eine Unterscheidung zwischen Stroma (subkutanen) Zellen und Endothelzellen ist hier sehr schwierig. Hinter dieser „Kornea“ findet man einige Fasern mit vereinzelt Zellen, ein lockeres postendotheliales Gewebe.

Embryo BBB, 16,5 mm, Glas 17. Die Hornhaut ist schon kräftig entwickelt, die hintersten Schichten wieder dichter und dunkler gefärbt, das Endothel aber nicht zu unterscheiden. Die Pupillarmembran ist nur in der Peripherie gut entwickelt und durch Schrumpfung von der Hornhautfläche entfernt.

Embryo R, 29 mm. Das Endothel ist nicht deutlich, die Pupillarmembran relativ schwach entwickelt. An der Peripherie sieht man zwischen Hornhaut und Pupillarmembran einen ganz kleinen dreieckigen Raum mit feinen Fasern gefüllt, offenbar ein Rest des lockeren post-endothelialen Gewebes.

Etwas besser lagen die Verhältnisse in einem guten Präparate von *Bos Taurus* (Rind) H, 21 mm, Glas 8.

Hier findet man ein deutliches Endothel, während zwischen Endothel und Epithel die hier leichter vom Endothel zu unterscheidenden Stromazellen schon vorgedrungen sind.

Der Befund in *Equus caballus* (Pferd) war demjenigen in *Ovis aries* (Schaf) sehr ähnlich. Es hat keinen Zweck auch diese Embryonen zu beschreiben.

Aus der 8. Ordnung der Rodentien untersuchte ich *Lepus caniculus* (Kaninchen). Ein gut erhaltenes Vordersegment zeigten die Embryonen H 9 mm, N 12 mm, O 14 mm. Ich will aber nur kurz die Embryonen beschreiben von

Mus decumanus, Embryo LL und MM, beide 6 mm. Das dem Augenbecher gegenüberliegende Epithel ist verdickt und eingestülpt. Embryonale Gefäße sind schon jetzt durch die Becherspalte in den Glaskörperraum eingedrungen und umgeben die Linsenanlage schon nahezu von allen Seiten.

Embryonen QQ, RR, SS, 10, 11^{1/2}, 11^{1/2} mm. Die Linse ist vollständig abgeschnürt, es befindet sich eine anscheinend undifferenzierte Schicht Mesodermzellen zwischen Linse und Epithel.

Embryo PP. Das Linsenbläschen ist jetzt vollständig abgeschnürt. Das Retinalpigment ist gebildet. Wieder findet sich eine im Zentrum einfache Schicht von Mesodermzellen zwischen Linse und Epithel.

Embryo SSS, 13 mm, Glas 9—13. Hinter dem Epithelium findet sich eine dünne Schicht Mesodermzellen, dunkel tingiert mit ovalen Kernen. Lateralwärts weicht dieser Zellenstrom etwas vom Epithel zurück, so dass ein „leeres Dreieck“ entsteht, hier teilweise durch Schrumpfung vergrößert. Hinter dieser Schicht sieht man einen Raum mit hier und da einigen Zellen, offenbar ein durch Schrumpfung

verursachter Spalt. Ist diese einfache Zellenschicht, welche eher als der vordere Teil der Tunica vasculosus lentis imponiert, tatsächlich das Endothel, oder ist es die gemeinsame Anlage von Kornea und Pupillarmembran. Ein älterer Embryo macht die Entscheidung leicht:

Embryo RRR, VVV, 14,5 mm, 15,5 mm. Die Kornea ist schon fertig, jedoch sind die Endothelzellen hier kaum von den hintersten Stromazellen zu unterscheiden. Was aber in Beziehung zu dem vorhergehenden Präparate wichtig ist, ist die Tatsache, dass jetzt nur noch eine fibrilläre Pupillarmembran entwickelt ist, so dass wir im vorigen Präparate sicher mit einem lockeren postendothelialen Gewebe zu tun gehabt haben.

Embryo UU, 18 mm (ein sehr gut konservierter Embryo). Das Stroma der Hornhaut ist schon kräftig entwickelt. In den hintersten Schichten findet man Zellen mit langen flachen, ganz dunkel tingierten. Kernen und es ist wieder nicht einfach diese von den Endothelzellen zu differenzieren, da auch sie im Schnitte lange, flache und dunkelgefärbte Kerne aufweisen. Überdies findet man auch in diesem sehr guten Präparate nicht die geringsten Anzeichen einer das Endothel nach vornhin begrenzenden Membran. Nur im Zentrum der Hornhaut ist die Unterscheidung der beiden Zellarten leichter. Hier ist das Stroma noch weniger dicht, es sieht jünger aus, die Kerne sind weniger intensiv gefärbt und oval, während die Endothelzellen die Form behaupten, welche ich für die Peripherie beschrieben habe. Hier ist deshalb die Unterscheidung leicht. Jedenfalls kann man aus den hier betrachteten Präparaten schon schliessen, dass Kornea und Pupillarmembran sich ganz selbständig entwickeln, denn auch hier ist wie gesagt die Pupillarmembran noch hauptsächlich membranös und man findet auf ihr nur vereinzelte Zellen.

Embryo WW, 20 mm. Die Hornhaut ist schon ziemlich dick. Das Endothel ist hier relativ leicht von den Stromazellen zu unterscheiden. Die Tunica vasculosa lentis ist kräftig entwickelt. Auf der Vorderseite der Linse liegt eine Schicht Mesodermzellen: die Pupillarmembran.

Embryo UUU, 42 mm. Eine kräftige Pupillarmembran mit vielen Gefässen hat sich entwickelt; das Endothel ist wieder sehr schwierig zu unterscheiden. Die vordere Augenkammer ist noch immer virtuell, vielleicht findet man eine erste Andeutung an der Peripherie.

Aus der 9. Ordnung der Carnivoren standen mir leider nur sehr wenig geeignete Embryonen zur Verfügung.

Canis familiares, Embryo P, 12 mm. Das Linsenbläschen war noch in offener Verbindung mit der Aussenwelt, der hintere Glaskörper war sehr dürftig entwickelt, es fand sich hier auch ein ganz schwach entwickelter vorderer Glaskörper.

Embryo 23,5 mm. Die Hornhaut ist hier schon kräftig ausgebildet, es findet sich hier eine schönes Endothel.

Zusammenfassung.

In der ganzen Tierreihe haben wir nahezu immer in den jüngsten Stadien einen vorderen Glaskörper gefunden. Hier jedoch sind die Mesodermzellen so eilig in die Augenanlage hineingedrungen, dass wir ein reines Bild des vorderen Glaskörpers nie oder vielleicht nur unter besonders günstig liegenden Verhältnissen gewinnen können. Ja, selbst in einem sehr jungen Stadium als die Augenblase dem Ektoderm anliegt, dringen zeitweilig schon die Mesodermzellen in diese allerfrüheste Anlage des hinteren Glaskörpers ein. Der Kontakt zwischen Linse und Epithel ist jedoch die notwendige Vorbedingung zu einer regelmässigen Linsenbildung, wie die experimentelle Embryologie lehrt (Spemann), so dass diese Zellen später verschwinden müssen (Keibel 1897). Virchow meint (1901) die Mesodermzellen wären zu eilig, um die *Tunica vasculosa lentis* zu bilden und spricht von einer caenogenetischen Störung. Deshalb ist auch leichter zu verstehen, dass das im Tarsius beschriebene lockere postendotheliale Gewebe hier sehr zellreich ist.

Lindahl, welcher den durch Schrumpfung dieses Gewebes in höheren Tieren entstandenen künstlichen Spalt als „vordere Augenkammer“ gedeutet hat, konnte hier bei den Nagetieren begreiflicherweise eine solche nicht nachweisen. Das lockere postendotheliale Gewebe ist hier so dicht, dass eine solche viel weniger leicht zustande kommen kann. Weiter bietet die Ähnlichkeit von Endothel- und Stromakernen, die Abwesenheit von Membranen der richtigen Deutung der Bilder grosse Schwierigkeiten. Man findet eine unentwirrbare Masse Mesodermzellen zwischen Endothel und Linse. Doch trifft man andererseits auch — wenigstens gelingt dies in einigen Embryonen — eine gut entwickelte Hornhaut, während noch keine deutliche Pupillarmembran entwickelt ist. Weiter ist an einigen Stellen die Abgrenzung von Endothelzellen gegen Stromazellen wieder genügend deutlich, findet man ein „leeres Dreieck“, so dass doch ein gleiches Prinzipium der Entwicklung bei diesen Tieren zugrunde liegen muss. Ich brauche eigentlich

nicht hinzuzufügen, dass die beschriebenen Präparate auch hier wieder aus einer grösseren Gruppe auserlesen sind. Aber auch in den angeführten sind also nur die Anzeichen des, der Entwicklung zugrunde liegenden, aber hier sehr verdeckten Prinzips zu erkennen.

Homo.

Die wichtigste Literatur ist schon in der Einleitung besprochen.

Ich werde nicht alle die im Anatomischen Museum befindlichen menschlichen Embryonen beschreiben in bezug auf den Aufbau des Vordersegmentes. Denn in der übergrossen Mehrzahl ist dieses schwer

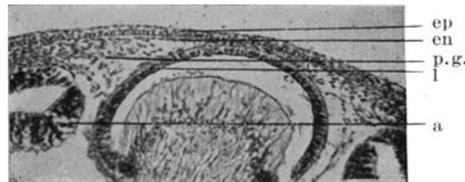


Abb. 42. Homo X. Länge 13 mm. ep = Epithel; en = Endothel; p.g. = postendotheliales Gewebe; l = Linse; a = Augenbecher.

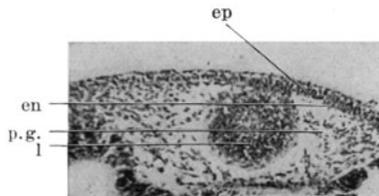


Abb. 43. Homo X. (Länge 13 mm. ep = Epithel; en = Endothel; p.g. = postendotheliales Gewebe; l = Linse; a = Augenbecher.

beschädigt, in andern Fällen zwar intakt, jedoch ohne dass auch nur eine Spur von Ordnung in Mitte der zwischen Linse und Epithel befindlichen Zellen zu erkennen ist. Glücklicherweise zeigten sich jedoch einige Präparate so gut erhalten, dass sie zu diesen so ungemein hohen Anforderungen am Material stellenden Untersuchungen ausreichend waren. Diese Embryonen will ich hier anführen:

Embryo X. Glas 7, Länge 18 mm. (Abb. 42, 43). Bot dieser tadellos konservierte Embryo — nur der hintere Glaskörper ist etwas geschrumpft —, mir anfangs viele Schwierigkeiten, eine genaue Verfolgung der Verhältnisse in älteren Stadien, zusammen mit dem Hinblick auf die Befunde im schönen Tarsiusmaterial erlauben auch hier die wahren Verhältnisse aufzudecken.

Betrachten wir jetzt einen Schnitt, so sieht es aus, als ob neben einer äusserst dünnen Kornea auch schon eine zellreiche Pupillarmembran entwickelt sei. Zwischen „Kornea“ und „Pupillarmembran“ ist anscheinend an der Peripherie schon eine „vordere Augenkammer“ als ringförmiger Spalt zur Entwicklung gekommen. Betrachten wir die Kornea jedoch genauer, so stellt sich heraus, dass letztere aus einem zweireihigen Epithel und einem einreihigen gut entwickelten Endothel besteht. Die „Pupillarmembran“ ist sehr locker gebaut, sehr breit und von manchen Zellen versehen. Jedoch findet man in älteren Stadien nie eine so kräftig entwickelte Pupillarmembran und speziell aus den Untersuchungen Seefelders ist schon längst bekannt, dass die Pupillarmembran sich erst in einem späteren Stadium bildet. So findet man in dem 1926 von Seefelder beschriebenen Embryo von 23 mm noch gar keine mesodermale Pupillarmembran, und jener Embryo ist ja nicht unbeträchtlich weiter entwickelt als der jetzt beschriebene, da die hintere Linsenepthelien dort das vordere Epithel schon erreicht haben, während in meinem Präparate sich noch ein grosser Rest des Linsenhohlraumes findet. Handelt es sich hier vielleicht um ein Präparat, wo als Variation ein ungemein frühes und schnelles Einwachsen der Mesodermzellen stattgefunden hat? Dies wäre möglich, wenn nicht auch Abbildungen von Augen dieses Altersstadiums in der Literatur bedeutend mehr Mesodermzellen hinter dem Epithel zeigten als einer bescheidenen Endothelbekleidung der Hinterfläche des Epithels entsprechen würde (I. Mann. Embryo 18 mm. Abb. 4).

Die Frage findet ihre einfache Lösung beim Vergleich mit dem Tarsiusmaterial. Hier finden wir doch hinter den, in einem sehr frühen Stadium als erstes mesodermales Element der künftigen Hornhaut auftretenden Endothelzellen, einen mesodermal transformierten vorderen Glaskörper. Betrachtet man die Abbildung 35, 36 von Tarsius und denkt man sich das lockere postendotheliale Gewebe viel zellreicher als es bei diesem Tiere tatsächlich ist, so bekommt man das Bild der menschlichen Embryonen des entsprechenden Alters. Zweifellos liegt hier in diesem Embryo X eine leichte Schrumpfung dieses lockeren ekto-mesodermalen Gewebes vor.

Fragt man sich jetzt warum die Schrumpfung gerade in vorliegender Weise stattgefunden hat, so kann uns dies nicht wundern. An erster Stelle erinnere ich daran, wie bei manchen niedereren Tierklassen eine ektodermale Pupillarmembran rein membranöser Natur nachgewiesen werden konnte. Nichts ist wahrscheinlicher, als dass in dem lockeren postendothelialen Gewebe auch dieses Häutchen schon präformiert sei und gewissermassen das

Skelett bildet, worauf dieses Gewebe sich zurückgezogen hat. Weiter stellte sich schon bei *Tarsius* heraus, dass das Endothel schon sehr früh nach hinten scharf abgegrenzt ist, so dass zwischen Endothel und lockerem postendothelialen Gewebe schon a priori ein Spalt zu erwarten wäre.

Die sogenannte „Pupillarmembran“ ist also ein Artefakt, es ist das geschrumpfte lockere postendotheliale Gewebe.

Diese Schrumpfung ist aber in diesem Falle ein glücklicher Umstand, da auf diese Weise nur der Differenzierungsprozess in Endothel und lockerem postendothelialen Gewebe auch beim Menschen demonstriert werden kann.

Denn liegt das lockere postendotheliale Gewebe dem Endothel unmittelbar an, so bekommt man den Eindruck einer undifferenzierten regellosen Masse von Mesodermzellen hinter dem Epithel, da die Ordnung der einfachen Reihe Endothelzellen direkt hinter dem Epithel in diesen Präparaten zwar vorhanden aber sehr wenig eindrucksvoll ist. Neben den späteren Stadien sind es vornehmlich diese Präparate, welche stutzig machen könnten, Koellikers Theorie fallen zu lassen, und ohne Kenntnisse des *Tarsius*materials hätten diese Embryonen mir grosse Schwierigkeiten bereitet.

Die beschriebene, schon jetzt sichtbare Differenzierung findet erst in einiger Entfernung zentralwärts vom Augenbecher statt, also ist jetzt schon deutlich, dass die vordere Augenkammer in diesem Stadium kleiner ist als die Augenbecheröffnung, eine Tatsache, worauf schon Lindahl hingewiesen hat. Zweifellos ist diese Differenzierung nicht an verschiedenen Stellen (oben, unten, nasal- und temporalwärts) gleich weit fortgeschritten. Ich habe aber auf ein genaueres Detailstudium verzichtet, da mir die Zeit, die hierzu erforderlichen Zeichnungen, Wachsmodelle und Messungen anzustellen, mangelte. Dies würde aber sehr wahrscheinlich in bezug auf die Verschiedenheiten im Aufbau des *Limbus Corneae* (Wessely) sehr lohnend sein.

Embryo PP, Glas 11, Länge 21 mm. Der Linsenhohlraum ist verschwunden, das Pigment im Pigmentepithel kräftig entwickelt. Das im vorigen Präparate noch in voller Entwicklung begriffene lockere postendotheliale Gewebe ist jetzt über dem Zentrum der Linse geradezu ganz der Atrophie anheim gefallen. Die Linse liegt also dem Endothel knapp an. Der zwischen ihr und der Korneahinterfläche hier und da befindliche Spalt ist zweifellos Folge der Schrumpfung. Überraschend ist jetzt die Übereinstimmung mit Abb. 38 von *Tarsius*. Dem Epithel liegt jetzt ein epithelartiger dichtgedrängter Zellstrom knapp an: das Endothel. Zwischen diesen beiden liegt aber eine helle

Schicht deren feinere Struktur in diesem Präparate nicht sehr deutlich ist. Es handelt sich hier um eine doch wahrscheinlich unter epithelialen Einfluss entstandene „homogene Schicht“, worin die Stromazellen später einwandern werden.

Embryo WW, Glas 17, Länge 25 mm (Abb. 44). Dieser Embryo ist, was die Entwicklungsstufe seines Auges anbelangt, eher auf etwa 23 mm zu stellen. Die Linse zeigt anscheinend einen Rest des Linsenhohlraumes. Dieser muss hier aber offenbar als eine Folge von Schrumpfung gedeutet werden. Das Pigment ist kräftig entwickelt. In

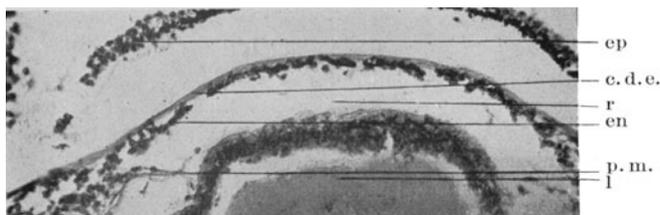


Abb. 44. Homo WW. ep = Epithel (von der Unterlage abgehoben); c. d. e. = Cornea definitiva ectodermales; r = Raum durch Schrumpfung entstanden; en = Endothel; p. m. = Pupillenmembran; l = Linse.

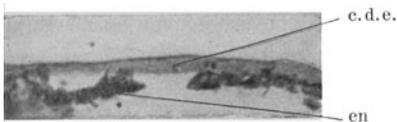


Abb. 45. Homo WW. Vergrössertes Teilbild der Abb. 44. c. d. e. = Cornea definitiva ectodermales; en = Endothel.

Schnitt 4 von diesem Glase findet man die zu beschreibenden Schichten etwas schräg getroffen, jedoch sind manche Fragen in diesem Schnitte doch leichter zu beantworten. Das Epithel hat sich von der Korneaoberfläche gelöst. Zurückgeblieben ist eine kräftige Lamelle an ihrer hinteren Fläche von einem einreihigen Endothel bedeckt (Abb. 45). Verfolgen wir diese Lamelle seitwärts, dorthin, wo wir bei *Tarsius* das offene Dreieck gefunden haben, so finden wir, dass die Lamelle hier nicht nach dem Augenbecherrande hin abbiegt, sondern dass dieselbe im Gegenteil sei es etwas schwächer entwickelt als in der Mitte, sich grösserenteils unter dem jetzt wieder vorhandenen Epithel verfolgen lässt. Nur einige wenige zarte Lamellen kann man mit einigem guten Willen nach hinten abbiegen sehen. Aber von einer Cornea primitiva, wie wir diese so schön bei *Tarsius* haben auffinden können, ist nichts

zu sehen. Offenbar sind wir hier im Stadium, wo wir auch bei *Tarsius* nur eine dünne faserige Schicht zwischen Endothel und Epithel beschrieben, ohne dass noch eine *Cornea primitiva* nachzuweisen war. Aus der Masse des lockeren postendothelialen Gewebes ist eine kräftige Membran zurückgeblieben, welche stellenweise in diesem Präparate sehr deutlich ist. Aus vergleichend embryologischen Gründen bin ich überzeugt, dass die erste Anlage der Pupillarmembran vom Ektoderm gegeben wird. Ob wir aber die jetzt sichtbaren Fasern als „ektodermale Pupillarmembran“ bezeichnen dürfen, wie Seefelder angibt, erscheint mir zum mindesten zweifelhaft, da dieselbe sich hier doch entwickelt (zurückbleibt) aus dem postendothelialen lockeren Gewebe, einem Gewebe mit sicher starkem mesodermalen Einschlag.

Anscheinend besteht hier eine vordere Augenkammer. Dieselbe zeigt sich aber bei kritischer Betrachtung des Präparates — auch der hintere Glaskörper ist stark geschrumpft — sicher ein Artefakt. Wie so manchmal ist diese Schrumpfung uns hier eher zum Vorteil, denn jetzt sehen wir die Wände der künftigen vorderen Augenkammer getrennt vor uns. Dieselbe ist auch hier noch etwas kleiner als die Augenbecheröffnung. Im Kammerwinkel sehen wir noch einen sehr geringen Rest des lockeren postendothelialen Gewebes. Die Pupillarmembran geht vom Kammerwinkel zur Linse an ihrer Oberfläche von einigen Mesodermzellen bedeckt, zellfrei setzt sie sich aber über die Linsenoberfläche fort. Nach der Peripherie hin steht sie in inniger Verbindung mit dem die Linse hinten anliegenden faserigen Gewebe (*tunica vasculosa lentis*). Doch ist hier nicht eine Spur einer solchen Membran unmittelbar auf der Linse. Die *Tunica vasculosa lentis* ist ziemlich scharf getrennt vom hinteren Glaskörper, eine Stütze für meine bei *Tarsius* gegebene Anschauung, dass die *Membrana hyaloidea* sich schon recht früh auffinden liesse als Grenzmembran zwischen pararetinalen und paralentalen Glaskörper.

Infolge der Schrumpfung hat der Augenbecher sich wohl etwas vom Epithel zurückgezogen. Auch dies ist aber nicht störend für das Studium der Verhältnisse an der Peripherie. Einen Zellstrom — wahrscheinlich mit subkutanen Zellen, homologen Zellen — sieht man in die Richtung des peripheren Endes der postepithelialen faserigen Schicht ziehen.

Embryo NN, Länge 22 mm (Abb. 46 und 47). Die Entwicklung der beiden Augen ist ungleich weit fortgeschritten. Ein Auge (Abb. 47) ist den Augen des Embryos WW sehr ähnlich, nur sind die

Zellschichten besser erhalten; das andere aber ist weiter fortgeschritten als übereinstimmt mit dieser Länge (Abb. 46), besser wäre vielleicht dieses letzte Stadium mit einer Länge von 25 mm zu verbinden. Man findet in diesem zweiten Auge, wie im vorigen Stadium, in der Mitte nur noch eine Epithel- und eine ein- bis zweireihige Endothelschicht, voneinander getrennt, durch eine faserige Zwischenschicht — welche breiter und kräftiger ist als ich je bei *Tarsius* beobachten konnte. — An der Peripherie hat jetzt das Einwachsen von Stromazellen zwischen den beiden Schichten schon angefangen. Der Unterschied zwischen

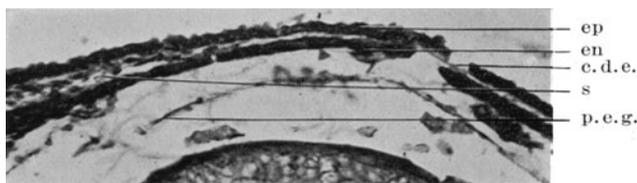


Abb. 46. Homo NN. ep = Epithel; en = Endothel; c.d.e. = Cornea definitiva ectodermales; s = Stromazellen; p.e.g. = postendotheliales Gewebe.

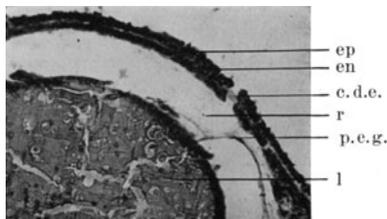


Abb. 47. Homo NN (zweites Auge). ep = Epithel; en = Endothel; c.d.e. = Cornea definitiva ectodermales; s = Stromazellen; p.e.g. = postendotheliales Gewebe.

Stromazellen und Endothelzellen ist hier wenigstens im Zentrum noch grösser als bei *Tarsius*. Die Kerne des Stromas sind blässer, länglicher, sind viel weniger dichtgedrängt als die Endothelkerne. Die Cornea primitiva ist hier viel weniger deutlich, das „leere Dreieck“ ist spitzer als bei *Tarsius* und fällt nicht so auf, jedoch stellt sich wieder wohl sehr überraschend dar, genau wie im vorigen Präparate, wie die anscheinend aus zarten Lamellen oder einer homogenen Masse bestehende Schicht zwischen Endothel und Epithel eine überraschende Festigkeit besitzt. Dort n.l., wo Endothel und Epithel an einer Stelle abgerissen worden sind, ist diese Schicht stehen geblieben, hat also offenbar eine grössere Festigkeit als die Epithelien selbst. Hinter der Korneaanlage sieht man zusammengeschrumpft das lockere postendo-

theliale Gewebe, das hier doch auch wahrscheinlich wohl keine grosse Ausdehnung gehabt hat. Nur nach der Peripherie findet man noch einen Rest dieses Gewebes, die Fasern stehen deutlich in Verbindung mit denjenigen der Tunica vasculosa lentis.

An der anderen Seite (Abb. 47) ist das Auge noch nicht so weit in der Entwicklung fortgeschritten. Hier findet man wieder ein Endothel und ein Epithel, während zwischen beiden auch an der Peripherie noch keine Mesodermzellen zu erkennen sind, welche als künftige Stromazellen gedeutet werden könnten. Nur unten ist etwas von einem mit Zellen schon ausgefüllten „leeren Dreieck“ zu erkennen. Auch die faserige Schicht ist hier schön zu beobachten. Eine membranöse Pupillarmembran. Das Auge ist der Secfielderschen Abbildung ähnlich (Abb. 2).

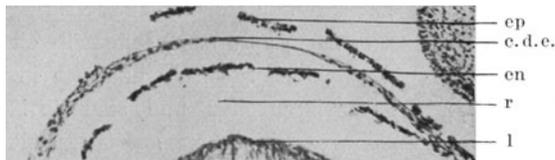


Abb. 48. Homo XX. ep = Epithel; c. d. e. = Cornea definitiva ectodermiales; en = Endothel; r = Raum durch Schrumpfung entstanden; l = Linse.

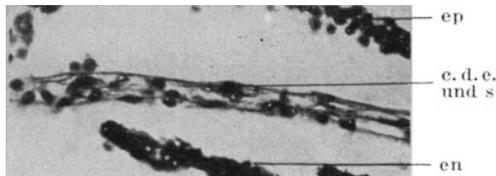


Abb. 49. Homo XX. ep = Epithel; c. d. e. = Cornea definitiva ectodermiales; en = Endothel.

Embryo XX. Glas 80. 81. 84. Länge 30 mm (Abb. 48). Dieser Embryo ist etwas länger als die Augenentwicklung vermuten liesse, und möchte ich diese eher mit einer Länge von 27 mm verbinden. Die Färbung der Endothelzellen ist derjenigen der Epithelzellen vollkommen gleich. Es ist sehr wahrscheinlich, dass das Endothel hier in der Mitte einschichtig ist. Scharf hebt sich das blassgefärbte Stroma gegen diese zwei dunklen Epithelschichten hervor. In der Mitte besteht die Kornea jetzt nur noch aus dem Epithel, Endothel und der faserigen zellfreien Schicht zwischen diesen beiden. Sehr schön sieht man hier die Stromazellen von der Peripherie her eindringen, offenbar zwischen präformierte Lamellen, welche — aus vergleichend embryologischen Gründen — ektodermaler Herkunft sind. Das Korneastroma ist zu dieser Zeit auch beim Menschen zweifellos

ein Mischgewebe. Das kräftige ektodermale faserige Stützgewebe, welches ich in den vorigen Präparaten so manchmal beschrieben habe, bildet das Gerüst, in welches hier die Mesodermzellen einwandern (Abb. 49). Deshalb hat auch diese menschliche Kornea eine so unerwartete Festigkeit, wie die Abbildung zeigt. Ganz in der Mitte sind noch keine Mesodermzellen vorgedrungen. Hier findet man nur die Faserschicht. Oben und medial erscheint die Kornea etwas dünner zu sein, genauere Angaben kann ich nicht geben.

Embryo SS, Länge 26 mm. Dieser Embryo muss betreffs der Augenentwicklung auf eine Länge von etwa 29 mm angenommen werden. Das Einwachsen der Stromazellen hat jetzt das Zentrum schon erreicht, die Pupillarmembran hat sich kräftiger ausgebildet.

Embryo de Rooy, Länge 26 mm, jedenfalls eine etwas weiter fortgeschrittene Augenentwicklung zeigend, habe ich in der englischen Publikation etwas genauer besprochen und sind die betreffenden Abbildungen dort nachzuschlagen. Eine schöne gefässreiche Pupillarmembran hat sich ausgebildet, jedoch ist das Endothel jetzt viel weniger deutlich geworden. Die hintersten Schichten des Korneastromas sind dichter als die vordersten, das Endothel ist flacher geworden und hebt sich von den hintersten Stromaschichten kaum mehr hervor. Es ist in einem noch älteren Stadium in weniger gut konservierten Embryonen manchmal kaum noch zu unterscheiden.

Zusammenfassung.

Bei jungen menschlichen Embryonen (18 mm) findet man schon eine grosse Anzahl Mesodermzellen zwischen Oberflächenepithel einerseits und Linse und Augenbecher andererseits: das Endothel mit dem lockeren postendothelialen Gewebe, welches hier sehr viel zellreicher ist als bei Tarsius. Etwas später (22—25 mm) ist das Endothel kräftig entwickelt, dagegen das lockere postendotheliale Gewebe grösserenteils atrophiert. Nur eine membranöse Pupillarmembran ist daraus zurückgeblieben. Zwischen Endothel und Epithel ist jetzt die Cornea definitiva ectodermales sehr deutlich, selbst kräftiger als bei Tarsius, wenn auch viel dünner als bei Marsupialiern und Vögeln. Später wachsen die Stromazellen in dieselbe unabhängig vom Endothel ein und es entsteht die Cornea definitiva mesodermales. Bald entsteht auch die vaskularisierte Pupillarmembran.

III. Ergebnisse.

Bei *Ammocoetes* haben wir das primitive Auge beschrieben, welches als selbständiges Gebilde tief unter der Haut liegt, vorne abgeschlossen durch seine ektodermale *Cornea primitiva*. Wir haben gesehen, wie die *Cornea primitiva* bei *Ammocoetes* in kontinuierlichem Zusammenhang steht mit dem Augenbecher, und wie sie sich bei *Torpedo* differenziert in dem ektodermalen vorderen Glaskörper, womit hier gleichfalls das primitive Auge nach vornhin abgeschlossen wurde.

Bald bilden die Oberflächenepithelzellen über dem primitiven Auge eine subepitheliale ektodermale Schicht, die primitive Brille. Jetzt kann sich die weitere Entwicklung auf zweierlei Weise vollziehen:

a) Das primitive Auge behauptet längere Zeit seine Selbständigkeit. In dieser Zeit wird die ektodermale *Cornea primitiva* in die mesodermale kräftigere primitive Kornea (Sklerallamelle) umgebaut, und aus der ektodermalen primitiven Brille wird durch Einwachsen zahlreicher Mesodermzellen eine kräftige mesodermale Brille. Erst jetzt folgt eine innige Verbindung beider Teile zu der mesodermalen *Cornea definitiva* (Abb. 8, 15, 16).

b) Die ektodermale *Cornea primitiva* legt sich der ektodermalen primitiven Brille an, beide verschmelzen zu der *Cornea definitiva ectodermales*, die „hyaline Schicht Kesslers“. Jetzt tritt das Endothel, welches in der vorigen Gruppe zwar existiert, aber einen wechselnden Grad der Ausbildung zeigt, meistens sehr in den Vordergrund, da es bald

als erstes mesodermales Element der Cornea definitiva als eine epitheliale Schicht, dessen hintere Fläche bekleidet (Abb. 19, 24, 29, 30, 31, 44). Erst jetzt wachsen massenhaft die Mesodermzellen ein (Stromazellen) und kommt es hiermit erst zur Bildung der Cornea definitiva mesodermales.

Bei manchen niederen Tieren findet man eine zarte ektodermale membranöse Pupillarmembran, diese wird bei den Marsupialiern wahrscheinlich nur teilweise, bei den höheren Säugetieren in ihrer ganzen Ausbreitung vaskularisiert.

Sah früher Seefelder zwischen Entwicklungsmodus der Amphibien und jener des Menschen ein „himmelweiter“ Unterschied, das reichhaltige Material der mir zur Verfügung stehenden embryologischen Sammlungen hat die Verbindungsglieder aufzudecken gestattet, womit sich grosse einfache Prinzipien im Aufbau des Vordersegmentes ergeben. Prinzipien, welche man von den niedersten bis zu den höchsten Vertebraten immer wieder zurückfindet.

Jetzt werde ich absonderlich besprechen:

1. Vorderer Glaskörper und Cornea primitiva.
2. Cornea definitiva.
3. Die Membranen und das Endothel.

Vorderer Glaskörper und Cornea primitiva. Bei *Ammocoetes* haben wir ein kleines selbständiges Auge mit seinen prinzipiellen Elementen gefunden: Netzhaut und Pigmentepithel, Linse und Hornhaut (Cornea primitiva), tief unter der Haut und mit derselben in keinerlei Verbindung. In noch ausdrucksvoller Weise finden wir ein solches Auge in seiner primitivsten Form bei *Typhlichthys subterraneus* (Abb. 50, 51). Dieses *Ammocoetes*auge habe ich als primitives Auge bezeichnet. Die Bildung der Cornea primitiva erfolgt bei den höheren Formen (von den Fischen an) in nicht so übersichtlicher Weise als dies bei *Ammocoetes* der Fall ist. Nach Abschnürung der Linse rückt der Augenbecher nur unweit vom Epithel zurück, und zwischen Linse, Augenbecher und Epithel findet man ein feines Fasergerüst: den vorderen Glaskörper (v. Lenhossek, v. P e e). In diesem vorderen Glaskörper tritt jetzt die Cornea primitiva in Erscheinung.

Als schönstes Beispiel eines vorderen Glaskörpers habe ich zwei Embryonen von *Torpedo ocellata* erwähnt, welche dieses feine Häutchen in dem Fasergerüst so deutlich zeigten, dass es selbst möglich war, ein gutes photographisches Bild davon zu bekommen (Abb. 10, 11, 12).

Zwei Fragen müssen jetzt beantwortet werden:

1. Sind die Cornea primitiva und auch das ganze Netzwerk von feinen Fasern nicht ein Artefakt?

2. Sind dieses feine Netzwerk und die Cornea primitiva selbst mesodermaler oder ektodermaler Natur?

Die erste Frage ist sicher in dem Sinne negativ zu beantworten, dass es sich hier nicht um ein Coagulum handeln kann, denn das feine Häutchen lässt sich ausnahmslos in allen Schnitten verfolgen. Und damit ist das wichtigste dieser Sache erledigt. Tatsächlich konnte man sich weiter noch fragen, ob auch im lebenden Tier ein solches Häutchen vorhanden gewesen sei, oder ob die konstante Struktur des histologischen Bildes ein Artefakt sei:

Bekannt ist z. B., dass mit unseren modernen mikroskopischen Manipulationsinstrumenten es sogar gelungen ist, aus einem Kerne die Kernsubstanz hinauszusaugen. Solche Experimente sind verwertet worden als eine Stütze für die Annahme, dass zahllose feine Strukturen im fixierten Präparate



Abb. 50. (Aus: Kohl, Bibliotheca Zoologica 4, Heft 13, Teil 1, 1892.)

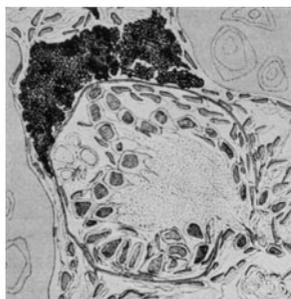


Abb. 51. (Nach Kohl.)

nur die Folge der Fixierung sind und tatsächlich nie existieren. In dieser Beziehung möchte ich auch z. B. Experimente von Isaacs erwähnen, welcher Autor zwei auseinandergeschnittene Gewebstückchen aneinander legte und nach Fixierung und Färbung einen kontinuierlichen Übergang von Fibrillen beobachten konnte in so ausdrucksvoller Weise, dass, wäre hier ein Streitpunkt gewesen, man auf Grund solcher Bilder einen Zusammenhang „einwandfrei“ hätte annehmen dürfen . . ., welche jedoch tatsächlich nie existierte: „When the fluid part of blood is precipitated, the clot of fibrin has a well developed structure of interlacing fibrils. The production of this definite structure from a fluid suggests that fibrillar appearances elsewhere in the tissues may have a similar origin. The nature of the tissues was studied from animal tissue and experiments were carried out with colloid solutions and inorganic salts. Fibrillae cannot be seen in the living substance and fixatives are necessary to show them, the process can be followed under the mikroskope. In young embryo's the cells may be rearranged by manipulation

of the tissue, but in fixation the fibrils are continuous. Cut pieces of tissue placed in contact and fixed show a continuity of fibrils; intercellular jelly washed out and passed through a filter can be precipitated as a complete network, with the ordinary fixatives, while the tissue gives a fibrillar-free picture.“

Es ist die Kolloidwissenschaft, welche auch hier ihren Eintritt in diesen Teil der Wissenschaft getan hat, so dass manche Probleme jetzt von anderen Gesichtspunkten aus betrachtet werden. Auch, oder eher, gerade der erwachsene hintere Glaskörper ist von einigen Seiten als ein Kolloid ohne organische Struktur betrachtet worden (Heesch u. a.).

Andererseits kann man aber auch sagen, dass, wenn tatsächlich manche unserer histologischen Merkmale der Zellen und Gewebe nur Artefakte sind, wir dankbar sein können wenigstens diese zu besitzen, welche eine so deutliche Unterscheidung verschiedener Kolloide ermöglicht. Und im vorderen Glaskörper wird also mit dem Sichtbarwerden dieses Häutchens jedenfalls bewiesen, dass an dieser Stelle konstant ein bestimmter Einfluss (Kraft, Spannung) wirksam ist. Man kann sich auch das Häutchen denken als die einfache Trennungswand zwischen zwei etwas anders gearteten Kolloiden, eine Möglichkeit welche ich beim Versuch einer Glaskörpereinteilung näher berücksichtigen werde. Um so mehr werden wir die Deutung als Artefakt verwerfen müssen, wenn wir uns auf dem immer noch in weiten Kreisen angenommenen Standpunkt stellen, dass mit unseren histologischen Methoden, wenigstens teilweise nur bestehende Strukturen deutlich gemacht werden. Jetzt kommen wir zu unserer zweiten Frage: die Frage nach der Natur des feinen Fasergerüsts.

Wenn wir bis jetzt über den Glaskörper gesprochen haben, so war es als ob mit der Bestätigung der Existenz und Bedeutung dieses Gebildes auch zugleich ihre ektodermale Natur festgestellt worden ist. Dies jedoch ist gar nicht der Fall. Wir begegnen hier teilweise denselben Schwierigkeiten, als beim hinteren Glaskörper und jedem Ophthalmologen ist die ungeheuere Literatur über diesen Gegenstand nur zu gut bekannt. Wir stehen jetzt aber anders diesen Fragen gegenüber als Virchow, welcher sagte: „Wenn, wie es jetzt heisst der Glaskörper ektodermaler Herkunft ist, so erhebt sich das Problem, wie eine ektodermale Formation mit dem Mesoderm in fester Verbindung tritt.“ Scharf stehen einander die Begriffe gegenüber: ektodermal und mesodermal. Tatsächlich eine Augenbecherzelle ist eine Ektodermzelle, eine Stromazelle ist eine Mesodermzelle. Gibt es aber nichts dazwischen, und können wir diese Theorie der Spezifität der Keimblätter immer

aufrecht erhalten? Dieselbe Frage hat v. Szily sich gestellt, und nicht nur das, sondern in einer mit sehr schönen Bildern ausgestatteten Arbeit für das erste Mal gewiesen auf das embryonale Bindegewebe, das zarte Fasernetz, welches sich überall im Embryo zwischen zwei Keimblättern findet. v. Szily beobachtete, wie bei der weiteren Entwicklung sekundär die einwandernden Mesodermzellen in Verbindung treten mit dem epithelialen Fasernetz und die Ernährung desselben übernehmen. Frieboes kam in neuester Zeit sogar mit der Hypothese, dass ein Teil dieser einwandernden Mesodermzellen tatsächlich epitheliale (ektodermale) Zellen sind, welche in das Fasernetz eingewandert sind. Von allen Seiten fanden v. Szilys Beobachtungen Bestätigung. Das Problem des Glaskörpers hat also mit Anlass gegeben zu wichtigen Untersuchungen, welche bewiesen, dass die Theorie der absoluten Spezifität der Keimblätter nicht mehr aufrecht zu halten ist.

Betrachten wir jetzt wieder den vorderen Glaskörper und sehen wir, wie derselbe sich aufbaut aus feinen Fäserchen, ausgehend von den ektodermalen Epithelzellen des Oberflächenepithels, des Augenbechers und der Linse, da kann kein Zweifel an der ektodermalen Natur des vorderen Glaskörpers in diesem Stadium übrig bleiben. Nach der Peripherie hin grenzt es freilich an den Mesodermzellen, und nach den oben gegebenen Auseinandersetzungen darf man jetzt annehmen, dass der vordere Glaskörper an dieser Stelle mit den Mesodermzellen in Verbindung tritt. Offenbar ist diese Verbindung aber noch keine sehr innige. Später wird die Verbindung offenbar kräftiger und findet bei den höheren Säugetieren in der Entwicklung des postendothelialen Gewebes ihren Höhepunkt.

Die Cornea primitiva entwickelt sich jetzt in dem rein ektodermalen Teil des vorderen Glaskörpers, wie die Abb. 11, 12 angibt. Könnte noch ein geringer Zweifel übrigbleiben ob hier doch nicht die Mesodermzellen etwas mit der Bildung der Cornea primitiva zu tun haben, so verschwindet jede Unsicherheit bei dem Auffinden des Embryos, Abb. 10, ein noch jüngeres Stadium. Habe ich einerseits oben darauf hingewiesen, dass die Verbindung des vorderen Glaskörpers in diesem sehr jungen Stadium mit den Mesodermzellen sehr schwach ist, andererseits finden wir hier im vorderen Glaskörper die Cornea primitiva schon deutlich genug entwickelt um eine photographische Abbildung zu ermöglichen.

Wir müssen also schliessen, dass die Cornea primitiva tatsächlich existiert und sich differenziert in einem ektodermalen Fasergerüst: dem vorderen Glaskörper.

Es wird demjenigen, der die Arbeit Dejeans aus neuester Zeit gelesen hat, geradezu lächerlich erscheinen, ein Gebilde, dessen Existenz ja doch noch von einem so bekannten Untersucher nicht angenommen wird, eine so überwiegend grosse Bedeutung für den Aufbau des Vordersegmentes anzuerkennen. Bekanntlich meint Dejean, dass das, was man vom Vordersegmente als „Glaskörper“ beschrieben hat, nur ein Coagulum in einem künstlichen Spalt ist. An manchen Präparaten habe ich mich von der Existenz eines vorderen Glaskörpers überzeugen können und besonders in den schönen Tarsiuspräparaten konnte ich das im Atlas von Bach und Seefelder beschriebene Bild des Aufbaues des vorderen Glaskörpers völlig bestätigt finden. Ich habe aber andererseits bei Nagetieren und Huftieren schon darauf hingewiesen, dass hier ein vorderer Glaskörper kaum zur Beachtung kommt. Dies findet seine Ursache aber teilweise in dem überaus schnellen Einwachsen der Mesodermzellen bei diesen Tierarten. Ich muss also Dejeans Auffassung verwerfen.

Die ektodermale primitive Brille. Die ektodermale Cornea definitiva. Manchmal haben wir bei den Präparaten ein subepitheliales Gewebe beschrieben, und hier und da auch einige Betrachtungen über dessen Natur gegeben. Es ist sicher notwendig auf diesem schwierigen Gebiete die Embryologie der Haut möglichst heranzuziehen.

Erst möchte ich aber noch auf eine vor kurzem erschienene Arbeit Iwakins hinweisen, welcher beschrieben hat, dass im mikroskopischen Präparate das Mesoderm sich immer mehr in den Vordergrund drängt, je höher man kommt in der Tierreihe. Er kommt zu dem Schlusse, dass die Basalmembran der Epithelien bei den Säugetieren mesodermaler Natur ist. Auch ich habe gefunden, dass die ektodermalen Gebilde selbst in der Säugetierreihe morphologisch immer mehr in den Hintergrund rücken. Vergleichen wir die mächtige Entwicklung der postepithelialen Schicht Kesslers bei den Marsupialiern mit der ganz dünnen Lamelle beim Menschen, und ein scheinbares Fehlen derselben bei andern höheren Säugetieren, da können wir diese Meinung nur teilen. Damit ist aber nichts gesagt über die Bedeutung des Ektoderms für den Aufbau des Vordersegmentes.

Hoepke hat in einem Referat in den „Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte“ bestätigt, dass Schmidt bewiesen hat, dass die Basalmembran des Epithels nur der vordere Teil des Coriums ist. Maurer (1895) und Krompecher (1904) haben sehr wahrscheinlich bewiesen, dass Coriumzellen emigrierte epitheliale Zellen sind, die basale Epitheliumzellen sind Übergangszellen (Kromayer). Ich kann um diese Arbeit nicht noch ausführlicher zu machen nicht weiter auf diese Fragen eingehen (Retterer, Shuberg). Hoepke der hierüber referiert, sagt als Ergebnis seiner Zusammenstellung, dass es heutzutage als völlig bewiesen gelten kann, dass die epithelialen Zellen teilnehmen am Aufbau des Coriums oder einem Teil ihrer Masse.

Wenden wir uns nach dieser kurzen Übersicht der Fragen, welche im allgemeinen diese Gegend betreffen, zu unserem mehr speziellen Problem der Entstehung der postepithelialen Schicht.

Wie schon oben manchmal bemerkt, war Kessler der erste, welcher bei den Vögeln eine postepitheliale Schicht beschrieb, seiner Meinung nach ein Sekretionsprodukt der Epidermis. Knape hat mehr den Nachdruck auf das Richtungshäutchen (*Cornea primitiva*) gelegt, hat selbstverständlich auch diese postepitheliale Verdichtung beobachtet, welcher einfach als eine Verdichtung im vorderen Glaskörper deutete. Deshalb ist er auch der Meinung, dass wir hier mit einem ektodermalen Gebilde zu tun haben. Ich kann jedoch insofern Knape nicht bestimmen, als ich im Gegenteil meine, dieser vordere Teil des vorderen Glaskörpers atrophiere, womit sich das Richtungshäutchen (*Cornea primitiva*) dicht an die Unterfläche des Oberflächenepithels anschmiegt, und erst nachher entsteht durch eine erneute Tätigkeit der Ektodermzellen die postepitheliale Schicht von einer viel kräftigeren Struktur. v. Lenhossek sagt: „Die Frage nach der Herkunft dieser Lage scheint mir durch die bisherigen Untersuchungen nicht endgültig gelöst zu sein. Ich finde beim Hühnchen, dass sie sich gegen den vorderen Glaskörper stets scharf abgrenzt, was die Auffassung Knapes nicht gerade günstig ist. Die Bildungsweise und die weiteren Schicksale dieser Schicht verdienen wohl eine erneute Untersuchung, um so mehr als diese Frage auch in betreff der Verhältnisse der verschiedenen Keimblätter untereinander, von Interesse ist.“

Diese Untersuchungen sind jetzt glücklicherweise angestellt worden und zwar in einer ausführlichen gediegenen Arbeit von französischer Seite. Lagueusse weist neuerdings darauf hin, dass die postepitheliale Fasern, welche Gurwitsch und Knape im vorderen Glaskörper beschreiben, tatsächlich Lamellen sind. Er schliesst aus seinen ausführlichen Untersuchungen, dass diese ein sogenanntes Mesostroma (Studnicka) ektodermaler Natur bilden. Erst später als die Mesodermzellen eingewandert sind, entstehen kollagene Lamellen und Fasern mesodermaler Natur. Doch hat Knape schon eine ganz richtige Beschreibung der Verbindungen der postepithelialen Schicht mit den Epithelzellen gegeben. Offenbar entfalten aber die Epithelzellen jetzt eine ganz andere Tätigkeit als bei der Bildung des sehr zarten vorderen Glaskörpers. Meine Präparate der Vögel reichten nicht aus diese Frage zu studieren, jedoch stand mir in dieser Hinsicht ein gutes Präparat von *Salamandra maculata* (*Amphibium*) zur Verfügung. Die photo-

graphische Abbildung gibt einen guten Eindruck von den Schwierigkeiten, welche man hier begegnet (Abb. 18). Meines Erachtens ist dieses Bild nur zweierlei Deutung zugänglich. Erstens ist es möglich, dass die w. s. hauptsächlich den oberflächlich liegenden Kernen angehörende Epithelzellen aktiv beteiligt sind am Aufbau der subepithelialen Lamelle. Zweitens hat man manchmal den Eindruck als seien die grossen Epithelzellen, v. n. der unteren Reihe gefasst in einem mesodermalen Fasergerüst. Für diese letzte Auffassung findet man ausser in den Arbeiten Friboes keine Stütze in der Literatur. Diese subepitheliale Schicht muss also als ein ektodermales Gebilde betrachtet werden. Wenn wir dies also aus den Verhältnissen bei den niederen Tieren gefolgert haben, muss auch gleich hervorgehoben werden, dass der gleiche Vorgang sich auch bei den höheren Spezies in gleicher Weise zurückfinden lässt, nur erlaubt die Konservierung der Präparate hier nicht das Verhältnis zu den Epithelzellen klarzustellen. Bis an den Marsupialiern hat die „hyaline Schicht Kesslers“ noch eine die Dicke des Epithels übertreffende Ausdehnung. Und selbst beim Menschen haben wir dieselbe beobachten können, wie es Abb. 44, 45 zeigt. Ganz überraschend war der Befund bei *Tarsius*, wo auf einmal wieder die Trennung in einer *Cornea primitiva* und einer subepithelialen Schicht in die Erscheinung tritt (Abb. 39), wie wir dies sonst nur bis an den Amphibien beobachten konnten, womit wir selbst hier noch das primitive Auge zurückfinden.

Das Mesoderm nimmt bei manchen höheren Säugetieren einen immer grösseren Anteil am Aufbau der Hornhaut, selbst in den frühesten Stadien. Auf dieser Weise entsteht manchmal ein vollkommen unentwirrbares Bild und die die Entwicklung des Vordersegmentes beherrschenden Faktoren finden nicht mehr in den morphologischen Formen ihren Ausdruck (Nagetiere usw.).

Der Nachweis einer embryonalen ektodermalen Grundsubstanz der Hornhaut ist von keinerlei Bedeutung für die Struktur der erwachsenen Hornhaut. Und sicher können diese Beobachtungen nicht im Sinne Salzers für eine ektodermale Natur des Hornhautgerüsts verwertet werden. Mit Ausnahme der *Membrana Bowmanni*, worüber später mehr berichtet wird, und des Oberflächenepithels soll die erwachsene Hornhaut sicher als ein rein mesodermales Gewebe betrachtet werden.

Cornea definitiva. Wenn wir uns also zu der mesodermalen Natur der Hornhaut bekannt haben, kommt man jetzt zu der Frage ob dieselbe tatsächlich nur mit den subkonjunktivalen Gewebe homolog

zu achten ist, wie Seefelder meint. Ich glaube diese Frage ist kaum am menschlichen oder selbst am Säugetiermaterial allein einer Lösung zugänglich. Dass sicher eine sklerale Komponente an dem Aufbau der Hornhaut beteiligt ist, geht schon aus meiner ganzen Auffassung des Aufbaues des Vordersegmentes hervor, wo ich mich der Giesbrechtschen Angabe einer *Tunica propria sclerotica* (*Cornea primitiva mesodermales*) unbedingt anschliessen muss. Und diese bildet doch den hinteren Teil der *Cornea definitiva mesodermales*. Während aber bei den Anuren die *Cornea primitiva mesodermales* erst eine so geringe Entwicklung erfahren hat, dass Petersen sie fälschlich als *Membrana Descemeti* bezeichnen konnte, — was selbst bei nicht oberflächlicher Betrachtung auch sehr leicht möglich ist, so weist die Brille schon eine nicht unansehnliche Dicke auf. Auch bei den Marsupialiern sieht man erst später mit den Sklerazellen identische Zellen die hintersten Teile der Kornea aufbauen. Dass also die allerersten Zellen mesodermaler Natur, welche die Kornea aufbauen, zu den subkutanen Zellen gehören, erscheint mir nahezu sicher aus dem Studium der niederen Tiere, sowie aus den Präparaten der Säugetiere selber. Wenn Seefelder aber auch so weit geht die Hornhaut beim erwachsenen Individuum mit dem subkonjunktivalen Gewebe gleichzustellen, da glaube ich, dass die nur am menschlichen Material erhobenen Befunde dazu nicht nur nicht genügen, sondern an sich wenig beweisend und einer ganz entgegengesetzten Deutung zugänglich sind. In meiner Publikation im *British Journal* gab ich eine Abbildung eines jungen Stadiums der Korneaentwicklung von *Tarsius*, einem Halbaffen, welcher dem Menschen in seiner Hornhautentwicklung sehr nahe steht. Hier sieht man deutlich, wie die hintersten verdichteten Teile der Hornhaut sich fortsetzen in das dichtere peribulbare Gewebe: die Mutterzellen für Sklera und Chorioidea.

Im Vorteil Seefelders Theorie notierte ich beim Anfang meiner Literaturstudie, dass bei den Raubtieren Pigmentzellen eine gewisse Trennung zwischen Sklera und Kornea zu bilden scheinen. Ich habe leider keine genügende Präparate zur Verfügung um den Wert dieser Tatsache, welche Fritz erwähnt, aus eigener Anschauung kennen zu lernen.

Wenn man Abb. 7 von *Tarsius* im *British Journal* betrachtet, so sieht man daraus, wie das Einwachsen der Mesodermzellen zwischen Endothel und Epithel in einer ganz breiten Schicht erfolgen würde, wenn nur der geringe Raum zwischen beiden Epithelschichten dies nicht unmöglich mache. Die von allen Seiten anrückenden Zellen dringen auf nach der Spitze des offenen Dreiecks. Ein Einwachsen von Zellen

aus der Skleralanlage erscheint mir auch hier schon in hohem Masse wahrscheinlich. Dass das Prinzip der Einwanderung sehr bald aufgegeben wird, wie Seefelder in seiner älteren Publikation angibt, dass also die Hornhaut bald eigentlich aus sich selbst herauswachse, erscheint mir aus der Betrachtung einiger nachfolgenden Stadien sehr schwer einwandfrei zu beweisen. Eher glaube ich, wo wir das Prinzip der Einwanderung an manchen Stellen so deutlich haben demonstrieren können, dass dieser Prozess sich auch deshalb wahrscheinlich in späteren Stadien ziemlich lange fortsetzen wird, weil doch bekanntlich die Hornhaut in keinem Stadium ihrer Entwicklung vaskularisiert ist. Wenn dieselbe aber dennoch in ihrem Wachstum mit der Umgebung gleichen Schritt halten kann, so ist es doch auch sehr wahrscheinlich, dass sie neben, durch die zur Stelle erfolgende Zellvermehrung auch durch fortgesetzte Einwanderung von Zellen ihr Bedürfnis an Material ausfüllt. Eine speziell auf diese Frage gerichtete Untersuchung wäre sicher noch erwünscht. Aus den oben angeführten Betrachtungen kann ich aber nur schliessen, dass ich bis jetzt keinen genügenden Grund sehen kann die altbekannte Auffassung einer Einteilung der Kornea fallen zu lassen, im Gegenteil.

Die Membrana Descemeti, Bowmani und das Endothel. Eine ausführliche Untersuchung nach dem Ursprung und der weiteren Ausbildung der Membranen habe ich leider nicht anstellen können, weil ich mich mit einer jüngeren Periode des embryonalen Lebens beschäftigt habe. Mit Ausnahme von v. Lenhossek und von Knape, und abgesehen von den Bezeichnungen „Descemetsche Membran“ für Sklerallamelle oder Cornea primitiva in niedrigen und „rudimentären“ Formen glaube ich, dass angesichts der Membrana Descemeti die Meinungen wenig geteilt sind. Allgemein wird diese Membran als eine Ausscheidung, eine Kutikulabildung des Endothels betrachtet. v. Lenhosseks und Knapes abweichende Meinung wird leicht dadurch erklärt, dass diese Autoren ihre Meinung gründen auf an Vögeln angestellten Untersuchungen. Hier sind die ektodermale der Bildung der mesodermalen Kornea vorausgehenden Gebilde kräftig entwickelt, und tatsächlich bleibt längere Zeit eine schmale Schicht dieses Gewebes sichtbar über dem Endothel und unter dem Epithel.

Membrana Descemeti. Niemals habe ich gefunden, dass in älteren Stadien die Cornea primitiva (das Richtungshäutchen) sich deutlicher hervorhob im Sinne eines Überganges in der Membrana Descemeti, sondern in diesen älteren Stadien war im Gegenteil von einer Mem-

brana Descemeti oder einem Richtungshäutchen nichts zu spüren. War ich also bei dem Studium meines eigenen Materials zu der Überzeugung gekommen, dass sehr wahrscheinlich die Membrana Descemeti nichts mit der Cornea primitiva zu tun hat, beweisend waren meine Untersuchungen in dieser Hinsicht sicher nicht. Ist diese Meinung also dieserseits nicht genügend begründet, andererseits findet man hier in der Literatur eine kräftige Stütze, denn niemals fand ich in einer grösseren Arbeit mit Ausnahme Lagueusses vielleicht, einen Hinweis auf eine sehr frühe Entstehung der Membrana Descemeti. Ich glaube, dass auch heute noch die Arbeit von Fritz das Beste ist, was in Beziehung zu der Membrana Descemeti mitgeteilt worden ist.

Beim Pferde fand Fritz, dass die Descemetische Membran erst vom vierten Monat an nachweisbar ist. Das Endothel ist aber schon im zweiten Monat vorhanden, woselbst die Kerne die ganze Dicke der Zellen einnehmen. Es ist bei den jüngeren Stadien relativ, aber auch absolut höher als bei erwachsenen Tieren. Die Form der Kerne ist schon im dritten Monat eine ovale, manchmal leicht niereenförmig eingebuchtet. Sie stehen bedeutend dichter als beim erwachsenen Pferde. Bei einem Fötus vom dritten Monate zeigten sich die basalen Anteile der Zellen homogen glasig aussehend, und bilden so einen über kurze Strecken hinlaufenden Streifen. Diese dürfte wohl die erste Anlage der Descemetischen Membran darstellen. Fritz gibt die folgenden Zahlen:

	Descemetische Membran		Endothelhöhe
	Rand 60	Mitte 30	
Erwachsene			0,9
$\frac{3}{4}$ Jahr	„ 14	„ 8	1
Fötus 12 mnt.	„ 8	„ 4	9
„ $5\frac{1}{2}$ „	„ 2	„ 2	4
„ 4 „	„ 1	„ 1	3

Nun hat schon bei Neugeborenen das Endothel die abgeplattete Form wie beim erwachsenen Tiere angenommen, diese abgeplatteten Zellen müssen deshalb auch die Fähigkeit besitzen Membran zu bilden, weil diese später immer dicker wird.

Beim Schweine erhob er einen ähnlichen Befund. Bei der Ratte scheint die Descemetische Membran erst nach der Geburt zu entstehen. Ist es Zufall, dass auch bei diesen Tieren die Endothelzellen in den frühesten Stadien der Entwicklung sich so wenig aus ihrer Umgebung durch einen epithelartigen Charakter hervorheben?

Fritz meint also, die Membrana Descemeti sei eine Kutikula-bildung des Endothels, welche sich nach Beneke (Anat. Anz. 1893 Erg. H.) elektiv färbt. (Auch Weinstein hat Untersuchungen über die Membrana Descemeti angestellt, vgl. Fisher.)

Membrana Bowmani. Was die Bowmansche Membran anbelangt ist die Entscheidung nicht so leicht zu treffen. Giesbrecht betrachtete dieselbe als mit dem Corium identisch, und ich glaube auch für dieses Problem können seine sorgfältigen Untersuchungen von grossem Wert sein. Dass die Epithelzellen, wenn auch viel weniger ausgeprägt als bei den niederen Tieren die Fähigkeit haben eine mit den vorderen Schichten des Coriums homologe Schicht zu bilden, ist für Tarsius und Mensch von mir genügend bewiesen, auch von anderen Autoren gesehen, welche diese Schicht als ein Rest des vorderen Glaskörpers deuteten. Dieselbe ist hier äusserst dünn und nach dem Einwachsen der Mesodermzellen leicht zu verkennen. Doch habe ich auch in den älteren Embryonen der von mir studierten Serien eine solche Membran manchmal sehen können. Ich weise darauf hin, dass die *Membrana Bowmanni* auch im erwachsenen Auge eine sehr wechselnde Dicke haben kann und manchmal kaum zu erkennen ist. Ich konnte mich von dieser Tatsache durch Betrachtung mancher Präparate erwachsener Augen überzeugen. Die Frage ist hier also noch schwieriger als bei der *Membrana Descemeti*. Gerade bei den Vögeln war ich in der glücklichen Lage eine Entscheidung über die Natur der *Membrana Bowmani* zu treffen. Wenn anfangs die Mesodermzellen bei ihrem Eindringen in die Hornhautgrundsubstanz, beide endothel- und epithelwärts eine Zone freilassen, da sehen wir aber, dass im Laufe der Entwicklung die hintere zellfreie Schicht ganz verschwindet und die Korneastromazellen nunmehr den Endothelzellen unmittelbar anliegen. Ganz anders verhält sich aber die vordere Schicht, aus Abb. 27, 28 geht hervor, dass unter dem Epithel eine lamellär gebaute zellfreie Schicht zurückbleibt, welche mit der *Membrana Bowmani* identisch sein muss. Diejenigen Autoren, welche an ihrem Vögelmaterial die *Membrana Descemeti* als aus der Hornhautgrundsubstanz zurückgeblieben betrachten, haben also wahrscheinlich nicht genügend alte Stadien untersucht.

Wenn die Begrenzung der *Membrana Bowmani* nach hinten so unscharf in den jungen Stadien ist, wie Seefelder angibt, so ist dies leicht erklärlich aus der Tatsache, dass die *Membrana Bowmani* aus der primären Grundsubstanz der Hornhaut zurückgeblieben ist. Wenn, wie Seefelder meint, und wie ziemlich allgemein angenommen wird, die *Membrana Bowmani* nur die vordere modifizierte Schicht der mesodermalen Stromasubstanz sei, so liesse sich auch nicht zwanglos erklären, warum letztere sich ja regeneriert, die *Membrana Bowmani*

aber nicht. Bekanntlich wird eine Lücke im Corium auch immer von Narbengewebe ausgefüllt.

Endothel. Fragen wir uns jetzt, was die Bedeutung unserer Untersuchungen für den ursprünglichen Ausgangspunkt ist, das Endothel der Membrana Descemeti, so finden wir an erster Stelle, dass diese Zellschicht sich nahezu ausnahmslos in dem ganzen Wirbeltierreiche auffinden lässt.

Auch bei *Ammocoetes* nimmt das Mesoderm schon Teil am Aufbau des Vordersegmentes, wie es schon Studnicka beschreibt. Dasselbe zeichnet sich aus von den niedrigsten bis zu den höchsten Formen durch seine Eigenschaft, so bald wie möglich in die Augenanlage an der Hinterfläche der Cornea primitiva einzudringen. Da aber, wie oben bemerkt, dieselbe hier bei *Ammocoetes* in inniger Verbindung steht mit dem Augenbecher, ist den Mesodermzellen das Einwandern unmöglich und schieben sie sich deshalb an der Vorderfläche der Cornea primitiva fort (Abb. 7). Dabei hat aber der Augenbecher einen wichtigen Einfluss auf ihre Form. Die Zellen werden kubisch und sind jetzt von Epithelzellen kaum mehr zu unterscheiden. Merkwürdig ist aber, dass gerade gegenüber jenem Teil des Augenbechers, welchem offenbar keine optische Funktion zukommt, und wo auch das Pigment im Pigmentblatte fehlt, die Mesodermzellen ihre ursprüngliche Form beibehalten haben. Dort sind die Kerne wieder lang und dünn und sicher nicht mit Epithelien verwechselbar. Es ist dies doch sehr wahrscheinlich der Einfluss des künftigen Sinnesepithels auf das Mesoderm. Wir kommen nach einer solchen Beobachtung dazu, uns zu fragen, ob die Mesodermzellen, welche sich bei den höheren Tieren so ganz früh hervorheben, nicht präformierte Mesodermzellen sind, sondern ganz gewöhnliche Mesodermzellen, welche sich unter Einfluss des Augenbechers epithelial geändert haben. Dann aber müsse dieser so ganz früh einsetzende Einfluss zu einer prinzipiellen Umbildung der Natur dieser Zellen führen, wie neuerdings Gewebekulturen *in vitro* mit embryonalem Material erwiesen, wo die Endothelzellen schon ein spezifisches Wachstum beibehalten, selbst wenn sie aus ihrem Zusammenhang mit dem Augenbecher gelöst sind (Kirby 1928).

Am Anfang dieses Kapitels habe ich beschrieben, wie die Ausbildung der Cornea definitiva mesodermales in zweierlei Weise erfolgen kann: erstens durch eine spätere Verschmelzung von Cornea primitiva mesodermalis und Brille, zweitens durch eine sehr frühe Verschmelzung

der Cornea primitiva ectodermales mit der noch rein ektodermalen Brille zu der hyalinen Schicht Kesslers (Cornea definitiva ectodermales).

Bei der ersten Gruppe ist das Endothel eine nicht so auffällige Bildung. Die Zellen sind hier meistens ganz flach, bald nach oder zu gleicher Zeit mit dem Einwachsen der Endothelien wachsen hier auch, wenn auch spärlicher, Zellen an der Vorderfläche des Richtungshäutchens ein, während dagegen die Hinterfläche des kutanen Teils der Kornea (Brille) manchmal von einem kräftig ausgebildeten Endothel überzogen ist. Bei der zweiten Gruppe sind Brillenendothel und zellige Bekleidung der Korneavorderfläche definitiv aus der Entwicklung geschwunden.

Das Endothel der Membrana Descemeti dagegen hebt sich jetzt manchmal kräftig hervor.

Es war mir bei dem Studium der Abbildungen in der Literatur ein Rätsel, dass Kesslers Theorie so wenig Anerkennung gefunden hat. Als ein treffendes Beispiel für den Mangel an wirklichem Interesse, welches die Sache bei den Embryologen der letzten Zeit gefunden hat, kann ich nicht unterlassen hier Abb. 255 aus dem bekannten Lehrbuche von Bonnet zu erwähnen, wo hyaline Schicht von Kessler und offenbar das Endothel der Membrana Descemeti die erste Anlage der Hornhaut bilden, dennoch als Unterschrift Koellikers Theorie der Entwicklung des Vordersegmentes beschrieben wird.

Setzen die Endothelzellen sich unmittelbar in jene oberflächliche Zellen fort, welche die Vorderfläche der Iris bekleiden? Bei den Anhängern der Koellikerschen Theorie der Entstehung der vorderen Augenkammer muss diese Frage selbstverständlich bejaht werden. Und auch Corning sagt in seinem mehrfach zitierten Lehrbuche: „Die Iris bildet gegen die Camera oculi anterior hin das Endothelium camerae anterioris, welches dort, wo die Iris an die Kornea grenzt, auf die hintere Fläche der Kornea übergeht.“

Wenn wir auch die Richtigkeit der Bezeichnung Endothel für die die vordere Irisfläche bekleidenden Zellen nach der Zusammenstellung und den Untersuchungen Wolfrums mindestens als fraglich bezeichnen müssen, so wird der Übergang von Endothelzellen in diese Zellen auch von ophthalmologischer Seite behauptet.

Ich glaube aber, dass aus den Präparaten, speziell der Vögel, deutlich ersichtlich ist, dass das Endothel sich nahezu in der gleichen Fläche fortsetzt, zwischen ihr und dem Augenbecher eine locker gebaute Gewebeschicht fassend, welche mit dem Irisstroma kontinuierlich zusammenhängt, um erst etwas mehr peripher nach dem Bulbus hin sich mit

der Chorioidea in Verbindung zu setzen (Abb. 27). Und auch beim Menschen habe ich einmal ein solches Bild beobachten können.

Habe ich in der Einleitung schon erwähnt, wie das Endothel der Membrana Descemeti sich eines zunehmenden klinischen Interesses erfreuen mag, seit es durch die Spaltlampuntersuchung der Beobachtung direkt zugänglich geworden ist, haben histologische und physiologische Arbeiten auf die merkwürdigen Eigenschaften dieser Zellen hingewiesen, so war immer die Embryologie, welche für eine ziemlich indifferente endotheliale Natur dieser Zellen zu sprechen schien, in einem gewissen Gegensatz zu diesen Tatsachen. Die jetzigen Untersuchungen weisen aber mit grösster Bestimmtheit darauf hin, dass auch vom embryologischen Gesichtspunkt aus, nicht nur keine Bedenken bestehen, von einem mesodermalen Epithel zu sprechen, sondern, dass nur die Embryologie an sich schon diese Bezeichnung rechtfertigen könnte. Wenn ich dennoch auch in diesem Aufsatz noch immer rede von einem Endothel der Membrana Descemeti, so habe ich dies getan, weil es keinen Sinn hat, einen einmal allgemein eingebürgerten Namen ausrotten zu wollen, einerseits, und weil die von Virchow vorgestellte Bezeichnung „Epithel der Membrana Descemeti“ doch unwillkürlich bei den Nicht-Anatomen und -Histologen die Assoziation einer ektodermalen Herkunft herbeiführen konnte. Das Endothel der Membrana Descemeti ist also embryologisch ein mesodermales Epithel.

IV. Glaskörperverhältnisse im Vordersegment. Teratologie des Vordersegmentes.

Bei Tarsius habe ich schon kurz die Frage gestreift nach der Entstehung der Membrana hyaloidea und auf das Einwachsen der Zellen und Gefässe in den durch Atrophie des pararentalen ektodermalen Glaskörpers entstandenen Raum. Ich erinnere noch einmal an die dort gegebene Einteilung des Glaskörpers in einen paraepithelialen, einen pararentalen und einen pararetinalen Glaskörper. Wenden wir uns jetzt den Glaskörperverhältnissen im Vordersegment zu.

Bei der Beschreibung des Ammocoetes-Embryos habe ich schon darauf hingewiesen, dass die dort fürs erste Mal beschriebene Cornea primitiva sich im engsten Zusammenhang mit dem Augenbecher befindet, und dass dieselbe sich gegen die Linse hin ganz scharf begrenzt zeigte.

Neben dieser rein morphologischen Tatsache, welche dafür spricht, dass die *Cornea primitiva* sich im pararetinalen Glaskörper differenziert, könnte man noch anführen, dass es doch wohl schwer denkbar ist, dass ein so wichtiger Teil des Auges als der Abschluss nach vorne hin in dem pararentalen Glaskörper erfolgen könne, dass es rudimentäre linsenlose Augen gibt, dass es auch beim Menschen aphake Augen gibt, bei welchen ja doch auch eine Hornhaut zustande gekommen ist.

Es ist also bei *Ammocoetes* nahezu sicher, dass die *Cornea primitiva* sich noch im pararetinalen Glaskörper differenziert, hier w. s. selbst mit dem pararetinalen Glaskörper identisch ist.

Betrachten wir jetzt noch einmal das von *Torpedo ocellata* gegebene Musterbild des vorderen Glaskörpers, so sind dort die Verhältnisse viel komplizierter (Abb. 10, 11, 12). Ein paraepithelialer, sowie ein pararentaler Glaskörper haben sich ausgebildet; denn Oberflächenepithel, sowie Linsenepithel nehmen beide teil am Aufbau des vorderen Glaskörpers. Die Differenzierung der *Cornea primitiva* wird hier doch wahrscheinlich in gleicher Weise erfolgen müssen als bei *Ammocoetes* n. l. im pararetinalen Glaskörper, welcher sich deshalb auch hier vor dem Augenbecher ausdehnen wird. Die ektodermale Pupillarmembran wird sich in dem dahinten gelagerten pararentalen Glaskörper differenzieren. Bei der Besprechung der Natur des vorderen Glaskörpers habe ich schon darauf hingewiesen, dass man denselben auch betrachten kann als ein Kolloid, dessen feine Faserstruktur nur eine Folge der Fixierung ist. Folgen wir diesem Gedankengang, so können wir die *Cornea primitiva* betrachten als die Grenzschicht zwischen paraepithelialen und pararetinalen Glaskörper, die ektodermale Pupillarmembran als die Grenzschicht zwischen pararetinalen und pararentalen Glaskörper. Letzterer atrophiert bekanntlich bald (die Linse nimmt keinen Anteil mehr am Aufbau des vorderen Glaskörpers), womit die Pupillarmembran der Linsenoberfläche unmittelbar anliegt. Mit der Atrophie des paraepithelialen Glaskörpers rückt die *Cornea primitiva* sehr nahe an das Oberflächenepithel.

Kann man jetzt tatsächlich diese hauptsächlich auf den Beobachtungen an niederen Tieren beruhenden embryologischen Betrachtungen mit Recht selbst auf den Menschen ausdehnen, wo der vordere Glaskörper nur eine so kurze Zeit besteht, ein so zartes Gebilde ist, dass ich es an meinen gar nicht schlechten Präparaten nicht in seiner reinen Form habe nachweisen können? Schon manchmal habe ich darauf hingewiesen, dass das sehr frühe Einwachsen der Mesodermzellen bei höheren Tieren die Ursache ist, dass die Verhältnisse hier manchmal so verwirrt erscheinen. Ich möchte aber jetzt in dieser Beziehung noch einmal auf das dem Menschen doch ganz nahestehende Tarsius-

material hinweisen, wo wir ganz unerwartet auf einmal wieder eine Cornea primitiva beobachten konnten und sich auch einmal eine membranöse Pupillarmembran eben photographisch festlegen liess. Doch sahen wir bei Tarsius, die bei niederen Tieren primär auftretenden Membranen erst später sichtbar werden, nachdem z. B. das Endothel aus an sich vollkommen unbegreiflichen Gründen ein „offenes Dreieck“ freigelassen hatte. Wie dort gesagt, spielen hier ektodermale Einflüsse eine Rolle, deren morphologisches Begleitgebilde bei den niederen Tieren klar zutage tritt.

Von besonderer Bedeutung sind diese Betrachtungen für die Teratologie des Vordersegmentes, welche zu einer ziemlich grossen Literatur Anlass gegeben hat. Bemerkt doch Mans (1928) wieder am Schlusse seiner Arbeit, dass uns eigentlich zur Erklärung dieser Missbildungen immer noch die Befunde aus dem embryonalen Leben ausstehen. Und gerade die neuen Untersuchungen von Seefelder über die Entstehung der Hornhaut haben die Sache nicht unerheblich

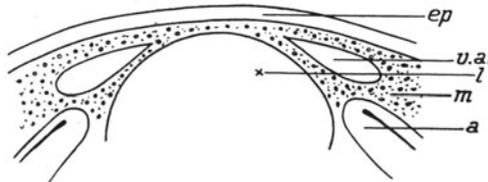


Abb. 52. Schema zur Petersschen Theorie von 1906. ep = Epithel; v.a. = vordere Augenkammer; l = Linse; m = Mesoderm; a = Augenbecher.

schwieriger gestaltet. Verfolgen wir wie Peters in 1906 sich die Entstehung der vorderen Synechien und Defektbildungen der Membrana Descemeti dachte, so schien die Sache auf Grund unserer damaligen Kenntnisse der Entwicklung des Vordersegmentes ganz einfach (vgl. Abb. 52). Peters sagte: „Betrachten wir die erste Entwicklung dieser Teile, so könnte es sich zunächst um eine mangelhafte Abschnürung der Linse vom Ektoderm handeln. Dafür liegen keine Anzeichen vor, indem die Linsenkapsel und ihr Epithel in ganz normaler Weise entwickelt sind. Es kann also nur die vollständig abgeschnürte Linse ein Hindernis abgegeben haben, welches der vollständigen Ausbildung der Hornhaut im Wege stand. Diese Abschnürung wird möglicherweise durch das eindringende Mesoderm bewirkt, aus dessen Spaltung die vordere Kammer entsteht. Stellt man sich nun vor, dass das Mesoderm aus vorläufig unbekanntem Gründen zu schwach entwickelt ist, um die Linse abzu-drängen und sich in Pupillarmembran und Hornhautgrundsubstanz zu spalten, so wird hier nur eine spärliche Entwicklung von Hornhaut-

gewebe möglich sein, welches zwar das Ektoderm vor sich herschiebt, aber nicht so viel Material liefern kann, als zur Ausbildung der ganzen Hornhautdicke erforderlich ist. Es bleibt also die Hornhaut hier im Dickenwachstum zurück und die Pupillarmembran bildet sich im Zentrum überhaupt nicht aus. An der Peripherie aber kann das Mesoderm von allen Seiten her bis in den von Linsenwölbung und Hornhautkrümmung gebildeten Spalt hineinwachsen und es differenziert sich hier in ganz normaler Weise in Hornhautgrundsubstanz und Pupillarmembran. Erstere wird sich somit an der Peripherie ganz ungestört entwickeln und nur im Zentrum einen Widerstand finden, während die Pupillarmembran ihre Aufgabe am Aufbau der Iris mitzuwirken erfüllen kann. Es können weiterhin die Augenblasenränder ungestört nach vorne wachsen und es kann der Sphinkter angelegt werden, während die Linse im Zentrum ihre Berührung mit der Hornhauthinterfläche beibehält.“

Weiter erklärt Peters die Verdünnung der Hornhaut an Stelle des Defekts der Descemetischen Membran durch ein zu langes Anliegen der Linse.

Wenn auch diese Anschauungen im Lichte unserer jetzigen Kenntnisse der Embryologie des Vordersegmentes nicht mehr aufrecht zu erhalten sind, so geben sie andererseits eine durch die Beschreibung des Präparates selbst nicht zu übertreffende klare Vorstellung einer solchen typischen Missbildung des Vordersegmentes, wie diese längere Zeit ein Streitpunkt zwischen Peters und v. Hippel mit seiner Lehre des Ulcus internum, ausgemacht haben.

Seefelder versucht später auch eine Erklärung zu geben für das Zustandekommen der stets vorhandenen Synechie zwischen Hornhaut und Iris, bzw. Pupillarmembran. Die Genese dieser Verwachsungen blieb stets, wie v. Hippel ja auch immer wieder angeführt hat, ein Streitobjekt, da das Endothel beim Menschen schon zu einem viel früheren Zeitpunkt angelegt ist, als überhaupt Ansätze zur Bildung einer Pupillarmembran bzw. Iris vorhanden waren. Fünf Möglichkeiten gibt Seefelder an, welche zur Stelle oder bei Mans (S. 86) nachzulesen sind. Bei diesen Erklärungsversuchen betont Seefelder allerdings, dass die Defektbildung der Descemet als eine reine Gewebsmissbildung aufzufassen sei. Seefelder geht also bei diesen Erklärungsversuchen von dem Postulat einer existierenden Defektbildung an der Hornhauthinterfläche aus. Es müsste sich weiter um Verwachsungen handeln. Wenn Seefelder also die Peterssche These betreffs der Defektbildung der Descemet vollkommen anerkannte, lehnt er seine spätere

Theorie, dass primär ein abnormes Verhalten des Linsenbläschens für die Entstehung der Defektbildung verantwortlich sei, nach wie vor ab (Mans).

Während Peters es in seiner letzten Arbeit unentschieden lässt, ob dem Ektoderm oder Mesoderm die Hauptrolle beizumessen ist, schliesst Mans: Bei den Fällen mit kongenitaler Aphakie müsse man „eine Schwäche des Ektoderms annehmen, die für die Defektbildung des Endothels aus uns unbekanntem inneren Gründen verantwortlich zu machen ist“. Bei entwickelter Linse sollte „das Linsenbläschen sich abnorm spät vom Ektoderm getrennt haben, dass es rein mechanisch ein Hindernis für das Hineinwachsen des Endothels gebildet hat, doch noch so rechtzeitig, dass eine normale Linsenentwicklung möglich war“. Für alle anderen Fälle (mit abnormer Linse) steht dieser rein mechanischen Erklärung Peters nichts im Wege. Allerdings erkannte Mans, dass eine restlose Erklärung der Frage nicht möglich ist.

Nach der oben gegebenen Auseinandersetzung der Struktur des vorderen Glaskörpers ist es jetzt aber viel leichter sich eine Vorstellung der Entstehungsweise dieser Missbildung zu machen. Oben habe ich schon bemerkt, dass man eine Schicht des pararetinalen Glaskörpers zwischen paraepithelialen und paralentalen Glaskörper annehmen müsse. Ich hatte mir dabei selbst schon die Frage gestellt: darf ich annehmen, dass das Aussenblatt des Augenbeckers tatsächlich seinen Einfluss so weit ausdehnt, selbst im Zentrum des Gebietes zwischen paraepithelialen und paralentalen Glaskörper. Und wenn darauf die Antwort tatsächlich in einigen Fällen negativ ist, so ist damit gleich die Folge für das Auge angegeben: Es tritt eine Störung im Zentrum auf. Die Trennungswand zwischen paraepithelialelem und pararetinalen Glaskörper einerseits, zwischen paralentalem und pararetinalen Glaskörper andererseits, resp. die Cornea primitiva und die ektodermale Pupillarmembran verschmelzen. Hiermit ist dem Einwachsen des Endothels ein unüberwindliches Hindernis gestellt und ein Endotheldefekt (Defekt der Membrana Descemeti) an der Hornhautinterfläche ist die notwendige Folge. Das Einwachsen der mesodermalen Pupillarmembran auf Geleite der ektodermalen Pupillarmembran wird notwendigerweise bei diesen Verhältnissen im Zentrum nicht erfolgen können; die Synechiae anteriores in ihren verschiedenen Formen können nicht unterbleiben.

Wie ist aber die in einigen Fällen so beträchtliche Verdünnung der Hornhaut zu erklären. Peters-Mans sehen die Ursache in dem Anliegen der Linse, in einer verspäteten Abschnürung. Ich möchte

aber auf eine Tatsache von anscheinend geringer Bedeutung hinweisen in dieser Beziehung: Wenn man die Beschreibung dieser Missbildungen liest, so fällt auf, dass in der übergrossen Mehrzahl der Fälle eine Membrana Bowmani fehlt. Ein Blick auf Abb. 26, 27, 28 der Vögel erinnert daran, dass wir darin eine Störung des (modifizierten) paraepithelialen Glaskörpers (aus der 2. Phase der Tätigkeit der Oberflächenepithelzellen) sehen müssen. Offenbar ist der vom Augenbecher ausgehende Reiz zur Bildung der „hyalinen Schicht Kesslers“ schwach gewesen. Dieselbe ist, wie bekannt auch dem Augenbecherrande gegenüber am kräftigsten entwickelt schon unter normalen Verhältnissen.

Im Zentrum wird dieselbe in diesen Fällen ungenügend oder später zur entsprechenden Entwicklung gelangen, das ektodermale Grundgewebe fehlt hier, die Cornea primitiva liegt dem Oberflächenepithel unmittelbar an, und damit ist dem Einwachsen der Mesodermzellen (Stromazellen) ein mechanisches Hindernis geboten. Ein Blick auf Abb. 44, 48 (Mensch), wo die Bedeutung des kräftigen ektodermalen Gerüsts der Cornea definitiva ectodermale selbst der menschlichen Hornhaut in den allerfrühesten Stadien wohl in ganz ausdrucksvoller Weise zutage tritt, weist darauf hin, dass wahrscheinlich auch hier eine abnorme Ausbildung dieses Gewebes Störungen im Dickenwachstum der Kornea herbeiführen könnte.

Hiermit habe ich schon gleich die erste Ursache der Entstehung dieser Missbildungen genannt, ich sehe dieselbe in einen ungenügenden formativen Reiz des Augenbechers. Wie ich bei der normalen Entwicklung des Auges immer mit Nachdruck hingewiesen habe auf die grosse dominierende Bedeutung des Augenbechers, so glaube ich auch, dass bei den pathologischen Verhältnissen hier die erste Ursache der Störung zu suchen sei. Findet man doch z. B. in den letzterwähnten Fällen Mans eine Störung in der Entwicklung der Linse, welche derselben eine grosse Ähnlichkeit verleiht mit der Linse von *Ichthyophis* (Abb. 53) eine Struktur, welche wir auf einen ungenügenden formativen Reiz des Augenbechers beziehen werden. Die skleraähnliche Hornhaut, die Gefässe in der Hornhaut, der Mikrophthalmus (z. B. Fall 2 Mans) sprechen in gleichem Sinne.

Mit Seefelder kann ich also Mans-Peters nicht beistimmen, welche den Prozess der Linsenabschnürung als direkte Ursache der Missbildung betrachten. Es handelt sich hier um eine Störung im vorderen Glaskörper und die darin differenzierten Membranen (Cornea primitiva und ektodermale membra-

nöse Pupillarmembran) des primitiven Hornhautstromas, wahrscheinlich infolge eines ungenügenden formativen Reizes des Augenbeckers.

Insofern der Prozess der Abschnürung des Linsenbläschens bei diesen Missbildungen eine Uolle spielt, ist dies nur eine Folge der gleichen Ursache, man soll hier sicher nicht in einer kongenitalen Schwäche des Oberflächenektoderms die direkte Ursache sehen.

Hiermit haben wir die wichtigste Abweichung bei diesen Missbildungen besprochen. Wie entstehen aber die Fäden und breitere Verbindungen zwischen Iris und Hornhauthinterfläche? Tatsächlich sind diese, z. B. mit der Abbildung Seefelders (Abb. 2) (1926) vor Augen, schwer zu verstehen. Der vordere Glaskörper atrophiert aber nicht ganz wie diese Abbildung erwarten liesse, sondern an dessen Stelle tritt allmählich ein Mischgewebe, das lockere postendotheliale Gewebe (Abb. 36 Tarsius; Abb. 42, 43 Mensch). Diese weniger wichtigen Synechien und Fasern und Gefässe werden also leicht durch eine teilweise Persistenz des lockeren postendothelialen Gewebes erklärt.

Ob die Hornhauttrübung in einigen Fällen eine Folge ist von dem Fehlen des Endothels, wage ich nicht zu entscheiden.

Ein weiteres mehr spezielles Eingehen auf alle Fälle dieser Missbildung erscheint mir nicht erwünscht, da das Hauptziel dieser Arbeit die physiologische Entstehungsweise des Vordersegmentes (Auges) zu besprechen ist.

V. Schlussbetrachtungen.

Eine Frage, welche ja nicht unmittelbar Beziehung zu der Bildung des Vordersegmentes hat, welche ich aber doch im Hinblick auf einige später zu gebenden Schlussfolgerungen von Wichtigkeit halte, ist die Entstehung der Linse.

Linse.

Wir befinden uns hier in der gleichen Lage wie anscheinend bei dem Problem der Bildung der vorderen Augenkammer: die Entwicklung steht fest, es ist doch allgemein bekannt, dass die Linse einer Einstülpung des Oberflächenektoderms über der Augenblase seine Entstehung verdankt. Mit einer ganz merkwürdigen Ausnahme aber, welche zwar nicht der normalen Entwicklungsgeschichte entnommen ist; ich meine die so bekannten Experimente der experimentellen Embryologie. Nach Entfernung

der Linse aus dem jugendlichen Auge entsteht doch bei Triton, Forelle, Vögel?? eine neue Linse aus dem Augenbecher. Und zweitens stellte es sich heraus, dass das Oberflächenektoderm gar nicht ein spezifisches Gewebe ist mit der Potenz zur Linsenbildung ausgerüstet, sondern dass durch Transplantation eines Stückchen der Bauchhaut über den Augenbecher, nach Entfernung des linsenbildenden Oberflächenepithels, auch daraus eine neue Linse gebildet werden kann, wie neuerdings wieder von v. Uebisch bei allen Amphibien gezeigt worden ist. Die Linse kann also aus dem Augenbecher gebildet werden, und — wenn dieselbe aus der Haut gebildet wird, so ist dies ein Prozess, welcher vom Augenbecher induziert wird. Der Augenbecher verwendet einfach das Epithel der Haut um seine Linse zu bilden. Das merkwürdigste dieses Phänomens war aber, dass eine solche Linsenbildung aus dem Augenbecher in der normalen Entwicklung nicht beobachtet sein sollte. Es erschien mir daher kaum als eine Frage, ob die Linsenbildung bei den niederen Tieren wohl einmal selbst in der normalen Entwicklung aus dem Augenbecher erfolgen kann. Zu meinem Erstaunen kann diese Frage aber nicht ganz sicher verneint werden.

Ich habe schon erwähnt, dass im Oppelschen Handbuch man nur die Angabe findet, die Entwicklung des Ammocoeten-Auges sei jener der übrigen Vertebratenaugen in den grossen Zügen gleich. Die Linse bilde sich auch hier aus dem Epithel der Körperoberfläche. Beim Studium der betreffenden Literatur findet man aber, dass die ursprünglichen Angaben gar nicht so positiv sind, wie sich aus der Zusammenstellung im Handbuche erwarten liesse. In der Kupfferschen Arbeit finde ich nur eine Abbildung eines 8 Tage alten Embryos, wo das abgeflachte Augenbläschen dem Oberflächenepithel knapp anliegt, während letzteres sich schon etwas verdickt hat. Vom weiteren Verlauf der Linsenbildung findet man aber keine weiteren Angaben, und gerade auf diese kommt es an. Kupffer schliesst: „Die Linse entsteht also früh, aber der Fortgang des Prozesses ist sehr verlangsamt.“ Wenn der Autor dies auch nicht weiter motiviert, so schliesse ich daraus, dass er bei älteren Embryonen wieder die gleichen Verhältnisse gefunden haben wird und den eigentlichen Vorgang der Linsenabschnürung nicht beobachtet hat. Ebenso wenig findet man sichere Beobachtungen bei Shipley und Scott, und mit Kupffer kann man sagen, dass sich aus den Angaben und Abbildungen dieser Autoren nicht entnehmen lässt, ob und wann sie den ersten Beginn des Vorganges beobachtet haben. Dagegen finden wir in der Literatur einen sehr wichtigen ganz positiven Befund W. Müllers.

Müller hat bei einer Larve von *Petromyzon fluviatilis* von 7 mm Länge die Linsenbildung noch nicht erblickt, obschon die Augenblase schon von einer Mesodermhülle umschlossen war und Muskeln darüber und darunter verliefen. „Darnach zu urteilen“, so sagt Kupffer, „müssen erhebliche Unterschiede zwischen *P. planeri* und *P. fluv.* obwalten.“ Weil die merkwürdige Tatsache der Linsen Neubildung aus dem Augenbecher bei gewissen Amphibien damals noch völlig unbekannt war, haben diese Autoren die Wichtigkeit dieser Beobachtung nicht eingesehen.

Wir finden also, dass

1. bei *Petromyzon fluviatilis* sich die Linse wahrscheinlich aus dem Augenbecher bildet;

2. bei *Petromyzon planeri* ist eine Linsenbildung aus dem Oberflächenepithel zwar angenommen, aber nie gesehen worden.

Auch Studnicka, als er 1912 eine Beschreibung der Entwicklung des *Ammocoetes* gibt, hat offenbar den Prozess der Abschnürung der Linse nicht beobachten können. Betrachten wir die von Studnicka gegebenen Abbildungen, so sieht man eben, dass die Linse als eine solide Bildung dem Augenbecher unmittelbar anliegt, jedoch von dem Oberflächenepithel durch einen schmalen Raum getrennt ist.

Aus dem grossen Material C. Kohls nenne ich *Typhlichthys subterraneus* (Abb. 50, 51); die Abbildung spricht für sich, auch hier ist eine Abschnürung der sehr rudimentären Linse aus der Haut nicht beobachtet worden und eine Entstehung aus dem Augenbecher selbst möglich. Offenbar hat das Auge die Haut noch nicht erreicht in einem Stadium, als von dem Augenbecher schon der Reiz zur Linsenbildung ausging. Da, wie wir aus der experimentellen Embryologie wissen, ein direkter Kontakt des Ektoderms der Haut mit dem Augenbecher zur Bildung einer Linse die unerlässliche Vorbedingung ist, haben wir hier im Wesen dieselben Verhältnisse der experimentellen Embryologie: Ein Augenbecher in diesem Stadium der Reiz zur Linsenbildung, aber nicht in direktem Kontakt mit dem embryonalen Epithel der Körperoberfläche.

Ich will aber gleich betonen, dass diese Schlussfolgerung nur mit einiger Zurückhaltung gegeben werden darf, denn dieselbe stützt sich nicht auf die exakte Beobachtung einer Bildung der Linse aus dem Augenbecher und auch in diesem Falle ist eine Entstehung der Linse aus dem Oberflächenepithel gar nicht unmöglich. Andererseits aber glaube ich doch hier einige Literaturangaben gefunden zu haben, welche noch viel weniger

für eine Entstehung der Linse aus dem Epithel der Haut zu sprechen scheinen, wie dies doch bisher allgemein angenommen wurde. Wenn dies auch tatsächlich der Fall sein möchte, und meine Vermutung falsch sein würde, so bleiben hiermit die durch die experimentelle Embryologie aufgedeckten Richtlinien der formalen Genese aber doch gleich gut bestehen.

Zwischen dem Entstehen der Linse aus dem Oberflächenepithel und der Entstehung derselben aus dem Augenbecher besteht ein so grosser Unterschied, dass man sich fragt, ob es keine Übergangsformen gibt von einem Modus in den anderen.

Ich habe in der Sammlung des Anatomischen Institutes noch ein Präparat gefunden, welches bei unseren jetzigen Kenntnissen der experimentellen Embryologie in dieser Beziehung sehr interessant ist.

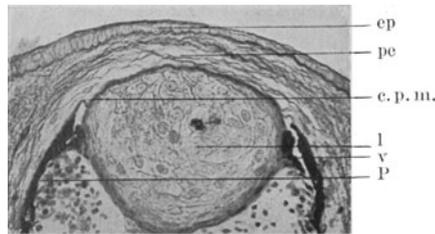


Abb. 53. Ichthyophis. ep = Epithel; pe = peribulbäres Gewebe; c.p.m. = Cornea primitiva mesodermalis; l = Linse; v = Verbindung zwischen Linse und Augenbecher; P = Pigmentepithel.

Ich meine das Auge von Ichthyophis (siehe S. 30), das ich bei den Amphibien nicht beschrieben habe, da es sich in diesem Kapitel besser einfügen liess (Abb. 53).

Der betreffende Embryo ist sehr gut konserviert, leider ist die Retina aber schwer beschädigt. Das Auge zeigt insofern grosse Ähnlichkeit mit dem Ammocoetesauge, dass es unter dem Epithel liegt als selbständiges Gebilde, nur ist der Abstand vom Epithel zum Auge viel weniger gross. Es besteht offenbar noch keine vordere Augenkammer, die Linse liegt der Cornea primitiva unmittelbar an. Während weiter in dem von mir beschriebenen Ammocoetesauge die Haut und das subkutane Gewebe mit Ausnahme einer einzigen Reihe kubischer Mesodermzellen unmittelbar auf der Cornea primitiva keinerlei Anzeichen eines Einflusses des Augenbeckers aufwies, so finden wir hier ein ganz ungewöhnliches Bild: Um und besonders vor dem Auge finden

wir eine mächtige Schicht kräftiger Lamellen, welche das Auge gewissermassen einkapseln.

Eine kräftige mesodermale Brille (in Zusammenhang mit Cornea primitiva) findet man manchmal bei den Fischen, aber eine so enorme Ausbildung der mesodermalen Cornea primitiva, der Sklerallamelle kommt ja doch niemals zur Beachtung. Im Gegensatz zu dieser enormen Entwicklung des Bindegewebes um das Auge ist offenbar der Einfluss des Augenbechers auf die Haut sehr gering; denn von einer deutlichen Brille und einer kräftigen subepithelialen Lamelle ist hier eigentlich nichts zu sehen. Dies deutet auf einen mangelhaften Einfluss des Augenbechers hin. Von diesem Gesichtspunkt aus können wir auch die kräftige Entwicklung vom Bindegewebe um das Auge erklären. Wissen wir doch aus der experimentellen Embryologie, dass die teilweise Entfernung des Augenbechers ein kräftiges Wachstum des sklerabildenden Gewebes nach sich zieht. Man fragt sich unwillkürlich, ob hier vielleicht eine mangelhafte Sekretion des Augenbechers im Spiel ist, wobei dieselbe das umgebende Mesoderm nicht in seinen Dienst zwingt, sondern sich demselben mehr indifferent verhält. Das Auge wird, wie das eben erwähnte Augenrudiment im Experiment, wie ein Corpus alienum eingekapselt. Und der Augenbecher ist nicht imstande, diesem entgegendrängenden Skleralgewebe genügenden Widerstand zu leisten. Eine weitere Stütze für die Annahme einer mangelhaften inneren Sekretion des Augenbechers sehe ich in der Ausbildung der Linse, welche, obschon von ziemlich beträchtlicher Grösse, doch noch eine ganz primitive Struktur aufweist. Da wir aus der experimentellen Embryologie mit Sicherheit wissen, dass die Linsenbildung ja nur etwas Sekundäres ist, und unter Einfluss des Augenbechers erfolgt, liegt auch die Annahme sehr nahe, dass auch zur weiteren Ausbildung, ja eben zur Erhaltung der Linse, ein fortwährender Einfluss des Augenbechers notwendig ist. In der experimentellen Embryologie finden wir, dass eine Linse ohne Retinalepithelien zugrunde geht, während sie transplantiert an anderer Stelle, zusammen mit einigen Augenbecherzellen sich jedoch behaupten kann. Dass wir hier diese Linse finden, muss also höchstwahrscheinlich auf eine mangelhafte Funktion der inneren Sekretion des Augenbechers zurückgeführt werden. (Studnicka wies darauf hin, dass die Linseanlage bei *Ammonoetes* zuerst als eine solide Bildung entsteht und erst nachträglich ein Lumen bekommt.)

Wir kennen aus der gewöhnlichen Embryologie ein noch treffenderes Beispiel, wie nicht nur durch die mangelhafte innere Sekretion

des Augenbeckers die Linse auf einer sehr niederen Entwicklungsstufe stehen geblieben ist, sondern wie dieser Einfluss offenbar später noch schwächer geworden ist. Nach Kupfer, Allen, Stockard ist das Auge von *Bdellostoma* lebenslang becherförmig, ohne eine Linse zu besitzen.

Die Linse wird zwar angelegt, aber verliert sich gleich. Die Linse verhält sich hier also wie jene ohne Retinalgewebe transplantierte Linse. Das Zugrundegehen derselben in dem beschriebenen Falle muss also auf eine mangelhafte Sekretion des Augenbeckers bezogen werden.

Ein zweiter Punkt, auf den ich bei *Ichthyophis* hinweisen will, ist die offenbar ganz innige Verbindung zwischen Linse und Augenbecher, welche aus der Abbildung ersichtlich ist (Abb. 53, 54). Wenn auch die Erhaltung der Retina in diesem Präparate eine sehr mangelhafte ist, so ist übrigens der Embryo gar nicht schlecht konserviert, im Gegenteil. Eine so besonders innige Verbindung der Linse mit dem Augenbecher, wie die Abbildungen deutlich zeigen, ist doch wohl sehr schwierig als Artefakt zu deuten. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, wie Dejean auf den innigen Zusammenhang zwischen Linse und Augenbecher bei höheren Tieren hingewiesen hat. Als erster hat, wie auch Dejean erwähnt, Treacher Collins auf diesen Befund hingewiesen.

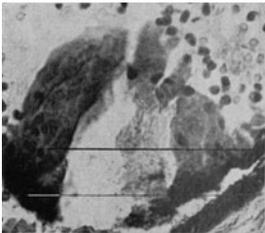


Abb. 54. *Ichthyophis*.
l = Linsenepithelien; p = Pigmentepithel der Iris.

Dejean sagt: „L'attache du cristallin à la cupule constitue ce que j'ai appelé l'assemblage des ébauches de l'oeil, car c'est elle, qui les réunit et les solidarise d'une manière beaucoup plus nette, qu'on ne l'avait indiqué jusqu'ici. Certes plusieurs auteurs ont montré le contact immédiat du cristallin, commençant à se former avec la cupule optique, mais aucun à ma connaissance n'avait attiré l'attention sur l'existence d'une assemblage solide des ces deux ébauches de l'oeil.“

Bei den Vögeln ist dieser Zusammenhang zwischen Augenbecher und Linse aber durch die Experimente Fischers bewiesen (1922). Fischer beobachtete gleichfalls, dass bei Hühnerembryonen beim Herausspiessen der Linse durch einen hinteren Bulbuseinschnitt am vorderen Linsenpol ein kleiner schwarzer Saum des Irisepithel sitzen bleibt. (Vergleiche meine Abb. 19 von *Homalozephalus*.)

Wir haben im vorhergehenden gesehen, wie manche an sich rätselhafte Befunde aus der normalen Embryologie sich harmonisch

einfügen lassen in Versuchsergebnisse der experimentellen Embryologie. Die rätselhafte Bildung einer neuen Linse bei den Amphibien ist eine primitive Potenz des Augenbechers, denn es stellt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit heraus, dass bei einigen ganz niederen Tieren die Bildung der Linse gleichfalls aus dem Augenbecher erfolgt, während bei auf etwas höherer Entwicklungsstufe stehenden Augen noch eine innige Verbindung zwischen Linse und Augenbecher besteht (Ichthyophis) und der Augenbecher wahrscheinlich aktiv durch Einschieben von Zellen an ihrer Ausbildung beteiligt ist. Eine Bestätigung dieser Ansicht sehen wir in den Parietalorganen, wo offenbar auch der Augenbecher schon mit der Potenz aus einem eigenen Zellmaterial eine Linse zu bilden ausgerüstet ist.

Parietalorgane.

Unter „Parietalorgane“ versteht man nach Froiep aus der Gehirnwand und zwar aus dem Dache des Zwischenhirns durch Ausstülpung

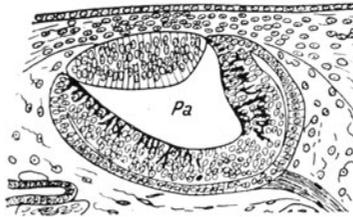


Abb. 55. Parietalorgan. (Aus: Froiep, nach Dendy, Quart. J. microsc. Sci. 1890.)

entstehende und, wie es wenigstens scheint, unpaare Gebilde von ursprünglich etwa sackförmiger oder bläschenförmiger Gestalt. Ursprünglich dienten die betreffenden Organe, wie man mit einer gewissen Berechtigung annehmen kann, zur Photorezeption, doch haben sie sich in einer solchen Form nur bei verhältnismässig wenigen Wirbeltiergruppen erhalten. Die Annahme, dass es sich ursprünglich um photorezeptorische Organe handelt, findet ihre wichtigsten Stützen in der Bauweise derselben und in ihren Beziehungen zu der Oberfläche des Körpers. Dort, wo die Parietalorgane bei heute lebenden Vertretern der Wirbeltierreihe den höchsten Grad ihrer Entwicklung erreichen — bei Petromyzon und bei vielen Sauriern — lässt sich an ihnen eine entweder nur durchsichtige (Pellucida) oder zugleich linsenförmige und lichtbrechende (Linse) obere Wand und eine kompliziert gebaute pigmentierte untere

Wand, welche die Bauweise einer einfachen Retina hat, unterscheiden und es wurde in vielen Fällen eine nervöse Verbindung dieser letzteren mit dem Gehirn nachgewiesen. Die Organe streben auffallend danach, dass sie der oberen Oberfläche des Kopfes möglichst nahe zu liegen kommen. Es ist endlich der Umstand sehr auffallend, dass oberhalb der Stelle, wo ein Parietalorgan liegt, alle Gewebsschichten viel durchsichtiger als anderswo und pigmentfrei sind, so dass die betreffende Stelle aussen erkennbar ist (Scheitelfleck) (Abb. 55).

Die Linsenzellen des Parietalauges der Saurier haben im ganzen dasselbe Aussehen wie die Zellen, aus denen die Linse der paarigen Augen im embryonalen Zustande besteht. Ausser durch ihre Gestalt und ihre Anordnung erinnern die Linsenzellen des Parietalauges auch durch ihr dichtes lichtbrechendes Plasma an die Linsenzellen wenigstens embryonaler paarigen Augen. Die Substanz der Linsenzellen kann sehr hart sein. Das Corpus vitreum besteht aus einem feinen Synzytium (oder einem synzytialen Gewebe), das jedenfalls an vielen Stellen mit den Zellen der Linse und der Retina innig zusammenhängt und wahrscheinlich von diesen Schichten gebildet wird.

Bei *Sphenodum punctatum* ist sowohl die Retina wie die Linse gut entwickelt. Nach Spencers Angaben geht die eine in die andere allmählich über, nach Dendy sollte die Linse von dem oberen Rande der Retina scharf abgegrenzt sein. Nach Schaumlands Abbildung sollte sogar eine Lücke zwischen Linse und der Retina vorhanden sein.

Wir finden also in diesen merkwürdigen Organen die verschiedenen Eigenschaften des Augenbechers wieder. Offenbar handelt es sich hier um Mutterzellen, welche dieselbe primäre Potenzen haben als die Augenbecherzellen. Die Form dieses Auges, die Bildung einer Linse und eines Glaskörpers, der Einfluss auf die überlagernde Haut weisen mit grösster Bestimmtheit darauf hin.

Wesen der Entwicklung.

Das Studium der Entstehung der Linse hat uns eingeführt in die Probleme der formalen Genese des Auges. Kehren wir jetzt wieder zurück und übersehen wir noch einmal die Zusammenfassung der Ergebnisse eigener Untersuchungen (Kapitel 3). Dort haben wir gesehen, wie in den niederen Klassen der Wirbeltierreihe das Ektoderm zuerst das Skelet bildet, worauf später das Mesoderm den Aufbau des Vordersegmentes weiter auf sich nimmt. Deshalb war es uns viel leichter anzunehmen, dass auch in den höchsten Tierklassen, eben beim Menschen

der Einfluss des Ektoderms es ist, welcher die Mesodermzellen zwingt auf eine bestimmte Weise einzuwandern. Gewissermassen sehen wir jetzt auch hier die Cornea primitiva vor uns und begreifen vollkommen, warum bei Tarsius sich ein „leeres Dreieck“ bildet, warum Endothel und Stromazellen so scharf abgegrenzt sich zeigen in einem späteren Stadium. Und wenn wir schliesslich auch hier ein Häutchen entstehen sehen, so ist dies jetzt nur die Bestätigung unserer Vermutung, dass ein solches Häutchen schon viel früher da war an dieser Stelle, sei es als eine richtige Membran, welche nicht bei unseren Methoden der Fixierung und Färbung sichtbar gemacht werden konnte, sei es als rein epithelialer Einfluss ohne deutliches anatomisches Substrat. Wir konnten hier vielleicht sprechen von einer unsichtbaren Cornea primitiva ectodermalis, welche manifest wird durch die Erscheinung einer kräftigen Cornea primitiva mesodermalis in Tarsius. Wenn wir also hervor gehoben haben, dass mit der Bildung der Cornea primitiva das Skelet des Vordersegmentes gebildet ist, so ist damit das Sinnesorgan im Prinzip fertig. Ich widme deshalb diesen Betrachtungen so viel Raum, weil mir dieser Gegenstand von ganz grosser Bedeutung erscheint. Aus dem Vorhergehenden darf man n. l. schliessen, dass die erste Anlage gewissermassen das Skelet des Vordersegmentes vom Ektoderm gebildet worden ist und dasselbe nur vom Mesoderm vollendet wird. Und man steht im allgemeinen Sinne mit dieser Meinung nicht isoliert, im Gegenteil von allen Seiten, insbesondere von der experimentellen Embryologie mehrten sich die Tatsachen, welche auf die wichtige Rolle des Ektoderms deuten. Ich war deshalb auch völlig mit Petersen einverstanden, als auch er nach einer zusammenfassenden Besprechung der Resultate neuerer Forschung schliesslich sich sicher fühlte den allgemeingültigen Satz aufzustellen: „Das Ektoderm zwingt das Mesoderm in seinen Dienst.“ Oder wie Zeeman während der Analyse eines Falles von Ectopia lentis und hochgradiger Myopie sich ausdrückt „l'ectoderme domine par l'intelligence“.

Aber bei einer genaueren Betrachtung dieser Probleme erheben sich doch ernste Bedenken gegen eine solche Verallgemeinerung.

Immer wird „ektodermal“ „mesodermal“ gegenübergestellt. Ist dies tatsächlich richtig?

Von einer Bildung der Linse aus dem Augenbecher ist bei den höheren Tieren wohl sicher keine Rede mehr. Dazu wird Material aus dem „Epithel“ der Haut benutzt. Dieses Epithel hat also offenbar eine weit niedrigere Bedeutung als das Epithel des Augenbeckers.

Genau wie das Mesoderm wird es vom Augenbecher einfach als Material um seinen lichtbrechenden Apparat zu bilden verwendet. Dies wird erst recht deutlich an den Ergebnissen der experimentellen Embryologie, die ich kurz erwähnt habe, und zeigten, dass der Augenbecher jeden beliebigen Teil der Haut zu Bildung einer Linse verwenden kann. Wir finden hier also einen weit grösseren funktionellen Unterschied zwischen Augenbecherepithelzellen und Hautepithelzellen als zwischen Mesodermzellen und Hautepithelzellen. Man fragt sich unwillkürlich ab, ob wir tatsächlich in den Grundbegriffen „ektodermal“ und „mesodermal“ den Kern der Sache getroffen haben, ob wir nicht vielmehr die offenbar der leitenden Funktion zukommenden Augenbecherzellen allen anderen scharf gegenüberstellen müssen. Schon ganz früh in der Entwicklung hat sich offenbar eine Gruppe Zellen abgesondert, welche die Potenz zur Bildung eines Auges in sich trägt. Diese Zellgruppe entwickelt sich später zum Augenbecher.

Ein noch viel prägnanteres Beispiel einer solchen Abspaltung einer bestimmten Zellgruppe mit einer ganz besonders speziellen Funktion sehen wir z. B. in den Geschlechtszellen, welche sich „aus dem Zölomepithel bilden“. Wenigstens bei den höheren Tieren sind diese Zellen in einem gewissen Entwicklungsstadium nicht von den gewöhnlichen Zölomzellen zu unterscheiden. Es ist doch wohl ein unrichtiger Standpunkt die ziemlich indifferenten Zellen des Bauchfells mit den äusserst komplizierten Keimzellen in einer Untergruppe „Zölomepithel, Teil des Mesoderms“ zusammenzufassen.

Hiermit ist der Wert des Gegensatzes „ektodermal“ und „mesodermal“ ganz besonders verkleinert. Es ist ja nicht damit gesagt ob eine gewisse Bildung mesodermal oder ektodermal sei. Es ist nur eine künstliche Ordnung der rein deskriptiv embryologischen Ergebnisse in einer bequemen Form, die Bildung und Entwicklung von Organen darzustellen. Es ist als ein Dogma allgemein angenommen worden, dass diese Keimblätter vollkommen selbständig voneinander sein sollten und nur zu bestimmten Organen auswachsen könnten. Das Auge hat auch wieder eine wichtige Rolle gespielt, indem durch mehrere Untersucher einwandfrei bewiesen ist, dass die Muskelzellen der Iris aus dem Augenbecher stammen. Diese Frage „ektodermal-mesodermal“ spielt ja auch eine grosse Rolle bei den Betrachtungen über das Gliasystem der Nervensubstanz, bei der verwandten Glaskörperfrage, welche embryologisch ja nicht der Funktion wegen viele Untersucher interessiert hat, sondern nur wegen der Frage: Ist der Glaskörper ektodermal oder

mesodermal. Kaum wird dabei realisiert, dass als höchstes Ziel das Unterbringen des Glaskörpers in einer künstlichen Untergruppe erreicht werden könnte. Geht man hier nicht etwas zu weit mit der Bewertung der reinen Deskription?

Gerade von embryologischer Seite ist dies nach den ersten grossen Entdeckungen der rein morphologischen Entstehung der lebenden Natur empfunden worden. Ich zitiere hier Corning, der in seinem vorzüglichen Lehrbuche schreibt:

„Die Aufgabe der Entwicklungsgeschichte ist zunächst eine rein deskriptive, nämlich die möglichst klare und vollständige Schilderung der Formenreihe, welche von dem befruchteten Ei zum reifen Fötus, ja sogar bis zum fertigen Individuum hinüberführt. Wir können diese Darstellung als die Aufgabe der formalen Genese des Individuums und seiner Organe bezeichnen. Der volle Inhalt einer Wissenschaft wird jedoch durch die reine Beschreibung nicht erschöpft, indem der Drang nach der Erforschung der Kausalität der Vorgänge zu höherer Erkenntnis führen muss. Deshalb verlangen wir der kausalen Genese der Entwicklungsvorgänge näher zu treten. Die auf das kausale gerichtete Forschung wird unter dem Sammelnamen der Entwicklungsmechanik zusammengefasst. Gerade diese Richtung darf wohl augenblicklich am meisten Interesse beanspruchen und ist vielleicht in erster Linie berufen für manche gerade die praktische Medizin besonders beschäftigenden Fragen die Antwort zu geben.“

Ich habe besonders deshalb die Begriffe ektodermal und mesodermal kritisch betrachtet, weil man mit Unrecht in diesen eine Richtschnur sah für die formale Genese. Die Begriffe sind rein deskriptiv und es stellt sich heraus, dass man diese Begriffe selbst in diesem Sinne nicht immer behaupten kann.

Eher sollte man hervorheben das Spezifische bestimmter Zellgruppen (Zellen), wie der Augenbecherepithelien, welche andere Zellen in ihren Dienst zwingen: das Epithel der Haut sowie das Mesoderm. Und dieses Mesoderm liefert sowohl das in ganz frühen Stadien in den Vordergrund tretende mesodermale Epithel: das Endothel, wie die den embryonalen Bulbus umgebenden anscheinend undifferenzierten Mesodermzellen, und damit ist innerhalb dieser Gruppe auch schon eine funktionelle Differentiation und Spezifität zutage getreten.

Der Augenbecher ist also der Träger der gesamten Momente, welche zu der Bildung eines Auges führen können: Schon ganz früh sehen wir die Form des Auges in die Erscheinung treten, weil dieselbe für das Auge als optischer Apparat von prinzipieller Bedeutung ist.

Umgekehrt liegen die Verhältnisse z. B. beim Herzen, wo nicht die Form, welche in weiten Graden variieren kann, sondern das Fortbewegen des

Blutes, das Pulsieren die immer zurückfindende Eigenschaft ist, eine Eigenschaft, welche sich daher schon an der jungen embryonalen Herzmuskelzelle nachweisen lässt.

Wie der Reiz zur Bildung einer Linse und die Erzeugung schon in frühen Stadien einer Durchsichtigkeit der überliegenden Haut von dem Augenbecher ausgeht, haben wir besprochen. Deshalb soll man sich in einer Modifikation der Petersenschen These so aussprechen:

Der Augenbecher zwingt die Umgebung in seinen Dienst.

Wir sind jetzt auf Grund sehr zahlreicher objektiver Beobachtungen an Augen von den niedrigsten bis zu den höchsten Vertebratenklassen unter Heranziehung der Befunde der experimentellen Embryologie zu der grossen primären Bedeutung des Augenbeckers gekommen. Damit haben wir das Sinnesorgan für die Lichtperzeption als eine in hohem Masse selbständige Einheit im Organismus erkannt, wie das Gehirn in seinem Wachstum nahezu unabhängig von der internen Sekretion (Hammert). Erinnern wir uns weiter der merkwürdigen Struktur der Parietalorgane, dann drängt sich einem unaufhaltsam der Wunsch auf noch etwas tiefer vorzudringen in die Geheimnisse der Entstehung des Auges in der ganzen Tierreihe überhaupt.

Gehen wir noch weiter zurück in den Entwicklungsgang des Individuums als wir es bis jetzt getan haben, so sehen wir, dass der Augenbecher einer Augenblase seine Entstehung verdankt, dass wir eben an der Medullarplatte schon eine Stelle anweisen können, woraus sich später das Auge entwickeln wird. Haben wir oben eingehend besprochen, wie der Augenbecher, welchem die Aufgabe gestellt worden ist, das Sinnesorgan Auge zu bilden, Material aus seiner Umgebung zu dem grossen Zweck verwendet und verarbeitet, so hat es jetzt einen tieferen Sinn, als wir sagen, dass an dieser Stelle in der Medullarplatte eine Zellgruppe liegt, welche die Potenz besitzt das Auge aufzubauen. Und gehen wir noch weiter zurück, so kommen wir zu der zwar für das Auge noch hypothetischen, aber in mancher anderen Beziehung schon bewiesenen Hisschen Theorie der organbildenden Bezirke in der Keimzelle, eine Theorie, welcher gerade durch die deszendenztheoretisch orientierten Untersucher nicht genügenden Wert beigelegt worden ist. Die folgenden kurzen Bemerkungen sind dem Corningschen Lehrbuch der Embryologie entnommen:

Als erster hat wohl His in seiner Abhandlung: „Über unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung“ aus dem Jahre 1874 die Frage angeschnitten. Er sagt (S. 18): „Das Material der Anlage ist schon

in der ebenen Keimscheibe vorhanden aber morphologisch nicht abgegliedert und somit als solches nicht weiter erkennbar. Auf dem Wege rückläufiger Verfolgung werden wir dahin kommen auch in der Periode unvollkommener oder mangelnder morphologischer Gliederung den Ort jeder Anlage räumlich zu bestimmen. (Ja, wenn wir konsequent sein wollen, so haben wir diese Bestimmung auf das eben befruchtete und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen.) Das Prinzip, wonach die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausdehnung vorgebildet enthält und umgekehrt, ein jeder Keimscheibenpunkt in einem späteren Organ sich wiederfindet, nenne ich das Prinzip der organbildenden Keimbezirke.“

Es geht nicht an, an dieser Stelle die höchst interessanten diesbetreffenden Untersuchungen der neueren Zeit anzuführen, ich werde nur die wichtigsten Schlussfolgerungen Cornings hier geben. Nur gestatte ich mir einen Hinweis auf eine Arbeit Darestes, welcher schon im Jahre 1891 darauf aufmerksam gemacht hat, dass Hühnereier, die Erschütterungen ausgesetzt waren, einen sehr hohen Prozentsatz von Missbildungen aufweisen, dass dagegen der Prozentsatz sich bedeutend verminderte, wenn zwischen dem Zeitpunkt der Schädigung und dem Anfang der Bebrütung die Eier ruhig liegen blieben. Bekannte Untersuchungen aus der neueren Zeit sind von Fishel, Conklin, Duesburg, Goodale u. a. angestellt worden.

Corning schliesst:

2. Das Protoplasma der Eizelle ist nicht gleichartig, sondern es besteht aus verschiedenen Substanzen, die sich chemisch und zum Teil auch morphologisch voneinander unterscheiden.

3. Diese Substanzen bilden später das Protoplasma der Zellen verschiedener Organe oder Organsysteme. Man hat bei Wirbellosen die Substanzen nachgewiesen, welche die Muskulatur, das Mesenchym, das Entoderm und das Nervensystem bilden.

In der anatomischen Versammlung in Jena 1928 ist von B. M. Olivo gezeigt worden, dass die Herzenanlage des Hühnerembryos ungefähr am Ende des Eifurchungsprozesses (frisch gelegte Eier) determiniert wird; von diesem Momente an ist sie „in vitro“ der funktionellen und strukturellen Selbstdifferenzierung fähig. Das kardiogene Gewebe ist immer von den umgebenden Geweben scharf abgegrenzt.

Die Erwähnung des Begriffes „Organbildenden Substanzen“ gab dabei Anlass zu einem Gedankenaustausch mit Grosser, wobei sich ergab, dass die Vorstellung, wie sie oben nach Corning formuliert wurde, etwas modifiziert werden muss: „Ich bin selbst überzeugt, dass es falsch ist von organbildenden Substanzen zu reden im Sinne von chemisch bestimmten Stoffen; wenn ich davon im Vortrage sprach, dachte ich an chemisch unbestimmte Substanzen mit evtl. enzymatischer oder hormonaler Wirkung, welche in bestimmten Bezirken der Keim reichlicher gebildet wird und in der histologischen Differenzierung derselbe eine Rolle spielen soll.“

Wir stehen hier also schliesslich vor einem — im Wesen der Entstehung des Organismus aus der befruchteten Eizelle völlig gleichen — Wunder, und hat damit auch der Weg rückläufiger Verfolgung, erst

mehr philosophisch, später durch exakte Beobachtungen gestützt, uns keine tiefere Einsicht zu bringen vermocht.

Und doch findet man andererseits, dass ein Überblick des durch massenhafte Arbeit der Forscher gesammelten Materials plötzlich zu einem Schluss führen kann für unsere Anschauung der lebenden Natur von der grössten Bedeutung, wie Darwin bewiesen hat. Bei einer solchen Schlussfolgerung, wie wir es uns manchmal kaum mehr bewusst sind, ist als Bindesubstanz der Masse der reinen naturwissenschaftlichen Beobachtungen ein hypothetisches, ein philosophisches Moment hinzugekommen. Im naturwissenschaftlichen Sinne, also in der einwandfreien Beobachtung einer definitiven Umwandlung eines Organismus niederen Baues in einen solchen höheren Baues ist die Deszendenztheorie nicht bewiesen. Es war nur eine Theorie, wie wir in den exakteren Zweigen der Naturwissenschaft der Physik und der Chemie so manche kennen, ein Gesichtspunkt, woraus sich die zur Zeit bekannten Tatsachen am ungezwungensten erklären und ordnen liessen. Eine Theorie aber, welche, weil sie gerade auf biologischem Gebiete Beziehungen hatte, weil es eben das Problem der Entstehung des Menschen betraf, einen so eingreifenden Einfluss gehabt hat. Vor kurzem wurde dies wieder nachdrücklich von meinem früheren Lehrmeister Bolk hervorgehoben, als er sich positiv aussprach:

„Als ich vor dreissig Jahren meine Tätigkeit als Professor der Anatomie anfang, war ich Discipel der Deszendenztheorie Darwins. Jetzt haben meine Ansichten sich vollkommen geändert. Nicht in den äusseren Einflüssen, im Leben selbst liegt die Ursache der Formen. Nicht modifiziert sind die Formen, einer sich bildend aus dem andern, präformiert sind dieselben. In der Ontogenie soll man nicht eine Wiederholung der Phylogenie erblicken.“

Hiermit stehen wir am Anfang einer neuen Ära. Wenn wir ja früher in den Kiemenspalten des menschlichen Embryos nur eine Erinnerung daran erblicken, dass in unserer Ahnenreihe in ganz frühen Zeiten sich Kiementiere befanden, so sehen wir jetzt darin nun den Ausdruck, dass die Natur sich derselben Mittel bedient. Ganz besonders klar hat Bolk seine Bedenken gegen die geläufigen deszendenztheoretischen Betrachtungen in einer Reihe vergleichender Untersuchungen über die Entstehung der Körperform des Menschen dargestellt. Alle Beobachtungen stimmten darin zusammen, dass manche Merkmale des fötalen Körperbaues der Primaten bei dem ausgetragenen (erwachsenen) Menschen zurückgefunden werden. Wenn es sich hier einerseits um die wichtigsten morphologischen Eigenschaften des menschlichen Körpers handelt, da findet man in geradezu erstauender Weise in manchen auch viel weniger wichtigen Körpereigenschaften dieselbe Beziehung zurück. Und

klar steht mir die Demonstration eines Gorillafötus vor Augen in einem meiner ersten Semester, mit einer dem Menschen völlig ähnlichen Behaarung nur des Kopfes. Alle diese Beobachtungen hat Bolk in seiner Fötalisations-(Retardations-)Theorie zusammengefasst.

„Die Eigenschaften des Menschen sind daher keine erworbenen, sie waren schon in der Organisation seiner Vorfahren vorhanden, als vorübergehende Zustände. Diese Retardation ist aber nichts mehr als das vorletzte Glied in der Kette von Ursachen, die den Menschen mit den einfachsten Lebewesen verbindet, und wie alle vorangehenden Ursachen war auch diese eine Wirkungsart des evolutiven Prinzips, das der organisierten Natur innewohnt. Denn für mich ist Evolution nicht ein Resultat, sondern ein Prinzip, sie ist für die organisierte Natur, als Ganzes und als Einheit gedacht, dasselbe, was Wachstum für das Individuum ist, und gleich wie letzteres dem Einfluss und der Einwirkung äusserer Faktoren unterworfen. Diese aber können niemals schaffend wirken, sondern nur modellierend . . . Was wir als Evolution erkennen, ist die Manifestierung der Differenzierung im makroskopischen Gesamtorganismus.“

Und mit dieser Meinung steht Bolk in letzter Zeit nicht allein, sondern es mehren sich die Stimmen, welche für eine grundsätzliche Änderung unserer Auffassungen sprechen, wie sich aus der rezenten Franzschen Arbeit ergibt. Sagt doch auch dieser Autor: „Wir wollen die Phylogenie erklären aus Änderungen der Ontogenie, denn diese sind das Primäre.“ Und auch Aschoff, sich Lubosch anschliessend, schliesst selbst, als er die modernen Anschauungen der Wissenschaft kurz zusammenfasst: „Mit der Annahme einer durch die innere Struktur geregelten Entwicklung fällt natürlich jede Berechtigung zur Aufstellung eines besonderen Zweckmässigkeitsprinzips fort. Ein solches müsste man nur dann annehmen, wenn ein blinder Mechanismus Tausende von Wegen der Entwicklung offen liesse. Nach der obigen, an Luboschs Gedankengängen entwickelten Anschauung ist alles was sich tatsächlich bildet, das einzig Mögliche, von Anfang an Zweckmässige, daher Lebensfähige, Anpassungsfähige. Es wird unter Berücksichtigung des formal Notwendigen überhaupt nur Zweckmässiges entstehen, nicht erst aus einem Chaos von Möglichkeiten das Zweckmässige in dieser Absicht herausgesucht.“

Wenn wir damit auf den Standpunkt kommen, dass die Formen aus dem Leben selbst herauswachsen, damit auf den Einfluss innerer Faktoren der Hauptwert gelegt werden muss, so finden wir dafür in den bekannten Untersuchungen des Botanikers Hugo de Vries eine wichtige Bestätigung. Hat dieser Untersucher doch bewiesen, dass durch eine Mutation eine sprungweise Änderung der Art stattfinden kann — spontan aus inneren Ursachen — ohne Einfluss der Aussenwelt.

Wenn wir uns jetzt wieder dem anscheinend so beschränktem Gebiete der Entstehung des Auges zuwenden, so sind wir geradezu erstaunt, welch ein ungeahnt glückliches Gebiet wir hier betreten, ein Gebiet, durch das schöne Buch Plates zugänglich und übersichtlich

gemacht. Hier finden wir eine Zusammenstellung nahezu aller bekannten Tatsachen über die wichtigsten morphologischen Eigenschaften der Sinnesorgane in den verschiedenen Tiergruppen.

Plate jedoch ist ausgesprochen deszendenztheoretisch orientiert. Die merkwürdige Übereinstimmung zwischen den Sehorganen der meist verschiedenen Tiere hat ihn gewundert, an vielen Stellen weist er nachdrücklich darauf hin, um aber aus dieser schönen Zusammenstellung keine weitere Folgerung machen zu können, als dass es sich hier um Konvergenzen handle. Plate sagt:

„Wie die Übersicht S. 600 erkennen lässt, sind diese polyphyletisch auftretenden Sehorgane sehr häufig einander ähnlich, denn die Natur bedient sich immer wieder derselben Mittel, was als Konvergenz bezeichnet wird. Dabei ist besonders zu betonen, dass eine solche nicht bloss zwischen den verschiedensten ganzen Augen besteht, sondern auch zwischen ihren Teilen. Konvergente Augen können einander so ähnlich sein, dass man sie, ohne Kenntnis der übrigen Organe für homolog halten würde, und dieser Fall tritt natürlich um so leichter ein, je einfacher die Augen gebaut sind, aber selbst dann zeigt sich die Eigenart jeder grösseren Gruppe meist klar bei genauer Analyse, und bei komplizierten Augen tritt sie so sinnfällig in die Erscheinung, dass auch der Laie sie sofort bemerkt. Es gehört schon ein hoher Grad von antideszendenztheoretischer Voreingenommenheit dazu, z. B. das Auge eines Tintenfisches für im wesentlichen gleich demjenigen eines Wirbeltieres zu erklären, wie dies früher Mivart tat, und neuerdings Bergson sogar für das Auge von Pecten behauptet hat. Dadurch wird nicht ein „élan vital“ sondern nur die Unkenntnis des Urteilenden bewiesen.“

Weil offenbar nach Plates Ansicht die Sache hier besonders einfach ist und gerade dieser Gegensatz uns weit in das Problem der Entstehung des Auges einführt, gehe ich bald näher auf diese Frage ein.

Erst aber will ich kurz die prinzipielle Differenz unserer Auffassung mit derjenigen Plates erläutern. Plate äussert sich auch über das Problem der Augenbecherbildung (1924):

„... Bei dieser Auffassung bleibt es fraglich, ob die Bechergestalt ursprünglich selbständig aufgetreten ist, oder ob sie entstand, weil die vorgelegerte Linse sich in sie einpresste. Da man bei den meisten Wirbeltierembryonen sieht, dass die Linsenanlage der inneren Becherwandung anliegt, und dadurch bei ihrem Wachstum die Einstülpung der Augenblase bewirkt, so halte ich den letzten Modus für den primitiven, zumal entwicklungsgeschichtliche Experimente bestätigen, dass die Berührung der Augenblase den Reiz zur Linsen-

bildung auf die Haut ausübt. Becher und Linse stehen also in engster ontogenetischer Beziehung, und da die Blase an sich keinen Grund zur Einstülpung hatte, weil die Sehzellen dadurch vom Lichte abrückten, muss die Linse phylogenetisch die Einstülpung veranlasst haben.“

Es ist deutlich, dass, wenn man von dem oben entwickelten Prinzip der Selbständigkeit der Augenanlage ausgeht, der Augenbecher selbständig aus der Augenblase entstehen muss. Die Linse ist nur ein Hilfsorgan, das ja nicht von dem Augenbecher selbst gebildet werden kann, sondern selbst aus jedem beliebigen Teil der Haut (v. Ubisch).

Dieser sekundäre Hilfsapparat kann selbstverständlich keine Rolle spielen bei der Erzeugung einer der wichtigsten Eigenschaften des Auges, der Form.

Und die neueren embryologischen Untersuchungen sind mit dieser Auffassung auch völlig im Einklang (v. Szily, u. a.). Diese sind ja sicher unter den Ophthalmologen genügend bekannt, dass ich jetzt darauf nicht näher einzugehen brauche. Nur will ich noch einmal darauf hinweisen, dass schon 1912 von Studnicka bei seinen Untersuchungen über das Seitenauge von *Ammocoetes* bewiesen ist, dass die Wände des Augenbechers selbständig auswachsen, und dass von einer Einstülpung durch die Linse keine Rede sein kann.

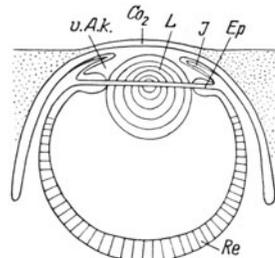


Abb. 56. (Aus: Plate, Allgem. Zool. und Abstammungslehre. Jena 1924.)

Jetzt will ich darauf hinweisen, worauf die Ähnlichkeit des Vertebratenauges mit dem Auge der myopsiden Tintenfische beruht. Auch hier zitiere ich Plate wieder (vgl. Abb. 56):

„Äusserlich am weitgehendsten ist die Ähnlichkeit des Vertebratenauges mit den Augen der myopsiden Tintenfische, welche Lider, Kornea, vordere Augenkammer, Iris, Linse mit Aufhängefasern, Ziliarkörper (hier Epithelkörper genannt), hintere Augenkammer mit Glaskörper und eine komplizierte Retina, deren Stäbchen freilich dem Lichte zugewandt sind, erkennen lässt.“

Dieses Problem der „Konvergenz“ bei den Tintenfischen sehen wir aber ganz anders als Plate. In Anbetracht unserer eigenen Untersuchungen und Deduktionen müssen wir annehmen, dass die organbildenden Bezirke, obgleich mit der gleichen Potenz zur Augenbildung behaftet wie bei den Vertebraten, bei dem Tintenfische eine andere Anordnung zeigen. Eine andere Lage, welche, wie ich später hervorheben werde, wahrscheinlich ihre Ursache findet in der mächtigen Entwicklung des Zentralnervensystems bei den Wirbeltieren.

Auf dieser Weise gelangt die Augenlage bei den Vertebraten in jenen Teil des Ektoderms, das mit der Bildung des Zentralnervensystems eingestülpt wird, bei den Tintenfischen in das Ektoderm der Haut, bleibt hier deshalb an der Oberfläche liegen. Jetzt gestaltet sich die weitere Entwicklung aber in vollkommen vergleichbarer Weise und wenn wir auch hier das bei den Vertebraten gefundene Prinzip der

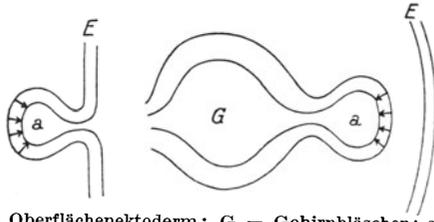


Abb. 57. E = Oberflächenektoderm; G = Gehirnbläschen; a = Augenanlage.

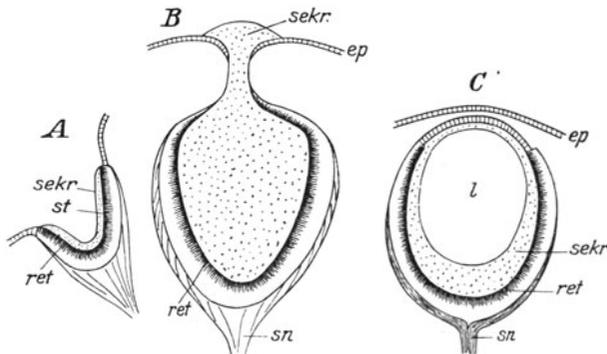


Abb. 58. Schneckenaugen. A = Patella. B = *Haliotis*. C = *Murex*. ep = Epidermis; sekr = Sekretmasse; ret. = Retina; st = Stäbchen; sn = Sehnerv; l = Linse.
(Nach Hesse. Aus: Plate, Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Jena 1924.)

formativen Fähigkeit des Augenbeckers konsequent durchführen, so ist der erstaunliche Parallelismus zwischen diesem Auge und jenem der Vertebraten ein noch viel treffenderes, ein nahezu vollkommenes.

Das Auge des Tintenfisches steht auf einer hohen Entwicklungsstufe und dem Vertebratenauge sehr nahe. Darum wage ich es, den Parallelismus noch etwas weiter zu ziehen. Die lichtperzipierenden Elemente der Netzhaut des Tintenfisches haben eine dem Lichte zugewandte Lage, diejenige der Netzhaut des Wirbeltieres eine abgewandte Lage. Aus der beigegebenen Abb. 57 liesse sich diese Differenz leicht erklären. Hier betreten wir aber ein gefährliches Gebiet, welches einer gesonderten Betrachtung sicher wert ist, denn es gibt auch ganz einfache Augen mit abgewandten Sehzellen.

Auch Ariens Kappers hat sich über diese Probleme geäußert, seine Auffassung begegnet m. E. in der gegebenen Form erheblichen

Bedenken. In anderer Beziehung hat Ariens Kappers aber ausserordentlich wichtige Tatsachen zutage gefördert, welche auch für unsere Auffassung des Auges von grosser Bedeutung sind, worauf ich aber jetzt nicht eingehe.

Im Leben selbst liegt also die Bildung der Formen und Organe. Und präformiert ist offenbar dieser Augentypus — gehemmt ist der Vorgang in zahllosen anderen Fällen, bis auf die einfache lichtempfindlichen Epidermiszellen. Eine schöne Reihe verschiedener Entwicklungsstufen findet man bei den Schnecken (Abb. 58).

Auf diese Weise lässt sich auch verstehen, warum wir bei den Protisten ein so rätselhaftes „Auge“ finden, das in seinen wichtigsten Teilen schon so deutlich an das Auge höherer Tiere erinnert (Abb. 59). Nimmt vielleicht deshalb das Auge eine so klare Sonderstellung ein, weil seine Funktion eine so primär wichtige einerseits, andererseits auch eine so scharf umschriebene und, optisch gedacht, nur ganz wenig Lösungen zugängliche ist?

Wie ein solcher Augenkeim immer versucht, zu derselben Form auszuwachsen, auch wenn es nicht zu einer optischen Funktion kommt, beweist das Parietalauge der Saurier, das ich in einem speziellen Kapitel kurz besprochen habe.

Auffallend ist auch, wie die Hemmung der Entwicklung eines solchen Keimes mit einer hohen formativen Potenz mit der Entwicklung einer innersekretorischen Funktion einhergeht (Epiphyse), und man fragt sich unwillkürlich, ob sich von einem solchen Prozess noch mehrere Beispiele auffinden liessen. Ein solches trifft man tatsächlich an in den Untersuchungen von Woerdeman über die Entstehung der Hypophyse. Hier sehen wir ja doch auch, wie ein Keim, welcher die Fähigkeit zur Bildung eines Geschmacksorgans in sich trägt, bei Hemmung seiner Entwicklung zu einem Apparat von wichtiger innersekretorischer Bedeutung wird. Handelt es sich bei den interstitiellen Zellen des Hodens und des Ovariums vielleicht um dasselbe Prinzip?

Zusammenfassend haben wir anstatt der alten Auffassung einer komplizierten Entstehung des Wirbeltierauges aus drei heterogenen Elementen: Gehirn, Mesoderm und Oberflächenektoderm die einheitliche Entstehung aus der Augenanlage in der Medullarplatte

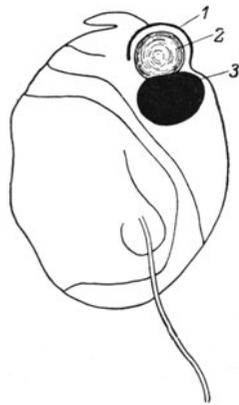


Abb. 59. Stigma von *Panchetia cornuta*. 1 = Plasmahaut über der Linse; 2 = Linse; 3 = Pigment. (Aus: Plate, Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Jena 1924.)

evtl. organbildender Bezirk) gestellt, dabei Mesoderm und Oberflächenektoderm nur eine sekundäre Bedeutung zuerkennend.

Damit war eine Übereinstimmung mit der gleichfalls einheitlichen Entwicklung des Auges der Tintenfische aus dem Oberflächenektoderm gegeben. Da aber die Tintenfische nicht die Stammformen der Wirbeltiere sind, haben wir auf Grund der jetzt vollkommen vergleichbaren Entwicklungsvorgänge angenommen, dass es sich um eine im Leben gegebene, eine präformierte Augenanlage handelt. Wir haben eine Stütze für diese Ansicht gesehen in den Parietalorganen, in einer Entwicklungsreihe bei den Schnecken und in der Erscheinung der Augenform der höheren Tiere schon bei den Protisten. Unsere Ansicht über die Anlage des Wirbeltierauges im Gehirn hoffen wir in einer späteren Arbeit zu geben.

Literaturverzeichnis.

- Angelucci*, Arch. mikrosk. Anat. **19** (1881). — *Ariens-Kappers*, Psychiatrische en neurologische Blades. 1917. Nr. 4. — *Aschoff*, Über die Stellung der Naturwissenschaften zur Religion. Zeitwunde, Jahrg. **3**, H. 2. Febr. 1927. — *Ayres*, Arch. Augenheilk. **8** (1879). — *Bach* und *Seefeldner*, Atlas zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Leipzig 1911—1914. — *Ballowitz*, Arch. mikrosk. Anat. **56** (1900). — *Berger*, Morph. Jb. **8**, H. 1 (1882). — *Bergson*, L'évolution creatrice. Paris 1917. 20. Ed. — *Bolk*, Das Problem der Menschwerdung. Jena 1926. Vortr. **25**. Verslg anat. Ges. Freiburg. — *Bonnet*, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Berlin 1920. — *Brachet*, Traité d'embryologie des Vertébrés. Paris 1921. — *Bromann*, Normale und abnorme Entwicklung des Menschen. Wiesbaden 1911. — *Brückner*, Arch. Augenheilk. **56**. Ergänz.-H. (1907). — *Corning*, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. München und Wiesbaden 1921. — *v. Crefeld*, Arch. néerl. Physiol. **9** (1924). — *Dejean*, Archives Anat. microsc. **21** (1925) u. Arch. d'Ophtalm. **41** (1924). — *Duke Elder*, Recent advances in Ophthalmology. London 1927. — *Fischer*, Z. Augenheilk. **64** (1928). — *Fracassi*, Graefes Arch. **111** (1923). — *Franz*, Sehorgan in A. Oppels Lehrbuch der vergleichenden Mikroskopie der Wirbeltiere. Jena 1913. — *Derselbe*, Erg. Anat. **24** (1923). — *Derselbe*, Ontogenie und Phylogenie. Berlin 1927. — *Frieboes*, Z. Anat. **68** (1923). — *Fritz*, Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **115** (1906). — *Froriep*, O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. **2**, Teil **2**. Jena 1906. — *Fuchs*, A., Z. Augenheilk. **61** (1927). — *Fuchs*, E., Graefes Arch. **92** (1917). — *Giesbrecht*, Z. Zool. **124** (1925). — *Hammett*, Zbl. Augenheilk. **19**, **423** (1928). — *Harms*, Zool. Anz. **56** (1923) — *Heidenhain*, Klin. Wschr. **11** (1925). — *Hertwig*, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Jena 1906. — *Hertwig*, R., Lehrbuch der Zoologie. Jena 1903. — *Hoepke*, Erg. Anat. **25** (1924). — *Hosh*, Arch. mikrosk. Anat. **64** (1904) — *v. Hippel*,

Klin. Mbl. Augenheilk. **44** (1906). — *Isaacs*, Anat. Rec. **1919**, 17. — *Iwakin*, Z. Anat. **75** (1925). — *Johl*, Anat. Anz. **51** (1919); **1921**, 9. — *Keibel*, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1911. — *Derselbe*, Z. mikrosk.-anat. Forschg **12**, 392 (1928). — *Kessler*, Untersuchungen über die Entwicklung des Auges. Diss. Dorpat 1871. — *Derselbe*, Zur Entwicklung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig 1877. — *Knape*, Mitt. Augenkl. Car. med.-chir. Inst. Stockholm. Jena 1910. — *Derselbe*, Anat. Anz. **34** (1909). — *Koelliker*, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1861 u. 1879. — *Kohl*, Rudimentäre Wirbeltieraugen. Bibliotheca Zoologica. Teil 2. 1893; Teil 3. 1895. — *Krischewsky*, Zur Entwicklung des menschlichen Auges. Inaug.-Diss. Würzburg 1894. — *Kupffer*, Arch. mikrosk. Anat. **95** (1890). — *Lauber*, Anat. H. **18** (1902); **20**, H. 64/65 (1902). — *Lagueusse*, C. r. Soc. Biol. Paris **1923**. Archives Anat. microsc. **22** (1926). — *Leber*, Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges. Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. Bd. 2, Teil 2, S. 357. 1903. — *Lenhossek*, Die Entwicklung des Glaskörpers. Leipzig 1903. — *Derselbe*, Akad. Wiss. Budapest **1902**. — *Lieberkühn*, Arch. Anat. **1879**. — *Lindahl*, Anat. H. **52**, H. 157 (1915). — *Mann*, The development of the humans eye. Cambridge 1928. — *Mans*, Graefes Arch. **119**, 77 (1928). — *Müller*, Über die Stammesentwicklung des Sehorganes der Wirbeltiere. Festgabe an C. Ludwig 1874. — *Nussbaum*, Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges in Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. Bd. 2, Teil 1, S. 48. 1908. — *v. Pee*, Archives de Biol. **1903**, 19. — *Peters*, Klin. Mbl. Augenheilk. **44**, 27 (1906); **46**, 24 (1908). — *Petersen*, Erg. Anat. **24** (1923); **25** (1924). — *Plate*, Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Jena 1924. — *Poleff*, Zbl. Augenheilk. **19**, H. 11, 497. — *Salzer*, Arch. Augenheilk. **79**, 96 (1915). — *Schoebel*, Zur postembryonalen Entwicklung des Auges bei Amphibien. Inaug.-Diss. Leipzig 1890. — *Seefelder*, Klin. Mbl. Augenheilk. **65** (1920). — *Derselbe*, Das Verhalten der Kammerbucht usw. Handb. d. ges. Augenheilk. von Graefe-Saemisch. Bd. 1. 1920. — *Derselbe*, Arch. Augenheilk. **97** (1926). — *Seefelder* und *Wolfrum*, Arch. f. Ophthalm. **63** (1906). — *Sieglbauer*, Lehrbuch der normalen Anatomie. Berlin u. Wien 1927. — *Slonaker*, J. Morph. a. Physiol. **35** (1926). — *Studnicka*, Die Parietalorgane in Oppels Lehrbuch der vergl. mikroskopischen Anatomie. Jena 1905. — *Derselbe*, Anat. Anz. **41** (1912); **44** (1913). — *v. Szily*, Anat. H. **35**, H. 107 (1908). — *Terrien*, Fr. Semiologie oculaire, la calotte corneo-sclerale p. 30. Paris 1923. — *v. Ubisch*, Z. Zool. **129**, H. 2/3 (1927). — *Virchow*, Mikroskopische Anatomie der äusseren Augenhaut im Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. Bd. 1, Teil 1, S. 239 (1910). — *de Vries*, H., Die Mutations-theorie. Leipzig 1901. — *Wachs*, Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1920**, Nr 4–7. — *de Waele*, Intern. Mschr. Anat. u. Physiol. **19** (1902); **22** (1905). — *Weinstein*, Arch. Augenheilk. **48**, 1 (1903). — *Woerdenman*, Arch. mikrosk. Anat. **86** (1914). — *Zeeman*, Klin. Mbl. Augenheilk. **74** (1925).